

**ОПЫТ ПОСТРОЕНИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СИСТЕМ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ
(COLEOPTERA) НА ПРИМЕРЕ ЖУКОВ-РИНХИТИД (RHYNCHITIDAE)
И ТРУБКОВЕРТОВ (ATTELABIDAE)**

А.А. Легалов

Институт систематики и экологии животных СО РАН

E-mail: legalov@ngs.ru

Рассмотрено создание систем жесткокрылых насекомых на примере ринхитид и трубкавертов. Выделены 4 этапа построения филогенетической системы. Изучена морфология, а также определены плезио- и апоморфные состояния признаков. Реконструированы филогенетические связи между таксонами. Выявлены экологические группы и трофические связи. Предложена филогенетическая система семейств Rhynchitidae и Attelabidae.

В последние десятилетия идет пересмотр надвидовой системы жесткокрылых насекомых. Он обусловлен тем, что в ее основу, заложенную еще в XIX веке, были положены многие конвергентные признаки, что делало систему искусственной. Одним из основных методов создания естественных систем является реконструкция филогении при помощи кладистических методов. Ринхитиды и трубкаверты могут служить уникальным модельным объектом для построения филогенетической надвидовой системы на основе нового метода филогенетического анализа (SYNAP) в объеме мировой фауны. К отличительным особенностям трубкавертов относятся формирование у них значительного числа экологических групп, и как следствие этого, изменение морфологии имаго. Изучение особенностей ринхитид и трубкавертов может позволить лучше понять направления эволюции жесткокрылых насекомых в связи с изменением их экологии. При построении системы мною были пройдены следующие этапы: 1) изучение морфологии и определение плезио- и апоморфных состояний признаков; 2) реконструкция филогенетических связей между таксонами [1, 2]; 3) Выявление экологических групп и трофических связей [1, 3]; и в завершении – 4) построение системы на основе филогении с учетом данных биологии и распространения.

1 этап. Изучение морфологии и определение плезио- и апоморфных состояний признаков

Исходя из морфологии ринхитид, мы можем считать основными плезиотипными признаками следующие: мелкие размеры; покрытое торчащими волосками одноцветное или темное тело, без перевязей или пятен; головотрубку средних размеров, у самок и самцов слабо отличающуюся друг от друга; суббазально прикрепленные усики; сильно выпуклые, довольно крупные глаза, одинаковые у обоих полов; широкий лоб; сужающиеся за глазами виски; довольно длинные усики; примерно равные первый и второй членики жгутика; довольно длинную булаву, явственно не компактную, не сильно удлинненную, но и не короткую; слабо поперечную переднеспинку с округленными боками; почти прямоугольные надкрылья, с наибольшей шириной на середине, явственными бороздками и округленные совместно; длинные ноги; слабо утолщенные бедра; почти одинаковые голени, только передние более длинные и тонкие, чем средние и задние; узкие метэпистерны; выпуклое брюшко; первый – третий вентриты широкие, а четвертый и пятый узкие, при этом пятый стернит уже четвертого; скрытый надкрыльями пигидий и пропигидий. Эти признаки выражены в первую очередь в примитивных трибах ринхитид, а именно у Paleocartini, Vossicartini, Proteugnampini, Rhinocartini, Sanyrevilleini, Auletorhinini, Brenthorhinoidini, Auletini, Minurini и Cesautetini.

Семейство Rhynchitidae образует монофилетическую группу, характеризующуюся следующими апоморфиями: мандибулами зубчатыми на внешнем крае; склеротизованным только с боков 9 тергитом у самок, полностью мембранным 9 тергит у самцов и коготками с зубцами (реверсия). К основным апоморфным признакам относятся субмедиально или субапикально прикрепленные усики; слабо выпуклые, небольшие глаза; узкий лоб; второй членик жгутика длиннее, чем первый членик; редуцированные борозды надкрылий; отсутствие прищитковой бороздки; слияние девятой и десятой бороздок на середине надкрылий; широкие метэпистерны; не скрытые надкрыльями пигидий и пропигидий; брюшная вентральная спикула ринхитоидного типа и брюшная гастральная спикула направленная влево – вперед, а также резко выраженный половой диморфизм. В семействе Rhynchitidae полное трехчленное вооружение, состоящее из базального, дуговидного и нижнего склеритов отмечено только у триб Rhinocartini, Auletaini, Auletorhinini и Auletini. В остальных трибах семейства ринхитид вооружение представлено двумя склеритами (базальным и нижним или дуговидным и нижним) или только одним (базальным склеритом). У большинства видов имеются либо базальный и нижний склерит, либо только базальный склерит. Формулы вооружения в семействе Rhynchitidae довольно разнообразны. Все склериты могут разделяться на две части. От нижнего или базального склеритов иногда отделяются по два небольших склерита. Ринхитоидное вооружение появляется с трибы Isotheini.

Во всех трибах ринхитид вооружение симметричное и только в *Byctiscini* – асимметричное. Интересно возникновение зубцевидных склеритов в трибах *Eugnamptini* и у некоторых *Rhynchitina*. Редукция частей вооружения или всего вооружения возникает независимо в различных таксонах данного семейства. Иногда при полной или частичной редукции вооружения эндофаллуса наблюдается довольно сильная его склеротизация или возникновение зон склеротизации. Следовательно, в семействе ринхитид наблюдается уменьшение числа склеритов, их редукция, разделение на несколько частей или в конечном итоге образование асимметричного вооружения. Таким образом, главная тенденция – это переход от симметричности к асимметричности. Он выражен в полной редукции вооружения, образовании зубцевидных склеритов, зон склеротизации или асимметричных склеритов.

В семействе трубкавертов мы рассматриваем в качестве плезиоморфий следующие состояния признаков: гладкое тело средних размеров с темной и одноцветной окраской; наличие металлического блеска или густых волосков; удлинённую голову овальной формы; удлинённую или средних размеров головотрубку; подбородок с 3 зубцами; 3-члениковые губные щупики; усики, прикрепленные суббазально; сильно выпуклые глаза; широкий лоб; короткие виски; длинные усики; слабо поперечную переднеспинку с более или менее округленными боками и гладким диском; не выраженную пронотальную перетяжку (если она имеется, то относится к пилолабоидному типу); 4-угольный щиток, расположенный в плоскости надкрылий; почти прямоугольные, довольно широкие, не сужающиеся к вершине надкрылья; наличие прищитковой бороздки; переднегрудь без заглазничных лопастей; длинную прекоксальную часть переднегруды у самцов и короткую у самок (*Attelabinae*) или одинаково удлинённую у обоих полов (*Apoderinae*); отсутствие лопастей на первом вентрите; передние ноги, не сильно удлинённые у обоих полов; передние тазики крупные округлые; бедра с одним зубцом; развитую брюшную вентральную спину; обычную нижнюю аподему эдеагуса; закруглённую вершину эдеагуса; не дифференцированный трансферный аппарат; симметричное вооружение эндофаллуса; яйцеклад со стилиями.

Важнейшими апоморфиями, выраженными у трубкавертов, являются: крупные или очень мелкие размеры тела; красно-коричневая или желтая, или разноцветная окраска; наличие пятен или полос; отсутствие металлического блеска; грубая скульптура; отсутствие волосков на теле; мезэпистерны полностью и метэпистерны по апикальному краю с волосками; короткая голова, резко диморфная у разных полов; сильно удлинённые виски (особенно у самцов); 1 или 2 зубца на подбородке; 2-члениковые губные щупики; субмедиально или субаникально прикрепленные усики; мелкие, слабо выпуклые глаза; узкий лоб; хорошо выраженная шея; короткие или вторично длинные (особенно у самцов) усики; угловато расширенные внутрь членики жгутика (у самцов); резко диморфные усики; почти прямые бока переднеспинки; диск переднеспинки с бугорками, шипами или морщинистый; пронотальная перетяжка клитостилоидного или центрокориноидного типов; хорошо выраженная постнотальная перетяжка; пронотальная перетяжка у самок резкая слабая или не выраженная, а у самцов резкая; 3- или 5-угольный щиток, расположенный выше или ниже плоскости надкрылий; почти круглые или узкие надкрылья; наличие на них выпуклых светлых или углубленных пятен или бугорков, зубцов и шипов; угловидно выпуклые плечи с зубцами или шипами различного размера; плечи у самок с наплавленными внутрь шипами; отсутствие прищитковой бороздки; наличие 1 – 2 дополнительных укороченных бороздок между 2 и 3 бороздками; спутанные бороздки; килевидные, ребровидные или гранулированные промежутки; передний край переднегруды с заглазничными лопастями; широкие метэпистерны; прекоксальная часть переднегруды у обоих полов короткая (*Attelabinae*) или у самцов сильнее удлинённая (*Apoderinae*); наличие лопастей на первом вентрите; пигидий и пропигидий не скрытые надкрыльями; пропигидий частично склеротизованный, со слабым килем по середине; второй вентрит у самцов с бугорком; наличие зубцов на пятом вентрите у самцов; наличие рядов волосков на брюшке; передние ноги сильно удлинённые у обоих полов; передние тазики очень крупные вертикальные, овальные, иногда с зубцом на верхней стороне; бедра без зубцов, или с несколькими зубцами, или с мелкими бугорками; коготки без зубцов, сросшиеся у основания, иногда развит только один зубец (апоморфия); полностью редуцированная брюшная вентральная спину; треугольная нижняя аподема эдеагуса; прямо обрезанная или сильно заостренная вершина эдеагуса; дифференцированный трансферный аппарат; асимметричное вооружение эндофаллуса; наличие нескольких крупных склеритов в вооружении эндофаллуса; яйцеклад без стилей. Делая вывод по всему семейству трубкавертов можно отметить переход от симметричного к асимметричному вооружению, укрупнение базального склерита или разделение его на несколько склеритиков, а также возникновение дополнительных склеритов.

2 этап. Реконструкция филогенетических связей между таксонами

Согласно полученной филограмме, трибы семейства *Rhynchitidae* объединяются в две группы, имеющие ранг надтриб. Исходной группой для семейства ринхитид является надтриба *Rhinocartitae*, известная из позднего мела. Данная надтриба включает самые примитивные трибы, средний ИП (индекс продвинутости) которых составляет 8,3. Эта небольшая группа состоит из 6 триб (*Paleocartini*, *Vossicartini*, *Rhinocartini*, *Proteugnamptini*, *Sanyrevilleini* и *Auletorhinini*). Друг от друга трибы данной надтрибы довольно хорошо обособлены и образуют две ветви. Первая ветвь состоит из 3 примитивных триб (*Paleocartini*, *Sanyrevilleini* и

Auletorhinini со средним ИП, равным 7,3. Трибы Sanyrevilleini (ИП = 7) и Auletorhinini (ИП = 8) образуют сестринскую группу. Вымершая триба Paleocartini (ИП = 7) характеризуется апоморфным расположением усиков. Вторая ветвь образована трибами Vossicartini, Proteugnampntini и Rhinocartini. Их средний ИП равен 9,3. Триба Vossicartini (ИП = 9) наиболее обособлена от остальных триб надтрибы. Из триб надтрибы Rhinocartitae Vossicartini довольно близка более продвинутым трибам Proteugnampntini и Rhinocartini. Трибы Proteugnampntini (ИП = 9) и Rhinocartini (ИП = 10) образуют особую группу. Средний ИП входящих триб, относящихся к надтрибе Rhynchititae, составляет 14,9. В надтрибе Rhynchititae первой ответвляется от главного ствола слабо продвинутая триба Auletini (ИП = 8). На примитивность Auletini, помимо морфологии, указывают, во-первых, связь некоторых ее представителей с голосеменными растениями, и, во-вторых, развитие личинок входящих в нее видов в генеративных органах растений, предварительно подгрызенных самкой. 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). Следующей ответвляется вымершая триба Brenthorhinoidini (ИП = 11). Очень интересна близкая к трибам Auletini и Brenthorhinoidini триба Minurini (ИП = 9), обладающая удивительным для ринхитид плезиоморфным признаком – сросшимися первым и вторым вентритами (у всех остальных представителей Rhynchitidae срастаются три первых вентрита). Остальные трибы надтрибы Rhynchititae характеризует более высокий средний ИП (17,7). Триба Cesauletini (ИП = 13) внешне очень сходна с Auletini, однако обособлена от нее. Вероятно, от данной группы могла произойти триба Eugnamptini. По признакам субмедиального или субапикального прикрепления усиков (апоморфия), нормально развитых стилей яйцеклада (реверсия), а также способности имаго (хотя бы у некоторых видов) сворачивать трубки Eugnamptini, Isotheini, Pterocolini, Rhynchitini и Vyciscini выделяются в особый комплекс.

Наиболее примитивна из приведенных выше триб триба Eugnamptini (ИП = 14), имеющая, как и плезиотипные трибы Rhinocartitae, Auletini, Minurini и Cesauletini, аулетоидное строения гастральной спикулы. Отмечу, что у некоторых представителей данной трибы впервые среди ринхитид наблюдается сворачивание трубок из листьев для развития потомства (группа Пб). Более примитивные виды трибы Eugnamptini развиваются в листовой пластинке (подгруппа Ib3). Триба Isotheini (ИП = 16) представлена формами, преимущественно сворачивающими трубки, и рассматривалась большинством систематиков 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 пошла по пути сворачивания воронкообразных трубок для развития потомства. Isotheini характеризуется важными апоморфными признаками: 1- или 2-члениковыми лабиальными пальпами, направленной влево гастральной спикулой и обычно не скрытым надкрыльями пропигидием. Эти признаки, наряду с укорачиванием головотрубки и возникновением шейной перетяжки, возникли при дальнейшем совершенствовании способов сворачивания трубок. Ринхитоидным типом вентральной спикулы характеризуются как триба Pterocolini (ИП = 20), так и довольно близкие к ней Rhynchitini и Vyciscini. Основные апоморфные признаки, отличающие Pterocolini, заключаются в широко разделенных тазиках, строении голени и внешнем сходстве с некоторыми Attelabinae. Такое строение трибы Pterocolini можно рассматривать как приспособление, выработанное какой-либо группой, сходной с подтрибой Temnocerina (триба Rhynchitini), при переходе к комменсализму – жизни в трубках американских Attelabinae (трибы Pilolabini и Hybolabini). Условно высшими ринхитидами можно считать близкие трибы Rhynchitini и Vyciscini, являющиеся сестринскими группами и отличающимися от остальных триб передними тазиками у самцов с ямкой и пучком волосков (синапоморфия). Триба Rhynchitini (ИП = 19) характеризуется различными апоморфными признаками. Относящиеся к ней виды развиваются как в вегетативных, так и в генеративных органах растений. При этом исходной в данной трибе, вероятно, была связь с вегетативными органами растений, а переход на цветы и плоды – результат реверсии. К важнейшим апоморфным признакам трибы Vyciscini (ИП = 24) можно отнести узкий лоб, метэпистерны, не достигающие задних тазиков, наличие лопастей на первом вентрите, вооружение эндофаллуса биктискоидного типа и коническую голову. В трибе наблюдается переход от развития внутри плодов к особому способу сворачивания листьев в пакеты. Таким образом, можно отметить, что семейство ринхитид образует две крупные ветви. Наиболее апотипной является надтриба Rhynchititae, представители которой смогли приспособиться не только к развитию в различных частях растения, но и к сворачиванию трубок. Эта надтриба состоит из 9 хорошо обособленных триб. По ИП эти трибы образуют три группы: 1. Auletini, Brenthorhinoidini и Minurini; 2. Cesauletini, Eugnamptini и Isotheini; 3. Pterocolini, Rhynchitini и Vyciscini.

Самая примитивная группа (ИП = 6) в трубкавертах (Attelabidae) – 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 (ИП = 12) – наиболее примитивная триба в надтрибе Attelabitae. Euopsini считается второй по

древности после Pilolabini. От Euopsini произошла американская триба Euscelini. Наибольшее сходство у Euscelini прослеживается с представителями подтрибы Archeuopsina. Следующую ветвь образует очень разнообразная триба Hybolabini. По ИП она занимает следующее место после Euscelini (8 и соответственно 9). 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. Высокий уровень сходства у Attelabini с трибами Lagenoderini и Euscelophilini дает основания предполагать их близкую связь. К одной из наиболее продвинутых триб подсемейства Attelabinae можно отнести 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. 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 эндифаллуса асимметричное. Наиболее примитивной и исходной группой в Apoderinae следует считать трибу Clitostyliini (ИП = 22), поскольку у последней имеется такой важный плезиоморфный признак, как наличие зубцов на бедрах, сближающее 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 (ИП = 23) распространена так же широко, как Clitostyliini, что подтверждает их более раннее возникновение по сравнению с Trachelophorini и Apoderini. От подтрибы Paratomapoderina на Мадагаскаре образовалась эндемичная триба Trachelophorini (ИП = 22). Ранее считалось, что помимо Мадагаскара ее представители распространены в Азии. Детальное изучение строения позволило установить, что сходство мадагаскарских и азиатских родов объясняется параллелизмами. Наиболее разнообразна триба Apoderini, обладающая наивысшим ИП (25) и характеризующаяся несколькими аутопоморфиями: пронотальной перетяжкой центрокориноидного типа, имеющимися у большинства видов лопастями на первом вентрите и почти прямыми боками переднепинки. 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. В филогении трубоквертов наиболее важным является поочередное ответвление триб от главного ствола, что показывает их обособленность друг от друга и последовательное приобретение апоморфий.

3 этап. Выявление экологических групп и трофических связей

Трубокверты – облигатные фитофаги. Они развиваются в почках, побегах, листьях, бутонах и завязях растений. Мною была предложена новая классификация экологических групп этих жуков [1, 2]. Выделены две крупные экологические группы ринхитид и трубоквертов (виды, не сворачивающие, и виды, сворачивающие трубки для своих личинок). Все три группы второй группы перешли к скручиванию листьев независимо друг от друга, на что указывают совершенно разные способы их изготовления. Таким образом, классификация экологических групп также подтверждает парафилетический характер объединения ринхитид и трубоквертов в одно семейство.

К настоящему времени установлены связи трубоквертов с 67 семействами растений. На 3 семействах голосеменных развиваются чуть более 1% видов этих жуков. Остальные виды трубоквертов приурочены к покрытосеменным растениям. Большинство видов трубоквертов развиваются на небольшом количестве растений. Отдельные представители этих жуков сумели адаптироваться к нескольким семействам растений.

4 этап. Построение системы на основе филогении с учетом данных биологии и распространения

На основе филогенетических реконструкции мною предложена новая система классификации жуков-ринхитид и трубоквертов. Семейство ринхитид было разделено на две надтрибы к которым относится 14 триб. В семействе аттелабид было выделено два подсемейства, включающие 10 триб. Было описано около 500 новых таксонов ринхитид и трубоквертов. Уточнено систематическое положение 20 таксонов. Изменен статус 70 таксонов, 100 названий сведены в синонимы. Установлено около 800 новых комбинаций. Из ринхитид и трубоквертов исключены 1 подсемейство и 27 таксонов другого ранга.

Система семейства Rhynchitidae Gistel, 1848

надтриба Rhinocartitae Voss, 1931
 триба Paleocartini Legalov, 2003: 1 род
 триба Vossicartini Legalov, 2003: 1 род
 триба Proteugnampini Legalov, 2003: 2 рода

триба Rhinocartini Voss, 1931: 1 род
 триба Sanyrevilleini Legalov, 2003
 подтриба Sanyrevilleina Legalov, 2003: 1 род
 подтриба Parauletanina Legalov, 2003: 2 рода
 триба Auletorhinini Voss, 1935: 2 рода
 надтриба Rhynchititae Gistel, 1848
 триба Brenthorrhinoidini Legalov, 2003: 2 рода
 триба Auletini Desbrochers des Loges, 1908
 подтриба Auletina Desbrochers des Loges, 1908: 1 род
 подтриба Auletobiina Legalov, 2001: 2 рода
 подтриба Mandelschtamiina Legalov, 2003: 2 рода
 подтриба Guineauletina Legalov, 2003: 3 рода
 подтриба Pseudauletina Voss, 1933: 2 рода
 подтриба Pseudomesauletina Legalov, 2003: 11 родов
 триба Minurini Legalov, 2003: 3 рода
 триба Cesauletini Legalov, 2003: 1 род
 триба Eugnamptini Voss, 1930: 14 родов
 триба Isotheini Scudder, 1893
 подтриба Isotheina Scudder, 1893: 3 рода
 подтриба Depasophilina Legalov, 2003: 2 рода
 подтриба Chonostropheina Morimoto, 1962: 1 род
 подтриба Deporaina Voss, 1929: 14 родов
 триба Pterocolini Lacordaire, 1866: 2 рода
 триба Rhynchitini Gistel, 1848
 подтриба Lasiorrhynchitina Legalov, 2003: 4 рода
 подтриба Temnocerina Legalov, 2003: 4 рода
 подтриба Perrhynchitina Legalov, 2003: 3 рода
 подтриба Anisomerinina Legalov, 2003: 4 рода
 подтриба Rhynchitallina Legalov, 2003: 1 род
 подтриба Rhynchitina Gistel, 1848: 50 родов
 триба Byctiscini Voss, 1923
 подтриба Svetlanaebyctiscina Legalov, 2003: 2 рода
 подтриба Byctiscina Voss, 1923: 4 рода
 подтриба Listrobyctiscina Legalov, 2003: 2 рода

Система семейства Attelabidae Billberg, 1820

подсемейство Attelabinae Billberg, 1820
 надтриба Pilolabitae Voss, 1925
 триба Pilolabini Voss, 1925: 2 рода
 надтриба Attelabitae Billberg, 1820
 триба Euopsini Voss, 1925
 подтриба Archeuopsina Legalov, 2003: 4 рода
 подтриба Suniopsina Legalov, 2003: 2 рода
 подтриба Synaptopsina Legalov, 2003: 21 род
 подтриба Euopsina Voss, 1925: 2 рода
 триба Euscelini Voss, 1925
 подтриба Clinolabina Legalov, 2003: 4 рода
 подтриба Alleuscelina Legalov, 2003: 2 рода
 подтриба Euscelina Voss, 1925: 6 родов
 триба Hybolabini Voss, 1925
 подтриба Hybolabina Voss, 1925: 2 рода
 подтриба Himatolabina Legalov, 2003: 1 род
 подтриба Omolabina Legalov, 2003: 5 родов
 триба Attelabini Billberg, 1820
 подтриба Metocalolabina Legalov, 2003: 2 рода
 подтриба Attelabina Billberg, 1820: 2 рода
 подтриба Phialodina Legalov, 2003: 1 род
 подтриба Lamprolabina Voss, 1925: 2 рода
 подтриба Paramecolabina Legalov, 2003: 6 родов
 триба Lagenoderini Voss, 1925

подтриба Phymatopsinina Legalov, 2003: 1 род
 подтриба Lagenoderina Voss, 1925: 4 рода
 подтриба Pleurolabina Legalov, 2003: 1 род
 триба Euscelophilini Voss, 1925: 3 рода
 подсемейство Apoderinae Jekel, 1860
 триба Clitostylini Voss, 1926
 подтриба Allapoderina Legalov, 2003: 2 рода
 подтриба Clitostylina Voss, 1926: 2 рода
 подтриба Pseudophrysina Legalov, 2003: 7 родов
 триба Нопlapoderini Voss, 1926
 подтриба Afroapoderina Legalov, 2003: 4 рода
 подтриба Paratomapoderina Legalov, 2003: 4 рода
 подтриба Нопlapoderina Voss, 1926: 7 родов
 триба Trachelophorini Voss, 1926: 5 родов
 триба Apoderini Jekel, 1860
 подтриба Pseudocynotrachelina Legalov, 2003: 1 род
 подтриба Leptapoderina Legalov, 2003: 11 родов
 подтриба Apoderina Jekel, 1860: 2 рода
 подтриба Оpanassenkoviina Legalov, 2003: 1 род
 подтриба Anisonychina Legalov, 2003: 1 род
 подтриба Centrocorynina Legalov, 2003: 8 родов
 подтриба Cynotrachelina Legalov, 2003: 4 рода

Заключение

Семейство ринхитид состоит из 15 триб, образующих две крупные ветви (надтрибы Rhinocartitae и Rhynchititae). Наиболее атипичной является надтриба Rhynchititae, представители которой смогли приспособиться не только к развитию в различных частях растения, но и к сворачиванию трубок. По ИП эти трибы образуют три группы: 1. Auletini, Brenthorrhinoidini и Minurini; 2. Cesauletini, Eugnamptini и Isotheini; 3. Pterocolini, Rhynchitini и Vycitiscini, соответствующие эволюционным уровням. Семейство аттелабид разделяется на два хорошо обособленных подсемейства – Attelabinae и Apoderinae, из которых последнее характеризуется наибольшим количеством апоморфий. Подсемейство Attelabinae образовано 6, а Apoderinae – 4 трибами. В филогении трубоквертов наиболее важным является поочередное ответвление триб от главного ствола, что показывает их обособленность друг от друга и последовательное приобретение апоморфий.

Работа поддержана грантом СО РАН для молодых ученых № 70, грантом Фонда содействия отечественной науке за 2004 г., премией Европейской академии для молодых ученых России за 2003 г. и грантом РФФИ № 04-04-48727-а.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Легалов А.А.* Таксономия, классификация и филогения ринхитид и трубоквертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) мировой фауны. – Новосибирск (CD), 2003. – 733 с. (641 Mb).
2. *Legalov A.A.* New data of the leaf-rolling weevils (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) of the world fauna with description of 35 new taxons // *Baltic Journal of Coleopterology*. – 2004. – V. 4. – No. 1. – P. 63 – 88.
3. *Легалов А.А.* Новая классификация экологических групп ринхитид и трубоквертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) // *Евразийский энтомолог. журн.* – 2004. – Т. 3. – № 1. – С. 43 – 45.