

Классификация и закономерности проявления нарушений жилкования крыльев белянок (Lepidoptera: Pieridae) на примере боярышницы *Aporia crataegi* L.

Classification and principles of wing venation abnormalities in Pieridae (Lepidoptera) with reference to the black-veined white

И.А. Солонкин, Е.Ю. Захарова, А.О. Шкурихин, Т.С. Ослина
I.A. Solonkin, E.Yu. Zakharova, A.O. Shkurikhin, T.S. Oslina

Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта 202, Екатеринбург 620144 Россия. E-mail: igorinsolon@mail.ru.

Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS, 8 Marta Str. 202, Yekaterinburg 620144 Russia.

Ключевые слова: морфологическая изменчивость, нарушения жилкования, крыло, Pieridae, *Aporia crataegi*.

Key words: morphological variation, venation abnormalities, wing, Pieridae, *Aporia crataegi*.

Резюме. На основе массового серийного материала (более 4000 экз.) с юга Свердловской области описаны различные варианты нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi*. Создана классификация всех обнаруженных случаев нарушений, в которой выделено 7 основных типов. Самым распространённым типом нарушений (64 % от общего их числа) оказалось дополнительное разветвление жилки, для которого характерно значительное разнообразие строения. В целом нарушения жилкования чаще обнаруживаются у самцов, чем у самок. Нарушения жилкования у боярышницы в подавляющем большинстве случаев (84 %) проявляются асимметрично, независимо друг от друга и не образуют каких-либо устойчивых фенотипических комбинаций. Частоты встречаемости нарушений жилкования значительно различаются в зависимости от их местоположения на крыле. На разных участках жилок чаще всего реализуются определённые варианты нарушений. Большинство нарушений жилкования крыльев боярышницы не имеют соответствий в нормальном жилковании других чешуе-крылых.

Abstract. Based on more than 4000 specimens from the south of Sverdlovskaya Oblast, various variants of wing venation abnormalities [abnormality patterns] in black-veined white *Aporia crataegi* were described and classified. Seven basic types were identified, the commonest of which (64% of the total number) was additional and highly variable vein branching. In general, venation abnormalities were more often found in males than in females. In the overwhelming majority of cases (84%) abnormalities manifested themselves asymmetrically and did not form any stable phenotypic combinations. Frequency of venation abnormalities varied significantly according to their position on the wing. In different veins commonly realized one of the defined variant of abnormality. Most wing venation abnormality patterns of *A. crataegi* have no similarity with the normal venation of other Lepidoptera.

Изменения процессов морфогенеза лежат в основе эволюционных преобразований фенотипа, по-

этому понимание закономерностей этих изменений весьма важно для прогресса в эволюционной биологии развития [Waddington, 1968; Alberch, 1980; Shishkin, 1988; Vasil'ev, 2005; Vorob'eva, 2010; Hall, 2012]. Одним из результатов изменчивости процессов морфогенеза являются его нарушения, известные также как фенотипические отклонения. Встречаемость фенотипических отклонений в популяции рассматривается как один из показателей степени канализованности развития особей [Rasmuson, 1960; Zakharov et al., 1991; Smith et al., 1997; Jopuch, Tofilski, 2016]. Изучение встречаемости конкретных вариантов нарушений развития позволяет судить об особенностях фенотипа популяции и специфике её эпигенетической системы, об особенностях морфогенеза на популяционном уровне [Vasil'ev, 2005].

Явление внутривидовой изменчивости жилкования крыльев у насекомых хорошо известно. Нарушения жилкования обнаружены у представителей отрядов Odonata [Yablokov et al., 1970], Hemiptera [Bekker-Migdisova, 1948], Neuroptera [Orlov, 1975], Mecoptera [Martynova, 1948a]. В некоторых группах Hemiptera, характеризующихся слабым полётом, индивидуальная изменчивость жилкования крыльев настолько велика, что бывает невозможно определить состояние нормы [Bekker-Migdisova, 1948; Yoshimoto, Kondo, 2012]. Среди Hymenoptera нарушения известны у муравьёв семейств Myrmicidae и Formicidae [Ross, Robertson, 1990; Perfil'eva, 2007]; разных видов рода *Apis* Linnaeus, 1758 (Apidae) [Tan et al., 2008; Jopuch, Tofilski, 2016], а среди Diptera — у разных видов рода *Drosophila* Fallen, 1823 (Drosophilidae) [Astaurov, 1974; Padry et al., 2014]. В отряде Lepidoptera нарушения жилкования крыльев найдены у *Agathiphaga vitiensis* Dumbleton (Agathiphagidae) [Schachat, Gibbs, 2016], представи-

телей подсемейства Arctiinae (Arctiidae) и рода *Erebia* Dalman, 1816 (Satyridae) [Sotavalta, 1964].

В исследованиях, посвящённых нарушениям жилкования крыльев насекомых, как правило, приводятся описания без анализа закономерностей их проявления. На популяционном уровне характер проявления нарушений жилкования изучали у *Chrysopa adspersa* Wesm. (Neuroptera: Chrysopidae) [Orlov, 1975], у муравьёв семейств Mymricidae и Formicidae [Perfil'eva, 2007] и *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) [Smith et al., 1997; Porporato et al., 2014; Jorupch, Tofilski, 2016]. В данном аспекте Lepidoptera остаются слабоизученными. Боярышница *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758) — это крупный массовый вид бабочек (Pieridae) с жилками, хорошо заметными на белом или прозрачном фоне крыла. Поэтому данный вид является удобным модельным объектом для изучения закономерностей изменчивости жилкования крыльев чешуекрылых.

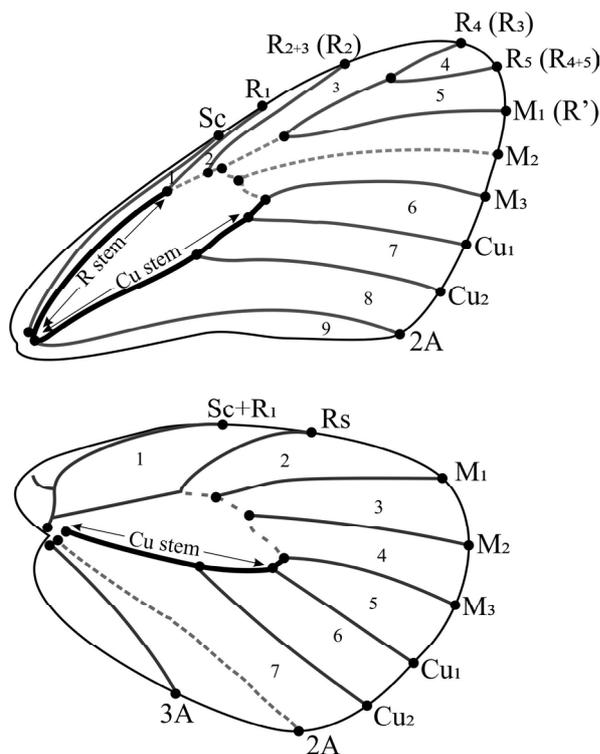


Рис. 1. Схема нормального жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi*. Точками обозначены границы анализируемых участков жилок. Чёрным цветом показаны участки жилок, отнесённые нами к базальной области крыла, серым цветом — отнесённые к дистальной области крыла. Прерывистой линией выделены участки жилок, исключённые из анализа. Цифрами указаны номера ячеек крыла. В скобках приведены названия жилок по Yata, 1981.

Fig. 1. Scheme of normal wings venation in black-veined white *Aporia crataegi*. The dots denote the boundaries of the analyzed veins regions. The color of the veins, referred to the basal area of the wing, is shown in black, in gray - referred to the distal wing region. Intermittent line identified veins regions, excluded from the analysis. The wing cells are indicated by the numbers. The names of the veins given by Yata, 1981 are in brackets.

Материалы и методы

Материалом послужили сборы *A. crataegi* из окрестностей биологической станции Уральского федерального университета (д. Фомино, Сысертский р-н Свердловской обл., 56°36' с. ш., 61°03' в. д.). Имаго отлавливали в 2012–2016 гг. в течение всего периода лёта генерации. Всего было собрано 2130 самцов и 2010 самок.

Для поиска нарушений жилкования отпрепарированные крылья боярышницы просматривали с вентральной стороны под микроскопом МБС-10.

С целью учёта местоположения нарушения на крыле мы разделили все жилки на участки, границами которых служат узлы ветвления (рис. 1). На каждом выделенном участке нарушения регистрировались отдельно. При этом кубитальный ствол (Cu stem) от основания крыла до ответвления Cu_1 рассматривали как единый участок. Некоторые участки были исключены из анализа (на рис. 1 показаны прерывистой линией). Так, жилку 2A на заднем крыле пришлось исключить, поскольку она плохо видна с вентральной стороны. Жилки дистальной части медиальной ячейки были исключены из анализа, потому что на них часто присутствуют небольшие выросты — остатки кукольного жилкования. Их изменчивость носит континуальный характер, и самые мелкие из них практически невозможно отличить от состояния нормы.

Мы используем две разные номенклатуры жилок крыльев боярышницы. Одна из них приводится по Nekrutenko, 1985 и является общепринятой. Другая номенклатура основана на изучении развития трахей в имагинальных дисках крыльев Pieridae [Yata, 1981] и приводится на рис. 1 в скобках.

Под нарушениями жилкования мы понимали все возможные отклонения от нормальной для данного вида схемы жилкования крыльев. Всего нами было обнаружено 7 типов таких отклонений.

I — дополнительное разветвление жилки (рис. 2).

II — дополнительная продольная жилка, расположенная в ячейке крыла (рис. 3A).

III — частичное или полное отсутствие жилки (рис. 3B).

IV — слияние двух жилок (рис. 3C).

V — полное разделение одной жилки на две, расположенные параллельно (рис. 3D).

VI — искривление жилки (рис. 3E).

VII — точка склеротизации — небольшой участок мембраны крыла, по некоторым признакам (тёмная пигментация, выпуклая форма) похожий на дополнительную жилку, но не вытянутый в длину (рис. 3F).

Между дополнительными разветвлениями и продольными жилками имеется ряд переходных вариантов (рис. 2B, C). В таких сомнительных ситуациях мы относили к продольным жилкам только дополнительные жилки, расположенные параллельно присутствующим в норме жилкам (как на рис. 3A). Во всех остальных случаях (как на рис. 2B, C) считали нарушение относящимся к дополнительным разветвлениям.

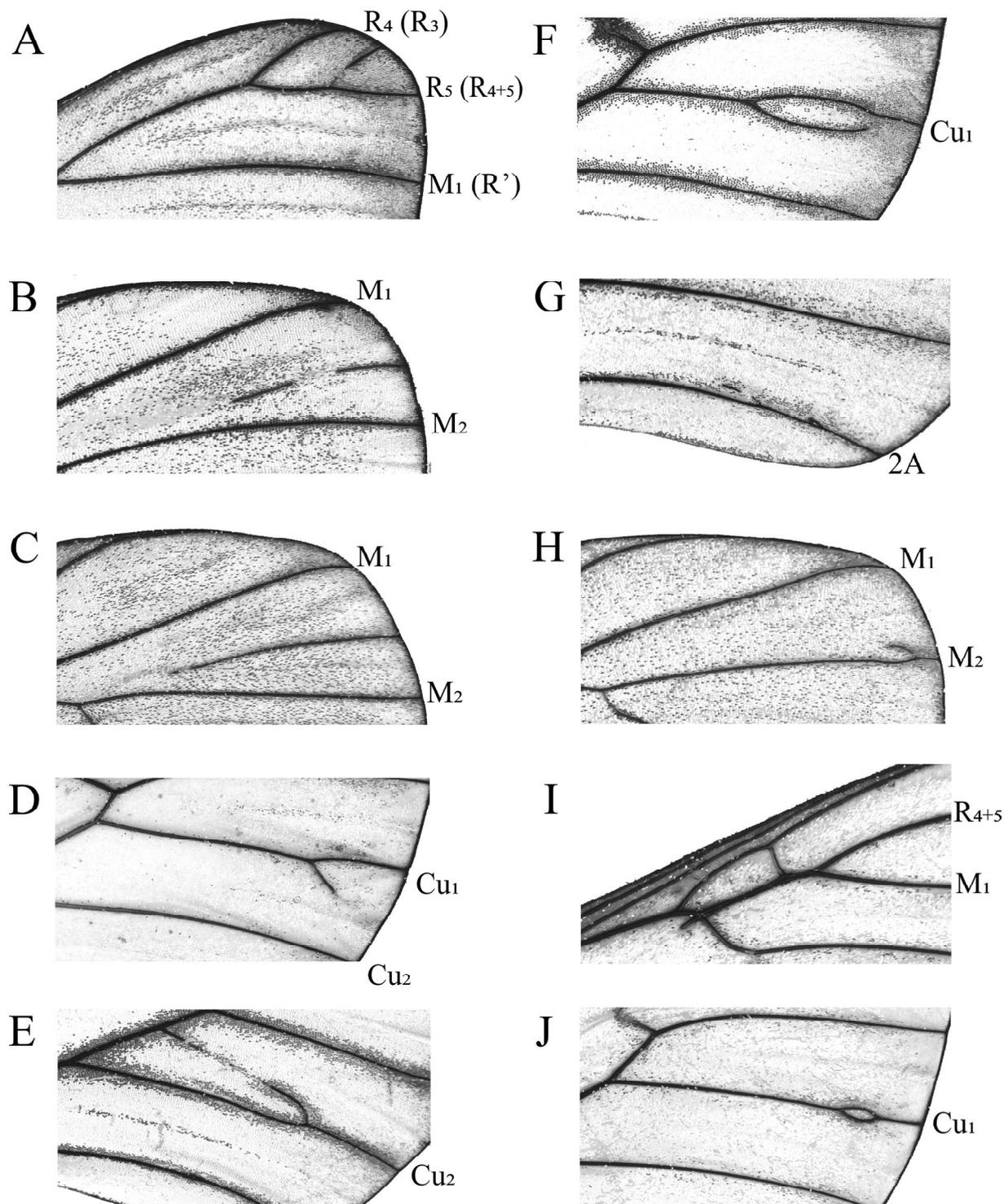


Рис. 2. Варианты дополнительных разветвлений. А–С — разветвления, направленные к маргинальному краю крыла, с не полностью выраженной верхней ветвью. D–F — разветвления, направленные к маргинальному краю крыла с не полностью выраженной нижней ветвью. G, H — разветвления, направленные к основанию крыла. I, J — разветвления, ориентацию которых вдоль продольной оси крыла нельзя определить. А, D–G, I, J — переднее крыло; В, С, H — заднее крыло.

Fig 2. Diversity of additional vein branching. A–C — branching, directed to the wing margin with incomplete upper branch. D–F — branching, directed to the wing margin with incomplete lower branch. G, H — branching, directed to the wing base. I, J — branching, which orientation along the wing longitudinal axis can not be determined. A, D–G, I, J — forewing; B, C, H — hindwing.

Дополнительные разветвления жилок (тип I) отличались значительным разнообразием. Поэтому мы классифицировали нарушения типа I по трём признакам. Комбинации состояний этих трёх признаков позволяют выделить 15 вариантов дополнительных разветвлений. У нарушений II–VII типов не обнаружено разных вариантов, поэтому для них можно принять термины «тип» и «вариант» как синонимы. Конкретный вариант нарушения, расположенный на определённом участке жилки или в определённой ячейке крыла, мы будем называть нарушением жилкования.

Дополнительные разветвления можно классифицировать следующим образом:

1 — ориентация разветвления относительно продольной оси крыла.

1.1 — разветвление ориентировано к маргинальному краю крыла (рис. 2A–F).

1.2 — разветвление ориентировано к основанию крыла (рис. 2G, H).

1.3 — ориентацию разветвления определить не-

возможно: если дополнительная жилка ответвляется от присутствующей в норме жилки под прямым углом (рис. 2I) или две ветви, образовавшиеся в результате разветвления, вновь сливаются (рис. 2J).

2 — симметричность разветвления.

2.1 — две ветви расположены симметрично и одинаково выражены (рис. 2J, 4E, 5E).

2.2 — одна из ветвей отличается от другой по развитию и/или расположению (рис. 2A–I). В данном случае можно выделить дополнительную ветвь и основную, которая соответствует присутствующей в норме жилке. Если обе ветви расположены не нормально (рис. 2D, E, 5C), то дополнительной мы считали менее развитую ветвь. Относительно присутствующей в норме жилки дополнительная ветвь расположена:

2.2.1 — сверху (рис. 2A — C, G — I);

2.2.2 — снизу (рис. 2D, F).

3 — направление ветвей в разветвлении.

3.1 — ветви расходятся или параллельны (рис. 2A–E, I).

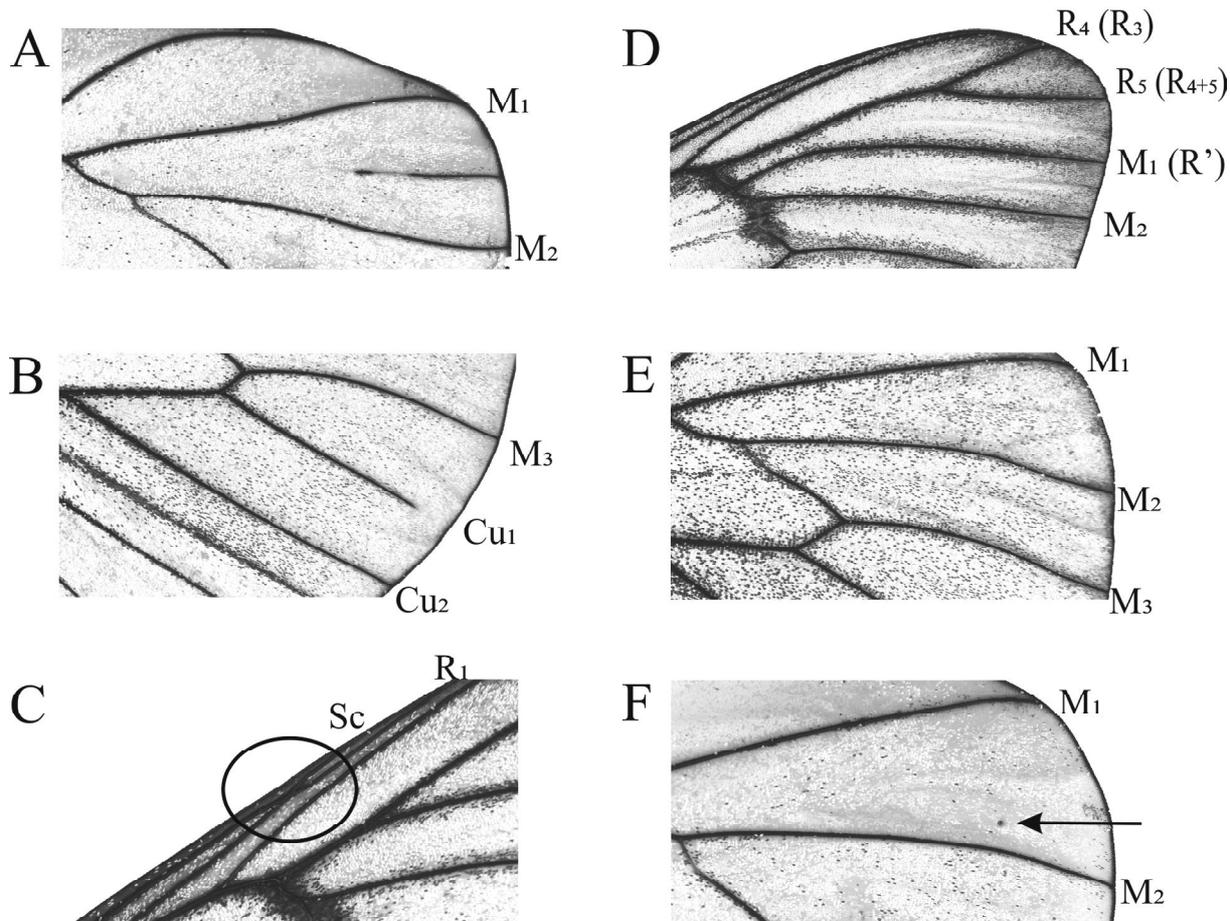


Рис. 3. Типы нарушений жилкования крыльев боярышницы. А — дополнительная продольная жилка; В — неполная жилка; С — слияние жилок; D — полное разделение жилки; E — искривление жилки; F — точка склеротизации. А, В, E, F — заднее крыло; С, D — переднее крыло.

Fig 3. Types of venation abnormalities in black-veined white. A — additional longitudinal vein; B — incomplete vein; C — veins fusion; D — complete vein separation; E — vein deformation; F — point of sclerotization. A, B, E, F — hindwing; C, D — forewing.

3.2 — ветви проявляют тенденцию к сближению (рис. 2F, H, J). Если в этом случае ветви полностью выражены, то формируется замкнутое разветвление в виде петли (рис. 2J).

Некоторые разветвления и все слияния жилок затрагивают более чем одну присутствующую в норме жилку (рис. 2E, I, 3C). В таких случаях при отнесении нарушения к той или иной жилке мы использовали следующие критерии. Если базально-маргинальную ориентацию разветвления можно определить (как на рис. 2E), то мы учитывали данное разветвление как нарушение той жилки, относительно которой оно направлено к маргинальному краю крыла. Например, разветвление на рис. 2E было учтено как нарушение кубитального ствола (Cu stem). Слияния жилок и разветвления, базально-маргинальную ориентацию которых сложно определить (рис. 2I, 3C), мы учитывали в качестве нарушений жилки, расположенной ближе к анальному краю крыла.

Дополнительные продольные жилки мы не рассматривали в качестве нарушений какой-либо жилки, а учитывали отдельно в каждой ячейке крыла (нумерация ячеек на рис. 1).

В некоторых случаях нарушение было сложно отличить от состояния нормы. По этой причине встречаемость нарушений типов V–VII и замкнутых разветвлений с симметричными ветвями (тип I, вариант 1.3–2.1–3.2 согласно классификации разветвлений) не анализировали статистически. В результате мы оценивали встречаемость 14 вариантов типа I и типов (вариантов) II — IV. Всего была проанализирована встречаемость 16 вариантов нарушений на 24 участках жилок и одного варианта (дополнительная продольная жилка) в 16 ячейках крыла (рис. 1). Следовательно, количество учитываемых нами различных нарушений жилкования составило $16 \cdot 24 + 16 = 400$, из которых 384 на участках жилок и 16 — в ячейках крыла. Из этих нарушений мы исключили два нарушения жилки R_1 : её отсутствие на переднем или заднем крыле. Таким образом, мы анализировали встречаемость 398 различных нарушений жилкования.

Разнообразие нарушений у самцов и самок, а также частоты встречаемости нарушений на правой и левой стороне тела сравнивали с помощью критерия χ^2 Пирсона. Частоты встречаемости нарушений жилкования на разных стволах жилок и в разных (базальной и дистальной) областях крыла сравнивали отдельно для самцов и самок и для переднего и заднего крыльев. Общие выводы о статистической значимости различий получили с помощью модификации критерия χ^2 — теста Кохрана-Мантеля-Хензеля (χ^2_{MH}), который предназначен для анализа сразу нескольких таблиц сопряженности. Для выявления факторов, определяющих частоты встречаемости нарушений на разных участках переднего и заднего крыльев мы применили логлинейный анализ. Анализировали, во-первых, зависимость частоты встречаемости всех нарушений от их расположения на

переднем или заднем крыле и на определённом стволе жилок, а также от пола особи. Во-вторых, оценивали зависимость частоты встречаемости конкретного варианта нарушений жилкования от местоположения на крыльях. Для оценки статистической значимости влияния каждого из факторов использовали критерий максимума правдоподобия χ^2 (G-тест), рассчитанный по методу частных связей. Взаимосвязь проявления различных нарушений жилкования между собой оценили с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R). Расчёты проводили в программах Past 3.15 [Hammer et al., 2001] и Statistica 8.0.

Результаты и обсуждение

Нарушения жилкования были найдены у 1297 имаго из 4140. Всего было обнаружено 2133 случая нарушений жилкования, относящихся ко всем 17 вариантам (табл. 1, 2, 3). Поскольку не все 17 вариантов нарушений проявились на каждом из обследованных участков жилок и ячеек, то из максимально возможного по нашей классификации числа различных нарушений (398) мы обнаружили только 39,5 % (157). У самцов разнообразие нарушений жилкования крыльев было выше, чем у самок (33 % и 26 % от общего максимально возможного числа разных нарушений соответственно; $\chi^2 = 5,08$; $df = 1$; $p = 0,024$). По результатам логлинейного анализа частота проявления нарушений жилкования статистически значимо различалась у разных полов (табл. 4, 5). У самцов нарушения встречались чаще, чем у самок (23,3 % и 17,3 % соответственно).

Среди обнаруженных нарушений преобладали дополнительные разветвления (64 % от общего числа нарушений), доля дополнительных жилок составила 27 %, неполных жилок — 8,6 % и слияний жилок — менее 1 %. Преобладание случаев избыточного жилкования (более 90 % всех нарушений), вероятно, связано с сохранением морфогенетических потенциалов к формированию более сложного и богатого жилкования, свойственного примитивным Lepidoptera. Чаще всего дополнительные разветвления направлены к маргинальному краю крыла (в 88 % случаев), и их ветви не проявляют тенденции к взаимному сближению (в 96 % случаев).

Проявление нарушений жилкования у боярышницы в подавляющем большинстве случаев (84 %) было асимметрично. Частоты встречаемости нарушений на правой и левой сторонах тела не различались ($\chi^2 = 0,34$; $df = 1$; $p = 0,56$), следовательно, направленная асимметрия отсутствует. Таким образом, обнаруженные закономерности проявления нарушений жилкования носят характер флуктуирующей асимметрии, что позволяет считать их случайными отклонениями развития [Asturov, 1974; Vasil'ev, 2005].

Нарушения жилкования крыльев у боярышницы не образуют каких-либо устойчивых фенотипичес-

Таблица 1. Встречаемость нарушений на анализируемых участках жилок переднего крыла боярышницы
Table 1. The abnormalities occurrence in the analyzed vein regions on black-veined white forewing

Тип	Вариант			Анализируемые участки жилок														Всего нарушений на крыле
				Sc	R stem	R ₁	R ₂₊₃ (R ₂)	R ₄₊₅ (R ₃₊₄₊₅)	R ₄ (R ₃)	R ₅ (R ₄₊₅)	M ₁ (R')	M ₃	M ₃ -Cu ₁	Cu stem	Cu ₁	Cu ₂	2A	
I	1.1	2.1	3.1	0/0	0/0	0/0	1/1	5/0	5/3	4/3	0/0	1/0	4/0	0/0	38/25	0/1	0/0	58/33
		2.2.1	3.1	0/0	5/0	2/0	9/6	1/3	4/4	13/28	5/7	1/0	6/0	0/0	3/3	3/4	5/3	57/58
			3.2	0/0	1/0	1/0	0/0	0/1	0/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/1	0/0	3/3
		2.2.2	3.1	0/0	3/0	5/0	3/1	2/0	5/5	0/3	0/1	23/12	1/0	3/0	108/57	4/3	36/1	193/83
			3.2	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	3/0	2/0	3/0	8/0
		1.2	2.1	3.1	0/0	0/0	0/1	2/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/3	0/0
	2.2.1		3.1	0/0	1/0	1/0	4/2	0/0	2/2	0/0	0/0	0/1	0/0	1/2	1/1	2/0	9/0	21/8
			3.2	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/1	2/1
	2.2.2		3.1	0/0	2/0	0/0	6/4	2/2	0/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	4/3	15/10
			3.2	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
	1.3		2.2.1	3.1	0/0	0/0	0/1	1/2	1/2	0/3	0/1	3/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	6/0
		2.2.2	3.1	0/0	0/0	0/0	2/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0	3/0
			3.2	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	3/1	1/0	7/0	11/1		
III				0/0	0/4	-	12/6	0/0	1/2	6/2	10/9	0/1	0/0	0/0	1/2	3/2	15/8	48/36
IV				0/0	0/0	7/3	4/5	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	11/8	
Всего нарушений на участке жилки				0/0	12/4	16/5	45/28	11/8	17/21	23/37	18/17	25/14	11/0	5/2	159/89	15/14	90/16	447/255
Всего исследованных участков жилок				4177/3911	4177/3911	4165/3893	4153/3888	4165/3907	4150/3902	4112/3885	4101/3886	4123/3892	4182/3915	4181/3913	4118/3890	4104/3889	4073/3860	

В скобках приведены названия жилок по Yata, 1981; в числителе дроби приведено количество нарушений у самцов; в знаменателе — у самок.

Vien denomination according to Yata, 1981 in given in brackets; the number of inversion in males given in numerator of fraction and in females in term of fraction.

Таблица 2. Встречаемость нарушений на анализируемых участках жилок заднего крыла боярышницы
Table 2. The abnormalities occurrence in the analyzed vein regions on black-veined white hindwing

Тип	Вариант			Анализируемые участки жилок										Всего нарушений
				Sc+R ₁	Rs	M ₁	M ₂	M ₃	Cu ₁ -M ₃	Cu stem	Cu ₁	Cu ₂	3A	
I	1.1	2.1	3.1	0/0	0/1	3/3	37/20	0/0	3/0	0/0	2/0	0/0	0/2	45/26
		2.2.1	3.1	2/0	1/1	5/3	241/157	0/0	9/0	1/2	1/0	0/0	0/2	260/165
			3.2	0/0	0/0	0/0	7/5	0/0	0/0	0/0	0/1	0/0	0/0	7/6
		2.2.2	3.1	0/0	0/0	20/11	4/4	6/2	1/0	0/0	6/2	0/4	77/47	114/70
			3.2	0/0	0/0	1/0	1/1	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	0/0	3/1
		1.2	2.1	3.1	0/0	0/0	0/0	0/0	2/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
	2.2.1		3.1	1/1	1/1	5/0	11/2	1/0	1/0	0/0	1/1	1/0	0/0	22/5
			3.2	0/0	0/0	0/0	2/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	2/1
	2.2.2		3.1	1/4	0/1	6/2	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	7/7
			3.2	0/0	0/0	1/0	1/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	2/1
	1.3		2.2.1	3.1	1/0	1/0	0/0	3/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
		3.2		0/0	0/0	0/0	1/3	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/3
2.2.2		3.1	0/1	0/0	2/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/1	0/0	2/3	
		3.2	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	0/0	1/0	
III				-	1/0	33/7	3/5	0/0	3/0	0/0	11/6	0/1	19/10	70/29
IV				0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	
Всего нарушений на участке жилки				5/6	4/4	76/27	311/199	9/2	17/0	1/2	23/10	1/6	96/61	543/317
Всего исследованных участков жилок				4138/3885	4134/3882	4119/3870	4106/3865	4126/3877	4153/3897	4152/3893	4128/3872	4099/3858	4124/3883	

В числителе дроби приведено количество нарушений у самцов; в знаменателе — у самок.

The number of inversion in males given in numerator of fraction and in females in term of fraction.

Таблица 3. Встречаемость дополнительных продольных жилок в ячейках крыльев самцов и самок боярышницы
Table 3. The occurrence of additional veins on wing cells in black-veined white males and females

Крыло	Номер ячейки	Количество дополнительных продольных жилок		Всего проанализированных ячеек	
		самцы	самки	самцы	самки
Переднее	1	1	0	4163	3893
	2	2	2	4148	3884
	3	34	37	4121	3881
	4	7	7	4100	3877
	5	0	1	4069	3866
	6	1	2	4059	3852
	7	16	4	4042	3850
	8	150	160	4043	3849
	9	1	4	4075	3862
Заднее	1	4	2	4121	3873
	2	2	2	4103	3856
	3	94	33	4042	3827
	4	1	0	4047	3834
	5	1	1	4103	3859
	6	0	0	4081	3845
	7	1	1	4101	3860
Всего продольных жилок		315	256		

ких комбинаций и развиваются независимо друг от друга даже на одной и той же жилке (рассчитанный R Спирмена у особей обоих полов не превышает 0,25). Это позволяет предположить, что процессы морфогенеза разных жилок протекают независимо друг от друга.

По результатам логлинейного анализа частота встречаемости нарушений на переднем и заднем крыльях статистически не различалась (табл. 4). Нарушения на разных участках крыльев встречались с неодинаковой частотой (табл. 4, 5, 6). Так, в дистальной области переднего и заднего крыльев нарушения встречались значимо чаще, чем в базальной ($\chi^2_{\text{МН}} = 297$, $df = 1$; $p < 0,001$). Эта закономерность может быть связана как с большей функциональной важностью жилкования базальной части крыла, так и с более поздним временем формирования дистальных участков жилок в процессе развития [Nardi, 1984; Skobeeva, 2011].

На разных стволах жилок нарушения жилкования встречались с разной частотой (табл. 4). На жилках радиального и кубитального ствол, особенно заднего крыла, нарушения встречались значимо реже, чем на жилках анального и медиального ствол ($\chi^2_{\text{МН}} = 2581$; $df = 1$; $p < 0,001$). Незначительное число нарушений на жилках радиального ствола переднего крыла, возможно, связано с тем, что эти жилки участвуют в формировании важного для полёта жёсткого переднего края крыла [Schwanwitsch, 1949]. В большинстве случаев частоты встречаемости нарушений на участках жилок, принадлежащих к одному и тому же стволу, значимо отличались (за исключением радиального ствола на заднем крыле у обоих полов и кубитального ствола на заднем крыле у самок).

На одной и той же жилке частоты встречаемости разных вариантов нарушений сильно отличались (табл. 1, 2, 5). Более 65 % от всех учтённых нарушений

Таблица 4. Результаты логлинейного анализа частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы в зависимости от пола имаго и их местоположения на переднем или заднем крыльях

Table 4. Log-linear analysis results of venation abnormalities occurrence on black-veined white wings depending on sex and locality on the forewing or hindwing

Фактор	df	G	p
Пол	1	91,3	<0,001
Крыло (переднее или заднее)	1	0,1	0,752
Ствол жилок	3	699,5	<0,001
Пол*Крыло	1	5,4	0,020
Пол*Ствол жилок	3	25,6	<0,001
Крыло*Ствол жилок	3	404,6	<0,001
Пол*Крыло*Ствол жилок	3	14,2	0,003

Таблица 5. Результаты логлинейного анализа частот встречаемости различных вариантов нарушений жилкования крыльев боярышницы в зависимости от пола имаго и их местоположения на крыле

Table 5. Log-linear analysis results of different venation abnormalities variants occurrence on black-veined white wings depending on sex and locality on the wing

Фактор	df	G	p
Пол	1	65	<0,001
Участок жилки	22	2009	<0,001
Вариант нарушения	15	2432	<0,001
Пол*Участок жилки	22	65	<0,001
Пол*Вариант нарушения	15	13	0,575
Участок жилки*Вариант нарушения	330	1940	<0,001
Пол*Участок жилки*Вариант нарушения	330	117	1,000

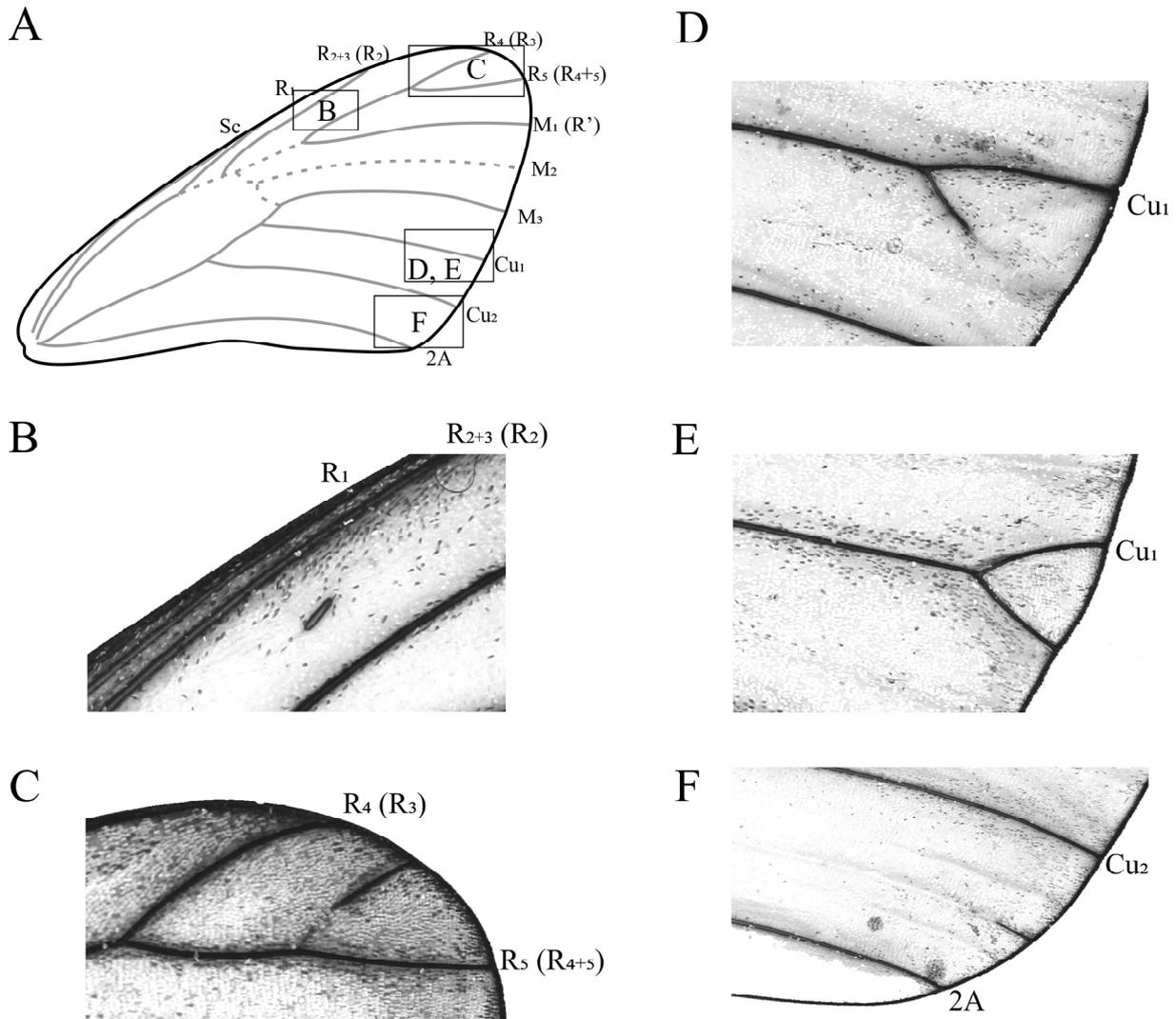


Рис. 4. Наиболее часто встречающиеся нарушения жилкования переднего крыла боярышницы. А — местоположение на крыле; В — продольная жилка в ячейке № 3; С — разветвление жилки R_5 (R_{4+5} по Yata, 1981) с не полностью выраженной верхней ветвью; D — разветвление жилки Cu_1 с не полностью выраженной нижней ветвью; E — разветвление жилки Cu_1 с симметричными ветвями; F — продольная жилка в ячейке № 8.

Fig. 4. The most common venation abnormalities in black-veined white forewing. A — location on the wing; B — additional vein in cell № 3; C — branching of the vein R_5 (R_{4+5} by Yata, 1981) with incomplete upper branch; D — branching of vein Cu_1 with incomplete lower branch; E — branching of the vein Cu_1 with symmetrical branches; F — additional vein in cell № 8.

составили 10 наиболее часто встречающихся, проиллюстрированных на рис. 4 и рис. 5. Остальные нарушения были редки.

Согласно результатам логлинейного анализа (табл. 5), взаимодействие между факторами «участ-

Таблица 6. Результаты логлинейного анализа частот встречаемости дополнительных продольных жилок в зависимости от их местоположения на крыле и пола имаго

Table 6. Log-linear analysis results of additional veins occurrence on black-veined white wings depending on sex and locality on the wing

Фактор	df	G	p
Пол	1	3,3	0,068
Ячейка крыла	15	1540,5	<0,001
Пол*Ячейка крыла	15	36,3	0,002

ток жилки» и «вариант нарушения» является значимым. Это означает, что на разных участках жилок чаще всего реализуются определённые варианты нарушений. Неодинаковая частота встречаемости разных нарушений свидетельствует о том, что у боярышницы канализовано развитие не только нормального жилкования, но и, по крайней мере, наиболее часто встречающихся отклонений от нормы.

Показано, что ряд нарушений жилкования у медоносной пчелы [Tan et al., 2008] и некоторых видов муравьёв [Perfil'eva, 2007] повторяет нормальное жилкование родственных видов в соответствии с законом Н.И. Вавилова о гомологических рядах в изменчивости. При этом часто наблюдается возвращение к предковому паттерну жилкования. Некоторые нарушения жилкования крыльев боярышницы также можно гомологизировать с нормальным жилкованием других

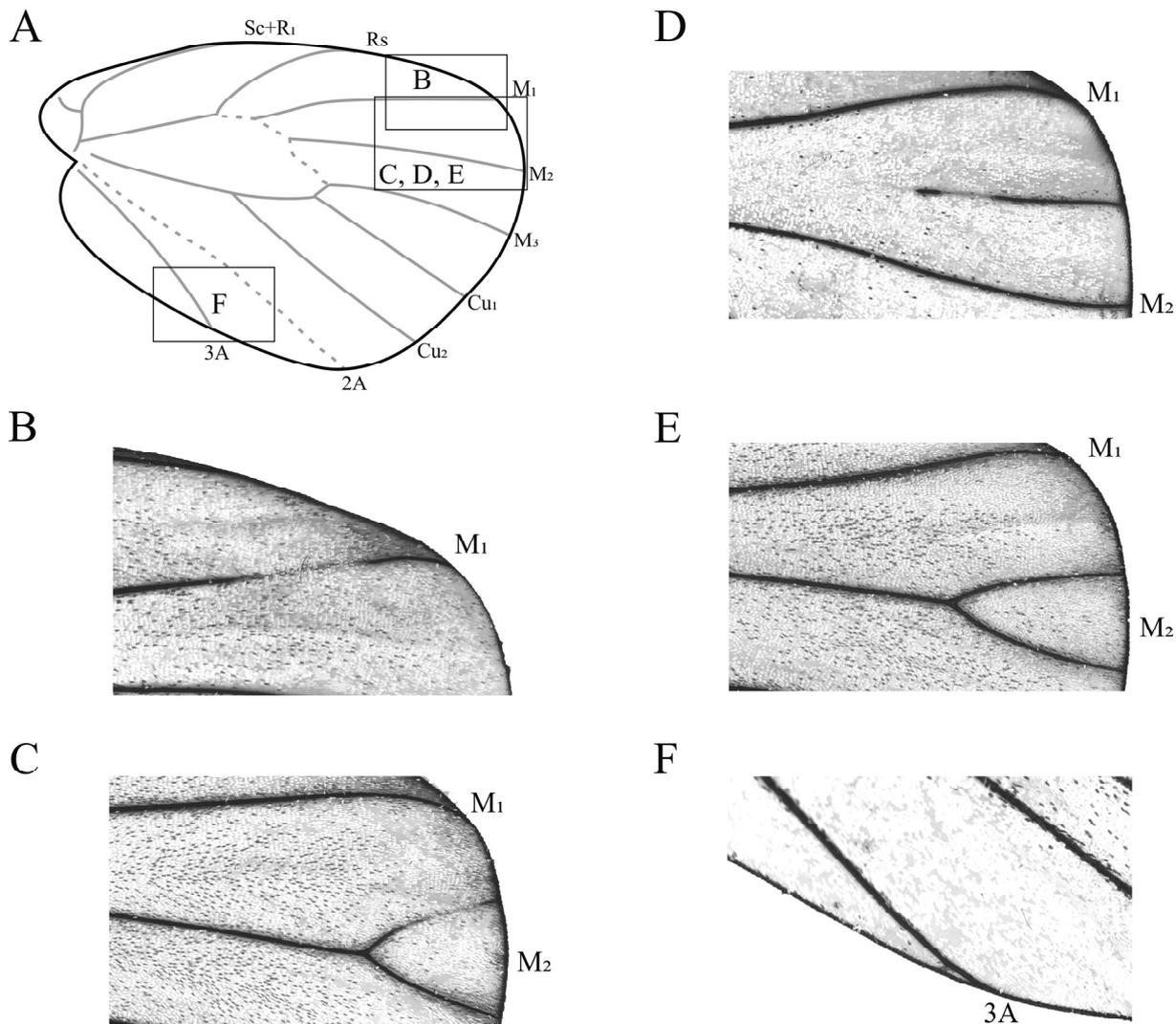


Рис. 5. Наиболее часто встречающиеся нарушения жилкования заднего крыла боярышницы. А — местоположение на крыле; В — неполная жилка M_1 ; С — разветвление жилки M_2 с не полностью выраженной верхней ветвью; D — продольная жилка в ячейке № 3; E — разветвление жилки M_2 с симметричными ветвями; F — разветвление жилки 3A с не полностью выраженной нижней ветвью.

Fig. 5. The most common venation abnormalities in black-veined white hindwing. A — location on the wing; B — incomplete vein M_1 ; C — branching of vein M_2 with incomplete upper branch; D — additional vein in cell № 3; E — branching of the vein M_2 with symmetrical branches; F — branching of vein 3A with incomplete lower branch.

представителей семейства белянок. Например, у боярышницы ветвь R_{4+5} [по Yata, 1981] в норме не ветвится, но в 0,6 % случаев мы обнаружили её дополнительное разветвление (рис. 6A). Данное нарушение, возможно, соответствует разветвлению R_{4+5} на R_4 и R_5 у представителей трибы Antocharini, например, *Euchloe ausonia* (Hubner, 1805) (рис. 6B).

Некоторые нарушения можно рассматривать как сохранившиеся элементы первичного жилкования крыльев боярышницы. Так, дополнительная продольная жилка в ячейке № 8 переднего крыла, обнаруженная в 4 % случаев (табл. 3), вероятно, представляет собой остаток CuP , присутствующей в первичном жилковании крыловых зачатков куколки [Yata, 1981].

Другие нарушения жилкования, в том числе и наиболее часто встречающиеся, вероятно, не имеют

соответствий в первичном жилковании куколок или нормальном жилковании других Lepidoptera. Дополнительные разветвления радиальных и медиальных ветвей у боярышницы могут соответствовать обильно ветвящимся жилкам у примитивных Lepidoptera и их предков — ископаемых Trichoptera и Mecoptera. Однако у боярышницы дополнительные разветвления относительно часто возникают также и на жилках Cu_1 и 2A переднего крыла, жилке 3A заднего крыла, которые, как правило, не ветвятся даже у наиболее примитивных Mecoptera [Martynova, 1948b; Schachat, Gibbs, 2016]. На заднем крыле боярышницы относительно часто встречается неполная жилка M_1 (0,5 %), а неполная жилка M_2 — реже (0,1 %). У многих чешуекрылых, в частности булавоусых (Hesperiidae), напротив, на заднем крыле в той или

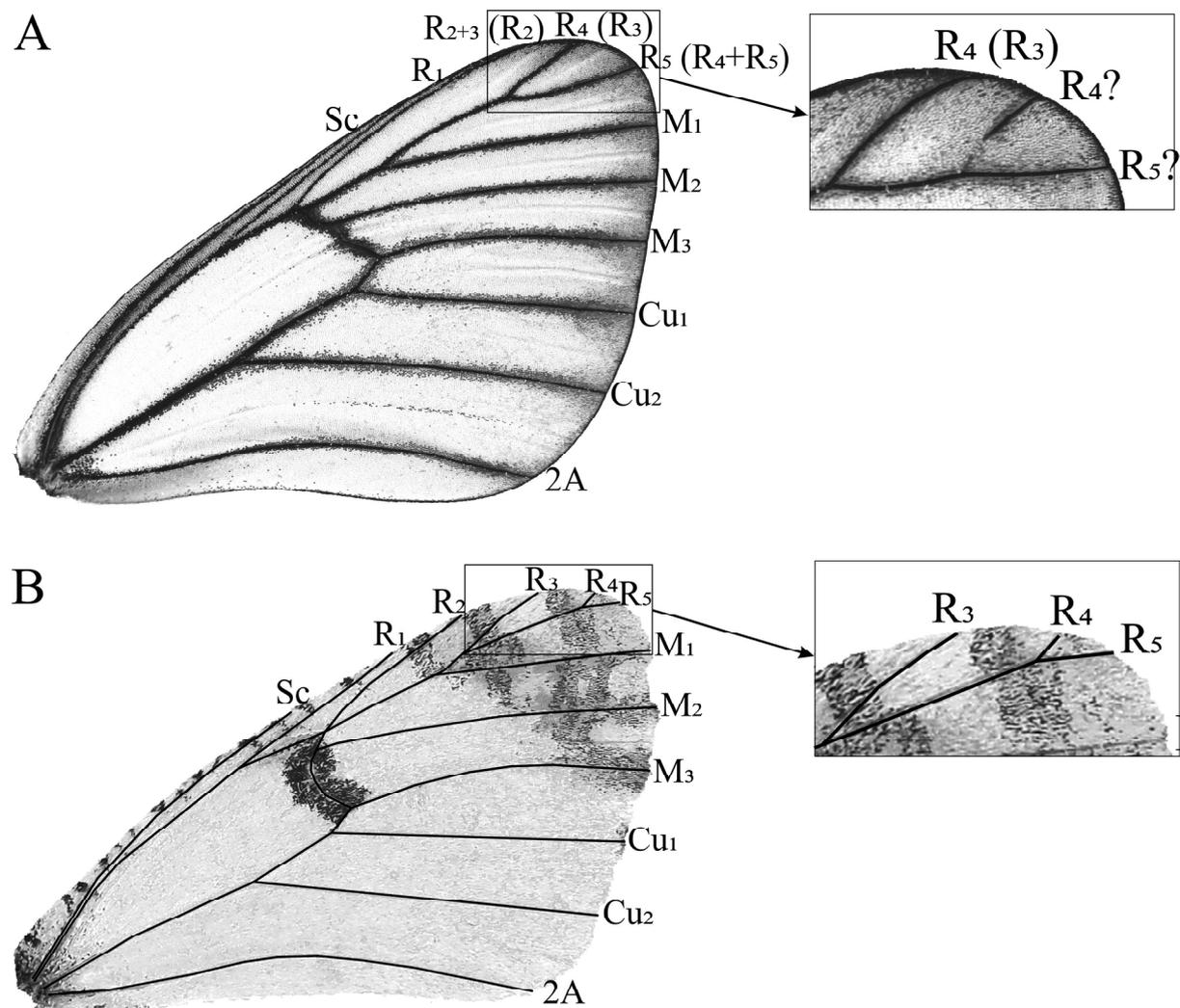


Рис. 6. Разветвление радиального ствола жилок переднего крыла представителей Pieridae. А — нормальное ветвление радиального ствола боярышницы и дополнительное разветвление жилки R_5 (R_{4+5} по Yata, 1981); В — нормальное ветвление радиального ствола у *Euchloe ausonia*.

Fig. 6. Branching of the radial stem on the forewing in pierids. A — normal branching of R stem and additional branching of R_5 (R_{4+5} by Yata, 1981) in black-veined white; B — normal branching of R stem in *Euchloe ausonia*

иной мере редуцируется жилка M_2 , а M_1 сохраняется [De Long et al., 1996]. Нарушения жилкования достаточно подробно изучены у Arctiinae [Sotavalta, 1964]. У них встречались варианты нарушений (дополнительные разветвления жилок и неполные жилки), найденные нами у боярышницы. Однако у Arctiinae почти все разветвления и редукции жилок располагались на жилках радиального ствола, а обычные для боярышницы разветвления жилок Cu_1 , M_2 и дополнительные жилки не были найдены. При этом среди обнаруженных у Arctiinae нарушений жилкования преобладали отклонения в порядке ветвления и взаимном расположении радиальных жилок переднего крыла, не найденные у боярышницы.

На основе изучения массового серийного материала разработана классификация, достаточно полно описывающая все возможные варианты наруше-

ний жилкования крыльев боярышницы. Предложенную классификацию и методику учёта нарушений можно применять в популяционно-экологических исследованиях боярышницы и других видов белянок. Нарушения жилкования крыльев боярышницы представляют собой асимметричные, случайные, независимые друг от друга отклонения развития. Поскольку на определённых участках жилок проявляются конкретные варианты нарушений, можно предположить, что у боярышницы канализовано развитие не только нормального жилкования, но и, по крайней мере, наиболее часто встречающихся отклонений от нормы. Большинство нарушений жилкования крыльев боярышницы не имеют соответствий в нормальном жилковании других чешуекрылых. Обнаруженные нами варианты нарушений встречаются у других чешуекрылых. Можно

предположить, что в целом для чешуекрылых характерны одни и те же нарушения морфогенеза жилок, но в разных группах они проявляются на разных участках крыльев. Мы полагаем, что дальнейшие исследования в данной области необходимы, поскольку могут внести существенный вклад в понимание механизмов индивидуального развития и эволюции крылатых насекомых.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №16-4-018-31.

Литература

- Alberch P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification // *American Zoologist*. Vol.20. No.4. P.653–667.
- Astaurov B.L. 1974. [Hereditiy and development]. M.: Nauka. 359 p. [In Russian].
- Bekker-Migdisova E.E. 1948. [Types of variation of Homoptera wings venation] // *Izvestiya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya*. No.2. P.187–192. [In Russian].
- De Long R., Vane-Wright R.I., Ackery P.R. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): problems and prospects // *Insect Systematics & Evolution*. Vol.27. No.1. P.65–101.
- Hall B.K. 2012. *Evolutionary Developmental Biology (Evo-Devo): Past, Present, and Future* // *Evolution: Education and Outreach*. Vol.5. No.2. P.184–193.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST version 2.17. Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia electronica*. Vol.4. No.1. 9 p.
- Łopuch S., Tofilski A. 2016. The relationship between asymmetry, size and unusual venation in honey bees (*Apis mellifera*) // *Bulletin of entomological research*. Vol.106. No.3. P.304–313.
- Martynova O.M. 1948a. [Individual variation of Mecoptera wings] // *Izvestiya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya*. No.2. P.193–198. [In Russian].
- Martynova O.M. 1948b. [Materials about evolution of Mecoptera] // *Trudy paleontologicheskogo instituta*. Vol.14. No.1. 82 p. [In Russian].
- Nardi J.B. 1984. Tracheole migration in an insect wing // *Development Genes and Evolution*. Vol.194. No.1. P.1–8.
- Nekrutenko Yu.P. 1985. [Butterflies of the Krym]. Kiev: Naukova dumka. 152 p. [In Russian].
- Orlov L.M. 1975. [Wing venation of the green lacewing *Chrysopa adspersa* Wesm. (Chrysopidae, Neuroptera) as a model of microevolutionary research]. // *Zhurnal Obshchei Biologii*. Vol.35. No.6. P.902–913. [In Russian].
- Padró J., Carreira V., Corio C., Hasson E., Soto M. 2014. Host alkaloids differentially affect developmental stability and wing vein canalization in cactophilic *Drosophila buzzatii* // *Journal of evolutionary biology*. Vol.27. No.12. P.2781–2797.
- Perfil'eva K.S. 2007. [Evolution of ant's wings venation (Hymenoptera, Formicidae)]. Avtoref. diss... kand. biol. nauk. M. 23 p. [In Russian].
- Porporato M., Laurino D., Balzola L., Manino A. 2014. Wing venation teratology in *Apis mellifera* L. // *Redia*. Vol.97. P.157–163.
- Rasmuson M. 1960. Frequency of morphological deviants as a criterion of developmental stability // *Hereditas*. Vol.46. Nos 3–4. P.511–535.
- Ross K.G., Robertson J.L. 1990. Developmental stability, heterozygosity, and fitness in two introduced fire ants (*Solenopsis invicta* and *S. richteri*) and their hybrid // *Hereditas*. Vol.64. No.1. P.93–103.
- Schachat S.R., Gibbs G.W. 2016. Variable wing venation in *Agathiphaga* (Lepidoptera: Agathiphagidae) is key to understanding the evolution of basal moths // *Royal Society Open Science*. Vol.3. No.10. P.160–453.
- Schwanwitsch B.N. 1949. [General entomology course]. M.–L.: Sovetskaya nauka. 903 p. [In Russian].
- Skobeeva V.A. 2011. [Variation of quantitative-morphological traits of amphibian gastrulation and its morphogenetic significance]. Avtoref. diss... kand. biol. nauk. M. 17 p. [In Russian].
- Shishkin M.A. 1988. [Evolution as an epigenetic process] // *Sovremennaya paleontologiya. Metody, napravleniya, problem, prakticheskoe-prilozhenie*. M.: Nedra. Vol.2. P.142–169. [In Russian].
- Smith D.R., Crespi B.J., Bookstein F.L. 1997. Fluctuating asymmetry in the honey bee, *Apis mellifera*: effects of ploidy and hybridization // *Journal of Evolutionary Biology*. Vol.10. No.4. P.551–574.
- Sotavalta O. 1964. Studies on the variation of the wing venation of certain tiger moths (Lepidoptera, Arctiidae, subfamilia Arctiinae) // *Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Series A. IV. Biologica*. Helsinki: Suomalainen Tiedeakatemia. 42 p.
- Tan K., Fuchs S., Engel M.S. 2008. An adventitious distal abscissa in the forewing of honey bees (Hymenoptera: Apidae: *Apis*) // *Apidologie*. Vol.39. No.6. P.674–682.
- Vasil'ev A.G. 2005. [Epigenetic basis of phenetics: towards a population meronomy]. Ekaterinburg: Akademkniga. 640p. [In Russian].
- Vorob'eva E.I. 2010. [The modern evolutionary developmental biology: is it mechanical and molecular-genetic or phenotypic approaches?] // *Ontogenez*. Vol.41. No.5. P.332–339. [In Russian].
- Waddington C. H. 1968. The basic ideas of biology // *Towards a Theoretical Biology*. Vol. 1. Prolegomena. Edinburgh: Edinburgh University Press. P.1–32.
- Yablokov A.V., Eatin V.J., Pritikina L.N. 1970. Variability of wing venation of the dragonfly // *Beitrag zur Entomologie*. Vol.5. No.6. P.503–526.
- Yata O. 1981. Comparative morphology of the pupal forewing tracheation in some Japanese species of the family Pieridae (Lepidoptera) // *Vol.49. No.2. P.245–257*.
- Yoshimoto E., Kondo S. 2012. Wing vein patterns of the Hemiptera insect *Orosanga japonicus* differ among individuals // *Interface focus*. Vol.2. No.4. P.451–456.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I. 1991. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // *American Naturalist*. Vol.138. No.4. P.797–810.

Поступила в редакцию 6.12.2017