

УДК 595.782(571)

Особенности формирования видового разнообразия молей-ипономеутид (*Lepidoptera, Yponomeutidae, s.str.*)

З.С. Гершензон

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена, Национальная академия наук Украины

Видовая дивергенция молей-ипономеутид проявляется как трофическая приуроченность и не всегда характеризуется четкими морфобиологическими изменениями. Для изучения путей формирования видового разнообразия этих микрочешуекрылых необходимо исследование параметров экологических ниш в сочетании с морфобиологическими признаками.

Молекулярно-генетические исследования имеют вспомогательное значение, прежде всего для научной аргументации видовой самостоятельности конкретных представителей семейства и филогенетической оценки признаков.

В статье рассмотрены особенности аллопатрического и симпатрического способов видообразования в семействе Yponomeutidae, s.str. Предположительно, среди возможных путей формирования видового разнообразия молей-ипономеутид преобладало симпатрическое видообразование, что подтверждается наличием значительного количества видов-двойников. Показано, что у этих микрочешуекрылых морфобиологические адаптации имели место наряду с молекулярно-генетическими изменениями. Очевидно, такие особенности можно считать двумя уровнями эволюционного процесса.

Ключевые слова: моли-ипономеутиды, видообразование, фитофагия.

Peculiarities of Species Diversity Formation of Yponomeutid Moths (*Lepidoptera, Yponomeutidae, s.str.*)

Z.S. Gershenson

Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences, Ukraine

Yponomeutid moth species divergence is manifested as trophic combination and is not always characterized by clear morphological and biological transformations. To study ways of formation of species diversity of these Microlepidoptera a research of ecological niche parameters in combination with morphological features is necessary.

Molecular and genetic studies are of supplementary importance, first of all for scientific argumentation of species independence of definite representatives of the family and phylogenetic assessment of features.

The peculiarities of allopatric and sympatric ways of speciation of the family of Yponomeutidae, s.str. are considered in the article. Supposedly, among possible ways of the specific diversity formation of Yponomeutids, sympatric speciation predominates conformed with the presence of numerous sibling species. It is shown that in these Microlepidoptera morphological and biological adaptations took place alongside with molecular and genetic modifications. Obviously the above-mentioned peculiarities can be considered as two levels of the evolutionary changes.

Key words: Yponomeutid moths, speciation, phytophagy.

Моли-ипономеутиды – всемирно распространенное семейство микрочешуекрылых-фитофагов, обитающих почти на всех континентах, за исключением арктических регионов. В их состав входит ряд видов – серьезных вредителей древесно-кустарниковой растительности (например, яблонная, плодовая, бересклетовая, ивовая, магалевская, черемуховая горностаевые моли), которые не только приносят экономический ущерб плодоводству и лесопарковым ценозам, но также тесно связаны с биологическими циклами полезных насекомых (энтомофагов)

как компоненты механизма саморегуляции природных экосистем. Такие особенности этих микрочешуекрылых, как фитофагия, специфичность морфобиологических признаков, наличие ряда криптических видов, делают актуальным всестороннее изучение указанного семейства и, в частности, особенностей видообразования, с целью рационального использования и защиты окружающих фитоценозов.

Цель статьи – изучение особенностей видообразования молей-ипономеутид.

Матеріал і методи. Стаття представляє собою обзорний аналіз багаторічних (1999–2012 гг.) досліджень автора на основі зібраного фактичного матеріалу з урахування основних літературних свідчень. Ознайомлення з даними геносистематики здійснювалось в процесі міжнародного співробітництва (1994–2008 гг.) з групою генетиків під керівництвом проф. С. Менкена в Інституті біорізноманітності та динаміки екосистем в університеті Амстердама (Нідерланди), а також в Інституті еволюції університету в Хайфе (Ізраїль) з іноземним дійсним членом НАН України проф. Э. Нево. Автор щиро вдячний цим ученим за плідну інформацію та цінні консультації.

Результати та їх обговорення. Для інтерпретації процесу видоутворення як ключового етапу еволюції цілеспрямовано розглянути в якості прикладу родину молей-іпономейд палеарктичної фауни, видове різноманітність яких формувалось в процесі алопатричного та симпатричного видоутворення. Класична концепція еволюційної систематики передбачає, що вид є генетично замкнута одиниця класифікації. Міжвидова гібридизація у молей-іпономейд не виявлена, відповідно, у видів відсутній обмін генами, що перешкоджає змішуванню популяцій. Можливо передбачити, що види, що входять до складу родини, генетично гомогенні та захищені з допомогою ізолюючих механізмів еволюції від гібридизації [1]. Слід зазначити специфіку дії механізмів ізоляції. Наприклад, морфофункціональні особливості будови статків обмежують копуляційні процеси (premating mechanisms), а кількість та особливості будови хромосом перешкоджають результативності міжвидового скрещування (postmating mechanisms). Таким чином, сукупність дії обох механізмів забезпечує репродуктивну ізоляцію. Виявлення чітких ознак, що визначають специфіку механізмів, що регулюють видове різноманітність, має значення для роз'яснення філогенетичних відносин іпономейд на видовому рівні [2–3].

Види (переважно роду *Yponomeuta* Latr.), що утворюють популяції з великою кількістю особин (більше сотні гусениць в гнізді), теоретично не потребують в облигатних механізмах ізоляції внаслідок того, що випадкова гибель зигот не може впливати на видовий спектр. Крім того, має значення короткочасність періоду копуляції (1–3 дні), оскільки

мінімальні відхилення в будові статків та обмежена здатність польоту нівелюють можливість видової гібридизації.

Розглядаючи аспекти видоутворення молей-іпономейд, необхідно зазначити наступні особливості формування видового різноманітності родини.

Видове різноманітність іпономейд як фітофагов хорологічно коррелює з фітоасоціаціями, де первинне значення має трофічна приуроченість гусениць до конкретних кормових рослин. Відповідно до трофічних зв'язків можна виділити наступні групи видів згаданих мікрочешуєкрилих.

1. 4 види з 2 родів трофічно пов'язані з хвойними (Pinaceae): *Cedestis gyssemiella* (Zeller, 1839), *C. subfasciella* (Stephens, 1834), *Ocnerostoma friesei* (Svensson, 1966), *O. piniariella* Zeller, 1847.

2. Найбільше видове різноманітність (26 видів з 4 родів) характерно для групи видів, гусениць яких годяться листям та стеблами бересклетових (Celastraceae): *Yponomeuta anatolicus* Stringer, 1930, *Y. bipunctellus* Matsumura, 1931, *Y. cagnagellus* (Hübner, [1813]), *Y. catharotis* Meyrick, 1935, *Y. eurinellus* Zagulajev, 1969, *Y. gershensoni* Sinev, 2007, *Y. irrorellus* (Hübner, 1796), *Y. kanaiellus* Matsumura, 1931, *Y. mayumivorellus* Matsumura, 1931, *Y. meguronis* Matsumura, 1931, *Y. menkeni* Gershenson & Ulenberg, 1998, *Y. mintennus* (Povel, 1977), *Y. montanatus* Moriuti, 1977, *Y. osakae* Moriuti, 1977, *Y. pauciflore* Efremov, 1969, *Y. plumbellus* (Denis & Schiffermüller, 1775), *Y. polystictus* Butler, 1879, *Y. polystigmellus* C. et R. Felder, 1862, *Y. refrigeratus* Meyrick, 1931, *Y. sociatus* Moriuti, 1972, *Y. spodocrossus* Meyrick, 1935, *Y. tokyonellus* Matsumura, 1931, *Y. yanagawanus* Matsumura, 1937; *Xyrosaris lichneuta* Meyrick, 1918; *Euhyponomeutoides trachydeltus* (Meyrick, 1931); *Teinoptila antistatica* Sauber, 1902. Ці види універсально поширені в лісних та лісостепних фітоценозах Палеарктики.

3. Найбільшим родовим різноманітністю відзначаються моли-іпономейди, гусениць яких трофічно пов'язані з розоцвітними (Rosaceae). Ці види універсально поширені в Палеарктиці майже в усіх ландшафтних зонах, а також в агроценозах з домінуванням плодових культур, де часто виникають осередки масових розмножень іпономейд. До цієї групи належать 15 видів з 5 родів: *Euhyponomeutoides ribesiellus* (Joannis, 1900),

E. rufellus (Tengström, 1848); *Yponomeuta evonymellus* (Linnaeus, 1758), *Y. mahalebella* Guenée, 1845, *Y. malinellus* Zeller, 1838, *Y. meridionalis* Gershenson, 1972, *Y. orientalis* Zagulajev, 1969, *Y. padellus* (Linnaeus, 1758); *Swammerdamia compunctella* (Herrich-Schäffer, 1851), *S. pyrella* (de Villiers, 1789); *Paraswammerdamia albicapitella* (Scharfenberg, 1828), *P. iranella* Friese, 1960, *P. lutarea* (Haworth, 1828), *P. ornichella* Friese, 1960; *Pseudoswammerdamia combinella* (Hübner, 1786).

4. Моли-ипономеутиды, гусеницы которых трофически приурочены к камнеломковым (Saxifragaceae), относятся к роду *Kessleria* Nowicki, 1864 и представлены 13 видами: *K. albescens* (Rebel, 1899), *K. alpicella* (Stainton, 1851), *K. alternans* (Staudinger, 1870), *K. burmanni* Huemer & Tarmann, 1991, *K. caflishiella* (Frey, 1880), *K. hauderi* Huemer & Tarmann, 1991, *K. inexpectata* Huemer & Tarmann, 1991, *K. insubrica* Huemer & Tarmann, 1993, *K. klimeschi*, Huemer & Tarmann, 1991, *K. nivescens* Burmann, 1980, *K. petrobiella* (Zeller, 1868), *K. saxifragae* (Stainton, 1868), *K. zimmermanni* Nowicki, 1864.

5. Группа видов, состоящая из 1 рода и 2 видов, трофически связана с агрусовыми растениями (Grossulariaceae): *Euhyponomeutoides ribesiellus* (Joannis, 1900), *E. rufellus* (Tengström, 1848).

6. В группу видов, гусеницы которых питаются листьями ивовых (Salicaceae), кроме обычного европейского вида *Yponomeuta rorrellus* (Hübner, 1796), известного как потенциальный массовый вредитель ив, особенно в поймах рек, относятся еще 2 эндемических вида: *Y. albonigratus* Gershenson, 1972, распространенный в горах Таджикистана, и *Y. gigas* Rebel, 1892, известный только с Канарских островов.

7. К группе видов, трофически приуроченных к березовым (Betulaceae), относятся 3 вида из 2 родов: *Paraswammerdamia lapponica* (Petersen, 1932); *Swammerdamia caesiella* (Hübner, 1796), *S. pyrella* (de Villiers, 1789).

8. К видам, гусеницы которых питаются на вересковых (Ericaceae), принадлежат 2 вида из 2 родов *Cedestis gysselella* (Zeller, 1830) и *Parahyponomeuta egregiellus* (Duponchel, [1839]).

9. Отдельную группу, гусеницы которых приурочены к маслиновым растениям (Oleaceae), образуют 4 вида из рода *Zelleria* Stainton, 1842: *Z. hepariella* Stainton, 1849, *Z. japonicella* Moriuti, 1977, *Z. oleastrella* (Millière, 1864), *Z. silvicolella* Moriuti, 1977.

10. 3 вида из 3 родов трофически приурочены к толстянковым (Crassulaceae): *Yponomeuta sedellus*

Treitschke, 1833, *Swammerdamia sedella* Moriuti, 1977; *Eugyponomeuta stannellus* (Thunberg, 1788).

11. Группа, содержащая единичные виды, гусеницы которых трофически связаны с кормовыми растениями из разных семейств: на водянокных (Empetraceae) питаются гусеницы *Paraswammerdamia conspersella* (Tengström, 1848); на крушиновых (Rhamnaceae) – *Yponomeuta rhamnellus* Gershenson, 1974; на жимолостевых (Caprifoliaceae) – *Zelleria hepariella* Stainton, 1849.

Рассмотренное видовое разнообразие молей-ипономеутид является частью своеобразной цепочки биотических компонентов, необходимой для поддержания стабильного функционирования природных экосистем, в состав которых входят микрочешуекрылые-фитофаги. Видовая дифференциация внутри семейства сформировалась в процессе как аллопатрического, так и симпатрического видообразования.

Аллопатрическое видообразование, характерное для представителей этих микрочешуекрылых, по-видимому, можно охарактеризовать как отражение истории формирования ареала анцестрального вида, что подтверждается дизъюнкциями ареалов (виды рода *Kessleria* Nowicki, 1864; *Paraswammerdamia ornichella* Friese, 1960) и наличием видов-викариантов (виды родов *Yponomeuta* Latreille, 1796; *Cedestis* Zeller, 1839; *Euhyponomeuta* Toll, 1941; *Swammerdamia* Hübner, 1825) [4], имеющих сходные морфо-биологические признаки и трофическую приуроченность.

Симпатрическое видообразование у ипономеутид характеризуется гетерогенностью фитоценологических условий, когда в пределах ареала исходного вида появляются экологические формы изоляции, обусловившие существование видов-двойников (sibling species). Такие виды распространены в Евразии, Африке, Индии, Австралии [5]. В Западной Палеарктике – группа видов «padellus», в Восточной Палеарктике – группа видов «polystigmellus». Для видов-двойников характерна топологическая специализация, выраженная в приуроченности их гусениц к отдельным вегетативным частям кормовых растений. Амплитуда топологической специализации у криптических видов включает листья (большинство видов молей), стебли [*Yponomeuta irrorellus* (Hübner, 1796), *Y. plumbellus* (Denis & Schiffermüller, 1775)], почки (*Paraswammerdamia ornichella* Friese, 1960), цветки (*Yponomeuta sedellus* Treitschke, 1833). Таким образом, экологические ниши обитания видов могут разделяться на микрониши. Диагностика криптических видов по морфологическим признакам крайне затруднена, в то же время эти

виды легко определить по форме гнезда, трофической приуроченности, строению коконов.

В конце прошлого столетия группа голландских генетиков под руководством проф. С. Менкена [6] обнаружила у представителей рода *Yponomeuta* Latr. случай квантового видообразования, или формирования самостоятельного вида в виде периферической популяции анцестрального. В результате многочисленных молекулярно-генетических исследований было установлено, что вид *Yponomeuta rorrellus* (Hübner, 1796) (горностаевая моль ивовая) сформировался вследствие генетического дрейфа. Интегрированная генетическая система анцестральной популяции при этом разрушилась и после прохождения дочерней популяции через стадию низкой численности (эффект «бутылочного горлышка») началось развитие новой генетической системы. Подобное явление – результат деструкции генетического гомеостаза в природе случается редко, а для семейства молей-ипономеутид до этого времени не было известно.

Интересно отметить, что существует также сальтационная концепция видообразования, или концепция прерывистого равновесия (punctuated equilibrium), согласно которой пролонгированные периоды стазиса сменяются скачкообразными мутационными изменениями. При этом предполагается, что группы родственных особей оказываются репродуктивно изолированными от материнского вида и способны дать начало популяции нового вида. Эта концепция до настоящего времени остается неразработанной для семейств микрочешуекрылых, однако существование постепенного и внезапного видообразования исключить нельзя.

Заключение. Таким образом, видовая дивергенция молей-ипономеутид проявляется главным образом как трофическая приуроченность и не

всегда характеризуется четкими морфо-биологическими изменениями. Для изучения путей формирования видовой разнообразия этих микрочешуекрылых необходимо исследование параметров экологических ниш в сочетании с морфобиологическими признаками.

Молекулярно-генетические исследования имеют вспомогательное значение, прежде всего для научной аргументации видовой самостоятельности конкретных представителей семейства и филогенетической оценки признаков.

В конечном итоге можно предположить, что у молей-ипономеутид в процессе аллопатрического и симпатрического видообразований имела место видовая дифференциация на фоне морфо-биологических адаптаций, способствующая распространению этих микрочешуекрылых-фитофагов в большинстве биоценозов Палеарктики.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гершензон, З.С. Особенности видообразования у палеарктических молей-ипономеутид (Lepidoptera, Yponomeutidae) / З.С. Гершензон // Вестн. зоологии. – 2005. – Т. 39, № 2. – С. 31–36.
2. Menken, S.B.J. Biochemical genetics and systematics of small ermine moths (Lepidoptera Yponomeutidae) / S.B.J. Menken // Zeitschr. zool. Syst. and Evolution Forsch. – 1982. – № 2. – P. 131–143.
3. Raijmann, L.E.L. In search for speciation: genetical differentiation and host race formation in *Yponomeuta padellus* (Lepidoptera, Yponomeutidae) / L.E.L. Raijmann // Studies in Yponomeuta. – 1996. – № 12. – P. 9–169.
4. Гершензон, З.С. К познанию особенностей видообразования у молей горностаевых (Lepidoptera: Yponomeutidae) / З.С. Гершензон // Изв. Харьковск. энтомологического об-ва. – 2009. – Т. 17. – Вып. 1–2. – С. 27–30.
5. Gershenson, Z.S. The Yponomeutinae (Lepidoptera) of the World exclusive of the Americas / Z.S. Gershenson, S.A. Ulenberg. – Amsterdam: Koninklijke Nederland Akademie van Wetenschappen Verhandelungen Afdeling Naturkunde, 1998. – 202 p.
6. Menken, S.B.J. Is the extremely low heterozygosity level in *Yponomeuta rorrellus* caused by bottlenecks? / S.B.J. Menken // Evolution (USA). – 1987. – Vol. 41, № 3. – P. 630–637.

Поступила в редакцию 29.08.2013. Принята в печать 21.10.2013
 Адрес для корреспонденции: e-mail: zs.39@mail.ru – Гершензон З.С.