

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/319749874>

Эволюция кариотипа и система высших таксонов белянок (Lepidoptera, Pieridae) мировой фауны

Article · September 1991

CITATIONS

0

READS

5

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:



Project Chromosome evolution in insects [View project](#)



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

УДК 595.789 : 576.312.37

© 1991 г.

В. А. Лухтанов

ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПА И СИСТЕМА ВЫСШИХ ТАКСОНОВ БЕЛЯНОК (LEPIDOPTERA, PIERIDAE) МИРОВОЙ ФАУНЫ

V. A. LUKHTANOV. EVOLUTION OF THE KARYOTYPE AND SYSTEM OF HIGHER TAXA
OF THE PIERIDAE (LEPIDOPTERA) OF THE WORLD FAUNA

Сем. *Pieridae* относится к надсем. *Papilionoidea* инфраотряда *Papilionomorpha* и включает около 1000—1300 видов. Представители семейства встречаются во всех зоогеографических регионах мира, кроме Антарктики. Основы современной системы белянок были заложены работами ряда авторов конца 19—начала 20 веков (Scudder, 1889; Godman, Salvin, 1887—1901; Chapman, 1895; Reuter, 1896; Kirby, 1896; Grote, 1900; Moore, 1903—1910; Кузнецов, 1929, Klots, 1933). Среди названных работ следует отметить наиболее разносторонние и тщательные исследования Кузнецова (1929) и Клотса (Klots, 1933). Обоснованное Клотсом разделение семейства на основные группы, которым в настоящее время обычно придается ранг подсемейств (*Dismorphiinae*, *Pseudopontiinae*, *Coliadinae*, *Anthocarinae*, *Pierinae*), признается большинством современных авторов. Однако детальная, основанная на филогенетических отношениях система *Pieridae* до настоящего времени отсутствует. Связано это прежде всего с тем, что использование традиционных признаков (жилкование крыльев; строение genitaliis, antenn, губных щупиков; крыловой рисунок; особенности морфологии преимагинальных фаз) часто оказывается недостаточным для выяснения родственных отношений между таксонами.

Известно, что в некоторых случаях большую помощь при решении сложных таксономических вопросов может оказать использование кариологических признаков. Анализ кариотипов в последнее время довольно широко применяется в систематике разных групп насекомых, в том числе и чешуекрылых. Обычно этот метод используют для выяснения родственных отношений в группах близких видов. Для решения вопросов филогении и систематики высших таксонов кариологический метод применяется очень редко, хотя перспективность этого подхода была продемонстрирована Кузнецовой (1985) на цикадках сем. *Dictyopharidae*.

В настоящее время в кариосистематике чешуекрылых чаще всего используется такой признак, как хромосомное число [число хромосом в гаплоидном (n) или диплоидном ($2n$) наборе]. Широкое использование других признаков кариотипа (абсолютные и относительные размеры хромосом, исчерченность хромосом при разных типах дифференциальной окраски, особенности морфологии слабоспирализованных хромосом, поведение хромосом в митозе и мейозе и др.) в систематике бабочек пока не представляется возможным в связи с их малой изученностью.

Обычно каждый таксон (род, триба, семейство и т. д.) может быть охарактеризован наиболее часто встречающимся модальным числом хромосом. В то же

время нередко близкие виды в пределах одного рода различаются по числу хромосом, поэтому для определения модального числа в группе необходимо исследование достаточно представительной выборки видов. Факт межвидовой изменчивости хромосомных чисел нисколько не снижает таксономическую ценность этого признака, если при полном анализе группы удается найти четко выраженное модальное число. Модальное число при этом часто (но не всегда) характеризует исходное, примитивное для группы состояние, а межвидовая изменчивость свидетельствует о перестройках в кариотипах, произошедших в процессе видеообразования. Кстати, внешние морфологические признаки, которые используются для характеристики таксонов высокого ранга, также могут быть подвержены меж- и внутривидовой изменчивости. Например, у белянок жилкование крыльев, в частности количество ветвей радиальной жилки на передних крыльях, может различаться у близких видов и у разных особей одного вида (Klots, 1933). Однако это не мешает использовать жилкование в качестве одного из самых важных признаков при построении системы *Pieridae* (Кузнецов, 1929).

Сем. *Pieridae* в кариологическом отношении является относительно хорошо изученным. Разными исследователями получены сведения о числе хромосом более чем у 200 видов (табл. 2), что составляет около 15—20% видового состава семейства. Хромосомные числа изучены у представителей большинства родов.¹ Такая степень изученности позволяет дать объективную оценку основным тенденциям хромосомных преобразований в эволюции белянок. В данной работе на основании изучения всей доступной автору литературы и собственных данных анализируются главные направления эволюции кариотипа у белянок и обосновывается возможность применения кариологических данных для построения системы семейства на уровне род—триба—подсемейство.

МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА, РЕЗУЛЬТАТЫ

Кариологический анализ проводился только на самцах. Семенники имаго (в большинстве случаев) или личинок последнего возраста (в случае *Aporia craedaegi*) фиксировали в этанол-уксусной смеси (3 : 1) и хранили в ней в течение 0,5—3 лет. Семенники окрашивали 2%-ным уксусно-кислым орсенином. Давленные препараты готовили в капле 40 %-ной молочной кислоты. Число хромосом подсчитывали в метафазе I (M_I) или метафазе II (M_{II}) мейоза. Микрофотографии кариотипов делали при помощи микроскопа NU-2 или Amplival с микрофотонасадкой МФН-11.

В общей сложности были проанализированы кариотипы у 12 видов из 7 родов и 4 подсемейств (табл. 1; рис. 1, 2). Для *Pontia chloridice* число хромосом приводится впервые. Кариотипы остальных видов описывались ранее. Необходимость их изучения определялась тем, что хромосомные числа у многих из них не совпадали по данным разных авторов (табл. 2). Анализ наших результатов (табл. 1) позволяет предположить, что одной из причин такого несовпадения может быть внутри- и межпопуляционная изменчивость числа хромосом. Основные результаты изучения кариотипов приведены в табл. 1 и описываются в следующих разделах.

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВА

Представители сем. *Pieridae*, как и другие чешуекрылые, по-видимому, обладают хромосомами голокинетического типа, т. е. без локализованной центромеры.² Это, в частности, подтверждают исследования Бауэра (Bauer, 1967), выполненные на белянке *Pieris brassicae*. Однако в митотических хромосомах

¹ Роды белянок в данной работе вслед за Клотсом (Klots, 1933) принимаются в широком объеме.

² Сведения о хромосомах голокинетического типа можно найти в работе В. Г. Кузнецовой (1979).

Таблица 1

Хромосомные числа у изученных видов сем. Pieridae

Вид	Место сбора	Число изучен- ных особей	Число мета- фазовых пласти- нок	Число хромосом	
				основ- ное	другие най- денные числа
Подсем. Dismorphiinae					
<i>Leptidea sinapis</i> L.	Алтай, Зыряновск	1	1	44—45	
Тот же	Азербайджан, Талыш	3	11	?	28, 31, 32, 34
Подсем. Coliadinae					
<i>Colias hyale</i> L.	Алтай, Усть-Каменогорск	1	18	31	
<i>C. thisoa</i> Mén.	Армения, Дарапагезский хр.	2	28	31	
Тот же	Алтай, Калбинский хр.	3	28	31	31+B, 32, 33, 34
<i>Gonopteryx rhamni</i> , L.	Алтай, Курчумский хр.	1	35	31	31+B
Подсем. Anthocharinae					
<i>Anthocharis cardamines</i> L.	Алтай, Зыряновск	3	39	31	30, 30+B
Подсем. Pierinae					
<i>Pieris brassicae</i> L.	Азербайджан, Талыш	4	32	15	
<i>P. rapae</i> L.	Алтай, Зыряновск	3	20	25	
<i>P. napi</i> L.	Алтай, Зыряновск	1	11	25	
<i>P. ergane</i> Hbn.	Нахичевань	1	12	25	
<i>Pontia daplidice</i> L.	Алтай, Курчумский хр.	4	19	26	
<i>P. chloridice</i> Hbn.	То же	2	19	26	
<i>Aporia crataegi</i> L.	Алтай, Зыряновск	1	46	25	

Таблица 2

Хромосомные числа белянок мировой фауны

№№	Вид	Местность	Число хромосом (n)	Источник
Подсем. Dismorphiinae Schatz, 1886				
Триба Dismorphiini Schatz, 1886				
1	<i>Dismorphia amphione praxinoe</i> Doubl.	Мексика	30	de Lesse, 1970a
2	<i>D. critomediia</i> Hübn.	Боливия	31	de Lesse, 1967a
	<i>D. critomediia feodora</i> Lucas	Колумбия	31	Тот же
3	<i>D. hyposticta</i> Feld.	Колумбия	48	
4	<i>D. jethys</i> Boisd.	Мексика	31	de Lesse, 1970a
5	<i>D. nemesis</i> Latr.	Боливия	31	de Lesse, 1967a
6	<i>D. pinthaeus</i> L.	Гвиана	17	de Lesse, 1970c
7	<i>D. psamathe</i> F.	Аргентина	23, 24	de Lesse, 1967a
8	<i>D. theonoe melanina</i> Avin.	Гвиана	14 (?) + B	de Lesse, 1970c
9	<i>D. thermesia</i> Godt.	Бразилия	31	de Lesse, Brown, 1971
10	<i>D. theucarila</i> Doubl.	Колумбия	18	de Lesse, 1967a
11	<i>Pseudopieris nehemia</i> Boisd.	Аргентина	23	Тот же
	<i>P. nehemia viridula</i> Feld.	Эквадор	23	« «
Триба Leptideini Verity, 1947				
12	<i>Leptidea amurensis</i> Mén.	Япония	61	Maeki, 1958a, b; 1959
13	<i>L. duponcheli</i> Stgr.	Франция	104	Lorković, 1941; 1949
	<i>L. duponcheli</i> Stgr.	Македония	104	Тот же
	<i>L. duponcheli</i> Stgr.	Турция	102, 103	de Lesse, 1960
	<i>L. duponcheli</i> Stgr.		103	Lorković, 1966 in
14	<i>L. morsei</i> Fent.	Япония	54	Robinson, 1971
	<i>L. morsei maior</i> Grund.	Югославия	53, 54	Maeki, 1958a, b; 1959
				Lorković, 1941

Таблица (продолжение)

Таблица 2. (продолжение)

№№	Вид	Местность	Число хромосом (n)	Источник
43	<i>C. florella</i> F.	Сенегал	31	de Lesse, Condamin, 1962
	<i>C. florella</i> F.	Уганда	31	de Lesse, 1968
	<i>C. florella</i> F.	Мадагаскар	31	de Lesse, 1972
44	<i>C. pomona</i> F.	Гималаи	31	Maeki, Ae, 1966
	<i>C. pomona</i> F.	Бангкок	31	Maeki, Ogata, 1970
	<i>C. pomona</i> F.	Австралия	31	Maeki, Ogata, 1971
	<i>C. pomona</i> F.	О. Тайвань	31	Maeki, Ae, 1968
45	<i>C. pyranthe</i> L.	Индия	31	Gupta, 1964
	<i>C. pyranthe</i> L.	Гималаи	31	Maeki, Ae, 1966
	<i>C. pyranthe</i> L.	Китай	31	Saitoh, Abe, 1981
46	<i>Anteos clorinde</i> Godt.	Мексика	31	Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961
	<i>A. clorinde</i> Godt.	Колумбия	31	de Lesse, 1967a
Триба Callidryini Kirby, 1896				
47	<i>Gonopteryx amintha</i> formosana Fruhst.	О. Тайвань	31	Maeki, Ae, 1968
48	<i>G. farinosa</i> Zell.	Турция	32	de Lesse, 1960
49	<i>G. machagura niphonica</i> Verity	Япония	31	Maeki, 1958b; 1959
50	<i>G. rhamni</i> L.	Москва	31	Belajeff, 1930
	<i>G. rhamni</i> L.	Финляндия	31—32	Federley, 1938
	<i>G. rhamni</i> L.	Югославия	31	Lorković, 1941
	<i>G. rhamni</i> L.	Алтай	31, 31+B	Данная работа
	<i>G. rhamni maxima</i> Butl.	Япония	31	Maeki, 1958b; 1959
	<i>G. rhamni major</i>	Китай	31	Saitoh, Abe, 1981
	<i>Dercas Doubl.</i>	Нет данных		
51	<i>Phoebe argante</i> F.	Аргентина	31	de Lesse, 1967a
	<i>Ph. argante</i> F.	Эквадор	31	Тот же
52	<i>Ph. cipris</i> F.	Аргентина	31	« «
53	<i>Ph. eubule</i> L.	Боливия	31	« «
	<i>Ph. eubule</i> L.	Колумбия	31	« «
54	<i>Ph. philea</i> L.	Мексика	31	Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961; de Lesse, 1970a
55	<i>Ph. sennae</i> L.	Тобаго	31	Wesley, Emmel, 1975
56	<i>Ph. (Aphrissa) statira</i> Cram.	Колумбия	31	de Lesse, 1967a
57	<i>Ph. (Rhabdodryas) trite</i> L.	Аргентина	31	Тот же
58	<i>Kricogonia lyside</i> Godt.	Мексика	31	Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961
	<i>Leucidia Boisd.</i>	Нет данных		
	<i>Gandaca Moore</i>	Нет данных		
59	<i>Eurema (Terias) andersoni godana</i> Fruhst.	О. Тайвань	29	Maeki, Ae, 1968
60	<i>E. (Terias) blanda arsakia</i> Fruhst.	О. Тайвань	31	Тот же
61	<i>E. (Terias) hecate contudernalis</i> Moore	Гималаи	31	Maeki, Ae, 1966
	Тот же	Малайзия	31	Saitoh, Kudoh, 1972
	<i>E. (Terias) hecate mandarina</i> de l'Orza	Япония	31	Maeki, Makino, 1953; Maeki, 1953b; 1958b; 1959
62	<i>E. (Terias) senegalensis</i> Boisd.	Сенегал	31	de Lesse, Condamin, 1962
	Тот же	Габон	31	Bernardi, de Lesse, 1964
63	« « <i>E. (Maiva) brigitta</i> Cram.	Уганда	31	de Lesse, 1968
	<i>E. (Maiva) brigitta brigitta</i> Cram.	Сенегал	12	de Lesse, Condamin, 1962
64	<i>E. (Maiva) hapale</i> Mab.	Уганда	12	de Lesse, 1968
			31 (?)	Тот же

Таблица 2 (продолжение)

№№	Вид	Местность	Число хромосом (n)	Источник
65	<i>E. (Nirmula) laeta bethesba</i> Jans.	Япония	29	Maeki, 1958b; 1959
66	<i>E. (Eurema) albula</i> Cram. Тот же	Колумбия Аргентина	29 28 (?)	de Lesse, 1967a Тот же
67	<i>E. (Eurema) boisduvaliana</i> Feld.	Мексика	31	de Lesse, 1970a
68	<i>E. (Eurema) daira</i> Godt.	Мексика	31	Тот же
69	<i>E. (Eurema) deva</i> Doubl.	Аргентина	31	de Lesse, 1967a
70	<i>E. (Eurema) graduata</i> Butl.	Боливия	31	Тот же
71	<i>E. (Eurema) gratiosa</i> Doub. et Hew.	Колумбия	31	« «
72	<i>E. (Eurema) mexicana</i> Boisd.	Мексика	31	Maeki, 1961
73	<i>E. (Eurema) phiale</i> Cram.	Боливия	31	de Lesse, 1967a
74	<i>E. (Eurema) plataea</i> Feld.	Аргентина	31 (?)	Тот же
75	<i>E. (Eurema) reticulata</i> Butl.	Эквадор	31	« «
76	<i>E. (Eurema) salome</i> Feld.	Боливия	31	« «
77	<i>E. (Eurema) xanthochlora</i> Koll.	Эквадор	31	« «
78	<i>E. (Pyrisitia) calceolaria</i> Butl. Тот же	Мексика Гватемала	31 31	de Lesse, 1970a Тот же
79	<i>E. (Pyrisitia) leuce</i> Boisd.	Тобаго	31	Wesley, Emmel, 1975
80	<i>E. (Pyrisitia) limbia</i> Feld.	Боливия	31—32	de Lesse, 1967a
81	<i>E. (Pyrisitia) lisa</i> Boisd. et Lec.	С. Америка	31	Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961
82	<i>E. (Pyrisitia) nise</i> Cram. <i>E. (Pyrisitia) nise nelphie</i> Feld.	Боливия Гватемала	31	de Lesse, 1967a
83	<i>E. (Pyrisitia) proterpia</i> F.	Мексика	31	de Lesse, 1970a
	Тот же			Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961
84	<i>E. (Pyrisitia) venusta</i> Boisd.	Колумбия	31	de Lesse, 1967a
85	<i>E. (Abaeis) nicippe</i> Cram.	Тринидад	30	Wesley, Emmel, 1975
		Мексика	31	Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961; de Lesse, 1970a
86	<i>E. (Teriocolias) zelia</i> Lucas	Аргентина	31	de Lesse, 1967a
87	<i>Eurema esakii</i> Shirozu	О. Тайвань	30	Maeki, Ae, 1968
88	<i>Nathalis iole</i> Boisd. Тот же	Флорида Мексика	31 31	Maeki, 1961 de Lesse, 1970a

Подсем. *Anthocharinae* Scudder, 1889

	<i>Eroessa</i> Doubleday	Нет данных		
89	<i>Anthocharis cardamines</i> L.	Франция	31	de Lesse, 1960
	Тот же	Франция	31	Lorković, 1960
	« «	Югославия	31	Тот же
	« «	Финляндия	31, 32	Federley, 1938
	« «	Алтай	32, 30, 30+B	Данная работа
	« «	Англия	30	Bigger, 1960; 1978
90	<i>A. euphenoides</i> Stgr.	Испания	31	de Lesse, 1970b
91	<i>A. gruneri</i> Herr.-Schäff.		24	Lorković, 1966 in Robinson, 1971
92	<i>A. (Paramidea) scolymus</i> Bil.	Япония	31	Maeki, Makino, 1953; Maeki, 1953b; 1958b; 1959
93	<i>Zegris eupheme</i> Esp.	Марокко	31	de Lesse, 1967b
	<i>Z. eupheme menestho</i> Mén.	Турция	31	Тот же
94	<i>Euchloe ausonia</i> Hübn.	Пиренеи	31	de Lesse, 1960
	<i>E. ausonia melanochloros</i> Röber	Марокко	31	de Lesse, 1967a
95	<i>E. ausonides</i> Bd.	С. Америка	31	Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961
96	<i>E. crameri occidentalis</i> Verity	Франция	31	Lorković, 1941
	<i>E. crameri romana</i> Calb.	Югославия	31	Тот же
97	<i>E. (Elphinstonia) charlonia</i> Donz.		30—32 (?)	Lorković, 1966 in Robinson, 1971
98	<i>E. (Elphinstonia) tagis</i> Hübn.	Франция	31	de Lesse, 1970b

Таблица 2 (продолжение)

№№	Вид	Местность	Число хромосом (n)	Источник
99	<i>E. lessei</i>	Иран	27—28	de Lesse, 1960
100	<i>Hesperocharis marchalii</i> Guer	Боливия	15	de Lesse, 1967a
101	<i>H. costaricensis</i> Bates	Мексика	15	de Lesse, 1970a
102	<i>Pinacopteryx eriphia</i> Godt.	Сенегал	13	de Lesse, Condamin, 1962
	<i>P. eriphia tritogenia</i> Klug	Оман	13	Saitoh, 1982
	<i>P. eriphia mabillei</i> Auriv.	Мадагаскар	13	de Lesse, 1972
103	<i>Hebomoia glaucippe</i> L.	Гималаи	17	Maeki, Ae, 1966
	<i>H. glaucippe formosana</i> Fruhst.	О. Тайвань	17	Maeki et al., 1965
	<i>H. glaucippe shorizui</i>	Япония	17	Maeki, 1958b; 1959

Подсем. *Pierinae* Duponchel, [1835]

Триба Е г о н и i n i Swinhoe in Moore, [1907]

104	<i>Eronia leda</i> Boisd.	Уганда	16—18	de Lesse, 1968
105	<i>Nepheronia argia</i> F.	Центрально-Африканская Республика	18	de Lesse, 1966
106	<i>N. thalassina</i> Boisd.	Уганда	18	de Lesse, 1968

Триба Т е г а с о л i n i Reuter, 1896

107	<i>Colotis antevippe zera</i> Lucas	Уганда	28	de Lesse, 1968
	Тот же	Кения	28	Тот же
108	<i>C. aurigineus</i> Butl.	Уганда	27	de Lesse, 1968
109	<i>C. aurora evarne</i> Klug	Сенегал	5	de Lesse, Condamin, 1962
110	<i>C. danae pseudacaste</i> Butl.	Кения	28	de Lesse, 1968
111	<i>C. evaroige antigone</i> Boisd.	Уганда	28	Тот же
112	<i>C. evanthe</i> Boisd.	Мадагаскар	28	de Lesse, 1972
113	<i>C. evippe complexivus</i> Butl.	Уганда	28	de Lesse, 1968
114	<i>C. halimede halimede</i> Klug	Оман	28	Saitoh, 1982
115	<i>C. liagore</i> Klug	Сенегал	28	de Lesse, Condamin, 1962
116	<i>C. puniceus</i> Butl.	Кения	28	de Lesse, 1968
117	<i>C. zoe</i> Granddidier	Мадагаскар	27	de Lesse, 1972
118	<i>Gideona lucasi</i> Granddidier	Мадагаскар	27 (?)	de Lesse, 1972
119	<i>Ixias pyrene pyrene</i> L.	Китай	28	Saitoh, Abe, 1981
	<i>I. pyrene familiaris</i> Butl.	Гималаи	28	Maeki, Ae, 1966
	<i>I. pyrene insignis</i> Butl.	О. Тайвань	28	Maeki et al., 1965

Триба А р р i a d i n i Kusnezov, 1929

120	<i>Appias drusilla</i> Cr.	Аргентина	32	de Lesse, 1967a
	Тот же	Мексика	32	Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961
121	<i>A. ephaphia orbona</i> Boisd.	Уганда	32	de Lesse, 1968
122	<i>A. indra aristoxenus</i> Fruhst.	О. Тайвань	32	Maeki, Ae, 1968
123	<i>A. libythea libythea</i> F.	Малайзия	32	Saitoh, Kudoh, 1972
124	<i>A. lyncida formosana</i> Wall	Формоза	32	Maeki et al., 1965
125	<i>A. melania</i> F.	Австралия	32	Maeki, Ogata, 1971
126	<i>A. (Glutophrissa) sabina</i> Feld.	Габон	32	Bernardi, de Lesse, 1964
	<i>A. (Glutophrissa) sabina confusa</i> Butl.	Мадагаскар	32	de Lesse, 1972
	<i>A. (Glutophrissa) sabina udei</i> Suff.	Кения	32	de Lesse, 1968
	<i>Udaiana</i> Distant	Нет данных		
	<i>Saletaria</i>	Нет данных		

Триба Р i e g i n i Duponchel, [1835]

<i>Eucheira</i> Westwood	Нет данных
<i>Neophasia</i> Behr	Нет данных

Таблица 2 (продолжение)

№№	Вид	Местность	Число хромосом (n)	Источник
127	<i>Catasticta albina</i> Lathy et Rosenb.	Боливия	25	de Lesse, 1967a
128	<i>C. flisa</i> Herr.-Schäff.	Боливия	25	Тот же
	Тот же	Эквадор	(25—26)+(1—2) B	« «
129	<i>C. pieris</i> Hopf.	Боливия	25	« «
130	<i>C. reducta</i> Butl.	Эквадор	(27—29)+(2—3) B	« «
	Тот же	Боливия	31(?)	« «
131	<i>Archonias bellona hynetho</i> Fruhst.	Боливия	25	« «
132	<i>A. tereas</i> Godt.	Бразилия	25	de Lesse, Brown, 1971
	<i>A. tereas rosacea</i> Butl.	Эквадор	26	de Lesse, 1967a
133	<i>Aporia crataegi</i> L.	Европа	25	Kernewitz, 1914; 1915
	Тот же	Югославия	26	Lorković, 1941
	« «	Финляндия	26	Federley, 1938
	« «	Москва	25	Beliajeff, 1930
	« «	Алтай	25	Данная работа
	<i>A. crataegi adherbal</i> Fruhst.	Япония	25	Maeki, 1953а, б; Maeki, Makino, 1953; Maeki, 1958b 1958b; 1959
134	<i>A. hippia japonica</i> Mats. <i>Metaporia</i> Butl.	Япония	25	Maeki, 1958b;
135	<i>Cepora coronis cibrya</i> Fruhst.	Нет данных	23, 24, 25	Maeki, Ae, 1968
	<i>C. coronis phryne</i> F.	О. Тайвань	22—24	Maeki, Ae, 1966
136	<i>C. nadina eunama</i> Fruhst.	Гималаи	25	Maeki et al., 1965
137	<i>Delias aglaia</i> L.	О. Тайвань	25	Maeki, Ae, 1966
	<i>D. aglaia curasena</i> Fruhst.	Гималаи	25	Maeki et al., 1965
138	<i>D. belladonna belladonna</i> F.	Индия	25	Kaur, 1988
139	<i>D. descombesi</i> Boisd.	Гималаи	27—32	Maeki, Ac, 1966
140	<i>D. hyparete diva</i> Fruhst.	Малайзия	26, 27	Masino, Sato, 1971
141	<i>D. (Cathaemaria) lucharis</i> Dr.	Индия	25	Maeki, Ae, 1966
142	<i>D. (Cathaemaria) mysis</i> F.	Австралия	25	Maeki, Ogata, 1971
143	<i>Pereute swainsoni</i> Gray <i>Leodonta</i> Butl.	Бразилия	26—27	de Lesse, Brown, 1971
144	<i>Belenois aurota</i> F.	Нет данных	25	de Lesse, Condamin, 1962
	Тот же	Сенегал	25	de Lesse, 1968
145	<i>B. calypso</i> Dr.	Кения	25	Bernardi, de Lesse, 1964
146	<i>B. creona</i> Cr.	Сенегал	25	de Lesse, Condamin, 1962
	<i>B. creona infida</i> Butl.	Уганда	25	de Lesse, 1968
	<i>B. creona severina</i> Stoll.	Кения	25	Тот же
	<i>B. creona prorsus</i> Talbot	Мадагаскар	25	de Lesse, 1972
147	<i>B. crawshayi</i> Butl.	Уганда	25	de Lesse, 1968
148	<i>B. mesentina</i> Cr.	Индия	25	Gupta, 1964
149	<i>B. solilucis</i> Butl.	Уганда	25	de Lesse, 1968
150	<i>B. subeida instabilis</i> Butl.	Уганда	25	Тот же
151	<i>B. theora concolor</i> Auriv.	Габон	25	de Lesse, Condamin, 1962
152	<i>B. (Pseudanapheis) gidica</i> Godt.	Сенегал	26	Bernardi, de Lesse, 1964
153	<i>B. (Pseudanapheis) mabella</i> Grose-Smith	Мадагаскар	25	de Lesse, 1972
154	<i>Dixea doxo lambertoni</i> Le Cerf	Мадагаскар	25	Тот же
155	<i>D. orbona</i> Geyer	Сенегал	24	de Lesse, Condamin, 1962
	<i>Prioneris</i> Wall.	Нет данных		

Таблица 2 (продолжение)

№ №	Вид	Местность	Число хромосом (n)	Источник
156	<i>Pieris (Pieris) brassicae</i> L. <i>P. (Pieris) brassicae</i> L.		14—15 15	Henking, 1890 Doncaster, 1912a, b; Bauer, 1967; Rishi, 1977
	Тот же	Англия	15	Bigger, 1960; 1975
	« «	Германия	15	Traut, Mosbacher, 1968
	« «	Финляндия	15	Federley, 1938
	« «	Югославия	15	Lorković, 1941
	« «	Москва	15	Beliajeff, 1930
	« «	Ленинград	15	Лухтанов, Кузне- цова, 1988
	« «	Талыш	15	Данная работа
	« «	Индия	15	Kaur, 1988
	<i>P. (Pieris) brassicae azoriensis</i> Rebel	Азорские о-ва	15	Federley, 1942
	<i>P. (Pieris) brassicae nepalensis</i> Doubl.	Гималаи	15	Maeki, Ae, 1966
	Тот же	Индия	15	Saitoh et al., 1986
157	<i>P. (Pieris) brassicoides</i> Guer.	Эфиопия	14	Saitoh, 1985
158	<i>P. (Artogeia) canidia</i> Sparr.	О. Тайвань	25	Maeki et al., 1965
	Тот же	Китай	25, 26	Saitoh, Abe, 1981
	<i>P. (Artogeia) canidia indica</i> Evans	Гималаи	25	Maeki, Ae, 1966
	Тот же	Индия	25	Saitoh et al., 1986
159	<i>P. (Artogeia) krueperi</i> Stgr.		24	Lorković, 1966 in Robinson, 1971
	Тот же	Турция	24	le Lesse, 1970b
160	<i>P. (Artogeia) manni</i> Mayer	Франция	25	Lorković, 1941
	Тот же	Югославия	25	Тот же
	« «	Турция	25	de Lesse, 1960
161	<i>P. (Artogeia) ergane</i> Hühn.	Далмация	26	Lorković, 1941
	Тот же		25+(1—2) B	Lorković, 1968a
	« «	Нахичевань	25	Данная работа
162	<i>P. (Artogeia) rapae</i> L.	Англия	25, 25+B	Bigger, 1960; 1976
	Тот же	Финляндия	26	Federley, 1938
	« «	Москва	25	Beliajeff, 1930
	« «	Югославия	25	Lorković, 1941
	« «	Алтай	25, 26	Данная работа
	« «	Китай	25	Saitoh, Abe, 1981
	« «	Корея	25, 26	Lee, Kim, 1976
	« «	Корея	25, 26, 27, 28	Park, Kim, 1977
	« «	США	25	Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961
	<i>P. (Artogeia) rapae crucivora</i> Bdv.	Япония	25, 25+B	Maeki, 1953a, b; 1958b, c; Maeki, Makino, 1953
163	<i>P. (Artogeia) dulcinea pseudo-napi</i> Vty.	Япония	27, 27+B, 27+2B, 27+3B, 27+4B	Maeki, 1953a, b; 1958a; 1959; Maeki, Makino, 1953
164	<i>P. (Artogeia) napi</i> L.		25	Lorković, 1966 in Robinson, 1971
	Тот же	Англия	25, 25+B 25+2B	Bigger, 1960; 1976
	« «	Финляндия	25	Federley, 1938
	« «	Париж	25	Lorković, 1941
	« «	Югославия	25	Lorković, 1941; 1968;
	<i>P. (Artogeia) napi mandarina</i>	Китай	25	Saitoh, Abe, 1981
	<i>P. (Artogeia) napi meridionalis</i> Heyne&Rühl		25	Lorković, 1966 in Robinson, 1971
	<i>P. (Artogeia) napi japonica</i> Shirozu	Япония	26	Maeki, 1986

Таблица 2 (продолжение)

№№	Вид	Местность	Число хромосом (n)	Источник
	<i>P. (Artogeia) napi nesis</i> Fruhst.	Япония	26	Maeki, 1953 a, b; 1958b; 1959
	« «	Япония	25	Maeki, 1986
165	<i>P. (Artogeia) segonzaki</i> Le Cerf	Марокко	25	Suomalainen in Eitschberger, Ströhle, 1986
166	<i>P. (Artogeia) macdunnoughii</i> Rem.	С. Америка	25	Maeki, Remington, 1960
167	<i>P. (Artogeia) virginiensis</i> Edv.	Массачусетс	26	Maeki, 1961
168	<i>P. (Artogeia) bryoniae</i> O.		25—28	Lorković, 1966 in Robinson, 1971
	Тот же	Альпы	25	Lorković, 1941
	« «	Альпы	25, 25+B, 25+2B	Lorković, 1968a
	<i>P. (Artogeia) bryoniae caucasica</i> Lork.	Кавказ	26	Lorković, 1972
169	<i>P. (Artogeia) pseudorapae balcanica</i> Lork.	Югославия	25, 26, 27, 26+B, 26+2B, 26+3B, 27+B, 27+2B	Lorković, 1968b
	<i>P. (Artogeia) pseudorapae balcarica</i> Wojt. et Nies.	Пятигорск	25, 25+B, 25+2B, 25+3B, 26+B, 26+2B	Тот же
170	<i>Pontia daplidice</i> L.	Югославия	26	Lorković, 1941
	Тот же	Алтай	26	Данная работа
	<i>P. daplidice moorei</i> Röb.	Гималаи	26	Maeki, Ae, 1966
171	<i>P. (Pontieuchloia) chloridice</i> Esp.	Алтай	26	Данная работа
172	<i>P. (Synchloe) callidice</i> Esp.		26	Lorković, 1966 in Robinson, 1971
	Тот же	Франция	26	de Lesse, 1960
	<i>P. (Synchloe) callidice ralora</i> Moore	Индия	24, 25, 26	Saitoh et al., 1986
173	<i>P. (Synchloe) beskeri</i> Edw.	С. Америка	26	Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961
174	<i>P. (Synchloe) occidentalis</i> Reak.	С. Америка	26	Тот же
175	<i>P. (Synchloe) calyce</i> Edw.	С. Америка	26	« «
176	<i>P. (Synchloe) protidice</i> Bdy.		26	Lorković, 1966 in Robinson, 1971
	<i>Talbotia</i> Bernard	Нет данных		
	<i>Glennia</i> Klots	Нет данных		
177	<i>Leptophobia aripa</i> Boisd.	Боливия	26 (?)	de Lesse, 1967a
	Тот же	Эквадор	26	Тот же
178	<i>L. cleone</i> Doubl et Hew.	Боливия	26	« «
	Тот же	Эквадор	26	« «
179	<i>L. elensis</i> Lucas	Эквадор	26	« «
180	<i>L. philoma</i> Hew.	Эквадор	26	« «
181	<i>L. tovaria</i> Feld.	Эквадор	26	« «
	<i>Leuciacria</i> Roths. et Jord.	Нет данных		
	<i>Elodina</i> Feld.	Нет данных		
	<i>Theochila</i> Field	Нет данных		
182	<i>Tatochila autodice</i> Hübn.	Аргентина	28	de Lesse, 1967a
183	<i>T. mercedis</i> Esch.	Аргентина	28	Тот же
184	<i>T. microdice</i> <i>microdice</i> Blansk	Аргентина	28	« «
	<i>T. microdice arctodice</i> Stand	Эквадор	28	« «
185	<i>T. ortodice</i> Weym.	Аргентина	27—28 (?)	« «
186	<i>T. stigmadice</i> Stand.	Аргентина	27—28 (?)	« «
187	<i>T. sagittata</i> Röb.	Эквадор	27	« «
188	<i>T. theodice</i> Boisd.	ЧИЛИ	27	« «
189	<i>T. vanvolxemii</i> Capr.	Аргентина	28	« «
	<i>Piercolias</i> Grote	Нет данных		
	<i>Hypsochila</i> Ureta	Нет данных		
	<i>Reliquia</i> Ackery	Нет данных		
	<i>Phulia</i> Herr.-Schäff.	Нет данных		
	<i>Baltia</i> Moore	Нет данных		

Таблица 2 (продолжение)

№	Вид	Местность	Число хромосом (n)	Источник
190	<i>Itaballia demophile centralis</i> Joic. et Talb.	Мексика	25	de Lesse, 1970a
191	<i>I. titnoreides</i> Butl.	Эквадор	26	de Lesse, 1967a
192	<i>I. (Pieriballia) viardi</i> Boisd.	Гватемала	26	de Lesse, 1970a
193	<i>Perrhybris pamela</i> Stoll.	Бразилия	27, 28—29	de Lesse, Brown, 1971
194	<i>Aoa de Niceville</i>	Нет данных		
194	<i>Ascia monuste</i> L.	Флорида	27	Maeki, Remington, 1960; Maeki, 1961
	Тот же	Мексика	27	Тот же
	« «	Аргентина	27	de Lesse, 1967a
195	<i>Melete leucanthe</i> Feld.	Эквадор	24	Тот же
196	<i>M. lycimnia paulista</i> Fruhst.	Бразилия	23	de Lesse, Brown, 1971
197	<i>Mylothris rhodope</i> F.	Габон	22—27	Bernardi, de Lesse, 1964
198	<i>M. rhodope uniformis</i> Talb.	Уганда	22+(3—4)B	de Lesse, 1968
198	<i>M. hilara</i> Karsch.	Габон	22 (?)	Bernardi, de Lesse, 1964
199	<i>M. oshracea</i> Auriv.	Габон	25—26	Тот же
200	<i>Leptosia alcesta</i> Cr.	Сенегал	12	de Lesse, Condamin, 1962
	<i>L. alcesta inalcesta</i> Bdi	Кения	12	de Lesse, 1968
	<i>L. alcesta sylvicola</i> Boisd.	Мадагаскар	12	de Lesse, 1972
201	<i>L. nupta</i> Butl.	Уганда	12	de Lesse, 1968
202	<i>L. wigginsi</i> Dixey	Уганда	12	Тот же
203	<i>L. nina niobe</i> Wallace	О. Тайвань	19	Maeki, Ae, 1968; Maeki, 1981

бабочек рода *Pieris*, обработанных колхицином, наблюдаются центромероподобные перетяжки (Bigger, 1975). Самки гетерогаметны. Хромосомная система определения пола, по данным Биггера (Bigger, 1975), приведенным для *Pieris*, у самцов представлена двумя Z-хромосомами, у самок Z- и W-хромосомой (по другой системе обозначений XX и XY соответственно), причем Z относится к числу крупных (*P. brassicae*) или средних (*P. napi* и *P. rapae*) хромосом, а W — к числу мелких. Хромосомы относительно мелкие. В MI биваленты имеют характерную гантелеобразную или крестообразную форму, что хорошо видно на рис. 2, б и 2, з. Чаще всего биваленты независимо от их числа по размерам составляют плавно убывающий ряд (рис. 1, 2).

Число хромосом у представителей семейства варьирует от $n=12$ до $n=103—104$ и часто является характерным для отдельных родов, триб и подсемейств. Многие группы, в том числе наиболее примитивные, имеют модальное число хромосом $n=31$. Это число наиболее широко распространено среди высших чешуекрылых (Robinson, 1971), встречается в самых примитивных семействах (Suomalainen, 1969) и, скорее всего, является анцестральным для всего отряда. Несомненно, что это число является исходным и для сем. *Pieridae*. Для многих видов семейства характерна внутри- и межпопуляционная изменчивость числа хромосом. Нами внутрипопуляционная изменчивость обнаружена у представителей всех четырех подсемейств белянок (табл. 1). Причиной подобной вариабельности числа хромосом бывает наличие дополнительных, так называемых B хромосом, обычно очень мелких и не образующих бивалента в мейозе (рис. 1, д) или же изменение числа бивалентов (рис. 1, в и 1, г). Сведения о хромосомных числах белянок мировой фауны представлены в табл. 2.

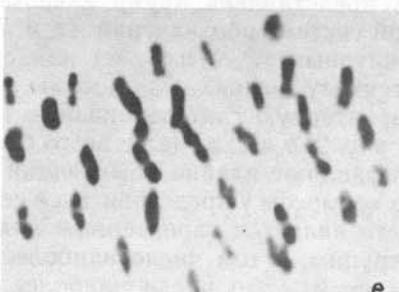
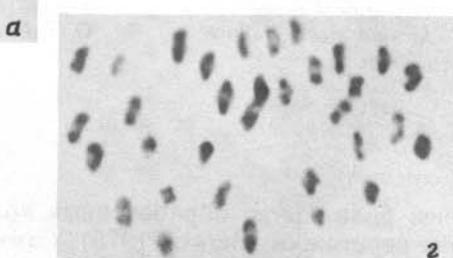
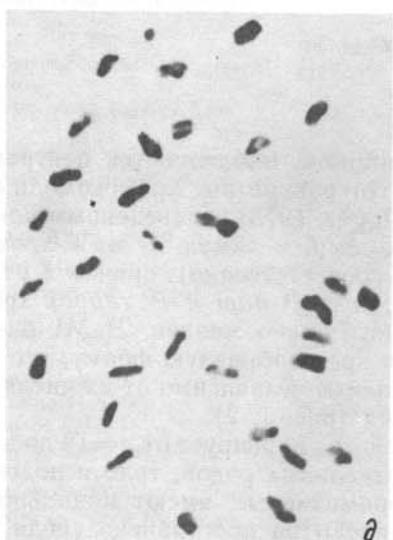
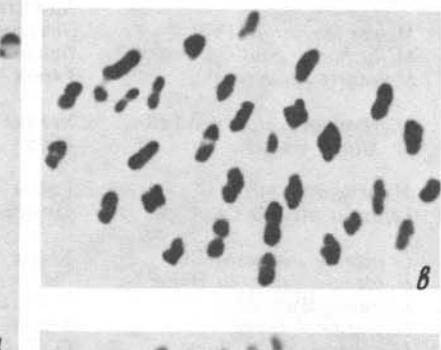
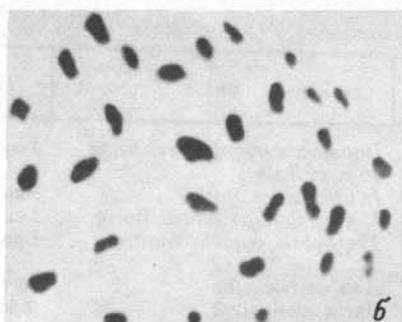
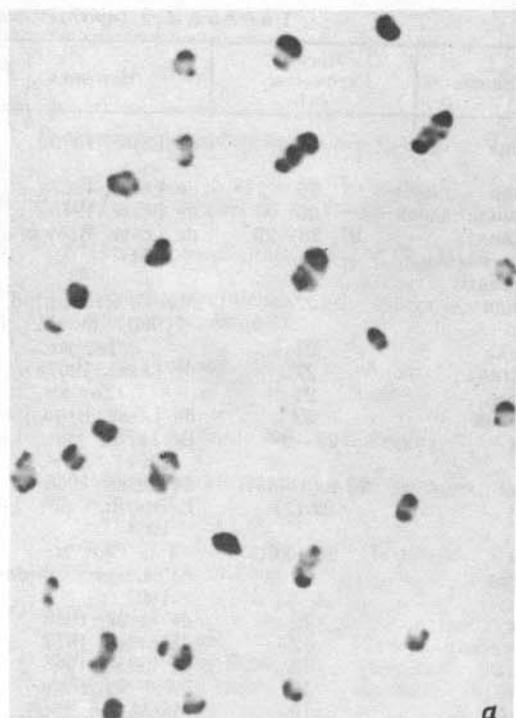


Рис. 1. Хромосомы в метафазе I сперматогенеза у представителей подсемейств *Dismorphiinae* и *Coliadinae*.

a — *Leptidea sinapis* L., Талыш, $n=28$; *б* — *Colias hyale* L., Алтай, $n=31$; *в* — *C. thisoa* Mén., Армения, $n=31$; *г* — *C. thisoa* Mén., Алтай, $n=33$; *д* — *C. thisoa* Mén., $n=31+B$, *B* — хромосома отмечена стрелкой; *е* — *Gonepteryx rhamni* L., Алтай, $n=31$.

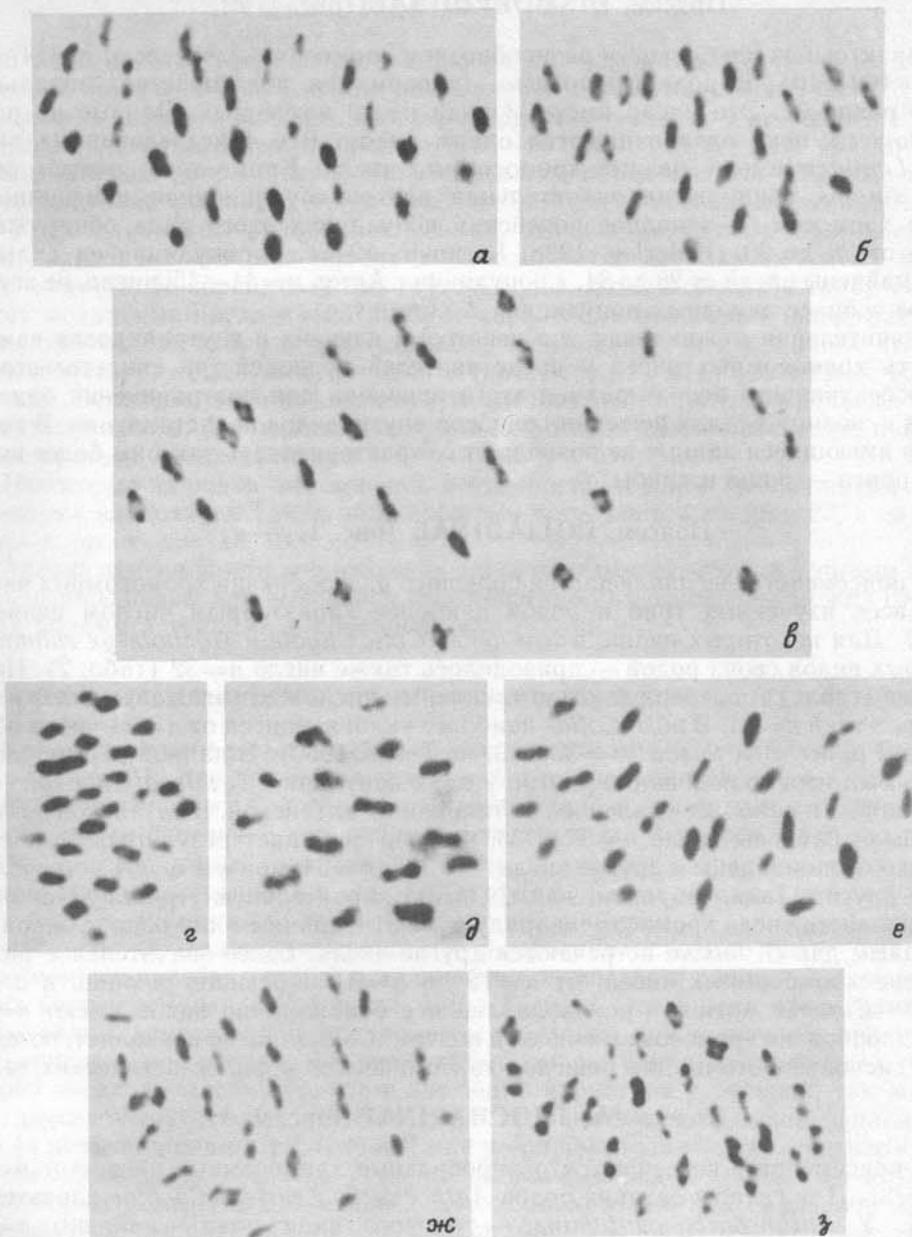


Рис. 2. Хромосомы в метафазе I сперматогенеза у представителей подсемейств *Anthocharinae* и *Pierinae*.

a — *Anthocharis cardamines* L., Алтай, $n=31$; *b* — *Pieris napi* L., Алтай, $n=25$; *c* — *P. ergane* Hbn., Нахичевань, $n=25$; *d* — *P. rapae* L., Алтай, $n=25$; *e* — *P. brassicae* L., Талыш, $n=15$; *f* — *Aporia crataegi* L., Алтай, $n=25$; *ж* — *Pontia chloridicea* Hbn., Алтай, $n=26$; *з* — *P. daplidice* L., Алтай, $n=26$.

Подсем. DISMORPHIINAE (рис. 1, а)

Характеризуется большим разнообразием хромосомных чисел: от $n=14$ — 15 до $n=102$ — 104 . В роде *Dismorphia*, типовом для подсемейства, модальное число равно 31. Это число имеют 3 вида из 10 изученных. Данные по роду *Pseudopieris* пока ограничиваются одним видом. Все 4 исследованных вида рода *Leptidea* имеют разные хромосомные числа. Кроме того, в этом роде у *L. sinapis* обнаружена значительная внутрипопуляционная изменчивость числа хромосом. В западноевропейских популяциях этого вида обнаружены числа от 26 до 39 (Federley, 1938; Lorković, 1941). В популяции из Талыша нами найдены числа от 28 до 34, а популяции с Алтая $n=44$ — 45 , число, не встреченное в более западных популяциях *L. sinapis*.

Значительная межвидовая, а в некоторых случаях и внутривидовая изменчивость хромосомных чисел у представителей подсемейства свидетельствует о перспективности использования этого признака для разграничения близких видов и, возможно, для решения вопросов внутривидовой систематики. В то же время имеющиеся данные не позволяют охарактеризовать таксоны более высокого ранга — роды и трибы.

Подсем. COLIADINAE (рис. 1, б—е)

В подсемействе не наблюдается большого разнообразия хромосомных чисел. Для всех изученных триб и родов наиболее характерным числом является $n=31$. Для некоторых видов, в том числе *Colias hyale* и *Gonopteryx rhamni* — типовых видов своих родов — приводилось также число $n=32$ (табл. 2). Наши данные (табл. 1) подтверждают, что основным числом для этих двух видов является все-таки $n=31$. В роде *Colias* наиболее уклоняющиеся от $n=31$ числа обнаружены ранее у *C. thisoa* ($n=32$ — 33 ; de Lesse, 1960). В данной работе специально был переисследован кариотип у двух популяций *C. thisoa*: типовой — из Армении — и наиболее удаленной от типовой — алтайской. В алтайской популяции были найдены числа $n=32$ и 33 , что подтверждает результаты де Лесса. Однако были найдены и другие числа: $n=31$ и $n=34$, причем $n=31$ встречалось чаще других. Таким образом, для *C. thisoa* характерна внутрипопуляционная изменчивость числа хромосом и наряду с $n=31$, типичным для рода и, вероятно, исходным для *C. thisoa*, встречаются другие числа. Более значительное разнообразие хромосомных чисел: от $n=12$ до $n=31$ наблюдается лишь в одном роде — *Eurema*, хотя и в нем подавляющее большинство видов имеют $n=31$.

Однообразие хромосомных чисел в подсем. *Coliadinae* не позволяет, по-видимому, использовать их для решения таксономических и филогенетических задач.

Подсем. ANTHOCHARINAE (рис. 2, а)

В подсемействе встречаются разнообразные хромосомные числа: от $n=13$ до $n=31$. Для группы близких родов *Anthocharis*, *Zegris* и *Euchloe* характерно $n=31$. У *Anthocharis cardamines* — типового вида рода — найдены $n=31$ у материковых европейских популяций и $n=30$ у островной популяции из Англии (Bigger, 1978). Наши данные для алтайской популяции подтверждают, что для материковых форм этого вида более характерно $n=31$. Два вида из рода *Hesperocharis* имеют $n=15$. Своеобразные кариотипы имеют представитель монотипичного рода *Pinacopteryx* ($n=13$) из рода *Hebomoia* ($n=17$) (имеются данные по одному виду из двух, входящих в род). Таким образом, в подсемействе отдельные таксоны ранга рода и выше различаются по хромосомным числам.

Подсем. PIERINAE (рис. 2, б—з)

В подсемействе встречаются разнообразные хромосомные числа от $n=12$ до $n=32$, причем группы близких родов или отдельные роды могут быть охарактеризованы одним или несколькими сходными числами. Так, близкие роды *Eronia* и *Nepheronia* имеют числа $n=16$ — 18 (по 3 изученным видам). Для группы близких родов *Colotis*, *Gideona* и *Ixias*, объединяемых обычно в трибу *Teracolini*, наиболее характерны $n=27$ и 28 . В очень своеобразном роде *Appias* все 6 исследованных видов имеют $n=32$. Для видов другого обособленного рода *Leptosia* характерны низкие хромосомные числа: 3 вида имеют $n=12$, один — $n=19$. Наконец, большая группа родов, объединяемых в трибу *Pierini*, имеет модальные числа $n=25$ и 26 . В кариотипах некоторых представителей последней трибы, кроме основного набора, имеются 1—4 добавочные (*B-* или *superгипогагу*) хромосомы, которые встречаются не у всех особей и не во всех клетках. Вероятно, этим объясняется то обстоятельство, что у отдельных представителей трибы, изученных, как правило, на небольшом материале, найдены более высокие числа хромосом.

Некоторые из родов, несомненно, относящихся к трибе *Pierini*, имеют уклоняющиеся кариотипы. Так, в роде *Tatouchila* встречаются $n=28$ и 27 , в подроде *Pieris* s. str. — $n=14$ — 15 .

Анализ изменчивости хромосомных чисел показывает, что они с успехом могут быть использованы для выяснения филогенетических отношений между отдельными родами и трибами в подсемействе.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ И НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ КАРИОТИПА

Как уже отмечалось, анцестральным хромосомным числом для белянок является $n=31$. Это число является наиболее распространенным в подсемействах *Dismorphiinae*, *Coliadinae* и *Anthocharinae* и, по-видимому, характеризует исходное состояние кариотипа в этих группах. В подсем. *Pierinae* встречаются разнообразные хромосомные числа, однако анцестральное число $n=31$ не является характерным ни для одной группы. Таким образом, по этому признаку подсем. *Pierinae* является наиболее продвинутым.

Несмотря на одинаковые модальные, и вероятно, исходные числа, тенденции хромосомных преобразований и их значение в эволюции различны в подсемействах *Dismorphiinae*, *Coliadinae* и *Anthocharinae*. Основными процессами, которые вели к изменению числа хромосом у белянок можно считать фрагментации, приводящие к увеличению числа хромосом, и слияния, приводящие к уменьшению числа хромосом. То, что в эволюции кариотипа у белянок, так же как и у других чешуекрылых (Robinson, 1971), преобладали именно фрагментации (а не полиплоидия) и слияния (а не потеря части хромосом), подтверждается тем обстоятельством, что у малохромосомных видов хромосомы крупные, а у высокохромосомных — мелкие.¹ Это хорошо видно при сравнении максимально спирализованных у *Pieris brassicae* (рис. 2, д, $n=15$, крупные биваленты) и у *Pontia daplidice* и *P. chloridice* (рис. 2, ж, з, $n=26$, мелкие биваленты).

В подсем. *Dismorphiinae* часто происходили как слияния хромосом, что привело к уменьшению их числа (до $n=14$ — 15 у *Dismorphia hyposticta*), так и фрагментации, приводившие к увеличению числа хромосом (например, у *Leptidea duponcheli* $n=102$ — 104). Эти перестройки кариотипа происходили в процессе видеообразования и, по-видимому, не вели к возникновению таксонов более высокого ранга.

¹ Следует иметь в виду, что можно сравнивать только хромосомы, находящиеся на одинаковых стадиях спирализации. Для более строгого доказательства этого положения необходимо цитофотометрическое измерение содержания ДНК у мало- и высокохромосомных видов.

В подсем. *Coliadinae* различные этапы эволюции — видообразование и дивергенция таксонов — происходили в основном без изменения исходного числа $n=31$.

В подсем. *Anthocharinae* в процессе эволюции происходили значительные изменения кариотипов. Основная тенденция в эволюции кариотипов в этой группе — это слияния хромосом. В родах *Anthocharis*, *Zegris* и *Euchloe*, обладающих рядом примитивных морфологических особенностей, сохраняется анцестральное число $n=31$. В роде *Hesperocharis*, имеющем родственные связи с тремя предыдущими, но более специализированном в морфологическом отношении (Klots, 1933), встречаются более продвинутые кариотипы ($n=15$). По-видимому, процессы слияния преобладали также в эволюции кариотипов в родах *Pinacopteryx* и *Hebomoia*.

Трудно сказать, какое хромосомное число было исходным для подсем. *Pierinae*. Наиболее близкое к анцестральному для всего семейства число имеют представители трибы *Appiadini* ($n=32$). Однако нет оснований считать, что это число является исходным для *Pierinae* и свидетельствует о примитивности трибы *Appiadini*, поскольку кариотипы с $n=32$ очень редко встречаются среди чешуекрылых (Robinson, 1971) и возникают в отдельных специализированных группах. В целом в процессе эволюции кариотипа в подсемействе преобладали процессы слияния хромосом, которые вели к уменьшению числа хромосом и увеличению их размеров. Эти перестройки происходили, по-видимому, довольно интенсивно на ранних этапах эволюции подсемейства. Затем в ряде случаев хромосомные числа стабилизировались на определенном уровне, а дальнейшая дивергенция морфологических признаков и обособление таксонов уже происходили на фоне измененных, но постоянных чисел. Это привело к тому, что трибы *Pierinae* различаются по модальным хромосомным числам. Для *Teracolini* характерны $n=28$ и 27 , для *Appiadini* $n=32$, для *Pierini* — $n=25$ и 26 . В трибе *Eronini* найдены $n=16$ — 18 . В обособленном роде *Leptosia*, вероятно, заслуживающем выделения в отдельную трибу, обнаружены $n=12$ и у одного вида — $n=19$. В некоторых группах достигнутая стабильность нарушилась и возникали таксоны с вторично измененными числами хромосом, например, подрод *Pieris* s. str. в трибе *Pierini* ($n=14$ — 15) или вид *Colotis aurora evarne* ($n=15$) в трибе *Teracolini*. У последних хромосомные числа резко отличаются от модальных в их трибах.

СИСТЕМА СЕМЕЙСТВА

Анализ хромосомной изменчивости показал, что модальные числа хромосом могут характеризовать отдельные таксоны белянок. Это позволило использовать их наряду с другими признаками для построения оригинальной системы *Pieridae* (рис. 3). Как уже отмечалось, подсемейства *Dismorphiinae*, *Coliadinae* и *Anthocharinae* имеют одинаковые модальные хромосомные числа $n=31$. Таким образом, кариологические данные не дают дополнительной информации о взаимоотношениях этих групп. Поэтому схема филогenetических отношений между этими подсемействами построена на основании анализа морфологических признаков, описанных в цитированной выше литературе. Во всех работах, посвященных филогении семейства, выделяют резко очерченное, сохраняющее ряд архаичных черт подсем. *Dismorphiinae* (иногда *Dismorphiinae*+*Pseudopontiinae*) и противопоставляют его другим: *Coliadinae*, *Anthocharinae* и *Pierinae*.¹ Мнения об отношениях между тремя последними не однозначны. Иногда сближают: 1) *Coliadinae* и *Anthocharinae*, противопоставляя им *Pierinae* (Моге, 1903—1910), 2) *Pierinae* и *Coliadinae*, которым противопоставляют *Anthochrinae*, причем последнее рассматривается как наиболее примитивное их

¹ Следует иметь в виду, что во многих из перечисленных ниже работ названия этих групп и их таксономический статус другие.

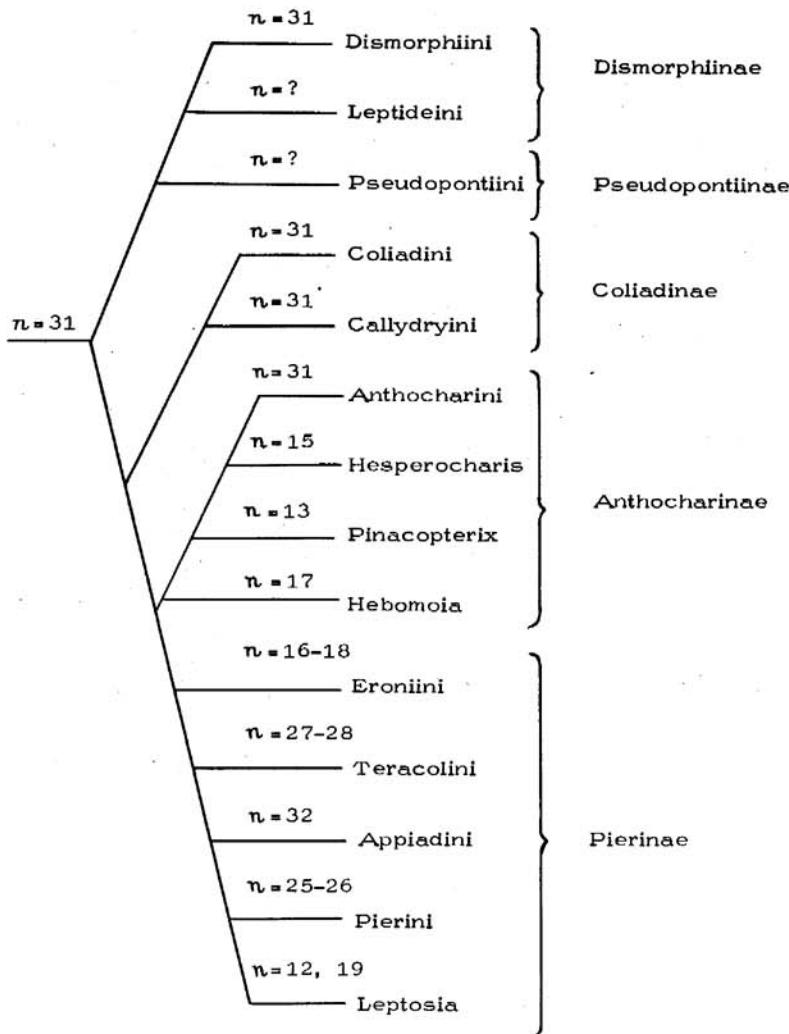


Рис. 3. Филогенетическая схема сем. *Pieridae*.

этих трех подсемейств (Кузнецов, 1929; Klots, 1933), 3) представителей *Pierinae* и *Anthocharinae* (или даже рассматривают их как одно семейство) и противопоставляют им *Coliadinae* (Aurivillius, 1910; Talbot, 1932—1935; Ehrlich, 1958; Leraut, 1980).

Первая из этих систем слабо обоснована морфологическими данными. Совпадение модальных чисел хромосом у *Coliadinae* и *Anthocharinae* также не дает оснований для сближения этих групп, поскольку совпадающий признак является плезиоморфным. Сближение *Pierinae* и *Coliadinae* во второй системе основано на отсутствии у представителей этих подсемейств развитых гарп и более специализированном, чем в примитивных группах *Anthocharinae*, жилковании. Оно также неубедительно, поскольку нет доказательств, что последние признаки являются синапоморфными. В данной работе принимается третья система, в которой *Coliadinae* противопоставляется двум другим на основании наличия у его представителей таких апоморфных признаков, как склеротизованные патагии и редуцированная костальная жилка задних крыльев (Ehrlich, 1958). Родство *Pierinae* и *Anthocharinae* подтверждается сходным

общим планом строения гениталий самцов, а также кормовыми связями гусениц этих подсемейств с растениями из двух близких семейств Сапарагасеae и Brassicaceae (Ehrlich, Raven, 1964), относящихся к подклассу Dilleniidae. (Гусеницы *Dismorphiinae* и *Coliadinae* питаются в основном растениями из подкласса — Rossidae). В то же время различия в характерных числах хромосом (табл. 2), наряду с некоторыми морфологическими различиями, в частности в строении вальв, которые у *Anthocharinae* имеют развитые гарпы, и копулятивной сумки, которая у *Pierinae* несет сигнумы, не позволяют поддержать объединение их в одно подсемейство в некоторых современных системах (Ehrlich, 1958; Leraut, 1980).

Таким образом, эволюцию группы *Pierinae*+*Anthocharinae*+*Coliadinae* можно представить следующим образом. От общего предка, вероятно, сходного с *Dismorphiinae*, имеющего $n=31$ и пищевые связи с растениями из подкласса Rosidae, отделились две линии. Одна из них сохранила тип пищевых связей и предковое число хромосом, представители другой перешли на питание растениями из подкласса Dilleniidae и в дальнейшем дивергировали на два подсемейства: *Anthocharinae* и *Pierinae*.

Очень высокий уровень межвидовой изменчивости по числу хромосом у представителей *Dismorphiinae* и кариотипическая стабильность, характерная для *Coliadinae*, не позволяют использовать изученные признаки кариотипа в надродовой систематике этих двух подсемейств. В то же время признаки кариотипа оказываются весьма полезными при обсуждении систем подсемейств *Anthocharinae* и *Pierinae*. В подсем. *Anthocharinae* наиболее примитивной является группа родов *Anthocharis*, *Zegris* и *Euchloe*, для представителей которых характерны такие архаичные признаки, как пятиветвистая радиальная жилка на передних крыльях и число хромосом $n=31$.

Род *Hesperocharis* подсем. *Anthocharinae* от других родов подсемейства отличается своеобразным жилкованием (на передних крыльях радиальная жилка четырехветвистая, причем R_1 отходит от центральной ячейки, а остальные три имеют общий стебель). От всех родов подсемейства, кроме *Hebomoia*, отличается наличием скафиума, от *Anthocharis*, *Zegris*, *Euchloe* и *Eroessa* — также наличием вздутия в базальной части эдеагуса. От *Hebomoia* резко отличается формой вальв и гарп, которым ункусом с двумя дорсолатеральными вздутиями у его основания. По мнению Клотса (Klots, 1933), родственные связи *Hesperocharis* с группой *Eroessa*—*Euchloe* не вызывают сомнений, хотя первый род представляет собственную линию эволюции. Тальбот (Talbot, 1932—1935) включал его в другую группу белянок — *Teracolinae* — вместе с *Colotis* и *Eronia*. В более ранних работах *Hesperocharis* сближали с родами из подсем. *Pierinae* (Reuter, 1896; Grote, 1900). Данные по числам хромосом у двух видов *Hesperocharis* ($n=15$) подтверждают обособленное положение рода, который, вероятно, заслуживает выделения в отдельную трибу.

Род *Pinacopteryx* от остальных родов подсемейства отличается жилкованием крыльев (на передних крыльях радиальная жилка четырехветвистая, причем R_1 и R_2 отходят от центральной ячейки, а R_3 и R_4 — от общего стебля; на задних крыльях костальная жилка короткая); тем, что эдеагус длиннее вальв; тегументом с седловидным утолщением в дорсальной части; своеобразным рисунком крыльев. От группы *Eroessa*—*Euchloe* отличается наличием вздутия в базальной части эдеагуса, от *Hesperocharis* и *Hebomoia* — отсутствием скафиума. Род *Pinacopteryx*, по мнению Клотса (Klots, 1933), имеет мало общего с другими родами *Anthocharinae*, за исключением наличия развитых гарп; он занимает очень обособленное положение, а его родственные связи неясны. Хромосомное число всех изученных географических форм *Pinacopteryx eriphia* ($n=13$) также резко отличают эту группу от других представителей подсемейства. Вероятно, рода *Pinacopteryx* также должен быть выделен в отдельную монотипичную трибу.

Род *Hebomoia* от других групп подсем. *Anthocharinae* резко отличается своеобразным жилкованием передних крыльев, формой вальв, имеющих два крупных выступа в апикальной части, формой и расположением гарп на вальвах (Klots, 1933), своеобразным рисунком крыльев. Родственные связи этого рода неясны. Клотс (Klots, 1933) включал его в одну группу вместе с *Anthocharis* и *Euchloe*, хотя и отмечал, что эта группировка, по-видимому, не является естественной. Иногда он сближался с другими группами белянок, например с *Colotis* и *Eronia* (Reuter, 1896; Talbot, 1932—1935). Гарпы *Hebomoia* имеют своеобразную форму и расположение и, вероятно, не гомологичны гарпам остальных *Anthocharinae*. В то же время их наличие не позволяет сближать *Hebomoia* с *Pierinae*. Данные по числу хромосом у *H. glaucippe* ($n=17$) также не дают оснований для сближения *Hebomoia* с другими родами *Anthocharinae*. Поскольку объединение *Hebomoia* с любой другой группой белянок носило бы явно искусственный характер, то он, возможно, заслуживает выделения в самостоятельную трибу.

В подсем. *Pierinae* одной из наиболее примитивных групп является триба *Eroniini*. Ее представители характеризуются такими архаичными признаками, как пятиветвистая радиальная жилка на передних крыльях и очень короткий третий членник губных щупиков, что позволяет поместить ее ближе всего к основанию ветви *Pierinae* (рис. 3). Однако кариотипы у трех изученных представителей этой группы весьма продвинуты ($n=16—18$), подтверждают естественность этой группировки родов и не позволяют поддержать объединение их в один таксон надродового ранга с *Colotis* (Reuter, 1896; Aurivillius, 1910; Talbot, 1932—1935), с *Colotis* и *Anthocharis* (Schatz, Röber, 1892), а также отнесение *Eronia* и *Nepheronia* к разным трибам (Grote, 1900). Кроме родов с кариологически изученными представителями, в эту же трибу должен быть включен род *Valeria*, имеющий ряд синапоморфий с *Nepheronia* в строении имаго и преимагинальных стадий (Yata, Fukuda, 1980).

Триба *Teracolini* подсем. *Pierinae* обнаруживает определенные черты сходства с *Eroniini*, но, несомненно, более продвинута, чем последняя (Klots, 1933). Кариологические данные подтверждают естественность и обособленность этой группы, представители которой имеют в основном $n=27$ и 28. Они не позволяют объединить ее в один таксон группы семейства с родами из *Coliadinae* (Grote, 1900), *Anthocharinae* (Schatz, Röber, 1892; Kirby, 1896; Seitz, 1926), *Anthocharinae* и *Coliadinae* одновременно (Moore, 1903—1910), с *Eronia* (Aurivillius, 1910), с *Eronia* и *Hebomoia* (Reuter, 1896; Talbot, 1932—1935). Числа $n=27$ и 28 встречаются также у представителей рода *Tatochila* из трибы *Pierini*. Однако это совпадение, без сомнения, является конвергентным.

Триба *Appiadini* подсем. *Pierinae* морфологически существенно отличается от других белянок (Кузнецов, 1929; Кузнецов, Стекольников, 1988). Очень своеобразные хромосомные числа ($n=32$), найденные в роде *Appias*, подтверждают обособленное положение этой группы и правомочность выделения ее в отдельную трибу. Ни морфологические, ни кариологические данные не позволяют точно установить положение этой трибы в системе *Pierinae*, хотя, по-видимому, она более продвинута, чем две предыдущие.

Наиболее крупная в подсем. *Pierinae* триба *Pierini* включает ряд, несомненно, близких родов, для большей части которых характерны хромосомные числа $n=25$ и 26. Реже встречаются близкие числа $n=24, 23, 27, 28$. Эти числа не найдены ни у одного вида из других триб *Pierinae*, кроме *Teracolini*. От последней *Pierini* четко отличается по морфологическим признакам.

В данной работе в трибу *Pierini* включаются роды *Melete* и *Mylothris*. В старой литературе эти роды обычно сближались с родом *Pieris* s. lato и даже включались в последний. Однако более поздние исследования показали, что *Melete* и в особенности *Mylothris* имеют очень своеобразное строение гениталий самцов и обособлены среди других *Pierini* (Klots, 1933). Тем не менее хромосом-

ные числа, найденные у представителей *Melete* ($n=23$, $n=24$) и *Mylothris* ($n=22$, $n=25-26$, $n=22-27$), подтверждают правильность сближения этих двух родов именно с *Pierini*, а не с другими трибами подсемейства.

В трибе *Pierini* на основе исходного числа хромосом, вероятно, близкого к 25—26, в некоторых группах происходила дальнейшая дифференциация кариотипа. Об этом свидетельствует небольшие, но достаточно четкие различия в числах хромосом между некоторыми родами. Так, для *Delias*, *Belenois*, *Pieris* (*Artogeia*) характерно $n=25$; для *Pontia* и *Leptophobia* — $n=26$; для *Tatochila*, довольно близкого к *Pieris* и *Pontia*, — $n=28$ и 27. Интересно отметить, что роды *Pieris* и *Pontia* в объеме, принятом нами (табл. 2), различаются по модальным числам хромосом. Этот результат согласуется с выводом Гайгера и Шолла (Geiger, Scholl, 1985), показавших естественность такого деления группы *Pieris*—*Pontia*, признаваемого далеко не всеми лепидоптерологами, биохимическими данными. Наконец, по числом хромосом хорошо различаются два подрода: *Pieris* s. str. и *Pieris* (*Artogeia*). Виды первого имеют $n=14-15$ (рис. 2, *д*), второго — обычно $n=25$ (рис. 26, *г*). Проведенное недавно биохимическое исследование (Geiger, Scholl, 1985) подтвердило, что *Pieris* и *Artogeia* представляют самостоятельные, хотя и очень близкие эволюционные линии, которым можно придать статус подродов.

Изолированное положение занимает в подсем. *Pierinae* род *Leptosia*. Для его представителей характерно очень сильное закругление вершины передних крыльев, что придает им внешнее сходство с бабочками из рода *Leptidea*, и специализированное жилкование: радиальная жилка на передних крыльях трехветвистая, M_1 отходит от R_{3+4+5} на расстояние $2/5$ длины последней, R_{3+4+5} и M_2 отходят от одной или двух очень близко расположенных точек на центральной ячейке. Генитальный аппарат самцов сильно упрощен. Его характерной особенностью является наличие сильно склеротизированной мембранны на внутренней поверхности вальв (Klots, 1933). По-видимому, эта склеротизированная область была принята за гарпу (Okagaki, 1952), что послужило основанием для сближения рода *Leptosia* с *Euchloini* sensu Klots, 1933 (= *Anthocharinae* в данной работе). Морфологические данные и очень своеобразные малохромосомные кариотипы ($n=12-19$ у четырех изученных видов) подтверждают обоснованное положение этой группы, которая, вероятно, заслуживает выделения в особую трибу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходным в эволюции сем. *Pieridae* был кариотип с гаплоидным числом хромосом $n=31$. Это число сохраняется и чаще других встречается в подсемействах *Dismorphiinae*, *Coliadinae* и *Anthocharinae*. Однако тенденции преобразований хромосомных чисел различны в этих трех подсемействах. В подсем. *Dismorphiinae* часто происходили как слияния, так и фрагментации хромосом, что вело к появлению малохромосомных (до $n=14-15$) и высокохромосомных (до $n=102-104$) кариотипов. В итоге большинство видов *Dismorphiinae* различаются по числом хромосом, а таксоны более высокого ранга часто не могут быть охарактеризованы определенным модальным числом.

Для подсем. *Coliadinae* характерна высокая стабильность чисел хромосом. Число $n=31$ является типичным для всех триб и родов и подавляющего большинства видов этого подсемейства. В подсем. *Anthocharinae* анцестральное $n=31$ сохраняется в наиболее примитивных родах. В целом в подсемействе чаще происходили слияния хромосом, которые привели к появлению малохромосомных кариотипов, характерных для родов *Hesperocharis*, *Pinacopteryx* и *Hebomoia*.

В подсем. *Pierinae* отсутствуют группы, имеющие анцестральное число $n=31$, и по этому признаку *Pierinae* является наиболее продвинутым. В эволюции

Pierinae большее значение имели слияния хромосом, которые вели к возникновению малохромосомных кариотипов. В результате фрагментаций возник, вероятно, кариотип, встречающийся в роде *Appias* ($n=32$). Изменения числа хромосом, по-видимому, часто происходили на ранних этапах эволюции подсемейства. Затем происходила стабилизация хромосомных чисел, а дальнейшая эволюция основных линий *Pierinae* происходила на фоне измененных, но постоянных чисел. Это привело к тому, что трибы *Pierinae* различаются по модальным хромосомным числам. Для *Teracolini* характерны $n=28$ и 27, для *Appiadini* — $n=32$, для *Pierini* — $n=25$ и 26. В трибе *Eroniini* найдены $n=16$ —18, в обособленном роде *Leptosia*, заслуживающим выделения в отдельную трибу, — $n=12$ и 19.

Анализ изменчивости чисел хромосом показал перспективность использования этого признака для решения вопросов систематики и филогении высших таксонов белянок. Этот признак наряду с традиционными морфологическими признаками был использован для построения схемы родственных отношений между группами (рис. 3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Функциональная морфология гениталий самцов и филогенетические связи некоторых семейств пяденицеобразных и дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Epicopeidae, Uraniidae, Papilionidae, Nymphalidae, Danaidae) фауны Вьетнама // Чешуекрылые фауны Северного Вьетнами. Л., 1988. С. 14—51.
- Кузнецов Н. Я. Fauna СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. I, вып. 2. Л., 1929. С. 1—64.
- Кузнецова В. Г. Хромосомы голокинетического типа и их распространение у насекомых и других беспозвоночных животных // Кариосистематика беспозвоночных животных. Л., 1979. С. 5—19.
- Кузнецова В. Г. Филогенетический анализ хромосомной изменчивости и кариосистематика цикадовых сем. Dictyopharidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) // Энтомол. обозр. 1985. Т. 64, вып. 3. С. 539—553.
- Лухтанов В. А., Кузнецова В. Г. Структура кариотипа у высших чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionomorpha) // Энтомол. обозр. 1988. Т. 67, вып. 3. С. 480—495.
- Aurivillius C. Pieridae // Seitz A. Grossschm. Erde. Fauna Afr. 1910. Bd. 13. S. 29—79.
- Bauer H. Die kinetische Organisation der Lepidopteren-Chromosomen // Chromosoma (Berl.). 1967. Bd 22. S. 101—125.
- Bellajeff N. K. Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Lepidopteren // Z. Ind. Abst. Vererbgs. 1930. Bd 54. S. 369—399.
- Bernardi L., Lesse H. de. Formules chromosomiques de quelques Lépidoptères Rhopalocères du Gabon // Biol. Gabonica. 1964. Vol. 1. P. 65—71.
- Bigger T. R. L. Chromosome numbers of Lepidoptera. Part I // Ent. Gaz. 1960. Vol. 11. P. 149—152.
- Bigger T. R. L. Karyotypes of some Lepidoptera. Chromosomes and changes in their holokinetic organization revealed by new cytological techniques // Cytologia. 1975. Vol. 40. P. 714—726.
- Bigger T. R. L. Karyotypes of three species of Lepidoptera including an investigation of B-chromosomes in *Pieris* // Cytologia. 1976. Vol. 41. P. 261—282.
- Bigger T. R. L. A variation in the chromosome number of the English race of *Anthocharis cardamines* L. (Lepidoptera, Pieridae) // Heredity (Lond.). 1978. Vol. 4, N 1. P. 63—69.
- Chapman T. Notes on butterfly pupae, with some remarks on the phylogensis of the Rhopalocera // Entomol. Rec. and J. of Variation. 1895. Vol. 6. P. 101—107, 125—131, 147—152.
- Doncaster L. The chromosomes in the oogenesis and spermatogenesis of *Pieris brassicae* and in the oogenesis of *Abraxas grossularia* // J. Genet. 1912a. Vol. 2. P. 189—200.
- Doncaster L. Note on the chromosomes in oogenesis and spermatogenesis of the white butterfly, *Pieris brassicae* // Proc. Camb. Phil. Soc. 1912b. Vol. 16. P. 491—492.
- Ehrlich P. R. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilioidea) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1958. Vol. 39, N 8. P. 305—370.
- Ehrlich P. R., Raven P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution // Evolution. 1964. Vol. 18. P. 586—608.
- Eitschberger U., Ströhle M. Dritte Ergänzung zu «Systematische Untersuchungen am *Pieris napi-brioniae* Komplex (s. l.)». Aufzucht und Beschreibung der Praeimaginalstadien von *Pieris segonzaki* Le Cerf, 1923 // Atalanta (Würzburg). 1986. Vol. 17, H 1/4. S. 167—183.
- Federley H. Chromosomenzahlen finnländischer Lepidopteren. I. Rhopalocera // Hereditas. 1938. Vol. 24. S. 397—464.
- Federley H. Chromosomenzahlen von vier Tagfaltern von ozeanischen Inseln // Hereditas. 1942. Vol. 28. S. 493—495.

- Geiger H. J., Schöll A. Systematics and evolution of holarctic Pierinae (Lepidoptera). An enzyme electrophoretic approach // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 24—29.
- Godman F. D., Salvin O. Biologia Centrali-Americanana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. Vol. 2. 1887—1901. P. 1—782.
- Grote A. The descent of the Pierids // Proc. Amer. Philos. Soc. 1900. Vol. 39. P. 4—67.
- Gupta Y. Chromosome studies in some Indian Lepidoptera // Chromosoma. 1964. Vol. 15. P. 540—561.
- Henking H. Untersuchung über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Das Ei von *Pieris brassicae* L. nebst Bemerkungen über Samen und Samenbildung // Z. Wiss. Zool. 1890. Bd 49. S. 503—564.
- Kanur T. Chromosome numbers of thirty-one species of Indian Lepidoptera // Genetica. 1988. Vol. 76, N 3. P. 191—193.
- Kerneuvitz B. Über Spermiogenese bei Lepidoptera // Zool. Anz. 1914. Bd 45. S. 137—139.
- Kerneuvitz B. Spermiogenese bei Lepidoptera mit besonderer Berücksichtigung der Chromosome // Arch. Naturgeschichte. A. 1915. Bd 81. S. 1—34.
- Kirby W. F. A handbook of the order Lepidoptera. Vol. 2. 1896. 332 p.
- Klots A. B. A generic revision of the Pieridae (Lepidoptera) // Entomol. Amer. 1933. Vol. 12 (n. s.), N 3—4. P. 139—242.
- Lee H. J., Kim C. W. The chromosomes of *Pieris rapae* L. from Chonju // Korean J. Ent. 1976. Vol. 6, N. 1. P. 19—20.
- Leraut P. Liste systématique et synonymique des lépidoptères de France, Belgique et Corse. Paris, 1980. 334 p.
- Lesse H. de. Spéciation et variation chromosomique chez les Lépidoptères Rhopalocères // Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. (Ser. 12). 1960. Vol. 2. P. 1—223.
- Lesse H. de. Formules chromosomiques de quelques Lépidoptères Rhopalocères d'Afrique centrale // Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.). 1966. Vol. 2. S. 349—353.
- Lesse H. de. Les nombres de chromosomes chez les Lépidoptères Rhopalocères néotropicaux // Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.). 1967a. Vol. 3. P. 67—136.
- Lesse H. de. Formules chromosomiques de quelques Lépidoptères Rhopalocères d'Afrique de Nord // Bull. Soc. Ent. Fr. 1967b. Vol. 72. P. 20—25.
- Lesse H. de. Formules chromosomiques de Lépidoptères Rhopalocères d'Uganda et du Kenya // Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.) 1968. Vol. 4. P. 581—599.
- Lesse H. de. Les nombres de chromosomes chez les Lépidoptères Rhopalocères en Amérique centrale et Colombie // Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.). 1970a. Vol. 6. P. 347—358.
- Lesse H. de. Formules chromosomiques de quelques Rhopalocères palearctiques (Lep.) // Bull. Soc. Ent. Fr. 1970b. Vol. 75. P. 214—216.
- Lesse H. de. Formules chromosomiques de quelques Lépidoptères Rhopalocères de Guyane // Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.). 1970c. Vol. 6. P. 849—855.
- Lesse H. de. Nombres de chromosomes de quelques Lépidoptères Rhopalocères de Madagascar // Bull. Soc. Ent. Fr. 1972. Vol. 77. P. 9—11.
- Lesse H. de, Brown K. S. Formules chromosomiques de Léridoptères Rhopalocères du Brasil // Bul. Soc. Ent. Fr. 1971. Vol. 76. P. 131—137.
- Lesse H. de, Condamin M. Formules chromosomiques de quelques Lépidoptères Rhopalocères du Sénégal // Bull. Inst. Franc. Afr. Noire A. 1962. Vol. 24. P. 464—473.
- Lorković Z. Die Chromosomenzahlen in der Spermatogenesis der Tagfalter // Chromosoma. 1941. Bd 2. S. 155—191.
- Lorković Z. Chromosomenzahlen-Vervielfachung bei Schmetterlingen und ein neuer Fall fünffacher Zahl // Rev. Suisse Zool. 1949. Bd. 56. S. 243—249.
- Lorković Z. Systematisch-genetische und ökologische Besonderheiten von *Pierise ergane* Hbn. (Lep., Pieridae) // Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 1968a. Bd 41. S. 233—244.
- Lorković Z. Kariologischer Beitrag zur frage der Fortpflanzungsverhältnisse südeuropäischer Taxone von *Pieris napi* (L.) (Lep., Pieridae) // Bioloski Glasnik. 1968b. Bd 21. S. 95—136.
- Lorković Z. Karyological identification of the Caucasian species of the *Erebia tyndarus* group (Lepidopt., Satyridae) // Acta Entomol. Jugoslavica. 1972. Vol. 8, N 1—2. P. 111—121.
- Maeki K. Chromosome numbers of some butterflies // Jap. J. Gen. 1953a. Bd 28. P. 6—7.
- Maeki K. A chromosome study of Japanese butterflies // Kwansei Gakuin Univ., Annual Stud. 1953b. Vol. 1. P. 67—70.
- Maeki K. On the cytotaxonomical relationship in Leptidea // Jap. J. Genet. 1958a. Vol. 33. P. 283—285.
- Maeki K. A comparative study of chromosomes in 15 species of the Japanese Pieridae // Jap. J. Gen. 1958b. Vol. 33. P. 349—355.
- Maeki K. On the chromosomes of *Pieris rapae* // Jap. J. Gen. 1958c. Vol. 33. P. 398—404.
- Maeki K. A chromosome study in fifteen species of the Japanese Pieridae // Kwansei Gakuin Univ., Annual Stud. 1959. Vol. 7. P. 361—368.
- Maeki K. Chromosome numbers of butterflies from North America // Zool. Mag. (Tokyo). 1961. Vol. 70. P. 165—169.
- Maeki K., Ae S. A. A chromosome study of twenty-eight species of Himalayan butterflies (Papilionidae, Pieridae) // Spec. Bull. Lep. Soc. Japan. 1966. N 2. P. 107—120.

- Maeki K., Ae S. A. Studies of the chromosomes of Formosan Rhopalocera. 2. Pieridae, Lycaenidae and Riodinidae // Kontyû. 1968. Vol. 36, N 2. P. 124—133.
- Maeki K., Makino S. Chromosome numbers of some Japanese Rhopalocera // Lep. News. 1953. Vol. 7. P. 36—38.
- Maeki K., Ogata M. A chromosomal study of five species of butterflies from Bangkok (Lepidoptera, Rhopalocera) // Tyô to Ga. 1970. Vol. 21, N 3&4. P. 104—108.
- Maeki K., Ogata M. A chromosomal study of eighteen species of butterflies from Australia (Lepidoptera, Rhopalocera) // Kontyû. 1971. Vol. 39. P. 1—7.
- Maeki K., Ogata M., Shirozu T. A study of the chromosomes in twenty-five species of Formosan Rhopalocera // Spec. Bull. Lep. Soc. Japan. 1965. N 1. P. 1—10.
- Maeki K., Remington C. L. Studies of the chromosomes of North American Rhopalocera. 2. Hesperiidae, Megathyminidae and Pieridae // J. Lep. Soc. 1960. Vol. 14. P. 37—57.
- Masuno K., Sato M. Notes on chromosomes of some Malaysian butterflies // Tyô to Ga. 1971. Vol. 22, N 1 & 2. P. 24—30.
- Moore F. Lepidoptera indica. London. Vol. 6, 1903—1904, 240 p. Vol. 7, 1905—1910, 286 p.
- Ogaki H. The situation of the genus *Leptosia* Huebner in the supergeneric classification (Lep.; Pieridae) // Entomol. Rev. Jap. 1952. Vol. 6. P. 7—8.
- Park Y. C., Kim C.-W. Notes on the chromosome numbers in *Pieris rapae* L. from Tongyeong area and islands of the environs // Korean J. Ent. 1977. Vol. 7, N 1. P. 3—5.
- Reuter E. Über die Palpen der Rhopaloceren // Acta Soc. Sci. Fenn. 1896. Bd 22, N 1. S. 1—577.
- Rishi S., Rishi K. K. Elongated chromosomes in *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera, Pieridae) after treatment with colchicine // Experientia. 1977. Vol. 33, N 5. P. 609—610.
- Robinson R. Lepidoptera genetics. Pergamon Press. 1971. 687 p.
- Saitoh K. Spermatocyte chromosomes of five taxa of Rhopalocera from Oman // CIS. 1982. N 33. P. 10—12.
- Saitoh K. A note on the haploid chromosome number of *Pieris brassicoides* (Lepidoptera, Pieridae) from Ethiopia // CIS. 1985. N 38. P. 10—11.
- Saitoh K., Abe A. Chromosome numbers of twenty-four taxa of Rhopalocera from the People's Republic of China // CIS. 1981. N 31. P. 18—19.
- Saitoh K., Abe A., Kumagai Y. Spermatocyte chromosomes of five butterfly taxa from Jammu and Kashmir, India // Tyô to ba. 1986. Vol. 37, N 4. P. 205—208.
- Saitoh K., Kudoh K. On the spermatocyte chromosomes in seven species of West Malaysian butterflies // Sci. Rep. Hirosaki Univ. 1972. Vol. 19, N 2. P. 15—21.
- Schatz E., Röber J. Die Familien und Gattungen der Tagfalter. Fürth, 1892. 284 S.
- Scudder S. H. The butterflies of Eastern United States and Canada with special reference to new England. Vol. 2. Cambridge, 1889. P. 787—1774.
- Seitz A. Das System der Schmetterlinge. II. Die Pieriden // Ent. Rund. 1926. Bd. 43. S. 15—16, 19—22, 27—34, 35—36, 38—39, 42—43.
- Suomalainen E. Chromosome evolution in the Lepidoptera // Chromosomes today. 1969. Vol. 2. P. 132—138.
- Talbot G. Pieridae // Lepidopterorum catalogus. 1932—1935. Pars 53—55. 697 p.
- Traut W., Mosbacher G. C. Geschlechtschromatin bei Lepidopteren // Chromosoma. 1968. Bd 25. S. 343—356.
- Wesley D. J., Emmel T. C. The chromosomes of neotropical butterflies from Trinidad and Tobago // Biotropica. 1975. Vol. 7, N 1. P. 24—31.
- Yata O., Fukuda H. Description of the early stages of two pierid butterflies from the Philippines // Tyô to Ga. 1980. Vol. 31, N 1—2. P. 81—96.

Ленинградский государственный
университет

Поступила 23 XII 1986.

SUMMARY

Investigation of males of 12 species and analysis of the karyological data for 203 species has demonstrated perspectiveness of use of the karyotype peculiarities for the study of systematics of the higher taxa of the *Pieridae*. The ancestral chromosome number for the *Pieridae* is $n=31$. This number have most species of the subfamilies *Dismorphiinae*, *Coliadinae* and *Anthocharinae*. In the subfamily *Pierinae* not a single group has $n=31$. For the *Eroniini* characteristic is $n=16—18$, for the *Teracolini* $n=27—28$, for the *Appiadini* $n=32$, for the *Pierini* $n=25$, 26 and for the *Leptosia* $n=12$, 19.