

УДК 595.768.1

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ РИНХИТИД И ТРУБКОВЕРТОВ (COLEOPTERA, RHYNCHITIDAE, ATTELABIDAE)

© 2005 г. А. А. Легалов

Сибирский зоологический музей, Институт систематики
и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091

Поступила в редакцию 12.02.2004 г.

Большинство видов изучаемых жуков развивается на ограниченном круге растений: на 1 или 2 родах одного семейства, реже – двух близких семейств). Отдельные представители ринхитид (главным образом листоверты) и трубкавертов заселяют несколько семейств, что связано с повышенными возможностями развития личинок в мертвых тканях растений.

Долгоносики-ринхитиды и трубкаверты – облигатные фитофаги. В мировой фауне известно около 1110 видов Rhynchitidae и около 1000 видов Attelabidae (Легалов, 2003). Жуки широко распространены, но большинство видов сосредоточено в субтропическом и тропическом поясах. Развитие личинок связано с вегетативными и генеративными частями растений. Многие виды сворачивают из листьев трубки, в которых помещаются личинки, имаго во время дополнительного питания также кормятся на растениях. Трофические связи семейств изучены еще слабо. В этой связи задачей настоящей работы было выявление этих связей, а также анализ заселенности семейств растений в зависимости от их регионального распределения, эволюционной продвинутости и биологических особенностей ринхитид и трубкавертов. Список видов и кормовых растений опубликован в работе Легалова (2003), где анализируются трофические связи личинок и имаго с разными группами кормовых растений. Помимо наблюдений автора, данные о трофических связях заимствованы из литературных источников (см. список литературы).

Трофические связи ринхитид

Трофические связи ринхитид мировой фауны

Семейство Rhynchitidae связано с 49 семействами растений. Наибольшее число видов (рис. 1) развивается на Rosaceae, Fagaceae и Betulaceae (порядка 20, 15 и 12%, соответственно), в сумме составляя около 50% фауны. На Salicaceae отмечено 6% видов, но Fabaceae – свыше 5%. Следовательно, основу (62.1%) мировой фауны ринхитид составляют виды, связанные с пятью семействами растений, оставшаяся часть видов развивается на растениях из 43 семейств – в среднем по 2 вида на одно семейство кормовых растений. Кормовой базой только ринхитид являются 25 (51%), рассматриваемого флористического состава семейств рас-

тений (Berberidaceae, Bombaceae, Cistaceae, Clusiaceae, Cupressaceae, Dioscoreaceae, Elaeagnaceae, Hamamelidaceae, Illiciaceae, Juglandaceae, Menispermaceae, Mimosaceae, Moraceae, Myricaceae, Myrsinaceae, Oleaceae, Onagraceae, Pinaceae, Platanaceae, Podocarpaceae, Rhamnaceae, Sonneratiaceae, Symlocaceae, Tamaricaceae и Vitaceae). На растениях из этих семейств питаются свыше 18% видов Rhynchitidae.

Поскольку пищевые связи этих жуков в различных физико-географических поясах изучены неравномерно, был проведен отдельный анализ температурной (северного умеренного пояса) и тропической (экваториального, субэкваториальных, тропических и субтропических поясов) фаун.

Трофические связи ринхитид умеренного пояса

В умеренном поясе отмечены связи ринхитид с 36 семействами растений. На первом месте, как в мировом масштабе, находятся виды, связанные с Rosaceae, Fagaceae и Betulaceae (26, 25 и 11%, соответственно), причем количество видов на семействе Betulaceae несколько уменьшается (7.4% против 12.5%). Таким образом, виды, развивающиеся на растениях этих трех семейств, образуют основу фауны умеренного пояса, составляя более

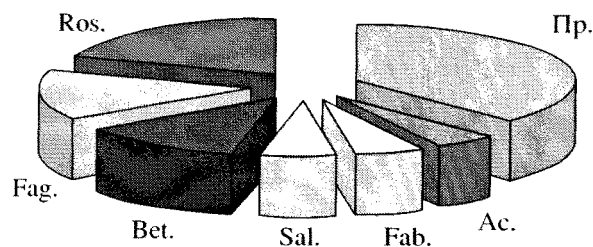


Рис. 1. Связи ринхитид с семействами растений: Ас. – Aceraceae, Sal. – Salicaceae, Bet. – Betulaceae, Fag. – Fagaceae, Ros. – Rosaceae, Пр. – Прочие.

60%. Виды, связанные с оставшимися 32 семействам кормовых растений, имеют меньшее значение в структуре фауны. В среднем на каждом из них развивается по 2 вида ринхитид (1%).

Трофические связи ринхитид тропического пояса

В тропической фауне с температурной можно заметить некоторое сокращение числа семейств кормовых растений – с 36 до 33. Отсутствуют виды, связанные с 13 семействами (*Dioscoreaceae*, *Elaeagnaceae*, *Illiciaceae*, *Juglandaceae*, *Lamiaceae*, *Magnoliaceae*, *Malvaceae*, *Menispermaceae*, *Onagraceae*, *Pinaceae*, *Platanaceae*, *Ranunculaceae* и *Rhamnaceae*), но добавляются те, которые связаны с 10 другими семействами растений хозяев (*Annonaceae*, *Combretaceae*, *Euphorbiaceae*, *Hamamelidaceae*, *Moraceae*, *Myrsinaceae*, *Orchidaceae*, *Podocarpaceae*, *Sonneratiaceae* и *Sterculiaceae*), причем с первыми связано почти 7% температурной фауны, а со вторыми около 11% тропической. В структуре фауны наблюдаются и другие отличия. Суммарная доля видов на *Rosaceae* и *Fagaceae* снижается до 32% и становится практически такой же, как для всей фауны ринхитид. Довольно высока доля видов, развивающихся на растениях из семейств *Fabaceae* и *Betulaceae* (по 7%), а также на *Vitaceae* и *Myrtaceae* (по 6%). С остальными 27 семействами в тропиках связана почти половина (43%) фауны ринхитид.

Особенности трофических связей ринхитид умеренного и тропического поясов

Следовательно, в обеих рассматриваемых зонах большинство ринхитид связано с семействами *Rosaceae*, *Fagaceae* и *Betulaceae*. В умеренном поясе с этими семействами связана половина видов, во втором – только треть. С 23 семействами (*Aceraceae*, *Anacardiaceae*, *Asteraceae*, *Berberidaceae*, *Betulaceae*, *Cistaceae*, *Cupressaceae*, *Ericaceae*, *Fabaceae*, *Fagaceae*, *Lauraceae*, *Mimosaceae*, *Myricaceae*, *Myrtaceae*, *Oleaceae*, *Polygonaceae*, *Rosaceae*, *Salicaceae*, *Symplocaceae*, *Tamaricaceae*, *Tiliaceae*, *Ulmaceae* и *Vitaceae*) связаны ринхитиды обеих фаун, однако в тропиках и субтропиках на них развивается меньшее число видов. На 25 семействах (*Berberidaceae*, *Bombaceae*, *Cistaceae*, *Clusiaceae*, *Cupressaceae*, *Dioscoreaceae*, *Elaeagnaceae*, *Hamamelidaceae*, *Illiciaceae*, *Juglandaceae*, *Menispermaceae*, *Mimosaceae*, *Moraceae*, *Myricaceae*, *Myrsinaceae*, *Oleaceae*, *Onagraceae*, *Pinaceae*, *Platanaceae*, *Podocarpaceae*, *Rhamnaceae*, *Sonneratiaceae*, *Symplocaceae*, *Tamaricaceae*, *Vitaceae*), составляющих 37.3% всех семейств растений, включенных в нашу работу, из видов *Rhynchitidae* и *Attelabidae* зарегистрированы представители первого семейства.

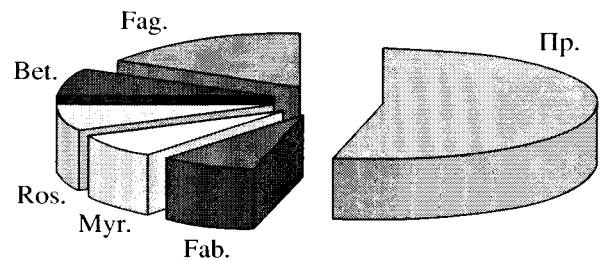


Рис. 2. Связи трубкавертов с семействами растений (сокращения – как на рис. 1).

Трофические связи трубкавертов

Трофические связи трубкавертов мировой фауны

Представители семейства *Attelabidae* отмечены на 44 семействах растений, из которых на 20 (свыше 45% флористического состава) *Rhynchitidae* не развиваются. С этими семействами (*Arecaceae*, *Aristolochiaceae*, *Caprifoliaceae*, *Celastraceae*, *Celtidaceae*, *Clethraceae*, *Comaceae*, *Ebenaceae*, *Eleocarpaceae*, *Hydrangeaceae*, *Lecythidaceae*, *Melastomataceae*, *Myrsinaceae*, *Rubiaceae*, *Smilacaceae*, *Staphyleaceae*, *Styracaceae*, *Theaceae*, *Urticaceae* и *Verbenaceae*) связано 16% видов трубкавертов.

Виды, связанные с *Fagaceae* (16.1%) превышают все остальные группы (рис. 2). Более, чем по 7% видового состава трубкавертов зарегистрировано на семействах *Betulaceae*, *Rosaceae*, *Myrtaceae* и *Fabaceae* (в среднем по 7–8%). Виды последних пяти семейств являются основой мировой фауны трубкавертов, составляя более 46%. Структура пищевых связей трубкавертов значительно отличается от суммарных данных для ринхитид и трубкавертов (см. ниже), что выражается в уменьшении значения *Rosaceae* (15% у ринхитид и трубкавертов и 8% у трубкавертов) почти вдвое и увеличении роли *Myrtaceae* (4% и 7%, соответственно). С прочими 39 семействами растений связано почти 54% видов трубкавертов, причем на 21 (около 48% всех рассматриваемых семейств) развивается по 1 виду.

Трофические связи трубкавертов умеренного пояса

В умеренном поясе трубкаверты отмечены на растениях 16 семейств, из которых только 4 (*Lamiaceae*, *Staphyleaceae*, *Ulmaceae* и *Urticaceae*, составляющим 25%), не входят в число кормовых растений в тропиках и субтропиках. Больше половины видов (до 58%) зарегистрировано на *Fagaceae*, *Betulaceae* и *Ulmaceae* (24, 21 и 13%, соответственно). От 2 до 4 видов живет на семействах *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Urticaceae* и *Polygonaceae*. На остальных 9 семействах отмечено по 1 виду.

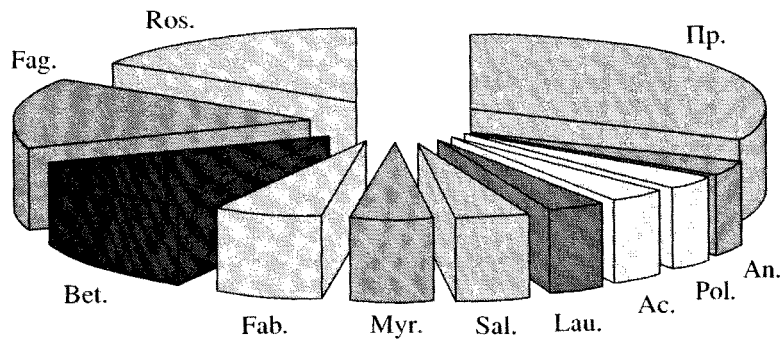


Рис. 3. Связь ринхитид и трубоквертов с семействами растений (сокращения – как на рис. 1).

Трофические связи трубоквертов тропического пояса

В тропиках и субтропиках число семейств, на которых питаются трубокверты, увеличивается в 2 раза (32 семейства). Резко возрастает доля (до 63% флористического состава) 20 семейств (Aceraceae, Annonaceae, Arecaceae, Aristolochiaceae, Asteraceae, Combretaceae, Cornaceae, Ebenaceae, Eleocarpaceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Lecythidaceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Orchidaceae, Salicaceae, Sterculiaceae, Theaceae и Verbenaceae), с которыми связаны только тропические трубокверты. Более, чем по 10 видов трубоквертов (всего 36%) отмечено на семействах Myrtaceae, Fagaceae и Rosaceae (17, 10 и 8% соответственно). Почти столько же видов кормится на растениях семейств Fabaceae, Polygonaceae, Betulaceae, Anacardiaceae, Lauraceae и Combretaceae (в среднем по 4–7%). Виды, связанные с этими 9 семействами растений-хозяев, формируют основу (более 70%) тропической фауны трубоквертов. От 2 до 4 видов отмечено на 9 семействах, по 1 виду развивается на растениях из 14 семейств.

Особенности трофических связей трубоквертов умеренного и тропического поясов

Сравнивая рассмотренные фауны, можно отметить, что основу (до 58%) видового состава трубоквертов умеренной фауны составляют формы, живущие на Fagaceae, Betulaceae и Ulmaceae, тогда как в тропиках и субтропиках фаунообразующими (71%) являются виды, развивающиеся на большом количестве семейств (9). Таксоны, с которыми связано 2–4 вида трубоквертов, составляют большую долю в умеренном поясе, чем в субтропическом и тропическом поясах (57 и 44%, соответственно), хотя такими таксонами более богаты тропики (14 семейств), чем умеренный пояс (9 семейств). Доля семейств, с которыми связано по 1 виду трубоквертов, примерно одинакова в обоих поясах (25% и 28%). На 12 семействах (Anacardiaceae, Betulaceae, Celtidaceae, Clethra-

ceae, Fabaceae, Fagaceae, Magnoliaceae, Polygonaceae, Rosaceae, Smilacaceae, Styracaceae, Tiliaceae) трубокверты живут практически повсеместно, хотя виды, связанные с ними, составляют в тропической фауне 52%, а в умеренной – 79%. Разница в пищевых связях этих фаун гораздо значительнее, чем у ринхитид, что объясняется бедностью умеренной фауны трубоквертов.

Трофические связи ринхитид и трубоквертов

Трофические связи ринхитид и трубоквертов мировой фауны

К настоящему времени (Легалов, 2003) установлены связи ринхитид и трубоквертов с 67 семействами растений (таблица). На 3 семействах (Pinaceae, Cupressaceae и Podocarpaceae) голосеменных подкласса Pinidae развиваются 1.9% родов и 1.3% видов этих жуков (таблица). Остальные рода (98.1%) и виды (98.7%) ринхитид и трубоквертов, рассмотренных совместно, связаны с двумя классами покрытосеменных растений. Наиболее богатая фауна отмечена на семействах Fagaceae и Rosaceae (по 15%) из двух довольно отдаленных порядков Fagales и Rosales (таблица). Всего с этими семействами связано более трети видового состава Rhynchitidae и Attelabidae (рис. 3). На втором месте находятся виды, ассоциированные с семейством Betulaceae (11%), которое близко к Fagaceae. Виды, отмеченные на Fabaceae располагаются на четвертом месте (6.2%). Достаточно высока доля ринхитид и трубоквертов на Myrtaceae и Salicaceae (по 4%). С этими шестью семействами растений связано более половины (56%) видов изучаемых жуков (рис. 3). На семействах Lauraceae, Aceraceae, Polygonaceae и Anacardiaceae (по 3%) развиваются более, чем по 10 видов. С каждым из 6 семейств (Euphorbiaceae, Tiliaceae, Aceraceae, Vitaceae, Combretaceae и Ulmaceae) связано более 1% (или 5 видов) ринхитид и трубоквертов. От 1 до 4 видов (1%) зарегистрировано на 51 семействе растений, при этом всего на них питаются 20% представителей Rhynchitidae и Attelabidae.

Таблица. Окончание

Растения			Жуки			
1	2	3	4	5	6	7
Подкласс	Порядок	Семейство	Род	%	Вид	%
Asteridac	Myrtales	Lythraceae	2	0.7	2	0.5
		Sonneratiaceae	2	0.7	2	0.5
		Combretaceae	5	1.8	8	1.9
		Lecythidaceae	1	0.4	3	0.7
		Myrtaceae	10	3.6	19	4.4
		Melastomataceae	1	0.4	1	0.2
		Onagraceae	1	0.4	1	0.2
	Rutales	Anacardiaceae	11	4	12	2.8
	Sapindales	Staphyleaceae	1	0.4	1	0.2
		Aceraceae	8	2.9	13	3
	Cornales	Cornaceae	1	0.4	1	0.2
	Celastrales	Celastraceae	1	0.4	1	0.2
	Rhamnales	Rhamnaceae	2	0.7	2	0.5
		Vitaceae	3	1.1	7	1.6
	Elaeagnales	Elaeagnaceae	1	0.4	1	0.2
	Oleales	Oleaceae	3	1.1	3	0.7
	Gentianales	Rubiaceae	1	0.4	1	0.2
	Dipsacales	Caprifoliaceae	1	0.4	1	0.2
	Lamiales	Verbenaceae	1	0.4	1	0.2
		Lamiaceae	2	0.7	2	0.5
Asterales		Asteraceae	3	1.1	7	1.6
Liliidae	Smilacales	Smilacaceae	1	0.4	2	0.5
		Dioscoreaceae	1	0.4	1	0.2
Arecidae	Orchidales	Orchidaceae	2	0.7	2	0.5
	Arecales	Arecaceae	1	0.4	1	0.2

Примечание. Система растений приводится согласно работам Тахтаджяна (1966), Тахтаджяна и др. (1978, 1980, 1981, 1982), а также Абрамова и др. (2001).

По распространению семейства кормовых растений можно разделить на группы – температурные, тропические и космополитические. Изучаемые жуки связаны с 37 преимущественно тропическими семействами (Anacardiaceae, Annonaceae, Arecaceae, Aristolochiaceae, Bombaceae, Clethraceae, Clusiaceae, Combretaceae, Dioscoreaceae, Ebenaceae, Eleocarpaceae, Euphorbiaceae, Hamamelidaceae, Illiaceae, Lauraceae, Lecythidaceae, Lythraceae, Magnoliaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Mimosaceae, Moraceae, Myrsinaceae, Myrtaceae, Orchidaceae, Podocarpaceae, Rhamnaceae, Rubiaceae, Sonneratiaceae, Sterculiaceae, Styracaceae, Symplocaceae, Theaceae, Tiliaceae, Urticaceae, Verbenaceae и Vitaceae). Перечисленные таксоны составляют более половины (55%) всех семейств, на которых обитают изучаемые долгоносики. Однако на них разви-

вается только треть ринхитид и трубновертов (35% родов и 28% видов). Гораздо больше жуков (около 50% родов и до 54% видов) отмечено на 25 (37% всех семейств) космополитических семействах Aceraceae, Asteraceae, Berberidaceae, Caprifoliaceae, Celastraceae, Celtidaceae, Cistaceae, Cornaceae, Cupressaceae, Elaeagnaceae, Ericaceae, Fabaceae, Fagaceae, Hydrangeaceae, Juglandaceae, Lamiaceae, Myricaceae, Oleaceae, Platanaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Smilacaceae, Staphyleaceae, Tamaricaceae и Ulmaceae. Наиболее бедна фауна (15% – роды и 18% – виды) встречается на 6 температурных (8% всех семейств) семействах Betulaceae, Onagraceae, Pinaceae, Polygonaceae и Salicaceae. Интересные данные получены при расчете среднего количества видов ринхитид и трубновертов на одно семейство растений. Максимальное число видов (16 ви-

дов, или 3.6%) отмечено на семействах, распространенных преимущественно в умеренном поясе, на космополитических зарегистрировано по 9 видов (2%) и всего по 3 вида (1%) – на тропических. Таким образом, наибольшее число видов изучаемых жуков развивается на космополитических и тропических семействах растений, хотя последние составляют половину всех семейств, с которыми зарегистрированы связи ринхитид и трубкавертов.

Наиболее обширны связи (таблица) у ринхитид и трубкавертов с двудольными растениями (94%), особенно из довольно продвинутых подклассов Rosidae (40%) и Hamamelididae (31%). Рассматриваемые жуки связаны главным образом с порядками Fagales, Rosales и Myrtales. Виды, развивающиеся на семействах этих порядков, составляют почти половину всей фауны. На однодольных развиваются всего 5% изучаемых жуков, преимущественно из семейства Attelabidae. С 1.3% голосеменных связаны только представители семейства Rhynchitidae, относящиеся в основном к примитивным группам.

В трофических связях родов (таблица) ринхитид и трубкавертов можно отметить некоторые особенности. Количество родов на Betulaceae и Fabaceae практически одинаково. Затем следуют виды, отмеченные на Polygonaceae и Anacardiaceae, с которыми связано по 4% родов. Всего на семействах Fagaceae, Betulaceae, Fabaceae, Polygonaceae и Anacardiaceae отмечено 52% родов, что меньше, чем доля видов (62%). Более 1% или 3 рода изучаемых жуков развивается на 15 семействах, с 29 семействами связано по одному роду.

Сопоставляя кормовые связи ринхитид и трубкавертов, можно отметить, что у первых спектр семейств, на которых они развиваются, шире (49), чем у вторых (44). Притом доля связей с семействами, на которых развиваются либо одно, либо другое семейство этих жуков, также выше у ринхитид (51% рассмотренных семейств растений), чем у трубкавертов (43% рассмотренных семейств растений), но развивается на них примерно одинаковая доля видов (18% в ринхитидах и 16% в трубкавертах). Представители как ринхитид, так и трубкавертов зарегистрированы на 24 семействах (Aceraceae, Anacardiaceae, Annonaceae, Asteraceae, Betulaceae, Combretaceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Fagaceae, Lamiaceae, Lauraceae, Lythraceae, Magnoliaceae, Malvaceae, Myrtaceae, Orchidaceae, Polygonaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Salicaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae и Ulmaceae), причем на этих семействах отмечен наиболее богатый видовой состав изучаемых жуков. Основу фауны ринхитид (рис. 1) составляют виды, связанные с 6 семействами (на каждом отмечено более 10 видов жуков), а трубкавертов (рис. 2) – с 5 семействами. При этом одним из основных кормо-

вых семейств для обеих групп являются Fagaceae. Богаты фауны ринхитид и трубкавертов на Rosaceae и Betulaceae. При дальнейшем изучении пищевых связей, вероятно, спектр семейств будет расширен.

Трофические связи ринхитид и трубкавертов умеренного пояса

Представители температурной фауны развиваются на 42 семействах растений. При этом только в умеренном поясе выявлены трофические связи с 14 семействами (Dioscoreaceae, Elaeagnaceae, Illiciaceae, Juglandaceae, Lamiaceae, Malvaceae, Menispermaceae, Onagraceae, Pinaceae, Platanaceae, Ranunculaceae, Rhamnaceae, Staphyleaceae и Urticaceae). На эти семейства приходится 7% видовой состава ринхитид и трубкавертов. В структуре температурной фауны этих жуков, как и в общем анализе, на первом месте находятся виды Rosaceae, Fagaceae и Betulaceae (22, 20 и 16%, соответственно). Как видим, по сравнению с мировым уровнем, количество видов жуков на первых двух семействах значительно увеличивается, Betulaceae – снижается. Важно отметить, что виды, связанные с этими 3 семействами, составляют основу температурной фауны (58%), тогда как при анализе всего видовой состава их доля гораздо ниже (41%). С каждым из оставшихся 39 семейств, в среднем связано по 3 вида (1% фауны) жуков. Наибольшим количеством видов ринхитид и трубкавертов, на данных семействах, характеризуются Salicaceae, Aceraceae, Ulmaceae и Fabaceae, на которых развиваются от 8 до 14 видов. Следовательно, в температурной фауне три четверти видов связаны с 7 семействами (17% рассмотренного флористического состава), а с 35 семействами растений (83% рассмотренного флористического состава) – всего четверть ринхитид и трубкавертов.

Трофические связи ринхитид и трубкавертов тропического пояса

В тропической фауне наблюдается расширение спектра кормовых семейств (с 42 до 47), а также изменение их качественного состава. В тропической фауне отсутствуют виды, развивающиеся на 14 преимущественно космополитических или температурных семействах, но добавляются виды (17%), связанные с семействами Annonaceae, Arecaceae, Aristolochiaceae, Combretaceae, Cornaceae, Ebenaceae, Eleocarpaceae, Euphorbiaceae, Hamamelidaceae, Lecythidaceae, Melastomataceae, Moraceae, Myrsinaceae, Orchidaceae, Podocarpaceae, Sonneratiaceae, Sterculiaceae, Theaceae и Verbenaceae, достигающими наибольшего разнообразия в тропиках и субтропиках. В структуре видовой состава кормовых растений тропиков, по сравнению с температурной фауной наблюдаются и другие изме-

нения. Доля видов на Rosaceae и Fagaceae снижается до 39% и становится практически такой же, как для всей фауны, причем число видов, связанных с Fagaceae увеличивается и выходит на первое место (17%), а с Rosaceae снижается почти в два раза (13%). Такое обилие видов ринхитид и трубоквертов на этих семействах объясняется космополитическим распространением Fagaceae и Rosaceae. Вероятно, ситуация с ринхитидами и трубоквертами на Rosaceae, из-за уменьшения числа видов последних к экватору, изменяется в тропиках, но из-за тесных связей субтропической и тропической фауны ринхитид и трубоквертов провести такой анализ пока не представляется возможным. В тропической фауне довольно высока доля видов на космополитических семействах Fabaceae (8%) и Betulaceae (7%), а также на преимущественно тропическо-субтропических Myrtaceae (8%) и Lauraceae (5%). С остальными 41 семейством связана почти половина фауны (44%) ринхитид и трубоквертов. Более 5 видов отмечено на 6 семействах растений. На оставшихся 35 семействах зарегистрировано от 1 до 4 видов. Отмечу, что почти с 40% семейств растений связано по одному виду, а с 23% – по два.

Особенности трофических связей ринхитид и трубоквертов умеренного и тропического поясов

Сопоставление полученных данных показало, что наиболее богатая фауна ринхитид и трубоквертов как в умеренном поясе, так и в тропиках и субтропиках связана с широко распространенными семействами Rosaceae и Fagaceae, а также с космополитическим Betulaceae. В умеренном поясе в качестве кормовых растений ринхитид и трубоквертов возрастает значение Salicaceae и Aceraceae, в то время как роль Fabaceae, Myrtaceae и Lauraceae довольно высока Rhynchitidae и Attelabidae только в тропиках. На растениях 28 семейств (Aceraceae, Anacardiaceae, Asteraceae, Berberidaceae, Betulaceae, Celtidaceae, Cistaceae, Clethraceae, Cupressaceae, Ericaceae, Fabaceae, Fagaceae, Lauraceae, Magnoliaceae, Mimosaceae, Myricaceae, Myrtaceae, Oleaceae, Polygonaceae, Rosaceae, Salicaceae, Smilacaceae, Styracaceae, Symplocaceae, Tamaricaceae, Tiliaceae, Ulmaceae и Vitaceae) ринхитиды и трубокверты развиваются в обоих поясах, однако, доля видов, связанных с ними, несколько выше в температурной фауне (93%), по сравнению с тропической (83%). К особенностям температурной фауны можно отнести то, что ее основу составляют виды, питающиеся на 3 семействах растений (58%), тогда как в тропической и мировой фаунах фаунообразующими являются виды, связанные с 6 семействами (56 и 60%, соответственно).

Диапазон трофических связей

Диапазон трофических связей различен у разных видов ринхитид и трубоквертов. Большинство видов (77%) ринхитид развиваются на видах 1 семейства кормовых растений. 19% видов отмечено на растениях 2 или 3 семейств. Только у 5% ринхитид обнаружены связи с 4–9 кормовыми семействами. Это представители главным образом рода *Byctiscus*. По одному виду с такими широкими пищевыми связями зарегистрировано в родах *Eugnamptus*, *Deporaus*, *Temnocerus* и *Neocoenorrhinus*. У трубоквертов ситуация аналогичная. Наибольшее количество видов (84%) связано с 1 семейством растений. Гораздо меньше (9%) их отмечено на 2 семействах. На 3 семействах зарегистрировано развитие всего 4% трубоквертов. Только представители подсемейства *Apoderinae* могут жить на 4 и более семействах растений. Согласно проведенному анализу, подавляющее большинство видов (80%) ринхитид и трубоквертов развивается только на одном семействе растений, чаще всего на нескольких близких родах. На 2 или 3 семействах отмечено 16% изучаемых жуков. Только 4% фауны способны развиваться на многих семействах (от 4 до 9). К этой группе принадлежат в основном виды, сворачивающие листья.

Почти две трети (58%) фауны ринхитид связано с одним родом растений. Количество видов, связанных с 2–5 родами, также довольно значительно (36%), в то время как видов, развивающихся на более чем 6 родах, всего 6%. Специализация трубоквертов еще выше, чем ринхитид; так, у них 75% видов связаны с 1 родом растений. На 2 или 3 родах отмечено 18% видов. С 4–8 родами растений связано всего 6% видов. Рассматривая ринхитид и трубоквертов, можно отметить, что доля монофагов среди них составляет 65%. Пятая часть видов успешно развивается на 2 или 3 родах. Только 12% видового состава приспособилась к растениям 4–12 родов.

Таким образом, изучаемые жуки в основной массе приспособились к развитию на небольшом количестве растений, как правило, на 1 или 2 родах одного семейства, реже – двух близких семейств. Отдельные представители продвинутых групп (главным образом листовертвы) сумели заселить несколько, иногда далеких друг от друга, семейств растений. Для данных видов в первую очередь имеет значение не кормовая порода, а та часть растения, в которой происходит развитие личинки. Это можно объяснить тем, что личинки развиваются в мертвых тканях растений, поскольку самка подгрызает проводящие пучки и часть растения с отложенными в него яйцами погибает. Однако даже эти полифаги имеют предпочитаемые растения.

Наибольшее число видов изучаемых жуков развивается на космополитических и тропических семействах растений. Самая богатая фауна ринхитид и трубковертов во всех поясах отмечена на широко распространенных семействах Rosaceae и Fagaceae, а также на космополитических Betulaceae. В умеренном поясе в качестве кормовых растений возрастает роль Salicaceae и Aceraceae; Fagaceae, Myrtaceae и Lauraceae имеют большое значение в питании тропических видов. Спектр кормовых семейств шире (49) у ринхитид по сравнению с трубковертами (44).

Таким образом, появившиеся в раннем мелу (Абрамов и др., 2001) и, вероятно, вызвавшие меловой биоценологический кризис, цветковые растения оказали сильнейшее воздействие на насекомых (Жерихин, 1980). Именно возникшее в них разнообразие форм цветковых (около 250 тыс. современных видов) явилось основой образования различных экологических групп ринхитид и трубковертов, позволившие заселить различные части растений. Особенно важным при этом было возникновение листовой пластики, которую жуки начали сворачивать для обеспечения успешного развития личинок. Все это привело к возникновению в Палеогене многих новых триб в ринхитидах и формированию нового семейства трубковертов, полностью перешедшего на сворачивание листьев. Таким образом, именно возможность развития на покрытосеменных растениях оказала огромное воздействие на эволюцию ринхитид и трубковертов, обеспечив их многообразие.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит всех коллег, оказавших помощь при выполнении работы. Работа поддержана грантом Лаврентьевского конкурса молодежных проектов СО РАН № 70, премией Европейской Академии для молодых ученых России за 2003 г., грантом Фонда содействия отечественной науке за 2004 г. и грантом РФФИ № 04-04-48727-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов И.В., Абрамов И.И., Агапонов Н.П. и др., 2001. Биология: Большой энциклопедический словарь / Ред. Гиляров М.С. М.: Большая Российская энциклопедия. 864 с.
- Азарова Н.А., 1974. Долгоносики-трубковерты (Coleoptera, Attelabidae) Курильских островов // Энт. мол. обозрение. Т. 53. Вып. 4. С. 783–790. – 1981. Материалы к фауне и экологии некоторых видов жуков-трубковертов (Coleoptera, Attelabidae) Приморского края // Новые сведения о насекомых Дальнего Востока. Владивосток. С. 36–42.
- Азарова Н.А., Купянская А.Н., 1972. Долгоносики-трубковерты (Coleoptera, Attelabidae) в городских и пригородных насаждениях Приморского края // Роль насекомых в лесных биоценозах Приморья. Владивосток. С. 39–149.
- Дубеико Л.Н., Маликова Г.Е., 1989. Жесткокрылые Маломорских островов // Насекомые и паукообразные Сибири. Иркутск. С. 6–33.
- Егоров А.Б., 1996. Сем. Rhynchitidae – ринхитиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Владивосток. Т. 3. Ч. 3. С. 199–215.
- Жерихин В.В., 1980. Насекомые в экосистемах суши // Историческое развитие класса Насекомых. М.: Наука. С. 189–224.
- Исаев А.Ю., Савицкий М.Ю., 1999. Материалы к познанию жуков-зерновок (Coleoptera: Chrysomeloidea, Bruchidae) и долгоносикообразных жуков (Curculionidae: Urodonidae (Bruchellidae), Nemonychidae, Anthribidae, Attelabidae) Ульяновской области // Естественно-научные исследования в Симбирско-Ульяновском крае на рубеже веков. Ульяновск. С. 95–100.
- Легалов А.А., 2003. Таксономия, классификация и филогения ринхитид и трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) мировой фауны. Новосибирск. CD-R. 733 с. (641 Мб).
- Тахтаджян А.Л., 1966. Система и филогения цветковых растений. М.–Л.: Наука. 611 с.
- Тахтаджян А.Л., Артюшенко З.Т., Грудзинская И.А. и др., 1981. То же // Там же. Т. 6. 543 с.
- Тахтаджян А.Л., Грубов В.И., Грушицкий И.В. и др., 1980. Цветковые растения // Там же. Т. 5. Ч. 1. 430 с.
- Тахтаджян А.Л., Лазаренко А.С., Грушицкий И.В. и др., 1978. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 4. 447 с.
- Тахтаджян А.Л., Федоров А.А., Буданцев Л.Ю. и др., 1981. То же // Там же. Ч. 2. С. 511 с.
- Тер-Минасян М.Е., 1955. Сем. Attelabidae – трубковерты // Вредители леса. Т. 2. М.–Л. Изд-во АН СССР. С. 581–592.
- Dieckmann L., 1974. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Curculionidae (Rhinomacerinae, Rhynchitinae, Attelabinae, Apoderinae) // Beiträge zur Entomologie. Bd. 24. № 1–4. S. 5–54.
- Erol T., 1994. Türkiye Attelabidae (Coleoptera) familyası türleri üzerinde faunistik ve sistematik çalışmalar. i–iii // Turk. ent. Derg. T. 18. № 1–3. P. 41–50, 89–102, 175–192.
- Garcia M., Andrezza R., Ronchi-Teles B., Pamplona., 1997. Ocorrência e danos de *Hybolabus amazonicus* Voss e *H. columbinus* Voss (Coleoptera, Attelabidae) em castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa* Humb. et Bonpl., Lecythidaceae) // Anais Soc. Entomol. Brasil. V. 26. № 1. P. 313–315.
- Gardner J.C.M., 1934. Immature stages of Indian Coleoptera (Curculionidae) // Indian forest records. V. 20. № 2. P. 1–49.
- Hamilton R.W., 1971. The genus *Pselaphorhynchites* (Coleoptera: Rhynchitidae) in America, North of Mexico // Ann. Entomol. Soc. Amer. № 64. P. 982–996. – 1974.

- The genus *Haplorhynchites* (Coleoptera: Rhynchitidae) in America, North of Mexico // *Ibid.* № 67. P. 787–794. – 1983. A new subgenus of *Auletobius* Desbrochers // *Southwestern Entomologist*. V. 8. № 1. P. 67–72. – 1983a. Biological data on two North American Rhynchitids (Coleoptera: Curculionoidea) associated with the sweet fern, *Comptonia peregrina* L., with description, illustrations, and comparisons of their immature stages // *J. Kansas Entomol. Soc.* V. 56. № 4. P. 511–522. – 1985. The genus *Merhynchites* in America, North of Mexico // *Southwestern Entomologist*. V. 10. № 10. P. 49–64. – 1990. A revision of the weevil genus *Eugnamptus* Schoenherr (Coleoptera: Rhynchitidae) in America north of Mexico // *Transact. Amer. Entomol. Soc.* V. 115. № 4. P. 475–502. – 1994. Revision of the New World genus *Pilolabus* Jekel (Coleoptera: Attelabidae) // *Ibid.* V. 120. № 4. P. 369–411. – 1997. A new species of *Euscelus* Schoenherr from Mexico (Coleoptera: Attelabidae) // *Coleopterists Bull.* V. 51. № 4. P. 364–370. – 1998. Taxonomic revision of the New World Pterocolinae (Coleoptera: Rhynchitidae) // *Transact. Amer. Entomol. Soc.* V. 124. № 3 + 4. P. 203–269. – 2001. New species of *Euscelus* Schoenherr (Coleoptera, Attelabidae) from Central America // *Coleopterists Bull.* V. 55. № 4. P. 453–470.
- Hong K.-J., Park S.-W., Woo K.-S., 2001. Coleoptera: Anthribidae, Rhynchitidae, Attelabidae, Brentidae, Apionidae, Dryophthoridae // *Insecta Koreana*. Suppl. V. 20. P. 1–180.
- Kâno H., 1930. Die biologischen Gruppen der Rhynchitinen, Attelabinen und Apoderinen // *J. Fac. Agric., Hokkaido Imper. Univ., Sapporo*. V. 29. Pt. 1. P. 1–36.
- Korotyaev B.A., 1999. New data on the synonymy and distribution of weevils in Russia (Coleoptera: Curculionoidea) // *Zoosyst. Ross.* V. 8. № 1. P. 137–138.
- Lee Ch.-Yu., Morimoto K., 1988. Larvae of the weevil family Attelabidae of Japan. Part 1. Subfamily Attelabinae (Insecta: Coleoptera) // *J. Fac. Agr. Kyushu Univ.* V. 32. № 3–4. P. 215–237. – 1988a. Larvae of the weevil family Attelabidae of Japan. Part 2. Subfamily Rhynchitinae (Insecta: Coleoptera) // *Ibid.* P. 239–254.
- Legalov A.A., 2001. Revision der holarktischen Auletini (Coleoptera, Attelabidae) // *Russ. Entomol. J.* V. 10. № 1. P. 33–66.
- Liang X., 1994. Seven new species of the *Euscelophilus* (Coleoptera, Attelabidae) from Yunnan, South-west China // *Japan. J. Entomol.* V. 62. № 3. P. 483–496.
- Marshall G.A.K., 1926. Two new species of Curculionidae (Col.) from Haiti // *Bull. Entomol. Res.* V. 17. P. 53–54.
- Osella G., Zuppa A.M., 1998. New and remarkable Curculionoidea (Coleoptera) from Macaronesia // *Bocagiana*. № 191. P. 1–12.
- Rafiquzzaman M., Maiti B., 1999. Dormancy of mango leaf cutting weevil, *Eugnamptus marginellus* Fst. (Coleoptera: Curculionidae) // *Crop Res.* V. 18. № 2. P. 283–286.
- Riedel A., 2002. Taxonomy, phylogeny, and zoogeography of the weevil genus *Euops* (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea) in the Papuan Region. Ph. Diss. Muenchen. 216 pp.
- Sawada Y., 1986. How to identify the cradles made by Attelabid weevils // *Nature Study*. V. 32. № 4. P. 41–44 (in Japan). – 1987. A revision of the tribe Deporaini of Japan (Coleoptera, Attelabidae) I. Description of Taxa 1. Genera *Apoderites*, *Eusproda*, *Chokkirius* and *Paradeporaus* // *Kontyu*. Tokyo. V. 55. № 4. P. 654–665. – 1993. A systematic study of the family Rhynchitidae of Japan (Coleoptera, Curculionoidea) // *Humans and Nature*. № 2. P. 1–93.
- Singh R.N., Thangavelu K., 1994. Report of *Apoderus tranquebaricus* Fabricius (Attelabidae: Coleoptera) feeding on *Terminalia arjuna* Bedd. // *Indian Forester*. V. 120. № 4. P. 376–377.
- Voss E., 1925. Die Unterfamilien Attelabinae und Apoderinae (Col. Curc.) (18. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // *Stettiner Entomol. Zeit.* Jg. 85. H. 1–2. S. 1–78, 191–304. – 1926. Idem. ii. Apoderinae // *Idem*. Jg. 87. H. 1. S. 1–89. – 1926a. Idem // *Idem*. Jg. 87. H. 2. S. 141–197. – 1926b. Eine *Rhynchites*-Art als Schädling an *Cinnamomum camphora* (Col. Curc.) (30. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // *Zeitschrift Wissensch. Insektenbiol.* Bd. 24. S. 256. – 1930. Monographie der Rhynchitinen – Tribus Byctiscini. vi. Teil der Monographie der Rhynchitinae – Pterocolinae (31. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // *Koleopterol. Rundschau*. Bd. 16. № 5. S. 191–208. – 1932. Idem – Tribus Rhynchitini. 2. Gattungsgruppe: Rhynchitina. v. 1. Teil der Monographie der Rhynchitinae – Pterocolinae (41. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // *Ibid.* Bd. 18. № 3–4. S. 153–189. – 1933. Idem – Tribus Auletini. Iii. Teil der Monographie der Rhynchitinae – Pterocolinae (37. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // *Stettiner Entomol. Zeit.* Jg. 94. P. 108–136, 273–286. – 1934. *Ibid.* – Tribus Auletini. Iii. Teil der Monographie der Rhynchitinae – Pterocolinae (37. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // *Tijdschrift voor Entomologie*. Bd. 78. H. 1–2. S. 95–125. – 1935a. Idem – Tribus Auletini. Iii. Teil der Monographie der Rhynchitinae – Pterocolinae (37. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // *Stettiner Entomol. Zeit.* Jg. 96. H. 2. S. 229–241. – 1938. Idem – Tribus Deporaini sowie der Unterfamilien Pterocolinae – Oxycoryninae (Allo-corynini). Vii. Teil der Monographie der Rhynchitinae – Pterocolinae. (73. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // *Ibid.* Jg. 99. S. 59–116, 302–363. – 1939. Rhynchitinen, Attelabinen und Cossoninen aus dem Kongo Gebiet (Col., Curc.) (76. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // *Rev. Zool. Botan. Africaines*. V. 32. № 1. P. 42–64. – 1941. Monographie der Rhynchitinen – Tribus Rhynchitini. 2. Gattungsgruppe: Rhynchitina. v. 2. Teil der Monographie der Rhynchitinae – Pterocolinae // *Mitteilungen der münchener entomologische Gesellschaft*. Jg. 31. S. 628–680. – 1953. Curculionidae: Oxycoryninae, Belinae, Archolabinae, Attelabinae, Apoderinae // *Coleopterorum Catalogus*. Suppl. ad partes 144 et 110. P. 1–19, 1–34. – 1957. Neue und bekannte, vorwiegend Indonesische Curculioniden (Coleoptera) // *Traubia reinwardtia ann. bogorienses*. V. 24. Part. 1. P. 7–17. – 1969. Monographie der Rhynchitinen – Tribus Rhynchitini. 2. Gattungsgruppe: Rhynchitina (Coleoptera – Curculionidae). v. 2. Teil der Monographie der Rhynchitinae – Pterocolinae. (195. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // *Entomol. Arbeiten Mus. G. Frey*. Bd. 20. S. 117–375.

Zhang X., Yang C., Gao Zh., 1995. Two new species of *Attelabus* (Coleoptera: Attelabidae) from China // Sinozoologia. № 12. P. 207–209 (in Chinese).

Zimmerman E.C., 1994. Australian weevils (Coleoptera. Curculionoidea). V. I. Anthribidae to Attelabidae. CSIRO Publications. xxxii + 741 pp.

TROPHIC RELATIONS OF LEAF-ROLLING WEEVILS (COLEOPTERA, RHYNCHITIDAE, ATTELABIDAE)

A. A. Legalov

*Siberian Zoological Museum, Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division,
Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091, Russia*

Trophic relations of leaf-rolling weevils are considered. The majority of these beetles develops within a narrow host range: usually, on plant species of one or two genera of the same family and less often, on those of two close families. Some representatives of Rhynchitidae and leaf-rolling weevils (Attelabidae) dwell on plants of several families due to the higher possibilities for them to develop in dead plant tissues.