

П. М. Рафес

ФОРМА ХОДОВ ФИОЛЕТОВОГО РОГОХВОСТА PAURURUS NOSTILIO F. (HYMENOPTERA, SIRICIDAE), ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЗАВИСИМОСТЬ ОТ УСЛОВИЙ СУЩЕСТВОВАНИЯ

[P. M. R A F E S. FRASSGANGSFORM DER HOLZWESPE PAURURUS NOSTILIO F. (HYMENOPTERA. SIRICIDAE). ZUSAMMENHANG DIESER FORM MIT LARVENBENEHMEN UND ABHÄNGIGKEIT VON LEBENSBEDINGUNGEN].

В период работ Песчаного отряда Института леса АН СССР в ленточных борах Прииртышья в 1955—1957 гг. мною были замечены две резко различные формы ходов, проточенных рогохвостами. Одни были петлеобразными, они принадлежали фиолетовому рогохвосту (*Paururus noctilio* F.); другие же не образовывали петли, а представляли собой коленообразный, постепенно расширяющийся, круглый в сечении канал, начинавшийся в древесине и заканчивавшийся на поверхности коры летным отверстием 2—4 мм в диаметре. Предположения о принадлежности этих ходов каким-либо другим группам стволовых вредителей отвергались, так как никаких признаков погрызов коры, луба или заболони, от которых мог начинаться уход в древесину с последующим возвратом (известный у ряда ксилофагов «крючок»), не было. Ход бесспорно начинался из древесины, следовательно, яйцо было отложено в ее толщу длинным яйцекладом, а это свойственно именно рогохвостам. Отсутствие в известной мне литературе описаний таких ходов привело к предположению о нахождении какого-то второго вида рогохвоста. Такое предположение автор этих строк уже высказывал, когда в 1954 г. в Урдинском лесхозе Западно-Казахстанской области встретился с ходами этого типа, кратко описал их (Рафес, 1957), но видовой принадлежности установить не мог.

Наличие большего материала позволило в ленточных борах установить принадлежность ходов обоих типов одному виду рогохвоста и выявить переходные формы между типами ходов. Отсутствие таких данных в литературе побуждает меня опубликовать собранные материалы.¹

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ВОПРОСА

Изучение формы ходов рогохвостов представляет интерес с нескольких точек зрения. Во-первых, важно выяснить поведение насекомого в период личиночной фазы, биологическая ценность которой — использование пищи для обеспечения жизнедеятельности в дальнейших стадиях жизни. Поведение же личинки определяется, с одной стороны, такими действиями, которые обеспечивают получение максимума питательных веществ в течение определенного периода и пребывание ее в безопас-

¹ С глубокой благодарностью отмечаю ценные замечания и советы, которые я получил от В. М. Ермоленко, А. Н. Желоховцева, Н. Н. Плавильщикова, а также при обсуждении рукописи группой зоологов Лаборатории лесоведения АН СССР.

ности от влияния вредных внешних факторов (эти действия формируются в филогенезе как инстинкты и закрепляются естественным отбором); с другой стороны, ее поведение определяется условиями среды существования данной особи. Во-вторых, форма ходов, если она имеет общие признаки у различных рогахостов, сможет подтвердить биологическое единство этой группы; видовые же различия формы ходов подкрепят самостоятельность видов, помимо их морфологических признаков. В-третьих, форма ходов имеет не только научное, но и практическое значение при определении повреждений деревьев.

Первая удачная попытка найти закономерности в форме ходов рогахостов принадлежит советским энтомологам М. Ассу и Г. Фунтикову (Ass und Funtikow, 1932). Эти исследователи, просмотрев все известные им источники, отметили, что имеющиеся в литературе описания не соответствуют форме изученных ими ходов синего соснового рогахоста (*Paururus juvencus* L.).

Однако следовало бы сказать, что хотя никем до них не были выявлены отдельные типы ходов, все же общая их характеристика дана верно. Приведенные в названной статье цитаты (как примеры) сходятся на том, что личиночный ход, забитый буровой мукой, изгибаясь, идет к центру ствола, а затем возвращается, и личинка окукливается вблизи от поверхности.

В вышедшей незадолго до статьи Асса и Фунтикова большой работе Кристала (Chrystal, 1928), включающей полный обзор литературы о рогахостах, были определены закономерности в протачивании только начала и конца хода. Изучая главным образом *Sirex cyaneus* F., Кристал установил, что вылупившиеся из яиц личинки (их бывает несколько) некоторое время могут оставаться в канале, пробурованном яйцекладом самки (мне кажется возможным называть его яйцевым каналом), затем они точат ход вверх или вниз (под прямым или почти под прямым углом к каналу) сначала в наружных слоях заболони, а затем углубляясь в древесину. Конечная же часть хода начинается от куколочной камеры, которая в большинстве наблюдений располагалась горизонтально, т. е. поперек волокон, и имаго точили выход прямо вперед; в нескольких случаях Кристал наблюдал вертикальные (вдоль волокон) куколочные камеры, вышедшие из которых рогахосты протачивали выход с поворотом на 90° к поверхности. Что касается средней части хода, то Кристал, как и многие другие авторы, подчеркивает ее извилистость; повороты хода он объясняет попытками личинки найти более доступный путь в узловатой и изуродованной раковыми заболеваниями древесине. Вместе с тем, он наблюдал «личинки *S. cyaneus* в сильно пораженных раком стволах лиственницы, зачастую протачивавшихся напрямик сквозь наиболее изъязвленные раком места, где древесина очень тверда и смолиста, так что проникновение сквозь нее трудно» (стр. 233).

Основная ценность исследования Асса и Фунтикова (1932) состоит в том, что на всем пути извилистого хода рогахоста они показали не случайные, а закономерные повороты, выявив типичную для этого насекомого сложную форму (по их терминологии, «возвратный» ход) и уклонения от нее.¹

Как же были восприняты материалы Асса и Фунтикова?

В таких основных руководствах как «Фауна СССР» (Гуссаковский, 1935) отмечается, что ходы *Sirex gigas* L., *Paururus juvencus* L., *P. noctilio* F. сходны, и приводится очень обобщенное описание, весьма близкое к приведенным выше описаниям двадцатых годов. В учебнике лесной энтомологии (Римский-Корсаков и др., 1949) описан ход личинки

¹ Конкретное описание в целях более полного обсуждения картины будет дано ниже, в сравнении с моими данными.

S. gigas L. сходно с другими авторами, а в отношении синего соснового рогохвоста приводится описание и рисунок возвратного хода, по Ассу и Фунтикову.¹ В определителе повреждений древесных и кустарниковых пород (Гусев и Римский-Корсаков, 1951) приведен рисунок возвратного хода синего рогохвоста, а признаки повреждений описаны как относящиеся и к *S. gigas* L., и к *P. juvencus* L. К сожалению, в этом определителе отсутствуют данные о фиолетовом рогохвосте.

В V томе капитального труда Эшериха (Escherich, 1940—1942) о лесных насекомых Средней Европы сообщается, что «ходы вначале проходят короткое расстояние в мягкой летней древесине годичного кольца, чтобы затем наискось проникнуть внутрь ствола. О пути, который ходы проделывают в древесине, мы имеем еще не совсем ясное представление» (стр. 253). Далее находим описание типов ходов *P. juvencus* L. по работе Асса и Фунтикова и их рисунки. Однако широкого распространения эти данные не получили: в определителе повреждений, наносимых насекомыми в лесу, Шимичека (Schimitschek, 1955) указано, что ходы плотно забиты тонкой белой буровой мукой и проходят они в древесине в различных направлениях; этим описание их ограничивается.

В американском справочнике Чэмберлина (Chamberlin, 1949), указано, что личинка синего соснового рогохвоста в начале своего развития точит ход в заболони, затем уходит в древесину и возвращается в заболонь, где и окукливается примерно за 12 мм от поверхности. В вышедшем же позднее 3-м издании американского руководства по лесной энтомологии Грэхема (Graham, 1952) указано лишь, что личинки рогохвостов протачивают в древесине ходы, но о форме их сведений нет.

В заключение сделанного краткого обзора можно сказать, что полного описания формы ходов рогохвостов в литературе по лесной энтомологии нет; разумеется, отсутствует и изложение закономерностей, определяющих форму хода.

НАБЛЮДЕНИЯ В ЛЕНТОЧНЫХ БОРАХ ПРИИРТЫШЬЯ

Исследования Песчаного отряда Института леса АН СССР проводились главным образом на территории Канонерского лесхоза (юго-восточный угол Павлодарской области Казахской ССР). Поврежденные рогохвостами сосны встречались здесь изредка. Данные об этих повреждениях сведены в табл. 1. По данным табл. 1, четко заметно, что крупные летные отверстия (5—8 мм в диаметре) встречались, как правило, в более толстых деревьях (от 15 см в диаметре и более), а мелкие летные отверстия (до 4 мм в диаметре) — в более тонких. Летные отверстия больших диаметров, как правило, заканчивали собой петлеобразные ходы; малые же летные отверстия (2—4 мм) заканчивали собой простые по форме коленообразные ходы. Кроме того, можно заметить, что толстые стволы были лишь несколько ослаблены, а тонкие были усохшими или явно усыхающими.

Для того, чтобы дать читателю представление о многообразии форм ходов и рассмотреть переходы от одних форм к другим, приведу описания двух модельных деревьев.

Модельное дерево № 10 — сосна высотой 15 м и диаметром 15 см, срубленная 9 VIII 1957; она была обнаружена в очаге корневой губки площадью в несколько десятков квадратных метров. В конусах полуденной тени от перестойных деревьев некоторые тонкие (диам. 4—5 см) сосенки явно усыхали, некоторые уже усохли и даже выпали. На них —

¹ Сообщение П. С. Захарова (1951), которым было вскрыто лишь несколько ходов, что возвратных ходов не бывает, нельзя считать правильным вследствие недостаточности просмотренного им материала; приведенные им рисунки представляют ходы, названные в настоящей работе полупетлеобразными.

Таблица 1

Сосны, пораженные рогохвостами
(по наблюдениям в 1955—1957 гг.)
Kiefer von Holzwespen beschädigt (1955—1957)

№ со-сны	Дата	Диаметр, (в см)	Высота (дерева) или длина (бревна) (в м)	Состояние дерева	Размеры летных отвер-стий (в мм)	Число отверстий
	Daten	d (zm)	Baumhöhe (Balkenlänge)	Baumzustand	Fluglochs- durchmesser (mm)	Zahl der Fluglöcher
1	26 V 1955	Более 30	—	Бревно	5—8	Более 10
2	3 VI 1955	15	—	Пень	4	» 10
3	22 VII 1955	10	—	Усохшее	6	4
4	25 VIII 1955	4.3	—	»	2—3	8
5	15 VIII 1956	5	5	»	5	7
6	15 VIII 1956	8	10.7	Усыхающее	2—3	17
7	18 VIII 1956	Более 30	—	Бревно	21	—
8	20 VIII 1956	10	9.75	Вывал, подгнило	82	—
9	20 VIII 1956	10	10.7	Усохшее	3	7
10	9 VIII 1957	15	15	Ослаблено	3	12
11	13 VIII 1957	4.5	5	Усохшее	3—4	6
					5—8	16
					2—3.5	21
Всего более						1183

поселения четырехточечной златки (*Anthaxia quadripunctata* L.), на некоторых по 5—6 шт. на 20 погонных сантиметров в комлевой части стволика (до высоты 1—1.5 м).

Дерево, выбранное в качестве модельного, было заметно поражено стволовыми вредителями, хотя по общему виду угнетенным не казалось. Оно было выше полога куртины подроста, но ниже затеняющих ее в полдень «стариков», крона несколько изрежена, но с зеленой хвоей. На высоте примерно 5 м к ней прислонилась сосна (диам. 11 см), растущая на расстоянии 40 см, и кроны их объединились. На этой второй сосне отверстий вредителей не обнаружено.

На пораженной сосне насчитано с южной (в знаменателе — с северной) стороны:

На высоте	0—50 см	50—100	100—150	150—200
Летных отверстий рогохвоста диам. 5—8 мм	1	2	8	5
Летных отверстий рогохвоста диам. 3—4 мм	—	1	5	—
Долблений дятла в древесине	—	—	—	5
Летных отверстий четырехточечной златки	—	—	—	2
Летных отверстий синей сосновой златки	14	1	3	—
Долблений дятла в коре	8	11/2	8	6

1 Летных отверстий не было; в древесине найдена засохшая личинка толщиной 2 мм.
2 Летных отверстий не было; в древесине найден сформировавшийся рогохвост в колыбельке диаметром 8 мм.
3 Из них шире 5 мм — более 37, а с диаметром до 4 мм — более 81 отверстия.
4 В первом полуметре из коры вывута не вышедшая, но вполне сформировавшаяся синяя сосновая златка.

Выше 2 м заметны на южной стороне 2 летных отверстия: одно — черного соснового усача (*Monochamus galloprovincialis pistos* Germ.) и одно — рогохвоста диам. 3 мм. Стесывание коры с южной стороны вскрыло кормовые площадки синей сосновой златки (*Phaenops cyanea* F.) (их, вероятно, и выклевывали дятлы), но не обнаружило никаких ходов усачей.

Описанное модельное дерево было распилено на короткие цилиндры; раскалывание этих отрубков по плоскостям ходов, подходящих к летным отверстиям, показывало форму ходов. Расположение летных отверстий в проанализированной части представлено на рис. 1, а сводка данных о ходах — в табл. 2.

Вскрытые ходы можно по их форме разделить на несколько типов. К первому из них отнесем петлеобразные ходы (рис. 2, ход *K*), которые прокладываются следующим образом. Личинка, вылупившаяся из яйца, отложенного в древесину, точит ход сначала (очень короткий отрезок) в глубь ствола наклонно, затем отвесно по вертикали (вверх или вниз); на некотором расстоянии личинка поворачивает ход, описывая дугу приблизительно в 250° сначала в глубь ствола, затем в обратную сторону по отношению к вертикали, а в дальнейшем — к поверхности. Не доходя 30—70 мм до нее личинка окукливается обычно в наклонном ходе под углом $\sim 45^\circ$; от кукольной камеры до поверхности ствола ход протачивает взрослое насекомое. Перед выходом на поверхность ствола ход поворачивается под прямым углом к ней, т. е. поперек волокон ¹ и, как правило, в радиальной плоскости ствола; зачастую этот горизонтальный отрезок образует некоторый угол с предыдущим дугообразным. Кукольная колыбелька и часть хода, протачиваемая имаго, остается почти пустой (изредка — немного буровой муки и трухи с остатками экзuvia); весь же ход, проточенный личинкой, плотно забит белой буровой мукой.

Петлеобразный ход лишь в последней части лежит в одной вертикальной плоскости радиуса ствола; начальная и средняя части могут иметь косые направления, поэтому ход в петле не пересекается.

Второй тип ходов я называю полупетлей (рис. 2, *D* и *M*), в которых личинка точит дугу, сперва уходящую в глубь древесины, а затем возвращающуюся к поверхности. В ходах полупетлей, по сравнению с первым типом, как бы укорочена начальная часть. В самом деле, если бы исходный отрезок хода *D* начинался ниже конечного, а хода *M* выше конечного (как показано пунктирными линиями), то мы увидели бы петлеобразный ход первого типа.

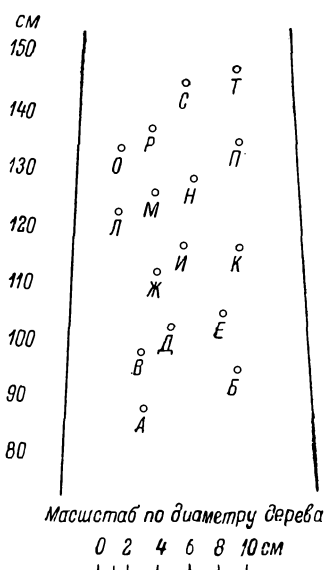


Рис. 1. Расположение летных отверстий рогохвоста на проанализированной части модельного дерева № 10 (масштаб по высоте 1 : 5, по диаметру 1 : 2). Fluglöcher an analysierte Teil des Modellstammes № 10.

Объяснение в тексте.

¹ Фабр (1905) наблюдал, что кукольные колыбельки тополевого рогохвоста (*Sirex augur* Kl.) располагаются продольно волокнам. Взрослое насекомое, протачивая ход вперед (по направлению головы) и поворачивая его с каждым «шагом» к поверхности, описывает дугу. Когда же рогохвост оказывается головой к поверхности, ход становится прямолинейным. Не найдя раздражителя, который мог бы определить движение рогохвоста, Фабр обозначил это явление, как «чувство направления».

Ходы рогохвоста в модельном дереве № 10 (9 VIII 1957)
 (все размеры в мм, тире — отсутствие данных)
 Die Frassgänge der Holzwespen in Modellstamm №. 10 (9 VIII 1957).
 (alle Grösse in mm, Gedankenstrich — Datenmangel)

Летные отверстия (рис. 1)	Диаметр летного отверстия	Форма хода	Расстояние начала хода от поверх- ности	Направление начала хода	Длина хода				Примечания
					личинки	имаго	всего	в том числе го- ризонталь- ной части	
Fluglöcher (s. Abb. I)	d	Frassgangsform	Abstand des Anfangs von der Aussen- fläche	Richtung des Anfangs	Frassgangslänge				Notizen
					Larve	Wespe	insgesamt	darunter wage- rechte Streck	
А	3	Полупетля (Н) ¹	—	—	> 88	32	> 120	0	Нет начала.
Б	7	» (Н)	16	Вверх	110	40	150	30	—
В	6	Петля (S)	—	—	> 120	45	> 165	40	Нет начала.
Г	—	—	—	—	—	—	—	—	Обнаружена только средняя часть.
Д	7	Полупетля (Н)	5	Вверх	—	—	165	10	—
Е	6	Петля (S)	—	—	—	—	> 135	15	Нет начала.
Ж	6	Полупетля (Н)	—	—	—	—	> 160	30	» »
З	—	» (Н)	2	Вниз	—	—	120	—	» конца.
И	3	—	—	—	—	—	—	—	Ход стесан.
К	5	Петля (S)	10	Вниз	—	—	195	32	—
Л	7	» (S)	6	»	160	70	230	12	—
М	5	Полупетля (Н)	18	»	68	42	110	18	—
Н	6	Петля (S)	—	—	—	—	> 130	30	Нет начала.
О	3	Возвратный (R)	1	Вниз	80	25	105	0	В длине учтено двукрат- ное прохождение лич- инкой конечной части.
П	4	» (R)	1	»	107	38	145	0	—
Р	5	Полупетля (Н)	—	—	> 70	60	> 130	31	Нет начала.
С	3	Колено (K)	—	Вверх	—	—	> 140	0	» »
Т	3	Возвратный (R)	—	—	> 60	45	> 105	0	» »
Среднее	4.94	—	—	—	> 96	44.1	> 144	—	

¹ Н — Halbschlinge; К — Knie; R — Rückgang; S — Schlinge.

Третий тип ходов (*O*, *П*), называемых возвратными, представлен на рис. 3. Личинка точит его по вертикали вниз¹ продольно поверхности

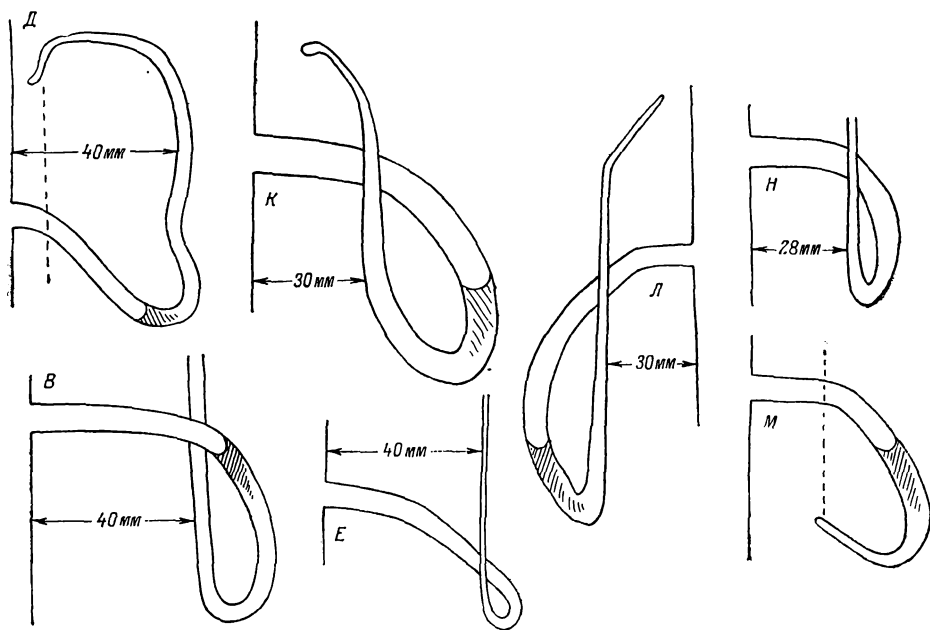


Рис. 2. Разрезы ходов в модельном дереве № 10.
Frassgänge an Modellstamm No 10.

Объяснение в тексте.

ствола с небольшими отклонениями в глубь древесины (как в ходе *П* и в некоторых других, не показанных на рис. 3); пройдя некоторое расстояние (80—85 мм в ходах этого типа на данном модельном дереве), личинка окукливается. Взрослое насекомое возвращается по части хода назад, а затем выгрызает летное отверстие наружу. Схематически можно представить такой ход, как движение по петле (см. пункт рядом с ходом *П*), но две стороны ее сливаются, превращаясь в возврат по тому же отрезку.

По данным табл. 2 заметно, что петлеобразные и полупетлеобразные ходы встречаются на модельном дереве № 10 до высоты 130 см, а возвратные — выше 130 см. Форма хода *С* (рис. 3) мне кажется относящейся к четвертому типу, описание которого сделано ниже.

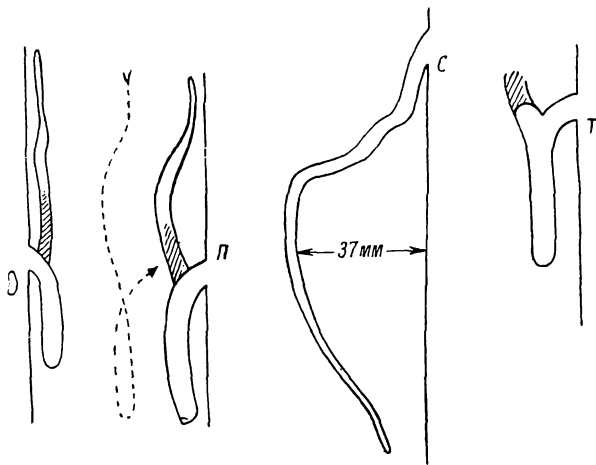


Рис. 3. Разрезы ходов *O*, *П*, *С* и *Т* в модельном дереве № 10.

Frassgänge an Modellstamm № 10.

¹ Вероятно, возможно и направление вверх, но мне оно не встречалось.

В ходах всех типов так же, как и в ходах первого, конечная часть, прочтенная взрослым насекомым, свободна от буровой муки (рис. 5). В ходе *T* (рис. 3) интересно отметить лишь ту особенность, что слежавшаяся буровая мука заполняет начальную часть хода не до самого «выходного» отрезка, как в ходах *O* и *II*; можно предположить, что рогахвост прошел несколько выше по старому ходу, затем отступил на 5 мм и отсюда повернул к поверхности.

Перехожу к описанию модельного дерева № 11. Усохшая сосенка 5 м высотой и 4.5 см в диаметре была срублена 13 VIII 1957. На ее стволе с 18 до 149 см высоты было обнаружено много летних отверстий рогахвостов (рис. 4).¹ В комлевой части встречались ходы и летные отверстия четырехточечной златки и одно летное отверстие более крупной (возможно, девятипятнистой — *Ancylochira novemmaculata* L.) златки (на 3 см ниже первого летного отверстия рогахвоста). В пеньке и корневых лапах были ходы усачей и златок, обитающих в древесине усохших деревьев. На высоте 60—140 см — единичные летные отверстия синей сосновой златки. С высоты 70 см и почти до 200 см обнаружены ходы наездникового усача (*Molorchus minor* L.), но еще без втачивания в древесину; следовательно, рогахвост поселился раньше него. Ходы наездникового усача были проточены с противоположной стороны относительно летных отверстий рогахвоста. На высоте 150 см обнаружены единичные ходы малого лубоеда Холодковского (*Carpoborus chlodkovskyi* Spess.) (на той же стороне, что и усача), а с 200 см и выше поселения его охватывают все стороны дерева, и ходы других вредителей отсутствуют. Все ходы лубоеда уже были нежилыми, следовательно, он поселился также раньше усача, возможно, одновременно с рогахвостом.²

Анализ этого ствола производился так же, как и модельного дерева № 10.

Основные данные о ходах сведены в табл. 3. Из этой таблицы следует, что большинство ходов (17 из 24) имеет коленообразную форму (иногда с несколькими коленообразными изгибами). Диаметр отверстий по анализируемому модельному дереву колебался³ от 2 до 3.5 мм (в среднем 2.47). По моим наблюдениям, ходы этого типа всегда имеют диаметр в таких пределах; лишь на дереве № 2 диаметр некоторых отверстий достигал 4 мм, а на дереве № 4 одно отверстие имело диаметр 5 мм.

Рис. 4. Расположение летных отверстий рогахвоста на модельном дереве № 11 (масштаб по высоте 1 : 5, по диаметру 1 : 2).

Fluglöcher an Modellstamm № 11.

Объяснение в тексте.

¹ Все они находились лишь на южной полуокружности ствола. Однако это не всегда бывает так: на модельном дереве № 9 высотой 10.7 м и диаметром 10 см (20 VIII 1956), где частично учитывалось расположение летных отверстий по странам света, 3 из них было отмечено на северной, а 4 — на южной полуокружностях.

² Анализ других сосен, например, 20 VIII 1956, показывает, что эта «очередность» может меняться в зависимости, вероятно, от хода усыхания дерева.

³ При измерениях диаметр округлялся до 0.5 мм.

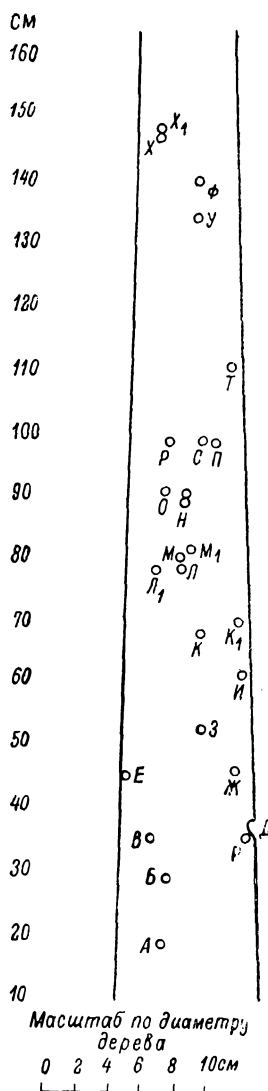


Таблица 3

Ходы рогохвоста в модельном дереве № 11 (13 VIII 1957)
 (все размеры в мм; тире — отсутствие данных)
 Die Frassgänge der Holzwespen in Modellstamm № 11 (13 VIII 1957).
 (alle Grösse in mm, Gedankenstrich — Datenmangel)

Летные отверстия (рис. 4)	Диаметр отверстия	Форма хода	Направ- ление хода	Диаметр начала хода	Расстояние начала хода от поверх- ности	Длина хода			Примечания
						личинки	имаго	всего	
Fluglöcher (s. Abb. 4)	d	Frassgangs- form	Richtung des Frass- gangs	Anfangs- durchmes- ser	Abstand des Anfangs von der Aussen- fläche	Frassgangslänge			Notizen
						Larve	Wespe	insge- samt	
A	2.5	кол. (K) ¹	Вниз	1.5	10—14	33	35	68	—
B	3	кол. (K)	Вверх	1.5	10—12	38	25	63	—
B	3.5	кол. (K)	»	—	—	—	32	—	Забитая часть хода — поперек волокон; стесана.
Г	2.5	кол. (K)	Вниз	1.5	11—13	35	28	63	—
Д	(3)	кол. (K)	Вверх	1.5	12—14	38	22	60	Ход с извилинами идет горизонтально вверх; глубина долбления дятла 15 мм.
Е	2	кол. (K)	»	< 0.5	10—16	34	21	65	—
Ж	2	кол. (K)	»	1	13	20	22	42	—
З	2	кол. (K)	»	2	18	13	25	38	—
И	2	кол. (K)	Вниз	—	—	—	—	—	Ход не прослежен, чтобы не повредить хода К.
К	2	кос. (S)	Вверх	2	—	18	20	38	—
К ₁	(2)	кос. (S)	»	—	—	—	—	—	Ход не прослежен.
Л	3	кол. (K)	»	< 0.5	6—8	37	22	59	—
Л ₁	—	кос. (S)	»	—	—	—	18 + (3.5)	—	Ход прослежен с перерывами; (3.5) — рас- стояние, оставшееся до поверхности.

¹ кол. (K) — коленообразный (Knie); кос. (s) — косой (schräg); полупетля (H) (Halbschlinge).

Таблица 3 (продолжение)

Летные отверстия (рис. 4)	Диаметр отверстия	Форма хода	Направление хода	Диаметр начала хода	Расстояние начала хода от поверхности	Длина хода			Примечания
						личинки	имаго	всего	
Fluglöcher (s. Abb. 4)	d	Frassgangsform	Richtung des Frassgangs	Anfangsdurchmesser	Abstand des Anfangs von der Aussenfläche	Frassgangslänge			Notizen
						Larve	Wespe	insgesamt	
<i>M</i>	2	кол. (K)	Вверх	—	—	—	21	—	Ход не прослежен.
<i>M</i> ₁	(2.5)	кол. (K)	»	< 0.5	6—15	52	15 + (5)	72	(5) — расстояние, оставшееся до поверхности.
<i>H</i>	2	кол. (K)	Вниз	—	—	—	—	—	Ходы <i>H</i> , <i>O</i> и <i>П</i> не проанализированы, чтобы не повредить соседних ходов.
<i>O</i>	—	кол. (K)	»	—	1	—	—	—	» » »
<i>П</i>	2.5	кол. (K)	Вверх	—	1	—	18	—	» » »
<i>P</i>	3	кол. (K)	Вниз	< 0.5	8	22	18	40	—
<i>C</i>	3	кол. (K)	»	—	—	—	—	—	Начало хода стесано.
<i>T</i>	2.5	кол. (K)	Вверх	—	—	—	20	—	» » »
<i>У</i>	2	кол. (K)	»	< 0.5	5	55	24	79	—
<i>Ф</i>	3	кос. (S)	»	1	2—5	75	27	102	—
<i>X</i>	(3)	—	Вниз	—	—	—	—	—	Ход не прослежен.
<i>X</i> ²	(2.5)	Полупетля (H)	»	1	2—4	95	(15)	110	Конец хода выдолблен дятлом.
Среднее	2.5	—	—	—	—	40.4	23.4 ²	64.2	

² без хода *X*₁

Ходы, вскрытые в модельном дереве № 11, которые, повторяю, принадлежали тому же виду рогохвостов (*Paururus noctilio* F.), не были похожи на большинство вскрытых в модельном дереве № 10.

Четвертый тип ходов характеризуется значительной упрощенностью формы: личинка, как правило, точит ход вдоль волокон; далее, начиная от куколочной колыбельки, ход немного продолжается по вертикали, а затем подзакругленным углом, близким к 90° , поворачивает к поверхности (рис. 5). Начальная часть хода извивается, но незначительно; амплитуда ее отклонений от вертикали составляет в среднем по 13 измерениям 1 (0—3.5) мм. В нескольких случаях (4 из 24) ходы на этом дереве были проточены не вдоль волокон, а косо, под углом примерно 45° . Некоторые ходы имеют общее направление наискось, однако в их извилишках заметна тенденция к образованию колена (ходы *P* и *У*, рис. 6). Анализ хода *P* показал, что начало и вся отвесная часть его (*a—б*) проходит на расстоянии 8 мм от поверхности. Затем ход округло заворачивает на 90° , но делает еще уступ (*б—в*), а потом направляется по горизонтали к летному отверстию.

При рассмотрении в плане обнаруживается изгиб в точке «в». Следовательно, ход вначале несколько удаляется от поверхности и лишь конец его проточен в радиальной плоскости ствола. Ход *У*, как оказалось при рассмотрении в плане, тоже изгибается в глубь древесины и лишь на отрезке *г—д* направляется к поверхности по радиальной плоскости. Такие изгибы в поперечной стволу плоскости отмечены практически у всех ходов; ходы *P* и *У* приведены как примеры. Эта тенденция к углублению в древесину сближает ход *С* из дерева № 10 (рис. 3) с коленообразными ходами из дерева № 11 и, в частности, с ходами *P* и *У* (рис. 6); разница состоит лишь в том, что углубление в древесину хода *С* (рис. 3) заметно и на его профиле, а ходов *P* и *У* (рис. 6) — лишь при рассмотрении их в плане. Это дает нам право отнести ход *С* из модельного дерева № 10 к IV типу.

При анализе долбления дятла с ходом *X* (рис. 6) обнаружился еще и ход *X*₁. Каждый из этих ходов на расстоянии 2—3 мм от долбления оказался забитым слежавшейся буровой мукой. Из этого следует, что дятел выдолбил уже сформировавшихся рогохвостов при протачивании их от куколочных колыбелек к поверхности. Ход *X*₁ представляет особый интерес, так как единственный в дереве имеет сходную с полупетлеобразной форму. Начинаясь на глубине 2 мм от поверхности, ход в косом

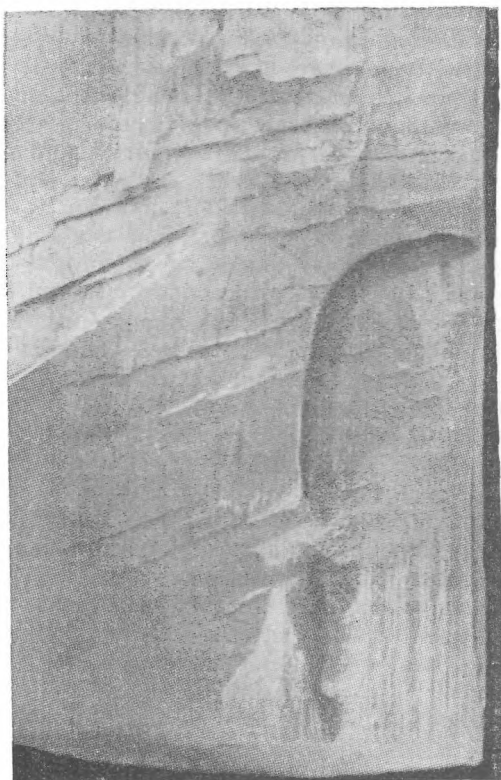


Рис. 5. Ход *A* из модельного дерева № 11.
(Линейка равна 3 мм).
Frassgang *A* an Modellstamm № 11.

направлении идет вниз и, отдалившись от поверхности до 15 мм, продолжается отвесно до точки «в»; здесь он с незначительным закруглением поворачивает вверх. Схема хода в плане показывает, что первая и вторая его части (идущая вниз и идущая вверх) проточены в двух радиальных плоскостях под углом около 45° .

При раскалывании отрубков в плоскости ходов, ведущих к летным отверстиям, вскрылись ходы, незаметные снаружи, так как они не были доточены до поверхности. В трех из них (диаметр 2—2.5 мм) были об-

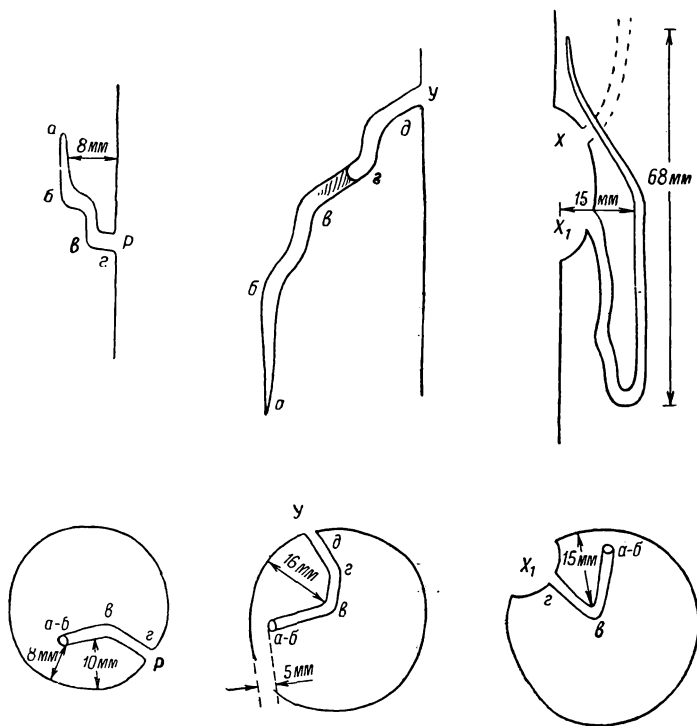


Рис. 6. Ходы P, Y, X и X₁ из модельного дерева № 11.

Frassgänge an Modellstamm № 11.

Объяснение в тексте.

наружены сформировавшиеся взрослые рогахосты: две самки длиной 12 и 14.5 мм и один самец длиной 12 мм. Головы их упирались в полушаровидные тупички, а по направлению ходов можно примерно определить места, где были бы летные отверстия; на рис. 4 они помечены литерами K₁, Л₁ и М₁. По форме эти ходы, как и все остальные на этом дереве (кроме хода X₁), были коленообразными, т. е. относились к наиболее простому, четвертому типу.

Вполне сформированный взрослый рогахост больших размеров (самка длиной 34 мм) был обнаружен 18 VIII 1956 при разрубании толстого бревна (свыше 30 см в диаметре), на котором летных отверстий не было. Насекомое не доточило хода до поверхности 40 мм и лежало в колыбельке длиной 45 мм и диаметром 8 мм. Ход начинался на глубине 14 мм от поверхности древесины и имел 115 мм в длину. Исходный диаметр его был 1 мм, на расстоянии около 50 мм он уже расширился до 5 мм, а во всей последней трети достигал 8 мм. Это был вполне развитый наиболее сложный петлеобразный ход.

Перечисленные четыре экземпляра рогохвостов переданы в Зоологический музей Московского университета им. Ломоносова и определены А. Н. Желоховцевым как *Paururus noctilio* F.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ МАТЕРИАЛОВ

Общие признаки ходов всех типов следующие.

Ход начинается в древесине на расстоянии 1—18 мм от поверхности.¹

По имеющимся моим материалам я не нашел объяснения направленных ходов I, II и III типов только 2 в начале направлялись вверх, а 6 — вниз; один ход IV типа был направлен вверх. В модельном дереве № 11 (табл. 3) из 13 полностью прослеженных ходов IV типа лишь 3 были проточены вниз, а 10 — вверх; один ход II типа имел начальное направление вниз. По наблюдениям Кристала (1928), вылупившиеся из яиц личинки находятся некоторое время в канале, пробуровленном яйцекладом, а затем приступают к протачиванию хода по вертикали вверх или вниз. Фотография, приведенная в труде Эшериха (1940—1942: 254), показывает канал, пробуровленный яйцекладом и отходящие от него личиночные ходы: два — вверх и четыре — вниз. Очевидно, значение имеет вертикальность начала хода (в заболони, в мягкой летней древесине годичного кольца, по Эшериху), а не направление вверх или вниз. Его избирает личинка, найдя удобное место для протачивания.

Диаметр начальной части хода колеблется от <0.5 до 2 мм. При минимальном поперечнике начальной части она похожа на острие. Так бывает в случаях, когда вылупившаяся из яйца личинка начинает точить ход сразу в избранном направлении и диаметр его возрастает по мере роста личинки. Приходилось наблюдать, что личинка до выбора направления обтачивала стенки на месте вылупления; вследствие этого образовывалась округлая камера, достигавшая иногда (например, на рис. 2 у хода K) 3—4 мм. Нередко камера отсутствовала, но начало хода было не остроконечным, а округлым.

Начальная часть хода, составляющая обычно не менее половины всей его длины, бывает плотно забита белой буровой мукой; это отмечается во всех литературных источниках. Асс и Фунтиков (1932) поясняют, что ее затвердение происходит вследствие прохождения через пищеварительный тракт, где она увлажняется. Затвердевшая мука действительно плотно слеживается и сохраняет форму хода даже при раскалывании отрубков (рис. 5).

Забитую мукой часть можно назвать личиночным ходом, а дальнейшую (свободную от буровой муки) часть — ходом имаго. Забитая часть и часть, свободная от муки, разграничиваются округлой вогнутостью, доньшком куколочной колыбельки. Поскольку сформировавшиеся рогохвосты всегда извлекались из недоточенных ходов, еще раз подтверждаются наблюдения и других авторов, что эти ходы (от колыбельки до отверстия) не подготовляются личинкой, а их протачивает взрослое насекомое.

Длина личиночных и имагинальных частей ходов (табл. 2 и 3) измерена, к сожалению, не во всех случаях. Однако имеющиеся данные позволяют сделать некоторые выводы.

¹ Это подтверждает сообщения Кристала (1928), Асса и Фунтикова (1932) и Шейдтера (Scheidter, 1934) о том, что самка рогохвоста, погружая яйцеклад в древесину, откладывает не одно яйцо, а несколько; для этого она, по Шейдтеру (1934), делает паузы при вытягивании яйцеклада. Названные авторы наблюдали по нескольку личиночных ходов, начинающихся от одного канала, пробуровленного яйцекладом.

Диаметр летного отверстия (следовательно и размер взрослого насекомого) находится в прямой зависимости от длины хода личинки, так как длина его определяет объем съеденной пищи и увеличение размеров насекомого; диаметр хода имаго не изменяется от куколочной колыбельки до летного отверстия. Так, по модельным деревьям №№ 10 и 11 соответственно получены следующие средние цифры (в мм).

Диаметр летного отверстия	4.94	2.5
Длина всего хода	> 144	64.2
Длина личиночной части	> 96	40.4
Длина имагинальной части	44.1	23.4

Длина хода имаго, как видно, значительно меньше варьирует, чем длина личиночного хода.

В связи с этим следует остановиться на замечании Асса и Фунтикова (1932) о том, что изменчивость рогохвостов в размерах замечена давно, но причины ее неясны. Эти авторы отмечают, что наблюдали ходы личинок из одной кладки, варьиовавшие по длине и диаметру, и рогохвостов, из которых одни достигали 17 мм в длину, другие 9—10 мм, хотя они жили, казалось бы, в аналогичных условиях. Наличие этих аналогичных условий, по их мнению, опровергает объяснение Юдейха и Нитше (Judeich und Nitsche, 1895), что малый размер насекомого зависит, вероятно, от недостаточного питания личинки. Однако Асс и Фунтиков ошибаются, полагая, что аналогичность условий развития достаточно определяется питанием личинок древесной коры одного и того же ствола и, по существу, в одном его месте. Они не учли, что при одном и том же качестве пищи различия в длине и диаметре хода определяют разные объемы ее, что и сказывается на размерах формирующихся насекомых.

Что касается формы ходов, то материал анализов приводит к выводу, что существует прямая взаимосвязь между сложностью хода и его длиной:

- I тип — петлеобразные, имеют длину в среднем >170 мм [модельное дерево (м. д.) № 10 — В, Е, К, Л, Н];
 II тип — полупетлеобразные, имеют длину в среднем >130 мм (м. д. № 10 — А, Б, Д, Ж, З, М, Р, м. д. № 11 — X₁);
 III тип — возвратные, имеют длину в среднем >118 мм (м. д. № 10 — О, П, Т);
 IV тип — коленообразные, имеют длину в среднем 60.7 мм (м. д. № 10 — С, м. д. № 11 — А, Б, Г—З, К, Л, М₁, Р, У, Ф).

Имеющееся число измерений недостаточно для статистической обработки, однако корреляция вполне очевидна и убедительна. Можно еще добавить, что наблюдения, проводившиеся без измерений, вполне подтверждают эти зависимости.

Перехожу к сравнению собранных мною материалов о ходах фиолетового рогохвоста (*Paururus noctilio* F.) с наблюдениями Асса и Фунтикова (1932) над ходами синего соснового рогохвоста (*P. juvencus* L.). Сопоставляя заимствованные из названной работы иллюстрации (рис. 7) с моими, можно установить следующее.

Из проанализированных Ассом и Фунтиковым 50 ходов, 41 имел «возвратную» форму (рис. 7, I, VI а, VI в), а девять — любые «змеевидные» и «кольцеобразные» (рис. 7, VI б, VII—IX). В заключении их подробных описаний читаем (стр. 574): «Мы хотим лишь заметить, что если личинки действительно проделывают разнообразные ходы по причинам, нам пока неизвестным, то должны быть и промежуточные формы ходов, а между этими двумя формами ходов не должно быть таких резких границ». Эти чрезвычайно внимательные наблюдатели встретились с случайным

сочетанием объектов, среди которых более 80% (41 ход из 50) были однотипны. Поэтому они и разделили все изученные ходы на две категории: а — норма и б — отклонение от нормы. Первая из них вполне идентична выделенному мной III типу ходов; для него я принимаю название «возвратный», предложенное этими авторами. Ходы же второй категории Асса и Фунтикова нельзя считать просто «змеевидными» и «кольцеобразными»; они вполне соответствуют следующим типам по моей группировке: I — «петлеобразные» (ср. рис. 2, B, E, K, Л, Н и рис. 7, VI, б и VIII); II — «полупетлеобразные» (рис. 2, Д, М и рис. 7, IX) и IV — «колonoобразные» (рис. 3, C и рис. 7, XII).¹

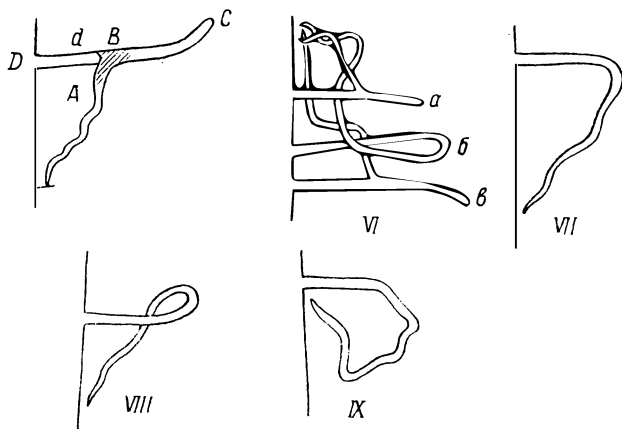


Рис. 7. Ходы синего соснового рогохвоста (*Paururus juvencus* L.) (рис. 16 и частично 17 из статьи Ass und Funtikow, 1932).

Frassgänge von *Paururus juvencus* L. (nach Ass u. Funtikow, 1932).

Объяснение в тексте.

Мои разногласия с названными авторами непринципиальны. По материалам Асса и Фунтикова, наиболее развитая и специфичная форма — возвратный ход, а по моим — петлеобразный. Если принять за основную форму петлю, то возвратный ход — лишь частный случай, когда две «половинки» петли совместились. Мои предположения о том, что форма возвратного хода выработалась вследствие экологической «узости» пространства и постоянного стремления избежать приближения к соседним ходам, подтверждается наблюдением Асса и Фунтикова (рис. 7, VI), показывающим несколько ходов личинок из одной кладки. Этот же рисунок подтверждает безусловное «родство» петлеобразной и возвратной формы ходов. Если же принять за основную форму возвратный ход, то петля — частный случай, когда личинка повернулась не на 180° и пошла обратно не по своему ходу, а рядом.

Вопрос о большей или меньшей численности той или иной формы ходов не решается большинством сделанных наблюдений, если не известны данные о размерах и состоянии заселенных стволов. Есть основания полагать, что изученные Ассом и Фунтиковым стволы были сходны по таксационным данным, а по состоянию древесины мало ослабленными. В наиболее детально разработанных мною двух модельных деревьях проанализировано 43 хода, из которых к I типу относятся 5, к II—8, к III—3,

¹ Обнаруженные в Урдинском лесхозе Западно-Казахстанской области и описанные (Рафес, 1957) ходы имели колonoобразную форму и могли принадлежать синему сосновому рогохвосту, зарегистрированному в лесах на Нарынских песках.

к IV — 24 и у трех ходов форму выяснить не удалось. Однако изложенные мною данные не дают основания считать коленообразные ходы специфичными для исследованного вида. Отметим, что летные отверстия диаметром 5—8 мм заканчивают собой, как правило, петлеобразные и близкие к ним формы ходов, а отверстия диаметром до 4 мм — коленообразные, причем первые присущи более толстым и менее ослабленным, а вторые — более тонким и усыхающим деревьям. Из этого следует, что большинство ходов той или иной формы определяется (по крайней мере, в обследованных мной лесах) особенностями заселенного рогахвостами дерева. Таким образом, мы приходим к заключению, что определять основную форму ходов по большинству зарегистрированных случаев без разделения на условия среды было бы неправильно.

Материал, собранный мною, а также опубликованный другими исследователями, позволяет сделать достаточно обоснованные выводы относительно направления, формы и длины ходов. Наиболее длинный, направленный в глубь ствола и затем возвращающийся к поверхности ход со значительной извилистостью выработался как наследственное приспособление многих рогахвостов к условиям развития личиночной фазы, так как обеспечивает: а) максимальное количество корма, а отсюда и наибольший размер особей (признак, как правило, высокой жизнеспособности); б) уход от влияния вредных внешних воздействий, особенно в зимний период; в) удлинение пути в пределах небольшого объема древесины (выше и ниже по стволу состояние ее может быть неблагоприятным для развития рогахвоста, а кроме того, в ближайшем соседстве может оказаться большое число ходов, пересечения которых личинки избегают). Таким образом, наибольшая целесообразность и биологическая выгодность свидетельствуют о специфичности для рогахвостов петлеобразного или возвратного ходов.

Многие авторы, не усматривая определенной фигуры в протачиваемых ходах, считали их извилистость случайной. Заметим (и подчеркнем это обстоятельство!), что исследователи нередко ищут объяснения поведения насекомого, разбирая условия среды, в которые оно попадает, и упуская из внимания внутренние, физиологические стимулы, воздействующие на его поведение в не меньшей мере, чем внешние. Из физиологии насекомых хорошо известно, что периодическая линька — одно из характерных явлений в их жизни — завершает определенный этап, стадию в их развитии. При этом установлено, что (по-видимому, под воздействием гормонов) насекомые перед линькой всегда ведут себя одинаково. Важно подчеркнуть и то, что, несмотря на растворение перед линькой глубоких слоев старой кутикулы и образование в старой оболочке экзувиальной полости с жидкостью, все же для совершения линьки требуются значительные усилия и возможность механического прикрепления шкурки, которую личинке предстоит покинуть.

Кристал (1928) обнаруживал экзувии от первой линьки личинок еще в канале, проточенном яйцекладом самки, а дальнейшие (всего 3—4 линьки) — примерно через 45 мм хода. Асс и Фунтиков (1932) установили, что линьки обязательно происходят в точках *A* и *C* (рис. 7, *I*), а окукливание — в точке *d*. Найденные мною остатки сброшенных шкурок соответствуют местам, установленным названными авторами. Эти данные дают основания для следующих выводов о характере поведения личинок.

Здесь следует подчеркнуть, что остановка для окукливания происходит не вследствие «ощущения» достаточного приближения к поверхности, а в силу физиологического окончания этой фазы развития. Только так можно объяснить большую изменчивость в расстояниях между куколочной колыбелькой и поверхностью и нередкие случаи гибели взрослых рогахвостов, которые не могли преодолеть последний отрезок пути,

	Личинка синего соснового рогохвоста	Личинка фиолетового рогохвоста
В I возрасте	Находится в канале, проточенном яйцекладом самки; сбрасывает шкурку при линьке, используя начальную часть хода.	
Во II возрасте . . .	Протачивает наклонный ход в заболони; линяет, используя поворот к горизонтальному ходу.	Протачивает наклонный ход в заболони; линяет, используя поворот к вертикальному ходу.
В III возрасте . . .	Протачивает горизонтальный ход и линяет, используя поворот обратно.	Протачивает вертикальный ход и линяет, используя крутой поворот перед углублением в древесину.
В IV возрасте . . .	Протачивает ход к поверхности и окукливается.	Протачивает наиболее удаленную часть петли, возвращаясь по дуге к поверхности, и окукливается.

оказавшийся слишком длинным. По Ассу и Фунтикову (1932), куколочные камеры бывают зачастую на расстоянии 2 см и менее от коры, а невышедшие имаго обнаруживались на расстоянии 4 см; по моим данным, длина имагинальной части хода колебалась от 18 до 70 мм.

Можно вполне основательно заключить, что направление и длина каждого протачиваемого отрезка хода филогенетически закрепились как функция определенной стадии развития личинки, а поворот к новому направлению способствовал этому закреплению как механическая опора для освобождения от экзувия. Длина отдельных отрезков, соответствующих стадиям развития (возрастам) личинки, закрепились естественным отбором в тех размерах, которые обеспечивают окончание хода на расстоянии, преодолимом для взрослого насекомого. Отклонения от оптимальной прокладки хода вызываются неблагоприятными условиями среды; как в этих условиях располагаются лички, необходимо выяснить дальнейшими наблюдениями.

Теперь обратимся к вопросу о видовых различиях в ходах рогохвостов. Еще Фабр (1905) отметил, что тополевый рогохвост (*Sirex augur* Kl.) формируется в куколочной колыбельке, расположенной вдоль волокон. В процессе протачивания имагинального хода рогохвост поворачивается на 90°, а затем движется по горизонтали и выходит на поверхность. Кристал (1928), сопоставляя свои наблюдения над *Sirex cyaneus* F. с упомянутыми наблюдениями Фабра, отметил, что в подавляющем большинстве просмотренные им куколки лежали горизонтально, а имаго должны были точить прямо вперед. Так же располагались и куколки синего соснового рогохвоста, по наблюдениям Асса и Фунтикова (1932). Мои же наблюдения над фиолетовым рогохвостом обнаружили в большинстве случаев наклонное положение куколочной колыбельки под углом примерно 45°; реже она располагалась вертикально (вдоль волокон) и ни разу не встретила мне в горизонтальном (поперек волокон) положении. Мне кажется обоснованным считать расположение куколочной колыбельки видовым признаком при определении повреждений, нанесенных рогохвостами; по-видимому, этот признак так же надежен, как направление относительно волокон маточных и личиночных ходов короедов. Если это мое мнение справедливо, то появляется дополнительный признак самостоятельности вида фиолетового рогохвоста, сомнения в которой выражали Энслин (цитирую по Эшериху, 1940—1942) и А. И. Ильинский (1948).¹

¹ Все же синий сосновый и фиолетовый рогохвосты несомненно близки. В частности, мои наблюдения подкрепляют возражения А. И. Ильинского (1948) В. В. Гусаковскому (1935), считавшему, что *P. postilio* F. приурочен к ели; в исследованных нами борах этот вид живет на сосне, а ель здесь вообще отсутствует.

Наконец остановимся еще на одном важном наблюдении, связанном с формой и длиной ходов рогахвостов. Асс и Фунтиков (1932) обнаружили в четырех возвратных ходах сформированных, но не выпедших самок, а в одном «змеевидном» — самца. Это натолкнуло исследователей на возможность предположения, что форма ходов специфична для пола (возвратные ходы — для самок); они ссылаются на Крестала (1928), который наблюдал, что самцы *Sirex (Paururus) cyaneus* F. окукливались ближе к поверхности ствола, чем самки, и объяснял это меньшей потребностью самцов в корме, а также на Н. К. Старка (1926), сделавшего аналогичные наблюдения относительно некоторых усачей.

В пользу специфичности формы и размеров ходов для формирования насекомых того или иного пола свидетельствовали и измерения; в материалах Асса и Фунтикова самцы имели длину 5—15, а самки 12—30 мм, т. е. сходными в размерах были лишь самые крупные самцы и самые мелкие самки. Тем не менее названные исследователи отказались от этого предположения, считая необходимым собрать дополнительный материал.¹

Такая осторожность казалась правильной потому, что даже по моим немногим данным в одинаковых ходах встречались особи разных полов, а кроме того изменчивость в размерах оказалась значительно ниже, чем отмечена в сборах Асса и Фунтикова. В коллекциях Зоологического музея Московского университета самцы *P. juvenis* L. имеют длину (все измерения сделаны, включая шип на брюшке) от 11 до 26, а самки от 14 до 35 мм, т. е. относительно многие особи разных полов могут быть сходными в размерах. Такие же приблизительно колебания отмечаются (по тем же коллекциям) и у *P. noctilio* F.: самцы 12—31, самки 12—34 мм; соответственные данные у В. В. Гуссаковского (1935) — 10—30 и 18—30 мм, у В. Н. Старка (1957) — 9—25 и 12—30 мм. Предположение о географической изменчивости отвергается тем, что в моих сборах из Канонерского лесхоза Павлодарской области есть самки и 12, и 34 мм в длину.

Однако предположение Асса и Фунтикова нашло себе новое подтверждение. Исследуя различия в биологии фиолетового рогахвоста, развивающегося в деревьях, пораженных другими вредителями, В. Н. Старк (1957) выявил закономерности, отраженные в табл. 4, заимствуемой из упомянутой работы. Из данных табл. 4 ясно, что на неповрежденных другими вредителями соснах (контроль) рогахвост находит наиболее благоприятные условия: особи обоих полов имеют относительно наибольшие размеры, самки по численности преобладают. Далее следует ряд снижающихся величин: на соснах, объединенных шелкопрядом — незначительное уменьшение размеров, и число самок равно числу самцов; на поврежденных же майским хрупом или подкоровым клопом значительно уменьшаются размеры особей, а число самок оказывается в 12 и даже 49 раз меньше числа самцов. Из этого следует, что в ухудшенных условиях развития личинки рогахвоста прокладывают более короткие и узкие ходы, что и приводит к уменьшению размеров взрослых особей. Вглядимся еще в одну особенность размеров имаго в благоприятных условиях: особи, развившиеся здесь, не только больше других, но размеры самцов и самок не перекрываются. По мере же ухудшения условий невозможность проточить длинный ход и тем самым получить достаточно питания приводит к гибели большинство личинок самок; этим и объясняется преобладание самцов в ухудшенных условиях развития.

На основании такого анализа данных можно сделать вывод, что в благоприятных условиях развития личинки рогахвостов имеют возможность прокладки больших по длине и диаметру ходов, самки достигают срав-

¹ Этерих (1940—1942) ошибочно пишет, что Асс и Фунтиков не отказались от высказанного предположения, которое Этерих считает согласующимся с преобладанием самок по отношению к самцам.

Таблица 4

Развитие *Paururus noctilio* F. на соснах с разным характером повреждений
(Старк, 1957 : 15, табл. 8)

Entwicklung der *Paururus noctilio*, F. an der Kiefern mit verschiedene Typen der Beschädigungen

Тип повреждения	Величина взрослых особей (в мм)		Процент от общего числа вышедших особей		Срок вылета (в днях)	Плодовитость
	самцов	самок	самцов	самок		
Beschädigungstyp der Kiefern	Grösse der Wespen		Prozent von Gesamtzahl		Ausflugsdauer (Tage)	Produktivität
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen		
На соснах, объединенных сосновым шелкопрядом. Von Kiefernspinner befreiset	16—24	22—30	50.0	50.0	15	170.3
На соснах, поврежденных сосновым подкорovým клопом. Von Kiefern rindenwanze beschädigt	9—16	12—28	98.0	2.0	42	60.2
На соснах, корни которых повреждены майским хрущом. Wurzeln von Maikäferlarven beschädigt	10—24	14—27	92.1	7.9	29	206.2
На неповрежденных соснах (контроль). Von andere Insekten unbeschädigt (Kontrolle)	18—25	25—30	48.0	52.0	12	168.0

нительно с самцами больших размеров, следовательно, выходят из больших и более сложных по форме ходов. Таким образом, намеченное Ассом и Фунтиковым (1932) предположение нашло новые обоснования; кстати, напомним размеры самцов и самок в их материалах: они были соответственно 5—15 и 12—30 мм, т. е. с малым перекрытием амплитуд колебания, что свидетельствует о близких к благоприятным условиях развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Гусев В. И., М. Н. Римский-Корсаков. 1951. Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников европейской части СССР. Изд. 3-е, Гослесбумиздат : 1—580.
- Гуссаковский В. В. 1935. Рогохвосты и пилильщики, ч. 1. Фауна СССР, Насекомые перепончатокрылые, II, 1 : 1—452.
- Захаров П. С. 1951. Синий рогохвост — вредитель сосны степных лесничеств. Природа, 8 : 47—49.
- Ильинский А. И. 1948. Определитель яйцекладок, личинок и куколок насекомых, вредных в лесном хозяйстве, Гослестехиздат : 1—336.
- Рафес П. М. 1957. Насекомые — вредители лесных культур на Нарынских песках полупустынного Заволжья. Зоолог. журн., 36, 10 : 1455—1466.
- Римский-Корсаков М. Н., В. И. Гусев, В. Я. Шиперович, И. И. Полубояринов, А. В. Яценковскй. 1949. Лесная энтомология, Изд. 3-е, Гослесбумиздат : 1—507.
- Старк В. Н. 1957. Итоги и перспективы работ по изучению вредителей и болезней лесных полезных насаждений. Тр. ВИЗР, 8 : 5—17.
- Старк Н. К. 1926. О размещении в дереве полов у личинок некоторых усачей. Защ. раст., III, 2—3 : 167—170.
- Фабр. 1905. Инстинкты и нравы насекомых, т. II. Перевод Е. Шевыревой, СПб. : 1—420.
- Ass M., G. Funtikow. 1932. Über Biologie und technische Bedeutung der Holzwespen. Zeitschr. angew. Entomol., XIX, 4 : 557—578.

- Chamberlin W. J. 1949. Insects affecting forest products and other materials, Cornwallis, Oregon : 1—159.
- Chrystal R. N. 1928. The Sirex wood-wasps and their importance in forestry. Bull. Entom. Res., XIX, 3 : 219—247.
- Escherich K. 1940—1942. Die Forstinsekten Mitteleuropas, V : 1—746.
- Graham S. A. 1952. Forest entomology. 3d edit., NY—Toronto—London : 1—352.
- Judeich J. F. und H. Nitsche. 1895. Lehrbuch der Mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. 1, Berlin : 1—736.
- Scheidter F. 1934. Eiablage von *Sirex augur* Kl. und *Paururus noctilio* F. (Forstentomologische Beiträge). Zeitschr. Pflanzenkrankheiten, 44, 10 : 497—525.
- Schimitschek E. 1955. Die Bestimmung von Insektenschäden im Walde. Hamburg—Berlin, Verlag P. Parey : 1—196.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
Москва.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchungen von Verfasser in Kiefernheiden (Pawlodar Gebiet Kazachische SSR) in 1955—1957 haben gezeigt, daß die Kieferbeschädigende Holzwespe *Paururus noctilio* F. vier Formtypen der Fraßgänge nagt: schlingen-, halbschlingenförmige, rückgängige und knieförmige (s. Abb. 2, 3, 5, 6). Zu diesen vier Typen kann man die bei Ass u. Funtikow (1932) bestimmte Fraßgangsformen der Holzwespe *P. juvencus* L. zu rechnen. Die Fraßgangsformen der Holzwespen haben die gemeinsame für die ganze Gruppe Merkmale, doch haben sie auch die spezifische Unterschiede; diese Besonderheiten kann man für die Insektenschädenbestimmung benutzen: die Puppenwiege der *P. juvencus* sind quer zur Holzfaser genagt, *P. noctilio* — mit der Winkel 45° , *Sirex cyaneus* F. — quer zur Holzfaser (Chrystal, 1928), *S. augur* Kl. — in Faserrichtung (ibid., nach Fabre).

Es ist bereinigt, daß die längere und meist komplizierte der Form nach Gänge mit der breitesten Fluglöcher in dickeren und weniger geschwächten Stämmen genagt sind, aber die kürzere und einfache Gänge mit die engen Fluglöcher — in dünneren und eintrocknenden Stämmen. Also die kürzere und weniger komplizierte Gänge die die kleinere Individuen verlassen, sind in ungünstigen für die Entwicklung Bedingungen genagt. Der allerlängste, ins Stammtiefe gerichtete nachher zur Oberfläche rückgehende gewundene Fraßgang ist wie erbliche Vorrichtung der Gruppe zu Entwicklungsverhältnisse der Larvenphase gebaut; solch ein Gang versorgt: a) der maximale Nahrungsvorrat und die meiste Größe der Individuen daraus, b) die Entfernung der Larve von schädlichen äußeren Einwirkungen, c) die Verlängerung des ganzes Holzgehaltes (das Zustand des Holzes nach oben und nach unten kann für ihre Entwicklung ungünstig sein, außerdem können nahebei viele Gänge platznehmen, deren Kreuzung weichen die Larven aus). Das Streben der Larve den Gang nach gesetzmäßige, aber verzwickte Kurze zu führen sich erklären laßt damit, daß den bestimmten Momenten der Larvenentwicklung entsprechen die ihnen nach neuen Richtungen zogene Instinkten. Die Biegungen wurden phylogenetischerweise fixiert deshalb sie geben die mechanische Base für Heraustreten der Larve aus der Exuvie. Die Larve stoppt für Verpuppung nicht deswegen «Empfindung», daß sie zur Oberfläche genug genähert ist, sondern deswegen das letzte Larvenstadium vollendet ist.

Die in 4. Tabelle vorgelegte Erfahrungsziffer (W. N. Stark, 1957) zeigen, daß die Holzwespenlarven können in günstigen Verhältnisse die längere und breitere Gänge anlegen und dann erreichen die Weibchen größeren Ausmaßen. In schlechteren Verhältnisse umkommen die Weibchenlarven, infolge der Unmöglichkeit den genügende Gang zu nagen, dann die Männchen werden zahlreicher als Weibchen. Solchermaßen ist die Eigentümlichkeit der größeren (folglich mehr komplizierten) Gänge der Weibchen geprüft.