

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЖУКОВ-ТРУБКОВЕРТОВ (Coleoptera,
Attelabidae) В ПРОЦЕССЕ ПРИГОТОВЛЕНИЯ ПИЩИ ДЛЯ ПОТОМСТВА

А.Б. Егорев

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР, Владивосток

Трусковерты – растительноядные жуки, развивающиеся за счет травянистой, кустарниковой и древесной растительности. Их личинки питаются медленно увядающими или поддерживаемыми процессам гниения и брожения тканями кормовых растений.

По способу обработки самой частью растений, в которых развивается потомство, представителей семейства можно подразделить на 3 основных биологических группы (Тер-Минасян, 1950).

I. Группа сверлящих ямки для откладывания яиц.

II. Группа трусковертов.

III. Группа пространственных паразитов.

Соответственно повреждаемым органам растений I группу можно подразделить на 3 подгруппы:

1. Виды, развивающиеся за счет молодых побегов и листьев

2. Виды, развивающиеся в бутонах

3. Виды, развивающиеся в плодах.

II группа делится на 2 подгруппы по способу сворачивания листьев:

1. Подгруппа продольных трусковертов – при сворачивании трубок главная жилка листа становится их продольной осью. По форме трубок среди них различаются:

а) Виды, приготовляющие сигарообразные трубки (рис. 62, 78),

б) Виды, делающие воронкообразные трубки (рис. 86, 95).

2. Подгруппа поперечных трусковертов – свертывание производится поперек главной жилки листа, предварительно лист складывается вдоль нее вдвое. Можно выделить:

а) Виды, приготовляющие плотные маленькие пакеты (рис. 121);

б) Виды, приготовляющие крупные, с.м. рыхлые пакеты (рис. 104, 121, 143, 155).

Группа пространственных паразитов объединяет небольшое количество видов, не приготовляющих питательного субстрата для своего потомства, но использующих для откладки яиц готовые трубки других трусковертов. Морфологически они близки видам из I группы.

Из приведенных выше 3 групп наиболее интересны для наблюдения именно трусковерты. Своим сложным поведением они издавна привлека-

ли внимание исследователей. Еще К. Линней упоминает о черном (или берёзовом) трубковерте *Derogaus betulae* L., о работе которого он, однако, не имел правильного представления. Последующими исследователями в середине прошлого и начала нашего столетия был опубликован ряд ценных наблюдений по этому виду продольных трубковертов. Они вошли в руководства по энтомологии (например, Холодковского, 1931 и Шванвича, 1949). Классическими трудами по поведению черного трубковерта можно считать наблюдения и эксперименты, проведенные под Ленинградом в конце 30-х – начале 40-х годов Б. А. Оксеновым (1946а, б). Подобных наблюдений над поведением поперечных трубковертов не проводилось.

В связи с этим, автором были проведены наблюдения над поведением большого числа видов дальневосточных трубковертов из обеих групп.

Ставились следующие задачи: 1. Выяснить или уточнить схему работы трубковертов. 2. Объяснить взаимосвязь места надреза листа и формы кривой линии разреза, форму используемой части листа. 3. Выяснить, какая сторона листовой пластинки и почему заворачивается внутрь пакета. 4. Определить, каким способом жук закрепляет свернутый лист, что мешает ему развернуться. 5. Уточнить время в работе и место откладки яйца. 6. Уточнить время, затрачиваемое на сворачивание пакета. 7. Проследить взаимосвязь морфологического строения и сложности производимых действий при сворачивании листа.

Объем статьи не позволяет мне привести все полученные данные по исследованным видам, поэтому настоящая работа посвящена особенностям поведения *Byctiscus lacunipennis* Jek., *B. congener* Jek., *Derogaus betulae* L., *D. unicolor* Roel., *Attelabus nitensiformis* Kônc, *Euopa lespedezae koreanus* Voss, *Aroderus jekeli* Roel., *Cychnotrachelus coloratus* Fst.

В их деятельности прослеживаются наиболее характерные черты поведения этой группы жесткокрылых и наблюдается ряд особенностей, связанных с определенным видом или родом. Работа дополнена обзором сделанных до меня исследований, собранного материала и применявшейся методики.

1. История изучения поведения трубковертов

Литературные данные о черном трубковерте, со ссылкой на авторов, обобщены в упоминавшейся выше работе Б. А. Оксенова (1946б). Более поздние сведения и источники приведены, например, в кратком энциклопедическом словаре по биологии насекомых В. Якобса и М. Реннера (W. Jacobs, M. Renner, 1974).

Первые основательные наблюдения над поведением трубковертов в

"Уссурийском крае" были сделаны С. Джкиным (1915). Описание работы 4 видов продольных и 11 видов поперечных трубоквертов дополнены рисунками линии разреза листа кормовой породы и готовых трубок и пакетиков. Из зарубежных авторов изучением работы восточноазиатских видов занимались в Японии Х. Коно (Н. Кбю, 1927-1929 а, б) и в восточном Китае Е. Фосс (Е. Voss, 1930, 1931), изобразившие для некоторых видов разрезанные листья, готовые трубки и пакетики. Эти сведения были обобщены в монографии М.Е. Тер-Минасян (1950).

Новые материалы по биологии дальневосточных трубоквертов, с некоторыми уточнениями их поведения, были опубликованы Н.А. Азаровой и А.Н. Купянской (1972) и Н.А. Азаровой (1974, 1981). Первая работа дополнена фотографиями характерных повреждений листьев винограда амурского трубоквертом *Euclitiscus congener* Jek. и листьев дуба жуками *Parascynotrachelus longiceps* Motsch., а также трубок свернутых из листьев осины *Euclitiscus rugosus* Gebl. и пакетиков *Phymatopoderus latipennis* Jek. из листьев крапивы.

2. Материал и методика наблюдений

Наблюдение над поведением трубоквертов и сбор материала проводились в летние периоды 1985-1987 гг. в окрестностях г. Владивостока (парковая зона Академгородка), на биостанции "Рязановка" в Хасанском районе Приморского края и на о-ве Сахалин. Было изучено поведение 37 видов жуков (из них 22 поперечных трубоквертов); собрано около 460 экз. повреждений листьев, изготовленных жуками трубок и пакетиков, сделано более 600 наблюдений в естественных и лабораторных условиях. Собранные пакетики помещались на выведение в садки-пробирки большого диаметра с марлевыми пробками. Выводной материал - личинки и куколки - фиксировали в 75% спирте. В сборе пакетиков и выведении материала большую помощь оказала студентка Биолого-почвенного факультета Дальневосточного государственного университета С.К. Даниленко.

Наиболее благоприятными сроками для наблюдений над определенными видами трубоквертов следует считать время массового появления особей данного вида. Для большинства дальневосточных видов - это конец мая-середина августа, позднее жуки встречаются реже и почти не сворачивают пакетиков. Жуки деятельны с утра до позднего вечера, но активнее во второй половине дня. Состояние погоды влияет на их работу - в дождливые и холодные дни они малоактивны и сидят на нижней стороне листа. В прохладные дни они достаточно активны и менее осторож

ны, как и в дни со слабым или средним ветром, но наибольшей активностью отличаются в теплые, тихие дни.

Метод наблюдения в природных условиях состоял в осмотре побегов трав, ветвей кустарников и деревьев в поисках висящих на них сигар и пакетиков. Там же обнаруживали работающего жука. Подойти к работающему трубочерту можно без резких движений только сзади, на расстояние 30-50 см и иногда даже взять в руки и отрезать ножницами лист или ветвь, чтобы перенести ее в другое, более удобное для наблюдений место. При подходе к жуку соску он, обычно, сложив ноги, падает с листа, легко впадая в танатоз. После этого жук не возвращается к прерванной работе. Кроме наблюдений и фотографирования моментов работы был применен метод послойного разворачивания свежих готовых пакетиков с параллельной их зарисовкой под МБС-1 в лабораторных условиях. Все неясные детали сворачивания уточнялись при повторных наблюдениях в природе.

Обмер длины и диаметра пакетиков и, при необходимости, продольное и поперечное их рассечение проводилось на свежем материале; подсохший пакетик уменьшается в размерах, становится ломким.

3. Особенности морфологического строения трубочертов и их связь с усложнением процесса сворачивания листа

Для понимания приспособленности трубочертов к изготовлению трубок и пакетиков - работе сложной и требующей помимо высокой организации большой ловкости, гибкости и силы конечностей необходимо рассмотреть морфологическое строение этих жуков. Существует тесная связь между морфологическим строением жуков и способами сворачивания листьев в пакетики, отработанная в процессе эволюции группа. Среди дальневосточных видов можно выделить 6 типов поведенческой деятельности, в результате которых жуки сворачивают трубки и пакетики различного устройства, что согласуется со строением самих жуков. Подгрызая черешки и жилки, разрезая листовую пластинку и сворачивая лист, удерживая его части от разворачивания хук держит мандибулами, использует строение головы для прижатия нижней части листа, а конечности для прижатия и удержания отдельных его частей. Именно на этих морфологических структурах и кратко остановимся.

Из продольных трубочертов наиболее просто устроены виды рода *Euclisus* Thoms. (рис. 1) из рода *Euclisusini* подсем. *Melichitinae*, которые приспособляют цилиндрические трубки из оливо-

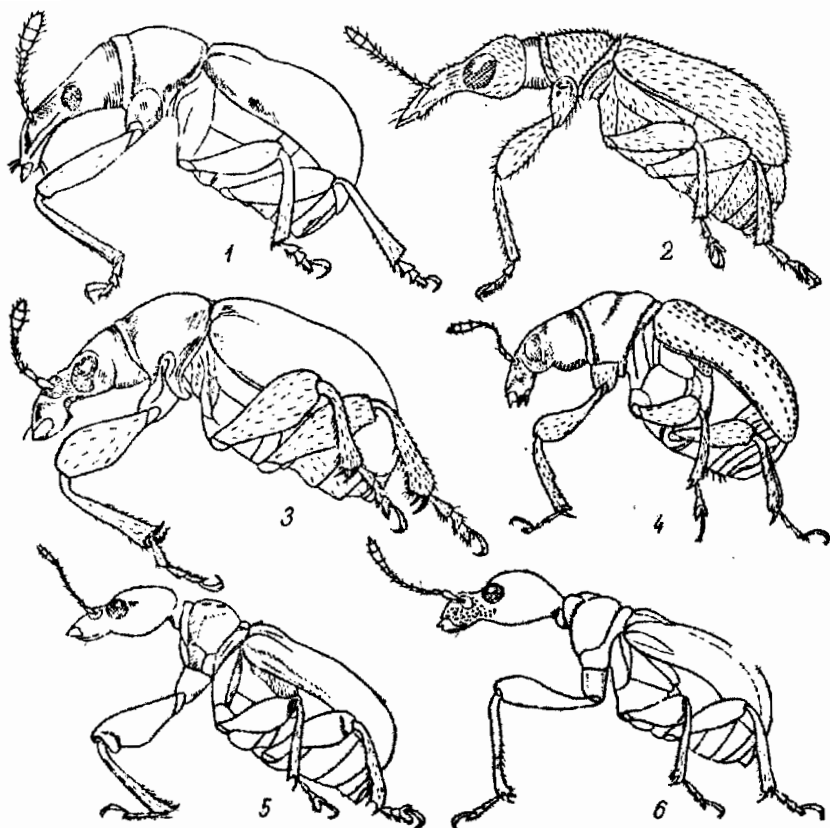


Рис. 1-6. Трубоверты, общий вид самки сбоку. (Ориг.).

1 - *Byctiscus congener*, 2 - *Deroporus unicolor*, 3 - *Attelabus nitensiformis*, 4 - *Euops lespedezae koreanus*, 5 - *Aproderus jekeli*, 6 - *Cyanostrachelus coloratus*.

го большого листа или нескольких маленьких (рис. 57, 65-74). При этом самка подгрызает черешки каждого листа в отдельности или весь побег, чтобы лишить листья тургора. Разрезом поперек листа не делается.

Голова жука за глазами сильно расширена, коническая; головотрубка длинная, мощная, трапециевидная в сечении, расширенная на вершине, с крупным подбородком (рис. 1, 7, 14). Такая конструкция помогает при смятии увядшей листовой пластинки и вдавливании ее в продольные углубления между крупными жилками. Мандибулы крупные, слегка утолщенные (рис. 14). Передгрудка коническая или почти ва-

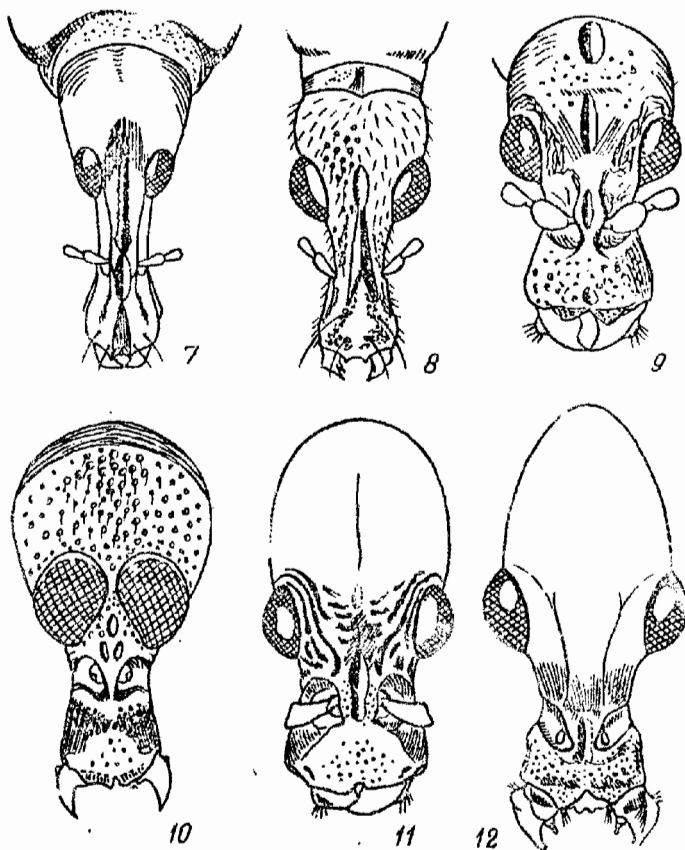


Рис. 7-12. Трубоверты, головы самок сверху. (Ориг.).

7 - *Vyctiscus congener*, 8 - *Deporaus unicolor*, 9 - *Atte-
labus nitensiformis*, 10 - *Euops lespedezae koreanus*,
11 - *Apoderus jekeli*, 12 - *Cyonotrachelus coloratus*.

ровицная, у самцов с выступающими шипами на груди. Бедра слабо
утолщены, голени почти прямые, цилиндрические в поперечном се-
чении, вершины их прямо срезаны. Сочленовная площадка окружена по
периметру венчиком апикальных хет (рис. 31), где имеется сла-
бая маленькая шпора на внутреннем вершинном углу, более выраженная
на средних и задних голених. 1-3 членики лапок снизу с хорошо раз-

витой адгезивной подошвой (рис. 32), коготковый довольно толстый и короткий. Коготки средней длины, слабо уплощены и с дополнительными зубцами в основании, расположенными между коготками (рис. 22) При ходьбе и "стягивании" листа опирается на всю лапку.

Виды трибы *Derogaini* делают довольно простые воронкообразные трубки (рис. 86, 95), которые плотно закрыты сверху, а нижний широкий конец прикрыт вмятой вершишкой листа. Разрез листовой пластинки ведется или с одного края листа через жилку до другого края прямо (*Derogaus unicolor* Roel.) или разрез сложный, не прямолинейный, S - образный (*D. betulae* L.). Виды этой трибы представляют постепенный переход от примитивных, минирующих внутри побегов форм, через формы, живущие за счет минирувания отрезанного и упавшего на сырую почву листа, к трубковертам, сворачивающим примитивные трубочки из листьев (Тер-Минасян, 1950). Морфологически они отличаются от видов *Euclyptus* sp. более подвижной конструкцией тела (рис. 2), наличием резкой перетяжки в виде короткой шеи, не длинной головотрубкой, уплощенной и расширенной на вершине (рис. 8) Мандибулы широкие, плоские, зазубрены на внутреннем крае (рис. 13). Подбородок плоский, маленький. Бедрa заметно утолщены от середины к вершине (рис. 23). Голени прямые цилиндрические в сечении, их вершины прямо срезаны. Сочленовная площадка окружена венчиком апикальных хет, шпоры маленькие или отсутствуют. Лапки довольно узкие, удлинненные, только 3-й членик с развитой адгезивной подошвой (рис. 33). Коготковый членик средней длины и толщины. Коготки средней длины, не уплощены, с дополнительными зубчиками в основании (рис. 24). При ходьбе и работе с листом опирается на 3-й членик лапки, в связи с чем на вершинном крае 2-го имеется вырезка для основания 3-го членика.

Следующие типы сворачивания пакетиков и более сложное строение жуков демонстрируют представители подсемейств *Attelabinae* и *Aroderinae*. Их отличают от предыдущих форм сросшиеся у основания коготки и зазубренный внутренний край передних голеней. Голени на наружном вершинном углу с крочком. Тело голое, не опушенное. Окукливаются в почве. Виды трибы *Attelabini* биологически являются в основном специализированными поперечными трубковертами, но есть формы, строящие трубки, сходные с продольными ситами *Euclyptus*. В литературе описана работа европейского *Attelabus nitens* Scop., который сворачивает поперечный пакетик из целого листа дуба или каштана, делая надрезы от боков до главной жилки. Подобный пакетик из

листа ольхи сворачивает и сахалинский вид *A. nitensiformis* Кбга (рис. 3). Тело крупное, сверху полукругло-выпуклое. Голова с глазами без шевидной перетяжки, с параллельными висками. Головотрубка т-лстая, сильно изогнутая вниз, короткая, не длиннее висков, к вершине расширенно-закругленная (рис. 9). Мандибулы средней длины, мощные, ложкообразные (рис. 3, 9). Подбородок плоский (рис. 3). Переднеспинка трапециевидная, шире своей длины, основание и вершина ее не окаймлены. Формой переднеспинки и надкрылий внешне напоминают жуков рода *Vysiticus*. Брюшко у самки без пучков волосков. Ноги голые, голени почти прямые (рис. 25). Передние голени самки не длиннее средних и задних. Вершины голей (рис. 34, 35) вооружены 2 шипами (укусом и мурко). Передние голени самца длиннее остальных, все с одним шипом (укусом) на вершине. Лапки по длине равны голени, с адгезивной подошвой, на всех члениках (рис. 36). Коготковый членик тонкий и длинный, коготки составляют 1/3 его длины (рис. 26).

Морфологическую специализацию *Attelabinae* (укорочение голово-трубки и пильвидную форму передних голей) можно считать следствием биологической специализации, напрямую зависящей от приемов работы жука при сворачивании листьев.

К усложнению морфологии относится и появление на вершине голени специальных крючков, вдавлений, дополнительных зубчиков и точек жестких волосков. Эти приспособления фиксируют в определенном положении (подогнутом или откинута на голень) лапку, используются в качестве зацепок при стягивании частей листа, пилот при разделении отрезанных мандибулами кусков и при очистке ротовых органов от наливающего сока и отгрызенных частей растения.

В качестве примера дальнейшей специализации представителей подсемейства рассмотрим морфологию *Enora lepedezae* *Coreanus* *Voza* из трибы *Enorini*. От *Attelabini* трубокверты этой группы отличаются сближенными на лбу глазами и 2 рядами пучков волосков на брюшке у самки. Подробное описание особенностей поведения самки при сворачивании пакетника я приведу в следующей главе.

Тело компактное, бочковидное (рис. 4). Голова продолговатая, без перетяжки за глазами, с очень широким основанием (рис. 16). Головотрубка голая, короткая, к вершине расширенно-закругленная, заметно изогнута книзу. Мандибулы короткие, ложкообразные или ложкообразные (рис. 15). Подбородок плоский. Переднеспинка трапециевидная, с выступающим диском, понижения на котором свидетельст-

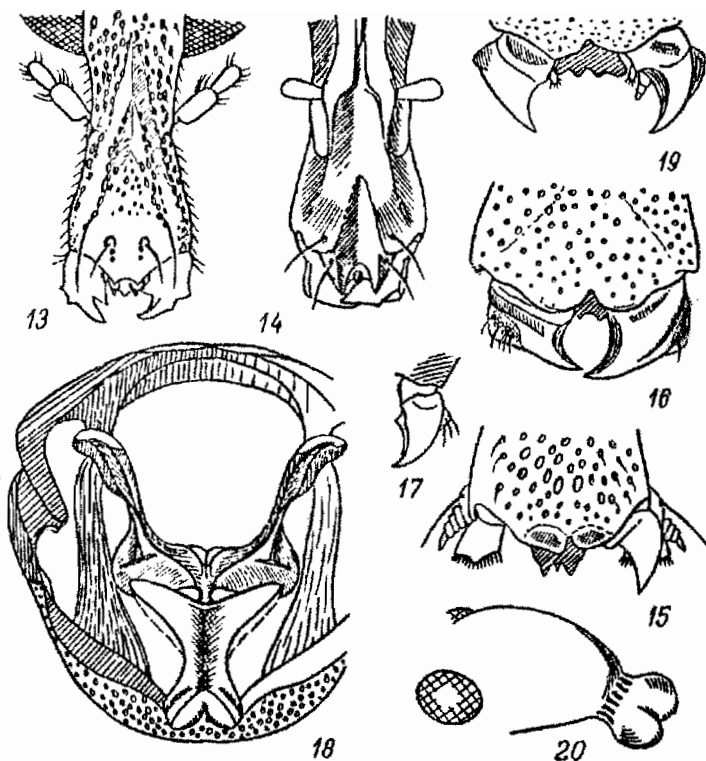


Рис. 13-20. Трубоверты, детали строения самок. (Ориг.).

13, 14 - головотрубка сверху: 13 - *Derogaus unicolor*, 14 - *Vyctiscus congener*; 15-17, 19 - вершина головотрубки и мандибулы: 15 - *Voops lespedezae koreanus* (правая мандибула удалена), 16, 17 - *Aroderus jekeli*, 19 - *Cyconotrachelus coloratus*; 18 - *Aroderus jekeli*, вид на метандостернит со стороны заднегруди; 20 - *C. coloratus*, основание головы.

вукт о прикреплении мощных приводящих мышц передних ног и головы. Надкрылья от плеч резко сужены назад. Бедрa, особенно передние у самки, сильно утолщены. Передние голени самки прямые (рис.

27), уплощенные, по внутреннему краю пильвидные, с угловидным выступом на его середине - место прикрепления приводящей мышцы голени (рис. 37, 38). Укус небольшой острый; мучро коротко, угловидное, скрыто в группе вершинных шипиков, которые увеличивают опору и сцепление с тканью листа. Передние голени самца толстые, плоские, саблевидно изогнутые, пильчатые на внутренней стороне, с большим укусом, продолжающим вершину. Средние голени самки слабо изогнутые, с большим укусом (рис. 39); у самца прямые, угловидно расширенные. Форма передних и средних голеней помогает самцу закрепиться на гладкой, бочонковидной самке во время копуляции. Задние голени почти прямые у обоих полов, с небольшим укусом (рис. 40). Характерна уплощенная с боков форма голени с заостренным килем по наружному краю, который придает голени повышенную прочность на изгибание. 1-й членик лапки слабо изогнутый булабовидный, 2-й плоский, сильно расширен на вершине и охватывает основание широкого 3-го членика. Коготковый членик тонкий, равен по длине 2-му и 3-му вместе взятым. Адгезивная подошва развита только на вершинах лопастей 3-го членика; 2-й снизу и сверху голый, а 1-й в редких волосках (рис. 41, 42). Можно предположить, что это связано с тем, что листья кормового растения - *Lespedeza bicolor* Turch. покрыты сочными, не жесткими волосками такой величины и так часто, что жук не в состоянии прикрепиться всей подошвой к поверхности листа и опирается только вершиной лапки, цепляясь коготками.

Представители подсемейства *Aroderinae* очень близки биологически к *Attelabinae*, все они поперечные трубокверты, делающие плотные короткие пакеты-трубки из одного листа. Их морфологическая специализация продвинулась еще дальше. Голова за глазами с закругленными и сильно суженными назад висками; у основания со стебельчатой шейей. Передний край переднеспинки с яственной, широкой сильной перетяжкой (прескутальное кольцо), отделяющей его от выпуклого диска и второй глубокой перетяжкой в основании, отделяющей постскутальное кольцо или основной валик. Теменная часть головы почти такой же длины как головотрубка, широко округленная в основании, с мощным шаровидным расширением, шарнирно входящим в прескутальное кольцо. Такое строение головы придает жуку большую гибкость при сворачивании пакетика: голова далеко отгибается как вверх, так и вбок.

Рассмотрим особенности морфологии трубоквертов рода *Aroderus* St.

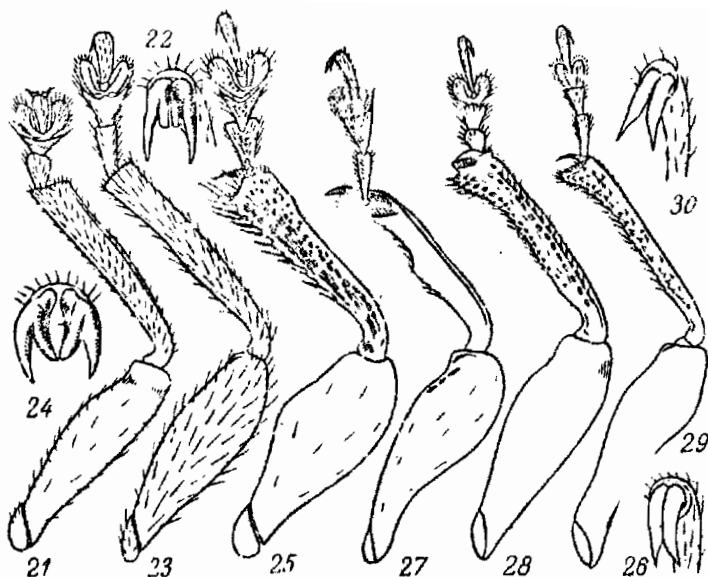


Рис. 21-30. Трубноверты: передние бедро, голень и передние коготки самок. (Ориг.).

21, 22 - *Vystiscus congener*, правые сверху; 23, 24 - *Deroparus unicolor*, то же; 25, 26 - *Attelabus nitensiformis*, то же; 27 - *Eucopa lespedezae koreanus*, левые снизу; 28 - *Aroderus jekeli*, правые сверху; 29, 30 - *Sycotrachelus coloratus*, то же.

на примере крупного дальневосточного вида *A. jekeli* Roel. Тело четко разделено на 3 части: крупную голову с длинной шевидной перетяжкой в основании, конусовидную или полушаровидную переднеспинку и квадратные или слабо-удлиненнопрямоугольные надкрылья (рис. 5). Головогрубка короткая и толстая, между основаниями усиков горбообразно выпуклая (рис. 11). Мандибулы крупные, ложковидные, снаружи угловидно расширенные (рис. 16), с дополнительным зубчиком на нижнем режущем крае (рис. 17). Голова самки за глазами не сильно удлинена, закругленно-суженная в основании; переднеспинка по бокам закругленная. Голова самца за глазами сильно удлинена и конически сужена к основанию; переднеспинка конически сужена вперед. Половые стлечия выражены и в строении ног: передние голени самца тонкие,

длиннее, слетка изогнутые. Передние голени самки несколько короче, явственно расширены к вершине, прямые (рис. 26). Глубокие перепоны на переднеспинке соответствуют местам, где крепятся изнутри силы, приводящие мышцы головы и передних ног. Коническая или полусферическая форма переднеспинки, укрепленная оборными кольцами на вершине и в основании, представляет очень прочную конструкцию. Специализация отразилась и на упрочении средне- и заднегрудного отделов, к боковым стенкам которых и к хорошо развитому метепостерниту (рис. 18), крепятся приводящие мышцы средних и задних ног. Брышко голое, с неподвижными, сильно хитинизированными стернитами и тергитами; длинный отросток I-го стернита посередине входит в прочное защепление с выемкой заднегруды, боковые отростки I-го стернита продолжены вперед за эпимеры заднегруды и, отчасти, охватывают сзади боковые края задних тазиков. Ноги довольно длинные, с крупными бедрами (рис. 28) и прямыми, расширенными на вершине, голенями (рис. 46-50). В отличие от самца у самки помимо крупного ункуса хорошо развито и мукро, расположенное вентральное сочленованной ямки I-го членика лапки (рис. 46). Сильно развитые на всех голенях крючья и группы привершинных шипиков, снабженных в основании жесткими щетинками, позволяют самке прочно закреплять голень на поверхности листа, подтягивая или сдвигая ее в процессе работы. Кроме того, голени уплощены с боков и "армированы" для большей прочности желобками и килями (рис. 46, 48-50), что говорит о выдерживаемой громадной нагрузке. Внутренний край голеней с рядами зубчиков и шипиков. С их помощью самка передней голенью поднимает прогрызаемую ткань листа. На вершине каждой голени расположен орган для чистки усиков и ротовых органов (на передних) и чистки тела. Он состоит из наружного и внутреннего рядов щеток, жестких щетинок (рис. 46, 48) и пучка более длинных щетинок (щеточки) на внутреннем вершинном углу, ограничивающего выемку ункуса (рис. 31). Специализация на спораживании пакетиков видна и в строении латки, хлябчик изогнутой I-й членик и адгезивную подошву на нижней стороне всех 3-х члеников (рис. 43, 44). Форма I-го членика обусловлена его "откинутым" на голень положением при чистке тела и в случаях, когда самка работает только крючками на верхних голенях. Довольно крупные размеры жула и тонкость поверхности спораживаемого листа, при хорошем развитии адгезивной подошвы, позволяют собирать крупные пакеты длиной 48-53 мм и диаметром 18-24 мм.

Наблюдения над биологией крупноверетов подопытных Армендилье показали, что различия в поведении при спораживании газобез-

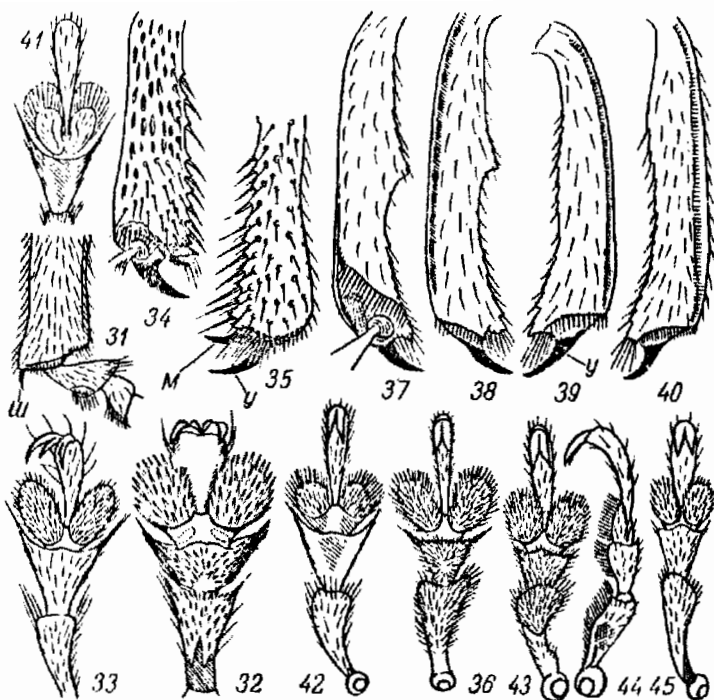


Рис. 31-45. Трубоверты, детали строения самок. (Ориг.).

31, 32 - *Vuctiscus congener*: 31 - вершина средней голени и основание лапки, 32 - передняя лапка (левая) снизу; 33 - *Derogaus unicolor*, передняя правая лапка снизу; 34-36 - *Attelabus nitensiformis*: 34 - передняя левая голень снаружи, 35 - средняя левая голень снаружи, 36 - передняя правая лапка снизу; 37-42 - *Euops lezpedezae koreanus*: 37 - передняя левая голень снаружи, 38 - передняя правая голень снаружи, 39 - средняя левая голень снаружи, 40 - то же, задняя левая, 41 - передняя левая лапка сверху, 42 - передняя правая лапка снизу; 43, 44 - *Apoderus jekeli*: 43 - передняя правая лапка снизу, 44 - то же, сбоку; 45 - *Synotrachelus coloratus*, передняя правая лапка снизу, м - мучро, у - ункус, ш - шпора.

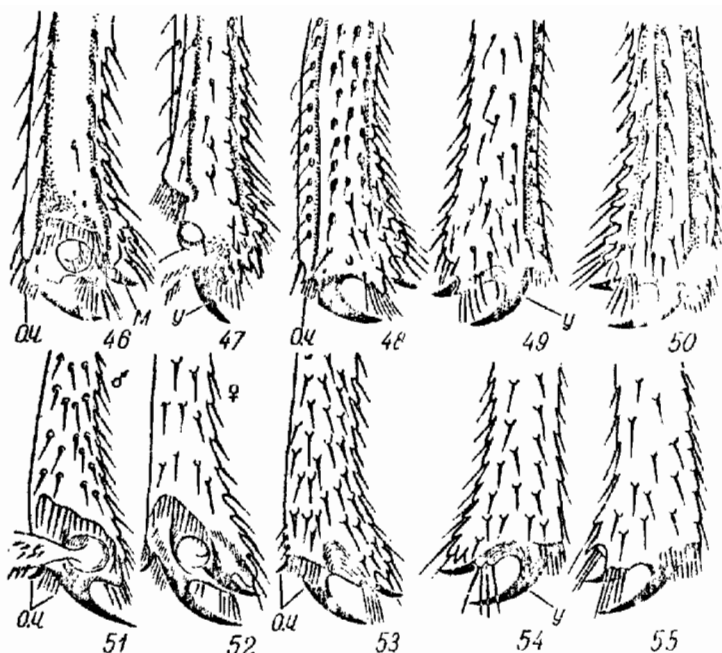


Рис. 46-55. Трубоверты, вершины голеней самок и самца. (Ориг.).

46-50 - *Apodegus jekeli*: 46, 47 - передняя левая снизу и изнутри, 48 - правая снаружи, 49 - средняя левая снаружи, 50 - то же, задняя; 51-55 - *Cusnotrachelus coloratus*: 51 - передняя левая самца снизу, 52 - то же, самки, 53 - передняя правая снаружи, 54 - средняя левая снаружи, 55 - задняя левая снаружи. м - муко, оч - орган чистки, у - укус.

ков зависят от формы листа кормовой породы и того, сбрасывает жук в конце работы пакетик на почву или нет. Как пример вида, всегда оставляющего пакетик висеть, рассмотрим дальневосточного *Cusnotrachelus coloratus* Fst. из трибы *Trachelophorini*.

Тело короткое, шейная перетяжка головы самки не столь резкая, головная капсула длинная (рис. 6, 20). Шейный отдел самца в состоянии более длинный, чем у видов предыдущей трибы. Головотрубка умеренной длины, пережатая в середине (рис. 12), сверху горбообразно выпуклая (рис. 6). Мандибулы умеренной длины, ложковидные, снаружи слабо угловидно расширенные (рис. 19). Переднеопилки кону-

совидная, прескутальное кольцо длинное, с глубокой перетяжкой перед диском (рис. 6); лодыжка основания головы очень большая. Постскутальное кольцо отделено менее глубокой перетяжкой. 1-й стернит брюшка без выступов на переднем крае. Ноги длинные, с умеренно утолщенными бедрами и тонкими, прямыми, расширенными на вершинах голени (рис. 29). Вооружение голени характерное для *Aporoderinae* (рис. 51, 52). Орган чистки головы (рис. 51, 53) на наружном вершинном углу 1-й и 2-й голени снабжен тонким шиповидным шипиком, в отличие от *Aporoderus* sp. где он заменен краем выступающей пластинки (рис. 46). Голени слабо углощены с боков, пилообразно зазубрены на внутреннем крае, с группой привершинных шипиков. Лалки тонкие, длинные. Адгезивная подошва развита только на 3-м членике (рис. 45), жук ходит, опираясь на него и коготки (рис. 30). 1-й и 2-й членики снизу в редких волосках. Основание 1-го членика слабо изогнуто, без фигурных углублений, но с гладкой площадкой (рис. 45): при откидывании лалки на голень членик упирается в шипик органа чистки тела.

4. Особенности поведения трубоквертов в процессе приготовления пищи для потомства

Паразитальная способность продольных и поперечных трубоквертов при приготовлении пищевого запаса для личинок особым образом сворачивать, врезать и скреплять листья кормовых растений сравнима, разве что, только с работой листогрызающих гусениц *Lepidoptera*, тоже сворачивающих сложным образом листья растений. Но в отличие от гусениц, использующих для скрепления паутину, жуки-трубокверты в процессе эволюции вынуждены были исходить из собственного строения, величины и формы листовой пластинки, упругости жилки и остаточной деформации разных участков листа. Разобрав выше особенности морфологии трубоквертов в направлении усложнения их строения рассмотрим в том же порядке способы сворачивания сигар, трубок, пакетиков и особенности поведения жуков при этом.

Продольные трубокверты из рода *Ductiscus* Thoms. скручивают сигары из одного, обычно большого листа, например, *B. populi* L. (тополь, осина, береза, дуб), *B. laciniatensis* Jek. (амурский виноград — рис. 56-63) или из нескольких листьев, как *B. rugosus* Gebl., *B. princeps* Sols., *B. betulae* L. и *B. congener* Jek. (рис. 64-78). Из схем видно, как постепенно формируются сигары. Жидкая для всех *Ductiscus* является предварительное прокусывание черешка близко от основания листа и прокусывание в нескольких

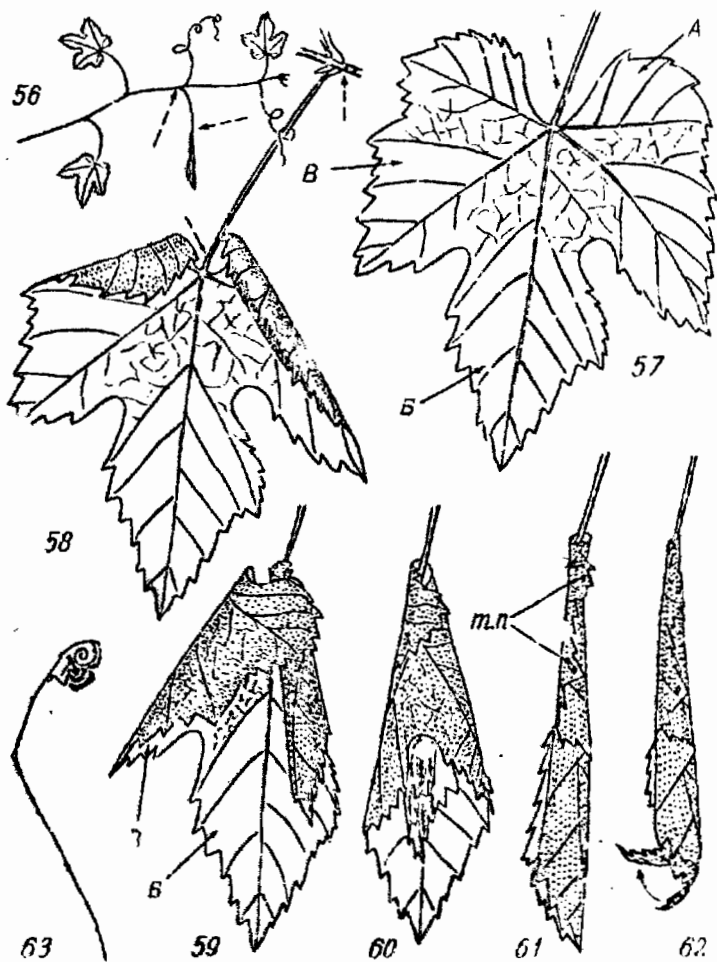


Рис. 56-63. Приготовление сигара самкой *Euclisoides leucipennis* (Орши.).

56 - молодой побег амурского винограда с гусеницей, 57 - лист винограда с точками прокусов (указаны пунктиром), 58-62 - стадии сворачивания листа, 63 - поза жука при сворачивании листа в трубку. А, Б, В - последовательность наворачивания долей листа, т.п. - точки прикусывания края листа ("замок").

местах побега, от которого растут листья, чтобы лишить их притока сока. Видный лист легко поддается манипуляциям жука. Самка захватывает край листа винограда за острый уголок первой части "А" и поворачивает его на лицевую сторону листа. Она ходит вдоль катящегося рулона, держа за него лапками одной стороны тела, а лапками другой — за поверхность листа (рис. 63). При этом она подкусывает, лишая упругости, боковые жилки. Подвявший лист принимает конусовидную форму: внутри него самка старается плотно смять продольными складками первую долю "А" листа. В складки откладывается 5-15 яиц, прилепившихся за счет своей влажности. Затем срединная доля "Б" плотнее сближается вокруг доли "А" за счет перемещения жука внутри конуса. Выбравшись из сигары жук продолжает боком натягивать третью долю "В" на сигару, прижимая головотрубкой отходящие участки. Наконец он обходит положенный сверху боковой край листа и в 2-3-х точках прокусывает его, подолгу вдавливая головотрубку. Подсыхающая эластичная ткань и липкий сок приклеивают край, образуя "замок". После этого самка опускается к вершине листа и слегка вминает ее в нижнее отверстие сигары (рис. 62), предохраняя внутреннюю полость от высыхания и от возможных врагов и паразитов. Длина жука 5,0 мм. Размеры сигары 70-90 x 10-15 мм. Время сворачивания около 1,5 часов.

Самка *Vasticus congener* Jek. строит более сложную сигару, т.к. она служит пищей для 10-20 личинок. Выбрав концевой побег (рис. 61), у которого подвявшие листья окажутся рядом друг с другом, она подкусывает черешки и делает точечные погрызы на самом побеге, уменьшая в нем сокодвижение (места обозначены пунктиром). Листья вянут, обвисают и из I, более молодого, самка делает пергичный сверток (рис. 65-69). Для этого она разрезает лист на 3 части между долями, не перегибая срединную и крупных боковых жилок (рис. 65). В них сохраняется минимальное сокодвижение, а остаточная прочность используется как пространственный каркас. Мандибулы всех трубоквертов двигаются в горизонтальной плоскости, поэтому при прогрызании листа жук передвигается вдоль разреза боком, головой вверх. Заложив от края разрез "а", затем "б", самка приступает к сворачиванию части "А" по стрелке, вкапывая рулоном лист лапками одной стороны тела на лицевую сторону, как и предыдущий вид. Получившийся конус она обжимает с боков ногими и вминает головой свободную ткань в продольные складки, формируя очень плотный шгут. За время работы он подсыхает и сохраняет форму, упругие яляки самка подкусывает. Также она

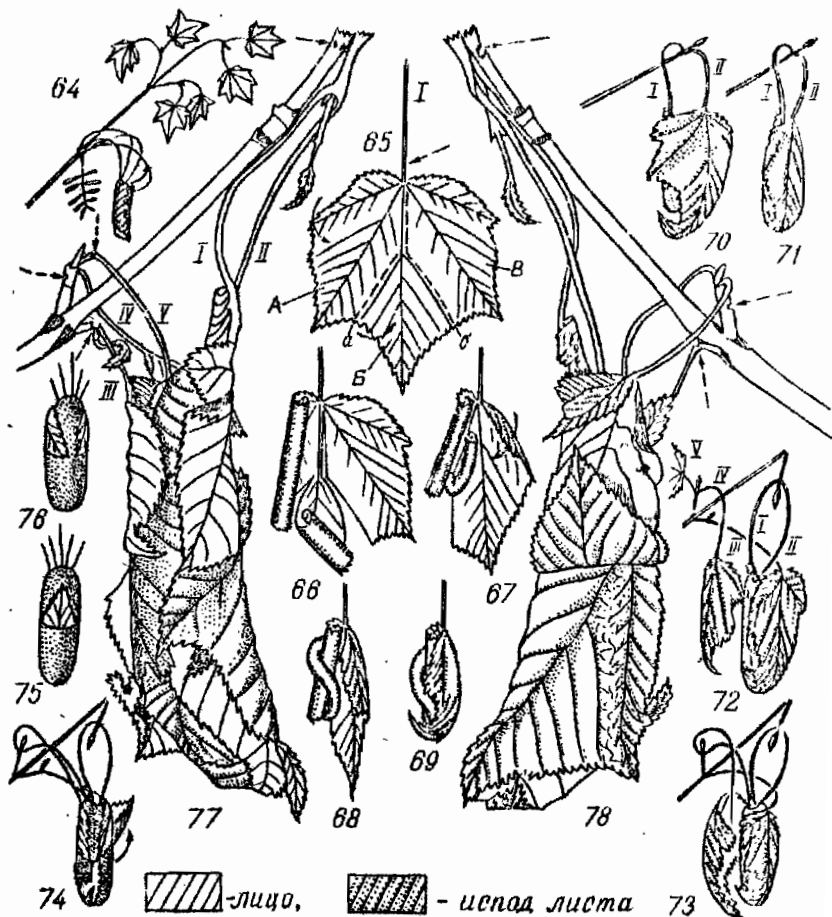


Рис. 64-78. Приготовление сигары самкой *Vuciviscus congener* (Ориг.)
 64 - побег клена *Acer tegmentosum* Maxim. с сигарой из 5 листьев; 65-74 - стадии сворачивания сигары из листьев (листья обозначены по порядку римскими цифрами); 75, 76 - "замок" на готовой сигаре; 77 - общий вид готовой сигары справа, 78 - то же, слева; а, б - последовательность проведения разрезов; А, Б, В' - последовательность сворачивания долей листа (стрелками показано направление сворачивания). Пунктиром показаны места прокусов черешков и побега.

поступает с долей "Б" (рис. 66), но, уплотнив ее, подтягивает свободный конец вверх и скручивает в узелок с частью "А". Затем самка захватывает боковую часть доли "В" и, натянув на себя, затягивает, держа лапками одной стороны на узелок; чтобы она не отошла, самка край доли вминает головотрубкой в складку между первыми долями. В эти же складки она откладывает яйца вдоль полости. Складки предохраняют яйца от повреждения. Далее жук плотно натягивает второй край доли "В" и подгибает снизу, вмятая в неровности, ее вершину (рис. 69). Остальные листья не разрезаются; наворачивая их монотонно наружу самка чередует охват свертка то с одной, то с другой стороны, обязательно и тщательно вмятая ткань листа по бокам, в основании и на вершине в складки свертка. Цепляясь расставленными ногами и упираясь головотрубкой в упругое место она прижимает его, замирая на некоторое время. Боковые край и вершина последнего листа подгибаются таким образом, что как более тонкие ткани они быстро высыхают и образуют "замок", напоподобие того, как заворачивают в одеяло младенцев (рис. 75-78). Длина жука 5,5-6,0 мм. Размеры сигары 70-90 x 15-20 мм. Время сворачивания около 2 часов. После окончания сворачивания, самка обходит сигару и укрепляет ее, сильно надавливая головотрубкой в точках, расположенных по тонким краям листа.

Работу продольных трубоквертов, скручивающих воронкообразные трубки хорошо описал Б.А. Оксенов (1946а, б) на примере широко распространенного *Deroparus betulae* L. (рис. 87-96). Дальневосточный вид *D. unicolor* Koel. (рис. 2) сворачивает подобным образом трубки из одного листа дуба, но разрез при этом прямой (рис. 79-81) и ведется через среднюю жилку от одного до другого края листа. Как и *D. betulae* L. самка долго обходит выбранный для сворачивания лист по нижней стороне. Примерно на 1/3 длины от вершины она закладывает исходную точку резки листа и, располагаясь сверху головой, боком продвигается к средней жилке, делает на ней погрыз и продолжает резку до следующего края. Разрез обычно начинается в выемке листовой пластинки, направляется чуть вниз к средней жилке и заканчивается более или менее тупым углом. Если он перпендикулярен жилке, то вначале резки остается острый уголок на обрезанной доле (рис. 79). Жук работает на лицевой стороне листа. Отрезанная часть "А" (рис. 81-83) быстро вянет и сама закручивается к середине листа под действием силы тяжести. Закончив отрезать часть "Б" жук возвращается вдоль отрезанного края

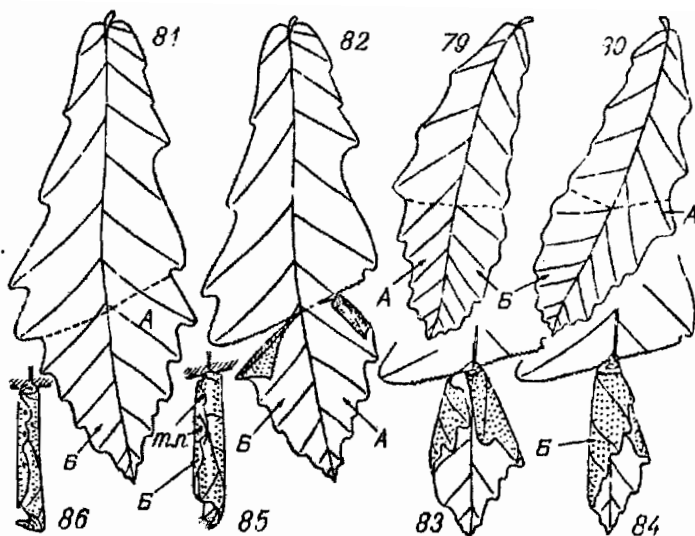


Рис. 79-86. Приготовление трубки самкой *Derogaus unicolor*. (Ориг.).

79-81 - варианты линии разреза листа, 82-86 - стадии сворачивания трубки. А, Б - внутренняя и наружная доли листа; т.п. - точки прикусывания ("замок").

в исходную точку и, если находит непрорезанные жилки, то разделяет их. В начальной точке он берется за выступающий острый уголок ("язычок") и подворачивает его на лицевую часть листа. Пегляясь ногтями одной стороны тела за рулон, а другой стороны - за поверхность листа - самка катит этот ролик к средней жилке, он сворачивается "фунтиком", широкой частью вниз. Затем жук выходит на линию среза части "Б" и натягивает ее боковой край на рулон части "А", обворачивая его. Получается обращенный вершиной вверх, к средней жилке рыхлый конус (рис. 84). После этого жук забирается внутрь и приступает к откладке яиц. Окончив ее, самка принимает за окончательное свертывание трубки. Для этого она ползает внутри конуса по жилкам и стягивает их плотнее. Когда трубка плотно свертывается (не разворачивается ей помогает подсыхающие верхние жилки), самка вылезает наружу и подтягивает последний яткан. В его углу она доводит

небольшое отверстие, прикусывая ткань к ниже лежащему витку и оборотке не разворачивается. Кроме того, жук обходит боковой край верхней части и делает прикусы в местах щелей (рис. 85). Последним моментом работы является заворачивание верхушки листа у срединной жилки внутрь трубки (рис. 86). Для этого самка подкусывает срединную жилку верхушки и вминает ее головой и лапками внутрь. Власть и естественное стремление подсыхающего листа скрутиться краями внутрь помогает жуку. Если верхушка сама достаточно плотно прилегает к отверстию, то жук может покинуть лист без ее подворачивания. Яйца (2-3) откладывает самкой в особые "кармашки", прорезанные в паренхиме на нижней стороне части "А", подобно *D. betulae* L. (рис. 86).

Взнузданные личинки мигрируют лют, который обычно обрывается ветром и падает на почву. Длина жука 3,5-4,0 мм. Размер трубки 30,0 x 7,0 мм. Время сворачивания около 1 часа.

Особенность поведения обоих видов *Derogaia* является отсутствие прокусов на черешке и многократное обегание листа по нижней и верхней стороне, словно его обмеривание перед заложением исходной точки разреза. У *D. betulae* L. самка, поднимаясь по средней жилке на нижней поверхности листа, останавливается возле 2-й или 3-й (считая сверху) боковой жилки. Отсюда она режет, под углом, сворачивает к боковому краю (рис. 88) и там принимается за сквозное прорезывание поперек листа. Часто рядом с этой точкой самка предвзрительно "пробует лист на вкус", ведь в его ткань будут отложены яйца. Проводя В - образный вырез до срединной жилки, жук меняет направление движения вверх, соскабливая вдоль короткого участка жилки только верхний слой паренхимы. Затем пересекает жилку, делая косую насечку и продолжает сквозной вырез до края листа (рис. 89, 90). *D. unicolor* также неоднократно обегает нижнюю часть обычно молодого и не длинного листа дуба по верхней и нижней поверхности, но, поднимаясь по средней жилке от верхушки к основанию "засекает" точку возле слияния 4-й или 5-й жилки, т.е. отрезает 1/3 листа. Здесь самка сворачивает под углом вверх к боковому краю и закладывает в выемке бокового края исходную точку (рис. 91-92). В обоих случаях у части "А", отрезаемой и сворачиваемой первой, должен быть узкий "язычок", т.к. тупой угол свернуть гораздо труднее. Самка *D. unicolor* пересекает срединную жилку без сдвига вдоль нее. Из-за прямого разреза и формы листа трубочка после отделки (стягивания витков и прикусывания края) принимает

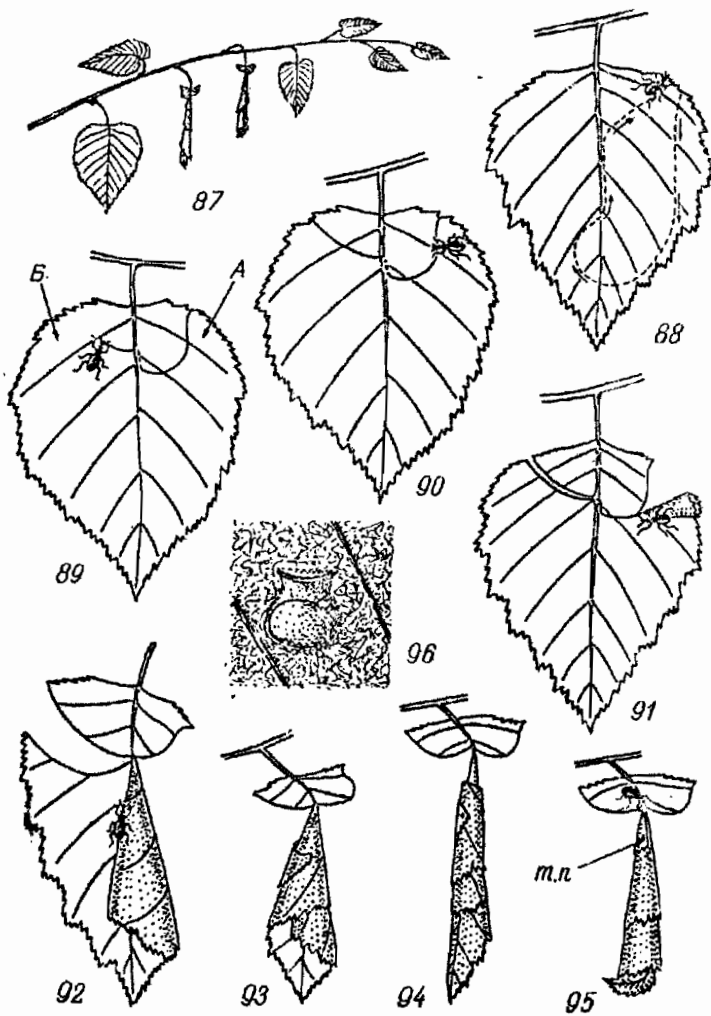


Рис. 87-96.. Приготовление трубки самкой *Derogaus betulae*. (По Оксенову и ориг.).
 87 - побег березы с трубками, 88 - предварительное обм-
 ривание листа самкой, 89-95 - стадии сворачивания труб-
 ки, 96 - надрез в паренхиме-("кармашек") с яйцом. Сбсз-
 ночения как на рис. 79-86.

вид цилиндра (рис. 86). Строение головы с перетяжкой увеличивает ее степени свободы и общую гибкость тела кука при ведении разреза и сворачивании трубки, при вырезании "карманов" для яиц в тесной полости трубки.

Работа поперечных трубоквертов сильно отличается от деятельности продольных. Примером простого построения пакетика может служить работа *Attelabus nitensiformis* Кюно. Напомним, что у трубоквертов *Attelabinae* шейная перетяжка не выражена, головотрубка более или менее короткая, но голени вооружены 2-мя крючками и несут ряд шипиков на внутренней стороне в виде пилки.

Быстрым подходящим по величине и отсутствию дырок, чужих погрызов и следов плесени лист (рис. 97) ольхи максимовича (*Alnus maximowitschii* Call.) самка обегает его несколько раз по обеим сторонам. Поднявшись по средней жилке почти до черешка она переходит на боковой край и закладывает исходную точку на правой или левой стороне. Располагаясь головой вверх, передвигаясь боком, кук ведет прямой разрез к срединной жилке в районе ответвления 2-й или 3-й боковой жилок (рис. 98). Ведя разрез влево, он подгрызает ткань голенью правой передней ноги, подтягиваясь и опираясь на левую (рис. 109). Дойдя до срединной жилки, самка переходит на противоположный край и вновь ведет разрез к середине листа, где подгрызает и срединную жилку. Лист обвисает, складываясь под своей тяжестью исподом наружу (рис. 99). Самка переходит на испод и спускается вниз головой, подкусывая через короткие промежутки срединную жилку и сжимая ее между ногами. Вдоль срединной жилки образуется ребро, которое трубокверт закрепляет, поднимаясь вверх и спускаясь, сжимая ткань между ног и подкусывая боковые жилки. Когда половинки листа сложены, самка начинает сворачивать пакет поперек листа. Она отгибает его верхинку на долю "Б" и образует складочку, в которую откладывает яйцо (рис. 100). Затем делает полный зиток, вминая под него ткань сворачиваемой доли. Часто переходя от одного края к другому кук подтыкает под рулон образовавшиеся складки (рис. 101, 102), подгибает боковой край и прижимает его головотрубкой. Движения охотки с заворачиванием человека цилиндра в полосу бумаги, у которой по мере работы наворачиваются боковые стороны. При необходимости срединная жилка и основания боковых надкусываются. Срединная жилка в рулоне, по механическим причинам, смещается наружу и кук подгибает края большей наружной части листа "Б" внутрь на меньшую "А", что прида-

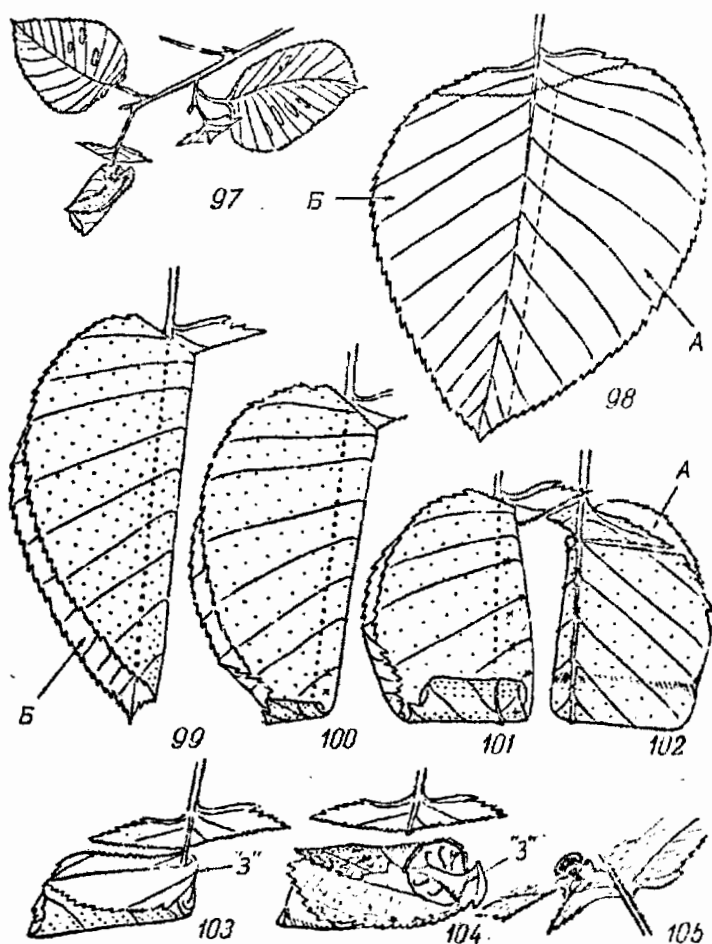


Рис. 97-105. Приготовление пакетика сляжкой *Attelabus nitensiformis*. (Ориг.).

97 - побег ольхи с галетником, 98-103 - стадии повреждения листа, 104 - вид сляжки со стороны средней жилки, 105 - поза жука при прогрызании листовой пластинки. Букватором обозначена линия придельного сгиба листа, "б" - участки - распределение средней жилки, крестиками - места залускования жилки. "а" - "галочка", остальные обозначены как на рис. 78-80.

ет герметичность боковому краю пакетика. Завернув рулон почти до конца самка натягивает на его окружность, где расположена спираль срединной жилки, оставшуюся долю части "А" и отгибает ее уголок назад, лицевой стороной наружу (рис. 103). Образовавшаяся складка выгибается ребром свертка и фиксирует покрывающую ткань, служа "замком" (рис. 104). Пакетик получается коротким, довольно рыхлым, часто ненадежно закрытым. Он остается висеть на подгрызаемой жилке и обрывается ветром. Длина жука 6,0 мм. Размер пакетика 28,0 x 12,0 мм. Продолжительность сворачивания чуть больше 1 ч.

Самка *Euops lepredezae koreanus* Voss сворачивает самые мелкие пакетики из части листа леспеды двцветной (*Lepredeza bicolor* Turcz.). Наблюдения показали, что место для вырезания кусочка листа для пакетика имеет множество вариантов (рис. 106-109). Поскольку самка долго "обмеривает" выбранный листок и начинает вести разрез с определенной точки на боковом крае, то это говорит о большой пластичности вида. Ниже мы рассмотрим самый распространенный способ свертывания. В начале лета, когда листья маленькие, они используются почти целиком (рис. 110), позднее из них вырезается необходимый по размеру кусочек из наиболее нежной части верхнего побега (рис. 107). Обойдя лист по периметру, самка останавливается на боковом крае (обычно в верхней половине) и закладывает исходную точку. Двигаясь ококом, перпендикулярно к линии разреза, жук перемещается к основанию листа. При этом не играет роли перегрызается или нет срединная жилка. Жук всегда работает на лицевой стороне листа. Завершая резку, самка обязательно закрутляет линию к боковому краю и лоскуток повисает на тонком пояске. Во время резки самка подпиривает ткань голенью передней ноги. Отрезанная часть листа провисает и быстро вянет. Прикрепленный в одной точке лист, под действием силы тяжести, прогибается вдоль, складываясь исподом внутрь на 2 неравные половинки (рис. 111-112). Внутри оказывается более волосистая и шершавая сторона, менее удобная для работы крохотного жука. Затем самка спускается по полоске вниз и, сжимая сгиб ее между правыми и левыми ножками, начинает подниматься вверх, делая короткие остановки. 2-5 раз она поднимается, заостряя сгиб как клещами, при этом вымеряется ширина каждой части и, при необходимости, подкусываются упругие участки жилок. Добившись полного складывания половинок (рис. 112), самка начинает

сворачивание с подгиба вершины и лоски вокруг хвостика срединной жилки (рис. 113, 114). При этом узкая полоска "Б" (внутренняя) плотнее прижимается к исподу и на нее наворачивается выступающий край широкой полоски "А". Делая первый виток, самка прижимает в нем хвостик. Если рулон скатывается из средней части листа, то роль хвостика исполняет тонкий, отгрезенный вначале резания участок. Прижав хвостик и заправив его под покрывающий край самка получает полость, в которую откладывается яйцо (рис. 114). Отверстие для кладки самка прогрызает со стороны срединной жилки (стиба), между отходящими боковыми жилками. Головоотрубкой она расправляет полость, часто неоднократно поворачиваясь и поправляя ее, затем через яйцеклад откладывает яйцо. За это время виток грубеет и обеспечивается прочность стенок яйцевой камеры, чему помогает и подвернутый хвостик, аркой распирающий складку (рис. 115). По мере сворачивания самка подгибает край доли "А" на узкую долю "Б". При этом происходит смещение части листочка со срединной жилкой и ее накручивание на рулон (рис. 116, 117). Самка располагается на рулоне головой к месту подгиба краев листочка. Перемещаясь вправо-влево, она подгибает края передними лапками и голеньями, закрепившись средними и удерживая свернутую часть задними ногами. Свернутый рулон очень плотный (рис. 122), имеет форму бочонка (рис. 118); самка с большим усилием прижимает складки на рулоне, приглаживая их брешком с волосистыми щетками. Ткань наружной доли "А" натягивается, а возникающие перед рулоном складки ткани доли "Б" плотно вминаются головой под рулон. Упругие места самка ослабляет надкусом. В конце сворачивания получают мелкие равномерные складки на стипе (рис. 119) и крупные складки в основании доли "Б", у соединительного "пояска" (рис. 120). Самка головоотрубкой тщательно подгибает их с боков внутрь, вминая их в углубления. При этом она широко охватывает бочонок ногами и опирается на головоотрубку и вершину брешка, образующие дугу. Скрутив рулон до "пояска", трубоверт окончательно его отделяет: проходит вдоль края последней наверхки и подолгу прижимает головой с силой несколько точек, в которых ткань словно склеивается за счет истончения погрызом и выделения липкого подсыхающего сока. После этого самка с силой прижимает ткань у тонкого "пояска" к бочонку, делая 3-5 надкусов и надолго при этом замирая. Образуются "замок" (рис. 121), препятствующий разворачиванию и служащий местом отрыва бочонка. Последние надкусы жук делает сидя вниз головой в оставшейся части листа и

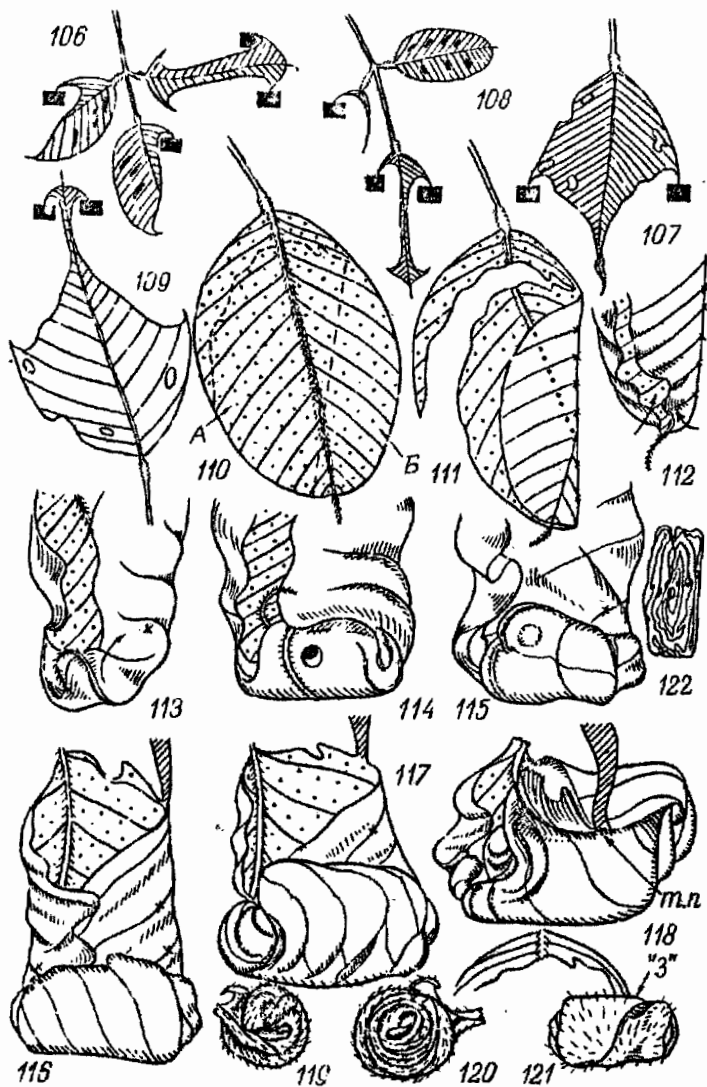


Рис. 106-122. Подготовка пакетика самкой *Euops lepredezae* koreanus. (Сриг.). 106-109 - варианты отрезания полосок для пакетиков; 110-118 - стадии сворачивания бочонка; 119 - бочонок со стороны сгиба полоски; 120 - то же, со стороны подогнутых краев; 121 - готовый пакетик; 122 - поперечный разрез пакетика. Обозначения жидк на рис. 97-106.

затем самка с силой отталкивает его и сбрасывает на почву. Олечь редко бочонок прилипает к краю отрезанной части листа и остается висеть до влажной погоды. Длина жука 2,5-3,0 мм. Размер овертка 3,0 x 2,0 мм или 4,0 x 2,5 мм. Продолжительность работы 45-65 минут.

Большинство представителей подсемейства *Aproderinae* при отрезании части листа делают фигурный вырез, что связано с устройством особого "замка" из боковой жилки. Использование листьев различных кормовых пород одним и тем же видом и применение разными видами схожего разреза говорит о большой пластичности этих трубочек. Иллюстрацией такой более сложной деятельности служит поведение *Aproderus jekeli* Roel. Самка готовит очень крупные пакеты из листьев ольхи *Alnus hirsuta* Turcz., маньчжурского ореха (*Juglans manshurica* Max.) и, вероятно, лещины (*Corylus manshurica* Max.). Рассмотрим сворачивание длинного листа ореха маньчжурского (рис. 123). Выбрав подходящий здоровый лист, самка путем сложных переходов находит на его краю, ближе к основанию, исходную точку резки. До этого она иногда пробует грызть лист в нескольких местах. В нашем случае линия резки начинается напротив ответвления 5-й боковой жилки от срединной (т.е. на расстоянии 1/5 от основания листа), и почти прямолинейно идет к срединной жилке по лицевой стороне. Продолжая линию разреза, самка перегрызает полностью срединную жилку и на левой стороне листа резко уводит разрез к основанию (рис. 124) по полукруглой кривой, делящей половину листа примерно надвое и заканчивающейся в основании ниже 2-й боковой жилки. Как увидим ниже, сохранение 1-й и перерезка 2-5-й жилок, как и сохранение 6-й жилки играет едва ли не главную роль. Разрез, заканчивающийся близ середины листа между ответвлениями 1-й и 2-й боковых жилок именно длинной доли "Б" асимметричного листа ореха встречается чаще, чем на короткой доле "А". Отрезанная часть листа висит и под действием силы тяжести сгибается вдоль, исподом наружу. Согласно законам механики (разрез смещен за середину листа), складка проходит асимметрично, от основания сгибающегося "пояска" до вершины, переходя с левой на правую (в данном случае, т.к. есть и зеркально разрезанные листья) сторону (рис. 124). Самка спускается к вершине повисшего листа и, начиная с места перегиба срединной жилки, ползает вверх по сгибу, крепко сжимая его ногами и перекусывая через небольшие промежутки (3-5 мм) боковые жилки и выступающую часть срединной. Ближе делается выше и ниже оснований боковых жилок (рис. 126-130). Самка делает

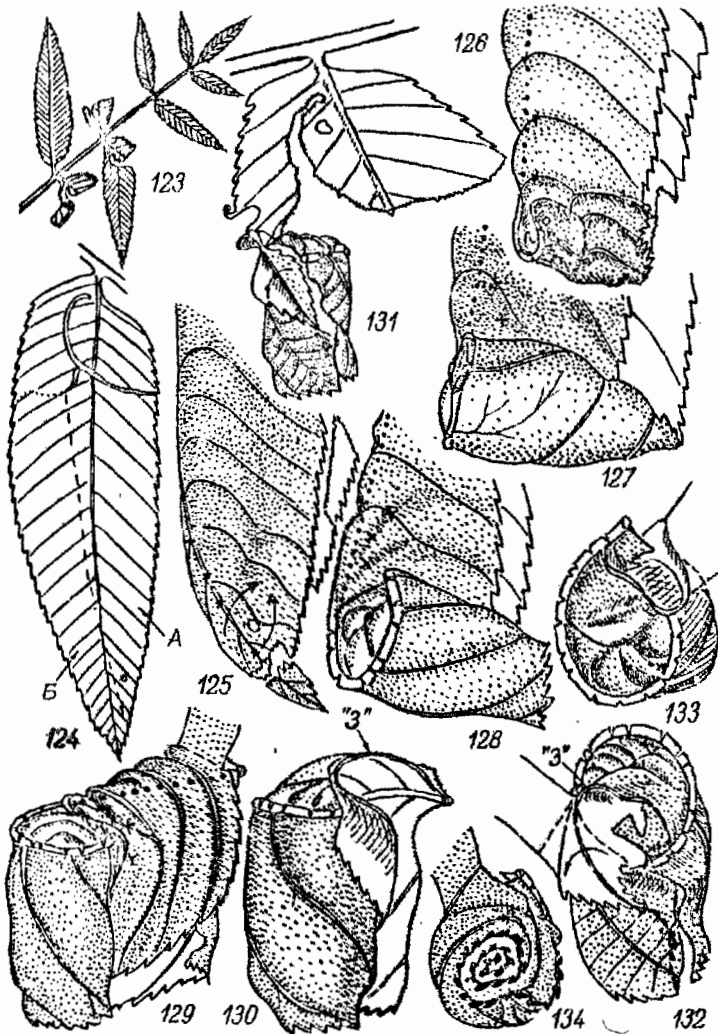


Рис. 123-134. Приготовление пакетика самкой *Aroderus jekeli*, I вариант. (Ориг.). 123 - перистый лист ореха маньчжурского с пакетиком, 124 - линии разреза листа и его продольного сгиба, 125-129 - стадии сворачивания листа в пакетик, 130 - закладка "замка", 131 - готовый пакетик с "замком", 132 - вид на "замок" со стороны крышки, 133 - вид пакетика со стороны сгиба листа, 134 - то же, со стороны подогнутых краев. Обозначения как на рис. 97-105.

мается снизу вверх по сгибу 3-4 раза, пока складка не станет резкой и части листа не сломаются. Затем жук спускается на тонкую верхинку и, скручивая ее, подгибает на узкую половинку "Б" листа (рис. 125). Сделав 2 полных витка верхинки, (примерно до ответвления 3-4-й от верхинки боковых жилок, когда срединная жилка ляжет на плоскость листа), самка прогрызает возле основания 3-й боковой жилки отверстие (рис. 126) и откладывает между сложенными половинками листа 1 яйцо. Предварительно она расширяет полость головой. За это время зубчатые края листочка уже подсохли и сошлись, препятствуя выпадению яйца. Самка отгрызает самую верхинку листа, под авнивая ее под зубчатый край и делает следующий виток. Далее самка, переходя то на один, то на другой край свертка, скатывает рулон, удерживая его от раскатывания средними ногами, подтягивая ткань передними и отталкивая задними. Работа происходит на торцах рулона; при перемещении вдоль свертка, жук придерживает ногами одной стороны тела рулон, цепляясь ногами другой стороны за края подминаемой ткани и вдавливая их головой под рулон, подкусывая упругие жилки. Широкий край она не подгибает внутрь. Проблему с упругостью спирально закручивающейся на торце со сгибом крупной срединной жилки самка решает подсечением ее и боковых (вминаемых частей!) жилок (рис. 129). В определенный момент край широкой доли "А" начинает далеко выдвигаться за пределы рулона от сворачиваемой узкой доли "Б" и самка "подравнивает" ее по мере скручивания, обгрызая на определенном расстоянии от края узкой доли, подпарывая ткань голенью передней ноги. Таким образом получается плотный, цилиндрический или сходящийся на конус со стороны зубчатого края листа сверток (рис. 130). Срединная жилка и прочные основания боковых жилок пролетают на свертке со смещением на широкой, наружной доле "А" (рис. 128, 129). Образующийся перед рулоном "пузырь" - окладка тщательно вминается головой под рулон. Поверхность листа на сгибе окладывается на торце рулона в виде радиальных складок "роетки" от сделанных ранее на жилке погрызов (рис. 133). Когда весь лист свернут почти до основания "пояска" остается сделать "замок", чтобы рулон не развернулся. Сверток скатан плотно, наибольшая ширина внутренней части листочка остается перед "пояском", где она наддувается "пузырем" (рис. 129). Именно эта часть оборачивается вокруг торца свертка, по которому проходит срединная жилка. Самка выворачивает ее наружу лицевой стороной листа (рис. 131). Вернуться в обратное положение ей мешает упругость 6-й боковой жилки (обозначена "3"). Она от своего основа-

ния проходит по периметру верхнего торца рулона, затем резко отгибает выступающий край этого торца и уходит вниз, к противоположному торцу свертка. Изгиб жилки и упругость вывернутых складок образуют "замок", который становится более прочным по мере высыхания пакетика. Далее самка обходит тот торец свертка, где расположены края листа (134), иногда уминая для уплотнения или подгрызая выступающие части. Сверток остается висеть на ветке, через 2-3 дня бурееет и, если стоит сухая погода, может быть оборван ветром. Дальше всех остается свежей внутренняя часть "Б" пакетика, сообщаящаяся с "пояском", на котором он висит. Длина жука 7,0-9,5 мм. Размер пакета 32,0 - 50,0 x 14,0 - 18,0 мм. Продолжительность свертывания 60-90 минут.

С. Джин в 1915 г. подметил, что наиболее часто встречаются самки *A. jekeli*, которые на листе маньчжурского ореха делали прямой разрез сначала с одного бокового края листа к срединной жилке, затем с другого бокового края к срединной жилке, надсекая ее (рис. 135). Затем половинки складывались так, что срединная жилка проходила по сгибу с небольшим смещением наружу (рис. 137) и лист скатывался рулоном с подгибом широкого края, и закручивался "замком" как у *Attelabus nitensiformis*. В конце работы оамка держится передними лапками за оставшуюся часть листа, средними и задними за пакетик. Она перегрызает жилку и, повисев мгновение на лапках жука, пакетик падает на почву. Подобным образом *A. jekeli* сворачивает пакетик из листа ольхи. Наблюдая в июне и августе 12 раз описанное мной чаще сворачивание листа ореха на молодых, не очень высоких деревьях, я находил в июле под высокими, старыми деревьями ореха сотни крупных пакетов, среди которых действительно большинство было с прямыми, прогрызенными на уровне основания 5-й боковой жилки разрезами (рис. 135-143) и мало с фигурным вырезом. Зависит ли это от алажных в Приморском крае июня и августа и более сухого июля, или связано с особенностями разных популяций доказать пока не удалось. Выведенные из пакетиков, собранных под высокими орехами, жуки относились действительно к *A. jekeli*; 3 экз. определились как *A. extensus* Voss, а 6 экз. принадлежали к *Parasynottracheilus longiceps* Motsch., развитие которого ранее отмечалось в листьях дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch.) и лещины разнолистной (*Corylus heterophylla* Fisch.). Можно сделать заключение, что примерно одинаковые по величине жуки выбирают одинаковые по форме и размеру листья, отрезая и сворачивая их сход-

ным способом. Переход на другую кормовую породу происходит в случае, когда большинство листьев основной породы уже отросло, огрубело и малоприспособлено для свертывания.

Личинка трубноверта *Cuscutrachelus coloratus* Est. служит примером поведения, когда свернутый пакетик обязательно остается висеть на ветке кормовой породы — леспедецы двуцветной (рис. 145). Все развитие до жука проходит в пакетике. Это один из массовых видов и в зарослях леспедецы можно встретить десятки всяческих пакетиков и работающих тут же жуков. Выбрав лист, самка обходит его и с правого или левого края, располагаясь на лицевой стороне листа вверх головой, начинает разрез, заложив исходную точку недалеко от черешка (рис. 146). Линия разреза ведется прямо или по широкой дуге от бокового края до срединной жилки, затем пересекает ее в месте ответвления 2-й или 3-й боковой жилки и идет по другой половине листа к краю, заканчиваясь между 1-й и 2-й боковыми жилками. Лишенный притока сока лист увядает, повисает и складывается исподом наружу. Линия сгиба проходит от точки его прикрепления на боковой стороне, пересекает срединную жилку и выходит рядом с верхней на другой половине листа (рис. 147). Самка спускается вниз и, выйдя на сгиб, пытается сложить его, сильно сжимая между ногами с обеих сторон. При этом она поднимается вверх, делая подкусы упругих жилок. Поднявшись 3-4 раза, она складывает лист, формируя резкий сгиб. Захватив ногами одной стороны тела узкую часть вершины, жук натягивает ее на узкую долю "Б", подкручивая головой край под виток и цепляясь за поверхность доли "Б". Сделав полный виток, самка, в месте над пологнутым хвостиком (рис. 148) прогнзает ткань и раздвигает головотрубкой полость внутри. Развернувшись, она откладывает 1 яйцо. Затем, перейдя на торец сгиба, головой вверх, она передними лапками цепляется за срединную жилку и отходящую от нее боковую, левой средней ногой также держится за срединную жилку, а правой средней и правой, затем левой задней ногами вращает вверх рулон (рис. 149). Возникнув перед рулоном складку, она вминает головой, передвигаясь вдоль рулона вправо. Занимая крайники ткани листа у правого торца самка все это время придерживалась хотя бы одной ногой левой стороны за ткань доли "Б", а правой за сверток. Перейдя на торец у края листа (более рыхлый), она подтягивает край широкой доли "А", накладывает ее на край доли "Б", подтягивает под рулон и накатывает его, передвигаясь вбок на 3-5 см. Следует вминание (или вжимание) кутикулы перед рулоном

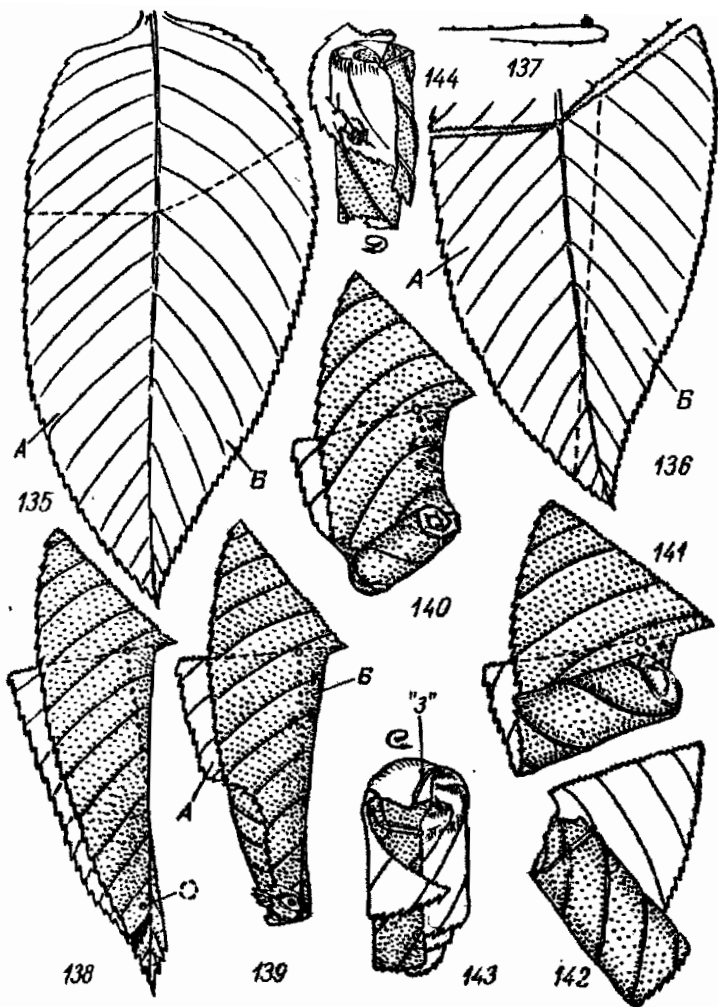


Рис. 135-144. Приготовление пакетиков сажкой *Proderus jekeli*, II вариант. (Ориг.) 135 - лист маньчжурского ореха с линией отреза, 136 - отрезанная часть листа с линией сгиба, 137 - поперечный разрез сложенного листа, 138-142 - стадии сворачивания пакетика, 143 - вид пакетика со стороны "затяжки", 144 - правозакрученный пакетик. Обозначения как на рис. 97-105.

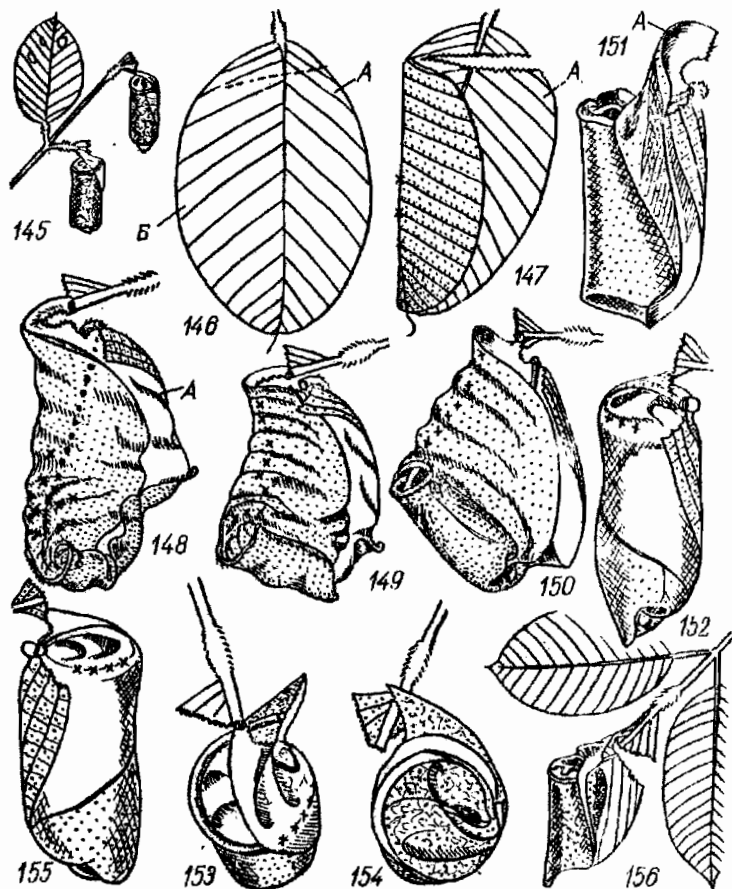


Рис. 145-156. Приготовление пакетика самкой *Cynoctrachelus coloratus* (Ориг.).

145 - верхушечный побег леспедецы с пакетиками, 146 - линии разреза листа и продольного сгиба, 147 - складывание листа, 148-151 - стадии сворачивания пакетика, 152 - готовый пакетик, 153 - вид пакетика со стороны "замка", 154 - то же, снизу, 155 - левозакрученный пакетик, 156 - пакетик с неплотной оберткой. (Обозначения как на рис. 97-105).

ткани под рулон, с перемещением вдоль рулона (с удерживанием его от разворачивания!) с переходом на торец со сгибом. Движения многократно повторяются, пока лист не будет свернут до половины. Обычно здесь возникает проблема с отходящим далеко в сторону краем доли "А". Самка, придерживая "краевой" торец 4 лапками по периметру,

как пальцами руки, подтягивает головой, лапками и кривыми передних голеней обвисший край и скручивает его боковую сторону в конусовидный виток, вершину которого она вправляет глубоко под накачиваемый рулон на, или под узкую долю (рис. 149, 150). К завершению свертывания срединная жилка смещается с торца на плоскость нижней доли и ее упругость не мешает самке. Жилка не подкусывается, как у *Aroderus jekeli*, но самка частыми надкусами ослабляет мелкие жилки на стиге ткани доли "Б" (рис. 148-150). Сверток почти завершен и перед цилиндрическим рулоном остается широкая поперечная рыхлая складка, которую самка натягивает на торец рулона с жилками. Плотнo обернув свободный боковой край, она вдавливает рулон под него, помогая ногами натягивать ткань и формируя головотрубкой правильную "розетку" складок на торце (рис. 151-153). Чтобы ткань плотнее облегла периметр торца самка ослабляет ее надкусом. Обрезанное основание доли "А", ранее свободно и широко висевшее, в результате плотно обернуло боковую сторону свертка. Иногда обертка остается рыхлой (рис. 156), но обычно ее нижние складки самка вминает в "краевой" торец свертка, что делает его более плотным и герметичным (рис. 154). После этого самка покидает пакетик. Длина жука 4,8-7,0 мм. Размер пакетика 11,0-20,0 x 4,0 - 6,0 мм. Работа продолжается 30-45 мин.

C. coloratus, как и рассмотренные выше трубноверты (кроме, естественно, *Byctiscus congener* и сходных с ним по способу сворачивания сигар видов) делают свертки как левозакрученными, так и правозакрученными (рис. 152, 155). В июне 1986 г. в окрестностях Академгородка правосторонние пакетики относились к левосторонним как 3 : 2, в окрестностях Рязановки в том же году, как 7 : 3. В *Laciniipennis*, *D. unicolor* и *D. betulae* (по данным Оксёнова, 1946) делают примерно одинаковое количество тех и других свертков. У сахалинского *Attelabus nitensiformis* я наблюдал 3 сверточка, все они были правосторонними. *Aroderus jekeli* сворачивает в основном правосторонние сверточки (рис. 132, 144), их соотношение 5 : 1. Рассмотрев выше особенности поведения, становится понятно, что, выбрав с самого начала исходную точку линии резки листа, самка в дальнейшем действует по определенному плану. Эксперименты на работающими поперечными трубновертами дают богатый интереснейший материал для изучения их инстинктивной деятельности, но, практически каждый вид требует отдельной статьи.

В настоящей статье можно сделать следующие выводы:

1. Самка тщательно выбирает для приготовления свертков и пакетиков здоровые листья без заметных дефектов пластинки (порезов, погрязов, отверстий, уплотнений), без грибковых заболеваний.

2. Путем многократных переходов с нижней на верхнюю сторону листа, помимо осмотра, самка получает информацию о размере листа, его массе и положении в пространстве.

3. Перед определением половины листа, отрезаемой первой, самка делает пробу "на вкус", рядом с исходной точкой пореза.

4. Отрезание части листа по прямой или особой кривой линией решает 4 задачи: а) лишение притока жидкости (сока) к отрезаемой части листа и в жилки; б) разрез позволяет листу свободно сгибаться вдоль вначале под действием силы тяжести, затем его форма помогает самке скручивать лист в плотный конус, трубку или цилиндр; в) часть листа у линии отреза служит у продольных трубок-ковертов "замком", который фиксирует пакет в свернутом состоянии; г) завершающая точка линии разреза служит местом, через которое проходит продольная складка-сгиб отрезанной части листа. Сгиб сразу закладывается асимметрично, что позволяет получить половину листа различной ширины.

5. При скатывании рулона лучше предохраняется от высыхания не только узкая внутренняя доля листа, но и тонкие краевые участки. Герметичность трубок-сигар продольных трубок-ковертов соблюдается подворачиванием внутрь верхушки свертка.

6. Внутри трубочек и пакетиков заворачивается лицевая сторона листа (за исключением боочков *Buora*), что связано: а) с естественным стремлением высыхающего листа свернуться испод наружу под действием ребровидных жилок; б) с единственной возможностью жуку подкусывать срединную и боковые жилки, не нарушая целостности листовой пластинки над ними; в) использованием для упрочнения подсыхающего свертка или сигары различную упругость участков жилок на верхней и нижней сторонах листа.

7. Обычный способ закрепления края верхнего, покрывающего витка у продольных трубок-ковертов на сигарах и в роде *Buora* у поперечных трубок-ковертов — прикусывание истонченного края в одной или нескольких точках. Поперечные трубок-коверты подсемейства *Attelabinae* (кроме родов *Buora* и *Henicostatus* Ueno) и все трубок-коверты подсемейства *Arobelinae* используют для "зачки" вывернутую обратным движением ткань внутренней или наружной доли

листе на торце свертка. Иногда для этой цели привлекается проходящая по упомянутой доли упругая боковая жилка.

8. Откладка яиц у продольных трубоквертов (3-20 шт.) происходит: а) после сворачивания внутренней доли части листа (если лист один) или сворачивания в жгут первого листа (у *Vusticus congener*) - вдоль внутренней складки; б) у *Derogaus* в "кармашки" (минирование) на внутренней поверхности конуса, перед его окончательным уплотнением; в) у поперечных трубоквертов (1, редко 2 яйца) происходит в отверстие близ срединной жилки, прогрызаемое самкой после завершения первого витка. Яйцо помещается в полость между 2 половинками листа.

9. На сворачивание трубок и мелких пакетиков затрачивается самкой 30-45 минут; на сложные сигары и крупные пакеты - 1,5-2 часа. *Aroderus jekeli* на обрасываемый пакет тратит 50-60 минут.

10. Изучение особенностей морфологии и поведения показали, что чем выше специализация используемых при сворачивании конечностей, тем более сложные действия совершают жуки, что в конечном итоге ведет к приготовлению более надежных запасов для личинок.

Литература

Азарова Н.А. Долгоносики-трубокверты (Coleoptera, Attelabidae) Курильских островов // Энтомол. обозрение. 1974, т. 53, вып. 4, с. 783-790.

Азарова Н.А. Материалы к фауне и экологии некоторых видов жуков трубоквертов (Coleoptera, Attelabidae) Приморского края // Новые сведения о насекомых Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 36-42.

Азарова Н.А., Купянокая А.Н. Долгоносики-трубокверты (Coleoptera, Attelabidae) в городских и пригородных насаждениях Приморского края // Роль насекомых в лесных биоценозах Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 139-149.

Лькин С. Жуки-трубокверты Уссурийского края // Русск. энтомол. обозрение, 1915, т. 15, вып. 3. С. 392-412.

Оксенов Б.А. Поведение черного трубокверта (*Derogaus betulae* L.) в условиях опыта // Изв. АН СССР. Отделение биол. наук, 1946а, вып. I. С. 105-116.

Оксенов Б.А. Инстинкты черного трубокверта *Derogaus betulae* L. (Coleoptera) // Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 69, вып. 4, С. 146-166.

Тер-Минасян М.Е. Фауна СССР. Долгоносики-трубоковерты (Attelabidae) // Изд-во АН СССР, 1950, т. 27, вып. 2, 231 с.

Холодковский Н.А. Курс энтомологии теоретической и прикладной, 4-е изд. // М.-Л.; Сельхозиздат, 1931, т. 3, 496 с.

Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии. Введение в изучение строения и функций тела насекомых. Учебник для гос. университетов // М.; Л., Издательство Советская Наука, 1949, 900 с.

Jacobs W., M. Renner. Taschenlexikon zur Biologie der Insekten. // Veb Gustav Verlag Jenn, 1974, 635p.

Кбно Н. Beitrag zur Kenntnis der Attelabinen-fauna Japans // Insecta Matsumurana, 1927, t. 2, v. 1, p. 35-45.

Кбно Н. К ОБИОЛОГИИ *Aroderus jekeli* Roelofs и *Euops punctatostriata* Motschulsky f. *aceri* Кбно (на японском языке) // Journ. Soc. Agr. Forest. Sapporo, 1928, t. 21, p. 652-667.

Кбно Н. К ОБИОЛОГИИ *Byctiscus congener* Jekel, *Byctiscus venustus* Pascoe *Dorocaus uniformis* Roelofs (на японском языке) // Journ. Soc. Agr. Forest. Sapporo, 1929a, t. 20, p. 166-182.

Кбно Н. Biologische bemerkungen über einige Attelabinen aus Hokkaido, mit den Beschreibungen der neuen arten (Coleoptera, Curculionidae) // Trans. of the Sapporo Nat. Hist. Soc., 1929b, v. 11, pt. 1, p. 46-58.

Voss B. Monographie der Rhynchitinen-Tribus Byctiscini // Koleopt. Rundschau, Wien, 1930/1931, bd. 16, p. 191-243.