

УДК 595.768.1

## РЕКОНСТРУКЦИЯ ФИЛОГЕНИИ РИНХИТИД И ТРУБКОВЕРТОВ (COLEOPTERA, RHYNCHITIDAE, ATTELABIDAE) МЕТОДОМ SYNAP. СООБЩЕНИЕ 2

© 2005 г. А. А. Легалов

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

Поступила в редакцию 13.01.2004 г.

Реконструированы филогенетические связи между трибами семейства Attelabidae. Подтверждена самостоятельность подсемейства Apoderinae. В полученной кладограмме наиболее важным является поочередное ответвление триб от главного ствола, что показывает их обособленность друг от друга и последовательное приобретение апоморфий.

Если происхождение и родственные связи между отдельными группами у ринхитид<sup>1</sup> довольно ясны, то в семействе Attelabidae ситуация несколько иная.

К настоящему времени сложилось ошибочное мнение, что трубкаверты произошли от высокоспециализированных триб семейства Rhynchitidae при переходе к более совершенным способам сворачивания трубок (Тер-Минасян, 1950; Kuschel, 1995; Егоров, 1996).

Основано оно в первую очередь на сходном строении брюшка у ринхитид и трубкавертов, а также их способности изготавливать трубки из листьев для развития личинок. Однако ряд черт морфологии (строение мандибул, ног, переднеспинки, наличие прищитковой бороздки надкрылий, а также строение гениталий) заставили поставить под сомнение общепринятую гипотезу. Важную роль в этом сыграло отсутствие каких-либо переходных форм между семействами Rhynchitidae и Attelabidae или близких к ним таксонов. В результате изучения представителей всех семейств надсемейства Curculionoidea и сравнения с ними семейства Attelabidae нами показана высокая обособленность Attelabidae и наибольшее его сходство с семейством Belidae.

Самой примитивной в семействе трубкавертов является триба Pilolabini (Voss, 1965). Сравнение ее представителей с семейством Belidae позволило установить, что именно группа, схожая с Belidae, а не Rhynchitidae, была исходной для семейства Attelabidae. С Belidae трибу Pilolabini сближают следующие черты: однотипное строение мандибул, лишенных зубца на внешнем крае; наличие зубцов на бедрах; зазубренные по внутреннему краю голени; сходство в строении вооружения эндофаллуса. Следует отметить, что внешнее стро-

ение и волоски на надкрыльях очень сходны у рода *Pilolabus* и южноамериканских родов семейства Belidae (*Callirhynchinus* и *Dicordylus*). При этом собственно Belidae не могут быть непосредственными предками трубкавертов, из-за значительных различий, главным из которых является двойной гулярный шов, а также наличие зубцов на коготках, более плезиоморфное строение гениталий самок, более или менее заостренные вершины надкрылий и иное строение усиков.

### Характеристика трубкавертов и принципы построения кладограмм

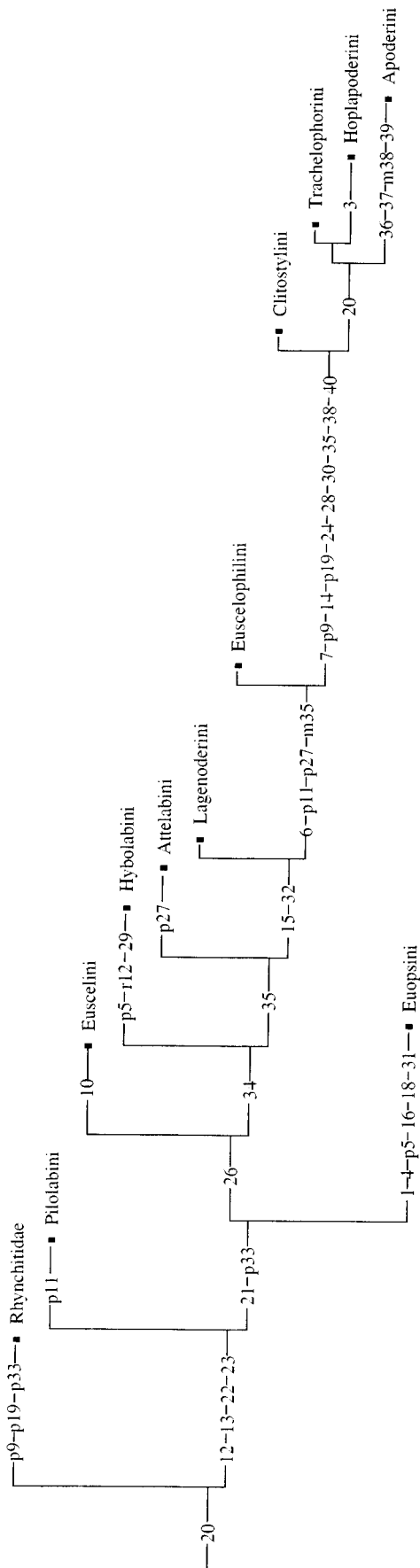
В современной фауне известно 968 видов трубкавертов из 255 надвидовых таксонов (подсемейства – 2, надтрибы – 2, триб – 11, подтрибы – 31, родов – 126 и подродов – 83). Несмотря на такое богатство форм, известно всего 6 вымерших видов трубкавертов подсемейства Attelabinae. Самая древняя находка (Пономаренко, 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. Близкие друг другу, они имеют и 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 Euscelophilini. Наивысший ИФС у Apoderinae с трибой Euscelophilini (11) и меньший – с Lagenoderini (9) говорит в пользу первой версии.

В последних работах по систематике и филогении долгоносикообразных жуков (Thompson, 1992;

<sup>1</sup> См. Сообщение 1: Зоол. журн., 2004, Т. 83, № 12, С. 1427–1432.





Кладаграмма триб семейства Attelabidae.

ный (0) – 3- или 5-угольный (1); 33. Трансферный аппарат не дифференцированный (0) – дифференцированный (1); 34. Вооружение более или менее симметричное, хотя бы у примитивных представителей (0) – явно асимметричное (1); 35. В асимметричном вооружении обычно два крупных склерита (0) – один крупный, часто удлинённый склерит (1); 36. Пронотальная перетяжка клитостилоидного типа (0) – центрокориноидного типа (1); 37. Лопасты на 1-м вентрите отсутствуют у большинства представителей (0) – имеются у большинства видов (1); 38. Пронотальная перетяжка пиллолабоидного типа (0) – клитостилоидного типа (1); 39. Бока переднеспинки округленные (0) – почти прямые (1); 40. Дыхальца у личинок двухкамерные (0) – кольцевые, однокамерные (1).

### Филогения семейства *Attelabidae*

Как уже говорилось ранее, самая примитивная группа (ИП = 6) в трубковертах (рисунок) – 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 *Euopsini* – наиболее примитивная триба в надтрибе *Attelabitae*. Согласно Фоссу (Voss, 1965), *Euopsini* считается второй по древности после *Pilolabini*, что согласуется с моими взглядами, поскольку у нее имеется важная плезиоморфная черта – подбородок у большинства видов с 3 зубцами, тогда как у остальных триб их обычно 2 или 1. Вместе с тем, виды *Euopsini* в процессе эволюции приобрели значительное число апоморфий: треугольная нижняя аподема эдеагуса, узкий лоб, слабо выпуклые глаза, наличие пучков волосков на брюшке у самки, наличие рядов волосков на брюшке у самца, а также 1-члениковые лабиальные пальпы. Эти признаки повышают ИП данной трибы до 12. По этому показателю *Euopsini* превосходит трибы *Euscelini*, *Hybolabini*, *Attelabini* и *Lagenoderini*, уступая только *Euscelophilini* (ИП = 13).

От *Euopsini* произошла американская триба *Euscelini*. Связи между этими трибами проявляются даже в том, что некоторые представители *Euscelini* внешне очень сходны с австралийскими и новогвинейскими видами трибы *Euopsini*. Наибольшее сходство у *Euscelini* прослеживается с представителями подтрибы *Archeuopsina* и особенно новогвинейским родом *Riedelinius*, представители которого обладают зубцами на бедрах, зубцевидно вытянутыми плечами и слабо сближенными или не сближенными глазами. Такой апоморфный признак, как короткая у обоих полов прекоксальная часть переднегруди, резко выделяет *Euscelini* среди остальных аттелабид.

Следующую ветвь образует очень разнообразная американская триба *Hybolabini*. По ИП она занимает следующее место после *Euscelini* (8 и, соответственно, 9). Основными апоморфиями группы являются слабо выпуклые глаза (признак, возникающий параллельно в трибе *Euopsini*), выраженная постнотальная перетяжка и отсутствие стилей в составе яйцеклада у всех видов. Как и предыдущая, триба *Hybolabini* представлена только в Америке, однако распространение ее более широкое – от Канады на севере до Чили на юге.

Далее, от ствола ответвляется триба *Attelabini* (ИП = 10). Говорить о непосредственном происхождении ее от *Hybolabini* не приходится, поскольку у нее хорошо развиты стили яйцеклада и сближает ее с последней в основном ряд параллелизмов. Вероятнее всего данная триба возникла от какой-либо вымершей группы, близкой к *Euscelini*. Из миоцена (Китай) описаны три вида вымерших родов *Oedeuops* и *Eneuops* из подтрибы *Paramecolabina*. Наиболее важная апоморфия этой группы – асимметричное вооружение эндофаллуса. Высокий уровень сходства у *Attelabini* с трибами *Lagenoderini* и *Euscelophilini* (ИФС в обоих случаях 9) 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* – небольшую, но очень разнородную группу с высокой изменчивостью признаков: так, например, зубцов на подбородке бывает 3 у примитивных и 1 у продвинутых представителей. Наибольшее сходство наблюдается с трибой *Euscelophilini* (ИФС = 10).

Особое положение в системе аттелабид занимает триба *Euscelophilini*, самая продвинутая в подсемействе *Attelabinae* (ИП = 13). Особый интерес представляет ее сходство с *Apoderinae*. Она объединяется этим с подсемейством по следующим апоморфиям: виски сужаются к шее (хотя бы у высших форм), пронотальная перетяжка выражена, а вооружение эндофаллуса асимметричное.

Группа, от которой произошли аподерины, в настоящее время неизвестна, и, как уже говорилось, вероятно, ею являются *Euscelophilini*. Несмотря на молодость *Apoderinae*, у которой до настоящего времени вымершие формы неизвестны, во многом благодаря использованию математической обработки данных, удалось выявить филогенетические связи внутри подсемейства *Apoderinae*. Оно разделяется на четыре трибы: *Clitostyliini*, *Notlapoderini*, *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 *Notlapoderini*, а широко распространенную трибу *Clitostyliini*, поскольку у последней имеется такой важный плезиоморфный признак, как наличие

зубцов на бедрах (хотя бы у примитивных представителей), сближающий 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 Clitostyliini, что подтверждает их более раннее возникновение по сравнению с 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 позволило установить, что сходство мадагаскарских и азиатских родов объясняется параллелизмами. Апоморфией трибы Trachelophorini является строение резкой у обоих 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 1-м вентрите и почти прямыми боками переднеспинки. Распространена она преимущественно в Восточной Палеарктике и Индо-Малайской области. 2 рода входят в Западную Палеарктику.

На основе проведенного анализа можно сделать вывод, что Attelabidae – 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.

Расчеты выявили, что в развитии трубоквертов произошли 45 филогенетических событий, из них 32 уникальных, 12 параллелизмов и 1 реверсия. На основе анализа признаков были реконструированы филогенетические связи между трибами семейства Attelabidae. В полученной дендро-

грамме наиболее важным является поочередное ответвление триб от главного ствола, что показывает их обособленность друг от друга и последовательное приобретение апоморфий.

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Егоров А.Б., 1996. Сем. Attelabidae – трубокверты // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Владивосток. Т. 3. Ч. 3. С. 216–230.
- Легалов А.А., 2003. 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.
- Пономаренко А.Г., Кирейчук А.Г., 2003. Систематический список ископаемых жуков подотряда Scarabaeina (2-я часть каталога) / интернетная публикация.
- Тер-Минасян М.Е., 1950. Долгоносики-трубокверты (Attelabidae) // Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 27. Вып. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 231 с.
- Kuschel G., 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies // Mem. Entomol. Soc. Washington. № 14. P. 5–33.
- Morrone J.J., 1997. The impact of cladistics on weevil classification, with a new scheme of families and subfamilies (Coleoptera: Curculionoidea) // Trends in Entomol. V. 1. P. 129–136.
- Riedel A., 2002. Taxonomy, phylogeny, and zoogeography of the weevil genus *Euops* (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea) in the Papuan Region. Ph. Diss. Muenchen. 216 p.
- 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., 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. Abhandlungen. Bd. 32. № 11. S. 222–244.

## RECONSTRUCTION OF PHYLOGENY IN LEAF-ROLLING WEEVILS (COLEOPTERA, RHYNCHITIDAE, ATTELABIDAE) USING THE SYNAP METHOD. REPORT 2

A. A. Legalov

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

Phylogenetic relations between tribes of the family Attelabidae were reconstructed. The independence of the subfamily Apoderinae is confirmed. The most important in the cladogram obtained is a serial branching of tribes from the main stem that shows their isolation from each other and a consecutive purchase of apomorphies.