

Э. К. Гринфельд

**АНТОФИЛИЯ ЖУКОВ (COLEOPTERA)  
И КРИТИКА КАНТАРОФИЛЬНОЙ ГИПОТЕЗЫ**[E. K. GRINFELD. ANTHOPHILY OF BEETLES (COLEOPTERA)  
AND CRITICISM OF THE CANTHAROPHILOUS HYPOTHESIS]

Среди жуков исторически возникли группы антофильных видов, или группы поллинофагов, систематически, питающихся пыльцой и, как правило, не повреждающих растения. Это свидетельствует о том, что питание этих жуков пыльцой совершалось длительно (в геологическом смысле) и достигло известной специализации вплоть до потери своего исходного режима питания. Последнее, как правило, имеет место в том случае, если группа перешла к поллинофагии от примитивного режима питания — сапрофагии или детритофагии, а также в случаях перехода к нему от нового режима питания — фитофагии.

Когда жуки переходили к поллинофагии от хищного режима питания, они в большинстве случаев сохраняли свой исходный режим питания и постоянно к нему возвращались. Очевидно, это объясняется тем, что пыльца и мясная пища обладают высокими питательными свойствами и они до некоторой степени равноценны. Жуки, питавшиеся раньше детритом растительного и животного происхождения или же вегетативными частями растений, при переходе к поллинофагии, как правило, теряли свой исходный режим питания, так как пыльца обладает более высокими питательными свойствами.

Систематически во взрослой фазе питаются пыльцой следующие группы жуков: горбатки (*Mordellidae*), пыльцееды (*Alleculidae*), узконадкрылки (*Oedemeridae*), некоторые кожееды (*Dermestidae*: *Anthrenus*, *Orphilus* и др.), быстрянки (*Anthicidae*). Исходным режимом питания этих жуков, вероятно, была сапрофагия или детритофагия.

Многие антофильные жуки в прошлом были плотоядными и при переходе к поллинофагии сохранили исходный режим питания. К ним относятся божьи коровки (*Coccinellidae*), мягкотелки (*Cantharididae*), малашки (*Melyridae*), пестряки (*Cleridae*: *Trichodes*) и, вероятно, некоторые виды блестянок (*Nitidulidae*). Часть антофильных жуков в прошлом были фитофагами. К ним относятся часть усачей (*Cerambycidae*: *Strangalia*, *Leptura*, *Actaeops* и др.); немногие виды златок (*Buprestidae*: *Anthaxia*, *Actaeodera*, *Coroebus*), зерновки (*Bruchidae*: *Euspermophagus*), вероятно, также малинные жуки (*Byturidae*: *Byturus*), некоторые представители пластинчатоусых (*Scarabaeidae*: *Cetonia*, *Potosia*, *Epicometis*, *Oxythyrea*, *Trichius*, *Amphicomma*) (иногда повреждают растения), некоторые нарывники (*Meloidae*: *Mylabris* и др.).

Антофильные жуки питаются в основном пыльцой и это, очевидно, явилось основой для возникновения у них антофилии. Но жуки также могут питаться и питаются нектаром. Мы здесь рассмотрим, каким образом жуки питаются на цветах и какие у них в связи с этим возникли адаптивные изменения ротового аппарата.

## ПИТАНИЕ ПЫЛЬЦОЙ

Для питания пыльцой у жуков служат мандибулы и максиллы. Мандибула антофильных жуков имеет следующее устройство. От внутреннего края мандибулы или от внутреннего ребра ее отходит вниз хитиновая перепонка, усаженная по краю тонкими щетинками, образующими бахрому (рис. 1, а). Перепонка не простирается на передний и задний ко-

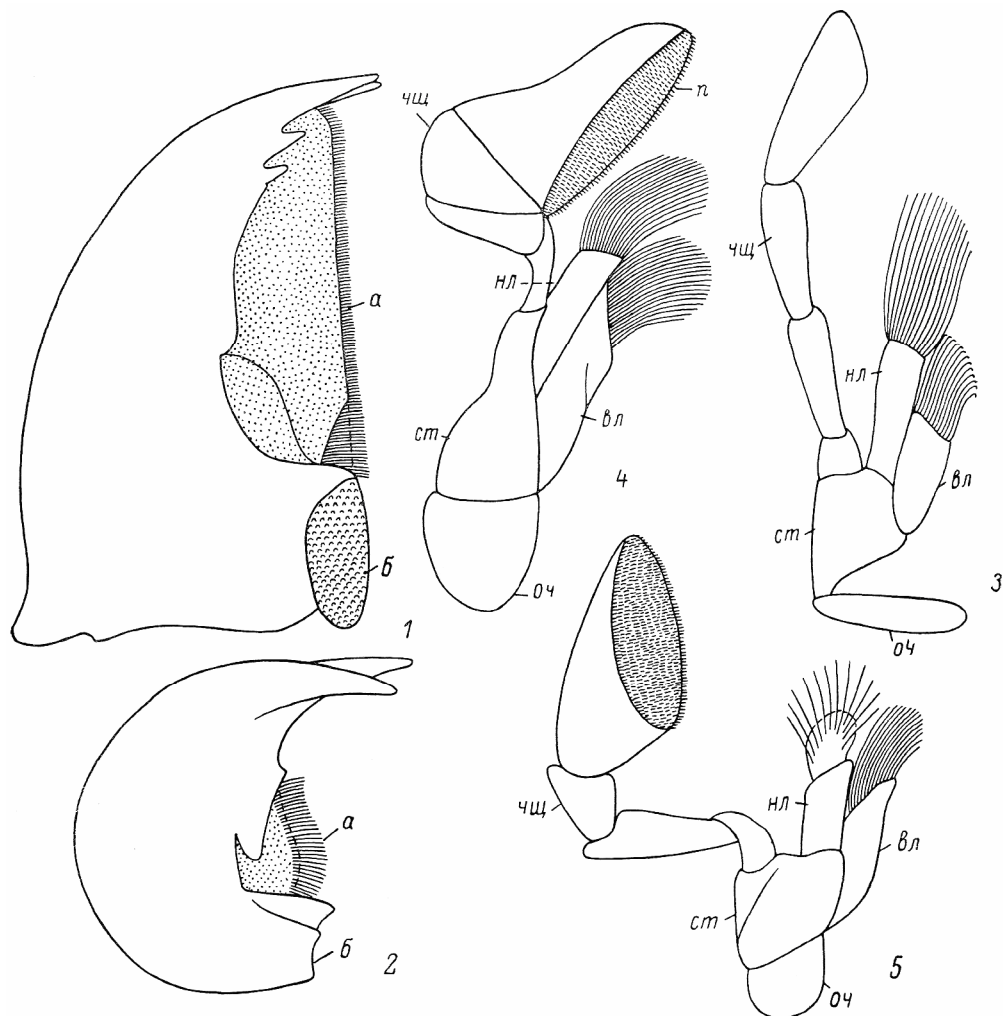


Рис. 1—5.

1—2 — мандибула (1 — *Oedemera flavescens* L.; 2 — *Coccinella septempunctata* L.); 3—5 — нижняя челюсть (3 — *O. flavescens* L.; 4 — *C. septempunctata* L.; 5 — *Anaspis varians* Muls.).

Мандибула: а — мембранозная и б — молярная части; нижняя челюсть: вл — внутренняя лопасть, нл — наружная лопасть, оч — основной членик, п — площадка на внутренней поверхности последнего членика, ст — стволник, чщ — нижнечелюстной щупик.

нец внутреннего края мандибулы: на конце остается свободный зубец, а у основания — шероховатая площадка, служащая для перетирания пищи (рис. 1, б). У видов, сохранивших плотоядность, шероховатая площадка отсутствует. При движении челюстями перепонка с бахромой по краю действует наподобие лопаты или совка и загребает пыльцу и направляет ее в ротовую полость. Такое устройство мандибул имеется почти у всех антофильных жуков (исследованы горбатки, усачи, узконадкрылки, пыльцееды). Нет пленки и бахромы на мандибулах антофильных златок. Кроме мандибул, при питании имеют значение также максиллы. Максиллы антофильных жуков имеют следующее устройство. Основной членик

максилл (cardo) в состоянии покоя расположен под прямым углом к стволу (stipes) и выступает над поверхностью нижней стороны головы. Благодаря этому максилла приобретает способность удлиняться при выпрямлении колена между указанными частями (эта особенность характерна для всех жуков). В активном состоянии угол между основным члеником и стволиком исчезает и вся максилла подается вперед. Под влиянием мышц максиллы при движении вперед расходятся и затем смыкаются и захватывают пыльцу и при возвращении вперед расходятся и затем смыкаются и захватывают пыльцу и при возвращении в исходное положение направляют ее к ротовой полости. В загребании пыльцы при этом принимают участие наружные и внутренние лопасти максилл, что касается щупика, то он, вероятно, при этом не играет особой роли. Такое устройство максилл имеется почти у всех антофильных жуков.

У некоторых групп антофильных жуков наблюдаются дальнейшие адаптивные изменения ротового аппарата к питанию пыльцой. Например, у *Coccinellidae* и *Mordellidae* при питании пыльцой важную роль играет последний членик максиллярных щупиков. Этот членик гораздо крупнее всех других члеников и на внутреннем крае имеет плоскую поверхность, густо усаженную мелкими волосками (рис. 4, *n*), это — приспособление для захвата пыльцы на цветках и направления ее к ротовой полости. В отличие от других насекомых, щупики у этих видов сильно укорочены.

Такое адаптивное изменение последнего членика максиллярных щупиков имеется не у всех антофильных жуков, у большинства групп оно отсутствует, и в этом случае функцию загребания пыльцы выполняют лопасти максилл, которые могут выполнить также функцию хоботка, т. е. применяться для принятия нектара. Жуки, не имеющие, указанных адаптивных изменений максилл, прекрасно питаются пыльцой.

#### ПИТАНИЕ НЕКТАРОМ

Среди жуков можно обнаружить случаи возникновения примитивного хоботка, однако это явление очень редкое, не получившее распространения. Представители рода *Nemognatha* из семейства нарывников (*N. chrysomelina* F., *N. piezata* F., *N. lutea* Lec., *N. lurida* Lec.) имеют хоботок, которым они пользуются для питания нектаром (рис. 6, 7). Хоботок жуков *Nemognatha*, по аналогии с таковым у чешуекрылых, образован сильно удлинненными наружными лопастями максилл (galea) (Шванвич, 1949; Knoll, 1956; по Szafer, 1969). В отличие от такового у чешуекрылых, хоботок *Nemognatha* не образует трубку, так как лопасти максилл не имеют желобовидных углублений. При соприкосновении лопастей максилл между ними по волоскам нектар поднимается вверх в силу капиллярных явлений. У *Leptopalpus rostratus* F. (сем. *Meloidae*) (рис. 8), обитающего в Испании и Марокко, хоботок образован максиллярными щупиками, которые удлинены и на медиальной поверхности усажены волосками, по которым нектар поступает в рот. Таким образом, у жуков намечались два пути возникновения хоботка для сосания нектара: за счет изменения наружных лопастей максилл (galea) и за счет изменения максиллярных щупиков, но ни один из них не получил широкого распространения.

У других антофильных жуков процесс питания нектаром осуществляется проще при незначительном адаптивном изменении примитивного грызущего ротового аппарата, без образования хоботка. Роль хоботка берут на себя лопасти максилл, концы которых несут густые волосяные кисточки (рис. 3). При погружении в нектар волосяные кисточки впитывают и удерживают жидкий нектар, который затем переносится в рот. Некоторые жуки при питании нектаром работают быстро и часто перелетают с цветка на цветок и при этом осуществляют перекрестное опыление.

Усач *Leptura livida* F. в тихую и солнечную погоду посещал за минуту 10—12 цветков гречихи, *Acmaeops collaris* L. соответственно 10 цветков, горбатка *Mordellistena pumila* Gyll. 17 цветков, в то время как медоносная

пчела *Apis mellifera* L. посещала 22—25 цветков в минуту (Гринфельд, 1962). При питании пыльцой те же жуки могут долго оставаться на одном цветке (несколько минут), а сытые жуки могут там же оставаться, не питаясь.

Мы видим, что у некоторых антофильных жуков намечаются пути для усовершенствования питания пыльцой и нектаром. В некоторых случаях возникли совершенные адаптивные изменения ротового аппарата:

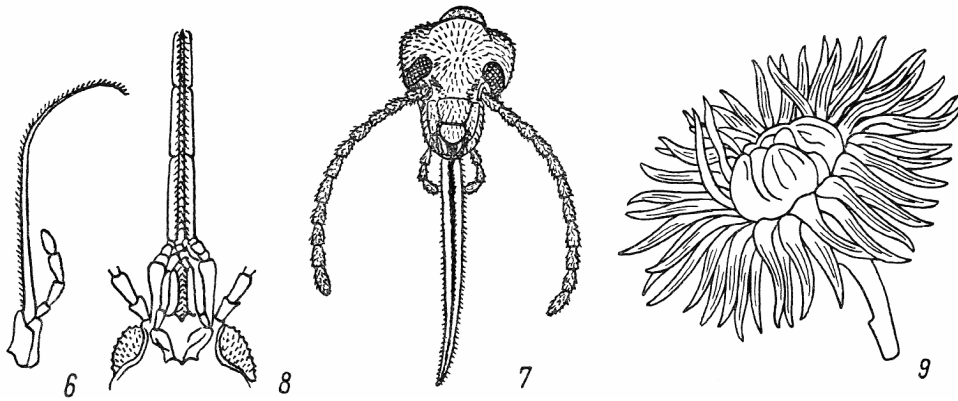


Рис. 6—9.

6 — *Nemognatha lutea* Lec., нижняя челюсть; 7 — *N. lurida* Lec., голова сверху; 8 — *Leptopalpus rostratus* F., голова снизу; 9 — цветок *Eupomatia laurina* (видны лепестковидные стаминодии, прикрывающие гинецей над отогнутыми книзу тычинками), (По Шванвичу, 1949; Knoll, 1956; Imms, 1964; Szafer, 1969).

такowymi можно считать изменения максиллярных щупиков у *Coccinellidae* и *Mordellidae* для питания пыльцой. Соответственно для питания нектаром у видов рода в *Nemognatha* и *Leptopalpus* возник хоботок. Однако в большинстве случаев как питание пыльцой, так и питание нектаром успешно осуществляется примитивным грызущим ротовым аппаратом при небольшом адаптивном изменении его частей. Для питания пыльцой служат мандибулы и лопасти максилл. Для питания нектаром служат те же лопасти максилл с волосяными кисточками на концах. У всех других жуков те же ротовые органы служат для принятия частиц растительной и животной пищи, а также детрита. Один и тот же орган (лопасти максилл) может брать на себя новую добавочную функцию (питание нектаром).

#### РОЛЬ ЖУКОВ В СТАНОВЛЕНИИ ЭНТОМОФИЛИИ У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ И КРИТИКА КАНТАРОФИЛЬНОЙ ГИПОТЕЗЫ

Жуки — древний отряд насекомых, возникший в перми задолго до установления господства покрытосеменных. Среди современной фауны жуков имеются группы, систематически питающиеся пыльцой. Многие поллинофаги перешли к питанию пыльцой от примитивных режимов питания — детритофагии и хищничества — и во многих случаях сохранили свой исходный режим питания, особенно это относится к хищникам. Есть основание предполагать, что группы жуков, систематически питающихся пыльцой, возникли еще в палеозое (в перми), а также в начале мезозойской эры при питании пыльцой голосеменных. С появлением покрытосеменных жуки-поллинофаги, очевидно, оказались среди первых примитивных посетителей генеративных органов этих растений и играли определенную положительную роль в становлении энтомофилии. Антофилия возникла параллельно и независимо и в разное время в разных систематических группах жуков.

Опыление при посредстве жуков, или кантарофилию, принято считать первичным способом опыления покрытосеменных. Дильс (Diels, 1916), опираясь на описание Гамильтоном (Hamilton, 1897) способа опыления *Eupomatia laurina* при помощи жуков *Elleschodes hamiltoni* Blackb. (сем. *Curculionidae*), высказал мысль о том, что первичным способом опыления

покрытосеменных была кантарофилия. Эта гипотеза вплоть до наших дней разделяется многими исследователями, интересующимися проблемой опыления (Скотт, 1927; Grant, 1950; Тахтаджян, 1964, 1961; Hotshkiss, 1958; Pijl, 1960; Baker, 1963; Имс, 1964, и др.).

*Eupomatia* (порядок *Ranales*) представлены кустарниками и небольшими деревьями в Австралии и Новой Гвинее. Это растения с своеобразными цветками: настоящий околоцветник у них отсутствует. При распускании цветка тычинки сильно отгибаются книзу и пыльники выступают наружу. Кверху от тычинок имеется много ярко окрашенных лепестковидных стаминодиев, образующих ложный околоцветник, закрывающий сверху и с боков полость гинецея с плодолистиками (рис. 9). Цветки *Eupomatia* открываются рано утром и издают сильный запах. Жуков привлекает запах, они садятся на цветок, пачкаются пылью и прогрызают отверстия внутрь цветка, заноса туда пыльцу. Во внутренней части цветка они питаются особой питательной тканью — пищевыми тельцами, которые образуются на поверхности внутренних стаминодиев и служат субстратом, привлекающим жуков.

Более чем через полвека после опубликования этих данных Гамильтоном другой исследователь Хочкис (Hotshkiss, 1958) повторил те же исследования по опылению цветков *Eupomatia bennetii* и нашел, что они опыляются теми же жуками *Elleschodes* и никакими другими опылителями. Грант (Grant, 1950) исследовал механизм опыления у *Calycanthus occidentalis* и нашел полное сходство с таковым у *Eupomatia*.

Здесь мы имеем очень интересный случай опыления наиболее примитивных покрытосеменных, каковыми являются *Eupomatia* и *Calycanthus*. Так как эти растения опыляются, по-видимому, только одним видом жуков-долгоносиков и никакими другими опылителями, то безусловно здесь мы имеем случай далеко зашедшей узкой специализации опыления, возникшей в результате длительного совместного контакта между насекомым и растением. Имс (1964) считает, что, вероятно, именно *Eupomatiaceae* достигли наибольшего совершенства в приспособлении к опылению жуками, так как представители ни одного из других семейств не посещаются только одним видом жуков.

Привлекает жуков не пыльца и нектар, как это имеет место у всех других энтомофильных покрытосеменных, а особые пищевые тельца, возникшие на стаминодиях. Здесь мы встречаемся с образованием особой питательной ткани для привлечения насекомых-опылителей, и в этом своеобразии опыления *Eupomatiaceae*, ставящее их отдельно от основной линии развития энтомофилии, которая осуществлялась через питание пыльцой, а затем и нектаром.

Все это может свидетельствовать о том, что жуки действительно были одними из первых опылителей примитивных покрытосеменных. Однако это не дает нам права считать, что жуки были единственными первыми примитивными опылителями покрытосеменных, вызвавшими появление энтомофилии у растений, на что претендует кантарофильная гипотеза.

Долгоносики, к которым принадлежит *Elleschodes*, являются прогрессивной и продвинутой группой жуков-фитофагов. Для них было легко прогрызть стаминодии и попасть внутрь цветка *Eupomatia* и *Calycanthus*. Другие группы антофильных жуков были хищники или детритофаги и могли питаться только пыльцой, и своеобразное устройство цветка исключало возможность опыления его примитивными жуками.

Основной путь эволюции опыления примитивных покрытосеменных был другой, это была широкая поллинофагия их опылителей, т. е. питание пыльцой на генеративных органах растений, которая возникла еще в палеозое при питании жуков и других примитивных групп насекомых еще на голосеменных.

Слабой стороной кантарофильной гипотезы является то, что она базируется на изучении только одного частного случая опыления примитивными насекомыми цветков покрытосеменных, без привлечения более широкого материала. Наши исследования (Гринфельд и Исси, 1958; Грин-

фельд, 1962) показали, что имеется большая группа антофильных жуков-поллинофагов, систематически посещающих цветки и питающихся пыльцой. Все это говорит о том, что жуков можно считать одними из первых опылителей покрытосеменных, но было бы ошибочно считать, что ими исчерпывается список примитивных опылителей.

Поллинофагия в примитивной форме наблюдается среди кузнечиковых — *Tettigonioidea* из отряда прямокрылых *Orthoptera*. Кузнечиковые являются очень древними насекомыми, возникшими в каменноугольном периоде и сохранившими примитивные черты морфологии и биологии.

Из примитивных отрядов насекомых большой интерес представляют сетчатокрылые — *Neuroptera*, среди которых широко распространено питание пыльцой, вплоть до потери исходного хищного режима питания. Сетчатокрылые появились в каменноугольном периоде и многие из них сохранили примитивные черты до наших дней. В прошлые геологические периоды сетчатокрылые были многочисленны и особого расцвета достигли в мезозое.

Пыльцой питаются также пузыреногие, или трипсы — *Thysanoptera*. Эти очень мелкие насекомые имеют колюще-сосущий ротовой аппарат, встречаются в массе в цветках и питаются пыльцой, высасывая жидкое содержимое отдельных зерен. О времени появления трипсов нет точных данных: Мартынов (1935) относит эту дату к пермскому периоду. Шаров (1972) оспаривает достоверность этих данных и считает возможным отнести появление трипсов не ранее как к началу триаса. Во всяком случае можно считать, что трипсы появились задолго до установления господства покрытосеменных и, вероятно, уже тогда у них сформировался современный ротовой аппарат, дающий им возможность высасывать жидкое содержимое отдельных зерен пыльцы. Вероятно, это произошло еще при питании пыльцой голосеменных.

Пыльцой питались низшие перепончатокрылые — *Hymenoptera - Symphyta*, возникшие, как полагают, в перми. Наиболее примитивными среди современных перепончатокрылых являются ксиелиды — *Xyelidae*. Во взрослой фазе они питаются пыльцой разных растений, преимущественно древесных пород, цветущих весной. У взрослых ксиелид возникли приспособительные изменения ротового аппарата к питанию пыльцой, и благодаря этому режим питания у них сохранился на прежнем примитивном уровне до наших дней.

Личинки ксиелид также питаются пыльцой, они развиваются в пыльниках сосны (Budrick, 1961). Все это говорит о том, что у ксиелид в глубокой древности возникло пыльцевое питание. У современных низших перепончатокрылых во взрослой фазе пыльцой питаются также многие пилильщики: *Tenthredinidae*, *Pamphiliidae*, *Cephalidae*. Пыльцой, вероятно, питались низшие чешуекрылые — *Lepidoptera*, имевшие грызущий ротовой аппарат, о чем свидетельствует питание современной реликтовой моли *Micropteryx calthella*. У микроптерикс, питающихся на цветках лютиков, верхние челюсти (мандибулы) претерпели сильную специализацию и служат для перетиранья пыльцы, соком которой питаются бабочки. Специализация ротового аппарата на примитивном уровне развития позволила им сохранить древний способ питания (Гринфельд, 1970). Это говорит за то, что древние бабочки питались пыльцой и не имели хоботка.

В древние геологические периоды фауна насекомых была очень богата. Так, Мартынов (1938) приводит свыше 40 слепых ветвей насекомых, вымерших в течение каменноугольного и пермского периодов. Весьма вероятно, что среди них также были потребители пыльцы, как и среди уцелевших древних групп. Питание пыльцой занимало важное место у древних насекомых. Поллинофагия, надо полагать, возникла параллельно и независимо в разных отрядах насекомых. Посещая обоеполюе генеративные органы покрытосеменных для питания пыльцой, насекомые попутно производили перекрестное опыление и с самого начала способствовали появлению и развитию у них энтомофилии.

## ВЫВОДЫ

Среди жуков параллельно и независимо в разных семействах исторически возникали группы видов, систематически питавшихся пыльцой и, как правило, не повреждавших растения. Питание пыльцой и нектаром осуществляется при помощи примитивного грызущего ротового аппарата при некотором адаптивном изменении его частей. На мандибулах имеется соответствующая пленка с бахромой по краю, служащая для загребания пыльцы. У некоторых групп (*Coccinellidae* и *Mordellidae*) имеются более совершенные адаптивные изменения последнего членика максиллярных щупиков (рис. 2, Б, В): внутренняя сторона их плоская, густо усажена мелкими щетинками и служит для загребания пыльцы.

Для питания нектаром служат волосяные кисточки на концах лопастей максилл: они впитывают и удерживают жидкий нектар и переносят его в рот. В активном состоянии максилла способна удлиняться при выпрямлении колена между *cardo* и *stipes*. Среди жуков наблюдаются случаи появления хоботка для питания нектаром (*Nemognathus* и *Leptopalpus*), но это явление редкое и не получившее распространения.

Кантарофильная гипотеза, выдвинутая Дильсом (Diels, 1916), основана на изучении частного случая опыления жуками-долгоносиками *Elleschodes hamiltoni*, представителей одной из самых примитивных групп покрытосеменных (Eupomatiaceae), не опыляемых никакими другими насекомыми. Эти примеры служат прекрасной иллюстрацией того, что жуки действительно были среди первых примитивных опылителей покрытосеменных. Однако это не дает нам права считать, что жуки были первыми примитивными опылителями, вызвавшими появление энтомофилии у покрытосеменных, на что претендует кантарофильная гипотеза. Жуки не были единственными примитивными опылителями. Питание пыльцой (поллинофагия) возникло параллельно и независимо в разных отрядах насекомых еще в палеозое и начале мезозоя при питании пыльцой на голосеменных, как это установлено для *Orthoptera* (*Tettigonioidea*), *Neuroptera*, *Coleoptera*, *Thysanoptera*, *Hymenoptera* (*Symphyta*).

## ЛИТЕРАТУРА

- Гринфельд Э. К. 1962. Происхождение антофилии у насекомых. Изд. ЛГУ.  
Гринфельд Э. К. 1970. Происхождение насекомых-опылителей. «Биология в школе», 5: 14—20.  
Гринфельд Э. К. и И. В. Исси. 1958. Роль жуков в опылении растений. Уч. зап. ЛГУ, 240: 150—159.  
Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. М.  
Мартынов А. В. 1935. О нахождении трипсов в пермских отложениях. ДАН СССР, 3(8), 7(67): 333—336.  
Мартынов А. В. 1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Тр. Палеонт. инст. АН СССР, 7, 4.  
Первухина Н. В. 1970. Проблемы морфологии и биологии цветка. Изд. «Наука».  
Скотт Д. 1927. Эволюция растительного мира. М.—Л.  
Тахтаджян А. Л. 1954. Происхождение покрытосеменных растений. М.  
Тахтаджян А. Л. 1961. Происхождение покрытосеменных растений. М.  
Шаров А. Г. 1972. О филогенетических связях отряда трипсов (*Thysanoptera*). Энт. обозр., 51, 4: 854—858.  
Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. М.—Л.  
Вакер Н. Г. 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. Science, 139: 3558.  
Будрик Д. Дж. 1961. A taxonomic and biological study of the genus *Xyela* Dalman in North America. Univ. Calif. Publ. Ent., 17, 3: 285—356.  
Диельс Л. 1916. Käferblumen bei Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 34, Mitteilung 69: 758—774.  
Грант В. 1950. The pollination of *Calycanthus occidentalis*. Amer. Journ. Bot., 37, 4: 294—297.  
Гамильтон А. Г. 1897. On the fertilisation of *Eupomatia laurina*. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 22, 1.  
Хотшкисс А. Т. 1958. Pollen and pollination in the Eupomatiaceae. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 83, part 2.  
Кнолл Ф. 1956. Die Biologie der Blüte. Berlin.

P i j l L. 1960. Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. *Evolution*, 14, 4.

S z a f e r W. 1969. Kwiaty i zwierzęta. Warszawa.

Кафедра энтомологии  
Ленинградского государственного университета,  
Ленинград.

---

#### SUMMARY

In different families of beetles independently appeared historically groups of species constantly feeding on pollen. The feeding on pollen and nectar carries out owing to the primitive gnawing mouth parts some adaptational changes of the latters.

Cantharophilous hypothesis by Diels (1916) does not take into account that the beetles were not the first and single insects among the primitive angiospermous pollinizers. The feeding on pollen arose independently and in parallels even in Paleozoic and in the beginning of Meozoic at the feeding on pollen of Gymnospermae in different orders of insects: *Orthoptera* (*Tettigonioidea*), *Coleoptera*, *Neuroptera*, *Thysanoptera*, *Hymenoptera* (*Symphyla*).

---