



## ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ АНОМАЛИЙ НАДКРЫЛИЙ И УТОЧНЕНИЕ НОМЕНКЛАТУРЫ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (COLEOPTERA) СЕМЕЙСТВ CARABIDAE И SILPHIDAE

**Ю.А. Присный**

Белгородский  
государственный  
университет

Россия, 308015,  
г. Белгород, ул. Победы, 85

E-mail: prisniy\_y@bsu.edu.ru

В статье рассматриваются аномалии жилкования надкрылий у представителей разных родов семейств Жужелицы и Мертвоеды, которые выстраиваются в гомологические ряды аномалий. Объясняется их атавистическая природа. На основе анализа аномалий жилкования уточняется номенклатура кубитальных и анальных жилок в карабидном и кантароидном типах жилкования крыльев жесткокрылых насекомых.

Ключевые слова: морфология, аномалия, уродство, жесткокрылые, насекомые, жужелицы, мертвоеды, жилкование, номенклатура, гомологические ряды.

### Введение

Гомологии в проявлении различных морфологических признаков у близкородственных организмов были замечены исследователями уже достаточно давно. Еще Ч. Дарвин в своей работе «Происхождение видов» [1] так формулировал это положение, ссылаясь на факты, сообщаемые его предшественниками, и на установленный энтомологом Уолшем [2] закон уравнительной изменчивости: «Виды, между собой различные, представляют аналогичные изменения, так что разновидность известного вида часто приобретает особенности, свойственные сродному виду, или возвращается к признакам более раннего предка». Впоследствии эта идея разрабатывалась и исследовалась многими учеными. Но наибольшее распространение и известность в науке получил увидевший свет в 1920 году закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова [3]. Он гласит, что виды, близкие генетически, характеризуются параллельными и тождественными рядами признаков. При этом, как правило, чем ближе генетически виды, тем резче и точнее проявляется тождество рядов морфологических признаков. Кроме того, в дальнейшем было доказано, что не только генетически близкие виды, но и роды, а также семейства, проявляют тождество в рядах генетической изменчивости.

Закон гомологических рядов чаще применяется к изменчивости нормальных признаков, но гомологии нередко обнаруживаются и среди морфологических аномалий. В данной статье я подробно остановлюсь на аномалиях жилкования надкрылий семейств Жужелицы и Мертвоеды, продемонстрирую ряды гомологической изменчивости аномалий жилкования надкрылий среди разных видов и родов двух указанных семейств жесткокрылых насекомых.

Случаи аномалий надкрылий жесткокрылых, а именно, случаи исчезновения кила надкрылья у *Chrysocarabus punctato-auratus* (Germ.) и 4-5 бороздок у *Abax ater* Villers, впервые описал французский исследователь Ж. Балажук [4] в своей крупнейшей работе, посвященной классификации аномалий жесткокрылых насекомых. Эти аномалии он отнес к группе «прочих», не найдя им места среди остальных выделенных им групп аномалий. Я же выделил их в отдельную группу, названную соответственно «аномалии жилкования» [5].

### Материал и методы

Основная часть материала, использованного для написания данной статьи, была взята из сборов 2006-2008 гг., проведенных почвенными ловушками Барбера в Губкин-



ском, Чернянском и Старооскольском районах Белгородской области. Кроме того, мною были проанализированы ловушечные сборы жесткокрылых насекомых на территории г. Донецка и Донецкой области, любезно предоставленные для анализа доцентом кафедры зоологии Донецкого национального университета А.В. Мартыновым.

Общее количество проанализированных жесткокрылых насекомых (Coleoptera) семейств Жужелицы (Carabidae) и Мертвоеды (Silphidae) с аномалиями жилкования надкрылий составило около 1000 особей.

### Результаты

Прежде чем перейти к самим гомологическим рядам аномалий жилкования надкрылий, мы вынуждены остановиться на одной немаловажной проблеме, с которой я столкнулся в процессе описания встречаемых мною аномалий.

Известно, что расположение жилок на крыльях – жилкование – играет важную роль в современной классификации жуков. Обычно различают три основных типа жилкования крыльев у жуков: 1) карабидный тип: характеризуется сохранением большинства основных продольных жилок и присутствием ряда поперечных, из которых особенно характерны две между  $M_1$  и  $M_2$ , расположенные в месте перегиба крыла; 2) стафилиноидный тип: отличается отсутствием поперечных жилок и редукцией основания  $M_1$  так, что остальная часть этой жилки оказывается изолированной; 3) кантароидный тип, наиболее распространенный: характеризуется тем, что жилка  $R_2$  нередко направляется обратно в виде так называемой возвратной жилки; концевые части жилок  $M_1$  и  $M_2$  срastaются вместе, образуя петлю; от места их сращения идет к краю крыла одна жилка, рассматриваемая как  $M_2$  [6]. При этом В.И. Волгин [7] выделяет два основных типа жилкования жесткокрылых – карабидный и кантароидный, а стафилиноидный и остальные рассматривает как частные случаи изменения первых двух.

Но, кроме этого, в самой номенклатуре жилок до сих пор имеются расхождения у разных авторов, что и поставило меня в некоторое затруднение.

Еще в конце XIX–начале XX веков по этой теме было проведено большое количество работ. А.А. Рихтер [8] подробно рассмотрел историю изучения жилкования надкрылий жуков, сведя в таблицу представления разных авторов, указав приводимые ими названия отдельных жилок. Но все рассмотренные им работы основаны на изучении древних форм насекомых и выведении общего плана жилкования на основе эволюции.

Б.Н. Шванвич [6] также в своей работе приводит результаты более ранних исследований ученых. Номенклатура жилкования крыла жука у Б.Н. Шванвича приводится по Мейкснеру (Meixner) для Coleoptera, Adepaha (рис. 1).

Таким образом, несмотря на существующую проблему номенклатуры жилок у жуков в последние десятилетия не опубликовано значимых результатов исследований ни по развитию жилок в онтогенезе, ни по связи жилкования крыльев современных жуков с жилкованием у их примитивных форм.

В отношении номенклатуры жилок заслуживают внимания работы А.Г. Пономаренко [9, 10], который оспаривает признанные ранее схемы жилкования крыльев жесткокрылых и приводит авторскую (рис. 2), которая, на наш взгляд, является более удачной, хотя и не бесспорной.

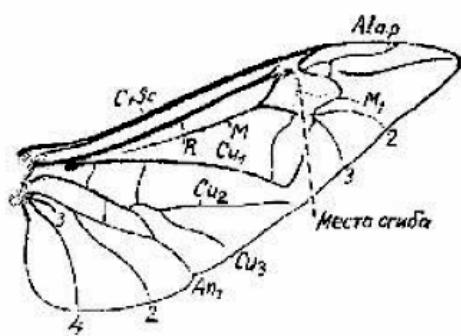


Рис. 1. Схема жилкования заднего крыла жука (Coleoptera, Adepaha) [6]

лит авторскую (рис. 2), которая, на наш взгляд, является более удачной, хотя и не бесспорной.

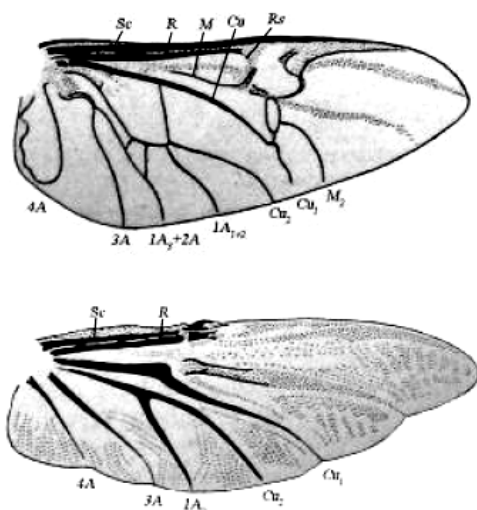


Рис. 2. Жилкование заднего крыла карабидного (А) и кантароидного (Б) типов [10]

Присный, отрицая наличие в редуцированном жилковании современных жуков поперечных жилок, которые не имеют трахей, строит схему жилкования карабидного типа крыла, основанную на ветвлении основных трахейных стволов.

Последняя схема жилкования, на наш взгляд, является наиболее обоснованной. Тем более, что ветвление основных стволов жилок совпадает со встреченными нами аномалиями жилкования у жужелиц.

И, тем не менее, в конечном результате, на основе анализа хода трахей, расположения жилок и встреченных нами аномалий надкрылий мы внесли некоторые изменения в принятую А.Г. Пономаренко [9], В.И. Волгиным [7] и А.В. Присным [11] номенклатуру жилок у жужелиц и мертвоедов (рис. 4).

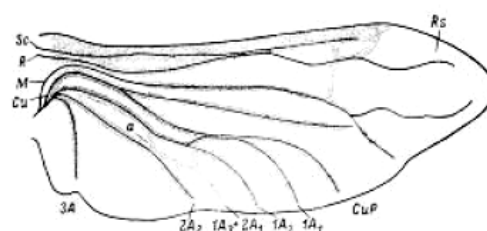


Рис. 3. Схема жилкования заднего крыла Coleoptera [7]

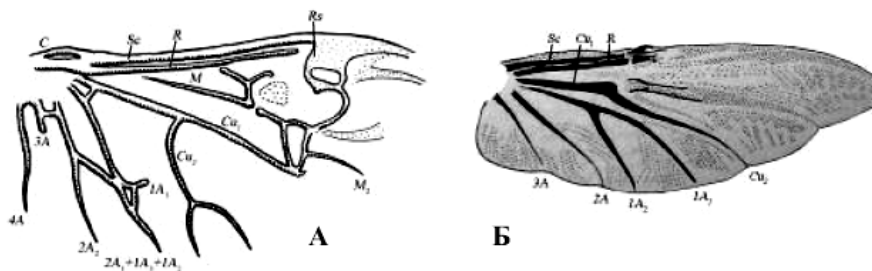


Рис. 4. А – схема жилкования заднего крыла жужелицы *Poecilus cupreus*; Б – схема жилкования заднего крыла мертвоеда *Silpha carinata*

Известно, что типы жилкования крыльев у мертвоедов и жужелиц различны – кантароидный и карабидный. Надкрылья обеих групп имеют план строения, соответствующий типу жилкования их задних крыльев, но большая часть площади надкрылий занята анальными и кубитальными полями, медиальное – редуцируется, а радиальное и костальное поля смещены в район эпиплевры (костализация крыла). По нашим представлениям, в задних крыльях мертвоедов имеется три анальные жилки



(3A, 2A и 1A, дающая ветви 1A<sub>1</sub> и 1A<sub>2</sub>) и одна кубитальная (Cu<sub>1</sub> с ветвью Cu<sub>2</sub>); а у жужелиц – четыре анальные жилки (которые образуют стволы и ветви: 4A, 3A, 2A<sub>2</sub>, 2A<sub>1</sub>+1A<sub>3</sub>+1A<sub>2</sub>, 1A<sub>1</sub>) и две ветви кубитальной жилки (Cu<sub>1</sub> и Cu<sub>2</sub>, или CuA и CuP) (см. рис. 4).

У рассмотренных нами родов жесткокрылых поверхность надкрылий имеет различную скульптуру, связанную своим происхождением с жилкованием. Например, у жужелиц родов *Poecilus*, *Pterostichus*, *Anchomenus*, *Calathus*, *Amara*, *Harpalus*, *Brachynus* и других «жилки» и поля между ними имеют почти одинаковую ширину и разделены точечными бороздками. У части видов рода *Carabus* (*C. cancellatus* Ill., *C. granulatus* L. и др.) жилки представлены цепочками бугорков, разделяемыми щетинконосными порами, а поля – киями. У некоторых видов (*C. haeres* F.-W.) жилки представлены рядами щетинконосных пор.

У мертвоедов рода *Silpha* (*S. carinata* Hbst., *S. obscura* L., *S. tristis* Ill.) производными жилок являются кили. Соответственно, у мертвоедов пришовный киль может соответствовать жилке 3A, первый киль – 2A, второй киль – 1A, третий киль – Cu<sub>1</sub> (рис. 5, Б).

Аномалии жилкования у *Silpha* проявляются в виде вершинного раздвоения первого и второго килей, вершинного слияния первого и второго, второго и третьего килей, а также их удлинения и укорочения. Отметим, что эти аномалии проявляются только в вершинной части надкрылья, соответствующей зоне ветвления главных жилок задних крыльев. Соответственно, это 2A, способная иметь ветви 2A<sub>1</sub> и 2A<sub>2</sub>, 1A, которая, как и 2A, в норме не ветвится в надкрылье, но может иметь три ветви (как показано у Волгина) – 1A<sub>1</sub>, 1A<sub>2</sub> и 1A<sub>3</sub> у вершины, а также Cu<sub>1</sub>, которая может удлиняться за счет появления ветви Cu<sub>2</sub>. Появление перечисленных ветвей жилок, в норме отсутствующих в надкрыльях, приводит к появлению аномалии. При этом отмечаем, что у представителей рода *Nicrophorus* вершинная часть надкрылий «срезана», и подобные аномалии здесь не обнаруживаются.

Отдельную группу аномалий составляет полное или частичное исчезновение первого, второго или третьего килей.

Аномалии жилкования надкрылий жужелиц проявляются в слиянии «жилковых» промежутков и в разрывах точечных бороздок. «Жилковые» промежутки являются

нечетными по счету, начиная с пришовного. Таким образом, пришовному (первому) промежутку будет соответствовать жилка 4A, 3A займет место кнаружи от пришовной бороздки, третьему промежутку будет соответствовать 2A<sub>2</sub>, вызывая появление аномалии между промежутками 1 и 3, пятому – 1A<sub>1</sub>, способная давать ветви 1A<sub>3</sub> и 1A<sub>2</sub>, вызывающие аномалии между промежутками 3 и 5, проявляющиеся в проксимальной и дистальной половинах надкрылья соответственно, седьмой промежуток – жилка Cu<sub>1</sub>, от которой может отходить ветвь Cu<sub>2</sub>, вызывая аномалию между промежутками 5 и 7 (рис. 5, А).

У современных видов жужелиц и мертвоедов жилки надкрылий в норме не ветвятся. Это подтверждает-

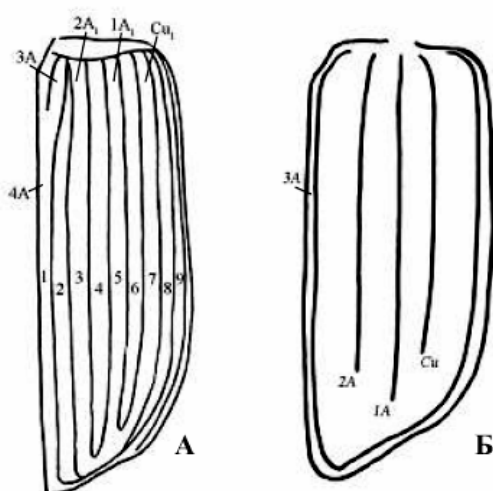


Рис. 5. Схемы жилкования надкрылий жужелицы *Pterostichus melanarius* (А) и мертвоеда *Silpha carinata* (Б)

ся и ходом трахей, которые располагаются в «жилковых» промежутках надкрылий. Часто нарушения жилкования надкрылий сопряжены с ветвлением трахей, как это отмечал О.В. Ковалев [12], и подтверждается нашими собственными наблюдениями. Вслед за А.В. Присным [11] и Л.А. Васильевой [13] мы склонны предполагать, что данные аномалии можно рассматривать как атавистическое проявление предкового жил-



кования крыльев жуков, вызванное разблокировкой соответствующих генов стрессовыми факторами в преимагинальный период развития [14]. В работе Н.А. Колчанова с соавторами [15] также говорится о том, что появление атавистических признаков в крыле двукрылых (появление исчезнувших в процессе эволюции жилок) обусловлено мутациями, изменяющими режим функционирования генной сети жилкования.

Теперь, определившись с номенклатурой жилок и приняв, что аномалии жилкования обусловлены генетическими сбоями в развитии насекомого, мы перейдем к гомологичным аномалиям надкрылий у представителей разных родов семейства Жужелицы (Carabidae).

Как было сказано ранее, имеется четыре основных типа аномалий жилкования в надкрыльях у жужелиц. Эти типы могут встречаться как отдельно у разных особей, так и комплексно у одной особи. Они могут быть симметричны, а могут проявляться односторонне. В табл. 1 приведены проанализированные нами виды жужелиц и обнаруженные у них типы аномалий жилкования надкрылий.

Таблица 1

**Типы аномалий жилкования надкрылий, отмеченные у разных видов жужелиц**

Вид	Типы аномалий жилкования надкрылий			
	2A <sub>2</sub>	1A <sub>3</sub>	1A <sub>2</sub>	Cu <sub>2</sub>
1	2	3	4	5
<i>Amara aenea</i> (Deg.)	+	+	+	
<i>A. communis</i> (Pz.)	+	+	+	
<i>A. consularis</i> (Duft.)		+	+	
<i>A. eurynota</i> (Pz.)		+		
<i>A. ovata</i> (F.)	+		+	+
<i>A. similata</i> (Gyll.)	+	+		
<i>A. taurica</i> (Motsch.)		+	+	
<i>Anchomenus dorsalis</i> (Pont.)	+	+	+	
<i>Anisodactylus signatus</i> (Pz.)				+
<i>Calathus erratus</i> (C.Sahlb.)			+	
<i>C. fuscipes</i> (Gz.)	+		+	+
<i>C. halensis</i> (Schall.)		+	+	
<i>Carabus arvensis</i> Hbst.			+	
<i>C. cancellatus</i> Ill.	+	+	+	+
<i>C. estreicheri</i> F.-W.			+	
<i>C. granulatus</i> L.	+	+	+	
<i>C. haeres</i> F.-W.	+	+	+	
<i>Curtonotus aulicus</i> (Panz.)			+	
<i>Cymindis angularis</i> (Gyll.)			+	
<i>C. humeralis</i> (Fourcr.)			+	
<i>Harpalus affinis</i> (Schrank)			+	
<i>H. calathoides</i> Motsch.				+
<i>H. caspius</i> (Steven)	+			
<i>H. fuliginosus</i> (Duft.)	+			
<i>H. latus</i> (Linne)	+		+	
<i>H. luteicornis</i> (Duft.)			+	
<i>H. quadripunctatus</i> Dej.		+		
<i>H. rubripes</i> (Duft.)	+		+	
<i>H. tardus</i> (Pz.)	+			
<i>H. xanthopus</i> Gemm. et Harold	+			
<i>Laemostenus terricola</i> (Hbst.)			+	
<i>Leistus ferrugineus</i> (L.)			+	
<i>Ophonus cordatus</i> (Duft.)	+			
<i>Platynus assimilis</i> (Pk.)	+	+	+	+
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm.)	+	+	+	+
<i>Pterostichus gracilis</i> (Dej.)			+	



Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
<i>P. melanarius</i> (Ill.)	+	+	+	+
<i>P. niger</i> (Schall.)	+		+	
<i>P. oblongopunctatus</i> (F.)	+	+	+	
<i>P. ovoideus</i> (Sturm.)			+	

Можно видеть, что в пределах таких родов, как *Amara*, *Calathus*, *Carabus*, *Harpalus*, *Pterostichus* нами было отмечено наличие всех четырех типов аномалий жилкования надкрылий. Эти роды в выборках представлены достаточным для анализа количеством видов и особей, в отличие от других, малочисленных (где порой попадались только единичные особи) и где попадался только один вид. Но, исходя из того, что у них отмечен тот или иной тип аномалии, можно предполагать наличие здесь и остальных типов.

Как пример гомологических рядов проявления аномалий жилкования надкрылий у жужелиц, можно взять роды *Carabus* и *Pterostichus*, имеющие различную скульптуру надкрылий, но при этом имеющие гомологичные проявления аномалий жилкования (рис. 6).

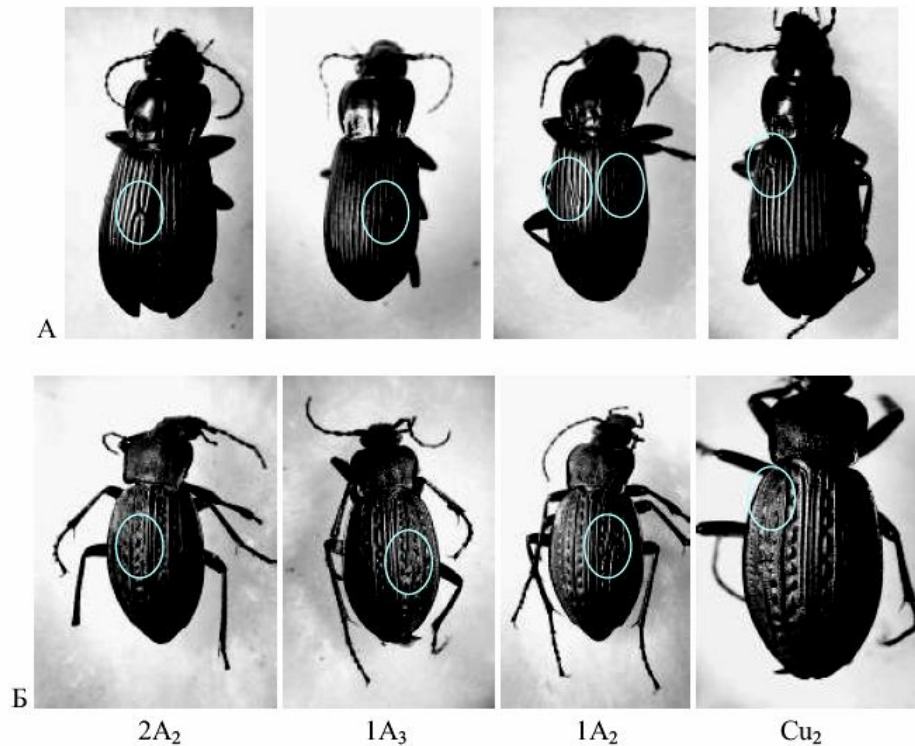


Рис. 6. Гомологические ряды проявления аномалий жилкования надкрылий у жужелиц родов *Carabus* и *Pterostichus* (А – *P. melanarius*, Б – *C. cancellatus*)

Аномалии жилкования надкрылий у мертвоедов рода *Silpha* также сходно проявляются у представителей разных видов: *S. carinata* Hbst., *S. obscura* (L.), *S. tristis* Ill. Различные типы аномалий, указанные выше, были отмечены у всех трех видов. Некоторые типы аномалий жилкования надкрылий у представителей двух видов *Silpha* показаны на рис. 7.

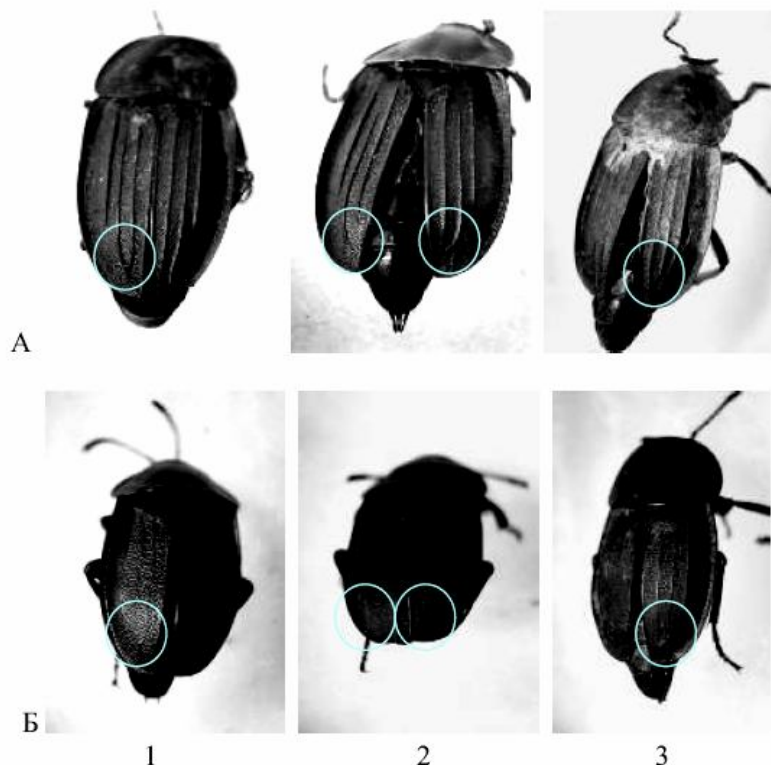


Рис. 7. Гомологические ряды проявления аномалий жилкования надкрылий у мертвоедов рода *Silpha* (А – *S. carinata*, Б – *S. obscura*): 1 – слияние килей, 2 – раздвоение килей, 3 – удлинение наружного кила

### Выводы

Таким образом, гомологические ряды проявления признаков у родственных видов и близких родов можно обнаружить не только в норме, но и в аномалиях развития. Сходства в проявлении аномалий жилкования надкрылий, встречающихся у разных родов семейств Жужелицы и Мертвоеды, а также связь этих аномалий с ветвлением трахейных стволов указывают на атавистическую природу данного явления, следовательно, аномалии жилкования имеют генетическую основу.

Обнаруженные аномалии жилкования надкрылий у жесткокрылых насекомых дали повод пересмотреть существующую на сей день номенклатуру жилок и внести уточнения в названия кубитальных и анальных жилок.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ: грант № 09-04-97513 p\_центр\_a.*

### Список использованной литературы

1. Дарвин Ч. Происхождение видов / пер. и введ. ст. К.А. Тимирязева, вст. ст. и общ. ред. Ф.А. Дворянкина. – М.: Гос. изд-во сельхоз. лит., 1952. – С. 192.
2. Walsh B. D., Law of equable variability / Proc. Entomolog. Soc. of Philadelphia, Oct. 1863. – P. 213.
3. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости : доклад на III Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове, 4 июня 1920. – Саратов, 1920. – 16 с.
4. Balazuc, J. La teratologie des coleopteres et experiences de transplantation chez *Tenebrio molitor* L. / Mem. Mus. nat.hist. nat. de Paris. – 1948 (1947). – Vol. 25. – 294 p.



5. Присный, Ю.А. Классификация аномалий жесткокрылых насекомых (Coleoptera) / Научные ведомости БелГУ. Серия: Естественные науки. – 2009. – №11 (66). Вып. 9-1. – С. 72-81.
6. Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии: введение в изучение строения и функций тела насекомых: учебник для гос. ун-тов. – М.; Л.: Советская наука, 1949. – 898 с.
7. Волгин В.И. Жилкование задних крыльев жуков (Coleoptera) и его значение в классификации отряда / Тр. XIII Междунар. эколог. конгр. Москва 2-9 авг., 1968 г. – Л.: Наука, Ленинградск. отд., 1971. Т. 1. – С. 316-317.
8. Рихтер, А.А. О жилковании надкрылий жуков / Энтномол. обозрение. – 1936. – Т. 26, №№ 1-4. – С. 25-58.
9. Пономаренко, А.Г. Историческое развитие жесткокрылых-архостемат // Тр. Палеонтологического ин-та. – 1969. – Т. 125. – 239 с.
10. Пономаренко, А.Г. О номенклатуре жилкования крыльев жуков (Coleoptera) // Энтномол. обзор. – 1972. – Т. 51, вып. 4. – С. 768-775.
11. Присный А.В. Аномалии структуры и жилкование элитр у жужелиц // Экологические и генетические аспекты флоры и фауны Центральной России: тез. докл. 4-ой открытой регион. конф., Белгород, 9-11 сент. 1996 г. – Белгород, 1996. – С. 36-37.
12. Ковалев О.В. Микроэволюционные процессы в популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae), интродуцированного из Северной Америки в СССР // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией / под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского. – Л.: Наука, 1989. – С. 139-165.
13. Васильева Л.А. Изменение системы жилкования крыла *Drosophila melanogaster* под действием температурного шока и селекции // Журн. общ. биол. – 2005. – Т. 66, № 1. – С. 68-74.
14. Присный Ю.А. Аномалии жилкования надкрылий у жужелиц и мертвоедов // Живые объекты в условиях антропогенного пресса. Материалы X Междунар. науч.-практ. экологической конф. г. Белгород, 15-18 сент. 2008 г. – Белгород: ИПЦ «ПОЛИТЕРРА», 2008а. – С. 170-171.
15. Колчанов Н.А., Суслов В.В, Гунбин К.В. Моделирование биологической эволюции: регуляторные генетические системы и кодирование сложности биологической организации // Вестник ВОГиС. – 2004. – Т. 8, № 2. – С. 86-99.

## **GOMOLOGICAL ROWS OF ANOMALIES OF ELYTRAS AND SPECIFICATION OF THE NOMENCLATURE OF WING NERVURATION AT COLEOPTERA INSECTS (COLEOPTERA) OF CARABIDAE AND SILPHIDAE FAMILIES**

**Yu.A. Prisniy**

*Belgorod State University  
Pobedy St., 85, Belgorod,  
308015, Russia*

*E-mail:  
prisniy\_y@bsu.edu.ru*

The article deals with the anomalies of elytra's venation in representatives of different genres of Tiger-beetles and Sexton-beetles families. These anomalies form homological rows. Their atavistic nature is explained. On the basis of the analysis of anomalies of venation the nomenclature of cubital and anal veins in caraboid and cantaroid types of wing venation in coleopteran insects is specified.

Key words: morphology, anomaly, monstrosity, coleopteran insects, Tiger-beetles, Sexton-beetles, venation, nomenclature, homological rows.