

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 111, вып. 2 **2006** Март—Апрель

Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 111, part 2 **2006** March—April

There are six issues a year

УДК 595.768.1

ОПЫТ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ РИНХИТИД И ТРУБКОВЕРТОВ (COLEOPTERA: RHYNCHITIDAE, ATTELABIDAE)

А.А. Легалов

В последние десятилетия для решения вопросов систематики и филогении все шире применяется кладистический анализ (Павлинов, 1989, 1990; Расницын, 2002). Два автора (Sawada, 1993; Riedel, 2002) предприняли попытки проведения кладистического анализа таксонов ринхитид и трубкавертов. Ю. Савада (Sawada, 1993) предложил филогенетическую гипотезу для видов ринхитид Японии, А. Ридель (Riedel, 2002) провел кладистический анализ видов трибы *Euopsini* фауны Новой Гвинеи.

Данная работа является первым опытом реконструкции филогении ринхитид и трубкавертов мировой фауны. Некоторые первичные результаты исследований автора по филогении этих групп были опубликованы ранее (Легалов, 2003). Самоостоятельность семейств *Rhynchitidae* и *Attelabidae* была обоснована в других работах автора (Легалов, 2003, 2004).

Реконструкция филогении проводилась с помощью программы SYNAP 420 (Байков, 1999). В работе приняты следующие сокращения: индекс продвинутости (ИП) — сумма продвинутых признаков; индекс филогенетической связи (ИФС) равен П за вычетом уникальных продвинутых признаков. При одинаковом ИФС предпочтение отдавалось политомию (слиянию одинаковых узлов), возникновению уникального нового признака и минимуму реверсий. При взвешивании признаков наиболее важным из них давали значение 2 или 3 балла. Матрица не оптимизировалась. Значение реверсии принималось равным -1. 0 — плезиоморфное, 1 — апоморфное состояние признака.

Для выявления филогенетических связей (рис. 1) между трибами в семействе *Rhynchitidae* было использовано 50 признаков (табл. 1):

- 1) тело покрыто волосками (0) — голое (1),
- 2) металлический блеск отсутствует (0) — имеется (1),
- 3) головотрубка длинная (0) — короткая (1),
- 4) зубец на наружном крае мандибул отсутствует (0) — имеется (3),
- 5) лабиальные пальпы 3-члениковые (0) — 1- или 2-члениковые (1),
- 6) передние и средние тазики близко расположены друг к другу (0) — широко разделены (1),
- 7) лоб широкий (0) — узкий (1),
- 8) глаза выпуклые (0) — почти плоские (1),
- 9) усики прикреплены суббазально (0) — субмедиально или субапикально (1),

- 10) булава усиков симметричная (0) — асимметричная (1),
- 11) булава усиков короткая (0) — обычно длинная (1),
- 12) киль на боках переднеспинки отсутствует (0) — имеется (1),
- 13) форма надкрылий почти прямоугольная (0) — округлая (1),
- 14) скульптура надкрылий нежная (0) — грубая (1),
- 15) прищитковая бороздка имеется у большинства представителей (0) — отсутствует или имеется только у примитивных форм (1),
- 16) бороздки надкрылий имеются (0) — отсутствуют (1),
- 17) крылья развитые (0) — редуцированные (1),
- 18) направленные вперед зубцы на переднегруди у самцов отсутствуют (0) — имеются (1),
- 19) 1–5-й вентриты свободные (0) — 1-й и 2-й вентриты сросшиеся (1),
- 20) VIII стернит у самцов с отчетливо выраженной аподемой (0) — без ясной аподемы (1),
- 21) направление гастральной спикулы: вправо (0) — влево (1),
- 22) тип вентральной спикулы: аулетоидная (0) — ринхитоидная (2),
- 23) пропигидий скрыт надкрыльями (0) — не скрыт надкрыльями (1),
- 24) IX тергит у самцов частично склеротизованный (0) — полностью мембранный (1),
- 25) IX тергит у самки сплошной у вершины (0) — склеротизованный только с боков (1),
- 26) метэпистерны достигают задних тазиков (0) — не достигают (1),
- 27) бедра слабо утолщенные (0) — сильно утолщенные (1),
- 28) зубцы на бедрах отсутствуют (0) — имеются (1),
- 29) бугорки на бедрах отсутствуют (0) — имеются (1),
- 30) зубцы на голенях отсутствуют (0) — имеются (1),
- 31) мукро на вершинах голеней отсутствует (0) — имеется (1),
- 32) коготки с зубцами (0) — простые (1),
- 33) стили яйцеклада нормально развитые (0) — сильно редуцированные (2),
- 34) форма вершины эдеагуса невырезанная (0) — вырезанная (1),
- 35) вооружение эндофаллуса развитое (0) — редуцированное (1),
- 36) вооружение эндофаллуса аулетоидного типа (0) — биктискоидного типа (1),
- 37) пятна из волосков на надкрыльях отсутствуют (0) — имеются (1),

Таблица 1

Матрица данных семейства Rhynchitidae

Таксоны	Признаки																			
	0000000001111111112222222223333333334444444445	12345678901234567890123456789012345678901234567890																		
EccoptarthridaeV.1.....1.....1.....1.....1.....MB...M..1.....1																			
Paleocartini1.....1.....1?.....1.....?1.....M.1.....1																			
Vossicartini	..1.....1.....11.....1.....1.....1.....1M.11.....1																			
Sanyrevilleini	.V.....V.....1.11.....1.....1.....1.....M.1.....1																			
Auletorhinini1.....1.11.....1.....1.....1.....M.1.....1																			
Rhinocartini	..1.....1.1.....1.11.....1.....1.....1.....M.1.....1																			
Proteugnaptini	..1.....1.1.....11.....1.....1.....1.....M.1.....1																			
Brenthorhinoidini	?..1.....1.....?..11?..1.1.....?????..??..M.1.....11																			
Auletini	V..1.....V.....VV.11.V..1.....VV.V.V.V.....1.1.....1																			
Minurini1.....1.....11.....1.....1.....1.....1.....11.....1																			
Cesauletini	..1.....1.....1.11.....1.....1.....1.....1.11.....1																			
Eugnaptini	.VV1..V.1.....11.....1.....1.....11.11.....11..																			
Isotheini	.VV11.V.1.....1.111V1.1.VV.....V.1.11.....11..																			
Pterocolini	.111.11.1.11.....11.1.1.1.....1.....1.11.....1																			
Rhynchitini	.VV1..VV1VV..V1..111.1.1.VVVV...V.VV1.111.....11..																			
Byctiscini	VV.1..111.....111.1.11.....1.11.111.....111..																			

2) металлический блеск имеется (0) — отсутствует (1),
 3) наибольшая высота головы перед основанием (0) — у большинства представителей у основания (1),
 4) лоб широкий (0) — узкий (1),
 5) глаза выпуклые (0) — слабовыпуклые (1),
 6) виски не сужаются к шее (0) — сужаются (хотя бы у высших форм) (1),
 7) шея отсутствует (0) — имеется (1),
 8) шея короткая (0) — длинная (1),
 9) лабиальные пальпы 3-члениковые (или 1-члениковые) (0) — 2-члениковые (1),
 10) прекоксальная часть переднегруди у самцов длинная, у самок короткая (0) — у обоих полов короткая (1),

38) вооружение эндофаллуса симметричное (0) — асимметричное (1),
 39) передние тазики у самцов без ямки и пучка волосков (0) — с таковыми, или хотя бы с пучком волосков (1),
 40) головотрубка неуплощенная или слабо уплощенная (0) — сильно уплощенная (1),
 41) передние тазики у самцов без ямки, но с пучком волосков (0) — с ямкой и пучком волосков (3),
 42) надкрылья закружены совместно (0) — раздельно (1),
 43) сросшиеся только 1-й и 2-й венитры (0) — сросшиеся 1—3-й венитры (1),
 44) булава усиков хорошо выражена (0) — слабо выражена (1),
 45) вершины надкрылий у самцов без пятен из волосков (0) — с таковыми (1),
 46) голова не коническая (0) — коническая (1),
 47) пигидий скрыт надкрыльями (0) — как правило, не скрыт надкрыльями (1).
 48) имаго не сворачивают трубки (0) — имаго (хотя бы у некоторых видов) сворачивают трубки (1),
 49) максиллярные пальпы длинные (0) — короткие (1),
 50) 1-й членик лапок нормального строения (0) — удлинненный и сильно расширенный (1).

11) пронотальная перетяжка не выражена (0) — выражена (1),
 12) постнотальная перетяжка не выражена (0) — выражена (1),
 13) точечные бороздки отсутствуют (0) — имеются (1),
 14) прищитковая бороздка имеется (0) — отсутствует (1),
 15) скульптура надкрылий нежная (0) — грубая (1),
 16) пучки волосков на брюшке у самки отсутствуют (0) — имеются (1),
 17) пучки светлых волосков у самцов снизу заднегруди и задних тазиков отсутствуют (0) — имеются (1),
 18) ряды волосков на брюшке у самца отсутствуют (0) — иногда имеются (1),
 19) IX тергит самки склеротизованный, сплошной у вершины (0) — частично склеротизованный (1),
 20) зубцы на бедрах имеются (хотя бы у примитивных представителей) (0) — отсутствуют (1),

Таблица 2

Матрица данных триб семейства Attelabidae

Таксоны	Признаки																			
	000000000111111111222222222333333333333334	1234567890123456789012345678901234567890																		
Rhynchitidae	0V0VV0V01MBVVVV00011M00000V0V0V0V10MM0MB0																			
Pilolabini	0V000000001110V00V01011000000V0V00MMM000																			
Euopsini	1V01100000V0110V1010V1110V000VV1010MMMVB0																			
Euscelini	VV0VV000010110V00V00111001V0V0V10MMM000																			
Hybolabini	0V0V10000V0V10V0000V111001V01V0V110MMM000																			
Attelabini	0V00V00000011010000V111001V00V01111MMM000																			
Lagenoderini	0000010000111010000011100110000111MMM000																			
Euscelophilini	0V00V0000VV110V00V0V111001100V0V111MM000																			
Clitostyliini	0V00011V1M1111V000101111011101M11110V101																			
Hoplapoderini	V01001101M1111V000111111011101M11110V101																			
Trachelophorini	0000011V1M1111V000111111011101M111100101																			
Apoderini	0V00011V1M1111V0V0111111V11101M111111M11																			

Для анализа филогенетических связей (рис. 2) триб в семействе Attelabidae было использовано 40 признаков (табл. 2):
 1) нижняя аподема эдеагуса обычная (0) — треугольная (1),

21) у самок на вершинах голеней мукро и ункус на разных сторонах (0) — на одной стороне (1),

22) голени без зубцов по внутреннему краю (0) — с зубцами (1),

23) коготки свободные (0) — сросшиеся (1),

24) вентральная спикула более или менее развита (0) — редуцирована или отсутствует (1),

25) макрохеты на вершине тегмена короткие (0) — длинные (1),

26) подбородок с 3 зубцами (0) — с 2 или 1 зубцом (1),

27) вооружение эндофаллуса симметричное (0) — асимметричное (1),

28) мезэпистерны полностью, а метэпистерны по апикальному краю без волосков (0) — с волосками (1),

29) яйцеклад у всех видов со стилями (0) — без стилей (1),

30) надкрылья в густых волосках, иногда образующих рисунок (0), — почти голые (1),

31) лабиальные пальпы 3-члениковые (0) — 1-члениковые (1),

32) щиток четырехугольный (0) — 3- или 5-угольный (1),

33) трансферный аппарат недифференцированный (0) — дифференцированный (1),

34) вооружение эндофаллуса более или менее симметричное, хотя бы у примитивных представителей (0) — явно асимметричное (1),

35) в асимметричном вооружении эндофаллуса обычно два крупных склерита (0) — один крупный, часто удлиненный склерит (1),

36) пронотальная перетяжка клитостилоидного типа (0) — центрокоринтоидного типа (1),

37) лопасти на 1-м вентрите отсутствуют у большинства представителей (0) — имеются у большинства видов (1),

38) пронотальная перетяжка пилолабоидного типа (0) — клитостилоидного типа (1),

39) бока переднеспинки округленные (0) — почти прямые (1),

40) дыхальца у личинок двухкамерные (0) — кольцевые, однокамерные (1).

Филогения семейства *Rhynchitidae* Gistel, 1848

Ринхитиды (*Rhynchitidae*) — древние жуки, известные с поздней юры (Легалов, 2003). Можно предположить, что первоначально они развивались в генеративных органах голосеменных растений как немоникиды (*Nemonychidae*), а затем по мере развития покрытосеменных перешли на них. В мировой фауне насчитывается 1087 видов этих жуков, относящихся к 250 надвидовым таксонам. Известно около 30 ископаемых видов (Легалов, 2003).

Трибы семейства *Rhynchitidae* объединяются в две группы, имеющие ранг надтриб (рис. 1). Исходной группой для семейства ринхитид является надтриба *Rhinocartitae*, известная из позднего мела, однако возникла она, вероятно, значительно раньше (в юрском периоде). Возможно, из-за

отсутствия зубца на мандибулах представители этой группы смешиваются с габитуально похожими *Nemonychidae*. К надтрибе *Rhinocartitae* относятся самые примитивные трибы ринхитид (*Paleocartini*, *Vossicartini*, *Rhinocartini*, *Proteugnampkini*, *Sanyrevilleini* и *Auletorhinini*), средний ИП которых составляет 8,3. Сближают эти трибы как симплезиоморфные признаки (отсутствие зубцов на наружном крае мандибул, примитивное строение гастральной спикулы аулетоидного типа), так и синапоморфные признаки (почти редуцированные стили яйцеклада, надкрылья обычно без бороздок и удлиненные членики булавы усиков). Трибы данной надтрибы образуют две ветви.

Первая ветвь состоит из трех триб (*Paleocartini*, *Sanyrevilleini* и *Auletorhinini*) со средним ИП, равным 7,3, и синапоморфными редуцированными бороздками. Индо-малайские трибы *Sanyrevilleini* (ИП = 7) и *Auletorhinini* (ИП = 8) образуют сестринскую группу (ИФС = 7) и отличаются VIII стернитом самца без ясной аподемы. Вымершая триба *Paleocartini* (ИП = 7) характеризуется апоморфным расположением усиков.

Вторая ветвь образована трибами *Vossicartini*, *Proteugnampkini* и *Rhinocartini*, сближаемыми из-за короткой головотрубki. Их средний ИП равен 9,3. Южноафриканская триба *Vossicartini* (ИП = 9) наиболее отдалена от остальных триб надтрибы и весьма своеобразна. Она характеризуется апоморфными признаками — короткой, сильно уплощенной головотрубкой и слабовыраженной булавой усиков. Отмечу, что в этой надтрибе только в трибе *Vossicartini* хорошо выражены бороздки на надкрыльях (плезиоморфия). Из триб надтрибы *Rhinocartitae* *Vossicartini* довольно близка (ИФС = 7) к более продвинутым трибам *Proteugnampkini* и *Rhinocartini*. Трибы *Proteugnampkini* (ИП = 9) и *Rhinocartini* (ИП = 10) образуют особую группу (ИФС = 9). Важнейшими синапоморфными признаками, сближающими эти трибы, являются короткая, неуплощенная головотрубка, субмедиально прикрепленные усики и обычно длинная булава усиков у обоих полов.

Крупнейшей среди ринхитид является надтриба *Rhynchitidae*. Средний ИП входящих в нее триб составляет 14,9. Основная апоморфия этой надтрибы — наличие зубца на наружном крае мандибул. Наиболее древние ринхитиды из поздней юры и раннего мела (триба *Brenthorrhinoidini*) относятся к данной надтрибе.

В надтрибе *Rhynchitidae* первой ответвляется от главного ствола (рис. 1) слабопродвинутая триба *Auletini* (ИП = 8), которая характеризуется такими плезиоморфными признаками, как совместно закругленные вершины надкрылий, аулетоидное строение гастральной спикулы и примитивное вооружение эндофаллуса. Из важных апоморфных черт, проявляющихся у наиболее развитых форм

в этой трибе, следует отметить пятна из волосков на вершинах надкрылий и пучки волосков на передних тазиках у самцов. На примитивность трибы Auletini помимо морфологии указывают, во-первых, связь некоторых ее представителей с голосеменными растениями, а во-вторых, развитие личинок относящихся к ней видов в генеративных органах растений. Практически всесветное распространение трибы Auletini также указывает на ее древнее происхождение. Остальные трибы этой надтрибы, в отличие от трибы Auletini, как правило, обладают субмедиально или субапикально прикрепленными усиками.

Следующей ответвляется вымершая триба Brenthorrhinoidini (ИП = 11), которая характеризуется тремя апоморфиями (сильно утолщенными бедрами, обычно короткими максиллярными пальцами, а также удлиненным и сильно расширенным первым члеником лапок). Наивысший ИФС (8) у этой трибы отмечен с более продвинутой трибой Minurini.

Интересна близкая к трибам Auletini и Brenthorrhinoidini южноамериканская триба Minurini (ИП = 9), обладающая не типичным в ринхитидах плезиоморфным признаком — сросшимися 1-м и 2-м вентритами, тогда как у всех остальных представителей Rhynchitidae срастаются три первых вентрита. К плезиоморфиям этой группы относятся хорошо развитые бороздки и совместно закругленные вершины надкрылий, а также отсутствие пучков волосков на передних тазиках у самцов. В трибе Minurini наблюдаются два важных апоморфных состояния признаков: субмедиально прикрепленные усики и сильно редуцированные стили яйцеклада.

Остальные трибы надтрибы Rhynchitidae отличаются от примитивных триб Auletini, Brenthorrhinoidini и Minurini следующими апоморфными признаками: передними тазиками у самцов с пучком волосков, а иногда и ямкой, раздельно закругленными надкрыльями, как правило, не скрывающимся пигидием. Их характеризует более высокий средний ИП (17,7).

Североамериканская триба Cesauletini (ИП = 13) из Северной Америки внешне очень сходна с трибой Aule-

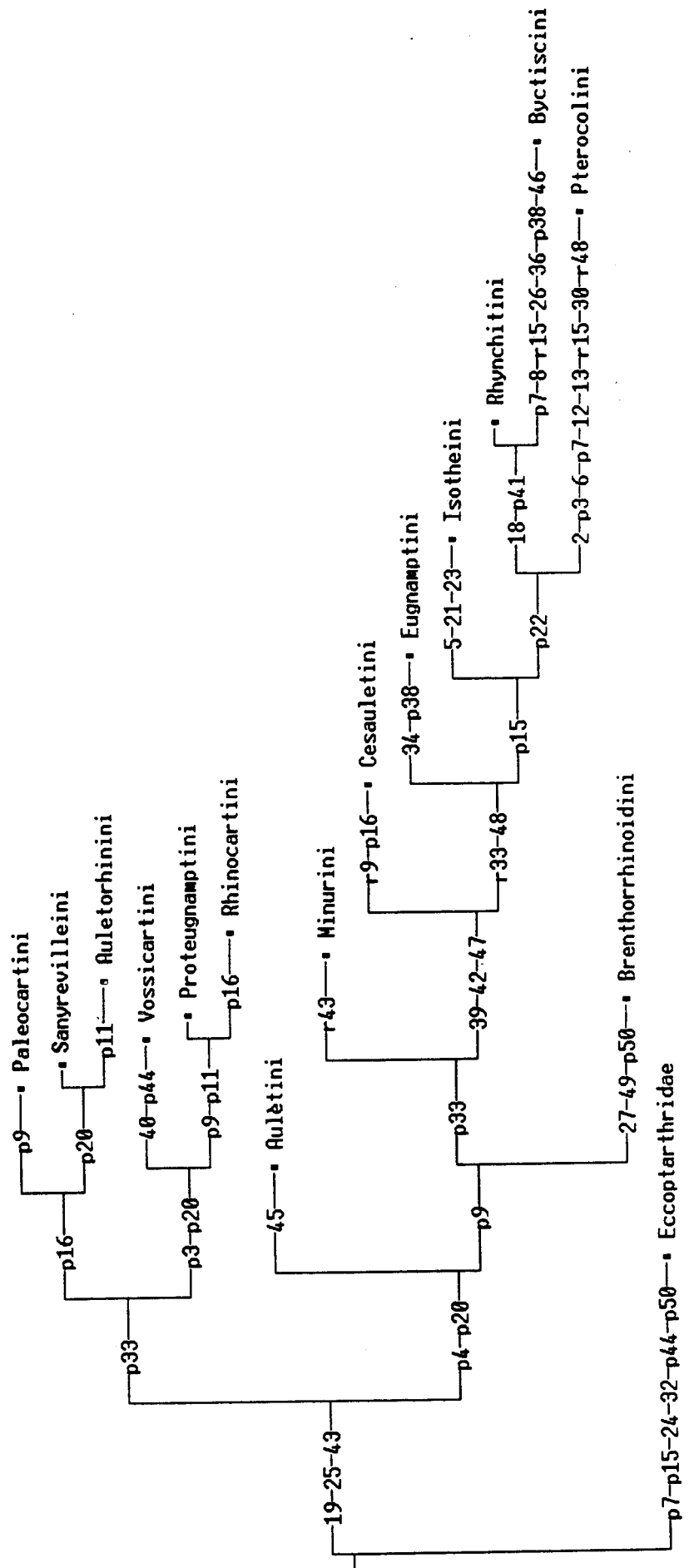


Рис. 1. Кладогрaмма триб семейства Rhynchitidae

tini, однако обособлена от последней. Ее большое сходство с трибой Auletini определяется в первую очередь отсутствием бороздок на надкрыльях и строением гастральной спикеры. Вероятно, от данной группы могла произойти триба Eugnamptini. ИФС между Cesauletini и Eugnamptini высокий, равный 9.

По признакам субмедиального или субапикального прикрепления усиков (апоморфия), нормально развитых стилей яйцевода (реверсия), а также способности имаго (хотя бы у некоторых видов) сворачивать трубки, трибы Eugnamptini, Isotheini, Pterocolini, Rhynchitini и Vuctiscini выделяются в особый комплекс (рис. 1). Наиболее примитивна из перечисленных выше триб триба Eugnamptini (ИП = 14), имеющая, как и плезиотипные трибы Rhinocartitae, Auletini, Minurini и Cesauletini, аулетоидное строение гастральной спикеры. При плезиоморфном строении гастральной спикеры триба Eugnamptini характеризуется апоморфным асимметричным вооружением эндофаллуса и обычно вырезанной вершиной эдеагуса. Отмечу, что у некоторых представителей данной трибы впервые в истории среди ринхитид наблюдается сворачивание трубок из листьев для развития потомства. Более примитивные виды трибы Eugnamptini развиваются в листовой пластинке.

Триба Isotheini (ИП = 16) включает формы, преимущественно сворачивающие трубки. В результате проведенных исследований выяснилось, что она представляет особое направление (совместно с Eugnamptini) в эволюции ринхитид, которая шла по пути сворачивания воронкообразных трубок для развития потомства. Триба Isotheini характеризуется важными апоморфными признаками: 1- или 2-члениковыми лабиальными пальцами, направленной влево гастральной спикерой и обычно не скрытым надкрыльями пропигидием. Эти признаки наряду с укорачиванием головотрубки и возникновением шейной перетяжки возникли при дальнейшем совершенствовании способов сворачивания трубок.

Ринхитоидным типом вентральной спикеры характеризуются как триба Pterocolini, так и довольно близкие к ней трибы Rhynchitini и Vuctiscini (рис. 1). Триба Pterocolini (ИП = 20) обладает очень высоким ИП, равным 20. Основные апоморфные признаки, отличающие Pterocolini от близких триб, заключаются в широко разделенных тазаках, строении голеней и внешнем сходстве с некоторыми Attelabinae (особенно с родом *Hybolabus* Jekel). Из других признаков, характеризующих эту трибу, можно отметить наличие металлического блеска, короткую головотрубку, узкий лоб, киль на боках переднегруди, округлую форму надкрылий. Такое строение трибы Pterocolini можно рассматривать как приспособление, выработанное какой-либо группой, сходной с подтри-

бой *Temnocerina* (триба Rhynchitini), при переходе к комменсалистическому образу жизни в трубках американских Attelabinae (трибы Pilolabini и *Hybolabini*).

Условно высшими ринхитидами можно считать близкие (ИФС = 17) трибы Rhynchitini и Vuctiscini, являющиеся сестринскими группами и отличающиеся от остальных триб передними тазаками у самцов с ямкой и пучком волосков (синапоморфия). В данных трибах у самцов иногда бывают направленные вперед зубцы на боках переднегруди. Триба Rhynchitini (ИП = 19) самая богатая видами в семействе, обладает очень сложной таксономической структурой. Ее представители характеризуются различными апоморфными признаками (рис. 1). Виды, относящиеся к этой трибе, развиваются как в вегетативных, так и в генеративных органах растений. При этом исходной в данной трибе, вероятно, была связь с вегетативными органами растений, а переход на цветки и плоды произошел в результате реверсии.

Триба Vuctiscini (ИП = 24) — молодая компактная группа, распространенная преимущественно в Индо-Малайской области. К ее важнейшим апоморфным признакам можно отнести узкий лоб, метэпистерны, не достигающие задних тазиков, наличие лопастей на первом вентрите (как в семействе Attelabidae), вооружение эндофаллуса биктискоидного типа и коническую голову. В трибе Vuctiscini наблюдается переход от развития внутри плодов к особому способу сворачивания листьев в пакеты. Данная триба включает в себя примитивных *Svetlanaebuctiscina* (ИП = 11), развитие личинок у которых в отличие от остальных подтриб этой трибы происходит в плодах, а не в пакетах из листьев, а также более продвинутых *Vuctiscina* (ИП = 14) и *Listrobuctiscina* (ИП = 16).

Таким образом, можно отметить, что семейство ринхитид образует две крупные ветви. Наиболее апотипной является надтриба Rhynchititae, представители которой смогли приспособиться не только к развитию в различных частях растения, но и к сворачиванию трубок. Эта надтриба состоит из 9 хорошо обособленных триб. По ИП эти трибы образуют три группы: 1 — Auletini, Brenchorhinoidini и Minurini; 2 — Cesauletini, Eugnamptini и Isotheini; 3 — Pterocolini, Rhynchitini и Vuctiscini.

Филогения семейства *Attelabidae* Billberg, 1820

В современной фауне известно 968 видов трубкавертов, относящихся к 255 надвидовым таксонам. Несмотря на такое богатство форм, известно всего 6 вымерших видов трубкавертов подсемейства Attelabinae (Легалов, 2003). Самая древняя находка (Пономаренко, Кирейчук, 2003) относится к палеоцену (танетский век, США). К сожалению,

установить, к какой трибе относится данный таксон, пока не удалось. Семейство Attelabidae состоит из подсемейств Attelabinae и Apoderinae, которые, несомненно, близки друг к другу, но вместе с тем имеют существенные различия. Можно высказать предположение, что подсемейство Apoderinae произошло от трибы Euscelophilini, поскольку их объединяет такая синапоморфия, как сужающиеся к переднеспинке виски. С другой стороны, как уже писал Фосс (Voss, 1965), возможно, их предковой формой является африканская триба Lagenoderini, близкая к трибе Euscelophilini. Однако, поскольку ИФС у подсемейства Apoderinae наивысший с трибой Euscelophilini (11), а с трибой Lagenoderini он меньше (9), это говорит в пользу первой версии.

Самой примитивной группой (ИП = 6) в трубковертах (рис. 2) является триба Pilolabini, обладающая рядом плезиоморфных признаков, в том числе положением мукро на внутреннем, а ункуса на внешнем вершинном крае голени. У всех остальных триб семейства Attelabidae наблюдается апоморфное состояние признака: мукро и ункус расположены на внутреннем вершинном крае голени. Этот признак позволяет разделить подсемейство Attelabinae на две надтрибы Pilolabitae и Attelabitae.

Следующей от главного ствола ответвляется триба Euopsini, наиболее примитивная в надтрибе Attelabitae. Согласно Фоссу (Voss, 1965), триба Euopsini считается второй по древности после Pilolabini, что согласуется с моими взглядами, поскольку у нее имеется важная плезиоморфная черта — подбородок у большинства видов с тремя зубцами, тогда как у остальных триб наблюдается обычно два или один зубец. Вместе с тем виды трибы Euopsini в процессе эволюции приобрели значительное число апоморфий: треугольная аподема эдеагуса, узкий лоб, слабовыпуклые глаза, наличие пучков волосков на брюшке у самки, наличие рядов волосков на брюшке у самца, а также 1-члениковые лабиальные пальпы. Эти признаки повышают ИП данной трибы до 12. По этому показателю триба Euopsini превосходит трибы Euscelini, Hybolabini, Attelabini и Lagenoderini, уступая только трибе Euscelophilini (ИП = 13).

От трибы Euopsini произошла американская триба Euscelini. Связи между этими трибами проявляются даже в том, что некоторые представители трибы Euscelini внешне очень сходны с австралийскими и новогвинейскими видами трибы Euopsini. Наибольшее сходство у трибы Euscelini прослеживается с представителями подтрибы Archeuopsina и особенно новогвинейским родом *Riedelinius* Legalov, представители которого обладают зубцами на бедрах, зубцевидно вытянутыми плечами и слабосближенными или несближенными глазами. Такой апоморфный признак, как корот-

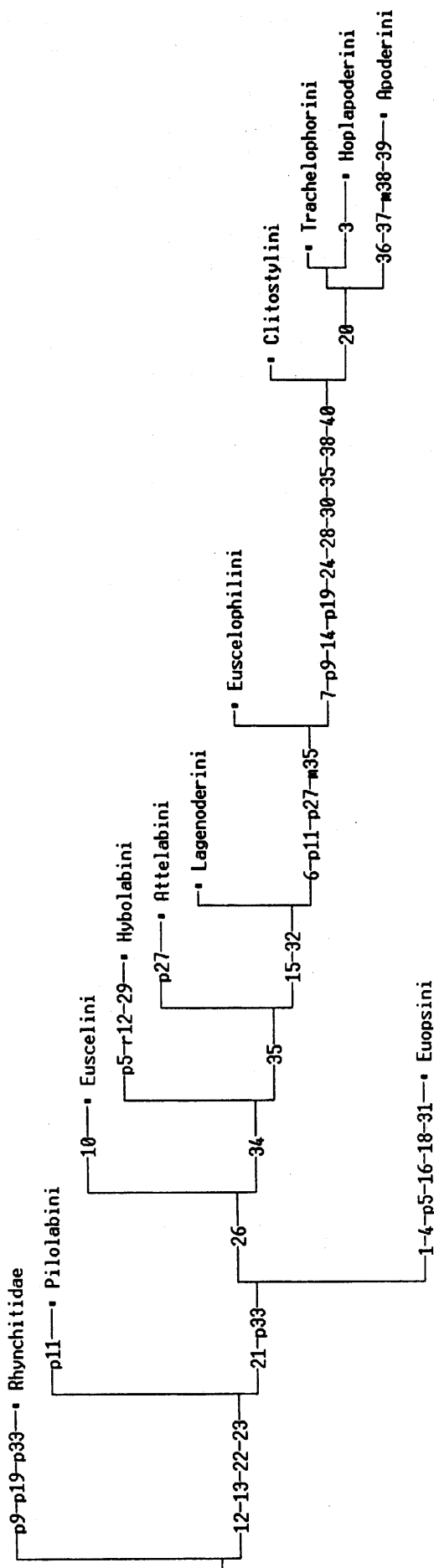


Рис. 2. Кладограмма триб семейства Attelabidae

кая у обоих полов прекоксальная часть переднегруди, резко выделяет *Euscelini* среди остальных аттелабид.

Следующую ветвь образует очень разнообразная американская триба *Hybolabini*. По ИП она стоит сразу же после трибы *Euscelini* (ИП *Euscelini* = 8, ИП *Hybolabini* = 9). Основными апоморфиями группы являются слабовыпуклые глаза (признак, возникающий параллельно в трибе *Euopsini*), выраженная постнотальная перетяжка и яйцеклад у всех видов без стилей. Как и предыдущая, триба *Hybolabini* представлена только в Америке, однако распространение ее более широкое — от Канады на севере до Чили на юге.

Затем от ствола ответвляется триба *Attelabini* (ИП = 10). Говорить о непосредственном происхождении ее от трибы *Hybolabini* не приходится, поскольку у нее хорошо развиты стили яйцеклада и сближается она с последней в основном по наличию ряда параллелизмов. Наиболее вероятно возникновение данной трибы от какой-либо вымершей группы, близкой к трибе *Euscelini*. Из миоцена (Китай) описаны три вида вымерших родов *Oedeuops* Zhang и *Eneiuops* Zhang, относящихся к подтрибе *Paramecolabina*. Наиболее важная апоморфия этой группы — асимметричное вооружение эндофаллуса. Поскольку наибольшее сходство у трибы *Attelabini* наблюдается с трибами *Lagenoderini* и *Euscelophilini* (ИФС в обоих случаях 9), это дает основания предполагать их близкую связь. Распространена триба *Attelabini* в Палеарктической и Индо-Малайской областях.

К одной из наиболее продвинутых триб подсемейства *Attelabinae* можно отнести африканско-мадагаскарскую трибу *Lagenoderini*. Это небольшая, но очень разнородная группа. В ней прослеживается большая изменчивость признаков: например, зубцов на подбородке бывает 3 у примитивных форм и один у продвинутых представителей. Наибольшее сходство у нее наблюдается с трибой *Euscelophilini* (ИФС = 10).

Особое положение в системе аттелабид занимает триба *Euscelophilini*, самая продвинутая в подсемействе *Attelabinae* (ИП = 13). 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.

Группа, от которой произошло подсемейство *Apoderinae*, в настоящее время неизвестна, и, как уже говорилось ранее, вероятно, ею является *Euscelophilini*. Следует отметить, что несмотря на молодость группы, у которой до настоящего времени вымершие формы неизвестны, во многом благодаря использованию математической обработки данных удалось выявить филогенетические связи внутри подсемейства *Apoderinae*. Данное под-

семейство разделяется на четыре трибы: *Clitostyliini*, *Hoplapoderini*, *Trachelophorini* и *Apoderini*, имеющие ИП 22, 23, 24 и 25 соответственно.

Наиболее примитивной и, возможно, исходной группой в *Apoderinae* вопреки Фоссу (Voss, 1965) следует считать не африканских представителей трибы *Hoplapoderini*, а широко распространенную трибу *Clitostyliini*, поскольку у последней имеется такой важный плезиоморфный признак, как наличие зубцов на бедрах (хотя бы у примитивных представителей), сближающий трибу *Clitostyliini* с подсемейством *Attelabinae*. Исходя из особенностей строения данной трибы можно предположить, что от примитивных *Clitostyliini* произошли остальные трибы подсемейства *Apoderinae*, а именно сестринские *Hoplapoderini* (+ *Trachelophorini*) и *Apoderini*.

Триба *Hoplapoderini* распространена так же широко, как и триба *Clitostyliini*, что подтверждает их более раннее возникновение по сравнению с трибами *Trachelophorini* и *Apoderini*. Важнейшая апоморфия этой трибы — расположение наибольшей высоты головы у ее основания.

От подтрибы *Paratomapoderina* на Мадагаскаре образовалась эндемичная триба *Trachelophorini*. Ранее считалось, что помимо Мадагаскара ее представители распространены в Азии. Детальное изучение строения видов этой трибы позволило установить, что сходство мадагаскарских и азиатских родов объясняется параллелизмами. Апоморфией трибы *Trachelophorini* является строение резкой у обоех полов пронотальной перетяжки.

Наиболее разнообразна триба *Apoderini*, обладающая наивысшим ИП (= 25) и характеризующаяся несколькими апоморфиями: пронотальной перетяжкой центрокориниоидного типа, имеющимися у большинства видов лопастями на первом вентрите и почти прямыми боками переднеспинки. Распространена она преимущественно в Восточной Палеарктике и Индо-Малайской области. Два рода заходят в Западную Палеарктику.

На основе проведенного анализа можно сделать вывод, что *Attelabidae* — это довольно молодое семейство, вероятно, произошедшее от белидообразных форм в палеогене в результате 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 апоморфий.

На основе анализа признаков были реконструированы филогенетические связи между трибами семейства *Attelabidae*. В полученной дендрограмме наиболее важным является поочередное ответвление триб от главного ствола, что показывает их обособленность друг от друга и последовательное приобретение апоморфий.

Для разделения семейств ринхитид и трубковертов можно использовать следующие признаки.

1. Коготки не сросшиеся. Голени у самок на вершине простые или с маленьким ункусом. Мандибулы с зубцами на наружном крае. Бедря обычно без зубцов. Внутренний край передних голеней без зубцов. Тело обычно покрыто торчащими или прилегающими волосками. Головотрубка обычно длинная и тонкая. Rhynchitidae
- Коготки в основании сросшиеся, без зубцов. Голени у самок на вершине с мукро и ункусом. Манди-

булы без зубцов на наружном крае. Бедря, как правило, с зубцами. Внутренний край передних голеней с мелкими зубцами. Тело голое или покрыто прилегающими волосками. Головотрубка короткая. Attelabidae

Автор благодарит всех коллег, оказавших ему помощь при выполнении данной работы.

Работа поддержана грантом Лаврентьевского конкурса молодежных проектов СО РАН № 70, премией Европейской академии для молодых ученых России за 2003 г. и грантом Фонда содействия отечественной науке за 2004 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байков К.С. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. Новосибирск, 1999. 95 с.

Легалов А.А. Таксономия, классификация и филогения ринхитид и трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) мировой фауны. Новосибирск, 2003. CD-R. 733 с. (641 Мб).

Легалов А.А. Филогения долгоносикообразных жуков // Сибирская зоологическая конференция: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 51.

Павлинов И.Я. Методы кладистики. М., 1989. 188 с.

Павлинов И.Я. Кладистический анализ (методологические проблемы). М., 1990. 160 с.

Пономаренко А.Г., Кирейчук А.Г. Систематический список ископаемых жуков подотряда Scarabaeina (2-я часть каталога): интернет-публикация. 2003.

Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики // Труды РЭО. 2002. Т. 73. С. 1—108.

Riedel A. Taxonomy, phylogeny, and zoogeography of the weevil genus *Euops* (Insecta: Coleoptera: Curculionidea) in the Papuan Region. Ph. Diss. Muenchen, 2002. 216 p.

Sawada Y. A systematic study of the family Rhynchitidae of Japan (Coleoptera, Curculionidea) // Humans and Nature. 1993. N 2. P. 1—93.

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, N 11. S. 222—244.

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

Поступила в редакцию
29.10.04

AN ATTEMPT OF RECONSTRUCTION OF THE PHYLOGENY OF THE LEAF-ROLLING WEEVILS (COLEOPTERA: RHYNCHITIDAE, ATTELABIDAE)

A.A. Legalov

Summary

Phylogenetic relationships in the families Rhynchitidae and Attelabidae are reconstructed. The basic synapomorphies are revealed. Morphological advancement of promofote various groups families of Rhynchitidae and Attelabidae is determined. The family Attelabidae consists of two large branches. The supertribe Rhynchititae is the most advanced which representatives could adapt not only to development in various parts of a plant, but also to wrap tubules. This supertribe comprises 9 well-defined tribes arranged in to three groups: 1) Auletini, Brenthorrhinoidini and Minurini; 2) Cesauletini, Eugnamptini and Isotheini; 3) Pterocolini, Rhynchitini and Byctiscini. The subfamily rank of Apoderinae is confirmed.