

УДК 595.768.1

РЕКОНСТРУКЦИЯ ФИЛОГЕНИИ РИНХИТИД И ТРУБКОВЕРТОВ (COLEOPTERA, RHYNCHITIDAE, ATTELABIDAE) МЕТОДОМ SYNAP. СООБЩЕНИЕ 1

© 2004 г. А. А. Легалов

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

Поступила в редакцию 13.01.2004 г.

Проведена реконструкция филогенетических связей в семействах Rhynchitidae и Attelabidae. Выявлены основные синапоморфии, сближающие трибы этих семейств. Определена морфологическая продвинутость различных групп ринхитид и трубкавертов. Семейство ринхитид образует две крупные ветви. Наиболее апотипна надтриба Rhynchititae, представители которой смогли приспособиться не только к развитию в различных частях растения, но и к сворачиванию трубок. Эта надтриба состоит из 8 хорошо обособленных триб, образующих три группы: Auletini и Minurini; Cesautetini, Eugnamptini и Isotheini; Pterocolini, Rhynchitini и Byctiscini.

Долгоносики-ринхитиды и трубкаверты – одни из самых удивительных жуков нашей планеты. Многие из них выработали в процессе эволюции способность сворачивать трубки из листьев, в которых развиваются их личинки. Те и другие – преимущественно обитатели лесов и связаны в онтогенезе с древесно-кустарниковой растительностью, встречающиеся в открытых биотопах – с травянистыми растениями. Ринхитиды и трубкаверты широко распространены на нашей планете, хотя большинство видов сосредоточено в субтропическом и тропическом поясах.

Несмотря на широкое распространение и сравнительную простоту сбора как самих жуков, так и их личинок, данные группы остаются слабо изученными. Основы используемой до последнего времени системы были заложены в первой половине XX века Фоссом. К сожалению, при ее построении он использовал формальные признаки, в результате чего система получилась искусственной: многие близкие виды оказались в разных родах, близкие роды в разных трибах. Вследствие этого представления Фосса о филогении ринхитид и трубкавертов (Voss, 1965) были во многом ошибочны, и проблема выявления филогенетических связей в этих группах оставалась нерешенной.

В последние десятилетия все шире применяется кладистический анализ для решения вопросов систематики и филогении (Павлинов, 1989, 1990; Расницын, 2002). Предприняты попытки такого анализа и для ринхитид и трубкавертов (Sawada, 1993; Riedel, 2002). Савада предложил филогенетическую гипотезу для видов ринхитид Японии. Ему удалось показать, что трибы Eugnamptini и Isotheini, а также Rhynchitini и Byctiscini – сестрин-

ские группы и образуют две ветви. При этом эти трибы сильно обособлены от трибы Auletini. Результатом, однако, явилось множество ошибок. Например, *Temnocerus japonicus* (Morimoto) (триба Rhynchitini) объединялся с видами трибы Auletini, *Teretiorhynchites amabilis* (Roelofs) и *Involvulus pilosus* (Roelofs) (подтриба Rhynchitina) образовали единую группу с видами подтриб Lasiorrhynchitina, *Temnocerina* и *Perrhynchitina*. Гораздо хуже оказалась ситуация с итоговым филогенетическим древом (Sawada, 1993), построенным на основе метода минимизации числа признаков, предложенного ранее (Sawada, 1988). Данная схема отразила традиционную фоссовскую систему, где Isotheini считаются наиболее продвинутой трибой, а Eugnamptini сближаются с Rhynchitini. Ошибочность гипотезы Савады может объясняться в первую очередь включением в анализ небольшого количества таксонов.

Ридель (Riedel, 2002), изучая фауну долгоносикообразных жуков Новой Гвинеи, провел кладистический анализ видов трибы Euopsini (программа PAUP). Им были охвачены представители различных видовых групп, ныне описанных Легаловым (2003a) как самостоятельные роды. Важно отметить, что другие Euopsini, распространенные в Индо-Малайской, Эфиопской и Австралийской биогеографических областях, не вошли в анализ. В качестве внешних групп были привлечены роды *Epirhynchites* (семейство Rhynchitidae), *Attelabus*, *Lamprolabus*, *Euscelophilus* (подсемейство Attelabinae) и *Apoderus* (подсемейство Apoderinae). А. Риделем были включены в исследование самые продвинутые представители семейства Attelabidae, что не могло не сказаться на результате. В полученной кладограмме объединились только

близкие виды, а связи между группами видов оказались фактически не выявленными. Удивительным оказался вывод Риделя в результате проведенного анализа. Признавая, что разобраться с филогенией новогвинейской фауны *Euopsini* не удалось, он пишет, что *Aroderinae* не заслуживают ранга подсемейства и должны рассматриваться в качестве трибы, хотя судить об этом, основываясь на изучении одного вида, явно некорректно.

Попытка автора этой работы ревизовать отдельные группы на видовом уровне (Legalov, 2001) столкнулась с проблемой слабо разработанной надвидовой системы, что не позволило достоверно определить родственные связи различных таксонов. Поэтому было принято решение идти не снизу вверх, а сверху вниз. Была ревизована надвидовая система ринхитид и трубновертов мировой фауны (Легалов, 2003а), для которых реконструировались филогенетические связи. Первые результаты исследований были опубликованы ранее (Легалов, 2002, 2003).

При проведении исследований мы привлекли доступный материал государственных музеев и частных коллекций. В том числе был изучен типовой или достоверно определенный материал большинства надвидовых таксонов ринхитид и трубновертов, всего свыше 20000 экземпляров из более чем 700 видов – 36% мировой фауны, надвидовых таксонов – из *Rhynchitidae* 82%, из *Attelabidae* 86%.

Важным был выбор программы для построения кладограмм. Мы сравнивали результаты, полученные с использованием программ (Nennig 86, Phylip, PAUP 2.4.1 и SYNAP 420). Первые две как не предусматривающие объяснения расчетов были отвергнуты. Результаты в PAUP и SYNAP получались аналогичные, особенно если применялось взвешивание признаков. Однако SYNAP 420 не только маркирует ветви филогенетическими событиями и позволяет следить за ходом расчетов, но и выдает два дополнительных параметра (индекс продвинутости и индекс филогенетической связи). Поэтому реконструкция филогении ринхитид и трубновертов проводилась с помощью этого метода (Байков, 1999). В работе приняты следующие сокращения: индекс продвинутости (ИП) – сумма продвинутых признаков; индекс филогенетической связи (ИФС) – равен ИП за вычетом уникальных продвинутых признаков. При одинаковом ИФС предпочтение отдавалось политике (слиянию одинаковых узлов), возникновению уникального нового признака и минимуму реверсий. При взвешивании признаков наиболее важным из них давали значение 2 или 3 балла (приводятся в списках признаков). Матрица не оптимизировалась. Значение реверсии принималось равным –1. 0 – плезиоморфное, 1 – апоморфное состояние признака. Пошаговые протоколы реконструкции филогенеза опубликованы ранее (Легалов, 2003а).

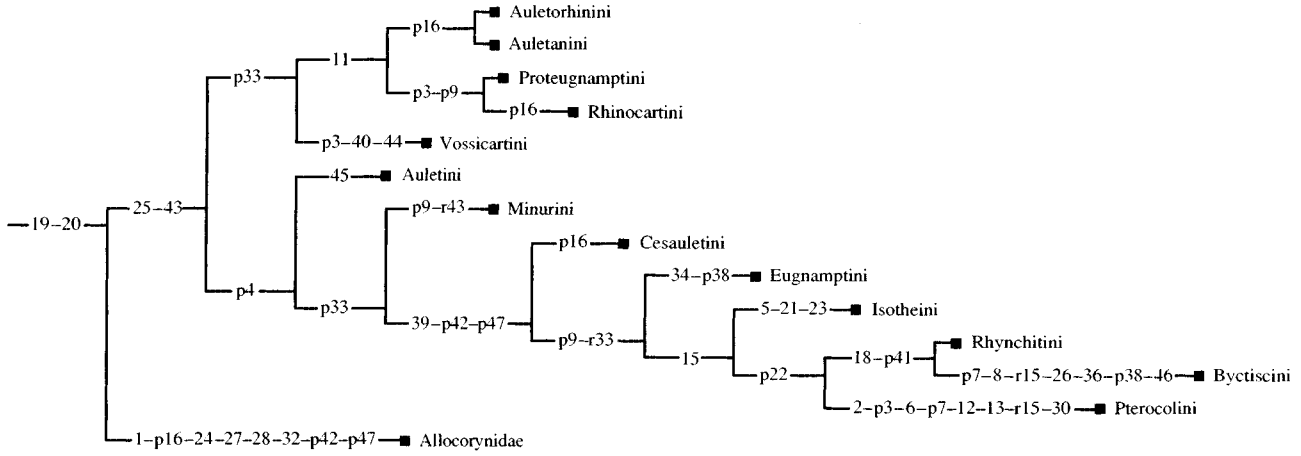
Характеристика ринхитид и принципы построения кладограмм

Ринхитиды – очень древние жуки, известные с поздней юры (оксфордский век) (Легалов, 2003а). Можно предположить, что первоначально они развивались в генеративных органах голосеменных растений – таких как немоникиды (*Nemonychidae*), а затем перешли на покрытосеменные, при этом образовалось 5 экологических групп (3 объединяли жуков, не сворачивающих листья, и 2 – “листовертов”) (Легалов, 2003а), достигнувших к настоящему времени значительного разнообразия (1087 видов).

Семейство ринхитид (*Rhynchitidae*) представлено в рецентной фауне 250 надвидовыми таксонами (надтриб – 2, триб – 13, подтриб – 18, родов – 141 и подродов – 76); известно около 30 ископаемых видов (Легалов, 2003а).

Для выявления филогенетических связей между трибами в семействе *Rhynchitidae* была построена кладограмма (рисунок), при создании которой были использованы 47 морфологических признаков (таблица):

1. Тело покрыто волосками (0) – голое (1);
2. Металлический блеск имеется (0) – отсутствует (1);
3. Длина головотрубки: 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. Ширина лба: лоб широкий (0) – узкий (1);
8. Выпуклость глаз: выпуклые (0) – почти плоские (1);
9. Усики прикреплены суббазально (0) – субмедиально или субапикально (1);
10. Форма булавы усиков: симметричная (0) – асимметричная (1);
11. Длина булавы: булава 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 спиккулы: вправо (0) – влево (1);
22. Тип вентральной спиккулы: аулетонидная (0) – ринхитонидная (2);
23. Пропигидий скрыт надкрыльями (0) – не скрыт надкрыльями (1);
24. ix тергит у самцов частично склеротизованный (0) – полностью мембранозный (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. Толщина бедер: 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 голених отсутствуют (0) – имеются (1);
31. Мукро на вершинах голених отсутст-



Кладограмма триб семейства Rhynchitidae.

увет (0) – имеется (1); 32. Коготки с зубцами (0) – простые (1); 33. Стили яйцеклада нормально развитые (0) – сильно редуцированные (2); 34. Форма вершины эдеагуса: не вырезанная (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); 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 не уплощенная 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 закруглены совместно (0) – раздельно (1); 43. Сросшиеся только 1-й и 2-й вентриты (0) – сросшиеся 1-й, 2-й и

3-й вентриты (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).

Филогения семейства Rhynchitidae

Согласно полученной филограмме (рисунок), трибы семейства Rhynchitidae объединяются в две группы, имеющие ранг надтриб.

Надтриба Rhinocartitae

Исходной группой для семейства ринхитид является надтриба Rhinocartitae, известная из позд-

Матрица данных триб семейства Rhynchitidae

Таксон	Признак																																																					
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4												
Allocorynidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	M	1	0	0	1	1	0	M	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	M	0	0	M	1	M	0	0	1									
Rhinocartini	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	M	0	1	0	0	0	0								
Proteugnamptini	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	M	0	1	0	0	0	0	0							
Vossicartini	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	M	0	1	1	0	0	0	0								
Auletorhinini	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	M	0	1	0	0	0	0	0	0							
Auletanini	0	V	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	M	0	1	0	0	0	0	0	0							
Auletini	V	0	0	1	0	0	0	V	0	0	0	0	0	0	V	B	0	1	1	0	V	0	0	1	0	0	0	0	0	V	V	0	V	0	V	0	V	0	V	0	0	0	1	0	1	0	0	0						
Minurini	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
Cesautetini	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1		
Eugnamptini	0	V	V	1	0	V	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1			
Isotheini	0	V	V	1	1	0	V	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	V	1	0	1	0	V	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	V	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1			
Pterocolini	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1
Rhynchitini	0	V	V	1	0	V	V	1	V	0	0	V	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	V	V	V	V	0	0	0	V	0	V	V	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	
Byctiscini	V	V	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1

него мела. Однако она была должна возникнуть в юрском периоде, не позднее надтрибы *Rhynchitidae*. Вероятно, в результате отсутствия зубца на мандибулах ее представители смешиваются с габитуально похожим семейством *Nemonychidae*. Данная надтриба включает самые примитивные трибы, средний ИП которых составляет 8.8. Эта небольшая тропическая группа состоит из 5 триб (*Vossicartini*, *Rhinocartini*, *Proteugnamptini*, *Auletanini* и *Auletorhinini*), у которых имеются симплезиоморфные признаки (отсутствие зубцов на наружном крае мандибул и примитивное строение гастральной спикеры аулетоидного типа), сближающие их. К апоморфным признакам, выраженным в надтрибе *Rhinocartidae*, относятся почти редуцированные стили яйцеклада, надкрылья обычно без бороздок и удлиненные членики булавы усиков (у обоих полов). Друг от друга трибы данной надтрибы довольно хорошо обособлены.

Южноафриканская триба *Vossicartini* (ИП = 9) наиболее обособлена от остальных триб надтрибы и очень своеобразна. Она характеризуется апоморфными признаками – короткой, сильно уплощенной головотрубкой и слабо выраженной булавой усиков. Замечу, что в этой надтрибе, только в трибе *Vossicartini*, хорошо выражены бороздки на надкрыльях (плезиоморфия). Из триб надтрибы *Rhinocartidae* *Vossicartini* довольно близка (ИФС = 7) только к более продвинутой трибе *Rhinocartini*.

Трибы *Auletanini* (ИП = 8), *Auletorhinini* (ИП = 8), *Proteugnamptini* (ИП = 9) и *Rhinocartini* (ИП = 10) образуют особую ветвь. Важнейшими синапоморфными признаками, сближающими их, являются длинная булава усиков у обоих полов и обычно полностью редуцированные бороздки надкрылий. Последний признак сближает эти трибы *Auletini* и *Cesauletini* (надтриба *Rhynchitidae*).

Трибы *Rhinocartini* и *Proteugnamptini*, а также *Auletanini* и *Auletorhinini*, объединяются попарно, образуя сестринские группы, и имеют ИФС, равный 8 и 9, соответственно. Первая, африканско-мадагаскарская группа, состоящая из *Rhinocartini* и *Proteugnamptini*, характеризуется двумя апоморфными признаками (короткой, не уплощенной головотрубкой и субмедиально прикрепленными усиками). Вторая, индо-малайская группа (трибы *Auletanini* и *Auletorhinini*), отличается всегда полностью редуцированными бороздками надкрылий.

Важно отметить, что африканско-мадагаскарские трибы (*Vossicartini*, *Rhinocartini* и *Proteugnamptini*) имеют слабые связи (ИФС от 1 до 3) с представителями надтрибы *Rhynchitidae* и, вероятно, являются тупиковыми ветвями. Наоборот трибы *Auletanini* и *Auletorhinini* очень сходны с примитивными *Rhynchitidae*. Как следствие, они представляют большой интерес при изучении

родственных связей ринхитид. Сходство этих двух триб с *Rhynchitidae* проявляется в основном за счет симплезиоморфий. По ИФС связь *Auletanini* и *Auletorhinini* отмечена с трибами *Minurini* (ИФС = 2) и *Cesauletini* (ИФС = 6); с остальными трибами надтрибы *Rhynchitidae* филогенетические связи не обнаружены. Любопытно, что представители *Auletanini* и *Auletorhinini* довольно похожи на таковых трибы *Auletini*, от примитивных форм которой они отличаются практически только плезиоморфными мандибулами и апоморфной булавой усиков. Строение эдеагуса и в особенности вооружение его эндофаллуса находятся у *Auletanini* и *Auletorhinini* в плезиоморфном состоянии и практически неотличимы от большинства видов трибы *Auletini*. При этом наличие в трибе *Auletini*, помимо плезиотипных, довольно большого количества апотипных форм не позволяет выявить связи последней с трибами *Auletanini* и *Auletorhinini*.

Надтриба *Rhynchitidae*

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. К ней относятся наиболее древние ринхитиды из поздней юры и раннего мела.

В надтрибе *Rhynchitidae* первой ответвляется от главного ствола слабо продвинутая триба *Auletini* (ИП = 8), которая характеризуется такими плезиоморфными признаками, как совместно закругленные вершины надкрылий, аулетоидное строение гастральной спикеры 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 *Auletini*, помимо морфологии, указывают, во-первых, связь некоторых ее представителей с голосеменными растениями, и, во-вторых, развитие личинок входящих в нее видов (группа 1a) в генеративных органах растений, предварительно подгрызенных самкой (Легалов, 2004). Отмечу, что этот метод приготовления кормового субстрата для личинок является исходным для надтрибы *Rhynchitidae*. Он наблюдается не только у всех представителей триб ринхитид (*Rhynchitidae*) и трубкавертов (*Attelabidae*), но и у некоторых долгоносиков (*Curculionidae*). Практически повсеместное распространение трибы *Auletini* также указывает на ее древнее происхождение.

Очень интересна близкая к *Auletini*, южноамериканская триба *Minurini*, обладающая удивительным для ринхитид плезиоморфным признаком – сросшимися 1-м и 2-м вентритами (у всех остальных представителей *Rhynchitidae* срастаются 3 первых вентрита). К плезиоморфиям этой груп-

пы относятся хорошо развитые бороздки надкрылий, совместно закругленные вершины последних и 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 *Rhynchititae*, согласно филогенетической схеме, отличаются от примитивных *Auletini* и *Minurini* следующими апоморфными признаками: передними тазиками у самцов с пучком волосков (а иногда и ямкой), раздельно закругленными надкрыльями и пигидием, как правило, не скрытым ими. Их характеризует более высокий средний ИП (17).

Североамериканская триба *Cesauletini* внешне очень сходна с *Auletini*, однако обособлена от нее. Это сходство определяется в первую очередь полностью редуцированными бороздками надкрылий и строением гастральной спикеры. Вероятно, от данной группы могла произойти триба *Eugnamptini*. ИФС между ними высокий, равный 8.

По признакам субмедиального или субапикального прикрепления усиков (апоморфия) и нормально развитых стилей яйцеклада (реверсия) *Eugnamptini*, *Isotheini*, *Pterocolini*, *Rhynchitini* и *Vyctiscini* выделяются в особый комплекс.

Наиболее примитивна из приведенных выше триба *Eugnamptini*, имеющая, как и плезиотипные *Rhinocartitae*, *Auletini*, *Minurini* и *Cesauletini*, аулетоидное строение гастральной спикеры. При плезиоморфном строении гастральной спикеры триба *Eugnamptini* обладает апоморфным асимметричным вооружением эндофаллуса и обычно вырезанной вершиной эдеагуса. Виды *Eugnamptini* развиваются в листовой пластинке (подгруппа 1b3).

Триба *Isotheini* представлена формами, преимущественно сворачивающими трубки, и рассматривалась большинством систематиков (Voss, 1938; Тер-Минасян, 1950; Sawada, 1993; Егоров, 1996; Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999 и др.) как наиболее продвинутая в данном семействе. В результате проведенных исследований выяснилось, что она не только не является таковой, обладая ИП равным всего 15, но и выступает в качестве особого направления (совместно с *Eugnamptini*) в эволюции ринхитид, которая первой пошла по пути сворачивания воронкообразных трубок для развития потомства (группа 2b). *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 головок трубки 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 *Rhynchitini* и *Vyctiscini*. О трибе *Pterocolini*, обладающей очень высоким ИП, равным 20, следует сказать особо, поскольку некоторые современные авторы (Thompson, 1992; Hamilton, 1998) выделяют ее в самостоятельное подсемейство. Однако, поскольку представители *Pterocolini* в своем строении сохраняют признаки, не позволяющие отделить их от надтрибы *Rhynchititae*, это едва ли оправдано. Основные апоморфные признаки, отличающие *Pterocolini*, заключаются в широко разделенных тазиках, строении голени и внешнем сходстве с некоторыми *Attelabinae* (особенно с родом *Hybolabus*). Из других признаков, характеризующих эту трибу, можно отметить наличие металлического блеска, короткую головотрубку, узкий лоб, киль на боках передне спинки, округлую форму надкрылий. Такое строение трибы *Pterocolini* можно рассматривать как приспособление, выработанное какой-либо группой, сходной с подтрибой *Temnocerina* (триба *Rhynchitini*), при переходе к комменсализму в трубках американских *Attelabinae* (трибы *Pilolabini* и *Hybolabini*).

Условно высшими ринхитидами можно считать близкие (ИФС = 16) трибы *Rhynchitini* и *Vyctiscini*, являющиеся сестринскими группами и отличающиеся от остальных триб передними тазиками у самцов с ямкой и пучком волосков (синапоморфия). В данных трибах у самцов иногда бывают направленные вперед зубцы на боках переднегруди.

Триба *Rhynchitini* (ИП = 18) – самая богатая видами в семействе, обладает очень сложной таксономической структурой. Ее представители характеризуются различными апоморфными признаками. Относящиеся к ней виды развиваются как в вегетативных (группы 1b, 1c и 2b), так и в генеративных органах (группа 1a) растений. При этом исходной в данной трибе, вероятно, была связь с вегетативными органами растений, а переход на цветы и плоды – результат реверсии.

Триба *Vyctiscini* – молодая, компактная группа, распространенная преимущественно в Индо-Малайской области. К ее важнейшим апоморфным признакам можно отнести узкий лоб, метэпистерны, не достигающие задних тазиков, вооружение эндофаллуса биктискоидного типа и коническую голову. В трибе наблюдается переход от развития внутри плодов (подгруппа 1a1) к особому способу сворачивания листьев в пакеты (группа 2a).

Vyctiscini включает в себя примитивных *Svetla-naevyctiscina* (ИП = 11), личинки у которых в отличие от остальных подтриб этой трибы развиваются в плодах, а не в пакетах из листьев, а также более продвинутых *Vyctiscina* (ИП = 14) и *Listrobyctiscina* (ИП = 16).

Расчеты выявили, что в развитии трубоквертов произошли 56 филогенетических событий, из них 29 уникальных, 23 параллелизма и 4 реверсии.

Таким образом, можно заключить, 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 8 хорошо обособленных триб, по ИП образующих три группы: 1. Auletini и Minurini; 2. Cesautetini, Eugnamptini и Isotheini; 3. Pterocolini, Rhynchitini и Byctiscini.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

Работа поддержана грантом Лаврентьевского конкурса молодежных проектов СО РАН, премией Европейской Академии для молодых ученых России за 2003 г. и грантом Фонда содействия отечественной науке за 2004 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байков К.С., 1999. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. Новосибирск. 95 с.
- Егоров А.Б., 1996. Сем. Rhynchitidae – ринхитиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Владивосток. Т. 3. Ч. 3. С. 199–215.
- Легалов А.А., 2002. Происхождение и филогенетические связи жуков-трубоквертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) // Биол. наука и образование в педагогических вузах. Новосибирск. Вып. 2. С. 104–111. – 2003. Моделирование филогенетических связей жуков-трубоквертов (Coleoptera: Attelabidae) // Там же. Вып. 3. С. 27–33. – 2003а. Таксономия, классификация и филогения ринхитид и трубоквертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) мировой фауны. Новосибирск. CD-R. 733 с. (641 Мб). – 2004. Новая классификация экологических групп ринхитид и трубоквертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) // Евраз. энтомол. журн. Т. 3. № 1. С. 43–45.
- Павлинов И.Я., 1989. Методы кладистики. М.: Изд. МГУ. 188 с. – 1990. Кладистический анализ (методологические проблемы). М.: Изд. МГУ. 160 с.
- Расницын А.П., 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Труды РЭО. СПб. Т. 73. С. 1–108.
- Тер-Минасян М.Е., 1950. Долгоносики-трубокверты (Attelabidae) // Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 27. Вып. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 231 с.
- Alonso-Zarazaga M.A., Lyal C.H.C., 1999. A world catalogue of families and genera Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae). Barcelona. Entomopraxis. 315 p.
- Hamilton R.W., 1998. Taxonomic Revision of the New World Pterocolinae (Coleoptera: Rhynchitidae) // Trans. Amer. Entomol. Soc. V. 124. № 3 + 4. P. 203–269.
- Legalov A.A., 2001. Revision der holarktischen Auletini (Coleoptera, Attelabidae) // Russ. Entomol. J. V. 10. № 1. P. 33–66.
- Riedel A., 2002. Taxonomy, phylogeny, and zoogeography of the weevil genus *Euops* (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea) in the Papuan Region. Ph. Diss. Muenchen. 216 p.
- Sawada Y., 1988. On the estimation of phylogeny by the minimal rejection of the information from character distribution // Panmixia. № 7. P. 1–15. – 1993. A systematic study of the family Rhynchitidae of Japan (Coleoptera, Curculionoidea) // Humans and Nature. № 2. P. 1–93.
- Thompson R.T., 1992. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with a key to major groups // J. Nat. Hist. V. 26. P. 835–891.
- Voss E., 1938. Monographie der Rhynchitinen Tribus Deporaini sowie der Unterfamilien Pterocolinae – Oxy Coryninae (Allocorynini). vii Teil der Monographie der Rhynchitinae – Pterocolinae. (73. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // Stettiner Entomol. Zeitung. Jg. 99. S. 59–116, 302–363. – 1965. Die Unterfamilie Camarotinae, ihre Beziehungen zur Familie Attelabidae sowie ein Versuch, die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der letzteren zur Darstellung zu bringen (Coleoptera, Curculionidae) // Entomol. Abhandl. Bd. 32. № 11. S. 222–244.

RECONSTRUCTION OF PHYLOGENY IN LEAF-ROLLING WEEVILS (COLEOPTERA, RHYNCHITIDAE, ATTELABIDAE) USING THE SYNAP METHOD. REPORT 1

A. A. Legalov

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

Phylogenetic relationships in the families Rhynchitidae and Attelabidae were reconstructed. The main synapomorphies were revealed. The advanced morphological characteristics were determined in different groups of the families studied. The family Attelabidae forms two large branches. The most advanced is the supertribe Rhynchititae, the representatives of which could adapt not only to the development of various parts of a plant, but also to rolling of tubes. This supertribe consists of eight well-detached tribes. These tribes form three groups: Auletini and Minurini; Cesautetini, Eugnamptini, and Isotheini; Rhynchitini and Byctiscini.