

СОВЕТ НАУЧНОЙ МОЛОДЕЖИ  
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

**МАТЕРИАЛЫ III КОНФЕРЕНЦИИ  
МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ,  
ПОСВЯЩЕННОЙ М.А. ЛАВРЕНТЬЕВУ**

Новосибирск, 1–3 декабря, 2003 г.

**Часть II**  
науки о жизни, науки о Земле,  
экономические науки, гуманитарные науки

Новосибирск  
РИЦ "Прайс-курьер"  
2003

- animal reproduction // *Anim Reprod Sci.* 2001. P. 157-270.
5. Gray S.J., Jensen S.P., Hulse J.L. Effects of resource distribution on activity and territory defense in house mice, *Mus domesticus* // *Animal Behavior.* 2002. P. 531-539.
  6. Ergon T., Lambin X., and Stenseth N.C. Life-history traits of voles in a fluctuating population respond to the immediate environment // *Nature.* 2001. 1043-1045.
  7. Li, K.S., Liege, S., Moze, E., and Neveu, P.J. Plasma corticosterone and immune reactivity in restrained female C3H mice // *Stress.* 2000. P. 285-298.
  8. Milton D., Mast M., Crowding, reproduction and maternal behaviour in the Golden Hamster // *Behav. Biology.* 1980. P. 477-486.
  9. Brashares J.S., Arcese P. Scent marking in a territorial African antelope: I. The maintenance of borders between male oribi // *Animal behaviour.* 1999. P. 1-10.
  10. Ferkin M.N., Sorokin E.S., Jonston R.E., Lee C.J. Attractiveness of scents varies with protein content of the diet in meadow voles // *Anim. Behav.* 1997. P. 133-141.
  11. Galef G.B.Jr., Beck Beck M. Aversive and attractive marking of toxic and safe foods by Norway rats // *Behav. Neural. Biol.* 1985. P. 298-310.

## ФИЛОГЕНИЯ ЖУКОВ-РИНХИТИД (COLEOPTERA: RHYNCHITIDAE)

А.А. Легалов

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск*

Ринхитиды – довольно древние жуки, известные с поздней Юры (оксфордский век). Долгоносики-ринхитиды – одни из самых удивительных жуков нашей планеты. Многие из них выработали в процессе эволюции способность сворачивать трубки из листьев, в которых происходит развитие их личинок. Можно предположить, что первоначально они развивались в генеративных органах голосеменных растений, как немоникиды (*Nemonychidae*), а затем по мере развития покрытосеменных, перешли на них, образовав при этом 5 биологических групп (3 группы, не сворачивающие листья и 2 группы “листовертов”) и достигли к настоящему времени значительного разнообразия (1081 вид). Семейство ринхитиды (*Rhynchitidae*) представлено в рецентной фауне 250 надвидовыми таксонами, из них надтриб – 2, триб – 13, подтриб – 18, родов – 141 и подродов – 76. Автором описано 115 надвидовых таксонов. Известно также около 30 ископаемых видов. Данная работа продолжает исследование серию публикаций, посвященных филогении ринхитид и трубоквертов [Легалов, 2002, 2003].

Для выявления филогенетических связей между трибами в семействе *Rhynchitidae*, на основе метода SYNAP [Байков, 1999], была построена кладограмма (рис. 1), при создании которой, использованы 47 признаков.

Согласно полученной схеме, трибы семейства *Rhynchitidae* объединяются в две группы, имеющие ранг надтриб. Исходной группой для семейства ринхитид, является надтриба *Rhinocartitae*, известная из позднего Мела. Однако она была должна возникнуть, в Юрский период, не позднее надтрибы *Rhynchititae*. Вероятно, в результате отсутствия зубца на мандибулах, ее вымершие представители смешиваются с габитуально похожим семейством *Nemonychidae*. Данная надтриба, включает в себя самые примитивные трибы, средний ИП которых составляет 8,8. Эта, не большая тропическая группа, состоит из 5 триб (*Vossicartini*, *Rhinocartini*, *Proteugnampini*, *Auletanini* и *Auletorhinini*), у которых имеются синплезиоморфные признаки (отсутствие зубцов на наружном крае мандибул и примитивное строение гастральной спиккулы аулетоидного типа), сближающие их. К апоморфным признакам, выраженным в надтрибе *Rhinocartitae*, относятся почти редуцированные стили яйцеклада, надкрылья обычно без бороздок и удлиненные членики булавы усиков (у обоих полов). Друг от друга трибы данной надтрибы довольно хорошо обособлены.

Южно-африканская триба *Vossicartini* (ИП = 9) – наиболее отдалена от остальных триб надтрибы и очень специфична. Она характеризуется апоморфными признаками – короткой, сильно уплощенной головотрубкой и слабо выраженной булавой усиков. Замечу, что в этой надтрибе, только в трибе *Vossicartini*, хорошо выражены бороздки на надкрыльях (плезиоморфия). Из триб надтрибы *Rhinocartitae*, триба *Vossicartini* довольно близка (ИФС = 7) только к более продвинутой трибе *Rhinocartini*.

Трибы *Auletanini* (ИП = 8), *Auletorhinini* (ИП = 8), *Proteugnamptini* (ИП = 9) и *Rhinocartini* (ИП = 10) образуют особую ветвь. Важнейшим синапоморфными признаками, сближающими эти трибы, являются длинная булава усиков у обоих полов и полностью редуцированные (как правило) бороздки надкрылий. Последний признак сближает их с трибами *Auletini* и *Cesauletini* (надтриба *Rhynchitidae*).

Трибы *Rhinocartini* и *Proteugnamptini*, а также *Auletanini* и *Auletorhinini*, объединяются по парно, образуя сестринские группы, и имеют ИФС равный 8 и 9, соответственно. Первая, африканско-мадагаскарская группа, состоящая из триб *Rhinocartini* и *Proteugnamptini*, характеризуется двумя апоморфными признаками (короткой, не уплощенной головотрубкой и субмедиально прикрепленными усиками). Вторая, индо-малайская группа (трибы *Auletanini* и *Auletorhinini*), отличается всегда полностью редуцированными бороздками надкрылий.

Важно отметить, что африканско-мадагаскарские трибы (*Vossicartini*, *Rhinocartini* и *Proteugnamptini*), имеют слабые связи (ИФС от 1 до 3) с представителями надтрибы *Rhynchitidae* и вероятно, являются тупиковыми ветвями. Наоборот трибы *Auletanini* и *Auletorhinini* очень сходны с примитивными *Rhynchitidae*. Как следствие этого, они представляют большой интерес при изучении родственных связей ринхитид. Сходство этих двух триб с *Rhynchitidae* проявляется в основном за счет синплезиоморфий. По ИФС (рассчитывается только по апоморфным признакам!) связь триб *Auletanini* и *Auletorhinini* отмечена с трибами *Minurini* (ИФС = 2) и *Cesauletini* (ИФС = 6); с остальными трибами надтрибы *Rhynchitidae*, филогенетические связи у них не выражены. Любопытно, что *Auletanini* и *Auletorhinini* довольно похожи на трибу *Auletini*, от примитивных представителей которой, они отличаются практически только плезиоморфными мандибулами и апоморфной булавой усиков. Строение эдеагуса и в особенности вооружение его эндофаллуса находятся у *Auletanini* и *Auletorhinini* в плезиоморфном состоянии и практически неотличимы от такового у большинства видов трибы *Auletini*. При этом наличие в трибе *Auletini*, помимо плезиотипных, довольно большого количества апотипных форм, не позволяет выявить связи последней с трибами *Auletanini* и *Auletorhinini*.

Крупнейшей среди ринхитид является надтриба *Rhynchitidae*. Средний ИП входящих в нее триб составляет 14,9. Основная аутапоморфия этой надтрибы – наличие зубца на наружном крае мандибул (хотя, у некоторых представителей продвинутых триб *Isotheini* и *Rhynchitini* наблюдается редукция этих зубцов). Наиболее древние ринхитиды из поздней Юры и раннего Мела относятся к данной надтрибе.

В надтрибе *Rhynchitidae*, первой ответвляется от главного ствола, слабо продвинутая триба *Auletini* (ИП = 8), которая характеризуется такими плезиоморфными признаками, как совместно закругленные вершины надкрылий, аулетоидное строение гастральной спиккулы (как правило) и примитивное вооружение эндофаллуса. Из важных апоморфных 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. На примитивность трибы *Auletini*, помимо морфологии, указывают, во-первых, связь некоторых ее представителей с голосеменными растениями и, во-вторых, развитие личинок, входящих в нее видов, в генеративных органах растений, предварительно подгрызенных самкой. Отмечу, что этот метод приготовления кормового субстрата для своих личинок, является исходным для надтрибы *Rhynchitidae*. Он наблюдается, не только у всех представителей триб ринхитид (*Rhynchitidae*), трубковертов (*Attelabidae*), но и некоторых долгоносиков (*Curculionidae*). Практически повсеместное распространение трибы *Auletini*, также указывает на ее древнее происхождение.

Очень интересна, близкая к трибе *Auletini*, южно-американская триба *Minurini*, обладающая удивительным в ринхитидах плезиоморфным признаком – сросшимися первым и вторым вентритами (у всех остальных представителей *Rhynchitidae* срастаются три первых вентрита). К плезиоморфиям этой группы относятся хорошо развитые бороздки надкрылий, совместно закругленные вершины последних и отсутствие пучков волосков на передних тазиках у самцов. В трибе *Minurini* наблюдаются два важных апоморфных состояния признаков: субмедиально прикрепленные усики и почти редуцированные стили яйцеклада.

Остальные трибы надтрибы *Rhynchitidae*, согласно филогенетической схемы, отличаются от примитивных *Auletini* и *Minurini* следующими апоморфными признаками: передними тазиками у самцов с пучком волоском, а иногда и ямкой, раздельно закругленными надкрыльями и пигидием, как правило, не скрытым ими. Их характеризует более высокий средний ИП (= 17).

Североамериканская триба *Cesauletini* внешне очень сходна с трибой *Auletini*, однако

благодаря приведенным выше признакам, обособлена от нее. Ее большое сходство с трибой Auletini, определяется в первую очередь редуцированными бороздками надкрылий и строением гастральной спикулы. Вероятно, от данной группы могла произойти триба Eugnamptini. ИФС между ними высокий, равный 8.

В результате наличия субмедиально или субапикально прикрепленных усиков (апоморфия) и нормально развитых стилей яйцеграда (реверсия) трибы Eugnamptini, Isotheini, Pterocolini, Rhynchitini и Vuctiscini выделяются в особый комплекс.

Наиболее примитивна из приведенных выше триб – триба Eugnamptini, имеющая, как плезиотипные трибы Rhinocartitae, Auletini, Minurini и Cesauletini, аулетоидное строения гастральной спикулы. При плезиоморфном строении гастральной спикулы, триба Eugnamptini, обладает апоморфным асимметричным вооружением эндофаллуса и обычно вырезанной вершиной эдегуса. Отмечу, что у некоторых представителей данной трибы, впервые среди ринхитид наблюдается сворачивание трубок из листьев для развития потомства. Более примитивные виды трибы Eugnamptini развиваются в листовом пластике.

Триба Isotheini представлена формами, преимущественно сворачивающими трубки и рассматривалась большинством систематиков [Voss, 1938a; Тер-Минасян, 1950, Sawada, 1993; Егоров, 1996a; Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999 и др.], как наиболее продвинутая триба данного семейства. 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, развитие которой первой пошло по пути сворачивания воронкообразных трубок для развития потомства. Триба Isotheini характеризуется важными апоморфными признаками: 1- или 2-члениковыми лабиальными пальцами, направленной влево гастральной спикулой и обычно не скрытым надкрыльями пропигидием. Эти признаки, наряду с укорачиванием головотрубки и возникновением шейной перетяжки, возникли при дальнейшем совершенствовании способов сворачивания трубок.

Ринхитоидным типом вентральной спикулы характеризуется, как триба Pterocolini, так и довольно близкие к ней трибы Rhynchitini и Vuctiscini. О трибе Pterocolini обладающей очень высоким ИП равным 20, следует сказать особо, поскольку некоторые современные авторы [Thompson, 1992, Hamilton, 1998, Alonso-Zarazaga, Layl, 1999] выделяют ее в самостоятельное подсемейство. Однако, поскольку представители трибы Pterocolini в своем строении сохраняют признаки не позволяющие отделить ее от надтрибы Rhynchititae, то это едва ли оправдано. Основные апоморфные 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

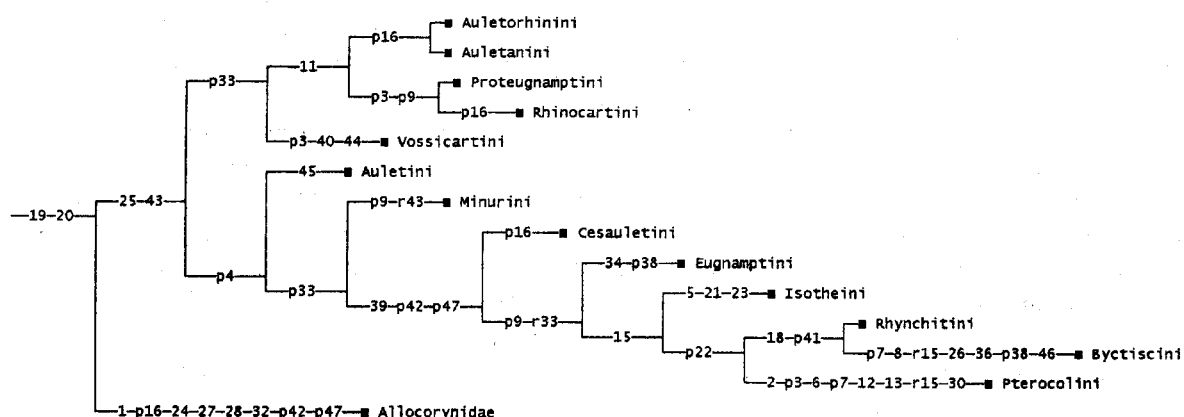


Рис. 1. Кладограмма триб семейства Rhynchitidae.

Rhynchitini), при переходе к комменсалистическому образу жизни в трубках американских Attelabinae (трибы Pilolabini и Hybolabini).

Условно высшими ринхитидами можно считать близкие (ИФС = 16) трибы Rhynchitini и Vuctiscini, являющиеся сестринскими группами и отличающиеся от остальных триб передними тазиками у самцов, как правило, с ямкой и пучком волосков (синапоморфия). В данных трибах у самцов иногда бывают направленные вперед зубцы на боках переднегруди.

Триба Rhynchitini (ИП = 18) – самая богатая видами в семействе, обладает очень сложной таксономической структурой. Ее представители характеризуются различными апоморфными признаками. Виды, относящиеся к этой трибе, развиваются, как в вегетативных, так и в генеративных органах растений. При этом, исходной в данной трибе, вероятно, была связь с вегетативными органами растений, а переход на цветы и плоды произошел в результате реверсии.

Как следствие наличия большого числа надвидовых таксонов, относящихся к данной трибе, филогенетический анализ их отношений занимает особое место в изучении семейства ринхитид.

Триба Vuctiscini – молодая, компактная группа, распространенная преимущественно в Индо-Малайской области. К ее важнейшим, апоморфным признакам можно отнести узкий лоб, метэпистерны не достигающие задних тазиков, вооружение эндофаллуса биктискоидного типа и коническую голову. В трибе Vuctiscini наблюдается переход от развития внутри плодов к особому способу сворачивания листьев в пакеты.

Данная триба, включает в себя примитивных Svetlanaebyctiscina (ИП = 11), развитие личинок, у которых в отличие от остальных подтриб этой трибы происходит в плодах, а не в пакетах из листьев, а также более продвинутых, Vuctiscina (ИП = 14) и Listrobyctiscina (ИП = 16).

Таким образом, можно отметить, что семейство ринхитид образует две крупные ветви. Наиболее апотипной является надтриба Rhynchititae, представители которой смогли приспособиться не только к развитию в различных частях растения, но и к сворачиванию трубок. Эта надтриба состоит из 8 хорошо обособленных триб. По ИН эти трибы образуют три группы: 1. Auletini и Minurini; 2. Cesauletini, Eugnamptini и Isotheini; 3. Pterocolini, Rhynchitini и Vuctiscini.

Работа поддержана грантом СО РАН для поддержки молодых ученых (№ 70).

## ЛИТЕРАТУРА

1. Байков К.С. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. Новосибирск. 1999. 95 с.
2. Егоров А.Б. Сем. Rhynchitidae – ринхитиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Владивосток. 1996. Т.3. Ч.3. С.199–215.
3. 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.
4. Легалов А.А. Моделирование филогенетических связей жуков-трубковертов (Coleoptera: Attelabidae) // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. Новосибирск. 2003. Вып. 3. С. 27–33.
5. Тер-Минасян М.Е. Долгоносики-трубковерты (Attelabidae) // Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. 1950. Т.27. Вып.2. М.–Л. Изд-во АН СССР. 231 с.
6. Alonso-Zarazaga M.A., Lyal C.H.C. A world catalogue of families and genera Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae). Barcelona. Entomopraxis. 315 pp.
7. Hamilton R.W. Taxonomic Revision of the New World Pterocolinae (Coleoptera: Rhynchitidae) // Transactions of the American Entomological Society. 1998. Vol.124. No.3+4. P.203–269.
8. Sawada Y. A systematic study of the family Rhynchitidae of Japan (Coleoptera, Curculionoidea) // Humans and Nature. 1993. No.2. P.1–93.
9. Thompson R.T. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with a key to major groups // Journal of Natural History. 1992. Vol.26. P.835–891.
10. Voss E. Monographie der Rhynchitinen Tribus Deporaini sowie der Unterfamilien Pterocolinae – Oxycoryninae (Allocorynini). VII Teil der Monographie der Rhynchitinae – Pterocolinae. (73. Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden) // Stettiner Entomologische Zeitung. 1938. Jg.99. S.59–116, 302–363.