

Э. К. Гринфельд

ПИТАНИЕ КУЗНЕЧИКОВЫХ (ORTHOPTERA, TETTIGONIOIDEA) ПЫЛЬЦОЙ ЦВЕТОВ И ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ ИХ В ПОЯВЛЕНИИ ЭНТОМОФИЛИИ У РАСТЕНИЙ

[E. K. GRINFELD. THE FEEDING OF THE GRASSHOPPERS (ORTHOPTERA, TETTIGONIOIDEA) ON POLLEN OF FLOWERS AND THEIR POSSIBLE SIGNIFICANCE IN THE ORIGIN OF ENTOMOPHILY IN PLANTS]

Настоящая статья является небольшим разделом цикла работ, посвященных изучению связи разных групп насекомых с цветущей растительностью по линии питания нектаром и пыльцой. Подобные исследования дают возможность выяснить значение отдельных групп насекомых в опылении растений, а также могут представить некоторый интерес в изучении филогении насекомых и растений.

Насекомые сыграли важную роль в эволюции покрытосеменных тем, что обусловили появление цветка с яркой окраской, нектаром и ароматом. Возникла энтомофилия как более совершенный способ перекрестного опыления по сравнению с анемофилией.

Многие авторы (Arber a. Parkin, 1907; Diels, 1916; Скотт, 1927; Тахтаджян, 1954) указывают, что опыление при помощи насекомых, вероятно, имело место уже у предков покрытосеменных, а также у вымершей группы беннеттитов. Беннеттиты имели крупные стробиллы, содержащие огромное количество макро- и микроспор. Стробиллы должны были быть очень заметны и привлекать насекомых подобно современным крупным цветам.

До возникновения цветка насекомые посещали репродуктивные органы растения ради пыльцы. Пыльца содержит много белка, жира и углеводов и по питательности значительно превосходит вегетативные части растения. Насекомые не могли не обнаружить питательные свойства пыльцы. Дарвин (изд. 1950) указывает, что пыльца является питательным веществом и насекомые должны были это скоро обнаружить.

Современные опылители (имеющие сосущий хоботок и питающиеся нектаром), к которым относятся перепончатокрылые, чешуекрылые и двукрылые, не могли явиться первыми опылителями растений. Они возникли на более поздних стадиях развития цветка в результате длительной, сопряженной эволюции насекомых и растений. Они способствовали дальнейшему усовершенствованию и возникновению чрезвычайного разнообразия форм цветка и способов опыления. Первыми опылителями, вызвавшими возникновение энтомофилии у растений, могли быть только примитивные насекомые с исходным, грызущим ротовым аппаратом, питающиеся пыльцой. Их нужно искать среди примитивных отрядов насекомых.

Первыми опылителями принято считать жуков (Diels, 1916; Козо-Полянский, 1923; Grant, 1950; Тахтаджян, 1954); однако специальных исследований по этому вопросу нет. Нужно полагать, что наряду с жуками первыми опылителями были представители и других древних отрядов.

дов насекомых. В этой связи большой интерес представляют прямокрылые как весьма древний и примитивный отряд насекомых.

При изучении ночных опылителей подсолнечника мы обратили внимание на кузнечика *Leptophyes albobittata* Koll., который встречался на цветах этой культуры. Вскрытия показали, что зоб и кишечник кузнечиков набит пищей, состоящей из пыльцы подсолнечника с небольшой примесью лепестков. Этот кузнечик встречался на подсолнечнике и днем и был обнаружен и на других цветах, где он также питался пыльцой. Интересно было проверить, питаются ли пыльцой другие виды кузнечиковых и саранчевых. Для этого на цветущем поле люцерны одновременно были пойманы кузнечики *Phaneroptera falcata* L. и саранчевые (разные виды). Вскрытие в лаборатории 5 кузнечиков и 5 саранчевых и просмотр содержимого зоба под микроскопом показали следующее: в зобе у 3 кузнечиков было много пыльцы (около одной трети всей пищевой массы), у 2 кузнечиков обнаружены редкие зерна пыльцы. У саранчевых не была обнаружена пыльца ни в зобе, ни в кишечнике. Необходимо отметить, что цветки люцерны — закрытые и пыльца не доступна для насекомых; только при вскрытии цветка опылителем тычинки остаются открытыми, но через 2—3 часа эти цветки вянут. Таким образом, на цветущем поле люцерны было мало доступной пыльцы.

В результате таких сугубо ориентировочных наблюдений возникло подозрение, что кузнечиковые более или менее регулярно питаются пыльцой цветов, активно отыскивая ее, в то время как саранчевые не питаются пыльцой. Поэтому в следующем 1955 г. были проведены исследования по питанию кузнечиковых и саранчевых в Борисовке Белгородской области.

Методика. Производилось вскрытие саранчевых и кузнечиковых. Небольшой комочек пищи из зоба (реже из кишечника) помещался на предметное стекло в каплю воды и при помощи препаровальной иглы распределялся тонким слоем так, чтобы частицы не налегали друг на друга. Затем содержимое капли рассматривалось под малым увеличением микроскопа. Применялся микроскоп МБИ-1, окуляр 7, объектив 8 (0:20). Проводилось грубое определение количества пыльцы в пищевой массе. Эмпирически установлено, что в поле зрения микроскопа помещается 400—500 зерен пыльцы. Исходя из этого, путем подсчета пыльцевых зерен в поле зрения микроскопа грубо определялось количество пыльцы в пищевой массе данной пробы.

Сбор кузнечиковых и саранчевых производился путем копчения травы сачком на полянах, опушках, на лугу. Большая часть исследованного материала была позаимствована из общих сборов насекомых, проводившихся студентами, проходившими учебную практику в данной местности. Ни в коем случае не производилось выборочное копчение только цветов. В большинстве случаев одновременно на одном и том же биотопе собирались и кузнечиковые, и саранчевые, поэтому отсутствие пыльцы в зобе саранчевых и наличие ее у кузнечиковых является особенно показательным. Исследовались как личинки, так и взрослые.

Исследовалось у 100 кузнечиковых и у 100 саранчевых содержимое зоба, а если зоб был пустой, — то содержимое кишечника. Приводим полученные данные анализа пищевой массы зоба у 100 кузнечиковых:

Содержание пыльцы в пищевой массе	Количество просмотренных особей
Почти чистая пыльца с примесью лепестков и листьев	17
Пыльцы не менее 50% объема пищи	18
Пыльцы не менее 25% объема пищи	24
Пыльцы не менее 10% объема пищи	14
Пыльцы не менее 2—3% объема пищи	13
Единичные зерна пыльцы	8
Пыльцы нет	6
Всего	100

Почти у всех кузнечиковых в кишечнике была пыльца цветов. В большинстве случаев пища содержит большое количество пыльцы, так, на-

пример, пыльца занимает от 25 до 100% всей пищевой массы у 59% исследованных особей. В том или ином количестве пыльца встречается у 94% кузнечиковых. Только в редких случаях в зобе нет пыльцы.

Совершенно другая картина наблюдается у саранчевых. Приводим анализ пищевой массы зоба у 100 саранчевых:

Содержание пыльцы в пищевой массе	Количество про- смотренных особей
Пыльца составляет 10—25% объема пищи	3
Пыльца составляет 1—2% объема пищи	4
Единичные зерна пыльцы	3
Пыльцы нет	90
Всего	100

Ни в одном случае у саранчевых не обнаружена в зобе чистая пыльца, как это часто имеет место у кузнечиковых. Случайно попав на цветы, саранчевые долго на них не задерживаются, а переходят на питание листьями. Порядочно пыльцы было только у 3 саранчевых из 100.

Сравнивая полученные данные, можно сказать, что кузнечиковые наряду с вегетативными частями растений (листьями и стеблями) питаются пыльцой цветов, причем питание пыльцой нужно считать правилом, а отсутствие пыльцы в кишечнике — исключением. Пыльца занимает важное место в питании кузнечиковых: они активно отыскивают ее.

Кузнечиковые всеядны; кроме растений, они питаются насекомыми. У исследованных мною видов остатки насекомых в кишечнике встречались сравнительно редко; основной пищей кузнечиковых является пыльца, листья и стебли. Пыльцой питаются в одинаковой степени как личинки, так и взрослые, как самки, так и самцы. У самцов *Tettigonia viridissima* L., поющих на деревьях, в пищевой массе всегда содержится пыльца. Однако на цветах кузнечиков можно видеть крайне редко; возможно, они питаются ночью. Этим объясняется тот факт, что питание кузнечиков пыльцой до сих пор оставалось неизвестным. Только анализ содержимого зоба и кишечника может дать точное представление о составе их пищи.

Кузнечиковые, пойманные на цветах, имеют на поверхности тела пыльцу цветов; следовательно, они могут производить перекрестное опыление. Они являются самыми примитивными опылителями. Питаясь пыльцой, они всегда повреждают цветы. Пыльца в зобе и в кишечнике всегда содержит примесь лепестков и листьев.

Саранчевые — чисто растительноядные насекомые. Они питаются листьями, не отыскивают цветов и не питаются пыльцой. Наличие пыльцы в пищевой массе саранчевых является случайным.

Нами исследованы следующие виды кузнечиковых: *Conocephalus fuscus* F., *Leptophyes albovittata* Koll., *Metrioptera vittata* Charp., *Phaneroptera falcata* L., *Tettigonia viridissima* L. Наиболее часто встречались *Conocephalus fuscus* и *Leptophyes albovittata*. Определялись до вида только взрослые особи. Так как основную массу материала составляли личинки, то, естественно, что не все исследованные виды могли быть учтены.

Исследованы следующие виды саранчевых: *Chorthippus albomarginatus* De-Geer, *Ch. bicolor* Charp., *Ch. biguttulus* L., *Ch. mollis* Charp., *Mecostethus grossus* L., *Oedipoda coerulescens* L., *Omocestus haemorrhoidalis* Charp. Встречались в массе и явно преобладали над другими видами *Chorthippus albomarginatus* и *Ch. biguttulus*.

Прямокрылые — древний отряд насекомых. Маршнов (1938) указывает, что прямокрылые (Orthoptera Saltatoria) в виде двух ветвей отделились от своих примитивных предков Protorthoptera еще в каменноугольном периоде. Одна ветвь в итоге дала саранчевых (Acridoidea),

другая кузнечиковых (Tettigoniioidea) и сверчковых (Grylloidea), причем указанные группы с каменноугольного периода эволюционировали самостоятельно.

В связи с эволюцией покрытосеменных нас интересуют только кузнечиковые и саранчевые как группы, ведущие наземный образ жизни. Сверчковые частично или полностью перешли к подземному образу жизни и в связи с этим не могли иметь значения в эволюции энтомофилии у растений.

Среди прямокрылых кузнечиковые являются самой примитивной группой. Махотин (1953), исследуя морфологические признаки разных групп прямокрылых, приходит к выводу, что «строение яйцеклада, абдомена, а также и другие особенности организации, позволяют считать кузнечиковых наиболее примитивной группой ныне живущих Orthoptera Saltatoria, во многих отношениях сходной с ископаемыми Protorthoptera».

К примитивным признакам кузнечиковых нужно отнести также следующие особенности.

1) **С м е ш а н н о е п и т а н и е.** Фридолин (1936) и Кузнецов (1941) считают, что первые насекомые суши питались животной пищей и детритом, т. е. остатками растительного и животного происхождения. Это наиболее примитивные режимы питания. Только в дальнейшем насекомые перешли к питанию растениями. Если придерживаться этой точки зрения, то нужно указать на особую роль пыльцы растений в эволюции режимов питания насекомых. Пыльца по своим питательным свойствам занимает промежуточное положение между животной и растительной пищей. Пыльца — это мужская половая клетка. Она содержит много жира, белка и углеводов. Именно пыльца должна была явиться промежуточным кормом при переходе от зоофагии и детритофагии к фитофагии. Отсюда — питание пыльцой нужно рассматривать как примитивный признак по сравнению с питанием вегетативными частями растений. Саранчевые, как группа более прогрессивная среди прямокрылых, не питаются пыльцой.

2) **С в я з ь с д р е в е с н о й р а с т и т е л ь н о с т ь ю.** Кузнечиковые хотя и приурочены к травяному покрову, но часто попадают на деревьях и кустарниках. В древние геологические периоды была только древесная растительность; травяной покров и хорошо выраженная ярусность появились у покрытосеменных. Нужно полагать, что раньше кузнечиковые жили на деревьях и сохранили эту особенность до наших дней. Кузнечиковые приурочены к опушкам, полянам, кустарникам.

Таким образом, кузнечиковые — весьма древняя группа прямокрылых, сравнительно мало изменившаяся, сохранившая свою примитивную организацию и некоторые особенности биологии своих предков. Это — как бы живые ископаемые древнего отряда прямокрылых. В прежние геологические периоды они также питались насекомыми и пыльцой. Они осуществляли перенос пыльцы от одного растения к другому и производили перекрестное опыление, что в конечном итоге привело к появлению энтомофилии и цветка у растений. Питаясь пыльцой, кузнечиковые повреждают генеративные органы растения; это могло явиться причиной, вызвавшей образование защитных приспособлений завязи у покрытосеменных.

В противоположность кузнечиковым саранчевые являются наиболее высоко организованной группой прямокрылых. Саранчевые приурочены к травяному покрову и заселяют открытые биотопы. Только среди представителей наиболее примитивного подсемейства саранчевых — *Catantopinae* — имеются виды, питающиеся древесной растительностью (Бей-Биенко, 1932; Мищенко, 1952). Богарный прус питается в основном сухой растительностью и охотно поедает мертвых насекомых, а также повреждает генеративные органы растений (Зимин, 1934). Это — прими-

тивные черты, сохранившиеся у современных саранчевых. Исследуя питание азиатской саранчи, Кожанчиков (1950) приходит к выводу, что эволюция кормового режима этого вида шла от низших двудольных древесных и травянистых растений к питанию злаками.

Саранчевые — группа молодая с более совершенной организацией и биологией, возникшая сравнительно недавно (мел). Саранчевые наиболее многочисленны как по количеству видов, так и по количеству особей. Они питаются только растениями, не употребляя пыльцы. В связи с тем, что саранчевые питаются растениями и обитают в травяном покрове, расцвет их мог произойти только с появлением покрытосеменных. Появление разнообразия видов растений резко увеличило и расширило кормовую базу саранчевых. Появление мощного травяного покрова улучшило условия обитания саранчевых. Все это привело к тому, что бывшая до этого немногочисленной (по данным А. А. Махотина) группа саранчевых пришла к расцвету и заняла господствующее положение среди прямокрылых. Махотин (1953) пишет: «Помимо неполноты геологической летописи, приходится предположить, что саранчевые приобрели особенности, позволившие им занять место наиболее прогрессивной группы прыгающих прямокрылых, сравнительно недавно, вряд ли раньше начала третичного периода, до которого их предки имели много черт, общих с *Protorthoptera*, и были немногочисленны». Согласно данным Мищенко (1952), наиболее примитивные представители подсемейства *Catantopinae* появились в меловом, а возможно, даже в юрском периоде. Это совпадает со временем появления покрытосеменных. Однако саранчевые не играли никакой роли в появлении энтомофилии у растений, так как они не связаны с репродуктивными органами последних. В свою очередь для саранчевых значение имел не цветок, как типичный энтомофильный орган покрытосеменных, а обилие и разнообразие пищи: значение имела вегетативная масса растений и их разнообразие.

Кузнечиковые, как древняя группа, сформировались задолго до появления высших цветковых растений; последние, по-видимому, не оказали на них существенного влияния. Кузнечиковые питались насекомыми и пыльцой. С появлением покрытосеменных и преобладанием энтомофилии, как более совершенного способа опыления, количество пыльцы в природе сильно уменьшилось, так как энтомофильные растения стали вырабатывать в сотни или даже в тысячи раз меньше пыльцы, чем вырабатывали прежде анемофильные растения. Таким образом, питание кузнечиковых пыльцой значительно ухудшилось, но недостаток пыльцы мог быть частично компенсирован обилием и разнообразием растительной пищи. Питание пыльцой облегчило кузнечиковым переход к питанию вегетативными частями растений. Современные виды кузнечиковых потребляют значительное количество растительной пищи. Питание вегетативными частями растений нужно рассматривать как более новый способ питания по сравнению с питанием пыльцой и насекомыми. Современные кузнечиковые имеют в основном смешанное питание с преобладанием тех или других компонентов у отдельных видов.

ВЫВОДЫ

1. Кузнечиковые наряду с животной пищей и вегетативными частями растений питаются пыльцой цветов. Пыльца занимает важное место в их питании, они активно отыскивают пыльцу. Питание пыльцой является правилом, отсутствие пыльцы в кишечнике — исключением.

2. Как наиболее примитивная группа прямокрылых, кузнечиковые сохранили свои архаичные черты организации и биологии до наших дней. Можно предполагать, что в прежние геологические периоды они также

питались пылью и явились первыми опылителями, сыгравшими важную роль в появлении энтомофилии у растений.

3. Саранчевые пылью цветов не питаются, они не связаны с генеративными органами растений и не могли иметь значения в появлении энтомофилии.

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г. Я. 1932. Саранчевые. Тр. зап. раст., сер. 1 (5) : 14—32.
- Дарвин Ч. 1950. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. Соч., т. 6 : 255—625.
- Зимин Л. С. 1934. К изучению биологии и экологии богарного пруса в Средней Азии. Саранчевые Средней Азии. Сборник статей, Ташкент : 82—112.
- Кожанчиков И. В. 1950. Основные черты пищевой специализации азиатской саранчи. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 73—86.
- Козо-Полянский Б. М. 1923. О систематическом положении сем. Compositae. Журн. Русск. бот. общ., 8 : 167—191.
- Кузнецов Н. Я. 1941. Чешуекрылые янтара. Эволюция режимов питания чешуекрылых. Изд. АН СССР : 88—89.
- Мартынов А. В. 1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых. Тр. Палеонтолог. инст. АН СССР, т. 7, вып. 4 : 1—148.
- Махотин А. А. 1953. Филогенетические взаимоотношения основных групп прыгающих прямокрылых и морфология их яйцеклада. Тр. Инст. морфол. животн. им. Северцова АН СССР, вып. 8 : 5—62.
- Мищенко Л. Л. 1952. Насекомые прямокрылые. Саранчевые (Catantopinae). Фауна СССР, т. 4, вып. 2 : 1—610.
- Скотт Д. 1927. Эволюция растительного мира. М.—Л. : 1—87.
- Тахтаджян А. Л. 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. : 1—214.
- Фридолин В. Ю. 1936. Биоцетинока на химической основе. Сборн., посвящен. акад. В. И. Вернадскому, 2 : 1169—1205.
- Arber E. A. and T. Parkin. 1907. The origin of angiosperms. Journ. Linn. Soc. London, Bot., 38 : 29—80.
- Diels L. 1916. Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 34 : 738—774.
- Grant V. 1950. The protection of the ovules in flowering plants. Evolution, 4 : 179—201.

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

SUMMARY

1. Grasshoppers (Tettigoniodea) feed on pollen of flowers as well as on animal and vegetable food. Pollen is an important component of their diet, which results in their intense activity in search for flowers. As a rule they feed on pollen; the absence of pollen in their bowels being an exception.

2. Tettigoniodea, as the most primitive group among Orthoptera, has preserved its archaic features of organization and biology up to the present time. Tettigoniodea may be supposed to have fed on pollen in ancient geological periods and probably were the first pollinators that had stimulated the development of entomophily in plants.

3. Locusts (Acridoidea) do not feed on pollen of plants, they have no contact with stamens and pistils and could not have contributed to the development of entomophily in plants.