

**Опыт реконструкции филогении долгоносиков  
подсемейства Lixinae (Coleoptera: Curculionidae)  
с использованием молекулярно-генетического анализа**

**Experience of phylogenetic reconstruction  
of the weevil subfamily Lixinae (Coleoptera: Curculionidae)  
using molecular-genetic analysis**

**Ю.Г. Арзанов, Б.В. Страдомский  
Yu.G. Arzanov, B.V. Stradomsky**

Институт аридных зон ЮНЦ РАН, пр. Чехова, 41, Ростов-на-Дону 344006 Россия  
Institute of Arid Zones of Southern Scientific Centre of Russian Academy of Sciences, Chekhov str., 41, Rostov-on-Don 344006 Russia.  
E-mail: arz99@mail.ru

**Ключевые слова:** Coleoptera, Curculionidae, Lixinae, реконструкция филогении, молекулярно-генетический анализ.  
**Key words:** Coleoptera, Curculionidae, Lixinae, reconstruction of phylogeny, molecular-genetic analysis.

**Резюме.** С помощью молекулярно-генетических исследований установлено, что общепринятое деление подсемейства Lixinae на несколько триб не поддерживается. Выяснено, что традиционная система подсемейства по существу является системой, группирующей таксоны по месту локализации личиночной стадии, и может считаться системой жизненных форм. Филогенетическое дерево, полученное на основе различий в анализе последовательности ДНК гена E-1a методами минимальной эволюции (ME) и максимального правдоподобия (ML), практически полностью отражает естественное распределение таксонов по трофическому предпочтению, причем образованные кластеры включают представителей различных традиционных триб подсемейства Lixinae.

**Abstract.** Traditional division of the subfamily Lixinae into two or three tribes by Ter-Minassian and Alonso-Zarasaga and Lyal is not supported after molecular-genetic study using Ef-1a (elongation factor 1-alpha) of nuclear DNA. It is established that the traditional system of Lixinae is actually system of taxa of life forms with grouping of taxa by place localization of larval stage. The phylogenetic tree obtained on the basis of differences in DNA sequence analysis of Ef-1a gene by the methods of minimum evolution and maximum likelihood fully reflects the natural distribution of taxa by trophic preferences with clusters including taxa of different traditional tribes of Lixinae.

## Введение

Долгоносики подсемейства Lixinae широко распространены в аридных ландшафтах мира, кроме Южной Америки и Австралии. Преобладающее число таксонов представлено в Евразии и Африке, лишь несколько из них выходит за пределы Палеарктики и

встречается в пограничных районах Ориентальной области. Большинство представителей подсемейства обитает в открытых стациях, в степях и пустынях, развиваясь главным образом на растениях семейств Амарантовых (= Маревых) и Сложноцветных. Некоторые виды являются вредителями сахарной свеклы, некоторые могут использоваться как агенты контроля за развитием сорной растительности. Подсемейство насчитывает около 90 родов и более 1500 видов [Meregalli, Fremuth, 2013].

Систематика долгоносиков Lixinae разработана в начале XIX столетия Шенхером [Schoenherr, 1823] и до сих пор не претерпевала существенной перестройки. Шенхером [Schoenherr, 1823, 1826] проведено также деление подсемейства на трибы Lixini и Cleonini. Выделенная несколько позже триба Rhinocyllini [Lacordaire, 1863] далеко не у всех последующих исследователей получила подтверждение и в настоящее время упразднена [Colonnelli, 2003]. Большинство современных родов установлено в XIX веке. Неоднократно высказывалось мнение, что существующая система Lixinae построена с учетом экологических критериев и по существу является классификацией жизненных форм [Тер-Минасян, 1988; Жерихин, Егоров, 1990; Арзанов, 2009], а не естественной системой. Такое суждение появилось в результате того, что ряд морфологических признаков, на основании которых выделяются трибы, не является строгим и может одновременно встречаться у представителей как одной, так и другой трибы. Много сложностей возникает в распределении видов в под родах крупных родов, таких как *Larinus* Dejean, 1821 и *Lixus* Fabricius, 1801. Обоснования для выделения этих под родов довольно условны и искусственны. Обращает на себя внимание существенная разница в числе установленных родов в практически равнозначных по числу видов трибах – в Lixini 15 родов и в Cleonini 78 родов. Все эти сложности, возникшие

в процессе работы по реконструкции филогении долгоносиков подсемейства Lixinae, побудили нас к частичному отказу от традиционных признаков, ранее используемых в таксономических работах, и к применению молекулярно-генетических методов для решения поставленной задачи.

Триба Lixini представлена таксонами, личинки которых развиваются в надземной части растений – в стеблях, листовых черешках или соцветиях. Центральное место в трибе занимают два крупных рода – *Lixus* и *Larinus*, включающие подавляющее число видов в трибе. Род *Lixus* первоначально был хорошо очерчен и представлен видами, имеющими вытянутую форму тела, в отличие от близкого к нему роду *Larinus*, имаго которого представлены коренастыми формами. Система внутри рода *Lixus* была построена по ряду довольно устойчивых морфологических признаков переднеспинки и надкрылий [Reitter, 1916; Тер-Минасян, 1967] с выделением самостоятельных подродов. Некоторые подроды в дальнейшем пересматривались или поднимались в ранге до самостоятельных родов, но в целом система трибы не менялась и осталась прежней. Подроды *Lixus* в большинстве случаев сгруппированы по трофическому предпочтению определенных семейств растений. Кормовые связи с растениями у рода *Lixus* довольно разнообразны и очерчены более чем 10 семействами покрытосеменных растений. Род *Larinus* так же, как род *Lixus*, разделен на ряд подродов, установленных главным образом на основании морфологических особенностей строения головотрубки. В отличие от *Lixus* все представители рода *Larinus* трофически приурочены лишь к растениям семейства сложноцветных.

Триба Cleonini представлена таксонами, личинки которых развиваются в корнях, прикорневой части растений, в корневых галлах или в почве. В трибе по числу видов доминирует лишь 1 род *Stephanocleonus* Motschulsky, 1860, включающий более 100 видов [Тер-Минасян, 1979], остальные относительно небольшие – по 1–5 видов, лишь несколько родов насчитывают 10–15 видов. Все многообразие родов трибы делится по строению ног на две неравные группы [Арзанов, 2008]. К первой относятся роды, имеющие широкие и короткие лапки с хорошо развитыми войлочными подошвами, вторая включает роды с узкими и длинными лапками без войлочных подошв. Хотя морфологические признаки установленных групп имеют явно адаптивный характер, связанный с особенностью субстрата, следует отметить, что имаго видов первой группы, кроме того, питаются не только корнями, но и надземными частями растений, для чего с помощью своих цепких широких лапок взбираются на стебли и соцветия.

## Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужили сборы авторов и ряда наших коллег, осуществленные главным образом с поверхности почвы и с кормовых растений. Собранных жуков помещали

в 96%-й этиловый спирт. Современные названия родов и видов приведены по последнему каталогу палеарктической фауны [Gültekin, Fremuth, 2013; Meregalli, Fremuth, 2013].

В работе проведен анализ участка ядерной ДНК, выделенной из тканей имаго 31 вида долгоносиков подсемейства Lixinae. Из них 16 видов относятся к трибе Cleonini и 15 видов – к трибе Lixini (табл. 1). Материал хранится в коллекции образцов генетического анализа в отделе аридной экологии Института аридных зон ЮНЦ РАН. Каждый образец снабжен коллекционным номером.

Суммарную ДНК выделяли с использованием фенол-хлороформного метода экстракции. Участки гена Ef-1a (elongation factor 1-alpha) ядерной ДНК амплифицировали с применением метода полимеразной цепной реакции (ПЦР).

Для получения ПЦР-продуктов использовали следующие праймеры: прямой (CaEfF 5'-TGA AGG CCG AAC GTG AAC GTG G-3') и обратный (CaEfR 5'-CTT CAG CTT TTC CTT CTT TAC G-3').

Параметры метода амплификации первичных нуклеотидных последовательностей описаны в работе одного из авторов [Водолажский, Страдомский, 2008].

Определение первичной нуклеотидной последовательности гена проводили на секвенаторе Applied Biosystems 3500.

Первичные нуклеотидные последовательности обрабатывали с использованием программы MEGA 5, модель Tamura-Nei, алгоритмы NJ – ближайших соседей, ME – минимальной эволюции, ML – максимального правдоподобия и графически представляли в виде дендрограмм.

В качестве внешней группы при анализе геномной последовательности выбран *Tranes lyteroides* Paskoe, 1875, представитель подсемейства Molytinae, обитающий в Австралии. Выбор этого вида в качестве внешней группы продиктован тем, что долгоносики Molytinae традиционно рассматриваются как наиболее близкая к подсемейству Lixinae, но обособленная группа.

## Результаты

Анализ полученных результатов исследования нуклеотидных последовательностей с применением алгоритмов NJ – ближайших соседей, ME – минимальной эволюции, ML – максимального правдоподобия показал наличие трех обособленных групп в дендрограмме.

При анализе двух представленных дендрограмм (Color plate 9: 1; Color plate 10: 2) обращает на себя внимание их довольно большая близость. Большинство кластеров в одной и другой дендрограммах имеет практически схожий набор видов. В дендрограмме минимальной эволюции (Color plate 9: 1) дерево представлено 6 основными кластерами (A–F). На дендрограмме максимального правдоподобия (Color plate 10: 2) дерево включает лишь 3 основных кластера, при этом кластер I полностью повторяет кластер F, кластер H вмещает в себя кластеры из дендрограммы

Таблица 1. Материал и места сборов долгоносиков подсемейства Lixinae.

Table 1. Material and places of collection of weevils of the subfamily Lixinae.

Название вида Species	Место сбора, сборщик Place of collection, collector	Координаты Coordinates	Коллекционный номер / Inventory number in the museum	Номер в GenBank / GenBank Accession numbers
Cleonini				
<i>Asproparthenis punctiventris</i> (Germar, 1824)	Россия, Краснодарский кр., пос. Большой Утриш, 3.05.2013 (Б.В. Страдомский) / Russia, Krasnodar Region, Bolshoy Utrish vill., 3.05.2013 (B.V. Stradomsky)	37.387613 N 44.761016 E	ICC C10	KP053275
<i>Bothynoderes affinis</i> (Schrank, 1781)	Россия, Ростовская обл., Орловский р-н, пос. Курганный, 27.04.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Orlovsky District, Kurganny vill., 27.04.2013 (Yu.G. Aranov)	46.5678 N 42.8048 E	ICC C01	KP05327
<i>Cleonis pigra</i> (Scopoli, 1763)	Россия, Кабардино-Балкария, пос. Тырнауз, 9.05.2013 (И.В. Шохин) / Russia, Kabardino-Balkaria, Tynauz vill., 9.05.2013 (I.V. Shokhin)	42.919762 N 43.399918 E	ICC C02	KP030855
<i>Cleonis pigra</i> (Scopoli, 1763)	Россия, Ростовская обл., Миллеровский р-н, пос. Ивановка, 6–18.07.2013 (Э.А. Хачиков) / Russia, Rostov Region, Millerovo District, Ivanovka vill., 6–18.07.2013 (E.A. Khachikov)	48.9822 N 40.4868 E	ICC C11	KP030856
<i>Coniocleonus hollbergii</i> (Fähræus, 1842)	Россия, Волгоградская обл., пос. Котовский, 14.09.2013 (М.В. Набоженко) / Russia, Volgograd Region, Kotovskiy vill., 14.09.2013 (M.V. Nabozhenko)	40.874411 N 49.222882 E	ICC C14	KP053277
<i>Conorhynchus nigrivittis</i> (Pallas, 1781)	Россия, Калмыкия, пос. Яшкуль, 5.05.2013 (П.П. Ивлиев) / Russia, Kalmykia, Yashkul' vill., 5.05.2013 (P.P. Ivliev)	45.344306 N 46.170319 E	ICC C04	KP053278
<i>Cyphocleonus achates</i> (Fähræus, 1842)	Армения, пос. Гораван, 15.06.2013 (М.Ю. Калашян) Armenia, Goravan, 15.06.2013 (M.Yu. Kalashian)	39.9013 N 44.7339 E	ICC C19 gb	KP053279
<i>Cyphocleonus dealbatus</i> (Gmelin, 1790)	Россия, Ростовская обл., Ростов-на-Дону, Шепкинский лес, 2.06.2013 (Арзанов Ю.Г.) / Russia, Rostov Region, Rostov-on-Don, Shchepkinskiy forest, 2.06.2013 (Yu.G. Aranov)	47.3343 N 39.7438 E	ICC C13	KP053280
<i>Leucomigus candidatus</i> (Pallas, 1771)	Россия, Краснодарский кр., Приморско-Ахтарский р-н, Ачьевская коса, 10.08.2013 (Е.Н. Терсков) / Russia, Krasnodar Region, Primorsko-Akhtarsk District, Achuevskaya foreland, 10.08.2013 (E.N. Terskov)	37.828764 N 45.814183 E	ICC C09	KP113705
<i>Leucophyes pedestris</i> (Poda, 1761)	Россия, Ростовская обл., Миллеровский р-н, пос. Ивановка, 6.07.2013 (Э.А. Хачиков) / Russia, Rostov Region, Millerovo District, Ivanovka vill., 6.07.2013 (E.A. Khachikov)	48.9822 N 40.4868 E	ICC C07	KP113706
<i>Maximus strabus</i> (Gyllenhal, 1834)	Россия, Калмыкия, Яшкульский р-н, пос. Теегин Герл, 5.05.2013 (А. Игнатенко) / Russia, Kalmykia, Yashkul' District, Teegin Gerl, 5.05.2013 (A. Ignatenko)	45.690756 N 45.882281 E	ICC C03	KP113707
<i>Maximus strabus</i> (Gyllenhal, 1834)	Россия, Ростовская обл., Орловский р-н, пос. Курганный, 27.04.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Orlovsky District, Kurganny vill., 27.04.2013 (Yu.G. Aranov)	46.5678 N 42.8048 E	ICC C08	KP113708
<i>Menecleonus anxius</i> (Gyllenhal, 1834)	Армения, пос. Суренаван, 15.07.2013 (М.Ю. Калашян) / Armenia, Surenavan, 15.07.2013 (M.Yu. Kalashian)	39.8009 N 44.7751 E	ICC C18	KP113709
<i>Pachycerus segnis</i> (Germar, 1824)	Россия, Ростовская обл., Миллеровский р-н, пос. Ивановка, 6.07.2013 (Э.А. Хачиков) / Russia, Rostov Region, Millerovo District, Ivanovka vill., 6.07.2013 (E.A. Khachikov)	48.9822 N 40.4868 E	ICC C05	KP113710
<i>Pseudocleonus cinereus</i> (Schrank, 1781)	Украина, Днепропетровская обл., пос. Рыбальское, 9.06.2013 (В.В. Мартынов) / Ukraine, Dnepropetrovsk Region, Rybalskoye vill., 9.06.2013 (V.V. Martynov)	35.18329 N 48.4761 E	ICC C12	KP113711
<i>Pseudocleonus grammicus</i> (Panzer, 1789)	Россия, Краснодарский кр., пос. Криница, 6.09.2013 (Э.А. Хачиков) / Russia, Krasnodar Region, Krinitza, 6.09.2013 (E.A. Khachikov)	38.186978 N 44.579086 E	ICC C15	KP113712

Таблица 1 (продолжение).  
Table 1 (continued).

<i>Rhabdorrhynchus echii</i> (Brahm, 1790)	Россия, Краснодарский кр., Кропоткин, 5.07.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Krasnodar Region, Kropotkin, 5.07.2013 (Yu.G. Arzanov)	40.557435 N 45.440504 E	ICC C06	KP113713
<i>Terminasia granosa</i> (Zoubkoff, 1833)	Казахстан, Алма-Атинская обл., с. Чилик, 26.07.2013 Kazakhstan, Almaty Region, Chilik vill., 26.07.2013	78.358713 N 43.456436 E	ICC C17	KP113714
Lixini				
<i>Hypolixus astrachanicus</i> (Faust, 1883)	Россия, Астраханская обл., Ильмени, 21.05.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Astrakhan Region, Il'meni, 21.05.2013 (Yu.G. Arzanov)	46.0831 N 47.7278 E	ICC L02	KP053281
<i>Lachnaeus crinitus</i> (Schoenherr, 1826)	Россия, Ростовская обл., Ростов-на-Дону, Щепкинский лес, 2.06.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Rostov-on-Don, Shchepkinskiy forest, 2.06.2013 (Yu.G. Arzanov)	47.3343 N 39.7438 E	ICC L03	KP053282
<i>Larinus (Larinomesius) iaceae</i> (Fabricius, 1775)	Россия, Ростовская обл., Ростов-на-Дону, Щепкинский лес, 2.06.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Rostov-on-Don, Shchepkinskiy forest, 2.06.2013 (Yu.G. Arzanov)	47.3343 N 39.7438 E	ICC L05	KP030857
<i>Larinus (Larinomesius) turbinatus</i> Gyllenhal, 1835	Россия, Ростовская обл., Ростов-на-Дону, Щепкинский лес, 2.06.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Rostov-on-Don, Shchepkinskiy forest, 2.06.2013 (Yu.G. Arzanov)	47.3343 N 39.7438 E	ICC L04	KP030859
<i>Larinus (Larinus) latus</i> Herbst, 1783	Армения, пос. Гехард, 19.05.2013 (М.Ю. Калашян) / Armenia, Geghard vill., 19.05.2013 (M.Yu. Kalashian)	44.630694 N 40.067966 E	ICC L20	KP030858
<i>Lixus (Broconius) rubicundum</i> (Zoubkoff, 1833)	Россия, Калмыкия, пос. Ики-Бурул, 18.05.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Kalmykia, Iki-Burul vill., 18.05.2013 (Yu.G. Arzanov)	44.644909 N 45.822683 E	ICC L01	KP096381
<i>Lixus (Broconius) rubicundum</i> (Zoubkoff, 1833)	Россия, Калмыкия, пос. Джалыково, 19.05.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Kalmykia, Dzhalykovo vill., 19.05.2013 (Yu.G. Arzanov)	47.433486 N 45.607845 E	ICC L08	KP096380
<i>Lixus (Callistolixus) furcatus</i> (Olivier, 1807)	Армения, пос. Гехард, 19.05.2013 (М.Ю. Калашян) / Armenia, Geghard vill., 19.05.2013 (M.Yu. Kalashian)	44.630694 N 40.067966 E	ICC L14	KP096383
<i>Lixus (Dilixellus) bardanae</i> (Fabricius, 1787)	Россия, Ростовская обл., Ростов-на-Дону, Щепкинский лес, 10.05.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Rostov-on-Don, Shchepkinskiy forest, 10.05.2013 (Yu.G. Arzanov)	47.3343 N 39.7438 E	ICC L13	KP096386
<i>Lixus (Dilixellus) fasciculatus</i> (Boheman, 1835)	Россия, Ростовская обл., Ростов-на-Дону, Щепкинский лес, 2.06.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Rostov-on-Don, Shchepkinskiy forest, 2.06.2013 (Yu.G. Arzanov)	47.3343 N 39.7438 E	ICC L16	KP096384
<i>Lixus (Dilixellus) punctiventris</i> Boheman, 1835	Россия, Ростовская обл., Шахты, 2.05.2013 (Н.П. Калмыков) / Russia, Rostov Region, Shakhty, 2.05.2013 (N.P. Kalmykov)	40.230655 N 47.736565 E	ICC L19	KP096377
<i>Lixus (Epimeces) cardui</i> (Olivier, 1807)	Россия, Ростовская обл., Ростов-на-Дону, Щепкинский лес, 1.06.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Rostov-on-Don, Shchepkinskiy forest, 1.06.2013 (Yu.G. Arzanov)	47.3343 N 39.7438 E	ICC L10	KP096385
<i>Lixus (Phillixus) kraatzii</i> (Capiomont, 1875)	Россия, Ростовская обл., Орловский р-н, пос. Маныч, 28.04.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Orlovsky District, Manych vill., 28.04.2013 (Yu.G. Arzanov)	46.4322 N 42.7368 E	ICC L11	KP096382
<i>Lixus (Phillixus) subtilis</i> (Boheman, 1835)	Россия, Ростовская обл., Ростов-на-Дону, Щепкинский лес, 2.06.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Rostov-on-Don, Shchepkinskiy forest, 2.06.2013 (Yu.G. Arzanov)	47.3343 N 39.7438 E	ICC L12	KP096379
<i>Lixus (Phillixus) subulatus</i> (Faust, 1891)	Россия, Ростовская обл., Орловский р-н, пос. Маныч, 28.04.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Rostov Region, Orlovsky District, Manych vill., 28.04.2013 (Yu.G. Arzanov)	46.4322 N 42.7368 E	ICC L09 gb	KP096378
<i>Rhinocyllus conicus</i> (Frölich, 1792)	Россия, Карачаево-Черкесия, пер. Ыпчик, 22.07.2013 (Ю.Г. Арзанов) / Russia, Karachaev-Cherkessia, Ypchik Pass, 22.07.2013 (Yu.G. Arzanov)	42.052127 N 43.470303 E	ICC L07	KP030860

минимальной эволюции (C–D), а кластер G объединяет кластеры A и B.

Кластеры A и B, как и кластер G, включают по 2 самостоятельные ветви. Одна из них представлена двумя близкими родами *Lachmaeus* Schoenherr, 1826 и *Rhinocyllus* Germar, 1817 (A), в настоящее время рассматриваемыми в одной трибе Lixini. Объединение этих таксонов в одном кластере может быть определено тем, что оба они встречаются на растениях семейства сложноцветных и личинки их развиваются за счет соцветий этих растений. Таким же образом развиваются и представители рода *Larinus*, однако они удалены от этих двух родов. Кластер B представлен также двумя родами – *Terminasiana* Alonso-Zarazaga et Lyal, 1999 и *Leucophyes* Marshall, 1946, – рассматриваемыми в одной трибе Cleonini, но отличие между этими родами достаточно существенное. *Terminasiana* имеет длинные тонкие ноги и узкие лапки с удлинёнными члениками без войлочных подошв, личинки и жуки развиваются на растениях семейства амарантовых (Amaranthaceae), встречаются на солончаках. Второй род, входящий в этот кластер – *Leucophyes* – имеет широкие и короткие лапки с хорошо развитыми войлочными подошвами, личинки его развиваются на зонтичных, что является довольно редким явлением в трибе Cleonini (еще также род *Mecaspis* Schoenherr, 1823) и в подсемействе Lixinae в целом (также несколько видов рода *Lixius*). Основное многообразие рода *Leucophyes* ограничено средиземноморской областью, простирающейся от северного побережья Средиземного моря до лесостепной зоны, один представитель известен с Индостана [Арзанов, 2008]. Логичнее было бы род *Terminasiana* видеть в кластерах I или F, среди родов, которые объединяют виды, развивающиеся на солончаках, на растениях семейства амарантовых, а род *Leucophyes* сблизить с олигофагом зонтичных *Lixius furcatus* (кластеры H и D). В то же время, в отличие от остальных, роды *Terminasiana* и *Leucophyes* имеют узкие, удлинённо-овальные глаза и особое строение дорсальной стороны головотрубки, что характерно многим пустынным сахаро-гобийским родам.

Кластер C представлен 2 ветвями, каждая из которых включает родственные таксоны. В первой ветви это *Pachycerus* Schoenherr, 1823 и *Rhabdorrhynchus* Motschulsky, 1860, ранее рассматриваемые в одном роде на основании особого строения усика с короткой рукоятью и коротким и толстым жгутиком и трофической приуроченности к растениям семейства бумажниковых, что отличает их от остальных таксонов подсемейства. В то же время роды разнятся по строению ног и формой поверхностных чешуек на надкрыльях. Во второй ветви объединены два родственных рода – *Cleonis* Dejean, 1821 и *Cyphocleonus* Motschulsky, 1860 (*C. achates* и *C. dealbatus*), – которые чрезвычайно близки по морфологии и оба питаются на корнях сложноцветных, и также связанный со сложноцветными, но развивающийся в стеблях *Lixius punctiventris*. Нахождение последнего в кластере C Cleonini по крайней мере неожиданно, в кластере H этот вид входит в кластер вместе с *Pachycerus* и *Rhabdorrhynchus*, что тоже не вполне понятно.

Кластер D включает двух представителей рода *Lixius* (*L. fasciculatus* и *L. furcatus*). Объединение этих видов в одну группу также неожиданно. Хотя виды относятся к одному роду, их морфология и биология столь различны, что в настоящее время они рассматриваются в разных подродах.

Кластер E представлен 2 ветвями, одна из которых распадается еще на две дополнительные. В первой ветви объединены два неродственных вида рода *Lixius* (*L. rubicundus* и *L. bardanae*), они относятся в настоящее время к разным под родам [Gültekin, Fremuth, 2013], хотя ранее рассматривались в одном под роде *Dilixellus* Reitter, 1916 [Тер-Минасян, 1967], и развиваются на растениях различных семейств. Вторая ветвь распадается на две: в первую входят исключительно виды рода *Larinus* (*L. latus*, *L. turbinatus* и *L. iaceae*), вторая ветвь сборная – в ней также, развивающиеся на сложноцветных, закономерно стоят рядом оба вида рода *Pseudocleonus* Chevrolat, 1872 (*Ps. cinereus* и *Ps. grammicus*) и *Lixius cardui* и, несколько неожиданно, *Coniocleonus hollbergii*, для которого характерны узкие и длинные лапки, что свойственно открыто живущим герпетобионтам.

Кластер F объединяет 7 родов, развитие которых осуществляется на амарантовых. Из них базальными ветвями являются таксоны трибы Lixini (*Lixius* и *Hypolixius* Desbrochers des Loges, 1898), а роды трибы Cleonini (*Maximus* Alonso-Zarazaga et Lyal, 2009, *Asproparthenis* Gozis, 1886, *Conorhynchus* Motschulsky, 1960, *Menecleonus* Faust, 1904 и *Bothynoderes* Schoenherr, 1823) занимают удаленное положение. Особое внимание заслуживает то, что роды трибы Cleonini, кроме последнего, обладают длинными узкими лапками, более или менее развитыми зернами на дорсальной поверхности тела и прямой головотрубкой. Род *Bothynoderes* располагается на дендрограмме (Color plate 9) близко к представителям трибы Lixini, также имеющим широкие лапки.

Для выявления таксономической близости таксонов по разным экологическим или морфологическим характеристикам подобраны пары таксонов, для которых вычислены степени различия (табл. 2). Приведенные в таблице 2 показатели сильно разнятся от – 0.7 до 8.4%.

## Предварительный филогенетический паттерн подсемейства Lixinae, основанный на традиционных морфологических признаках

Палеонтологический материал, который бы прояснил вопрос о филогении долгоносиков подсемейства Lixinae, очень небольшой и в основном относится к неогену, т.е. не позволяет взглянуть на начальные этапы формирования группы. Близкой таксономической группой, с которой можно было бы сравнить Lixinae, и, видимо, их предками могут считаться долгоносики подсемейства Molytinae из

трибы Paipallesomini [Тер-Минасян, 1963]. Наиболее морфологически близок из этой трибы род *Peribleptus* Schoenherr, 1843, который визуально похож на представителей рода *Lixus*, но принципиально отличается от последнего строением ног и ротового аппарата. Род *Peribleptus* распространен на Индостане и в Юго-Восточной Азии и, следовательно, можно предположить, что предками первичных форм подсемейства Lixinae должны быть выходцы из этих областей. Так как современные Lixinae являются обитателями открытых ландшафтов, то можно допустить, что зарождение Lixinae проходило по границам тропических лесов, на опушках и в скребах, при этом они являлись обитателями пионерских растительных сообществ на горячих, осыпях и иных нарушенных сообществах тропического леса.

Пользуясь принципом актуализма, следует предположить, что наибольший прогресс в развитии долгоносики Lixinae получили с появлением открытых безлесных пространств аридных зон – степей и пустынь. С появлением зональности у растительных групп насекомых возникают сложности с сохранением влаги в период развития слабоподвижной личиночной стадии. Для этого личинки должны быть скрыты в растительной ткани кормового растения либо развиваться в почве. У долгоносиков Lixinae присутствуют обе эти стратегии сохранения влаги. У представителей трибы Lixini личинки развиваются внутри растительной ткани стеблей, листьев и соцветий, у Cleonini они скрыты внутри корня или в ризосфере. У обеих триб окукливание происходит в почве или, как у некоторых Cleonini, в корневых галлах. Имаго большинства Lixini приурочены к вегетативным частям растения или соцветиям. В связи с этим жуки свободно перемещаются по вертикальным поверхностям за счет широких лапок с хорошо развитыми войлочными подошвами и цепких коготков. В отличие от них большинство Cleonini обитает на поверхности почвы и вынуждено быстро перемещаться в поисках затенения. В связи с этим большая часть из них характеризуется узкими и удлинёнными лапками без войлочных подошв. Лишь некоторые виды Cleonini имеют широкие и короткие лапки с войлочными подошвами, что определено необходимостью взбираться на вертикальные поверхности растений в поисках дополнительного питания. По существу, эти отличия в экологических нишах и сопутствующие морфологические особенности послужили основой обоснования классических триб подсемейства Lixinae.

Дальнейшая филогения и расхождение триб были обусловлены особенностями ландшафтов, в которых проходила их эволюция. Для трибы Lixini такими ландшафтами стали главным образом луговые, степные, рудеральные и пионерские сообщества; для большинства Cleonini – зональные степные и пустынные и в незначительной степени луговые биотопы и местообитания с рудеральной растительностью.

Анализ трофических предпочтений долгоносиков подсемейства Lixinae показал, что из 126 таксонов родового и подродового рангов олигофагия

Таблица 2. Сравнимые пары таксонов.

Table 2. Compared pairs of taxa.

Сравниваемые пары	Степень различия (%)
<i>Larinus (Larinomesius) turbinatus</i> – <i>Larinus (Larinus) latus</i>	0.7
<i>Asproparthenis punctiventris</i> – <i>Maximus strabus</i>	1.8
<i>Cyphocleonus achates</i> – <i>Cyphocleonus dealbatus</i>	2.1
<i>Pseudocleonus cinereus</i> – <i>Pseudocleonus grammicus</i>	2.3
<i>Larinus (Larinomesius) iaceae</i> – <i>Larinus (Larinomesius) turbinatus</i>	2.9
<i>Conorhynchus nigrivittis</i> – <i>Maximus strabus</i>	3.0
<i>Menecleonus anxius</i> – <i>Maximus strabus</i>	3.8
<i>Rhabdorrhynchus echii</i> – <i>Pachycerus segnis</i>	3.8
<i>Lixus (Phillixus) subtilis</i> – <i>Lixus (Phillixus) subulatus</i>	3.9
<i>Terminasiana granosa</i> – <i>Leucophyes pedestris</i>	3.9
<i>Lixus (Phillixus) subtilis</i> – <i>Lixus (Phillixus) kraatzi</i>	4.1
<i>Lixus (Broconius) rubicundum</i> – <i>Lixus (Phillixus) subtilis</i>	4.4
<i>Larinus (Larinomesius) turbinatus</i> – <i>Lixus (Epimeces) cardui</i>	4.5
<i>Asproparthenis punctiventris</i> – <i>Bothynoderes affinis</i>	4.5
<i>Hypolixus astrachanicus</i> – <i>Lixus (Phillixus) subtilis</i>	4.7
<i>Larinus (Larinomesius) turbinatus</i> – <i>Rhinocyllus conicus</i>	5.7
<i>Leucophyes pedestris</i> – <i>Cleonis pigra</i>	5.7
<i>Asproparthenis punctiventris</i> – <i>Coniocleonus hollbergii</i>	5.9
<i>Cleonis pigra</i> – <i>Coniocleonus hollbergii</i>	6.4
<i>Terminasiana granosa</i> – <i>Asproparthenis punctiventris</i>	6.8
<i>Terminasiana granosa</i> – <i>Leucomigus candidatus</i>	6.8
<i>Leucomigus candidatus</i> – <i>Cyphocleonus dealbatus</i>	7.0
<i>Terminasiana granosa</i> – <i>Pachycerus segnis</i>	8.4

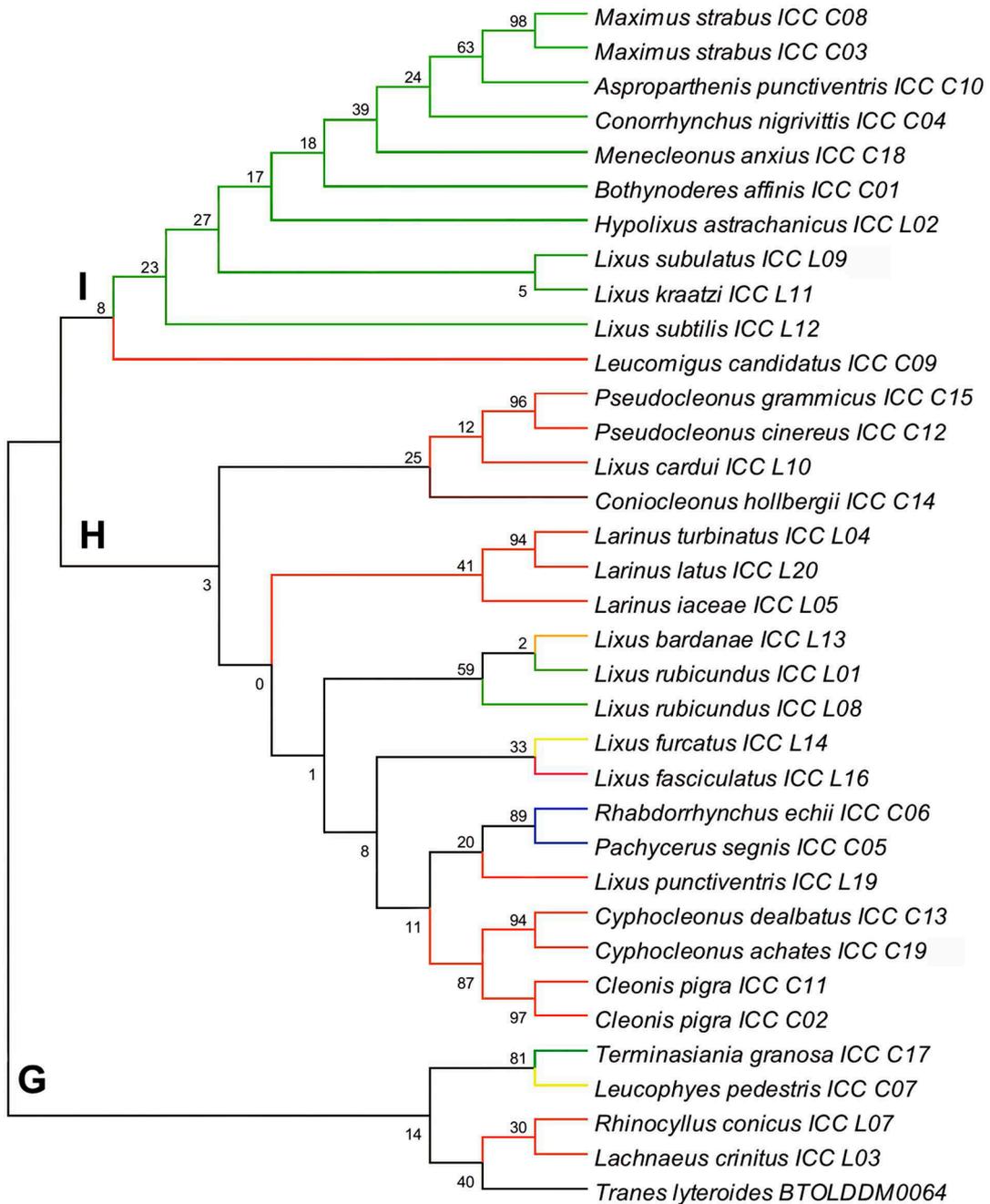


Рис. 1. Филогенетическое дерево, полученное на основе анализа различий последовательностей ДНК гена Ef-1a с применением метода ME – минимальной эволюции.

Fig. 1. The phylogenetic tree obtained on the basis of differences in DNA sequence analysis of Ef-1a gene by the method of ME – minimum evolution.

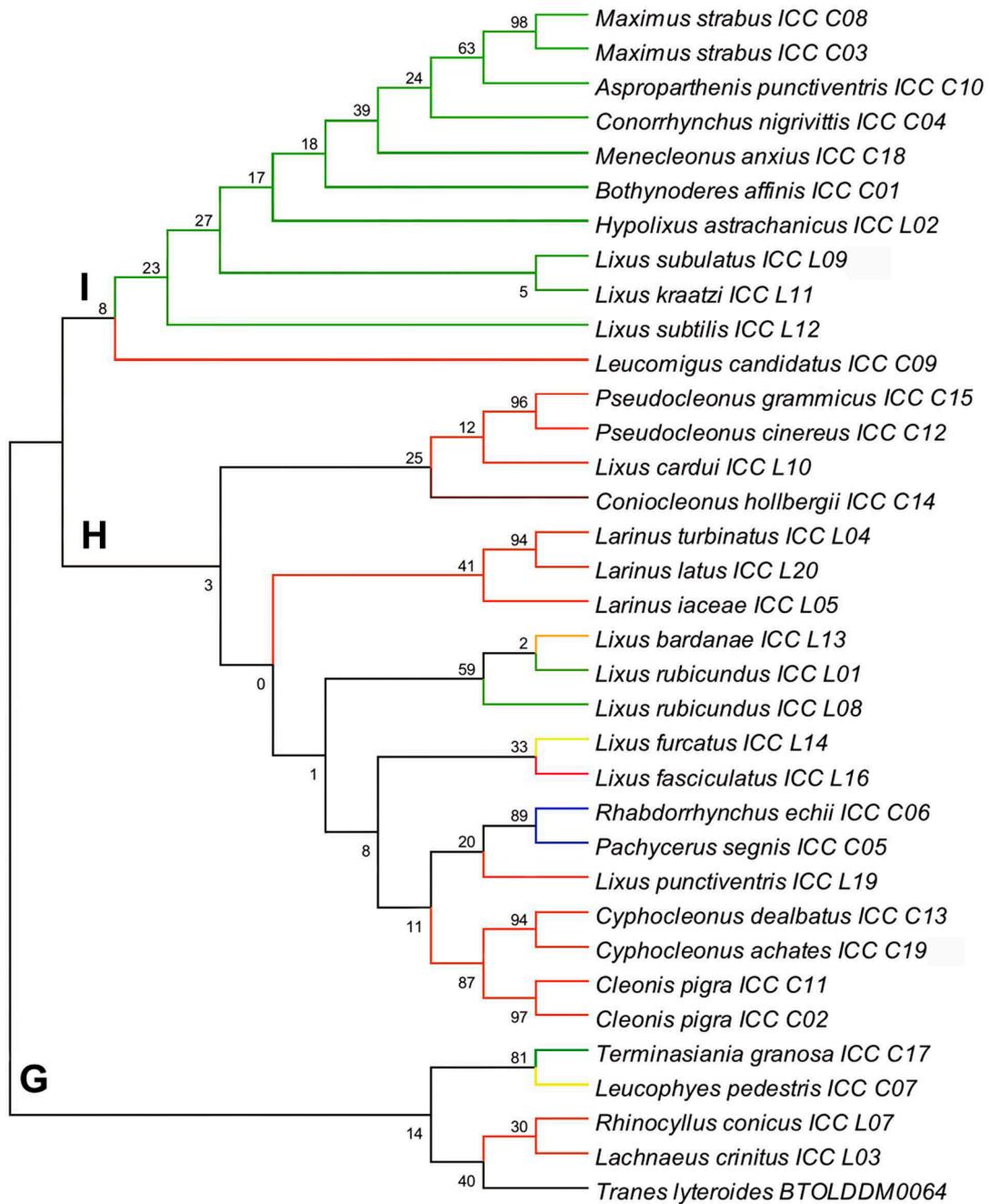


Рис. 2. Филогенетическое дерево, полученное на основе анализа различий последовательностей ДНК гена Ef-1a с применением метода ML – максимального правдоподобия.

Fig. 2. The phylogenetic tree obtained on the basis of differences in DNA sequence analysis of Ef-1a gene by the method of ML – maximum likelihood.

характерна лишь для 58 таксонов. Среди таксонов с неустановленными трофическими связями имеется около 10 родов, у которых наблюдаются полифагия, развитие на растениях из близких семейств (в пределах порядка) или на неродственных таксонах растений, обладающих крупными корнями, подходящими для эндобионтного развития личинки и используемыми как дополнительное питание или для восполнения дефицита влаги в аридных условиях.

Из 17 таксонов трибы Lixini олигофаги приурочены к растениям 4 порядков. Наибольшее число связано с растениями порядка Asterales – 9 олигофагов, на растениях порядков Capparales и Caryophyllales обитают по 3 олигофага и на Rutales – 1 олигофаг.

Из 41 таксона трибы Cleonini олигофаги отмечены на растениях 8 порядков. Наибольшее число таксонов является олигофагами Caryophyllales – 15, несколько уступает им число олигофагов Asterales – 11, на растениях порядков Boraginales, Capparales и Fabales обитают по 3–4 олигофага и на Tamaricales, Apiales и Plumbaginales – по 1.

Обращает на себя внимание то, что олигофаги Asterales у Lixini составляют 52% от известных, а у Cleonini – лишь 26%. При этом у Cleonini олигофаги растений порядка Caryophyllales составляют 33.3%.

## Обсуждение

Ранее уже высказывалось мнение о том, что система подсемейства Lixinae, включающая две [Тер-Минасян, 1967] или три [Alonso-Zarazaga, Lya, 1999] трибы, является искусственной, построенной на экологическом принципе, в основе которого предпочтение таксонами той или иной экологической ниши [Жерихин, Егоров, 1990; Арзанов, 2009]. Анализируя полученные результаты, мы также приходим к выводу, что существующая система долгоносиков подсемейства Lixinae [Gültekin, Fremuth, 2013; Meregalli, Fremuth, 2013] несовершенна и представляет собой сборную группу. Особенности строения головотрубки и места локализации личиночной стадии оказались недостаточными для установления естественных групп. По результатам проведенных анализов видно, что виды группируются по трофическому предпочтению тех или иных семейств растений, при этом место локализации личинки не столь существенно. Представители традиционных триб распределены в разных кластерах. Так, кластеры А, С, Е, F полностью сложены из олигофагов, в кластерах В и D наблюдаются некоторые нестыковки с этим правилом, которые следует рассматривать как исключение. Обращает на себя внимание и то, что внутри кластеров, сложенных из олигофагов, присутствуют представители разных традиционных триб, в некоторых случаях олигофаги одного семейства могут находиться в разных кластерах. Так, кластер А с олигофагами сложноцветных, развивающихся в соцветиях (роды *Rhinocyllus* и *Lachnaeus*), имеет морфологически и экологически близких представителей рода *Larinus* в кластере Е.

Построенная дендрограмма практически полностью отражает естественное распределение таксонов по трофическому предпочтению. Так, большинство родов или подродов, для которых установлены кормовые связи, развивается на растениях семейства амарантовых, несколько меньшее их число – на сложноцветных и уже чрезвычайно редко они связаны с бuraчниковыми, зонтичными и крестоцветными.

Для уточнения статуса установленных таксонов по традиционным морфологическим признакам проведен расчет процентов различия генетического материала у близких таксонов. Для анализа выбраны пары видов, относящиеся к разным трибам; к одному роду; к одному подроду; виды, развивающиеся на родственных и неродственных семействах растений и имеющие сходное или различное строение.

Попытка установить границы между таксонами по степени различия генетического материала показало, что критерием для отнесения таксона к одному и тому же роду является значение от 1.8 до 3% замен нуклеотидных последовательностей. Так, сравнение близких видов рода *Larinus*, относящихся к разным под родам – *L. (Larinomesius) turbinatus* и *L. (Larinus) latus*, – дает показатель 0.7%, т.е. в некоторой степени ставит под сомнение выделение подродов в роде. Морфологические признаки, на основании которых выделены подроды, довольно весомы: для первого вида характерна коническая головотрубка, для второго – прямая с плоской дорсальной стороной и с седловидным вдавлением на ней. Виды развиваются на соцветиях растений семейства сложноцветных, но на различных родах. Первый на чертополохах, второй – на мордовниках. Сравнение двух других видов этого же рода *Larinus*, *L. turbinatus* и *L. iaceae*, относящихся к одному подроду *Larinomesius*, показало 2.9%. Сравнение пары долгоносиков из трибы Cleonini, видов рода *Cyphocleonus*, относящихся к разным под родам, *C. achates* и *C. dealbatus*, дало результат 2.1%, а видов рода *Pseudocleonus*, также относящихся к разным под родам, *Ps. cinereus* и *Ps. grammicus* – 2.3%.

Сравнение родственных родов, олигофагов одних и тех же семейств растений показало от 1.8 до 3.9%. Так, виды родов трибы Cleonini, *Asproparthenis*, *Maximus* и *Menecleonus*, ранее рассматриваемых в едином роде *Bothynoderes* в ранге подродов, при попарном сравнении имеют следующие проценты различия: *A. punctiventris* и *M. strabus* – 1.8% и *M. anxius* и *M. strabus* – 3.8%. Виды заведомо разных родов, хорошо морфологически отличные, но развивающиеся в одних и тех же условиях на растениях одного семейства маревых, *Conorhynchus nigrivittis* и *Maximus strabus*, имеют показатель 3%. Так же и виды, ранее объединенные в один род *Pachycerus* – *Rhabdorrhynchus echii* и *Pachycerus segnis*, – имеют показатель 3.8%. В связи с этим очень интересно сравнение двух пар видов из рода *Lixus*: *L. subtilis* – *L. subulatus* и *L. subtilis* – *L. kraatzii*, – ранее рассматриваемых в разных родах (*Lixus* и *Broconius*) и в настоящее время объединенных в род *Lixus* в одном подроде *Phyllixus*. Показатели для этих сравниваемых видов, 3.9% и 4.1%

соответственно, по всей видимости, могут говорить о необоснованности объединения этих видов в границах одного рода и необходимости возврата к их прежнему положению в разных родах, тем более, что они принципиально отличаются степенью сращения коготков лапки. Интересно, что сравнение видов *Terminasiana granosa* и *Leucophyes pedestris* из заведомо разных родов, относящихся к одной трибе Cleonini, но развивающихся на растениях различных семейств, дает также относительно низкий показатель – 3.9%.

Сравнение пары видов рода *Lixus*, *L. rubicundum* – *L. subtilis*, развивающихся на галофильных маревых, в настоящее время отнесенных к разным под родам (*Broconius* и *Phillixus*), дает различие в 4.4%, который говорит о правомочности их рассматривания в разных под родах. Это подтверждает также и сравнение между двумя родами, *Larinus* и *Lixus*, развивающихся на одних и тех же растениях, – для *Larinus turbinatus* и *Lixus cardui* различия составили 4.5%. При сравнении *Asproparthenis punctiventris* – *Bothynoderes affinis* (триба Cleonini) и *Hypolixus astrachanicus* – *Lixus subtilis* (триба Lixini), связанных с галофильными маревыми, различия составили 4.5–4.7%.

Сравнение пары *Larinus* (*Larinomesius*) *turbinatus* – *Rhinocyllus conicus*, развитие которых проходит на одном и том же растении и в одинаковых экологических нишах, показало 5.7%. Неродственные таксоны, имеющие существенные морфологические отличия и развивающиеся на различных растениях, но личиночная стадия которых проходит в однотипных экологических нишах (подземные части растений), такие как *Leucophyes pedestris* – *Cleonis pigra*, *Asproparthenis punctiventris* – *Coniocleonus hollbergii*, *Cleonis pigra* – *Coniocleonus hollbergii*, *Terminasiana granosa* – *Asproparthenis punctiventris*, *Terminasiana granosa* – *Leucomigus candidatus*, *Leucomigus candidatus* – *Cyphocleonus dealbatus* и *Terminasiana granosa* – *Pachycerus segnis* имеют показатель 5.7–8.4%.

## Благодарности

Считаем приятным долгом выразить свою искреннюю благодарность коллегам и друзьям, оказавшим помощь в сборе материала: И.В. Шохину, Э.А. Хачикову, М.В. и С.В. Набоженко, П.П. Ивлиеву, Е.Н. Терскову и А.В. Игнатенко (Ростов-на-Дону, Россия), В.В. Мартынову (Донецк, Украина), М.Ю. Калашяну (Ереван, Армения) и М.К. Чильдебаеву и И.И. Темрешеву (Алматы, Казахстан).

Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН № 30 «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и программы Отделения наук о Земле № 13 «Географические основы устойчивого развития Российской Федерации и ее регионов».

## Литература

- Арзанов Ю.Г. 2008. Положение рода *Leucophyes* Mashall, 1946 в системе долгоносиков трибы Cleonini sensu lato (Coleoptera, Curculionidae, Lixinae) с описанием нового вида *Leucophyes* из Восточной Индии. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 4(1): 93–99.
- Арзанов Ю.Г. 2009. Положение и система подсемейства Lixinae в семействе Curculionidae (Coleoptera). *Вестник Южного научного центра*. 5(2): 102–111.
- Водолажский Д.И., Страдомский Б.В. 2008. Исследование филогенеза под рода *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) с использованием маркеров мтДНК. Часть I. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 4(1): 123–130.
- Жерихин В.В., Егоров А.Б. 1990. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Дальнего Востока СССР (обзор подсемейств с описанием новых таксонов). Владивосток: ДВО АН СССР. 164 с.
- Тер-Минасян М.Е. 1963. О филогенетических связях жуков подсемейства Cleoninae в семействе Curculionidae (Coleoptera). *Энтомологическое обозрение*. 42(4): 782–792.
- Тер-Минасян М.Е. 1967. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР. Цветожилы и стеблееды (триба Lixini). Л.: Наука. 142 с.
- Тер-Минасян М.Е. 1979. Обзор жуков-долгоносиков рода *Stephanocleonus* Motsch. (Coleoptera, Curculionidae). В кн.: *Насекомые Монголии*. Вып. 6. Л.: Наука: 184–342.
- Тер-Минасян М.Е. 1988. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР. Корневые долгоносики (триба Cleonini). Л.: Наука. 232 с.
- Alonso-Zarazaga M.A., Lyal C.H.C. 1999. A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (Excepting Scolytidae and Platypodidae). Barcelona: Entomopraxis S.C.P. 315 p.
- Colonnelli E. 2003. A revised checklist of Italian Curculionoidea (Coleoptera). *Zootaxa*. 337: 1–142.
- Gültekin L., Fremuth J. 2013. Tribe Lixini Schoenherr, 1823. In: *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Vol. 8. Curculionoidea II. (I. Löbl, A. Smetana eds). Leiden – Boston: Brill: 456–472.
- Lacordaire T. 1863. Histoire Naturelle des Insectes. Genera des Coléoptères ou exposé méthodique et critique de tous les genres proposés jusqu'ici dans cet ordre d'insectes. Tome sixieme. Paris: Roret. 637 p.
- Meregalli M., Fremuth J. 2013. Tribe Cleonini Schoenherr, 1826. In: *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Vol. 8. Curculionoidea II. (I. Löbl, A. Smetana eds). Leiden – Boston: Brill: 437–456.
- Reitter E. 1916. Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. Band 5. Stuttgart: K.G. Lutz Verlag. 343 p.
- Schoenherr C.J. 1823. Curculionides [Tabula synoptica familiae Curculionidum]. *Isis von Oken*. 10: 1132–1146.
- Schoenherr C.J. 1826. Curculionidum dispositio methodica cum generum characteribus, descriptionibus atque observationibus variis seu Prodomus ad Synonymiae Insectorum. Partem 4. Lipsiae: Fleischer. 338 p.