

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

ЛЕГАЛОВ
Андрей Александрович

ЖУКИ-ТРУБКОВЕРТЫ
(COLEOPTERA: RHYNCHITIDAE, ATTELABIDAE)
МИРОВОЙ ФАУНЫ
(МОРФОЛОГИЯ, ФИЛОГЕНИЯ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ)

Специальность 03.00.09 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Новосибирск – 2005

Работа выполнена в Зоологическом музее Института систематики и экологии животных Сибирского Отделения РАН

Научный консультант: доктор биологических наук,
профессор
В.Г. Мордкович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
профессор
А.С. Бабенко

доктор биологических наук
старший научный сотрудник
К.С. Байков

доктор биологических наук
доцент
А.Г. Бугров

Ведущая организация: Зоологический музей
Московского государственного
университета

Защита состоится « ___ » октября 2005 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 по присуждению ученой степени доктора наук при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Россия, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН

Автореферат разослан « ___ » сентября 2005 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

профессор



А.Ю. Харитонов

Актуальность исследования. Долгоносики-трубковерты выработали в процессе эволюции способность сворачивать трубки из листьев, в которых происходит развитие их личинок. Трубковерты широко распространены на нашей планете, хотя большинство видов сосредоточено в субтропическом и тропическом поясах. Они относятся к двум семействам. В мировой фауне известно около 1110 видов Rhynchitidae и около 1000 видов Attelabidae. Те и другие – преимущественно обитатели лесов и связаны в онтогенезе обычно с древесно-кустарниковой растительностью или лианами. Некоторые виды приурочены к травянистым растениям.

В природе долгоносикообразные жуки являются регуляторами первичной продукции. В жизнедеятельности человека эта группа имеет важное хозяйственное значение, поскольку многие ее представители являются одними из важных вредителей сельского и лесного хозяйств. Все это относится и к ринхитидам и аттелабидам, имеющим важное значение, в первую очередь, в плодоводстве. В связи с этим, особое значение приобретает точность их определения. Все это вызвало необходимость начать ревизию семейств Rhynchitidae и Attelabidae и создать определитель, который необходим для фаунистов, экологов, работников сельского и лесного хозяйств.

Долгоносикообразные жуки, куда относятся и рассматриваемые семейства, насчитывают около 100 тыс. видов и возможно, поэтому остаются слабо изученными. В последние десятилетия идет пересмотр надвидовой системы этих жуков. Он обусловлен тем, что в ее основу, заложенную еще в середине 19 века, были положены многие конвергентные признаки, что делало систему искусственной. В связи с этим, возникла проблема создания филогенетической системы жуков-трубковертов, построенной на единых принципах, основанных на родственных связях таксонов.

Трубковерты обладают сложной надвидовой структурой при относительно небольшом числе видов, обусловленной, как древностью группы, так и широкой экологической дифференциацией ее представителей. Это делает их удобным объектом для построения филогенетической надвидовой системы на основе нового метода филогенетического анализа (SYNAP) в объеме мировой фауны.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы было создание новой системы трубковертов, основанной на филогенетических связях.

При этом были поставлены следующие **задачи**:

1. Уточнение систематического положения семейств Rhynchitidae и Attelabidae;
2. Критический анализ и селекция морфологических признаков и признаков таксономии;
3. Определение исходных и новых состояний признаков для дальнейшего использования их в изучении трубковертов;
4. Ревизия надвидовых таксонов жуков-ринхитид и аттелабид;
5. Выявление филогенетических связей между таксонами семейств Rhynchitidae и Attelabidae;
6. Анализ экологических групп трубковертов;

7. Выявление трофических связей трубоквертов, а также анализ заселенности семейств растений в зависимости от их регионального распределения, эволюционной продвинутости и биологических особенностей ринхитид и трубоквертов.

Научная новизна работы. В диссертации критически проанализированы морфологические признаки, используемые в систематике долгоносикообразных жуков, и выявлены ранее неизвестные особенности строения представителей различных триб семейств Rhynchitidae и Attelabidae. Установлены новые и исходные состояния признаков, характерные для каждого из этих семейств. На основе составленных пар (вектор-признаков) и данных бионмии и хорологии впервые реконструированы филогенетические связи надвидовых таксонов ринхитид и аттелабид. Впервые выявлены некоторые особенности экологии этих жуков. Предложена принципиально новая система этих семейств, имеющая право называться филогенетической. Приводится полный систематический список высших таксонов ринхитид и аттелабид, а также их синонимов. Впервые составлена определительная таблица всех надвидовых таксонов ринхитид и аттелабид мировой фауны с указанием их распространения.

При выполнении данного исследования автором было описано 460 новых таксонов: 7 триб, 35 подтриб, 128 родов, 96 подродов, 186 видов и 8 подвидов. Предложено 10 новых замещающих названий. В синонимы сведены 110 названий. Изменено систематическое положение 21 таксона. Восстановлен таксономический статус 15 таксонов. Изменен статус 74 таксонов. Установлено около 785 новых комбинаций.

Защищаемые положения.

1. Самостоятельность семейств ринхитид и аттелабид подтверждается, как морфологическими признаками, так и разным набором экологических групп. Семейство Attelabidae является сестринской группой по отношению к семейству Rhynchitidae, а не произошло от него, как считалось ранее.

2. Семейство ринхитид состоит из 15 триб, образующих две крупные ветви (надтрибы Rhinocartitae и Rhynchititae). Наиболее продвинутой является надтриба Rhynchititae, представители которой смогли приспособиться не только к развитию в различных частях растения, но и к сворачиванию трубок. По степени продвинутости трибы надтрибы Rhynchititae образуют три группы: 1. Auletini, Brenthorrhinoidini и Minurini; 2. Cesaulietini, Eugnamptini и Isotheini; 3. Pterocolini, Rhynchitini и Byctiscini.

3. Семейство аттелабид разделяется на два хорошо обособленных подсемейства – Attelabinae и Apoderinae, из которых последнее характеризуется наибольшим количеством новых состояний признаков. Подсемейство Attelabinae образовано 6, а Apoderinae – 4 трибами. В филогении аттелабид наиболее важным является поочередное ответвление триб от главного ствола, что показывает их обособленность друг от друга и последовательное приобретение черт специализации.

Апробация работы. Результаты работы докладывалась на лабораторном семинаре зоомузея ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск (2002 г.); отчетной

сессии ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск (2002 г.); «Сибирской зоологической конференции», Новосибирск (2004 г.); на I Всероссийской молодежной школе-семинаре с международным участием «Концептуальные и практические аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных», Томск (2004 г.); IV конференции молодых ученых СО РАН, посвященной М.А. Лаврентьеву (Секция биологических наук), Новосибирск (2004 г.); Второй Всероссийской конференции «Биологическая наука и образование в педагогических вузах» Новосибирск, (2002 г.); Всероссийской научно-практической конференции «Биологическая наука и образование в педагогических вузах», Новосибирск (2003 г.); III конференции молодых ученых СО РАН (Секция биологических наук), Новосибирск (2003 г.); межлабораторном семинаре ИСиЭЖ СО РАН (2005 г.).

По теме диссертации выполнено 60 работ (из них опубликовано 46), включая 3 личные и 2 коллективные монографии, 42 статьи в рецензируемых журналах.

Теоретическая и практическая значимость. Получен опыт создания филогенетических систем, который может быть использован в других группах насекомых. Выявление особенностей ринхитид и аттелабид позволило понять направления их эволюции в связи с изменением экологии. Данные, полученные в результате этой работы, могут быть использованы в учебных курсах по систематике, филогении и зоологии беспозвоночных. Впервые составлены определительные таблицы всех надвидовых таксонов трубновертов мировой фауны. Материалы диссертации могут быть использованы экологами, а также специалистами по защите растений.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 466 страницах. Список литературы включает 442 источника, из них 368 – на иностранных языках. Основной текст содержит 96 рисунков и 71 таблицу. В трех приложениях на 444 страницах представлены: системы жуков-трубновертов, протоколы реконструкции филогенеза (табл. 1–70), список кормовых растений трубновертов (табл. 71–72), определительная таблица семейств долгоносикообразных жуков, определительная таблица надвидовых таксонов мировой фауны, изображения трубновертов (891 рисунок), список всех таксонов трубновертов мировой фауны с указанием синонимов и библиографией.

Глава 1. Материал и методика

В работе использованы материалы, хранящиеся в более чем 40 музеях и частных коллекциях. В том числе был изучен типовой или достоверно определенный материал большинства надвидовых таксонов трубновертов. Всего изучено более 50 000 экземпляров, относящихся более чем к 800 видам, что составляет около 40% мировой фауны. В работе рассмотрены представители всех надвидовых таксонов трубновертов мировой фауны. По возможности привлекались палеонтологические данные.

Реконструкция филогении проводилась по методу SYNAP с помощью программы SYNAP v. 500 (Байков, 1996, 1999). Индекс продвинутости

(ИП) – сумма продвинутых признаков. Индекс филогенетической связи (ИФС) получается в результате сравнения индексов продвинутоности. При взвешивании признаков, наиболее важным из них давали значение 2 или 3 балла (приводятся в списках признаков). Пошаговые протоколы реконструкции филогенеза приведены в приложении 1 (часть 2, табл. 1–70).

Благодарности. Я поблагодарю своего научного консультанта В.Г. Мордковича за ценные советы при выполнении этой работы.

Я выражаю признательность рецензентам моей работы А.В. Баркалову (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск), К.С. Байкову (ЦСБС, Новосибирск) и Н.Б. Никитскому (Зоомузей МГУ, Москва) за то, что они взяли на себя прочтение моей диссертации и сделали важные замечания, которые позволили ее улучшить.

Автор благодарит за помощь в работе Б.А. Коротяева (Санкт-Петербург), Р.Ю. Дудко (Новосибирск), Ю.Г. Арзанова (Ростов-на-Дону), Г.Э. Давидяна (Санкт-Петербург), В.В. Дубатолова (Новосибирск), А.Б. Егорова (Владивосток), А.И. Ермакова (Екатеринбург), В.В. Жерихина (Москва), А.Ю. Исаева (Ульяновск), С.В. Казанцева (Москва), А.Г. Кирейчука (Санкт-Петербург), О.В. Корсуна (Чита), С.А. Кривец (Томск), В.Н. Кузнецова (Владивосток), С. А. Курбатова (Москва), Т.П. Легалову и С.Е. Легалову (Новосибирск), И.И. Любечанского (Новосибирск), М.Ю. Мандельштама (Санкт-Петербург), Л.Н. Медведева (Москва), Ю.Е. Михайлова (Екатеринбург), Ф.И. Опанасенко (Бердск), П.В. Романцова (Санкт-Петербург), В.Ю. и М.Ю. Савицких (Москва), А.Н. Стрельцова (Благовещенск), Ю.Н. Сундукова (Лазо), П.Я. Устюжанина (Новосибирск), А.Ю. Харитонова (Новосибирск), С.Э. Чернышева (Новосибирск), О.Е. Чащину (Миасс), Б.М Чичкова (Миасс), Е.Ю. Шевнина (Новосибирск), В.П.. Шохрина (Лазо), Н.Н. Юнакова (Санкт-Петербург), Р.В. Яковлева (Барнаул), также зарубежных коллег: В.П. Карасева (Минск), P. Abbazzi (Firenze), M.A. Alonso-Zarazaga (Madrid), G. Alziar (Nice), M. Baehr (Muenchen), M.V.L. Barclay (London), A. Barsevskis (Daugavpils), L. Behne (Munchenberg), S. Biondi (Vicenza), A.B. Biscaccianti (Roma), R. Borovec (Nechanice), B. Brugge (Amsredam), M. Cludts (Bruxelles), E. Colonnelli (Roma), R. Danielsson (Lund), R. De Jong (Leiden), M. De Meyer (Tervuren), D. Drugmand (Bruxelles), T. Erol (Aydin), J. Fremuth (Hradec Kralove), A.-L.-L. Friedman (Tel Aviv), J. Frisch (Berlin), S. Guclu (Erzurum), R. Hamilton (Chicago), A. Herrmann (Stade), F. Hieke (Berlin), K.-J. Hong (Seoul), A.T. Howden (Ottawa), T. Huflejt (Warszawa), M.A. Ivie (Bozeman), O. Jaeger (Dresden), J. Jelinek (Praga), K. Klass (Dresden), S. Knutelski (Krakow), A. Konstantinov (Washington), R. Krause (Dresden), P. Kresl (Janovice nad Uhlavou), G. Kuschel (Auckland), S. Lingafelter (Washington), Ning Liu (Beijing), D. Logunov (Manchester), Xiuxia Lu (Beijing), E. Marais (Windhoek), O. Martin (Copenhagen), A.E. Marvaldi (Mendoza), M. McNeill (Lincoln), H. Mejlou (Uppsala), O. Merkl (Budapest), K. Morimoto (Fukuoka), M. G. Morris (Dorchester), J.J. Morrone (Mexico), A. Napolov (Riga), Ch.W. O'Brien (Tallahassee), G. Osella (Coppio), J. Pelletier (Monnaie), F.W. Pelsue (Corona), H. Perrin (Paris), S. Proches (Port Elizabeth), R. Rabaglia (Annapolis), A. Riedel

(Lincoln), Y. Sawada (Sanda), M. Schmitt (Bonn), K. Schneider (Halle), H. Schoenmann (Wien), K. Schoen (Litvinov), A. Solodovnicov (Chicago), E. Sprecher (Basel), W. Suppantisch (Wien), R. Thompson (London), J.-F. Tsai (Taichung), B. Viklund (Stockholm), F. Vitali (Genova), M. Wanat (Wroclaw), H. Wendt (Berlin), M. Uhlig (Berlin), K. Ulmen (Bonn), J. Willers (Berlin), E.C. Zimmerman (Tura Beach), R. Zhang (Beijing), X. Zhang (Beijing) и др.

Работа поддержана грантом Лаврентьевского конкурса молодежных проектов СО РАН, премией Европейской Академии для молодых ученых России за 2003 г., грантом Фонда содействия отечественной науке и грантом Немецкого Исследовательского Фонда (German Research Foundation).

Глава 2. История изучения трубоквертов

В изучении трубоквертов, можно выделить ряд этапов:

I. Начальный этап (1758–1825 гг.) – работы от К. Линнея до К. Шенхера. Началом изучения трубоквертов можно считать работы Линнея (Linnaeus, 1758, 1761, 1767), который описал самые обычные европейские виды. В этот период для самых обычных видов были установлены рода *Involvulus* (Schrank, 1798), *Rhynchites* (Schneider, 1791), *Apoderus* (Olivier, 1807) и *Deporaus* (Samouelle, 1819), однако системы трубоквертов, как таковой, еще не существовало.

II. Этап первых обобщений (1826–1845 гг.). Работы К. Шенхера. На новый уровень изучение долгоносиков-трубоквертов, впрочем, как и других долгоносикообразных жуков, вышло благодаря коллективным трудам по систематике Curculionoidea, выполненных под руководством Шенхером (Schoenherr, 1826–1845). Впервые была предложена надвидовая система группы. Трубокверты объединялись в 2 дивизиона длиннохоботных долгоносиков семейства Curculionidae. К группе Attelabidae были отнесены ринхитиды и аттелабиды, а в Rhynomacerides были объединены ринхитиды, немонихиды и белиды.

III. Этап дальнейшего накопления информации (1845–1919 гг.). Работы Г. Жакеля (1860), С. Скуддера (1893), Васманна (Wasmann, 1884). Этот период характеризуется в первую очередь значительным увеличением числа специалистов, занимавшихся трубоквертами. Наиболее существенный вклад в изучение данной группы внесли Деброше, Фермер, Фауст, Жакель, Рэлофс и Шарп. Особо следует отметить работу Жакеля (Jekel, 1860), который сделал следующий шаг после Шенхера в создании системы трубоквертов. Этот автор занялся серьезной разработкой системы Attelabidae. Отдел Attelabidae был впервые разделен им на 2 группы – аттелабид (подотдел Attelabidae) и аподерид (подотдел Apoderidae). Он выделил большое число естественных групп (31 таксон), рассматриваемых ныне в качестве родов. Основу для экологической классификации семейств Rhynchitidae и Attelabidae заложил в 1884 г. Э. Васманн (Wasmann, 1884), который разделил их на две группы с несколькими подгруппами.

IV. Этап изучения трубоквертов Э. Фоссом (1920–1974 гг.). Принципиально новый этап изучения жуков-трубоквертов, начался с выходом в свет работ Фосса (Voss, 1920–1974). Эдуард Фосс ревизовал все группы

трубковертов в объеме мировой фауны, описал огромное число новых таксонов (1363), обобщил накопленные до него данные, изучил материалы основных коллекций, опубликовал каталоги мировой фауны (Dalla Torre, Voss, 1930, 1937; Voss, 1939, 1953) и предложил первую схему филогенетических отношений (Voss, 1965). В этот период над изучением трубковертов работали также еще несколько ученых (Marshall, Kono, Тер-Минасян и др.). Первую обоснованную классификацию экологических групп ринхитид трубковертов предложил Г. Прель (Prell, 1924). Х. Кано (Kono, 1930a) существенно доработал классификацию Преля. Следующим шагом в разработке классификации экологических групп стала схема предложенная М. Тер-Минасян (1950).

V. Этап изучения гениталий самцов трубковертов (1975–1992 гг.). Работы Р. Гамильтона (1971–1998).

После Фосса изучение трубковертов продолжил американский ученый Р. Гамильтон (Hamilton, 1971, 1974, 1983, 1985, 1990, 1994, 1997, 1998), применивший для разделения видов строение эдеагусов самцов. В дальнейшем этот метод применил Е. Савада (Sawada, 1987, 1993, 1997; Sawada, Morimoto, 1985) при изучении японских трубковертов. Информация о трубковертах имеется также и в других современных работах (Егоров, 1996a, 1996b; Erol, 1994; Hong, Park, Woo, 2001; Liang, 1994; Riedel, 1999; Zhang, 1995; Zimmerman, 1994).

VI. Этап изучения систематики трубковертов на основе филогенетических связей (1993–до наших дней).

В последние десятилетия все шире применяется кладистический анализ для решения вопросов систематики и филогении. Предприняты попытки такого анализа и для ринхитид и аттелабид (Sawada, 1993; Riedel, 2002). Савада (Sawada, 1993) предложил филогенетическую гипотезу для видов ринхитид Японии. Ридель (Riedel, 2002), изучая фауну долгоносикообразных жуков Новой Гвинеи, провел кладистический анализ (программа PAUP) видов трибы Eucosini. Таким образом, задача создания целостной филогенетической системы трубковертов оставалась нерешенной.

Глава. 3. Морфология жуков-трубковертов

Описание морфологии представителей семейств ринхитид и аттелабид дано по следующей схеме: от общей характеристики габитуса к описанию отдельных частей тела, завершая строением гениталий.

3.1. Морфология семейства Rhynchitidae

Приводится характеристика размеров и формы тела, окраски, волосков, головы, формы головотрубки, ротового аппарата, места прикрепления усиков, глаз, лба, темени, висков, усиков, переднеспинки, щитка, надкрылий, крыльев, груди, мезэпистерн, брюшка, ног, реликтовой спикулы, брюшной вентральной спикулы, брюшной гастральной спикулы, VIII тергита у самцов, IX тергита, вершины эдеагуса, вооружения эндофаллуса и яйцеклада.

3.2. Морфология семейства Attelabidae

Приводится характеристика размеров тела, окраски, головы, головотрубки,

ротового аппарата, места прикрепления усиков, глаз, лба, темени, висков, шеи, усиков, переднеспинки, щитка, надкрылий, крыльев, груди, брюшка, ног, реликтовой спикулы, брюшной вентральной спикулы, брюшной гастральной спикулы, IX тергита, эдеагуса, вооружения эндофаллуса, яйцеклада и тегмена.

3.3. Вектор-признаки

3.3.1. Основные принципы определения полярности вектор-признаков

Для успешной реконструкции филогении трубоквертов неперменным условием является определение исходных и новых состояний признаков. Под исходным, мы понимаем более примитивное состояние признака, а под новым – производное от него, более продвинутое состояние (Байков, 1999). При выявлении исходных и новых состояний признаков, мы опирались на презумпции филогенетики, предложенные Расницыным (2002).

3.3.2. Вектор-признаки в семействе Rhynchitidae

В разделе в порядке морфологического описания принятого в главе 3 рассмотрены вектор-признаки семейства ринхитид.

Например: Ротовой аппарат: Губные щупики 3-члениковые (исходный признак). В трибе Isotheini наблюдается их редукция до 1- или 2-члениковых (новый признак). Мандибулы очень редко без зубцов (исходный признак) или с зубцами на наружном крае (новый признак). Наличие зубца на наружном крае мандибул является новым уникальным признаком надтрибы Rhynchitidae. Внутри семейства этот признак служит для разделения его на 2 надтрибы Rhinocartidae и Rhynchitidae. Отмечу, что у некоторых продвинутых Isotheini наблюдается вторичная редукция этого зубца.

3.3.3. Вектор-признаки в семействе Attelabidae

В разделе в порядке морфологического описания принятого в главе 3 рассмотрены вектор-признаки семейства аттелабид.

Например: Ротовой аппарат: Число зубцов на подбородке является одним из важнейших признаков в систематике аттелабид. В исходном состоянии подбородок с 3 зубцами. Новым признаком является уменьшение числа зубцов вначале до 2, а затем до 1. Все зубцы на подбородке, как правило, примерно одинаковые, но иногда срединный зубец может быть очень длинным (новый уникальный признак). Губные щупики в исходном состоянии 3-члениковые. В трибе Euorsini они в виде маленьких бугорков у основания боковых выступов нижней губы (новый признак), а в подсемействе Aroderginae – 2-члениковые (новый признак).

Таким образом, в простейшем случае, в пределах какой-либо группы признак имеет 2 состояния. Например, у всех семейств долгоносикообразных жуков, от “низших” до “высших”, а также у примитивных ринхитид, мандибулы без зубца на наружном крае (исходный признак). В надтрибе Rhynchitidae на наружном крае мандибул формируется зубец (новый признак). В более сложной ситуации можно проследить трансформационный ряд какого-либо признака. Например, у примитивных групп ринхитид, как и у всех остальных, в том числе более примитивных долгоносикообразных

жуков, передние тазики у самцов без ямки и пучка волосков (исходный признак). Представители более продвинутых подтриб трибы Auletini характеризуются пучком волосков, который является новым по отношению к предыдущему признаку и исходным в сравнении со следующим, более продвинутым состоянием признака (передние тазики с ямкой, в которой расположен пучок волосков). Примером привлечения палеонтологических данных может служить ситуация с бороздками надкрылий, которые хорошо выражены у юрских долгоносикообразных жуков (исходный признак) и редуцированы у некоторых олигоценых ринхитид (новый признак). Признаки, связанные с половым диморфизмом, рассматривались нами, как правило, в качестве новых, поскольку в примитивных семействах (Nemonychidae, Belidae) и группах ринхитид и аттелабид, они не выражены или слабо выражены, а в более продвинутых – явственные.

3.4. Особенности морфологии трубоквертов

3.4.1. Особенности морфологии ринхитид

В семействе Rhynchitidae мы можем считать основными исходными 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 1-й и 2-ой членики жгутика; довольно длинную булаву, явственно не компактную, не сильно удлиненную, 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; I–III вентриты широкие, а IV и V узкие, при этом V вентрит уже IV; скрытый надкрыльями пигидий и пропигидий. Эти признаки выражены в первую очередь в примитивных трибах ринхитид, а именно у Paleocartini, Vossicartini, Proteugnampkini, Rhinocartini, Auletanini, Auletorhinini, Brenthorhinoidini, Auletini, Minurini и Cesaulentini.

Семейство Rhynchitidae образует монофилетическую группу, характеризующуюся мандибулами зубчатыми на внешнем крае; склеротизованным только с боков IX тергитом у самок, полностью мембранным IX тергитом у самцов и коготками с зубцами. К основным новым признакам относятся субмедиально или субапикально прикрепленные усики; слабо выпуклые, небольшие глаза, узкий лоб; 2-й членик жгутика длиннее, чем 1-й членик; редуцированные бороздки надкрылий; отсутствие прищитковой бороздки; слияние 9-й и 10-й 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 3-членное вооружение эндофаллуса,

состоящее из базального, дуговидного и нижнего склеритов отмечено только у триб *Rhinocartini*, *Auletaini*, *Auletorhinini* и *Auletini*. В остальных трибах семейства ринхитид вооружение представлено 2 склеритами (базальным и нижним или дуговидным и нижним) или только базальным склеритом. У большинства видов имеются либо базальный и нижний склерит, либо только базальный склерит. Все склериты могут разделяться на 2 части. От нижнего или базального склеритов иногда отделяются по 2 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 *Eugnampini* 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, образованию зубцевидных склеритов, зон склеротизации или асимметричных склеритов.

3.4.2. Особенности морфологии аттелабид

В семействе аттелабид мы рассматриваем в качестве исходных 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 пилотлабоидному 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 прекокальную часть переднегруды у самцов и короткую у самок (*Attelabinae*) или одинаково удлинённую у обоих полов (*Apoderinae*); отсутствие лопастей на I вентрите; передние ноги не сильно удлинённые у обоих полов; передние тазики крупные округлые; бедра с 1 зубцом; развитую брюшную вентральную спину, обычную нижнюю аподему эдеагуса; закругленную вершину эдеагуса; не дифференцированный трансферный аппарат; симметричное вооружение эндофаллуса; яйцеклад со стилями.

Важнейшими новыми признаками выраженными у аттелабид 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 субапикально 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 переднегруди с заглазничными лопастями; широкие метэпистерны; прекоксальная часть переднегруди у обоих полов короткая (*Attelabinae*) или у самцов сильнее удлинённая (*Apoderinae*); наличие лопастей на I вентрите; пигидий и пропигидий не скрытые надкрыльями; пропигидий частично склеротизованный, со слабым килем посередине; II 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 1 зубец; полностью редуцированная брюшная вентральная спикула; 3-угольная нижняя аподема эдеагуса; прямо обрезанная или сильно заостренная вершина эдеагуса; дифференцированный трансферный аппарат; асимметричное вооружение эндофаллуса; наличие нескольких крупных склеритов в вооружение эндофаллуса; яйцеклад без стилей.

Делая вывод по всему семейству аттелабид можно отметить переход от симметричного к асимметричному вооружению, укрупнение базального склерита или разделение его на несколько склеритиков, а также возникновение дополнительных склеритов.

Глава 4. Филогения долгоносикообразных жуков

Проблема филогенетических связей семейств, входящих в надсемейство *Curculionoidea*, и их количества остается одним из основных вопросов в изучении долгоносикообразных жуков. С одной стороны, сложности филогенетических реконструкции в *Curculionoidea*, вызваны древностью этой группы, известной с верхней юры (Пономаренко, Кирейчук, 2003), а с другой – огромным числом относящихся к ней таксонов (около 60 тыс. видов и более 6 тыс. родов). Мною проанализированы 16 семейств долгоносикообразных жуков, характеризующихся хорошо выраженными новыми

признаками. Эти семейства рассматривались с включением вымерших форм. Определительная таблица семейств надсемейства Curculionoidea мировой фауны приведена в приложении 1 (часть 3).

Для выявления филогенетических связей 16 семейств надсемейства Curculionoidea (рис. 1) были изучены представители 810 родов всех семейств и привлечено 111 признаков.

Самым примитивным семейством в этом надсемействе является Nemonychidae (ИП = 6), появившееся в верхней юре (Пономаренко, Кирейчук, 2003) и характеризующееся стертым клипеолабральным швом у личинок, не скрытым VIII стернитом и полностью мембранным IX тергитом у самцов. Первые долгоносикообразные жуки были, вероятно, спермафагами (Жерихин, 1980). Все остальные семейства отличаются от Nemonychidae мандибулами более чем с 2 зубцами в области резца, I вентритом обрамленным возле тазиковых впадин, соединенной тегмальной пластинкой и личинкой с ногами без коготков.

Следующим от главного ствола в нижнем мелу ответвляется семейство Anthribidae (ИП = 12) с новым состоянием признаков: 27 (глаза плоские или почти плоские), 47 (надкрылья бороздчатые), 63 (хотя бы некоторые вентриты сросшиеся или жестко соединенные), 69 (передние тазики разделены межтазиковым отростком) и 91 (IX тергит у самок склеротизованный только с боков или полностью мембранный). Семейства Nemonychidae и Anthribidae (ИФС = 3) сближает важный общий исходный признак – обособленная верхняя губа. Оставшиеся 14 семейств (ИП от 15 до 44) объединяет не обособленная верхняя губа, мандибулы без мол и простые коготки.

Наиболее примитивным из этих 14 семейств можно считать Belidae (ИП = 15). Оно возникло в верхней юре (Пономаренко, Кирейчук, 2003) и обладает следующими новыми признаками: эндофаллусом с основным склеритом плетевидной формы, гулярным швом, слитым в вершинной части, бедрами с зубцами, голеньями с зубцами по внутреннему краю и 1 члеником лапок, расширенным и удлинненным у обоих полов. Примитивно оно по 10 признаку (головотрубка без полового диморфизма). Следует отметить, что у Belidae наряду с семействами Nemonychidae и Anthribidae наблюдается двойной гулярный шов.

В верхней юре (Пономаренко, Кирейчук, 2003) особую ветвь образует семейство Eucorparthridae (ИП = 17). Оно характеризуется 6 новыми признаками, а именно одинарным гулярным швом, 1- или 2-члениковыми лабиальными пальцами, 2- или 3-члениковыми максиллярными пальцами, прекоксальной частью переднегруди значительно короче, чем посткоксальная, бороздчатыми надкрыльями и отсутствием прищитковой бороздки. Примитивны Eucorparthridae по признакам: 63 (I–V вентриты свободные) и 82 (VIII стернит у самцов с отчетливо выраженной аподемой).

Следующую ветвь составляет семейство Oxycoynidae (ИП = 15) с новыми 6 и 68 признаками (умеренно выдающиеся, полукруглые передние тазики и редуцированный гулярный шов).

Оставшиеся 11 семейств отличаются одинарным гулярным швом и короткой прекоксальной частью переднегруди, а также высоким средним ИП равным 26,4.

Новую ветвь образует семейство Allocorynidae (ИП = 17) с зубчатыми бедрами и двухлопастным вторым члеником лапок. Общий исходный 47 признак (бороздчатые надкрылья) отличает остальные семейства.

Четыре новых признака (мандибулы зубчатые на внешнем крае и тонкие относительно ширины у основания, склеротизованный только с боков IX тергит у самок, полностью мембранный IX тергит у самцов) и 1 реверсия (коготки с зубцами) выделяют семейство Rhynchitidae (ИП = 19), сформировавшееся в верхней юре (Пономаренко, Кирейчук, 2003). Семейство Rhynchitidae близко к семействам Allocorynidae (ИФС = 13) и Escortarthridae (ИФС = 12).

Более продвинутое семейство Attelabidae (ИП = 21) достоверно известное только из палеоцена (Пономаренко, Кирейчук, 2003) и прочие оставшиеся семейства главного ствола обладает компактной булавой (новый признак). Оно характеризуется новыми состояниями 42, 71, 72 и 81 признаков (постнотальная перетяжка аттелабоидного типа, бедра без зубцов, голени по внутреннему краю с зубцами, сросшиеся коготки). Наиболее высокий ИФС (= 16) у него с семействами Allocorynidae и Rhynchitidae.

Остальные 7 семейств обладают 2- или 3-члениковыми максиллярными пальцами, редуцированной прищитковой бороздкой и IX тергитом у самок, склеротизованным только с боков или полностью мембранным.

Очень интересно семейство Ithyceridae (ИП = 24), представленное в рецентной фауне всего одним видом. Оно характеризуется новыми 11 (головотрубка вторично укороченная), 14 (верхняя губа не обособленная), 94 (сперматека сильно склеротизированная), 96 (тегмен слабо рассеченный на вершине), 105 (эндофаллус с основным склеритом плетевидной формы) и 110 (лабрум у личинки с 3 парами щетинок) признаками, реверсиями 80 (коготки с зубцом) и 97 (тегменная пластинка разделенная), а также исходными состояниями 64 (шов между I и II вентритами цельный), 65 (I–II вентриты расположены на том же уровне, как 3 при виде сбоку) и 87 (IX стернит у самцов скрыт под VII).

Следующим от ствола в нижнем мелу (Пономаренко, Кирейчук, 2003) ответвилось семейство Brentidae (ИП = 24) с 1- или 2-члениковыми лабиальными пальцами и пигидием брентоидного типа.

“Вершину” дерева образуют семейства Brachyceridae, Cryptolaryngidae, Dryophthoridae, Curculionidae, Scolytidae и Platypodidae, возникшие, вероятно, в среднем меле и обладающие плоскими или почти плоскими глазами, усиковыми бороздками, развитыми на боках головотрубки, а также личинкой с лобным швом, не простирающимся на мандибулы, и лабрумом с 3 парами щетинок. Их средний ИП составляет 34,8. Эти семейства образуют две сестринские группы, к первой относятся семейства Brachyceridae (ИП = 33) и Cryptolaryngidae (ИП = 34), а ко второй – Dryophthoridae (ИП = 31), Curculionidae (ИП = 32), Scolytidae (ИП = 35) и Platypodidae (ИП = 44).

Первая группа характеризуется новыми 11 (головотрубка вторично укороченная), 43 (щиток скрытый), 46 (надкрылья сросшиеся), 55 (прекоксовая часть переднегруди короткая) и 83 (VIII стернит у самцов брахицероидного типа) признаками, а также исходным 95 (тегмен у большинства представителей хорошо развит) признаком.

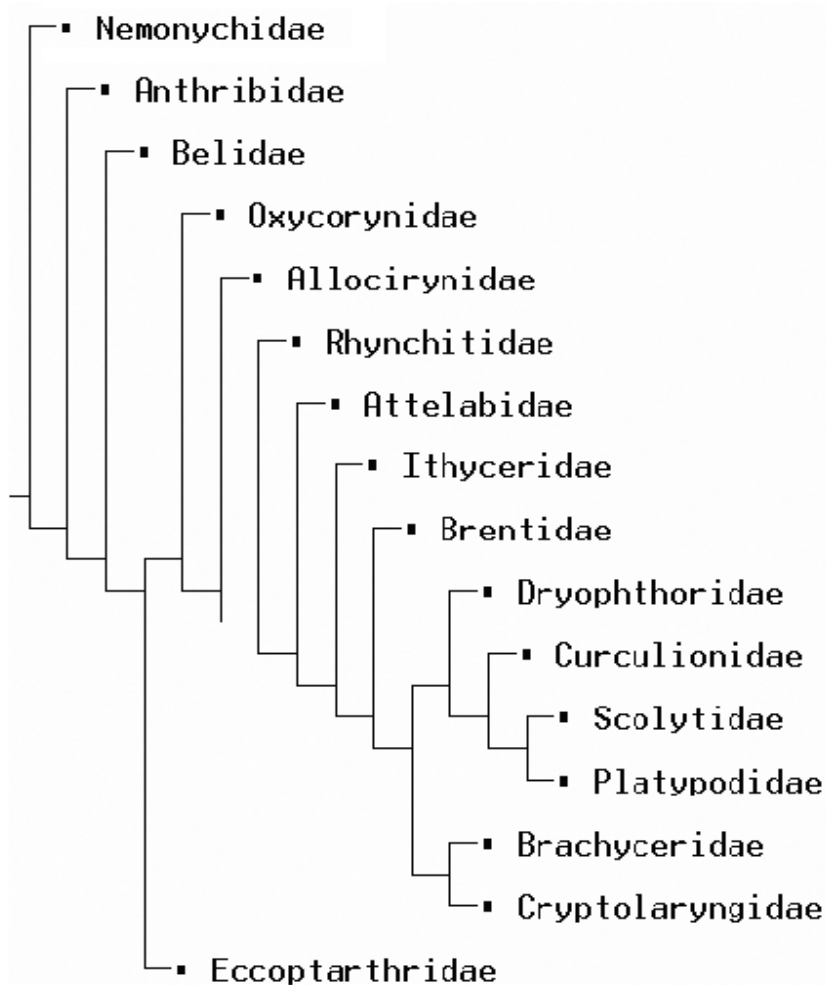


Рис. 1. Кладограмма семейств надсемейства Curculionoidea.

Вторая группа отличается сильно редуцированным тегменом (у большинства видов). Наиболее обособлены в ней семейства Dryophthoridae и Curculionidae, а близки Scolytidae и Platypodidae (ИФС = 31).

Таким образом, на основе проведенного анализа семейства надсемейства Curculionoidea можно разделить на 3 группы, соответствующие трем эволюционным уровням. К первой группе относится самое примитивное семейство Nemonychidae (ИП = 6). Вторая группа, состоящая из 9 семейств (Anthribidae, Belidae, Oxycorynidae, Eccoptarthridae, Allocorynidae, Rhynchitidae, Attelabidae, Ithyceridae и Brentidae) с ИП от 12 до 24 (средний

ИП = 18,2), характеризующаяся мандибулами более чем с 2 зубцами в области резца, I вентритом обрамленным возле тазиковых впадин, соединенной тегмальной пластинкой и ногами у личинок без коготков. Третья группа (высшие семейства) состоит из 6 семейств (Brachyceridae, Cryptolaryngidae, Dryophthoridae, Curculionidae, Scolytidae и Platypodidae) со средним ИП равным 34,8 (ИП от 31 до 44). Эти семейства отличаются плоскими или почти плоскими глазами, усиковыми бороздками развитыми на боках головотрубки, а также у личинок: лобным швом, не простирающимся на мандибулы, и лабрумом с 3 парами щетинок. К новым признакам надсемейства Curculionoidea относятся более или менее явственная головотрубка, усики с ясной булавой и частично склеротизованный или полностью мембранный IX тергит у самцов.

Глава 5. Филогения ринхитид и аттелабид

5.1. Филогения надвидовых таксонов семейства Rhynchitidae

Выявление филогенетических связей между таксонами является одной из важнейших задач при построении естественной системы. Ринхитиды – древние жуки, известные с поздней юры (мальм) и достигнувшие к настоящему времени значительного разнообразия (около 1100 видов).

Для выявления филогенетических связей между трибами в **семействе Rhynchitidae** была построена дендрограмма. Для создания этой схемы (рис. 2) были использованы 50 морфологических вектор-признаков.

Трибы семейства Rhynchitidae объединяются в 2 группы, имеющие ранг надтриб.

Исходной группой для семейства ринхитид является **надтриба Rhinocartitae**, известная из позднего мела. Однако она должна была возникнуть в юрском периоде, не позднее надтрибы Rhynchititae. Вероятно, в результате отсутствия зубца на мандибулах, ее вымершие представители смешиваются с габитульно похожим семейством Nemonychidae (Легалов, 2003е). Надтриба включает самые примитивные трибы, средний ИП которых составляет 8,3. Эта небольшая тропическая группа состоит из 6 триб (Paleocartini, Vossicartini, Rhinocartini, Proteugnampini, Sanyrevilleini и Auletorhinini) у которых имеются общие исходные признаки (отсутствие зубцов на наружном крае мандибул, примитивное строение гастральной спиккулы – аулетоидный тип). К новым признакам, выраженным в надтрибе Rhinocartitae, относятся сильно редуцированные стили яйцеклада, надкрылья обычно без бороздок и удлиненные членики булавы усиков у обоих полов. Друг от друга трибы данной надтрибы довольно хорошо обособлены и образуют 2 ветви.

Первая ветвь состоит из 3 примитивных триб (Paleocartini, Sanyrevilleini и Auletorhinini) со средним ИП, равным 7,3 и сближаемых по редуцированным бороздкам. Индо-Малайские **трибы Sanyrevilleini** (ИП = 7) и **Auletorhinini** (ИП = 8) образуют сестринскую группу (ИФС = 7) и отличаются VIII стернитом самца без ясной аподемы. Вымершая **триба Paleocartini** (ИП = 7) характеризуется новым расположением усиков.

Вторая ветвь образована трибами Vossicartini, Proteugnampini и Rhinocartini сближаемыми из-за короткой головотрубки. Их средний ИП равен 9,3. Своеобразная южноафриканская **триба Vossicartini** (ИП = 9)

наиболее обособлена от остальных триб надтрибы. Она характеризуется двумя новыми признаками: короткой, сильно уплощенной головотрубкой и слабо выраженной булавой усиков. Замечу, что в этой надтрибе, только в трибе *Vossicartini* хорошо выражены бороздки на надкрыльях (исходный признак). Триба *Vossicartini* довольно близка (ИФС = 7) к более продвинутым трибам *Proteugnamptini* и *Rhinocartini*.

Трибы *Proteugnamptini* (ИП = 9) и ***Rhinocartini*** (ИП = 10) образуют особую группу (ИФС = 9). Важнейшими общими новыми признаками, сближающими их, являются короткая и не уплощенная головотрубка, субмедиально прикрепленные усики с обычно длинной булавой у обоих полов.

Важно отметить, что африканско-мадагаскарские трибы (*Vossicartini*, *Rhinocartini* и *Proteugnamptini*) имеют слабые связи (ИФС от 1 до 3) с представителями надтрибы *Rhynchititae* и, вероятно, являются тупиковыми ветвями. Наоборот, трибы *Sanyrevilleini* и *Auletorhinini* очень сходны с примитивными *Rhynchititae*. Как следствие, они представляют большой интерес при изучении родственных связей ринхитид. Сходство этих 2 триб с *Rhynchititae* проявляется в основном за счет общих исходных признаков. По ИФС связь *Sanyrevilleini* и *Auletorhinini* отмечена с трибами *Minurini* (ИФС = 2) и *Cesauletini* (ИФС = 6); с остальными трибами надтрибы *Rhynchititae* филогенетические связи не выражены. Любопытно, что представители *Sanyrevilleini* и *Auletorhinini* довольно похожи на таковых трибы *Auletini*, от примитивных представителей которой они отличаются практически только примитивными мандибулами и удлинённой булавой усиков (новый признак). Строение эдегуса и в особенности вооружение его эндофаллуса находятся у *Sanyrevilleini* и *Auletorhinini* в исходном состоянии и практически неотличимы от большинства видов трибы *Auletini*. Наличие в трибе *Auletini*, помимо примитивных, довольно большого количества продвинутых форм не позволяет выявить связи последней с трибами *Sanyrevilleini* и *Auletorhinini*.

Крупнейшей среди ринхитид является **надтриба *Rhynchititae***. Средний ИП входящих в нее триб составляет 14,9. Основным новым признаком этой надтрибы – наличие зубца на наружном крае мандибул (у некоторых представителей продвинутых триб *Isotheini* и *Rhynchitini* наблюдается редукция этих зубов). К ней относятся наиболее древние ринхитиды из поздней юры и раннего мела (триба *Brenthorrhinoidini*).

В надтрибе *Rhynchititae* первой ответвляется от главного ствола слабо продвинутая триба *Auletini* (ИП = 8), которая характеризуется такими исходными признаками, как совместно закругленные вершины надкрылий, аулетоидное строение гастральной спиккулы (как правило) и примитивное вооружение эндофаллуса. Из важных новых черт, проявляющихся у наиболее развитых форм в этой трибе, следует отметить пятна из волосков на вершинах надкрылий и пучки волосков на передних тазиках у самцов.

Остальные трибы этой надтрибы в отличие от трибы *Auletini*, как правило, обладают субмедиально или субапикально прикрепленными усиками.

Следующей от ствола ответвляется вымершая **триба *Brenthorrhinoidini*** (ИП = 11), которая характеризуется 3 новыми признаками: иногда сильно утолщенными бедрами, обычно короткими максиллярными пальпами, а

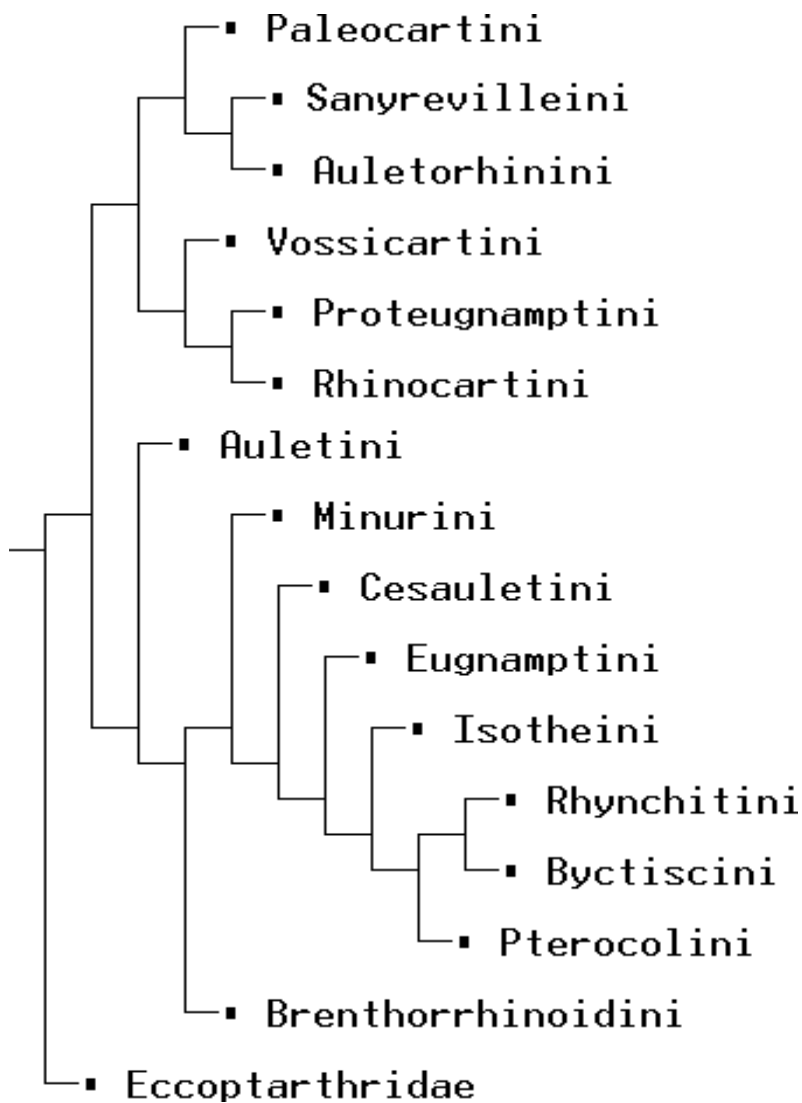


Рис. 2. Кладограмма триб семейства Rhynchitidae.

также удлинённым и сильно расширенным первым члеником лапок. Наивысший ИФС равный 8 у этой трибы отмечен с более продвинутой трибой Minurini.

Очень интересна близкая к трибам Auletini и Brenthorrhinoidini, южно-американская **триба Minurini** (ИП = 9), обладающая удивительным для ринхитид исходным признаком – сросшимися I и II вентритами (у всех

остальных представителей Rhynchitidae сростаются 3 первых вентрита). К исходным признакам этой группы относятся хорошо развитые бороздки надкрылий, совместно закругленные вершины последних и отсутствие пучков волосков на передних тазиках у самцов. В трибе Minurini наблюдаются 2 важных новых состояния признаков: субмедиально прикрепленные усики и сильно редуцированные стили яйцеклада.

Остальные трибы надтрибы Rhynchitidae отличаются от примитивных Auletini, Brenthorrhinoidini и Minurini следующими новыми признаками: передними тазиками у самцов с пучком волосков (иногда и ямкой), раздельно закругленными надкрыльями и пигидием, как правило, не скрытыми ими. Их характеризует более высокий средний ИП (17,7).

Североамериканская **триба Cesauletini** (ИП = 13) внешне очень сходна с трибой Auletini, однако обособлена от нее. Это сходство определяется в первую очередь полностью редуцированными бороздками надкрылий и строением гастральной спикулы. Вероятно, от данной группы могла произойти триба Eugnamptini. ИФС между ними высокий, равный 9.

По признакам субмедиального или субапикального прикрепления усиков (новый признак), нормально развитых стилей яйцеклада (реверсия), а также способности имаго (хотя бы у некоторых видов) сворачивать трубки, трибы Eugnamptini, Isotheini, Pterocolini, Rhynchitini и Vuytiscini выделяются в особый комплекс. Наиболее примитивна из них **триба Eugnamptini** (ИП = 14), имеющая, как и примитивные Rhinocartidae, Auletini, Minurini и Cesauletini, аулетоидное строение гастральной спикулы. При исходном строении гастральной спикулы триба Eugnamptini обладает новым асимметричным вооружением эндофаллуса и обычно вырезанной вершиной эдеагуса.

Триба Isotheini (ИП = 16) представлена формами, преимущественно сворачивающими трубки, и рассматривалась большинством систематиков (Voss, 1938a; Тер-Минасян, 1950, Sawada, 1993; Егоров, 1996a; Alonso-Zarazaga, Lyaal, 1999 и др.) как наиболее продвинутая в данном семействе. В результате проведенных исследований выяснилось, что она не только не является таковой, обладая ИП, равным всего 15, но и выступает в качестве особого направления (совместно с Eugnamptini) в эволюции ринхитид, которое пошло по пути сворачивания воронкообразных трубок для развития потомства. Isotheini характеризуется важными новыми признаками: 1- или 2-члениковыми лабиальными пальпами, гастральной спикулой, направленной влево 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, так и довольно близкие к ней Rhynchitini и Vuytiscini. О **трибе Pterocolini** (ИП = 20), обладающей очень высоким ИП, равным 20, следует сказать особо, поскольку некоторые современные авторы (Thompson, 1992, Hamilton, 1998, Alonso-Zarazaga, Lyaal, 1999) выделяют ее в самостоятельное подсемейство. Однако, поскольку представители Pterocolini в своем строении сохраняют признаки, не позволяющие отделить ее от надтрибы Rhynchitidae, это едва ли оправдано. Основные новые

признаки, отличающие Pterocolini, заключаются в широко разделенных тазиках, строении голеней и внешнем сходстве с некоторыми Attelabinae (особенно с родом *Hybolabus*). Из других признаков, характеризующих эту трибу, можно отметить наличие металлического блеска, короткую головотрубку, узкий лоб, киль на боках переднеспинки, округлую форму надкрылий. Такое строение трибы Pterocolini можно рассматривать как приспособление, выработанное какой-либо группой, сходной с подтрибой *Temnocerina* (триба *Rhynchitini*), при переходе к комменсализму – жизни в трубках американских Attelabinae (трибы *Pilolabini* и *Hybolabini*).

Условно высшими ринхитидами можно считать близкие (ИФС = 17) трибы *Rhynchitini* и *Vyctiscini*, являющиеся сестринскими группами и отличающиеся от остальных триб передними тазиками у самцов с ямкой и пучком волосков (общий новый признак). В данных трибах у самцов иногда бывают направленные вперед зубцы на боках переднегруди.

Триба *Rhynchitini* (ИП = 19) – самая богатая видами в семействе, обладает очень сложной таксономической структурой. Ее представители характеризуются различными новыми признаками. Как следствие наличия большого числа надвидовых таксонов, относящихся к данной трибе, филогенетический анализ их отношений занимает особое место в изучении семейства ринхитид.

Триба *Vyctiscini* (ИП = 24) – молодая, компактная группа, распространенная преимущественно в Индо-Малайской области. К ее важнейшим новым признакам можно отнести узкий лоб, метэпистерны не достигающие задних тазиков, наличие лопастей на I вентрите, вооружение эндофаллуса биктискоидного типа и коническую голову. *Vyctiscini* включает примитивных *Svetlanaevyctiscina* (ИП = 11), личинки, у которых в отличие от остальных подтриб этой трибы развиваются в плодах, а не в пакетах из листьев, а также более продвинутых *Vyctiscina* (ИП = 14) и *Listroyctiscina* (ИП = 16).

5.2. Филогения надвидовых таксонов семейства Attelabidae

Если происхождение и родственные связи между отдельными группами ринхитид довольно ясны, то в семействе Attelabidae ситуация несколько иная. К настоящему времени сложилось ошибочное мнение, что аттелабиды произошли от специализированных триб семейства Rhynchitidae при переходе к более совершенным способам сворачивания трубок (Voss, 1965). Основано оно в первую очередь на сходном строении брюшка у ринхитид и аттелабид, 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 (Легалов, 2003е). В результате изучения представителей всех семейств надсемейства Curculionoidea и сравнения с ними семейства Attelabidae, нами показана высокая обособленность Attelabidae и наибольшее его внешнее сходство с семейством Belidae.

Самой примитивной в семействе аттелабид 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 строение 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 аттелабид, из-за значительных различий, главным из которых является двойной гулярный шов, а также наличие зубцов на коготках, более исходное строение гениталий самок, более или менее заостренные вершины надкрылий и иное строение усиков.

Семейство *Attelabidae* состоит из **подсемейств *Attelabinae* и *Aroderinae***. Близкие друг другу, они имеют и существенные различия. Можно высказать предположение, что подсемейство *Aroderinae* произошло от трибы *Euscelophilini*, поскольку их объединяет такой общий новый признак, 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 *Aroderinae* 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; Kuschel, 1995; Morrone, 1997; Riedel, 2002) высказывалось мнение, что *Aroderinae* следует рассматривать не как самостоятельное подсемейство, а только как трибу подсемейства *Attelabidae*. Мне это представляется ошибочным, поскольку *Aroderinae* – крупная, хорошо морфологически обособленная группа, обладающая многими новыми признаками. К последним относятся наличие шеи, 2-члениковые лабиальные пальпы, отсутствие прищитковой борозды, частично склеротизованный IX тергит самки, почти или полностью редуцированная вентральная спикула, мезэпистерны полностью, а метэпистерны по апикальному краю с волосками, почти голые надкрылья, наличие одного крупного, часто удлинённого склерита в асимметричном вооружении эндофаллуса, пронотальная перетяжка клитостилоидного типа и кольцевые, однокамерные дыхальца у личинок. Обособленность данных подсемейств также доказывает и то, что трибы *Clitostylini*, *Notlapoderini*, *Trachelophorini* и *Aroderini* из *Aroderinae* характеризуются высоким ИП (от 22 до 25), тогда как остальные трибы аттелабид (подсемейство *Attelabinae*) – лишь от 6 до 13. Различаются представители подсемейств и по способу сворачивания трубок (Легалов, 2003е, 2004b). Виды *Attelabinae* изготавливают более простые трубки с двойным разрезом (подгруппа *IIc1*), а *Aroderinae* – более совершенные – с 1 разрезом (подгруппа *IIc2*).

Для анализа филогенетических отношений триб (рис. 3) в **семействе *Attelabidae*** были использованы 40 вектор-признаков.

Как уже говорилось ранее, самая примитивная группа (ИП = 6) в аттелабидах – **триба *Pilolabini***, обладающая рядом исходных признаков, в том числе положением мукро на внутреннем, а ункуса на внешнем

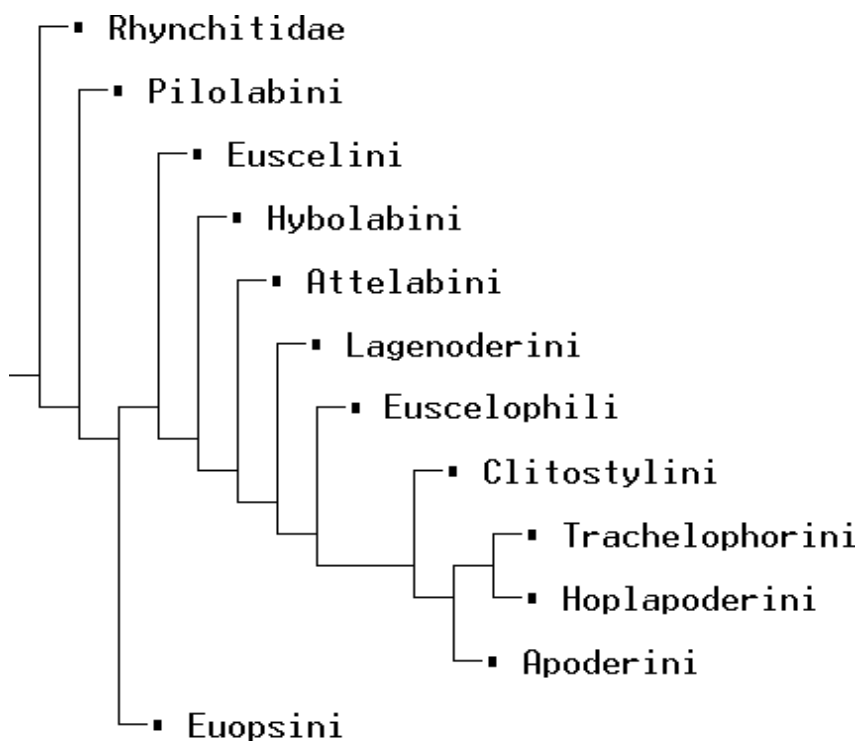


Рис. 3. Кладограмма триб семейства Attelabidae.

вершинном крае голени (**надтриба Pilolabitae**). У всех остальных триб семейства Attelabidae наблюдается новое состояние признака – мукро и ункус расположены на внутреннем вершинном крае голени. Этот признак позволяет разделить подсемейство Attelabinae на 2 надтрибы Pilolabitae и Attelabitae.

Следующей от главного ствола ответвляется **триба 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 исходная черта – подбородок, в основном, с 3 зубцами, тогда как у остальных триб их обычно 2 или 1. Вместе с тем, виды Euopsini в процессе эволюции приобрели значительное число новых признаков: 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 новый признак, как короткая у обоих полов прекоксальная часть переднегруди, резко выделяет Euscelini среди остальных аттелабид.

Новую ветвь образует очень разнообразная американская **триба Hybolabini**. По ИП она занимает следующее место после Euscelini (8 и соответственно, 9). Основными новыми признаками 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) были описаны 3 вида вымерших родов *Oedeuops* и *Eneuops* из подтрибы Paramecolabina. Наиболее важный новый признак 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 Aroderinae. Она объединяется с этим подсемейством по следующим новым признакам: виски сужаются к шее (подтриба Euscelophilina), пронотальная перетяжка выражена, а вооружение эндофаллуса асимметричное.

Подсемейство Aroderinae. Группой, от которой произошли **анодерини**, вероятно, являются Euscelophilini. Несмотря на молодость Aroderinae, у которой до настоящего времени вымершие формы неизвестны, во многом благодаря использованию математической обработки данных, удалось выявить филогенетические связи внутри этого подсемейства. Оно разделяется на 4 трибы: Clitostylini, Noplapoderini, Trachelophorini и Aroderini, имеющие ИП 22, 23, 24 и 25, соответственно.

Наиболее примитивной и, возможно, исходной группой в Aroderinae,

вопреки Фоссу (Voss, 1965), следует считать не африканских представителей *Hoplapoderini*, а широко распространенных **Clitostyliini**, поскольку у последних имеется такой важный исходный признак, как наличие зубцов на бедрах (хотя бы у примитивных представителей), сближающий *Clitostyliini* с подсемейством *Attelabinae*. Таким образом, 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*. Важнейший новый признак 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. Новым признаком трибы *Trachelophorini* является строение резкой у обоих полов пронотальной перетяжки.

Наиболее разнообразна **триба *Apoderini***, обладающая наивысшим ИП (25) и характеризующаяся несколькими новыми признаками: пронотальной перетяжкой центрокориноидного типа, имеющимися у большинства видов лопастями на I вентрите и почти прямыми боками переднеспинки. Распространена она преимущественно в Восточной Палеарктике и Индо-Малайской области. 2 рода заходят в Западную Палеарктику. Эта триба разделяется на 7 подтриб: *Pseudocynotrachelina*, *Apoderina*, *Opanassenkoviina*, *Leptapoderina*, *Centrocorynina*, *Cynotrachelina* и *Anisonychina*.

Таким образом, в трибе *Apoderini* наиболее филогенетически близки подтрибы *Apoderina*, *Opanassenkoviina*, *Leptapoderina* и *Anisonychina*, образующие первую группу, а также подтрибы *Centrocorynina* и *Cynotrachelina*, выделяемые во вторую группу. Подтриба *Pseudocynotrachelina*, занимающая обособленное положение в трибе, проявляет наибольшее сходство со второй группой и, возможно, является сестринской к ней.

На основе проведенного анализа можно сделать вывод, что *Attelabidae* – довольно молодое семейство, вероятно, произошедшее от предковых форм в палеогене в результате изменения образа жизни, а именно, перехода к сворачиванию листьев. Оно подразделяется на 2 хорошо обособленных подсемейства – *Attelabinae* и *Apoderinae*, из которых последнее характеризуется наибольшим количеством новых признаков.

Расчеты выявили, что в развитии аттелабид 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 филогенетической схеме аттелабид наиболее важным является поочередное ответвление триб от главного ствола, что показывает их обособленность друг от друга и последовательное приобретение новых признаков.

Глава 6. Классификация экологических групп трубоквертов

Ринхитиды и аттелабиды – облигатные фитофаги. Личинки представителей семейства Rhynchitidae связаны с вегетативными или генеративными частями растения, а Attelabidae – только с вегетативными. Имаго во время дополнительного питания также кормятся на растениях. Эволюционно значимой чертой ринхитид и аттелабид является наличие у них довольно сложной заботы о потомстве, выражающейся в формировании значительного числа экологических групп и, как следствие, в адаптивной морфологии имаго (Легалов, 2003). Подавляющее большинство ринхитид и аттелабид подгрызают орган растения, в котором будет развиваться личинка, вызывая его увядание. В рассматриваемых семействах около половины видов сворачивают листья для развития своих личинок.

В результате обобщения имеющихся схем и их доработки (Легалов, 2003), классификация экологических групп ринхитид и аттелабид выглядит следующим образом:

Надгруппа	Группа	Подгруппа	Представители	Удельная доля (%)	
I	a	1	Auletini, Rhynchitini	6,9	
		2	Auletini, Rhynchitini, Byctiscini		
	b	1	Auletini, Isotheini, Rhynchitini	32,6	
		2	Auletini, Rhynchitini	1,7	
		3	Eugnamptini, Isotheini, Rhynchitini	3,6	
	c		Rhynchitini, Isotheini, Pterocolini	1,1	
	II	a	1	Byctiscini	1
			2	Byctiscini	0,3
		b		Eugnamptini, Isotheini, Rhynchitini	5,1
c			1	Attelabinae	23,5
		2	Apoderinae	20,2	

Надгруппа I. Виды, не сворачивающие трубки для своих личинок. Эта надгруппа представлена только у ринхитид.

Группа а. Виды, развивающиеся в генеративной части растения, а именно в бутонах или плодах.

Подгруппа 1. Виды, развивающиеся в бутонах. Представители этой подгруппы откладывают яйца в бутоны кормового растения. Затем самки подгрызают цветоножку. Окукливание происходит в почве. К этой подгруппе относятся одни из самых примитивных ринхитид – представители трибы Auletini (*Auletobius*, *Eurostaulettes*, *Pseudomesaulettes*), а также виды из более продвинутой трибы Rhynchitini (*Mechoris*, *Merhynchites*, *Amerorhynchites*).

Подгруппа 2. Виды, развивающиеся в плодах. Входящие в эту подгруппу виды прогрызают околоплодник и откладывают яйца в него, косточку плода или завязь, где происходит развитие личинки. После откладки яйца

самка подгрызает плодоножку, от чего плод обычно вскоре опадает (Тер-Минасян, 1950). Сюда относятся *Dicranognathus* (Auletini), *Tatianaerhynchites*, *Rhodocyrtus*, *Merhynchites*, *Clonorhynchites*, *Cyllorhynchites*, *Elautobius*, *Rubrinvolvulus*, *Involvulus*, *Rhynchites*, *Epirhynchites*, *Rhodocyrtus* (Rhynchitini) и *Sveltanaebyctiscus* (Byctiscini).

Группа b. Виды, развивающиеся в вегетативной части растения, а именно в почках, побегах, черешках или жилках листьев и листовых пластинках. По Тер-Минасян (1950) самка, перед тем как отложить яйцо, прогрызает ямку в коре побегов, в средней жилке или в паренхиме листа и откладывает яйцо в приготовленной таким образом яйцевой камере. Многие виды подгрызают после этого побег ниже повреждения или черешок листа, что ведет к увяданию и опаданию этих органов. Личинка развивается в побеге или листе до его сгнивания, после чего зарывается в почву и окукливается.

Это очень большая группа, включающая в себя большую часть видов трибы Rhynchitini, а также часть Auletini, примитивных Isotheini и Eugnamptini.

Подгруппа 1. Виды, развивающиеся в побегах или почках. Достоверно к этой подгруппе относятся представители родов *Eomesauletes*, *Nelasiiorhynchites*, *Lasiiorhynchites*, *Stenorhynchites*, *Temnocerus*, *Neocoenorhinidius*, *Schoenitemnus*, *Neocoenorhinus*, *Cneminvolvulus*, *Metinvolvulus*, *Teretriorhynchites*, *Parinvolvulus*, *Paramechoris*, *Cyllorhynchites*, *Eusproda*, *Chokkirius* и *Caenorhinus*.

Подгруппа 2. Виды, развивающиеся в черешке и жилках листа. Подгруппа включает в себя виды из родов *Hamiltoniauletes*, *Temnocerus*, *Neocoenorhinidius* и *Cartorhynchites*.

Подгруппа 3. Виды, минирующие лист. Подгруппа, вероятно, богата видами, но из-за слабой изученности, мы можем отнести к ней только представителей трех родов (*Eugnamptus*, *Maculinvolvulus* и *Caenorhinus*).

Группа c. Виды, использующие для своего развития трубки, изготовленные другими ринхитидами и аттелабидами (клептопаразиты). К этой группе относятся *Coccygorhynchites sericeus*, *Nelasiiorhynchites brevisrostris*, *Teretriorhynchites amabilis*, *Paradeporaus depressus* и все виды трибы Pterocolini. 1-й вид связан с родом *Attelabus*, 2-й с *Attelabus* и *Paroplapoderus*, 3-й и 4-й с видами рода *Byctiscus*. Представители трибы Pterocolini развиваются в трубках Pilolabini и Euscelini.

Надгруппа II. Виды, сворачивающие листья для своих личинок.

Группа a. Виды, сворачивающие пакеты из листьев. В данную группу входят только виды родов *Byctiscus* и *Aspidobyctiscus*. Трубки ими приготавливаются из одного или нескольких листьев, причем в последнем случае самка подгрызает черешки каждого листа в отдельности или побег, что приводит к увяданию листьев (Тер-Минасян, 1950). Увядавший лист легко поддается манипуляциям жука. Разделение этой группы на две—три подгруппы по числу сворачиваемых листьев, мне кажется нецелесообразным, поскольку принцип сворачивания пакета остается один и тот же.

Подгруппа 1. Виды, сворачивающие продольные пакеты (*Byctiscus*, *Aspidobyctiscus* s. str.).

Подгруппа 2. Виды, сворачивающие поперечные пакеты (*Aspidobyctiscus Taiwanobyctiscus*).

Группа b. Виды, сворачивающие воронковидные трубки. К данной подгруппе относятся многие виды трибы Isotheini, вероятно значительная часть Eugnamptini и *Parinvolutus apionoides* (Rhynchitini), сворачивающий по наблюдениям Азаровой (1981) конусовидные трубки, как у *Deporaus unicolor*.

Группа c. Виды, сворачивающие бочонковидные трубки. Для этой группы характерно свертывание листьев поперек их главной жилки, причем лист обычно предварительно складывается вдоль нее. Поскольку сюда входят преимущественно тропические формы, для большей части видов, для которых биологические данные вообще не известны, то мне довольно затруднительно предложить подробное подгрупповое деление, и я ограничиваюсь выделением наиболее общих подгрупп.

Подгруппа 1. Виды, скручивающие трубки с двойным разрезом (подсемейство Attelabinae).

Подгруппа 2. Виды, скручивающие трубки с одним разрезом (подсемейство Apoderinae).

Исходной экологической группой для ринхитид может считаться группа Ia, связанная с генеративной частью растения, а именно с бутонами (подгруппа Ia1). На это указывает то, что к ней относятся самые примитивные из ринхитид (триба Auletini), и то, что подобная бионмия наблюдается у самого древнего семейства долгоносикообразных жуков, а именно у Nemonychidae. Подгруппа Ia2 (виды, развивающиеся в плодах) произошла от предыдущей подгруппы. Вероятно, в процессе эволюции происходили вторичные переходы от развития в вегетативной части к питанию бутонами или плодами. Примером этого может служить бионмия некоторых продвинутых представителей трибы Rhynchitini (подтриба Rhynchitina). В целом, количество видов, связанных с генеративными частями растений, довольно небольшое (10,9 %), хотя и занимает 3 место среди остальных групп нашей классификации.

Развитие в мертвых тканях, образующихся из-за подгрызания самкой перед или во время откладки яиц, позволило ринхитидам заселить, как генеративные, так и вегетативные части растений (группа Ib). Такой переход происходил независимо в различных родах ринхитид. Подобная бионмия оказалось очень выгодной в связи с отсутствием сильной конкуренции с другими семействами насекомых, что позволило видам данной группы составить наибольшую долю (76 %) от всех экологических групп, объединенных в 1-ю надгруппу и составить 37,9 % ринхитид и аттелабид, уступая по числу видов только “листовертам”.

Очень интересна сравнительно молодая группа видов (Ic), использующих для развития личинок готовые трубки других видов ринхитид и аттелабид. Такой переход к комменсалистическому образу жизни происходил независимо, поскольку он наблюдается в разных трибах ринхитид. На это указывает также связь с совершенно разными видами – хозяевами. Представители данной группы связаны с группами Па и Пс, т.е. они развиваются в пакетах или бочонковидных трубках. Только в одной трибе (Pterocolini) все представители облигатно принадлежат к рассматриваемой группе. В трибе Rhynchitini

близкие виды родов *Nelasiorhynchites* и *Teretriorhynchites* относятся как к группе Ib, так и к данной группе – развиваются либо в вегетативных органах, либо в трубках других видов. Количество видов группы Ic минимально среди остальных групп и составляет всего 1,1 %.

Надгруппа II (виды, сворачивающие листья для своих личинок) более разнородна и образована двумя семействами. Она складывается, как и предыдущая из 3 групп.

Первую группу (IIa) составляют представители трибы *Вуцтисцини*, которые сворачивают довольно примитивные пакеты из листьев. Однако, поскольку эта триба самая молодая в ринхитидах, то вероятно, такой способ свертывания листьев возник последним. Доля этой группы чуть выше, чем у группы Ic и составляет 1,3 %.

Способ сворачивания воронковидных трубок (группа IIb) возник значительно раньше остальных и является самым ранним у ринхитид. Вероятно, впервые он появился у видов трибы *Еугнамптيني*, а затем был усовершенствован в трибе *Изохеини*. Группа IIb занимает 4-е место и составляет 5,1 %.

Группу IIc образуют виды, сворачивающие бочонковидные трубки. К этой группе относятся только представители семейства *Ателлабиды*, которые приобрели способность скручивать самые совершенные трубки и достигли большого разнообразия. Сначала виды подсемейства *Ателлабины* стали сворачивать трубки с двойным разрезом (подгруппа IIc1), а затем их потомки (подсемейство *Ародергинае*) приспособились скручивать трубки с одним разрезом (подгруппа IIc2). Данная группа располагается на 1-м месте 43,7 % по числу видов.

Таким образом, в мировой фауне обе надгруппы (виды, не сворачивающие и виды, сворачивающие трубки для своих личинок) практически равны друг другу по числу видов. Большая доля (50,1 %) достигается 2-й группой за счет перехода некоторых представителей ринхитид (из триб *Еугнамптيني*, *Изохеини* и *Вуцтисцини*) к свертыванию листьев. Все три группы 2-й надгруппы перешли к скручиванию листьев независимо друг от друга, на что указывают совершенно разные способы их изготовления. Следовательно, классификация экологических групп также подтверждает парафилетический характер объединения ринхитид и ателлабид, а также позволяет отметить основные направления экологической специализации изучаемых семейств.

Глава 7. Трофические связи трубоквертов

Трофические связи семейств изучены еще довольно слабо. Мне удалось найти данные, касающиеся 333 видов, составляющих 16 % мировой фауны. Помимо наблюдений автора, данные о трофических связях заимствованы из литературных источников.

7.1. Трофические связи ринхитид

Трофические связи ринхитид

Семейство *Rhynchitidae* связано с 49 семействами растений. Наибольшее число видов развивается на *Rosaceae*, *Fagaceae* и *Betulaceae* (порядка 20, 15 и 12%, соответственно), в сумме составляя около 50% фауны. На *Salicaceae*

отмечено 6% видов, но Fabaceae – свыше 5%. Следовательно, основу (62%) мировой фауны ринхитид составляют виды, связанные с пятью семействам растений, оставшаяся часть видов развивается на растениях из 43 семейств – в среднем по 2 вида на одно семейство кормовых растений. Кормовой базой только ринхитид являются 25 (51%), рассматриваемого флористического состава семейств растений (Berberidaceae, Bombaceae, Cistaceae, Clusiaceae, Cupressaceae, Dioscoreaceae, Elaeagnaceae, Hamamelidaceae, Illiciaceae, Juglandaceae, Menispermaceae, Mimosaceae, Moraceae, Myricaceae, Myrsinaceae, Oleaceae, Onagraceae, Pinaceae, Platanaceae, Podocarpaceae, Rhamnaceae, Sonneratiaceae, Symplocaceae, Tamaricaceae и Vitaceae). На растениях из этих семейств питаются свыше 18% видов Rhynchitidae.

Поскольку пищевые связи этих жуков в различных физико-географических поясах изучены неравномерно, был проведен отдельный анализ температурной (северного умеренного пояса) и тропической (экваториального, субэкваториальных, тропических и субтропических поясов) фаун.

Трофические связи ринхитид умеренного пояса

В умеренном поясе отмечены связи ринхитид с 36 семействами растений. На первом месте, как в мировом масштабе, находятся виды, связанные с Rosaceae, Fagaceae и Betulaceae (26, 25 и 11%, соответственно), причем количество видов на семействе Betulaceae несколько уменьшается (7.4% против 12.5%). Таким образом, виды, развивающиеся на растениях этих трех семейств, образуют основу фауны умеренного пояса, составляя более 60%. Виды, связанные с оставшимися 32 семействам кормовых растений, имеют меньшее значение в структуре фауны. В среднем на каждом из них развивается по 2 вида ринхитид (1%).

Трофические связи ринхитид тропического пояса

В тропической фауне с температурной можно заметить некоторое сокращение числа семейств кормовых растений – с 36 до 33. Отсутствуют виды, связанные с 13 семействами, но добавляются те, которые связаны с 10 другими семействами растений хозяев, причем с первыми связано почти 7% температурной фауны, а со вторыми около 11% тропической. В структуре фауны наблюдаются и другие отличия. Суммарная доля видов на Rosaceae и Fagaceae снижается до 32% и становится практически такой же, как для всей фауны ринхитид. Довольно высока доля видов, развивающихся на растениях из семейств Fabaceae и Betulaceae (по 7%), а также на Vitaceae и Myrtaceae (по 6%). С остальными 27 семействами в тропиках связана почти половина (43%) фауны ринхитид.

Особенности трофических связей ринхитид умеренного и тропического поясов

Следовательно, в обеих рассматриваемых зонах большинство ринхитид связано с семействами Rosaceae, Fagaceae и Betulaceae. В умеренном поясе с этими семействами связана половина видов, во втором – только треть. С 23 семействами связаны ринхитиды обеих фаун,

однако в тропиках и субтропиках на них развивается меньшее число видов. На 25 семействах, составляющих 37.3% всех семейств растений, включенных в нашу работу, из видов Rhynchitidae и Attelabidae зарегистрированы представители первого семейства.

7.2. Трофические связи аттелабид

Трофические связи аттелабид

Представители семейства Attelabidae отмечены на 44 семействах растений, из которых на 20 (свыше 45% флористического состава) Rhynchitidae не развиваются. С этими семействами (Arecaceae, Aristolochiaceae, Caprifoliaceae, Celastraceae, Celtidaceae, Clethraceae, Cornaceae, Ebenaceae, Eleocarpaceae, Hydrangeaceae, Lecythidaceae, Melastomataceae, Myrsinaceae, Rubiaceae, Smilacaceae, Staphyleaceae, Styracaceae, Theaceae, Urticaceae и Verbenaceae) связано 16% видов аттелабид.

Виды, связанные с Fagaceae (16.1%) превышают все остальные группы. Более чем по 7% видового состава аттелабид зарегистрировано на семействах Betulaceae, Rosaceae, Myrtaceae и Fabaceae (в среднем по 7–8%). Виды, связанные с последними пятью семействами, являются основой мировой фауны аттелабид, составляя более 46%. Структура пищевых связей аттелабид значительно отличается от суммарных данных для ринхитид и аттелабид (см. ниже), что выражается в уменьшении значения Rosaceae (15% у трубковертов и 8% у аттелабид) почти вдвое и увеличении роли Myrtaceae (4% и 7%, соответственно). С прочими 39 семействами растений связано почти 54% видов аттелабид, причем на 21 (около 48% всех рассматриваемых семейств) развивается по 1 виду.

Трофические связи аттелабид умеренного пояса

В умеренном поясе аттелабиды отмечены на растениях 16 семейств, из которых только 4 (Lamiaceae, Staphyleaceae, Ulmaceae и Urticaceae, составляющим 25%), не входят в число кормовых растений в тропиках и субтропиках. Больше половины видов (до 58%) зарегистрировано на Fagaceae, Betulaceae и Ulmaceae (24, 21 и 13%, соответственно). От 2 до 4 видов живет на семействах Rosaceae, Fabaceae, Urticaceae и Polygonaceae. На остальных 9 семействах отмечено по 1 виду.

Трофические связи аттелабид тропического пояса

В тропиках и субтропиках число семейств, на которых питаются аттелабиды, увеличивается в 2 раза (32 семейства). Резко возрастает доля (до 63% флористического состава) 20 семейств, с которыми связаны только тропические аттелабиды. Более чем по 10 видов аттелабид (всего 36%) отмечено на семействах Myrtaceae, Fagaceae и Rosaceae (17, 10 и 8%, соответственно). Почти столько же видов кормится на растениях семейств Fabaceae, Polygonaceae, Betulaceae, Anacardiaceae, Lauraceae и Cobretaceae (в среднем по 4–7%). Виды, связанные с этими 9 семействами растений-хозяев, формируют основу (более 70%) тропической фауны аттелабид. От 2 до 4 видов отмечено на 9 семействах, по 1 виду развивается на растениях из 14 семейств.

Особенности трофических связей аттелабид умеренного и тропического поясов

Сравнивая рассмотренные фауны, можно отметить, что основу (до 58%) видового состава аттелабид температурной фауны составляют формы, живущие на Fagaceae, Betulaceae и Ulmaceae, тогда как в тропиках и субтропиках фаунообразующими (71%) являются виды, развивающиеся на большом количестве семейств (9). Таксоны, с которыми связано 2–4 вида аттелабид, составляют большую долю в умеренном поясе, чем в субтропическом и тропическом поясах (57 и 44%, соответственно), хотя такими таксонами более богаты тропики (14 семейств), чем умеренный пояс (9 семейств). Доля семейств, с которыми связано по 1 виду аттелабид, примерно одинакова в обоих поясах (25% и 28%). На 12 семействах аттелабиды живут практически повсеместно, хотя виды, связанные с ними, составляют в тропической фауне 52%, а в температурной – 79%. Разница в пищевых связях этих фаун гораздо значительнее, чем у ринхитид, что объясняется бедностью температурной фауны аттелабид.

7.3. Трофические связи трубоквертов

Трофические связи трубоквертов мировой фауны

К настоящему времени (Легалов, 2003е) установлены связи ринхитид и трубоквертов с 67 семействами растений. На 3 семействах (Pinaceae, Cupressaceae и Podocarpaceae) голосеменных подкласса Pinidae развиваются 1,9% родов и 1,3% видов этих жуков. Остальные рода (98,1%) и виды (98,7%) трубоквертов, рассмотренных совместно, связаны с двумя классами покрытосеменных растений. Наиболее богатая фауна отмечена на семействах Fagaceae и Rosaceae (по 15%) из двух довольно отдаленных порядков Fagales и Rosales. Всего с этими семействами связано более трети видового состава Rhynchitidae и Attelabidae. На втором месте находятся виды, ассоциированные с семейством Betulaceae (11%), которое близко к Fagaceae. Виды, отмеченные на Fabaceae, располагаются на четвертом месте (6,2%). Достаточно высока доля трубоквертов на Myrtaceae и Salicaceae (по 4%). С этими шестью семействами растений связано более половины (56%) видов изучаемых жуков. На семействах Lauraceae, Aceraceae, Polygonaceae и Anacardiaceae (по 3%) развиваются более чем по 10 видов. С каждым из 6 семейств (Euphorbiaceae, Tiliaceae, Aceraceae, Vitaceae, Combretaceae и Ulmaceae) связано более 1% (или 5 видов) трубоквертов. От 1 до 4 видов (1%) зарегистрировано на 51 семействе растений, при этом всего на них питаются 20% представителей Rhynchitidae и Attelabidae.

По распространению семейства кормовых растений можно разделить на группы – температурные, тропические и космополитные. Изучаемые жуки связаны с 37 преимущественно тропическими семействами (Anacardiaceae, Annonaceae, Arecaceae, Aristolochiaceae, Bombaceae, Clethraceae, Clusiaceae, Combretaceae, Dioscoreaceae, Ebenaceae, Eleocarpaceae, Euphorbiaceae, Hamamelidaceae, Iliaceae, Lauraceae, Lecythidaceae, Lythraceae, Magnoliaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Mimosaceae, Moraceae, Myrsinaceae, Myrtaceae, Orchidaceae, Podocarpaceae, Rhamnaceae, Rubiaceae, Sonneratiaceae,

Sterculiaceae, Styragaceae, Symplocaceae, Theaceae, Tiliaceae, Urticaceae, Verbenaceae и Vitaceae). Перечисленные таксоны составляют более половины (55%) всех семейств, на которых обитают изучаемые долгоносики. Однако на них развивается только треть трубновертов (35% родов и 28% видов). Гораздо больше жуков (около 50% родов и до 54% видов) отмечено на 25 (37% всех семейств) космополитных семействах Aceraceae, Asteraceae, Berberidaceae, Caprifoliaceae, Celastraceae, Celtidaceae, Cistaceae, Cornaceae, Cupressaceae, Elaeagnaceae, Ericaceae, Fabaceae, Fagaceae, Hydrangeaceae, Juglandaceae, Lamiaceae, Myricaceae, Oleaceae, Platanaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Smilacaceae, Staphyleaceae, Tamaricaceae и Ulmaceae. Наиболее бедна фауна (15% – роды и 18% – виды) встречается на 6 температурных (8% всех семейств) семействах Betulaceae, Onagraceae, Pinaceae, Polygonaceae и Salicaceae. Интересные данные получены при расчете среднего количества видов трубновертов на одно семейство растений. Максимальное число видов (16 видов, или 3,6%) отмечено на семействах, распространенных преимущественно в умеренном поясе, на космополитных зарегистрировано по 9 видов (2%) и всего по 3 вида (1%) – на тропических. Таким образом, наибольшее число видов изучаемых жуков развивается на космополитных и тропических семействах растений, хотя последние составляют половину всех семейств, с которыми зарегистрированы связи трубновертов.

Наиболее обширны связи у трубновертов с двудольными растениями (94%), особенно из довольно продвинутых подклассов Rosidae (40%) и Hamamelididae (31%). Рассматриваемые жуки связаны главным образом с порядками Fagales, Rosales и Myrtales. Виды, развивающиеся на семействах этих порядков, составляют почти половину всей фауны. На однодольных развиваются всего 5% изучаемых жуков, преимущественно из семейства Attelabidae. С 1,3% голосеменных связаны только представители семейства Rhynchitidae, относящиеся в основном к примитивным группам.

В трофических связях родов трубновертов можно отметить некоторые особенности. Количество родов на Betulaceae и Fabaceae практически одинаково. Затем следуют виды, отмеченные на Polygonaceae и Anacardiaceae, с которыми связано по 4% родов. Всего на семействах Fagaceae, Betulaceae, Fabaceae, Polygonaceae и Anacardiaceae отмечено 52% родов, что меньше, чем доля видов (62%). Более 1% или 3 рода изучаемых жуков развивается на 15 семействах, с 29 семействами связано по одному роду.

Сопоставляя кормовые связи трубновертов, можно отметить, что у ринхитид, спектр семейств, на которых они развиваются, шире (49), чем у аттелабид (44). Притом доля связей с семействами, на которых развивается либо одно, либо другое семейство этих жуков, также выше у ринхитид (51% рассмотренных семейств растений), чем у аттелабид (43% рассмотренных семейств растений), но развивается на них примерно одинаковая доля видов (18% в ринхитидах и 16% в аттелабидлах). Представители как ринхитид, так и аттелабид зарегистрированы на 24 семействах (Aceraceae, Anacardiaceae, Annonaceae, Asteraceae, Betulaceae, Combretaceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Fagaceae, Lamiaceae, Lauraceae, Lythraceae, Magnoliaceae, Malvaceae, Myrtales, Orchidaceae, Polygonaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Salicaceae,

Sterculiaceae, Tiliaceae и Ulmaceae), причем на этих семействах отмечен наиболее богатый видовой состав изучаемых жуков. Основу фауны ринхитид составляют виды, связанные с 6 семействами (на каждом отмечено более 10 видов жуков), а аттелабид – с 5 семействами. При этом одним из основных кормовых семейств для обеих групп являются Fagaceae. Богаты фауны ринхитид и аттелабид на Rosaceae и Betulaceae. При дальнейшем изучении пищевых связей, вероятно, спектр семейств будет расширен.

Трофические связи трубновертов умеренного пояса

Представители температурной фауны развиваются на 42 семействах растений. При этом только в умеренном поясе выявлены трофические связи с 14 семействами. На эти семейства приходится 7% видового состава трубновертов. В структуре температурной фауны этих жуков, как и в общем анализе, на первом месте находятся виды Rosaceae, Fagaceae и Betulaceae (22, 20 и 16%, соответственно). Как видим, по сравнению с мировым уровнем, количество видов жуков на первых двух семействах значительно увеличивается, Betulaceae – снижается. Важно отметить, что виды, связанные с этими 3 семействами, составляют основу температурной фауны (58%), тогда как при анализе всего видового состава их доля гораздо ниже (41%). С каждым из оставшихся 39 семейств, в среднем связано по 3 вида (1% фауны) жуков. Наибольшим количеством видов трубновертов, на данных семействах, характеризуются Salicaceae, Acanthaceae, Ulmaceae и Fabaceae, на которых развиваются от 8 до 14 видов. Следовательно, в температурной фауне три четверти видов связаны с 7 семействами (17% рассмотренного флористического состава), а с 35 семействами растений (83% рассмотренного флористического состава) – всего четверть трубновертов.

Трофические связи трубновертов тропического пояса

В тропической фауне наблюдается расширение спектра кормовых семейств (с 42 до 47), а также изменение их качественного состава. В тропической фауне отсутствуют виды, развивающиеся на 14 преимущественно космополитных или температурных семействах, но добавляются виды (17%), связанные с семействами Annonaceae, Arecaceae, Aristolochiaceae, Combretaceae, Cornaceae, Ebenaceae, Eleocarpaceae, Euphorbiaceae, Hamamelidaceae, Lecythidaceae, Melastomataceae, Moraceae, Myrsinaceae, Orchidaceae, Podocarpaceae, Sonneratiaceae, Sterculiaceae, Theaceae и Verbenaceae, достигающими наибольшего разнообразия в тропиках и субтропиках. В структуре видового состава кормовых растений тропиков, по сравнению с температурной фауной наблюдаются и другие изменения. Доля видов на Rosaceae и Fagaceae снижается до 39% и становится практически такой же, как для всей фауны, причем число видов, связанных с Fagaceae увеличивается и выходит на первое место (17%), а с Rosaceae снижается почти в два раза (13%). Такое обилие видов трубновертов на этих семействах объясняется космополитным распространением Fagaceae и Rosaceae. Вероятно, ситуация с трубновертами на Rosaceae, из-за уменьшения числа видов последних к экватору, изменяется в тропиках, но из-за тесных связей

субтропической и тропической фаун трубоквертов провести такой анализ пока не представляется возможным. В тропической фауне довольно высока доля видов на космополитных семействах Fabaceae (8%) и Betulaceae (7%), а также на преимущественно тропическо-субтропических Myrtaceae (8%) и Lauraceae (5%). С остальными 41 семейством связана почти половина фауны (44%) трубоквертов. Более 5 видов отмечено на 6 семействах растений. На оставшихся 35 семействах зарегистрировано от 1 до 4 видов. Отмечу, что почти с 40% семейств растений связано по одному виду, а с 23% – по два.

Особенности трофических связей трубоквертов умеренного и тропического поясов

Сопоставление полученных данных показало, что наиболее богатая фауна трубоквертов, как в умеренном поясе, так и в тропиках и субтропиках связана с широко распространенными семействами Rosaceae и Fagaceae, а также с космополитным Betulaceae. В умеренном поясе в качестве кормовых растений трубоквертов возрастает значение Salicaceae и Aceraceae, в то время как роль Fabaceae, Myrtaceae и Lauraceae довольно высока Rhynchitidae и Attelabidae только в тропиках. На растениях 28 семейств трубокверты развиваются в обоих поясах, однако доля видов, связанных с ними несколько выше в температурной фауне (93%), по сравнению с тропической (83%). К особенностям температурной фауны можно отнести то, что ее основу составляют виды, питающиеся на 3 семействах растений (58%), тогда как в тропической и мировой фаунах фаунообразующими являются виды, связанные с 6 семействами (56 % и 60%, соответственно).

Спектр трофических связей трубоквертов

Спектр трофических связей различен у разных видов трубоквертов. Большинство видов (77%) ринхитид развиваются на видах 1 семейства кормовых растений. 19% видов отмечено на растениях 2 или 3 семейств. Только у 5% ринхитид обнаружены связи с 4–9 кормовыми семействами. Это представители главным образом рода *Vyctiscus*. По одному виду с такими широкими пищевыми связями зарегистрировано в родах *Eugnamptus*, *Deporaus*, *Temnocerus* и *Neocoenorrhinus*. У аттелабид ситуация аналогичная. Наибольшее количество видов (84%) связано с 1 семейством растений. Гораздо меньше (9%) их отмечено на 2 семействах. На 3 семействах зарегистрировано развитие всего 4% аттелабид. Только представители подсемейства Aroderginae могут жить на 4 и более семействах растений. Согласно проведенному анализу, подавляющее большинство видов (80%) трубоквертов развивается только на одном семействе растений, чаще всего на нескольких близких родах. На 2 или 3 семействах отмечено 16% изучаемых жуков. Только 4% фауны способны развиваться на многих семействах (от 4 до 9). К этой группе принадлежат в основном виды, сворачивающие листья.

Почти две трети (58%) фауны ринхитид связано с одним родом растений. Количество видов, связанных с 2–5 родами, также довольно значительно (36%), в то время как видов, развивающихся на более чем 6 родах всего 6%. Специализация аттелабид еще выше, чем ринхитид; так, у них

75% видов связаны с 1 родом растений. На 2 или 3 родах отмечено 18% видов. С 4–8 родами растений связано всего 6% видов. Рассматривая трубновертов, можно отметить, что доля монофагов среди них составляет 65%. Пятая часть видов успешно развивается на 2 или 3 родах. Только 12% видового состава приспособилась к растениям 4–12 родов.

Изучаемые жуки в основной массе приспособились к развитию на небольшом количестве растений, как правило, на 1 или 2 родах одного семейства, реже – двух близких семейств. Отдельные представители продвинутых групп (главным образом листоверты) сумели заселить несколько, иногда далеких друг от друга, семейств растений. Для данных видов в первую очередь имеет значение не кормовая порода, а та часть растения, в которой происходит развитие личинки. Это можно объяснить тем, что личинки развиваются в мертвых тканях растений, поскольку самка подгрызает проводящие пучки и часть растения с отложенными в него яйцами погибает. Однако даже эти полифаги имеют предпочитаемые растения.

Наибольшее число видов изучаемых жуков развивается на космополитных и тропических семействах растений. Самая богатая фауна трубновертов во всех поясах отмечена на широко распространенных семействах Rosaceae и Fagaceae, а также на космополитных Betulaceae. В умеренном поясе в качестве кормовых растений возрастает роль Salicaceae и Aсeгасеae; Fagaceae, Myrtaceae и Lauraceae имеют большое значение в питании тропических видов. Спектр кормовых семейств шире (49) у ринхитид по сравнению с аттелабидами (44).

Таким образом, появившиеся в раннем мелу (Абрамов и др., 2001) и, вероятно, вызвавшие меловой биоценотический кризис, цветковые растения оказали сильнейшее воздействие на насекомых (Жерихин, 1980). Именно возникшее в них разнообразие форм цветковых (около 250 тыс. современных видов) явилось основой образования различных экологических групп трубновертов, позволившие заселить различные части растений. Особенно важным при этом было возникновение листовой пластики, которую жуки начали сворачивать для обеспечения успешного развития личинок. Все это привело к возникновению в Палеогене многих новых триб в ринхитидах и формированию нового семейства аттелабид, полностью перешедшего на сворачивание листьев. Таким образом, именно возможность развития на покрытосеменных растениях, оказала огромное воздействие на эволюцию ринхитид и аттелабид, обеспечив их многообразие.

Глава 8. Новая система жуков-трубновертов

8.1. Семейство Rhynchitidae Gistel, 1848

Семейство ринхитиды (Rhynchitidae) представлено в рецентной фауне 250 надвидовыми таксонами, из них надтриб – 2, триб – 13, подтриб – 18, родов – 141 и подродов – 76. Известно около 30 ископаемых видов Система семейства Rhynchitidae приведена на рис. 4.

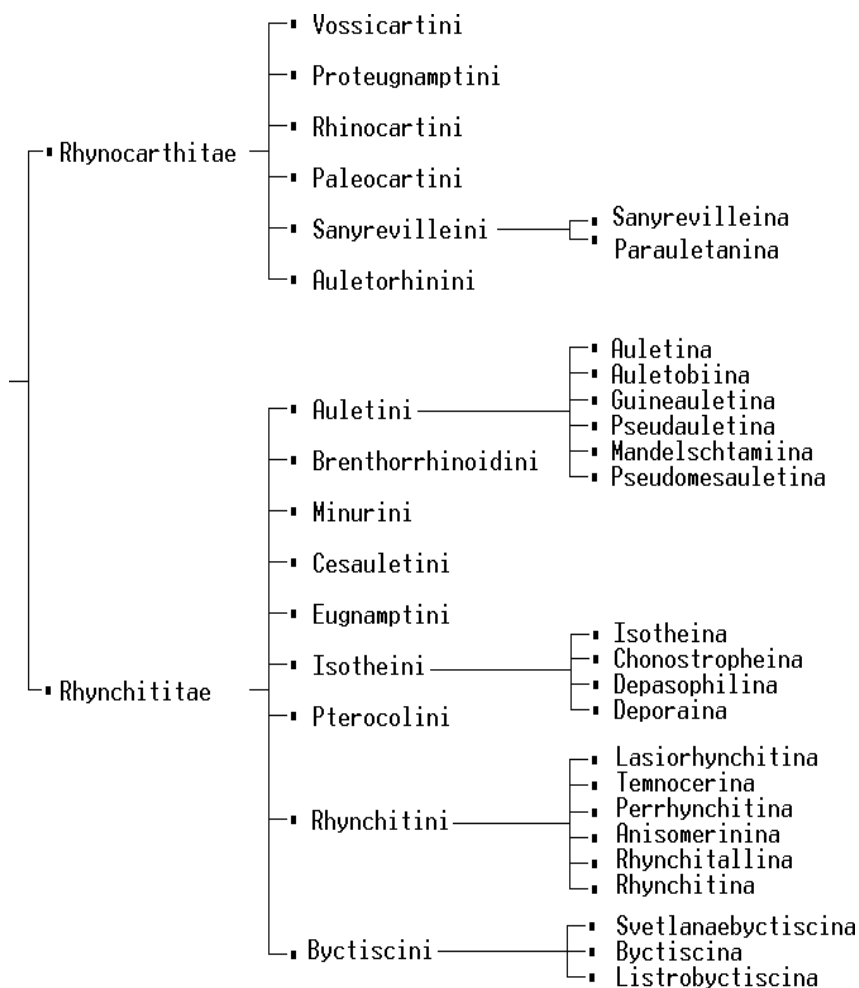


Рис. 4. Система семейства Rhynchitidae.

8.2. Семейство Attelabidae Billberg, 1820

В современной фауне известно 968 видов аттелабид из 255 надвидовых таксонов (подсемейства – 2, надтрибы – 2, триба – 11, подтрибы – 31, родов – 126 и подродов – 83). Несмотря на такое богатство форм, известно всего 6 вымерших видов аттелабид 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. Система семейства Attelabidae изображена на рис. 5.

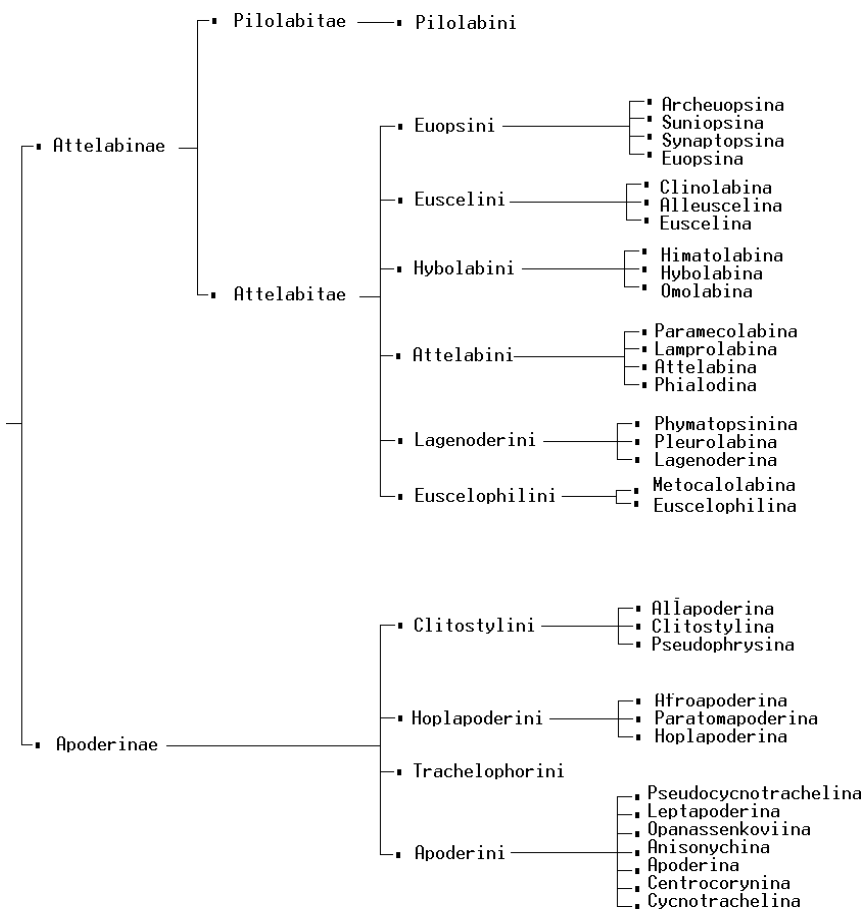


Рис. 5. Система семейства Attelabidae.

Выводы

1. Семейства долгоносикообразных жуков различаются по степени эволюционной продвинутости, образуя 3 группы. К первой группе относятся самое примитивное семейства Nemonychidae. Вторая группа состоит из 9 семейств (Anthribidae, Belidae, Oxycorynidae, Eucortarhridae, Allocorynidae, Rhynchitidae, Attelabidae, Ithyceridae и Brentidae). Наиболее специализированная третья группа состоит из 6 семейств (Brachyceridae, Cryptolaryngidae, Dryophthoridae, Curculionidae, Scolytidae и Platypodidae).

2. Семейство Attelabidae является сестринской группой по отношению к семейству Rhynchitidae, а не произошло от него, как считалось ранее. Их отличают наборы новых признаков. Ринхитиды характеризуются узкими мандибулами с зубцами на внешнем крае, склеротизованным только с

боков или полностью мембранным IX тергитом у самок, полностью мембранным IX тергитом у самок и коготками с зубцами, а аттеллабиды – постнотальной перетяжкой аттеллабоидного типа, бедрами без зубцов, голеними по внутреннему краю с зубцами и сросшимися коготками.

3. В экологической классификации трубновертов выделены 2 надгруппы (виды, не сворачивающие и виды, сворачивающие трубки для своих личинок), состоящие из 6 групп и 9 подгрупп. Надгруппы практически равны друг другу по числу видов. Довольно большая доля в видовом разнообразии (50,1%) достигается второй надгруппой за счет перехода некоторых представителей ринхитид (из триб *Isotheini* и *Byctiscini*) к свертыванию листьев.

4. Самостоятельность семейств ринхитид и аттеллабид подтверждают различные способы сворачивания листьев. Представители *Rhynchitidae* делают пакеты или воронковидные трубки, а *Attelabidae* – бочонковидные трубки.

5. Большинство видов изучаемых жуков развиваются на небольшом количестве растений: на 1 или 2 родах в пределах семейства, реже из двух близких семейств. Отдельные представители ринхитид и трубновертов заселяют несколько семейств, что связано с повышенными возможностями развития личинок в мертвых тканях растений.

6. Семейство ринхитид состоит из двух надтриб *Rhinocartitae* и *Rhynchititae* и 15 триб. Менее специализирована надтриба *Rhynchititae*.

7. По степени эволюционной продвинутости трибы надтрибы *Rhynchititae* образуют 3 группы: 1. *Auletini*, *Brenthorrhinoideini* и *Minurini*; 2. *Cesauletini*, *Eugnamptini* и *Isotheini*; 3. *Pterocolini*, *Rhynchitini* и *Byctiscini*.

8. Семейство аттеллабид разделяется на два хорошо морфологически обособленных подсемейства – *Attelabinae* и *Aroderinae*, из которых последнее характеризуется наибольшим количеством специализированных признаков. Подсемейство *Attelabinae* образовано 6, а *Aroderinae* – 4 трибами.

9. В филогении аттеллабид наиболее важным является поочередное ответвление триб от главного ствола, что показывает их различный возраст и значительная обособленность друг от друга.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

Монографии:

1. Легалов А.А. Таксономия, классификация и филогения ринхитид и трубновертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) мировой фауны. Новосибирск. 2003. CD-R. № 0320301200. 733+350 с. (641 Мб.)

2. Легалов А.А. Сем. Rhynchitidae, Сем. Attelabidae. С. 168–172 // Дубатовол В.В., Дудко Р.Ю., Мордкович В.Г., Корсун О.В., Чернышев С.Э., Логунов Д.В., Марусик Ю.М., Легалов А.А., Василенко С.В., Гришина Л.Г., Золотаренко Г.С., Баркалов А.В., Петрова В.П., Устюжанин П.Я., Гордеев С.Ю., Зинченко В.К., Пономаренко М.Г., Любечанский И.И., Винокуров Н.Н., Костерин О.Э., Маликова Е.И., Львовский А.Л., Максименко Е.А., Малков Е.Э., Стрельцов А.Н., Рудых С.Г., Милько Д.А. 2004. Биоразнообразие Сохондинского заповедника. Членистоногие. Коллективная монография. Новосибирск-Чита: СЦДТ. 431 с.

Брошюры:

3. Legalov A.A. Diagnoses of new taxa described in «Legalov A.A. 2003. Taxonomy, classification and phylogeny of leaf-rolling weevils (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) of the world fauna. Novosibirsk. CD-R. 733 pp. (641 MB.)». Novosibirsk: Kapitел. 2003. 27 p.

Статьи:

4. Легалов А.А. Экологическая оценка видового богатства долгоноси-кообразных жуков Алтая // Сибирский экологический журнал. 1996. Вып. 2. С. 195–198.

5. Легалов А.А. Фауна долгоносикообразных жуков семейств Nemonychidae, Urodonidae, Anthribidae, Attelabidae, Arionidae и Dyrrophthoridae Западной Сибири // Беспозвоночные животные Южного Зуралья и сопредельных территорий. Курган. 1998. С. 216–221.

6. Легалов А.А. Материалы по фауне жуков надсемейства Curculionoidea (Coleoptera) заповедника «Даурский» // Насекомые Даурии и сопредельных территорий. Новосибирск. 1999. Вып. 2. С. 119–137.

7. Легалов А.А. Новые синонимы в семействах Attelabidae и Arionidae (Coleoptera) // Вестник зоологии. 2001. Т. 35. № 1. С. 78.

8. Легалов А.А. К уточнению систематического положения рода *Archolabus* (Coleoptera) // Вестник зоологии. 2001. Т. 35. № 3. С. 46.

9. Легалов А.А. Виды рода *Lasiorhynchites* (Coleoptera, Rhynchitidae) фауны Дальнего Востока // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 12. С. 1523–1525.

10. Легалов А.А. К изучению азиатских видов Apoderinae (Coleoptera, Attelabidae), описанных F. Janczyk // Вестник зоологии. 2002. Т. 36. № 2. С. 82.

11. Легалов А.А. Новое замещающее название в семействе Attelabidae (Coleoptera) // Вестник зоологии. 2002. Т. 36. № 3. С. 24.

12. Легалов А.А. Новое замещающее название в семействе Attelabidae (Coleoptera) // Вестник зоологии. 2002. Т. 36. № 4. С. 98.

13. Легалов А.А. Новые таксономические названия жуков-трубковертов (Coleoptera, Curculionoidea: Rhynchitidae, Attelabidae) // Евразийский энтомологический журнал. 2002. Т. 1. № 1. С. 91–92.

14. Легалов А.А. Новый род *Tatianaerhynchites* gen.n. (Coleoptera, Rhynchitidae, Rhynchitini) из Западной Палеарктики // Евразийский энтомологический журнал. 2002. Т. 1. № 1. С. 87–90.

15. Легалов А.А. Происхождение и филогенетические связи жуков-трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. Новосибирск. 2002. Вып. 2. С. 104–111.

16. Легалов А.А. Список жуков семейств Nemonychidae, Urodonidae, Attelabidae, Arionidae (Coleoptera, Curculionoidea) азиатской России // Животный мир Дальнего Востока. Вып. 4. Благовещенск. 2002. С. 105–116.

17. Легалов А.А. Моделирование филогенетических связей жуков-трубковертов (Coleoptera: Attelabidae) // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. Новосибирск. 2003. Вып. 3. С. 27–33.

18. Легалов А.А. Новые таксоны Rhynchitidae (Coleoptera) из Западной

Палеарктики // Евразийский энтомологический журнал. 2003. Т.2. № 1. С. 69–73.

19. Легалов А.А. Новый синоним в роде *Auletobius* (Coleoptera, Attelabidae) // Вестник зоологии. 2003. Т. 37. № 4. С. 20.

20. Легалов А.А. Филогения жуков-ринхитид (Coleoptera: Rhynchitidae) // Материалы конференции молодых ученых СО РАН, посвященной М.А. Лаврентьеву. Часть 2. Науки о жизни, науки о земле, экономические науки, гуманитарные науки. Новосибирск: Прайс-курьер. 2003. С. 86–89.

21. Легалов А.А. Новая классификация экологических групп ринхитид и трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Т. 3. № 1. С. 43–45.

22. Легалов А.А. Новый вид рода *Haplorhynchites* Voss (Coleoptera, Rhynchitidae) из Индии // Энтомологическое обозрение. 2004. Т. 83. № 2. С. 408–412.

23. Легалов А.А. Новый вид рода *Involvulus* (Coleoptera, Rhynchitidae) с юга Дальнего Востока России // Вестник зоологии. 2004. Т. 38. № 1. С. 85–87.

24. Легалов А.А. Новый род трибы Euopsini (Coleoptera, Attelabidae) с Мадагаскара // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Т. 3. № 3. С. 193–194.

25. Легалов А.А. Опыт построения филогенетических систем жесткокрылых насекомых (Coleoptera) на примере жуков-ринхитид (Rhynchitidae) и трубковертов (Attelabidae) // Вестник Томского государственного университета. Серия «Естественные науки». Приложение. 2004. № 11. С. 46–51.

26. Легалов А.А. Реконструкция филогении ринхитид и трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) методом Synap. Сообщение 1 // Зоологический журнал. 2004. Т. 83. № 12. С. 1427–1432.

27. Легалов А.А. Филогения и систематика ринхитид и трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) мировой фауны // Материалы IV конференции молодых ученых, посвященной М.А. Лаврентьеву. Часть 2. Гуманитарные науки, науки о жизни, науки о земле, экономические науки. Новосибирск. 2004. С. 56–61.

28. Легалов А.А. Реконструкция филогении ринхитид и трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) методом Synap. Сообщение 2 // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 2. С. 190–194.

29. Легалов А.А. Трофические связи ринхитид и трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 3. С. 352–361.

30. Легалов А.А., Опанасенко Ф.И. Обзор жуков надсемейства Curculionoidea (Coleoptera) фауны Новосибирской области // Энтомологическое обозрение. 2000. Т. 79. Вып. 2. С. 375–395.

31. Легалов А.А., Ситников П.С. Материалы по фауне долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Тюменской области // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Вып. 1. Тюмень: ИПОС СО РАН. 2000. С. 37–47.

32. Легалов А.А., Стрельцов А.Н. Материалы к фауне жуков трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) заповедника «Бастак» // Природа

- заповедника «Бастак». Благовещенск: Изд-во БГПУ. 2005. Вып. 2. С. 11–14.
33. Кривец С.А., Легалов А.А. Обзор жуков надсем. Curculionoidea (Coleoptera) фауны Кемеровской области // Энтомологическое обозрение. 2002. Т. 81. Вып. 4. С. 817–833.
34. Опанасенко Ф.И., Легалов А.А. Обзор семейства Attelabidae (Coleoptera) Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. 1996. Т. 75. Вып. 1. С. 90–105.
35. Legalov A.A. *Svetlanaebyctiscus* gen.n., eine neue Gattung der Tribus Byctiscini aus dem Fernen Osten (Coleoptera, Attelabidae) // Russian Entomological Journal. 2000 (2001). Vol. 9. № 4. P. 341–343.
36. Legalov A.A. Revision der holarktischen Auletini (Coleoptera, Attelabidae) // Russian Entomological Journal. 2001. Vol. 10. № 1. P. 33–66.
37. Legalov A.A. Revision der Gattung *Auletes* Schoenherr (Coleoptera, Rhynchitidae, Auletini) // Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Entomologie. 2002. Vol. 72. P. 175–180.
38. Legalov A.A. Species of the genus *Lasioryhynchites* (Coleoptera, Rhynchitidae) in the Far Eastern fauna // Entomological Review. 2002. Vol. 82. № 8. P. 1099–1101.
39. Legalov A.A. A new species of the genus *Temnocerus* Thunberg, 1815 (Coleoptera, Rhynchitidae) from Japan // Russian Entomological Journal. 2002 (2003). Vol. 11. № 4. P. 409–410.
40. 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. Vol.4. № 1. P. 63–88.
41. Legalov A.A., Fremuth J. Neue Arten der Familie Rhynchitidae (Coleoptera) aus der Türkei // Russian Entomological Journal. 2002. Vol. 11. № 2. P. 215–219.
42. Legalov A.A., Opanassenko F.I. A review of the fauna of the superfamily Curculionoidea (Coleoptera) of Novosibirsk Province // Entomological Review. 2000. Vol. 80. № 3. P. 282–303.
43. Krivets S.A., Legalov A.A. A review of the superfamily Curculionoidea (Coleoptera) fauna of Kemerovo province // Entomological Review. 2002. Vol. 82. № 7. P. 816–831.
44. Opanassenko F.I., Legalov A.A. Review of the Family Attelabidae (Coleoptera) of Western Siberia // Entomological Review. 1996. Vol. 76. № 2. P. 155–168.
- Тезисы докладов:
45. Легалов А.А. Западно-сибирская фауна трубоквертов и долгоносиков (Coleoptera: Attelabidae, Curculionidae) – фитофагов сельскохозяйственных культур // Анализ современных аграрных проблем. Новосибирск. 1995. С. 95–96.
46. Легалов А.А. Филогения долгоносикообразных жуков // Сибирская зоологическая конференция: тезисы докладов. Новосибирск. 2004. С. 51.
Находятся в печати:
- Монографии:
47. Легалов А.А. Надвидовая система жуков ринхитид и трубоквертов

(Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) мировой фауны. Новосибирск. 18 а.л. [в печати]

48. Легалов А.А. Жуки-ринхитиды и трубковерты (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) мировой фауны. Москва. 55 а.л. [в печати]

49. Legalov A.A. Family Rhynchitidae, Family Attelabidae // Catalogue of Palaearctic Coleoptera [в печати]

Статьи:

50. Легалов А.А. Опыт реконструкции филогении ринхитид и трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2005. Вып. 4. [в печати]

51. Легалов А.А. Особенности морфологии жуков-аттелабид (Coleoptera; Attelabidae) // Известия Челябинского научного центра. [в печати]

52. Легалов А.А. Особенности морфологии жуков-ринхитид (Coleoptera; Rhynchitidae) // Известия Челябинского научного центра. [в печати]

53. Легалов А.А. Реконструкция филогении жуков надсемейства Curculionoidea (Coleoptera) методом Synap // Известия РАН. Серия биологическая [в печати]

54. Легалов А.А. Новые и интересные находки жуков трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) фауны России // Животный мир Дальнего Востока. Вып. 5. [в печати]

55. Legalov A.A. Reconstruction of phylogeny in leaf-rolling weevils (Coleoptera, Rhynchitidae, Attelabidae) using the Synap Method. Report 1 // Entomological Review. 2004. Vol. 84. [в печати]

56. Legalov A.A. Reconstruction of phylogeny in leaf-rolling weevils (Coleoptera, Rhynchitidae, Attelabidae) using the Synap Method. Report 2 // Entomological Review. 2005. Vol. 85. [в печати]

57. Legalov A.A. Trophic relations of leaf-rolling weevils (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) // Entomological Review. 2005. Vol. 85. [в печати]

58. Legalov A.A., Friedman A.-L.-L. Review of the Families Rhynchitidae and Attelabidae (Coleoptera) of the Fauna Israel // Israel Journal of Zoology. 2005. Vol. 51. [в печати]

59. Legalov A.A., Liu N. New leaf-rolling weevils (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) from China. Baltic Journal of Coleopterology. 2005. Vol. 5. № 2. [в печати]

60. Легалов А.А., Леголова С.Е. Обзор фауны жуков-трубковертов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) Новосибирской области // Материалы конференции “Осенние зоологические сессии 2005”. Новосибирск. 2005. [в печати]

Подписано в печать 22.08.2005

Формат 60x84 1/16

Печ.л. 2

Бумага офсетная, 80 гр/м²

Тираж 120 экз.

Отпечатано в КЦ "Оригинал", 630007, Новосибирск, Красный про-
спект, 65, тел. 221-33-72