

**НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И ЭВОЛЮЦИИ РИСУНКОВ НА НАДКРЫЛЬЯХ У ЖУКОВ-
ЛИСТОЕДОВ**

А. Г. КРЕСЛАВСКИЙ

Кафедра дарвинизма Биологического факультета Московского
государственного университета

Рисунки на надкрыльях возникают неоднократно и независимо в разных группах листоедов. Неоднородность окраски является побочным эффектом структурной неоднородности надкрыльев. В дальнейшем связь рисунков со структурой надкрыльев ослабевает, вероятно, вследствие приобретения ими собственного функционального значения. Эволюция окраски идет по пути укрупнения элементов, сокращения их числа, стабилизации формы и положения их на надкрыльях. В ходе эволюционного становления рисунков наблюдаются сокращение диапазона изменчивости, ограничение числа направлений в развитии окраски и переход от непрерывной изменчивости к дискретной. Сокращение изменчивости может приводить к мономорфизму. Новые типы рисунков возникают либо на основе запаса изменчивости, либо через разрушение элементов и последующую их перестабилизацию в новом направлении.

Рисунки на надкрыльях жуков давно привлекают внимание исследователей. Почти все эволюционные построения в отношении этой группы признаков связаны с представлением о существовании фундаментального типа окраски, модифицируемого у разных видов в пределах того или иного семейства жуков. Так, по Тауэру (Tower, 1906, 1918), рисунки на надкрыльях листоедов рода *Leptinotarsa* представлены двумя основными элементами: продольными штрихами и поперечными перевязями, в то время как пятна возникают в результате их разрушения.

У *Coccinellidae*, по Джонсону (Johnson, 1910), рисунок первоначально был представлен продольными полосами, которые в разных родах и под родах распадались на отдельные пятна, образовав разнообразные пятнистые рисунки. Ранее такое происхождение предлагалось для пятнистого рисунка *Adalia bipunctata* L. (Schoeder, 1901—1902).

Наиболее полно взаимоотношения различных типов рисунка были исследованы у *Cicindela* (Horn G., 1892; Horn W., 1908; Schelford, 1917). Рисунок примитивного типа у *Cicindela* состоит из небольших светлых пятен, собранных в правильные продольные и поперечные ряды (Schelford, 1917). По происхождению эти пятна названный автор связывает с ячейками между продольными и поперечными жилками. Все другие типы рисунков у *Cicindela* образовались, по Шелфорду, слиянием отдельных светлых элементов, в результате чего сформировались поперечные или косые перевязи, распадающиеся у некоторых видов на отдельные темные пятна.

Высказывалась идея о существовании единого исходного типа рисунка, общего для всех жуков и даже для всех насекомых. К этой идее благожелательно относился Тауэр. В осторожной форме она выдвигается и Шванвичем (1953), который считал, что основу рисунка у насекомых составляют широкие поперечные меланиновые полосы. Во всех этих

построениях допускается произвол в определении примитивного типа окраски и направления считывания сравнительно-морфологических рядов. Трудности, возникающие при попытках расшифровки направлений филогенеза рисунков, обусловлены объективными причинами. Метод тройного параллелизма в данном случае не может быть использован. Палеонтологический материал слишком беден для того, чтобы помочь в анализе филогенеза рисунков. Тауэр и Шелфорд пытались исследовать индивидуальное развитие окраски надкрыльев, но, как кажется, единственный обоснованный вывод, который можно сделать на основании этих материалов, сводится к тому, что анализ развития рисунков на надкрыльях ничего не дает для понимания путей филогенеза. Это и понятно, если учесть, что рисунок на надкрыльях представляет собой имагинальный признак, становление которого осуществляется за короткий промежуток времени, на последних этапах онтогенеза. Если учесть также относительную независимость окраски от большинства других морфологических признаков, становятся ясными трудности выявления закономерностей эволюции рисунков на надкрыльях. В настоящей работе автор пытается на основании изучения рисунков листоедов (главным образом *Cryptocephalinae*, *Chrysomelinae* и *Cassidinae*) наметить подходы к расшифровке филогенеза рисунков и попытаться проследить основные закономерности их становления и эволюции.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ РИСУНКОВ НА НАДКРЫЛЬЯХ У ЛИСТОЕДОВ

При расшифровке направлений филогенеза рисунков на надкрыльях существенную помощь могут оказать дарвиновский принцип дивергенции и принцип прогрессивного усложнения организации. Использование этих принципов позволяет ограничить число мыслимых вариантов. Другая группа ограничений связана с рядом эмпирических закономерностей аберративной изменчивости, наиболее подробно проанализированных Филипповым (1959, 1961). Так как сами эти правила не всегда достаточно очевидны, остановимся на одном из них более подробно.

Филиппов указывает, что если перевязь образовалась из двух пятен, то при истощении рисунка она распадается на два пятна: т. е. более сложные элементы рисунка при ослаблении пигментации распадаются на те же части, из которых они возникли в ходе филогенеза. На первый взгляд, может показаться, что это соображение содержит логический просчет, так как само основано на произвольной трактовке направления филогенеза, однако это не совсем так. Оно оправдывается тем, что в подавляющем большинстве случаев в пределах родов у разных групп видов распадение сложных элементов рисунка при ослаблении пигментации идет строго определенным путем. Принять эти элементы за исходные оказывается невозможным, так как при этом пришлось бы допустить существование очень большого числа параллелизмов, неоправданных никакими морфологическими причинами. Противоположное направление считывания рядов оправдано, так как несколько пятен, положение которых фиксировано, могут слиться лишь вполне определенным образом. В этом случае параллелизмы объясняются ограниченными возможностями комбинирования немногих элементов. Если два пятна собраны в поперечный ряд, они не могут слиться между собой иначе, чем образовав поперечную перевязь. Таким образом, данное правило представляет собой результат рассмотренных выше общезволюционных принципов в конкретной ситуации и в этом смысле вполне обосновано. Хотя из него имеются исключения, они всегда связаны с конкретными особенностями строения надкрыльев у рассматриваемой группы и относительно редки.

Вторая закономерность, подмеченная Филипповым, сводится к тому, что число соединений, образованных двумя элементами, не может быть

большим, чем число пятен, участвовавших в образовании этих элементов. Это положение нарушается лишь там, где наблюдается деструкция окраски или имеются структурные ограничения на пути распространения пигментации. К этим двум правилам можно добавить еще одно, а именно: в группах со стабильными элементами рисунка при отсутствии сильной неоднородности поверхности надкрыльев редукция рисунка сопровождается его расплыванием, но не распаданием на отдельные пятна. В сущности и эта закономерность была подмечена Филипповым, который различал стойкие и нестойкие элементы, указывая, что первые в дальнейшем ведут себя при любых преобразованиях как единое целое. Использование рассмотренных нами принципов существенно облегчает сравнительный анализ признаков окраски, но, лишь определив пути выделения исходных типов рисунка, можно получить сколько-нибудь целостную картину преобразования их в филогенезе.

С этой точки зрения показательны данные по тем группам, где большинство видов не имеют рисунков на надкрыльях, или, напротив, характеризуются очень стабильной окраской. Конечно, при таком подходе всегда можно спутать новообразование со следами старого ныне утраченного разнообразия, но если мы обнаружим много рисунков с какими-то общими чертами, то это может послужить доводом в пользу их недавнего происхождения.

При анализе групп, отвечающих рассмотренным нами требованиям, мы сталкиваемся с рисунками, имеющими ряд общих черт. Рассмотрим несколько примеров. Так, подавляющее большинство видов *Chrysolina* не имеет рисунков на надкрыльях¹. У ряда палеарктических видов этого рода все же имеется более или менее широкая и отчетливая светлая кайма по краю надкрыльев (*Ch. limbata* L., *Ch. marginata* L., *Ch. gypsophilae* Küst., *Ch. cinctipennis* Hrdl., *Ch. cornijex* F., *Ch. analis* L.). Помимо каймы на надкрыльях, у палеарктических *Chrysolina* встречаются многочисленные сравнительно мелкие пятнышки на светлом фоне надкрыльев. Например, у *Ch. variolosa* Ptg. пятнистый рисунок совершенно неупорядочен. Оба этих внешне очень различных типа рисунков непосредственно связаны со структурой надкрыльев. Рисунок, состоящий из мелких пятнышек, встречается у видов, для которых характерно развитие системы выпуклых бугорков, а светлая кайма встречается у видов с относительно однородной поверхностью надкрыльев и обусловлена различиями в структуре их центральных и краевых участков. Оба эти типа рисунков можно представить себе как результат неоднородного ослабления пигментации вследствие анизотропности структуры надкрыльев.

С этой точки зрения интересна изменчивость *Ch. exanthematica* Wied. У этого вида так же, как у *Ch. variolosa*, имеются выпуклые бугорки на надкрыльях. Однако здесь они собраны в правильные продольные ряды. На большей части ареала особи этого вида окрашены однородно, но в Забайкалье, в некоторых районах Якутии и в Монголии большинство жуков имеет рисунок на надкрыльях. У части особей он представлен светлой краевой каймой, ширина которой сильно варьирует. В тех случаях, когда светлые участки включают отдельные бугорки, последние остаются темными, образуя пятна на светлом фоне. У некоторых экземпляров светлая кайма распространяется на всю поверхность надкрыльев, и их рисунок напоминает окраску *Ch. variolosa*, с той разницей, что здесь темные пятна собраны в правильные продольные ряды. Таким образом, неоднородность структуры надкрыльев при расширении зоны светлой окраски приводит у этого вида к появлению темных пятен на светлом фоне.

Помимо двух рассмотренных типов рисунков, у *Chrysolina* встречаются рисунки, непосредственно не связанные со структурой надкрыльев,

¹ Исключением является группа южноафриканских видов с разнообразными рисунками на надкрыльях.

но в таких случаях их легко удается вывести из этих исходных типов. Так, рисунок *Ch. nigrovittata* Solsky представляет собой результат распространения светлой каймы на большую часть поверхности надкрыльев, в результате чего темная зона сократилась до узкой продольной темной полосы.

Иногда удается проследить возникновение рисунка более подробно. Так, для большинства видов рода *Galeruca* также не характерны рисунки. У многих видов этого рода на надкрыльях имеются продольные ребрышки. У форм с однородной окраской надкрыльев она или стабильна или варьирует от черной и темно-бурой до светлой желто-бурой. Если ребрышки на надкрыльях не развиты или выражены слабо, то у более светлых экземпляров пигментация либо равномерно ослаблена, как у *G. rotomae* Scop., либо имеется разница в интенсивности окраски в центре диска и вблизи краев надкрыльев.

Так, у *G. circassica* Reitt. окраска варьирует от черной до бурой. У наиболее темных особей надкрылья целиком черные. У большинства экземпляров черная окраска центральной части надкрыльев плавно переходит в бурую окраску боковых краев, а у отдельных особей расплывчатая светлая кайма распространяется на всю поверхность надкрыльев. У тех видов, у которых развита система продольных ребрышек на надкрыльях, помимо различий в окраске центральной и краевой зоны, у светлоокрашенных экземпляров возникают тонкие продольные полосы, связанные с ребрышками (например, у *G. interrupta* Ill.). Наконец, у *G. nigrolineata* Mannh. и *G. barovskyi* Jacobs, у которых ребрышки развиты особенно сильно, связанные с ними тонкие продольные полосы образуют стабильный тип окраски. Таким образом, и в этой группе рисунки жестко связаны со структурой надкрыльев и обязаны своим возникновением неоднородному ослаблению пигментации.

Следует оговорить, что под рисунком здесь мы понимаем любую неоднородность окраски. От первичной неоднородности до возникновения настоящих рисунков лежит долгий путь эволюционного преобразования. Аналогичные ситуации наблюдаются и в других группах листоедов. В качестве еще одного примера можно разобрать разнообразные окраски у видов трибы *Eugenysini*. Как и у многих других *Cassidinae*, у *Eugenysini* наблюдается расплывчатое боковых краев надкрыльев, сопровождающееся истончением центральной части боковых лопастей. У некоторых *Cassidinae*, например у *Acromis spinifex* L., на этом месте возникает перфорация.

Другой особенностью *Eugenysini* является наличие значительного числа грубых морщин, занимающих всю поверхность надкрыльев и образующих неправильную сеть. У *Eugenysa cliringshoteni* Viana надкрылья имеют более или менее однородную темную окраску. У большинства экземпляров *E. colossa* Boh. рисунок отсутствует, но у части особей имеется небольшое расплывчатое светлое пятнышко в центральной части боковых лопастей надкрыльев. У *E. divalis* Boh. светлое пятно распространяется на всю поверхность боковых лопастей. У *E. coscaroni* Viana *E. columbiana* Boh. светлые пятна уже могут заходить на центральную часть диска. У *E. euprifalgens* Sph. зачерненным остается лишь основание надкрыльев. Наконец, у *E. bacochus* Boh. фон надкрыльев светлый по всей поверхности. Наблюдающееся в этом ряду ослабление пигментации идет неравномерно. Светлые участки содержат многочисленные неправильные темные пятнышки, обусловленные морщинистой структурой надкрыльев. Таким образом, связь рисунка со структурой наглядно проявляется и в этом случае. Аналогична картина у видов рода *Agenysa* и у ряда других родов в иных трибах. Таким образом, у всех групп листоедов с небольшим разнообразием рисунков на надкрыльях подавляющее большинство их жестко связано со структурой.

И в тех случаях, когда большинство видов рода характеризуется стабильной окраской, оригинальные рисунки также связаны со структурой. Так, у подавляющего большинства видов рода *Lachnaia* рисунок представлен тремя пятнами: одним в основании надкрыльев и двумя, образующими поперечный ряд за серединой. Изменчивость сводится к частичной или полной редукции пятен. Исключением является рисунок у *L. variabilis* L. У этого вида поверхность надкрыльев испещрена многочисленными мелкими темными пятнышками, обусловленными видоизмененной

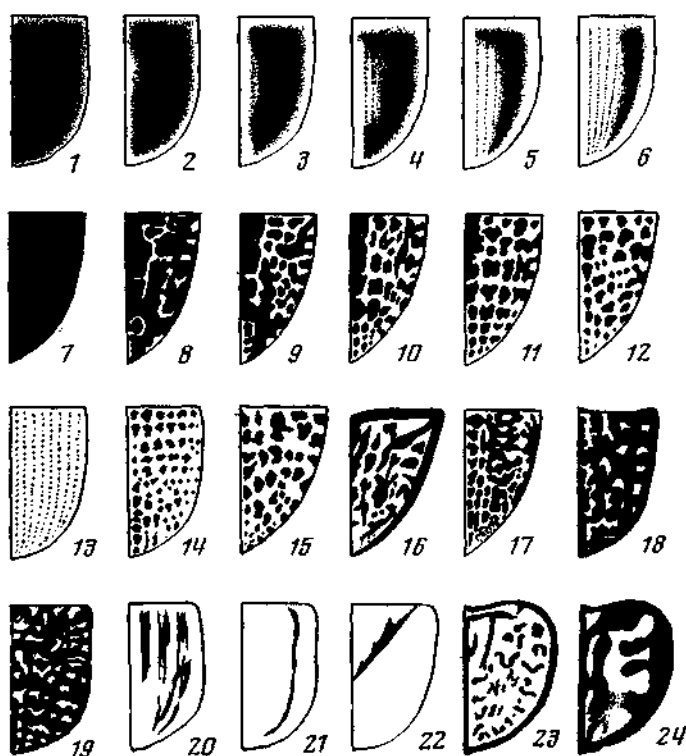


Рис. 1. Некоторые примитивные типы рисунков на надкрыльях у листоедов

1-6 — *Paropsisterna liturata* Mrsh., 7-12 — *Stolas lacordairei* Boh., 13 — *S. cribrum* Klug., 14 — *Celymorpha nigricollis* Boh., 15 — *Stolas tigrinci* Boh., 16 — *Dorynota truncata* F., 17 — *Stolas caudata* Boh., 18 — *Eugenisa venosa* F., 19 — *Asteriza flavicornis* Ol., 20 — *Cyclosoma sirigata* Panz., 21 — *Stolas bilineata* Boh., 22 — *S. dimidiata* Boh., 23 — *Discomorpha conspersipennis* Boh., 24 — *D. variegata* L.

пунктировкой. В роде *Lilioceris* сходная картина характерна для *L. stercorearia* L.

Рассмотренные факты свидетельствуют о том, что рисунки на надкрыльях у листоедов возникают в результате неоднородного ослабления пигментации и первоначально жестко связаны со структурой. У некоторых видов процесс их возникновения прослеживается достаточно наглядно. В качестве примеров разберем изменчивость *Paropsisterna liturata* Mrsh. и *Stolas lacordairei* Boh. У первого вида поверхность надкрыльев гладкая, однородная, с тонкими точечными рядами. У наиболее темных экземпляров лишь края надкрыльев несколько светлее остальной поверхности. Ослабление пигментации приводит к формированию отчетливой светлой каймы вдоль внешнего края и шва надкрыльев. У наиболее светлых экземпляров темный участок сужается до узкой продольной полосы и тонких штрихов, соответствующих по положению точечным рядам (рис. 1, 1-6). У второго вида надкрылья покрыты сетью грубых морщин,

а ослабление пигментации приводит к возникновению рисунка, состоящего из многочисленных неправильной формы мелких пятен (рис. 1, 7—12).

Рисунки, жестко связанные со структурой надкрыльев, широко распространены во всех крупных группах листоедов и почти всегда связаны с другими типами рисунков рядами переходных форм. Рассмотренные факты заставляют отказаться от представлений об общности происхождения рисунков на надкрыльях листоедов. Рисунки возникали, судя по всему, независимо и неоднократно в разных группах, и сходство их нередко определяется не единством происхождения, а общностью структурной основы. В тех группах листоедов, где поверхность надкрыльев сильно и разнообразно структурирована, разнообразие исходных типов рисунка очень велико. Особенно выделяются в этом отношении *Cassidinae* (рис. 1, 13—24).

В процессе формирования надкрыльев жуков жилки архидиктия разрастались и смыкались между собой, в результате чего на месте ячеек возникли полые столбики — колюмеллы (Рихтер, 1935; Пономаренко, 1969). Внешним отражением такого строения являются точки — углубления на надкрыльях, собранные в продольные ряды или неупорядоченные. Часто, помимо этого, развиваются и дополнительные углубления, не связанные с колюмеллами. Точечная структура надкрыльев является исходной и наиболее обычной. Рисунки, возникшие на ее основе, представляют собой многочисленные мелкие темные пятнышки либо неупорядоченные, либо расположенные более или менее регулярно. Именно этот тип рисунка — самый распространенный у листоедов.

ПУТИ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ РИСУНКОВ НА НАДКРЫЛЬЯХ

У листоедов можно выявить два основных пути преобразования исходных типов рисунка надкрылий. Первый связан с перестройкой их структуры. Так, различия рисунков у *Discomorpha variegata* L., *D. minuata* Boh. и *D. nigroplagiata* Boh. почти полностью определяются различиями в структуре надкрыльев. Разнообразие рисунков определяется в основном структурой надкрыльев и в таких родах *Cassidinae*, как *Cyclosoma*, *Dorinota*, *Omaspides*. Этот путь преобразования рисунков характерен, однако, лишь для групп с большим разнообразием структуры надкрыльев. В подавляющем же большинстве случаев строение надкрыльев весьма стабильно в пределах родов, а иногда и более крупных таксонов. Тогда эволюционное преобразование окраски осуществляется через обособление рисунков от структуры надкрыльев. Это прослеживается во многих группах листоедов. Примером могут служить рисунки из многочисленных мелких пятнышек у видов *Chelymormpha*.

Так, например, у *Ch. personata* Boh., *Ch. tribraria* F. и *Ch. variabilis* Boh. расположение, форма и размеры пятнышек почти целиком определяются пунктировкой надкрыльев. В то же время у *Ch. varians* Blanch., *Ch. constellata* Klug. и *Ch. inflata* Boh. связь между структурой и пигментацией в значительной степени утрачена. Причем, если у *Ch. varians* это идет через разрастание пятен и слияние их между собой в тех или иных комбинациях, то у двух других видов редукции подвергается структурная основа рисунка. В результате пятна утрачивают четкие границы, местами беспорядочно сливаются, образуя плотные конгломераты, или редуцируются.

Автономизация рисунка осуществляется, таким образом, в результате редукции его структурной основы или распространения пигментации за пределы структурных элементов. И в том и в другом случае возникают нестабильные рисунки, для которых характерно непостоянство числа элементов, их формы и расположения, тенденции к редукции или слиянию пятен. Дальнейшее развитие рисунков связано с олигомеризацией числа элементов и стабилизацией формы и положения сохранив-

шихся деталей рисунка. В результате на основе неправильных рисунков, состоящих из многочисленных мелких пятнышек, возникают правильные, образованные немногими крупными элементами. Рассмотрим несколько примеров.

Для многих видов *Cassidinae* характерен рисунок, образованный тем или иным числом небольших правильной формы светлых пятен на темном фоне надкрыльев. В большинстве случаев такие рисунки более или менее стабильны (рис. 2, 19—24). Иногда число пятен и их форма варь-

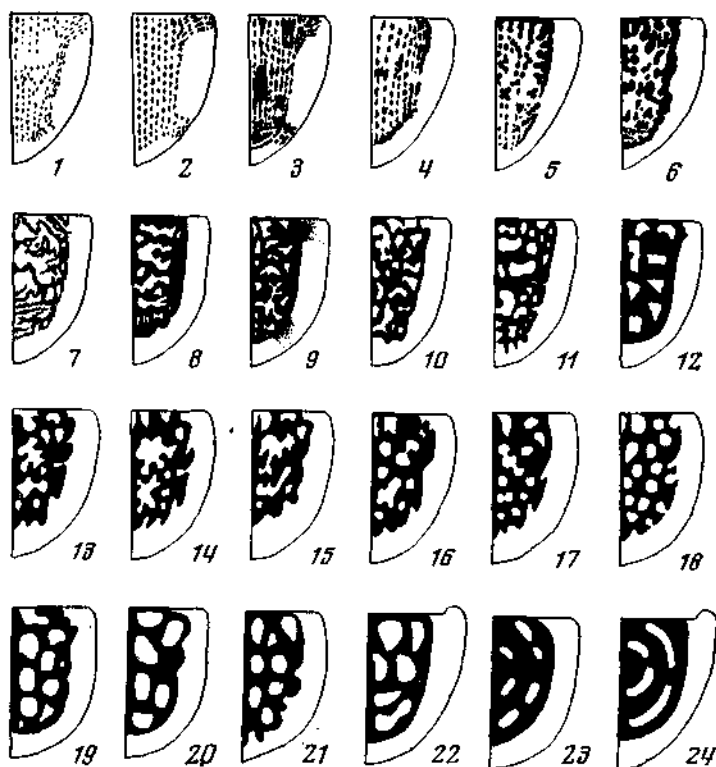


Рис. 2. Рисунки на надкрыльях у некоторых видов листоедов подсемейства *Cassidinae*
 1 — *Microctenochira aciculata* Boh., 2—3 — *M. fraterna* Boh., 4 — *M. coronata* Boh., 5—6 — *M. hieroglyphica* Boh., 7—8 — *M. cumulata* Boh., 9 — *M. conscripta* Boh., 10 — *M. hebraea* F., 11 — *M. reticulata* De Geer, 12 — *M. flavonotata* Boh., 13—18 — *Chiridopsis punctata* Weber, 19 — *Metriona zellerti* Boh., 20 — *Saulaspis graphica* Germ., 21 — *Charidois auroguttata* Boh., 22 — *Plagiometriona sahibergeti* Boh., 23 — *Metriona stillata* Boh., 24 — *Plagiometriona dorsosignata* Boh.

ируют, и рисунок в целом носит менее правильный характер (рис. 2, 13—18). При сравнении рисунков на надкрыльях у *Cassidinae* удается проследить возникновение подобной окраски на основе многочисленных мелких пятнышек, первоначально связанных с пунктировкой. Такая картина характерна для ряда видов рода *Microctenochira*.

У *M. fraterna* Boh. центральная часть диска надкрыльев покрыта многочисленными темными пятнышками, более или менее строго приуроченными к пунктировке (рис. 2, 1). У *M. fraterna* Boh. пятна менее жестко связаны с пунктировкой и нередко сливаются между собой в тех или иных сочетаниях (рис. 2, 2—3). Сходный тип рисунка характерен для *M. coronata* Boh. (рис. 2, 4). Дальнейшее развитие тенденции к слиянию пятен наблюдается у *M. hieroglyphica* Boh. (рис. 2, 5—6). У этого вида распространение пигментации в различных направлениях приводит к формированию сетчатого рисунка в центральной части диска.

У других же особей большая часть пятен остается свободной. У большинства особей *M. cumulata* Boh. рисунок представлен многочисленными мелкими светлыми пятнами на темном фоне. Причем темная сеть уже до конца не распадается на отдельные пятнышки. Таким образом, у этого вида слияние элементов зашло весьма далеко, хотя светлые пятна на диске еще очень нестабильны, а рисунок, как правило, асимметричен. Расположение светлых пятен, их форма и величина варьируют и у таких видов, как *M. conscripta* Boh. и *M. hebraea* F. (рис. 2, 9—10).

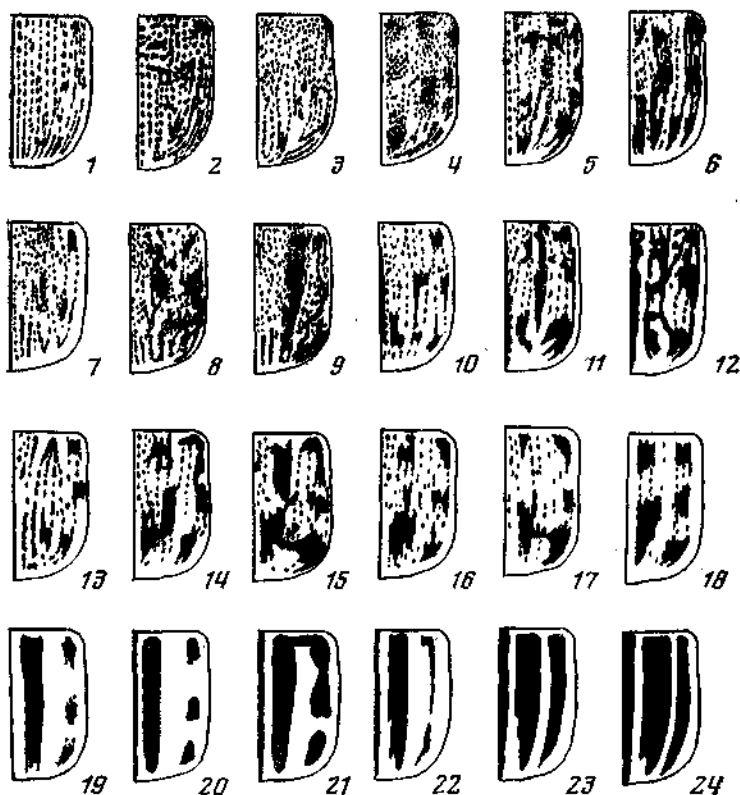


Рис. 3. Рисунки на надкрыльях у некоторых видов рода *Pachybrachis*

1 — *P. judaicus* Suffr., 2 — *P. cephalicus* Fald, 3—4 — *P. hepaticus* Melsh., 5 — *P. maculicollis* Jac., 6 — *P. conformis* Suffr., 7—9 — *P. nanus* Lop., 10—12 — *P. distinctopygus* Jac., 13—15 — *P. laevigatus* Brt., 16—17 — *P. sexsignatus* Wse., 18 — *P. scriptidorsum* Mars., 19 — *P. viduatus* F., 20—21 — *P. vittatus* Say., 22—23 — *P. autolytus* Fald., 24 — *P. othous* Say.

У *M. reticulata* De Geer рисунок на надкрыльях уже более стабилен. Расположение пятен на разных надкрыльях у одних и тех же экземпляров почти симметрично, хотя форма элементов непостоянна, и они часто сливаются между собой (рис. 2, 11). Наконец, у *M. flavonotata* F. (рис. 2, 12) рисунок на надкрыльях вполне правильный. Таким образом, в этом ряду преобразование рисунка шло по пути слияния отдельных мелких темных пятнышек между собой и последующей стабилизации и интеграции элементов.

Аналогично шло возникновение правильных рисунков в других группах листоедов. Так, для некоторых видов рода *Pachybrachis* характерен правильный или почти правильный рисунок из нескольких продольных темных полос на светлом фоне (рис. 3, 22—24). Виды этого рода можно расположить в ряд от исходного рисунка из мелких темных пятнышек, связанных с пунктировкой, до правильного полосатого рисунка (рис. 3). Конечно, даже в пределах одного рода рисунки на надкрыльях обычно развиваются несколькими различными путями. В перечислен-

ных примерах мы ограничились рассмотрением пути возникновения одного правильного рисунка из многих характерных для представителей этих родов.

В некоторых случаях у одного вида наблюдается развитие рисунка в нескольких направлениях. В этом смысле очень интересна изменчивость *Gonioctena variabilis* L. (рис. 4). Сравнивая окраску этого вида с рисунками других видов *Gonioctena* и *Machomena lineata* Gene, легко заметить, что в изменчивости *G. variabilis* отчетлива тенденция к формированию нескольких принципиально различающихся типов рисунка. Раз-

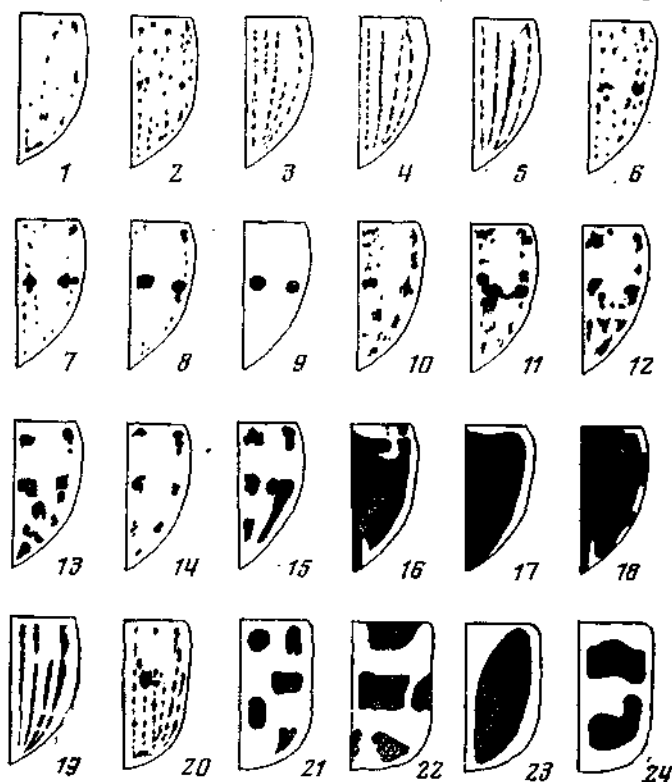


Рис. 4. Рисунки на надкрыльях у некоторых видов рода *Gonioctena*

1—18 — *G. variabilis* L., 19 — *Machomena lineata* Gene, 20 — *G. gobanzi* Rtt., 21 — *G. rufipes* L., 22 — *G. tredecimmaculata* Jac., 23 — *G. rubripennis* Baly, 24 — *G. flexuosus* Baly

нообразие рисунков у этого вида демонстрирует пути формирования всех остальных типов окраски у видов *Gonioctena*.

Из рассмотренных примеров видно, что развитие рисунков на надкрыльях у листоедов идет главным образом по пути олигомеризации числа элементов, укрупнения и стабилизации формы. Завершением этого процесса является переход к мономорфизму окраски, подробно проанализированный нами в другой работе (Креславский, 1975). Из этого не следует, что на этом эволюция рисунков заканчивается, но прежде, чем мы перейдем к рассмотрению путей преобразования рисунка в группах со стабильной окраской, необходимо остановиться на особенностях изменчивости на разных этапах развития рисунков на надкрыльях.

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ РИСУНКОВ

Если рисунки жестко связаны со структурой надкрыльев, то они довольно стабильны и их изменчивость сводится к большему или меньшему развитию пигментации. Лишь в некоторых группах элементы рисунка менее постоянны (например, у ряда южноамериканских *Cassidinae*).

Утрата непосредственной связи рисунка со структурой сопровождается значительным увеличением изменчивости вследствие исчезновения ограничений для распространения пигментации. Она приводит к непостоянству числа и расположения элементов рисунка, слиянию пятен и конгломерации их в различных сочетаниях. В целом для изменчивости таких форм характерны три основные черты: 1) отсутствие каких-либо преобладающих направлений в слиянии пятен в пределах, определяемых конкретными особенностями структуры надкрыльев; 2) непрерывность изменчивости, наличие переходных форм между любыми двумя типами окраски; 3) очень широкий диапазон изменчивости. Примером такого

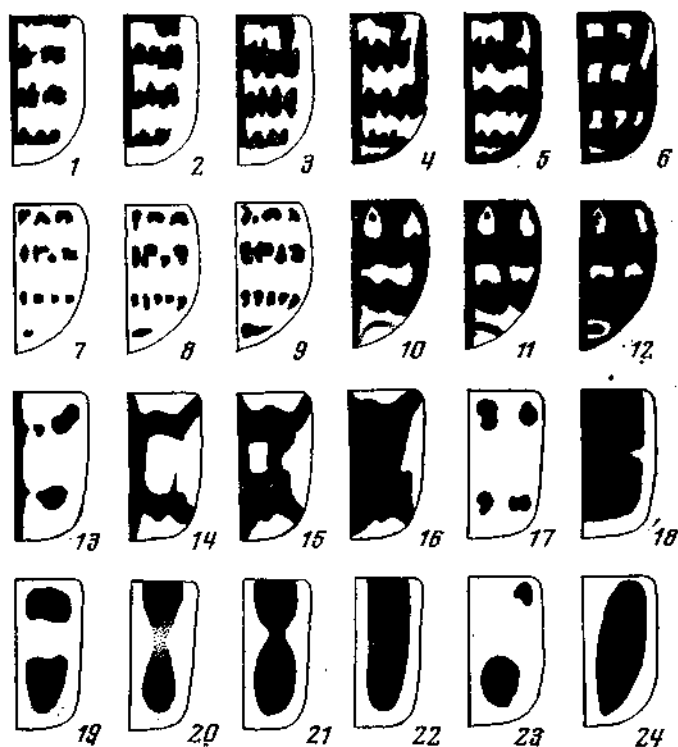


Рис. 5. Дискретная и непрерывная фенотипическая изменчивость рисунков на надкрыльях у листоедов

1-6 — *Leptinotarsa lacerata* Stal., 7-12 — *Paropsides duodecempunctata* Gebl., 13-16 — *Cryptocephalus octocosmus* Bdl., 17-18 — *C. laticus* Guer., 19-22 — *C. polymorphus* Solsky, 23-24 — *C. bipunctatus* L.

рода рисунков может служить рисунок *Cassida nebulosa* L. Как отмечалось выше, такие рисунки в большинстве случаев лежат в основе всего разнообразия типов окраски у различных групп листоедов, а их преобразование идет по пути олигомеризации и стабилизации элементов рисунка.

В ходе стабилизации рисунков на надкрыльях их изменчивость уменьшается. Уменьшение изменчивости происходит не только за счет уменьшения числа элементов, но и в результате сокращения числа направлений в изменении рисунка. Сокращение числа направлений изменчивости прослеживается во всех группах листоедов. Изменчивость, а затем и дальнейшее преобразование окраски приобретают в некоторых случаях черты ортогенеза. Так, у *Cryptocephalus decemmaculatus* L. пятна на надкрыльях могут сливаться между собой практически в любых сочетаниях и в любой последовательности, у других видов этого рода

число комбинаций более ограничено, а у третьих (например, у *C. tarsalis* Wse.) направление и последовательность слияния элементов рисунка строго определены. Эта особенность изменчивости у видов с правильными рисунками на надкрыльях неоднократно отмечалась ранее (Johnson, 1910; Zagarkin, 1938, и мн. др.), и мы не будем подробно останавливаться на этой стороне преобразования изменчивости в ходе эволюции рисунков.

Интерес представляет другой аспект преобразования изменчивости по мере стабилизации рисунков на надкрыльях: переход от непрерывной фенотипической изменчивости к дискретной. Как отмечалось выше, примитивные рисунки характеризуются наличием непрерывного спектра переходных форм между крайними типами окраски. Таким образом, исходно изменчивость рисунков на надкрыльях является непрерывной. У видов с более стабильными рисунками на надкрыльях их изменчивость может быть как непрерывной, так и дискретной. Чем большим постоянством отличаются форма и число элементов, тем чаще непрерывная изменчивость сменяется дискретной. Так, нарушение связи мелкопятнистых рисунков со структурой надкрыльев сопровождается обычно увеличением изменчивости в результате слияния пятен между собой. Для таких видов характерно наличие двух крайних типов рисунка, связанных между собой рядом переходов: отдельных мелких темных пятнышек и неправильной темной сетки, ограничивающей замкнутые светлые промежутки. Характер изменчивости таких рисунков мы разбирали при анализе развития окраски у *Microstenochira*. Сходная изменчивость наблюдается и у многих *Chrysomelinae* с примитивной окраской (например, у ряда видов рода *Trachymela*). Спектр окрасок у таких форм всегда непрерывен.

По мере стабилизации числа элементов и их формы изменчивость, непрерывная у одних видов, у других сменяется дискретными рисунками. Для примера можно сравнить изменчивость *Leptinotarsa lacerata* Stal. и *Paropsides duodecempustulata* Gebl. И у того и у другого вида имеется ряд от отдельных темных пятен к нескольким светлым пятнам на темном фоне, но если у первого этот переход плавный, то у второго имеются два дискретных типа окраски, изменчивость которых не прерывается (рис. 5, 1—12). Сходная картина наблюдается и в других случаях. На рис. 5 приведены две пары видов из рода *Cryptocephalus* с непрерывной и дискретной изменчивостью. Таким образом, в ходе преобразования рисунков на надкрыльях происходят упорядочивание изменчивости и переход от непрерывности к дискретности.

ПУТИ ПЕРЕСТРОЙКИ СТАБИЛЬНЫХ РИСУНКОВ НА НАДКРЫЛЬЯХ

Стабилизация формы и числа элементов, наблюдаемая в ходе преобразования исходных типов рисунков, приводит ко все большему и большему сокращению изменчивости, а, следовательно, и возможностей для дальнейшего преобразования окраски. Иногда рисунок на надкрыльях стабилен на уровне групп видов и целых родов. Примером могут служить палеарктические представители родов *Clytra* и *Antipa* (Медведев, 1961, 1962), у которых разнообразие окраски сводится лишь к различной степени слияния четырех темных пятен. Сходная картина характерна и для ряда групп видов *Sticserinae* (в особенности в роде *Lema*). Однако и в таких случаях могут возникать иные типы рисунков в результате перестройки прежнего. Как может осуществляться такая перестройка, легко понять, если рассмотреть изменчивость видов, у которых (вероятно, вследствие утраты рисунком функционального значения) наблюдается редукция пигментации. Для таких видов характерно увеличение изменчивости за счет деструкции стабильных элементов.

Пятна утрачивают правильную форму, расплываются и бледнеют.

У жуков с грубой структурой надкрыльев они могут вторично распалтаться на более мелкие элементы. Такие рисунки можно отличать от примитивных только тем, что связанные со структурой детали занимают лишь часть поверхности надкрыльев, а границы пигментированных участков расплывчаты. Деструкция элементов, приводя к увеличению разнообразия, обуславливает возможности перестаблизации рисунка в ином направлении. Можно указать на изменчивость окраски у *Gonioctena quinquepunctata* F. и *G. pallida* L. Обычный для большинства представителей рода пятнистый рисунок у этих видов подвергся разрушению. Число элементов, их расположение и характер слияний сильно варьируют, образуя иногда комбинации, не свойственные другим видам *Gonioctena*. Сходная картина наблюдается у ряда видов *Cryptocephalus*, таких как *C. pusillus* F., *C. laevifrons* Wse., *C. alboscuteUellatus* Suffr. и т. д.

В основе неправильных и очень изменчивых окрасок этих видов лежит подвергшийся разрушению рисунок из четырех темных пятен, характерный для многих палеарктических представителей рода. У *C. astrachanicus* Suffr. наблюдаются разрушение рисунка и тенденция к перестаблизации его в ином направлении. У отдельных экземпляров этого вида четыре пятна еще присутствуют, хотя их очертания и расплывчаты. У большинства же особей рисунок представлен расплывчатыми и асимметричными ломаными перевязями, возникшими в результате распространения пигментации вдоль бороздок надкрыльев. У некоторых экземпляров перевязи почти симметричны и более четко очерчены, что позволяет предполагать здесь тенденцию к перестаблизации окраски в ином направлении.

Более подробно перестройку рисунка через его разрушение можно проследить, сравнивая окраску ряда других палеарктических видов рода *Cryptocephalus*. У *C. bodungeni* Jacobs (рис. 6, 1) пятна на надкрыльях, как правило, не расплываются и не утрачивают четкости. У *C. semiar-genteus* Rtt. (рис. 6, 2—4) пятна сохраняют отчетливость лишь у части экземпляров. У других особей они расплываются, образуя нечеткие поперечные перевязи. При этом нарушается форма элементов, происходит распространение пигментации вдоль бороздок надкрыльев. В большей степени эта тенденция проявляется у *C. rufofasciatus* Solsky (рис. 6, 5—6). У *C. monilis* Wse. и *C. curtissimus* Pic лишь у немногих экземпляров можно заметить следы исходного правильного рисунка, чаще же встречаются совершенно дезинтегрированные перевязи, нередко распадающиеся на отдельные мелкие пятнышки.

У *C. undulatus* Suffr. удается проследить почти полный ряд переходов от одного правильного рисунка через деструкцию окраски к другому правильному рисунку (рис. 6, 11—20). У некоторых экземпляров (рис. 6, 13) еще сохранились шесть крупных темных пятен, собранных в три поперечных ряда. У других особей рисунок представлен совершенно неупорядоченными поперечными перевязями, либо образующимися в результате их распада более мелкими элементами. Наконец, у некоторых экземпляров как зубчатые перевязи, так и составляющие их мелкие пятна приобретают правильный регулярный характер, что свидетельствует о тенденции к стабилизации окраски в другом направлении (рис. 6, 19—20). Этот новый рисунок из тонких ломаных линий и мелких темных пятнышек стал стабильным типом окраски у двух других видов (рис. 6, 21—24).

Трактовка рассмотренного ряда может показаться спорной. Можно задать вопрос: почему данный пример рассматривается как перестаблизация окраски, а не как стабилизация в двух различных направлениях на основе исходного нестабильного рисунка? Есть, однако, ряд дополнительных соображений, которые свидетельствуют в пользу такой трактовки филогенеза. Для подавляющего большинства палеарктических видов *Cryptocephalus* характерны рисунки из 4—6 крупных черных

пятен, собранных попарно в поперечные ряды. Мне известны лишь два исключения, а именно: *C. pilosellus* Suffr. и *C. klementzi* Ogl. Первый из этих видов имеет очень примитивный рисунок на надкрыльях, близкий к исходному для всего рода типу, у второго рисунок близок к рисункам некоторых американских видов. Обе формы распространены на Дальнем Востоке, в то время как из рассмотренных нами видов все, за исключе-

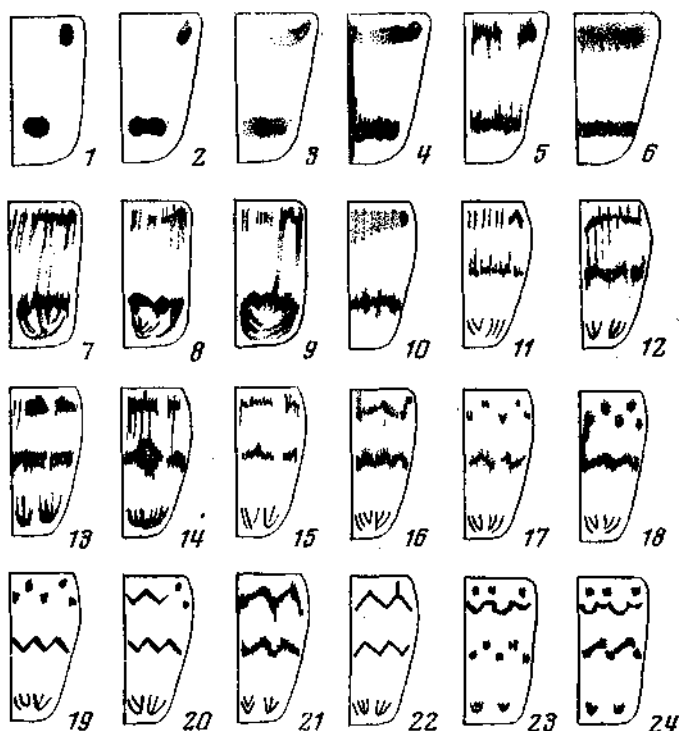


Рис. 6. Рисунки на надкрыльях у некоторых видов рода *Cryptocephalus*

1—*C. bodungeni* Jacobs., 2—4—*C. semiargenteus* Rtt., 5—6—*C. rufofasciatus* Solsky, 7—9—*C. mollis* Wae., 10—*C. curtissimus* Plc., 11—20—*C. undulatus* Suffr., 21—22—*C. undatus* Suffr., 23—24—*C. fasciatopunctatus* Suffr.

нием *C. fasciatopunctatus* Suffr., связаны со Средней Азией, а последний распространен в Средиземноморье. Тот факт, что мелкие пятна, образующиеся в результате распада перевязей, собраны в три поперечных ряда, а на остальной части надкрыльев пигмент распространяется лишь вдоль бороздок, также свидетельствует в пользу возникновения рисунка в результате деструкции. Наконец, у американских и австралийских *Cryptocephalus*, где примитивные рисунки очень обычные, отсутствуют виды, окраску которых можно было бы рассматривать как переходную между примитивной мелкопятнистой и стабильным рисунком из тонких ломаных перевязей. Если отдаленно сходная с такими рисунками окраска и встречается у некоторых американских видов, то лишь у тех, которым свойственна тенденция к редукции пигментации (например, *C. tinctus* Lec.). Все эти соображения, наряду с рассмотрением рисунков у таких видов, как *C. astrachanicus*, заставляют считать, что в данном случае возникновение нового рисунка шло через деструкцию прежних стабильных элементов и последующую перестабильзацию.

Сходный путь перестойки прослеживается и в некоторых других группах. Так, например, возник рисунок у *G. olivacea* Forst., отличающийся от рисунков у других видов этого рода. Справедливости ради надо отметить, что число таких примеров ограничено. Это обусловлено сложностью в разграничении случаев перестабильзации и стабилизации

в двух различных направлениях. Все же на основании рассмотренных фактов можно утверждать, что преобразование рисунков идет как на основе сохранившегося запаса изменчивости, так и изменчивости, возникающей в результате разрушения первоначальных элементов рисунка.

ЛИТЕРАТУРА

- Креславский А. Г., 1975. Наследственный полиморфизм, наследственный мономорфизм и их роль в эволюции окраски у листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae). Ж. общ. биол., 36, 6: 878—886.
- Медведев Л. Н., 1961. Обзор палеарктических видов листоедов рода *Clytra* Laich. (Coleoptera, Chrysomelidae). Энтомол. обзор., 40, 3: 636—651.—1962. Обзор жуков-листоедов рода *Antipa* (Coleoptera, Chrysomelidae) фауны СССР и сопредельных стран. Энтомол. обзор., 41, 3: 623—624.
- Пономаренко А. Г., 1969. Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 125: 1—233.
- Рихтер А. А., 1935. О жилковании надкрылий жуков. Русск. энтомол. обзор., 26, 1: 25—28.
- Филиппов Н. Н., 1959. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жуков. IV съезд Всес. энтомол. о-ва. Тезисы докл., 1, 180, М.—Л.—1961. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых. Зоол. ж., 40, 3: 372—385.
- Шванвич Б. Н., 1953. О рисунке чешуекрылых, преимущественно Heterosera. Зоол. ж., 32, 5: 874—885.
- Horn G. H., 1892. Variation in Cicindelidae. Entomol. News, 3: 25—28.
- Horn W., 1908. Genera Insectorum: Carabidae: Cicindelinae, fasc. 82A.
- Johnson R. H., 1910. Determinate evolution in color pattern of lady-beetles. Carnegie Inst. Publ., 122: 1—104.
- Schoeder Chr., 1901—1902. Die Variabilität der *Adalia bipunctata* L., gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenz-theorie. Allg. Z. Entomol., 6: 355—360; 7: 5—12, 37—43, 65—72.
- Schelford V. E., 1917. Color and colorpattern mechanism of tiger beetles. Illinois biol. monographs, 3, 4: 1—130.
- Towse W. L., 1906. An investigation of evolution of chrysomelid beetles of the *Leptinotarsa*. Carnegie Inst. Publ., 48: 1—405.—1918. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*. Carnegie Inst. Publ., 263: 1—384.
- Zarapkin S. R., 1938. Über gerichtet Variabilität bei Coccinelliden. VI. Biometrische Analyse der gerichteten Variabilität. Z. Morphol. Ökol. Tiere, 34: 573—583.

SOME REGULARITIES OF THE PATTERN VARIATION AND EVOLUTION ON ELYTRONS IN LEAF BEETLES

A. G. KRESLAWSKY

Department of Darwinism, Biological Faculty, State University of Moscow

Summary

The patterns of elytrons appeared several times and independently in different groups of the Chrysomelidae. The colour heterogeneity arises initially as a side-effect of the pigmentation weakening at the structural heterogeneity of elytrons. Later on, the patterns become autonomous. The pattern evolution proceeds along the path of reduction of the number of elements, stabilization of form and their position on elytrons. The evolution is accompanied by the reduction of variation, limitation of the number of directions in the pattern development and, in some cases, transition from the continuous variation to the discrete one. New patterns arise either on the base of the variation reserve, or through the destruction of elements and subsequent restabilization in a new direction.
