

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ АБЕРРАТИВНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
РИСУНКА НАДКРЫЛИЙ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ**

Н. Н. ФИЛИППОВ

(Москва)

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Среди различных форм изменчивости необходимо выделить как особый ее вид абerratивную изменчивость. Следует отметить, что до настоящего времени нет не только четкого определения понятия «абerrация», но нет даже единообразного взгляда на то, что представляет собой абerrация.

В свое время наиболее подробные классификации низших таксономических единиц были даны А. П. Семеновым-Тян-Шанским (1910) и В. Л. Бианки (1916). Из положений А. П. Семенова-Тян-Шанского вытекало, что абerrации являются «случайным отклонением» от нормы, зависящим «...в большинстве случаев от случайных явлений». В. Л. Бианки понимал под абerrацией только редкое, случайное и ненормальное отклонение от типичной формы.

Так называемая «типичная форма» систематиков представляла собой лишь случайный экземпляр, первым попавший в руки автора при описании вида. Отсюда получалось, что абerrация принималась как случайное отклонение от случайно описанной «типичной формы».

Несмотря на то, что определения, данные А. П. Семеновым-Тян-Шанским и В. Л. Бианки, очень устарели и это явление фактически теперь никем так не понимается, нового определения понятия «абerrация» в нашей литературе нет.

Кроме того, нет единообразия в номенклатуре интересующей нас изменчивости. Некоторые авторы (Д. А. Оглоблин, С. И. Медведев) употребляют только термин «абerrация», другие (Н. Н. Плавильщиков, А. А. Рихтер) признают абerrации и как более высокие категории — морфы. Майр, Линсли и Юзингер именуют их индивидуальными вариантами (= внутривидовыми вариантами). В каталогах Юнка и Винклера имеются и абerrации и вариации, причем последнее обозначение обычно применяется к более высокой таксономической категории — географической расе или подвиду. Ботаники употребляют только понятие вариации. Мы сохраняем наименование «абerrация», так как оно, хотя и имеет значительные недостатки, наиболее прочно укоренилось среди энтомологов.

Теоретическое значение абerratивной изменчивости. Проблема эволюции рисунка чешуекрылых была блестяще разработана Б. Н. Шванвичем (1956 и др.). Мы в данной работе рассматриваем лишь абerratивную изменчивость жуков и только рисунок их надкрылий.

Надо твердо установить, что специфическая особенность абerrаций — их качественный характер. Этим мы хотим подчеркнуть, что абerratивная изменчивость является обязательно прерывистой. Фактически ее в настоящее время большинство авторов так и понимает. Возьмем самый простой случай. На надкрылье имеется всего одно пятно. Это — определенная абerrация. Местонахождение каждого пятна всегда строго определено. Новой формы рисунка и новой абerrации не появится от того, что пятно будет увеличиваться в размере.

Но вот происходит скачкообразное изменение — появляется новое, второе, пятно. Это и будет новая аберрация. Пятна могут увеличиваться или уменьшаться в размере, но от этого скачка еще не будет. Пока не появится новое пятно или не исчезнет старое, новой аберрации нет. Может быть и другой путь появления аберрации. Допустим, что пятна увеличиваются в размере, и поэтому расстояние между ними уменьшается, пока, наконец, они не объединятся в одно целое. Тогда опять-таки появится новая аберрация (рис. 1, 2—16).

Каждому виду свойственны свои аберрации, свой характер развития рисунка. Возьмем для примера два вида рода *Coccinella* L.— *C. distincta* Fald. и *C. trifasciata* L. У исходных форм¹ обоих видов количество и расположение пятен почти одинаковы (рис. 1, 79, 99). Развитие рисунка обоих видов идет за счет соединения пятен друг с другом. У *C. distincta* Fald. имеются случаи соединения пятна 1 с пятном 3, пятна 1 с пятном 4, пятна 4 с пятном 5, далее соединение пятна 1 с пятном 4, при одновременном соединении последнего с пятном 5; наконец, возможно соединение всех этих пятен в одно целое, как указано на рис. 1, 87, 88. У *C. trifasciata* L. имеются случаи соединения пятна 1 с пятном 2, пятна 3 с пятном 4, пятна 5 с пятном 6, далее комбинации этих соединений и, наконец, форма, изображенная на рис. 1, 97. Но ни у одного из обоих видов нет форм соединения пятен, свойственных другому виду.

Количество и расположение пятен у *Leis axyridis* Pall. показано на рис. 2, 22. Если следовать определению аберрации как случайного отклонения (или как индивидуального отклонения), то не только любое из изображенных пятен могло бы иметь соединение с любым другим, но появлялись бы пятна и в других местах. Однако это не так. Нет и быть не может формы с пятнами на других местах или с каким-то соединением, не указанным на рис. 2, 22.

Каждому виду свойствен определен тип количества пятен и их расположения. Каждое пятно имеет определенные пятна-партнеры, с которыми оно может соединяться. В то же время многие, казалось бы, возможные соединения у данного вида никогда не встречаются (рис. 2, 23). В общем проще указать все допустимые, закономерные для него соединения (рис. 2, 22). Таким образом, мы видим, что каждому виду свойствен не только определенный тип количества и расположения пятен, но и свой характер развития рисунка, его изменчивости (рис. 1 и 2).

Развитие рисунка у каждого вида подчиняется специфическим закономерностям. Исследование рисунка нельзя оторвать от изучения вида, рода и т. д., так как без него характеристики этих категорий будут неполны. Аберрации дают ключ к пониманию путей развития рисунка.

Значение рисунка для диагностики. Установление характера видового рисунка дает более полное представление о виде и значительно расширяет методы диагностики. Оно же, в свою очередь, благодаря строгой закономерности рисунка дает возможность проверять правильность определения видов и отнесения их к высшим группам.

Только недоучетом аберраций следует объяснить нередкие в систематике случаи, когда один и тот же вид описывается неоднократно, притом иногда одним и тем же автором, по разным аберрациям. Например, *Subcoccinella 24=punctata* L. была описана Линнеем четыре раза. Кроме того, еще два автора описали ее по другим аберрациям.

Нужно учитывать также, что очень часто у вида обычны именно аберрации, а не так называемая типичная форма — точнее номинальная; последняя подчас бывает даже редка. Между тем нередко при-

¹ Это понятие далее будет разобрано подробно.

ходится определять виды по незначительному обломку надкрылий (например, при определении остатков из желудка различных животных). Без знания aberrаций этого часто сделать нельзя.

Систематики обычно недооценивают рисунок, считая его признаком варьирующим и потому ненадежным. В действительности же рисунок дает вполне надежные критерии как видовые, так и родовые. Изменчивость рисунка — бесспорный факт, но она подчинена определенным законам; это обстоятельство как раз и делает рисунок очень важным таксономическим критерием. Зная пути развития рисунка, можно установить видовую принадлежность любой, даже наиболее резко отклонившейся по внешности особи данного вида (рис. 1 и 2).

Насколько важно знание рисунка, видно также из того, что фактически систематики, занимающиеся жуками с хорошо развитым рисунком (*Coccinellidae*, *Cerambycidae*, *Mylabris* F.), при определении вида обычно используют не строение различных частей тела, а только рисунок.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Вопросами aberrативной изменчивости мы занимаемся с 1925 г. За это время мы много раз посещали различные районы СССР, начиная на севере с Мурманска. Неоднократно производили сборы в Крыму и на Кавказе, в Средней Азии: под Ташкентом, Ашхабадом, Термезом, Сталинабадом, Керками, Мары, Чарджоу, в разных районах Ферганской обл., на горах Западного и Южного Тянь-Шаня и Ташкентского Алатау. В течение 3 лет делались сборы в различных местах Читинской обл., а также на Алтае и на побережье Иртыша. Неоднократно мы бывали на территории Приморского края. Мы обследовали разные районы Южного Сахалина и все Южно-Курильские о-ва (Кунашир, Сикотан, Зеленый и Юрий). В течение 10 лет мы систематически собирали насекомых во всех частях Европы, а также в Египте, Йемене, Саудовской Аравии, Эритрее, Судане, Сирии, в большинстве районов Турции, в Иране, Афганистане, Корее, Китае, Японии и в США (включая Флориду).

Во всех перечисленных местах мы добывали в значительных количествах представителей *Coccinellidae* и *Cerambycidae*. Так, *E. 28=maculata* Motsch. из Южного Сахалина и *L. axyridis* Pall. из Приморья мы каждый раз собирали по несколько килограммов. 5-килограммовая банка с *E. 28=maculata* Motsch. была нам любезно предоставлена научным работником Сахалинского филиала Академии наук СССР Г. В. Гусевым. Большие сборы удалось произвести на горах Западного Тянь-Шаня, в особенности на *Cirsium turkestanicum* — нескольких видов *Adalia* Mls., *Semiadalia* Gr., а также *Adonia variegata* Goeze. В некоторые дни мы собирали их более чем по 10 000 экз. Очень значительны были сборы разных видов *Mylabris* F. (*Meloidae*) в горах под Сталинабадом. Были дни, когда их можно было собирать более чем по килограмму.

Такие обильные материалы совершенно необходимы, так как у многих видов рисунок очень изменчив. Например, *S. 24=punctata* L. известна нам в 3038 aberrациях, а *L. axyridis* Pall. — в 1068. Некоторые aberrации встречаются очень редко. Поэтому, чтобы иметь полное представление об aberrативной изменчивости, надо делать массовые сборы. После того как общая закономерность бывала установлена, каждая новая aberrация служила нам подтверждением правильности этих закономерностей. А отсутствие aberrаций, опровергающих их, при наличии такого большого количества aberrаций и экземпляров каждой из них, еще более укрепляло достоверность выводов.

Помимо описанного, нам были любезно предоставлены для просмотра материалы по *Coccinellidae*, *Cerambycidae* и *Mylabris* F. следующими музеями: музеем Зоологического института АН СССР, Зоологическим институтом Сахалинского филиала АН СССР, Зоологическим музеем Московского университета, краеведческими музеями Ташкента, Читы, Кызыла и Владивостока, а из числа зарубежных — Лондонским, Парижским, Берлинским, Венским и Пражским, а также музеем в г. Анкаре (Турция). Дирекциям всех перечисленных музеев приношу свою искреннюю благодарность.

Рисунки элитр и копулятивных аппаратов делались при помощи рисовального аппарата.

СТРУКТУРА РИСУНКА

Общее понятие о рисунке. Необходимо отметить, что пока еще нет общего взгляда на то, что представляет собой рисунок, а что — основной фон. Очень часто тот или иной автор разрешает этот вопрос так, как он в данном случае считает более удобным для себя. Поэтому

получается путаница в понятиях фона и рисунка. Некоторые считают фоном то, что занимает большее место, а рисунком — меньшее. Это — ошибочное представление. Рисунок, разрастаясь, будет покрывать, конечно, все большую и большую часть элитр, но от этого он не перестанет быть рисунком и не превратится в основной фон. В действительности, у всех жуков основной фон светлый, а рисунок темный (рис. 1).

Истощение рисунка. Одной из наиболее интересных и важных для понимания рисунка и его развития является закономерность истощения рисунка, установленная нами методом морфологических рядов. Заключается она в том, что под влиянием каких-то причин все части рисунка или лишь какая-то из них начинают редуцироваться: перевязи становятся все уже и уже, а пятна — все мельче и мельче (рис. 2, 17, 16). Соединения пятен, уменьшаясь в размере, принимают форму, полностью обрисовывающую наружные границы вошедших в соединение пятен. При дальнейшем истощении пятна, достигнув обычного для данного вида размера, больше уже не уменьшаются как таковые, а происходит распад перемычек. Конечный этап данного процесса выражается в том, что из объединенного пятна (если оно не является стойким) выделяются входившие прежде в него пятна (рис. 2, 37, 38).

Эта закономерность облегчает понимание многих других закономерностей, связанных с развитием рисунка, например, направление его развития. Благодаря данной закономерности можно выяснить также, в каком состоянии находятся компоненты рисунка — в стадии усиления или ослабления. Она же разрешает вопрос о том, происходит ли образование перевязи или распад ее и т. д.

Типы пятен и просветы. Пятно — основной элемент рисунка. Это обычно более или менее округлое образование, имеющее хотя бы несколько более темную окраску, чем основной фон. У некоторых aberrаций их бывает по одному, по два (рис. 1, 2—5, 18, 34 и др.), у других — большее количество (рис. 1, 6—8, 19—24, 35, 53, 54, 68, 69, 77—79, 90).

Так называемые светлые пятна, имеющиеся, например, у *Coccinula 14=pustulata* L. (рис. 1, 142), являются не пятнами, а просветами основного фона, и это наименование мы за ними и оставляем. Просветы образуются при слиянии обычных пятен. Последнее наглядно видно при изучении aberrаций *Coccinula redimita* Ws. (рис. 1, 105—120). Смещение пятен и просветов приводит к очень серьезным ошибкам, так как местам, на которых находятся или могут находиться пятна, свойственны такие особенности, которых не бывает у просветов, и наоборот².

Пятна качественно различны. Одни из них простые, другие — сложные. Первые состоят из одного исходного пятна, а вторые из нескольких. От того, сколько исходных пятен приняло участие в образовании сложного пятна, зависит количество допустимых у него соединений с другими пятнами. Простое пятно может иметь только по одному соединению с пятнами, находящимися над ним и под ним, а также с той и другой стороны от него. Количество соединений у сложных пятен не может быть больше количества вошедших в него простых пятен.

Сложные пятна бывают как нестойкими, так и стойкими. Нестойкие при истощении рисунка распадаются на составляющие их исходные пятна. Стойкие не распадаются никогда. У них при истощении рисунка

² Подобную путаницу допустил А. И. Крыльцов (1956) и поэтому пришел к совершенно неверным выводам о зависимости рисунка от окраски основного фона.

ка происходит постепенное уменьшение размера даже после того, как величина данного пятна сравнивается с величиной расстояния между центрами вошедших в него пятен. Затем, постепенно уменьшаясь, оно становится совсем маленьким, и, наконец, исчезает. Таким образом, это пятно изменяется как обычное простое пятно. Такие пятна свойственны, например, *C. 14=pustulata* L. (рис. 1, 126—121)³. Процесс превращения их хорошо виден у aberrаций *Coccinella repanda* Thnl. (рис. 2, 59—61). Нестойкие пятна обычны для видов с относительно примитивным рисунком, а стойкие — со специализованным.

Помимо этого, пятна бывают первичными или вторичными. Первичными мы называем такие, которые характерны для aberrаций с наиболее примитивным рисунком. Эти пятна еще не вступали в соединения с другими пятнами. Они свойственны таким рисункам, развитие которых происходит либо за счет постепенного исчезновения изолированных пятен (*L. axyridis* Pall., aberrации группы 19=*signata* Fald., рис. 2, 24), либо за счет соединения между собой бывших ранее в изолированном состоянии пятен (aberrации группы *faldermanni* N. F. этого же вида, рис. 2, 25).

Вторичные пятна появляются в результате распада ранее существовавшего соединения. Они свойственны, например, aberrациям группы *axyridis* Pall. (рис. 2, 26, 29—38). Выяснение первичности или вторичности пятен важно для установления направления развития рисунка.

Типы соединения пятен. В процессе развития рисунка пятна могут соединяться между собой. Основная закономерность здесь заключается в том, что пятно может соединяться не с любым другим, а только с некоторыми, так называемыми пятнами-партнерами. Пятна разных рядов, если между ними находится еще ряд пятен, могут соединяться между собой только через них (см. соединения пятен у видов *Coccinula Dobzh.*, рис. 1, 100—153, *L. axyridis* Pall., рис. 2, 22, *Tytthaspis 16=punctata* L., рис. 2, 65—95).

Соединения бывают либо непосредственными, либо опосредствованными. Первые происходят только между двумя ближайшими пятнами, без участия при этом третьего пятна (рис. 1, 9—11). Опосредствованные соединения между пятнами происходят через какое-то третье пятно. Например, у *L. axyridis* Pall. непосредственными являются соединения: пятна 1 с пятном 2 или 4, пятна 2 с пятном 1, 3 или 6; пятна 3 с пятном 2 или 6, пятна 4 с пятном 1, 5 или 7 и др. Примеры опосредствованных соединений: пятна 1 с пятном 3, так как оно происходит через пятно 2, пятна 5 с пятном 1, так как оно происходит через пятно 4 или через пятна 6 и 2 и др. (рис. 2, 22).

Мы выделяем еще одну форму соединения пятен — прямое. Здесь в одно соединение включаются несколько, а иногда и все пятна одного и того же ряда. Такое соединение свойственно видам *Neomysia gebleri* Cr. (рис. 2, 9, 10), *Tytthaspis* Cr., *Anatis ocellata* L. (рис. 2, 1—8, 62) и многим другим.

Соединения между пятнами происходят одним из трех следующих способов. Первый способ — сращение пятен. При этом соединении хорошо обрисовываются все входящие в него пятна. Оно характерно для aberrаций группы *faldermanni* N. F. (*L. axyridis* Pall.), *T. 16=punctata* L. и других (рис. 2, 25, 66—94). Соединения этого типа свойственны относительно примитивным рисункам.

Второй способ — простое слияние. В него включаются пятна одного продольного или поперечного ряда. В отличие от первого типа,

³ В данном случае надо рассматривать aberrации не от № 121 до 126, а в обратном порядке, т. е. от 126 до 121, ибо развитие рисунка здесь идет от формы, изображенной на рис. 1, 142, в двух направлениях: от 142 до 121 и от него же — до 146.

контуры слияния столь сглажены, что края пятен не обрисовываются, и поэтому невозможно, только посмотрев на соединение, установить, из какого количества пятен оно образовано. Таковы соединения у аберраций группы *axyridis* Pall. (*L. axyridis* Pall.), *Tythaspis phalerata* Costa, *T. genistae* Woll., *T. lineola* Gebl., *T. weisei* Ryb., *Anatis ocellata* L. (рис. 2, 4—7, 26, 30—38, 62).

Третий способ — полное слияние. В такое слияние включаются не только пятна нескольких рядов, но и промежутки между ними. Сюда относятся некоторые аберрации *Coccinella* L., *Coccinula* Dobzh., *L. axyridis* Pall. и др. (рис. 1, 42—46, 61, 152, 153, рис. 2, 28, 49—54).

Наконец, соединения различаются еще по месту, через которое происходит соприкосновение между пятнами. Например, у *C. distincta* Fald. соединения пятна 1 первого поперечного ряда с пятнами второго ряда происходят обязательно по краям этого пятна (рис. 1, 80—88). У некоторых аберраций *Adalia conglomerata* L. соединения бывают через центр пятна, а у других ближе к какому-нибудь краю (рис. 2, 20, 21). По данному признаку соединения делятся на центральные и эксцентрические.

Любое из перечисленных выше соединений пятен неоднородно по составу. В соединения включаются, во-первых, пятна, между которыми происходит соединение, а во-вторых, перемычки, при помощи которых пятна соединяются между собой. Неоднородность состава соединения проявляется во многих особенностях. Так, распад соединения может происходить только в местах перемычек, а не пятен. Соединения между двумя пятнами могут совершаться только через места нахождения пятен, а не в местах перемычек. Эти закономерности дают возможность устанавливать количество пятен в поперечных рядах, что очень важно при разрешении вопроса о связи рисунков с жилкованием элитр.

Исчезновение пятен и перевязей, распад соединений. Развитие рисунка может происходить и за счет исчезновения пятен и перевязей, а также из-за распада соединений на части. Исчезновение пятен и перевязей включает два типа — полный и частичный. При полном исчезновении от пятна или перевязи по завершении этого явления не остается следов. Процесс этот обычно происходит постепенно: пятна уменьшаются в размере, теряют четкость очертаний своих границ, края их становятся как бы размытыми, и наконец, пятно исчезает. Этот тип исчезновения пятен и перевязей характерен для аберраций группы 19=*signata* Fald. (*L. axyridis* Pall.), для слияния пятен у аберрации *reticulata* Ol. (*Epilachna chrysomelina* F.), а также для многих аберраций *Coccinella* L. (рис. 1).

Под частичным исчезновением мы подразумеваем постепенное осветление тона пятна или перевязи, при котором они становятся более светлыми, иногда лишь незначительно отличаясь от фона надкрылий. Такое исчезновение присуще рисунку многих видов. Иногда оно бывает только у отдельных аберраций, но нередко случаи, когда такая окраска встречается у целых групп их (*Adalia* 10=*punctata* L.) или даже у всех аберраций вида (*Coccinula elegantula* Ws.) (рис. 1, 100—104). Если у вида есть аберрации и с обычной окраской, то аберрации с ослабленной никогда не имеют своего рисунка, а лишь повторяют некоторые рисунки аберраций с черной окраской.

Распад соединения происходит в тех местах, где находились перемычки. При распаде сложное пятно разбивается максимум на количество входивших в него пятен. Появляющиеся пятна не всегда бывают простыми; очень часто они сложные. Распад соединений свойствен большому количеству рисунков разных видов: *C. 14=pustulata* L., аберрациям группы *axyridis* Pall. (*L. axyridis* Pall.) и многим другим (рис. 1, 121—126, рис. 2, 30—38).

Общие положения. Под видовым рисунком мы подразумеваем не рисунок какой-либо отдельной аберрации, а весь комплекс рисунков аберраций, присущих данному виду. Поэтому чем лучше изучены аберрации какого-либо вида, тем более полное понятие имеется о его рисунке. Подобным же образом, родовой рисунок есть комплекс рисунков всех видов данного рода. Включение в родовой рисунок каждого видового столь же законно, как и включение рисунка любой аберрации в соответствующий видовой. Несоответствие какого-то видового рисунка родовому показывает, что этот вид не относится к данному роду. В основе любых рисунков лежит определенный тип количества и расположения пятен, свойственный именно данному виду (роду).

Исходная форма рисунка. Одной из основных закономерностей развития рисунка является наличие исходной формы его. Все аберрации любого вида могут быть выведены из какой-то одной определенной формы рисунка, причем у большинства видов известны аберрации, совпадающие с ней. Все остальные аберрации отражают лишь этапы развивающегося рисунка, идущего от исходной формы либо в направлении усиления, либо в направлении ослабления, а иногда и в том и другом одновременно.

Исходная форма рода отражает все видовые исходные формы данного рода (рис. 1, 1). Исходная же форма вида (рис. 1, 8, 19, 41, 54, 69, 79, 99), обладая основными чертами рода, вместе с тем отражает и характерные особенности данного вида. Видовая исходная форма рисунка может быть выявлена лишь при наличии подавляющего большинства аберраций, притом не только данного вида, но и всех остальных видов, входящих в этот род. Только при этих условиях может быть установлено количество свойственных исходной форме вида пятен и их расположение, а также выяснено, являются ли пятна изолированными, или же некоторые из них представляют собой стойкое сливание нескольких пятен.

В некоторых случаях видовая исходная форма отвечает типу количества и расположения пятен. Таковы исходные формы большинства видов *Coccinella* L.; лишь у *C. hieroglyphica* L. исходная форма не соответствует этому типу (рис. 1, 8, 19, 54, 69, 79, 99 и 35)⁴. Место исходной формы в ряду аберраций определяется ее содержанием; поэтому она может находиться в начале, в конце или где-то посередине ряда аберраций. Объясняется это тем, что в одну сторону от нее располагаются аберрации с ослабленным, а в другую — с усиленным рисунком. Аберрации с ослабленным рисунком мы изображаем слева от исходной формы, а с усиленным — справа.

Характеризующий рисунок и ведущий признак. Каждому виду (а если аберрации его могут быть разбиты на отдельные группы, то и каждой из них) свойствен особый характеризующий рисунок, которым данный вид или группа отличаются от всех других. Например, у *C. distincta* Fald. (рис. 1, 77—88) исходной форме отвечает аберрация *sedakovi* Muls., т. е. аберрация с полным набором изолированных пятен (рис. 1, 79), а характеризующий вид рисунок присущ аберрации, у которой тоже имеется полный набор пятен, но соединенных между собой характерными для вида перемычками (аберрация *multi-juncta* N. F., рис. 1, 87).

У *C. trifasciata* L. исходная форма имеет также полный набор изолированных пятен, а характеризующий рисунок представляет собой

⁴ За исключением *C. trifasciata* L., аберрации всех остальных видов, изображенных на этом рисунке, даны лишь частично.

специфичное для вида соединение пятен в три поперечных перевязи (рис. 1, 97, 99).

У *C. 14=pustulata* L. рисунок, соответствующий исходной форме, совпадает с характеризующим рисунком вида (рис. 1, 142). У второго же вида этого рода — *C. sinuatomarginata* Fald. эти два рисунка не совпадают: рисунок исходной формы свойствен aberrации *completa* N. F. (имеющей все пятна), а характеризующий рисунок — форме, которая включает все специфические особенности, отличающие рисунок этого вида от рисунка всех других видов и, в частности, от *C. 14=pustulata* L. (рис. 1, 149, 151).

Аберрации *L. axuridis* Pall. разбиваются на пять групп. Каждая из этих групп имеет свой ареал и каждой из них свойствен свой характеризующий рисунок. Тип же количества и расположения пятен у них, поскольку все группы относятся к одному и тому же виду, общий (рис. 2, 24—28).

Очень интересны характерные особенности ведущего признака. Например, у *C. hieroglyphica* L. тип количества и расположения пятен присущ а. *primitiva* Md. Исходная форма совпадает с характеризующим рисунком — соединением всех пятен и здесь и там по типу простого слияния (рис. 1, 35, 41). Все рисунки остальных aberrаций, изображенных на рис. 1, вплоть до характеризующего рисунка, представляя собой какую-то часть этого рисунка. По характеру соединения плечевого пятна с другими пятнами все они могут быть разбиты на отдельные комплексы (рис. 1, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41)⁵.

Каждый такой комплекс имеет свою специфическую форму соединения плечевого пятна, зависящего от того, с какими именно пятнами-партнерами это соединение происходит. В пределах каждого комплекса можно построить ряд постепенного приближения к характеризующему рисунку, причем разные комплексы приближаются к этому рисунку различными путями. Закономерность, определяющая ход развития рисунка в направлении постепенного приближения к характеризующему рисунку, обозначается нами как ведущий признак данного комплекса. Будучи разными для разных комплексов, эти ведущие признаки объединены тем, что в конечном счете все они приводят рисунку к одному и тому же характеризующему рисунку. Эту общую закономерность мы и называем ведущим признаком вида.

Наличие ведущих признаков дает возможность построения всех aberrаций в стройные ряды (рис. 2, 30—38). Закономерности, свойственные типу количества и расположения пятен, исходной форме и ведущему признаку, показывают, что многообразие aberrаций представляет собой не случайный набор каких-то форм рисунка, а стройную систему их, характерную для каждого вида.

Направления развития рисунка (усиление и ослабление). Изображая aberrации какого-либо вида, авторы обычно механически располагают их от формы с наименее развитым рисунком (часто без него) до формы с наиболее усиленным, иногда с полностью зачерненными надкрыльями. Такое построение, в котором ряды aberrаций строятся лишь в зависимости от степени меланизации их рисунка, является односторонним и не отражает хода естественного развития рисунка вида. Кроме того, может создаться впечатление, что отсутствие рисунка является для него исходной формой, а форма с совершенно зачерненными элитрами — конечный этап в его развитии. Становилось непонятно, чем же обуславливается наличие именно данного, а не иного рисунка, раз исходная форма его не

⁵ Аберрации данного вида даны лишь как примеры. В действительности же каждая из перечисленных групп имеет по несколько aberrаций.

имеет вообще. Кроме того, приходилось принимать некий предел развития рисунка, поскольку оно заканчивалось совершенно зачерненными надкрыльями. Именно так располагают aberrации в своих работах и Мадер, и Дайки, а Чейпин — в обратном.

В действительности дело обстоит иначе. Рисунок развивается в двух основных направлениях — ослабления и усиления. Aberrация сплошь зачерненными надкрыльями отнюдь не является конечной, а может давать начало новой группе aberrаций. Совершенно зачерненные надкрылья свойственны очень большому количеству видов. Подобная форма имеется у *L. axyridis* Pall. как конечная aberrация группы *aulica* Fald. (aberrация *corvina* Mad.). Она же является исходной формой для другой группы aberrаций — *spectabilis* Fald., где рисунок образуется за счет распада некоторых слияний (рис. 2, 28). Есть она и у *Hippodamia* 13=*punctata* L. (aberrация *maura* N. F.), являясь исходной для четырех aberrаций. У *Adalia bipunctata* L. и *A.* 10=*punctata* L. также имеются aberrации с совершенно зачерненными элитрами, и у каждого из обоих видов они дают очень значительное количество новых aberrаций. Одна из основных закономерностей развития рисунка заключается в том, что получающиеся aberrации никогда не повторяют прежнего рисунка, тем самым подтверждая закон необратимости эволюции.

Хотя развитие рисунка может иметь два направления, это не значит, что на данном этапе оно обязательно будет идти у каждого вида в двух направлениях. Есть виды, у которых развитие идет только в направлении ослабления, например, у *E. argus* Geoffr. У других оно идет только в сторону усиления, как у *C. redimita* Ws. (рис. 1, 105—120). Некоторые виды имеют развитие в двух направлениях — *Synharmonia oncina* Ol., *S. lyncea* Ol., *T.* 16=*punctata* L., большинство видов *Coccinella* L. и др. (рис. 1, 2—97, рис. 2, 39—54, 63—96). Наконец, имеются виды, у которых одно направление сменяется другим (*L. axyridis* Pall., рис. 2, 97).

Продолжительное воздействие однообразных условий жизни может вызвать некоторую стабилизацию рисунка. Такая стабилизация наблюдается у *E.* 28=*maculata* Mtsch. в Приморье и Японии. Но стоило этому виду (Гусев, 1953) попасть в новые условия жизни (Южный Сахалин), как он дал громадную вспышку новых aberrаций.

В процессе развития рисунка между изменением отдельных компонентов нет полной согласованности, и довольно часто при общем усилении рисунка отдельные его части могут претерпевать ослабление. То же имеет место и при ослаблении рисунка. Например, у aberrации *arguata* Ws. (*C.* 5=*punctata* L.) при усилении рисунка из-за соединения срединного пятна с прищитковым произошел распад большинства краевых пятен, имеющих у aberrации *arthurica* Jacobs., у которой нет еще указанного выше соединения пятен (рис. 1, 54, 56). Наличие такой закономерности вовсе не вынуждает нас строить строгие ряды развития лишь по отдельным компонентам. Зависит это от того, что признаки рисунка неравноценны. Обязательно имеется основной, ведущий признак, а все остальные второстепенны и поэтому подчинены ему. Если бы всегда имела место согласованность в развитии всех компонентов, то видовой рисунок мог бы потерять свою специфичность. При этих условиях, в силу корреляции элементов, в конечном счете развитие рисунка разных видов стало бы очень сходным, а число aberrаций резко сократилось бы.

Стабильные и лабильные участки надкрылий. У каждого вида имеются такие участки элитр, где чаще, чем на других, бывают соединения между пятнами. Одновременно с этим есть и такие, где соединения пятен, напротив, происходят очень редко. Точно так же есть места, где обязательно появится просвет, даже в

том случае, когда он всего один. Наконец, есть участки, где просвет может получиться только в том случае, если просветы уже имеются в других местах. Для каждого вида местонахождение наиболее усиленного или наиболее ослабленного рисунка постоянно. Участки, где наиболее обычны соединения пятен, мы называем лабильными, а те, где соединения пятен бывают наиболее редко, — стабильными.

Оказывается, что в районах лабильных просветы появляются только тогда, когда они появились уже в стабильных. Таким образом, получается, что просветы в первую очередь возникают в стабильных, а в последнюю — в лабильных участках.

Эта закономерность при знании остальных закономерностей развития рисунка дает возможность иногда по наличной части aberrаций вида выяснить, каковы должны быть остальные aberrации данного вида.

ВИДОВОЙ ТИП РИСУНКА КАК ЧАСТНЫЙ СЛУЧАЙ РОДОВОГО

При изучении рисунков устанавливаются не только закономерности, разъединяющие виды, но и такие, которые их объединяют в различные естественные таксономические комплексы. Рисунок каждого вида сложился в процессе длительного и специфического взаимодействия с условиями жизни. Конечно, тем самым каждый вид приобретал качественно особые свойства, не повторявшиеся у других видов. Но нужно учитывать также, что при расщеплении вида на несколько в основе рисунка каждого из них первично лежал один и тот же тип количества и расположения пятен. Как бы он ни изменялся в процессе развития, он оставался в пределах одного и того же типа. Если же он удалялся настолько, что переставал походить на исходный, то это уже означало появление нового рода.

Доказательством этого может служить рисунок всех видов. В каких бы резко отличных условиях жизни ни находились виды одного рода, их рисунки будут значительно ближе между собой, чем с рисунками даже таких видов другого рода, которые находятся в одинаковых с ними условиях жизни (см. рисунок 1. *Coccinula* Dobzh. и *Coccinella* L.).

Знание закономерностей развития рисунка могло бы предохранить от ошибочного отнесения видов к таким родам, к которым они не относятся. Подобным видом является, например, *turkestanica* Sem. et Dobzh. (рис. 2, 19), отнесенный авторами к роду *Semiadalia* Cr. (Семанов-Тян-Шанский, 1923). Кроме того, этот вид, а также *Aaages prior* Var. были включены в подсемейство *Hippodamiinae* (Добржанский, 1926). Рисунок надкрылий их не имеет ничего общего с рисунками *Hippodamiinae*. При проверке выяснилось, что и строение их копулятивного аппарата резко отличается от такового не только видов *Semiadalia* Cr., но и других *Hippodamiinae* (рис. 3 и рис. 2, 18, 19). В действительности *turkestanica* Sem. et Dobzh. относится к новому роду *Miliziella* N. F.⁶ и совместно с *Aaages prior* Var. составляет подсемейство *Miliziellinae*.

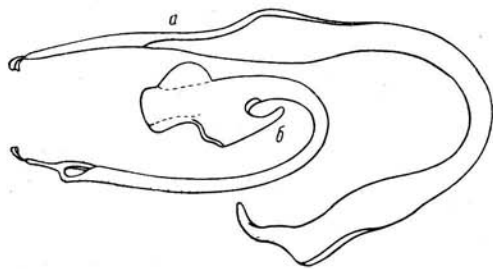


Рис. 3. Сифоны: а — *Semiadalia notata* Laich., б — *Semiadalia turkestanica* Sem. et Dobzh.»

⁶ Описание рода и подсемейства находится в печати.

Даже без выяснения строения копулятивных аппаратов, а только по характеру рисунка было ясно, что виды, впоследствии выделенные Добржанским из рода *Coccinella* L., не относились к нему, а представляли собой новый род (*Coccinula* Dobzh.). В каждом же из этих родов в отдельности рисунок хорошо выдержан (рис. 1).

Вид *gonina* Lew. ошибочно относился к *Coccinella* L., так же, как и вид *scotchii* Lew. (рис. 2, 57, 58). При знании родовых рисунков не составляло бы труда установить, что первый является одним из видов *Adalia* Mls., а второй — *Coccinula* Dobzh.

В результате смещения основного фона и рисунка происходит противопоставление большинством авторов рисунков одних видов рисункам других этого же рода. Такое противопоставление явно ошибочно, хотя и встречаются виды одного и того же рода, рисунки у которых как бы противоположны один другому. К ним можно отнести: *E. chrysomelina* F. и *E. 28=maculata* Mstch., *Semiadalia apicalis* Ws. и *S. schneideri* Ws., *Calvia 12=maculata* Gebl. и *C. 14=guttata* L. и некоторые другие (рис. 2, 11, 12, 17, 18, 55, 56).

Здесь мы из-за недостатка места лишены возможности приводить доказательства того, что каждая пара приведенных нами видов одного и того же рода, как и во всех других подобных случаях, имеет один и тот же тип количества и расположения пятен. Приходится ограничиваться только констатацией этого факта.

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ РИСУНКА

С только что рассмотренными закономерностями тесно связаны и закономерности специализации рисунка. Согласно указанному нами выше закону развития рисунок каждого вида должен был все более и более отдаляться от первичного исходного, изменяя очертания и места нахождения составляющих его компонентов. Такое дивергентное развитие рисунка вида мы называем специализацией рисунка, так как именно в этом развитии проявлялись и устанавливались все специфические особенности рисунка каждого вида. Из этого также следует, что чем дальше отдалялся рисунок от исходной формы, тем он становился все более и более специализованным.

Графически это можно изобразить так. Из черного кружка отходят под углом две линии, на которых на одинаковых расстояниях от черного кружка расположены белые (рис. 2, 99). Черный кружок — первичная исходная форма, светлые — новые виды. Чем дальше они удаляются от черного, тем большее расстояние получается и между ними.

Иногда виды одного рода имеют разные типы рисунка, но в этом случае исходная форма одного типа близка к характеризующей форме другого, которая становится для второго исходной. Таким образом, получается ступенчатое развитие. Каждый последующий рисунок более специализован, чем предыдущий. Данный вид развития присущ, например, видам рода *Tythaspis* Cr. (рис. 2, 1—8). Исходная форма рода близка к исходной форме, свойственной виду с наиболее примитивным рисунком, — *T. 16=ripicata* L. Вид этот имеет значительное количество аберраций, рисунок которых состоит в большей части из изолированных пятен (рис. 2, 63—96). Развитие рисунка идет в двух направлениях — ослабления и усиления. При ослаблении часть пятен исчезает. При усилении все пятна объединяются между собой по типу сращения в характерные для видов этого рода продольные соединения. Вместе с тем, поскольку у этого вида рисунок еще очень примитивен, форма с характеризующим рисунком сохранила и некоторые поперечные соединения (рис. 2, 3). Второй вид — *T. phalerata* Costa (рис. 2, 4). Он, как и все следующие, потерял способность к поперечным соединениям пятен. Соединения перешли в тип простого слияния, но имеют еще относительно широкую форму и довольно волнистые контуры. Третий вид — *T. genistae* Woll. Соединения стали уже, контуры их сгладились. Срединное соединение укоротилось (рис. 2, 5). Четвертый вид — *T. lineola* Gebl. Контуры соединения достигли наибольшей сглаженности. Срединное слияние исчезло (рис. 2, 6). Пятый вид — *T. weisei* Rub. Форма первого слияния похожа на таковую предыдущего вида. Помимо исчезновения срединного слияния, исчезла также и большая часть пришовного (рис. 2, 7).

Значит, каждый следующий вид имеет все более специализованную форму рисунка, так как все дальше отходит от исходного. Все это показывает, что ведущий признак данного рода заключается в объединении пятен в продольные ряды, в постепенном сужении и в сглаживании контуров соединений, а также в утрате способности к поперечным соединениям и в постепенном исчезновении некоторых соединений пятен. Поэтому в роде *Tythaspis* Cr. характеризующий рисунок свойствен *T. weisei* Ryb.

Такова основная ветвь развития рисунка. Но в этом же роде имеется еще одна ветвь. К ней относятся виды *T. trilineata* Ws. и *T. univittata* Hope (рис. 2, 8). Развитие рисунка выражается в объединении всех пятен — у первого вида в три, а у второго в два соединения типа полного слияния. Графическое изображение этого типа развития дано на рис. 2, 98.

Такая ступенчатость развития рисунка показывает, что род состоит из нескольких качественно отличных подродов. Разбивка подобного рода на подроды была произведена, например, у *Calvia* Mls. (*Calvia* st. str., *Bothrocavia* Cr., *Bothrocavia* Cr.). Каждый из этих подродов имеет свой тип рисунка.

Мы лишены возможности рассмотреть здесь все формы специализации рисунка. Отметим только, что она может осуществляться очень разнообразными путями: изменение формы и величины пятен, образование стойких слияний пятен, изменение особенностей специализованной формы и величины пятен, потеря способности к некоторым соединениям, изменение расположения гомологичных пятен, окантовка пятен, изменение особенностей формы перемычек и перевязей, а также окраска пятен и перевязей, тип исчезновения пятен и перевязей и, наконец, изменение направлений и форм развития рисунка.

ФОРМЫ УСИЛЕНИЯ И ОСЛАБЛЕНИЯ РИСУНКА

Хотя развитие рисунка имеет всего два направления, но каждому из них свойственно значительное количество вариантов. Мы уже отмечали, что по характеру рисунка можно судить о направлении его развития. Но очень важно не только состояние пятна или перевязи, а также и их форма. Сама форма рисунка позволяет обнаружить направление его развития. Например, у *E. chrysomelina* F. имеются две группы aberrаций. У первой налицо по шесть пятен на каждом надкрылье. У второй, кроме того, сплошное слияние между ними — aberrация *reticulata* Ol. (рис. 2, 12, 13). Пятна у первых aberrаций значительно крупнее, чем у исходной формы рода, совпадающей с типичной формой *E. 28* = *maculata* Mtsch. Раз это так, то значит этим aberrациям свойственно усиление рисунка, а отсюда и развитие его по типу усиления. Действительно, у них развитие происходит только за счет соединения пятен, а aberrации с исчезновением пятен отсутствуют.

Вторая группа — *subsp. orientalis* Zimm. (пример aberrации *reticulata* Ol.). Эта aberrация очень близка к aberrации *limbicollis* Sic. (рис. 2, 13, 14). Отличие заключается только в окраске сплошного слияния: у последней она черная, а у первой значительно светлее. В каком направлении может происходить дальнейшее развитие рисунка aberrации *reticulata* Ol.? Если бы оно пошло в сторону усиления, то могло бы выразиться только в потемнении тона окраски сплошного слияния. В таком случае форма рисунка aberrации *reticulata* Ol. превратилась бы в форму aberrации *limbicollis* Sic. Значит, получился бы постепенный переход одной aberrации в другую. Этого быть не может, так как aberrативная изменчивость всегда прерывиста. Кроме того, рисунок aberrации *reticulata* Ol. является ослабленным по сравнению с aberrацией *limbicollis* Sic. Поэтому и развитие его может идти только в сторону ослабления. Это и происходит в действительности — сплошное слияние постепенно становится все более светлым, а затем распадается на части и делается едва заметным.

Среди видов этого рода имеются *E. argus* Geoffr. и *E. 11* = *maculata* F. (рис. 2, 15). У них также по шесть пятен на каждом надкрылье, но пятна значительно меньше, чем у *E. chrysomelina* F. Значит, у них ослабленный рисунок, а поэтому и развитие (в силу необратимости эволю-

ции) должно происходить только в направлении ослабления. Действительно, у них оно идет только за счет исчезновения пятен; форм же с соединениями между пятнами нет.

Очень интересны закономерности развития однотипных рисунков у видов, состоящих из двух подвидов. Как пример возьмем два вида — *Synharmonia lyncea* Ol. и *S. oncina* Ol. Первый вид имеет subsp. *lyncea* Ol. и subsp. *agnata* Rosh., второй — subsp. *oncina* Ol. и subsp. *addicta* Muls. (рис. 2, 39—54). Рисунок subsp. *lyncea* Ol. ослаблен по сравнению с рисунком subsp. *agnata* Rosh. Вполне естественно, что развитие рисунка первого подвида может идти только в направлении ослабления, а второго — усиления. Так оно в действительности и есть. Рисунок второго вида у subsp. *oncina* Ol. усиленный, а у subsp. *addicta* Muls. ослабленный. В этих же направлениях у них должно происходить и происходит развитие рисунков.

Значит, сама форма рисунка указывает направление его развития. Эти закономерности тесно связаны с закономерностью специализации рисунка и дополняют друг друга. Именно они вызывают специфичность рисунков каждого вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Закономерности развития рисунка показывают, что абберация не есть случайное отклонение от «типичной» формы или какое-то случайное индивидуальное изменение, но четко выраженное, закономерное явление. Закономерности эти полностью исключают всякую случайность, которая признается приведенными выше толкованиями понятия абберации.

Все они дают ответ и на вопрос, что же представляет собой абберация. В качестве общего определения абберации можно принять, что она есть закономерное отклонение от исходной формы вида, в основе которой лежат присущие виду морфологические особенности. Данное отклонение обусловлено свойственными виду закономерностями его развития и вызывается ими в единстве с условиями жизни организма.

В частности, абберация рисунка надкрылий есть закономерное отклонение от исходной формы рисунка надкрылий данного вида, в основе которой лежит присущий виду тип количества, расположения и соединения пятен. Данное отклонение обусловлено свойственными виду закономерностями его развития и вызывается ими в единстве со всеми условиями его существования.

В столь кратком, совершенно не исчерпывающем всех закономерностей обзоре мы не могли касаться не только такого важного вопроса, как основные причины специализации рисунка, но даже и тех особенностей рисунка, которые связаны с жилкованием надкрылий. Тем более мы не могли приводить доказательств того, что все особенности рисунка являются наглядным подтверждением связи рисунка с жилкованием.

Мы можем только отметить, что какую бы особенность рисунка мы ни выясняли, всегда можно было установить, что каждой из них обязательно соответствует особенность жилкования. Более того, любая особенность рисунка может быть понята только как следствие особенности жилкования. Нет такой особенности жилкования, которая не проявлялась бы в рисунке.

Поэтому один из основных выводов из закономерностей развития рисунка заключается в том, что между ним и жилкованием элитры имеется полная и неразрывная связь. Надо подчеркнуть при этом, что установление жилкования другими путями очень затруднено и не всегда может быть достигнуто. В связи с этим закономерности рисунка открывают возможности более полного и более удобного выяснения связей между надкрыльями современных жуков и крыльями ископае-

мых насекомых, что так важно для понимания филогенеза жуков и родственных связей их с другими отрядами насекомых. Это же обстоятельство должно предотвратить отнесение к жукам ископаемых надкрылий насекомых, к ним не принадлежащих.

Данная обзорная статья является первой в серии статей, каждая из которых будет посвящена доказательству отдельной закономерности.

ЛИТЕРАТУРА

- Баровский В. В., 1926. Новый род семейства Coccinellidae (Coleoptera) *Aaages* Bar., Русск. энтомол. обозр., 20, № 1—2.
- Бианки В. Л., 1916. Вид и подчиненные ему таксономические формы, Русск. зоол. ж., т. I, вып. 9—10.
- Гусев Г. В., 1953. Картофельная коровка и меры борьбы с ней, Изд. Сахалинск. фил. АН СССР.
- Добржанский Ф. Г., 1925. Палеарктические виды рода *Coccinula* Dobzh., Zool. Anz., Bd. 64, 11/12.—1926. Палеарктические виды рода *Coccinella* L., Русск. энтомол. обозр., 20.
- Крыльцов А. И., 1956. Географическая изменчивость кокциnellид Северной Киргизии, Энтомол. обозр., 35, 4.
- Майр Э., Линсли Э. и Юзингер Р., 1956. Методы и принципы зоологической систематики, Изд-во иностр. лит., М.
- Медведев С. И., 1949. Фауна СССР. 10, 3. Пластинчатоусые (Scarabaeidae), подсем. Rutelinae.—1951. Фауна СССР. 10, 1, ч. 1. Пластинчатоусые (Scarabaeidae), подсем. Melolontinae.—1952. Фауна СССР, 10, 2, ч. 2. Пластинчатоусые (Scarabaeidae), подсем. Melolontinae.
- Оглоблин Д. А., 1935. Фауна СССР. 26, 1. Листоеды (Galerucinae).
- Плавильщиков Н. Н., 1936. Фауна СССР. 21, ч. 1. Дровосеки (Cerambycidae).—1940. Фауна СССР. 22, ч. 2. Дровосеки (Cerambycidae).
- Рихтер А. А., 1949. Фауна СССР. 13, 2, ч. 2. Златки (Vuprestinae).—1952. Фауна СССР. 13, 4, ч. 4. Златки (Vuprestinae).
- Семенов-Тянь-Шанский А. П., 1910. Таксономические границы вида и его подразделений. Опыт точной категоризации систематических единиц, Зап. Акад. наук (8 сер.), 25, 1.—1923. Три новых вида семейства Coccinellidae (Coleoptera) из Азиатской России, Русск. энтомол. обозр., 18.
- Шванвич Б. Н., 1956. Color-pattern in Lepidoptera, Энтомол. обозр., 35, 3.
- Charin E., 1946. Review of the New World Species of *Hippodamia* Dejean (Coleoptera: Coccinellidae), *Smithson. Miscell. Collect.*, 106, 11.
- Dieke G., 1947. Lady-beetles of the Genus *Epilachna* (sens. lat.) in Asia, Europe, and Australia, *Ibidem*, 106, 15.
- Dobrschanski Th. G. 1926a. Über die Morphologie und systematische Stellung einiger Gattungen der Coccinellidae (tribus Hippodamiina), Zool. Anz., Bd. 69, 7/8.
- Mader L., 1935. Evidenz der paläarktischen Coccinelliden und ihrer Aberrationen in Wort und Bild, I Teil.—1955. Evidenz der paläarktischen Coccinelliden und ihrer Aberrationen in Wort und Bild., II. Teil. Entomol. Arbeiten, T. 3, Bd. 6.
- Winkler A., 1924—1932. *Catalogus Coleopterorum regionis palaearticae.*

REGULARITIES OF ABERRATIVE VARIABILITY OF ELYTRA PATTERN IN COLEOPTERA

N. N. FILIPPOV

Moscow

Summary

The paper represents many year work carried out by the author on aberrative variability of beetles. The author states that aberrative variability is a strictly regular phenomenon representing a certain deviation, intrinsic to a species from the so-called original form of the specific pattern. This form is based on the intrinsic to the species number, arrangement and connection between spots. Each species possesses a peculiar pattern characteristic of it. Specific pattern is a complex of aberrations intrinsic to a given species, while generic pattern is the whole combination of specific patterns within the range of a given genus. The reference of each specific pattern to the generic one is just as the inclusion of any aberration into the corresponding specific pattern. The rise of each aberration is due to certain regularities intrinsic to the species and is brought about by these regularities in their entity with the conditions of existence.

The presence of both specific and generic patterns allows to improve considerably the diagnostics of species and genera.

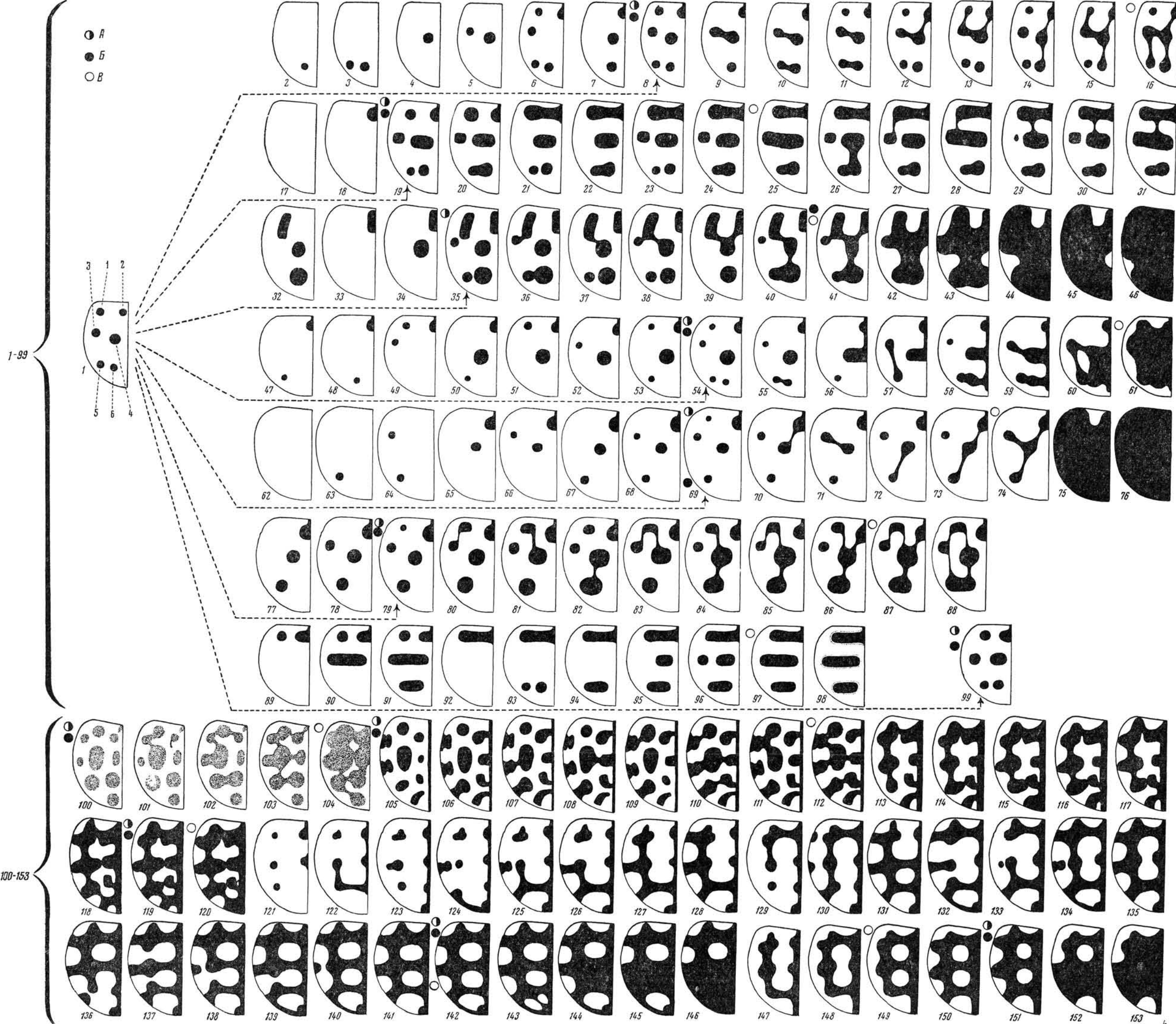


Рис. 1.

Фигура слева: 1-6—порядковые номера пятен на надкрыльях исходной формы рода. 1-99—*Coccinella* L.; 100-153—*Coccinula* Dobzh.; 1—исходная форма рода, 2-16—*C. 11-punctata* L., 17-31—*C. transversoguttata* Fald., 32-46—*C. hieroglyphica* L., 47-51—*C. 5-punctata* L., 62-76—*C. 7-punctata* L., 77-88—*C. distincta* Fald., 89-99—*C. trifasciata* L., 100-153—*Coccinula* Dobzh., 100-101—*C. elegantula* Ws., 105-120—*C. redimita* Ws., 105-112—subsp. *principalis* Ws., 113-120—subsp. *redimita* Ws., 121-146—*C. 14-pustulata* L., 147-153—*C. sinuatomarginata* Fald., А—тип количества и расположения пятен, Б—исходная форма, В—характеризующий рисунок

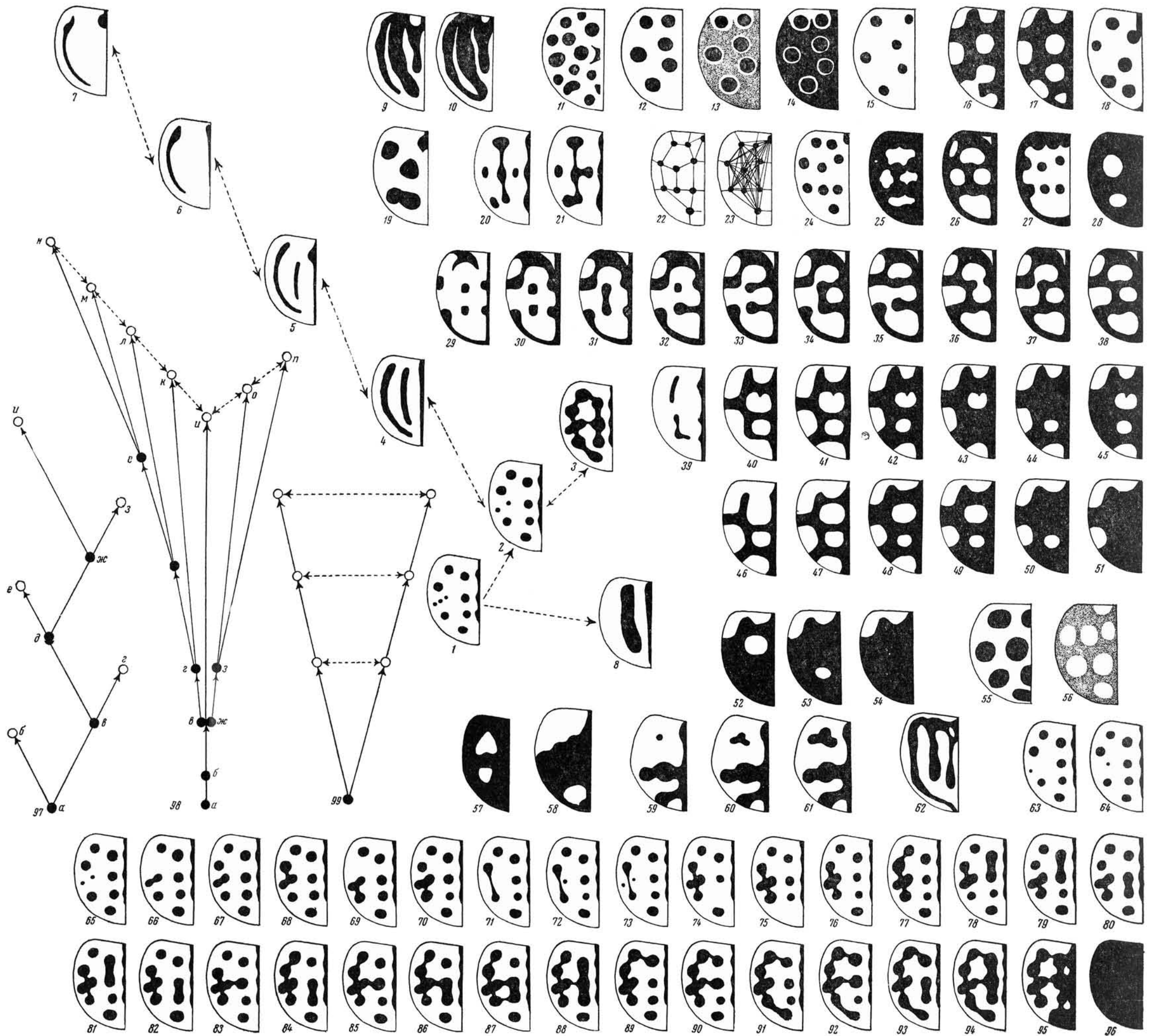


Рис. 2

1-8-развитие рисунков видов *Tyttaspis* Cr.: 1-исходная форма рода, 2-исходная форма *T. 16-punctata* L.; 3-9-характеризующие соединения; 3-*T. 16-punctata* L., 4-*T. phalerata* Costa, 5-*T. genistae* Woll., 6-*T. lineola* Gebl., 7-*T. weisei* Ryb., 8-*T. trilineata* Ws., 9-11-*Neomysia gebleri* Cr.; 11-15-*Epilachna* Redtb.: 11-E. 23-maculata Mtsch., 12-14-E. chrysomelina F.: 12-наиболее ослабленная форма, 13-абберация *reticulata* Ol., 14-абберация *limbicollis* Sic. (наиболее усиленная форма), 15-E. argus Geoffr., 16-18-Semiadalia Cr.: 16-17-S. schneideri Ws., 16-абберация *anticedisjuncta* N. F., 17-исходная форма, 18-S. aricalis Ws., 19-Miliziella turkestanica Sem. et Dobzh., 20-21-*Adalia conglomerata* L., 22-33-*Leis axyridis* Pall., 22-схема присущих виду соединений пятен, 23-схема соединения пятен с любым другим, 24-абберация группы *19-signata* Fald., 25-абберация группы *Faldermanni* N. F., 26-абберация группы *axyridis* Pall., 27-абберация группы *aulica* Fald., 28-абберация группы *spectabilis* Fald. 29-наиболее ослабленный рисунок аббераций группы *axyridis* Pall., 30-33-один из рядов аббераций группы *axyridis* Pall., 33-45-Synharmonia lyncea Ol., 33-41-subsp. lyncea Ol., 42-45-subsp. agnata Rosh., 46-54-S. oncina Ol., 46-48-subsp. oncina Ol., 49-54-subsp. addicta Mls., 55-56-Calvia Mls.: 55-C. 12-maculata Gebl., 56-C. 14-guttata L., 57-*Adalia ronina* Lew., 58-*Coccinula crotchi* Lew., 59-61-*Coccinella repanda* Thnb., 62-*Anatis ocellata* L., 63-96-*Tyttaspis 16-punctata* L.. 97-99-схемы развития рисунков: 97-схема последовательного развития рисунка *L. axyridis* Pall., а-исходная форма вида, б-абберация группы *19-signata* Fald., в-исходная форма группы *axyridis* Pall., г-абберация группы *Faldermanni* N. F., д-исходная форма группы *aulica* Fald., е-абберации группы *axyridis* Pall., ж-исходная форма группы *spectabilis* Fald., з-абберации группы *aulica* Fald., и-абберации группы *spectabilis* Fald., у-схема ступенчатого развития рисунка *Tyttaspis* Cr.: а-исходная форма рода, б-исходная форма *T. 16-punctata* L., в-исходная форма *T. phalerata* Costa, г-исходная форма *T. genistae* Woll., д-исходная форма *T. lineola* Gebl., е-исходная форма *T. weisei* Ryb., ж-исходная форма *T. trilineata* Ws., з-исходная форма *T. univittata* Hope, и-п-характеризующие соединения видов: и-*T. 16-punctata* L., к-*T. phalerata* Costa, л-*T. genistae* Woll., м-*T. lineola* Gebl.: н-*T. weisei* Ryb., о-*trilineata* Ws. п-*T. univittata* Hope, 99-схема простого расщепления рисунка