

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/317425384>

Структура кариотипа у высших чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionomorpha)

Article · January 1988

CITATIONS

0

READS

38

1 author:



Vladimir Lukhtanov

Zoological Institute of Russian Academy of Sciences

160 PUBLICATIONS 1,142 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Chromosome evolution in insects [View project](#)



Diversity and taxonomy of Holarctic butterflies [View project](#)

УДК 595.783/9 : 576.312.37

В. А. Лухтанов и В. Г. Кузнецова

СТРУКТУРА КАРИОТИПА У ВЫСШИХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ
(LEPIDOPTERA, PAPILIONOMORPHA)[V. A. LUKHTANOV and V. G. KUZNETSOVA. KARYOTYPE STRUCTURE
IN HIGHER LEPIDOPTERA (PAPILIONOMORPHA)]

Признаки кариотипа широко применяются в настоящее время в систематике различных групп животных. Использование этих признаков у насекомых в ряде случаев оказывается полезным как для выяснения родственных связей между близкими видами (Blackman, 1985), так и для решения вопросов филогении таксонов более высокого ранга (Кузнецова, 1985). Анализ хромосом с успехом был применен, например, для обоснования видовой самостоятельности ряда форм в комплексе видов группы *Erebia tyndarus* Esp. (*Satyridae*) и в роде *Agrodiaetus* (*Lycaenidae*) (Lesse, 1960). Вместе с тем для понимания макросистемы *Lepidoptera* известные до настоящего времени сведения о хромосомах представляют, по-видимому, меньший интерес, поскольку большинство изученных видов бабочек характеризуются очень сходными кариотипами. Беляев (Beliajeff, 1930) на основании анализа числа хромосом у 94 видов из 22 семейств пришел к выводу, что большая часть чешуекрылых независимо от их таксономической принадлежности характеризуется сходными хромосомными числами. Он предположил, что исходным в эволюции бабочек является $n=30$ или $n=31$. Эти выводы подтвердились впоследствии при кариологическом изучении большего числа видов, которое во второй половине 60-х годов достигло примерно 1000 (Robinson, 1971), что составляет около 0.7 % видового состава отряда. Оказалось, что хромосомные числа, равные 31 или очень близкие к 31, являются модальными для подавляющего большинства исследованных семейств высших чешуекрылых (Robinson, 1971). Аналогичные кариотипы обнаружены также у всех, пока крайне немногочисленных, кариологически изученных представителей наиболее примитивных семейств *Micropterygidae*, *Eriocraniidae*, *Hepialidae* и *Incurvariidae* (Suomalainen, 1969a).

Эволюция кариотипа может осуществляться и без изменения числа хромосом за счет структурных перестроек. Поэтому важные для таксономических целей данные могут быть получены при более тонком анализе кариотипов, в том числе при изучении их структуры. К сожалению, сведения о структуре кариотипов чешуекрылых немногочисленны. В ряде работ отмечается, что в кариотипах некоторых видов бабочек можно выделить отдельные хромосомы или группы хромосом, отличающиеся по своим размерам (см., например: Beliajeff, 1930; Lesse, 1960; Suomalainen, 1965; Maeki, Ae, 1968a, b; Werner, 1975), однако только в немногих работах структурные особенности кариотипа использовались для сравнения близких видов (Maeki, Ae, 1968a) или видов из разных семейств (Goodpasture, 1976). Лишь в единичных случаях различие или сходство в структуре кариотипов между видами подтверждено метрическим анализом хромосом (Bigger, 1975, 1976; Goodpasture, 1976; Gupta, Narang, 1981).

Распространено мнение, что кариотипический анализ у чешуекрылых необычайно трудоемок (Robinson, 1971). Связывают это прежде всего с очень мелкими размерами хромосом у бабочек и их многочисленностью. Известны

виды, имеющие более 380—440 хромосом в диплоидном наборе. Кроме того, в хромосомах бабочек нет локализованных центромер, что делает невозможным использование принятого в кариологии центромерного индекса и затрудняет идентификацию отдельных хромосом.¹

Имеется еще одно обстоятельство, значительно усложняющее проведение кариотипического анализа у чешуекрылых. Только у дневных бабочек (*Papilionoidea*, *Hesperioidea*) мейотические деления регулярно происходят на имагинальной стадии (Lesse, 1960). У всех прочих бабочек мейоз приурочен к разным этапам позднего личиночного, пронифального или кукольного развития в зависимости от видовой принадлежности особи и от предшествующих экологических условий. Наиболее удобные для изучения хромосом стадии (прежде всего метафаза I) кратковременны и длятся, как правило, не более 3—5 дней.

В настоящей работе были определены числа хромосом у 17 видов чешуекрылых, из них у 15 видов изучена структура кариотипов (абсолютные и относительные размеры хромосом). Изученные виды относятся к 14 родам, 11 семействам и 9 надсемействам высших бабочек инфраотряда *Papilionomorpha* в системе Кузнецова и Стекольников (1978). Этот инфраотряд объединяет большую группу так называемых дитризных чешуекрылых (*Ditrysia*), основные направления эволюции и система которых рассмотрены в работах Брока (Brock, 1971), Кузнецова и Стекольников (1986). Были исследованы представители относительно примитивных надсемейств высших бабочек — *Gelechioidea*, *Yponomeutoidea*, *Tortricoidea*, ряда более продвинутых групп — *Pyraloidea*, *Geometroidea*, *Noctuoidea*, *Bombycoidea*, *Papilionoidea*, а также надсем. *Zygaenoidea*, мнения о положении которого в системе противоречивы (Brock, 1971; Кузнецов, Стекольников, 1986).

Авторы благодарны Ю. Я. Соколовой и М. В. Козлову (Ленинград) за предоставление материала, И. Н. Болтунову, В. А. Бронникову и В. Бадюлиной (Ленинград) за помощь при проведении морфометрического анализа хромосом и статистической обработки результатов, В. И. Кузнецову за критические замечания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для кариологического анализа были использованы только самцы. В большинстве случаев гусениц собирали в полевых условиях и выращивали в лаборатории до нужной стадии. Часть материала всегда доводили до имаго, по которым производилось определение видов. Сведения о происхождении материала, стадиях развития бабочек, которые были использованы для работы, а в некоторых случаях также кормовых растениях приведены ниже в разделе «Характеристика кариотипов...». Большая часть материала, кроме случаев, оговоренных особо, определена В. А. Лухтановым.

Извлеченные из брюшка семенники² или насекомых целиком фиксировали в этанолюксусной смеси (3 : 1) и хранили в фиксаторе в течение 1—8 месяцев. Отпрепарированные семенники красили 2-процентным лактоацеторсеином в течение 1—10 суток. Временные давленные препараты готовили в 45-процентной уксусной или 40-процентной молочной кислоте. Кариотип исследовали в метафазе I (MI), а в некоторых случаях также в метафазе II (MII) сперматогенеза. Микрофотографии кариотипов делали с помощью фотонасадки МФН-II и микроскопа Amplival.

Анализировали число хромосом, а также их абсолютные и относительные размеры.

Для определения относительных размеров измеряли площадь одного из гомологов в каждом биваленте и вычисляли ее отношение к площади гаплоидного набора на данной метафазной пластинке.³ Все измерения проводили на микрофотографиях, изготовленных в одном масштабе при помощи устройства для анализа изображения IBAS-I фирмы Opton (ФРГ). В общей сложности были определены размеры 7762 хромосом на 275 метафазных пластинках.

Различия в структуре кариотипов у видов с одинаковым числом хромосом выявляли при помощи критерия Стьюдента, для чего проводили последовательное попарное сравнение от-

¹ Сведения о хромосомах этого типа (голокинетического) у насекомых можно найти в работе Кузнецовой (1979).

² Семенники располагаются в пятом сегменте брюшка на спинной стороне, ниже или по бокам от спинного сосуда.

³ У чешуекрылых самцы являются гомогаметным полом, поэтому у них в каждом биваленте, в том числе в половом (ZZ), гомологичные хромосомы между собой равны.

носительных площадей соответствующих хромосом у разных видов, или при помощи двухфакторного дисперсионного анализа. Дисперсионный анализ позволяет сравнивать структуры кариотипов у разных видов в целом, не прибегая к сравнению отдельных хромосом. Это особенно ценно при сравнении кариотипов с большим числом мелких хромосом, когда выявление гомологичных пар на разных пластинках затруднено. При проведении дисперсионного анализа мы исходили из предпосылки, что на размеры хромосом влияют два основных фактора: А — видовая принадлежность, В — порядковый номер хромосомы в размерном ряду.¹ При сравнении относительных размеров влияние фактора А всегда равно 0, поскольку суммарная относительная площадь хромосом в кариотипе любого вида равна 1. Влияние фактора В всегда значительно, но оно не представляет для нас особого интереса, поскольку не позволяет сравнивать разные виды. Наибольшее значение имеет взаимодействие факторов А и В, достоверное влияние которого означает, что изменение относительных площадей хромосом в размерном ряду у двух сравниваемых видов происходит непараллельно. Последнее эквивалентно утверждению, что кариотипы различаются по структуре. Приведенная схема целиком соответствует варианту двухфакторного дисперсионного анализа, проводимого с целью выявления непараллельности двух процессов (Плохинский, 1975).

Статистическая обработка результатов проводилась на ЭВМ «Электроника-60».

ХАРАКТЕРИСТИКА КАРИОТИПОВ ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ

Надсем. GELECHIOIDEA

Сем. GELECHIIDAE

Sitotroga cerealella Olivier (рис. 1, а). Лабораторная культура, Ленинград, ВИЗР; гусеницы в конце последнего личиночного возраста. $n=30$. 1-й бивалент заметно крупнее остальных. Все остальные биваленты составляют более или менее плавно убывающий размерный ряд. Кариотип изучен впервые.

Anacampsis disquei Meess (рис. 1, б). Приморский край, окрестности Уссурийска, Горнотаяжное; М. В. Козлов; имаго. Определение подтверждено М. М. Омелько. $n=29$. Этот вид в нашем материале был представлен лишь взрослыми особями, у которых, как отмечалось выше, мейоз уже, как правило, не встречается. У одного самца нам удалось, однако, обнаружить единичные мейотические деления, что позволило определить число хромосом в гаплоидном наборе. Кариотип изучен впервые.

Надсем. YPONOMEUTOIDEA

Сем. YPONOMEUTIDAE

Yponomeuta malinellus Z. (рис. 1, в). Северный Кавказ, Пятигорск; В. А. Лухтанов, гусеницы в конце последнего возраста, собраны на яблоне. $n=31$. Биваленты составляют плавно убывающий размерный ряд. То же число хромосом обнаружено у этого вида и другими авторами (Гершензон, 1967; Robinson, 1971).

Надсем. TORTRICOIDEA

Сем. TORTRICIDAE

Archips crataegana Hbn. (рис. 1, г). Северный Кавказ, Пятигорск, гора Бештау; В. А. Лухтанов; гусеницы в конце последнего личиночного возраста, собраны на клене и ясене. Определение В. И. Кузнецова. $n=30$. В кариотипе выделяется один крупный бивалент, превосходящий следующий за ним в размерном ряду более чем в 1.5 раза. В этом же биваленте наблюдается более позднее, по сравнению с другими, анафазное расхождение гомологов (рис. 1, д). Остальные биваленты образуют плавно убывающий размерный ряд. Кариотип изучен впервые.

¹ Безусловно, не порядковый номер хромосомы влияет на ее размеры, а размеры хромосомы определяют ее порядковый номер. Однако в данном случае формальный прием замены причины на следствие не влияет на дальнейший ход логических рассуждений и не скажется на результатах.

Tortrix viridana L. (рис. 1, е). Северный Кавказ, Пятигорск, гора Машук; В. А. Лухтанов; гусеницы в конце последнего личиночного возраста, собраны на дубе. $n=30$. В кариотипе, подобно предыдущему виду, имеется крупный бивалент, по размерам превышающий следующий приблизительно вдвое. Остальные биваленты составляют плавно убывающий размерный ряд. В мейозе крупный бивалент проявляет ряд отличительных особенностей: в конце профазы он медленнее спирализуется; в прометафазе, когда все остальные биваленты уже имеют характерную гантелеобразную форму, он остается в виде кольца; в анафазе I в этом биваленте наблюдается более позднее расхождение гомологов.

Такое же число хромосом и сходную структуру кариотипа имеют особи этого вида из Испании (Ortiz, Templado, 1976).

Надсем. ZYGAE NOIDEA

Сем. ZYGAENIDAE

Zygaena dorycnii Ochs. (рис. 2, а). Северный Кавказ, Пятигорск, гора Бештау; В. А. Лухтанов; гусеницы во второй половине последнего возраста. $n=30$. Биваленты составляют плавно убывающий размерный ряд. Среди них несколько выделяется мелкий 29-й и особенно мелкий 30-й биваленты. Кариотип изучен впервые.

Zygaena carniolica Sc. (рис. 2, б). Северный Кавказ, Пятигорск, гора Бештау; В. А. Лухтанов; гусеницы во второй половине последнего возраста. $n=30$. Биваленты составляют плавно убывающий размерный ряд. Среди них несколько выделяется один мелкий.

По литературным данным, один из подвидов этого вида — *Z. c. onobrychis* — имеет 31 хромосому (Burgeff, Haupt, 1967), а два других — *Z. c. modesta* (Burgeff, Haupt, 1967) и *Z. c. illiterata* (Larsen, 1976) — 30 хромосом в гаплоидном наборе.

Zygaena filipendulae L. (рис. 2, в). Северный Кавказ, Пятигорск, гора Бештау; В. А. Лухтанов; гусеницы во второй половине последнего возраста. $n=30$. Биваленты составляют плавно убывающий размерный ряд. Среди них несколько выделяется один мелкий.

Такое же число хромосом обнаружено у *Z. f. pulchrior*, *Z. f. gigantea* (Burgeff, Haupt, 1967) и *Z. f. syriaca* (Larsen, 1976).

Надсем. PYRALOIDEA

Сем. PYRALIDAE

Galleria mellonella L. (рис. 2, 2). Лабораторная культура, Ленинград, ВИЗР; пронимфы. $n=30$. Все биваленты в наборе составляют плавный размерный ряд. По данным других авторов, этот вид также имеет $n=30$ (см. Robinson, 1971).

Сем. PHYCITIDAE

Plodia interpunctella Hbn. (рис. 2, 3). Ленинград; В. А. Лухтанов; гусеницы в конце последнего возраста. Определение А. Л. Львовского. $n=31$. Биваленты составляют плавно убывающий размерный ряд. Среди них выделяется один мелкий. Кариотип изучен впервые.

Надсем. NOCTUOIDEA

Сем. NOCTUIDAE

Mamestra brassicae L. (рис. 3, а). Лабораторная культура (Ленинград, ЛГУ), получена от бабочек нижнеронской популяции Франции. $n=31$. В кариотипе по размерам выделяется один крупный бивалент. Остальные составляют плавно убывающий размерный ряд. Несколько выделяется один мелкий. То же число хромосом имеют особи этого вида из Японии (Saitoh, 1959) и ФРГ (Werner, 1975).

Acronicta rumicis L. (рис. 3, б). Лабораторная культура (Ленинград, ЛГУ), получена от бабочек, собранных в селе Борисовка Белгородской обл., прониимфы. $n=31$. Биваленты составляют плавно убывающий размерный ряд. Среди них несколько выделяется один мелкий.

Одна изученная (Werner, 1975, «*Phaethra rumicis* L.») особь из ФРГ имела также $n=31$.

Сем. LYMANTRIIDAE

Olene fascelina caucasica Sheljuzhko (рис. 3, в). Северный Кавказ, Пятигорск, гора Бештау; В. А. Лухтанов; гусеницы в конце последнего возраста. $n=16$. Хромосомы по размерам составляют более или менее плавный ряд, хотя на некоторых пластинках они могут быть разделены на 4 группы: очень крупные (2 бивалента), крупные (3 бивалента), средние (5 бивалентов) и мелкие (6 бивалентов). Аналогичные размерные группы можно выделить и на основе площадей хромосом (табл. 2). Кариотип изучен впервые.

Надсем. GEOMETROIDEA

Сем. GEOMETRIDAE

Geometridae sp. (рис. 3, г). Северный Кавказ, Пятигорск, гора Бештау, В. А. Лухтанов; прониимфы, гусеницы собраны на дубе. $n=14$. Все биваленты составляют плавно убывающий размерный ряд.

Надсем. BOMBYCOIDEA

Сем. BOMBYCIDAE

Bombyx mori L. (рис. 4, а). Гибрид Кавказ-1 \times Кавказ-2 (Росшелкостанция, г. Железноводск Ставропольского края), гусеницы на 5-й день пятого возраста. $n=28$. Все биваленты в наборе составляют плавно убывающий размерный ряд. Согласно данным многих исследователей (Robinson, 1974), все до сих пор изученные популяции этого вида в норме имеют $n=28$.

Надсем. PAPILIONOIDEA

Сем. PIERIDAE

Pieris brassicae L. (рис. 4, б). Ленинград; В. А. Лухтанов; куколки. $n=15$. При изучении препаратов создается впечатление, что в кариотипе этого вида имеются 2—3 особенно мелких бивалента. По данным статистической обработки (табл. 2) удается выделить две размерные группы, состоящие соответственно из 11 и 4 пар хромосом. Другие авторы, изучавшие этот вид, также пытались разбить его хромосомы на размерные группировки. Так, одни исследователи выделяют в кариотипе *P. brassicae* 8 крупных, 4 средних и 3 мелких бивалента (Rishi, Rishi, 1977), другие указывают на наличие двух особенно мелких бивалентов (Bauer, 1967). Донкастер (Doncaster, 1912) выделял в кариотипе *P. brassicae* 3—4 мелких бивалента, что подтверждается также и нашими материалами.

Сем. NYMPHALIDAE

Melitaea didyma Esp. (рис. 4, б). Северный Кавказ, Пятигорск, гора Бештау; В. А. Лухтанов; куколки. Гусеницы собраны на *Linaria genistifolia* (L.) Mill. (Scrophulariaceae) и докармлины этим же растением. $n=27$. В кариотипе по размерам выделяется один крупный бивалент. Остальные составляют плавно убывающий размерный ряд. Крупный бивалент отличается от других по поведению в мейозе (отстает в цикле деления). Этот же вид из Италии (4 особи) и из Северного Ирана (1 особь) имеет иное число хромосом, равное 28 в гаплоидном наборе (Lesse, 1960).

Хромосомные числа в исследованных группах варьируют в значительных пределах: от $n=14$ у *Geometridae* sp. до $n=31$ у видов из надсемейств *Uropoetidae*, *Pyraloidea* и *Noctuoidea*, однако у большинства видов (у 14 из 17) числа хромосом близки и колеблются в пределах от 27 до 31. Известно, что чешуекрылые в целом характеризуются стабильными хромосомными числами. Подавляющее большинство изученных до настоящего времени в кариотипическом отношении видов имеют $n=28, 29, 30, 31$, при этом чаще других встречаются $n=30, 31$. Данные по числам хромосом, по-видимому, не могут быть использованы для решения вопросов филогении отряда чешуекрылых, поскольку не наблюдается корреляции между уровнем дивергенции таксонов и хромосомных чисел.

В то же время следует отметить высокую стабильность чисел хромосом как видовых признаков. При изучении 43 особей 17 видов нами не было обнаружено ни одного случая внутрипопуляционной изменчивости по числу хромосом. Из сравнения наших результатов с литературными данными по другим популяциям следует, что особи из разных частей ареала вида также, как правило, не отличаются по числу хромосом. В этой связи обнаружение межпопуляционных различий по этому признаку можно рассматривать как указание на необходимость более тщательного анализа таксономического положения хромосомных форм. Так, например, подвид *Zygaena carniolica onobrychis* имеет $n=31$ (Burgeff, Haupt, 1967), в то время как другие географические формы вида, в том числе изученная нами популяция из Пятигорска, характеризуются $n=30$. Также *Melitaea didyma* на Северном Кавказе имеет, по нашим данным, $n=27$ и отличается от популяций из Италии и Северного Ирана, имеющих $n=28$ (Lesse, 1960). В обоих случаях популяции с разными хромосомными числами несколько различаются и по внешним морфологическим признакам, а в случае *Z. carniolica* даже отнесены к разным подвидам (Burgeff, Haupt, 1967). Несовпадение хромосомных чисел в разных популяциях свидетельствует, по-видимому, о далеко зашедшей дивергенции географических форм этих видов.

АБСОЛЮТНЫЕ РАЗМЕРЫ ХРОМОСОМ

Известно, что между видами чешуекрылых могут существовать значительные различия в абсолютных размерах хромосом. Например, среди всех изученных нами видов *G. mellonella* и *P. interpunctella* (*Pyraloidea*) имеют более крупные хромосомы (рис. 2, г, д). Визуально наблюдаемые различия в размерах подтверждаются измерениями суммарных площадей хромосом в кариотипах (табл. 1).

Мы сделали попытку проанализировать, как изменяются суммарные площади хромосом в кариотипах исследованных нами видов. В целом средние суммарные площади у них варьируют в довольно широких пределах — от 9.9 до 18.7 мкм² (табл. 1). Однако изменчивость этого признака в надсемействах не отражает действительных родственных связей между ними. Так, в группу видов с близкими размерами хромосом попадают представители надсемейств *Gelechioidea*, *Zygaenoidea* и *Papilionoidea* (табл. 1), среди которых первое — одно из наиболее примитивных, а последнее — одно из самых продвинутых в инфраотряде *Papilionomorpha*.

В некоторых группах чешуекрылых «средние суммарные размеры хромосом» меняются незначительно, оставаясь достаточно стабильными на разных таксономических уровнях. Например, у обоих изученных нами представителей надсем. *Pyraloidea* суммарные площади хромосом очень близки (табл. 1). По данным Гудпасче (Goodpasture, 1976), у 3 видов совок (*Noctuidae*) суммарные длины метафазных хромосом (в митозе) равны 554—567 мкм, а у 3 видов толстоголовок (*Hesperiidae*) эта величина иная и колеблется тоже незначительно (647—658 мкм).¹ Однако, по данным, полученным Вернер (Werner, 1975), разные пред-

¹ Вызывает сомнение порядок приведенных автором (Goodpasture, 1976) величин. При средней длине метафазных хромосом, близкой к 2 мкм (Goodpasture, 1976 : 770, рис. 22), суммарные длины хромосом должны быть на порядок меньше.

Абсолютные размеры хромосом чешуекрылых

Виды	Число хромосом	Средняя площадь одного гомолога, мкм ²		Средняя суммарная площадь гаплоидного набора на стадии максимальной спирализации хромосом, мкм ²	
		минимальная	максимальная	N	$\bar{x} \pm S. E.$
Надсем. Gelechioidea					
1. <i>Sitotroga cerealella</i>	30	0.29 \pm 0.017	0.50 \pm 0.028	9	10.0 \pm 0.20
Надсем. Yponomeutoidea					
2. <i>Yponomeuta malinellus</i>	31	0.42 \pm 0.026	0.69 \pm 0.029	8	15.3 \pm 0.34
Надсем. Tortricoidea					
3. <i>Archips crataegana</i>	30	0.40 \pm 0.036	1.06 \pm 0.069	8	13.2 \pm 0.42
4. <i>Tortrix viridana</i>	30	0.34 \pm 0.21	0.61 \pm 0.053	7	12.1 \pm 0.53
Надсем. Zygaenoidea					
5. <i>Zygaena doricnii</i>	30	0.32 \pm 0.017	0.61 \pm 0.030	6	10.6 \pm 0.33
6. <i>Zygaena carniolica</i>	30	0.33 \pm 0.028	0.46 \pm 0.020	12	11.2 \pm 0.33
7. <i>Zygaena filipendulae</i>	30	0.30 \pm 0.027	0.39 \pm 0.015	12	9.9 \pm 0.18
Надсем. Pyraloidea					
8. <i>Galleria mellonella</i>	30	0.54 \pm 0.024	1.01 \pm 0.046	5	18.7 \pm 0.80
9. <i>Plodia interpunctella</i>	31	0.51 \pm 0.028	0.95 \pm 0.059	6	18.6 \pm 0.91
Надсем. Noctuoidea					
10. <i>Mamestra brassicae</i>	31	0.34 \pm 0.024	0.85 \pm 0.038	10	16.9 \pm 1.24
11. <i>Acronicta rumicis</i>	31	0.25 \pm 0.016	0.65 \pm 0.032	14	11.5 \pm 0.44
12. <i>Olene fascelina caucasica</i>	16	0.78 \pm 0.065	1.29 \pm 0.162	11	14.3 \pm 0.31
Надсем. Bombycoidea					
13. <i>Bombyx mori</i>	28	0.36 \pm 0.016	0.54 \pm 0.023	13	11.7 \pm 0.34
Надсем. Papilionoidea					
14. <i>Pieris brassicae</i>	15	0.48 \pm 0.040	0.98 \pm 0.067	6	10.0 \pm 0.58
15. <i>Melitaea didyma</i>	27	0.59 \pm 0.027	1.06 \pm 0.058	—	—

Примечание. N — число измеренных пластинок.

ставители сем. *Noctuidae*, даже относящиеся к одному роду, существенно отличаются по абсолютным размерам хромосом. Автор исследовала этот признак у 20 видов совок и обнаружила, что средние суммарные длины метафазных хромосом в их кариотипах варьируют от 0.66 до 1.00 мкм, что соответствует примерно 5-кратным различиям в объемах хромосом. Также и по нашим данным, два вида совок из разных родов — *Mamestra brassicae* и *Acronicta rumicis* — резко различаются по абсолютным площадям хромосом (табл. 1, рис. 3, а и б). Следует, правда, иметь в виду, что роды *Mamestra* и *Acronicta* относятся к разным подсемействам *Noctuidae*.

Таким образом, имеющиеся данные весьма противоречивы. В целом приходится признать, что количество видов, у которых известны абсолютные размеры хромосом, в настоящее время еще ничтожно и не позволяет прийти к каким-либо выводам.

Мы специально исследовали вопрос о возможности использования признака «суммарные размеры хромосом» для систематики близких форм бабочек. Оказалось, что по этому признаку между видами одного рода — *Zygaena carniolica* и *Z. filipendulae* — имеются статистически значимые различия ($P < 0.01$). Эти данные, а также упомянутые выше данные Вернер (Werner, 1975), свидетельствуют о том, что в процессе видообразования у бабочек происходят изменения абсолютных размеров хромосом.

Природа изменений размеров хромосом без изменения их числа неизвестна. Они могут быть связаны с различными способами упаковки ДНК или с изме-

нениями в содержании ДНК в клетке. Последнее, как предполагает Вернер (Werner, 1975), может происходить в результате политенизации хромосом или вследствие локальных дупликаций в отдельных хромосомах. Значительные изменения содержания ДНК в геноме в эволюции чешуекрылых, по-видимому, действительно имели место. Об этом свидетельствует тот факт, что, по данным кинетики реассоциации, содержание ДНК в геноме *Barathra brassicae* (Noctuidae) и *Adoxophyes orana* (Tortricidae) различается вдвое (Jurkovičová, Touw, 1979). Однако неизвестно, сопровождался ли этот процесс изменениями размеров хромосом.

В целом, несмотря на малое количество информации по абсолютным размерам хромосом, известные в литературе и полученные нами сведения позволяют предполагать, что изменения размеров хромосом без изменения их числа — это один из путей эволюции кариотипа у чешуекрылых. Возможно, что эти преобразования сопровождаются изменениями размера генома (содержания ДНК в гаплоидном наборе).

ОТНОСИТЕЛЬНЫЕ РАЗМЕРЫ ХРОМОСОМ

Относительные размеры хромосом в отличие от абсолютных не должны существенно меняться по мере их спирализации от профазы к поздней метафазе. Однако имеются данные по другим группам, что скорость спирализации может быть неодинаковой для разных хромосом и это отражается на их относительных размерах (Blackman, 1985). Для выяснения характера изменений относительных размеров хромосом в циклах деления у чешуекрылых мы измеряли площади хромосом, находящихся на разных этапах спирализации, и определяли их процентное отношение к суммарной площади всего набора у *Archips crataegana*. В одном случае измеряли хромосомы, находящиеся на стадии прометафазы и ранней метафазы, когда суммарная площадь гаплоидного набора в среднем равнялась 22.2 мкм²; в другом случае — в поздней метафазе с суммарной площадью хромосом в гаплоидном наборе, равной 13.2 мкм². В обоих вариантах относительные площади соответствующих хромосом оказались очень близки (табл. 2, 3). Небольшие различия были обнаружены лишь по двум хромосомным парам из 30, при этом только в одном случае разница была высокодостоверной ($P < 0.01$). На основании полученных данных можно принять, что относительные размеры хромосом у чешуекрылых являются весьма стабильной характеристикой, которая в связи с этим может использоваться при сравнительно-кариологическом анализе видов.

Как показано выше, виды, обладающие одинаковыми хромосомными числами, могут различаться по структуре кариотипа. У большинства из изученных нами видов все хромосомы составляют плавно убывающий размерный ряд (табл. 2). Надо отметить, что для чешуекрылых в целом независимо от числа хромосом наиболее характерен кариотип именно такой структуры. Следует указать, что при визуальном анализе и в таком кариотипе (далее мы будем называть его «консервативный») можно обнаружить 2—3 хромосомные пары, несколько выделяющиеся из плавно убывающего размерного ряда. Чаще всего это очень мелкие хромосомы, как в кариотипах всех трех видов *Zygaena*, а также у *P. interpunctella* и *A. rumicis*.

Достаточно распространен у бабочек также кариотип, в котором имеется одна крупная хромосомная пара, явно выделяющаяся из размерного ряда. В нашем материале такой кариотип обнаружен у *S. cerealella*, *A. crataegana*, *T. viridana* с $n=30$, у *M. brassicae* с $n=31$ и у *M. didima* с $n=27$. Все остальные хромосомы у перечисленных видов последовательно уменьшаются в размерах.

Даже между видами, обладающими при равном числе хромосом, казалось бы, сходной структурой кариотипов, с помощью специальных методов анализа удается выявить существенные различия. С этой целью в каждой паре сравниваемых кариотипов мы проводили попарное сравнение относительных площадей хромосом, занимающих соответствующие друг другу места в размерном ряду — А 1—А 1, А 2—А 2, А 3—А 3 и т. д. Так, например, до настоящего времени было известно, что подавляющее большинство изученных видов рода *Zygaena* имеет одинаковые кариотипы ($n=30$) (Larsen, 1976; Burgeff, Haupt,

Относительная площадь хромосом (1—31) у изученных видов чешуекрылых

Виды	Объем исследованного материала			Число хромосом	Средняя относительная площадь хромосом и ее стандартная ошибка, $\bar{x} \pm S. E.$, %	
	A	B	B		1	2
Надсем. Gelechioidea						
1. <i>Sitotroga cerealella</i>	4	37	16	30	6.57 ± 0.169	0.480 ± 0.06
Надсем. Yponomeutoidea						
2. <i>Yponomeuta malinellus</i>	3	20	20	31	4.77 ± 0.109	4.44 ± 0.073
Надсем. Tortricioidea						
3. <i>Archips crataegana</i>	I 3	23	22	30	7.45 ± 0.229	4.89 ± 0.150
	II 4	15	15	30	8.21 ± 0.392	4.80 ± 0.091
4. <i>Tortrix viridana</i>	2	24	22	30	10.06 ± 0.295	4.97 ± 0.312
Надсем. Zygaenoidea						
5. <i>Zygaena doricnii</i>	2	22	11	30	5.49 ± 0.185	4.92 ± 0.129
6. <i>Zygaena carniolica</i>	2	22	17	30	5.24 ± 0.159	4.70 ± 0.056
7. <i>Zygaena filipendulae</i>	2	39	14	30	5.10 ± 0.202	4.53 ± 0.057
Надсем. Pyraloidea						
8. <i>Galleria melonella</i>	2	17	15	30	5.29 ± 0.242	4.80 ± 0.161
9. <i>Plodia interpunctella</i>	2	26	15	31	5.76 ± 0.283	5.03 ± 0.155
Надсем. Noctuoidea						
10. <i>Mamestra brassicae</i>	2	54	15	31	6.31 ± 0.299	5.11 ± 0.122
11. <i>Acronycta rumicis</i>	2	28	18	31	5.25 ± 0.243	4.51 ± 0.085
12. <i>Olene fasselina caucasica</i>	3	61	15	16	10.73 ± 0.434	9.37 ± 0.158
Надсем. Bombycoidea						
13. <i>Bombyx mori</i>	2	46	14	28	5.05 ± 0.075	4.76 ± 0.034
Надсем. Papilionoidea						
14. <i>Pieris brassicae</i>	4	60	15	15	9.86 ± 0.193	8.76 ± 0.132
15. <i>Melitaea didyma</i>	2	13	13	27	8.09 ± 0.258	5.30 ± 0.279

Виды	Хромосомы					
	3	4	5	6	7	8
1	4.51 ± 0.067	4.35 ± 0.054	4.19 ± 0.047	4.06 ± 0.039	3.94 ± 0.030	3.86 ± 0.029
2	4.20 ± 0.041	4.10 ± 0.040	3.99 ± 0.036	3.89 ± 0.030	3.83 ± 0.027	3.73 ± 0.027
3 (I)	4.42 ± 0.059	4.23 ± 0.046	4.13 ± 0.039	3.99 ± 0.036	3.87 ± 0.031	3.79 ± 0.025
3 (II)	4.56 ± 0.09	4.29 ± 0.031	4.17 ± 0.036	4.06 ± 0.034	3.95 ± 0.039	3.77 ± 0.040
4	4.23 ± 0.093	4.04 ± 0.052	3.88 ± 0.046	3.78 ± 0.038	3.65 ± 0.035	3.59 ± 0.034
5	4.68 ± 0.097	4.46 ± 0.055	4.33 ± 0.051	4.22 ± 0.057	4.14 ± 0.055	3.99 ± 0.041
6	4.55 ± 0.055	4.33 ± 0.053	4.18 ± 0.049	4.06 ± 0.037	3.97 ± 0.039	3.91 ± 0.039
7	4.35 ± 0.029	4.25 ± 0.038	4.13 ± 0.035	4.01 ± 0.036	3.91 ± 0.039	3.85 ± 0.042
8	4.47 ± 0.067	4.28 ± 0.046	4.15 ± 0.029	4.02 ± 0.031	3.92 ± 0.022	3.82 ± 0.028
9	4.76 ± 0.116	4.40 ± 0.069	4.23 ± 0.066	4.08 ± 0.063	3.91 ± 0.052	3.82 ± 0.042
10	4.71 ± 0.107	4.48 ± 0.083	4.15 ± 0.072	4.02 ± 0.069	3.83 ± 0.047	3.74 ± 0.048
11	4.31 ± 0.062	4.18 ± 0.044	4.02 ± 0.048	3.95 ± 0.050	3.85 ± 0.041	3.79 ± 0.044
12	8.34 ± 0.127	7.78 ± 0.095	7.30 ± 0.100	6.74 ± 0.106	6.27 ± 0.079	5.86 ± 0.069
13	4.65 ± 0.039	4.52 ± 0.031	4.40 ± 0.039	4.30 ± 0.051	4.18 ± 0.047	4.08 ± 0.039
14	8.21 ± 0.107	7.84 ± 0.082	7.61 ± 0.069	7.35 ± 0.084	7.07 ± 0.088	6.87 ± 0.070
15	4.50 ± 0.061	4.36 ± 0.070	4.26 ± 0.061	4.15 ± 0.041	4.08 ± 0.042	3.99 ± 0.049

Виды	Хромосомы					
	9	10	11	12	13	14
1	3.76 ± 0.036	3.69 ± 0.039	3.61 ± 0.045	3.52 ± 0.034	3.44 ± 0.030	3.39 ± 0.030
2	3.66 ± 0.026	3.61 ± 0.024	3.55 ± 0.023	3.52 ± 0.022	3.45 ± 0.022	3.40 ± 0.028
3 (I)	3.72 ± 0.028	3.61 ± 0.023	3.52 ± 0.021	3.48 ± 0.017	3.40 ± 0.024	3.33 ± 0.021
3 (II)	3.71 ± 0.035	3.63 ± 0.040	3.55 ± 0.041	3.47 ± 0.042	3.43 ± 0.037	3.35 ± 0.035
4	3.51 ± 0.031	3.42 ± 0.034	3.35 ± 0.027	3.26 ± 0.030	3.24 ± 0.030	3.17 ± 0.027

Таблица 2 (продолжение)

Виды	Хромосомы					
	9	10	11	12	13	14
5	3.87 ± 0.057	3.75 ± 0.051	3.69 ± 0.058	3.55 ± 0.060	3.50 ± 0.058	3.43 ± 0.056
6	3.83 ± 0.037	3.70 ± 0.031	3.62 ± 0.020	3.54 ± 0.023	3.50 ± 0.025	3.48 ± 0.022
7	3.76 ± 0.041	3.70 ± 0.041	3.63 ± 0.035	3.58 ± 0.035	3.50 ± 0.031	3.44 ± 0.030
8	3.76 ± 0.027	3.71 ± 0.023	3.63 ± 0.025	3.55 ± 0.027	3.49 ± 0.030	3.43 ± 0.027
9	3.75 ± 0.042	3.69 ± 0.042	3.55 ± 0.043	3.47 ± 0.043	3.40 ± 0.043	3.34 ± 0.046
10	3.62 ± 0.037	3.53 ± 0.038	3.45 ± 0.034	3.34 ± 0.028	3.24 ± 0.029	3.21 ± 0.033
11	3.73 ± 0.041	3.66 ± 0.041	3.61 ± 0.032	3.49 ± 0.024	3.43 ± 0.028	3.38 ± 0.031
12	5.57 ± 0.078	5.32 ± 0.066	4.98 ± 0.078	4.72 ± 0.063	4.54 ± 0.075	4.33 ± 0.083
13	4.01 ± 0.046	3.92 ± 0.043	3.84 ± 0.043	3.73 ± 0.048	3.66 ± 0.039	3.55 ± 0.033
14	6.56 ± 0.091	6.20 ± 0.093	5.87 ± 0.092	5.11 ± 0.154	4.79 ± 0.154	4.33 ± 0.139
15	3.94 ± 0.045	3.88 ± 0.032	3.80 ± 0.028	3.75 ± 0.033	3.63 ± 0.036	3.56 ± 0.032

Виды	Хромосомы					
	15	16	17	18	19	20
1	3.32 ± 0.034	3.24 ± 0.032	3.17 ± 0.025	3.12 ± 0.027	3.02 ± 0.031	2.92 ± 0.029
2	3.34 ± 0.023	3.26 ± 0.027	3.22 ± 0.020	3.15 ± 0.025	3.10 ± 0.024	3.05 ± 0.029
3 (I)	3.25 ± 0.024	3.17 ± 0.021	3.09 ± 0.021	3.03 ± 0.025	2.97 ± 0.026	2.88 ± 0.031
3 (II)	3.27 ± 0.033	3.17 ± 0.033	3.11 ± 0.030	2.96 ± 0.038	2.91 ± 0.036	2.80 ± 0.034
4	3.10 ± 0.028	3.05 ± 0.028	2.99 ± 0.032	2.91 ± 0.034	2.83 ± 0.031	2.78 ± 0.027
5	3.32 ± 0.048	3.25 ± 0.034	3.16 ± 0.030	3.09 ± 0.033	2.99 ± 0.042	2.92 ± 0.034
6	3.37 ± 0.021	3.30 ± 0.022	3.23 ± 0.020	3.16 ± 0.027	3.10 ± 0.028	3.05 ± 0.033
7	3.36 ± 0.031	3.30 ± 0.026	3.23 ± 0.029	3.17 ± 0.030	3.10 ± 0.029	3.02 ± 0.024
8	3.36 ± 0.029	3.30 ± 0.026	3.25 ± 0.029	3.19 ± 0.026	3.09 ± 0.029	2.98 ± 0.031
9	3.27 ± 0.047	3.19 ± 0.047	3.08 ± 0.040	3.02 ± 0.040	2.91 ± 0.043	2.84 ± 0.048
10	3.17 ± 0.028	3.09 ± 0.029	3.03 ± 0.024	3.00 ± 0.030	2.94 ± 0.027	2.88 ± 0.026
11	3.30 ± 0.022	3.27 ± 0.018	3.18 ± 0.026	3.09 ± 0.022	3.01 ± 0.025	2.94 ± 0.034
12	4.17 ± 0.072	3.78 ± 0.186	—	—	—	—
13	3.50 ± 0.028	3.38 ± 0.032	3.32 ± 0.025	3.26 ± 0.025	3.20 ± 0.020	3.14 ± 0.023
14	3.46 ± 0.152	—	—	—	—	—
15	3.49 ± 0.032	3.41 ± 0.034	3.29 ± 0.038	3.25 ± 0.039	3.16 ± 0.029	3.12 ± 0.026

Виды	Хромосомы					
	21	22	23	24	25	26
1	2.86 ± 0.022	2.75 ± 0.033	2.69 ± 0.030	2.61 ± 0.029	2.51 ± 0.038	2.37 ± 0.047
2	2.97 ± 0.025	2.89 ± 0.023	2.83 ± 0.038	2.69 ± 0.038	2.59 ± 0.039	2.45 ± 0.038
3 (I)	2.83 ± 0.027	2.75 ± 0.032	2.69 ± 0.031	2.60 ± 0.036	2.50 ± 0.035	2.39 ± 0.037
3 (II)	2.73 ± 0.036	2.66 ± 0.039	2.54 ± 0.043	2.49 ± 0.041	2.40 ± 0.047	2.26 ± 0.057
4	2.73 ± 0.026	2.65 ± 0.026	2.59 ± 0.026	2.54 ± 0.028	2.44 ± 0.035	2.34 ± 0.036
5	2.83 ± 0.046	2.77 ± 0.043	2.87 ± 0.045	2.55 ± 0.067	2.46 ± 0.059	2.36 ± 0.064
6	2.95 ± 0.042	2.85 ± 0.039	2.74 ± 0.037	2.65 ± 0.036	2.56 ± 0.043	2.42 ± 0.041
7	2.95 ± 0.017	2.90 ± 0.021	2.82 ± 0.031	2.71 ± 0.030	2.65 ± 0.035	2.55 ± 0.036
8	2.91 ± 0.031	2.88 ± 0.026	2.80 ± 0.035	2.69 ± 0.025	2.57 ± 0.040	2.47 ± 0.035
9	2.77 ± 0.045	2.70 ± 0.049	2.59 ± 0.045	2.50 ± 0.039	2.39 ± 0.042	2.27 ± 0.046
10	2.83 ± 0.030	2.72 ± 0.029	2.64 ± 0.035	2.56 ± 0.039	2.48 ± 0.043	2.38 ± 0.046
11	2.84 ± 0.035	2.75 ± 0.033	2.67 ± 0.029	2.58 ± 0.042	2.48 ± 0.041	2.40 ± 0.039
12	—	—	—	—	—	—
13	3.04 ± 0.040	2.95 ± 0.044	2.84 ± 0.054	2.65 ± 0.054	2.48 ± 0.067	2.36 ± 0.066
14	3.08 ± 0.027	2.93 ± 0.034	2.90 ± 0.034	2.78 ± 0.042	2.67 ± 0.047	2.53 ± 0.057
15	3.02 ± 0.040	2.95 ± 0.039	2.86 ± 0.037	2.76 ± 0.044	2.62 ± 0.038	2.50 ± 0.044

Виды	Хромосомы				
	27	28	29	30	31
1	2.20 ± 0.060	1.95 ± 0.056	1.76 ± 0.066	1.40 ± 0.122	—
2	2.32 ± 0.036	2.20 ± 0.036	2.05 ± 0.034	1.88 ± 0.045	1.64 ± 0.040
3 (I)	2.28 ± 0.031	2.14 ± 0.036	2.00 ± 0.039	1.75 ± 0.061	—
3 (II)	2.17 ± 0.061	2.05 ± 0.067	1.88 ± 0.071	1.57 ± 0.082	—

Виды	Хромосомы				
	27	28	29	30	31
4	2.28 ± 0.038	2.16 ± 0.040	2.02 ± 0.043	1.70 ± 0.055	—
5	2.28 ± 0.064	2.13 ± 0.076	1.77 ± 0.095	1.46 ± 0.097	—
6	2.29 ± 0.047	2.12 ± 0.048	1.90 ± 0.039	1.55 ± 0.084	—
7	2.18 ± 0.048	1.94 ± 0.055	1.70 ± 0.074	1.25 ± 0.122	—
8	2.37 ± 0.034	2.23 ± 0.037	2.07 ± 0.051	1.86 ± 0.048	—
9	2.12 ± 0.042	1.98 ± 0.037	1.88 ± 0.054	1.67 ± 0.054	1.43 ± 0.063
10	2.29 ± 0.053	2.18 ± 0.048	1.94 ± 0.055	1.70 ± 0.074	1.25 ± 0.122
11	2.30 ± 0.044	2.20 ± 0.047	2.05 ± 0.053	1.93 ± 0.075	1.69 ± 0.098
12	—	—	—	—	—
13	2.06 ± 0.099	—	—	—	—
14	2.33 ± 0.069	2.11 ± 0.097	—	—	—
15	2.15 ± 0.153	—	—	—	—

Примечания. 1. В графе «Объем исследованного материала» А — число особей; В — количество пластинок, на которых определено число хромосом; В — количество пластинок, на которых измеряли площади хромосом. 2. Для *Archips crataegana* в строке I — данные по площадям слабо конденсированных хромосом, в строке II — данные по площадям сильно конденсированных хромосом этого же вида. 3. В графе «Средняя относительная площадь...» цифрами 1, 2, 3 и т. д. обозначены порядковые номера хромосом.

1967). Оказалось, однако, что кариотипы трех исследованных нами видов этого рода различаются довольно значительно, при этом между *Z. filipendulae* и *Z. carniolica* различия минимальны (по 4 парам хромосом), а между *Z. filipendulae* и *Z. doricnii* они довольно велики и захватывают 17 пар хромосом.

Можно ожидать, что таксоны более высокого ранга (подроды, роды, семейства) будут различаться по большему количеству перестроек, чем близкие виды. Действительно, более существенные различия были обнаружены при сравнении видов, относящихся к разным родам одного семейства (*Tortrix* и *Archips*, *Mamestra* и *Acronicta*) (табл. 3). Об этом же свидетельствуют данные Гудпасче (Goodpasture, 1976), согласно которым 3 вида сем. *Noctuidae* и 3 вида сем. *Hesperiidae* имеют кариотипы, сходные по структуре внутри каждого из этих семейств, но различающиеся между ними. Однако корреляция между уровнем дивергенции таксонов и различиями в относительных площадях хромосом наблюдается далеко не всегда. Так, между *G. mellonella* и *Z. filipendulae*, относящимися к весьма далекому друг от друга надсемействам *Pyraloidea* и *Zygaenoidea*, различия по исследованному признаку отсутствуют. Кариотипическое сходство между этими видами, вероятно, является конвергентным и не отражает реального уровня дифференциации, поскольку различные структурные перестройки хромосом могли привести к появлению сходных кариотипов.

Другой пример несоответствия между различиями в относительных размерах хромосом и степенью близости таксонов обнаружен нами в роде *Zygaena*. По этому признаку *Zygaena filipendulae* оказывается ближе к *Z. carniolica*, чем к *Z. doricnii*, хотя *Z. filipendulae* и *Z. doricnii* относятся к одному подроду — *Zygaena*, а *Z. carniolica* — к другому подроду — *Argumena* (Naumann, Tremewan, 1984). Таким образом, в настоящее время трудно говорить о структурных особенностях кариотипа как о признаке таксонов высокого ранга.

Использованный метод сравнительно-кариологического анализа позволяет выявить хромосомные различия между видами и оценить минимальное число хромосом, по которому отличаются сравниваемые виды. Реальное число перестроек, имевших место в эволюции, было, по всей вероятности, значительно более высоким. К сожалению, очень мелкие хромосомы бабочек неудобны для проведения дифференциальной окраски, которая помогла бы выявить типы структурных перестроек и их число.

В нашем материале виды, обладающие «консервативными» кариотипами, отличаются друг от друга по 0—17 хромосомным парам (табл. 3). Виды, в кариотипах которых имеется одна крупная пара хромосом, отличаются от видов с «консервативными» кариотипами более значительно (по 4—19 парам хромосом). Максимальный уровень различий (по 23—26 хромосомным парам) наблюдается между видами с «консервативными» кариотипами и *Tortrix viridana*, обладаю-

щим самой крупной первой парой хромосом среди видов с подобными кариотипами. Высокодостоверные различия ($P < 0.01$) в структуре кариотипов между этим видом и видами рода *Zygaena*, а также *G. mellonella* («консервативные» кариотипы) были выявлены также методом дисперсионного анализа (табл. 3).

Анализируя полученные данные, следует учитывать, что различия в относительных размерах хромосом между видами не всегда отражают реальные кариотипические различия. Наиболее значительное несоответствие может возникнуть при сравнении видов с разной структурой кариотипа — «консервативным» набором и кариотипом, включающим крупную пару хромосом. Увеличение размеров хромосом в одной паре без изменения общего числа может быть следствием двух явлений: 1) переноса генетического материала из других хромосом, 2) увеличения содержания ДНК в этой паре хромосом, например, в результате дупликаций. Оба эти процесса приведут к изменению относительных размеров всех хромосом в кариотипе, хотя в первом случае реальные изменения происходят в нескольких хромосомах, а во втором — лишь в одной паре гомологов.

Для того чтобы выяснить причины различий между видами в относительных размерах хромосом, можно мысленно исключить из сравниваемых кариотипов наиболее крупную хромосомную пару и заново рассчитать относительные площади остальных хромосом. В случае переноса генетического материала рассчитанные заново относительные размеры будут различными в сравниваемых кариотипах; во втором случае они будут одинаковыми. Мы произвели такой пересчет относительных площадей хромосом у видов с $n=30$ и обнаружили, что различия между *T. viridana* и 6 другими видами, ранее столь значительные, сохраняются при этом только по 2—18 хромосомам из оставшихся 29. Эти результаты не позволяют исключить

Таблица 3

Число хромосом, по которым достоверно [$P < 0.05$, (в скобках $P < 0.01$)] различаются виды при попарном сравнении относительных площадей хромосом

Виды	n = 30										n = 31		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1. <i>Sitotroga cerealella</i>	—	5 (2)	8 (4)	25 (21)	4 (2)	4 (2)	12 (9)	9 (5)	—	20 (19)	21 (17)	6 (3)	
2. <i>Archips crataegana</i> I	5 (2)	—	2 (1)	21 (16)	12 (7)	16 (9)	19 (14)	15 (11)	—	6 (2)	—	11 (6)	
3. <i>Archips crataegana</i> II	8 (4)	2 (1)	—	16 (15)	11 (3)	16 (11)	16 (13)	17 (13)	—	6 (2)	—	15 (11)	
4. <i>Tortrix viridana</i>	25 (21)	21 (16)	16 (15)	—	23 (19)	25 (21)	25 (25)	26 (22)	21 (17)	41 (6)	5 (11)	—	
5. <i>Zygaena doricellii</i>	4 (2)	12 (7)	11 (3)	23 (19)	—	5 (0)	17 (6)	10 (6)	6 (3)	—	—	—	
6. <i>Zygaena carnotolica</i>	4 (2)	16 (9)	16 (11)	25 (21)	5 (0)	—	4 (1)	2 (1)	—	—	—	—	
7. <i>Zygaena filipendulae</i>	12 (9)	19 (14)	16 (13)	25 (25)	17 (6)	4 (1)	—	0 (0)	20 (19)	—	—	—	
8. <i>Galleria mellonella</i>	9 (5)	15 (11)	17 (3)	26 (22)	10 (6)	2 (1)	0 (0)	—	21 (17)	6 (2)	—	—	
9. <i>Yponomeuta malinellus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
10. <i>Plodia interpunctella</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
11. <i>Mamestra brassicae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
12. <i>Acronicta rumicis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Примечание. Полукурным шрифтом приведены данные по видам, достоверные различия между которыми были выявлены методом дисперсионного анализа.

роль дупликаций в возникновении различий в относительных размерах хромосом между видами. Вместе с тем становится очевидным, что указанные различия в значительной степени связаны с многочисленными межхромосомными перестройками. Таким образом, полученные данные позволяют сделать вывод о том, что сравниваемые виды действительно различаются по значительному числу хромосом.

РОЛЬ ХРОМОСОМНЫХ ПЕРЕСТРОЕК В ЭВОЛЮЦИИ КАРИОТИПОВ У ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Как уже отмечалось, чешуекрылые характеризуются стабильными хромосомными числами, однако при этом они часто различаются по структуре кариотипа. Это свидетельствует о том, что в эволюции различных групп чешуекрылых происходили многочисленные хромосомные перестройки, не приводящие, как правило, к изменению числа хромосом. Так, для *Gelechiidae* характерны $n=29-30$, для *Tortricidae* — $n=30$, для *Yponomeutidae* $n=30-31$, для *Zygaenidae* — $n=30$, в надсемействах *Pyraloidea* — $n=29-31$, *Noctuoidea* $n=31$ (Burgeff, Haupt, 1967; Гершензон, 1967; Robinson, 1971; Werner, 1975; Larsen, 1976; Ennis, 1976; Mohanty, Nayak, 1983; Bedo, 1984; наши данные). В перечисленных группах лишь немногие виды имеют хромосомные числа, отклоняющиеся от модальных для отряда, равных 28, 29, 30, 31 в гаплоидном наборе. Все эти данные позволяют предполагать, что преимущественное распространение в кариотипических преобразованиях у чешуекрылых получили не слияния или разделения хромосом, а различные типы внутривхромосомных и особенно межхромосомных перестроек. В результате такого рода перестроек возникли, по-видимому, различия в структуре кариотипов у близкородственных видов в роде *Zygaena* (табл. 3). Ранее Биггер (Bigger, 1976) пришел к аналогичным выводам, сравнивая кариотипы двух видов рода *Pieris* (*Pieridae*). По данным дифференциальной окраски, лишь 8 хромосомных пар из 25 оказались идентичными в кариотипах *P. napi* и *P. rapae*, остальные же отличались по одному или нескольким признакам. Фонтана (Fontana, 1976) в мейозе у межвидовых гибридов рода *Euxoa* (*Noctuidae*) обнаружил гетероморфные биваленты и кольцевые ассоциации хромосом. Автор также пришел к выводу, что кариотипы родительских видов при одинаковом числе хромосом имеют глубокие структурные отличия. Это свидетельствует о том, что дивергенция предковых форм этих видов сопровождалась структурными перестройками хромосом, в том числе, как полагает автор, реципрокными транслокациями. Большая роль структурных перестроек в процессах видообразования у чешуекрылых, возможно, связана с голокинетической природой их хромосом. Известно, что у организмов с монокинетическими хромосомами многие перестройки, в том числе реципрокные транслокации, в процессе гаметогенеза могут вести к появлению ацентрических и дидцентрических хромосом и стерильности части гамет. У организмов с голокинетическими хромосомами, как было показано Бауером (Bauer, 1967) в экспериментах с бабочкой *Pieris brassicae*, реципрокные транслокации не ведут к такому резкому увеличению доли стерильных гамет. Возможно, поэтому фиксация хромосомных перестроек у чешуекрылых может происходить со значительной скоростью.

В целом у чешуекрылых прослеживаются три основные тенденции, приводящие к изменениям кариотипов в ходе эволюции отряда. Одна из них связана с изменением числа хромосом. Для бабочек известен наиболее обширный среди насекомых ряд хромосомных чисел: от $n=5$ у *Agathymus aruxna* из сем. *Megathymidae* (Freeman, 1969) до $n=217-223$ у *Lysandra atlantica* из сем. *Lycanidae* (Lesse, 1970). Механизмами, приводящими к изменению хромосомных чисел в эволюции чешуекрылых, являются фрагментации и слияния хромосом. Наиболее выражены, однако, среди чешуекрылых две другие тенденции, которые не приводят к изменению хромосомного числа. В этих случаях либо сохраняется стабильная, названная нами «консервативной» структура кариотипа, когда все хромосомы составляют последовательно и равномерно убывающий размерный ряд, либо в кариотипе появляется одна пара хромосом, выделяющихся по своим размерам, иногда очень крупным. Оба эти варианта кариотипов

часто встречаются у чешуекрылых. На широкую распространенность среди чешуекрылых первого варианта кариотипа указывал еще Суомалайнен (Suomalainen, 1965). Кариотип с одной крупной парой хромосом также неоднократно был описан в разных группах высших чешуекрылых (Beliajeff, 1930; Lesse, 1960; Suomalainen, 1969b; Maeki, Ae, 1968a, b; Werner, 1975; данные ряда других авторов и наши результаты). Можно сделать предположение о причинах, которые благоприятствуют появлению кариотипов с одной особенно крупной хромосомной парой без изменения общего числа хромосом. Перенос генетического материала из нескольких хромосом в одну, при котором происходит увеличение ее размеров, приводит к появлению одной гигантской группы сцепления. При этом уменьшается уровень рекомбинации генов, перенесенных в эту хромосому, что может иметь значение для сохранения благоприятных сочетаний признаков. В то же время сохраняющееся высокое число хромосом обеспечивает высокий уровень рекомбинационной изменчивости по другим признакам, что может быть важно для поддержания пластичности видов.

Суомалайнен (Suomalainen, 1969b, 1971) предположил, что пара крупных хромосом в кариотипах некоторых видов является половой. Наши наблюдения за поведением самого крупного бивалента у *Tortrix viridana*, *Archips crataegana* (*Tortricidae*) и *Melitaea didyma* (*Nymphalidae*) в мейозе (слабая спирализация в метафазе, позднее расхождение гомологов в анафазе) также позволяют предположить, что этот бивалент является половым. Следует, однако, заметить, что не у всех чешуекрылых половой бивалент является самым крупным в наборе (Traut, Rathjens, 1973; Bigger, 1975, 1976; Gupta, Narang, 1981).

Все три отмеченные выше тенденции, наблюдаемые в ходе преобразований кариотипов чешуекрылых, по-разному выражены в различных таксономических группах. Для большинства групп, по-видимому, наиболее характерна «консервативная» структура кариотипа.

Тенденция к увеличению одной пары хромосом в кариотипе отчетливо проявляется у листоверток (*Tortricidae*). У всех до настоящего времени кариотипически исследованных видов этого семейства с $n=30$ имеется пара крупных хромосом (Suomalainen, 1971; Ennis, 1976; Ortiz, Templado, 1976; наши данные). Крупная пара хромосом отсутствует только у отдельных видов листоверток, имеющих отклоняющиеся числа хромосом (ниже $n=30$) (Suomalainen, 1969b; Ennis, 1976; Ortiz, Templado, 1976).

Тенденция к изменению числа хромосом наиболее ярко проявляется в семействах *Lycaenidae* и *Satyridae* (Robinson, 1971). Так, например, в роде *Erebia* (*Satyridae*) известны хромосомные числа от $n=7$ (*E. aethiopellus*) до $n=51$ (*E. iranica*) (Lesse, 1960); в роде *Polyommatus* — от $n=10-11$ [*P. (Agrodiaefus) posthumus*] до $n=217-223$ [*P. (Lysandra) atlantica*] (Lesse, 1960, 1970).

ВЫВОДЫ

На основании результатов, полученных при анализе кариотипов у 17 видов, относящихся к 9 надсемействам высших чешуекрылых *Papilionomorpha*, а также литературных данных сделаны следующие выводы.

1. В целом чешуекрылым свойственна высокая стабильность хромосомных чисел. Одновременно у них известен наиболее широкий среди насекомых спектр чисел хромосом. Исключительная изменчивость по этому признаку наблюдается в отдельных таксонах на низких таксономических уровнях.

2. В процессе видообразования у чешуекрылых могут происходить изменения числа хромосом. По этому признаку в некоторых случаях различаются близкие виды и внутривидовые группировки. Механизмом изменения числа хромосом являются фрагментации и слияния.

3. В процессе видообразования у чешуекрылых происходят многочисленные структурные перестройки кариотипов при сохранении стабильного числа хромосом. Большинство исследованных нами видов различаются по абсолютным и относительным размерам хромосом.

4. Среди чешуекрылых широко распространены кариотипы двух структурных типов. В одном из них хромосомы плавно убывают по размерам — «кон-

сервативный» тип. Второй отличается от него наличием пары крупных хромосом, выделяющихся из размерного ряда.

5. Структурные перестройки кариотипов в эволюции бабочек играли значительно большую роль, чем изменения чисел хромосом.

6. Структурные особенности кариотипов могут использоваться для решения вопросов систематики на уровне подвид—вид—группа близких видов. Часто наблюдаемое отсутствие корреляции между уровнем дивергенции таксонов высокого ранга и уровнем различий в относительных площадях хромосом затрудняет использование этого признака для целей макросистематики.

7. В преобразованиях кариотипов в ходе эволюции чешуекрылых прослеживаются три основные тенденции: 1) изменение числа хромосом, 2) поддержание «консервативной» структуры кариотипа, 3) появление в кариотипе пары крупных хромосом с сохранением «консервативной» структуры остальной части набора. Все три тенденции по-разному выражены в различных таксонах. Первая наиболее ярко выражена у *Lycaenidae* и *Satyridae*; вторая широко распространена во всех группах и характеризует кариотипы с разными хромосомными числами; третья спорадически встречается во многих семействах, однако наиболее характерна для *Tortricidae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Гершензон З. С. К вопросу о видовой самостоятельности яблоневой, плодовой и ивово-горностаевых молей (Lepidoptera, Yponomeutidae). — Вестн. зоол., 1967, 3, с. 38—40.
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Система и эволюция инфраотрядов чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigomorpha — Papilionomorpha) с учетом функциональной морфологии гениталий. — Энтомол. обзор., 1978, 57, 4, с. 870—890.
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Система высших таксонов чешуекрылых (Lepidoptera) с учетом данных по сравнительной морфологии гениталий. — Тр. Всес. энтомол. общ-ва, 1986, 68, с. 42—46.
- ✓ Кузнецова В. Г. Хромосомы голокинетического типа и их распространение у насекомых и других беспозвоночных животных. — В кн.: Карисистематика беспозвоночных животных. Л., 1979, с. 5—19.
- Плохинский Н. А. Достоверность различия двух процессов. — В кн.: Биометрические методы. М., Изд-во МГУ, 1975, с. 63—76.
- ✓ Bauer H. Die kinetische Organisation der Lepidopteren-Chromosomen. — Chromosoma, 1967, 22, S. 101—125.
- Bedo D. G. Karyotypic and chromosome banding studies of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera; Gelechiidae). — Canad. J. Genet. Cytol., 1984, 26, 2, p. 141—145.
- ✓ Beliajeff N. K. Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Lepidopteren. — Z. für Induktive Abstamm. und Vererb., 1930, 14, S. 369—399.
- Bigger T. R. L. Karyotypes of some Lepidoptera chromosomes and changes in their holokinetic organisation as revealed by new cytological techniques. — Cytologia, 1975, 40, 3—4, p. 714—726.
- Bigger T. R. L. Karyotypes of three species of Lepidoptera including an investigation of B-chromosomes in *Pieris*. — Cytologia, 1976, 41, 2, p. 261—282.
- Blackman R. L. Aphid cytology and genetics. — In: Evol. and Biosyst. Aphids. Proc. Int. Aphidology Symp. Jablonna, 1981. 1985, p. 171—237.
- Brock J. P. A contribution towards an understanding of the morphology and phylogeny of Ditrysian Lepidoptera. — J. Nat. Hist., 1974, 5, p. 29—102.
- Burgeff H., Haupt G. Chromosomenzahlen bei der Gattung *Zygaena* (Lep.). — Nachr. Akad. Wissensch. Göttingen, math.-phys. Kl., 1967, 9, 89—94.
- Doncaster L. The chromosomes in the oogenesis and spermatogenesis of *Pieris brassicae* and in the oogenesis of *Abraxas grossulariata*. — J. Genet., 1912, 2, p. 189—200.
- Ennis T. J. Sex chromatin and chromosome numbers in Lepidoptera. — Can. J. Genet. Cytol., 1976, 18, p. 119—130.
- Fontana P. G. Improved resolution of the meiotic chromosomes in both sexes of *Euxoa* species and their hybrids (Lepidoptera: Noctuidae). — Can. J. Genet. Cytol., 1976, 18, 3, p. 537—544.
- Freeman H. A. Systematic review of the Megathymidae. — J. Lep. Soc., 23. Suppl. 1, 1969, p. 1—59.
- Goodpasture C. High-resolution chromosome analysis in Lepidoptera. — Ann. Ent. Soc. Amer., 1976, 69, 4, p. 764—771.
- Gupta M. L., Narang R. C. Karyotype and meiotic mechanism in Muga silkmoths, *Antheraea compta* Roth. and *A. assamensis* (Helf.) (Lepidoptera: Saturniidae). — Genetica, 1981, 57, 1, p. 21—27.
- Jurkovičová M., van Touw J. H. Some properties of the genome of *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae) and of *Barathra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae). — Insect Biochem., 1979, 9, 5, p. 425—428.

- Larsen T. B. Chromosome numbers in the genus *Zygaena* F. (Lepidoptera: Zygaenidae) in the Lebanon. — Ent. Gaz., 1976, 27, 3, p. 157—160.
- Lesse de H. Spéciation et variation chromosomique chez les Lépidoptères Rhopalocères. — Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim., ser. 12, 1960, 2, p. 1—223.
- Lesse de H. Les nombres de chromosomes dans le groupe de *Lysandra argester* et leur incidence sur sa taxonomie. — Bull. Soc. Ent. Fr., 1970, 3—4, p. 64—68.
- Maeki K., Ae S. A. A chromosomal study of seventeen species of butterflies from Hong Kong (Lepidoptera, Rhopalocera). — Kontyû, 1968a, 36, 1, p. 65—74.
- Maeki K., Ae S. A. Studies of the chromosomes of Formosan Rhopalocera. — Kontyû, 1968b, 36, 1, p. 116—123, 124—133.
- Mohanty P. K., Nayak B. Chromosome numbers of some Indian moths. — Genetica, 1983, 61, 2, p. 147—149.
- Naumann C. M., Tremewan W. G. Das Biospecies-Konzept in seiner Anwendung auf die Gattung *Zugaena* Fabricius, 1775. — Spixiana, 1984, 7, 2, S. 161—193.
- Ortiz E., Templado J. Los cromosomas de tres especies de tortricidos. — Eos, Rev. Esp. Ent., 1976, 51, p. 77—84.
- Rishi S., Rishi K. K. Elongated chromosomes in *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera, Pieridae) after treatment with colchicine. — Experientia, 1977, 33, 5, p. 609—610.
- Robinson R. Lepidoptera Genetics. Pergamon Press. 1971. 687 p.
- Saitoh K. The chromosomes of some species of moths. — Jap. J. genet., 1959, 34, p. 84—87.
- Suomalainen E. On the chromosomes of the geometrid moth genus *Cidaria*. — Chromosoma, 1965, 16, p. 166—184.
- Suomalainen E. Chromosome evolution in the Lepidoptera. — In: Chromosome Today, 1969a, 2, p. 132—138.
- Suomalainen E. On the sex chromosome trivalent in some Lepidoptera females. — Chromosoma, 1969b, 28, p. 298—308.
- Suomalainen E. Unequal sex chromosomes in a moth, *Lozotaenia forsterana* F. (Lepidoptera, Tortricidae). — Hereditas, 1971, 68, p. 313—316.
- Traut W., Rathjens B. Das W-Chromosom von *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera) und die Ableitung des Geschlechtschromatins. — Chromosoma, 1973, 41, 4, S. 437—446.
- Werner L. Zur Evolution des Karyotyps bei den Lepidopteren. Die Chromosomenzahlen der Noctuiden. — Genetica, 1975, 45, 3, p. 377—395.

Ленинградский государственный университет
и Зоологический институт
АН СССР, Ленинград.

Поступила 11 III 1986.

SUMMARY

The karyotypes of seventeen species from 9 families of ditrysian *Lepidoptera* are described. The data on *Lepidoptera* karyotypes are discussed. The following conclusions can be made. *Lepidoptera* are characterized by a high stability of chromosome numbers. Most *Lepidoptera* have $n=30-31$. However there is a great variability of chromosome numbers in some taxa of low taxonomical levels. During speciation numerous structural chromosome rearrangements have taken place without changing chromosome numbers. Therefore most of the species studied proved to have differences in absolute and relative chromosome sizes. Among *Lepidoptera* there are karyotypes of two structural types: 1) all chromosomes gradually decrease in size; 2) there is a pair of big chromosomes. The structural peculiarities of karyotypes can be considered when some questions of systematics are being solved especially on the levels of the subspecies—species—species groups.

Usually there is no correlation between the divergence of the high rank taxa and differences in the relative chromosome sizes. It makes difficult the using of the relative chromosome sizes for the macrosystematics of the *Lepidoptera*.

As a whole in the karyotype evolution of *Lepidoptera* three main tendencies are observed: 1) change of the chromosome number; 2) preservation of karyotype structure in which chromosome sizes decrease gradually; 3) formation of a pair of big chromosomes. In different groups these tendencies reveal themselves in different ways.

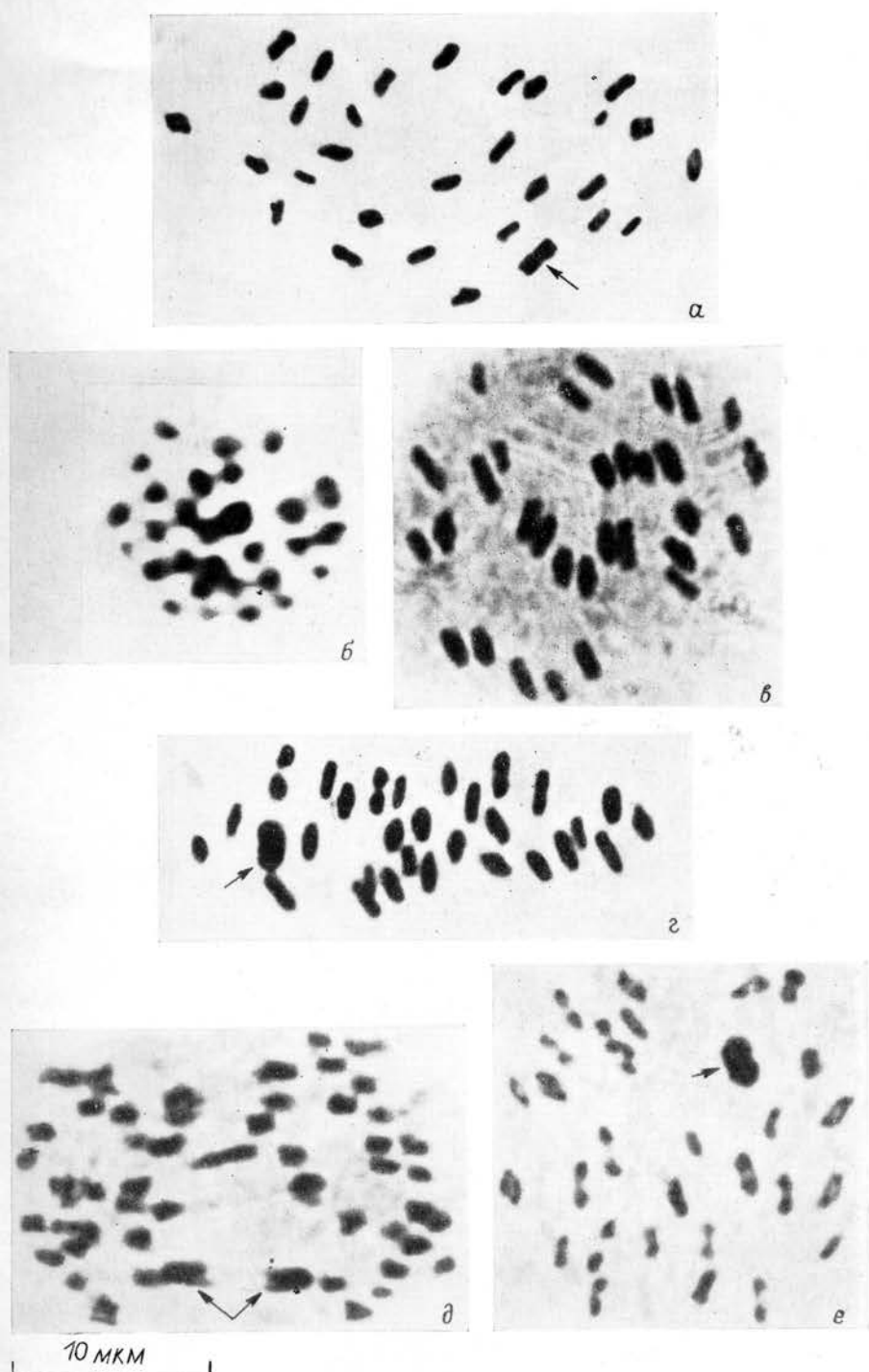


Рис. 1. Хромосомы в метафазе I сперматогенеза у представителей надсемейств *Gelechioidea*, *Yponomeutoidea*, *Tortricoidea*.

a — *Sitotroga cerealella* Ol., $n=30$; б — *Anacamptis disques* Meess., $n=29$; в — *Yponomeuta malinellus* Z., $n=31$; г — *Archips crataegana* Hbn., $n=30$; д — *Archips crataegana*; е — *Tortrix viridana* L., $n=30$. Стрелками отмечен крупный бивалент. На рис. д — более позднее расхождение гомологов в крупном биваленте.

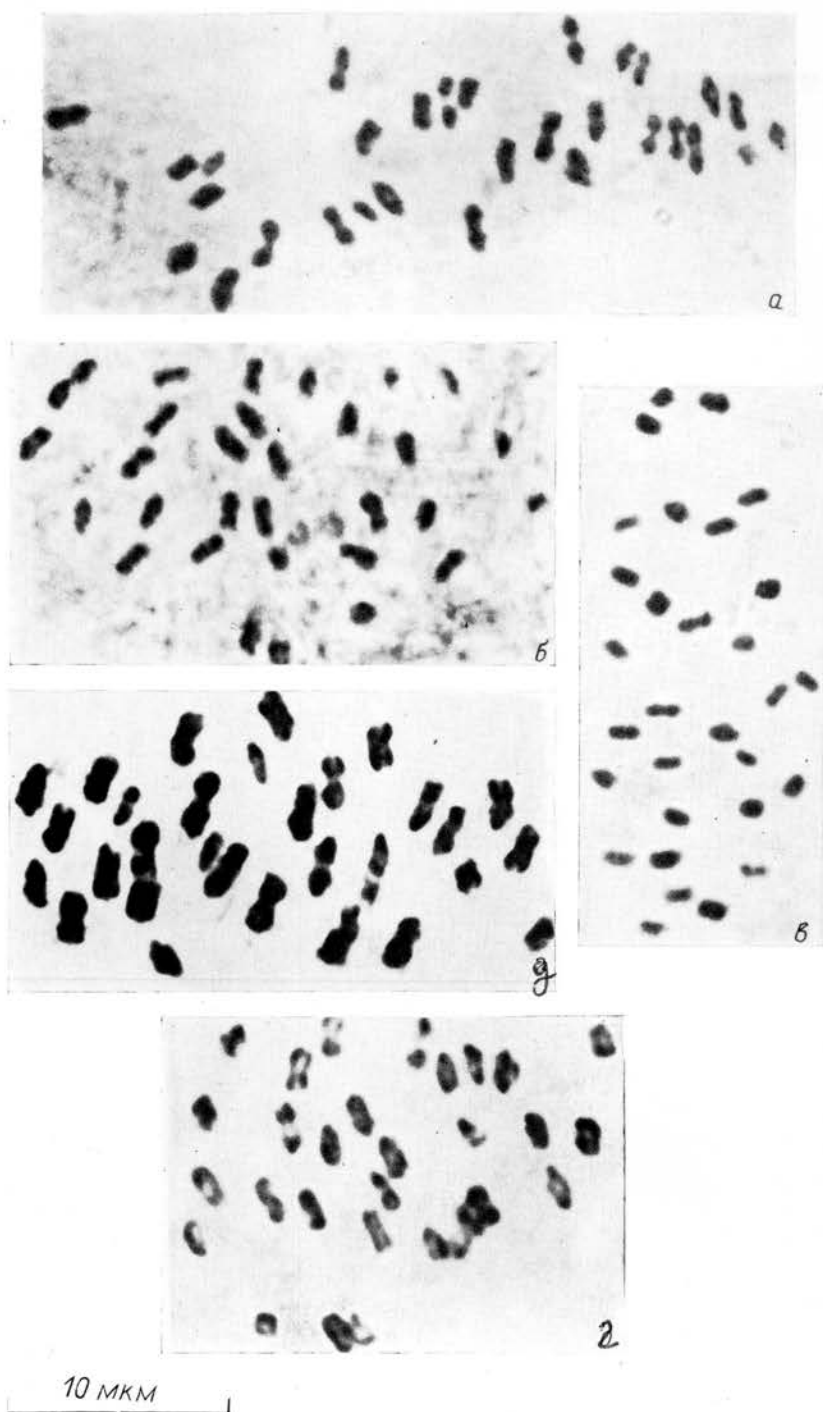


Рис. 2. Хромосомы в метафазе I сперматогенеза у представителей надсемейств *Zygaenoidea* и *Pyraloidea*.

a — *Zygaena doricii* Ochs., $n=30$; б — *Z. carniolica* Sc., $n=30$; в — *Z. filipendulae* L., $n=30$; г — *Galleria mellonella* L., $n=30$; 2 — *Plodia interpunctella* Hbn., $n=31$.

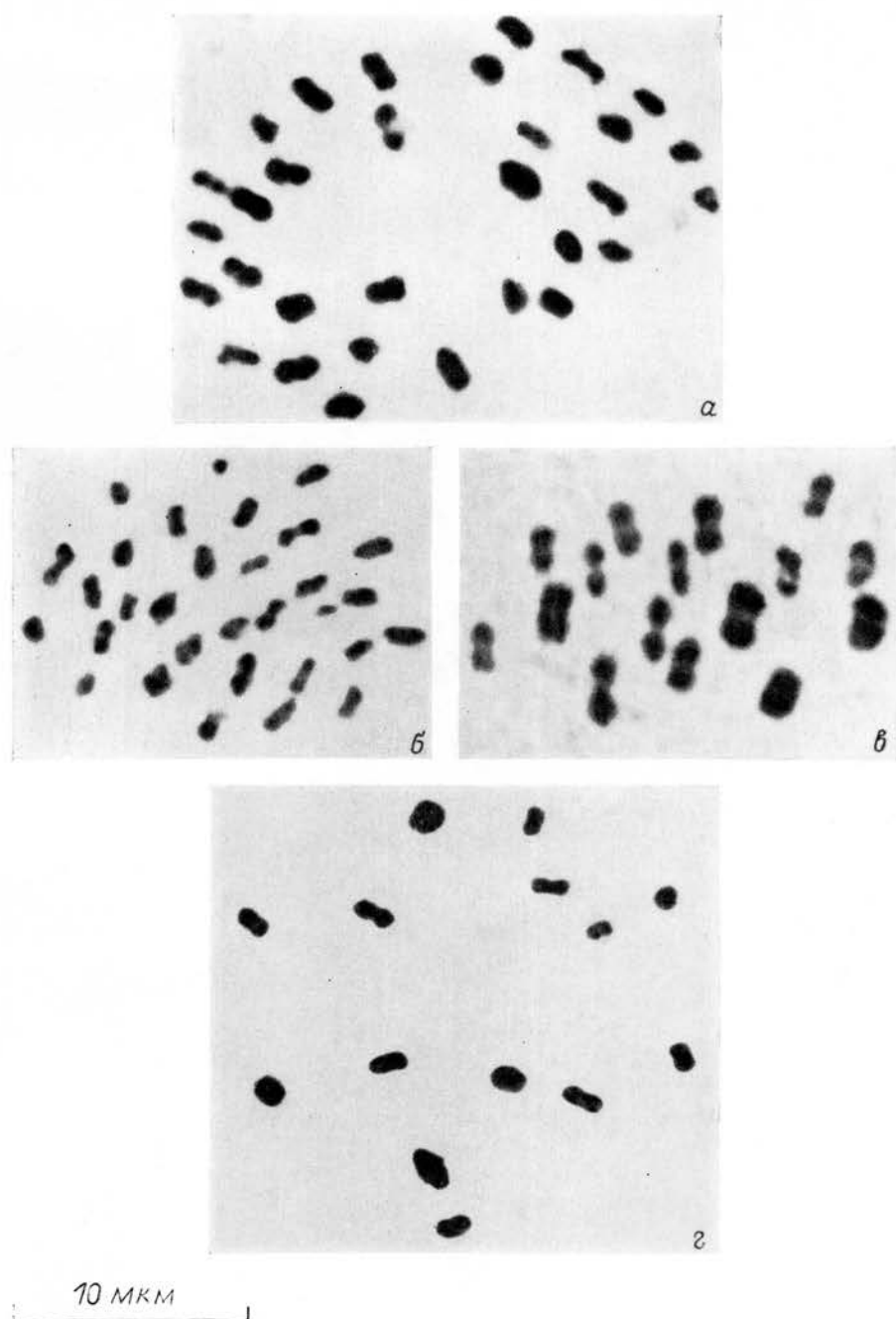


Рис. 3. Хромосомы в метафазе I сперматогенеза у представителей надсемейств *Noctuoidea* и *Geometroidea*.

a — *Mamestra brassicae* L., $n=31$; б — *Acrionicta rumicis* L., $n=31$; в — *Olene fascelina caucasica* Shel., $n=16$; г — *Geometridae* sp., $n=14$.

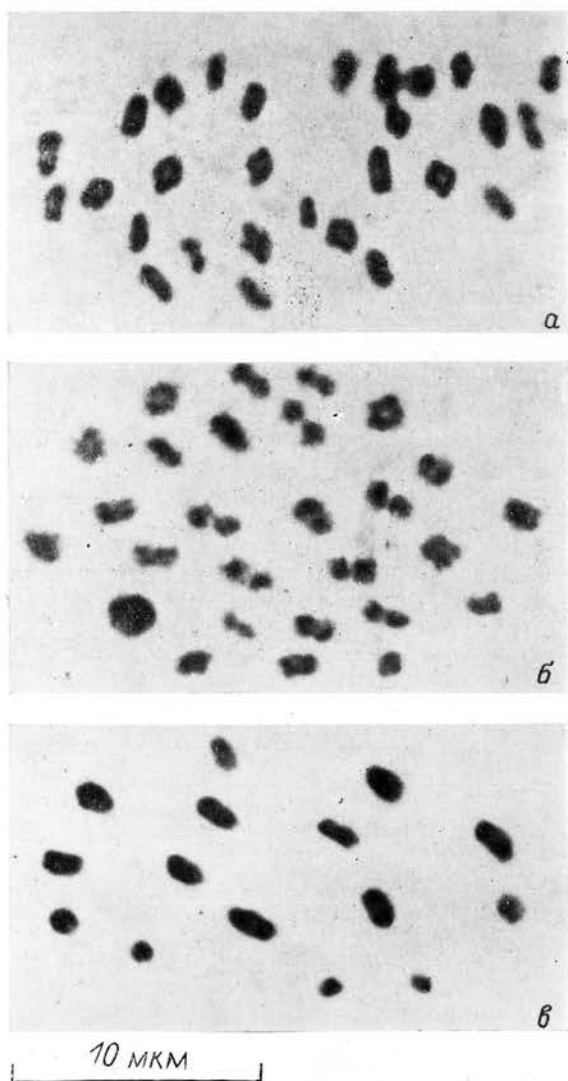


Рис. 4. Хромосомы в метафазе I сперматогенеза у представителей надсемейств *Bombycoidea* и *Papilionoidea*.

a — *Bombyx mori* L., $n=28$; *б* — *Melitaea didyma* Esp., $n=27$; *в* — *Pieris brassicae* L., $n=15$.