

LECH BOROWIEC

Koewolucja strąkowców (*Coleoptera, Bruchidae*) i ich roślin żywicielskich *

Strąkowce (*Coleoptera, Bruchidae*) jeszcze do lat czterdziestych naszego stulecia należały do najslabiej poznanych rodzin chrząszczy, w zakresie zarówno taksonomii, jak i biologii. Po wojnie zainteresowanie tą grupą owadów wzrosło (Borowiec 1984), gdy wiele gatunków okazało się groźnymi szkodnikami roślin strączkowych w krajach Trzeciego Świata. Ponadto, strąkowce stanowią bardzo dogodny obiekt do badań ekologicznych, w warunkach zarówno naturalnych, jak i laboratoryjnych. Nieco w tyle za dynamicznie rozwijającymi się badaniami biologicznymi i ekologicznymi pozostaje znajomość taksonomii strąkowców. Brak jest dotąd rewizji na szczeblu rodzajowym, a wiele dawniej opisanych rodzajów grupuje gatunki często ze sobą nie spokrewnione. Od roku 1913 (data ukazania się ostatniego katalogu wszystkich gatunków) liczba znanych rodzajów wzrosła od 13 do 60, a należy spodziewać się wyróżnienia jeszcze kilkunastu nowych.

Pod względem wymagań ekologicznych strąkowce stanowią bardzo zwartą grupę. Wszystkie gatunki w stadium larwalnym żyją wewnątrz nasion rośliny żywicielskiej, a u większości gatunków cały rozwój odbywa się w jednym nasieniu (Southgate 1979). Ponad 80% gatunków związanych jest z roślinami strączkowymi (*Leguminosae*). Spośród 482 rodzajów *Leguminosae* (Hutchinson 1964), 83 są atakowane przez strąkowce. Mniej niż 20% gatunków strąkowców żyje w nasionach roślin z 33 innych rodzin: *Acanthaceae, Anacardiaceae, Bignoniaceae, Bixaceae, Bombacaceae, Boraginaceae, Cistaceae, Cochlospermaceae, Combretaceae, Compositae, Convolvulaceae, Discoceraceae, Ebenaceae, Euphorbiaceae, Labiaceae, Lauraceae, Lythraceae, Malphigiaceae, Malvaceae, Myrtaceae, Nyctaginaceae, Nymphaeaceae, Ochnaceae, Onagraceae, Palmae, Pandanaceae, Rhamnaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae, Umbelliferae, Verbenaceae, Vitaceae*

* Referat wygłoszony w 1983 r. w czasie obrad XXXVIII Zjazdu PTEntomol. w Warszawie.

i *Zygophyllaceae* (Southgate 1979, Kingsolver 1979, Johnson 1981, Decelle 1982).

Ogromna większość gatunków strąkowców składa jaja na powierzchnię owocu rośliny żywicielskiej i młoda larwa aktywnie wnika do nasion poprzez okrywę owocu, szew strąka lub kieliszek u jego nasady. Fakt ten ma duże znaczenie dla zrozumienia skomplikowanej fizycznej i chemicznej budowy owoców roślin żywicielskich jako formy obrony przed strąkowcami. Tylko nieliczne gatunki składają jaja na dojrzałe nasiona po wypadnięciu ich ze strąków i z tej grupy wywodzą się powszechnie znane szkodniki magazynowe, jak *Acanthoscelides obtectus* (Say) czy gatunki z rodzaju *Callosobruchus* Pic. Podczas swego rozwoju larwa zjada jedno bądź kilka nasion w owocu, lecz tylko wyjątkowo zdarza się, aby zniszczyła wszystkie nasiona z jednego strąka (Prevett 1967, Center i Johnson 1973). W jednym nasieniu rozwija się zwykle tylko jedna larwa. Rozwój wielu larw w jednym ziarnie częściej spotyka się u gatunków składających jaja wprost na nasiona.

W budowie larw strąkowców występują dwa o odmiennej budowie stadia. Larwy pierwszego stadium są ruchliwe, mają zwykle dobrze rozwinięte nogi, na przedtułowi występuje u nich charakterystycznie ząbkowana płytka, a po bokach pierwszego segmentu odwłoka silne kolce. Struktury te mają duże znaczenie przy wnikaniu larwy do wnętrza owocu lub twardych nasion (Pfaffenberger i Johnson 1976). Larwy drugiego stadium są nieruchliwe, mają zwykle zredukowane nogi i nie mają sklerytów tułowiowych i odwłokowych. Przepoczwarczenie odbywa się w trojaki sposób. W pierwszym przypadku larwa przepoczwarcza się wewnątrz komory wygryzionej w nasieniu. Jest to powszechnie spotykany sposób i właściwy dla wszystkich szkodników magazynowych z rodzajów *Acanthoscelides* Schilsky, *Callosobruchus* Pic i *Zabrotes* Horn. Rzadziej zdarza się, aby larwa przed przepoczwarczeniem tworzyła wewnątrz owocu kokon (Prevett 1967), a tylko wyjątkowo larwa opuszcza owoc przed przepoczwarczeniem, które następuje w glebie (Prevett 1966). Całkowity rozwój może trwać od kilkudziesięciu dni do dwóch lat (Southgate 1979).

Na temat odżywiania się form dorosłych nie ma zbyt wiele informacji. Większość gatunków spotyka się na kwiatach różnych roślin, często z innych rodzin niż roślina żywicielska larw. Obserwowano pobieranie przez chrząszcze pyłku i nektaru (Bagdasaryan 1941, Larson et al. 1938). Szkodniki magazynowe w formie imaginalnej w ogóle mogą nie pobierać pokarmu. Imagines żyją bardzo krótko, niekiedy kilka dni, co tłumaczy pozorną rzadkość tych owadów w przyrodzie, np. przy odłowach standardowych czerpakiem. Strąkowce żyjące w wolnej przyrodzie mają jedną, najwyżej dwie generacje w roku. Szkodniki magazynowe, których cykl rozwojowy nie jest skorelowany z cyklem fenologicznym rośliny ży-

wicielskiej, mają niekiedy wiele pokoleń w ciągu roku, a ich liczba jest uzależniona od temperatury otoczenia.

Podane tu ogólne dane o biologii strąkowców są niezbędne dla zrozumienia skomplikowanych układów koewolucyjnych między strąkowcami a ich roślinami żywicielskimi. Zagadnienie koewolucji roślin i zwierząt od czasu klasycznej pracy Ehrlicha i Ravena (1965) należy do najbardziej

Tabela. Strategie koewolucyjne strąkowców i ich roślin żywicielskich (według Centera i Johnsona 1974)

Strategia obronna rośliny	Strategia ofensywna chrząszcza
1. Produkcja gumy przez owoc, utrudniająca przedostanie się larwy przez miąższ owocu (rodzaje <i>Prosopis</i> , <i>Acacia</i> , <i>Pithecolobium</i> i <i>Cassia</i>).	1. Wnikanie do młodego owocu pozbawionego gum i przerwanie rozwoju embrionalnego do czasu dojrzewania nasion. Odporność na działanie gum (rodzaj <i>Algarobius</i> , <i>Acanthoscelides submuticus</i>).
2. Pęknięcie (rodz. <i>Leucaena</i>), fragmentacja (rodz. <i>Mimosa</i>) lub eksplozja (<i>Canavalia</i>) owoców i rozrzut nasion, gdy larwa drąży owoc lub gdy samica siada złożyć jaja.	2. Składanie jaj wprost na nasiona (<i>Caryobruschus buscki</i> , <i>Acanthoscelides obtectus</i> , rodz. <i>Callosobruchus</i> , <i>Stator pygidialis</i>).
3. Produkcja gładkich owoców, bez szwu, nie pękających (wiele gatunków).	3. Przyklejanie jaj (rodz. <i>Bruchus</i> , <i>Mimosestes</i> , <i>Caryedon</i>), wygryzanie dziurki przed złożeniem jaj (rodz. <i>Pygiopachymerus</i>).
4. Owoc w czasie dojrzewania puchnie i nabrzmięwa, co powoduje odpadanie jaj (rodz. <i>Bauhinia</i>).	4. Zakotwiczenie jaj do substratu, larwa wnika do wnętrza przed dojrzewaniem owocu (rodz. <i>Merobruchus</i> i <i>Sennius</i>).
5. Produkcja toksyn przez owoce np. alkaloidów, saponin, pentoz, wolnych aminokwasów (wiele gatunków).	5. Wytwarzanie inhibitorów trucizn. Unikanie kontaktów z gruczołami (wiele gatunków).
6. Powierzchnia owocu łuszczy się przez cały okres wzrostu (rodz. <i>Acacia</i>).	6. Składanie jaj pod łuszczącą się skórką. Wnikanie do młodych owoców. Składanie jaj na kieliszek (rodz. <i>Acanthoscelides</i>).
7. Młode nasiona przez cały czas pozostają bardzo małe i tuż przed dojrzewaniem gwałtownie rosną (rodz. <i>Acacia</i>).	7. Żywienie się większą liczbą młodych owoców (rodz. <i>Bruchus</i> , <i>Algarobius</i> i <i>Mimosestes</i>). Zwlekanie z rozwojem embrionalnym aż do dojrzewania owocu (<i>Caryedon albonotatum</i>).
8. Produkcja bardzo, cienkich nasion (rodz. <i>Cassia</i>).	8. Zjadanie kilku nasion, zmniejszenie wymiarów ciała (wiele gatunków).
9. Tworzenie przegród w owocach (wiele gatunków).	9. Rozwój w jednym ziarnie (wiele gatunków).

„modnych” problemów współczesnej ekologii, przy czym badania Janzena (1969, 1974, 1976) nad strąkowcami należą do wyróżniających się w ekologii ewolucyjnej. Doprowadziły nawet do sformułowania ogólnych teorii ekologicznych, tłumaczących niezwykle strukturę lasów tropikalnych.

Koewolucja strąkowców i ich roślin żywicielskich jest procesem wy-

nikłym z ujemnych interakcji między tymi organizmami. Strategia rośliny polega na wytwarzaniu coraz skuteczniejszych mechanizmów obronnych przed strąkowcami, natomiast strategia chrząszczy polega na przełamaniu tych mechanizmów obronnych. Najbardziej interesujące zależności przedstawiono w tabeli. Kilka zjawisk jest szczególnie ciekawych i wymaga bliższego omówienia.

Produkcja toksyn obronnych

Wiele roślin motylkowych produkuje silne toksyny owadobójcze (Bridwell 1918, Applebaum 1964, Farnsworth 1968, Howe i Currie 1964). Część tych roślin nie jest atakowana przez strąkowce (Janzen 1969). Znanych jest jednak kilkanaście gatunków roślin szczególnie toksycznych, które są skutecznie atakowane przez te chrząszcze (Trelease i Trelease 1937, Brett 1946, Janzen 1969, 1971, Johnson 1970).

Introdukowany z Ameryki Płn. do Europy krzew *Amorpha fruticosa* wytwarza szczególnie silne toksyny kontaktowe i dotrzewiowe. Są one produkowane przez specjalne gruczoły na powierzchni jednonasiennego owocu. Roślinę tę atakują aż trzy gatunki strąkowców. Jeden z nich, *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874), został zawleczony wraz z rośliną żywicielską do Europy i stał się jednym z najpospolitszych strąkowców w Jugosławii, Bułgarii i na Węgrzech (Decelle 1979, Wendt 1981, Borowiec 1983).

Acanthoscelides submuticus (Sharp 1885) i *Acanthoscelides pallidipennis* (Motsch.) „opracowały” dwie odmienne strategie unikania toksyn *Amorpha fruticosa*. *Acanthoscelides submuticus* składa jaja w szparę między kieliszkiem a strąkiem. Larwa pierwszego stadium wnika poprzez gruczoł obronny rośliny do wnętrza owocu. Larwa neutralizuje toksynę specjalną wydzieloną, a następnie ją zjada. Natomiast larwa *A. pallidipennis* wyraźnie unika gruczołów obronnych i jest wrażliwa na toksynę, stara się więc wnikać do owocu między gruczołami. Gatunek ten żyje również na innych strączkowych produkujących toksyny i zawsze stara się unikać gruczołów obronnych.

Produkowane przez chrząszcze substancje neutralizujące toksyny są wysoce specyficzne. Tym należy tłumaczyć wąską specjalizację pokarmową wielu gatunków. Zauważono, że gatunki nie produkujące substancji neutralizujących mają szerszy krąg roślin żywicielskich aniżeli gatunki wytwarzające inhibitory (Johnson i Slobodchikoff 1979). Jest interesujące, że gruczoły obronne u roślin występują zawsze w owocach, lecz nie w samych nasionach. Center i Johnson (1974) tłumaczą to tym, że 65%

strąkowców składa jaja na powierzchni owocu. Wśród roślin może istnieć polimorfizm chemiczny. Johnson i Janzen (1982) stwierdzili, że szeroko rozmieszczone w Ameryce drzewo *Enterolobium cyclocarpum* jest atakowane przez strąkowce tylko na niewielkim obszarze w środkowej Panamie, co jest związane z chemiczną odrębnością panamskiej populacji drzew.

Zasycanie chrząszcza

Interesująco przedstawiają się wyniki badań nad rozwojem strąkowców atakujących jeden rodzaj botaniczny rośliny. Johnson i Slobodchikoff (1979) stwierdzili, że spośród 13 gatunków strąkowców żyjących w nasionach *Cassia* 8 gatunków chrząszczy atakuje nie więcej niż trzy gatunki rośliny, 5 gatunków chrząszczy od pięciu do dziesięciu gatunków roślin. Wszystkie gatunki strąkowców, mające więcej niż pięć roślin żywicielskich, mają szerokie zasięgi geograficzne, wszystkie wykazują wyższy procent porażenia roślin aniżeli gatunki o jednym do trzech żywicieli. Stwierdzono, że gatunki roślin z rodzaju *Cassia* atakowane tylko przez pojedyncze gatunki chrząszczy produkują silne toksyny obronne, pozostałe gatunki toksyn nie produkują.

W obrębie jednego rodzaju botanicznego powstały dwie strategie obronne przed strąkowcami. Pierwsza polega na produkcji toksycznych owoców, co zmusza chrząszcze do specjalizacji pokarmowej; druga zaś na niesynchronicznej produkcji dużej liczby wielonasiennych owoców przez cały okres wegetacyjny. Liczba wyprodukowanych nasion jest tak duża, że strąkowce nie są w stanie wszystkich zniszczyć. Według Janzena (1969) strategia ta jest tak kosztowna, że roślinom „nie opłaca” się już inwestować w produkcję chemicznych mechanizmów obronnych. Autor nazywa tę strategię „zasycaniem pasożyta”. Może się ona realizować na różne sposoby. Jedną z nich jest produkcja wielu nasion w owocu przy zmniejszonej ich wielkości. Ponieważ większość strąkowców przechodzi rozwój w jednym lub najwyżej kilku ziarnach, zawsze więc istnieje szansa pozostania kilku ziaren nie porażonych. Odmianą tej strategii jest produkcja asymetrycznych strąków, w których kilka nasion jest szczególnie dużych. Te okazałe nasiona jakby z góry przeznaczone są do konsumpcji przez strąkowce, dając szansę przeżycia innym, mniejszym nasionom. Nie jest znany mechanizm wyboru przez chrząszcze tych właśnie nasion, chociaż Nelson i Johnson (1983) stwierdzili, że istnieje wyraźna dodatnia korelacja między wielkością nasion a stopniem ich atrakcyjności dla chrząszcza.

Wśród różnorodnych ofensywnych i defensywnych strategii ewolucyj-

nych obserwuje się zjawiska pozornie niezrozumiałe z ewolucyjnego punktu widzenia. 11% roślin żywicielskich strąkowców ma tylko jedno nasienie w owocu i wszystkie są praktycznie nietoksyczne. Atakuje je wiele gatunków chrząszczy, toteż produkcja nasion jest u tych roślin bardzo niska. W krajach subtropikalnych i tropikalnych stopień porażenia nasion przez strąkowce może wynosić 64 - 99,6% (Mathwig 1971, Hallevy 1974, Lamprey et al. 1974). Według Janzena (1969) tego typu gatunki roślin stanowią stadium pośrednie do form produkujących niezwykle małe owoce jednonasienne, które nie są w stanie wykarmić nawet jednej larwy strąkowca. Ponieważ żaden ze znanych gatunków strąkowców nie opuszcza w czasie swojego rozwoju larwalnego jednego strąka, strategia ta jest więc bardzo efektywna. Znane są gatunki roślin strączkowych produkujące tak małe owoce, że żaden z nich nie jest atakowany przez strąkowce.

Nie wyjaśnionym do końca zjawiskiem jest fakt, że toksyny obronne u roślin produkowane są wyłącznie przez owoce, a nie przez nasiona. Wydaje się, że nasiona są tak ważnym komponentem rośliny, iż znacznie trudniej ulegają modyfikacjom ewolucyjnym bez szkody dla zachowania ciągłości gatunku.

PIŚMIENNICTWO

- Applebaum B. A. 1964. Physiological aspects of host specificity in the Bruchidae — 1. General considerations of developmental compatibility. *Journ. Insect. Physiol.*, 10: 783 - 788.
- Bagdasaryan B. A. 1941. Żuki ziarnovki (*Bruchidae*, *Coleoptera*) Armjanskoj SSR i ich swjaz s rastienijami, w častnosti s bobovymi. *Naucz. Trud. Erewan. Gos. Uniw.*, 16: 309 - 374.
- Borowiec L. 1983. Survey of seed-beetles of Bulgaria (*Coleoptera*, *Bruchidae*). *Pol. Pismo Entomol.*, 53: 107 - 127.
- Borowiec L. 1984. Międzynarodowe badania nad strąkowcami (*Coleoptera*, *Bruchidae*). *Wiad. Entomol.*, 5: 33 - 35.
- Brett C. H. 1946. Insecticidal properties of the indigobush (*Amorpha fruticosa*). *Journ. Agric. Res.*, 73: 81 - 96.
- Bridwell J. C. 1918. Notes on the *Bruchidae* and their parasites in the Hawaii Islands. *Proc. Hawaii Entomol. Soc.*, 3: 465 - 505.
- Center T. D., Johnson C. D. 1973. Comparative life histories of *Sennius* (*Coleoptera: Bruchidae*). *Environ. Entomol.*, 2: 669 - 672.
- Center T. D., Johnson C. D. 1974. Coevolution of some seed-beetles (*Coleoptera: Bruchidae*) and their hosts. *Ecology*, 55: 1096 - 1103.
- Decelle J. 1979. Un *Bruchidae* nord-américain, *Acanthoscelides seminulum* (Horn), en voie d'indigénation en Europe centrale et méridionale. *Bull. Ann. Soc. Roy. Belge Entomol.*, 115: 28.
- Decelle J. 1982. Une espèce de *Coleoptera Bruchidae* du Proche-Orient inféodée

- aux *Salvia* (Dicotylédones, Tubiflores, *Lamiaceae*). Bull. Ann. Soc. Roy. Belge Entomol., 118: 243 - 248.
- Ehrlich P. R., Raven P. H. 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586 - 608.
- Farnsworth N. R. 1968. Hallucinogenic plants. *Science*, 162: 1086 - 1092.
- Halevy G. 1974. Gazelles and seed beetles. *Isr. Journ. Bot.*, 23: 120 - 126.
- Howe R. W., Currie J. E. 1964. Some laboratory observations on the rates of development, morality and oviposition of several species of *Bruchidae* breeding in stored pulses. *Bull. Entomol. Res.*, 55: 437 - 477.
- Hutchinson J. 1964. The Genera of Flowering Plants Dicotyledons, Vol. I. Oxford Univ. Press.
- Janzen D. H. 1969. Seed-eaters versus seed-size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23: 1 - 27.
- Janzen D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 465 - 492.
- Janzen D. H. 1974. The role of the seed predator guild in a tropical forest, with some reflections on tropical biological control. W: D. P. Jones i M. E. Solomon, *Biology in pest and disease control*. Oxford, Blackwell.
- Janzen D. H. 1976. Two patterns of pre-dispersal seed predation by insects on Central American deciduous forest trees. W: J. Burley i B. T. Styles, *Tropical trees, variation, breeding, and conservation*. Linnean Society Symposium Series 2.
- Johnson C. D. 1970. Biosystematics of the Arizona, California, and Oregon species of the seed beetle genus *Acanthoscelides* Schilsky (*Coleoptera: Bruchidae*). *Univ. Calif. Publ. Entomol.*, 59: 1 - 116.
- Johnson C. D. 1981. Seed beetle host specificity and the systematics of the *Leguminosae*. W: R. M. Polhill i P. H. Raven, *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Johnson C. D., Janzen D. H. 1982. Why are seeds of the Central American guanacaste tree, *Enterolobium cyclocarpum*, not attacked by bruchids except in Panama. *Environ. Entomol.*, 11: 373 - 377.
- Johnson C. D., Slobodchikoff C. N. 1979. Coevolution of *Cassia* (*Leguminosae*) and its seed beetle predators (*Bruchidae*). *Environ. Entomol.*, 8: 1059 - 1064.
- Kingsolver J. M. 1979. A new host record for *Callosobruchus chinensis* (L.) (*Coleoptera: Bruchidae*). *Coleopter. Bull.*, 33: 438.
- Lamprey H. F., Halevy G., Makacha S. 1974. Interactions between *Acacia*, bruchid beetles and large herbivores. *East Afr. Wildl. Journ.*, 12: 81 - 85.
- Larson A. O., Brindley T. A., Hinman F. G. 1938. Biology of the pea weevil in the Pacific Northwest with suggestions for its control on seed peas. *U. S. Dep. Agr. Techn. Bull.*, no. 599, 48 pp.
- Mathwig J. E. 1971. Relationships between Bruchid beetles (*Amblycerus robiniae*) and honey locust trees (*Gleditsia triacanthos*). PhD thesis Kansas State Univ.
- Nelson D. M., Johnson C. D. 1983. Stabilizing selection on seed size in *Astragalus* (*Leguminosae*) due to differential predation and differential germination. *Journ. Kansas Entomol. Soc.*, 56: 169 - 174.
- Pfaffenberger G. S., Johnson C. D. 1976. Biosystematics of the first-stage larvae of some North American *Bruchidae* (*Coleoptera*). *U. S. Dep. Agr. Techn. Bull.*, no. 1525, 75 pp.
- Prevett P. F. 1966. Observations on biology in the genus *Caryedon* Schoenherr

- in Northern Nigeria, with a list of parasitic *Hymenoptera*. Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond., 41: 9 - 16.
- Prevett P. F. 1967. Notes on the biology, food plants and distribution of Nigerian *Bruchidae* with particular reference to the northern region. Bull. Entomol. Soc. Nigeria, 1: 3 - 6.
- Southgate B. J. 1979. Biology of the *Bruchidae*. Ann. Rev. Entomol., 24: 449 - 473.
- Trelease S. F., Trelease H. M. 1937. Toxicity to insects and mammals of foods containing selenium. Amer. Journ. Bot., 24: 448-451.
- Wendt H. 1981. Eine für Südost-Europa neue Samenkäfer-Art (*Coleoptera: Bruchidae*). Folia Entomol. Hung., 42: 223 - 226.

Katedra Zoologii AR
ul. Cybulskiego 20
50 - 205 Wrocław