

Э. К. Гринфельд

**ПИТАНИЕ ПУЗЫРЕНОГИХ (THYSANOPTERA) ПЫЛЬЦОЙ  
ЦВЕТКОВ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ АСИММЕТРИИ ИХ РОТОВОГО  
АППАРАТА**[E. K. GRINFELD. THE FEEDING OF THRIPS (THYSANOPTERA) ON POLLEN  
OF FLOWERS AND THE ORIGIN OF ASYMMETRY IN THEIR MOUTH PARTS]

Трипсы широко известны как обитатели цветков. Чем привлекают цветки трипсов и какова их роль в жизни последних — до сих пор не известно. Цветок является органом перекрестного опыления растений при помощи насекомых, поэтому, естественно, встает вопрос о значении трипсов как опылителей. Кроме того, трипсы могут повреждать цветки, питаясь их соками. Важно знать, чем питаются трипсы в цветках.

Составными элементами цветка являются пыльца и нектар. Заглатывать пыльцу трипсы не могут, так как у них колющий ротовой аппарат; они могут принимать только жидкую пищу. Нектар не может являться их главной пищей; об этом говорит устройство их ротового аппарата. Для сосания нектара, открыто выступающего на дне цветка, не нужны колющие приспособления. Нектар трипсы могут пить и, по нашим наблюдениям, иногда пьют при помощи ротового конуса. Поэтому общепринятым является мнение, что трипсы питаются соками самого цветка.

Изучение питания насекомых разных отрядов, связанных с цветками, позволило нам установить, что пыльца имеет важное значение в питании насекомых.<sup>1</sup> Пыльца содержит много белка, жира и углеводов и по питательности значительно превосходит все другие части растения. Находясь в постоянном соприкосновении с пыльцой, трипсы должны были обнаружить питательные свойства последней. Но пыльцой питаются только насекомые с грызущим ротовым аппаратом. Среди сосущих насекомых питание пыльцой неизвестно, если не считать единственного случая, приводимого в литературе (Downes, 1955) для кровососущего комарика — *Atrichopogon pollinivorus* из семейства мокрецов — *Heleidae*. До сих пор считалось, что мелкие размеры пыльцы не позволяют высасывать жидкое содержимое отдельного зерна. Возможность питания пыльцой признавалась только за грызущими насекомыми, способными заглатывать пыльцу.

Питание трипсов пыльцой впервые было установлено мною при исследовании пыльников сосны. В незрелых пыльниках сосны была масса личинок *Oxythrips brevistylis brevistylis* Трубом, которые достигли взрослой фазы при созревании пыльцы. Мелкие размеры личинок не позволили мне провести точные наблюдения за питанием их, так как у меня в то время не было соответствующей оптики. Но так как единственным источником

---

<sup>1</sup> Данная статья представляет часть серии работ, посвященных изучению разных групп насекомых, связанных с цветками (Гринфельд, 1955, 1957).

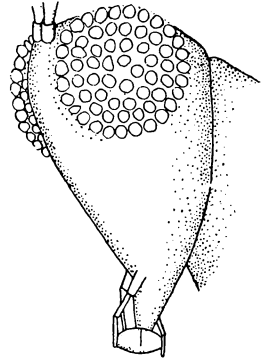
пищи в пыльниках является пыльца, то не возникает сомнений, что личинки трипса сосали содержимое пыльцы.

**Методика.** Наблюдения за питанием трипсов проводились на свежесорванных цветках в лабораторных условиях при больших увеличениях бинокулярного микроскопа МБС-1. Применялось увеличение в 68 раз; в цветках с крупной пыльцой (вьюнок) можно применять увеличение в 34 раза. Бинокуляр указанной конструкции дает возможность получать максимальное увеличение в 119 раз, но большая подвижность трипсов и уменьшение четкости изображения не позволяют применять это увеличение. Для наблюдений использовались открытые цветки, в которых видны пыльники (вьюнок, лютики, пижма, тысячелистник, поповник, ромашки, осот, одуванчик, девясил, васильки). В цветках закрытых, типа мотыльковых, наблюдать питание трипсов невозможно, так как тычинки и пестик скрыты в лодочке. Для наблюдения за питанием в закрытых цветках трипсы перегонялись (вытряхивались) в цветки открытые и там производилось наблюдение за ними. Значительная часть трипсов при этом разбегается и улетает, но часть все же остается в новом цветке и продолжает питаться.

Работа проводилась летом 1957 г. в учлесхозе «Лес на Ворскле» Белгородской области.

Трипс отыскивает в цветке зерна пыльцы. При помощи передних ног он захватывает пыльцу, находящуюся спереди или сбоку от головы и подгребает ее под себя к ротовому конусу. У некоторых видов на внутренней стороне передних голени имеются зубцы, способствующие захвату пыльцы. При питании зерно пыльцы придерживается сзади парой нижнегубных, а спереди парой нижнечелюстных щупиков (см. рисунок) и ориентируется перед концом ротового конуса. В таком положении трипс может передвигаться с места на место и переносить зерно пыльцы. Возможны случаи высасывания зерна без помощи щупиков. В момент питания зерно пыльцы обычно прижимается к субстрату и в него возникает колющая щетинка. Судя по форме — это мандибула. Мелкие размеры ротового аппарата и наличие оболочек пыльцы затрудняют точное наблюдение, но при освещении объекта солнцем и при соответствующей ориентировке насекомого под бинокуляром, при увеличении в 68 раз можно видеть, как проникает в зерно пыльцы одна колющая щетинка — она просвечивает через оболочку пыльцы. Она особенно хорошо видна при питании *Aeolothrips fasciatus* L. пыльцой вьюнка, имеющей гладкую оболочку.

После прокола оболочки мандибула втягивается в конец ротового конуса и совершается процесс высасывания жидкого плазматического содержимого пыльцы. При этом могут наблюдаться следующие случаи: во-первых, конец ротового конуса нажимает на зерно пыльцы, придавливая его к субстрату, и жидкое содержимое, выходящее через ранку, всасывается, при этом оболочка сплющивается и становится плоской; во-вторых, зерно пыльцы сохраняет свою первоначальную форму, но видно, что оно лишается своего жидкого содержимого и заполняется воздухом; при этом можно видеть, при освещении объекта солнцем, как внутри зерна передвигается жидкость, а оболочка зерна меняет свою окраску и из блестящей становится матовой. Жидкое содержимое зерна высасывается при помощи ротового конуса, конец которого плотно прижимается к ранке и, по-видимому, действует подобно насосу, возможно также высасывание пыльцы при помощи желобовидных максилл, концы которых, соприкасаясь, образуют трубку. Мне никогда не удавалось видеть максиллы, проникающие в зерно пыльцы; по-видимому, они очень тонки и не видны сквозь оболочку. Максиллы могут вводиться в готовое отверстие, про-



Трипс, высасывающий зерно пыльцы. Сквозь оболочку пыльцы просвечивает колющая щетинка — мандибула.

деланное мандибулой. По мере высасывания жидкости зерно заполняется воздухом, который проникает внутрь через поры в оболочке. Такие высосанные зерна через некоторое время сморщиваются и меняют свою форму. Кроме указанных двух случаев, часто наблюдается и третий способ питания: трипс делает укол в зерно пыльцы и быстро оставляет его или же держит долго, но при этом не происходит ни сплющивания зерна, ни изменения его окраски. По-видимому, такие уколы делают сытые трипсы, не высасывающие плазматическое содержимое зерна или же высасывающие его не полностью. Высасывание зерна пыльцы происходит быстро и, в зависимости от величины зерна, вида трипсов и температуры воздуха, длится от 2 до 10 секунд, иногда 15—20 секунд.

Пыльцой питаются также личинки трипсов всех возрастов.

На личинках легче вести наблюдения, так как они, по сравнению со взрослыми, менее подвижны и более прожорливы. Личинок можно перегонять из старых, подсыхающих цветков в свежие и, таким образом, получать большую концентрацию их в одном цветке, что значительно упрощает наблюдение. При большой скученности личинок наблюдается каннибализм.

Наблюдения за питанием трипсов требуют много времени. Только просиживая с биноклем подряд несколько часов, можно получить правильное представление о характере питания их. Сытые трипсы или сидят неподвижно, изредка переходя на новое место, или же оживленно бегают внутри цветка. Промежутки между приемами пищи могут быть длительными. При питании трипс высасывает несколько зерен одно за другим, иногда до 2—3 десятков, в зависимости от величины зерен, вида и состояния трипса. Все это приводит к тому, что очень редко можно уловить в поле зрения трипса, питающегося пыльцой. При этом трипс должен быть ориентирован таким образом, чтобы он был виден сбоку в профиль и чтобы зерно пыльцы не было закрыто частями цветка или передними ножками. Очень важно освещение объекта; четкая картина получается только в том случае, если на зерно пыльцы падают лучи солнца. Очень редко все эти благоприятные моменты совпадают.

Наблюдения показали, что трипсы концентрируются в цветках с созревшими пыльниками, где на стенках венчика имеется много пыльцы. В цветках с нераскрытыми пыльниками всегда меньше трипсов. Питание трипсов происходит почти исключительно за счет содержимого зерен пыльцы. Следует, однако, отметить, что трипсы могут делать уколы в ткани цветка и питаться соком последнего. Это часто имеет место в молодых цветках с нераскрывшимися пыльниками. Иногда можно наблюдать, как трипсы пьют нектар, окуная конец ротового конуса в каплю нектара.

Наблюдения проводились над следующими видами трипсов, наиболее часто встречающимися на цветках (определение Н. Н. Дербеновой):

#### Подотряд *TEREBRANTIA* — ЯЙЦЕКЛАДНЫЕ ТРИПСЫ

- 1) *Aeolothrips fasciatus* L.
- 2) *Odontothrips loti adustus* Priesner.
- 3) *Odontothrips loti loti* Haliday.
- 4) *Oxythrips brevistylis brevistylis* Trybom
- 5) *Taeniothrips atratus atratus* Haliday.
- 6) *Thrips physopus* L.
- 7) *Thrips tabaci* Lind.

#### Подотряд *TUBULIFERA* — ТРУБКОХВОСТЫЕ ТРИПСЫ

- 8) *Haplothrips angusticornis* Priesner.
- 9) *Haplothrips niger* Osborn.

Так как все исследованные виды питались пылью, то можно сделать общий вывод, что все трипсы, встречающиеся в цветках, питаются жидким плазматическим содержимым пыли.

#### ПРОИСХОЖДЕНИЕ АСИММЕТРИИ РОТОВОГО АППАРАТА ТРИПСОВ

При изучении питания трипсов большой интерес представляет строение ротового аппарата, отличающегося большим своеобразием. Строение ротового аппарата трипсов подробно описывается в основных руководствах по энтомологии (Шванвич, 1949; Grassé, 1951; Obenberger, 1955), поэтому я его не касаюсь.

Эволюция ротового аппарата трипсов, как и других насекомых, происходила под непосредственным влиянием способа питания. Ротовой аппарат трипсов резко отличается от колюще-сосущих аппаратов других групп насекомых; особенно загадочным является исчезновение одной мандибулы, что вызвало появление асимметрии всего ротового конуса. Загадочность этого явления (единственного среди насекомых) отмечают многие авторы, однако никто не пытается объяснить его.

Объяснить строение ротового аппарата трипсов можно при учете своеобразия питания их и, в частности, питания пылью. Пыльца отличается ничтожно малыми размерами. Диаметр пыльцевых зерен у большинства цветков колеблется в пределах от 20 до 40 микрон; только у немногих растений он достигает величины 100 и больше микрон (тыква, мальвы и др.). Если среди насекомых с грызущим ротовым аппаратом пыльца свободно заглатывается и может занимать важное место в питании некоторых групп, то среди сосущих насекомых, питающихся соками растений, исключается возможность высасывания пылицы в силу малых размеров последней. Колюще-сосущий аппарат насекомых является слишком грубым, чтобы извлечь жидкое содержимое пылицы. Даже такие мелкие сосущие насекомые, как тли, не могут питаться содержимым пылицы.

Строение ротового аппарата трипсов можно понять при учете питания пылью, имеющей ничтожно малую поверхность для укола. При ближайшем изучении оказывается, что ротовой аппарат трипсов имеет явные черты приспособления для высасывания пылицы. Признаки, носящие приспособительный характер, приводятся ниже.

Одной из характерных особенностей ротового аппарата трипсов является асинхронное (неодновременное) действие частей его. Максиллы и мандибулы могут действовать поочередно, одновременно. По-видимому, прокол оболочки пыльцевых зерен производит одна мандибула. Некоторые авторы (Jordan, 1888; Peterson, 1915; Reyne, 1927) считают, что мандибула служит для прокола тканей, затем она втягивается в ротовой конус и в ту же ранку вводятся максиллы, служащие для высасывания сока. Это признак явно приспособительный, так как при синхронном действии колющих частей одновременно пришлось бы вводить три щетинки. При малых размерах пылицы это имеет важное значение. Из сказанного становится понятным невозможность высасывания пылицы другими сосущими насекомыми. При синхронном действии всех колющих частей ротового аппарата в ткань растения или животного вводятся одновременно: у Hemiptera и Homoptera 4 колющих щетинки (две мандибулы и две максиллы), у кровососущих комаров 6 колющих щетинок (кроме пары максилл и пары мандибул, также гипофаринкс и верхняя губа). Такое количество, хотя и весьма тонких щетинок, не может вместиться в зерне пылицы.

У трипсов, при асинхронном действии колющих щетинок, количество последних, участвующих в проколе оболочки зерна, сведено до минимума и состоит из одной мандибулы. Могут вводиться также две максиллы,

но это не обязательно, так как высасывание зерна может происходить и через единственный укол мандибулы. При замаривании питающихся трипсов хлороформом часто конец мандибулы выходит из ротового конуса у *Terebrantia* на небольшое, а у *Tubulifera* на значительное расстояние. Это также говорит в пользу асинхронного действия ротовых частей трипсов.

Рейн (Reyne, 1927) установил, что из 40 уколов в ткань листа, в 17 случаях был только 1 укол в клетку, в 16 случаях 2 укола и в 7 случаях 3 укола. Автор предполагает, что в последнем случае вонзались порознь все 3 щетинки. Как Петерсон (Peterson, 1915), так и Рейн (Reyne, 1927) считают, что прокол тканей листа производит, в основном, мандибула как наиболее сильная щетинка, а более слабые желобовидные максиллы вводятся в готовое отверстие, рядом с мандибулой и высасывают содержимое клетки. К этому можно добавить, что пыльца имеет более плотную оболочку, чем эпидермис листа, и поэтому, вероятно, что максиллы как наиболее тонкие и слабые образования, не всегда могут пронзить ее. Вероятность преимущественного прокола мандибулой при питании пыльцой сильно возрастает. Оболочка пыльцы обладает большой прочностью, она не разрушается под действием пищеварительных соков насекомого, не подвержена воздействию климатических факторов и сохраняется в ископаемом состоянии. У многих растений оболочка пыльцы имеет структурные образования в виде шипов, что еще больше увеличивает прочность ее и затрудняет прокол ее насекомым. Все это делает весьма вероятным возможность прокола оболочек пыльцы исключительно мандибулой.

Таким образом, асинхронное действие колющих щетинок у трипсов и атрофию одной мандибулы можно рассматривать как приспособление для прокола плотной оболочки пыльцы, имеющей ничтожно малую площадь для укола.

Предки трипсов, несомненно, имели две мандибулы. В процессе эволюции произошла атрофия правой мандибулы; остатки ее можно обнаружить у представителей более примитивной группы (*Terebrantia*), тогда как у более молодой группы (*Tubulifera*) она исчезла полностью. Атрофия одной мандибулы вызвала появление асимметрии всего ротового аппарата трипсов. Процесс атрофии одной мандибулы, по-видимому, можно представить в следующем виде. При питании содержимым пыльцы, вследствие ничтожной площади укола, было возможно действовать только одной мандибулой, в связи с чем трипсы приобрели способность работать мандибулами поочередно. Укол производился только одной мандибулой, тогда как вторая бездействовала и атрофировалась.

Уменьшение числа колющих частей ротового аппарата трипсов могла быть полезной только при питании пыльцой, имеющей мелкие размеры. При питании соком растений или животных атрофия одной мандибулы не могла быть полезной и, следовательно, не могла иметь места, так как площадь укола при этом не ограничена. Исчезновение одной мандибулы в случае питания пыльцой — полезно и биологически оправдано.

В процессе эволюции происходила дифференциация трипсов и изменение условий и способа питания, поэтому мог изменяться и ротовой аппарат. Следует отметить продолжающуюся эволюцию максилл у трипсов. Каждая максилла в колющей части имеет желобок; складываясь вместе, они образуют трубку, служащую для всасывания жидкой пищи. Признер [Priesner (цит. по: Reyne, 1927)] установил, что многие представители подотряда *Tubulifera* имеют в кишечнике пищу, состоящую из водорослей и спор грибов. Это в особенности относится к видам, живущим под корой и в лесной подстилке. Питание водорослями и спорами широко распространено среди представителей семейства *Phloeothripidae*. Это доказывает, что многие представители подотряда *Tubulifera* могут

засасывать через максиллы также и твердые частицы. Рейн (Reyne, 1927) исследовал ротовой аппарат трипсов, питающихся водорослями и спорами грибов. У этих трипсов (исследован *Dinothrips sumariensis* с Явы) максиллы отличаются от таковых у подотряда Terebrantia. Желобовидные максиллы у них более широкие, и трубка, образуемая ими, имеет больший диаметр, а концы максиллы имеют выемку для прохода внутрь ее спор и водорослей. Они могут заглатывать твердые частицы пищи диаметром в 10—30 микрон. У *Liothrips* sp. максиллы имеют весьма сложное устройство для загребания спор, которые направляются в чашеобразное расширение гипофаринкса. Не исключена возможность, что при дальнейших исследованиях будут установлены виды, заглатывающие мелкую пыльцу цветков.

Так как все трипсы в основе своей имеют одинаковый ротовой аппарат, приспособленный для высасывания зерен пыльцы, то можно предполагать, что в прошлом основным режимом питания у них была пыльца. До победы покрытосеменных, происшедшей в середине мела, трипсы могли питаться пыльцой голосеменных и спорами. Эволюция всех трипсов нашей фауны, по-видимому, прошла через питание пыльцой. Переход же к питанию соками растений нужно рассматривать как явление вторичное, возникшее в результате дальнейшей дифференциации и специализации отдельных представителей данной группы.

Исходным способом питания трипсов, по-видимому, нужно считать хищничество, так как представители наиболее примитивного семейства их — *Aeolothripidae* — являются хищниками. Среди ископаемых форм преобладают представители этого семейства (Ион, 1928), отличающиеся наиболее полным жилкованием крыльев и наибольшим числом члеников усиков. Но так как наряду с животной пищей *Aeolothripidae* питаются также пыльцой, то последний режим питания можно считать весьма древним, имеющим, возможно, такую же древность, как хищничество. В пользу большой древности пыльцевого питания говорит тот факт, что он определил эволюцию ротового аппарата. Хищничество, как мы уже говорили, не могло привести к атрофии одной мандибулы, так как это не могло дать никаких преимуществ при питании животной пищей. Пыльца по своим питательным свойствам занимает промежуточное положение между животными и растениями и могла служить промежуточным звеном при переходе к питанию соками растений.

Эволюцию режимов питания трипсов мы можем представить следующим образом: хищничество—питание пыльцой—питание соками растений—заглатывание водорослей и спор грибов (последнее только у части Tubulifera). Более примитивной группой являются представители подотряда Terebrantia. На большую примитивность их по сравнению с Tubulifera указывают следующие признаки: наличие остатков правой мандибулы, более полное жилкование, наличие яйцеклада, откладка яиц в ткани растения, большее количество члеников усиков и щупиков. Изменение максилл у значительной части Tubulifera и способность заглатывать мелкие твердые частицы пищи в виде водорослей и спор грибов нужно рассматривать как явление вторичное, возникшее на поздних этапах эволюции.

## ВЫВОДЫ

Трипсы, обитающие в цветках, высасывают жидкое плазматическое содержимое пыльцы, что является их основной пищей. Реже трипсы питаются соком цветков и нектаром.

Асинхронное (неодновременное) действие ротовых частей у трипсов и редукцию одной мандибулы можно рассматривать как приспособление

для высасывания жидкого содержимого пыльцы, имеющей плотную оболочку и ничтожно малую площадь для укола. В итоге количество колющих щетинок, участвующих одновременно в проколе оболочки зерна пыльцы, сведено до минимума и состоит из одной мандибулы. После прокола оболочки пыльцы мандибула втягивается в ротовой конус, последний плотно прижимается к ранке и высасывает содержимое пыльцы, оболочка которой при этом обычно сплющивается. Две желобовидные максиллы, образующие вместе трубку, также могут вводиться в готовое отверстие, предварительно проделанное мандибулой, и высасывать содержимое пыльцы; оболочка последней при этом сохраняет свою прежнюю форму. Пыльца имеет плотную оболочку и, по-видимому, максиллы не могут проколоть ее.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гринфельд Э. К. 1955. Питание двукрылых нектаром и пыльцой и роль их в опылении растений. Вестн. Ленингр. ун-в., 10 : 15—25.
- Гринфельд Э. К. 1957. Питание кузнечиковых (Orthoptera, Tettigoniodea) пыльцой цветов и возможная роль их в появлении энтомофилии у растений. Энтом. обзор., 36, 3 : 620—624.
- Ион О. И. 1928. Пузыреногие. Л. : 1—72.
- Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. Сов. наука.
- Downes J. A. 1955. The food habits and description of *Atrichopogon pollinivorus* (Diptera, Ceratopogonidae). Trans. Roy. Entom. Soc. London, 106 : 12.
- Grassé P. 1951. Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie, X.
- Jordan K. 1888. Anatomie und Biologie der Physopoden. Zeitschr. wiss. Zool., 47 : 541—620.
- Obenberger F. 1955. Entomologie, II. Praha.
- Peterson A. 1915. Morphological studies on the head and mouthparts of the Thysanoptera. Ann. Entom. Soc. America, 8 : 20—59.
- Reyne A. 1927. Untersuchungen über die Mundteile der Thysanoptera. Zool. Jahrb., Anat., 49 : 391—500.

Кафедра энтомологии  
Ленинградского государственного  
университета им. А. А. Жданова,  
Ленинград.

#### SUMMARY

Thrips inhabiting in flowers suck out the liquid contents of pollen, it being their principal food. Thrips seldom feed on sap of flowers and honey. Unsynchronic action of thrips' mouth parts and the loss of the mandible may be considered as adaptation for sucking out of pollen grains having a thick skin and the finest surface of prick.