

## ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ ГОРНОСТАЕВЫХ МОЛЕЙ РОДА *YPONOMEUTA* (LEPIDOPTERA, YPONOMEUTIDAE)

Впервые составлена сводка растений, к которым трофически приурочены гусеницы горностаевых молей видов рода *Yponomeuta* Latr., распространенные в Палеарктике. Рассмотрена гипотеза сопряженной эволюции этих микрочешуекрылых и их растений-хозяев в свете современных исследований.

В условиях Украины и прилегающих к ней территорий большинство видов рода *Yponomeuta* имеют первостепенное хозяйственное значение (например, яблонная, плодовая, бересклетовая, ивовая, черемуховая, магалебская горностаевые моли). Для правильной организации интегрированной защиты плодовых и лесопарковых культур и естественных фитоценозов необходимы четкие знания трофической приуроченности определенного вида молей к конкретным растениям.

Гусеницы рассматриваемого рода, как и гусеницы всех горностаевых молей, по характеру питания относятся к фитофагам и трофически связаны с различными семействами цветковых растений в следующем процентном отношении: Celastraceae — 69 % видов, Rosaceae — 16 %, Salicaceae — 9 %, Rhamnaceae — 3 %, Crassulaceae — 3 %. Из 38 видов рода *Yponomeuta*, зарегистрированных в фауне Палеарктики (Гершензон, 1986; Friese, 1960; Moriuti, 1977), кормовые растения неизвестны для следующих шести видов: *Y. difjuellus* (Hein.), *Y. cinefactus* (Meur.), *Y. kostjuki* Gersh., *Y. griseomaculatus* Gersh., *Y. griseatus* Mrt., *Y. bolidias* (Meur.).

Приведенные фактические данные основаны на результатах оригинальных наблюдений и дополняющих их литературных сведениях (Загуляев, 1969; Ефремов, Машенко, 1974; Шерниязова, 1975, 1975a; Friese, 1960, 1962; Moriuti, 1977). Ниже дан перечень растений, к которым приурочены гусеницы палеарктических видов горностаевых молей рода *Yponomeuta* \*:

Расшифровка различных форм взаимодействия растений и чешуекрылых-фитофагов необходима для выявления закономерностей, обеспечивающих сбалансированность сообществ в биогеоценозах. Процессы взаимной адаптации имеют место, как у фитофагов, так и у их растений-хозяев (Лекавичюс, 1986; Vock, 1979). Стремление проникнуть в сущность этих процессов привело к возникновению гипотезы сопряженной эволюции (коэволюции). В последние десятилетия рядом исследователей (Рафес, 1980; Родин, 1991; Feeny, 1975; Schoenhoven et al., 1977; Swain, 1977; Hendrikse, Vos-Bünnemeyer, 1987; Fung, 1989; Saxena, Tikku, 1990; Berenbaum, 1991; Kooi, Water, Herrebout, 1991) предприняты серии экспериментальных разработок (с применением новейших приборов и современной методики), касающиеся проблемы сопряженной эволюции, а том числе коэволюции горностаевых молей и их кормовых растений. Полученные результаты (на примере рода *Yponomeuta*) с соответствующими авторскими интерпретациями опубликованы в Нидерландах в специальных монографических выпусках издания «*Studies in Yponomeuta*» (v. 1—10, 1980—1990, Leiden) и вследствие своей раритетности мало доступны для наших лепидоптерологов. Между тем, сведения, касающиеся гипотезы сопряженной эволюции применительно к рассматриваемой хозяйственно важной группе микрочешуекрылых и трофи-

\* Названия растений и их семейств приведены по следующим справочным изданиям: Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР.— М.: Сов. наука, 1957.— 741 с.; Ворошилов В. Н. Определитель растений Советского Дальнего Востока.— М.: Наука, 1982.— 672 с.; Никитин В. В., Гельдиханов А. М. Определитель растений Туркменистана.— Л.: Наука, 1988.— 680 с.

Кормовое растение	Фитофаг
<b>Сем. Celastraceae—Бересклетовые</b>	
<i>Evonymus europaea</i> L. — бересклет европейский, <i>E. verrucosa</i> — бересклет бородавчатый	<i>Y. cognatellus</i> (Hb) — бересклетовая горностаевая моль, <i>Y. irrorellus</i> (Hb.) — пятнистая горностаевая моль, <i>Y. plumbellus</i> , Schiff. — свинцовая горностаевая моль
<i>E. alata</i> (Thunb.) Sieb.— бересклет крылатый	<i>Y. catharotis</i> Meyr., <i>Y. zagulajevi</i> Gersh., <i>Y. polystigmellus</i> (Feld.), <i>Y. kanaiellus</i> Mats.
<i>E. oxiphylla</i> Mig. — бересклет остролистый	<i>Y. polystictus</i> Butl., <i>Y. eurinellus</i> Zag., <i>Y. montanatus</i> Mrt.
<i>E. maackii</i> Rupr. — бересклет Маака	<i>Y. polystictus</i> Butl., <i>Y. refrigeratus</i> (Meyr.)
<i>E. pauciflora</i> Maxim.— бересклет многоцветковый	<i>Y. pauciflore</i> Efr.
<i>E. sieboldiana</i> Blume — бересклет Зибольда	<i>Y. polystictus</i> Butl., <i>Y. spodocrossus</i> Meyr., <i>Y. tokyonellus</i> Mats., <i>Y. osakae</i> Mrt., <i>Y. mayumivorellus</i> (Mats.)
<i>E. macroptera</i> Rupr.— бересклет большескрылый	<i>Y. spodocrossus</i> (Meyr.)
<i>E. fortunei</i> (Turczaninow)	<i>Y. meguronis</i> (Mats.), <i>Y. mayumivorellus</i> Mats., <i>Y. bipunctellus</i> (Mats.)
<i>E. japonica</i> Thunb.— бересклет японский	<i>Y. meguronis</i> (Mats.)
<i>E. sp.</i>	<i>Y. anaticus</i> (Str.), <i>Y. yanagawanus</i> (Mats.)
<i>Celastrus orbiculata</i> Thunb.	<i>Y. sociatus</i> Mrt.
<b>Сем. Rosaceae — Розаные</b>	
<i>Radus racemosa</i> Schneid.— черемуха обыкновенная, <i>P. asiatica</i> Kom.— черемуха азиатская, <i>Sorbus aucuparia</i> L.— рябина обыкновенная	<i>Y. evonymellus</i> (L.) — черемуховая горностаевая моль
<i>Malus domestica</i> Borkh.— яблоня домашняя, <i>M. praecox</i> Borkh.— яблоня ранняя, <i>M. sieversii</i> M. Roem.— яблоня Сиверса, <i>M. sylvestris</i> Mill.— яблоня лесная	<i>Y. malinellus</i> (Zell.) — яблонная горностаевая моль, <i>Y. padellus</i> (L.) — плодовая горностаевая моль
<i>M. sieboldii</i> (Regel) Rehd.— яблоня Зибольда, <i>M. palasiana</i> Juz.— яблоня Палласа, <i>M. pumila</i> (Mill.)— яблоня низкая (райская)	<i>Y. orientalis</i> Zag.— восточная горностаевая моль
<i>Cerasus mahaleb</i> Mill.— вишня магалейская (антипка), <i>C. fruscosa</i> (Pall.) Wagon.— вишня степная	<i>Y. mahalebella</i> Gn.— магалейская горностаевая моль
<i>C. verucosa</i> Nevski— вишня красноплодная, <i>C. vulgaris</i> Mill.— вишня обыкновенная, <i>C. avium</i> Moench.— черешня, <i>Amygdalus bucharica</i> Korsh.— миндаль бухарский, <i>A. communis</i> L.— миндаль обыкновенный, <i>Cotoneaster microcarpa</i> (C. A. Mey.) Boiss.— кизильник мелкоплодный, <i>C. melano-carpa</i> Lodd.— кизильник черноплодный, <i>C. nummulariodes</i> Rojak.— кизильник монетовидный, <i>C. nummularius</i> P. et M.— кизильник монетный, <i>Crataegus monogyna</i> Jack.— боярышник однопестичный, <i>Cydonia oblonga</i> Mill.— айва	<i>Y. padellus</i> (L.) — плодовая горностаевая моль

Кормовое растение	Фитофаг
обыкновенная, <i>Prunus cerasifera</i> Ehrh. — алыча, <i>P. domestica</i> L. — слива домашняя, <i>P. institia</i> L. — тернослива, <i>P. stepposa</i> Kotov — слива степная, <i>P. spinosa</i> L. — терн, <i>Pyrus communis</i> L. — груша обыкновенная, <i>P. bucharica</i> L. — груша бухарская, <i>Sorbus aucuparia</i> L.	
<i>Crataegus korolkowii</i> L. Ненгу — боярышник Королькова, <i>C. songarica</i> C. Koch — боярышник джунгарский, <i>C. turkestanica</i> Rojark. — боярышник туркестанский	<i>Y. meridionalis</i> Gersh. — южная горностаевая моль
Сем. Salicaceae — Ивовые	
<i>Salix alba</i> (L.) — ива белая (ветла), <i>S. fragilis</i> L. — ива ломкая	<i>Y. rorellus</i> (Hb.) — ивовая горностаевая моль
<i>S. oxycarpa</i> Andr. — ива остроплодная	<i>Y. albonigratus</i> Gersh.
<i>S. canariensis</i> C. Smith ex Link — ива канарская, <i>Populus alba</i> L. — тополь серебристый	<i>Y. gigas</i> (Rbl.)
Сем. Rhamnaceae — Крушиновые	
<i>Rhamnus cathartica</i> L. — крушина слабительная (жостер)	<i>Y. rhamnellus</i> Gersh. — крушинная горностаевая моль
Сем. Crassulaceae — Толстянковые	
<i>Sedum telephium</i> Z. — заячья капуста (очиток)	<i>Y. vigintipunctatus</i> Retz. — двадцатичечная горностаевая моль

чески связанных с ними растений, интересны в теоретическом и прикладном аспектах, поскольку могут быть использованы в целях защиты и сохранения фитоценозов. Поэтому целесообразно привести краткий обзор исследований, посвященных этому вопросу, с рассмотрением вытекающих из полученных результатов трактовок указанной гипотезы.

Гипотеза сопряженной эволюции (коэволюции) бабочек и их кормовых растений была сформулирована Эрлихом и Рэвенем (Ehrlich, Raven, 1964) на основании данных детального исследования трофических связей чешуекрылых-фитофагов и заключается в следующем. В результате случайных мутаций и рекомбинаций (генов) растения начинают синтезировать химические вещества, не связанные с метаболическим процессом или образующиеся как побочные продукты метаболизма. Эти вещества иногда оказываются вредными или ядовитыми для многих гусениц фитофагов, но некоторые виды чешуекрылых смогли приспособиться к питанию такими вторичными веществами. Как считают указанные авторы, по мере эволюции растений параллельно эволюционировали трофически приуроченные к ним фитофаги, часто отдаляясь от исходных видов. Д. Пиментель (Pimentel, 1968), характеризуя понятие коэволюции, использовал выражение «генетическая обратная связь», считая, что последняя обуславливает гомеостаз популяции.

Гипотеза сопряженной эволюции была критически воспринята некоторыми исследователями. Так, Г. А. Виктор (1971) утверждал, что взаимозависимость фитофагов от кормовых растений — редкий случай. Т. Суэин (Swain, 1977) считал, что возникновение разнообразия химических свойств растений было ответом на воздействие на них растительноядных организмов, не родственных насекомым. По мнению неко-

торых авторов (Futuyma, 1983; Janzen, 1980), коэволюция в ассоциации растение — насекомое отсутствует или ограничена редкими случаями.

Тем не менее, в настоящее время рассматриваемую гипотезу можно считать общепринятой, поскольку, как будет показано далее, отечественными и зарубежными учеными получены экспериментальные данные, говорящие в пользу сопряженной эволюции между растениями и насекомыми-фитофагами и в частности, чешуекрыльми.

В России впервые действие химических веществ хлорофиллоносных частей растений на гусениц волнянок отметил И. В. Кожанчиков (1950). Взаимодействие фитофага и растения (изменения в процессах фотосинтеза, степень регенерации листьев, биохимические реакции) исследовали ряд отечественных специалистов (Рафес и др., 1972; Рафес, Соколов, 1976). П. М. Рафес (1980, с. 44—45) так подытожил результаты указанной серии экспериментов: «Именно к коэволюционным явлениям следует отнести тот факт, что у определенных видов потребителей, в частности, фитофагов, закрепилось питание определенными кормами. Правда, выявились полифаги, которые питаются многими, но все же не любыми видами пищи, выработалась и олиго-, и даже монофагия».

На современном этапе рассматриваемой проблеме посвящены работы С. Фунга (Fung, 1989). После многократных экспериментов с горностаевыми молями рода *Yponomeuta* исследователь сделал вывод, что важным фактором, способствовавшим пищевой специализации гусениц, является биохимическое сходство их кормовых растений. Так, ненасыщенные лактоны обнаружены у бересклетовой и двадцатиточечной горностаевых молей, трофически связанных с этими растениями. Таким образом, гусеницы родственных видов и растения, которыми они питаются, имеют в своем составе сходные химические вещества, в том числе тождественные пищевые аттрактанты. В этом аспекте интересны исследования, касающиеся вкусовой рецепции у морфологически трудно различимых видов: *Y. evonymellus* (L.), *Y. cognatellus* (Hb.), *Y. malinellus* (Zell.), *Y. rorellus* (Hb.) (Schoonhoven et al., 1977). У гусениц последнего возраста перечисленных видов определяли вкусовую хеморецепцию в латеральных и медиальных клетках максиллярных сенсилл с помощью электрофизиологического метода. Все изученные виды имели различные хеморецепторные аппараты. Первые три вида, трофически связанные с розоцветными, имели сходные сорбитол-рецепторы. Дронгелен (Drongele, 1979) после детального исследования морфологических особенностей сенсилл ротового аппарата взрослых гусениц обнаружил, что у горностаевых молей поведенческие видовые различия выражены предпочтением разных кормовых растений. Этот вывод подтверждается разнообразием химического состава растений, и, в частности, наличием видоспецифических фাগостимуляторов.

Полученные данные служат экспериментальным доказательством утверждения А. М. Герасимова (1941) о существовании закономерности между «вкусовой» специализацией гусениц, с одной стороны, и химизмом растений, с другой. В свою очередь, у кормовых растений вырабатываются специфические механизмы приспособления для защиты от повреждения гусеницами хлорофиллоносных тканей. Установлено (Рафес и др., 1972; Гершензон, 1978), что в процессе объедания листы возрастает приток света к листьям вследствие изреживания кроны, и увеличивается количество углекислоты за счет дыхания гусениц. Эти факторы стимулируют активность хлоропластов, обуславливая их гиперфункцию в поврежденной листе.

Рассмотренные факты в определенной степени подтверждают наличие коэволюционных явлений на уровне локальных популяций, согласуясь с мнением И. И. Шмальгаузена (1946) о том, что популяция

есть основная единица эволюции. Анализируя изложенные сведения, можно предположить, что у видов рода *Yponomeuta* существующие трофические связи формировались и закреплялись при участии специфических процессов сингенеза.

- Викторов Г. А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых // Зоол. журн.— 1971.— 50, вып. 3.— С. 361—372.
- Герасимов А. М. Классификация молей семейства Yponomeutidae и их кормовые растения // Изв. Высш. курсов прикладн. зоологии и фитопатологии.— 1941.— 12.— С. 207—221.
- Гершензон З. С. Горностаевые моли в фитоценозах Хомутовской степи // Почвенно-биогеоценологические исследования в Приазовье.— М.: Наука, 1978.— Вып. 3.— С. 102—110.
- Гершензон З. С. Список горностаевых молей (Lepidoptera, Yponomeutidae) фауны СССР // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва.— 1986.— 67.— С. 10—19.
- Ефремов В. Ф., Мащенко Н. В. Горностаевая моль (*Nordmaniana trachydelta* Meug., 1931) — новый вид ля фауны СССР // Биол. сб. Благовещен. пединститута.— Благовещенск: Хабаровское книжн. изд-во, 1974.— С. 3—9.
- Загуляев А. К. Новые виды горностаевых молей рода *Yponomeuta* Latr. (Lepidoptera, Yponomeutidae) с Дальнего Востока // Энтомол. Обзорение.— 1969.— 48, № 1.— С. 192—198.
- Кожанчиков М. В. Насекомые чешуекрылые. Волнянки (Orgyidae).— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950.— 582 с.— (Фауна Украины; Т. 12).
- Лежачиус Э. К. Элементы общей теории адаптации.— Вильнюс: Моклас, 1986.— 273 с.
- Рафес П. М. Об экологической нише растительноядных лесных членистоногих // Фитофаги в растительных сообществах.— М.: Наука.— 1980.— С. 43—64.
- Рафес П. М., Гиненко Ю. И., Соколов В. К. О взаимодействии дерева и листогрызущих насекомых // Бюл. МОИП. Отд. биол.— 1972.— № 6.— С. 8—19.
- Рафес П. М., Соколов В. К. О взаимодействии фоновых вредителей с кормовым деревом // Докл. АН СССР.— 1976.— 228, № 1.— С. 246—247.
- Родин С. Н. Идея коэволюции.— Новосибирск: Наука, 1991.— 270 с.
- Шернязова Р. М. Эколого-фаунистический обзор низших чешуекрылых розоцветных плодовых и шиповника южного склона Гиссарского хребта // Энтомология Таджикистана.— Душанбе: Дониш, 1975.— С. 165—175.
- Шернязова Р. М. К фауне и экологии низших чешуекрылых южных склона Гиссарского хребта // Там же.— С. 187—190.
- Шмалгаузен И. И. Факторы эволюции.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946.— 396 с.
- Beck S. D. Resistance of plants // Ann. Rev. Entomol.— 1965.— 10.— P. 207—232.
- Berenbaum M. R. «Coevolution» between parsnip webworms and wild parsnips: Should the «co» go? // Insects-Plants'89: Proc. 7th Int. Symp. Insect-Plant Relationships, Budapest, July 3—8, 1989.— Budapest, 1991.— P. 331—336.
- Bock W. J. The synthetic explanation of macroevolutionary change a reductionistic approach // Butl. Carnegie. Mus. Natur. hist.— 1979.— N 13.— P. 20—69.
- Drongelen W. van. Contact chemoreception of host plant specific chemicals in larvae of various *Yponomeuta* species (Lepidoptera) // J. Compar. Physiol.— 1979.— A134, N 3.— P. 265—279.
- Ehrlich P. R., Raven P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution // Evolution.— 1964.— 18, N 4.— P. 586—608.
- Feeny P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores // Coevolution of animals and plants.— London: Univ. Texas Press, 1975.— P. 3—19.
- Friese G. Revision der paläarktischen Yponomeutidae unter besonderer Berücksichtigung der Genitalien // Beitr. zur Entomol.— 1960.— 10, N 1/2.— S. 1—131.
- Friese G. Beitrag zur kenntnis ostpaläarktischen Yponomeutidae (Lepidoptera) // Beitr. zur Entomol.— 1962.— 12, N 3/4.— S. 299—331.
- Fung S. Y. Comparative chemical analyses of small ermine moths (Lepidoptera: Yponomeutidae) and their hostplants // Studies in Yponomeuta.— Leiden, 1989.— 8.— 99 p.
- Futuyma D. J. Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects // Herbivorous Insects.— New York: Acad. Press, 1983.— P. 227—244.
- Hendrikse A., Vos-Bünnemeyer E. Role of hostplant stimuli in sexual behaviour of small ermine moths (*Yponomeuta*) // Ecol. Entomol.— 1987.— 12.— P. 363—371.
- Janzen D. H. When is it coevolution? // Evolution.— 1980.— 34.— P. 611—612.
- Kooi R. E., van de Water T. P. M., Herrebout W. M. Food-acceptance by a monophagous and an oligophagous insect in relation to seasonal changes in host-plant suitability // Entomol. Exp. Appl.— 1991.— 59.— P. 111—122.
- Moriuti S. Fauna Japonica, Yponomeutidae s. lat. (Insecta: Lepidoptera).— Tokyo: Keigaku Publishing Co., 1977.— 327 p.
- Pimentel D. Population regulation and genetic feedback // Science.— 1968.— 159.— P. 1432—1437.

- Saxena B. P., Tikku K.* Impact of natural products on the physiology of phytophagous insects // Proc. Indian Acad. Sci. Anim. Sci.—1990.—99, N 3.—P. 185—198.
- Schoonhoven L. M., Trampler N. M., van Dronghelen W.* Functional diversity in gustatory receptors in some closely related Yponomeuta species (Lep.) // Neth. Journ. Zool.—1977.—27.—P. 287—291.
- Swain T.* Secondary compounds as protective agents // Ann. Rev. Plant Physiol.—1977.—28.—P. 479—501.

Институт зоологии АН Украины  
(252601 Киев)

Получено 03.09.92

ТРОФІЧНІ ЗВ'ЯЗКИ ПАЛЕАРКТИЧНИХ ВИДІВ ГОРНОСТАЄВИХ МОЛЕЙ РОДУ YPONOMEUTA (LEPIDOPTERA, YPONOMEUTIDAE). GERSHENSON Z. S.—VESTN. ZOOL., 1994, № 1.—Вперше подано перелік рослин, з якими трофічно пов'язані гусениці палеарктичних видів роду *Yponomeuta* Latr. Розглянута гіпотеза коєволюції цих лускокрилих та їх кормових рослин в світлі сучасних досліджень.

TROPHIC CONNECTIONS OF PALAEARCTIC SMALL ERMINE MOTH GENUS YPONOMEUTA (LEPIDOPTERA, YPONOMEUTIDAE). GERSHENSON Z. S.—VESTN. ZOOL., 1994, N 1.—A list of larval host plants of Palaearctic small ermine moth species of the genus *Yponomeuta* is given for the first time. A co-evolution, hypothesis of these lepidopterans and their host plants is considered on the recent data.

Окончание. Начало см. с. 17.

- Trombidiformes, Acaridae  
*Michaelopus annae* Sevastianov et Kivganov — 2 : 25
- Trombidiformes, Tydeidae  
*Lorryia polygonata* Kulczycki — 3 : 63.
- Parasitiformes, Phytoseiidae  
*Amblyseius perspectus* Kolodochka — 2 : 21.
- Litoseius* Kolodochka (*Anthoseius* subg.; типовой вид: *A. (L.) spectatus* Kolodochka — 2 : 22) — 2 : 22.
- Anthoseius (Amblydromellus) ponticus* Kolodochka — 6 : 22.
- A. (A.) betulae* Kolodochka — 6 : 24.
- Parasitiformes, Ereyetidae  
*Lawrencarus eweri dahuricus* Zabłudovskaja — 3 : 66.
- ORIBATEI  
*Eobrachychthonius setus* Sergienko — 6 : 28.
- Papillacarus akimovi* Sergienko — 6 : 29.
- Hopliphthiracarus meridionalis* Sergienko — 6 : 30.
- Chamobates michelcici* Pavlitshenko, nom. subst. pro *C. incisus* Michelcic, 1957, non Hammen, 1952.— 3 : 41.
- ARANEI  
*Tegenaria spasskyi* Guryanova — 6 : 13.
- Titanoeca ukrainica* Guryanova — 6 : 16.
- Dactylopisthes ukrainensis* Evtushenko — 5 : 79.
- PISCES, Percidae  
*Dengizperca* Shcherbukha (*Perca* subg.; типовой вид: *Perca schrenkii* Kessler, 1874) — 3 : 25.
- REPTILIA, Viperidae  
*Vipera lebetina cernovi* Chikin et Shcherbak — 6 : 45.
- MAMMALIA  
Rodentia, Cricetidae  
*Ischimomyini* Topachevsky et Nesin (*Cricetidae* trib.) — 1 : 29.