

### *Литература:*

1. Баркалов А.В. Фаунистический список мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Курганской области // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий: Материалы Всероссийской конференции, 14-16 апреля 1998 года. – Курган: Изд-во Курганского университета, 1998. – С. 54-61.
2. Мутин В.А., Баркалов А.В. 1999. Syrphidae – Журчалки // Определитель насекомых Дальнего Востока России. – Т. VI. Двукрылые и блохи. – Ч. 1. – Владивосток: Дальнаука. – 665 с.
3. Сорокина В.С. Фауна мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Южного Зауралья // Проблемы охраны окружающей среды и региональная практика экологического образования: Материалы научно-практической конференции. – Курган: Изд-во Зауралье, 1999. – С. 154-159.
4. Peck L.V. Family Syrphidae / Catalogue of Palearctic Diptera. Vol. 8, Syrphidae-Conopidae. Ed. A. Soos, Budapest, 1988, p.p 11-230.

*Легалов А.А. (с.п.с., ИСНЭЖ СО РАН, г. Новосибирск)*

### **ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЖУКОВ-ТРУБКОВЕРТОВ (COLEOPTERA: RHYNCHITIDAE, ATTELABIDAE)**

Вопрос о происхождении, такой, довольно древней и обособленной группы долгоносикообразных жуков, как Rhynchitidae, существенных проблем не вызывает. Сейчас общепринятым считается, то ринхитиды произошли непосредственно от самых древних долгоносикообразных – семейства Nemonychidae. Основанием для этого, помимо морфологического сходства примитивных представителей Rhynchitidae (Rhinocartitae, Auletini, Rhynchitini, Eugnamptini) с Nemonychidae, служат пищевые связи некоторых Auletini с голосеменными, что является характерной чертой многих видов Nemonychidae. Самыми близкими к Nemonychidae, а именно вероятно к Cimberidinae, являются представители надтрибы Rhinocartitae. Очень важным признаком, характеризующим эту группу, является отсутствие зубов на наружном крае мандибул, как у большинства Nemonychidae. Все остальные Rhynchitidae имеют наружный зубец и образуют надтрибу Rhynchititae.

Несколько сложнее вопрос о филогенетических связях отдельных групп ринхитид (рис. 1). Исходной группой для этого семейства, как уже говорилось ранее, по всей видимости, являются Rhinocartitae. Rhinocartitae – это не большая тропическая группа, состоящая из трех триб: Auletanini, Rhinocartini и Vossicartini. У этих триб имеются общие черты, такие как отсутствие зубов на

наружном крае мандибул, примитивное строение гастральной спиккулы аулетоидного типа, как правило, отсутствие точечных бороздок на надкрыльях и наличие удлиненных члеников булавы усиков. Друг от друга эти группы довольно обособлены. Африканские *Rhinocartini* и *Vossicartini*, похоже, вообще не имеют связей с представителями надтриб *Rhynchititae* и возможно являются тупиковыми ветвями. Большой интерес при изучении родственных связей ринхитид представляет триба *Auletanini*, включающая в себя единственный род *Auletamus* из Новой Гвинеи и Зондских островов. Виды этого рода близки как к *Cimberidjinae*, так и к *Rhynchititae*, а именно к *Auletini*, от которой они отличаются практически только строением мандибул и булавой усиков. Важно также отметить, что у *Auletanini* строение эдеагуса и в особенности вооружение его эндофалуса, неотличимо от большинства *Auletini*.

Рассмотрим взаимоотношения между группами, объединенными в надтрибу *Rhynchititae*. Самой примитивной из них может считаться триба *Auletini*, характеризующаяся такими плезиоморфными признаками как раздельно закругленные вершины надкрылий, аулетоидным строением гастральной спиккулы и примитивным вооружением эндофалуса. *Auletini* подразделяется на четыре подтрибы. Вероятно, исходная для всей трибы, подтриба *Auletothinina*, наиболее примитивные новогвинейские представители которой очень сходны с *Auletanini*. Данная подтриба широко распространена и представлена довольно большим числом родов и видов. Подтрибы *Auletina* и *Auletohiina* довольно близки между собой и отличаются друг от друга главным образом строением головотрубки и отсутствием у *Auletina* зубца на коготках.

Важно отметить, что все представители *Auletina* и некоторые виды *Auletohiina* развиваются на голосеменных. Следует учесть, что такой признак, как наличие или отсутствие точечных бороздок на надкрыльях имеет довольно слабое значение в понимании филогенетических отношений в *Auletini*, поскольку бороздки, как правило, исчезают у мелких представителей и появляются (в большей или меньшей степени) у крупных видов, хотя сами мелкие и крупные формы могут относиться к близким группам. На основании имеющихся данных я могу предположить, что от *Auletothinina* произошли две группы, довольно близкая к ней *Minurophilina* и сильно обособившаяся *Rhynchitini*. Вероятно от *Minurophilina* или близкой к ней, но вымершей группы, произошла триба *Eugnampitini*.

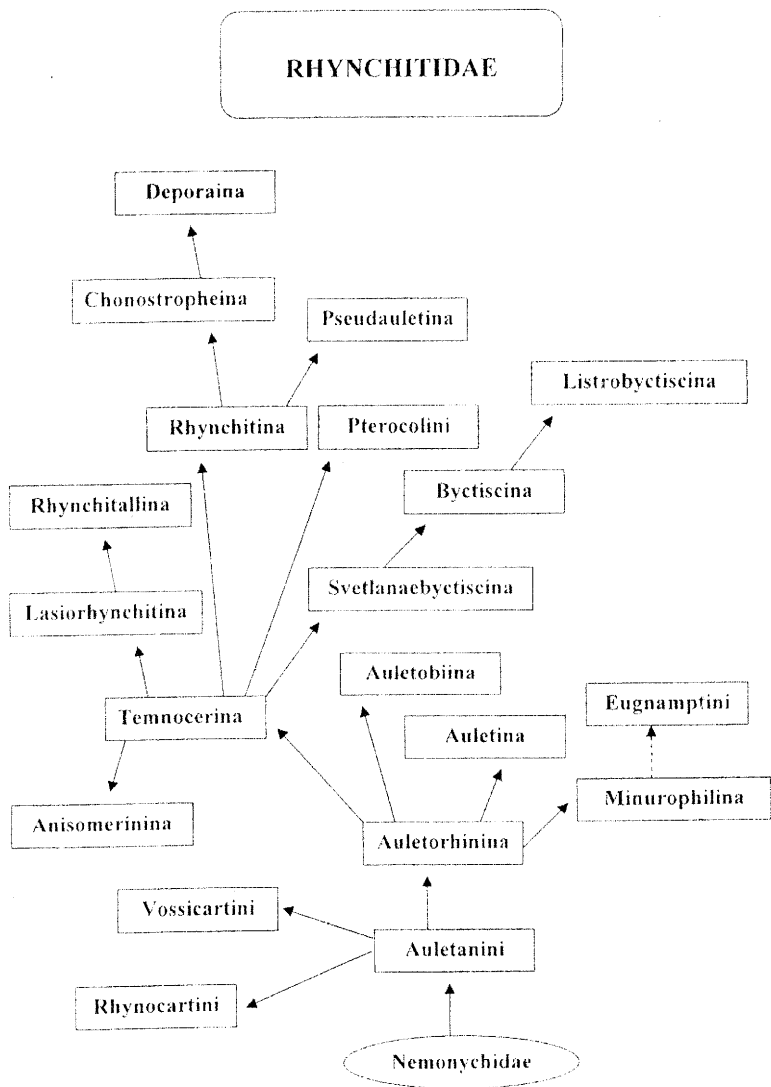


Рис. 1. Филогенетические связи в семействе Rhynchitidae.

Однако поскольку *Eugnaptini*, обладает как плезиоморфным примитивным строением яйцеклада, так и апоморфным асимметричным вооружением эндофалуса, а также рядом черт внешнего строения, которые могут сближать ее с *Lasiorhynchina*, то вопрос о ее происхождении нуждается в дальнейшем изучении. Перейдем к трибе *Rhynchitini*. Исходной для нее группой я склонен считать подтрибу *Temnocerina*, поскольку в морфологическом отношении она еще не имеет существенной специализации по сравнению с остальными подтрибами, при этом для нее характерно наличие плезиоморфного признака – прищитковой бороздки на надкрыльях. Особую группу образуют подтрибы *Lasiorhynchitina* и *Rhynchitallina*. Вероятно, последняя произошла от *Lasiorhynchitina* и представляет собой эволюционно более продвинутую форму, у которой, отсутствует прищитковая бороздка, а передние бедра у самцов в мелких бугорках.

В данной работе я рассматриваю *Pseudauletina* не как подтрибу трибы *Auletini*, а как группу входящую в состав *Rhynchitini*. Дело в том, что в *Auletini* эта группа помещалась на основании того, что у ее представителей слабо развитые бороздки на надкрыльях. Близкие к ней виды с более развитыми бороздками были помещены Фоссом (Voss, 1969) в род *Involvulus* подтрибы *Rhynchitina*. В результате моих исследований выяснилось, что *Pseudauletina* как по внешнему строению, так и по строению эндофалуса и склеротизованной вентральной спикулы ринхитоидного типа, должна быть помещена в *Rhynchitini*. Произошла *Pseudauletina* вероятно от американских родов близких к *Teretiorhynchites* *Nearctorhynchites*. Очень интересна южноафриканская *Anisomerinina*, состоящая из двух монотипических родов, обладающая первым стернитом более узким, чем второй стернит и задними тазиками много шире чем первый стернит. У рода *Anisomerinus* задние бедра у самцов сильно утолщенные с зубцами, а жуки возможно способны прыгать.

*Byctiscini* – триба сравнительно молодая и еще довольно слабо дифференцированная, включающая в себя примитивных *Svetlanaebyctiscina*, развитие личинок, у которых в отличие от остальных подтриб данной трибы происходит в плодах, а не в пакетах из листьев. Я могу предположить, что от *Svetlanaebyctiscina* произошла *Byctiscina*, а от нее в свою очередь *Listrobyctiscina*, у которой уже отсутствует прищитковая бороздка.

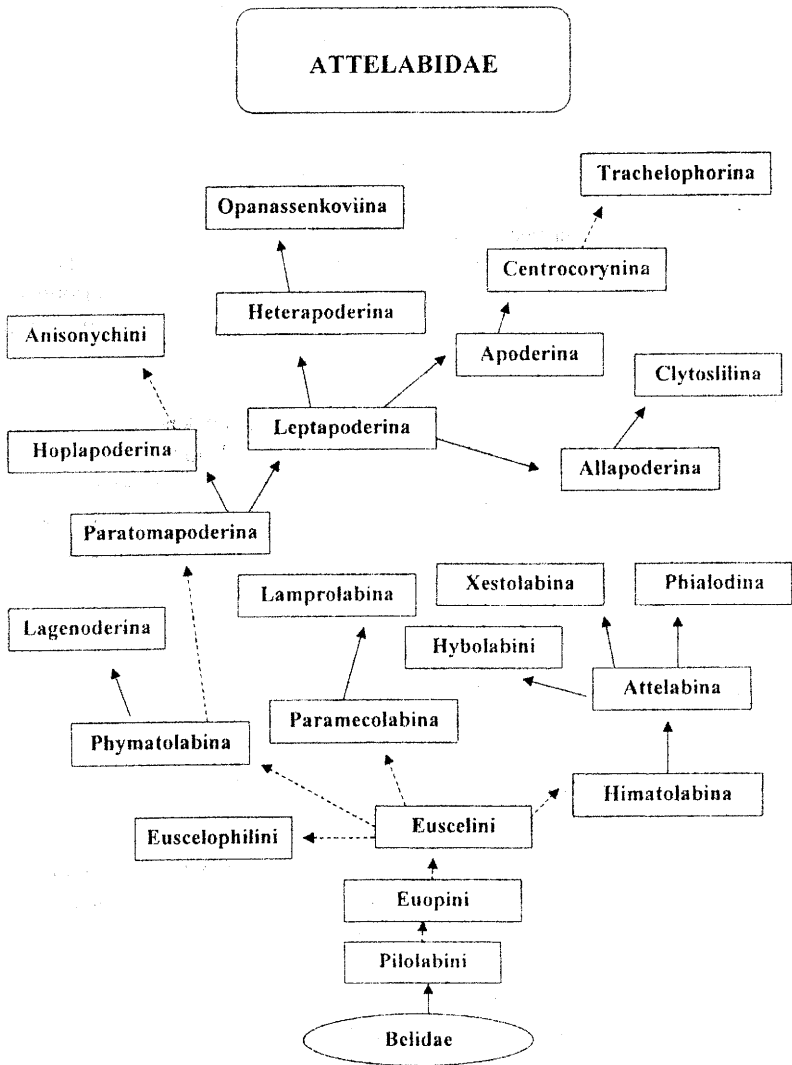


Рис. 2. Филогенетические связи в семействе AtteLABIDAE.

*Tempocera* дала начало также и трибе *Derogaeni* – группы, наиболее хорошо приспособившейся к сворачиванию листьев в притерпевшей вследствие этого значительные морфологические изменения, такие как значительное укорачивание головотрубки, редукцию одного или двух нижнегубных щупиков и не скрытые надкрыльями пигидий и часть пропигидия. Более примитивная и возможно исходная для *Derogaeni* подтриба *Chonostropheina* представлена только одним родом. *Derogaeni* очень многочисленная и разнообразная группа, богато представленная в Индо-Малайской области.

О *Pterocolini* следует сказать отдельно, поскольку некоторые современные авторы выделяют данную группу в самостоятельное подсемейство, однако это едва ли оправдано, поскольку *Pterocolini* в своем строении сохраняют основные признаки не позволяющие отделить их от *Rhynchitidae*, основные же отличия имеющиеся у этой трибы заключаются только в сильно разделенных тазиках, строении голеней и внешнем сходстве с *Hybalabini* (*Attelabinae*), что можно рассматривать как приспособления выработанные при переходе к симбиотическому образу жизни.

Если с происхождением и родственными связями между отдельными группами в семействе *Rhynchitidae* все довольно ясно, то в семействе *Attelabidae* ситуация совершенно иная (рис. 2). К настоящему времени сложилось ошибочное мнение, что *Attelabidae* произошли от высокоспециализированных групп *Rhynchitidae* в процессе перехода к более совершенным способам сворачивания трубок. Однако ряд черт морфологии, такие как строение мандибул, ног, брюшка, переднеспинки, наличие прищитковой бороздки, а также строение гениталий самцов и самок заставили меня поставить под сомнение общепринятую гипотезу. Важную роль в этом сыграло также отсутствие, каких либо переходных или хотя бы близких форм между *Rhynchitidae* и *Attelabidae*. Мног были изучены представители всех семейств надсемейства *Curculionoidea* и проведено сравнение с ними *Attelabidae*. В результате этих исследований выяснилось, что определенное сходство у *Attelabidae* имеется только с *Belidae*. Самой примитивной трибой среди *Attelabidae*, как уже отмечал Фосс (Voss, 1965), является триба *Pilolabini*, сравнение представителей которой с *Belidae* позволило установить, что именно *Belidae*, а не *Rhynchitidae*, являются для *Attelabidae* исходной группой. У *Pilolabini* имеются следующие черты, сближающие их с *Belidae*: однотипное строение мандибул, без зубца на внешнем крае, наличие зубов на бедрах, зазубренные по внутреннему краю голени, сходство в строении вооружения эндофалуса. Также следует отметить, что внешнее строение и волосистой покров надкрылий очень сходны у некото-

рых видов *Pilolabini* (*Pilolabus californicus*, *P. tuberculatus*, *P. marginatus* и др.) и южноамериканских *Belidae* (*Callirhynchites exquisitus* (Fairmaire & Germain, 1861), *Dicordylus* spp.). При этом у *Belidae* есть и существенные различия от *Attelabidae*, такие как наличие зубцов на коготках, более плезиоморфное строение гениталий самок, обычно длинная головотрубка, более или менее заостренные вершины надкрылий и иное строение усиков. Таким образом, я могу сделать вывод, что *Attelabidae* – это семейство, вероятно произошедшее от *Belidae* вследствие изменения образа жизни, а именно перехода к сворачиванию листьев.

Семейство *Attelabidae* состоит из двух подсемейств – *Attelabinae* и *Apoderinae*. Эти группы, несомненно, родственны друг другу, но в месте с этим они имеют существенные различия, что в том числе, не позволяет достоверно сказать от какой группы *Attelabinae* произошли *Apoderinae*. Как уже предполагал Фосс (Voss, 1965), вероятно их предком являются африканские *Attelabinae*. Мне видится наибольшее сходство примитивных *Apoderinae* с *Phymatolabini*.

Как уже говорилось, самой примитивной группой в *Attelabidae* является триба *Pilolabini* с родом *Pilolabus*, обладающая рядом плезиоморфных признаков, в том числе наличием только одной шпоры на внутреннем крае голени, вторая же шпора находится на внешнем крае. У всех остальных *Attelabidae* наблюдается апomorphicное состояние признака – обе шпоры расположены на внутреннем крае голени.

Следующей группой, вероятно возникшей от *Pilolabini*, является *Euorini*. *Euorini* согласно Фоссу (Voss, 1965), считается второй по древности трибой после *Pilolabini*, что согласуется с моими взглядами, поскольку у этой трибы также имеется ряд примитивных черт. Вероятно, от этой трибы произошли *Euscelini*. Связи между этими трибами проявляются в том, что некоторые австралийские формы даже внешне очень сходны с *Euscelini*, а наибольшее сходство прослеживается у новогвинейского рода *Rhiedelinus*, представители которого обладают даже зубцами на бедрах, зубцевидно вытянутыми плечами и слабо или не сближенными глазами, как ряд форм *Euscelini*. Достоверно не известно, но можно предположить, что *Euscelini* дала начало остальным группам *Attelabinae*, хотя возможно имелись и другие близкие к *Euscelini* вымершие формы, ставшие основой для развития *Attelabinae*. В данной работе мне важно отметить, что в дальнейшем от *Euscelini* отделились четыре группы: *Euscelophilini*, *Phymatolabini*, *Paramecolabini* и *Himatolabini*, от которых, вероятно, произошли остальные *Attelabinae*. От *Phymatolabina* произошла

Lagenoderina, от Paramecolabina -- Lamprolabina, от Himatolabina -- Attelabina, давшая в свою очередь начало Phialodina, Xestolabina и Hybolabini.

Предковая форма подсемейства Apoderinae в настоящее время не известна и как уже говорилось выше, возможно, ею являются Phymatolabina. Здесь же в первую очередь следует отметить, что рассмотрение Apoderinae в качестве трибы, принятое в некоторых работах по систематике долгоносикообразных жуков нельзя признать правильным, поскольку эта группа хорошо обособлена от Attelabinae и обладает рядом существенных отличий в строении головы, переднеспинки, груди и ног, что позволяет мне рассматривать ее в качестве самостоятельного подсемейства.

Филогенетические связи внутри Apoderinae самые запутанные, среди всех трубкавертов, что можно объяснить молодостью группы, у которой до настоящего времени вымершие формы не известны. Наиболее примитивной и вероятно исходной группой в Apoderinae, как отмечал Фосс (Voss, 1965), следует считать Paratomapoderina, поскольку в строении ее представителей прослеживаются черты впоследствии сильно развившиеся в различных группах Apoderinae, а с другой стороны Paratomapoderina -- наименее специализированная среди остальных групп.

От нее берут свое начало Hoplapoderina и Laptapoderina. Laptapoderina я могу считать, вероятно, исходной в трибе Apoderini, поскольку в произошедших от нее Heterapoderina, Apoderinae и Allapoderina, имеются очень близкие к ней рода. С остальными подтрибами Apoderini ситуация несколько яснее, так не вызывает сомнения происхождение Opanassenkoviina от Heterapoderina, Clytostilina от Allapoderina и Centrocorynina от Apoderina, а вот происхождение Trachelophorina от Centrocorynina не достаточно очевидно. Возможно, Trachelophorina произошла непосредственно от Apoderina. В подсемействе имеется еще триба Anisonychini. В настоящее время автор не берется точно утверждать произошла ли эта триба от Hoplapoderina или от Heterapoderina. Мне представляется возможность происхождения ее от любой из этих групп равновероятной.

#### *Литература:*

1. 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. -- Vol. 32. -- № 11. -- S. 222-244.