

Новая классификация экологических групп ринхитид и трубкавёртов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae)

A new classification of ecological groups of the leaf-rolling weevils (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae)

А.А. Легалов
A.A. Legalov

Сибирский зоологический музей, Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия.
E-mail: legalov@ngs.ru.

Siberian Zoological Museum, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: Coleoptera, Curculionoidea, Rhynchitidae, Attelabidae, ринхитиды, трубкавёрты, классификация экологических групп, мировая фауна.

Key words: Coleoptera, Curculionoidea, Rhynchitidae, Attelabidae, leaf-rolling weevils, classification of ecological groups, world fauna.

Резюме. Рассмотрены экологические группы ринхитид и трубкавёртов. Выделены две 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 (50,1%) достигается второй надгруппой за счёт перехода некоторых представителей ринхитид (из триб Isotheini и Byctiscini) к свёртыванию листьев. Все три группы второй надгруппы перешли к скручиванию листьев независимо друг от друга, на что указывают совершенно разные способы их изготовления.

Abstract. Ecological groups of the leaf-rolling weevils are considered. Two supergroups including species which roll leaves in tubes (I) and use any other substratum for eggs laying (II), consisting of 6 groups and 9 subgroups are allocated. The number of species in each supergroup is almost equal. The first supergroup is composed of representatives of leaf-rolling weevils (Isotheini and Byctiscini). All three groups of the first supergroup start rolling leaves for their larvae independently, using different methods of tubes production.

Долгоносики-ринхитиды и трубкавёрты — облигатные фитофаги. В мировой фауне известно 1097 видов Rhynchitidae и 968 — Attelabidae [Легалов, 2003]. Эти жуки широко распространены, хотя большинство видов сосредоточено в субтропическом и тропическом поясах. Их личинки в своём развитии связаны с вегетативной или генеративной частями растения. Многие виды выработали в процессе эволюции способность сворачивать трубки из листьев,

в которых происходит развитие их личинок. Имаго во время дополнительного питания также питаются растениями. Над выделением биологических групп ринхитид и трубкавёртов работали такие исследователи, как Васман [Wasmann, 1884], Прель [Prell, 1924, 1926], Коно [Квпо, 1930], Тер-Минасян [1950], Зуппа и др. [Zuppa et al., 1994]. В результате обобщения имеющихся схем и авторской доработки **новая классификация экологических групп** трубкавёртов может быть представлена следующим образом.

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. К подгруппе относятся одни из самых примитивных ринхитид — представители трибы Auletini (*Auletobius*, *Eurostaulet*, *Pseudomesaulet*), а также виды из более продвинутой трибы Rhynchitini (*Mecorhis*, *Merhynchites*, *Amerorhynchites*).

Подгруппа 2. Виды, развивающиеся в плодах. Подгруппу образуют *Dicranognathus* (Auletini), *Tatianaerhynchites*, *Rhodocyrtus*, *Merhynchites*, *Clinorhynchites*, *Cyllorhynchites*, *Elautobius*, *Rubrinvolvulus*, *Involvulus*, *Rhynchites*, *Epirhynchites*, *Rhodocyrtus* (Rhynchitini) и *Svetlanaebyctiscus* (Byctiscini).

Группа б. Виды, развивающиеся в вегетативной части растения, а именно в почках, побегах, черешках или жилках листьев и листовых пластинках. 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*, *Nelasiorhynchites*, *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, минующие лист. Подгруппа, вероятно, богата видами, но из-за слабой изученности мы можем отнести к ней только представителей трёх родов (*Eugnamptus*, *Maculinvolvulus* и *Caenorhinus*).

Группа с. Виды, использующие для своего развития трубки, изготовленные ринхитидами и трубновертами. Термин «паразиты», использованный Прелом [Prell, 1924] для названия этой группы, так же, как предложенные ему на замену термины «пространственные паразиты» [Тер-Минасян, 1950] и «клептопаразиты» [Zurra et al., 1994], неудачны, поскольку в данном случае наблюдается не паразитизм, а комменсализм, при котором один вид использует только растительный материал, заготовленный другим видом, поскольку из трубок выходящая хозяйка происходит выход обоих видов [Азарова, 1981]. К этой группе относятся *Coccygorhynchites sericeus*, *Nelasiiorhynchites brevisrostris*, *Paradeporaus depressus* и все виды трибы Pterocolini. Первый вид связан с родом *Attelabus*, второй с *Attelabus* и *Paroplapoderus*, третий с видами рода *Byctiscus*. Представители трибы Pterocolini развиваются в трубках, заготовленных жуками Pilolabini и Euscelini. *Teretriorhynchites amabilis* должен быть исключен из этой группы, поскольку был помещен в неё по ошибочным данным [Тер-Минасян, 1950]. Исследования японских ученых [http://www.d1.dion.ne.jp/~k_izawa/rhyn/] по биологии этого вида выявили его развитие в побегах.

Надгруппа II. Виды, сворачивающие листья для своих личинок.

Группа а. Виды, сворачивающие пакеты из листьев. В данную группу входят только виды родов *Byctiscus* и *Aspidobyctiscus*. Трубки ими готовятся из одного или нескольких листьев. Разделение этой группы на две–три подгруппы по числу сворачиваемых листьев кажется нецелесообразным, поскольку принцип сворачивания пакета остается одним и тем же.

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

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

Группа б. Виды, сворачивающие воронковидные трубки. К данной подгруппе относятся многие виды трибы Isotheini и *Parinvolvulus apionoides* (Rhynchitini), сворачивающий, по наблюдениям

Азаровой [1981], конусовидные трубки, как у *Deporaus unicolor*.

Группа с. Виды, сворачивающие бочонковидные трубки. Для этой группы характерно свертывание листьев поперёк их главной жилки, причём лист обычно предварительно складывается вдоль неё. В эту группу входят все Attelabidae. Следует отметить, что Тер-Минасян [1950] неправильно отнесла *Henicolabus giganteus* в одну группу вместе с *Byctiscus*, поскольку, по данным Азаровой [1981], самка разгрызает лист для его дальнейшего сворачивания. Поскольку сюда входят преимущественно тропические формы, для большей части видов которых биологические данные вообще неизвестны, довольно затруднительно предложить подробное подгрупповое деление, ограничиваясь 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 биологической группой для ринхитид является группа Ia, связанная с генеративной частью растения, а именно с бутонами (подгруппа Ia1). На это указывает как то, что к ней относятся самые примитивные из ринхитид (триба Auletini), так и то, что подобная биология наблюдается у самого древнего семейства долгоноскообразных 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 биология некоторых продвинутых представителей трибы Rhynchitini (подтриба Rhynchitina). В целом, количество видов, связанных с генеративными частями растений, довольно небольшое (10,9%), хотя и занимает третье место среди остальных групп предложенной классификации (табл. 1).

Развитие в мёртвых тканях, образующихся из-за подгрызания растения самкой перед или во время откладки яиц, позволило ринхитидам заселить, как генеративные, так и вегетативные части (группа Ib). Такой переход происходил независимо в различных родах ринхитид. Подобная биология оказалась 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, объединённых в первую надгруппу и составить 37,9% ринхитид и трубновертов, уступая по числу видов только «листовертам» (табл. 1).

Очень интересна сравнительно молодая группа видов, использующих для развития личинок готовые трубки других видов ринхитид и трубновертов (Ic). Такой переход к комменсалистическому образу жизни происходил независимо в разных трибах ринхитид. На это указывает также связь с совершенно разными видами-хозяевами. Представители

Таблица 1. Классификация экологических групп ринхитид и трубоквёртов.

Table 1. Classification of ecological groups of the leaf-rolling weevils.

Над-группа	Группа	Под-группа	Представители	Удельная доля (%)
I	a	1	Auletini, Rhynchitini	6,9
		2	Auletini, Rhynchitini, Byctiscini	4
	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		Isotheini, Rhynchitini	5,1
	c	1	Attelabinae	23,5
		2	Apoderinae	20,2

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 рода *Nelasiorhynchites* 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% (табл. 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 Byctiscini, которые сворачивают довольно примитивные пакеты из листьев. Поскольку эта триба — самая молодая среди ринхитид, то вероятно, такой способ свёртывания листьев возник последним. Доля этой группы чуть выше, чем у группы Ic и составляет 1,3% (табл. 1).

Способ сворачивания воронковидных трубок (группа IIb) возник значительно раньше остальных и является самым ранним у ринхитид. Вероятно, впервые он появился у видов трибы Isotheini. Группа IIb занимает четвертое место и составляет 5,1% (табл. 1).

Группу IIc образуют виды, сворачивающие бочонковидные трубки. К этой группе относятся только представители семейства Attelabidae, которые приобрели способность скручивать самые совершенные трубки и достигли большого разнообразия.

Сначала виды подсемейства Attelabinae стали сворачивать трубки с двойным разрезом (подгруппа IIc1), а затем их потомки (подсемейство Apoderinae) приспособились скручивать трубки с одним разрезом (подгруппа IIc2). Данная группа располагается (табл. 1) на первом 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 второй группой за счёт перехода некоторых представителей ринхитид (из триб Isotheini и Byctiscini) к свёртыванию листьев. Все три группы второй надгруппы перешли к скручиванию листьев независимо друг от друга, на что указывают совершенно разные способы изготовления трубок. Отмечу, что свёртывание листьев не является уникальной особенностью ринхитид и трубоквёртов. Некоторые другие долгоносикообразные жуки из подсемейства Entiminae семейства Curculionidae [Сливкина, 1958; Опанасенко, 1978], а также бабочки-листовертки (семейство Tortricidae) также сворачивают трубки. Следовательно, классификация экологических групп также подтверждает парафилетический характер объединения ринхитид и трубоквёртов в одно семейство, а также позволяет отметить основные направления биологической специализации изучаемых семейств.

Литература

- Азарова Н.А. 1981. Материалы к фауне и экологии некоторых видов жуков-трубоквёртов (Coleoptera, Attelabidae) Приморского края // Новые сведения о насекомых Дальнего Востока. Владивосток. С.36–42.
- Легалов А.А. 2003. Таксономия, классификация и филогения ринхитид и трубоквёртов (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) мировой фауны. Новосибирск. CD-R. 733 с. (641 Мб).
- Сливкина К.А. 1958. Вредители деревьев и кустарников лесных насаждений в степных и лесостепных районах Казахстана // Труды НИИ защиты растений. Уральск. Т.4. С.160–171.
- Опанасенко Ф.И. 1978. Дендрофильные долгоносики Верхнего Приобья: Диссертация на соискание учёной степени к.б.н. Новосибирск. 183 с.
- Тер-Минасян М.Е. 1950. Долгоносики-трубоквёрты (Attelabidae) // Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т.27. Вып.2. М.–Л.: изд-во АН СССР. 231 с.
- Kano H. 1930. Die biologischen Gruppen der Rhynchitinen, Attelabinen und Apoderinen // Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University. Sapporo. Vol.29. Pt. 1. P.1–36.
- Prell H. 1924. Die biologischen Gruppen der deutschen Rhynchitiden // Zoologischer Anzeiger. Bd.61. Nos 7–8. S.153–171.
- Prell H. 1926. Über den Brutparasitismus eines deutschen Rhynchitinen und seine Bedeutung // Zoologischer Anzeiger. Bd.65. Nos 11–12. S.281–288.
- Wasmann E. 1884. Der Trichterwickler. Eine naturwissenschaftliche Studie über den Thierinstinkt. Münster. VII + 264 p.
- Zuppa A., Osella G., Biondi S. 1994. Parental care in Attelabidae (Coleoptera, Curculionoidea) // Ethology, Ecology and Evolution. Special Issue 3. P.113–118.