

Экологические и морфологические адаптации зимних пядениц
Cheimoptena pennigera Danilevsky и *Desertobia nocturna* Viidalepp
(Lepidoptera, Geometridae) к условиям суббореальной
песчаной пустыни

Ecological and morphological adaptations of the winter moths
Cheimoptena pennigera Danilevsky and *Desertobia nocturna*
Viidalepp (Lepidoptera, Geometridae) to the environment
of subboreal sandy desert

Е.А. Беляев*, В.А. Кривоухатский**, М.И. Фалькович***
E.A. Beljaev*, V.A. Krivokhatskii**, M.I. Falkovich***

* Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100-летия Владивостока 159, Владивосток 690022 Россия. E-mail: beljaev@ibss.dvo.ru.

* Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Prosp. 100-letiya Vladivostoka 159, Vladivostok 690022 Russia.

** Зоологический институт РАН, Университетская набережная 1, Санкт-Петербург 199034 Россия. E-mail: myr@pochta.ru.

** Zoological Institute, Universitetskaya naberezhnaya 1, St. Petersburg 199034 Russia.

*** Просп. Большевиков 25, кв. 105, Санкт-Петербург 193232 Россия.

*** Prosp. Bolshevikov 25, flat 105, St. Petersburg 193232 Russia.

Ключевые слова: Geometridae, *Cheimoptena*, *Desertobia*, зимние пяденицы, экология, морфология, суббореальная пустыня.

Key words: Geometridae, *Cheimoptena*, *Desertobia*, winter moths, ecology, morphology, subboreal desert.

Резюме. В статье описаны и рассмотрены особенности экологической и морфологической адаптации зимних пядениц *Cheimoptena pennigera* Danilevsky и *Desertobia nocturna* Viidalepp (Lepidoptera, Geometridae) к условиям песчаной пустыни Восточные Каракумы (Туркменистан). Проведено сравнение адаптаций этих видов с зимними пяденицами из других пустынь Голарктики (*Desertobia heloxytonia* Хуе из пустыни Гурбантунгут в Северо-Западном Китае и *Tescalsia gilianata* Ferguson из пустыни Мохаве на юго-востоке Калифорнии). Установлено, что адаптация имаго пядениц к зимним экологическим условиям пустынь умеренного пояса состоит в развитии большого разнообразия конкретных экологических и морфологических специализаций у разных видов, общими из которых являются редукция крыльев у самок, большая глубина залегания в грунте диапаузирующих куколок и развитие морфологических приспособлений для преодоления толщи грунта при отрождении бабочек из куколок. Предполагается, что уникальное для пядениц жилкование крыльев самцов *Ch. pennigera* обусловлено генетическим механизмом, аналогичным редукции крыльев у самок некоторых зимних пядениц. В качестве компенсации утраты самками способности к полету у самцов и гусениц развиваются сложные поведенческие механизмы преодоления ограниченной расселительной способности самок, различные у разных видов: активное расползание самок и гусениц от мест отрождения, форезия ветром молодых гусениц на шелковинах, разделение самцов и самок по срокам выхода из куколок, способствующее

разлету самцов от мест отрождения. Кроме функции расселения, эти механизмы могут быть направлены на перемешивание генома популяций с целью преодоления угрозы инбридинга. На основании строения гениталий самцов (наличие шиповатой маники и хорошо выраженного калькара на юксте) рода *Tescalsia* Ferguson, 1994 (Larentiinae) предложено рассматривать в трибе Xanthorhoini.

Abstract. The article describes and discusses features of ecological and morphological adaptation of winter moth *Cheimoptena pennigera* Danilevsky and *Desertobia nocturna* Viidalepp (Lepidoptera, Geometridae) to environment of sandy desert East Karakum (Turkmenistan). A comparison of these species with adaptations of winter moth from other Holarctic deserts (*Desertobia heloxytonia* Xue from Gurbantungut Desert in northwestern China and *Tescalsia gilianata* Ferguson from the Mojave Desert in southeastern California) is made. Found that adaptation of the moths to the winter environment of the temperate deserts consists in the development of a wide variety of specific ecological and morphological specializations in different species, common of which are the reduction in the female wings, large depth in the soil of diapausing pupae and the development of morphological adaptations for overcome soil mass by moth hatching from pupae. It is assumed that unique for Geometridae wing venation in male of *Ch. pennigera* is caused by genetic mechanism similar to the reduction of the wings in females of some winter geometrids. As compensation for the loss of the ability of females to fly, males and caterpillars develop com-

plex of behavioral mechanisms to overcome the limited spreading ability of females, different in different species: the active crawling off the hatching places of females and larvae, ballooning of young caterpillars on silky, separating of males and females by periods of hatching from pupae that promotes the spreading of males from hatching places. Besides the function of spreading, these mechanisms can be directed to mixing of the genome in populations to overcome the threat of inbreeding. Based on the structure of the male genitalia (spined manica and well developed calcar on juxta) the genus *Tescalsia* Ferguson, 1994 (Larentiinae) is proposed to associate with the tribe Xanthorhoini.

Введение

Экологическая группа зимних пядениц (Lepidoptera, Geometridae) привлекает внимание исследователей особенностями экологии и морфологии, которые обусловлены активностью имаго в холодное время года. Для этих бабочек характерен набор гомопластических признаков («синдром зимней пяденицы»), мозаично распределённых у различных представителей группы. У имагинальной стадии в него входят потеря способности к питанию, та или иная степень редукции крыльев у самок, сопровождающаяся утратой ими способности к полёту, приобретение длинного опушения тела, развитие очень широких перистых усов у самцов, развитие своеобразного просвечивающего чешуйчатого покрова на крыльях, уменьшение размеров тимпанальных органов и ряд других особенностей [Beljaev, 2000]. Наибольшее разнообразие в группе зимних пядениц наблюдается в теплоумеренной и полусубтропической природных зонах Голарктики, а наибольшее своеобразие — в аридных и семиаридных экосистемах. Среди них известно несколько опасных вредителей лесов, городских насаждений и садовых культур: пяденица обдирало — *Erannis defoliaria* (Clerck, 1759), пяденица Якобсона — *Erannis jacobsoni* Djakonov, 1926, зимняя пяденица — *Operophtera brumata* (Linnaeus, 1758), пяденица-шелкопряд волосистая — *Lycia hirtaria* (Clerck, 1759) и ряд других видов. По типу жизненного цикла пустынных зимних пядениц можно отнести к группе чешуекрылых с таким типом эстивации, когда сформировавшиеся осенью в куколке бабочки не покидают куколочную оболочку до 3 недель и более, пока не начнутся заморозки; отрождение бабочек начинается при первом потеплении [Фалькович, 1979].

В данной работе на примере популяций из Репетекского заповедника (республика Туркменистан, Восточные Каракумы) рассматривается экология двух малоизвестных пустынных среднеазиатских видов пядениц, адаптированных к активности имаго в холодные сезоны года, а также их морфологические специализации к данным условиям. Гусеницы обоих видов трофически связаны с белым саксаулом (*Haloxylon persicum*), а бабочки приобрели настолько глубокую морфологическую специализацию, что их систематическое положение остается дискуссионным до сих пор.

Первый вид, *Cheimoptena pennigera* Danilevsky, 1969, распространён в пустынях Узбекистана, Турк-

менистана и юга Казахстана и представляет монотипический род *Cheimoptena* Danilevsky, 1969. Он имеет очень своеобразный облик самцов, далеко уклоняющийся от типичного для пядениц. Самцы чрезвычайно узкокрылы, с очень широкой бахромкой по внешнему краю крыльев, с огромными перистыми усами и очень длинным опушением тела (рис. 1, 2). Самки полностью бескрылы, покрыты редкими длинными волосовидными чешуйками и имеют характерный притуплённый выступ на вершине брюшка (рис. 3–5).

Второй вид, *Desertobia nocturna* Viidalepp, 1989, описан из Туркменистана вместе с олиготипическим родом *Desertobia* Viidalepp, 1989, включающим ещё два вида: *Desertobia kozlovae* Viidalepp, 1989 из Центральной Гоби в Северном Китае и *Desertobia heloxylonia* Xue, 2006 из пустыни Гурбантунгут в Северо-Западном Китае. Самцы *D. nocturna* отличаются просвечивающими слегка зауженными крыльями и имеют внешний облик, типичный для пядениц зимней экологической группы (рис. 8, 9). Самки имеют короткие рудименты крыльев, длинные конечности и сравнительно гладкие покровы (рис. 10, 11).

В статье приняты следующие сокращения: ЗИН (ZIN) — Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург (Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg).

Материалы и методы

Стационарные исследования типовых популяций обоих видов проводились в Репетекском биосферном заповеднике (Восточные Каракумы) Туркменской ССР (ныне республики Туркменистан) в 1979–1983 гг. В Репетекском заповеднике с 1912 г. охранялись естественные песчано-пустынные ландшафты с биоценозами белого саксаула в незакреплённых песках на барханных грядах и чёрного саксаула (*Haloxylon aammmodendron*) в межбарханных понижениях на закреплённых песках. Важным отличием этих ценозов является характер поверхности песка: рыхлый, переважаемый ветрами в белосаксаульниках и плотный, преимущественно связанный корочкой пустынного мха *Tortula desertorum*, в межбарханных долинах с черным саксаулом. Такой перемежающийся ландшафт является динамичным, а песчаные гряды подвижны в исторические отрезки времени [Федорович, 1954]. Холодный сезон в Средней Азии соответствует двум фенологическим периодам — зиме и ранней весне [Фалькович, 1979]. В это время периодами идёт снег и местами надолго устанавливается снежный покров. Однако многие членистоногие животные, в том числе описываемые пяденицы, активны именно в эти периоды года.

Благодаря длительному существованию заповедника энтомофауна Репетека изучена относительно полно [Кривохатский, 1985]. Наблюдения за бабочками проводились на всей территории заповедника и охранной зоны; экспериментальное дерево было выбрано на песчаной гряде к востоку от усадьбы;

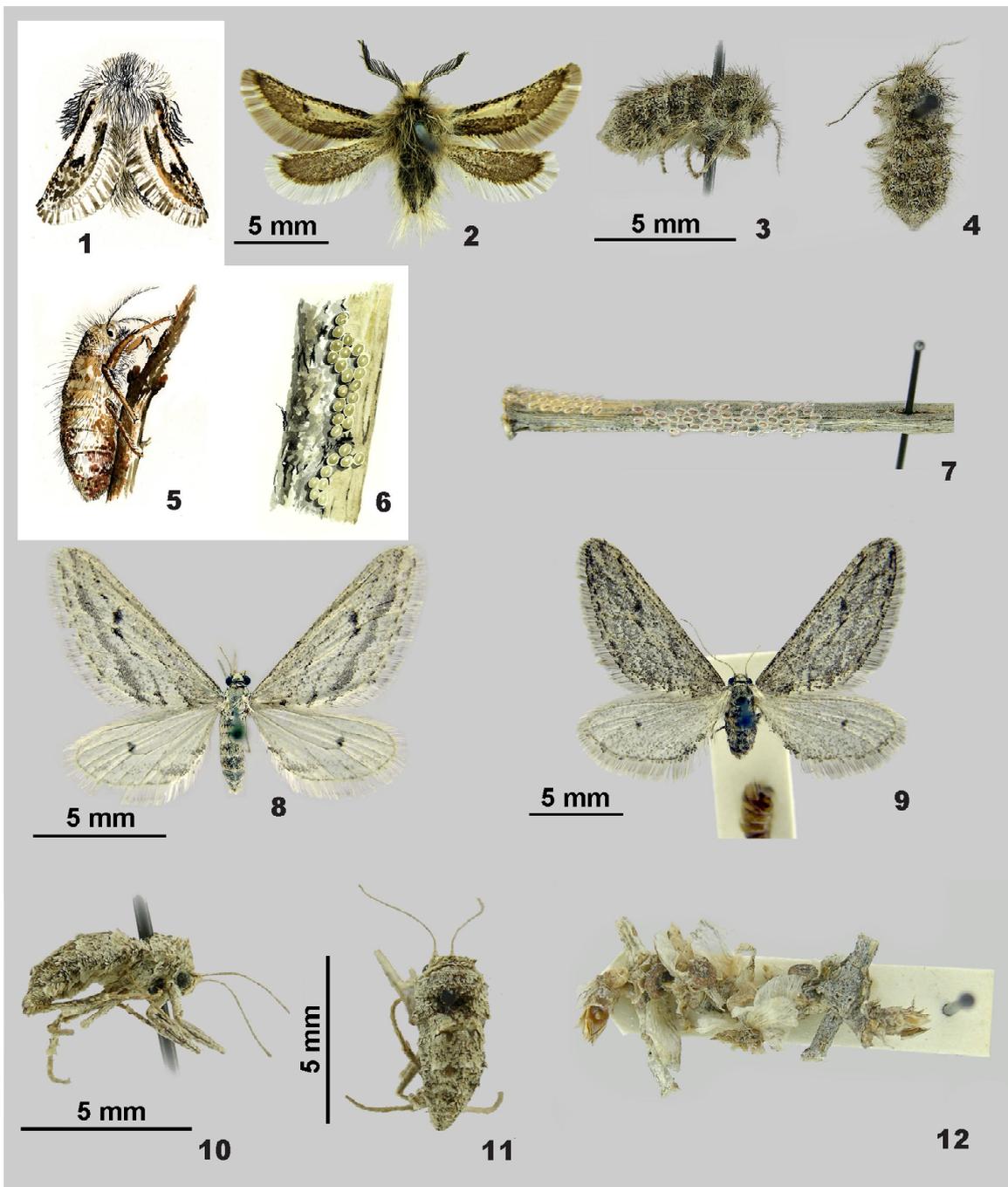


Рис. 1–12. 1–7: *Cheimoptena pennigera*. 1, 2 — самец в позе покоя (1), коллекционный экземпляр (2) из Репетека (ЗИН); 3–5 — самка: коллекционный экземпляр из Репетека, вид сбоку (3) и сверху (4) (ЗИН); естественный вид (5); 6, 7 — яйцекладка: естественный вид (6), пустые хорионы яиц (7) на веточке саксаула (ЗИН). Акварельные рисунки с живых насекомых В.А. Кривохатского, декабрь 1980, Репетек; фотографии Е.А. Беляева. 8–12: *Desertobia nocturna*. 8, 9 — самцы из Репетека с разной интенсивностью окраски крыльев (ЗИН), 10, 11 — самка из Репетека (10 — вид сбоку, 11 — вид сверху; ЗИН), 12 — пустые хорионы на соплодии саксаула (ЗИН). Фотографии Е.А. Беляева.

Figs 1–12. 1–7: *Cheimoptena pennigera*. 1, 2 — male: in the resting position (1), collection specimen (2) from Repetek (ZIN), 3–5 — female: collection specimen from Repetek, lateral view (3), dorsal view (4) (ZIN), natural appearance (5); 6, 7 — oviposition: natural appearance (6), empty chorions of eggs (7) on the twig of *Haloxylon* (ZIN). Watercolors with live insects by V.A. Krivokhatskii, in December 1980, Repetek, photos by E.A. Beljaev. 8–12: *Desertobia nocturna* Viidalepp 1989. 8, 9 — males from Repetek with different colour intensity of wings of (ZIN), 10, 11 — the female from Repetek (10 — lateral view, 11 — dorsal view; ZIN), 12 — empty chorions of eggs on the infructescence of *Haloxylon* (ZIN). Photos by E.A. Beljaev.



Рис. 13. Вольер для окукливания на песчаной гряде с белым саксаулом, 25.09.1980. Фото В.А. Кривоухатского.

Fig. 13. Aviary for pupation on sand ridge with *Haloxylon persicum*, 25.09.1980. Photo by V.A. Krivokhatskii.

светоловушка была установлена на стене лабораторного корпуса. Гусеницы для экспериментов собирались на белом саксауле на склоне гряды в южной части Центральной долины Репетекского заповедника и на окаймляющей её песчаной гряде вблизи центральной усадьбы.

Основной целью исследования было выяснение биологии развития уже описанной к тому времени *Ch. pennigera*. Однако сборы гусениц пядениц на саксауле в 1979 году показали, что вместе с *Ch. pennigera* в Репетеке на саксауле обитает и другой, неизвестный вид зимних пядениц. Гусеницы обоих видов оказались изменчивыми по окраске (от светло- до темно-зелёной), и надёжно отличать их в природных условиях не представлялось возможным. По этой причине для проведения экспериментов по фенологии мы использовали гусениц, полученных из известных кладок и выкормленных на изолированных ветвях саксаула в марлевых садках.

После предварительных полевых наблюдений и сборов 1979–1980 гг. был проведён природный эксперимент. В уркачиселиновом белосаксаульнике на крупной песчаной гряде Репетекского заповедника в апреле 1980 года под землей (на 1,5 м глубины) и на поверхности в квадрате со стороной 1,5 м отрезом двойного полиэтилена и полосами оргстекла было огорожено молодое дерево белого саксаула (рис. 13). На него высадили 250 гусениц *Ch. pennigera*, предварительно выведенных в садках из кладок, собранных в

зимний период в природе. 24.10.1980 дерево было спилено, и на его место был установлен вольер со стенками из полиэтилена и капроновой сетки (газа) размером 90x110 см. В декабре–январе 1980–1981 гг. во время вылета бабочек вольер просматривался через каждый час. В эти же сроки в природе и в лаборатории прослежено поведение 20 самок. Кроме того, были проведены тропления самок и учёты численности кладок в природе. В апреле экспериментальный садок под вольером был раскопан, а песок на глубину 1,5 м был просеян с целью поиска живых куколок, которых обнаружено не было.

Наблюдение за гусеницами проводилось в Репетеке в весенние периоды 1966 г., 1970–1972, 1979–1982 гг.; в 1980–1981 гг. около 300 гусениц воспитывались в лаборатории, часть полученных куколок проводили через искусственную холодную реактивацию в холодильнике при температуре +5 °С. В 1980–1983 гг. проводились и другие наблюдения за всеми стадиями развития *Ch. pennigera* в природе. Всего было изучено более 1000 бабочек, 200 кладок, 1000 гусениц и 100 куколок в природе и в эксперименте.

Второй вид зимних пядениц, по другим материалам из Репетека, много позже описал Я. Вийдалепп [1989] как *D. nocturna*. Наблюдения за этим видом не входили в первоначальные задачи исследования и проводились попутно, без экологических экспериментов. Поэтому полученные сведения по экологии *D. nocturna* менее детальны, чем по *Ch. pennigera*. Из-за трудности различения гусениц двух видов в природе мы смогли использовать только те экологические сведения, которые подтверждались выводением имаго, и ряд вопросов остался не решённым. В частности осталось невыясненным, способны ли в природе оба вида заселять одно и то же дерево, насколько жизнеспособны гусеницы, выкармливающиеся на чёрном саксауле или других растениях. Не описаны гусеницы, не выяснены и все вопросы сравнительной фенологии видов в Репетеке. Тем не менее, полученные сведения по экологии *D. nocturna* позволяют сравнить способы адаптации двух видов зимних пядениц к одинаковым условиям зимней пустыни.

Результаты и обсуждение

ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *CHEIMOPTENA PENNIGERA* DANILEVSKY, 1969

Известное распространение *Ch. pennigera* ограничено песчаными пустынями преимущественно Северного Турана; вид отмечен в Каракумах, Кызылкумах, Муюнкумах и Сары-Ишыкотреу в Туркменистане, Узбекистане и Казахстане; в качестве редкого вида эта пяденица занесена в Красную книгу республики Казахстан, ранее была включена в Красную книгу СССР.

Некоторые особенности биологии *Ch. pennigera* впервые были описаны А.С. Данилевским [1969]. В ходе экспериментов в холодильных камерах был установлен порог эффективных температур для разви-

тия яиц *Ch. pennigera*, который превышает +5°C, и выявлено отсутствие эмбриональной диапаузы. Было установлено, что бабочки *Ch. pennigera* имеют сравнительно высокий (для позднеосенних и ранневесенних пядениц) температурный порог активности — самки в эксперименте теряли подвижность и прекращали откладывать яйца при температуре +2–3 °C. На основании этих данных *Ch. pennigera* по типу цикла развития был отнесён к ранневесенним видам, с тем отличием от их типичных представителей, что выход бабочек стимулируется коротким периодом охлаждения куколок. Кроме того, был сделан вывод о том, что активность бабочек в природе возможна лишь за счёт нагрева прямыми солнечными лучами. Исходя из экологических условий мест сбора бабочек, было высказано предположение о трофической связи гусениц *Ch. pennigera* с белым саксаулом.

По нашим наблюдениям в условиях природного эксперимента в Репетекском заповеднике в 1980 г. первые бабочки (самцы и самки) *Ch. pennigera* появились 14 декабря — через день после первого зимнего дождя и ночного заморозка, и выход их продолжался до второй декады января (рис. 14). Выход имаго из почвы происходил всегда в дневное время — у самок с 10 до 15, у самцов с 12 до 15 часов, причём с ярко выраженным пиком в 14 часов (рис. 15), когда наблюдается самая низкая суточная влажность воздуха (до 30 %) и самая высокая суточная температура на поверхности почвы (до +20 °C).

У бабочек обнаружено две формы полёта. Поиск полёт самцов — медленный, небольшими кругами в нескольких сантиметрах над поверхностью почвы. Миграционный полёт осуществляется на высоте 2–3 м со скоростью примерно 3–5 м/сек. (судя по тому, что самцы легко отлавливались сачком в небыстром беге). С 30.XII.1981 г. по 9.I.1982 г. лёт самцов наблюдался почти ежедневно во всех биотопах, в том числе над снегом, а в солнечные часы — и при редком снегопаде.

Самки, в отличие от самцов, при выходе из почвы обязательно выбираются из пятна с растительным опадом под кроной саксаула на чистый песок. Передвижение их в опад затруднительно и очень медленно. При выходе на песок они ползут без остановок до первого лежащего на песке сучка. Скорость передвижения при этом значительно больше, чем при передвижении по опад, и составляет около 25 см/мин (измерения проводились с помощью линейки и секундомера). Самка метит достигнутый сучок точечными прикосновениями брюшка по всей длине, после чего устраивается с нижней стороны сучка, где он образует щель над поверхностью песка. Этот сучок является плацдармом для ожидания самца. Расстояние от выхода самки из песка до места ожидания самца обычно не превышает 0,5–3 м.

Найти самку не составляет труда с помощью простого тропления. Её следы на песке, напоминающие протекторы от игрушечных колес, совершенно сходны со следами взрослых самок иксодид *Hyalomma asiaticum* Schulze et Schlottke, 1930 (Acari: Ixodidae). Однако эти клещи в это время года не ходят, поэтому

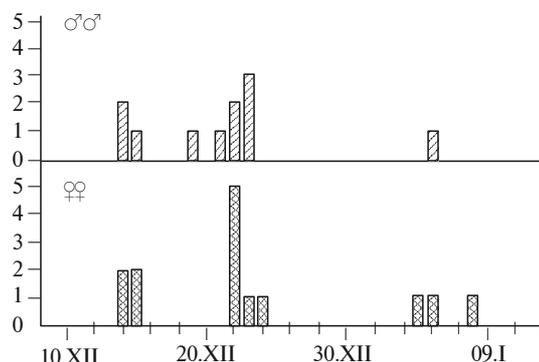


Рис. 14. Сроки выхода самцов и самок *Cheimoptena pennigera* в садке в природных условиях в 1980–1981 гг. По оси абсцисс — даты, по оси ординат — количество особей.

Fig. 14. Dates of hatching of males and females of *Cheimoptena pennigera* in rearing cage in natural conditions in 1980–1981. The abscissa — date, and the ordinate — number of individuals.

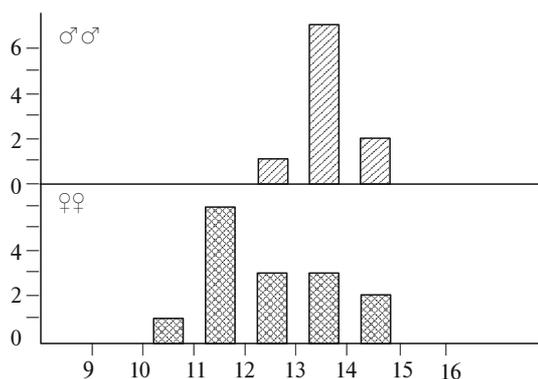


Рис. 15. Время выхода самцов и самок *Cheimoptena pennigera* из почвы в садке в природных условиях с 14.12.1980 по 08.01.1981 г. По оси абсцисс — время (часы), по оси ординат — количество особей.

Fig. 15. Time of emerging of males and females of *Cheimoptena pennigera* from soil in rearing cage in natural conditions in from 14.12.1980 up to 08.01.1981. The abscissa — time (hours), and the ordinate — number of individuals.

зимний след *Ch. pennigera* уникален. Поиск следов самок проводился на песчаных участках, в том числе на тропах и дорогах, пересекающих закреплённые пески с черносаксаульниками в межбарханных понижениях. Все самки и их следы были отмечены исключительно в белосаксаульниках на песчаных грядках и их склонах. Плотная поверхность почвы в черносаксаульниках, покрытая корочкой мха *T. desertorum*, для *Ch. pennigera* оказалась непроходимой. В этих сообществах чёрного саксаула лишь иногда в дневные часы нами регистрировались на полёте «заблудившиеся» самцы этого вида.

Время пребывания самки пяденицы на сучке ограничено временем ожидания самца и продолжительностью копуляции. Период виргильности самок

незначителен — в природе копуляция обычно начиналась в течение нескольких минут после выхода бабочки. В типичной ситуации спаривание происходит на месте, выбранном самкой, при этом самка неподвижна, а самец все время трепещет крыльями и может менять свое положение относительно самки. Полёта самца с самкой во время копуляции не наблюдалось. Иногда спаривание начиналось до выбора самкой плацдарма, в таком случае самка передвигалась уже с самцом до тех пор, пока не закреплялась на ближайшем сучке. Спаривание продолжается от 10 минут до 1 часа, после его окончания самец отпадает на песок в каталептическом состоянии, а самка обычно сразу покидает плацдарм. Повторного спаривания в природе не наблюдалось, но в лаборатории, при тесном содержании, как самцы, так и самки, в промежутке между кладками могли копулировать вторично. Новые самцы, подлетевшие к месту спаривания, тщательно обследуют плацдарм, но к паре не подходят и быстро улетают; возможно, при копуляции самец или самка вместо аттрактанта выделяет репеллент.

После копуляции самка уходит по песку от места спаривания на расстояние от 3 до 10 м в поисках подходящего сучка для откладывания яиц. Он обследуется так же, как и сучок для спаривания, но меток при этом не оставляется, и через 1–7 часов после копуляции самка начинает откладывать яйца на нижнюю часть сучка со скоростью 1–2 яйца в минуту. Самка может отложить все яйца разом, а может поменять место на сучке и даже переползти на другой. Обычно кладка яиц проходит в дневное время, но отмечалась и в сумерки. Ночью самка не активна, около 12 часов следующего дня возобновляет кладку на том же или на другом месте. Всего самка в природе делает от 1 до 5 кладок (в неволе — до 10). Яйца,

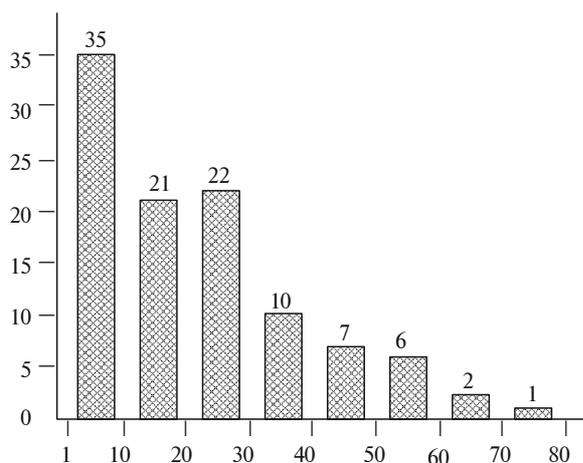


Рис. 16. Число яиц в кладках *Cheimoptena pennigera*, собранных в природе (январь 1981). По оси абсцисс — количество яиц в одной кладке, по оси ординат — количество кладок с данным количеством яиц в одной кладке.

Fig. 16. The number of eggs in clutches of *Cheimoptena pennigera*, collected in the nature (January 1981). The abscissa — the number of clutches with the number of eggs in one clutch, on the ordinate — number of eggs in one clutch.

продолговатые, слегка сплюснутые, матовые оливково-зелёные, располагаются неровными прерывистыми рядами, прямыми или изогнутыми (рис. 6, 7); при долгом лежании яйца становятся испачканными песком. В общей сложности откладывается 56 ± 15 яиц (данные по 9 самкам, прослеженным от начала до конца кладки в естественных условиях). Кладки, собранные в природе, содержали от 1 до 72 яиц. Соотношение числа кладок и количества яиц в одной кладке имеет вид пологой гиперболы (рис. 16). При этом прямые наблюдения показали, что прерывание кладки, сопровождающееся сменой веточки или хотя бы положением самки на избранном для кладки сучке, обычно вызывает не внешними тревожными факторами, а какими-то внутренними механизмами. Все кладки были отложены на сучках различных растений прошлогоднего или позапрошлого года диаметром от 0,1 до 4,2 см: чёрного саксаула (34 кладки), белого саксаула (33), эфедры (*Ephedra strobilacia*) (5), песчаной акации (*Ammodendron conollyi*) (5), черкеза Рихтера (*Salsola richteri*) (4), черкеза Палецкого (*Salsola paletziana*) (1), кандыма щетинистому (*Calligonum setosum*) (1), тамариска (*Tamarix ramosissima*) (1), а также на междоузлиях селина перистого (*Stipagrostis pennata*) (2). Таким образом, самка отыскивает подходящие места для кладки, руководствуясь исключительно диаметром отдельно лежащих сучков, не заботясь о поиске кормового растения для гусениц.

После кладки самка живет ещё несколько дней, при этом она остается сидящей на сучке последней кладки. Последние живые бабочки встречались в разные годы в первой – второй декаде февраля. Кладки, как и самки, в природе обнаруживались троплением. При нахождении следа самки исследователю было необходимо осмотреть оба сучка, в которые упирался след (входящий и исходящий). На нижней стороне любого из них обязательно обнаруживалась либо кладка, либо самка *Ch. pennigera*.

Выход гусениц из яиц зависит от температурных условий. В лаборатории при $+15-20^\circ\text{C}$ они выходят за 25–30 дней, в природе — значительно дольше: от 30 (выход в январе) до 80 (выход в марте) дней, причём отмечено, что развитие кладок, засыпанных перьевым песком, происходит на 10–20 дней дольше, чем расположенных открыто. Выход гусениц, как в лаборатории, так и в природе происходит в дневные часы. Гусеницы первого возраста очень подвижны и с момента выхода из яиц начинают активное расселение. При выпуске гусениц на линейку скорость их движения составила около 1 м в минуту. Эта скорость характеризует движение гусеницы по идеальной поверхности, в природе её движение замедляется различными препятствиями. Групповой эффект при миграции гусениц полностью отсутствует. Вопрос о том, какая часть гусениц выживает и достигает кормового растения, требует дальнейших исследований. Гусеницы первых возрастов легко переносят длительные заморозки и снегопады, случающиеся в Восточных Каракумах даже в марте (например, в 1982 г.).

Гусеницы начинают питаться раскрывающимися почками саксаула. В Репетеке раскрытие почек начинается с начала марта и происходит на разных растениях не синхронно. Гусеницы питаются днём; в покое и в случае опасности они вытягиваются и принимают характерную позу, напоминающую молодые побеги саксаула.

В первой декаде апреля взрослые докормившиеся гусеницы зарываются в песок (в природе это происходит в утренние часы), уходят на глубину 40–70 см (на этих глубинах были обнаружены куколочные экзувии в экспериментальном вольере после его раскопки), двигаясь, упрессовывают колыбельку, впоследствии превращающуюся в прочную капсулу. В колыбельке гусеница превращается в предкуколку. При задержке гусеницы на поверхности грунта и быстром превращении её в предкуколку, сама предкуколка зарывается в песок. Гусеницы и предкуколки уходят в почву, вбуравливаясь ритмичными толчками. По наблюдениям в длинных пробирках до создания колыбельки проходит не более 6 часов. Куколки появляются к концу апреля (наблюдения в Репетеке в пробирках), а зимой, после холодной реактивации, в них уже находится сформировавшаяся бабочка. Экспериментальная реактивация проводилась при +5 °С в течение 20–25 дней в сентябре, при её более коротких сроках или без реактивации все куколки погибли до формирования в них имаго.

Жизненный цикл *DESERTOBIA NOCTURNA* V ПДАЛЕПП, 1989

Известное распространение *D. nocturna* ограничено Восточными Каракумами (Репетек) и пустыней Кызылкум (урочище Жамансай). Мы допускаем, что этот вид представлен в пустынях Средней Азии значительно шире, однако не собран по причине ночного образа жизни бабочек в зимнее время.

Откладывание яиц самками *D. nocturna* в Репетеке нами наблюдалось только на белом саксауле, однако в центральной усадьбе заповедника большинство самок было собрано на стволах и ветвях чёрного саксаула. Кладки на плодах и кольцах на веточках белого саксаула собраны нами в природе и получены в природном эксперименте в марлевом садке на отдельной ветке с посаженными в него самками. Образцы кольцевых кладок по 16–25 яиц имеются в коллекции ЗИН (рис. 12). Яйца *D. nocturna* в кольце располагаются двумя рядами, иногда со сдвигами, они вытянутые, слегка сжатые, серебристые оливково-зелёные, сходные с яйцами *Ch. pennigera*.

А.С. Данилевский [1969] пишет о сборе А.К. Загуляевым в марте 1967 года на белом саксауле полувзрослых гусениц, морфологически сходных с гусеницами *Ch. pennigera* первого возраста. Эти гусеницы не были доведены до бабочки. Возможно, на самом деле это были гусеницы *D. nocturna*, поскольку здесь же А.С. Данилевский пишет о том, что на саксауле были найдены пустые хорионы яиц, «безусловно принадлежащие *Ch. pennigera*» (loc. cit.,

стр. 186). Как показано выше, самки *Ch. pennigera* не откладывают яйца на деревьях саксаула.

Отрождение гусениц *D. nocturna* нами наблюдалось только как случайное событие при их выходе из яиц, отложенных самкой при её гибели в лаборатории. Только что вылупившиеся гусеницы расплозались, проявляя отрицательный геотаксис, и, забравшись на выступающий предмет, выпускали паутинку, на которой зависали. Такое поведение может свидетельствовать о том, что для расселения вида используется форезия молодых гусениц с помощью ветра на паутинных нитях длиной 3–10 см.

В коллекции ЗИН имеются 2 самца и 6 самок, выведенных из гусениц, собранных М.И. Фальковичем в 1967–1969 гг. в Узбекистане в пустыне Кызылкум (урочище Жамансай) в начале – середине мая. На этикетках под бабочками указано, что гусеницы были собраны на *Haloxylon* (без указания вида), но затем докармливались до окукливания на *Calligonum* (без указания вида). Гусеницы окукливались с последней декады мая до середины июня того же года (в лаборатории в пробирках). Из полученных куколок в феврале – марте следующего года вышли бабочки (в Ленинграде в холодильнике). Судя по меньшим, по сравнению с собранными в природе, размерам бабочек, гусеницы были недокормлены; вероятно, джужгун не является оптимальным кормовым растением для гусениц данного вида.

Самцы и самки *D. nocturna* активны в ночное время и обладают выраженным положительным фототаксисом. По прямым наблюдениям в Репетеке, при высокой численности самцы летели на свет на протяжении всей ночи, самки тоже приманивались на свет, приходя на освещённый лампой участок стены дома. Расстояние от световолушки до ближайших зарослей белого саксаула составляло около 200 м, чёрный саксаул располагался рядом с освещённой стеной; вероятно, на свет самки приходили именно с этого куста. В дневное время самцы обнаруживались сидящими на нижней стороне стволов и валежника чёрного саксаула (конец февраля 1982 г.).

Регистрация самцов в природе заметно опережала начало регистрации самок — на месяц (1981 и 1983 гг.) или на 2 декады (1982 г.) (рис. 17; на диаграмме временной разрыв между последними отмеченными самцами и первыми самками не является информативным, поскольку окончание лёта самцов в природе не регистрировалось).

Представляет интерес сравнение выявленных особенностей биологии *D. nocturna* с недавно описанной биологией морфологически близкого вида — *D. heloxylonia*, распространённого в пустыне пустыни Гурбантунгут (Северо-Западный Китай) [Хуе et al., 2006; Ли et al., 2007]. Эта пяденица даёт вспышки массового размножения и может сильно повреждать естественные заросли и посадки саксаула. Для *D. heloxylonia* выяснено, что основным кормовым растением его гусениц является белый саксаул и менее привлекательными — чёрный саксаул и местные виды джужгуна (*Calligonum leucodadum* и *C. mongolicum*). Вид развивается в одном поколе-

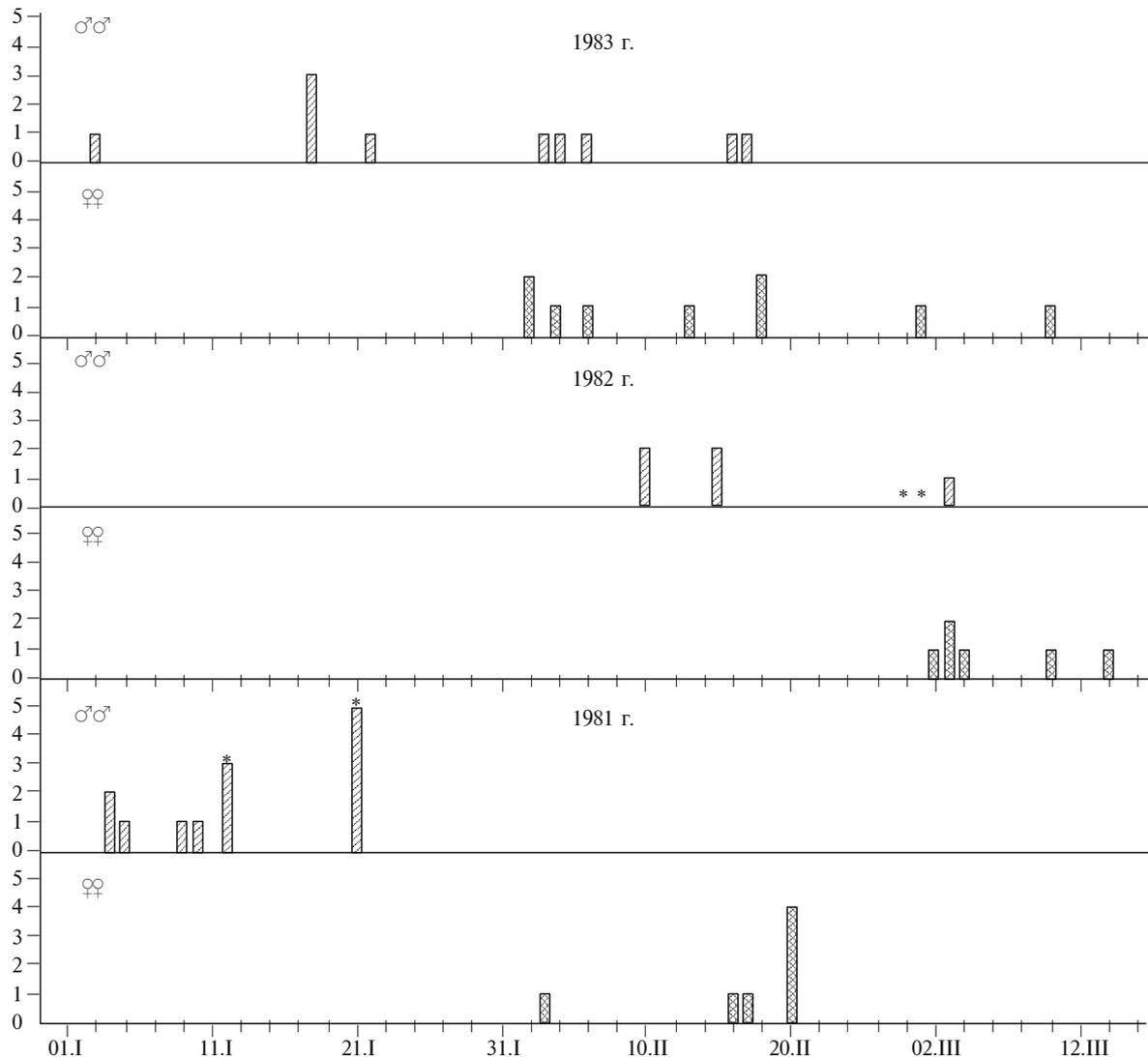


Рис. 17. Даты регистрации в природе самцов и самок *Desertobia nocturna* в Репетекском заповеднике в 1981–1983 гг. По оси абсцисс — даты, по оси ординат — количество экземпляров в коллекции ЗИН. Звёздочкой помечены даты массового лёта самцов на свет (более десятка особей под лампой), согласно записям на этикетках и в полевом дневнике В.А. Кривохатского.

Fig. 17. The date of registration in the nature of males and females of *Desertobia nocturna* in Repetek Reserve in 1981–1983. The abscissa — date, the ordinate — number of specimens in the collection of ZIN. An asterisk indicates a date of the mass flight of males on light (more than a dozen individuals of a lamp), according to the records on labels and in field diary by V.A. Krivokhatskii.

нии. Самки *D. heloxyllonia* откладывают яйца на ветви кормового растения. Продолжительность развития яиц зависит от температуры воздуха, но обычно составляет около 6 дней. Гусеницы в массе начинают отрождаться около 20 апреля. При сотрясании кормового растения гусеницы легко покидают ветки и повисают на шелковицах. Первая куколка в лабораторных условиях отмечена 10 мая. В природе куколки найдены в грунте на глубине около 60 см. Бабочки появляются в середине марта следующего года, при средней суточной температуре, достигающей +10 °С. Самцы обладают умеренной способностью к полёту и слабым фототаксисом (при сборе на ультрафиолетовый свет). Активность самцов наблюдается примерно с 20.00 до 23.00, с максимумов в

интервале 21.00–22.30 (очевидно, по местному китайскому времени; по поясному времени — минус 2 часа). В природе самцы предпочитают летать в зарослях саксаула низко над поверхностью почвы.

Как видно, *D. nocturna* и *D. heloxyllonia* имеют очень похожие особенности биологии, за исключением календарного срока жизни имагинальной стадии — *D. nocturna* прекращает регистрироваться в середине марта, а у *D. heloxyllonia* в это время только появляются первые бабочки. Очевидно, такое смещение сроков развития вида связано со значительно более суровыми условиями зимнего периода в пустыне Гурбантунгут по сравнению с Восточными Каракумами. Кроме того, самцы *D. nocturna* летят на свет в течение всей ночи, а самцы *D. heloxyllonia*

активны только в её первой половине. Возможно, эти различия связаны с различиями в погодных условиях времени сбора самцов этих двух видов. Таким образом, для сравнения с *Ch. pennigera* мы можем объединить данные по биологии обоих видов рода *Desertobia*.

Морфо-экологические особенности видов

Экологический аспект. Несмотря на обитание в почти идентичных экологических условиях и использование того же самого кормового растения, биология *Ch. pennigera* и видов рода *Desertobia* (*D. nocturna* и *D. heloxytonia*) существенно различается.

Самки *Ch. pennigera* откладывают яйца в самое холодное время года на случайный субстрат, лежащий на песке в отдалении от кормового растения. При этом яйца *Ch. pennigera* получают дополнительный нагрев от песка, нагреваемого солнцем, но могут заноситься песком, что сильно задерживает развитие яиц. В зависимости от конкретных условий нахождения яйцекладки гусеницы *Ch. pennigera* отрождаются с середины января до конца марта. Таким образом, первые гусеницы появляются почти за полтора месяца до начала распускания почек саксаула, и только последние — более или менее синхронно с этим процессом. Осталось не выясненным, что происходит с гусеницами в природе при раннем отрождении из яиц — гибнут ли они, или дожидаются распускания почек на растениях саксаула. Не исключено, что заметание яйцекладок песком имеет существенное значение для нормального развития *Ch. pennigera* — с одной стороны, оно задерживает развитие яиц до времени распускания почек кормового растения, а с другой — может защищать яйца от катастрофических природных воздействий (например, слишком глубоких похолоданий). В целом, при любых обстоятельствах молодые гусеницы *Ch. pennigera* находятся в экстремальных условиях: отродившись, они должны найти кормовое растение, преодолев значительное расстояние по песку; возможно, при этом им приходится пробираться через слой песка из заметной яйцекладки; достигнув кормового растения, гусеницы могут не обнаружить на нем листьев. Сколько гусениц при этом гибнет, неизвестно.

В роде *Desertobia* самки откладывают яйца непосредственно на кормовое растение и в более теплое время. Развитие яиц занимает всего около 6 суток (для *D. heloxytonia*) — в несколько раз меньше, чем у *Ch. pennigera*. Судя по срокам сборов самок *D. nocturna* в Репетеке, гусеницы этого вида должны начинать отрождаться в начале марта, то есть, одновременно с поздними сроками отрождения гусениц *Ch. pennigera*. Это обеспечивает более или менее дружное появление гусениц во время распускания почек саксаула, и (с большой долей вероятности) наличие у них корма с момента отрождения. С другой стороны, если молодые гусеницы *Desertobia* используют форезию ветром на шелковинках, то некоторая часть их гибнет, не попав на кормовые растения.

Судя по этикеткам материалов М.И. Фальковича, полученных в урочище Жамансай, гусеницы *D. nocturna* выкармливаются позже (или дольше), чем гусеницы *Ch. pennigera* в Репетеке: первые окукливаются в конце мая — середине июня, вторые начинают зарываться в песок в первой декаде апреля, а куколки появляются к концу апреля (однако следует учитывать, что эти данные по срокам развития гусениц *D. nocturna* получены севернее — в пустыне Кызылкум). Таким образом, сроки развития гусениц у обоих видов могут существенно перекрываться. Однако мы не имеем данных о смешанном заселении ими одного дерева. С другой стороны, конкурентных отношений за трофический ресурс между этими видами может не возникать в силу избыточности ресурса в нормальных условиях умеренной численности фитофагов белого саксаула.

Широта трофической специализации гусениц у *Ch. pennigera* и видов рода *Desertobia*, по-видимому, различна. Известная трофическая специализация *Desertobia* включает как 2 вида саксаула, так и разные виды джужгуна, однако при явном предпочтении белого саксаула. Широкая олигофагия гусениц *Desertobia* коррелирует с вероятной форезией молодых гусениц, которые, при пассивном переносе ветром, не могут выбирать кормовые растения. Кроме того, гусеницы *Desertobia* не боятся покидать кормовое растение и на старших возрастах, повисая на шелковинах при малейшем сотрясении куста. Для гусениц *Ch. pennigera* известно питание только на белом саксауле, но это может быть результатом недостаточной изученности трофических связей вида. Однако заросли чёрного саксаула не подходят для популяции *Ch. pennigera* в силу особенностей поверхности грунта и напочвенного покрова. В отличие от *D. heloxytonia*, гусеницы *Ch. pennigera*, будучи потревоженными, замирают, имитируя молодые побеги саксаула, а не повисают на шелковинах. Такое поведение косвенно может свидетельствовать о монофагии гусениц *Ch. pennigera*, которые «боятся» потерять связь с кормовым растением.

Таким образом, как в стратегии яйцекладки, так и в поведении гусениц между *Ch. pennigera* и *Desertobia* почти не обнаруживается общих черт. Можно лишь указать общий факт наличия ярко выраженного расселительного поведения у только что отродившихся гусениц, реализуемого, однако, различным образом. При этом часть отродившихся гусениц должна неизбежно гибнуть, не найдя кормового растения (даже без учёта поедания хищниками).

Окукливание гусениц обоих сравниваемых таксонов происходит в песчаном грунте на значительной глубине — 40–70 см у *Ch. pennigera* и 60 см у *D. heloxytonia*. Характерно, что глубина залегания куколок у сравниваемых видов пядениц, обладающих близкими размерами тела, почти одинакова. Очевидно, такая значительная глубина залегания куколок необходима для защиты куколок от пересыхания в период летней диапаузы.

Сроки отрождения бабочек сравниваемых таксонов различны, и период жизни имаго двух сравнивае-

мых видов почти не перекрывается. В Репетеке *Ch. pennigera* выходит из куколок в декабре – начале января следующего года, *D. nocturna* встречается с начала января до начала марта. Отрождение из куколок *Ch. pennigera*, по-видимому, стимулируется выпадением дождя; кратковременное похолодание вряд ли ощутимо на почти полуметровой глубине залегания куколок в песке, а вода от осадков вполне достигнет этого уровня. Фактор, стимулирующий отрождение из куколок в роде *Desertobia*, не известен.

Пик активности дневного лёта *Ch. pennigera* в зиму 1980–1981 гг. был зафиксирован 23 декабря, а у *D. nocturna* — 12 и 21 января. Для активации куколок *D. nocturna* требуется значительно более длительный период охлаждения, чем для *Ch. pennigera*. Таким образом, представители рода *Desertobia* по критериям диапауз (наличие летней и зимней диапауз в цикле развития) относятся к типичным весенним видам. Своеобразие цикла развития *Ch. pennigera*, как это было отмечено А. С. Данилевским [1969], заключается в наличии только одной летней диапаузы. А.С. Данилевский отнес *Ch. pennigera* к ранневесенним видам, имеющим короткий период охлаждения куколок. По нашему мнению *Ch. pennigera* можно отнести к отдельной группе истинно зимних видов, активность имагинальной стадии которых приходится на климатический минимум года. У *Ch. pennigera* наблюдается поздний — в декабре — выход бабочек из куколок, которые нуждаются в умеренно длительном предшествующем охлаждении (минимум 20–25 дней при +5 °С), и происходит существенная задержка развития яиц, достигающая 80 дней (при отсутствии признаков истинной диапаузы). Такой тип цикла развития ограничивает возможности распространения вида как на юг, в более тёплые климатические условия (из-за необходимости сравнительно длительного охлаждения куколки), так и в пустыни с более суровыми климатическими условиями зимы (например, в пустыни Монголии и Китая, где широко распространены виды рода *Desertobia*), в виду недостаточной длительности охлаждения куколки (для весенней активности имаго) и отсутствия эмбриональной диапаузы (для возможности его осеннего лёта).

В сезонном аспекте самцы и самки *Ch. pennigera* отрождаются из куколок почти синхронно. В суточном аспекте темп отрождения самок заметно опережает темп отрождения самцов; в результате самки оплодотворяются самцами, в основном отродившимися в предыдущий день или ранее. Напротив, самцы *D. nocturna* начинают лететь на свет значительно раньше, чем обнаруживаются в природе первые самки этого вида. Суточный ритм отрождения из куколок самцов и самок *D. nocturna* остался неизученным.

Образ жизни имаго *Ch. pennigera* и *Desertobia* совершенно различен. Самцы и самки *Ch. pennigera* активны только при ярком солнечном освещении. Судя по узким крыльям, плотной конституции и сильному опушению тела, самцы используют эндотермную стратегию полёта с большой частотой взмахов крыльев и высокой нагрузкой на крыло; солнечная инсоляция

для самцов, по-видимому, необходима для первичной активизации работы грудной мускулатуры. Из экспериментов А. С. Данилевского следует, что самки *Ch. pennigera* нуждаются в высокой температуре воздуха как для своей активности, так и для нормального развития яиц. В природе эта физиологическая необходимость обеспечивается расползанием самок от места отрождения под саксаулом: самки ищут наиболее прогреваемые песчаные участки, свободные от опада и затенения от саксаула. Здесь же обеспечивается наилучшее прогревание яиц. Кроме того, покидая подкرونное пятно, самки обеспечивают расползание потомства от местообитания предыдущего поколения во избежание его выкармливания на одном кормовом растении и последующего инбридинга.

Самцы и самки *Desertobia* активны в позднее сумеречное и ночное время. Самцы ширококрылые, тонкотельные, не опушённые, и обладают значительно менее энергичным полётом, чем самцы *Ch. pennigera*. Очевидно, они используют экзотермную стратегию полёта с малой частотой взмахов крыльев и низкой нагрузкой на крыло, характерную для зимних пядениц; эта стратегия позволяет осуществлять полёт при температуре мускулатуры груди, почти равной температуре воздуха, в том числе и при небольших отрицательных её значениях [Heinrich, Mommsen, 1985]. Самки *Desertobia*, предположительно, основное движение осуществляют в поиске ближайшего кормового растения гусениц, на которое они взбираются для откладки яиц. Судя по местам обнаружения в центральной усадьбе заповедника, самки *D. nocturna* способны и к более дальним перемещениям, которые, однако, в условиях песчаной пустыни не могут быть значительными.

В целом, расселительные способности *Ch. pennigera* ограничены расстоянием от дерева до дерева (рядом стоящей группы деревьев). Ни самки, ни гусеницы не способны к самостоятельному преодолению значительных расстояний между удалёнными барханными грядами с ценозами белого саксаула. Таким образом, *Ch. pennigera* может расселяться только при катастрофических погодных переносах яйцекладок или фрагментов саксаула вместе с гусеницами, или вместе с ландшафтной "миграцией" самих зарослей саксаула при ветровом перемещении барханов. В связи с отсутствием прямых наблюдений над перемещением самок и гусениц, объективно оценить расселительный потенциал видов рода *Desertobia* не представляется возможным. В связи с широкой олигофагией гусениц и использованием ими форезии ветром, он должен быть выше, чем у *Ch. pennigera*.

Слабый фототаксис *D. heloxytonia* не вызывает удивления: судя по опыту сбора позднелетних и ранневесенних видов пядениц на Российском Дальнем Востоке и в Европе, они на свет приманиваются значительно слабее, чем летние виды. Их обильный лёт на свет наблюдается только при массовом размножении.

Интересно сопоставление биологии сравниваемых видов с глубоко специализированным северо-

американским пустынным видом *Tescalsia gilianata* Ferguson, 1994 (Larentiinae) из пустыни Мохаве на юго-востоке Калифорнии. Самцы этого вида имеют характерный облик «зимней» пяденицы с просвечивающими слегка зауженными крыльями и огромными перистыми усами, самки имеют узкие ланцетовидные крылья, по краям густо покрытые длинными торчащими щетинками, и не способны к полёту. Оба пола лишены тимпанальных аппаратов. По данным Д. Фергюсона [Ferguson, 1994], экологически вид связан с зарослями ксерофильных кустарников на песчаных грунтах. Трофические связи гусениц этого вида не известны. Имаго *T. gilianata* живёт во второй половине ноября и декабре при температурах от -10°C в ночное время до $+10-15^{\circ}\text{C}$ днём. В отличие от *Ch. pennigera* и *Desertobia* самцы и самки активны вечером в сумерки. В отличие от *Ch. pennigera*, самки на песчаном грунте очень неуклюжи и передвигаются, волоча брюшко по песку, вследствие чего на песке остается характерный продольный след. Однако на растительных остатках или веточках самка становится очень проворной, и быстро передвигается посредством длинных конечностей. Автор при этом замечает, что против жизни самок на песке может наблюдаться большое давление отбора в результате преследования клещами и пауками-волками (Lycosidae), многочисленными в это время года. При движении самки расставляют крылья под углом в стороны, в покое опускают вниз к телу, прикрывая его длинными крыловыми щетинками. Эти щетинки могут играть ту же роль, что и длинные щетинки на теле самок *Ch. pennigera*. Время развития яиц при температурах, имитирующих естественные, составило от 34 до 46 дней (при разных температурных режимах). Таким образом, *T. gilianata* обладает циклом развития, сходным с *Ch. pennigera* (активность имаго в начале зимы и задержка эмбрионального развития в яйце).

Морфологический аспект. Самцы и самки *Cheimoptena* полностью утратили хоботок и неспособны к питанию, что типично для зимней экологической группы пядениц. Однако в других особенностях морфологической специализации в обоих родах наблюдается большие отличия.

У *Ch. pennigera* самцы и самки сохраняют большие лабиальные щупики, у самок по длине достигающие, а у самцов превышающие высоту головы. В роде *Desertobia* у обоих полов щупики очень короткие и не выступают впереди головы. Сильное укорачивание щупиков при редукации хоботка является типичным для пядениц, и сохранение длинных щупиков у *Ch. pennigera* выглядит необычным. Усы у самцов *Ch. pennigera* и *Desertobia* устроены различно: у первого вида они широкие перистые, во втором роде — простые нитевидные с пучками длинных ресничек. Глаза у самцов и самок *Ch. pennigera* относительно значительно меньше, чем в роде *Desertobia*; такое относительное уменьшение глаз наблюдается у многих пядениц, перешедших к дневному образу жизни имаго.

Крылья у самцов и самок у обоих родов развиты различно. У *Cheimoptena* самцы имеют сильно зауженные крылья, уникальные для всего семейства пядениц, самки лишены даже рудиментов крыльев (среди пядениц наблюдается только в трибе Alsophilini). В роде *Desertobia* самцы с умеренно модифицированными крыльями, самки сохраняют короткие рудименты крыльев, что типично для зимних пядениц.

Крылья самцов *Ch. pennigera* очень необычны [Данилевский, 1969]. На передних крыльях из жилок сохранены только основные стволы *Sc*, *R* и *CuA*, и короткая $1A+2A$, при этом на стволе *CuA* остаются отчётливыми 3 ветви — M_3 , CuA_1 и CuA_2 ; жилкование задних крыльев аналогично передним, только ствол *R* развит заметно слабее (рис. 18). При этом типичный сцепочный аппарат крыльев френатного типа сохранён полностью. Небольшие размеры бабочки нельзя считать причиной редукации жилкования крыльев. Самцы *Ch. pennigera* (размах крыльев 15–19 мм) заметно крупнее наиболее мелких пядениц *Emmiltis pygmaeata* (Hübner, 1809) (размах крыльев 9–13 мм), *Cleta racemosa* (Villers, 1789) (размах крыльев 10–14 мм), *Cleta perpusillaria* (Eversmann, 1847) (размах крыльев 10–12 мм) и *Idaea nexata* (Hübner, 1813) (размах крыльев 9–12 мм), которые имеют нормально развитые жилкование крыльев и другие органы.

Похожее жилкование крыльев обнаруживается у самок двух видов пядениц из подсемейства Larentiinae — у *Malacodea regelaria* Tengström, 1869, и у упомянутой выше *T. gilianata*. Жилкование крыльев самок первого вида детально описано Н.Я. Кузнецовым [1929]: как и у *Ch. pennigera*, на узких рудиментах передних крыльев представлены стволы *Sc*, *R* и *CuA*, и на стволе *CuA* сохраняются 3 ветви — M_3 , CuA_1 и CuA_2 ; кроме того, имеется вполне развитая жилка $1A+2A$ и прослеживаются остатки четырёх первых радиальных жилок. Жилкование задних крыльев сходно с передними, но ствол *R* на большей части длины слит с *Sc* и не ветвится (рис. 19). По Д. Фергюсону [Ferguson, 1994], у самки *T. gilianata* передние крылья очень узкие, ланцетовидные, но сравнительно длинные, почти достигают длины тела и покрыты длинными щетинковидными чешуйками; задние крылья редуцированы до миниатюрного палочкообразного склерита, напоминающего жужжальца низших двукрылых. В жилковании передних крыльев сохраняются те же стволы *Sc*, *R* и *CuA*, и на стволе *CuA* тоже сохраняются 3 ветви — M_3 , CuA_1 и CuA_2 ; кроме того, прослеживаются остатки короткой $1A+2A$ и некоторых дистальных ветвей ствола *R* (рис. 20). Рудименты крыльев у самок *M. regelaria*, по-видимому, не имеют определенной функции. Самки *T. gilianata*, по наблюдениям Д. Фергюсона, могут опираться на вершины длинных передних крыльев в позе покоя [Ferguson, 1994].

Высокая степень сходства в жилковании крыльев у самцов *Ch. pennigera* с таковым у самок *M. regelaria* и *T. gilianata*, совершенно неродственных друг другу, вряд ли является случайной. Она не

может быть объяснена функциональными причинами и, очевидно, основана на общем генетическом механизме редукции крыла. Во всех трёх случаях произошли редукция либо рудиментация дистальных ветвей ствола R ; полная редукция медиальных жилок, за исключением M_3 , отходящей от ствола Cu ; резкое сужение анальной области крыла, придавшее ему ланцетовидную форму, при сохранении в этой области основных элементов жилкования. Таким образом, крылья самцов *Ch. pennigera* морфологически следует признать рудиментарными, несмотря на сохранение бабочкой способности к активному полёту.

Среди пядениц факты такой морфологической редукции крыльев более не известны. Имеется только указание на то, что у *Asaphodes oxyptera* (Hampson, 1909) и *Asaphodes campbellensis* (Dugdale, 1964) с новозеландских субантарктических островов крылья самцов заметно уже, чем у видов из этого же рода с основных островов Новой Зеландии [Sattler, 1991]; однако редукции жилкования крыльев у них не произошло.

Гигантская (относительно размеров крыла) бахромка крыльев у самцов *Ch. pennigera* может быть результатом того, что чешуйчатый покров крыла не вовлечён в процесс редукции крыла и был унаследован от ширококрылого предка. По крайней мере, длина бахромы у *Ch. pennigera* почти такая же, как у *D. nocturna*. Таким образом, самцы предков *Ch. pennigera* могли быть сравнительно крупными ширококрылыми бабочками, по внешнему виду напоминающими типичных зимних пядениц.

В роде *Desertobia* жилкование крыльев самцов описано для *D. nocturna* [Вийдалепп, 1989] и для *D. heloxytonia* [Хуе et al., 2006], и у обоих видов практически идентично (для *D. heloxytonia* изображено более корректно, чем для *D. nocturna*). В строении крыльев самцов *Desertobia* тоже заметны признаки редукции — зауженное внешнее и анальное поля крыльев, вследствие чего дискальная ячейка выглядит гипертрофированной, занимая больше 2/3 длины крыла (обычно для пядениц — не более половины длины крыла). Такая относительная гипертрофия дискальной ячейки характерна для рудиментарных крыльев самок пядениц (см., например, изображения жилкования крыльев самок *Operophtera* Hübner, 1825, в работе Кузнецова [1929]). В близком к *Desertobia* роде *Semidesertobia* Beljaev, 2000, внешнее и анальное поля крыльев заужены значительно слабее, а тимпанальный аппарат у самцов нормально развит (самки неизвестны) [Beljaev, 2000].

В целом, представители рода *Desertobia* демонстрируют значительно меньший уровень морфологической специализации, чем *Cheimoptena*. Своеобразие морфологии обоих родов пядениц нашло отчетливое отражение в их таксономической истории.

Бабочки *Ch. pennigera* характеризуются полной утратой морфологических признаков, характерных для семейства пядениц. По внешнему виду самцы

больше всего напоминают молеобразных микрочешуекрылых. В результате, вид был отнесён к семейству пядениц не по бабочке, а по гусенице, имеющей вполне типичное для семейства внешнее строение. Новый вид был описан в ранге самостоятельного монотипического рода и первоначально сближен с представителями трибы *Bistonini* s. str. (подсемейство *Ennominae*) по сходным признакам во внешнем строении бабочек и в гениталиях самцов [Данилевский, 1969], которые, при более детальном рассмотрении, оказались гомопластическими. Позже, на основании изучения мускулатуры гениталий самцов, для рода *Cheimoptena* была описана самостоятельная триба *Cheimoptenini*, которая сохранила свое положение в подсемействе *Ennominae*, однако была сближена с трибами *Vupalini* и *Caberini* [Стекольников, Кузнецов, 1982]. Я. Вийдалепп [1989] рассматривал *Cheimoptenini* в качестве обособленной трибы в рамках боармиоидного комплекса энномин. Относительно недавно на основании общих уникальных особенностей строения гениталий самцов и по внешним признакам самок триба *Cheimoptenini* была сближена с *Alsophilini* в составе подсемейства *Orthostixinae* [Беляев, 2008]. Однако данные по молекулярной филогении пядениц демонстрируют близость *Alsophilini* к одной из групп небоармиоидных пядениц из подсемейства *Ennominae* (*Prosopolophini* sensu [Beljaev, 2006]) [Yamamoto, Sota, 2007; Sihvonen et al., 2011], что, однако, не находит подтверждения морфологическими данными. Таким образом, независимо от принимаемого таксономического положения *Cheimoptenini*, *Ch. pennigera* отделена от других пядениц огромным морфологическим хиатусом.

Бабочки рода *Desertobia* сохраняют все морфологические атрибуты пядениц. По строению гениталий самцов принадлежность рода к подсемейству *Ennominae* не вызывает сомнений. Однако жилкование крыльев модифицировано как в подсемействе *Larentiinae* (слитность Sc и Rs на задних крыльях), а сильно редуцированные в размерах тимпанальные органы могут не функционировать. Род *Desertobia* уже при описании был возведён в ранг самостоятельной трибы *Desertobiini*, которая на основании филогенетического анализа признаков была определена в боармиоидный комплекс энномин как группа, внешняя по отношению к трибам *Boarmiini* s. str. (*Cleorini* по Я. Вийдалеппу) и *Bistonini* s. l. [Вийдалепп, 1989]. Действительно, морфология бабочек в роде *Desertobia* такова, что не позволяет непосредственно сблизить его с какой либо группой родов в данном подсемействе. Однако позже был описан морфологически менее специализированный род *Semidesertobia*, гениталии самцов в котором имеют строение, «переходное» от рода *Desertobia* к энноминам группы родов «тонкотелых» *Bistonini* s.l. (*Erannis* Hübner, 1825; *Cryopega* Dumot, 1925; *Paleacrita* Riley, 1876; *Agriopsis* Hübner, 1825; *Phigaliohybernia* Inoue, 1942; *Pachyerannis* Inoue, 1982; *Protalcis* Sato, 1983; *Larerannis* Wehrli, 1935; *Pterotocera* Staudinger, 1882; *Phigalia* Duponchel,

1829), что позволило предложить синонимизацию *Desertobiini* с *Boarmiini* s. l. (в широкой трактовке этой трибы по [Holloway, 1994]) [Beljaev, 2000].

Среди пядениц известен ещё только один род, в котором самцы и самки лишены тимпанального аппарата — *Tescalsia* Ferguson, 1994 (Larentiinae). Оба вида этого рода, *T. gilianata* и *T. minata* Ferguson, 1994, населяют полупустынные ландшафты юго-востока Калифорнии (первый вид) и Невады (второй вид) в пределах территории пустыни Мохаве. Д. Фергусон ассоциировал этот род с трибой *Oreophterini*. Однако по деталям строения анеллуса (простая трансилла, парные щетинистые латеральные лопасти анеллуса) род *Tescalsia* не может быть отнесён к *Oreophterini*, а по наличию шиповатой маники и хорошо выраженного дистального выроста юксты (калькара) может быть сближен с *Xanthorhoini* (sensu [Viidalepp, 2011]; см. также [Schmidt, 2013]). По внешнему виду самцы *T. gilianata* и *T. minata* напоминают виды рода *Desertobia*, но передние крылья немного более широкие в анально-кубитальной области, и дискальная ячейка занимает меньшую площадь крыла, тогда как задние крылья имеют почти такую же конфигурацию. В обоих родах, *Desertobia* и *Tescalsia*, наблюдается значительное усиление складок в анальной области крыльев, имитирующее жилку. Лабиальные щупики у *Tescalsia* почти столь же короткие, как у *Desertobia*, а усики самцов — широкие перистые, как у *Cheimoptena*. Самки *T. gilianata* сохраняют длинные, и, вероятно, имеющие какую-то функцию передние крылья, в отличие от крайне небольших остатков крыльев у *Desertobia* и их полного отсутствия у *Cheimoptena*.

В отличие от *Cheimoptena*, самки *Tescalsia*, подобно *Desertobia*, имеют длинные ножки, обеспечивающие возможность быстрого и, вероятно, сравнительно дальнего перемещения по твердому субстрату. Передние голени, напротив, одинаково специализированы у *Tescalsia* и *Cheimoptena*. Они резко укорочены, утолщены и на вершине несут пару крепких шипов разной длины. По-видимому, эта модификация голеней служит выкапыванию бабочек из песка после выхода из куколки. По крайней мере, Д. Фергусон указывает, что шипы на голенях не используются самками при передвижении по субстрату [Ferguson, 1994]. Очень похожая модификация передних голеней наблюдается у пядениц трибы *Chesiadini* (Larentiinae) (см. [Видалепп, 1990]) и у *Fernandella* Hulst, 1896 (Ennominae Macarini) (см. [McGuffin, 1972]), населяющих семиаридные и аридные территории Палеарктики и Неарктики соответственно. У *Desertobia* передние голени не модифицированы, однако на передних тергитах брюшка развиты крепкие шипы (ктенидии), которые служат той же функции продвижению бабочки сквозь грунт после выхода из куколки (обзор таких приспособлений см. [Видалепп, 1989]).

Интересен параллелизм в развитии у самок *Ch. pennigera* и *T. gilianata* длинного щетинистого покрова (у первого вида — на теле, у второго — на

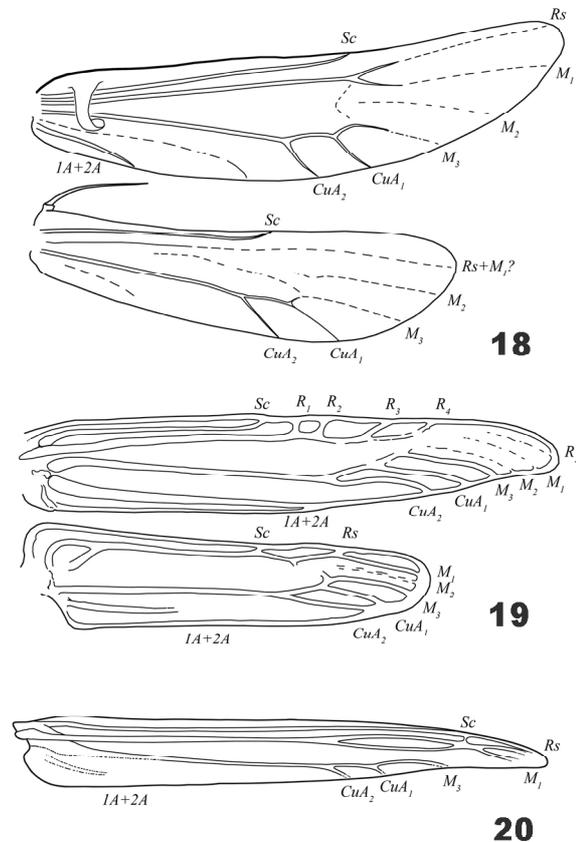


Рис. 18–20. Жилкование крыльев пядениц. 19 — переднее и заднее крыло самца *Cheimoptena pennigera* (по Данилевскому [1969], с изменениями); 20 — переднее и заднее крыло самки *Malacodea regelaria* (по Кузнецову [1929], с изменениями); 21 — переднее крыло самки *Tescalsia gilianata* (по [Ferguson, 1994], с изменениями).

Figs 19–21. Wings venation of Geometridae. 19 — fore and hind wings of male of *Cheimoptena pennigera* (by [Danilevsky, 1969], modified), 20 — fore and hind wings of female of *Malacodea regelaria* (by [Kuznetsov, 1929], modified), 21 — fore wing of female of *Tescalsia gilianata* (by [Ferguson, 1994], modified).

крыльях), возможно, выполняющего одинаковую функцию неизвестного назначения.

Заключение

Адаптация жизни имаго пядениц к экстремальным экологическим условиям зимних пустынь умеренного пояса приводит к развитию ряда глубоких поведенческих и морфологических специализаций, самой заметной из которых является редукция крыльев у самок. У бабочек такая редукция обычно (но не всегда) коррелирует с экстремальными климатическими условиями жизни имаго в зимний период, в высокогорьях, в Субарктике или на субантарктических островах (см. обзоры [Heppner, 1991] и [Sattler, 1991]). Действительно, можно предположить, что экстремальные условия жизни диктуют необходимость экономии совокупных энергетических затрат дан-

ной популяции, что достигается за счёт усиления полового диморфизма (углубления «разделения труда» между полами) — устранения у самок энергетически затратной функции полёта.

Однако потеря самками способности к полёту порождает другую проблему для выживания вида — это ограничение способности к расселению (дисперсии потомства одной самки), что снижает потенциал освоения новых трофических ресурсов и приводит к росту угрозы снижения жизнеспособности популяции вследствие близкородственного скрещивания (инбридинга). Без специальных исследований не ясно, насколько инбридинг может понижать жизнеспособность популяций данных видов. Тем не менее, объективно преодолению инбридинга служит сохранение самцами способности к полёту: активно мигрируя между локальными поселениями своего вида, они способствуют «перемешиванию» генофонда популяции. Свою роль в преодолении инбридинга могут играть и механизмы рассинхронизации сроков отрождения самцов и самок. У *Cheimoptena* это достигается разделением времени отрождения самцов и самок в течение суток (свежие «вчерашние» самцы утром успеют разлететься ещё до того, как начнет выходить из песка основная масса самок), у *Desertobia* — разновременностью календарных сроков отрождения обоих полов. Не находя готовых к копуляции самок, самцы получают возможность разлететься далеко от места своего отрождения.

Преодолению инбридинга служит также поведение самок и гусениц. Самки *Cheimoptena* целенаправленно удаляются от места выхода из куколки под кормовым растением; самки *Desertobia*, вероятно, тоже способны к миграции от места своего отрождения. В связи с резким уменьшением способности самок к пространственному перемещению, функция расселения частично переносится на личиночную стадию развития — только что отродившихся гусениц первого возраста, которая осуществляется путём их активного расползания (у *Cheimoptena*) или форезии ветром (у *Desertobia*). Дисперсия самок и молодых гусениц обеспечивает распределение потомства по разным деревьям саксаула, а не его концентрацию на одном дереве. Тем самым уменьшаются риск совместного развития сестринских выводков и последующего имбридинга. В результате растений с постоянно населяющей их чистой генетической линией фитофагов не образуется.

Направление личиночного расселения у *Cheimoptena* и *Desertobia* определяется случайными факторами, что несёт значительные риски. Очевидно, при этом должно гибнуть множество (пока не оценённое количественно) молодых гусениц, повышая общие энергетические потери популяции от случайных факторов. Остается не ясным, чем эволюционно обоснована такая «жертва» — в первую очередь, необходимостью расселения с целью расширения освоенных данной генетической линией трофических ресурсов, или, в первую очередь, не-

обходимостью «перемешивания» генофонда с целью понижения риска инбридинга.

Одним из наиболее крупных факторов энергетических затрат в цикле развития *Cheimoptena* и *Desertobia* является необходимость двукратного преодоления большой, около полуметра, толщи песка при окукливании гусеницы и при отрождении бабочки. Эти энергозатраты не компенсируются, поскольку всё развитие бабочки после ухода гусеницы с кормового растения до начала питания гусениц нового поколения осуществляется исключительно за счёт накоплений в жировом теле гусеницы. Очевидно, такая значительная глубина залегания куколки является компромиссом между, с одной стороны, энергетическими затратами и риском случайной гибели при преодолении значительной толщины грунта и, с другой — риском гибели куколок от пересыхания в период летней диапаузы. Не исключено, что именно высокие энергозатраты куколичного периода в цикле развития пядениц аридных территорий стимулируют утрату способности к полёту самками.

В целом, сравнение экологии пустынных видов зимних пядениц (в объёме известных данных) демонстрирует существенные различия в реализации конкретных поведенческих адаптаций к зимним пустынным условиям жизни имаго. Общих черт немного, и они могут быть сведены к большой глубине залегания диапаузирующей куколки и выработке поведенческих механизмов преодоления ограниченной расселительной способности самок.

На морфологическом уровне представители трёх рассмотренных родов демонстрируют общую тенденцию резкого усиления полового диморфизма, фокусом которого является редукция крыльев у самок. Это приводит к некоторой степени сходства бабочек, однако, очень поверхностного. Детали преобразования морфологических структур глубоко различны, за исключением сходных преобразований в жилковании крыльев, передних голеней и редукции/рудиментации тимпанальных органов, детерминированных, вероятно, простыми преобразованиями эволюционно устойчивых компонентов генома. В целом, комплекс преобразований имеет дегенеративную направленность (особенно ярко выраженную у самок) в сочетании с отдельными гиперспециализациями. К последним можно отнести развитие гигантских усов у самцов *Tescalsia* и *Cheimoptena* (очевидно, не обязательных для пустынных условий, судя по сравнительно простым усам самцов *Desertobia*) и приобретение мощных опорных и/или копательных структур для передвижения отродившихся бабочек в грунте. Самым специализированным видом является *Ch. pennigera*, у которой процессы морфологических редукций наиболее выражены. В частности есть основания предполагать, что уникальное для пядениц жилкование крыльев самцов у этого вида обусловлено генетическим механизмом, аналогичным редукции крыльев у самок некоторых других зимних пядениц.

С точки зрения эволюционной стратегии, пяденицы *Cheimoptena* стоят на консервативном пути развития узкой специализации единственного вида, обладая глубоко модифицированной морфологией, монофагией гусениц на белом саксауле, и связывая свое распространение с ландшафтом барханно-бугристых песков с саксауловым редколесьем в пустынях Северного Турана. Возможно, глубокая морфологическая специализация *Ch. pennigera* отражает факт весьма древнего освоения предками этого таксона аридных местообитаний. Узость трофической специализации *Ch. pennigera* в сочетании с утратой самками способности к полёту определяет возможность существования вида только в условиях массовой монокультуры кормового растения. Этот факт, с одной стороны, свидетельствует об исторически длительном периоде непрерывного существования массовых зарослей белого саксаула в Северном Туране, а с другой — указывает на высокую уязвимость вида при широкой антропогенной деструкции саксаульников. Виды рода *Desertobia* обладают менее узкой трофической специализацией, более динамичным циклом развития с двумя диапаузирующими стадиями развития и, по-видимому, более эффективным способом расселения посредством ветровой форезии молодых гусениц. Это привело к географически широкой адаптивной радиации рода как в более мягких по климатическим условиям пустынях Турана, так и в более суровых пустынях Центральной Азии.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность доктору Hui-Lin Han (Northeast Forestry University, Harbin, China) за помощь в получении и переводе с китайского языка одного из литературных источников. Работа частично поддержана грантами РФФИ 14-04-00649 и Президиума ДВО РАН 12-П-0-06-019, 12-Ш-А-06-069, 12-Ш-А-06-078.

Литература

Беляев Е.А. 2008. Филогенетические связи семейства пядениц и его подсемейств (Lepidoptera: Geometridae) // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 60. СПб: Зоологический институт РАН. 238 с.

Вийдалепп Я.Р. 1989. Новый вид и новая триба пядениц (Lepidoptera, Geometridae: Desertobiini, trib. n.) из Средней и Центральной Азии // М.И. Фалькович (ред.). Чешуекрылые Средней Азии. Ленинград: Зоологический институт РАН. С.94–109. (Труды Зоологического института РАН. Т.200).

Вийдалепп Я. 1990. Географическое распространение пядениц трибы Chesiadini (Lepidoptera, Geometridae) с описанием нового рода // Учёные записки Тартуского университета. No.875. С.25–37.

Данилевский А.С. 1969. Два новых замечательных вида зимних бабочек из пустынь Средней Азии — *Dasyethmia hiemalis*

gen. et sp.n. (Lepidoptera, Ethmiidae) и *Cheimoptena pennigera* gen. et sp.n. (Lepidoptera, Geometridae) // Энтомологическое обозрение. Т.48. Вып.1. С.176–191.

Кузнецов Н.Я. 1929. Цикл развития и морфология *Malacodea* Tengstr. в сравнении с европейскими видами *Operophtera* Hb. К вопросу о микроптеризме // Русское энтомологическое обозрение. Т.23. No.1. С.11–31.

Кривохатский В.А. 1985. Насекомые Репетека. Кадастр видов. Ашхабад: Ылым. 70 с.

Стекольников А.А., Кузнецов В.И. 1982. Функциональная морфология гениталий самцов и выделение новых триб пядениц подсем. Ennominae (Lepidoptera, Geometridae) // Энтомологическое обозрение. Т.61. Вып.2. С.344–374.

Фалькович М.И. 1979. Сезонное развитие пустынных чешуекрылых (Lepidoptera) Средней Азии и его историко-фаунистический анализ. // Энтомологическое обозрение. Т.58. Вып.2. С.260–281.

Федорович Б.А. 1954. Лик пустыни. Москва: Молодая гвардия. 392 с.

Beljaev E.A. 2000. Remarkable new genus and new species of the geometrid moths from Central Asia, related to the genus *Desertobia* Viidallepp, 1989 (Lepidoptera, Geometridae, Ennominae) with notes on the taxonomy of the Desertobiini // Tinea. Vol.16. No. 4. P.240–245.

Beljaev E.A. 2006. Tentative tribal system of Ennominae based on current familygroup names. http://www.herbulot.de/pdf/Family_group_names_in_Geometridae_alternative_12_06_2007.pdf

Ferguson D.C. 1994. A new genus of winter moths (Geometridae) from eastern California and western Nevada // The Journal of the Lepidopterists' Society. Vol.48. No.1. P.8–23.

Heinrich B., Mommsen T.P. 1985. Flight of winter moths near 0°C // Science. Vol.228. No.4696. P.177–179.

Heppner J.B. 1991. Brachyptery and aptery in Lepidoptera // Tropical Lepidoptera. Vol.2. P.11–40.

Holloway J.D., 1993 [1994]. The Moths of Borneo: family Geometridae, subfamily Ennominae // Malayan Nature Journal. Vol.47. P.1–309.

Li Y.-S., Zhang J.-H., Li X.-E., Zhang J. 2007. Studies on biological characteristics property of *Desertobia heloxylonia* Xue in southern fringe of Jungghariya in Xinjiang // Xinjiang Agricultural Sciences. Vol. 44. No.6. P.779–781 [In Chinese].

McGuffin W.C. 1972. Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). II. Subfamily Ennominae. 1 // Memoirs of the Entomological Society of Canada. No.86. P.1–159.

Sattler K. 1991. A review of wing reduction in Lepidoptera // Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology. Vol.60. No.2. P.243–288.

Sihvonen P., Mutanen M., Kaila L., Brehm G., Hausmann A., Staude H.S. 2011. Comprehensive molecular sampling yields a robust phylogeny for geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) // PLoS ONE 6(6):e20356. doi:10.1371/journal.pone.0020356.

Schmidt O. 2013. The structure and musculature of male terminalia in the tribe Xanthorhoini Pierce and related tribes Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae), with particular reference to the Palaearctic and Australian regions // Zootaxa. Vol.3721. No.6. P.552–572.

Viidallepp J. 2011. A morphological review of tribes in Larentiinae (Lepidoptera: Geometridae) // Zootaxa. Vol.3136. P.1–44.

Yamamoto S., Sota T. 2007. Phylogeny of the Geometridae and the evolution of winter moths inferred from a simultaneous analysis of mitochondrial and nuclear genes // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 44. P.711–723.

Xue, D.-Y., Shi D.-M., Xing H.H., Han H.-X., Li G.-H. 2006. A study on the genus *Desertobia* Viidallepp, with description of a new species (Lepidoptera, Geometridae, Ennominae) // Acta Zootaxonomica Sinica. Vol.31. No.1. P.193–199.