

Б. Н. Шванвич

РИСУНОК БАБОЧЕК-БЕЛЯНОК (LEPIDOPTERA, PIERIDAE)

[B. N. SCHWANWITSCH. WING-PATTERN OF PIERID-BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA, PIERIDAE)]

ВВЕДЕНИЕ

Бабочки-белянки (*Pieridae*) составляют одно из крупных семейств Rhopalocera, богато представленное в тропиках как Старого, так и Нового Света, хотя и умеренные зоны обоих полушарий обладают значительным числом видов этих бабочек. Как известно, белый цвет играет в их окраске большую роль, чем в какой-либо другой группе чешуекрылых, и даже насекомых вообще.

Рисунок крыла *Pieridae* шестьдесят лет тому назад был исследован Диксей (Dixey, 1894) при помощи морфологического метода сравнений и гомологизаций на обширном всецветном материале. В особенности детально была установлена для ряда родов гомология полос, которые ниже мы обозначаем как вторую и третью краевые полосы (E^2 , E^3), а также гомология первого дискального пятна. Наиболее существенным отличием этого исследования от современных точек зрения является то, что Диксей не обратил внимания на медиальную систему полос. Последняя в те времена вообще не была еще распознана. Между тем она, как мы теперь знаем, составляет основу рисунка крыла Rhopalocera и Lepidoptera вообще. Правда, у *Pieridae* она очень сильно, а нередко и полностью дегенерирует, но, тем не менее, ее существование может быть доказано и для этого семейства. Поэтому при всей точности гомологизаций двух *Externae* и одного дискального пятна, предложенных Диксей, его данные нуждаются в существенном дополнении и, что главное, в установлении связи семейства *Pieridae* с той общей схематизацией, которая в настоящее время охватывает почти все семейства Rhopalocera и значительную часть Heterocera.

Рисунка *Pieridae* касается также и Кузнецов (1929). Он указывает, что его схема, состоящая из 22 полос, подвергается у них крайней редукции вплоть до полного исчезновения, и приводит примеры существования ее остатков, не давая, однако, иллюстраций. Схема Кузнецова, как и схема Эймера (Eimer, 1897), еще не содержит важнейших элементов современной схематизации рисунка чешуекрылых. В работе Кузнецова заслуживает внимание замечание, что у многих родов африканских белянок краевые полосы образуют серию пятен на самом краю крыла.

Обозначения

- В — базальная система или полоса (Basalis).
 D^1 , D^2 — первое и второе дискальные пятна (Discales).
 E — краевая система (*Externae*); E^1 , E^2 , E^3 — первая, вторая и третья краевые полосы (*Externae*); E^1E^2 — слившиеся E^1 и E^2 .

- M — медиальная система (Media); M. br. — базипетальный вырост медиальной системы; M¹, M² — первая и вторая медиальные полосы (Mediae); M¹M² — слившиеся M¹ и M².
 R¹, R² — первая и вторая красные полосы (Rubrae).
 T — терминальная полоса (Terminalis).
 bU, eU, ibU и tU — базальная, краевая, инфрабазальная и терминальная умбры (Umbrae basalis, externalis, infrabasalis, terminalis).

Цифры вдоль терминального края означают номера ячеек; цифра после обозначения компонента показывает участок его в данной ячейке.

Плюс (+) между обозначениями двух компонентов означает их слияние.

I. ПРОТОТИП РИСУНКА PIERIDAE

Помимо уже упомянутой тенденции к редукции медиальной системы, для *Pieridae* весьма характерны также склонность первой краевой полосы к слиянию со второй и тенденция всех трех краевых полос к фрагментации, причем, подобно многим другим *Rhopaloscega*, полосы E² и E¹ распадаются на венозные фрагменты, т. е. фрагменты, которые центрированы на жилках, тогда как фрагменты E³ являются интервенозными и лежат между жилками, в ячейках. Но на переднем крыле *Teracolus fausta* Ol. (рис. 1) все три краевые полосы E¹, E² и E³ достаточно ясны. E¹ представлена узкой, но густо пигментированной зоной на краю крыла и слегка расширена на жилках. E² обнаруживает такие же, но более сильные расширения, доходящие, хотя и не везде, до обеих соседних с нею полос. Раздельное состояние полос E¹ и E² редко у *Pieridae*, так как в большинстве случаев они или сливаются, или E¹ исчезает, чему примеры будут приведены ниже. Подобное же состояние можно видеть у изображенной Диксей *Teracolus hewitsoni* Kirb. (Dixey, 1894, рис. 17), но усиленная пигментация маскирует отношения, и автор не обратил на них внимания. Третья краевая полоса (E³) нашей формы также выражена хорошо, но ослабевает к заднему концу и совершенно исчезла из 1-й ячейки. На заднем крыле *Teracolus fausta* положение менее ясно. Полоса E¹ представлена лишь кусочками при концах жилок, E² разделена на венозные фрагменты, слитые с полосой E¹, тогда как от полосы E³ остались лишь два рудимента в 4-й и 5-й ячейках.

В общем же рисунок *Teracolus fausta* показывает, что обычные для *Rhopaloscega* три краевые полосы сохранены в семействе *Pieridae*.

Медиальная система хорошо выражена на заднем крыле у обычной *Synchlœ daplidice* L. (рис. 2), несмотря на то, что рисунок сильно осложнен распадением полосы E² на венозные отрезки, а полосы E³ — на интервенозные. Последние хотя и соприкасаются в большинстве друг с другом, тем не менее ясно индивидуализированы. За полосой E³ следует медиальная система (M¹M²), которая представляет собой зеленоватое, как и другие компоненты, сильно изогнутое поле и местами соприкасается и с E³ и с обширным базальным полем (B). У *Synchlœ daplidice* v. *raphani* Esp. (рис. 3), благодаря некоторому ослаблению всех компонентов, только что описанные контакты ослаблены или совсем исчезли и потому медиальная система более ясна. На передних крыльях обеих этих форм рисунок вообще почти исчез из базальной и задней областей крыла, но, тем не менее, состояние полос E² и E³ почти не отличается от такового заднего крыла, если не считать почти полного исчезновения задних концов обеих компонентов, а большое пятно в области дискальных жилок можно считать за объединенные полосы M¹ и M², которые полностью утратили свои постдискальные участки и слились с пятном D¹.

Весьма интересна также *Herpaenia eriphia* Godt (рис. 4). На ее заднем крыле мы находим, подобно *Synchlœ*, венозные отрезки E² и интервенозные фрагменты E³, они только сильнее вытянуты в продольном направлении. Наиболее характерна медиальная система (M¹M²). Ее передний ко-

нец смещен базифугально, а задний — базипетально, так что вся она приобрела прямолинейный ход и приближающееся к диагональному направление. В 3-й ячейке ее дистальный край, т. е. M^1 , даже вошел в пределы дискальной ячейки. Но наиболее интересно то, что края медиальной системы *Herpaenia* темнее остальных ее частей, т. е. вся система обнаруживает обычные признаки симметричного строения, совершенно отсут-

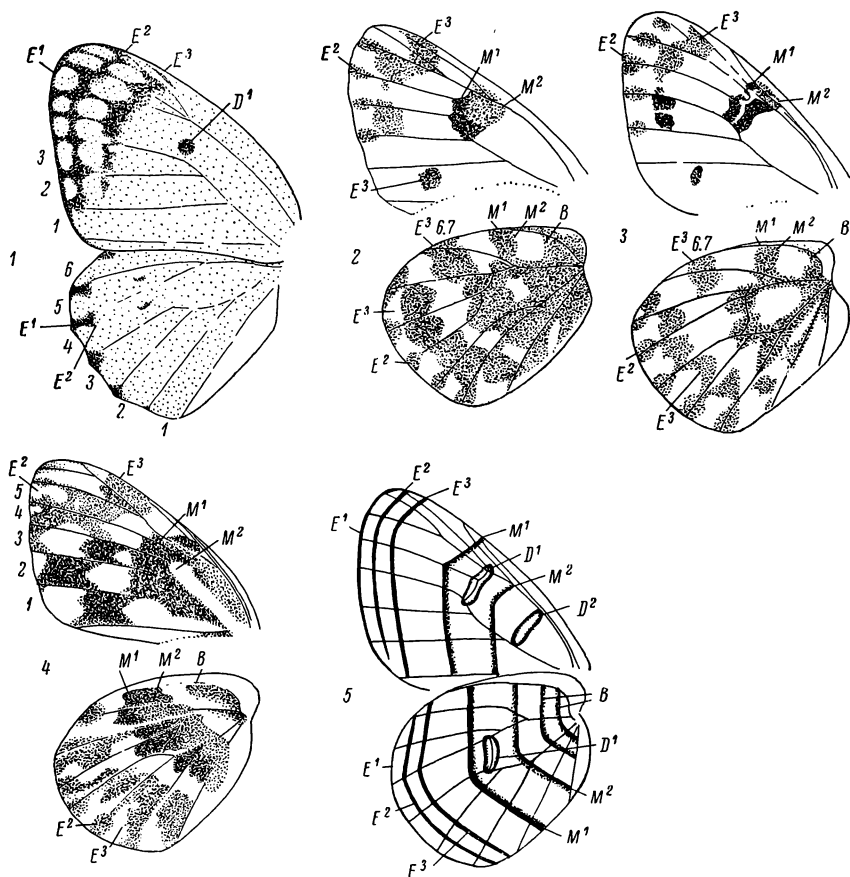


Рис. 1—5. Рисунки, близкие к схеме.

1 — *Teracolus fausta* Ol.; 2 — *Synchloe daplidice* L.; 3 — *Synchloe daplidice* v. *raphani* Esp.; 4 — *Herpaenia eriphia* Godt.; 5 — прототип рисунка *Pieridae*.

ствующие у *Synchloe*, где система M^1M^2 одинаково окрашена на всем своем протяжении. На заднем крыле *Herpaenia* имеется также небольшое базальное поле (B), которое, опять-таки в отличие от *Synchloe*, приобрело диагональное положение и подобно медиальной системе имеет слегка затемненный дистальный край, т. е. обнаруживает симметричность в своем строении. Таким образом, несмотря на заметное диагональное смещение, рисунок заднего крыла *Herpaenia* сохраняет больше примитизма, чем таковой *Synchloe*.

На переднем крыле *Herpaenia* компоненты рисунка сохранены в гораздо большем масштабе, чем у *Synchloe*, но в то же время сильнее модифицированы. E^2 сравнительно слабо выражена, тогда как E^3 широка и благодаря смещениям сливается с E^2 во 2-й и 4-й ячейках, тогда как в 1-й она плотно слита с M^1 , наподобие того, как это было описано у *Melanargia* (Шванвич, 1931, рис. 25—33). Таким образом, E^3 представлена широкой полосой, которая, хотя и подверглась сильным смещениям, но, тем не

менее, пересекает все крыло от костального до заднего края. Между тем, у *Synchlœ* эта полоса уже отсутствует во 2-й ячейке, тогда как в 1-й представлена изолированным пятном. Медиальная система переднего крыла *Herpaenia* опять-таки гораздо лучше выражена, чем у *Synchlœ*. Она представлена широким темным полем, границы которого отвечают M^1 и M^2 и которые правильно пересекают середину крыла от костального края до 2-й ячейки включительно. Такая форма медиальной системы довольно обычна. Но в 1-й ячейке M^1 , как уже упомянуто, сливается с E^3 , а в дискальной M^2 отклоняется базипетально и идет вдоль субкостальной жилки к основанию крыла. Это, конечно, сильные модификации, но, тем не менее, можно считать, что медиальная система на переднем крыле *Herpaenia* присутствует на всем протяжении, тогда как у *Synchlœ* ее задние отделы исчезли и она сохранила только свой дискальный участок.

В общем можно считать, что *Pieridae* имеют весьма развитые медиальную и краевую систему (M^1 , M^2 , E^1 , E^2 , E^3), причем, в отличие от Диксея, в этой последней мы отличаем одним компонентом больше, а также сохраняют и базальный компонент (В). Дискальная система представлена обычным для *Pieridae* пятном D^1 на переднем крыле. На заднем она хотя и реже, но встречается (рис. 6—13, 16). D^2 , хотя и замаскированное, но несомненно сохранилось у *Archonias chrysolopha* Koll. (рис. 28).

Нет указаний также и на систему умбр, столь характерную и для нимфалоидов, и для *Lycaenidae*. Будучи обедненным, прототип рисунка *Pieridae* (рис. 5) в целом все же достаточно близок к общему прототипу *Rhopalosega*. Рассмотрим теперь несколько модификаций рисунка у *Pieridae*.

II. МОДИФИКАЦИЯ РИСУНКА PIERIDAE

CATOPSILIA

Редукция медиальной системы характерна для *Pieridae* и прослеживается в обширном роде *Catopsilia*.

На переднем крыле *Catopsilia catilla* Cr. (рис. 6) имеется широкая медиальная система с затемненными краями, отвечающими полосам M^1 и M^2 , и со светлым пятном в середине, которое так или иначе связано с D^1 . Имеется также довольно длинная краевая полоса E^3 . Но медиальная система укорочена и ограничена 4-й и последующими передними ячейками, совершенно отсутствуя в трех первых, т. е. в анально-кубитальной части крыла. Также и на заднем крыле симметричная медиальная система ($M^1 M^2$) с двумя светлыми пятнами, отвечающими D^1 , прекрасно выражена в ячейках с 4-й по 7-ю и отсутствует во всех позади лежащих. Но третья краевая полоса (E^3), так ясно развитая на переднем крыле, отсутствует в передних ячейках заднего крыла и сохраняется лишь в виде рудиментов в его 2-й, 3-й, а может быть и в 1-й и анальной ячейках. Такое положение заставляет допустить, что в передних ячейках заднего крыла полоса E^3 слилась с полосой M^1 , чем и объясняется ее видимое отсутствие, тогда как в задних ячейках, из которых медиальная система исчезла, полоса E^3 сохраняется, т. е. слияние $E^3 + M^1$ на заднем крыле произошло, а на переднем оно еще не произошло. Нескольким неясна природа интервенозных точек на краю заднего крыла; возможно, что так же, как и венозные точки, они происходят из E^1 , но не исключено, что это обособившиеся участки E^2 , сдвинутые базифугально.

У *Catopsilia argante* F. (рис. 7) положение проще, чем у предыдущей формы, ибо о слиянии $E^3 + M^1$ говорить не приходится, — оба компонента разделены значительными промежутками. Но существенно то, что площадь медиальной системы на обоих крыльях сильно сокращена и вместо обширной медиальной системы *Catopsilia catilla* Cr. здесь сохранилось лишь

два небольших пятна. Они, однако, сохраняют в середине светлые окаймленные темным образования, отвечающие D^1 , — два на заднем и одно на переднем крыле.

Catopsilia eubule L. (рис. 8) обнаруживает дальнейшую редукцию медиальной системы. Можно считать, что в одной из своих форм первое дискальное пятно *Pieridae* представляет собой светлое образование, окаймленное темной линией, а все то, что лежит снаружи этой линии, принадлежит уже другим компонентам. Например, на заднем крыле *Catopsilia argante* (рис. 7) два светлые пятна, окаймленные узкими кольцами, лежат среди темного поля, которое можно считать за остаток медиальной системы; между тем *Catopsilia eubule* L. (рис. 8), имею-

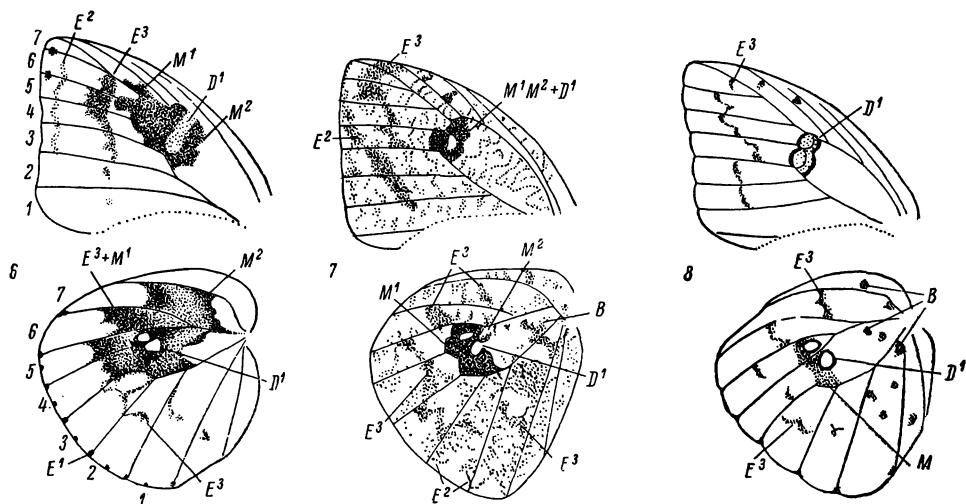


Рис. 6—8. *Catopsilia*.

6 — *C. catilla* Cr.; 7 — *C. argante* F.; 8 — *C. eubule* L.

щая такие же светлые с темной каймой пятна D^1 , сохранила темное, окружающее их поле M^1 только с дистальной стороны, а его проксимальная часть отсутствует, так что оба пятна как бы обнажены с проксимальной стороны. На переднем крыле той же формы (рис. 8) остатки системы M^1M^2 совершенно исчезли, хотя само пятно D^1 несколько усложнилось в строении. В рисунке *C. eubule* L. можно также отметить сильные смещения одноячейковых фрагментов полосы E^3 на заднем крыле. На переднем эти смещения менее сильны. В основании заднего крыла сохраняется В только в виде фрагментов.

COLIAS

Широко известный род *Colias* весьма монотипен и по существу имеет только два рисунка — женский и мужской, но быть может наиболее характерной особенностью рода является состояние дискальной и медиальной систем. Дискальная представлена первым дискальным пятном (D^1), которое на переднем крыле представляет собой двустороннее (т. е. на обеих поверхностях крыла) густо меланизированное (рис. 9—12), иногда округлое (рис. 9), иногда поперечно вытянутое пятно (рис. 11), иногда со светлой поперечной щелью (рис. 10). На нижней стороне заднего крыла состояние близко напоминает предыдущую форму *Catopsilia*. Первое дискальное пятно состоит из двух, резко очерченных колец (рис. 10, 12), в каждом из которых заключено светлое шелковистоблестящее поле. Компонент напоминает, таким образом, два глазчатых пятна нимфалойдов с их зрачками. Отличие в том, что истинные глазчатые пятна густо

черный и довольно «толстостенный», а их зрачки малы и ярко белы. Между тем, здесь темное кольцо всегда красновато-коричневое и узкое, а окруженное им светлое поле трудно определимого коричневатого оттенка, но не белое и не яркое. В ослабленном виде эта структура может обнаруживаться и на верхней стороне (рис. 11). Но только что описанное образование окружено светлоросоватым полем, которое близко сходно с тем, что мы видели у *Catopsilia* и, очевидно, является остатком медиальной

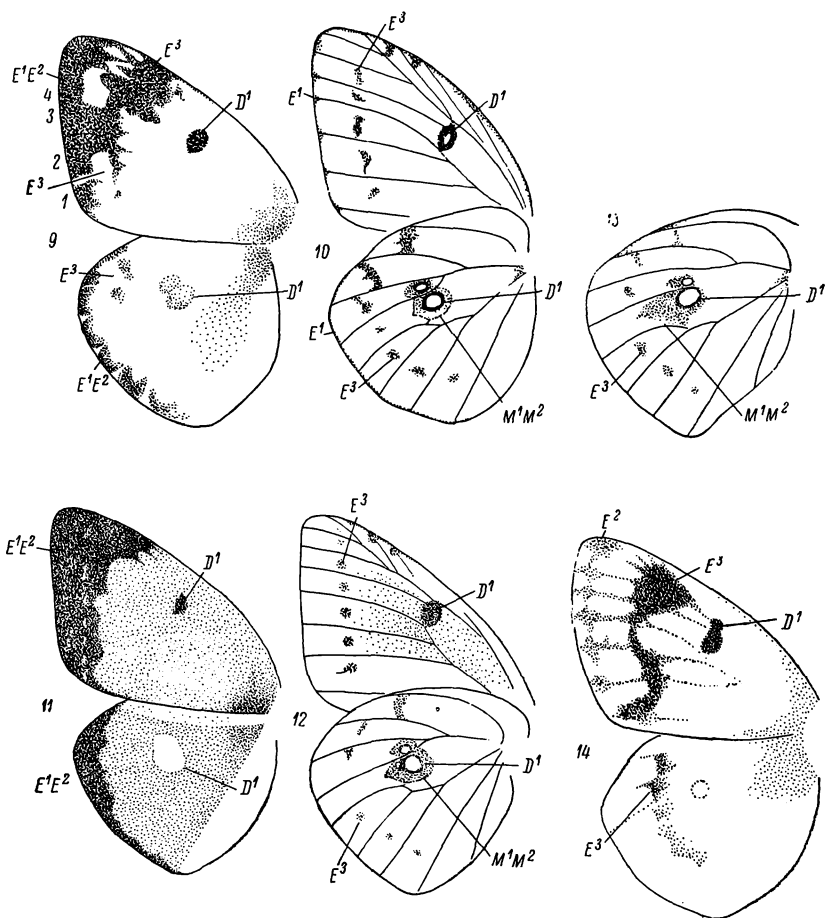


Рис. 9—14. *Colias*.

9, 10 — *C. hyale* L.; 11, 12 — *C. olga* Rom.; 13 — *C. fieldii* Mén.;
14 — *C. sieversi* Gr.-Grsh.

системы (M^1M^2). В типичных случаях оно невелико, разделено на два участка концентрических с двумя частями D^1 и ограничено более темной линией, что мы видели в менее резкой форме у *Catopsilia*. Кроме того, в отличие от последней, для *Colias* характерна правильная овальная, оттянутая на дистальном крае форма обоих участков медиального поля.

Иногда, как например, у *Colias fieldii* Mén. (рис. 13), медиальное поле имеет большие размеры, хотя лишено темной каймы, и достигает и, видимо, сливается с одним из пятен серии E^3 , о которых ниже. Таковой представляется морфология характерного медиодискального компонента рисунка *Colias*. Благодаря своей коричневатой окраске он резко выделяется на зеленовато-желтом фоне остальной части крыла. На верхнюю сторону этот компонент всегда проникает в более или менее видоизмененном виде.

Прочие компоненты рисунка *Colias* ограничиваются краевой зоной. Полоса E^3 на нижней стороне разделена на небольшие фрагменты, лежащие в виде правильной серии почти во всех краевых ячейках.

На верхней стороне самки (рис. 9) полоса E^3 хорошо развита только на переднем крыле, где ее передний конец сильно расширен, тогда как в задних ячейках она подвергается рудиментации. Та же дегенерация, но в гораздо сильнейшей степени, происходит на заднем крыле. В рисунке самца (рис. 11) мы не находим E^3 на верхней стороне, хотя на нижней (рис. 12) она так же развита, как и у самки. Что касается до двух остальных краевых полос, то они слиты чрезвычайно плотно и образуют широкую краевую кайму $E^1 E^2$ на верхней стороне крыла самца *Colias olga* Rom. (рис. 11), хотя участие E^3 в переднем участке этой каймы и не исключено. Характерное для переднего крыла *Colias* слияние полосы E^3 с краевой каймой в 3-й и 4-й ячейках (рис. 9), повидимому, обусловлено расширением именно этой каймы, а не полосы E^3 . В этом отношении интересна *Colias sieversi* Gr.-Grsh. (рис. 14), у которой E^3 развита лучше обычного, но E^2 сильно ослаблена. Указанного слияния также нет, откуда следует, что оно вызывается расширением полосы E^2 , но не полосы E^3 , на что, впрочем, дает некоторый намек и форма обеих полос у *Colias hyale* L.

IXIAS

Род *Ixias* представляет ряд своеобразных особенностей. На нижней стороне *Ixias marianna* Cr. (рис. 16), оставляя в стороне первые дискальные пятна (D^1), которые не представляют чего-либо особенного, мы находим весьма полную серию пятен, образовавшихся путем фрагментации полосы E^3 . Наиболее замечательная особенность серии состоит в том, что в четырех ячейках заднего крыла ее пятна получили светлые центры и, таким образом, стали напоминать глазчатые пятна нимфалоидов. Отличие, однако, во-первых, в том, что пятна *Ixias* лишены резкого и правильного овального контура, который характерен для глазчатых пятен нимфалоидов. Здесь же контуры расплывчаты, а у других видов рода они бывают совершенно неправильными. Во-вторых, светлые срединные пятна отличаются от точковидных зрачков нимфалоидов относительно большими размерами и расплывчатостью контура, притом на переднем крыле светлых средин нет совсем. Таким образом, о гомологии говорить не приходится. Но тенденция к образованию глазоподобных структур именно по линии, проходящей посредине длины краевых ячеек, должна быть отмечена. В нимфалоидных семействах она приводит к возникновению новообразований в виде серии глазчатых пятен, тогда как соседние компоненты, т. е. E^3 и M^1 , остаются незатронутыми. У *Pieridae* эта же тенденция моделирует полосу E^3 , но так как «материал» другой, то и глазоподобность не достигает совершенства. Тенденция к фрагментации полосы E^3 весьма сильна у *Pieridae*. Если у *Ixias* она доходит до имитации глазчатых пятен, то у *Colias*, хотя глазоподобность и не достигается, но сама фрагментация выражена не слабее, чем у *Ixias* (ср. рис. 10, 12).

Еще одна особенность этого типа фрагментации состоит в том, что фрагменты E^3 утрачивают склонность к смещениям, столь характерную для полосы, и располагаются строго параллельно краю крыла.

На верхней стороне *Ixias marianna* Cr. (рис. 15) имеется краевая кайма $E^1 E^2$, которая мало отличается от каймы *Colias*. Но, кроме того, на верхнюю сторону проступают четыре пятна серии E^3 , а пятое не отличимо от «закрывшего» его костального расширения краевой каймы. В средней части крыла имеется несомненная первая медиальная полоса M^1 ; задний ее участок принял косое положение, упирается задним концом в крае-

вую кайму и сливается с ней. Промежуток между обеими полосами заполнен красным, резко отличаясь от белого фона остального крыла.

У *Ixias venilia* Godt (рис. 17) красное поле расширилось и отодвинуло полосу M^1 базипетально в пределы дискальной ячейки. При этом «обнажилось» первое дискальное пятно (D^1), которое, видимо, было «скрыто» в «массе» полосы M^1 у предыдущего вида. Компоненты D^1 и M^1 , таким образом, обменялись местами, заняли извращенное положение. Аналогичные перемещения D^1 и M^1 описаны, например, у *Oeneis* (Satyridae,

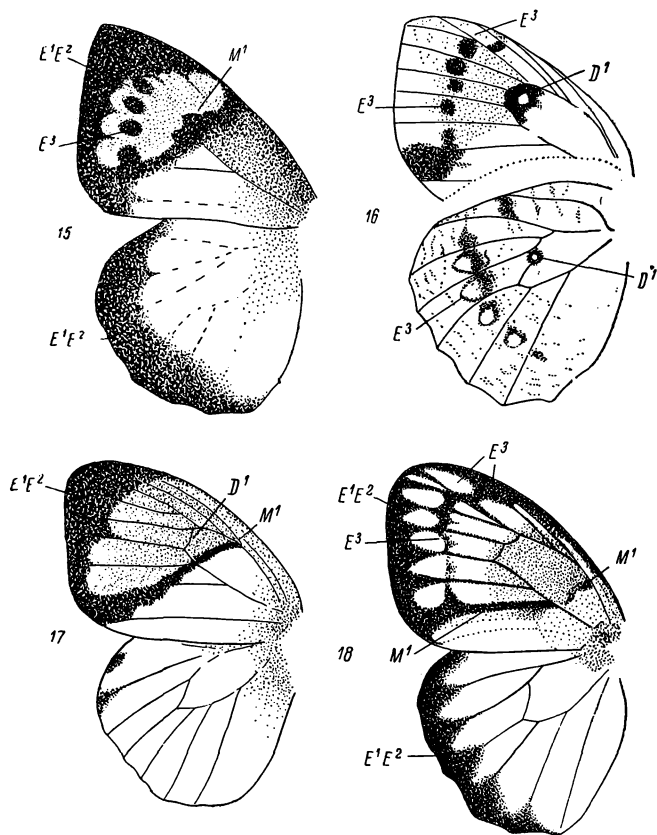


Рис. 15—18. *Ixias*.

15, 16 — *I. marianna* Cr.; 17 — *I. venilia* Godt;
18 — *I. pyrenassa* Wall.

Шванвич, 1929), а сильно скошенное положение M^1 описано, например, для *Lethe* (Satyridae, Шванвич и Соколов, 1934).

В указанном процессе можно быть в значительной степени уверенным. Следующая его ступень менее несомненна. У *Ixias pyrenassa* Wall. (рис. 18) красное поле подвинулось еще дальше базипетально. Оно заняло около двух третей дискальной ячейки, но оторвалось от краевых компонентов и отделено от них широким белым пространством. В соответствии со смещением красного поля приходится считать небольшую полоску, которая пересекает дискальную ячейку, за передний участок полосы M^1 , тогда как ее постдискальный участок принял продольное положение и тянется вдоль первой кубитальной жилки от дискальной ячейки до полосы E^3 , которая здесь не фрагментирована. Такой результат является прямым развитием процесса, прослеженного у двух предыдущих видов *Ixias*, но возможно, что более обширный материал приведет к иным выводам.

TERACOLUS

Заднее крыло *Teracolus chrysonome* Klug (рис. 19) на первый взгляд кажется пересеченным типичной медиальной системой, состоящей из далеко расставленных M^1 и M^2 . Однако это впечатление, повидимому, ошибочно. Мы видели, что у *Pieridae* медиальная система склонна к редукции, тогда как краевые полосы и особенно E^3 сильно преобладают.

Предполагая, что компонент, обозначенный как E^3 на рис. 19, на самом деле представляет полосу M^1 , мы должны найти полосу E^3 . Считать за таковую компонент, обозначенный как E^2 на переднем крыле и как E^1E^2 на заднем, нельзя, ибо этот компонент обнаруживает ясную тенденцию к венозной фрагментации, тогда как фрагментация E^3 , не только у *Pieridae*, но и в других семействах, всегда бывает интервенозной. Допустить бесследное исчезновение из рисунка *Teracolus* такой сильной полосы, как E^3 , тоже трудно. Поэтому единственное решение состоит в том, что полоса, обозначенная на рисунке как E^3 , действительно представляет собой третью краевую полосу, но только сдвинувшуюся на заднем крыле базипетально дальше обычного, тогда как на переднем она распалась, как это часто бывает, на интервенозные фрагменты. Что же касается до медиальной системы, то на переднем крыле она совсем не обнаруживается, а на заднем ее середина несколько сдвинута базипетально и проходит теперь через дискальные жилки, что не составляет чего-либо особенного. Таким образом, на заднем крыле *Teracolus chrysonome* имеет место имитация медиальной системы, на первый взгляд довольно точная, что заслуживает внимания.

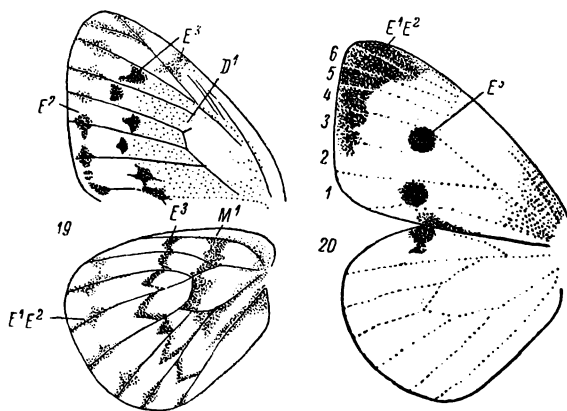


Рис. 19, 20.

19 — *Teracolus chrysonome* Klug; 20 — *Pieris brassicae* L., ♀.

PIERIS

Род *Pieris* обнаруживает очень сильную дегенерацию рисунка. У типичного его представителя *Pieris brassicae* L. (рис. 20) сохраняются краевая кайма и третья краевая полоса. Кайма (E^1E^2) начинается со 2-й ячейки переднего крыла и доходит до костального края, расплываясь по нему базипетально. Третья краевая полоса представлена в 1-й и 3-й ячейках переднего крыла фрагментами и полосовидным остатком в 6-й и 7-й ячейках заднего крыла. Кроме того, на переднем крыле в ячейке, позади 1-й, есть вытянутое пятно, видимо принадлежащее к некоторой продольной пигментации.

Перечисленные компоненты находятся на верхней стороне крыльев самки; на нижней они, кроме фрагментов в 1-й и 3-й ячейках, сильно ослаблены, а краевая кайма совершенно отсутствует, тогда как у самца отсутствуют и только что упомянутые фрагменты 1-й и 3-й ячеек. У некоторых других видов *Pieris* редукция заходит еще дальше.

DISMORPHIA

Род *Dismorphia* получил большую известность в связи с учением о мимикрии. При этом играют роль вытянутая форма крыльев и большая, чем у ряда видов, пропорция темной, желтой и оранжевой окраски, что в общем придает этим бабочкам внешнее сходство с *Heliconidae* и южноамериканскими *Danaidae* (*Ithomiini*). Основным моментом служит именно вытягивание крыльев; ниже мы остановимся на изменениях в рисунке, которые связаны с этим.

На заднем крыле *Dismorphia thermesia* Godt (рис. 21) достаточно ясно видны три симметричных системы. Наиболее полно представлена медиальная, которая сохраняет и наружную (M^1) и внутреннюю (M^2) половины и, начинаясь от костального края перпендикулярно к нему, затем в 5-й и 6-й ячейках поворачивает базипетально и принимает направление, близкое к диагональному, т. е. соединяющему вершину крыла с его основанием. Благодаря этому средний участок системы лежит целиком в дискальной ячейке. В середине последней система сильно сужена, но дальше назад снова расширяется. Ее вхождение в дискальную ячейку и диагональное направление уклоняются от нормы, но ее общий характер и, в особенности, совершенно прототипическое состояние ее в 7-й ячейке не оставляют сомнения в ее гомологизации. Краевая система подобна по строению медиальной, но она представлена обеими половинами только в 4-й ячейке, а в остальных ее наружная половина разбита на мелкие точки и более не представляет сплошной линии. Внутренняя половина соответствует полосе E^3 . Направление всей краевой системы также приближается к диагональному; она параллельна медиальной системе, в общем прямолинейна и далеко отодвинута от наружного края крыла, так что, очевидно, ее форма и положение являются результатом сильного базипетального смещения. Базальная система (B) развита слабее предыдущих, но, тем не менее, в 7-й ячейке довольно ясно видны обе ее половинки, т. е. она обнаруживает типично раздвоенное, симметричное строение. Таким образом, если оставить в стороне диагональное направление всех этих компонентов, то на заднем крыле *Dismorphia thermesia* мы имеем три компонента — краевой (E), медиальный (M^1 , M^2) и базальный, и все они в той или иной мере имеют раздвоенную или, иначе говоря, симметричную структуру. Это сочетание довольно далеко выходит за пределы рисунка *Rhopaloscega* и возвращает нас к той трехчленной схеме, которая предложена нами (1953) для рисунка *Tortricidae* и *Hepialidae*. Рисунок переднего крыла *Hepialus* sp. (рис. 23) состоит из тех же трех симметричных систем E, M и B, что и рисунок заднего крыла *Dismorphia thermesia*. Таким образом, в столь высоко специализированной группе, как род *Dismorphia*, мы встречаемся с глубоко примитивным состоянием рисунка, от которого происходят схемы рисунка высших чешуекрылых, в том числе и *Rhopaloscega*.

На переднем крыле *Dismorphia thermesia* Godt рисунок сведен к ничтожным остаткам, которые настолько малы, что их гомологии не ясны.

Dismorphia melite L. (рис. 22) представляет дальнейший шаг в развитии рисунка, напоминающего *Heliconidae* и играющего роль в учении о мимикрии. Крылья этого вида еще сильнее вытянуты, чем у предыдущего, а оформленный рисунок опять-таки имеется только на заднем крыле. На этом последнем имеются две довольно широкие полосы, из которых передняя (M^1M^2) точно параллельна костальному краю, а задняя (E^3) образует с ним лишь небольшой угол. Обе полосы довольно широки, но, в отличие от предыдущего вида, равномерно пигментированы и не обнаруживают какой-либо внутренней структуры. Их положение и направление, однако, не оставляют сомнения в том, что они гомологичны медиальной и краевой системам предыдущего вида, которые подверглись,

во-первых, дальнейшему диагональному смещению и, во-вторых, дополнительной меланизации, которая полностью замаскировала следы их симметричной структуры, столь явные на рис. 21. Особенно характерно то, что самый передний отрезок медиальной системы, лежащий в 7-й ячейке,

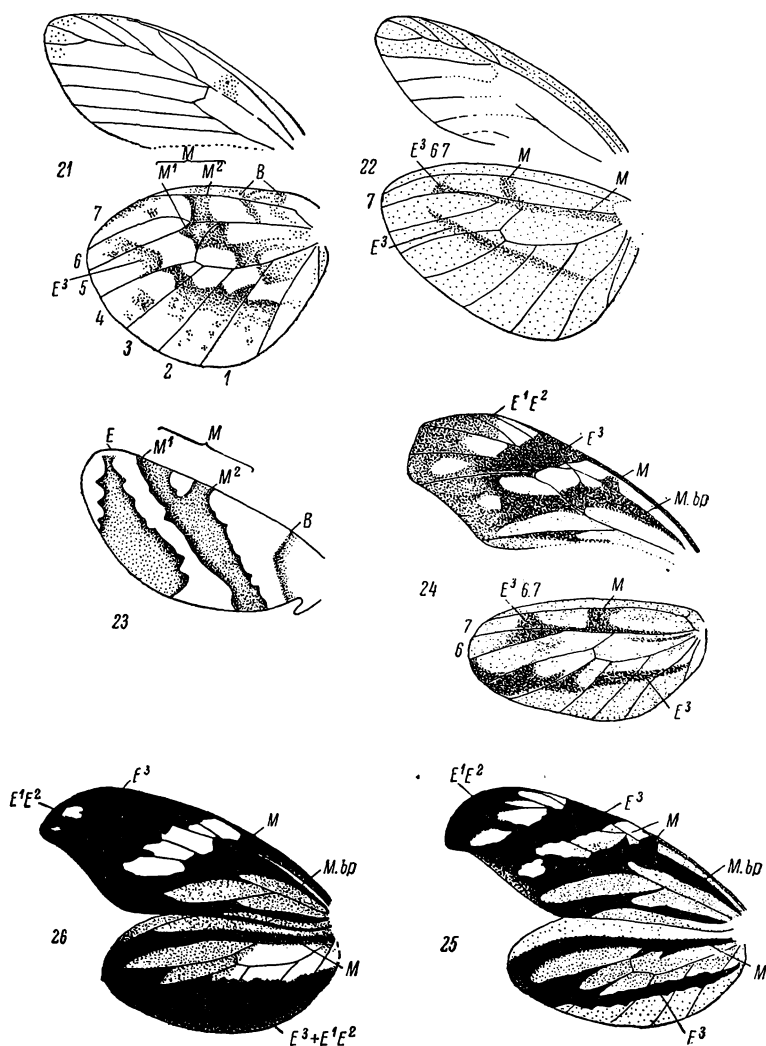


Рис. 21—26. *Dismorphia*.

21 — *D. thermesia* Godt; 22 — *D. melite* L., ♀; 23 — *Hepialus* sp. (по Шванвичу); 24 — *D. arsinoides* Stgr., нижняя сторона; 25 — то же, верхняя сторона; 26 — *D. astyocha* Hb., верхняя сторона.

пересекает последнюю поперек и сохраняет почти то же положение, что и у *Dismorphia thermesia* Godt, образуя, таким образом, угол, близкий к прямому с остальной частью системы. В то же время часть рассматриваемой полосы, которая лежит дистально от переднего отрезка M¹M², видимо, является отделившейся частью краевой системы (E³ 6.7), примкнувшей к системе M¹M². Таким образом, здесь возникает комплексный компонент.

Когда в промежутках между полосами высших *Dismorphia* появляются желтые и оранжевые цвета, то возникают те рисунки, которые сделали этот род одним из наиболее заметных примеров в учении о мимикрии. Так, например, на заднем крыле *Dismorphia arsinoides* Stgr. (рис. 24) наблюдаются сильное расширение и почти продольное направление его двух широких полос, и мы без труда узнаем те же компоненты, что и у предыдущего вида. Отличия состоят лишь в том, что, очевидно, в связи с еще бóльшим вытягиванием крыла, полоса E^3 стала параллельной переднему краю, а M сильно сузилась в своей продольной части; но сохранены даже ее участок в 7-й ячейке и отделившийся участок E^3 6.7. Кроме того, на верхней стороне (рис. 25) нужно отметить расширение полосы E^3 , расплывчатость и интенсивную меланизацию всех компонентов — изменения, характерные для рисунков верхней стороны, но иногда обнаруживающиеся и на нижней. Это процесс, который можно назвать **супермеланизацией компонентов**.

Несмотря на все это, отличий от предыдущего вида, по существу, нет. На переднем крыле происходит аналогичное диагональное смещение полос и их супермеланизация. Верхняя сторона *Dismorphia arsinoides* Stgr. отличается от нижней лишь большей насыщенностью меланистических участков и резко выраженным желтым и оранжевым цветом промежутков, что придает бабочке типичную «геликонидную» внешность. *Dismorphia astyocha* Hb. (рис. 26) имеет еще более «геликонидную» внешность благодаря усилению полосы E^3 , которая почти на всем протяжении сливается с двумя другими краевыми полосами (E^1E^2).

САТАСТИКТА И БЛИЗКИЕ РОДЫ

Catasticta и близкие роды образуют особую группу, которая хотя и входит в состав *Pieridae*, но по характеру рисунка сильно отличается от остального семейства, а в некоторых отношениях обнаруживает сходство с *Papilionidae*.

Мы остановимся на двух их представителях. На переднем крыле *Catasticta masica* (рис. 27), несколько отступая от края крыла, идет сильно зубчатая полоса, которая лишь на жилках соприкасается с самим краем крыла, образуя на них заметные утолщения. На заднем крыле, где эти утолщения очень слабы, контакт с краем тоже почти отсутствует, тогда как у *Archonias chrysolopha* Koll. (рис. 28) эти утолщения растянуты, особенно ясно на заднем крыле, вдоль терминального края. Наиболее естественно считать эти расширения у *Archonias* за венозные отрезки первой краевой полосы E^1 , которые, очевидно, слились с непрерывной, но сильно извилистой второй краевой полосой E^2 . То же самое у *Catasticta*, но только остатки полосы E^1 еще слабее обособлены. Сходное отдаление второй краевой полосы от края крыла в интервенозных участках наблюдается у *Parnassius* (рис. 29) и у других *Papilionidae*. Следующая полоса, соответствующая третьей краевой, в наиболее примитивном состоянии представлена на переднем крыле *Catasticta masica* (рис. 27, E^3), где она узка в двух передних ячейках, постепенно расширяется кзади в остальных и образует интервенозные базипетальные впячивания.

У *Archonias chrysolopha* Koll. (рис. 28) она имеет подобную же форму, но сильно расширена. На заднем крыле *Catasticta* она также узка, как в передних ячейках ее переднего крыла, в чем проявляется правило Удеманса, т. е. сходство окраски у *Rhopaloscega* нижних поверхностей заднего крыла и вершины переднего — поверхности, экспонируемые в позе покоя (Шванвич, 1931). На заднем крыле *Archonias* полоса E^3 расширена так же, как на переднем, но в средних участках расширение особенно сильно. Благодаря этому она вошла в дискальную ячейку и заняла

место медиальной системы, о которой ниже. Видимо в связи с этим смещением срединные участки полосы E^3 подверглись раздвоению, в ней появилось несколько яркожелтых пятен. Весьма сходное расширение полосы E^3 , включение ее в дискальную ячейку и частичное раздвоение имеют место у *Papilio demoleus* L. и некоторых других видов *Papilio*. Возможно, что пятно D^1 заднего крыла *Archonias* «покрыто» расширившейся полосой E^3 , ибо у *Catasticta* его можно видеть на его обычном месте. Возможно также, что небольшая полоска, лежащая у *Catasticta* проксимально от

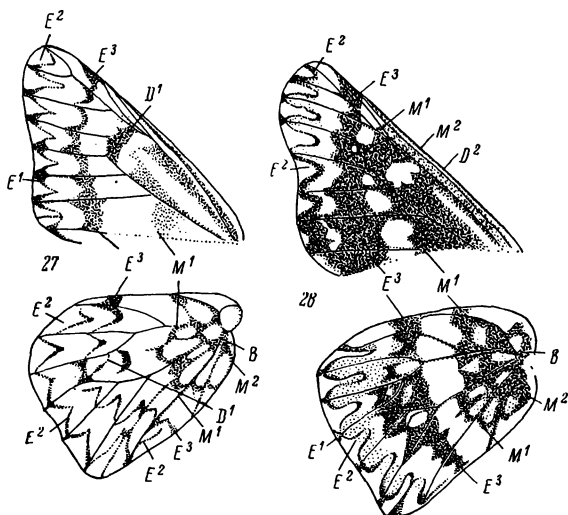
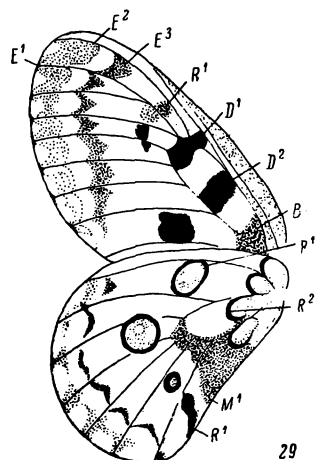


Рис. 27, 28.

27 — *Catasticta masica*; 28 — *Archonias chrysolopha* Koll.

Рис. 29. *Parnassius apollo* L. (по Шванвичу).

D^1 , представляет собой проксимальный край расширенной E^3 , допуская, что средняя зона этого компонента депигментировалась и исчезла.

Медиальная система на переднем крыле *Catasticta* почти исчезла вследствие депигментации, но пятно D^1 сохранилось. У *Archonias* она хорошо развита, но сплошь меланизирована, так что ее середина так же темна, как и края. В ее дискальной части можно указать на обе медиальные полосы, тогда как постдискальная смещена базипетально (пиереллизация), а так как вся постдискальная зона проксимально от полосы M^1 меланизирована, то полоса M^2 более не видна. В дискальной ячейке видно, хотя и не полностью, также и второе дискальное пятно (D^2). Мы вносим пятно D^2 в общую схему рисунка *Pieridae*. На заднем крыле, в связи с описанным расширением E^3 , медиальная система в целом сильно смещена базипетально. У обеих рассматриваемых форм ясно выражена полоса M^1 , но можно различить и M^2 . У *Archonias*, с ее более сильной меланизацией, внутри медиальной системы такие же желтые пятна, как и внутри расширенной полосы E^3 . Подобные смещения системы M^1M^2 свойственны и некоторым другим *Rhopaloscega*, в частности вышеупомянутым видам *Papilio*, имеющим сильно расширенную полосу E^3 .

Таким образом, в группе *Catasticta* сохранено больше компонентов рисунка, чем у основных родов *Pieridae*. Эти формы по общему виду скорее напоминают нимфалойд, чем типичных белянок, чему способствует также несколько угловатая форма их крыльев. С другой стороны, уже было отмечено несколько сходных черт группы *Catasticta* с *Papilionidae*: отступление краевых полос от терминального края крыла, расширение полосы E^3 и базипетальное смещение медиальной системы. Мы уже видели,

что в группе *Dismorphia*, которая принадлежит к типичным *Pieridae*, хотя и сильно видоизменена, полоса E^3 расширена и обнаруживает следы симметрии. Расширение и раздвоение ее у *Archonias* также можно рассматривать как некоторое указание на симметрию в краевой системе, т. е. примитивное состояние опять обнаруживается у высоко специализированных форм.

III. КРИПТИЗМ

Явление криптизма и защитной окраски широко распространено у чешуекрылых, хотя и не является всеобщим. У *Pieridae* оно имеет особый характер. Мы не можем здесь рассматривать его в целом для семейства, а остановимся лишь на некоторых его особенностях. Принцип стереоморфизма, который принадлежит к основам криптических свойств и обеспечивает сходство с сухим листом, корой и тому подобными в общем бурыми объектами, не находит широкого развития у *Pieridae*, хотя замечательная *Eronia dilatata* Btl., к сожалению, за недостатком материала, не анализированная морфологически, является одним из наиболее демонстративных его примеров. Но весьма многочисленны среди *Pieridae* примеры зеленого рефлекса. Это явление (Шванвич, 1945) состоит в следующем. Желтые и зеленовато-желтые поверхности крыла, экспонируемые в позе покоя у бабочки, находящейся в тени зеленой растительности, приобретают визуальную окраску, которая не отличается от окраски зеленых частей растения, и таким образом возникает весьма сильный криптический эффект. У таких форм, как *Gonepteryx*, он дополняется еще листовидной формой заостренных крыльев, а у *Colias* ее дискальные пятна заднего крыла весьма похожи на некоторые пятна ржавчинных грибов. Ярkobелые, яркожелтые и оранжевые поверхности нижней стороны переднего крыла, свойственные многим *Pieridae*, у спокойно сидящей бабочки бывают скрыты, а заднее крыло и вершина переднего, которые при этом только и видны (правило Удеманса; Шванвич, 1931), имеют желтоватую или, в известной мере, почти зеленую окраску (*Anthocharis*); поэтому бабочка становится незаметной в зеленой тени. Если у некоторых *Delias* на нижней поверхности заднего крыла имеются пятна, например, ярко-красного цвета, то их значение, видимо, иное и заслуживает специального исследования.

IV. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В общем рисунок крыла в семействе *Pieridae* несомненно подчинен той же общей схеме, которая является основой для рисунка семейств *Nymphalidae*, *Satyridae*, *Morphidae*, *Amathusiidae*, *Brassolidae*, *Lycaenidae* и *Papilionidae*, т. е. значительного большинства *Rhopalosocera*. В рисунке *Pieridae* имеются все наиболее типичные компоненты прототипа *Rhopalosocera*, а именно; три краевых полосы (E^1 , E^2 , E^3), медиальная система (M^1M^2) и первое дискальное пятно (D^1), а в группе *Catantopidae* также и второе (D^2). При этом названные компоненты не только присутствуют у *Pieridae*, но сохраняют и те их свойства, которые присущи им вообще. Так, медиальная система обнаруживает типичную для нее симметрию строения. То же самое можно сказать и о дискальном пятне. Для системы краевых полос характерно, что при их фрагментации E^3 распадается на интервенозные фрагменты, а E^2 и E^1 — на венозные. Буквально то же самое имеет место, например, у *Argynnis* и других *Nymphalidae*. Все эти сходства в модификациях компонентов *Pieridae* только подтверждают правильность их гомологизации.

Отмеченная выше склонность медиальной системы к дегенерации составляет, очевидно, общее свойство *Pieridae* и сама по себе не представляет чего-либо исключительного, так как редукция медиальных полос, в особенности M^2 , встречается и в других семействах *Rhopalocera*. То же самое можно сказать об отсутствии второго дискального пятна у типичных *Pieridae*, оставляя в стороне группу *Catasticta*. Второе дискальное пятно вообще гораздо менее стойко, чем первое, и оно не было, например, обнаружено в таких больших родах *Satyridae*, как *Satyrus*, *Erebia* и *Coenonympha* (Шванвич, 1929, 1935).

Наиболее заметным отличием рисунка *Pieridae* от общей схемы *Rhopalocera* является отсутствие у них типичных умбр. Но, с другой стороны, например у *Catopsilia argante* F. (рис. 7), вся площадь крыльев покрыта мелкими полосками и пятнами, совершенно такими же, как типичные «струйки» множества *Satyridae* и других семейств, где они возникают путем дезинтеграции умбр и полос. Возможно, что и здесь они имеют такое же происхождение. Но, вообще говоря, отсутствие умбральных компонентов быть может как-то зависит от того развития белых, желтых, оранжевых и даже красных окрасок, которые так типичны для *Pieridae*. А отсутствие умбр, в свою очередь, обуславливает и слабое развитие стереоморфизма криптических окрасок, уже отмеченное выше. Мы видели, что криптизм развивается у *Pieridae* по другому пути — по пути принципа зеленого рефлекса, который в соответствующих экологических условиях не менее эффективен, чем стереоморфизм.

Особняком в морфологии рисунка *Pieridae* в краевой и базальной системах некоторых *Dismorphia* стоит сохранение следов симметрии. Оно возвращает нас к самым истокам рисунка, к трехчленной схеме рисунка таких форм, как *Tortricidae* и *Hepialidae*, у которых крыло пересекается тремя одинаковыми симметричными системами — краевой, медиальной и базальной. Сохранение глубоко примитивных признаков в строении высокоспециализированных форм представляет собою факт весьма замечательный с точки зрения морфологии вообще, и нужно лишь прибавить, что случай *Dismorphia* является далеко не единственным, а скорее мы здесь имеем дело с общей закономерностью.

Наконец, нужно отметить, что у *Pieridae* очень часто встречается пигментация вдоль жилок, не входящая в нашу схематизацию. У родов *Delias* и *Eronia* она развита особенно сильно.

В. ВЫВОДЫ

1. Изучена морфология рисунка крыла *Pieridae* (Lepidoptera).
2. В рисунке *Pieridae* присутствуют главные компоненты, свойственные другим группам и общему прототипу *Rhopalocera*, а именно: три краевых полосы, обе полосы симметричной медиальной системы, оба дискальные пятна и базальный компонент; не обнаружены умбральные компоненты и второе дискальное пятно заднего крыла, что не является особо существенным. У *Dismorphia* обнаружено симметричное состояние в краевой, медиальной и базальной системах, что является возвратом к наиболее примитивной трехчленной схеме рисунка Lepidoptera.
3. Медиальная система *Pieridae* дегенеративна; постепенное развитие дегенерации прослеживается у *Catopsilia*. У последней третья краевая полоса сливается с первой медиальной.
4. Для *Colias* характерно образование концентрического двойного кольца на заднем крыле за счет первого дискального пятна и редуцированной медиальной системы. Возникающий компонент напоминает пятна ржавчинных грибов на листьях. Третья краевая полоса, как и у многих других *Pieridae*, распадается на одначейковые фрагменты.

5. У *Ixias* первая медиальная полоса на переднем крыле принимает косое положение, отодвигаясь базипетально, и пересекает серию фрагментов третьей краевой полосы.

6. У некоторых *Teracolus* третья краевая и первая медиальная полосы заднего крыла смещаются базипетально и имитируют нормально расположенную медиальную систему.

7. У *Pieris* отсутствует большинство компонентов рисунка.

8. Для *Dismorphia* характерно диагональное смещение полос на заднем крыле, что является важнейшим элементом их миметического сходства с *Heliconidae* и *Danaidae*.

9. Группа *Catasticta* стоит особняком, имеет второе дискальное пятно и характеризуется расширением и раздвоением третьей краевой и первой медиальной полос и базипетальным смещением последней, — признаки, свойственные *Papilionidae*.

10. В криптизме *Pieridae* основное значение имеет принцип зеленого рефлекса (Шванвич, 1924, 1949). Развитие стереоморфизма не велико.

ЛИТЕРАТУРА

- Кузнецов Н. Я. 1929. Фауна СССР и сопредельных стран. Насекомые чешуекрылые, 1, 2: 21—26.
- (Шванвич Б. Н.) Schwanwitsch B. N. 1924. On the ground plan of the wing pattern in Nymphalids etc. Proc. Zool. Soc. London: 509—528.
- (Шванвич Б. Н.) Schwanwitsch B. N. 1929, 1931. Evolution of the wing-pattern in palaearctic Satyridae, I, II. Zeit. Morph. Oekol. Tiere, 13: 559—654; 21: 316—408.
- (Шванвич Б. Н.) Schwanwitsch B. N. 1935. Evolution of the wing-pattern in palaearctic Satyridae, III. Acta Zool., 16: 143—281.
- Шванвич Б. Н. 1938. О стереоэффекте покровительственных окрасок у чешуекрылых. Докл. Акад. Наук СССР, 21: 178—181.
- Шванвич Б. Н. 1943. Стереоморфизм у криптической окраски Rhopalocera. Зоолог. журн., 22: 323—339.
- Шванвич Б. Н. 1945. О принципах защитной окраски у насекомых. Уч. зап. Ленингр. Гос. ун-ва, 75, биол., 15: 96—111.
- Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. М.—Л.: 1—900.
- Шванвич Б. Н. 1953. О рисунке чешуекрылых, преимущественно Heterocera. Зоолог. журн., 32: 874—885.
- Шванвич Б. Н. и Г. Н. Соколов (Schwanwitsch B. N. and G. N. Sokolov). 1934. On the wing-pattern of the genus *Lethe*. Acta Zool., 15: 153—181.
- Dixey F. A. 1894. On the phylogeny of the Pierinae. Trans. Ent. Soc. London: 249—334.
- Eimer T. 1897. Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig.

Кафедра энтомологии
Ленинградского Государственного университета

SUMMARY

1. The author has studied the wing-pattern morphology in Pieridae (Lepidoptera) and its mimetic resemblances.

2. The principal wing-pattern components typical for the other Rhopalocerous groups and for the general Rhopalocerous prototype are present in the Pierids too, viz. the three External stripes, two halves of the symmetrical Medial system, the first and second Discal spots, and the Basal component. Neither the Umbral components nor the hindwing second Discalis have been discovered. In *Dismorphia* both Basalis and External systems show symmetry. This may be regarded as a return to the most primitive trinomial prototype of the wing-pattern of Lepidoptera (Schwanwitsch, 1953).

3. Medial system is degenerated in the Pierids and the gradual degeneration of the system may be followed in *Catopsilia*. The third Externa and first Media gradually fuse together in the same genus.

4. A double concentric ring develops from the first Discalis and reduced Medial system on the hindwing of *Colias*. The component resulted in is similar to the spots produced by rust fungi on leaves. The third Externa of *Colias* is mostly dissolved into unicellular phragments like it occurs in other Pierid genera.

5. The fore end of the first Media in *Ixias* forewing is shifted far basipetally and the hind end does so basipetally oblique thus crossing over the series of the third Externa phragments, and entering the forewing discal cell.

6. On the hindwing of some *Teracolus* the third Externa and first Media are dislocated basipetally and become imitating a normally situated Medial system.

7. Most of components disappear from *Pieris* wing-pattern.

8. A diagonal direction of hind wing stripes is typical for *Dismorphia* that being the most important for the mimetic resemblance of the genus to Heliconids and Danajids.

9. The group of *Catasticta* stands somewhat apart. The presence of the second Discal spot, the broadening and duplication of the third Externa and first Media and the basipetal shifting of the last named stripe are typical of the genus. The enumerated characterast remind *Papilionidae*.

10. The principle of green reflex (Schwanwitsch, 1945, 1949) plays a great role in the cryptism of Pierids. No considerable development of stereomorphsm is recorded.
