

УДК 577.4 (571.1)

**КОНСОРТИВНЫЕ СВЯЗИ НАСЕКОМЫХ (INSECTA)
И КОЛЛЕМБОЛ (COLLEMBOLA)
С *TROLLIUS ASIATICUS* L. (RANUNCULACEAE)**

© 2023 г. Л. В. Буглова,^{1*} Э. П. Нарчук^{2**}

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: astro11@rambler.ru

² Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

**e-mail: chlorops@zin.ru

Поступила в редакцию 5.09.2023 г.

После доработки 12.09.2023 г.

Принята к публикации 12.09.2023 г.

Изучены консортивные связи насекомых и коллембол с купальницей азиатской (жарком), *Trollius asiaticus* L. (Ranunculaceae) в природе и в биоресурсной научной коллекции Центрально-сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС) USU № 440534 с 2017 по 2021 г. Найдены 106 видов, которые разделены на следующие группы: антофилы, фитофаги (филлофаги и семяеды), детритофаги и энтомофаги. Наиболее богато разнообразие консортов растения в период цветения, когда преобладают антофилы, включающие опылителей и не опыляющих потребителей нектара. Семена растения повреждают мухи *Chiastocheta* (Anthomyiidae) и многочисленные клопы. Филлофаги не наносят растениям существенного вреда.

Ключевые слова: *Trollius asiaticus*, насекомые, коллемболы, антофилы, филлофаги, семяеды, детритофаги, энтомофаги, Западная Сибирь.

DOI: 10.31857/S0367144523030048, **EDN:** YCPHKR

Основным объектом изучения экологии является биоценоз – совокупность взаимосвязанных организмов, населяющих определенную территорию. Любой биоценоз представляет собой систему, состоящую из структурных элементов, называемых консорциумами, по Беклемишеву (1951), или консорциями (Раменский, 1952), и объединяющих автотрофные и гетеротрофные организмы на основе пространственных (топических) и пищевых (трофических) связей.

Систематизация объектов консорциологии определяется пространственным и структурным объемом ядра (детерминанта) консорции, представленным автотрофным организмом. Как ядро консорции можно рассматривать связи организмов на индивиду-

альном и видовом уровнях, однако важнейшим, вслед за Емельяновым (1967), мы считаем популяционный уровень. Но, поскольку консорции являются структурными единицами биоценоза (Реймерс, 1990), из которых моделируется все многообразие ценоотических взаимоотношений, наиболее ценным представляется их изучение в пределах ценоза, при этом в качестве детерминанта рассматриваются ценопопуляции всех растительных организмов. Большинство исследований в данной области проводилось на эдификаторах, представленных деревьями и кустарниками, а из травянистых растений – на видах, введенных в культуру и произрастающих на больших площадях (зерновые злаки, овощные культуры, некоторые технические и лекарственные растения). Из травянистых дикорастущих растений подобные исследования проводились на тростнике (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), занимающем обширные площади и активном инвазивном виде в Северной Америке, и на борщевике (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), также злостном инвазивном сорном виде (Skuhřavý, 1981; Häfliger, 2007; Кривошеина, 2011; Нарчук, 2011; Кривошеина, Озерова, 2015). Очень редко такие исследования проводятся на дикорастущих травянистых растениях (Стебунова, 2010).

Trollius asiaticus Linnaeus, 1753, огонек, или жарок сибирский – среднерослое травянистое растение до 80 см высотой, с пятиугольной глубоко рассеченной зубчатой листовой пластинкой и одиночным открытым цветком ярко-оранжевой окраски на вершине слабо ветвящегося побега (рис. 1, *a*, *b*). Цветет *T. asiaticus* в конце мая – первой половине июня. После плодоношения генеративный побег засыхает, но розетка листьев вегетирует до осени. Растение широко распространено в лесной зоне по всей Сибири, это очень полиморфный вид с большим ареалом и широкой экологической амплитудой. Равнинные популяции населяют лесную зону и лесные экотоны (Жукова, 1995). На особо охраняемой природной территории «Центральный сибирский ботанический сад» *T. asiaticus* – распространенный аборигенный вид, произрастающий в лесах с травянистым подлеском (Коропачинский, Банаев, 2014). Как у ксеногамного энтомофильного поликарпика, его устойчивое воспроизводство в значительной мере зависит от насекомых, влияющих на семенную продуктивность.

Взаимоотношения насекомых с представителями рода *Trollius* представлены в литературе очень неравномерно. Наиболее полно изучен состав посетителей цветков *T. europaeus* L. и взаимоотношения этого вида со специализированными опылителями-семьядами, мухами рода *Chiastocheta* Pokorny, 1889 (Anthomyiidae) (Jaeger, Després, 1998; Ibanez et al., 2009; Suchan et al., 2015, и др.). К настоящему времени из Европы описано 9 видов рода *Chiastocheta* (Michelsen, 2012). Имаго их опыляют цветки *Trollius* и тем обеспечивают образование семян, а личинки питаются семенами и частично снижают его семенную продукцию. Для *T. europaeas* с шарообразными цветками мухи рода *Chiastocheta* являются единственными опылителями, проникая внутрь цветка. Такие отношения названы мутуалистическими. Для видов *Trollius* с открытой формой цветка, как у *T. asiaticus*, отношения с *Chiastocheta* описаны как факультативный мутуализм, поскольку они могут опыляться более крупными насекомыми, такими как пчелы, шмели, журчалки (Syrphidae), жужжала (Bombyliidae) и настоящие мухи (Muscidae) (Pellmyr, 1989, 2008; Zhao, Wang, 2015; Нарчук и др., 2020).

О насекомых, использующих *T. asiaticus* в качестве кормового объекта, есть лишь отрывочные данные. В Сибири были найдены 4 вида опылителей-семеедов *Chiastocheta*, из них 3 определены до вида: *Ch. latispinigera* Fan, Chen et Jiang, 1982, *Ch. rotundiventris* Hennig, 1953 и *Ch. trollii* Zetterstedt, 1845 (Нарчук и др., 2020). Вероятность участия в опылении *T. asiaticus* видов рода *Cheilosia* Meigen, 1822 (Syrphidae); среди них известны *Ch. fraterna* Meigen, 1830, *Ch. nigripes* Meigen, 1822, *Ch. pagana* Meigen, 1822 и *Ch. vernalis* Fallén, 1817 (Barkalov, Burlak, 2000). Еще меньше информации по фитофагам. На жарках, произрастающих в Тункинских Альпах (отрог Восточного Саяна) близ пос. Монды и определенных как *T. asiaticus*, были собраны *Arctia caja* Linne, 1758 (Lepidoptera, Arctiidae) (Берлов, Берлов, 2005). Способ их питания и характер повреждений растений не указаны.

Цель данной работы – выявить количество родов и хотя бы приблизительное количество видов, посещающих *T. asiaticus* в Сибири, определить их трофическую специфичность и сегрегацию по фазам развития детерминанта консорции. Особое внимание предполагается уделить насекомым, оказывающим влияние на репродуктивную сферу, как наиболее значимую для растений. Представляется также интересным изучить способность к освоению растений, переселенных в культурные условия на коллекционные участки. Очевидно, что вслед за растениями последуют насекомые, которые наиболее тесно с ними связаны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор насекомых проводили на растениях *T. asiaticus* в возрасте g2 (расцвет генеративных способностей у многолетних растений) в естественном сосново-березовом лесу на территории Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (54°49'26.6" N, 83°06'16.6" E – 54°49'02.6" N, 83°06'23.0" E) и в коллекционных посадках биоресурсной научной коллекции УНУ USU № 440534 (54°49'07.4" N, 83°06'06.9" E) с 2017 по 2021 г. Расстояние между растениями в природе и в коллекции составляет 150 м и более, что создает уникальные экспериментальные условия для изучения возможности освоения растений насекомыми.

Ежегодно выполнялись фенологические наблюдения за растениями по методике Бейдеман (1976). Проводилось сопоставление фаз сезонного развития растений и собираемых с них насекомых.

В основу выделения консорции положены следующие подходы.

1. Систематический – изучаются взаимоотношения детерминанта с представителями классов Insecta и Collembola,

2. Трофический – анализировались трофические связи с живым растением, его прижизненными выделениями, а также с отмирающими частями, которые сохраняют механическую связь с функционирующими органами.

3. Вторичный трофический – учитывались насекомые со смешанными типами питания и наиболее значимые энтомофаги.

Из методов эколого-фаунистических исследований, предлагаемых разными авторами (Арнольди, 1960; Палий, 1970; Цуриков, 2003; Дедюхин, 2011), были использованы наиболее приемлемые для изучаемого растения-детерминанта. Они включали ручной сбор насекомых, отряхивание в сачок, поиски под растениями в почве и на корнях, а также сбор частей растений, содержащих личинок или куколок для выведения имаго в лабораторных условиях. Для изучения

посетителей отдельных травянистых растений в лесной зоне методика стандартного энтомологического кошения непригодна из-за высокой вероятности захвата насекомых, не связанных с изучаемым детерминантом. Во избежание этого посетителей *T. asiaticus* собирали сачками диаметром 20 см быстрым накидыванием на растения между 9.00 и 15.00 часами через каждые 2 или 3 дня и 1 раз в неделю между 8.00 и 20.00 часами во время цветения и в начале созревания семян, затем раз в 4–6 дней между 10.00 и 14.00 часами. Насекомых замаривали и, в зависимости от их размеров, накалывали или помещали в 70%-ный этиловый спирт. Выполняли визуальные наблюдения, сборы и анализ поврежденных органов растений. Стебли для изъятия из них насекомых собирали в конце октября перед выпадением снега, сверяясь с метеорологическими прогнозами, и в апреле сразу после схода снега. Сбор напочвенных насекомых в корневой зоне и обследование корней проводили в мае, июле и октябре, выкапывая корни и осматривая органы растений и почву под микроскопом МСП-1. Количественный учет не проводили, объем исследованного материала составил корневища 9 клонов, число обследованных побегов – около 300. Определение семейств двукрылых и видов рода *Chiastocheta* выполняли самостоятельно, остальные насекомые определены сотрудниками Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ, Новосибирск), Зоологического института РАН (ЗИН, С.-Петербург) и Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (ИБПК, Якутск).

Изъятие листовой пластинки при повреждении филлофагами выполнялось только в 2021 г., определение проводили на полностью развернутых листьях с помощью программы SIAMS Mesoplant, округляя значения до долей в соотношении изъятая часть/целый лист, что является модифицированным методом определения размеров выгрызенных участков листа (Богачева, 1990). Общий объем проб составил 150 листьев. При грубом повреждении модель листовой пластинки экстраполировалась приблизительно, без учета площади листовых зубчиков. Классификация повреждений приводилась по Осмоловскому (1976). Фотографирование выполнялось с помощью программы SteREO Discovery V12 CARL ZEISS (Германия) с камерой AxioCam HRc CARL ZEISS (Германия) в центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В течение 5 лет на *Trollius asiaticus* было собрано 106 видов насекомых и 2 вида коллембол, относящихся к 46 семействам. Все посетители *T. asiaticus* разделены на 4 трофические группы: фитофаги – 1) антофилы и 2) филлофаги; 3) детритофаги и 4) энтомофаги.

Антофильные насекомые, посещающие цветки, принадлежат к отрядам Heteroptera, Coleoptera, Hymenoptera и Diptera, преобладают среди них двукрылые (Diptera). Все антофилы питаются нектаром и/или пыльцой, и их активность строго приурочена к фазе цветения растения. Взаимоотношения с детерминантом консорции определяются их вкладом в опыление, по которому они подразделяются на три группы – эутропные, аллотропные и дистропные антофилы.

Эутропные посетители цветков – активные опылители, переносят большое количество пыльцы и активно перелетают с цветка на цветок. К ним относятся специализированные опылители, мухи *Chiastocheta* (Anthomyiidae) (рис. 1, с), а также Syrphidae (Diptera), Apidae и Halictidae (Hymenoptera). Незначительные различия по видовому составу между посетителями растений в культуре и естественных условиях среди представителей данной экологической группы отмечены только для Syrphidae и Apidae.

Аллотропные посетители цветков – это дополнительные нерегулярные опылители. На теле их бывает незначительное количество пыльцы (отдельные ее зерна не образуют сплошного покрова). Аллотропные насекомые обычно питаются в одном цветке, не совершают перелетов между цветками, а улетают после посещения одного, редко двух цветков. К ним относятся представители семейств Scarabaeidae и Oedemeridae (Coleoptera), все Anthomyiidae, кроме *Chiastocheta*, Calliphoridae, Muscidae и Tachinidae (Diptera), а также Tenthredinidae и Crabronidae (Hymenoptera). Представители каждого таксона из этой группы довольно редки среди посетителей цветков, но в каждом отлове в среднем с каждого цветка была одна особь.

Дистропные посетители цветков не участвуют в опылении, и на их теле нет пыльцы. К ним относятся представители семейств Scarabaeidae, Melyridae, Dermestidae, Elateridae, Nitidulidae, Melandryidae, Cerambycidae, Chrysomelidae (Coleoptera), Agromyzidae (Diptera) и все полужесткокрылые (Heteroptera). Жуки держатся непосредственно в районе нектарных ямок, малоподвижны, подолгу оставаясь в одном цветке. Из перепончатокрылых только муравьи (Formicidae) активно и регулярно воруют нектар без участия в опылении. В цветках были найдены также коллемболы отряда Entomobryomorpha, довольно крупные, до 2.43 мм длиной, без пыльцы на телах. На растениях *T. asiaticus* в природной популяции они встречаются чаще, чем в коллекции сада, и в годы с жаркой сухой погодой отсутствуют.

Филлофаги включают представителей Thysanoptera, Heteroptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera и Diptera. Они связаны с определенной фазой развития растений-хозяев и занимают следующие топические ниши: стеблелистовые фитофаги; фитофаги, сосущие соки из тканей генеративных органов; цветоеды и карпофаги (рис. 2). Весенне-осенние и стеблевые почки, бутоны до их распускания, корни и корневища, черешки листьев, средние и нижние части вегетирующих цветоносных побегов ими не повреждаются.

Стеблелистовые фитофаги, большей частью полифаги с грызущим ротовым аппаратом, могут питаться на разных частях растений. Это гусеницы двух видов пядениц (Lepidoptera, Geometridae), долгоносики и один вид жуков-листоедов (Chrysomelidae). Они питаются на растениях от бутонизации до середины фазы цветения, оставляют фигурные и дырчатые повреждения на листьях и верхних частях цветоножек.

Личинки Cyldrotomidae (Diptera) питаются открыто, оставляя на листьях не крупные овальные или удлинённые отверстия, а на чашелистиках – грубые повреждения; степень изъятия ими листовых пластинок незначительная (рис. 2, *h*, *i*). Они встречались только в лесном биоценозе, не переходя на растения, которые содержатся в культуре. Начинают питание эти личинки с середины мая от начала фазы бутонизации сначала на нижних стеблевых листьях, затем перемещаются выше; на питание чашелистиками переходили только при погоде с повышенной влажностью, гинецей и андроцей не повреждают.

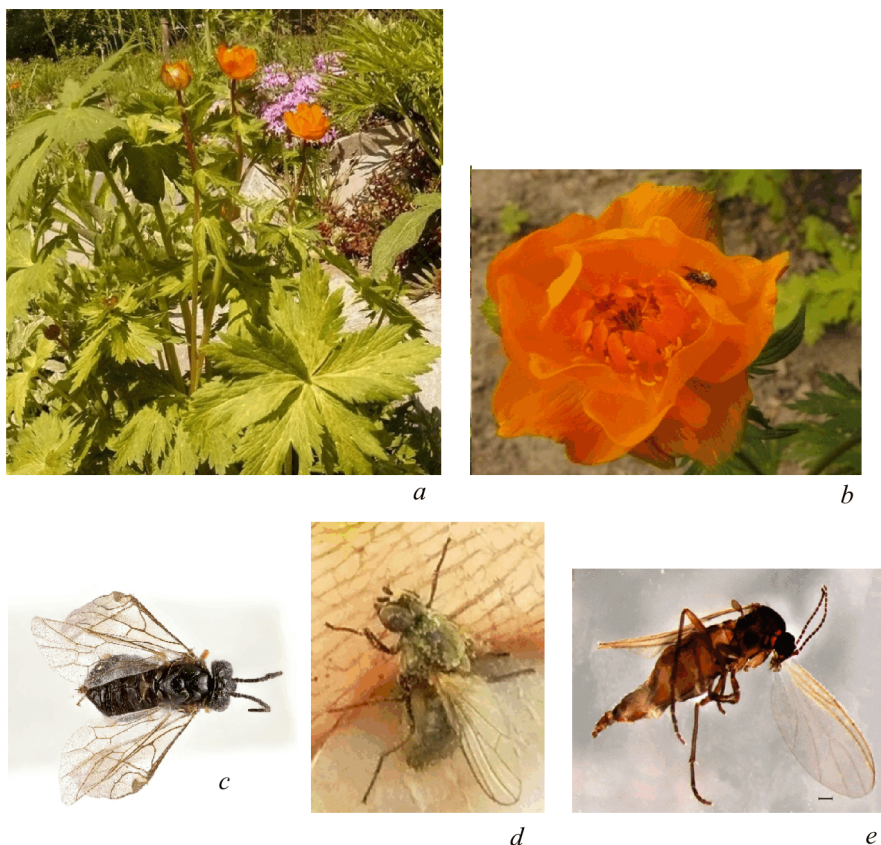


Рис. 1. *Trollius asiaticus* L. и связанные с ним насекомые.

a – растение в биоресурсной научной коллекции USU № 440534; *b* – цветок с мухой *Chiastocheta* sp. (Anthomyiidae); *c* – пилильщик *Pseudodineura enslini* (Hering); *d* – эутропная антофильная муха *Chiastocheta* sp.; *e* – детритофаг из сем. Sciaridae.

Eurydema sp. (Heteroptera, Pentatomidae) – единственный вид клопов, который питается, высасывая соки из листьев и оставляя точечные повреждения. Он встречается с периода окончания фазы бутонизации – начала цветения.

Специализированные филлофаги питаются только листьями. Минирующие ложногусеницы Tenthredinidae (Hymenoptera) повреждают черешковые и стеблевые листья. По морфологии грудных склеритов личинки и форме мины они определены как *Pseudodineura enslini* Hering, 1923 (см. рис. 1, *d*; 2, *a*, *c*). Этот пилильщик делает мины на листьях *Trollius europaeus* в Европе, встречается в европейской части России и в Восточной Сибири (Hering, 1935–1937; Buhr, 1941; Желоховцев, Зиновьев, 1995; Liston et. al. 2019). В Западной Сибири он отмечается впервые. Мины становятся визуально опознаваемыми на 7–10-й день от начала фазы цветения. Кроме того, были собраны личинки другого пилильщика, морфологически отличающиеся от *Ps. enslini* (рис. 2, *b*), которого не удалось определить. Эти личинки образуют мины на 3–4 дня



Рис. 2. Фитофаги *Trollius asiaticus* L. и наносимые ими повреждения.

a – передний отдел тела личинки *Pseudodineura enslini* (Hering); *b* – не определенная личинка сем. Tenthredinidae; *c* – листовая мина Tenthredinidae; *d* – личинка *Phytomyza trollii* Hering, 1930; *e* – листовая мина *Ph. trollii*; *f* – самец *Ph. trolliicaulis* Süß; *g* – пупарий *Ph. trolliicaulis*; *h* – личинка сем. Cyliodromidae; *i* – листовая мина сем. Cyliodromidae; *k* – имаго трипса (Thripidae); *l* – нимфа Thripidae на поверхности листовки; *m* – листовки *Trollius asiaticus* на стадии молочной спелости семян, поврежденные сосущими насекомыми; *n* – нимфа Thysanoptera; *p* – поврежденная трипсами листовка *Trollius asiaticus*; *r*, *s* – зрелые семена *T. asiaticus* со следами повреждений клопами (Heteroptera).

Масштабная линейка: *a*, *b*, *k*, *l*, *n*, *p*, *s* – 0.1 мм; *d*, *g*, *f*, *r* – 1 мм; *c*, *e*, *i* – 10 мм.

раньше, чем *Ps. enslini*, питаются около недели, затем ложногусеницы уходят в почву. Мины этих двух видов имеют сходную форму (рис. 2, *c*). Другие специализированные филлофаги – минирующие мухи сем. Agromyzidae (Diptera). Со второй недели июня, что соответствует второй половине фазы цветения растений, их мины появляются на стеблевых листьях (рис. 2, *d, e*). По форме мины и строению личинки вид определен как *Phytomyza trollii* Hering, 1930 (Spencer, 1976; Bland et al., 1999). Пупарии черного цвета зимуют в почве в прикорневой зоне растения-хозяина. Личинка другого вида Agromyzidae, *Phytomyza trolliicaulis* Süss, 1989 (рис. 2, *f*) питается сердцевинной тканью нижней части стебля со второй половины июня. Она проделывает ходы до 2 (редко до 5) см вверх от корневой шейки, затем окукливается и зимует закрыто в нижней части стебля. Пупарии около 4 мм длиной, светло-желтые, с хорошо выраженной сегментацией (рис. 2, *g*). Имаго выходит на следующий год. Этот вид питается в Европе на *Trollius europaeus* (Süss, 1989). Оба вида Agromyzidae впервые отмечаются в фауне России. Все минирующие насекомые регулярно встречались на растениях в естественном биоценозе и в искусственных посадках.

В целом стеблелистовые и листовые вредители не наносят серьезного вреда: доля изъятой ими листовой пластинки составляла 1/8–1/3 ее общей площади. В редких случаях, при питании на верхних стеблевых листьях они могут повредить до 3/5 листовой пластинки.

Гинецей *T. asiaticus* в период цветения повреждается гусеницами пяти видов чешуекрылых (Lepidoptera). Из них два вида совкообразных – полифаги – съедали в межличиночные периоды на старших возрастах по 3–4 и 4–5 цветков во время искусственного кормления и по окончании цветения не окукливались. Развитие гусеницы еще трех видов по срокам связано с цветением *T. asiaticus*, они съедали по 5–6 цветков при искусственном кормлении, по окончании или к середине цветения завершали развитие и окукливались. Вывести имаго не удалось. Встречаются чешуекрылые на *T. asiaticus* почти исключительно в природных условиях. Они способны выедать гинецей полностью, чем наносят серьезный урон. Цветки и молодые бутоны *T. europaeus* в некоторых регионах Германии повреждаются золотой совкой *Polychrysia moneta* Fabricius, 1787 (Lepidoptera), но листья остаются неповрежденными (Koch, 1984; Alford, 1997). Имаго откладывают яйца между почками или распустившимися цветками с начала июня до конца июля.

Шесть видов клопов и один вид Thysanoptera сосут клеточный сок из генеративных структур цветка. *Kleidocerys resedae* Panzer, 1797 (Lygaeidae) и *Panaorus adspersus* Mulsant et Rey, 1852 (Rhyparochromidae) посещают *Trollius asiaticus* с начала фазы цветения, остальные виды – со второй половины цветения. *Kleidocerys resedae* питаются сначала соками листовок и, возможно, нектаром, на питание семенами не переходят. *Panaorus adspersus* и *Dolycoris baccarum* L., 1758 (Pentatomidae) питаются соками листовок, затем переходят на питание семенами. Имаго Thripidae (Thysanoptera) (рис. 2, *k*) появляются в начале фазы цветения, высасывают соки из разных структур цветка: пестиков, тычиночных нитей и чашелистиков, оставляя точечные пятна, могут вызывать усыхание тычинок и стилодиев. Возможно, они могут питаться также выси-

павшейся пылью и нектаром. Нимфы Thripidae (рис. 2, *l*) высасывают сок из клеток листовок на стадиях от начала формирования семян до их восковой спелости.

Потребители плодов и семян – самая обширная и разнообразная группа фитофагов. В нее входят личинки пяти видов *Chiastocheta* (Diptera, Anthomyiidae), 16 видов клопов, два вида Thysanoptera и один вид Geometridae (Lepidoptera). Личинки *Chiastocheta* питаются внутри листовок с начала их формирования до начала высывания из них семян, а также тканями цветоложа. Внутри листовок семенами молочной и молочно-восковой спелости питаются гусеницы не определенного нами вида чешуекрылых.

Только нимфы Thripidae (рис. 2, *l, n*) проделывают в листовках отверстия диаметром около 0.3–0.4 мм и питаются тканями зеленых листовок со второй декады июня по первую декаду июля, скелетируя листовки или оставляя многочисленные окошечные выгрызания (рис. 2, *p*).

Впервые установлено питание клопов на плодах и семенах *Trollius asiaticus*. Клопы питаются на листовках от стадии молочной спелости семян и могут вызывать некрозы на их поверхности и засыхание семян (рис. 2, *m*). Они прокалывают поверхность плода и повреждают клетки семенной кожуры. На фазе высывания семян клопы питаются через верхнюю, открытую часть листовки и высасывают все их содержимое. Семена, поврежденные клопами до затвердения экзотесты, засыхают, а из поврежденных после ее затвердения образуются внешне нормальные, но пустые семена. В этом случае на поверхности семенной кожуры под увеличением можно увидеть отверстия диаметром около 35–40 мкм, иногда также выбросы внутреннего содержимого (рис. 2, *r, s*). Регулярные посетители плодов – клопы *Carpocoris coreanus* Distant, 1899, *Dolycoris baccarum* и *Panaorus adspersus*. Посещают плоды также клопы из родов *Coryzus*, *Lygaeus* и *Rhopalus*. Снижают семенную продукцию цветоеды, повреждающие гинецей в период цветения, насекомые, сосущие соки из тканей андроеца и гинецея, и семяеды, повреждающие семена на разных стадиях созревания

Детритофаги. В основании стеблей зимуют стеблевые сапрофиты – личинки Sciaridae (Diptera) (см. рис. 1, *e*). Они окукливаются в период бутонизации *Trollius asiaticus*, и вылет самок приходится на начало цветения растений; самцов мы не наблюдали. В весенний и осенний периоды в нижней части стеблевой зоны растений регулярно встречались питающиеся личинки двух видов Coleoptera. Плод *T. asiaticus* – многолистовка, созревает в течение одного месяца, затем листовки в верхней части растрескиваются и семена пассивно высываются в течение месяца, при этом плоды находятся в сухом состоянии и ими питаются сапротрофы, коллемболы сем. Tomoceridae и личинки двукрылых. В засушливые годы они отсутствуют, а в дождливую неделю конца июля детритофаги уничтожают плод-многолистовку, но стебли продолжают стоять и лежат в конце сентября – октябре. Кроме того, у оснований стеблей и корневой шейки, погруженных в почву, собираются на зимовку личинки Syrphidae, puparii других двукрылых, цикадки и клопы.

Энтомофаги. Из хищников стабильно регистрируются клопы семейств Anthocoridae и Nabidae, жуки семейств Staphylinidae, Cantharidae, Coccinellidae и Anthicidae, двукрылые сем. Hybotidae, из паразитов – Ichneumonidae и другие перепончатокрылые. Мухи *Platypalpus major* Zetterstedt, 1842 (Hybotidae) питаются трипсами. Для двух наездников установлены хозяева – *Telenomus* sp. (Scelionidae) паразитирует на яйцах Pentatomidae, а *Syntomopus inclusus* Walker, 1833 (Pteromalidae) вылетает из пупариев *Phytomyza trolliicaulis* (Agromyzidae), зимующих в основании стеблей *Trollius*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Среди 106 видов насекомых и коллембол, собранных на *Trollius asiaticus*, антофилов, питающихся пыльцой и нектаром – 54 вида, из них аллотропных и эутропных по 20 видов, дистропных – 14. Фитофагов 39 видов: стеблелистовых полифагов 6, стеблевых олигофагов – 1, листовых олигофагов – 3, полифагов – 1, цветоедов – 7, высасывающих соки из плодов и семян – 15, специализированных семяедов рода *Chiastocheta* – 5. Детритофагов, питающихся отмирающими остатками, соединенными с живыми органами растений, – 6 видов, из них 3 на плодах и 3 питаются в области корневой шейки. Энтомофагов 17 видов. Несколько видов совмещают разные типы питания: все виды рода *Chiastocheta* – опылители-семяеды, два вида Agromyzidae – а) дистропные антофилы и б) стеблевые и листовые фитофаги, 2 вида Heteroptera – цветоеды-семяеды, 3 вида Tachinidae и один Ichneumonidae – аллотропные опылители-энтомофаги. Фабрические и форические связи отсутствуют, первые, скорее всего, вследствие ядовитости живых частей растений, а вторые – из-за примитивного способа расселения диаспор. Фензивные связи, как дополнительные, наблюдаются только у закрыто питающихся фитофагов.

Любые изменения, происходящие с ценозом в целом, находят отражения при формировании консортивных связей. Так, 78 видов (73.6 %) составляют базовый, регулярный компонент консорции *T. asiaticus* в изучаемом лесном биоценозе, остальные – случайные члены, которые встречаются эпизодически. Число консортов при антропогенном воздействии на лесной ценоз с сохранением территориальной целостности искусственных и естественных условий изменилось слабо – 78 (73.6 %, искусственный) и 82 (77.4%, естественный), однако видовой состав отдельных таксонов претерпел существенные сдвиги: клопы и перепончатокрылые более разнообразны в искусственных условиях, жуки и двукрылые – в природных.

Состав специализированных насекомых, цикл развития которых полностью связан с *T. asiaticus*, одинаков в лесных биоценозах и в культуре. В него входят мухи рода *Chiastocheta*, минирующие насекомые – пилильщики *Pseudodineura enslini* и два вида Agromyzidae (листовая и стеблевая минирующие мухи *Phytomyza trollii* и *Ph. trolliicaulis*). Так же стабильно связаны с *Trollius* почвенные комарики Sciaridae и один вид трипсов (Thripidae). Из этих видов только почвенные комарики имеют мутуалистические отношения с изучаемым растением, остальные – слабо антагонис-

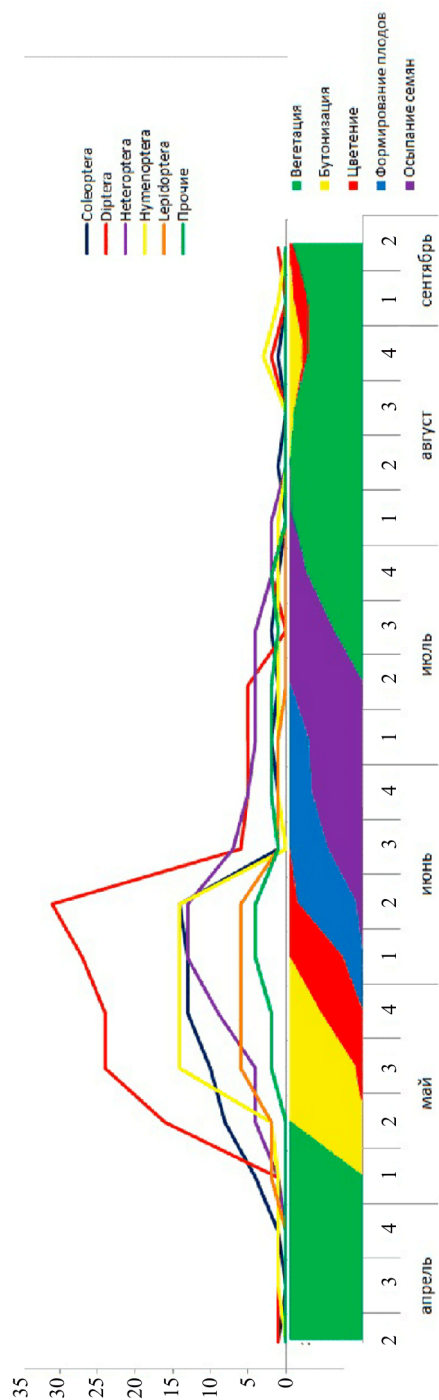


Рис. 3. Распределение видового разнообразия насекомых по фазам развития *Trollius asiaticus* L.

По горизонтальной оси – сроки: месяцы разделены на адаптированные недели (первая неделя с 29 по 6 число следующего месяца, следующие с 7-го числа по 7 дней). По вертикальной оси – число активных видов разных отрядов.

тические: они не вызывают существенных повреждений. Подавляющее число насекомых, которые питаются на *T. asiaticus*, – полифаги.

У всех видов клопов (Heteroptera), которых собирали на плодах, визуальное установлено питание семенами и соками молодых листовок, что ведет к снижению семенной продукции *Trollius*. Остается открытым вопрос об их энтомофагии – возможно использование ими соков личинок насекомых, которые питаются внутри листовок *Trollius*. В этом случае взаимоотношения *Trollius* с Heteroptera будут не только антагонистическими.

Отношения *Trollius* с антофильными насекомыми зависят от того, выполняют ли они полезные функции переноса пыльцы или являются только потребителями нектара. Эутропные Diptera и Hymenoptera несут на теле много пыльцы, активно перелетают с цветка на цветок и являются основными опылителями. Аллотропные насекомые несут на теле мало пыльцы, обычно менее активно перелетают на соседние цветки, их участие в опылении возможно, они являются дополнительными опылителями. *Trollius asiaticus* принадлежит к мелитофильно-миофильной группе ксеногамных растений. Доля дистропных посетителей цветков, не способных переносить пыльцу и не участвующих в опылении, довольно высокая – 26 % от общего числа потребителей нектара и пыльцы.

Активность большинства насекомых довольно строго приурочена к определенной фазе развития *Trollius*. Число видов плавно нарастает от фазы бутонизации к цветению, достигая максимума во второй половине цветения, затем резко уменьшается и остается стабильным весь период созревания – высыпания семян (рис. 3). Пик численности насекомых во второй половине фазы цветения совпадает с начальными стадиями созревания семян, когда семяеды увеличивают свою численность, а антофилы еще не покинули растения. К тому же число дистропных антофилов резко увеличиваются со второй половины фазы цветения. В целом благодаря большому числу опылителей и малому числу фитофагов, слабо влияющих на генеративную сферу растений, *T. asiaticus* находится скорее в комфортных отношениях с насекомыми, опасения вызывает только значительное число видов, повреждающих плоды и семена.

ВЫВОДЫ

1. Преобладающее большинство насекомых, связанных с *Trollius asiaticus*, составляют опылители и потребители живых и отмерших тканей, полифаги.
2. К специализированным консортам можно отнести только опылителей-семяедов, мух из рода *Chiastocheta* (Anthomyiidae), и минеров: пилильщика *Pseudodineura enslini* (Tenthredinidae) и минирующих мух, *Phytomyza trollii* и *Ph. trolliicaulis* (Agromyzidae).
3. Семенную продукцию *Trollius asiaticus* снижают мухи рода *Chiastocheta* (Anthomyiidae) и многочисленные клопы, высасывающие семена на разных стадиях созревания.
4. Минирующие насекомые не наносят существенного вреда *Trollius asiaticus*.

Авторы выражают глубокую признательность коллегам Н. Н. Винокурову (ИБПК СО РАН, Якутск), А. В. Баркалову, О. Г. Березиной, С. В. Василенко, В. С. Сорокиной (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск), А. Г. Кирейчуку, Б. А. Коротяеву, А. Г. Мосейко, Г. М. Сулеймановой, И. В. Шамшеву и Е. В. Целих (ЗИН) за помощь в определении насекомых и коллембол, а также Л. Сюссу (L. Süß, Bologna, Italy) и М. фон Чирнхаусу (M. von. Tschirnhaus, Bielefeld, Germany) за консультации по минирующим мухам сем. Agromyzidae.

Авторы подтверждают, что в ходе выполнения работы не проводилось исследований на людях или животных (за исключением беспозвоночных).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди Л. В. 1960. Краткие методические указания по изучению консортивных связей насекомых при биокomплексных исследованиях. Программно-методическая записка по биокomплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. М.; Л.: АН СССР, с. 9–14.
- Баркалов А. В., Бурлак В. А. 2000. Характер антофилии у мух-журчалок рода *Cheilosia* Mg. (Diptera, Syrphidae). Сибирский экологический журнал **4**: 395–408.
- Беклемишев В. Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. Бюллетень МОИП. Серия биология **56** (5): 3–30.
- Бейдеман И. В. 1974. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 154 с.
- Берлов О. Э., Берлов Э. Я. 2005. К фауне бабочек-медведиц (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) горных экосистем Прибайкалья. Труды Тигирекского заповедника **1**: 273–275.
- Богачева И. А. 1990. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах субарктики. Свердловск, 137 с.
- Дедюхин С. В. 2011. Принципы и методы эколого-фаунистических исследований наземных насекомых. Учебно-методическое пособие. Ижевск: Удмуртский университет, 93 с.
- Емельянов А. Ф. 1967. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям. Чтения памяти Холодковского. Вып. 19, с. 28–65.
- Желуховцев А. Н., Зиновьев А. Г. 1995. Список пилильщиков и рогахвостов (Hymenoptera, Symphyta) фауны России и сопредельных территорий. I. Энтомологическое обозрение **74** (2): 395–415.
- Жукова Л. А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 224 с.
- Коропачинский И. Ю., Банаев Е. В. (Ред.). 2014. Растительное многообразие Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Новосибирск: Гео, 491 с.
- Кривошеина М. Г. 2011. Насекомые – вредители борщевика Сосновского в Московском регионе и перспективы их использования в биологической борьбе. Российский журнал биологических инвазий **4**: 44–51.
- Кривошеина М. Г., Озерова Н. А. 2015. Способ уничтожения борщевика Сосновского. Патент на изобретение RU 2556068 C1, 10.07.2015. Заявка № 2014114043/13 от 10.04.
- Нарчук Э. П. 2011. Личинки двукрылых насекомых (Diptera), обитающие на тростнике (*Phragmites australis*): обзор и определительная таблица. Труды Зоологического института РАН **315** (3): 317–351.
- Нарчук Э. П., Буглова Л. В., Гусар А. С. 2020. Виды рода *Chiastocheta* Pokorný (Diptera, Anthomyiidae) и их связь с азиатскими видами *Trollius* L. (Ranunculaceae). Энтомологическое обозрение **99** (4): 867–883. <https://doi.org/10.31857/S0367144520040048>
- Негробов В. В., Хмелев К. В. 2000. Современные концепции консорциологии. Вестник ВГУ. Серия химия и биология: 118–121.
- Палий В. Ф. 1970. Методика изучения фауны и фенологии насекомых. Воронеж: Центрально-Черноземное книжное издательство, 186 с.
- Осмоловский Г. Е. (Ред.). 1976. Определитель сельскохозяйственных вредителей по повреждениям культурных растений. Л.: Колос, 696 с.
- Раменский Л. Г. 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. Ботанический журнал **37** (2): 181–210.
- Реймерс Н. Ф. 1990. Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль, 639 с.

- Стебунова С. Ф. 2010. Структура и динамика консортивных связей *Lamium maculatum* L. в условиях Воронежской нагорной дубравы. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Воронеж: Воронежский государственный университет, 20 с.
- Цуриков М. Н. 2001. Современные методы исследования беспозвоночных в заповедниках. Зоологические исследования в заповедниках Центрального Черноземья: Труды Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Вып. 2. Тула, с. 195–200.
- Alford D. V. 1997. Farbatlas der Schädlinge an Zierpflanzen. Stuttgart: Enke Verlag, 477 p.
- Benavent-Corai J., Martinez M., Peydró R. J. 2005. Catalogue of the host plants of the world Agromyzidae (Diptera). Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura. Ser. II, **37** (supplement): 3–97.
- Bland K. P., Godfray H. C. J., Henshaw D. 1999. Three species of leaf-mining Agromyzidae (Diptera) on globeflower, *Trollius europaeus*, new to Britain. Dipterists Digest **6** (1): 50–52.
- Buhr H. 1941. Beobachtungen über Nahrungspflanzen, Verbreitung und Auftreten von minierenden Blattwespen. Mitteilungen der Münchener entomologischen Gesellschaft **9** (3): 903–926.
- Häfliger P. 2007. Damage Based Identification Key for Endophagous Herbivores on Common Reed (*Phragmites australis*). CABI Europe – Switzerland. [URL: <https://www.cabi.org/phragmites/intro.html>].
- Hering M. 1935–1937. Die Blattminen Mittel- und Nordeuropas einschliesslich Englands. Bestimmungstabellen aller von Insektenlarven der verschiedenen Ordnungen erzeugten Minen. Neubrandenburg: Verlag Gustav Feller, 631 p.
- Ibanez S., Després L., Dujardin G. 2009. Stability of floral specialization in *Trollius europaeus* in contrasting ecological environments. Journal of Evolutionary Biology **22** (6): 1183–1192.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01731>
- Jaeger N., Després L. 1998. Obligate mutualism between *Trollius europaeus* and its seed-parasite pollinators *Chistocheta* flies in the Alps. Comptes Rendus De l'Academie des Sciences. Ser. III – Sciences de la Vie **321** (9): 789–796.
[https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(98\)80019-X](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(98)80019-X)
- Koch M. 1984. Wir bestimmen Schmetterlinge. Leipzig; Radebeul: Neumann Verlag, 792 p.
- Liston A., Prous M., Vårdi H. 2019. The West Palaearctic *Pseudodineura* and *Endophytus* species (Hymenoptera, Tenthredinidae). Zootaxa **4614** (3): 511–528.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4614.3.5>
- Pellmyr O. 1989. The cost of mutualism: interactions between *Trollius europaeus* and its pollinating parasites. Oecologia **78**: 53–59.
<https://doi.org/10.1007/BF00377197>
- Pellmyr O. 2008. The phylogeny of a mutualism: evolution and coadaptation between *Trollius* and its seed-parasitic pollinators. Biological Journal of the Linnean Society **47** (4): 337–365.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1992.tb00674.x>
- Skuhřavý V. 1981. (Ed.) Invertebrates and Vertebrates Attacking Common Reed Stands (*Phragmites communis*) in Czechoslovakia. Studie CSAV1. Praha: Academia, 113 p.
- Spencer K. A. 1976. Agromyzidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica **5** (2): 305–606.
- Suchan T., Beauverd M., Trim N., Alvarez N. 2015. Asymmetrical nature of the *Trollius*–*Chistocheta* interaction: insights into the evolution of nursery pollination systems. Ecology and Evolution **5** (2): 4766–4777.
<https://doi.org/10.1002/ece3.1544>
- Süss L. 1989. *Phytomyza trolliicaulis* sp. n. (Diptera, Agromyzidae) minatrice di *Trollius europaeus* L. (Ranunculaceae). Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura **21**: 1–6.
- Zhao Z.-G., Wang Y.-K. 2015. Selection by pollinators on floral traits in generalized *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae) along altitudinal gradients. PLoS ONE **10** (2): e0118299.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118299>

CONSORTIAL ASSOCIATIONS OF INSECTS (INSECTA) AND SPRINGTAILS (COLLEMBOLA) WITH *TROLLIUS ASIATICUS* L. (RANUNCULACEAE)

L. V. Buglova, E. P. Nartshuk

Key words: *Trollius asiaticus*, insects, springtails, anthophiles, phyllophages, carpophages, detritophages, entomophages, West Siberia.

S U M M A R Y

Consortial associations of insects and springtails with the Asian globeflower, *Trollius asiaticus* L. (Ranunculaceae), were investigated in nature and in the Bioresource Scientific Collection of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch, Russian Academy of Science (USU № 440534) from 2017 till 2021. 106 invertebrate species have been revealed, which have been classified into the following groups: (1) anthophiles, (2) herbivores (phyllophages and carpophages), (3) detritophages, and (4) entomophages. The consort diversity is highest in the period of flowering with predominance of the anthophiles, including pollinators and nectarophages. Seeds are damaged by the larvae of the fly genus *Chiastocheta* (Anthomyiidae) and numerous heteropterans. The injury by phyllophages is insignificant.