

УДК 595.799

Ю. П. Мухин

## ПОВЕДЕНИЕ ПЧЕЛИНЫХ (INSECTA, APOIDEA) НА ЦВЕТКАХ

Интерес к поведению насекомых на цветке проявляли еще Шпренгель, Кельрейтер и Дарвин. Уже тогда было известно, что если насекомые посещают цветки растений, то у последних образуется больше семян, увеличивается вес каждого из них, улучшаются многие биологические свойства. В настоящее время изучением взаимоотношений насекомого и цветка занимается наука анэкология.

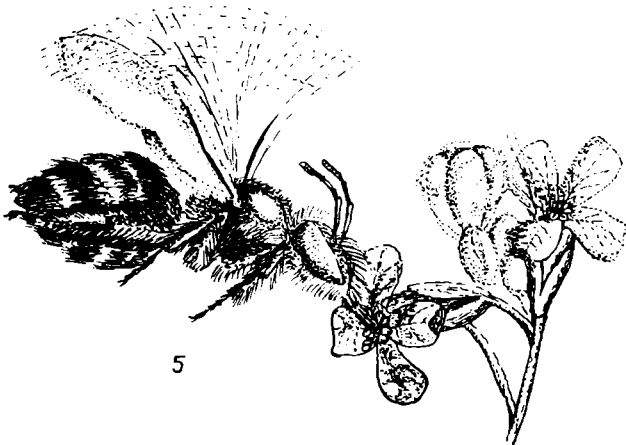
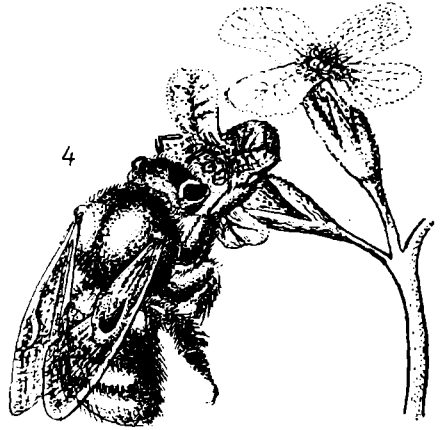
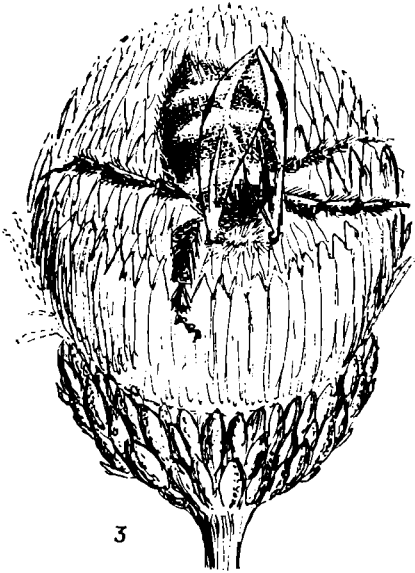
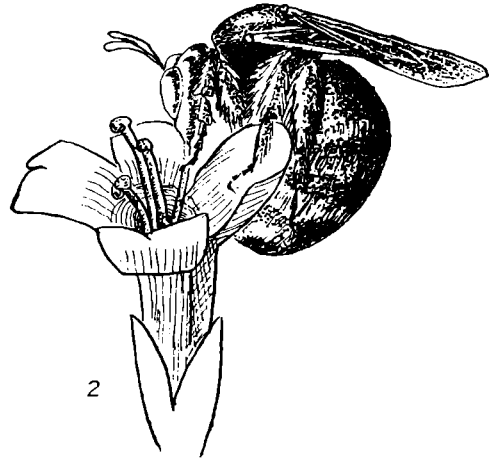
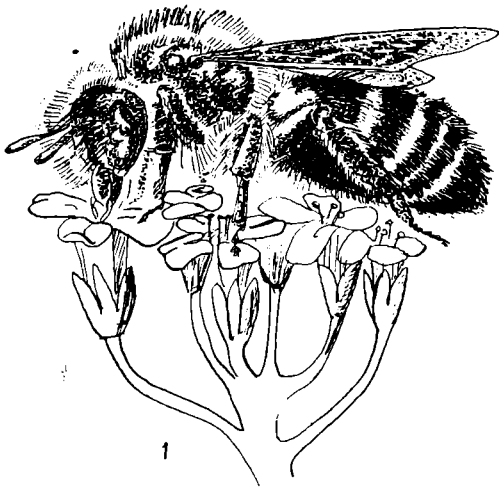
Исследователи неоднократно пытались найти зависимость между поведением насекомого на цветке и эффективностью опыления. Для этой цели предлагались оригинальные способы и формулы, в которых учитывались различные особенности строения и поведения пчелиных (например, Мельниченко, 1934 и др.). Эффективность работы опылителя связывалась с длиной хоботка, целью посещения цветка, положением насекомого на цветке, соотношением их размеров, а также скоростью работы — количеством цветков, посещаемых опылителем в одну минуту, или продолжительностью нахождения насекомого на цветке, и временем, затрачиваемым на перелет с одного цветка (соцветия) на другой (Берг, 1964; Панкратова, 1968; Шароватов, 1968 и др.). Было установлено, что поведение пчелиных зависит от строения цветка и строения насекомого (Давыдова, 1948; Шванвич, 1952, 1956; Финфельд, 1956, 1962). Подчеркивалось (Первухина, 1970), что цветки тропических и эпифитных орхидных обладают наиболее сложным механизмом опыления, который может быть приведен в действие только одним видом насекомых. А. Л. Тахтаджан (1964) это объясняет тем, что специализация насекомых помогает более надежному опылению с меньшей затратой пыльцы и энергии опылителя. Насекомые точно определяют локализацию частей цветка и принимают определенную позу с соответствующей постановкой ног. Волоски и другие приспособления заставляют насекомое применять такую позу, при которой его тело контактирует с пыльниками и рыльцем.

Наблюдения за поведением пчелиных, проведенные нами в 1972—1976 гг. на цветках крестоцветных и растениях других семейств (сложноцветные, губоцветные и т. д.), позволяют предположить, что характер работы пчелиных на цветке (выбор определенного способа сбора пыльцы и нектара) определяется типом фиксации, т. е. определенным положением насекомого на цветке.

Анализируя специальные наблюдения и около 2000 фотографий, мы выделили в зависимости от характера поведения и положения насекомого на цветке шесть основных типов фиксации пчелиных: исходный, замковый, статический, висячий, парящий, динамический (термины предлагаются впервые).

**И с х о д н ы й т и п** (рисунок, 1) наблюдается при таком положении опылителя на цветке, которое характерно для позы покоя у видов с конечностями бегательного типа.

В одних случаях, если цветки очень мелкие и собраны в соцветия (корзиночка, щитковидная кисть, щитковидный зонтик и т. д.), а насекомое крупное, оно просто переходит с цветка на цветок, как это делает, например, медоносная пчела на моркови (Панкратова, 1968), некоторые дикие пчелиные на подсолнечнике (Шароватов, 1968), на хлопчатнике (Губин, Вердиева, 1956), на льне-долгунце (Смирнов, 1956). В других случаях (мелкое насекомое и крупный цветок) у растений в процессе



Типы фиксации пчелиных:

1 — исходный; 2 — замковый; 3 — статический; 4 — висячий; 5 — парящий; 6 — динамический.

эволюции выработался яркий венчик из крупных лепестков, служащий одновременно посадочной площадкой (Тахтаджян, 1964). Используя указатели нектара (изменения окраски, шипики, щетинки и т. д.) пчела через трубочку венчика направляется к нектарникам.

В нашем материале фотоснимки, иллюстрирующие исходный тип фиксации, составляют 29,6%. Этот тип фиксации использовали почти все (кроме шмелей) зарегистрированные нами виды опылителей и посетителей цветков крестоцветных, в том числе *Andrena gwynana* Кбу., *A. haemorrhoea* F. на бурачке пустынном; *Halictus lucidulus* Schck. на сурепке, редисе; *Andrena dentiventris* F. Моr., *A. flavipes* Рапз., *A. oralis* F. Моr., *A. truncatilabris* F. Моr. на кардари; *Nomioides minutissima* Rossi на дикой редьке, редисе, гулявнике волжском и другие. Этот тип фиксации отмечен также у *Tetralonia macroglossa* Ill., *Crocisa*, *Megachile*, *Apis* на хатме тюрингской, у многих галиктид и андренид на татарнике, одуванчике и других сложноцветных, у *Andrena flavipes* Рапз. на лютике и т. д.

**Замковый тип** (рисунок, 2). Пчелиные удерживаются на цветках за счет подгибания брюшка к груди таким образом, что части цветка зажимаются между стернитами и тазиками задних конечностей. Такое положение пчелы значительно усиливает сцепление насекомого с цветком по сравнению с исходным типом. Е. Н. Синская (1928) описывает такое поведение домашней пчелы на сарептской горчице. Это самый прочный тип сцепления. В обычных условиях использование фиксации этого типа освобождает заднюю пару конечностей для сбора пыльцы. При скорости ветра около 10 м/сек на цветках остаются только те виды, которые фиксируются по замковому типу (*Andrena flavipes* Рапз и *A. carbonaria* L. на горчице, *A. morio* Guille на молочае). На соцветиях из очень мелких цветков (бурачки, татарник и т. д.) в «замке» зажимаются внешние цветки соцветия. По мере продвижения по цветку зажим ослабляется, а в случае необходимости приводится в действие снова.

**Замковый тип фиксации** широко используется пчелиными, так как облегчает сбор пыльцы и нектара на цветках различного строения. Билатеральная симметрия цветка связана с появлением приспособлений — пластинок, бахромок, шипиков, бугорков для лучшего сцепления насекомого с цветками. Можно предположить, что возникновение зигоморфии цветка обязательно замковому типу фиксации.

У крестоцветных, опыляемых преимущественно короткохоботными пчелиными, радиальная симметрия цветков объясняется преобладанием самоопыления у большинства видов этого семейства. А. Л. Тахтаджян (1964) связывает самоопыление с приспособленностью растений к неблагоприятным условиям — засушливому климату, недостатку опылителей, что вынудило к переходу (возможно вторичному) к самоопылению, как дублирующему механизму, повышающему способность к выживанию.

Олиготрофы крестоцветных *Andrena nobilis* F. Моr., *A. scita* Ev., *A. truncatilabris* F. Моr. на одиночных цветках почти всегда предпочитают замковый тип фиксации. На щитовидных соцветиях замковый тип используется обычно на периферических цветках. На 55,5% фотографий пчелиных на крестоцветных отмечен этот тип фиксации.

**Статический тип** (рисунок, 3), зарегистрирован на 6,9% фотографий. Его наблюдали у пчелиных, посещающих мелкие цветки крестоцветных и крупные цветки некоторых других семейств (мальвовые, вьюнковые) с открытыми, не глубоко расположенными нектарниками. При посещении икотника мелкие (длина 6—8 мм) андрены и галикты

засовывали голову и часть тела до первых сегментов брюшка в цветок так, что последняя пара ног свободно висела в воздухе в согнутом положении. Аналогичным образом пчелы прозопины доставали нектар со дна цветков желтушника прозопины. В конце мая 1975 г. почти все мелкие андрены, галикты и прозопины брали нектар икотника, используя этот тип фиксации.

На цветках других растений этот тип фиксации наблюдается в тех случаях, когда размеры цветка во много раз превышают размеры насекомого. *Systropha curvicornis* Scop и *Tetralonia macroglossa* Ill. В воронковидных цветках *Convolvulus arvensis* L. и *Lavatera thuringiaca* L., опустив хоботок к основанию сросшихся на дне тычинок, распластывают ноги в стороны так, что первая, и обычно вторая пара, упираются в лепестки венчика, а третья пара ног согнута или вытянута в стороны параллельно дорсо-вентральной поверхности тела пчелиного. Они уже не дотягиваются до противоположных лепестков венчика. У паразитических видов *Nomada* и *Crocisa* на тех же цветках наблюдалось то же поведение, что и у их хозяев. По нашим наблюдениям, статический тип фиксации используется пчелиными только при питании нектаром.

При висячем типе (рисунок, 4) фиксации насекомые частично поддерживают тело с помощью крыльев, потому что передние ноги обеспечивают устойчивость при расположении на цветке. Задние ноги полностью освободились для вычесывания пыльцы с поверхности тела насекомого и формирования обножки.

Описанное поведение характерно для ряда видов опылителей крестоцветных — пчелиных из семейства Anthophoridae и Apidae. Висячий тип фиксации представлен на 4,3% фотографий цветков крестоцветных: у *Anthophora erschowi* Fedt. на цветках *Syrenia sessiliflora* Led. и *Sisyrium*; у *Bombus terrestris* L. и *Apis mellifera* L. на *Rorippa*; у *Anthophora fulvitaris* Brullé на *Ribes aureum* Rusch. и в других случаях.

Висячий тип фиксации на крестоцветных регистрировался только в жаркие дни при температуре около +30° С в полуденные часы, т. е. в период интенсивного нектаровыделения.

Парящий тип (рисунок, 5) близок к висячему. Фиксация осуществляется полностью за счет крыльев. Конечности совершенно не принимают участия в поддержании тела насекомого. У опылителей крестоцветных парящий тип наблюдается иногда у некоторых *Anthophora*, *Bombus* и *Apis mellifera* L. при сборе нектара. В. В. Попов (1951) наблюдал самку *Amegilla quadrifasciata* Vill., «сосущей нектар при парении над цветком» люцерны. В наших материалах этот тип зарегистрирован на 1,7% фотографий.

Описанные типы фиксации пчелиных на цветках крестоцветных не исчерпывают всего многообразия типов фиксации. На цветках растений других семейств мы регистрировали еще несколько типов фиксации.

Динамический тип (рисунок, 6) характерен для пчелиных с брюшной щеткой. Положение туловища и конечностей как у исходного типа, но от него отличается тем, что пчела быстро бегаёт по цветку, делая резкие повороты, чтобы привести в действие пылесобирающий аппарат брюшка. *Lithurgus fuscipennis* Lep., например, находясь в активном состоянии на цветке *Onopordon acanthium* L., поднимает кверху кончик брюшка, отчего стерниты брюшка изменяют угол наклона и волоски брюшной щетки становятся перпендикулярно поверхности цветка. Литург бегаёт по цветку, работая одновременно и крыльями, а волоски, как гребенкой, вычесывают пыльцу из цветков соцветия, забивая сплошной массой всю нижнюю часть брюшка. Так же работает на соцветиях подсолнечника мегахила. Этот тип фиксации встречается у других групп

пчелиных. Его описание дано В. В. Поповым (1947) у *Andrena fedtschenkoi* F. Мо г. на *Achillea* и *Tanacetum*.

По-видимому, существует еще несколько вариантов динамического типа фиксации пчелиных. Например, *Melitta leporina* Рапз. и *Dasy-poda plumipes* Рапз. наблюдались на цветках *Mulgedium tataricum* ДС. и *Cichorium intybus* L. Пчелы совершали кругообразные движения по внешнему краю цветочной корзинки у основания лепестков венчика. В отличие от описанного нами выше поведения мегахилид, у мелиттид пыльца собиралась на волосках поверхности тела и ножками. Во время кратковременных остановок для сбора нектара пыльца с поверхности тела вычесывалась и собиралась на задних голених.

Еще один из вариантов динамического типа фиксации наблюдался нами на фацелии. Подлетая к верхушке соцветия, самки летали вокруг него по касательной, совершая быстрые движения с резкими поворотами. Ножки шмеля в это время интенсивно собирали пыльцу. Таким образом, динамический тип фиксации служит для сбора пыльцы с плотных соцветий (корзинка, щиток, щитковидная кисть) и одиночных цветков определенной строения. Питание нектаром осуществляется на том же цветке или на цветках других семейств растений. Следовательно, поведение пчелиных при сборе пыльцы и нектара определяется типами фиксации, т. е. определенным положением тела насекомого и его поведением на цветке. Тип фиксации позволяет судить о цели посещения и эффективности опыления цветка. При исходном, замковом и висячем типах фиксации пчелиные на цветках крестоцветных собирают и пыльцу и нектар. Статический и парящий типы дают возможность пчелиным собирать только нектар, а динамический — только пыльцу. Самыми эффективными опылителями являются виды, использующие исходный, замковый и динамический типы фиксации. При этих типах фиксации пчелиные наиболее интенсивно переносят пыльцу.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Берг Р. Л. Стабилизирующий отбор в эволюции цветов и семян травянистых растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— Л., 1964.— 18 с.
- Гринфельд Э. К. Работа опылителей на люцерне.— Вестн. ЛГУ, 1962, вып. 15, с. 66—71.
- Гринфельд Э. К. Происхождение антофилии у насекомых.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1956.— 186 с.
- Губин А. Ф., Вердиева М. Е. Опыление хлопчатника и новое в дрессировке пчел.— Пчеловодство, 1956, № 4, с. 52—55.
- Давыдова Н. С. О биологических особенностях в работе различных пород пчел при опылении люцерны.— ДАН СССР, 1948, 12, № 3, с. 421—423.
- Мельниченко А. Н. К экологии опылителей раннецветущих растений.— В кн.: Материалы к изучению природы Западной области. Фауна и экология. Смоленск: Загиз, 1934, вып. 1, с. 22—65.
- Панкратова Е. П. Как работают насекомые на цветках.— Пчеловодство, 1968, № 6, с. 12—13.
- Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка.— М.: Наука, 1970.— 167 с.
- Попов В. В. *Andrena fedtschenkoi* F. Мо г. как олиготрофное пчелиное.— Энтотом. обзор., 1947, 29, № 3—4, с. 192—199.
- Попов В. В. О значении пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) в опылении люцерны.— Труды ВЗО, 1951, 43, с. 65—82.
- Синская Е. Н. Масличные и корнеплоды семейства Cruciferae — Труды по прикладной генетике и селекции, 1928, 19, № 3, с. 3—63.
- Смирнов В. М. Перекрестное опыление льна-долгунца при помощи пчел.— В кн.: Опыление сельскохозяйственных растений. М.: 1956, с. 16—21.
- Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л.: Наука, 1964.— 236 с.
- Шароватов В. Опылители подсолнечника.— Пчеловодство, 1968, № 8, с. 27.

- Шванвич Б. Н. О механизме опыления красного клевера медоносной пчелой.— Докл. ВАСХНИЛ, 1952, № 8, с. 33—36.
- Шванвич Б. Н. Работа пчелы на красном клевере.— Вестн. ЛГУ, 1956, № 4, (21), с. 107—109.

Всесоюзный н.-и. институт  
агролесомелиорации

Поступила в редакцию  
21.XII 1978 г.

УДК 595.324(477.42)+502.72

В. Д. Радзимовский

## ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA, CLADOCERA) ВОДОЕМОВ ПОЛЕССКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Исследование фауны водоемов Полесского заповедника, образованного в 1968 г. в северной части Житомирской обл., до сих пор не проводилось. В конце весны 1976 г. лаборатория беспозвоночных Института зоологии АН УССР провела экспедиционное изучение некоторых групп животных заповедника. Для изучения ветвистоусых ракообразных собрано 48 проб (среди них 17 количественных) — из рек Уборть, Перга, Болотница, Жолобница, 4 пойменных водоемов этих рек, 1 ручья, небольших водоемов, расположенных по обочинам дорог, 12 сфагновых болот. Пробы собирали сачком из шелкового газа № 46, а количественные — литровой кружкой с процеживанием воды через планктонную сетку с газом № 46. Кроме того, для сравнения собрано 19 проб (4 количественных) вне пределов заповедника в смежном Овручском р-не, из прудов в селах Словечно, Сырница, Побич, из 2 ручьев и 7 небольших водоемов (всего 13 объектов).

В таблице представлен общий список обнаруженных ветвистоусых с указанием их сапробно-показательного значения. Всего в водоемах заповедника встречено 32 вида и подвида ветвистоусых ракообразных.

Из рек, протекающих в пределах заповедника, наибольшее видовое разнообразие ветвистоусых обнаружено в р. Перге у с. Перга (9 видов), однако при незначительном количественном развитии (270 экз/м<sup>3</sup>). В других речках и количественный и качественный состав очень беден (2—4 таксона). В пойменных водоемах видовой состав несколько богаче и численность значительно выше, чем на течение рек. Так, в пойменных водоемах р. Уборти у с. Хочино обнаружено 16 таксонов ветвистоусых, при общей численности 15 800 экз/м<sup>3</sup>. Встречались как прибрежные, так и прудово-озерные формы. В мелиоративном канале, ручье, малых стоячих водоемах ветвистоусые представлены лишь прибрежными и зарослевыми формами, их качественный состав и количественное развитие значительно беднее, лишь в одной из луж численность *Daphnia pulex* и *Scapholeberis mucronata* достигала 68 000 экз/м<sup>3</sup>.

Для Полесского заповедника, по данным Л. С. Балашова и А. Ф. Кучерявой (1974), характерны сфагновые мезотрофные и олиготрофные болота, в растительном покрове которых значительную роль играют сфагновые мхи, осоки, клюква, пушица, багульник и др. Вода их сильно окрашена гуминовыми веществами. До сих пор гидрофауна болот Украины, особенно сфагновых, изучена еще очень мало. П. П. Сабанеев (1931) изучал зоопланктон нескольких осоковых, тростниковых и гипновых болот Бородянского р-на Киевской обл. В статье В. С. Травянка и др. (1974) упоминается 14 таксонов ветвистоусых из болот (не ясно какого типа) и заболоченных участков. Известны данные Ю. М. Мар-