ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2020, том 81, № 5, с. 342–351

УДК 581.162.3:581.5:565.7

О ТРУДНОСТЯХ ИЗУЧЕНИЯ СВЯЗЕЙ РАСТЕНИЙ С АНТОФИЛЬНЫМИ НАСЕКОМЫМИ (НА ПРИМЕРЕ ПОЛУТОРА ВЕКОВ ИССЛЕДОВАНИЙ ВЕРОНИКИ ДУБРАВНОЙ *VERONICA CHAMAEDRYS* L.)

© 2020 г. С. Н. Лысенков*

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра биологической эволюции Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

**E-mail: s_lysenkov@mail.ru*

Поступила в редакцию 03.05.2020 г.
После доработки 05.06.2020 г.
Принята к публикации 21.06.2020 г.

На примере вероники дубравной *Veronica chamaedrys* (Plantaginaceae) удобно рассмотреть трудности, возникающие при изучении связей энтомофильных растений с антофильными насекомыми, как с позиций методики наблюдений, так и при анализе литературы. Этот широко распространенный вид изучается антэкологами по крайней мере с 70-х годов XIX века. При этом есть всего несколько достаточно подробных оригинальных работ, и они приходят к разным ответам на вопрос о том, кто является основными опылителями – пчелы Anthophila (Apoidea, Hymenoptera) или мухи-журчалки Syrphidae (Diptera). Большинство иных работ по теме либо содержат в конечном итоге только ссылки на эти (часто через посредничество других, за счет чего теряется информация об использованной методике и обоснованности выводов), либо же представляют собой сильно меняющиеся от статьи к статье списки видов насекомых-посетителей, иногда ограниченные одним семейством, отрядом или иной группой. Мы исследовали количественный состав и поведение насекомых на цветках вероники дубравной на Звенигородской биостанции МГУ (Одинцовский р-н, Московская обл.) в течение сезонов цветения 2014–2016 гг. Помимо пчел и мух-журчалок, возможными опылителями оказались крупные жуки семейств Oedemeridae и Malachiidae. Также, по нашим данным, в довольно ограниченную консорцию *V. chamaedrys* входит несколько групп нектарных и пыльцевых воров (представители нескольких семейств мелких Diptera, Lepidoptera и Coleoptera), которые и составляют основную массу посетителей. Этот факт иногда вскользь упоминается в предыдущих работах, но практически нигде не анализируется подробно, возможно, из-за того, что не участвующие в опылении насекомые мало интересовали исследователей. Однако для полноценного понимания закономерностей коэволюции насекомых и растений и функционирования консорций необходимо учитывать и этих “нелегитимных” посетителей.

DOI: 10.31857/S004445962005005X

Поиск ответа на вопрос “Кем опыляется то или иное растение?” часто оказывается трудноразрешимой задачей. Во-первых, большинство зоофильных растений неспециализированы и посещаются многими видами животных (Waser, Ollerton, 2006; Ollerton et al., 2009), а разделение ниш между ними происходит на количественном, а не качественном уровне за счет различий в относительном обилии, а не полном исключении отдельных групп (Длусский и др., 2002). Во-вторых, состав посетителей и опылителей существенно колеблется в разных частях ареала и в разные годы (Price et al., 2005), что приводит к низкой воспроизводимости результатов кратковременных и узколокальных исследований (Устинова и др., 2017). В-третьих, посещение цветка еще не гарантирует опыление (Фегри, Пейл, 1982; Zych, 2007), а точное отслеживание всех стадий процесса от посещения до завязывания семян часто слишком трудоемко и практически никогда не проводится (пример исключения – Santiago-Hernández et al., 2019). При этом сам факт посещения также биологически важен, так как дает информацию о поведении животных и связях растений с антофилами, не сводящимися к опылению. В связи с этим неудивительно, что опыление многих видов растений недостаточно изучено, а имеющиеся данные противоречивы и не всегда легко интерпретируемы.

Хорошим примером трудностей в изучении связей растений с антофилами является история изучения антэкологии широко распространенного вида травянистых растений вероники дубравной *Veronica chamaedrys* L. (р. *Veronica* L. принад-

лежит к сем. Plantaginaceae *sensu* APG II (2003); ранее он относился к Scrophulariaceae).

Слабо зигоморфные цветки этого растения имеют венчик диаметром 10–15 мм из четырех ярко-голубых лепестков (трех почковидных или округлых и одного яйцевидно-продолговатого) с темными жилками, которые собраны в открытые брактеозные кисти (Савиных, 2000). Андроцей состоит всего из двух тычинок, расходящихся в противоположные стороны, в то время как гинецей с изогнутым столбиком наклонен вдоль яйцевидно-продолговатого лепестка (Годин, 2016). Цветение начинается в конце мая–начале июня, и растение массово цветет весь июнь, но отдельные особи, как правило, в затененных местообитаниях, зацветают в июле (Годин, 2016). По нашим наблюдениям, изредка цветущие особи встречаются до сентября включительно.

Изучение связей этого вида с опылителями началось на заре развития антэкологии. Мюллер (Müller, 1873, 1879), который, “в отличие от предшествовавших авторов, хорошо [знал] не только растения, но и насекомых” (Руцкий, 1980, с. 58), считал, что этот вид опыляется преимущественно мухами-журчалками (Diptera, Syrphidae) и в меньшей степени – мелкими пчелами (Hymenoptera, Anthophila). Его мнение основывалось прежде всего на строении цветка и некоторых наблюдениях за посещениями насекомых. Кнут (Knuth, 1898) даже называл этот вид типичным примером журчалкоопыляемых цветков (Schwebfliegenblumen). Во второй работе Мюллер (Müller, 1879) отметил, что многие пчелы и мухи посещают цветки вероники, но лишь мелкие журчалки опыляют их.

Впоследствии Куглер (Kugler, 1938) изучил поведение насекомых, посещающих цветки вероники в Пролисе (Германия), чтобы, по его словам, выяснить, насколько истинны “образные” (phantasievoll) описания его предшественников. На основании своих подробно описанных наблюдений (длившихся, однако, всего несколько часов на очень ограниченной территории около 1 м^2!) он выделил три типа поведения насекомых на цветках этого вида: 1) питание нектаром с опорой на венчик без касания тычинок и пестика; 2) питание нектаром и пыльцой с опорой на тычинки, при котором пестик также подгибается под тело – именно этот вариант описан как основной его предшественниками; и 3) питание нектаром и пыльцой с опорой на края лепестков, при котором цветок опускается под весом насекомого. Третий тип наблюдался им только у медоносных пчел, шмелей и у крупной мухи *Calliphora* sp. В итоге он заключил, что основными опылителями являются одиночные пчелы, так как они чаще, чем сирфиды и мускоидные мухи, совершают посещения второго типа (99, 12.5 и 13% соответственно). По его наблюдениям мелкие пчелы посещают последовательно больше цветков, в то время как журчалки посещают один или несколько цветков и часто парят возле них, не касаясь рылец и/или пыльников. Эти выводы без обоснования Куглер упомянул в монографии (Kugler, 1970), откуда они обычно и цитируются, учитывая труднодоступность оригинальной статьи (Kugler, 1938). Большинство последующих работ, специально рассматривающих опылителей вероники дубравной (Pennel, 1935; Proctor, Yeo, 1973; Kampny, 1995; Савиных, 2000), основаны не на новых исследованиях, а восходят, если проследить цитирования, к работам Мюллера, Кнута или Куглера.

Только в XXI в. В.Н. Годин (2016) подробно изучил биологию цветения вероники дубравной в Истринском районе Московской области, а также наблюдал за посещающими ее цветки насекомыми в течение пяти лет (2011–2015 гг.). Им было показано, что вероника самонесовместима и не завязывает семян в отсутствие опылителей. Пик раскрытия цветков приходится в солнечные дни на 8:00–9:00 часов, около 19:00 цветки закрываются на ночь. Цветки вероники слабо протогиничны: рыльце становится рецептивным на 2–3 ч раньше раскрытия пыльников, но продолжает функционировать и на вторые сутки цветения после высыпания пыльцы, т.е. можно выделить обоеполую и женскую фазы цветения. Один цветок живет два–три дня в зависимости от погоды и активности опылителей. Единовременно на одной кисти цветут один–три цветка, всего же одно соцветие цветет 15–25 дней. Вопрос о синхронности смены обоеполой и женской фаз цветения у вероник специально В.Н. Годиным (2016) не исследовался, но, учитывая длительность сезона цветения и кратковременность жизни отдельного цветка, а также по нашим наблюдениям, по крайней мере, во время активного цветения этого вида существенная часть цветков предоставляет пыльцу.

В качестве опылителей В.Н. Годиным (2016) рассматриваются мухи-журчалки и одиночные пчелы семейств Andrenidae и Halictidae и, возможно, некоторые другие двукрылые и перепончатокрылые, но тут текст статьи может быть истолкован двояко: то ли они опыляют, то ли только питаются на цветках. Автор приводит описание поведения этих насекомых на цветках, в целом совпадающее с данными Мюллера и Кнута. В этой работе указан пол посещающих веронику насекомых, и эти данные опровергают утверждение Мюллера (Müller, 1879) о том, что у крупных пчел веронику посещают только самцы, но В.Н. Годин (2016) не обращает на это внимания.

В.Н. Годин (2016) также упоминает нектарных и пыльцевых воров, т.е. насекомых, потребляющих нектар или пыльцу, но не совершающих опыление (правда, в работе нет обоснования того,

почему автор не считает этих насекомых опылителями). К ним он относит мелких жуков, а также некоторых двукрылых и перепончатокрылых. Таксономическая принадлежность последних остается не до конца ясной: то ли это все представители этих отрядов, кроме упомянутых выше трех семейств, и тогда к ворам относятся и многие пчелы из семейств Megachilidae, Apidae и Anthophoridae (последнее сейчас также включается в Apidae), то ли их список меньше (и включает, например, муравьев). Есть в работе В.Н. Година и ряд технических недостатков с точки зрения энтомолога, которые могут приводить к недопониманию: многие названия насекомых устаревшие, приведены по "Определителю насекомых Европейской части СССР" 1960–1970-х годов, а мухи-журчалки в обзоре литературы названы калькой с английского "парящие мухи". Кроме того, в этой работе нет никаких количественных данных о посещаемости разными видами и группами насекомых.

Как и в случае с другими растениями, помимо работ, посвященных непосредственно связям вероники дубравной с антофилами, информацию по этой проблеме можно найти и в других источниках. Во-первых, существует большой пласт "инвентаризационных" работ, представляющих собой списки видов насекомых, найденных на цветках разных видов растений, без подробного рассмотрения причин этих посещений и роли в опылении (например, MacLeod, 1891; Porsch, 1966; Hamley, 1993). Объем наблюдений в них, однако, не указан и, скорее всего, в пересчете на отдельный вид растений был незначительным. Во-вторых, в некоторых работах по отдельным группам насекомых также упоминается, на каких растениях собраны определенные виды (например, Зимина, 1957; Stratan, Andreev, 2007). Впрочем, из-за узкой таксономической направленности значение этих работ для выяснения вопроса о связи растений с антофилами еще меньше, чем в предыдущем варианте. Единственное известное нам исключение – серия работ независимого исследователя Руиза об отдельных группах насекомых, посещающих цветки в испанских Пиренеях (Ruiz, 2017a, b, c), которые в сумме могут дать какую-то информацию о сообществе насекомых, посещающих веронику дубравную (или другие виды растений). В целом анализ опубликованных списков показывает, что в основном в них упоминаются опять же пчелы и двукрылые (преимущественно журчалки).

Такие "инвентаризационные" работы часто публикуются в небольших местных изданиях на национальных языках. Поиск подобных работ в ScholarGoogle (дата обращения 27.02.2020) велся по запросу "*Veronica chamaedrys* опылитель", где слово "опылитель" было написано на государственных языках стран, на территории которых обитает этот вид (Европа, Турция, Иран и Китай; Савиных, 2000). Отметим, что даже простой поиск упоминания этого вида в тексте работы позволяет понять, содержит ли она интересующие данные и нужно ли ее переводить – всего нашлось не более десятка таких работ. Стоит отметить, что такой тип литературных источников встречается довольно часто при изучении связей растений с антофилами, однако он может быть только вспомогательным, так как чаще всего не содержит подробных данных о поведении и не позволяет разграничить редких и частых посетителей.

Таким образом, в настоящее время сосуществуют разные взгляды на относительную роль журчалок и одиночных пчел в опылении вероники дубравной, основанные на немногочисленных обстоятельных исследованиях[1]. Роль других посетителей и их видовой состав практически не изучены. В связи с этим мы решили провести собственные долговременные наблюдения, чтобы сопоставить их результаты с известными из литературы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Наблюдения за насекомыми, посещающими цветки *V. chamaedrys*, проводили на Звенигородской биостанции МГУ (Одинцовский р-н, Московская обл.) в конце мая–начале июля в 2014–2016 гг.: в 2015 г. – на пойменном лугу р. Москвы и в лесу на водоразделе, в 2014 и 2016 гг. – только в пойме. Так как значимых различий в составе посетителей между лугом и лесом в 2015 г. не выявлено, данные по обоим биотопам объединены. Наблюдения проводили раз в несколько дней (всего 14–16 дней в разные годы), при отсутствии дождя, в первой половине дня, так как после полудня активность насекомых на цветках вероники снижалась практически до нуля.

Во время учетов исследователь ходил по выбранному участку и записывал всех встреченных на веронике дубравной насекомых, указывая таксон наиболее низкого ранга, который удалось установить, что позволило получить как качественные (таксономический состав), так и количественные данные (доля посещений, совершенных разными группами). Часть встреченных насекомых собирали в морилку с этилацетатом для последующего определения. Некоторых насекомых фотографировали или снимали видеокамерой Panasonic HC-V230 для последующего анализа их поведения на цветках. Всего было сделано 265 видеозаписей общей длительностью 3.2 ч.

[1] Вплоть до того, что у Н.П. Савиных (2000) на разных страницах приводятся разные сведения со ссылками на разных авторов: в разделе про способы размножения написано, что этот вид опыляется журчалками (с. 167), а в разделе о консортивных связях – "мелкими пчелиными" (с. 170).

Таблица 1. Посещаемость цветков *Veronica chamaedrys* группами антофильных насекомых за три года наблюдений

Группа посетителей	2014 ($N = 205$)	2015 ($N = 256$)	2016 ($N = 533$)
Пчелы	10% (20)	13% (34)	4% (21)
Журчалки	18% (35)	19% (48)	19% (101)
Крупные мухи	2% (4)	4% (10)	1% (3)
Мелкие мухи	4% (7)	3% (8)	4% (19)
Толкунчики	4% (7)	6%(16)	32%(168)
Моли	40% (83)	20% (50)	24% (127)
Крупные жуки	5% (11)	16% (42)	4% (20)
Мелкие жуки	16% (32)	16% (40)	13% (66)
Иные	3% (6)	3% (8)	2% (8)

Помимо описания поведения, указывали, касалось ли насекомое пыльника и/или рыльца.

Для анализа количества и состава пыльцы на теле по несколько особей основных встреченных групп насекомых собирали в отдельные пробирки с этанолом, после чего пыльцу смывали, центрифугировали и просматривали осадок под бинокуляром.

Статистическую обработку данных проводили в среде программирования R (R Core Team, 2016). Сравнение состава посетителей между годами проводили с помощью критерия хи-квадрат с последующим расчетом вероятностей случайного отклонения для таблиц сопряженности (Artime, 2010). Сравнение долей посещений, сопровождавшихся соприкосновением с репродуктивными частями цветка, между разными группами посетителей проводили с помощью точного критерия Фишера с поправкой Хольма для множественных сравнений с помощью функции pairwise.fisher.test в пакете fmsb (Nakazawa, 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в 2014 г. на цветах вероники дубравной было учтено 205 особей насекомых, в 2015 г. – 256, в 2016 г. – 533 (табл. 1). Меньшее число посетителей в 2014 и 2015 гг. может быть связано со спадом численности насекомых, замеченным и орнитологами, изучавшими насекомоядных птиц (Гаврилов, 2015).

Во все три года наблюдений на цветах вероники отмечены пять отрядов насекомых: двукрылые (Diptera), перепончатокрылые (Hymenoptera), жесткокрылые (Coleoptera), чешуекрылые (Lepidoptera) и полужесткокрылые (Heteroptera). Только в 2015 г. один раз на цветке был пойман трипс (Thysanoptera) – но из-за малых размеров эти антофильные насекомые могли оставаться незамеченными, поэтому посещение трипсами вероники дубравной далее не обсуждается.

Мухи-журчалки и пчелы, традиционно упоминаемые как опылители вероники дубравной, совершали не более трети всех учтенных посещений (2014 г. – 26.8%, 2015 г. – 32%, 2016 г. – 22.9%).

Пчелы были представлены в основном некрупными одиночными видами из родов *Lasioglossum* (incl. *Evylaeus*), *Halictus* (incl. *Seladonia*) (Halictidae) и *Andrena* (Andrenidae). Они чаще всего садились на цветок, подгибая под тело тычинки и пестик, но иногда также пили нектар, располагаясь между тычинками. Также замечены были немногочисленные представители семейств Megachilidae, Colletidae, Apidae. Отмечены единичные посещения цветков крупными пчелами – шмелями *Bombus pascuorum*. В смывах с тела всех обследованных пчел (десять особей разных видов из семейств Andrenidae, Halictidae, Colletidae и Apidae) была обнаружена пыльца вероники.

Журчалки в основном были представлены мелкими видами со стройным голым телом из родов *Sphaerophoria* (79 особей, или 43% от всех наблюдаемых журчалок), *Platycheirus* и *Melanostoma*. Их поведение совпадает с таковым, описанным ботаниками XIX в.: подлетая к цветку, они обхватывали тычинки ногами и касались брюшком рыльца. Впрочем, иногда они могли и подходить к нектарному диску по лепесткам, не трогая тычинок и пестика. Также у них отмечено поведение, явно не выделенное Куглером (Kugler, 1938): опираясь на лепесток, они обхватывали тычинку передними ногами и ели пыльцу с пыльника, при этом другая тычинка и рыльце чаще всего оставались нетронутыми. Из крупных журчалок чаще всего встречались *Eupeodes* spp. и *Chrysotoxum* spp. Последние неоднократно отмечались в каждый год наблюдений (27 особей, или 15% всех наблюдаемых журчалок), их поведение соответствовало третьему типу Куглера. Неоднократно можно было видеть, как журчалки перелетали с одного цветка на другой. При этом смывы с тела исследованных мух-журчалок (относительно крупных *Episyrphus*

balteatus и *Eupeodes lapponicus*) почти не содержали пыльцы.

Помимо журчалок, цветки вероники часто посещались другими мелкими двукрылыми, в основном толкунчиками *Empis pennipes* (Empididae) и *Bicellaria spuria* (Hybotidae), впрочем, массовыми они были только в 2016 г. Из-за мелких размеров они касались пыльников и рылец, только перемещаясь с цветка на цветок или ползая по цветку. В смывах с тела двух исследованных особей толкунчиков пыльцы не обнаружено. Другие мелкие мухи (Muscidae, Anthomyidae, Lonchaeidae), даже питаясь с пыльников, не касались иных репродуктивных частей. Крупные мускоидные мухи (в основном Tachinidae) были отмечены лишь эпизодически (не более десяти в каждый год наблюдений), и они улетали почти сразу после посадки на цветок, не питаясь на нем.

Клопы (Heteroptera) были отмечены единично. В 2014 г. это были только слепняки (Miridae), в 2015 и 2016 гг. — только клопы-охотники Nabidae. При этом последние несколько раз были замечены с хоботками, погруженными в нектарники. Соприкосновений с пыльниками и рыльцем не отмечено.

Чешуекрылые были частыми посетителями (от 20% в 2014 г. до 40% в 2015 г.). Это были почти исключительно небольшие моли *Cauchas* sp. (Adellidae) и *Glyphipterix* sp. (Glyphipterigidae), чьи личинки кормятся на веронике. При этом имаго пили нектар. Однако из-за малого размера эти насекомые редко контактировали с репродуктивными частями – в основном при перемещении с цветка на цветок. В смывах с тела пыльца не обнаружена. Крупные бабочки в учетах не попадались, только в 2018 г. на веронике была замечена *Chiasmia clathrata* (Geometridae), которая сидела на тыльной стороне цветка и пила нектар длинным хоботком, не соприкасаясь с рыльцем и пыльниками.

Жуки, посещавшие цветки вероники дубравной, относились к нескольким семействам. В основном это были мелкие *Dasytes niger* (Dasytidae), *Miarus* sp., *Gymnetron* sp. (Curculionidae), *Melighetes* sp. (Nitidulidae). Эти жуки пили нектар, а также иногда питались пыльцой, залезая на тычинку, но почти никогда не касались рыльца. Только *D. niger* изредка контактировали с рыльцем, питаясь с него или случайно касаясь боком. Исследованы смывы с тела трех особей мелких *Gymnetron* sp., в каждом из них обнаружена пыльца, в том числе вероники. Из относительно крупных (крупнее 5 мм) жуков встречались *Malachius bipustulatus* (Malachiidae) и *Oedemera virescens* (Oedemeridae). Первые питались почти исключительно пыльцой, собирая ее с одного из пыльников, не касаясь рыльца и другого пыльника. Вторые питались как пыльцой, так и нектаром, при этом активно перемещались по цветку, часто контактируя с пыльниками и (реже) рыльцем, но смывов с тела этих насекомых сделано не было. Все жуки, как и моли, редко перемещались с цветка на цветок, подолгу сидя на одном.

Анализ видеозаписей показал (табл. 2), что большинство групп насекомых, посещающих веронику дубравную, чаще соприкасаются с пыльниками, чем с рыльцами. Из частых посетителей больше чем в половине случаев с пыльниками контактируют пчелы, журчалки и жуки, а с рыльцем – журчалки и пчелы. При этом различия в частоте касаний между пчелами и журчалками оказались незначимыми как для рылец, так и для пыльников.

Для сравнения количественного состава сообщества антофильных насекомых, посещающих веронику дубравную, все посетители были разделены на девять групп, описанных выше: пчелы, журчалки, крупные мухи, толкунчики, другие мелкие мухи, крупные жуки (Oedemeridae и Malachidae), мелкие жуки, моли и сборная группа “иные” (клопы, комары, муравьи и наездники). Эти группы выделялись исходя из таксономической близости, обилия и сходства в поведении на цветках. Их соотношение (табл. 1) различалось между годами ($\chi^2 = 179$, df = 14, $p < 0.001$). Расчет вероятностей случайного отклонения для таблиц сопряженности показал, что между годами стабильными оставались только доли журчалок (18–19%), мелких жуков (13–16%), мелких мух, не относящихся к толкунчикам (3–4%), и иных насекомых (2–3%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Цветки вероники дубравной активно посещаются насекомыми разных отрядов и функциональных групп. Этому, по-видимому, способствует открытость цветка и легкодоступность нектарников. В то же время спектр посетителей все же существенно уже, чем у энтомофилов-генералистов, таких как зонтичные (Дорохин и др., 2019). Ограничение спектра посетителей происходит, по-видимому, за счет двух факторов: малые размеры цветка делают его неудобным для посещения крупными насекомыми, а малая высота растения, из-за которой цветки часто скрываются в траве, затрудняют их обнаружение. Например, бросается в глаза отсутствие в наших данных среди посетителей медоносных пчел (*Apis mellifera*, Apidae), известных широким спектром посещаемых цветков. Впрочем, в прежних работах этот вид упомянут (Müller, 1879; Kugler, 1938; Годин, 2016).

Необходимо отметить невысокую воспроизводимость состава посетителей вероники в разных исследованиях. Наши данные отличаются от таковых не только для работ, выполненных в Германии в XIX и первой половине XX века, но и от

Таблица 2. Доля посещений, сопровождавшихся касанием репродуктивных частей цветка, у посетителей цветков *Veronica chamaedrys*, по данным видеозаписей

Группа посетителей и объем выборки	Пыльник	Рыльце
Крупная муха (1)	100%	100%
Клопы (7)	0%	0%
Иные (8)	25%	0%
Крупные журчалки (20)	$100\%^{A}$	$90\%^{A}$
Крупные жуки (22)	$91\%^{AB}$	$41\%^{BCD}$
Мелкие мухи (23)	$48\%^{BC}$	$26\%^{CDE}$
Пчелы (36)	$78\%^{AB}$	$64\%^{ABC}$
Мелкие жуки (36)	$53\%^{BC}$	$28\%^{CDE}$
Толкунчики (46)	$41\%^{C}$	$17\%^{DE}$
Мелкие журчалки (52)	$94\%^{A}$	$69\%^{AB}$
Моли (66)	$12\%^{D}$	$5\%^{E}$

Примечание. Группы посетителей, имеющие общую букву (A–E), значимо не различаются в точном критерии Фишера с поправкой Хольма для множественных сравнений. Первые три группы не включены в анализ из-за очень маленькой выборки.

максимально близкой по времени и пространству точки сбора в работе В.Н. Година (2016). По сравнению с последней, нами отмечено существенно больше видов жуков и мух-журчалок, но меньше пчел. Упомянутый в работе В.Н. Година толкунчик *Empis tesselata* гораздо крупнее, чем частый в наших наблюдениях *E. pennipes*. Можно было бы предположить ошибочное определение, но *E. tesselata* один раз был замечен нами на цветке вероники в 2018 г. Отсутствие количественных данных не позволяет понять, был ли этот вид частым или же случайным посетителем в цитируемой работе. В более ранних работах изредка упоминаются как мелкие (Müller, 1879; Kugler, 1938), так и крупные (MacLeod, 1891) толкунчики, но нигде они не названы частыми. Впрочем, и в наших данных толкунчики были частыми только в один из трех годов наблюдений (табл. 1).

Только в нашей работе отмечены клопы. Наиболее частыми посетителями оказались Nabidae, пьющие нектар. Как и прочие хищные клопы, они могут дополнять свою диету растительной пищей (Naranjo, Gibson, 1996). Учитывая, что эти насекомые относятся к хортобионтам, они периодически могут попадать на цветки вероники и питаться на них, даже не ища специально источники нектара, однако опылителями они быть не могут, так как не соприкасаются с пыльниками и рыльцем.

Бросается в глаза, что некоторые частые посетители цветков вероники в наших данных практически не отмечены в прошлых работах – это мелкие чешуекрылые и крупные жуки. Обнаруженные на цветках в большом количестве моли *Glyphipterix* sp. и *Cauchas* sp., скорее всего, являются типичными нектарными ворами. Узконадкрылки *O. virescens* могут участвовать в опылении, они делали до 10% посещений, в то время как малашки *M. bipustulatus* часто касались пыльников, но не рылец. В других работах изредка упоминаются другие крупные жуки: бронзовка *Tropinota hirta* (Porsch, 1966) и цветочный усач *Anastrangalia dubia* (Ruiz, 2017c).

Одно из возможных объяснений того, почему моли и крупные жуки не отмечены другими исследователями на веронике, состоит в том, что исследователи сознательно не учитывали этих насекомых, так как заведомо отвергали их роль в опылении. Против этого, однако, говорит то, что иногда подобные упоминания все же случаются: Уиллис и Буркилл (Willis, Burkill, 1908) упоминают моль *Eriocephala calthella* (ныне *Micropterix calthella*) среди посетителей вероники дубравной в шотландских Кловских горах; Куглер (Kugler, 1938) среди увиденных им за несколько часов посетителей упоминает питающегося нектаром “мелкого мотылька”; в работе по чешуекрылым Курц и Хорват (Kurz, Horvat, 2010) пишут, что *Cauchas fibulella* питается нектаром на цветках *V. chamaedrys* (заметим, что эта работа посвящена молям, а не веронике). Гусеницы нескольких видов из р. *Cauchas* живут на веронике (Определитель насекомых..., 1978), но их имаго также пьют нектар (Kurz, Horvat, 2010; наши наблюдения), так что их нельзя отнести к случайным посетителям. Также известна связь с вероникой жуков-долгоносиков из р. *Gymnetron* (Определитель насекомых..., 1965). Имаго этих жуков, как и молей, скорее посещают веронику для откладки яиц, но в то же время, учитывая легкодоступность нектара, могут восполнять свои энергетические потребности на цветках. Кроме того, из мелких жуков на цветках

вероники в литературе упоминаются Nitidulidae (Müller, 1879; Годин, 2016). Помимо питания нектаром, относительно часто эти насекомые питаются и пыльцой, поедая ее с пыльников. Видимо, именно в эти моменты жуки пачкаются в пыльце, которая обнаруживается в смывах с их тел. Однако контакт с рыльцами не происходит почти никогда, так как последние отстоят далеко как от нектарных дисков, так и от пыльников, а размер этих жуков крайне мал. Таким образом, мелкие жуки оказываются как нектарными, так и пыльцевыми ворами.

Значительная часть оригинальных работ, исследующих связи вероники дубравной с антофилами, представляют собой именно "списки видов посетителей" – это верно и для многих других растений. Эта традиция восходит, по-видимому, еще к Мюллеру (Руцкий, 1980). Низкая воспроизводимость списков посетителей показана нами для борщевика Сосновского *Heracleum sosnowskyi* (Устинова и др., 2017) и инвазионных золотарников *Solidago canadensis* и *S. gigantean* (Устинова, Лысенков, неопубл. данные). Помимо различий в географии и годах наблюдений, причиной этой невоспроизводимости может служить то, что в списки попадают случайные посетители, не входящие в консорцию данного вида, что может снижать ценность этих источников информации – к таковым можно отнести, например, ручейника (Hamley, 1993) или крупных мух и наездников в наших данных. В случае вероники эта причина, по-видимому, мало значима, так как в отличие от примеров выше вероника ограничивает спектр возможных посетителей малым размером цветка и низкой высотой растения.

Большое разнообразие пчел и журчалок между разными работами (в этих группах почти нет видов, упоминаемых более чем в двух работах) объясняется тем, что в консорцию вида входят не отдельные виды, а целые группы экологически сходных насекомых. В связи с этим, хотя видовой состав посетителей крайне нестабилен, более крупные группы устойчивы: мелкие журчалки, одиночные пчелы (преимущественно Halictidae и Andrenidae) и мелкие жуки Nitidulidae упоминаются во всех крупных работах по посетителям цветков вероники. Интересно, что в Жедре (французские Пиренеи), расположенном южнее остальных изученных территорий, МакЛауд (MacLeod, 1891) не обнаружил на веронике журчалок, но упомянул два вида мух-жужжал (Bombyliidae) из р. *Bombilius*, отметив, что они были частыми посетителями. Это не может быть связано с отсутствием в регионе журчалок, так как последние упоминаются автором довольно часто как посетители других растений, в том числе другого вида вероник (*V. ponae*). Можно предположить, что в этом регионе жужжалы замещают журчалок на веронике. Но Руиз (Ruiz, 2020) не упоминает веронику среди обширного списка растений, посещаемых жужжалами в испанских Пиренеях, зато приводит целых пять видов крупных журчалок р. *Volucella*[2], посещающих это растение, но, впрочем, не относит их к потенциальным опылителям (Ruiz, 2017d). Интересно также, что он упоминает много дневных бабочек (восемь видов Pieridae (Ruiz, 2017b) и два вида Papilionidae (Ruiz, 2017a)), но ни один из них не относит к потенциальным опылителям. Исходя из совокупности этих данных, можно предположить, что в Пиренеях состав посещающих веронику антофилов заметно отличается от такового в других регионах, например, за счет большего разнообразия и обилия Bombyliidae в Южной Европе, но для точного ответа нужны более подробные данные.

Очевидно, что, как и в случае с другими растениями, даже "с широким кругом опылителей", далеко не все частые посетители цветков оказываются опылителями (Zych, 2007). С точки зрения цветка многие из насекомых оказываются нектарными и пыльцевыми ворами, т.е. теми, кто потребляет нектар и пыльцу, но не опыляет. Таким образом, вероника оказывается с ними скорее не в мутуалистических, а в антагонистических отношениях (хотя о мере этого антагонизма нам пока ничего не известно). Кто же из всех посетителей вероники являются ее опылителями? Наши данные подтверждают мнение Куглера (Kugler, 1938) о том, что пчелы, а не журчалки являются наиболее эффективными опылителями — в пользу этого говорит большее количество пыльцы на теле. Мелкие журчалки, хотя и посещают цветки чаще и так же часто касаются рылец и пестиков (табл. 2), несут на теле мало пыльцы — по-видимому, это связано с тем, что вероника в основном посещается видами, лишенными волосков, и мы анализировали только наличие пыльцы у этих видов. Впрочем, журчалки посещают цветки часто и регулярно перелетают с цветка на цветок, что может повышать их роль в опылении. Только крупные *Chrysotoxum* spp. могут быть относительно эффективными опылителями, поскольку подгибают рыльце и тычинки под брюшко, как пчелы. Интересно, что этих мух нет ни в одном из списков видов посетителей вероники, но *V. chamaedrys* упоминается среди растений, на цветках которых пойманы эти журчалки в работе по сирфидофауне Московской области более чем полувековой давности (Зимина, 1957). В наших наблюдениях они встречались во все годы, так что их нельзя отнести к случайным посетителям. Можно предположить, что эти мухи являются опылителями вероники именно в Московской области, однако они

[2] В Московской области *Volucella pellucens* также единично была встречена нами на веронике, как и *Hemipenthes* sp. из Bombyliidae. Последняя зависала возле цветка, собирая пыльцу, но не касаясь пестика.

не упомянуты в работе В.Н. Година (2016). Остается открытым вопрос, могут ли журчалки компенсировать недоопыление при нехватке пчел.

Также, на наш взгляд, крупные жуки *Oedemera virescens* могут быть опылителями вероники дубравной, хотя их роль меньше, чем у журчалок и пчел. Они достаточно часто посещают цветки и часто касаются репродуктивных частей цветка.

Неожиданным является обнаружение пыльцы на мелких жуках. По-видимому, они пачкаются в ней, периодически залезая на пыльник для питания пыльцой. Подобное поведение замечено и у других мелких палинофагов, например у *Thricops semicineraeus* (Muscidae). Однако контактов этих насекомых с рыльцами не наблюдалось, так что их стоит рассматривать как нектарных и пыльцевых воров.

Таким образом, значительная часть посетителей вероники дубравной не являются опылителями, а выступают в роли нектарных и пыльцевых воров. Еще Мюллер (Müller, 1879) удивлялся многочисленности случайных неопыляющих посетителей этого вида. Впрочем, список посетителей на той же странице состоит почти исключительно из журчалок и одиночных пчел. Каковы причины такого "расточительства" растения? Мюллер считал, что вероника "приобрела свое строение в то время и в том месте, где ее в основном посещали журчалки, а впоследствии распространилась на территории и в биотопы, в которых встречалось множество других насекомых" (Müller, 1879, p. 31). Эта идея, однако, основана на существовавшем тогда представлении о том, что большинство растений адаптируются к узкому набору опылителей, в то время как сейчас признается, что энтомофильные растения в основном малоспециализированы (Waser, Ollerton, 2006; Ollerton et al., 2009). Нам представляется, что большое число неопыляющих посетителей связано с тем, что адаптация вероники к тем или иным насекомым (журчалкам и/или пчелам) не позволяет эффективно пресечь доступ других насекомых. Возможно также, что из-за малых размеров они потребляют очень мало нектара и потому не уменьшают привлекательность цветков для истинных опылителей, и поэтому на цветки не действует естественный отбор, ограничивающий доступ этих насекомых. В этом случае нектарные и пыльцевые воры находятся с вероникой в комменсалистических, а не антагонистических отношениях.

Нельзя согласиться с Мюллером, что все нектарные воры на веронике суть случайные посетители. Часть из них можно отнести к консорции антофилов, связанных с этим видом, которые кормятся на нем за счет легкодоступности цветков (они находятся на уровне травостоя) и нектара и пыльцы в них (открытый цветок никак не затрудняет доступ к этим ресурсам). Это, прежде всего, имаго жуков и молей, личинки которых развиваются на этом растении – посещение ими цветков вполне закономерно. Вопрос о том, насколько вероника может быть опылена нектарными и пыльцевыми ворами, изредка касающимися пыльников и рылец, представляется интересной задачей для будущих исследований, которые смогут пролить свет на роль частых "нелегитимных" посетителей в опылении. Можно, например, провести опыты по определению числа семян, завязавшихся после единичного посещения такими насекомыми.

Было бы также интересно сравнить состав насекомых, посещающих разные виды вероник, различающихся высотой растения, длиной трубки и диаметром венчика. В частности, это позволит проверить гипотезу о том, что состав посетителей вероники дубравной определяется именно этими параметрами. При этом стоит учесть, что многие виды р. *Veronica* автогамны и не используют насекомых для опыления (Еленевский, 1978). В обзорных работах при этом вопрос сравнения между видами не ставится, и все энтомофильные представители рода рассматриваются едино (Еленевский, 1978; Kampny, 1995).

Наша работа показывает все сложности, возникающие при исследовании опыления всего одного, при этом широко распространенного вида. Соответственно, при сравнении видов это должно приводит к еще более возрастающей неопределенности, избежать которую помогут только специально спланированные исследования. Пока же даже в работах, где приведены списки посетителей нескольких видов вероник, полученные в одном регионе примерно в одно и то же время (Müller, 1879; MacLeod, 1891), каких-то существенных различий увидеть нельзя – это все также в основном пчелы и мелкие двукрылые. Где-то видов посетителей больше, где-то – меньше, но из-за кратковременности наблюдений этих данных мало для обоснованных выводов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Широко распространенное в Палеарктике растение *V. chamaedrys* привлекает внимание антэкологов уже полтора века. При этом большинство работ, касающихся вопроса о связи этого вида с антофилами, либо ссылаются на несколько оригинальных работ, либо дают частную и практически невоспроизводимую информацию о посещении вероники насекомыми. Что же можно сказать о связях вероники с антофилами после полутора веков изучения? Вокруг этого вида сформировалась консорция, в которую входят, помимо пчел и журчалок, много хортобионтных видов, привлекаемых легко доступными нектаром и пыльцой. Конкретный видовой состав этих групп, скорее всего, сильно варьирует между разными годами и

географическими точками. Количественный состав посетителей существенно варьирует во времени и пространстве, но всегда значительная часть посещений не приводит к опылению (в нашей работе можно оценить эту долю приблизительно в 60–80%). Мы ни в коем случае не утверждаем, что наша работа окончательно разрешила вопрос, скорее, мы, наоборот, подчеркиваем, что он остается открытым. Тем более что по нашим представлениям, подобная ситуация с описанием связи с антофилами сложилась со многими малоспециализированными растениями. Применительно к веронике дубравной представляются интересными следующие вопросы: как неопыляющие посетители влияют на репродуктивный успех вероники, насколько успешность ее опыления зависит от состава посещающих ее насекомых в разные годы, какова географическая изменчивость состава посетителей и опылителей, являются ли разные группы посетителей агентами естественного отбора, и если да, то в каком направлении он действует?

Благодарю за помощь в определении насекомых А.С. Просвирова (кафедра энтомологии МГУ) и Т.В. Левченко (Государственный Дарвиновский музей), Е.Э. Северову (кафедра высших растений МГУ) за помощь в анализе пыльцы, Й. Циглера (Берлинский музей естественной истории) за помощь в получении оригинальной статьи Куглера (Kugler, 1938), а также студентку биологического факультета МГУ А.И. Вишневскую за помощь в сборе дополнительных данных в 2018 г. Также благодарю Е.Н. Устинову и К.С. Перфильеву (кафедра биологической эволюции МГУ) и двух анонимных рецензентов за ценные замечания, которые помогли улучшить рукопись. Работа выполнена в рамках государственного задания МГУ № АААА-А16-116021660031-5 по теме “Анализ закономерностей микро- и макроэволюции”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гаврилов В.В., 2015. Использование энергетических характеристик для мониторинга состояния популяций птиц // Мат-лы междунар. конф. “Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника)”. М.: КМК. С. 74–79.

Годин В.Н., 2016. Антэкологические особенности *Veronica chamaedrys* (Scrophulariaceae) в Московской области // Бот. журн. Т. 101. № 5. С. 476–489.

Длусский Г.М., Лаврова Н.В., Глазунова К.П., 2002. Структура коадаптивного комплекса лесных энтомофильных растений с широким кругом опылителей // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 2. С. 122–136.

Дорохин Д.М., Лысенков С.Н., Елумеева Т.Г., 2019. Сравнение спектров антофильных насекомых, посещающих некоторые виды зонтичных (Apiaceae) в Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 124. № 2. С. 25–34.

Еленевский А.Г., 1978. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М.: Наука. 260 с.

Зимина Л.В., 1957. Новые данные по экологии и фаунистике журчалок (Diptera, Syrphidae) Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 62. № 4. С. 51–62.

Определитель насекомых Европейской части СССР, 1965. Т. II. Жестокрылые и веерокрылые / Под ред. Гурьевой Е.Л., Крыжановского О.Л. М.; Л.: Наука. 668 с.

Определитель насекомых Европейской части СССР, 1978. Т. IV. Чешуекрылые. Ч. 1 / Под ред. Фальковича М.И., Медведева Г.С. М.; Л.: Наука. 712 с.

Руцкий И.А., 1980. Краткий очерк развития антэкологии. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та. 132 с.

Савиных Н.П., 2000. Вероники секции *Veronica* // Биол. флора Моск. обл. № 14. С. 160–180.

Устинова Е.Н., Савина К.А., Лысенков С.Н., 2017. Новые данные о консортивных связях борщевика Сосновского с антофильными насекомыми // Росс. журн. биол. инвазий. Т. 10. № 3. С. 98–112.

Фегри К., Пейл Л., ван дер, 1982. Основы экологии опыления. М.: Мир. 376 с.

APG II., 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. V. 141. № 4. P. 399–436.

Artime C.E.C., 2010. $P_{i,j}$-valoro: kiel esprimi la malprobablon de la ofto de iu ĉelo en oftotabelo // Teleskopo-Internacilingva Scienca Revuo. Eld. 2. P. 1–7.

Hamley S., 1993. Plant-insect interactions in a riparian grassland: a community approach to pollination. Masters thesis, Durham University. http://etheses.dur.ac.uk/5587/

Kampny C.M., 1995. Pollination and flower diversity in Scrophulariaceae // Bot. Rev. V. 61. № 4. P. 350–366.

Knuth P., 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. II. Leipzig: Engelmann. 705 S.

Kugler H., 1938. Sind *Veronica Chamaedrys* L. und *Circaea lutetiana* L. Schwebfliegenblumen? // Bot. Arch. B. 39. S. 147–168.

Kugler H., 1970. Blütenökologie. Stuttgart: G. Fischer. 345 s.

Kurz M., Horvat L., 2010. New and interesting Lepidoptera from the Balkans (Serbia, Croatia, Bosnia and Montenegro) // Mitt. Haus der Natur. B. 18. S. 51–55.

MacLeod J., 1891. De pyreneeënbloemen en hare bevruchting door insecten: Eenebijdrage tot de bloemengeographie// Botanischjaarboek. № 3. P. 260–485.

Müller H., 1873. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhangs in der Natur. Leipzig: Engelmann. 428 S.

Müller H., 1879. Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten. T. III. Berlin: R. Friedländer & Sohn. 104 S.

Nakazawa M., 2019. fmsb: Functions for Medical Statistics Book with some Demographic Data. R package version 0.7.0. https://CRAN.R-project.org/package=fmsb

Naranjo S.E., Gibson R.L., 1996. Phytophagy in predaceous Heteroptera: Effects on life history and population dynamics // Zoophytophagous Heteroptera: Implications

for Life History and Integrated Pest Management. Lanham: Entomological Society of America. P. 57–93.

Ollerton J., Alarcón R., Waser N.M., Price M.V., Watts S. et al., 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis // Ann. Bot. V. 103. № 9. P. 1471–1480.

Pennell F.W., 1935. The Scrophulariaceae of eastern temperate North America // Acad. Nat. Sci. Philadelphia Monogr. V. 1. P. 1–650.

Porsch O., 1966. Insekten als Blütenbesucher // Z. Angew. Entomol. B. 57. № 1–4. S. 1–72.

Price M.V., Waser N.M., Irwin R.E., Campbell D.R., Brody A.K., 2005. Temporal and spatial variation in pollination of a montane herb: A seven-year study // Ecology. V. 86. № 8. P. 2106–2116.

Proctor M., Yeo P., 1973. The Pollination of Flowers. L.: Collins. 418 p.

R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org

Ruiz J.L., 2017a. Fuentes nectaríferas de los Papilionidae en los prados secos calcáreos y estepas de los Pirineos y el Macizo Cazorla-Segura (Península Ibérica) (Lepidoptera) // Micobotánica-Jaén. A. XII. № 1. P. 204–213.

Ruiz J.L., 2017b. Fuentes nectaríferas de los Pierini en los prados secos calcareous y estepas de los Pirineos y el Macizo Cazorla-Segura (Península Ibérica) (Lepidoptera, Pieridae) // Micobotánica-Jaén. A. XII. № 2. P. 65–74.

Ruiz J.L., 2017c. Fuentes poliníferas y nectaríferas de Lepturini (Alosterna, Anastrangalia, Anopledura y Aredolpona) en los prados secoscalcáreos y estepas de los Pirineos y el Macizo Cazorla-Segura (Península Ibérica) (Coleoptera, Cerambycidae) // Micobotánica-Jaén. A. XII. № 2. P. 75–89.

Ruiz J.L., 2017d. Fuentes poliníferas y nectaríferas de Lepturini (Alosterna, Anastrangalia, Anopledura y Aredolpona) en los prados secoscalcáreos y estepas de los Pirineos y el Macizo Cazorla-Segura (Península Ibérica) (Coleoptera, Cerambycidae) // Micobotánica-Jaén. A. XII. № 2. P. 90–105.

Ruiz J.L., 2020. Fuentes nectarífero-poliniferas de los Bombyliidae Ibéricos. https://www.researchgate.net/publication/340264399_Bombyliidae_polinizadores

Santiago-Hernández M.H., de, Martén-Rodríguez S., Lopezaraiza-Mikel M., Oyama K., González-Rodríguez A., Quesada M., 2019. The role of pollination effectiveness on the attributes of interaction networks: From floral visitation to plant fitness // Ecology. V. 100. № 10. P. e02803.

Stratan V., Andreev A., 2007. Legăturile trofice ale apoideelor (Hymenoptera, Insecta) cu plantele entomofile din Republica Moldova // Muzeul Naţional de Etnografie şi Istorie Naturală. Buletinştiinţific. Ştiinţele Naturii (serienouă). V. 6. № 19. P. 86–103.

Waser N.M., Ollerton J., (eds.), 2006. Plant-pollinator Interactions: From Specialization to Generalization. Chicago: Univ. of Chicago Press. 458 p.

Willis J.C., Burkill I.H., 1908. Flowers and insects in Great Britain. Part IV: Observations on the less specialized flowers of the Clova Mountains // Ann. Bot. V. 22. № 88. P. 603–649.

Zych M., 2007. On flower visitors and true pollinators: The case of protandrous *Heracleum sphondylium* L. (Apiaceae) // Plant Syst. Evol. V. 263. № 3–4. P. 159–179.

Concerning the difficulties in studies of ecological links of plants with flower-visiting insects (one and a half century of studies on *Veronica chamaedrys* L. as an example)

S. N. Lysenkov*

Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Biological Evolution
Leninskiye Gory, 1-12, Moscow, 119234 Russia
**e-mail: s_lysenkov@mail.ru*

Veronica chamaedrys (Plantaginaceae) is a good example to consider the difficulties that arise when studying the relationships of entomophilous plants with anthophilic insects both from the standpoint of the observational technique and in the analysis of the literature. This widespread species has been studied by pollination biologists since at least the 70s of the XIX century. However, there are only a few detailed original works, and they yield different answers to the question about the main pollinators of this species – bees Anthophila (Apoidea, Hymenoptera) or hoverflies (Syrphidae, Diptera). Most other works on the topic either ultimately contain only references to these (often through the mediation of others, thereby losing information about the used methods and the validity of the conclusions), or contain only insect visitor lists that vary greatly from paper to paper, sometimes limited to one family, order or other group. We investigated the quantitative composition and behavior of insects on the flowers of *V. chamaedrys* at the Zvenigorod Biostation of the Moscow State University (Odintsovo District, Moscow Region) during the flowering seasons 2014–2016. Besides bees and hoverflies, large beetles from Oedemeridae and Malachiidae families turned out to be possible pollinators. Also, according to our data, a rather limited consortium of *V. chamaedrys* includes several groups of nectar and pollen thieves (representatives of several families of small Diptera, Lepidoptera, and Coleoptera), which are the majority of visitors. This fact is sometimes casually mentioned in previous works, but it is practically never analyzed in detail anywhere, perhaps due to the fact that insects not participating in pollination were of little interest to researchers. However, for a full understanding of the plant-insect coevolution and the functioning of consortia, these "illegitimate" visitors must be taken into account.