

На правах рукописи

Лабина
Евгения Сергеевна

**ЛИСТОБЛОШКИ СИБИРИ (НОМОРТЕРА: PSYLLINEA):
ФАУНА, СИСТЕМАТИКА, ЦИТОГЕНЕТИКА**

03.02.05 – энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Зоологическом институте РАН

Научные руководители:

доктор биологических наук, профессор, Кузнецова Валентина Григорьевна

доктор биологических наук, профессор, Кержнер Изяслав Моисеевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор, Нарчук Эмилия Петровна

доктор биологических наук, Гохман Владимир Евсеевич

Ведущая организация:

Санкт-Петербургский государственный университет

Защита диссертации состоится «24» мая 2011 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01 при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1, факс (812)328-4921

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан «__» _____ 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук

Овчинникова О. Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Подотряд листоблошки, или псиллиды (Homoptera: Psyllinea) включает более 3000 видов (Burckhardt, Kofler, 2004). Сибирь остается наименее изученным регионом России в отношении фауны Psyllinea: ранее по псиллидам этого обширного региона была опубликована лишь одна фаунистическая работа – «Homoptera окрестностей Иркутска» (Яковлев, 1891). Заметный вклад в изучение фауны псиллид бывшего СССР внесли Логинова (1960, 1964, 1979 и др.), Гегечкори (Гегечкори, 1984, 1985; Гегечкори, Логинова, 1990), Баева (1985) и Коновалова (1988), однако в их работах Сибирь не получила специального рассмотрения.

Система Psyllinea неоднократно подвергалась существенным модификациям (Беккер-Мигдисова, 1973; White, Hodkinson, 1985; Burckhardt, 1987a, 1987b, 1988), однако систематическое положение многих групп псиллид, вплоть до семейств, остается спорным. В связи с этим, необходимы были новые критерии для решения сложных таксономических вопросов. В ряде публикаций рассматривалась применимость для систематики псиллид особенностей кариотипа (Suomalainen, Halkka, 1963; Kuznetsova et al., 1995; Мачарашвили, Кузнецова, 1997; Maryańska-Nadachowska, 2002; Labina et al., 2007; Labina, 2008), спермиогенеза (Кузнецова и др., 1997; Лабина и др., 2007, 2008) и строения внутренних частей репродуктивной системы самцов (Klimaszewski et al., 1974, 1972; Głowacka et al., 1995; Лабина и др., 2007, 2008). Так, например, исходя из различий в строении семенников (число семенных фолликулов), Климашевский (Klimaszewski, 1974) выделил род *Tetrafollicula* (4 фолликула в каждом из парных семенников) из рода *Craspedolepta* Enderlein, 1921 (2 фолликула) и обосновал выделение рода *Cacopsylla* Ossiannilsson, 1970 (2 фолликула) из обширного рода *Psylla* Geoffroy, 1762 (4 фолликула) (Klimaszewski, 1972).

Псиллидам свойственно обоеполое размножение, однако у нескольких видов были описаны однополые (состоящие из самок) популяции (Гегечкори, 1985; Hodkinson, 2006; Nokkala et al., 2008; Labina et al., 2009). К настоящему времени только у одного вида, *Cacopsylla myrtilli* (W. Wagner, 1947), партеногенетическое размножение подтверждено цитогенетически: изучение однополой популяции из Финляндии показало, что составляющие ее самки триплоидны ($3n=36+XXX$) и размножаются путем апомиктического партеногенеза (Nokkala et al., 2008).

Цель и задачи исследования. Целью работы являлось изучение псиллид Сибири, включающее фаунистические, морфоанатомические,

цитогенетические и таксономические аспекты. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Сбор материала в нескольких регионах Сибири.
2. Выяснение видового состава псиллид Сибири на основе собственных сборов, материалов коллекций Зоологического института РАН, Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (г. Якутск) и Силезского университета (Польша, г. Катовице).
3. Составление определительных ключей для видов, родов и семейств псиллид Сибири.
4. Изучение кариотипов, внутреннего строения репродуктивной системы самцов и особенностей спермиогенеза псиллид Сибири.
5. Анализ возможностей использования перечисленных выше признаков в систематике подотряда Psyllinea.
6. Изучение половой структуры популяций псиллид Сибири, для которых известно партеногенетическое размножение (*Cacopsylla myrtilli* и *C. ledi* (Flor, 1961)).

Научная новизна. Впервые составлены фаунистические списки и определитель псиллид фауны Сибири. 28 видов и род *Euphyllura* Förster, 1848 указываются впервые для Сибири; 6 видов (*Craspedolepta costulata* Loginova, 1962, *C. medvedevi* Loginova, 1962, *C. radiosa* Loginova, 1972, *Euphyllura phillyreae* Förster, 1848, *Cacopsylla bidens* (Šulc, 1907), *Eryngiofaga hungarica* (Klimaszewski, 1968)) – впервые для фауны России. В определитель включено 138 видов из 20 родов Psyllidae (Aphalarinae, Arytaininae, Diaphorininae, Euphyllurinae, Liviinae, Paurocephalinae, Psyllinae) и Triozidae (Trioziinae). Проанализированы данные по географическому и ландшафтно-биотопическому распространению сибирских видов.

Впервые изучены кариотипы 29 видов, принадлежащих к 14 родам Psyllidae (Aphalarinae, Arytaininae, Diaphorininae, Euphyllurinae, Psyllinae, Spondylaspidinae, Strophingiinae) и Triozidae (Trioziinae). Данные для родов *Crastina* Loginova, 1964 и *Ligustrinia* Loginova, 1976 получены впервые.

Впервые изучено строение внутренних частей репродуктивной системы самцов 30 видов из 9 родов Psyllidae (Aphalarinae, Arytaininae, Diaphorininae, Euphyllurinae, Psyllinae, Strophingiinae) и Triozidae (Trioziinae). Данные для рода *Ligustrinia* получены впервые.

Впервые изучены особенности спермиогенеза у 35 видов из 15 родов Psyllidae (Aphalarinae, Arytaininae, Diaphorininae, Euphyllurinae, Psyllinae, Rhinocolinae, Spondylaspidinae, Strophingiinae) и Triozidae (Trioziinae). Данные для подсем. Rhinocolinae (роды *Agonosцена* Enderlein, 1914, *Rhinocola* Förster, 1848), Spondylaspidinae (*Ctenarytaina* Ferris et Klyver, 1932) и Strophingiinae (*Strophingia* Enderlein, 1914) и для родов

Livilla Curtis, 1836, *Arytaina* Förster, 1848 (Arytaininae), *Psyllopsis* Löw, 1879 (Diaphorininae) и *Trichohermes* Kirkaldy, 1904 (Trioziinae) получены впервые.

Для псиллид мировой фауны составлены сводные таблицы, включающие данные о кариотипах (число хромосом и механизм определения пола), строении семенников (число семенных фолликулов и топография сперматоцитов в фолликулах) и типах спермиогенеза (особенности формирования спермиев). Таблицы включают как ранее известные данные, так и данные, полученные в настоящем исследовании – всего 219 видов, 21 род, 6 семейств (Calophyidae, Carsidaridae, Homotomidae, Phacopterionidae, Psyllidae, Triozidae).

Теоретическая и практическая ценность работы. Псиллиды являются вредителями многих садово-огородных, посевных и орнаментальных культур (Логонова, 1972), поэтому их изучение имеет практическое значение.

Впервые составленный определитель псиллид Сибири является основой для научного определения псиллид и изучения локальных фаун.

Данные сравнительной цитогенетики и морфоанатомические признаки имеют существенное значение для выяснения родственных отношений таксонов разного ранга в семействах Psyllidae и Triozidae, представленных на территории Сибири, а также понимания положения этих семейств в общей системе подотряда Psyllinea. Эти данные имеют общебиологическое значение, иллюстрируя и раскрывая суть таких явлений как эволюция хромосомных чисел и хромосомных систем определения пола, формирование разных типов спермиогенеза, преобразования репродуктивной системы, бесполое размножение и его роль в эволюции насекомых.

Материалы диссертационной работы могут быть использованы в курсах лекций по энтомологии, генетике и общей биологии.

Апробация результатов. Результаты работы докладывались и обсуждались на IV Международной конференции по кариосистематике беспозвоночных животных «Карио-IV» (2006; Санкт-Петербург), 13-м съезде Русского энтомологического общества (2007; Краснодар) и отчетной сессии Зоологического института РАН за 2007 год (2008; Санкт-Петербург).

Публикация и апробация результатов. По теме диссертации опубликованы 10 научных работ, в том числе 5 в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация (242 стр.) состоит из введения, 3-х глав, выводов, списка литературы (18 стр.), включающего 201 работу, в том числе 134 на иностранных языках. Основная часть

включает определитель псиллид Сибири и иллюстрации (рисунки к определителю, рисунки и фотографии репродуктивной системы самцов, микрофотографии кариотипов и спермиев, карты распространения).

Благодарности. Приношу глубокую благодарность моим научным руководителям И.М. Кержнеру и В.Г. Кузнецовой за неоценимую помощь в подготовке аспирантской работы; сотрудникам лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН, особенно А.Ф. Емельянову за помощь в подготовке зоогеографических разделов, а также В.А. Гнездилову и другим коллегам, собиравшим для меня материал в различных регионах; А. Марьянской-Надаховской (A. Maryńska-Nadachowska) за предоставление возможности проведения исследований в Институте систематики и эволюции животных ПАН (Краков) и ценную помощь в освоении некоторых методик; С. Ноккала (S. Nokkala) (Университет Турку) за консультацию и предоставление материалов для цитогенетических исследований; Й. Дрохойовской (J. Drohojowska) (Силезский университет, Катовице) за предоставление возможности изучения коллекций Силезского университета; Н.Н. Винокурову за предоставление для исследования материалов Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (г. Якутск); О.Н. Котенко и Е. Радченковой (СПбГУ) за сбор материала в Карелии; А.Г. Бугрову (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск) за помощь в организации экспедиции в Чемальский р-н Республики Алтай, Р. Даниелссону (R. Danielsson) (Университет Лунда) и V. Rinne (Зоологический музей, Хельсинки) за предоставление информации о коллекциях псиллид университетов Лунда и Турку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы. Глава состоит из 6 разделов.

1.1. Общая морфология и систематика псиллид. В этом разделе сделан обзор особенностей морфологии псиллид, рассматриваются признаки, на основе которых составлен определитель, и указывается их значение для систематики. Обсуждаются систематическое положение подотряда, его подразделение на семейства и результаты филогенетических исследований *Psyllinea*.

1.2. Образ жизни псиллид. В разделе приводятся оригинальные таблицы, в которых сведены воедино данные по трофической специализации и жизненным циклам псиллид Сибири; на их основе сделаны некоторые обобщения. Дается обзор данных по репродуктивным стратегиям псиллид (особое рассмотрение получает преимущественно партеногенетический вид *Cacopsylla myrtilli*) и краткий обзор индивидуального развития псиллид с описанием яиц и нимф.

1.3. Строение внутренних частей репродуктивной системы и спермиогенез псиллид. В разделе излагаются данные по внутреннему строению репродуктивной системы самцов и спермиогенезу, обсуждаются признаки репродуктивной системы, используемые в систематике (число семенных фолликулов, топография сперматоцитов в фолликулах), дается описание двух известных у псиллид типов спермиогенеза.

1.4. Цитогенетика и кариосистематика псиллид. В разделе рассматривается распространение у насекомых в целом голокинетических хромосом и обсуждаются их отличия от хромосом моноцентрического типа. Приводятся данные о хромосомных числах, хромосомных механизмах определения пола, количестве, распределении и молекулярном составе конститутивного гетерохроматина в хромосомах псиллид. Показано, что модальный кариотип псиллид включает $2n=24+XX/X0$ (♀/♂). Описывается единственный известный у псиллид случай полиплоидии: триплоидные популяции *Cacopsylla myrtilli* ($3n=36+XXX$).

1.5. География Сибири и 1.6. Происхождение флоры Сибири в связи с формированием фауны псиллид региона. В этих разделах описывается зоогеографическое районирование Сибири по Емельянову (1974) и Крыжановскому (2002) и обсуждается происхождение флоры Сибири в связи с формированием фауны псиллид региона.

1.7. История изучения псиллид Сибири. В разделе обсуждаются имеющиеся в литературе сведения по этому вопросу; показано, что они малочисленны и фрагментарны.

Глава 2. Материал и методы.

Таксономическая часть работы основана на коллекциях Зоологического института РАН и моих сборах в 2006-2007 гг. в Республике Алтай и Иркутской области (всего около 500 серий, более 500 морфологических препаратов псиллид из указанных регионов).

Материалы для цитогенетических и морфоанатомических исследований собраны мною в Республике Алтай, Иркутской области, Приморском крае и Мурманской области; А. Марьянской-Надаховской в Италии, Испании и Португалии; В.Г. Кузнецовой в Португалии (о. Мадейра) и Республике Карелия; С. Ноккала в Финляндии и Швеции. Приготовлено и проанализировано более 400 постоянных хромосомных препаратов. Внутреннее строение половой системы изучено более чем у 300 самцов.

Сбор псиллид производился с помощью энтомологического сачка. Материал для цитогенетических и морфоанатомических исследований фиксировался в смеси 96° спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1).

Постоянные морфологические препараты приготавливались по методике Логиновой (1964).

Для изучения репродуктивной системы самцов применялся метод ручного анатомирования и последующего зарисовывания отдельных структур с помощью бинокулярного светового микроскопа ЛОМО.

При приготовлении цитологических препаратов использовалась техника «сухого льда» (Conger, Fairchild, 1953). Хромосомы окрашивались по методу Shiff/Giemsa (окраска по Фельгену с дополнительным окрашиванием красителем Гимзы; Grozeva, Nokkala, 1997). Применялись некоторые методики дифференциального окрашивания хромосом: С-бэндинг для выявления количества и распределения конститутивного гетерохроматина (С-блоки, или С-бэнды) и окраска ДНК-специфичными флуоресцентными красителями СМА₃ (антибиотик хромомицин А3) и DAPI (4',6-diamidino-2-phenylidole) для выяснения обогащенности гетерохроматина ГЦ и АТ парами нуклеотидов, соответственно.

Глава 3. Результаты и обсуждение. Глава состоит из 6 разделов; в них представлены оригинальные данные по фауне и зонально-ландшафтному распределению псиллид Сибири, морфоанатомическим (строение внутренних частей репродуктивной системы самцов) и цитогенетическим (число хромосом, хромосомный механизм определения пола, структура кариотипа) характеристикам и особенностям спермиогенеза видов этого региона. В главе суммированы (представлены в виде таблиц) все данные по перечисленным выше характеристикам для псиллид в целом.

3.1. Фауна псиллид Сибири. При обсуждении зонально-ландшафтного распределения сибирских видов отмечается, что в тундровой зоне преобладают виды родов *Cacopsylla* Ossiannilsson, 1970, *Psylla* Geoffroy, 1762, *Bactericera* Puton, 1876, *Trioza* Förster, 1848 и *Aphalara* Förster, 1848, питающиеся на представителях семейств Salicaceae (*Cacopsylla* и *Bactericera*), Betulaceae (*Psylla*), Ericaceae (*Cacopsylla*) и Polygonaceae (*Aphalara*), что соответствует данным по фауне псиллид тундры других регионов (Hodkinson, 1980a, b; Ossiannilsson, 1992). Также в тундровой зоне Сибири обнаружен ряд видов, трофические связи которых не характерны для тундровой фауны псиллид из других регионов: *Craspedolepta sonchi* (Förster, 1848) (*Sonchus* sp. и *Leontodon* sp.); *Trioza abdominalis* Flor, 1861 (различные хозяева из сем. Asteraceae и Rosaceae); *Tetrafollicula lineolata* (Loginova, 1962) (*Artemisia* spp.); *Cacopsylla bidens* (Šulc, 1907) (*Pyrus* spp.).

Фауна псиллид таежной зоны Сибири более богата, в ней представлены практически все широко распространенные

палеарктические роды, однако тайга Сибири обеднена по сравнению с сопредельными регионами, поскольку на ее территорию не заходят такие широко распространенные роды как *Strophingia* Enderlein, 1914, *Rhinocola* Förster, 1848 и *Psyllopsis* Löw, 1879. Также не заходят в Сибирь роды, свойственные бореальному поясу Дальнего востока: *Anomoneura* Schwarz, 1896, *Ligustrinia* Loginova, 1973 и *Epheloscyta* Loginova, 1976, равно как и тропический род *Caillardia* Bergevin, 1931, широко заходящий на Дальний Восток.

В южных областях Сибири большое значение имеет степной элемент фауны псиллид, разделяемый с Казахстаном, Средней Азией и Монголией. Его основу составляют представители родов *Craspedolepta* Enderlein, 1921, тропически связанные с польнями (*Artemisia* spp.), и *Cyamophila* Loginova, 1976, которые на территории Азии замещают представителей подсем. *Arytaininae*, распространенных в Средиземноморье (роды *Arytaina* Förster, 1848, *Arytainilla* Loginova, 1972 и *Livilla* Curtis, 1836). Также в регионах Сибири, принадлежащих к Скифской области, отмечены степные виды *Crastina myricariae* Loginova, 1964, *C. montana* Loginova, 1964, *Eumetoecus kochiae* (Horváth, 1897), *Eurotica distincta* Loginova, 1960 и пустынные виды *Caillardia anabasis* Loginova, 1960 и *Rhodochlanis salicorniae* Klimaszewski, 1961.

Классификация ареалов псиллид Сибири разработана согласно Емельянову (1974). Зоогеографический анализ подтвердил, что Сибирь обладает крайне низким процентом эндемизма псиллид. Здесь выявлено лишь четыре исключительно сибирских вида: отмеченный лишь для Центральной Якутии *Psylla kotejai* (Drohojowska et Klimaszewski, 2006), байкальские *Craspedolepta recta* Loginova, 1966 (Читинская обл.) и *C. zerihini* Klimaszewski, 1983 (Иркутская обл.), а также *C. discifera* Loginova, 1962, отмеченный для Алтая и Центральной Якутии.

Более половины (80 из 138) сибирских видов характеризуются широкими ареалами, захватывающими территорию нескольких секторов и областей; подавляющее большинство этих видов распространены голарктически (11) и транспалеарктически (49), то есть, от Атлантики до Тихого океана.

Значительно меньше видов имеют ареалы, ограниченные внутренними областями континента, причем большинство из них составляют панконтинентальные виды (8). Более удаленных от побережья океанов эвриконтинентальных видов значительно меньше (3), и, наконец, достаточно широким распространением в пределах континентальных секторов характеризуется только *Rhodochlanis salicorniae*. Из 138 сибирских видов только *Cacopsylla mali* (Schmidberger, 1836) обладает распространением, близким к космополитическому. Ширина ареала этого вида связана с синантропностью, поскольку он является вредителем широко распространенной плодовой культуры (*Malus* spp.). Будучи широко распространенным в Палеарктике, в Неарктике этот вид отмечен в Канаде, а в пределах Южного полушария – в Австралии.

Лишь один сибирский вид, *Craspedolepta zerihini* Klimaszewski, 1983, обладает гипербореальным ареалом; его распространение ограничивается Тунгусской подпровинцией.

Относительно велика доля степных видов, распространенных в пределах

Скифской области (31 вид). Из их числа 8 видов встречаются как в Западно-Скифской, так и в Восточно-Скифской подобластях. Количество видов, отмеченных только для Восточно-Скифской подобласти (18), значительно превышает таковое для Западно-Скифской подобласти (5).

Велико также количество видов, которые, помимо Скифской области, заходят в Сетийскую область (19 видов). Большинство скифско-сетийских видов характеризуются широким распространением в пределах Скифской области (15); лишь *Craspedolepta linosiridis* и *Bactericera melanoparia* не заходят в Восточную подобласть, а *Tetrafollicula terminata* и *Camarotoscena bianchii* – в Западную. В пределах Сетийской области 6 видов заходят как в Ирано-Туранскую, так и в Центральноазиатскую подобласти, но большинство (13 видов) ограничены Ирано-Туранской подобластью.

Три вида обладают дизъюнктивными ареалами. *Cacopsylla amabilis* (Ossiannilsson, 1975) и *C. sibirica* (Loginova, 1966), отмеченные в Восточно-Скифской подобласти, встречаются также в Северопацифической (Командоро-Алеутская и Курило-Камчатская подпровинции) (*C. amabilis*) и в Гиперборейской (Анадырская провинция) (*C. sibirica*) областях. Однако ареалы этих двух видов, несмотря на принадлежность к разным областям, довольно компактны, в то время как *Eryngiofaga refuga* (Loginova, 1966) отмечен для географически разобщенных регионов: Неморальной области (Восточноевропейская подобласть) и Западно-Скифской подобласти (Восточно-Казахстанская провинция).

Таким образом, основу фауны Сибири составляют голарктические и трансевразийские виды; также она испытывает большое влияние со стороны Скифской области (Средней Азии и Казахстана, а также Монголии) и в несколько меньшей степени – Дальнего Востока.

3.2. Строение внутренней репродуктивной системы самцов.

3.2.1. Семенники. Для систематики псиллид наиболее информативным является число фолликулов (семенных трубочек) в семеннике самца (Klimaszewski et al., 1974, 1972; Głowacka et al., 1995; Labina, 2007, 2008). Число фолликулов у псиллид варьирует от одного до пяти (в каждом из парных семенников), этот признак стабилен на видовом уровне и по нему отличаются таксоны высокого ранга (Głowacka et al., 1995). Для псиллид наиболее характерным (модальным) является число 2, что было подтверждено и нашими исследованиями: из 30 изученных видов (26 – Psyllidae и 3 – Triozidae), у 21 вида самцы имеют 2 фолликула в каждом семеннике, у 6 видов – 4 фолликула и у одного вида, *Trichohermes walkeri* (Förster, 1848) – 3 фолликула.

Особое внимание было уделено видам (6 видов Psyllidae и 1 Triozidae) с числом фолликулов, отклоняющимся от модального. В подсемействе Aphalarinae (Psyllidae) до наших исследований был известен только один вид, *Craspedolepta omissa* W. Wagner, 1944, у которого семенники состоят из 4-х фолликулов. Так как все другие изученные в этом отношении виды Aphalarinae (из родов *Aphalara* и *Craspedolepta*) имели семенники с двумя фолликулами, Климашевский (Klimaszewski et al., 1974) выделил монотипический род *Tetrafollicula* Klimaszewski, 1974.

В нашем исследовании, семенники с 4-мя фолликулами были обнаружены также у *Craspedolepta terminata* Loginova, 1962 и *C. lineolata* Loginova, 1962. У 9-ти других изученных нами видов этого большого рода семенники состоят из 2-х фолликулов. Так как *C. terminata* и *C. lineolata* сходны не только по строению семенников, но также и по ряду признаков внешней морфологии (бесцветные передние крылья, строение параметров), их предлагается включить в род *Tetrafollicula*.

В подсемействе Agytaininae, род *Syamophila* выделяется тем, что в его составе одни виды имеют 2 фолликула в семеннике, в то время как другие – 4 (Głowacka et al., 1995, Кузнецова и др., 1997). Из изученных в нашей работе видов этого рода, *C. glycyrrhizae* (Becker, 1864) относится к первой группе видов (2 фолликула), а *C. appendiculata* (Klimaszewski, 1962) – ко второй (4 фолликула). Следует отметить, что для популяции *C. glycyrrhizae* из Грузии ранее указывалось число 4 (Кузнецова и др., 1997). Можно предположить, что отличие в числе фолликулов между этой популяцией и изученной нами популяцией из Республики Алтай связано с тем, что одна из них представляет собой новый для науки вид.

Если рассматривать два фолликула (у *C. caraganae* (Loginova, 1964), *C. coluteae* (Bajeva, 1966), *C. prohaskai* (Priesner, 1927) и *C. glycyrrhizae* с Алтая) как исходное состояние семенников в этом роде (и, по-видимому, у псиллид в целом; Głowacka et al., 1995), следует сделать вывод, что виды с удвоенным количеством семенных фолликулов (*C. appendiculata*, *C. cinnamomea* (Gegechkori, 1990), *C. fabra* (Loginova, 1964) и *C. glycyrrhizae* из Грузии) представляют собой обособленную группу в пределах рода *Syamophila*. Однако отличительные морфологические признаки этой группы еще не выявлены.

В роде *Diaphorina* Löw, 1879 (Diaphorininae) изучено 9 видов (Głowacka et al., 1995; Maryańska-Nadachowska et al., 2001; Maryańska-Nadachowska, Głowacka, 2005; данные автора), все они характеризуются семенниками, состоящими из 2 фолликулов. Исключение составляет изученный нами *D. putonii* Löw, 1879, у которого семенники состоят из 4 фолликулов. Следует отметить в этой связи, что в отличие от других изученных видов *Diaphorina*, имеющих центр распространения в Африке, *D. putonii* характеризуется западнопалеарктическим ареалом.

В подсемействе Euphyllurinae данные имеются для родов *Euphyllura* (изучено 3 вида; (Głowacka, 1983; Maryańska-Nadachowska, Głowacka, 2005)) и монотипического рода *Ligustrinia* Loginova, 1967 (данные автора). У всех представителей первого рода семенники состоят из 2-х фолликулов, в то время как у *L. herculeana* Loginova, 1967 – из 4-х. В отличие от рода *Euphyllura*, центр распространения которого находится в Средиземноморье, род *Ligustrinia* не выходит за пределы юга Дальнего

Востока. Можно высказать предположение, что характер распространения и строение семенников указывают на обособленность этого рода в подсемействе Euphyllurinae.

Род *Cacopsylla* (Psyllinae), наиболее крупный род Psyllinea в целом, был выделен из рода *Psylla* по ряду морфологических признаков, в том числе по строению семенников: для *Cacopsylla* характерно модальное число фолликулов (2), в то время как для *Psylla* – удвоенное (4) (Ossiannilsson, 1970; Klimaszewski et al., 1972). Позже, однако, в роде *Cacopsylla* был выявлен вид *C. ledi* (Flor, 1961), у которого семенники состоят из 4-х фолликулов (Kuznetsova et al., 1997). В ходе нашего исследования был обнаружен еще один вид с 4-мя фолликулами, *C. myrtilli*. Этот вид очень сходен с *C. ledi* по целому ряду других признаков (внешняя морфология, пищевая специализация, склонность к партеногенетическому размножению). В результате сравнительного морфоанатомического, цитогенетического и молекулярного (секвенирование фрагмента длиной 700 пар нуклеотидов митохондриального гена *COI*) изучения разных популяций *C. ledi* и *C. myrtilli* нами был выявлен новый вид *Cacopsylla* sp. Этот вид (изучена бисексуальная популяция из южной Польши) питается на *Vaccinium myrtillus* (как *C. myrtilli*), но по признакам внешней морфологии более близок *C. ledi*. Однако, в отличие от этих видов, у *Cacopsylla* sp. семенники состоят из 2-х фолликулов. Предполагается, что *Cacopsylla* sp. сохраняет плезиоморфное состояние семенников, а удвоенное число фолликулов (равно как способность к партеногенетическому размножению) является синапоморфией *C. ledi* и *C. myrtilli*.

Совершенно очевидно, что для семейств Psyllidae и Triozidae наиболее характерны семенники, состоящие из двух фолликулов. Однако изученные представители подсемейств Pachypsyllinae, Rhinocolinae и Spondyliaepidinae имеют семенники с одним фолликулом (Głowacka, 1975, 1983; Głowacka et al., 1995; Maryńska-Nadachowska, Yang, 1997; Maryńska-Nadachowska et al., 2001). Близость Rhinocolinae и Spondyliaepidinae и их обособленность от других подсемейств Psyllidae подтверждается также низкими хромосомными числами ($2n=7-13$ против модального $2n=25$) и особенностями спермиогенеза (см. ниже). Из более мелких семейств, Calophyidae характеризуется модальным числом фолликулов; у Phacopteronidae и Homopteridae число фолликулов выше (4-5). У Carsidaridae, подсемейство Mastigimatiniae, считающееся более архаичным (Беккер-Мигдисова, 1973), сохраняет исходное строение семенников (2 фолликула), в то время как более продвинутому подсемейству Carsidarinae свойственны семенники, состоящие из одного фолликула.

Таким образом, отклонение от эволюционно исходного строения семенников (с 2-мя фолликулами) чаще характеризует отдельные роды, например, *Baeopelma* Enderlein, 1926, *Psylla* (Psyllinae), *Tetrafollicula* (Aphalarinae), *Ligustrinia* (Euphyllurinae), *Trichohermes* (Trioizinae); в некоторых случаях отклоняющееся число фолликулов характеризует подсемейства (Pachypsyllinae, Rhinocolinae, Spondyliaepidinae), редко – отдельные виды (*Cacopsylla myrtilli*, *C. ledi*, *Diaphorina putonii*, *Cyamophila appendiculata*, *C. cinnamomea*, *C. fabra*, *C. glycyrrhizae*).

3.2.2. Топография сперматоцитов в фолликуле. У псиллид сперматоциты в фолликулах чаще располагаются в один ряд, но у некоторых видов (иногда надвидовых таксонов) в два и большее число рядов (Głowacka et al., 1995). У абсолютного большинства видов настоящего исследования сперматоциты располагаются в один ряд. У *Strophingia arborea* Loginova, 1976 (Strophingiinae) семенники состоят из одного фолликула, который раздвоен у вершины, при этом у основания фолликула сперматоциты располагаются в два ряда, а в вершинных частях – в один ряд. У близкого вида *S. fallax* Loginova, 1976 каждый семенник состоит из двух фолликулов, которые, однако, иногда срастаются у основания; сперматоциты в общем основании располагаются в два ряда, а в свободных вершинах – в один ряд. Хотя данных о корреляции между числом фолликулов и топографией сперматоцитов в семеннике еще недостаточно, уменьшение числа фолликулов можно интерпретировать как проявление закономерной олигомеризации числа гомологичных органов, выполняющих одну и ту же функцию, сопровождающейся усилением их эффективности (закон Догеля, 1936).

3.3. Особенности спермиогенеза в разных группах псиллид. До нашего исследования у псиллид были известны два типа спермиогенеза, приводящих к формированию разных типов спермиев, выявляемых на светомикроскопическом уровне и условно названных «однойдерными» и «двухдерными» (Кузнецова и др., 1997). Нами обнаружены еще два типа спермиев и предлагаются наименования как для новых, так и для известных ранее типов спермиогенеза: «псиллинный», «афаларинный», «риноколинный» и «спондилиаспидинный». Предлагаемые наименования соответствуют названиям наиболее крупных групп, для которых они характерны. В диссертации приводятся детальные описания всех четырех типов, проиллюстрированные оригинальными микрофотографиями.

При формировании «псиллинных» (по старой терминологии – «однойдерных») спермиев, хроматин концентрируется в латеральной части ядра сперматиды в виде округлой глыбки. После появления жгутика тело сперматиды начинает вытягиваться с образованием двух «хвостов», в

которые заходят выросты ядра. Головка спермия удлиняется, приобретая веретеновидную форму, а глыбка хроматина уплощается, приобретая форму диска. Далее головка спермия постепенно уменьшается, отростки ядра удлиняются, глыбка хромосомного материала мигрирует в один из них, постепенно утончаясь до нитевидной формы. В дальнейшем выросты ядра удлиняются еще больше, головка спермия становится незаметной. «Псиллинный» тип спермиогенеза обнаружен у всех изученных представителей Triozidae (Trioziinae), а в пределах Psyllidae – у всех Psyllinae и Atytaininae, а также у *Diaphorina putonii* (Diaphorinini, Diaphorininae) и *Ligustrinia herculeana* (Euphyllurinae). «Риноколинный» тип на первых этапах развития спермия напоминает «псиллинный». Хроматин сначала концентрируется в виде округлой глыбки в латеральной части ядра, а затем, при появлении отростков тела спермия и ядра, глыбка уплощается, приобретая дисковидную форму. Далее, однако, хроматин не мигрирует в удлиняющиеся отростки ядра, а остается в головке спермия, которая сохраняет округлую форму и крупные размеры. Когда отростки тела спермия удлиняются, хроматин мигрирует в один из них, образуя длинный тяж на значительном протяжении отростка (у «псиллинных» спермиев хроматин конденсируется в вершине отростка). Этот тип спермиогенеза выявлен нами у *Rhinocola aceris* (Linnaeus, 1758) из подсемейства Rinocolinae. Хотя данные для других представителей подсемейства пока отсутствуют, высказано предположение, что этот тип спермиогенеза является отличительным признаком группы в целом. В этой связи следует отметить, что обособленность подсемейства Rinocolinae от групп с «псиллинными» спермиями подтверждается также данными молекулярного анализа (Ouvgard, 2002; см. ниже).

«Афаларинные» (по старой терминологии – «двухядерные») спермии резко отличаются от «псиллинных» (и «риноколинных») на всех этапах их формирования. Хроматин сперматиды разделяется на две приблизительно равные части, концентрируясь в латеральных частях ядра в виде двух округлых глыбок. После формирования отростков ядра в них мигрирует хромосомный материал, распадаясь на отдельные гиперспирализованные хромосомы, которые распределяются по всей длине отростков. На более позднем этапе хромосомы деконденсируются, приобретая форму тонких тяжей; их количество соответствует гаплоидному числу конкретного вида. «Афаларинный» тип спермиогенеза встречается только в пределах Psyllidae и характеризует всех изученных представителей подсемейств Aphalarinae и Strophingiinae, а также *Psyllopsis fraxinicola* (Förster, 1848) (Psyllopseini, Diaphorininae).

«Спондилиаспидинный» тип спермиогенеза выявлен нами у *Stenartytaina eucalypti* (Maskell, 1890) из подсемейства Spondyliaspidae. В этом случае, начальные этапы развития спермиев сходны с таковыми при «афаларинном» типе спермиогенеза: хромосомный материал разделяется на две части, располагающиеся в противоположных участках ядра. При появлении отростков тела спермия глыбки хроматина мигрируют в них, распределяясь по всей длине. В отличие от всех других групп, у *S. eucalypti* отростки тела зрелых спермиев не достигают большой длины, а головка, напротив, сохраняет значительный размер и округлую форму.

Анализ распространения четырех типов спермиогенеза показывает однообразие состояния этого признака в крупных группах ранга семейства и подсемейства. Исключением является подсемейство Diaphorininae, в котором трибе Diaphorinini свойственны «псиллинные» спермии, а трибе Psyllopseini – «афаларинные». Эти группы отличаются также по кариотипам (см. раздел 3.4.), что свидетельствует о необходимости ревизии подсемейства Diaphorininae.

Полученные в нашей работе данные по спермиогенезу находятся в хорошем соответствии с результатами морфологического и молекулярно-филогенетического исследования псиллид, недавно опубликованными Увраром (Ouvrard, 2002). В его работе филогенетическое дерево Psyllinea распадается на два крупных ствола. Один из них образуют семейство Triozidae и два подсемейства Psyllidae – Psyllinae и Argytaininae. Другую ветвь составляют прочие Psyllidae: подсемейства Aphalarinae, Euphyllurinae (род *Euphyllura*), Rhinocolinae и Spondyliaspidae, и триба Psyllopseini из подсемейства Diaphorininae. Эти клады поддерживаются и нашими данными по спермиогенезу: для первой характерны «псиллинные» спермии, а для второй – «афаларинные» спермии (рис. 1). Единственное исключение представляет *Ligustrinia herculeana* из подсемейства Euphyllurinae. Этот вид обладает спермиями «псиллинного» типа, то есть по этому признаку близок к кладе, образованной таксонами Triozidae, Psyllinae и Argytaininae. В то же время в схеме Уврара род *Euphyllura* из того же подсемейства отнесен к группе, включающей Aphalarinae, Rhinocolinae и Spondyliaspidae. Можно предположить, что род *Ligustrinia* не относится к подсемейству Euphyllurinae, на что указывают также выявленные нами отличия в структуре семенников между *Ligustrinia herculeana* и видами рода *Euphyllura* (раздел 3.2).

Анализ распределения типов спермиогенеза в разных таксонах псиллид позволяет высказать предположение, что «псиллинные» спермии являются апоморфией подотряда Psyllinea в целом; «афаларинный» тип спермиогенеза является апоморфией группы таксонов, включающей подсемейства Aphalarinae, Euphyllurinae, Rhinocolinae и Spondyliaspidae

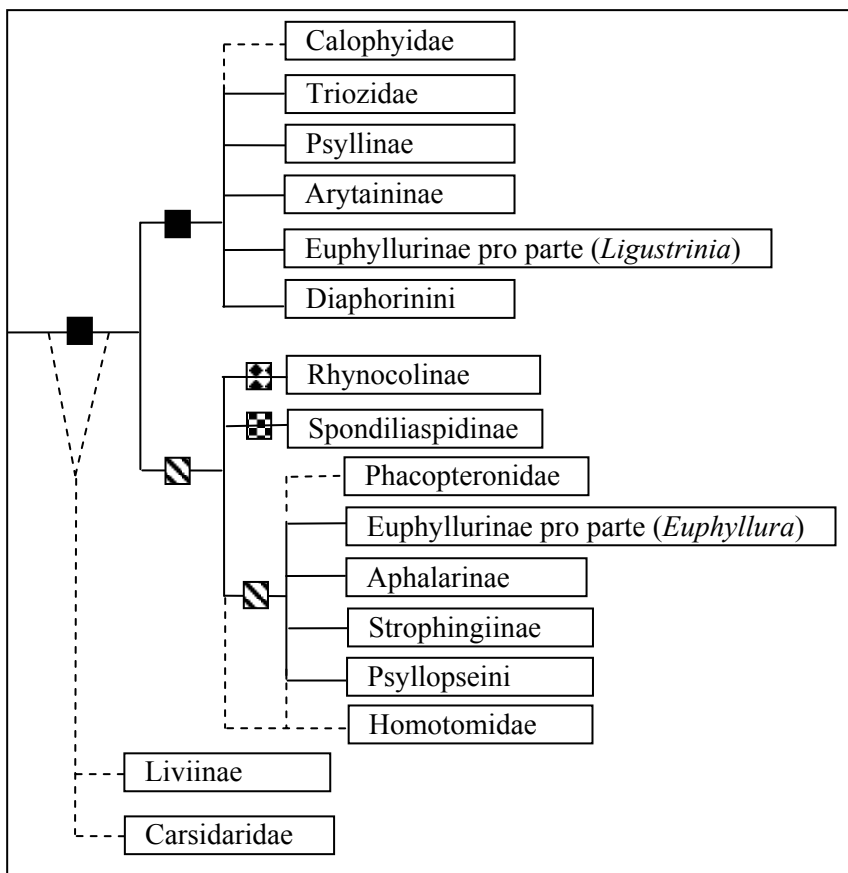


Рис. 1. Филогенетическая схема Psyllinea, построенная на основе признака «тип спермиогенеза». Пунктиром обозначены связи групп, для которых данные отсутствуют; их положение на схеме дано по Уврару (Ouvrard, 2002),

- - «псиллинные» спермии
- ▨ - «афаларинные» спермии
- ⊠ - «риноколинные» спермии
- ▣ - «спондилиаспидинные» спермии

(типы спермиогенеза, характерные для двух последних подсемейств, рассматриваются как модификации «афаларинного») и трибу Psyllopeini из семейства Diaphorininae. Итак, наши данные и данные Уврара (Ouvrard, 2002) указывают на необходимость ревизии самого крупного семейства псиллид Psyllidae с привлечением всего спектра традиционных и «нетрадиционных» признаков.

На схеме (рис. 1), отражающей распределение типов спермиогенеза в разных таксонах псиллид, группы Spondylaspidinae и Rhinocolinae занимают обособленное положение как в семействе Psyllidae, так и среди таксонов ветви с «афаларинными» спермиями. Специфические «спондилиаспидинный» и «риноколинный» типы спермиогенеза, обнаруженные у *Tenartytaina eucalypti* и *Rhinocola aceris* соответственно, возможно, являются апоморфиями Rhinocolinae и Spondylaspidinae в целом. Следует отметить, что эти группы характеризуются также относительно низкими хромосомными числами: $2n=8-12$ у Spondylaspidinae и $2n=12-14$ у Rhinocolinae. С учетом этих особенностей, подсемейства Rhinocolinae и Spondylaspidinae заслуживают статуса самостоятельных семейств.

3.4. Кариотипы псиллид семейств Psyllidae и Triozidae. В разделе приводятся описания кариотипов 31 одного вида, 29 из которых изучены впервые, а для 2 видов получены данные, отличающиеся от известных ранее. У 26 видов выявлен модальный кариотип $2n=24+XX/X0$, чем подтверждается высокий уровень консервативности хромосомного числа у псиллид в целом.

Отклоняющиеся (от модального) кариотипы обнаружены у *Arytainilla spartiophila* (Förster, 1848), *Craspedolepta villosa* (Loginova, 1962), *Crastina myricariae* (Loginova, 1964) (Psyllidae) и *Bactericera nigricornis* (Förster, 1848) (Triozidae).

Кариотип *A. spartiophila* и *C. villosa* включает $2n=22+XX/X0$. Для подсемейств Agytaininae и Aphalarinae, к которым относятся эти виды, такой кариотип указывается впервые. В каждой из этих групп он мог возникнуть путем слияния пары небольших аутосом (на что указывает отсутствие в производных кариотипах крупных аутосом) в анцестральном кариотипе с $2n=24+XX/X0$.

У *B. nigricornis* (Trioziinae) и *C. myricariae* (Aphalarinae), имеющих вторичную систему определения пола XX/XY, сохраняется модальное число аутосом 24. У Aphalarinae такой кариотип ранее известен не был. В роде *Bactericera* система XY была описана также у *B. curvatineris* (Förster, 1848), *B. nigricornis* (Förster, 1848) *B. salicivora* (Reuter, 1876) и *B. striola* (Flor, 1961) (Kuznetsova et al., 1997; Maryańska-Nadachowska et al., 2001; данные автора). У других изученных видов, *B. acutipennis* (Zetterstedt,

1828), *B. femoralis* (Förster, 1848), *B. maura* (Förster, 1848) и *B. reuteri* (Šulc, 1913), пол определяется классической системой XX/X0 (Kuznetsova et al., 1995; Maryańska-Nadachowska et al., 1993; Maryańska-Nadachowska, Głowacka, 1997). Мы полагаем, что Y хромосома *B. nigricornis* могла возникнуть из В-хромосомы, как это ранее было показано для других представителей рода *Bactericera* (Nokkala et al., 2000).

По литературным данным, у 6 изученных видов рода *Livilla* (Arytaininae) $2n=24+XX/X0$ и только *L. radiata* (Förster, 1848) имеет $2n=20+XX/X0$ (Maryańska-Nadachowska, 2002). Однако, по нашим данным, *L. radiata* имеет $2n=24+XX/X0$, то есть этот вид не отличается по кариотипу от других видов *Livilla*.

Нами был переисследован кариотип *Ctenarytaina eucalypti* (Spondylaspidinae, Psyllidae). По литературным данным (Maryańska-Nadachowska et al., 1992a), этот вид имеет $2n=20+XX/X0$, что отличает его от 17 других изученных видов (11 родов) подсемейства Spondylaspidinae, для которого характерны низкие хромосомные числа ($2n=8, 10, 12$). Мы показали, что *C. eucalypti* имеет $2n=10+XX/X0$, подтвердив, таким образом, что малохромосомные кариотипы представляют собой надежную апоморфию Spondylaspidinae (Labina et al., 2007).

В кариотипах псиллид аутосомы, независимо от их числа, чаще образуют плавно убывающий размерный ряд. Заметные отличия между видами наблюдаются, однако, в величине X-хромосомы. В большинстве случаев она близка по величине к группе крупных или мелких аутосом, но у некоторых видов (*Diaphorina putonii*) и даже родов (*Livilla*) она очень крупная и заметно превышает по величине пару самых крупных аутосом. Вопрос о размерных отличиях отдельных хромосом и целых кариотипов в группах с голокинетическими хромосомами нуждается в дальнейшем анализе.

Известно, что голокинетические хромосомы содержат мало гетерохроматина, хотя имеются исключения, в том числе у псиллид (Kuznetsova et al., 1997; Labina et al., 2007). В нашем материале крупные блоки гетерохроматина были выявлены у *Craspedolepta topicalis* (Loginova, 1962), *Strophingia fallax* и *S. arborea*. Окрашивание хромосом *C. topicalis* ДНК-специфичными флуоресцентными красителями показало, что С-блоки состоят преимущественно из АТ-повторов (Labina et al., 2007). У близких видов *S. arborea* и *S. fallax* выявлены отличия в распределении С-блоков. У первого вида блоки имеются в 7-ми парах аутосом, включая одну из самых крупных, и в X-хромосоме. У второго вида в X-хромосоме имеется крупный С-блок, а в аутосомах блоки точечные и маркируют 4 пары аутосом среднего размера (Labina et al., 2007).

3.5. Применение новых для систематики подотряда признаков на примере семейства Diaphorininae. Подсемейство Diaphorininae включает две трибы - Psyllopseini и Diaphorinini. Между этими трибами выявлены существенные различия в хромосомных числах: для Psyllopseini (изучено 4 вида рода *Psyllopsis* и *Peripsyllopsis speciosa* (Capener, 1973)) характерны малохромосомные кариотипы ($2n=20+XX/X0$ и $2n=8+XX/X0$), а для Diaphorinini (изучено 8 видов рода *Diaphorina*) – $2n=24+XX/X0$. Как показано выше (раздел 3.3.), для этих триб характерны также разные типы спермиогенеза: «псиллинный» для Diaphorinini и «афаларинный» для Psyllopseini. На основании этих признаков, сделан вывод, что следует разделить подсемейство Diaphorininae, придав трибе Psyllopseini (роды *Psyllopsis* и *Peripsyllopsis* Enderlein, 1926) статус подсемейств.

3.6. Распространение, популяционная структура и цитогенетика *Cacopsylla myrtilli* (W. Wagner, 1947). На ареале голарктического вида *C. myrtilli* преобладают однополюе популяции: на сотни описанных однополюх приходится лишь 12 бисексуальных популяций (Labina et al., 2009). Прочие немногочисленные виды псиллид, для которых когда-либо указывались однополюе популяции, либо обладают крайне ограниченным ареалом (*Glycaspis operta* (Moore, 1984) и *G. atkinsoni* Moore, 1984 (Moore, 1983)), либо преимущественно бисексуальны при единичных однополюх популяциях (*Cacopsylla rara* (Tuthill, 1944), *Bactericera pletscheri* (Tuthill, 1944), *Trioza abdominalis* (Hodkinson, 1976, 1978; Гегечкори, 1985)). *C. myrtilli* – первый вид, для которого наличие партеногенеза было доказано цитогенетически: изученная однополая популяция из Финляндии состоит из триплоидных апомиктических самок (Nokkala et al., 2008).

В диссертации анализируется всесветное распространение *C. myrtilli*, проиллюстрированное 3-мя картами. Вид впервые отмечается для Сибири (Ямало-Ненецкий АО, Тюменская обл.; южная оконечность оз. Байкал, Иркутская обл.). Наряду с однополюми популяциями, состоящими из триплоидных самок, размножающихся партеногенезом апомиктического типа, и бисексуальными популяциями с приблизительно равным соотношением диплоидных самцов и самок, впервые выявлены «смешанные» популяции (острова Белого моря). В этих популяциях преобладают партеногенетические триплоидные самки, но встречаются также амфимиктические самцы и самки (в соотношении 1 : 60) (Labina et al., 2009).

Выводы:

1. Фауна псиллид Сибири включает 138 видов, относящихся к 20 родам, 8 подсемействам Psyllidae (Aphalarinae, Arytaininae, Diaphorininae, Euphyllurinae, Liviinae, Paurocephalinae, Psyllinae) и Triozidae (Trioziinae);

род *Euphyllura*, подсемейство Euphyllurinae и 28 видов из других групп являются новыми для фауны региона, из них 6 видов – новыми для фауны России.

2. В фауне псиллид Сибири по числу видов преобладает сем. Psyllidae (103 вида), в котором большинство видов относится к подсем. Aphalarinae (51 вид) и Psyllinae (39 видов); 35 видов относятся к подсем. Triozinae (Triozidae). Эти цифры отражают обычное соотношение этих групп в других районах Палеарктики.

3. Из числа видов, отмеченных для Сибири, 80 видов (58%) характеризуются широкими ареалами, 31 вид (22%) распространен в пределах Скифской области, 19 видов (14%) – в пределах Скифской и Сетийской областей, 3 вида обладают дизъюнктивным ареалом, 1 – гипербореиским.

4. На основании данных о строении семенников (число семенных фолликулов), виды *Craspedolepta terminata* и *C. lineolata* следует перевести в род *Tetrafollicula*, а *Cacopsylla myrtilli* и *C. ledi* выделить в отдельный род.

5. Олигомеризация фолликулов (уменьшение их количества в семеннике) нередко сопровождается изменениями в топографии сперматоцит – переходом от однорядного к двухрядному (или многорядному) расположению сперматоцит в фолликулах.

6. Псиллидам свойственны 4 типа спермиогенеза: «псиллинный», «афаларинный», «риноколинный» и «спондилиаспидинный». В сем. Psyllidae встречаются все 4 типа, а в сем. Triozidae – только «псиллинный» тип. В семействе Psyllidae тип спермиогенеза характеризует таксоны ранга подсемейства.

7. На основании данных о кариотипе и типе спермиогенеза, трибу Psyllopseini (Diaphoriniinae, Psyllidae) следует выделить в самостоятельное подсем. Psyllopseinae, а подсем. Rhinocolinae и Spondyliaepidinae (Psyllidae) – в самостоятельные семейства.

8. В хромосомах псиллид преобладают АТ-богатые последовательности ДНК. Распределение повторяющихся последовательностей ДНК может существенно отличаться у близкородственных видов (*Strophingia arborea* и *S. fallax*).

9. Тип спермиогенеза, особенности кариотипа (число хромосом и механизм определения пола) и число семенных фолликулов имеют таксономическое значение: тип спермиогенеза и кариотип – для систематики семейств и подсемейств, а число семенных фолликулов – для систематики родов и видов.

10. *Cacopsylla myrtilli* характеризуется сложной популяционной структурой. На ареале вида выявлены три типа популяций: однополюе

(состоят из триплоидных самок с апомиктическим партеногенезом), бисексуальные с равным соотношением полов (состоят из амфимиктических диплоидных самцов и самок) и бисексуальные с преобладанием самок (состоят из партеногенетических триплоидных самок и амфимиктических диплоидных самцов и самок).

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендуемых ВАК:

1. **Лабина Е.С.** Фауна псиллид (Homoptera, Psyllinea) Республики Алтай// Энтомологическое обозрение. – 2007. – Т. 87, вып. 2. – С. 325-335.

2. **Лабина Е.С.**, Евдокарлова Т.Г. Псиллиды (Homoptera, Psyllinea) реликтовых степей Центральной Якутии// Энтомологическое обозрение. – 2009. – Т. 88, вып. 3. – С. 539-541.

3. **Labina E.S.**, Maryńska-Nadachowska A., Kuznetsova V.G. Meiotic karyotypes in males of 19 species of Psylloidea (Hemiptera) in the families Psyllidae and Triozidae// Folia biologica (Kraków). – 2007. – Vol. 55, N 1-2. – P. 27-34.

4. **Labina E.S.** A chromosomal study of 11 species of Psyllinea (Insecta: Homoptera)// Comparative cytogenetics. – 2008. – Vol. 1, N 2. – P. 149-154.

5. **Labina E.S.**, Nokkala S., Maryńska-Nadachowska A., Kuznetsova V.G. The distribution and sex population structure of *Cacopsylla myrtilli* (W. Wagner, 1947) (Homoptera: Psyllinea)// Folia biologica (Kraków). – 2009. – Vol. 57, N. 3-4. – P. 157-163.

Работы, опубликованные в материалах конференций:

1. Кузнецова В.Г., Анохин Б.А., Голуб Н.В., Нечаева Г.А., Петрова Н.А., **Лабина Е.С.**, Гаврилов И.А.. Использование цитогенетических и молекулярных маркеров для изучения динамики генофондов насекомых (Insecta) и кишечнополостных (Cnidaria)// Динамика генофондов: Материалы отчетной конференции по Программе фундаментальных исследований РАН № 11 «Биоразнообразии и динамика генофондов» за 2007 г. – М., 2007. – С. 25-28.

2. Кузнецова В.Г., Голуб Н.В., **Лабина Е.С.**, Нечаева Г.А., Гаврилов И.А.. Динамика изменчивости кариотипов у близких видов в разных отрядах гемиптероидных насекомых (Paraneoptera)// Динамика генофондов: Сборник материалов по Программе фундаментальных исследований Президиума РАН № 11 «Биоразнообразии и динамика генофондов» за 2006 г., ФИАН. – М., 2007. – С. 8-11.

3. **Лабина Е.С.**, Кузнецова В.Г., Марьянска-Надаховска А. Внутреннее строение половой системы самцов и спермиогенез псиллид (Homoptera, Psyllinea)// Отчетная сессия по итогам работ 2007 г.: тез. докл. – СПб., 2008. – С. 24-25.

4. **Лабина Е.С.**, Марьянска-Надаховска А., Кузнецова В.Г. Новые данные по кариосистематике псиллид (Homoptera: Psylloidea)// Тез. 4 Междунар. конф. по кариосистематике беспозвоночных животных, 28-30 авг. 2006 г., С.-Петербург, Россия. – СПб., 2006. – С. 32.

5. **Лабина Е.С.**, Марьянска-Надаховска А., Кузнецова В.Г. Кариотипы, структура семенников и спермиев у псиллид семейства Psyllidae (Homoptera, Psylloidea)// Проблемы и перспективы современной энтомологии: тез. докл. 13 съезда Рус. энтомол. о-ва, Краснодар, 9-15 сент. 2007 г. – Краснодар, 2007. – С. 188-189.

Подписано в печать 30.03.2011
Формат 60x84/16. Усл. печ. л. 1,5.
Тираж 150 экз.

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.