

Легалов А.А.

**МОДЕЛИРОВАНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ЖУКОВ-
ТРУБКОВЕРТОВ (COLEOPTERA: ATTELABIDAE)**

К настоящему времени сложилось ошибочное мнение, что Attelabidae произошли от высокоспециализированных триб Rhynchitidae в процессе перехода к более совершенным способам сворачивания трубок. Основано оно в первую очередь на сходном строении брюшка, а также способности изготавливать трубки. Однако ряд черт морфологии, такие как строение мандибул, ног, переднеспинки, наличие прищитковой бороздки, а также строение гениталий, заставили меня поставить под со-

мнение общепринятую гипотезу. Важную роль в этом сыграло отсутствие, каких либо переходных или близких форм между Rhynchitidae и Attelabidae. Мной были изучены представители всех семейств надсемейства Curculionoidea и проведено сравнение с ними Attelabidae. В результате этих исследований выяснилось, что Attelabidae очень обособлены и наибольшее сходство имеется у них с Belidae [Легалов, 2002]. Самой примитивной трибой среди Attelabidae, как уже отмечал Фосс [Voss, 1965], является триба Pilolabini, сравнение представителей которой с Belidae позволило установить, что именно группа схожая с Belidae, а не Rhynchitidae, была для Attelabidae исходной. У Pilolabini имеются следующие черты, сближающие их с Belidae: однотипное строение мандибул, без зубца на внешнем крае, наличие зубцов на бедрах, зазубренные по внутреннему краю голени, сходство в строении вооружения эндофаллуса. Следует отметить, что внешнее строение и волосяной покров надкрылий очень сходны у рода *Pilolabus* и южноамериканских Belidae (*Callirhynchites exquisitus* и *Dicordylus* spp.). При этом собственно Belidae не могут быть непосредственными предками аттелабид, поскольку у них есть существенные различия, главным из которых является двойной гулярный шов, а также наличие зубцов на коготках, более плезиоморфное строение гениталий самок, более или менее заостренные вершины надкрылий и иное строение усиков.

Для анализа филогенетических отношений были использованы 46 признаков. Расчеты методом SYNAP 420 выявили, что в развитии Attelabidae произошло 48 филогенетических событий, из них 39 уникальных, 8 параллелизмов и 1 реверсия. В результате была получена модель филогении Attelabidae (рис. 1). Наиболее важным является поочередное ответвление триб, что показывает их обособленность друг от друга и последовательное приобретение апоморфий.

Семейство Attelabidae состоит из двух подсемейств – Attelabinae и Apoderinae. Эти группы, несомненно, родственны друг другу, но в месте с тем имеют существенные различия. Можно высказать предположение, что Apoderinae произошли от Euscelophilini, поскольку их объединяет такая синапоморфия как сужающиеся к переднеспинке виски. Однако, как уже писал Фосс [Voss, 1965], возможно их предками являются африканские Lagenoderini, близкие к Euscelophilini. Индекс потенциальной связи у Apoderinae наивысший с Euscelophilini - 18, а с Lagenoderini - 16, что говорит в пользу первой версии.

В последних работах по систематике и филогении долгоносикообразных жуков [Thompson, 1992; Kuschel, 1995; Morrone, 1997; Riedel, 2002], высказывалось мнение, что Apoderinae следует рассматривать, не как самостоятельное подсемейство, а только как трибу подсемейства Attelabidae. Мне это представляется ошибочным, поскольку Apoderinae не только крупная, хорошо морфологически обособленная группа, обладающая многими аутапоморфиями, такими как наличие шеи, 2-члениковыми лабиальными пальцами, отсутствием прищитковой бороздки, частично склеротизованным девятым тергитом самки, почти или полностью редуцированной вентральной спиколой, мезэпистернами полностью, а метэпистернами по апикаль-

ному краю с волосками, почти голыми надкрыльями, в асимметричном вооружении эндофаллуса имеется один крупный, часто удлинённый склерит и пронотальной перетяжкой клитостилоидного типа, но и резко отличающаяся от остальных трубка-вертов способом сворачивания трубок. По индексу продвинутости трибы *Clytosilini*, *Норпладерини*, *Trachelophorini* и *Аподерини* (подсемейство *Аподерини*) характеризуются высоким индексом (от 28 до 31), тогда, как остальные трибы аттелабид (подсемейство *Attelabinae*) имеют этот показатель от 13 до 20, что также доказывает обособленность этих подсемейств.

Как уже говорилось, самой примитивной группой в *Attelabidae* является триба *Pilolabini*, обладающая рядом плезиоморфных признаков, в том числе наличием мухро на внутреннем, а ункуса на внешнем вершинном крае голени. У всех остальных *Attelabidae* наблюдается апоморфное состояние признака – мухро и ункус расположены на внутреннем вершинном крае голени. Этот признак позволяет разделить подсемейство *Attelabinae* на две надтрибы *Pilolabitae* и *Attelabitae*.

Группой, возникшей от *Pilolabitae*, является *Attelabitae*. Индекс потенциальной связи между ними 11. Наиболее примитивная в этой надтрибе триба *Euopsini*. Согласно Фоссу [Voss, 1965], она считается второй по древности трибой после *Pilolabini*, что согласуется с моими взглядами, поскольку у нее имеется важная плезиоморфная черта - подбородок в основном с 3 зубцами, тогда как у остальных триб наблюдается обычно 2 или 1 зубец. В месте с тем *Euopsini* в процессе эволюции приобрели значительное число аутапоморфий: нижняя аподема эдеагуса треугольная, узкий лоб, слабо выпуклые глаза, наличие пучков волосков на брюшке у самки, наличие рядов волосков на брюшке у самца, а также 1-члениковые лабиальные пальпы. Это повышает индекс продвинутости данной группы, равный 19. По этому показателю *Euopsini* превосходят *Euscelini*, *Hybolabini*, *Attelabini* и *Lagenoderini*, уступая только *Euscelophilini* (20). Поскольку данная триба является крупнейшей в подсемействе и обладает сложной надвидовой структурой, мной был проведен анализ филогенетических связей между входящими в нее родами. Для этого анализа были привлечены 45 признаков. Наиболее примитивными родами можно считать сестринские *Archeuops* и *Insolitoeops*, причем второй более продвинутый, чем первый (индекс продвинутости *Archeuops* - 14, *Insolitoeops* - 18). Объединяют их длинные усики и не компактная булава у самцов. От остальных родов они отделяются благодаря такой плезиоморфной черте, как длинной у самцов и короткой у самок прекоксальной частью переднегруди. Следующее место в системе занимают обособленные примитивные *Ljudmilini* и *Riedelini* (индекс продвинутости 15 и 16 соответственно). Вместе эти четыре рода объединяются в подтрибу *Archeuopsina*, характеризующуюся низким индексом продвинутости (в среднем около 16) и наличием таких плезиоморфных признаков, как брюшко у самки с 4 двойными пучками волосков или яйцекладом у самок со стилями. К аутапоморфиям, проявляющимся в отдельных родах этой подтрибы можно отнести длинные усики, не компактную булаву у самцов, переднегрудь с направленными вперед зубцами и бедра с несколькими зубцами. Небольшую, обо-

собленную подтрибу *Suniopsina* образуют рода *Suniops* и *Parasuniops*. Выделяется эта группа вследствие наличия зубов на всех бедрах (плезiomорфное состояние) и низкого индекса продвинутости (в среднем 18.5). Две подтрибы *Synaptopsina* и *Euopsina* отделяются от предыдущих подтриб благодаря отсутствию зубов на всех бедрах и более высокому индексу продвинутости (в среднем 22.5). Подтриба *Synaptopsina* занимает центральное положение в *Euopsini* и включает в себя 20 из 28 родов трибы. Ее аутапоморфия - всегда короткая у обоих полов прекоксальная часть переднегруди. Индекс продвинутости в подтрибе колеблется от 19 до 25 (в среднем 22). В процессе развития подтриба разделилась на четыре группы родов. Первую группу образуют 5 новогвинейских и 2 ориентальных рода, характеризующихся передними бедрами у самцов с тупым, более или менее развитым бугорком или следом от него. Наиболее близки из них, по индексу потенциальной связи ориентальные *Kabakovieuops* и *Morphoeuops* (22). Во вторую группу входят 7 родов из Индо-Малайской области (средний индекс продвинутости 21.4). Большинство родов этой группы занимают более или менее обособленное положение и только продвинутые *Riedeliops* и *Orienteuops* очень близки друг к другу (индекс потенциальной связи –23). Третью, небольшую группу, составляют австралийско-новогвинейский *Metasynaptops* и австралийский *Humerieuops* (индекс потенциальной связи 20). Объединяющей апоморфией этой группы являются плечи с зубцами или шипами. Последняя, четвертая группа, самая развитая (индекс продвинутости в среднем 24,3) в подтрибе и характеризуется подбородком с 2 зубцами (аутапоморфный признак). Наивысший индекс продвинутости в подтрибе *Euopsina* - 27, характеризующуюся аутапоморфными подбородком с 1 зубцом, виски с перетяжкой, а также реверсивными удлинненными висками. Таким образом, в морфогенезе *Euopsini* можно отметить главнейшие направления: редукцию стилей яйцеграда, сокращение числа рядов щетинок на брюшке у самок и уменьшение числа зубов на подбородке.

От *Euopsini* произошла *Euscelini*. Связи между этими трибами проявляются даже в том, что некоторые *Euscelini* внешне очень сходны с австралийскими и новогвинейскими *Euopsini*. Наибольшее сходство *Euscelini* прослеживается с представителями подтрибы *Archeuopsina* (*Euopsini*) и особенно новогвинейским родом *Riedelinius*, представители которого обладают зубцами на бедрах, зубцевидно вытянутыми плечами и слабо или не сближенными глазами. Такой аутапоморфный признак, как короткая у обоих полов прекоксальная часть переднегруди, резко выделяет *Euscelini* среди остальных аттелабид. *Euscelini* подразделяется на три подтрибы. Исходными для нее являются подтрибы *Alleuscelina* и *Clinolabina*, первая из которых синапоморфна с *Euopsini* по наличию пучков волосков на брюшке у самок, а вторая треугольной нижней аподемой эдеагуса. Подтриба *Euscelina* более продвинутая и очевидно дает начало трибе *Hyalabini*, произошедшей от представителей подтрибы *Euscelina* с редуцированными стилями яйцеграда.

Современные *Hyalabini* - очень разнообразная и обособленная группа, сближаемая с *Attelabini* в основном из-за параллелизмов. По индексу продвинутости за-

нимает следующее место после Euscelini (Euscelini - 15, Hybolabini - 16). Основными апоморфиями группы являются слабо выпуклые глаза (признак возникающий параллельно в Euopsini), выраженная постнотальная перетяжка и яйцеклад у всех видов без стилей. Наиболее плезиоморфны представители подтрибы Omolabina. Виды подтриб Hybolabina и Himatolabina более продвинутые.

Следующее место в системе занимает триба Attelabini (индекс продвинутости 17). Говорить о непосредственном происхождении ее от Hybolabini не приходится, поскольку у нее хорошо развиты стили яйцеклада. Наиболее вероятно ее возникновение, от какой - либо вымершей группы, близкой к Euscelini. Наиболее важная апоморфия этой группы - это асимметричное вооружение эндофаллуса. Все подтрибы (Metocalolabina, Paramocolabina, Lamprolabina, Attelabina и Phialodina) трибы Attelabini довольно отличны друг от друга и говорить об их окончательном филогенетическом положении пока преждевременно. Можно отметить, что они образуют две группы. В первую объединяются Metocalolabina, Paramocolabina и Lamprolabina, а во вторую Attelabina и Phialodina. Наибольшее сходство у Attelabini наблюдается с Lagenoderini и Euscelopholini (в обоих случаях 16), что дает основания предполагать об их близкой связи.

Триба Lagenoderini - небольшая, но очень разнородная группа. В ней прослеживается большая изменчивость признаков, так, например, зубцов на подбородке бывает 3 у примитивных форм и один у продвинутых представителей. Наибольшее сходство у нее наблюдается с Euscelopholini (индекс потенциальной связи 18).

Особое положение в системе аттелабид занимает триба Euscelopholini, самая продвинутая из Attelabinae (индекс продвинутости 20). Наибольший интерес представляет ее сходство с Apoderinae. Она объединяется с ним по следующим апоморфиям: виски сужаются к шее (хотя бы у высших форм), пронотальная перетяжка выражена, а вооружение эндофаллуса асимметричное.

Передковая форма подсемейства Apoderinae в настоящее время не известна и как уже говорилось выше, вероятно, ею являются вымершие потомки Euscelopholini. Филогенетические связи внутри Apoderinae самые запутанные, среди всех трубковертов, что можно объяснить молодостью группы, у которой до настоящего времени вымершие формы не известны. Подсемейство подразделяется на четыре трибы: Clytostilini, Hoplapoderini, Trachelophorini и Apoderini, имеющих индекс продвинутости 28, 30, 29 и 31 соответственно.

Наиболее примитивной и возможно исходной группой в Apoderinae, вопреки Фоссу [Voss, 1965], следует считать не африканских Hoplapoderini, а широко распространенных Clytostilini, поскольку у них имеется такой важный плезиоморфный признак, как наличие зубцов на бедрах (хотя бы у примитивных представителей), сближающих Clytostilini с Attelabinae. Из трех подтриб данной трибы, самой примитивной является Allapoderina. Clytostilina и Pseudophrysina - небольшие, специализированные группы. Можно предположить, что эта триба дала начало сестринским Hoplapoderini и Apoderini.

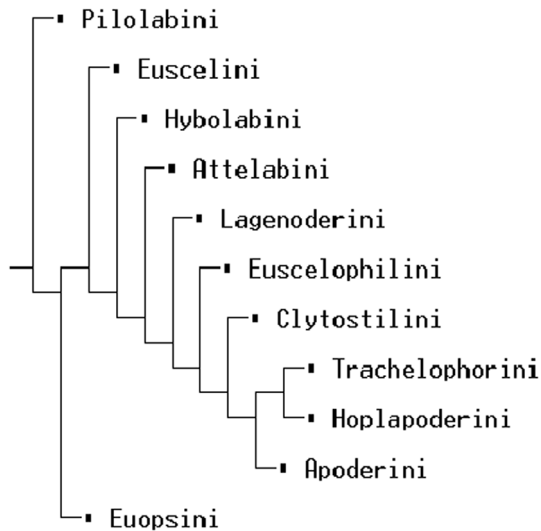


Рис. 1. Кладограмма филогенетических связей семейства Attelabidae.

Hoplapoderini - распространены также широко, как Clytostilini, что подтверждает их ранее возникновение, по сравнению с Trachelophorini и Apoderini. Важнейшая аутапоморфия этой трибы - расположение наибольшей высоты головы обычно у основания. Наиболее плезиоморфные формы относятся к близким подтрибам Afroapoderina и Paratomapodeina и распространены в Африке. Большинство родов этих подтриб объединяют такие плезиоморфные черты, как отсутствие лопастей на перовом вентрите, отсутствие шипов на надкрыльях и часто слабо выраженный аутапоморфный признак расположения наибольшей высоты головы.

От Paratomapoderina, на Мадагаскаре образовалась локальная уникальная триба Trachelophorini. Ранее считалось, что помимо Мадагаскара, ее представители распространены в Азии. Детальное изучение всех признаков, позволило установить, что сходство мадагаскарских и азиатских родов объясняется параллелизмами. Аутапоморфией Trachelophorini является строение резкой у обоих полов пронотальной перетяжки.

Наиболее разнообразна триба Apoderini, обладающая наивысшим индексом продвинутости (31) и характеризуется несколькими аутапоморфиями: пронотальной

перетяжкой центрокоринويدного типа, имеющимися у большинства видов лопастьями на первом вентрите и почти прямыми боками переднеспинки. Распространена она преимущественно в Восточной Палеарктике и Индо-Малайской области, хотя два рода заходят в Западную Палеарктику. Эта триба подразделяется на 7 подтриб: Pseudocynotrachelina, Apoderina, Opanassenkoviina, Leptapoderina, Centrocorynina, Cynotrachelina и Anisonychina. Наиболее филогенетически близки подтрибы Apoderina, Opanassenkoviina, Leptapoderina и Anisonychina, образующие первую группу, а также Centrocorynina и Cynotrachelina, выделяемые во вторую группу. Pseudocynotrachelina занимающая обособленно положение в трибе проявляет наибольшее сходство со второй группой и возможно является сестринской к ней.

Таким образом, можно сделать вывод, что Attelabidae – это семейство, вероятно произошедшее от белидообразных форм вследствие изменения образа жизни, а именно перехода к сворачиванию листьев. Оно подразделяется на два хорошо обособленных подсемейства Attelabinae и Apoderinae, из которых последнее характеризуется наибольшим количеством апоморфии.

Работа поддержана грантом Лаврентьевского конкурса молодежных проектов СО РАН.

Литература:

1. Легалов А.А. Происхождение и филогенетические связи жуков–трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. – Новосибирск, 2002.– Вып. 2. – С. 104–111.
2. Kuschel G. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies // Memoirs of the Entomological Society of Washington, 1995. – № 14. P. 5–33.
3. Morrone J.J. The impact of cladistics on weevil classification, with a new scheme of families and subfamilies (Coleoptera: Curculionoidea) // Trends in Entomology, 1997. – № 1. P. 129–136.
4. Riedel A. Taxonomy, phylogeny, and zoogeography of the weevil genus *Euops* (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea) in the Papuan Region. Ph.Diss. Muenchen, 2002. – 216 pp.
5. Thompson R.T. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with a key to major groups // Journal of Natural History, 1992. – Vol. 26. P. 835–891.
6. Voss E. Die Unterfamilie Camarotinae, ihre Beziehungen zur Familie Attelabidae sowie ein Versuch, die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der letzteren zur Darstellung zu bringen (Coleoptera Curculionidae) // Entomologische Abhandlungen, 1965. – Bd. 32. № 11. S. 222–244.