

На правах рукописи

ТРАПЕЗНИКОВА
Ирина Валентиновна

**ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ И КАРИОСИСТЕМАТИКА МУЧНИСТЫХ
ЧЕРВЕЦОВ (НОМОПТЕРА: PSEUDOCOCCIDAE)**

03.02.05 – энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Зоологический институт РАН

Научные руководители:

доктор биологических наук Данциг Евелина Марковна
кандидат биологических наук Гаврилов Илья Александрович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Нарчук Эмилия Петровна
доктор биологических наук Гохман Владимир Евсеевич

Ведущая организация:

Воронежский государственный университет

Защита состоится «__»_____ 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)328-29-41
E-mail: brach@zin.ru

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. Объектом настоящего исследования являются кокциды семейства Pseudococcidae (мучнистые червецы). Это семейство включает около 2000 видов из 274 родов и является крупнейшим в палеарктической фауне и вторым по численности в мировой фауне семейством кокцид (Ben-Dov, 1994; ScaleNet, www.sel.barc.usda.gov/scalenet/scalenet.htm, на 8 декабря 2010). Мучнистые червецы связаны как с древесно-кустарниковыми, так и с травянистыми растениями из различных семейств, многие из них являются серьезными вредителями сельскохозяйственных культур и декоративных растений, некоторые имеют карантинное значение. В сравнительном аспекте в работе изучены также представители ряда других семейств, прежде всего родственного Pseudococcidae семейства Coccidae (ложнощитовки), являющегося третьим по численности (после мучнистых червецов) в мировой фауне семейством Coccinea (около 1130 видов, 163 рода) (ScaleNet, www.sel.barc.usda.gov/scalenet/scalenet.htm, на 8 декабря 2010).

Многие аспекты репродуктивной биологии кокцид, в том числе особенности эмбриологии, до настоящего времени были почти не затронуты специальными исследованиями, и это относится не только к палеарктической, но и к мировой фауне. Вместе с тем, наши исследования показали большую значимость эмбриологических данных для понимания морфологических и экологических особенностей кокцид. Цитогенетические характеристики, в том числе генетические системы, хромосомные числа и другие особенности кариотипа (например, структура кариотипа и размеры хромосом) имеют большое значение для систематики кокцид на разных таксономических уровнях (Nur, 1980; Nur et al., 1987; Cook, 2001; Gavrilov, 2004, 2007). Однако сравнительная цитогенетика и кариосистематика семейств Pseudococcidae и Coccidae разработаны очень слабо, имеющиеся данные очень немногочисленны, особенно для палеарктической фауны (Гаврилов, 2005; Gavrilov, 2007).

Цель и задачи исследования. Целью работы было изучение особенностей размножения и сравнительный анализ кариотипов у представителей семейства Pseudococcidae и некоторых других групп кокцид. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Выяснение особенностей размножения, характерных для семейств Pseudococcidae и Coccidae, с анализом первичного (эмбрионального) соотношения полов в этих группах и его связи с партеногенезом.
2. Анализ встречаемости яйцекладущих и яйцеживородящих видов кокцид и корреляции между переходом к яйцеживорождению и редукцией воскоотделяющих желез.

3. Изучение структуры кариотипов у представителей основных наиболее крупных родов Pseudococcidae и некоторых представителей близкого семейства Coccidae, также характеризующихся леканоидной (Lecanoid) генетической системой.

4. Применение для некоторых видов методик дифференциального окрашивания хромосом (С- и AgNOR- бэндинги) с целью выяснения значения тонкой структуры хромосом для систематики группы.

Научная новизна. Впервые проанализировано первичное соотношение полов у 12 видов мучнистых червецов и двух видов ложнощитовок.

Впервые проанализировано распространение яйцеживорождения у Pseudococcidae и в других семействах Coccinea. Составлен список яйцеживородящих видов, относящихся к 14 семействам. Впервые выявлено яйцеживорождение у 58 видов Pseudococcidae, 9 видов Coccidae, 107 видов Diaspididae, 7 видов Asterolecaniidae, 1 вида Beesonidae, 2 видов Dactylopiidae, 1 вида Eriococcidae, 4 видов Kerriidae, 2 видов Margarodidae, 2 видов Micrococcidae и 1 вида Phenacoleachiidae.

Впервые установлены хромосомные числа и леканоидная генетическая система у 9 видов Pseudococcidae и одного вида Coccidae.

Впервые для животных в целом в цитогенетических исследованиях использовался интеркалятор ДНК 9-аминоакридин, вызывающий торможение конденсации митотических хромосом.

Теоретическая и практическая ценность работы. Полученные новые данные о кариотипах Pseudococcidae можно использовать для построения естественной системы семейства. Данные о типах воспроизводства кокцид важны для понимания образа жизни этих насекомых, для разработки методов борьбы с вредными видами и для разведения полезных видов кокцид. Результаты работы могут использоваться при чтении лекций на факультетах, готовящих специалистов в области биологии и сельского хозяйства.

Апробация работы. Результаты работы докладывались на 11-м Международном кокцидологическом съезде в Португалии (2007; Оэйраш), на 13-м съезде Русского энтомологического общества (2007; Краснодар) и на отчетной сессии Зоологического института РАН по итогам 2007 г. (2008; Санкт-Петербург).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 статей в журналах, рекомендованных ВАК для публикации материалов диссертации, и тезисы 3-х докладов.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы, включающего 260 работ, в том числе 161 на иностранных языках, и 4 приложений. Работа включает 232 страницы, из которых основная часть представлена на 148 страницах. Диссертация иллюстрирована 11 таблицами и 39 рисунками. В приложения

вынесены: 1) число поколений и зимующие стадии у Pseudococcidae и Coccidae, 2) первичное соотношение полов у мучнистых червецов и ложнощитовок, 3) яйцеживородящие виды кокцид, 4) хромосомные числа в семействе Pseudococcidae.

Благодарности. Прежде всего, выражаю благодарность своим научным руководителям д.б.н. Е.М. Данциг и к.б.н. И.А. Гаврилову за помощь при выполнении исследования. Я также признательна сотрудникам лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН, особенно д.б.н. В.Г. Кузнецовой и д.б.н. А.Ф. Емельянову за внимание к моей работе и ценные консультации. Благодарю сотрудников библиотеки ЗИН, особенно Л.П. Гроздилову, за помощь с литературой.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы. Особенности размножения, кариотипы и генетические системы кокцид. Глава состоит из 8 разделов.

1.1. Особенности размножения. В разделе приводятся данные о способах размножения мучнистых червецов и ложнощитовок.

1.2. Соотношение полов. В разделе рассматривается соотношение самцов и самок в природных популяциях кокцид; приводятся имеющиеся в литературе сведения о факторах, влияющих на соотношение полов.

1.3. Строение репродуктивной системы. В разделе излагаются данные по внутреннему строению репродуктивной системы самок и самцов кокцид; рассматриваются три типа строения яичников самок; обсуждается строение овариол.

1.4. Индивидуальное развитие. В разделе сделан обзор литературных данных об эмбриональном и постэмбриональном развитии кокцид.

1.5. Способы воспроизводства потомства. В разделе рассматриваются три основных способа воспроизведения потомства при половом размножении: яйцерождение, яйцеживорождение и живорождение. Обсуждаются классификации форм отрождения потомства у насекомых (Nagan, 1951 и др.). Рассматриваются причины возникновения яйцеживорождения.

1.6. Число поколений, зимующие стадии и плодовитость. В разделе приводится оригинальная таблица (вынесена в приложение), в которой сведены воедино имеющиеся в литературе данные о числе поколений, зимующей стадии у мучнистых червецов и ложнощитовок.

1.7. Хромосомные числа. К настоящему времени хромосомные числа известны для 481 вида (что составляет около 6% видов кокцид мировой фауны), относящихся к 199 родам и 14 семействам кокцид (Gavrilov, 2007, 2011, in press; Gavrilov, Trapeznikova, 2007, 2008, 2010). Хромосомные числа варьируют от 4 до 192.

1.8. Генетические системы. У кокцид известно уникальное разнообразие генетических систем (Hughes-Schrader, 1948; White, 1973; Nur, 1980; Кузнецова, Гаврилов, 2005). Традиционно генетические системы классифицируются как: XX-XO, n-2n (гапло-диплоидия), гермафродитизм, 2n-2n (дипло-диплоидия), леканоидная (Lecanoid), комстокиоидная (Comstockiella), диаспидоидная (Diaspidid), диплоидная арренотокия, дейтеротокия и телитокия (Nur, 1980; Гаврилов, 2005; Кузнецова, Гаврилов, 2005; Gavrilov, 2007).

Глава 2. Материал и методы исследования. Глава состоит из 5 разделов.

2.1. Материал. При изучении особенностей размножения кокцид были использованы материалы коллекции, хранящейся в Зоологическом институте РАН (бальзамные микропрепараты, спиртовой материал) и собственные сборы. Также использовались данные, полученные И.А. Гавриловым в результате работы с коллекцией Музея естественной истории (Франция, Париж).

Цитогенетическая часть работы основана на сборах автора диссертации, сделанных в 2007-2010 гг. в Белгородской области и г. Санкт-Петербурге, а также на сборах И.А. Гаврилова из США, Франции, Болгарии, Украины (Крым), средней полосы Европейской части России, Кавказа. Приготовлено более 500 микроскопических препаратов, из них более 200 переведены в постоянные и хранятся в лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН.

2.2. Методика приготовления тотальных морфологических препаратов. Для приготовления морфологических препаратов использовали методику, изложенную в работе Козаржевской (1968).

2.3. Методики приготовления и окрашивания хромосомных препаратов. Самок, предварительно очищенных от восковых покровов, фиксировали в жидкости Карнуа (1 часть ледяной уксусной кислоты и 3 части 96% этанола) в течение суток, после чего переносили в 96% этанол и хранили в холодильнике. Хромосомы изучали в дробящихся яйцах, извлеченных из тела самки или из яйцевого мешка. В основном, изучались хромосомы в митозе, редко в мейозе.

При приготовлении постоянных цитологических препаратов использовалась техника «сухого льда» (Conger, Fairchild, 1953). При окрашивании хромосом использовали ацетоорсеин (Назарова и др., 2002) или метод Shiff/Giemsa (Grozeva, Nokkala, 1997).

Для повышения разрешающей способности хромосомного анализа использовался метод искусственного торможения конденсации митотических хромосом с помощью интеркалятора ДНК 9-аминоакридина (9-АМА), разработанный для растений (Muravenko et al., 2002).

2.4. Методы изучения особенностей размножения. Метод ручного анатомирования использовался при изучении строения внутренних частей репродуктивной системы самок. Для изучения первичного соотношения полов использовали временные препараты. Раздавленные

эмбрионы окрашивали ацетоорсеином. Объем выборки для каждого вида составлял 10 самок, за исключением видов, доступных для исследований лишь в единичных экземплярах.

2.5. Методика приготовления микротомных срезов. Для нескольких видов изготавливались микротомные срезы с целью выяснения особенностей индивидуального развития на ранних этапах эмбриогенеза.

Глава 3. Особенности размножения мучнистых червецов (Pseudococcidae) и ложнощитовок (Coccidae). Продолжительность жизни самцов кокцид ограничивается несколькими днями и даже часами, поэтому их трудно обнаружить в природе, описание и определение видов традиционно ведется по самкам. Работая с коллекционным материалом, мы исследовали первичное соотношение полов у 12 видов мучнистых червецов и 2 видов ложнощитовок, анализируя эмбрионы на ранних стадиях развития.

Нами обнаружено варьирование в соотношении полов у разных видов. У *Phenacoccus phenacoccoides* (Kiritshenko, 1932), *Ph. hordei* (Lindeman, 1886), *Coccira comari* (Künow, 1880), *Trionymus aberrans* Goux, 1938, *T. haancheni* McKenzie, 1960, *Rhizoecus dianthi* Green, 1926 и *Antonina evelynae* Gavrilov, 2003 доля самцов значительно ниже доли самок и составляет, в среднем, 22-31% от общего числа эмбрионов; у *Heterococcus nudus* (Green, 1926) доля самцов значительно выше (около 83%). У *Ph. aceris* (Signoret, 1875), *Ph. pumilis* Kiritshenko, 1936 и *Dysmicoccus multivorus* (Kiritshenko, 1936) соотношение самцов и самок приблизительно одинаковое. Отмечены колебания в соотношении полов по годам. Так, в 2010 г. у *Ph. phenacoccoides* и *Ph. hordei* доля самцов снизилась до 9-10%, по сравнению с предыдущими годами, когда она была близка к 30%.

Анатомирование половой системы самок *A. evelynae*, *D. multivorus*, *T. haancheni*, *T. perrisii* (Signoret, 1875) и *H. nudus* показало, что у четырех первых видов сперматека занимает проксимальное положение, а у *H. nudus* – дистальное. В сперматеках всех изученных самок были обнаружены сперматозоиды. Однако, у *T. perrisii* и *H. nudus* их количество было незначительным (Gavrilov, Trapeznikova, 2007).

У ложнощитовок первичное соотношение полов было нами выявлено у *Phyllostoma myrtilli* (Kaltenbach, 1874) и *Pulvinaria vitis* (Linnaeus, 1758). В изученной популяции *Ph. myrtilli* самцы были многочисленны. Первичное соотношение самцов и самок составляло, в среднем, 36% и 64%, соответственно. Однако, анатомирование половой системы самок изученной серии показало, что в их сперматеках и яйцеводах не было сперматозоидов. Эти результаты позволяют предположить существование у этого вида аррентокии, то есть такого типа партеногенеза, при котором самцы появляются из неоплодотворенных яиц. Напротив, у *P. vitis* размножение

обоеполое, и первичное соотношение самцов и самок в изученной выборке составляло 44% и 56%, соответственно.

У *Chloropulvinaria aurantii* (Cockerell, 1896), *Ch. floccifera* (Westwood, 1870), *Eupilvinaria peregrina* (Borchsenius, 1953), *Protopulvinaria pyriformis* (Cockerell, 1894) и *Rhizopulvinaria variabilis* Borchsenius, 1952 первичное соотношение полов не удалось установить из-за ограниченности материала. Однако некоторые предположения о структуре популяций этих видов были сделаны. У *Ch. aurantii* размножение обоеполое; встречаются самцы и самки, но их численное соотношение не выяснено из-за небольшого количества эмбрионов в фиксированном материале. У *Ch. floccifera* самцы не известны; в изученных нами популяциях мужских эмбрионов не обнаружено. По-видимому, вид размножается телитокически. У *E. peregrina* и *P. pyriformis* самцы тоже не известны. У первого из этих видов (изучена популяция из г. Сочи) в яйцевых мешках самок не было эмбрионов с гетерохроматинизацией гаплоидного набора хромосом (что могло бы свидетельствовать о двуполом размножении; см. ниже). Возможно, этому виду свойственна облигатная телитокция. У второго вида из приблизительно 140 проанализированных эмбрионов от 14 изученных самок также отсутствовала гетерохроматинизация гаплоидного набора хромосом (только у одного эмбриона отмечена незначительная конденсация одного гаплоидного набора хромосом), а в сперматеках самок не было сперматозоидов. Возможно, вид является облигатно партеногенетическим. В яйцевых мешках самок *Rh. variabilis* (изучена популяция из Астрахани) не найдены эмбрионы с гетерохроматинизацией гаплоидного набора хромосом. Этот факт, наряду с отсутствием самцов, свидетельствует о том, что вид размножается телитокически.

Глава 4. Способы воспроизводства потомства у мучнистых червецов (Pseudococcidae), ложнощитовок (Coccidae) и других семейств кокцид. Глава состоит из 2 разделов.

4.1. Способы воспроизводства потомства. К настоящему времени известно, что в отряде Homoptera, включающем 5 подотрядов (Psyllinea: листоблошки, Aleyrodinea: белокрылки, Aphidinea: тли, Coccinea: кокциды и Auchenorrhyncha: цикадовые), яйцеживорождение встречается только в сестринских группах тлей и кокцид.

В разделе приводятся данные о «первичном» и «вторичном» яйцеживорождении у кокцид и причинах перехода кокцид от яйцекладки к яйцеживорождению (Гаврилов, 2009).

4.2. Яйцеживорождение и его связь с воскоотделяющими железами. До настоящего времени репродуктивная биология кокцид, особенно эмбриология, были почти не затронуты специальными исследованиями. Однако даже поверхностное рассмотрение этих вопросов показывает большую значимость эмбриологических исследований для правильной

интерпретации ряда морфологических и экологических особенностей кокцид, а также для таксономических построений.

Во многих семействах кокцид у целого ряда видов наблюдается тенденция к сокращению периода эмбрионального развития, проходящего во внешней среде, постепенный переход к факультативному, а затем и к облигатному яйцеживорождению. Например, у кокцид и у мучнистых червецов наблюдаются все возможные варианты отрождения потомства: от откладки неразвитого яйца, содержащего лишь несколько первых продуктов дробления, до полностью развитых личинок первого возраста, прорывающих яйцевую оболочку сразу после откладки яйца.

Из анализа собственных и литературных данных следует, что у кокцид яйцеживородящие виды встречаются в 14 из 18 (кроме *Ortheziidae*, *Carayonemidae*, *Acleridae* и *Conchaspidae*) семейств, причем как в примитивных (например, *Margarodidae*), так и в эволюционно наиболее продвинутых (например, *Diaspididae*). Весьма вероятно, что при дальнейшем изучении процент яйцеживородящих видов и семейств увеличится.

У кокцид, в отличие от многих других насекомых, очень наглядно выражена связь между внешним обликом и способом воспроизводства потомства. Многие группы кокцид характеризуются полной утратой подвижности самок во взрослом состоянии (уникальный случай среди свободноживущих наземных животных) или очень незначительной подвижностью. Самки откладывают яйца либо в специальные яйцевые мешки, так или иначе связанные с телом самки, либо непосредственно под тело, либо в специальную полость тела. Почти всегда откладка яиц сопровождается выделением большого количества воска, либо формирующего собственно яйцевой мешок, либо только обволакивающего отдельные яйца, препятствуя их слипанию. За выделение разных типов воска ответственны специальные воскоотделяющие железы, расположенные в большом количестве по всему телу самки – чем больше выделяется воска, тем больше количество этих желез. Многообразие воскоотделяющих желез, их типы, характер расположения на теле самки – основные признаки, используемые в систематике кокцид. При яйцеживорождении отпадает необходимость в существовании яйцевого мешка как средства защиты яиц и, следовательно, в железах, отвечающих за его построение.

4.2.1. Семейство *Pseudococcidae*. Среди мучнистых червецов, по-видимому, нет видов с истинным или хотя бы псевдоплацентарным живорождением, характерным, например, для тлей и, предположительно, для нескольких родов кокцид из семейств *Stictococcidae* и *Eriococcidae* (Koteja, 1990). Этот вопрос специально рассматривался в терминологической статье Гаврилова и Кузнецовой (Gavrilov, Kuznetsova, 2007). В этой связи все виды мучнистых червецов следует считать яйцеродящими, то есть обладающими на стадии эмбрионального развития развитым хорионом и существенным запасом собственных питательных веществ в виде желтка, что

позволяет развивающемуся зародышу не зависеть от поступления питательных веществ извне, в частности из организма матери.

По нашим данным, некоторые виды откладывают яйца на самых ранних этапах дробления. Например, у *Atrococcus paludinus* (Green, 1921) и *Phenacoccus aceris* развитие эмбриона начинается после откладки яиц. У многих других видов, например, у *Heterococcus nudus*, *Ph. hordei*, *Trionymus aberrans*, *T. perrisii*, *T. haancheni*, *Balanococcus boratynskii* Williams, 1962, *Balanococcus singularis* (Schmutterer, 1952), *Peliococcus balteatus* (Green, 1928), *Pseudococcus maritimus* (Ehrhorn, 1900), *Planococcus vovae* Nasonov, 1909, *Spilococcus mammillariae* (Bouché, 1844) и *Rhizoecus halophilus* (Hardy, 1868), развитие эмбриона (вплоть до инвагинации зародышевой полоски) проходит внутри тела самки.

Наконец, третья группа видов (например, виды родов *Antonina* Signoret, 1875, *Heliococcus* Šulc, 1912, *Puto* Signoret, 1876 и др.) постоянно откладывает яйца с уже полностью сформированными зародышами внутри яичевой оболочки. Эти виды мы называем яйцеживородящими или облигатно яйцеживородящими, проводя терминологическую границу между яйцеживорождением и обычным яйцерождением по стадии начала формирования конечностей у развивающегося эмбриона (Трапезникова, Гаврилов, 2008). Именно о таких видах мы будем вести речь в дальнейшем.

Некоторые виды, такие как, например, *Dysmicoccus multivorus* откладывают яйца на разных стадиях развития эмбриона, что может варьировать между популяциями и даже у разных самок одной и той же популяции (Трапезникова, Гаврилов, 2008). Для таких видов, по-видимому, характерно факультативное яйцеживорождение, при котором стадия развития яйца на момент откладки зависит от условий окружающей среды. Примеры такой зависимости неоднократно были показаны на разных группах беспозвоночных животных (Захваткин, 1966; Климов, 1998 и др.).

К настоящему времени выявлено около 500 видов из 56 родов яйцеживородящих мучнистых червецов, что составляет соответственно 20% видов и 20% родов мировой фауны Pseudococcidae (таблица 1). Для 29 родов данные получены нами впервые. Установлено, что в некоторых случаях яйцеживорождение свойственно всем представителям рода, то есть является родовым признаком. Например, такие крупные, широко распространенные роды, как *Antonina*, *Heliococcus*, *Puto*, *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877, *Coccura* Šulc, 1891 и *Nudicauda* Gavrilo, 2006 включают исключительно яйцеживородящие виды. Яйцеживорождение характерно также для монотипных родов *Adelosoma* Borchsenius, 1948, *Pleistocerarius* Matile-Ferrero, 1970, *Lankacoccus* Williams, 1989, *Ritsemia* Lichtenstein, 1879 и *Stricklandina* Matile-Ferrero, 1999. Крупнейшие роды *Phenacoccus* Cockerell, 1893, *Pseudococcus* Westwood, 1840 и *Trionymus* Berg, 1899 включают и яйцекладущие, и яйцеживородящие виды, а также виды с факультативным яйцеживорождением.

Таблица 1. Роды Pseudococcidae, у которых отмечено яйцевиворождение

* <i>Adelosoma</i> Borchsenius, 1948	<i>Mirococcus</i> Borchsenius, 1947
* <i>Amonostherium</i> Ferris, 1922	* <i>Mutabilicoccus</i> Williams, 1960
<i>Anisococcus</i> Ferris, 1950	* <i>Nesopedronia</i> Beardsley, 1971
<i>Antonina</i> Signoret, 1875	* <i>Nipaecoccus</i> Šulc, 1945
<i>Antoninella</i> Kiritchenko, 1938	<i>Nudicauda</i> Gavrilov, 2006
* <i>Antoninoides</i> Ferris, 1953	* <i>Palmicultor</i> Williams, 1960
* <i>Balanococcus</i> Williams, 1962	* <i>Paraputo</i> Laing, 1929
* <i>Brevennia</i> Goux, 1940	<i>Pedronia</i> Green, 1922
* <i>Chaetococcus</i> Maskell, 1898	* <i>Peliococcopsis</i> Borchsenius, 1948
* <i>Chorizococcus</i> McKenzie, 1960	<i>Peliococcus</i> Borchsenius, 1948
<i>Chnaurococcus</i> Ferris, 1950	* <i>Peridiococcus</i> Williams, 1985
* <i>Coccidohystrix</i> Lindinger, 1943	<i>Phenacoccus</i> Cockerell, 1893
<i>Coccura</i> Šulc, 1891	<i>Planococcus</i> Ferris, 1950
* <i>Crisicoccus</i> Ferris, 1950	* <i>Pleistocerarius</i> Matile-Ferrero, 1970
<i>Distichlicoccus</i> Ferris, 1950	* <i>Porococcus</i> Cockerell, 1898
<i>Dysmicoccus</i> Ferris, 1950	<i>Pseudococcus</i> Westwood, 1840
<i>Eurycoccus</i> Ferris, 1950	* <i>Pseudoripersia</i> Cockerell, 1899
* <i>Exallomochlus</i> Williams, 2004	<i>Puto</i> Signoret, 1876
* <i>Ferrisia</i> Fullaway, 1923	<i>Rastrococcus</i> Ferris, 1954
<i>Fonscolombia</i> Lichtenstein, 1877	<i>Rhizoecus</i> Kunckel d'Herculeis, 1878
* <i>Formicococcus</i> Takahashi, 1928	<i>Rhodania</i> Goux, 1935
<i>Helioecoccus</i> Šulc, 1912	<i>Ritsemia</i> Lichtenstein, 1879
* <i>Hypogeococcus</i> Rau, 1938	* <i>Spilococcus</i> Ferris, 1950
* <i>Idiococcus</i> Takahashi et Kanda, 1939	* <i>Stricklandina</i> Matile-Ferrero, 1999
<i>Lankacoccus</i> Williams, 1989	* <i>Trabutina</i> Marchal, 1904
<i>Leptococcus</i> Reyne, 1961	<i>Trionymus</i> Berg, 1899
<i>Metadenopsis</i> Šulc, 1966	* <i>Tylococcus</i> Newstead, 1897
<i>Mirococcopsis</i> Borchsenius, 1948	* <i>Vryburgia</i> De Lotto, 1967

*роды (29 из 56), у которых яйцевиворождение отмечено нами впервые.

Как сказано выше, при яйцевиворождении отпадает необходимость производства большого количества воска для опудривания яиц и построения плотного яйцевого мешка. У мучнистых червецов известны все ступени деградации мешка вплоть до полного его отсутствия:

1. Тело покрыто очень тонким пергаментовидным слоем воска (роды *Antonina*, *Fonscolombia*).

2. Тело частично покрыто пергаментовидным слоем воска, дорсальная часть последних сегментов брюшка полностью оголена (род *Nudicauda*).

3. Самка лежит на своеобразном восковом «блюде», представляющем собой остаток яйцевого мешка, лопнувшего во время созревания самки (род *Coccura*).

4. Самка покрыта ватообразными восковыми выделениями, но яйцевой мешок отсутствует (род *Rhizoecus* Kunckel d’Herculais, 1878).

5. Яйцевого мешка нет. Тело самки покрыто восковыми пластинками (род *Puto*).

6. Яйцевого мешка нет. Тело самки полностью оголено (род *Helioeccus*).

Существование различных стадий деградации яйцевого мешка при уже существующем яйцеживорождении говорит о том, что деградация мешка вызвана живорождением, а не наоборот.

За построение яйцевого мешка у мучнистых червецов ответственны трубчатые и многоячеистые железы. Секрет трубчатых желез – толстые длинные восковые нити, которые формируют основной каркас яйцевого мешка. Многоячеистые железы выделяют порошковидный воск, опудривающий тело самок, а также яйца, препятствуя их слипанию.

У яйцекладущих видов трубчатые железы многочисленны на дорсальной поверхности тела самки. Для большинства яйцеживорождающих видов характерна значительная редукция количества желез (большинство видов рода *Puto*) вплоть до полного их исчезновения (род *Fonscolombia*). В одном роде может быть как полная (*Dysmicoccus brevipes* (Cockerell, 1893)), так и частичная (*D. lepelleyi* (Betrem, 1937)) редукция трубчатых желез.

В некоторых случаях происходит изменение структуры воскоотделяющих желез. Например, у видов рода *Helioeccus* обычные трубчатые железы заменяются лучистыми, которые выделяют стекловидные нити, не способные образовать яйцевой мешок (Danzig, 2007). В родах *Ferrisia* Fullaway, 1923 и *Antonina* также произошла модификация трубчатых желез. Следует отметить особое расположение трубчатых желез в роде *Coccura*, у представителей которого железы отсутствуют в средней части и образуют полосу вдоль края тела самки, чем объясняется своеобразная форма их яйцевых мешков в виде блюда. У *Nudicauda nigra* (Matesova, 1957) яйцевой мешок покрывает все тело самки, кроме центральной части дорсальной поверхности последних сегментов брюшка, на которых отсутствуют трубчатые железы.

У яйцекладущих видов многоячеистые железы многочисленны на всей вентральной поверхности брюшка, а иногда и на дорсальной стороне тела. Для яйцеживорождающих видов характерно небольшое количество многоячеистых желез, собранных только вокруг вагинальной щели, или их полное отсутствие.

Таким образом, наличие или отсутствие трубчатых и многоячеистых желез, а также характер их расположения на теле самки с высокой долей уверенности позволяет говорить о характере размножения вида, даже в тех случаях, когда непосредственные исследования репродуктивной биологии невозможны (в частности, у большинства препарированных экземпляров). Например, на основании редукции трубчатых и многоячеистых желез можно предположить, что виды родов *Paraputo* Laing, 1929 и *Rastrococcus* Ferris, 1954 яйцеживородящие.

4.2.2. Семейство Coccidae. Ложнощитовки откладывают яйца на разных стадиях развития зародыша. По нашим данным, у *Acanthopulvinaria orientalis* (Nasonov, 1908), *Chloropulvinaria aurantii*, *Ch. floccifera*, *Eupilvinaria peregrina*, *Pulvinaria vitis*, *P. ribesiae* Signoret, 1873, *Parthenolecanium corni* (Bouché, 1844), *Eriopeltis lichtensteini* Signoret, 1877, *E. stammeri* Schmutterer, 1952, *Luzulaspis dactylis* Green, 1928, *Luzulaspis* sp., *Physokermes* sp. и др. начало развития эмбриона происходит после откладки яиц. Самки *Protopulvinaria pyriformis* и *Phyllostroma myrtilli* откладывают яйца на стадии инвагинации зародышевой полоски.

Некоторые виды ложнощитовок характеризуются яйцеживорождением. К настоящему времени яйцеживородящие виды выявлены в 18 родах, что составляет около 10% родов Coccidae мировой фауны; для 7 родов такие данные получены нами впервые (таблица 2). Крупные и широко распространенные роды *Coccus* Linnaeus, 1758 и *Eucalymnatus* Cockerell, 1901, а также монотипные роды *Prococcus* Avasthi, 1993, *Sphaerolecanium* Šulc, 1908, *Taiwansaissetia* Tao, Wong et Chang, 1983 и *Trijuba* De Lotto, 1975 включают в себя исключительно яйцеживородящие виды. В то же время род *Parthenolecanium* Šulc, 1908 включает как яйцекладущие, так и яйцеживородящие виды.

Таблица 2. Роды Coccidae, у которых отмечено яйцеживорождение

<i>Coccus</i> Linnaeus, 1758	<i>Parthenolecanium</i> Šulc, 1908
<i>Crystallotesta</i> Henderson et Hodgson, 2000	<i>Plumichiton</i> Henderson et Hodgson, 2000
* <i>Drepanococcus</i> Williams et Watson, 1990	* <i>Prococcus</i> Avasthi, 1993
* <i>Eucalymnatus</i> Cockerell, 1901	<i>Pseudokermes</i> Cockerell, 1895
<i>Kalasis</i> Henderson et Hodgson, 2000	<i>Sphaerolecanium</i> Šulc, 1908
<i>Mesolecanium</i> Cockerell, 1902	* <i>Taiwansaissetia</i> Tao, Wong et Chang, 1983
* <i>Milviscutulus</i> Williams et Watson, 1990	<i>Toumeyella</i> Cockerell, 1895
<i>Neolecanium</i> Parrott, 1901	* <i>Trijuba</i> De Lotto, 1975
<i>Neoplatylecanium</i> Takahashi, 1929	* <i>Udinia</i> De Lotto, 1963

*роды (7 из 18), у которых яйцеживорождение отмечено нами впервые.

У ложнощитовок яйцевые мешки могут быть двух типов: мешки, окутывающие самку и отложенные ею яйца (подсемейство *Filippiinae*); мешки, расположенные под телом самки и позади него (триба *Pulvinariini*).

Самки подсемейства *Coccinae* яйцевого мешка не строят, а укрывают яйца собственным телом, дорсальная часть которого становится выпуклой и сильно склеротизируется.

У яйцекладущих видов ложнощитовок в построении яйцевого мешка участвуют трубчатые железы, расположенные у *Filippiinae* на дорсальной и вентральной сторонах тела, а у *Pulvinariini* только на вентральной. Для представителей яйцеживородящих родов *Coccus* и *Eucalymnatus* характерна значительная редукция количества трубчатых желез.

4.2.3. Семейство Diaspididae. К настоящему времени известно 58 родов щитовок, в которых отмечены яйцеживородящие виды, что составляет около 15% родов мировой фауны *Diaspididae*; для 39 родов такие данные получены нами впервые (таблица 3). Крупные роды *Diaspidiotus* Berlese, 1896, *Targionia* Signoret, 1869, а также монотипные роды – *Adiscodiaspis* (Marchal, 1909), *Antakaspis* Mamet, 1959, *Asymmetraspis* MacGillivray, 1921, *Ferreroaspis* Kozár, 1983, *Furchadaspis* MacGillivray, 1921, *Neochionaspis* Borchsenius, 1947 и *Xanthophthalma* Cockerell et Parrott, 1899 включают исключительно яйцеживородящие виды. Роды *Chionaspis* Signoret, 1868 и *Leucaspis* Signoret, 1869 включают как яйцекладущие, так и яйцеживородящие виды.

Таблица 3. Роды *Diaspididae*, у которых отмечено яйцеживорождение

* <i>Abgrallaspis</i> Balachowsky, 1948	* <i>Howardia</i> Berlese et Leonardi, 1896
* <i>Acutaspis</i> Ferris, 1941	* <i>Kuwanaspis</i> MacGillivray, 1921
<i>Adiscodiaspis</i> Marchal, 1909	* <i>Leucaspis</i> Signoret, 1869
<i>Aonidia</i> Targioni Tozzetti, 1868	<i>Lepidosaphes</i> Shimer, 1868
<i>Aonidiella</i> Berlese et Leonardi, 1896	* <i>Lineaspis</i> MacGillivray, 1921
* <i>Aonidomytilus</i> Leonardi, 1903	* <i>Lopholeucaspis</i> Balachowsky, 1953
* <i>Antakaspis</i> Mamet, 1959	<i>Melanaspis</i> Cockerell, 1897
* <i>Aspidiotus</i> Bouché, 1833	<i>Mercetaspis</i> Gymeze-Menor Ortega, 1927
* <i>Asymmetraspis</i> MacGillivray, 1921	* <i>Mitulaspis</i> MacGillivray, 1921
* <i>Aulacaspis</i> Cockerell, 1893	* <i>Morganella</i> Cockerell, 1897
<i>Chionaspis</i> Signoret, 1868	* <i>Murataspis</i> Balachowsky et Richardeau, 1942
* <i>Chortinaspis</i> Ferris, 1938	<i>Mycetaspis</i> Cockerell, 1897
<i>Chrysomphalus</i> Ashmead, 1880	* <i>Neochionaspis</i> Borchsenius, 1947
* <i>Contigaspis</i> MacGillivray, 1921	* <i>Neoselenaspidus</i> Mamet, 1958

* <i>Cryptoparlatoresopsis</i> Borchsenius, 1947	<i>Nikkoaspis</i> Kuwana, 1928
<i>Diaspidiotus</i> Berlese, 1896	* <i>Oceanaspidiotus</i> Takagi, 1984
* <i>Diaspis</i> Costa, 1869	* <i>Odonaspis</i> Leonardi, 1897
* <i>Duplachionaspis</i> MacGillivray, 1921	* <i>Opuntiaspis</i> Cockerell, 1898
* <i>Duplaspidiotus</i> MacGillivray, 1921	<i>Parlatoria</i> Targioni Tozzetti, 1868
<i>Dynaspidiotus</i> Thiem et Gerneck, 1934	* <i>Pseudaulacaspis</i> MacGillivray, 1921
* <i>Epidiaspis</i> Cockerell, 1899	* <i>Pseudoparlatoria</i> Cockerell, 1892
* <i>Ferreroaspis</i> Kozár, 1983	<i>Prodiaspis</i> Young, 1984
* <i>Fiorinia</i> Targioni Tozzetti, 1868	* <i>Salicicola</i> Lindinger, 1905
* <i>Formosaspis</i> Takahashi, 1932	* <i>Spinaspidiotus</i> MacGillivray, 1921
* <i>Froggattiella</i> Leonardi, 1900	<i>Targionia</i> Signoret, 1869
* <i>Furcaspis</i> Lindinger, 1908	<i>Rhizaspidiotus</i> MacGillivray, 1921
<i>Furchadaspis</i> MacGillivray, 1921	<i>Unaspis</i> MacGillivray, 1921
* <i>Greeniella</i> Cockerell, 1897	* <i>Voraspis</i> Hall, 1946
<i>Hemiberlesia</i> Cockerell, 1897	* <i>Xanthophthalma</i> Cockerell et Parrott, 1899

*роды (39 из 58), у которых яйцеживорождение отмечено нами впервые.

Для Diaspididae характерны циркумгенитальные железы, расположенные вокруг вагинальной щели самки. Эти железы выделяют порошковидный воск, опудривающий яйца, препятствуя их слипанию. При яйцеживорождении отпадает необходимость в развитии этих желез. Их нет, например, у яйцеживородящего вида *Mycetaspis personata* (Comstock, 1883). Однако эта связь наблюдается не всегда. В роде *Diaspidiotus* Berlese, 1896, состоящем исключительно из яйцеживородящих видов, железы имеются у *D. slavonicus* (Green, 1934) и, наоборот, отсутствуют, у *D. perniciosus* (Comstock, 1881). Даже у одного и того же вида, например, у *Rhizaspidiotus canariensis* (Lindinger, 1911), разные популяции отличаются по наличию/отсутствию циркумгенитальных желез (Данциг, 1993). Это говорит об эволюционной лабильности механизма воскоотделения и, возможно, о разном адаптивном эффекте в различных условиях. У яйцекладущих видов щитовок циркумгенитальные железы, как правило, многочисленны.

4.2.4. Семейства Margarodidae, Phenacoleachiidae, Eriococcidae, Micrococcidae, Kermesidae, Dactylopiidae, Asterolecaniidae, Stictococcidae, Kerriidae, Beesonidae и Phoenicococcidae. В этих семействах также выявлены яйцеживородящие виды (таблица 4).

Таблица 4. Роды семейств Margarodidae, Phenacoleachiidae, Eriococcidae, Micrococcidae, Kermesidae, Dactylopiidae, Asterolecaniidae, Stictococcidae, Kerriidae, Beesonidae и Phoenicococcidae, у которых отмечено яйцевиворождение

<u>Семейство Margarodidae</u>	<i>Dactylopius</i> Costa, 1829
<i>Crypticerya</i> Cockerell, 1895	<u>Семейство Asterolecaniidae</u>
* <i>Matsucoccus</i> Cockerell, 1909	<i>Asterodiaspis</i> Signoret, 1877
<i>Pseudaspidopectus</i> Morrison, 1927	<i>Cerococcus</i> Comstock, 1882
<i>Porphyrophora</i> Brandt, 1833	* <i>Hyalococcus</i> Borchsenius, 1950
<u>Семейство Phenacoleachiidae</u>	* <i>Palmaspis</i> Bodenheimer, 1951
* <i>Phenacoleachia</i> Cockerell, 1899	* <i>Planchonia</i> Signoret, 1870
<u>Семейство Eriococcidae</u>	<u>Семейство Stictococcidae</u>
* <i>Acalyptococcus</i> Lambdin et Kosztarab, 1977	<i>Stictococcus</i> Cockerell, 1903
<i>Eriococcus</i> Targioni Tozzetti, 1868	<u>Семейство Kerriidae</u>
<i>Cryptococcus</i> Douglas, 1890	* <i>Austrotachardiella</i> Chamberlin, 1923
<i>Gossyparia</i> Signoret, 1875	<i>Kerria</i> Targioni Tozzetti, 1884
<u>Семейство Micrococcidae</u>	* <i>Tachardina</i> Cockerell, 1901
* <i>Micrococcus</i> Leonardi, 1907	<u>Семейство Beesonidae</u>
<u>Семейство Kermesidae</u>	* <i>Beesonia</i> Green, 1926
<i>Kermes</i> Boitard, 1828	<u>Семейство Phoenicococcidae</u>
<u>Семейство Dactylopiidae</u>	<i>Phoenicococcus</i> Cockerell, 1899

*роды, у которых яйцевиворождение отмечено нами впервые.

4.2.5. Обсуждение. Эволюционные аспекты яйцевиворождения. Краткий анализ эволюционных аспектов яйцевиворождения у мучнистых червецов содержится в статье Трапезниковой и Гаврилова (2008). Известно, что у насекомых преобладает яйцерождение, которое, представляет собой эволюционно исходную репродуктивную стратегию класса Insecta в целом. Среди равнокрылых насекомых яйцевиворождение особенно характерно для тлей и (хотя и в меньшей степени) кокцид. Как сказано выше, у кокцид в одном и том же роде могут быть и яйцевиворождающие, и яйцекладущие виды. Это показывает, что переход от яйцерождения к яйцевиворождению происходит в этой группе многократно и на коротком эволюционном отрезке времени, при этом у яйцевиворождающих видов наблюдается тенденция к исчезновению воскоотделяющих желез, которые вырабатывают воск покрывающий яйцекладку.

Глава 5. Цитогенетика и кариосистематика семейств Pseudococcidae и Coccidae. Глава состоит из 3 разделов.

5.1. Хромосомные числа и генетические системы у Pseudococcidae. Хромосомные числа известны для 129 видов (что составляет около 6% видов мучнистых червецов мировой фауны), относящихся к 46 родам (Gavrilov, 2007, 2011 in press; Gavrilov, Trapeznikova, 2007, 2010). Хромосомные числа у изученных видов варьируют от $2n=8$ до $2n=64$, статистически преобладает $2n=10$ (Brown, 1961; Nur et al., 1987; Moharana, 1990; Gavrilov, 2007). У мучнистых червецов описано несколько генетических систем: простая система XX-XO, наиболее характерная и эволюционно исходная у насекомых в целом (Blackman, 1980), леканоидная (Lecanoid) генетическая система, которая характеризуется гетерохроматинизацией и генетической инактивацией гаплоидного (отцовского) набора хромосом (преобладает у мучнистых червецов) и телитокция (Кузнецова, Гаврилов, 2005; Gavrilov, 2007).

Мы изучили кариотипы (анализировались число хромосом и размерные группы хромосом) 19 видов Pseudococcidae. Данные о кариотипах 9 видов получены нами впервые (рис. 1-11). Информация о 10 видах дополнена сведениями о структуре кариотипов (размерные характеристики хромосом), а в некоторых случаях о наличии/отсутствии добавочных, или В-хромосом, локализации в хромосомах структурного, или конститутивного гетерохроматина (С-блоки) и ядрышкообразующих районов хромосом. У всех изученных в настоящей работе видов Pseudococcidae выявлена леканоидная (Lecanoid) генетическая система, при которой самцы оказываются генетически гаплоидными.

Проведенный нами анализ микротомных срезов самок *Coccura comari* (Kunow, 1880), *Phenacoccus aceris* и *Ph. phenacoccoides* показал, что гетерохроматинизация отцовского набора хромосом начинается у них на ранних стадиях эмбриогенеза. В клетках эмбриона, которые вначале содержат диплоидный набор хромосом, один набор (предположительно полученный от самца) начинает конденсироваться, и его хромосомы сливаются в единую гетерохроматиновую «глыбку» (рис. 2, 6 и 8). Поведение гетерохроматинового и эухроматинового наборов в мейозе в настоящей работе не прослеживалось.

5.1.1. Локализация ядрышкообразующих районов хромосом (ЯОР, или NOR). Имеющиеся немногочисленные данные по локализации в кариотипах кокцид ядрышкового организатора позволяют предположить, что этот признак можно использовать для систематики.

В нашей работе было выявлено положение ядрышкового организатора у *Coccura comari* и *Balanococcus singularis*. Показано, что у первого вида ядрышко локализовано на конце одной из пар длинных хромосом, а у второго – на конце одной из пар коротких хромосом. Ранее локализация ядрышка у Pseudococcidae была известна только у трех видов – *Rhizoecus mexicanus* (Hambleton, 1946), *Pseudococcus viburni* (Signoret, 1875) и *Planococcus citri* (Risso, 1813) (Ferraro et

al., 1998; Нечаева и др., 2004; Гаврилов, 2005). У всех изученных видов ядрышко обнаружено на самых длинных хромосомах, однако у *Rh. mexicanus* (по: Гаврилову, 2005) и у *C. comari* (наши данные) оно находится близко от одного из концов ядрышкообразующей хромосомы (субтерминальная локализация), а у других видов оно расположено на значительном расстоянии от теломер (интерстициальная локализация).

5.2. Хромосомные числа и структура кариотипа у Coccidae. Хромосомные числа известны у 50 видов (что составляет около 4% видов ложнощитовок мировой фауны), относящихся к 27 родам (Gavrilov, 2007, 2011 in press; Gavrilov, Trapeznikova, 2008). Хромосомные числа у изученных видов варьируют от $2n=10$ до $2n=36$, статистически преобладают $2n=16$ и $2n=18$ (Moharana, 1990; Gavrilov, 2007). У ложнощитовок выявлена леканоидная и комстокиоидная (*Comstockiella*) генетические системы и различные формы партеногенеза на основе этих двух систем. В комстокиоидной (*Comstockiella*) системе отцовский набор хромосом гетерохроматинизируется на ранних этапах эмбриогенеза самцов, после чего происходит разрушение и частичная или полная элиминация отцовских хромосом. У одних видов число элиминирующихся хромосом постоянно, а у других – изменчиво (Nur, 1980; Кузнецова, Гаврилов, 2005).

Всего нами изучено 12 видов Coccidae из 10 родов. Данные о кариотипе *Phyllostroma myrtilli* получены впервые (рис. 12). Информация об остальных видах дополнена сведениями о структуре кариотипов.

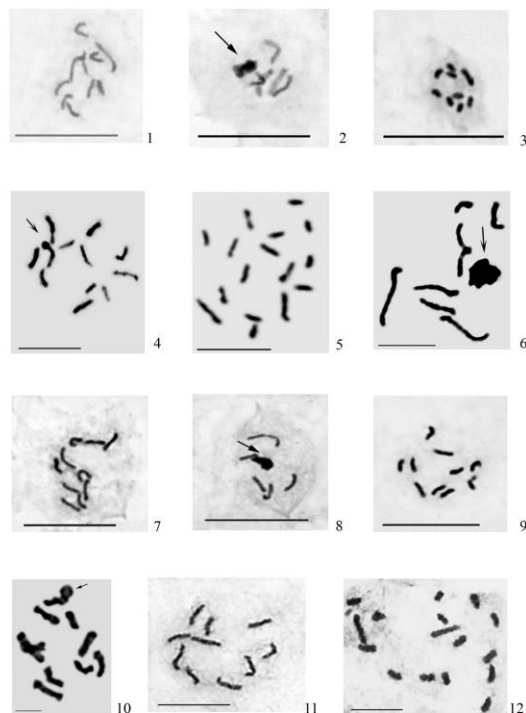


Рис. 1-12. Кариотипы видов, изученных нами впервые. 1 – *Phenacoccus hordei* (Pseudococcidae), самка, $2n=10$; 2 – *Ph. peruvianus* (Pseudococcidae), самец, $2n=10$ (5ЭХ + 5ГХ); 3 –

Ph. prope avenae (Pseudococcidae), самка, $2n=10$; 4 – *Coccura comari* (Pseudococcidae), самка, $2n=12$; 5-6 – *T. haancheni* (Pseudococcidae): 5 – самка, $2n=16$, 6 – самец, $2n=16$ (8ЭХ + 8ГХ); 7-8 – *T. radicum* (Pseudococcidae): 7 – самка, $2n=10$, 8 – самец, $2n=10$ (5ЭХ + 5ГХ); 9 – *B. boratynskii* (Pseudococcidae), самка, $2n=10$; 10 – *B. singularis* (Pseudococcidae), самка, $2n=10$; 11 – *Rh. halophilus* (Pseudococcidae), самка, $2n=10$; 12 – *Phyllostroma myrtilli* (Coccidae), самка, $2n=16$. Стрелками показаны ядрышки и гетерохроматиновые «глыбки» (гетерохроматинизированный отцовский набор хромосом).

5.3. Использование признаков кариотипа для систематики. Обсуждаются имеющиеся в литературе публикации по систематике кокцид, в которых используются признаки кариотипа (Hughes-Schrader, 1948; Brown, 1965; Brown, Cleveland, 1968; Nur, 1980).

5.3.1. Семейство Pseudococcidae. В нашей работе была предпринята попытка использования признаков кариотипа в систематике родов *Antonina*, *Rhizoecus* и *Trionymus*.

Trionymus. Одной из характерных особенностей видов этого рода являются примитивные удлиненные цилиндрические трубчатые железы. Однако изученный нами широко распространенный в Европе вид *T. radicum* характеризуется укороченными трубчатыми железами с широким воротничком, как у видов рода *Balanococcus*. Кроме того, по нашим данным, *T. radicum* имеет кариотип, характерный для *Balanococcus* ($2n=10$), в то время как изученные виды *Trionymus*, в том числе типовой вид этого рода (*T. perrisii*), имеют $2n=16$. На основании перечисленных признаков, сделан вывод, что род *Trionymus* нуждается в ревизии, а вид *T. radicum* должен быть перенесен в род *Balanococcus*. Сомнительной также представляется принадлежность к роду *Trionymus* видов *T. insularis* Ehrhorn, 1916 и *T. longipilosus* De Lotto, 1961, у которых также $2n=10$ (Nur et al., 1987). У первого из этих видов имеются очень длинные щетинки, что не характерно для рода *Trionymus*, а у второго вида трубчатые железы малочисленны, что также отличает его от других представителей *Trionymus*.

Antonina. В этом роде наблюдается межвидовая изменчивость числа хромосом. У 5 изученных видов выявлены 4 разных кариотипа: $2n=10$ (*A. bambusae* (Khalid et Shafee, 1988)), $2n=12$ (*A. crawi* Cockerell, 1900 и *A. evelynae*), $2n=16$ (*A. graminis* (Maskell, 1897)) и $2n=24$ (*A. pretiosa* Ferris, 1953) (Nur, 1971; Nur et al., 1987; Gavrilov, 2004). Такая изменчивость не характерна для мучнистых червецов, у которых числа хромосом обычно стабильны на родовом уровне, и может, на наш взгляд, использоваться для таксономических и филогенетических исследований рода (Gavrilov, Trapeznikova, 2007).

Rhizoecus. Род характеризуется относительным кариологическим разнообразием. Интересно отметить, что у видов, имеющих трехтрубчатые железы, число хромосом более высокое ($2n=12$ у *Rh. dianthi*) по сравнению с видами, имеющими двухтрубчатые железы ($2n=8$ и

$2n=10$ у *Rh. mexicanus* и *Rh. mayanus* (Hambleton, 1946)), соответственно (Nur et al., 1987; Гаврилов, 2004).

5.3.2. Семейство Coccidae.

Pulvinaria. Виды *Pulvinaria ribesiae* и *P. vitis* имеют небольшие морфологические отличия и поэтому рассматривались большинством кокцидологов как синонимы. Однако, Борхсениус (1957) и Дроздовский (1966) считали их отдельными видами на основании различий в размерах тела, фенологических и экологических особенностях. Так, самки *P. ribesiae* имеют сравнительно мелкие размеры, зимуют на стадии личинки и откладывают яйца в июне-июле, в то время как самки *P. vitis* крупнее, зимуют во взрослом состоянии и откладывают яйца в мае (Дроздовский, 1966). Ранее было показано, что эти виды отличаются также по кариотипу. У первого из них $2n=18$ (Дроздовский, 1966), а у второго $2n=16$ (Дроздовский, 1966; Malumphy, 1991), что было подтверждено и нашими исследованиями популяций этих видов из Ленинградской области и Европы (Франция).

Выводы:

1. Первичное соотношение полов (эмбриональное) у изученных видов Pseudococcidae и Coccidae существенно отличается от соотношения полов, наблюдаемого у взрослых особей в популяциях.

2. Для 14 семейств (Margarodidae, Phenacoleachiidae, Pseudococcidae, Eriococcidae, Kermesidae, Dactylopiidae, Asterolecaniidae, Stictococcidae, Coccidae, Kerriidae, Beesoniidae, Phoenicosoccidae, Micrococcidae и Diaspididae) характерно яйцеживорождение. В наиболее крупных семействах: Pseudococcidae, Coccidae, Diaspididae, Margarodidae и Eriococcidae яйцеживородящие виды составляют, соответственно, 20%, 10%, 15%, 5% и 6% родового состава мировой фауны.

4. Яйцеживорождение в одних случаях характеризует род (семейство Pseudococcidae: *Antonina*, *Heliococcus*, *Puto*, *Coccura*; семейство Coccidae: *Coccus*, *Eucalymnatus*; семейство Diaspididae: *Diaspidiotus*, *Targionia*), а в других – варьирует внутри рода (Pseudococcidae: *Phenacoccus*, *Trionymus*; Coccidae: *Parthenolecanium*; Diaspididae: *Chionaspis*, *Leucaspis*).

5. У Pseudococcidae характер отрождения потомства (яйцекладка или яйцеживорождение) коррелирует с признаками внешней морфологии самок: у яйцеживородящих видов наблюдается редукция воскоотделяющих желез или изменение их структуры.

6. 19 изученных в настоящей работе видов Pseudococcidae имеют леканоидную (Lecanoid) генетическую систему, при которой происходит гетерохроматинизация отцовского набора хромосом на ранних стадиях эмбриогенеза. Эта генетическая система свойственна семейству Pseudococcidae в целом (за исключением рода *Puto*).

7. У 9 видов Pseudococcidae, относящихся к родам: *Phenacoccus* (3 вида), *Coccira* (1), *Trionymus* (2), *Balanococcus* (2) и *Rhizoecus* (1), хромосомные числа варьируют от 10 до 16. Для родов *Phenacoccus* и *Balanococcus* наиболее характерным является кариотип $2n=10$, в котором хромосомы составляют одну размерную группу. Род *Trionymus* характеризуется разнообразием хромосомных чисел: $2n=8, 10, 16$, при этом типовой вид рода *T. perrisii* имеет $2n=16$. В этом кариотипе хромосомы составляют две размерные группы. Виды родов *Coccira* и *Rhizoecus* характеризуются разнообразием хромосомных чисел – $2n=10, 12$ и $2n=8, 10, 12$, соответственно.

8. По строению трубчатых желез (с широким воротничком) вид *Trionymus radicum* отличается от других представителей рода и сходен с видами рода *Balanococcus*. На основании этого признака, а также по числу хромосом ($2n=10$), *T. radicum* должен быть перенесен в род *Balanococcus*.

9. На основании различий в размерах тела, фенологических, экологических особенностей и по кариотипу поддерживается точка зрения, согласно которой *Pulvinaria ribesiae* ($2n=18$) и *P. vitis* ($2n=16$) являются самостоятельными видами.

10. Локализация ядрышкообразующих районов в кариотипах различна в разных таксонах кокцид, что создает предпосылки использования этого признака в практической таксономии на родовом уровне.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Данциг Е.М. Новый вредитель оранжереи Санкт-Петербурга – *Rhizoecus dianthi* Green (Homoptera, Pseudococcidae) и данные о его кариотипе / Е.М. Данциг, И.А. Гаврилов, **И.В. Трапезникова** // Энтومол. обозр. – 2008. – Т. 87, вып. 3. – С. 600-603.

2. **Трапезникова И.В.** О яйцеживорождении у мучнистых червецов (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) / **И.В. Трапезникова**, И.А. Гаврилов // Труды Зоол. института РАН. – 2008. – Т. 312, № 1/2. – С. 43-53.

3. Gavrilo I.A. Karyotypes and reproductive of some mealybugs (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) / I.A. Gavrilo, **I.V. Trapeznikova** // Comparative Cytogenetics. – 2007. – Vol. 1, № 2. – P. 139-148.

4. Gavrilo I.A. Cytogenetic studies of European Pulvinariini (Homoptera: Coccidae) / I.A. Gavrilo, **I.V. Trapeznikova** // Comparative Cytogenetics. – 2008. – Vol. 2, № 2. – P. 131-138.

5. Gavrilo I.A. Karyotypes of six previously unstudied European mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae) / I.A. Gavrilo, **I.V. Trapeznikova** // Comparative Cytogenetics. – 2010. – Vol. 4, № 2. – P. 203-205.

Работы, опубликованные в материалах конференций:

6. **Трапезникова И.В.** Кариотипы и особенности размножения некоторых видов мучнистых червецов (Homoptera, Pseudococcidae) / **И.В. Трапезникова** // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тез. докл. 13 съезда Рус. энтомол. о-ва, Краснодар, 9-15 сентября 2007 г. – 2007. – Краснодар. – С. 362.

7. **Трапезникова И.В.** Яйцеживорождение у мучнистых червецов (Homoptera, Pseudococcidae) / **И.В. Трапезникова**, И.А. Гаврилов // Отчетная сессия по итогам работ 2007 г. Тез. докл. – 2008. – СПб. – С. 48-50.

8. Gavrilov I.A. Karyotypes of some mealybugs (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) / I.A. Gavrilov, **I.V. Trapeznikova** // XI International symposium on scale insect studies, 24-27 September 2007, Oeiras, Portugal. – 2007. – P. 56.