

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, магалебская, 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.

Материал и методы. Статья представляет собой обзорный анализ многолетних (1999–2012 гг.) исследований автора на основании собранного фактического материала с учетом основных литературных сведений. Ознакомление с данными геносистематики осуществлялось в процессе международного сотрудничества (1994–2008 гг.) с группой генетиков под руководством проф. С. Менкена в Институте биоразнообразия и динамики экосистем в университете Амстердама (Нидерланды), а также в Институте эволюции университета в Хайфе (Израиль) с иностранным действительным членом НАН Украины проф. Э. Нево. Автор искренне благодарен этим ученым за плодотворную информацию и ценные консультации.

Результаты и их обсуждение. Для интерпретации процесса видообразования как ключевого этапа эволюции целесообразно рассмотреть в качестве примера семейство молей-ипономеутид палеарктической фауны, видовое разнообразие которых формировалось в процессе аллопатрического и симпатрического видообразований. Классическая концепция эволюционной систематики предполагает, что вид есть генетически замкнутая единица классификации. Межвидовая гибридизация у молей-ипономеутид не выявлена, следовательно, у видов отсутствует обмен генами, что препятствует смешиванию популяций. Можно предположить, что виды, входящие в состав семейства, генетически гомогенны и защищены с помощью изолирующих механизмов эволюции от гибридизации [1]. Следует отметить специфику действия механизмов изоляции. Например, морфофункциональные особенности строения гениталий ограничивают копуляционные процессы (premating mechanisms), а количество и особенности строения хромосом препятствуют результативности межвидового скрещивания (postmating mechanisms). Таким образом, совокупность действия обоих механизмов обеспечивает репродуктивную изоляцию. Выявление четких признаков, определяющих специфику механизмов, регулирующих видовое разнообразие, имеет значение для выяснения филогенетических отношений ипономеутид на видовом уровне [2–3].

Виды (преимущественно рода *Yponomeuta* Latr.), образующие популяции с большой численностью особей (более сотни гусениц в гнезде), теоретически не нуждаются в облигатных механизмах изоляций вследствие того, что случайная гибель зигот не может влиять на видовой спектр. Кроме того, имеет значение краткосрочность периода копуляции (1–3 дня), поскольку

минимальные отклонения в строении гениталий и ограниченная способность полета нивелируют возможность видовой гибридизации.

Рассматривая аспекты видообразования молей-ипономеутид, необходимо отметить следующие особенности формирования видового разнообразия семейства.

Видовое разнообразие ипономеутид как фитофагов хронологически скоррелировано с фитоассоциациями, где первостепенное значение имеет трофическая приуроченность гусениц к конкретным кормовым растениям. В соответствии с трофическими связями можно выделить следующие группы видов указанных микроцешуекрылых.

1. 4 вида из 2 родов трофически связаны с хвойными (Pinaceae): *Cedestis gysselella* (Zeller, 1839), *C. subfasciella* (Stephens, 1834), *Ocnerostoma friesei* (Svensson, 1966), *O. piniariella* Zeller, 1847.

2. Наибольшее видовое разнообразие (26 видов из 4 родов) характерно для группы видов, гусеницы которых питаются листьями и стеблями бересклетовых (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. kanaellus* 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; *Euhypnometoides trachydeltus* (Meyrick, 1931); *Teinoptila antistatica* Sauber, 1902. Эти виды повсеместно распространены в лесных и лесостепных фитоценозах Палеарктики.

3. Наибольшим родовым разнообразием отличаются моли-ипономеутиды, гусеницы которых трофически приурочены к розоцветным (Rosaceae). Эти виды повсеместно распространены в Палеарктике почти во всех ландшафтных зонах, а также в агроценозах с доминированием плодовых культур, где часто возникают очаги массовых размножений ипономеутид. К данной группе относятся 15 видов из 5 родов: *Euhypnometoides 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 Villers, 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): *Euhypnometoides 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 Villers, 1789).

8. К видам, гусеницы которых питаются на вересковых (Ericaceae), принадлежат 2 вида из 2 родов *Cedestis gysselella* (Zeller, 1830) и *Parahypnometoides 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 водяноквых (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; *Euhypnometoides* 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 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 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 Verhandelingen 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.