

На правах рукописи

Лысенков Сергей Николаевич

**ОПЫЛИТЕЛИ-ГЕНЕРАЛИСТЫ КАК АГЕНТЫ
ПЕРЕНОСА ПЫЛЬЦЫ РАСТЕНИЙ С ШИРОКИМ КРУГОМ
ОПЫЛИТЕЛЕЙ**

03.02.05 - энтомология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Москва – 2010

Работа выполнена на кафедре биологической эволюции Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор
Длусский Геннадий Михайлович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Кузнецова Наталья Александровна
Московский Педагогический государственный университет

кандидат биологических наук
Карцев Владимир Михайлович
кафедра энтомологии Биологического факультета Московского Государственного университета имени М.В. Ломоносова

Ведущая организация

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится «17» мая 2010 г. в 17:30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском Государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, Московский Государственный университет имени М.В. Ломоносова, д.1 стр. 12, Биологический факультет, аудитория М-1.
Факс: 8(495)939-17-46; e-mail: barsova@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Автореферат разослан « » апреля 2010 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Барсова Л.И.

Актуальность темы.

Практически не способные к перемещениям растения сталкиваются с многими проблемами, в том числе – расселения и размножения, для чего они вынуждены использовать внешние агенты. У большинства архегониальных растений это – ветер. Ветроопыление (анемофилия) свойственно и многим покрытосеменным. Однако опыление абиотическими агентами приводит к значительной трате пыльцы. Использование животных для распространения пыльцы (зоофилия) более эффективна, так как пыльца с большей вероятностью доставляется непосредственно на другой цветок.

Эффективность опыления биотическими агентами также не абсолютна. Большинство подобных систем в той или иной степени генерализованы. Растения с широким кругом опылителей составляют значительную часть флоры умеренной зоны, к которой относится и Центральная Россия. Изучению специализации и генерализации систем «растение-опылитель» в последнее время посвящено множество работ.

Поток генов в популяциях большинства видов семенных растений складывается из двух компонент: потока пыльцы и потока семян. Для многих растений показано, что расстояние распространения пыльцы превосходит расстояние распространения семян (напр., Ennos, 1994).

Поток генов в популяциях зоофильных растений определяется закономерностями перемещения животных-опылителей. Разные опылители будут вносить разный вклад в суммарный перенос пыльцы, и характер последнего будет зависеть от состава опылителей. Так как состав опылителей растений-генералистов различен в разных частях их ареала, то будет различаться и репродуктивная структура их популяций.

Исследования зависимости переноса пыльцы от состава опылителей, как правило, проводятся на достаточно больших площадях (минимум десятки квадратных метров). Однако условия окружающей среды и характеристики самой популяции растений не единообразны и на меньших расстояниях. Можно предположить, что опылители из разных таксономических и экологических групп будут по-разному реагировать на эту мелкомасштабную неоднородность условий, что может приводить к дополнительным ограничениям потока генов.

Однако закономерности перемещений опылителей – далеко не единственный фактор, определяющий влияние состава опылителей на интенсивность потока генов у зоофильных растений. Среди прочих можно выделить «эффективность опыления», которую, однако, крайне сложно определить непосредственно. В результате исследователи вынуждены применять косвенные методы, одним из которых является определение количества пыльцы на теле насекомых.

Цели и задачи исследования. Цель настоящей работы - выявление паттернов переноса пыльцы, свойственных основным группам опылителей-генералистов, посещающих растения с широким кругом опылителей.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1) описать перемещения модельных видов насекомых-опылителей, представляющих разные группы, во время фуражировки;

2) описать частоту посещения и состав опылителей в густом центре и на разреженной периферии одновидовых скоплений растений с широким кругом опылителей;

3) оценить количество и чистоту пыльцы, переносимой на теле насекомых-опылителей.

Научная новизна. В данной работе впервые оценены темпы удаления насекомых от первого посещенного объекта. В отличие от большинства работ, изучающих перемещения опылителей во время фуражировки, исследования проводились на генералистах – как растениях, так и насекомых, взаимодействующих в природе с достаточно большим числом других видов. Показаны значимые различия в характере перемещений опылителей из разных таксономических групп.

Впервые выявлены различия в составе опылителей у растений-генералистов одного вида, проявляющиеся в малом пространственном масштабе (на расстоянии нескольких метров). При этом показано существование видов насекомых, предпочитающих посещать и составляющих значительную долю опылителей особей растений, растущих на некотором отдалении от густого скопления.

В работе опробован и описан новый метод подсчета пыльцы, переносимой на теле насекомых, показывающий, что многие другие используемые для этих целей методы недооценивают это количество. С помощью этого метода также показано, что пыльца разных видов не конкурирует за место на теле опылителей-генералистов.

Теоретическое и практическое значение. Результаты работы позволяют высказывать предположения об интенсивности потока пыльцы в популяциях растений, произрастающих в разных местностях, различающихся составом опылителей. Данные диссертации могут найти применение как в развитии концепции «географической мозаики коэволюции» (Thompson, 2005), так и в биологии охраны природы и в так называемой «биологической безопасности», позволив, не используя генетические методы, оценить поток пыльцы в зависимости от состава опылителей на данной территории.

Апробация работы и публикации. Материалы и основные положения диссертации доложены на IV конференции «Природа и история Поугорья» (Калуга, 2006), международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2009» (Москва), II Международной научно-практической конференции «Актуальные вопросы энтомологии» (Ставрополь, 2009) и XV конференции European Meeting of PhD Students in Evolutionary Biology (Нидерланды, 2009). По материалам работы опубликованы две статьи в журнале, входящем в список ВАК.

Структура и объем диссертации. Работа включает введение, 6 глав, выводы и список литературы. Диссертация изложена на 126 страницах, включает 35 рисунков и 11 таблиц. Список литературы состоит из 143 источников, в том числе 125 – на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Сформулированы цели и задачи исследования, обоснованы актуальность темы, ее научная новизна, теоретическое и практическое значение.

Глава 1. Обзор литературы

В начале этой главы обсуждается используемая в экологии опыления терминология, описывающая специализацию растений и их опылителей. В дальнейшем и для растений, и для их опылителей используется термин «генералисты» (в случае растений также используется название «растения с широким кругом опылителей»).

Первые исследования закономерностей перемещения животных-опылителей были связаны с популяционной генетикой (Antlfinger, 1982; Beattie, 1976; Levin, Kerster, 1967, 1969; Levin et al., 1971). Исследователи пытались выявить так называемый размер «генетического соседства» - то есть участка, на котором произрастают особи растений, взаимно опыляющих друг друга. Однако все эти исследования (как и большинство других) изучали только расстояние перелета между последовательными посещениями.

Впоследствии (70-80-е) к исследованиям перемещений насекомых приступили экологи и этологи, пытавшиеся понять не только следствия, но и причины различий между группами опылителей (Collevatti et al., 2000; Heinrich, 1979; Hodges, Miller, 1981; Waddington, 1980; Waddington, 1981; Waser, 1982; Olesen, Warncke, 1989; Widén, Widén, 1990 и др.).

В связи с проблемой так называемой «биологической безопасности» генетически модифицированных организмов уже в начале XXI века было проведено несколько прикладных исследований потока генов между сельскохозяйственными растениями (Messeguer et al., 2001; Messeguer et al., 2004; Umbeck et al., 1991; Van Deynze et al., 2005 и др.). Благодаря методам молекулярной генетики, эти работы позволяли довольно точно оценить зависимость уровня обмена генами от расстояния. Как правило, при этом не ставилась задача непосредственно изучить закономерности перелетов опылителей, но опыты по исключению какой-либо группы видов позволяют выявить его относительный вклад в общий поток генов. Общий вывод, отмеченный во всех подобных работах, независимо от видов опылителей и растений – распределения расстояний перелетов между последовательными посещениями обладают положительной асимметрией и высоким эксцессом, т.е. преимущественно опылители перелетают к одному из ближайших объектов, лишь изредка совершая дальние перелеты.

Такое поведение в целом согласуется с предсказаниями теории оптимальной фуражировки (Charnov, 1973), согласно которой наибольшая эффективность достигается при перемещениях к ближайшему источнику ресурса. В некоторых случаях это было прямо показано для пчел, в том числе шмелей (Rasmussen, Brødsgaard, 1992; Collevatti et al., 2000).

Однако более детальные исследования показали, что весьма часты и отклонения от такого поведения (Heinrich, 1979; Olesen, Warncke, 1989).

Различия в расстояниях перелетов между разными опылителями одного вида растений исследовались реже. Кроме того, обычно исследовали только пчел (в объеме Apoidea) и колибри. При этом разные виды могут показывать достаточно большой разброс значений среднего расстояния перелета, но значимых различий между этими двумя группами не обнаружено (Waser, 1982). Только в нескольких работах указывается, что самые дальние перелеты между последовательными посещениями совершают бабочки и жуки (Гринфельд, 1978; Waser, 1982; Herrera, 2000).

Попытки оценить темпы удаления опылителей от посещенных объектов, основанные не только на расстояниях последовательных перелетов, встречаются значительно реже. Чаще всего в таких исследованиях используются распределения углов между двумя последовательными перелетами, что дает лишь опосредованное представление о скорости удаления от первого посещенного объекта (Levin et al., 1971; Hodges, Miller, 1981; Waddington, 1980; Olesen, Warncke, 1989; Collevatti et al., 2000). Считается, что приближение траектории к прямой уменьшает вероятность повторных посещений цветков, ресурсы в которых уже частично использованы. В согласии с этим объяснением некоторые исследователи отмечают различие в направленности перелетов потребителей нектара и пыльцы. Собирая нектар, пчелы (в том числе шмели) проявляют большую направленность, редко возвращаются к уже посещенному цветку (Hodges, Miller, 1981; Zimmerman, 1982).

Таким образом, до сих пор остается неясным, как быстро удаляются опылители от посещенных ими объектов с ростом числа промежуточных посещений. Прямых данных на этот счет нет ни для одной группы опылителей, которые могут существенно отличаться между собой, что должно привести и к разнице в динамике распространения ими пыльцы. Кроме того, ощущается существенная нехватка данных по перемещениям опылителей, не относящихся к шмелям и колибри.

Логично предположить, что перемещения опылителей зависят от особенностей пространственного расположения растений. В некоторых работах указывается, что с уменьшением плотности средняя дальность перелетов возрастает (Beattie, 1976; Levin, Kerster, 1969 и др.).

Различия в упорядоченности расположения растений также могут влиять на фуражировочное поведение опылителей. На участках с равномерным расположением шмели показали более высокую степень направленности своих движений (измеренную как угол поворота между последовательными посещениями), реже совершали повторные посещения и перелетали в среднем на меньшее расстояние между цветками (Cartar, Real 1997).

Есть также работы, непосредственно оценивающие перенос пыльцы и генов в растительных популяциях. Основной вывод, который можно сделать при анализе этих работ, непосредственно измеряющих поток пыльцы или генов (не всегда подчеркиваемый авторами) – расстояние переноса пыльцы превышает расстояния перелетов опылителей между последовательными посещениями.

Отмеченная выше склонность опылителей перелетать к ближайшему объекту (Rasmussen, Brødsgaard, 1992; Collevatti et al., 2000) может приводить к распределению пыльцы между соседними цветками (или соцветиями), результатом чего будет высокий процент гейтоногамии (опыления пыльцой той же особи), по генетическим последствиям не отличимой от самоопыления.

В конце главы приводится обзор используемых в антэкологии методов оценки числа пыльцевых зерен на теле насекомых-опылителей (Длусский и др., 2000; Escaravage, Wagner, 2004; Kearns, Inouye, 1993; Kwak et al., 2005; Lamborn, Ollerton, 2000; Patton, Turner, 1985; Philipp et al., 2006; Yeboah Gyan, Woodell, 1987; Zych, 2002, 2007).

Из литературных данных следует, что больше всего пыльцы на теле переносят общественные пчелы (Escaravage, Wagner, 2004). Из остальных групп, по-видимому, относительно больше пыльцы на теле переносят жуки (Escaravage, Wagner, 2004; Zangerl, Berenbaum, 2009).

Глава 2. Материалы и методы

1. Перемещения насекомых-опылителей между опыляемыми растениями

В качестве модельных растений выбирали массово цветущие виды, образующие достаточно большие скопления без примеси других цветущих видов с близким спектром опылителей. Выбор насекомых определялся массовостью вида и легкостью его идентификации в полевых условиях. Используемые в работе виды растений и насекомых, время и место проведения исследований и объем собранных данных по перелетам опылителей приведены в табл. 1.

Чаще всего учитывались перелёты опылителей между единицами привлечения (Фегри, Пейл, 1982), т.е. цветками (для лютика и герани) и соцветиями (для всех остальных видов). Только на полянах с сильно разреженными одуванчиками изучали перелёты шмелей и андрен между отдельными растениями. В дальнейшем класс объектов (цветки, соцветия или растения), между которыми наблюдали перелёты, будет называться учётной единицей.

Отслеживали перелёты от момента обнаружения особи до того, как она улетала за пределы видимости или прекращала перелёты. Если при этом удавалось проследить только один перелёт, он не учитывался.

Если насекомое последовательно посетило n учётных единиц A_1, A_2, \dots, A_n , то расстояния между всеми посещенными учётными единицами группировались в соответствии с количеством посещений опылителя между ними в $n-1$ группу:

1. - расстояния между двумя последовательно посещенными учётными единицами (таких перелётов было $n-1$: $A_1A_2, A_2A_3, \dots, A_{n-1}A_n$);

2. - расстояния, на которое удалился опылитель через одно посещение (их $n-2$: $A_1A_3, A_2A_4, \dots, A_{n-2}A_n$);

$n-1$. - расстояние, на которое удалился опылитель через $n-1$ посещений (это единственный перелёт между первой и последней в ряду посещений учётной единицей A_1A_n). Т. о., если удалось наблюдать $n-1$ последовательных перелётов между n учётными единицами, то измерялось $n(n-1)/2$ расстояний. Расстояния измеряли по прямым, лежащим в горизонтальной плоскости, т.е. между проекциями учётных единиц на поверхность почвы.

2. Посещение растений в центре и на периферии скоплений

Исследования проводили в июне-августе 2008 года на Звенигородской биостанции МГУ. В качестве модельных растений выбраны виды, образующие большие скопления без примеси других цветущих видов с близким спектром опылителей: сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria* L. (Ariaceae), ромашка непахучая *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip. (Asteraceae) и герань болотная *Geranium palustre* L. (Geraniaceae).

Экспериментальные площадки представляли собой густые скопления цветущих растений, на периферии которых, в нескольких метрах от основного массива, росли отдельные особи. При этом расстояния между растениями внутри центральной части скопления были на порядок меньше, чем между растениями на периферии и расстояния от периферических растений до центра скопления. Для сныти исследования проводились на двух участках, различавшихся временем и местом цветения, поэтому данные по ним анализировались отдельно.

Для оценки репродуктивного успеха растений сныти подсчитано число завязавшихся семян на простых зонтиках особей, растущих в центре скоплений и

на периферии. На каждом участке в каждой подгруппе собрано по десять сложных зонтиков.

Таблица 1. Время и место проведения полевых исследований по перемещениям опылителей, объемы выборок

¹ Валдайский р-н Новгородской обл.; ²Тулльская обл.; ³Одинцовский р-н Московской обл.;

⁴Суземский р-н Брянской обл.

^aучетная единица – тот тип объектов, перелеты опылителей между которыми исследовались (см. текст); ^b число перелетов - это число последовательных перелетов (см. текст)

Насекомое	Растение	Учетная единица ^a	Период наблюдений	Место наблюдений	Число особей	Число перелетов ^b
<i>Bombus lucorum</i>	<i>Taraxacum officinale</i>	Растение	30.05-06.06.2004	д. Новотроицы ¹	18	100
		Соцветие			12	73
<i>Bombus agrorum</i>	<i>Vicia cracca</i>	Соцветие	1.06-10.06.2005	г. Алексин ²	16	116
<i>Andrena hemorrhoa</i>	<i>Taraxacum officinale</i>	Растение	07.06-12.06.2004	д. Новотроицы ¹	30	88
<i>Eristalis arbustorum</i>	<i>Seseli libanotis</i>	Соцветие	1.07-06.07.2004	ЗБС МГУ ³	22	74
	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Соцветие	15.06-15.07.2005	г. Алексин ²	29	136
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	<i>Ranunculus acris</i>	Цветок	13.06-22.06.2004	д. Новотроицы ¹	22	122
	<i>Geranium palustre</i>	Цветок	15.08.2008	ЗБС МГУ ³	7	27
<i>Syrphus ribesii</i>	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Соцветие	10.06-14.06.2008	д. Чухраи ⁴	31	129
<i>Helophilus pendulus</i>	<i>Geranium palustre</i>	Цветок	15-20.08.2008	ЗБС МГУ ³	20	114
<i>Phaonia basalis</i>	<i>Geranium palustre</i>	Цветок	15-16.08.2008	ЗБС МГУ ³	20	78
<i>Sarcophaga carnaria</i>	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Соцветие	22-23.06.2005	г. Алексин ²	6	35
<i>Leptura flava</i>	<i>Aegopodium podagraria</i>	Соцветие	14-16.07.2008	ЗБС МГУ ³	11	35
<i>Pieris brassicae</i>	<i>Scabiosa ochroleuca</i>	Соцветие	1.08-10.08.2005	г. Алексин ²	8	75
	<i>Geranium palustre</i>	Цветок	25.08.2008	ЗБС МГУ ³	5	39

Для учетов посещения произвольно выбирали несколько цветущих соцветий или цветков (у герани) в центре скопления и у удаленных особей на периферии последнего. Учитывали все прилеты насекомых за 10-минутные интервалы. В каждый интервал вели наблюдения за несколькими соцветиями или цветкам, чтобы снизить промежуток между последовательными наблюдениями одного объекта.

Для выявления влияния плотности самого скопления проводили наблюдения за посещением небольшого разреженного скопления сныти. Для выявления возможного влияния краевых эффектов отдельно исследовали посещения насекомыми четырех цветков на краю густой части скопления.

Объем собранных данных приведен в табл. 2.

Таблица 2. Объем собранных данных по посещениям насекомыми центральной и периферической частей скоплений растений

Растение	Тип наблюдений	Суммарное время наблюдений, мин	Число посещений
сныть, участок 1	центр скопления	1420	293
	периферия скопления	2630	635
сныть, участок 2	центр скопления	1040	163
	периферия скопления	2040	397
	разреженное скопление	510	60
ромашка	центр скопления	1600	108

3. Подсчет пыльцы на теле насекомых-опылителей

Летом 2007 и 2008 г.г. на территории Звенигородской биостанции МГУ на цветках насекомых собирали и фиксировали в 70% этаноле. Пыльцу с тела насекомого счищали кисточкой и смывали в спирт в ту же пробирку, в которой хранили данную 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. Пыльцу, которая могла остаться на кисточке, также смывали в спирт. Предварительная проверка под бинокулярным микроскопом показала, что после этого сколько-нибудь значимых количеств пыльцы на кисточке также не остается. Спирт в пробирке взбалтывали, чтобы отделить пыльцевые зерна от стенок.

После всех этих действий спирт из пробирки отбирали пипеткой небольшими количествами (их объем зависел от обнаруженной концентрации пыльцы). Содержание пыльцы в пробе оценивали с помощью четырехклеточной камеры Горяева. По необходимости, в пробирку добавляли воду, чтобы смыть оставшуюся пыльцу. Подсчет прекращали после того, как в нескольких последовательных пробах не обнаруживали ни одного пыльцевого зерна.

Исследовали представителей трех семейств растений, различающихся размером пыльцы: Apiaceae (мелкая), Asteraceae (средняя), Geraniaceae (очень крупная). Исследованные виды насекомых-опылителей различались по размеру, опушенности и характеру питания. Мы исследовали девять видов (собирали по 25 особей каждого вида насекомых на данном растении): жуки-мягкотелки *Cantharis livida* (Coleoptera: Cantharididae), собранные на жабрице порезниковой *Seseli libanotis* (Apiaceae); толкунчики *Empis tesseolata* (Diptera: Empididae), собранные на купыре *Anthriscus sylvestris*; мухи-журчалки (Diptera: Syrphidae): *Sphaerophoria menthastris*, собранная на ромашке *Tripleurospermum inodorum* (Asteraceae) и дуднике *Angelica sylvestris* (Apiaceae), *Helophilus pendulus* (собран на герани), *Eristalis nemorum* (собран на сныти) и *E. arbustorum*; мухи *Phaonia basalis* (Diptera: Muscidae), собранная на сныти *Aegopodium podagraria* (Apiaceae), чертополохе *Cordus crispus* (Asteraceae) и болотной герани *Geranium palustre* (Geraniaceae) *Sarcophaga carnaria* (Diptera: Sarcophagidae), собранная на жабрице и *Lucilia illustris* (Diptera: Calliphoridae).

4. Краткие характеристики модельных видов

Приведены краткие экологические характеристики как опылителей модельных видов насекомых.

Глава 3. Закономерности перемещения насекомых во время фуражировки

1. Перелеты между последовательно посещенными объектами

Во всех исследованных случаях нормированные средним расстоянием между учетными единицами на участке длины перелетов оказываются независимыми от плотности. Следовательно, по крайней мере, в исследованном диапазоне значений плотности растений поведение опылителей единообразно, поэтому в дальнейшем мы объединили данные, полученные на разных участках. Из этого результата также следует невозможность экстраполировать оценки расстояний переноса пыльцы, полученные в густых искусственных посадках, на более разреженные природные популяции, в которых пыльца будет переноситься на большее расстояние.

Распределения расстояний между последовательными посещениями всех, кроме одного, исследованных видов насекомых-опылителей между посещаемыми объектами имеет отрицательную асимметрию и высокий эксцесс, отмечаемые всеми авторами, изучавшими перемещения опылителей, в т.ч. колибри. Таким образом, все опылители имеют тенденцию чаще всего посещать один из относительно близко расположенных объектов, в то время как дальние перелеты редки (рис. 1а).

Единственное исключение – это перелеты жуков *Leptura flava* (Cerambycidae) между соцветиями купыря, распределенные с отрицательным эксцессом, т.е. со слабо выраженным пиком в распределении расстояний перелетов между последовательными посещениями (рис. 1б). Фуражировочное поведение жуков значительно отличалось от такового других исследованных опылителей. Они крайне редко «целенаправленно» перелетали от соцветия к соцветию – обычно они совершали длительные облеты скопления, лишь изредка садясь на растения для питания. Видимо, именно поэтому распределение дальностей их перелетов ближе к равномерному. Указания на подобное поведение других видов жуков можно встретить и у других авторов (Гринфельд, 1978; Englund, 1993), хотя

прямых данных о параметрах распределения расстояний перелетов в этих работах нет.

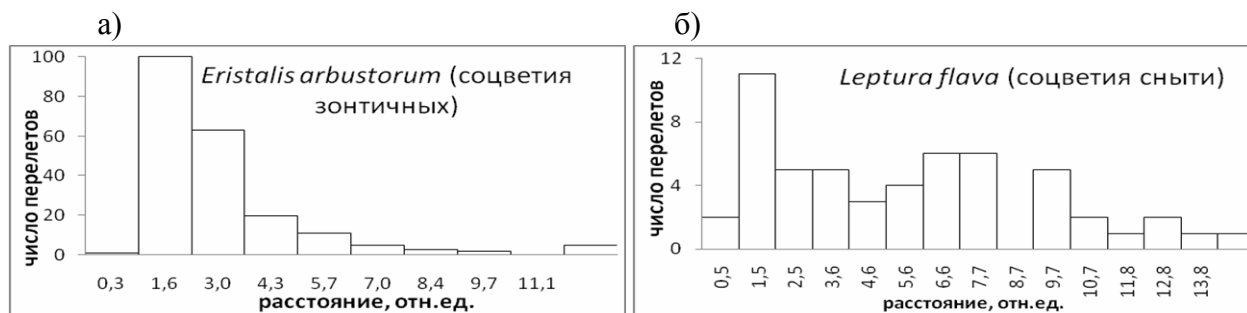


Рис. 1. Сравнение распределения расстояний между последовательно посещенными соцветиями для двух видов опылителей зонтичных растений

Исследованные виды насекомых значительно различаются по среднему расстоянию перелетов между последовательными посещениями ($F=12,67$; $p<0,001$ для логарифмированных данных). В среднем на наибольшее расстояние между последовательно посещенными объектами перелетают бабочки и жуки, а на наименьшее – шмели и андрены. Множественные сравнения (критерий Ньюмена-Кеулса), однако, показывают, что многие из этих различий незначимы, но описанный выше вывод сохраняется.

Также отдельно сравниваются посетители однотипных объектов - соцветий зонтичных и цветков герани (рис. 2). На всех исследованных модельных объектах бабочки и жуки перелетают на наибольшие расстояния между посещаемыми объектами, а перепончатокрылые – на наименьшее. Перелеты мух занимают промежуточное расстояние, при этом перелеты мух-журчалок длиннее, чем у мух из мускоидного комплекса.

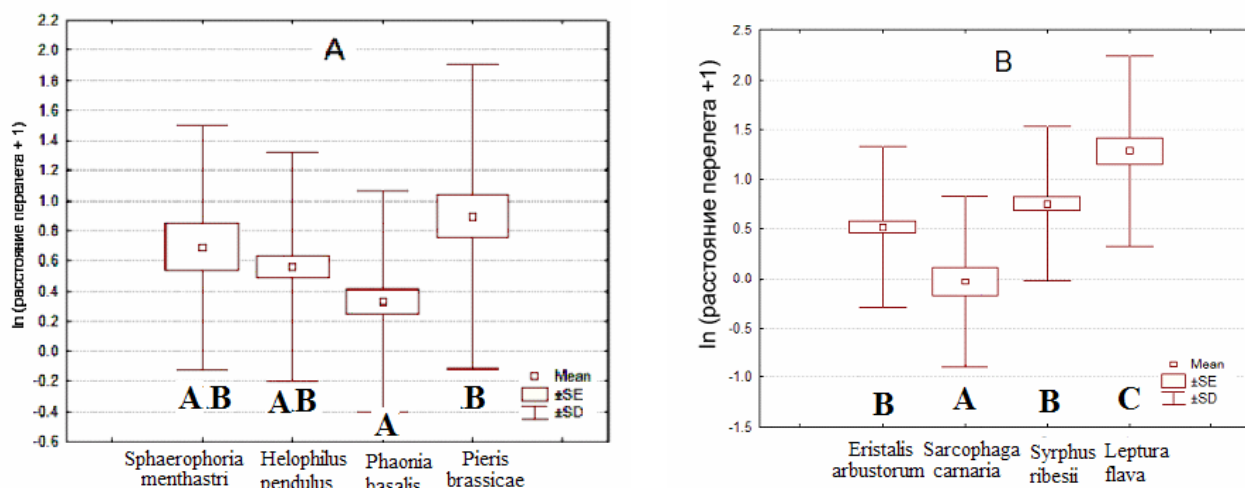


Рис. 2. Распределения натуральных логарифмов расстояний перелетов опылителей между последовательно посещенными цветками герани (А) и соцветиями зонтичных(В). Буквы под графиками распределений отражают значимость различий: виды, не имеющие общей буквы, имеют значимо различающиеся средние значения.

2. Динамика удаления опылителей от первого посещенного объекта

Для описания удаления опылителей от первого посещенного объекта мы использовали два метода – регрессионную зависимость удаления от числа промежуточных посещений и динамику изменения медиан перемещений между посещенными учетными единицами. Последний метод представляется нам более адекватным из-за того, что линейная регрессия усредняет все перелеты, не позволяя точнее отследить динамику изменения расстояния между последовательными перемещениями, а ненормальное распределение перелетов (меняющееся с ростом числа промежуточных посещений) не позволяет сравнивать линии регрессии для разных видов.

В динамике изменения медиан расстояний удаления с увеличением числа посещений можно выделить два основных типа: монотонное увеличение – *Bombus lucorum* и *Andrena haemorrhoa* (перелеты между растениями одуванчиков), *Sarcophaga carnaria*, *Sphaerophoria menthastri* и *Pieris brassicae* (перелеты между цветками герани) – и постепенный выход на плато (примеры см. на рис. 3).

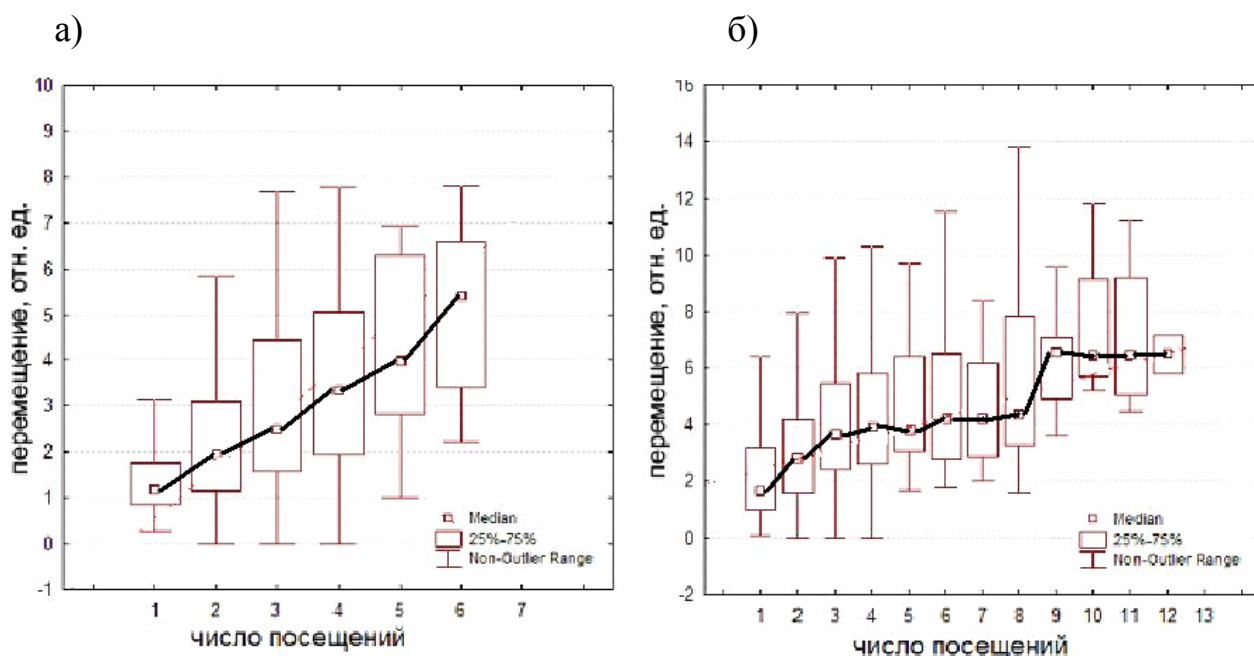


Рисунок 3. Динамика изменения медиан расстояний перелетов с ростом числа промежуточных посещений: а) одиночных пчел *Andrena haemorrhoa* между посещенными растениями одуванчика; б) шмелей *Bombus agrorum* между посещенными соцветиями мышиного горошка

Выход на плато означает, что, начиная с некоторого количества перелетов, насекомые перестают удаляться от первой посещенной учетной единицы, то есть область их фуражировки ограничена. Важно отметить, что это не связано с приближением к границам участка произрастания растений. Такое поведение графика можно интерпретировать как указание на то, что насекомые при фуражировке используют небольшую территорию внутри скопления растений. Последующее за участком плато новое возрастание расстояний, по-видимому, постепенное перемещение на новую территорию с последующим выходом на новое плато.

Всё это приводит к тому, что пыльца распространяется между близко расположенными особями и размер «генетического соседства» оказывается ограниченным несколькими средними расстояниями. Так как пыльца (особенно в случае соцветий) переносится не во многих последовательных посещениях (хотя и более, чем в одном), то, по-видимому, размер этого участка фуражировки соответствует размеру «генетического соседства».

Причина такого поведения, по-видимому, состоит в том, что опылители в условиях неравномерно распределенного ресурса выбирают относительно обильный участок, после использования которого перемещаются к следующему.

Заметим, что обычно выход на плато отсутствует у видов, по которым нам не удалось собрать достаточно данных по последовательным посещениям – так что, возможно, они при фуражировке также ведут себя подобным образом (возможно, они достигают границ своих участков за большее число посещений).

Тот факт, что шмели и андрены при перелетах между растениями одуванчика не показывают выхода на плато (несмотря на достаточное количество наблюдений), возможно, объясняется тем, что в случае очень разреженного скопления именно отдельные растения являются такими богатыми ресурсами участками, перемещения внутри которых мы не отслеживали.

3. Эффективность использования растений опылителями

Как андрены *Andrena haemorrhoa*, так и шмели *Bombus lucorum* предпочитали посещать те растения, которые были относительно богаче соцветиями. В тех случаях, где набрано достаточное количество данных, t-тест показал значимое превышение среднего числа соцветий на посещенных растениях над средним числом соцветий на растении на участке.

Мухи *Eristalis arbustorum* и *Sarcophaga carnaria* не выявили такой закономерности; в подавляющем большинстве случаев средние диаметры посещенных соцветий купыря *Aegopodium podagraria* (Ariaceae) и средние диаметры соцветий на участке значимо не различались. По-видимому, это объясняется тем, что диаметр соцветия купыря гораздо хуже характеризует предлагаемые им ресурсы, чем число соцветий на растении одуванчика.

Только для андрен отмечена зависимость числа соцветий на посещенных растениях от плотности последних: на более разреженных участках они чаще посещали обильнее цветущие растения. Стоит отметить, что перелеты пчел изучались на две недели позже, чем перелеты шмелей, и растения несли меньше цветущих соцветий.

Характер использования растений одуванчика схож для шмелей и одиночных пчел: оба вида в среднем посещают около 40% соцветий ($0,39 \pm 0,622$ у андрен и $0,38 \pm 0,613$ у шмелей), при этом относительно больше соцветий они посещают на более разреженных участках и на менее обильно цветущих растениях.

Из полученных данных следует, что гейтоногамия при опылении шмелями и одиночными пчелами чаще должна иметь место у растений, растущих в густых скоплениях. Подобные паттерны поведения находятся в согласии с прежними данными о перемещениях опылителей и обычно объясняются на основе эргономических соображений (например, Goulson, 2000).

Наши данные о поведении перепончатокрылых, по-видимому, говорят о том, что в условиях более обильного ресурса (в которых оказались шмели, по сравнению с андренами) они не выбирают для посещения растения с большим количеством соцветий – или, по крайней мере, они чаще посещают цветы с

меньшим количеством соцветий. Это можно объяснить тем, что в том случае, если растения в целом несут больше соцветий, то большая часть растений может оправдать затраты на перелет к ним и сбор пыльцы и нектара.

Глава 4. Различия в предпочтении опылителями скоплений растений разной плотности

Только в случае болотной герани обнаружены значимые различия в числе посещений в минуту. На обоих участках со снытью и на участке с ромашкой этот показатель не отличался значимо в центре и на периферии скоплений. Отсутствие различий в потенциальном репродуктивном успехе центральных и периферических растений сныти также согласуется с этими результатами (для обоих участков $p > 0,7$ в t-критерии Стьюдента).

Как видно из рис. 4, у сныти состав опылителей в центре и на периферии скоплений различался даже на уровне семейств и отрядов. На обоих участках со снытью доля жуков (преимущественно *Cerambycidae* и *Mordellidae*) была практически одинаковой в центре и на периферии, в то время как доля настоящих мух выше на периферии, а пчел (преимущественно *Halictidae*) – наоборот, в центре. При этом на первом участке доля мух превышала долю жуков, а на втором – наоборот. Основными посетителями ромашки как в центре, так и на периферии скопления были мухи-журчалки (*Syrphidae*). Все остальные группы представлены лишь единичными посещениями. Основные посетители герани в центре и на периферии скоплений также различались: в центре это были журчалки, а на периферии – мухи других семейств, в основном *Muscidae*. Также цветки герани изредка посещали пчелы (преимущественно *Halictidae*) и бабочки.

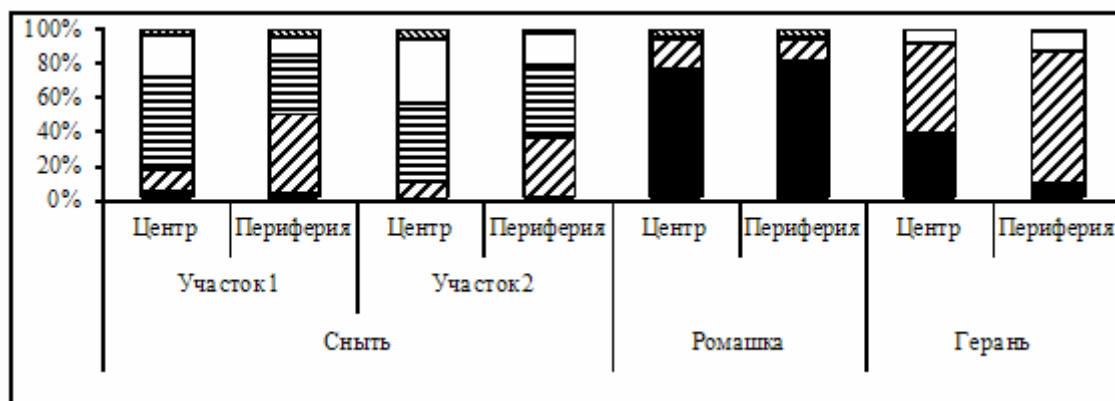


Рис. 4 Основные группы опылителей исследованных растений в центре и на периферии скоплений:

- мухи-журчалки (*Syrphidae*),
- ▨ мухи мускоидного комплекса,
- ▧ жуки, □ пчелы, в том числе шмели, ▩ иные

Более детально изучены посещения некоторых видов опылителей, легко различимых непосредственно на растениях. Подавляющее большинство исследованных насекомых предпочитало посещать цветки (или соцветия) в густой центральной части скопления, и только два вида – *Phaonia basalis* (Diptera, Muscidae) и *Leptura flava* (Coleoptera, Cerambycidae) – статистически значимо чаще посещали разреженную периферию. Такое необычное поведение эти виды показали во всех исследованных случаях (*P. basalis* – на обоих участках со снытью и на герани, а *L. flava* – на обоих участках со снытью). В качестве примера на рис. 5 и рис. 6 приведены данные по посещаемости опылителями для первого скопления сныти.

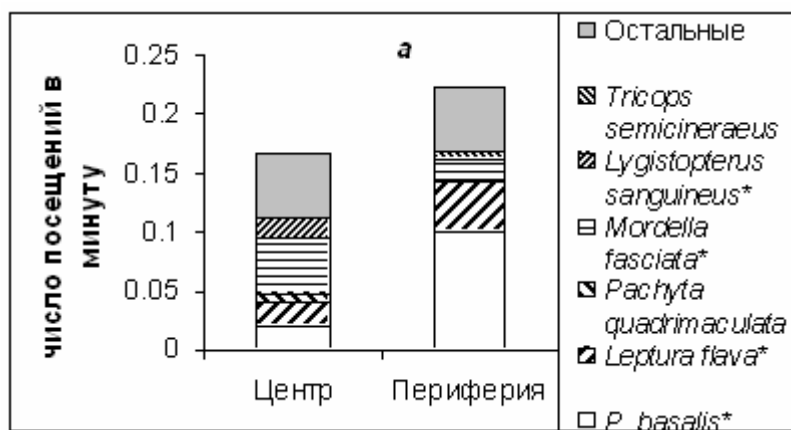


Рис. 5. Частота посещений некоторыми видами опылителей растений в центре и на периферии скопления сныти *Aegopodium podagraria* (Ariaceae)

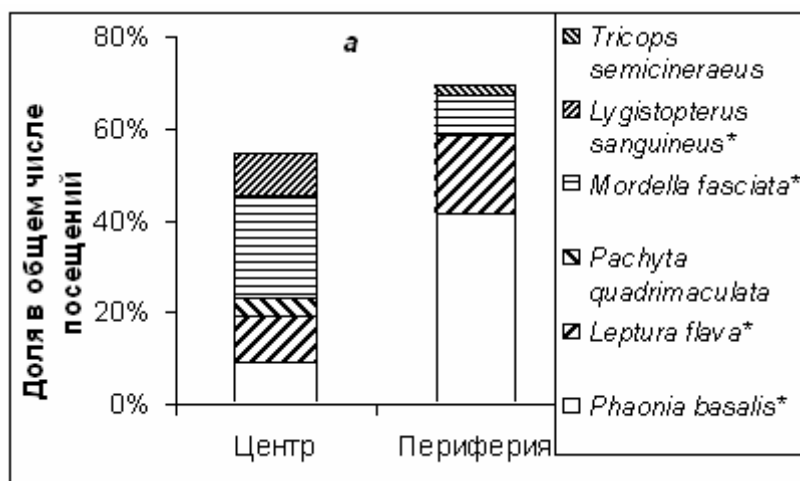


Рис. 6. Доля в общем числе посещений некоторыми видами опылителей растений в центре и на периферии скопления сныти *Aegopodium podagraria* (Ariaceae)

Дополнительные исследования говорят о том, что обнаруженные различия связаны именно с плотностью распределения растений. Их причины, однако, остаются неясными. Наиболее обоснованной представляется версия о конкуренции. Таким образом, у насекомых-опылителей может существовать еще один параметр, позволяющий им разделять свои ниши.

Основной вывод, который можно сделать из полученных данных, – на генный поток между растениями внутри одной популяции может быть наложено дополнительное ограничение, действующее на достаточно малых расстояниях. Пыльца из густой центральной части скопления, по-видимому, принимает малое участие в опылении периферических растений (и отдельных малых разреженных скоплений). Это различие будет усиливаться, если в опылении данного вида растений велика роль мух мускоидного комплекса по сравнению с другими опылителями (случай герани в нашем исследовании) – это может привести к снижению общей частоты посещения цветков у периферических растений.

Глава 5. Анализ пыльцы на теле насекомых

Примененный нами метод подсчета пыльцы выявил значительно большее ее количество на теле насекомых, чем сообщается в других работах. Например, средние значения количества пыльцевых зерен на теле всех групп посетителей пастернака (различные мухи и божьи коровки) не превышали полутысячи в работе Зангерла и Беренбаума (Zangerl, Berenbaum, 2009); та же ситуация с опылителями борщевика – по данным Зыха (Zych, неопубл. данные), в то время как исследованные нами посетители зонтичных несли тысячи пыльцевых зерен. По-видимому, другие методы недоучитывают часть находящейся на теле пыльцы.

Для насекомых, пойманных на зонтичных и сложноцветных, дисперсионный анализ показал наличие значимых различий между разными видами опылителей по общему количеству переносимой на теле пыльцы (в обоих случаях $p < 0,0000$). Ожидаемо, что наименьшее количество пыльцы, значимо отличающееся от всех других видов, обнаружено на почти не касающейся телом соцветия самой мелкой из исследованных мух *Sphaerophoria menthastri* (Diptera, Syrphidae). Сравнимый с ней по размерам жук *Cantharis livida* (Coleoptera, Cantharididae) активно ползает по соцветиям и переносит гораздо больше пыльцы. Наибольшее количество пыльцы (также значимо отличающееся от остальных видов) обнаружено на теле крупных опушенных сирфид *Eristalis nemorum* (Diptera, Syrphidae) и толкунчиков *Empis tesseolata* (Diptera, Empididae). Последнее неожиданно, так как толкунчики ходят по соцветиям на длинных ногах и, по-видимому, собирают пыльцу не с тех зонтиков, на которых питаются, а с соседних, касающихся их тела. На сложноцветных *Sph. menthastri* переносит достоверно меньше пыльцы, чем два других исследованных вида, что также связано с ее малым размером. Количество пыльцы на теле обоих исследованных видов опылителей болотной герани значимо не различаются.

Неожиданным оказалось отсутствие корреляции (табл. 3) между объемом и количеством кон- и гетероспецифической пыльцы на теле насекомых (т.е. соответственно пыльцы того вида, на котором было собрано насекомое, и пыльцы иных растений). Таким образом, по-видимому, пыльца растений разных видов не конкурирует друг с другом за место на теле опылителей.

Данные по суммарным количеству и объему пыльцы чаще всего также дают согласованные данные. Отметим, что в случае опылителей герани *Helophilus pendulus* ожидаемо несут на теле значимо больший объем пыльцы, чем *Phaonia basalis*, а на зонтичных журчалка *Eristalis nemorum* несет значимо больше пыльцы, чем толкунчик *Empis tesseolata* – при учете количества пыльцевых зерен эти пары видов не различались. В случае опылителей герани это можно связать с большей

долей герани в пыльце на теле *H. pendulus* – она дает существенный вклад в объем, но не в число пыльцевых зерен.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции количества пыльцы того вида растений, на котором было собрано насекомое, с количеством пыльцы иных видов растений на теле насекомых. Значимые коэффициенты корреляции отмечены звездочкой.

Обозначения видов насекомых: EN – *Eristalis nemorum*; ET – *Empis tesseolata*; HP – *Helophilus pendulus*; LI – *Lucilia illustris*; PB – *Phaonia basalis*; SC – *Sarcophaga carnaria*; SM – *Sphaerophoria menthastri*

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

Стоит также отметить высокую изменчивость доли конспецифической пыльцы на теле насекомых одного вида, посещающих один и тот же вид растений. Это говорит не только о невысокой степени цветочного постоянства, а и о существовании индивидуальных предпочтений – одни особи чаще посещают одни виды растений, а другие – иные.

Сравнение объемных долей конспецифической пыльцы дает результаты, отличные от таковых при использовании долей в общем числе пыльцевых зерен. Хотя количество пыльцы зонтичных на всех семи видах насекомых, собранных на представителях этого семейства, превышало 90%, только на трех видах (жуки *Cantharis livida*, журчалки *Sphaerophoria menthastri* и серые мясные мухи *Sarcophaga carnaria*) объемная доля пыльцы зонтичных достигала настолько больших значений. В то же время на сложноцветных и на герани объемная доля пыльцы этих растений превышала «количественную». 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.

Глава 6. Поведение насекомых-опылителей и особенности переноса ими пыльцы

Полученные нами данные говорят о том, что на репродуктивную структуру популяций растений с широким кругом опылителей должен влиять состав их опылителей. Область применения наших выводов – большие, достаточно плотные (с расстояниями от нескольких до нескольких десятков сантиметров между цветками, соцветиями или отдельными растениями) скопления растений. По-видимому, под такое ограничение попадают в основном травянистые растения.

В пределах исследованных нами плотностей относительные расстояния перелетов всех опылителей между последовательными посещениями (т.е. нормированные средним расстоянием между учетными единицами на исследованном участке) не зависят от плотности растений. Следовательно, в более разреженных популяциях насекомые будут перелетать (и, соответственно, переносить пыльцу) на пропорционально бóльшее расстояние, чем в более густых.

В то же время, плотность растений существенно влияет на состав посещающих их насекомых. Зависимые от плотности различия в составе опылителей проявляются уже в центральной и периферической частях одного и того же скопления, то есть растения, разделенные всего лишь несколькими метрами, могут посещаться разными видами насекомых. По составу опылителей разреженная периферическая часть скопления в итоге оказывается более близкой к удаленному разреженному скоплению, сходному с ней по плотности, чем к более близкой густой центральной части своего же скопления.

Наиболее вероятной причиной обнаруженных различий между видами в предпочтении скоплений растений разной плотности нам представляется конкуренция, однако строгих доказательств у нас пока нет. Тем не менее, вполне разумным представляется предположение, что плотность растений может оказаться еще одним фактором, по которому могут разделяться экологические ниши опылителей.

Внутри скоплений одинаковой плотности перенос пыльцы может быть ограничен из-за особенностей перемещений опылителей. Насекомые не используют одновременно всю площадь скопления, а вначале посещают все (или большинство) объектов (цветков или соцветий) на некотором небольшом участке (размером 4-5 средних расстояния между ними), после чего постепенно перемещаются к другому такому же участку. Таким поведением насекомые, по-видимому, увеличивают эффективность использования растений в крупных скоплениях.

Так как перелет к новому участку обычно происходит после десятка посещений, основное количество пыльцы, собранное насекомым на данном цветке или соцветии, будет оставаться на цветках растений, расположенных в пределах этого участка, который, таким образом, и является типичным размером «генетического соседства» у растений с широким кругом опылителей. Стоит отметить, что среди близко расположенных соцветий или цветков скорее всего будут и принадлежащие одной и той же особи, что в итоге будет приводить к гейтоногамии и снижать число индивидуальных растений, скрещивающихся друг с другом.

Единственным исключением из этого правила являются бабочки и жуки. И те, и другие перелетают в среднем на существенно большие расстояния, чем мухи и пчелы. Выход на плато мы обнаружил только у белянок *Pieris brassicae* при

перелетах между соцветиями в относительно небольшом скоплении скабиозы *Scabiosa ochroleuca*, где не было достаточно пространства для дальнейшего удаления. Видимо, этот выход на плато нетипичен для этих насекомых (по крайней мере, в исследованном нами пространственном масштабе).

Мы склоняемся к мнению, что реально агентами дальнего переноса пыльцы (соответственно, уменьшающими генетическую дифференциацию растительной популяции) являются именно жуки. Во-первых, в отличие от всех остальных опылителей, они совершают гораздо больше перелетов на дальние расстояния. Во-вторых, бабочки, по-видимому, переносят достаточно мало пыльцы на теле, в то время как жуки (в сравнении с другими насекомыми сходного размера) переносят относительно много пыльцы.

В тех местностях, где данное растение преимущественно опыляется жуками, его популяции будут более единообразны, чем в тех, где основную долю их опылителей составляют мухи. Изменение состава опылителей в зависимости от сезона может привести к различиям в уровне гетерогенности семян, появившихся в разные периоды одного года. Еще большую роль в переносе пыльцы на дальнее расстояние должны играть общественные пчелы, так как количество переносимой ими пыльцы может на порядки превышать таковое других опылителей (Escavavage, Wagner, 2004). Растения, опыляемые мухами, по-видимому, должны отличаться наибольшей степенью генетической дифференциации. Так как значительное число их перелетов все равно ограничено описанными выше участками размером 4-5 средних расстояния между цветками (или соцветиями) в скоплении, даже крупные, опушенные мухи-журчалки, несущие количество пыльцы, сравнимое с таковым одиночных пчел (Kearns, 1992), вряд ли значительно увеличивают генный поток между более удаленными растениями.

Выводы

1. Бабочки и жуки перелетают на наибольшие расстояния между посещаемыми объектами, а перепончатокрылые – на наименьшие. Перелеты же мух занимают промежуточное положение, при этом перелеты журчалок длиннее, чем у мух из мускоидного комплекса.

2. Расстояния перелетов опылителей между последовательно посещенными объектами растут пропорционально среднему расстоянию между объектами на участке.

3. Жуки, по сравнению с мухами, пчелами и бабочками, совершают наиболее длинные перелеты между последовательными посещениями, при этом они относительно редко посещают близкорасположенные объекты. Пчелы, мухи и бабочки чаще всего перелетают к одному из ближайших объектов, при этом в среднем перелеты бабочек наиболее длинные, а пчел – наиболее короткие.

4. Бабочки и жуки наиболее быстро удаляются от первого посещенного объекта. Все исследованные мухи проявляют схожие темпы удаления от первого посещенного объекта.

5. При фуражировке на крупных скоплениях растений насекомые используют небольшие по размеру участки внутри них (размером примерно 4 средних расстояния между растениями в скоплении), после чего перелетают к новому такому участку.

6. Состав опылителей одного и того же вида растений различается в скоплениях разной плотности, даже расположенных близко друг от друга. Таким образом, перенос пыльцы между ними ограничен.

7. Как количество, так и объем кон- и гетероспецифичной пыльцы на теле насекомых не зависят друг от друга.

8. Среди всех насекомых общественные пчелы переносят на теле максимальное количество пыльцы, на втором месте идут жуки, переносящие значимо больше пыльцы, чем мухи того же размерного класса, а минимальное количество пыльцы переносят бабочки.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Лысенков С.Н. 2006. Влияние фуражировочного поведения разных групп опылителей на перенос пыльцы между растениями // Природа и история Поугорья. Вып. 4. Калуга: ИЦ Постскриптум. С. 145-150.
2. Лысенков С.Н. 2009. К оценке влияния характера перемещений насекомых-опылителей на динамику переноса пыльцы // Зоологический журнал. Т. 88. С. 193-199 (англ. перевод: Lysenkov S.N. 2009. On the estimation of the influence of the character of insect pollinators movements on the pollen transfer dynamics // Entomological Revue. V.89 p. 143-149).
3. Лысенков С.Н. 2009. Сравнение темпов удаления насекомых-опылителей от первого посещенного цветка (на примере болотной герани) // Тезисы докладов международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2009», секция «Биология». М.: МАКС Пресс. С.129-130.
4. Лысенков С.Н. 2009. Эффективность использования растений одуванчика шмелями и андренами // Труды Ставропольского отделения Российского Энтомологического общества. II Международная научно-практическая конференция «Актуальные вопросы энтомологии». Ставрополь: Аргус. С. 119-121.
5. Lysenkov S.N. 2009. Differences in pollination service in microspatial scale // XV EMPSEB Groeningen. P. 74.
6. Лысенков С.Н. 2009. Частота посещений и состав опылителей на периферии и в центре скоплений растений одного вида // Зоологический журнал. Т. 88. С.1350-1354. (англ. перевод: Lysenkov S.N. 2009. Visitation rates and pollinator sets at the periphery and central parts of single-species plant patches // Entomological Revue. V.89. P. 891-895).