

На правах рукописи

Гаврилов Илья Александрович

**Морфологические, цитогенетические и онтогенетические
основы систематики псевдококцид (Homoptera: Coccinea:
Pseudococcidae) Палеарктики**

03.02.05 – энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2016

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН)

Научные консультанты:

доктор биологических наук
Данциг Евелина Марковна

доктор биологических наук, профессор
Кузнецова Валентина Григорьевна

Официальные оппоненты:

Голуб Виктор Борисович
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный университет», кафедра экологии и систематики беспозвоночных животных, профессор

Федотова Зоя Александровна
доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений», лаборатория биологической защиты, ведущий научный сотрудник

Анисимов Анатолий Иванович
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный аграрный университет», кафедра защиты и карантина растений, профессор

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова
Российской академии наук

Защита диссертации состоится 11 октября 2016 г. на заседании диссертационного совета Д 002.223.01 при Зоологическом институте РАН по адресу 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на официальном сайте Зоологического ин-та РАН (www.zin.ru)

Автореферат разослан:

2016 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДИССЕРТАЦИИ

Актуальность темы исследования.

Pseudococcidae (мучнистые червецы) – крупнейшее (наравне с *Diaspididae*) семейство кокцид в мировой фауне, насчитывающее около 2200 видов, распространенное всесветно и составляющее основную долю палеарктических видов кокцид. При наибольшей изученности и богатстве палеарктической фауны именно этот регион (наряду с Афротропикой) до последнего времени не был охвачен общей таксономической ревизией, тогда как по фауне псевдококцид ориентального, австралийского, неарктического и неотропического регионов в последние десятилетия были опубликованы фундаментальные монографические исследования (Williams, 1985, 2004; Williams & Watson, 1988; Williams & Granara de Willink, 1992; Kosztarab, 1996). Такая ситуация на протяжении многих лет препятствовала научной и практической работе с палеарктическими псевдококцидами, ввиду затруднительности определения большинства собираемых в природе видов даже в таком хорошо изученном регионе, как Европа. Работы в области фаунистики, биоразнообразия, экологии, биоконтроля проводились преимущественно на основе знаний об узколокальных фаунах (Центральная Европа, Северное Средиземноморье, Ближний Восток, Закавказье и Турция, Центральная Азия, Дальний Восток, Китай и Япония). Специалисты (прежде всего, многочисленные сотрудники служб карантина и защиты растений), работающие в этих регионах, почти никогда не сравнивали собираемые ими виды с видами, описанными из других регионов Палеарктики, что постоянно приводило к появлению новых синонимичных названий или к курьезному отнесению местных видов к различным американским родам по причине незнания большинства палеарктических родов, описанных на национальных языках в малодоступных изданиях.

Недостаточное внимание уделялось и вопросам сравнительной морфологии псевдококцид, оценке таксономического значения тех или иных признаков, вовлекаемых в описания и определительные таблицы. Последнее нередко приводило к выделению новых видов и родов на основании признаков, варьирующих внутривидово или географически, что удалось выяснить только при изучении обширных материалов, накопленных в коллекции ЗИН РАН (крупнейшем депозитариуме кокцид Палеарктики).

Степень разработанности темы.

Общей таксономической ревизии псевдококцид Палеарктики до нашей работы никогда не проводилось. Крупные монографии были опубликованы лишь по фауне СССР (Борхсениус, 1949) и Китая (Tang, 1992). Первая из упомянутых книг была опубликована главным образом на основе анализа материалов из Южной Украины, Закавказья и Средней Азии; вся остальная огромная территория СССР на тот момент была почти не затронута фаунистическими исследованиями по кокцидам. В

последующие 60 лет многие родовые и видовые названия, предложенные Н.С. Борхсениусом, оказались младшими синонимами названий западно-европейских авторов, а многие диагностические признаки, использовавшиеся в ревизии 1949 года, были отвергнуты как непригодные ввиду их индивидуальной изменчивости. С другой стороны, за последние 60 лет разными авторами и из разных регионов Палеарктики, в том числе с территории СССР, были описаны многочисленные новые рода и более сотни новых видов. Наиболее значительный вклад при этом внесли фаунистические статьи и ревизии Е.М. Данциг, публиковавшиеся начиная с 1960-х годов до настоящего времени по территории России и сопредельных стран. Из бывших союзных республик наиболее интенсивно изучались территории Казахстана (Г.Я. Матесовой), Украины (А.Н. Кириченко и Е.М. Терезниковой), Армении (М.А. Тер-Григорян), Грузии (З.К. Хаджибейли) и Таджикистана (Б.Б. Базаровым и А.М. Нурмаматовым). Обобщающие работы были опубликованы только по фауне Украины (Терезникова, 1975), Армении (Тер-Григорян, 1973) и Дальнего Востока СССР (Данциг, 1980). Кроме того, специальная монография по вредным и карантинным видам кокцид была опубликована Э.Ф. Козаржевской (1992).

Монография по фауне псевдококцид Китая (Tang, 1992) во многом носила компилятивный характер даже в отношении видов китайской фауны, отсутствовавших в коллекции автора в Пекине (в том числе голотипы китайских эндемиков, описанные Н.С. Борхсениусом в 1960-х годах и утерянные китайскими специалистами в последующие годы). С начала 2000-х годов литература по фауне Китая пополнилась циклом статей Сан-ан Ву (San-an Wu), сопровождающимися современными тотальными рисунками.

Среди специалистов других стран наибольший вклад в изучение локальных фаун (без сопоставления с фаунами других регионов) внесли: Гомес-Менор Ортега (Gomez-Menor Ortega, статьи по фауне Испании), Гу (Goux, цикл статей по фауне Южной Франции), Балашовский (Balachowsky, статьи по фауне Северной Африки, главным образом Алжира), Козар (Kozár, статьи по фауне Центральной Европы), Пеллизари, Маротта, Транфалиа и Мацео (Pellizzari, Marotta, Tranfaglia, Mazzeo, статьи по фауне Италии), Кайдан (Kaidan, статьи по фауне Турции), Боденгеймер и Бен-Дов (Bodenheimer, Ben-Dov, статьи по фауне Ближнего Востока), Могаддам (Moghaddam, статьи по фауне Ирана), Такахашаи и Канда (Takahashi, Kanda, статьи по фауне Японии). Цитирование соответствующих работ см. в главах 1, 7 и приложении 2.

Вопросы надродовой систематики псевдококцид как палеарктической, так и мировой фаун были до последнего времени крайне слабо затронуты специальными исследованиями – см. подробное обсуждение в главе 1.

Цели и задачи.

Целью работы было проведение широкого сравнительно-морфологического анализа мучнистых червецов в рамках общей

таксономической ревизии семейства Pseudococcidae палеарктического региона и разработка на этой основе системы родов и групп родов. Для этого были сформулированы следующие задачи.

- 1) Обработка обширных материалов коллекции ЗИН РАН.
- 2) Экспедиционные поездки и сбор материала из регионов, слабо представленных в упомянутой коллекции.
- 3) Составление современных диагнозов и рисунков для всех родов и видов, признанных валидными в ходе настоящей ревизии.
- 4) Составление определительных ключей.
- 5) Критический анализ диагностических морфологических признаков и выявление границ их изменчивости.
- 6) Поиск дополнительных (неморфологических) признаков для целей систематики группы, прежде всего в области цитогенетики и репродуктивной биологии.
- 7) Разработка системы родов и родовых групп, выявление возможностей реконструкции филогенеза на основе морфологических данных, а также имеющихся сведений по цитогенетике и репродуктивной биологии.

Материалы и методы исследования подробно изложены в главе 2.

Научная новизна.

Впервые проведена общая таксономическая ревизия палеарктических псевдококцид, в ходе которой составлены описания и определительные ключи для 72 родов и 497 видов, а также предложена схема родственных отношений основных родов и групп родов псевдококцид мировой фауны.

Разработана классификация трубчатых воскоотделяющих желез кокцид и предложена новая терминология.

Впервые установлены хромосомные числа и генетические системы для 27 видов палеарктических псевдококцид из 16 родов; на основе анализа мировой литературы и собственных данных впервые подготовлены и опубликованы каталог и обзор хромосомных чисел и генетических систем для кокцид мировой фауны и для всей филогенетической ветви кокцидытли.

Впервые показано, что такие признаки, как низкие модальные числа хромосом, продуцирование двух функциональных спермиев (вместо четырех) из четырехядерной сперматиды, особый физиологический механизм определения пола и ларвальный мейоз, могут рассматриваться как дополнительные таксономические признаки высших таксонов, в частности Aphidocossa, семейств и надсемейств внутри подотрядов Aphidinea и Coccinea.

Впервые проанализировано распространение форм яйцеживорождения у псевдококцид и других семейств; впервые установлено, что облигатное полное яйцеживорождение является плезиоморфным признаком Pseudococcidae.

В целом, в ходе работы по избранной теме мною единолично или

в соавторстве были описаны 4 новых для науки рода и 25 новых видов; установлено три новых синонима ранга семейства, 21 новый синоним родового ранга, 95 – видового ранга и 87 новых таксономических комбинаций; для 156 видов мною лично изготовлены новые тотальные рисунки.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Опубликованные результаты работы автора в области морфологии, таксономии, изменчивости, фаунистики конкретных групп кокцид являются основными или даже единственными руководствами для фундаментальных и прикладных энтомологов, соприкасающихся в своей работе с кокцидами, как в нашей стране, так и за рубежом. Полученные данные и обобщения используются в различных прикладных отраслях, связанных с подавлением вредных или разведением полезных видов кокцид. Публикуемые определительные ключи являются основой для научного определения псевдококцид палеарктического региона и изучения локальных фаун, а также для исследований по биоразнообразию и биоконтролю. Обнаружение и определение новых вредителей имеет большое значение для карантинных мероприятий по защите растений. Данные по цитогенетике и репродуктивной биологии отдельных таксонов имеют, помимо прикладного значения (разработка методов биологического подавления вредителей), также и общебиологическое значение, раскрывая на примере кокцид суть таких явлений, как частичная гетерохроматинизация генома, определение пола, партеногенез, «двухзиготное развитие» и т.д. Сделанные обобщения позволяют использовать материалы диссертации для преподавания биологии в различных высших учебных заведениях, что особенно актуально для отечественной высшей школы, в программах которой уникальные явления биологии кокцид до последнего времени почти не были отражены.

Положения, выносимые на защиту.

1. Система родов палеарктической и мировой фауны псевдококцид включает 19 родовых групп, большинство из которых представляются естественными (монофилетическими) и могут использоваться в качестве самостоятельных триб. Группа рода *Puto* Signoret, 1876 рассматривается как наиболее примитивная в семействе Pseudococcidae и базальная по отношению ко всей филогенетической ветви неококцид (надсем. Coccoidea).

2. Решающее значение в систематике псевдококцид как на видовом, так и на родовом уровнях имеют хетотаксия и структурные признаки строения воскоотделяющих желез, а также наличие/отсутствие спинных устьиц и строение анального аппарата. Размер тела, размер и детали строения усиков и ног, наличие/отсутствие брюшного устьяца, число восковых желез, число церариев и щетинок имеют второстепенное значение для систематики группы или же непригодны вовсе для таксономических целей в связи с многочисленными установленными нами примерами внутривидового варьирования этих признаков.

3. Полное облигатное яйцеживорождение является плезиоморфным

признаком всех псевдококцид, унаследованным от предковой группы, которой предположительно считается семейство Phenacoleachiidae. Примеры неполного факультативного яйцеживорождения следует считать вторичными, связанными с развитием восковых яйцевых мешков.

4. Низкие хромосомные (модальные) числа хромосом и ларвальный мейоз следует считать плезиоморфными признаками Pseudococcidae и всего подотряда Coccinea; продуцирование двух спермиев (вместо четырех) из каждой четырехядерной сперматиды и особый физиологический механизм определения пола, сочетающийся с гетерохроматинизацией отцовского набора хромосом являются апоморфными для Pseudococcidae и надсемейства Coccoidea.

Степень достоверности и апробация результатов.

Автор настоящей диссертации работает в области изучения палеарктических кокцид и прежде всего семейства Pseudococcidae более 20 лет. За это время мною единолично или в соавторстве были опубликованы многочисленные фаунистические обзоры, обнаружены новые для науки, новые для фауны России и других регионов мира виды и рода (Гаврилов, 2003, 2004, 2006, 2007, 2009; Данциг, Гаврилов, 2005, 2008, 2010; Gavrilov-Zimin, 2013; Gavrilov(-Zimin) & Matile-Ferrero, 2008, 2014; Gavrilov-Zimin & Danzig, 2015); выявлены новые карантинные вредители (Gavrilov, 2004; Данциг, Гаврилов, Трапезникова, 2008); осуществлены таксономические ревизии палеарктических родов и подготовлены новые определительные ключи (Гаврилов (-Зимин), 2003, 2005, 2007, 2011; Данциг, Гаврилов (-Зимин), 2009, 2010, 2012, 2013, 2014, 2015). На основе тотальной ревизии мучнистых червецов палеарктического региона опубликована (в соавторстве с Е.М. Данциг) двухтомная монография «Псевдококциды Палеарктики» в серии «Фауна России и сопредельных стран, № 148, 149» в которой автором диссертации были написаны основные общие главы, разработана система родов и родовых групп и обработаны все палеарктические виды, неизвестные с территории бывшего СССР из крупных родов, а также большинство олиготипных и монотипных родов: *Trimerococcus*, *Perystrix*, *Malekoccus*, *Synacanthococcus*, *Erimococcus*, *Seyneria*, *Coccidohystrix*, *Cucullococcus*, *Ehrhornia*, *Pararhodania*, *Ritsemia*, *Sinococcus*, *Stipacoccus*, *Formicococcus*, *Paraputo*, *Kiritshenkella*, *Saccharicoccus*, *Crisicoccus*, *Miscanthicoccus*, *Nipaecoccus*, *Antoninella*, *Bimillenia*, *Coleococcus*, *Gomezmenoricoccus*, *Iberococcus*, *Lacombia*, *Mirococcopsis*, *Nudicauda*, *Volvicoccus*, *Paratrionymus*, *Rhodania*, *Adelosoma*, *Antonina*, *Chaetococcus*, *Idiococcus*, *Nesticoccus*, *Paraserrolecanium*, *Porisaccus*, *Serrolecanium*, *Tangicoccus*, *Geococcus*, *Kissrhizoecus*. Виды из родов *Atrococcus*, *Rhizoecus*, *Ripersiella*, *Planococcus*, *Mirococcus*, *Brevennia*, *Heterococcus*, *Archanginella*, *Kalaginella* и *Metadenopus* были обработаны авторами монографии совместно.

Соискатель ученой степени имеет 53 опубликованные работы; положения диссертации изложены в 30 статьях рецензируемых научных изданий из списка ВАК РФ и в двух монографиях. Кроме того, основные

положения, выносимые мною на защиту, докладывались и обсуждались на X и XI международных кокцидологических съездах (Турция, Адана, 2004; Португалия, Лиссабон, 2007), IV и VI международных гемиптерологических съездах (Италия, Турин, 2007; Венгрия, Будапешт, 2009), IV и VI международных кариологических съездах (Санкт-Петербург, 2007; Новосибирск, 2010), отчетных сессиях ЗИН РАН в 2004, 2008, 2009, 2014 годах. Результаты работы в разные годы подвергались независимому анонимному рецензированию при подаче отчетов по проектам РФФИ, комиссии Евросоюза (INTAS), комитета по науке правительства Санкт-Петербурга, фонда грантов президента РФ.

Структура и объем диссертации.

Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы (752 публикации, в том числе 606 на иностранных языках) и трех приложений. Основная часть диссертации изложена на 330 страницах, включая три таблицы и 64 рисунка; общий объем диссертации (с приложениями) – 647 страниц.

Благодарности.

Я благодарен своим научным консультантам Е.М. Данциг и В.Г. Кузнецовой, а также Э.П. Нарчук, С.Ю. Синеву, И.М. Кержнеру, Б.А. Коротяеву, А.В. Стекольникову, Д.А. Гапону и Е.С. Лабиной за ценные замечания и рекомендации. Кроме того, я глубоко признателен за многолетнюю помощь в посылке материалов и литературы, а также за ценные консультации своим иностранным коллегам, особенно Д. Матиль-Ферреро (Франция), Д. Вильямсу (Англия), Дж. Пеллиззари (Италия), Ж.-Ф. Жермену (Франция), Т. Кондо (Колумбия), П. Гуллан (Австралия), Д. Миллеру (США), А. Блаи (Испания), Б. Кайдану (Турция), С. Ву (Китай), Х. Танаке (Япония), П. Брауну (Англия).

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

ГЛАВА 1 ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ ПСЕВДОКОКЦИД

Псевдококциды (мучнистые червецы), несмотря на свое широкое распространение, большое практическое значение и ключевую роль в эволюции основной, некоккоидной (надсем. Coccoidea) филогенетической линии кокцид, остаются до сих пор наименее изученной группой в отношении проблем сравнительной морфологии, цитогенетики, репродуктивной биологии, систематики и филогении группы. На мой взгляд, можно выделить несколько основных объективных причин такого положения дел. Во-первых, сем. Pseudococcidae – несомненно, крупнейшее в мировой фауне кокцид; формально сопоставимое по числу видов сем. Diaspididae (щитовки) в последние десятилетия почти не фигурирует при описании новых для науки видов, тогда как новые виды псевдококцид

постоянно описываются даже из такого хорошо изученного региона, как Европа. Во-вторых, большинство псевдококцид ведут скрытный образ жизни под землей, на корнях растений или в пазухах нижних листьев многолетних трав, чаще всего злаков; ряд специализированных родов облигатно связаны с муравьями и живут глубоко под землей в гнездах муравьев. В-третьих, многие рода мучнистых червецов демонстрируют черты крайнего упрощения или редукции основных морфологических структур, используемых в систематике кокцид, что чрезвычайно затрудняет понимание эволюции группы, в частности разграничение признаков, возникших синапоморфно и конвергентно. Сочетание этих факторов: большого таксономического разнообразия, трудностей сбора материала (особенно в большом количестве, требуемом для изучения тонкой анатомии, репродуктивной биологии, цитогенетики и т.д.) и сложности эволюционной интерпретации признаков, привело к длительному застою в систематике группы. До настоящего времени не было предложено ни общей аргументированной системы семейства, ни филогенетической реконструкции. Характерной иллюстрацией такой ситуации является то, что в крупнейших современных монографиях по псевдококцидам неотропического, австралазийского и ориентального регионов (Williams, 1985, 2004; Williams & Watson, 1988; Williams & Granada de Willink, 1992) все рода перечисляются просто в алфавитном порядке, без какой-либо надродовой группировки. Относительно устоявшимся и широко распространенным является лишь разделение псевдококцид на два подсемейства: *Pseudococcinae* и *Phenacoccinae*. Однако и это подразделение довольно условно, так как многие рода невозможно однозначно отнести к одному из этих подсемейств, что продемонстрировано в настоящей работе при ревизии фауны Палеарктики и отчасти мировой фауны. Что касается системы триб, то ряд названий этого ранга предлагался разными авторами в работах, основанных на изучении узколокальных фаун, всегда без анализа мировой фауны, без какой-либо филогенетической реконструкции и обычно даже и без аргументации, а скорее в виде рубрикации к статье или книге, как это, например, было сделано в работе Тана (Tang, 1992) по фауне Китая. Искусственность таких построений не вызывала сомнений у коллег и предлагаемые названия триб не получили распространения в последующей литературе.

Привлечение неморфологических данных для целей систематики псевдококцид, как и кокцид в целом, пока сильно ограничено относительно низкой репрезентативностью таких данных (за исключением данных по яйцеживорождению). Наиболее перспективными направлениями для этого нам представляются цитогенетика и репродуктивная биология (в широком смысле) (см. подробное обсуждение в главах 4 и 5).

Данные по экологии, образу жизни и географическому распространению предоставляют дополнительную таксономическую информацию лишь на видовом уровне, реже в отношении отдельных родов (см. Приложение 2). Так, например, большинство представителей группы

рода *Antonina Signoret*, 1872 трофически связаны с бамбукоидными злаками, а некоторые монотипные и олиготипные рода г/р *Mirococcus Borchsenius*, 1947 характеризуются монофагией на определенных родах древесных растений (см. обсуждение в главе 7, г/р *Mirococcus*). Большинство же псевдококцид являются экологически пластичными полифагами и олигофагами, многие из которых очевидно «перешагнули» границы своих естественных ареалов в связи с хозяйственной деятельностью человека и широким искусственным распространением кормовых растений.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Диссертация основана главным образом на коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН), содержащей обширные материалы по палеарктической и мировой фауне кокцид, собранные за 100-летний период усилиями многих российских и советских кокцидологов, в том числе автором диссертации. В частности, мною в разные годы был собран материал по таксонам, отсутствовавшим ранее в коллекции ЗИН РАН и прочих музеях мира из Центральной России, Крыма, Сев. Кавказа, Нижнего Поволжья, Западной Европы (Португалия, Франция, Венгрия, Италия, Болгария), Макаронезии (о. Тенерифе), Северо-Западной Африки (Марокко), Малой Азии (Восточная Анатолия), Юго-Восточной Азии и Австралии (Малакский полуостров, о-ва Суматра, Ява, Борнео, Сулавеси, Новая Гвинея, Бали, Флорес), прерий Северной Америки (штаты Иллинойс и Миссури), что позволило проводить работу (особенно в области систематики высших таксонов) на широкой сравнительной базе.

Кроме того, значительные материалы по палеарктической фауне были изучены мною в коллекции Парижского Музея Естественной Истории (Muséum National d'Histoire Naturelle – далее MNHN), а также небольшие материалы по этой фауне, хранящиеся в музеях Лондона (Англия), Мадрида (Испания), Будапешта (Венгрия) и Падуи (Италия) – все такие случаи, а также полные официальные названия этих музеев указаны в комментариях к описаниям соответствующих видов в Приложении 2.

Методологически работа выполнена в рамках классической, традиционной школы систематики, основные принципы и подходы которой были сформулированы в работах Симпсона и Маера (Simpson, 1961; Mayr, 1974; Mayr & Ashlock, 1991). Более современную полемику с другими направлениями систематики, главным образом с кладизмом, см., например, в статьях Горохова, Холинского и Расницына (Gogochov, 2001; Połyński, 2005; Rasnitsyn, 2010).

В главе также подробно рассматриваются различные методы и подходы к изучению морфологии, анатомии, цитогенетики и репродуктивной биологии псевдококцид.

ГЛАВА 3 МОРФОЛОГИЯ

Для мучнистых червецов, как и для кокцид в целом, характерен резкий половой диморфизм. Самцы, как правило, имеют обычное для насекомых разделение тела на отделы – голову, грудь и брюшко, а также развитые крылья. Самки – личинкообразные, с полностью или частично слившимися отделами тела, часто с сильно редуцированными конечностями, бескрылые. Как и во многих других группах живых организмов, личинкообразный облик самок кокцид связывают с педогенезом и неотенией (Габричевский, 1923; Борхсениус, 1956 и др. авторы). Для большинства видов кокцид, и особенно мучнистых червецов, самцы не известны, что связано как минимум с двумя причинами: 1) факультативным или облигатным партеногенезом многих видов; 2) трудностью нахождения самцов в природе. Самцы всегда мельче самок, часто развиваются на некотором отдалении от колоний самок (даже на других растениях или других частях растений) и во взрослом состоянии живут очень короткое время (от нескольких часов до нескольких дней). По моим подсчетам, среди почти пяти сотен видов псевдококцид палеарктической фауны самцы известны не более чем для 30 видов из 20 родов, что составляет около 6 % видового разнообразия. В этой связи систематика группы основана главным образом на признаках взрослых самок (рис. 1), а определительные таблицы видов – только на этих признаках. Ниже описанию морфологии самок уделено основное внимание, а самцам посвящен небольшой раздел в конце главы.

Тело обычно широкоовальной или удлиненно-овальной формы, редко шаровидное или полушаровидное, покрыто тонким слоем порошковидного воска или, реже, восковыми пластинами. Тело яйцекладущей самки заключено в различной формы восковые мешки. Длина тела у палеарктических видов варьирует от миллиметра до сантиметра (как, например, у эндемика о. Тенерифе *Fonscolombia menieri* (Matile-Ferrero et Balachowsky, 1972)). Однако следует учитывать и тот факт, что размеры тела самок могут существенно увеличиваться после последней линьки, по мере наполнения тела развивающимися яйцами. Сегментация тела обычно довольно ясная. Однако в отдельных родах, например у так называемых «безногих» червецов группы рода (г/р) *Antonina* Signoret, 1873, а также у *Trabutina* Marchal, 1904 и *Ritsemia* Lichtenstein, 1879 намечается полное слияние сегментов тела, и взрослая самка становится сильно склеротизированной.

Глаза, если имеются, то всегда простые, однолинзовые, одна пара, в виде небольших пигментированных бугорков. Иногда глаза редуцированы до пигментных пятен или полностью отсутствуют.

Ротовой аппарат обычного для хоботных насекомых типа – колюще-сосущий. Состоит из небольшого наличника, 2-3-члениковой нижней губы и очень длинных, стилетообразных мандибул и максилл. Длина мандибул и максилл может превышать длину тела; они специальной мускулатурой втягиваются во внутреннюю сумку, лежащую в полости головогруды.

Усики короткие, у палеарктических видов никогда не превышают длину тела; 6-9-члениковые. Очень часто число члеников усиков подвержено индивидуальной или даже мозаичной изменчивости. У видов г/р *Antonina* усики редуцированы до небольшого 2-3-членикового бугорка.

Ноги обычно малы по сравнению с телом, а у видов группы рода (г/р) *Antonina* полностью отсутствуют или очень сильно редуцированы. Лапка одночлениковая, с двумя тонкими волосками на вершине – так называемыми “тарсальными пальчиками”. Коготок с зубчиком или без такового, что имеет большое значение в систематике группы. На коготке имеются два коготковых пальчика, которые обычно длиннее коготка и имеют булавовидную вершину; очень редко коготковые пальчики короче коготка и с заостренной вершиной.

Дыхальца имеются в числе двух пар на средне- и заднегруди. Обычно обе пары примерно одинакового размера, редко одна из пар крупнее другой. Перитрема дыхалец часто несет несколько дисковидных воскоотделяющих желез (обычно трехячеистые или пятиячеистые). Скопления таких желез также часто наблюдаются и на кутикуле возле дыхалец. Особое строение имеют сильно склеротизированные, колоколовидной формы дыхальца у *Miscanthococcus miscanthi* Takahashi, 1928 и *Metadenopus festucae* Šulc, 1933 (см. рисунки этих видов).

Спинные устья представляют собой щелевидные отверстия, расположенные симметрично в числе одной или двух пар на дорсальной (редко на краю вентральной) поверхности тела. Положение этих устьиц постоянное, передняя пара всегда располагается в передней части головогруди, а задняя – на шестом или седьмом (или между ними) абдоминальных сегментах. Края устьиц обычно слегка возвышаются над остальной кутикулой и несут те же структуры, что и окружающая кутикула у конкретного таксономического вида, то есть разнообразной формы и размера щетинки, волоски, шипики, а также трехячеистые или пятиячеистые железы. У тропических мучнистых червецов, выделяемых в особую трибу *Allomyzocossini*, спинные устья сильно выпуклые и склеротизированные. В очень редких случаях спинные устья вторично отсутствуют, будучи при этом нормально развиты у близких по другим признакам видов и родов и/или присутствуют у личинок, но утрачиваются у имаго.

Брюшные устья, отверстия на вентральной стороне брюшка, всегда располагаются вдоль средней линии тела; их может быть от 1 до 6. Размер, форма и число брюшных устьиц разнообразны и варьируют как между видами, так и между популяциями и индивидуально. Часто устье располагается на границе двух брюшных сегментов, и в этом случае оно бывает разделено поперечной интерсегментной перетяжкой. Причудливы устья некоторых видов из родов *Trionymus* Berg, 1899, *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877, *Rhizoecus*, *Ripersiella* Tinsley, 1899 – они сильно выпуклые, склеротизованные, с неясной внутренней структурой. У некоторых видов из групп родов *Mirococcus* Borchsenius, 1947 и *Metadenopus* Šulc, 1933 брюшные устья обладают характерной двойной окантовкой. У многих

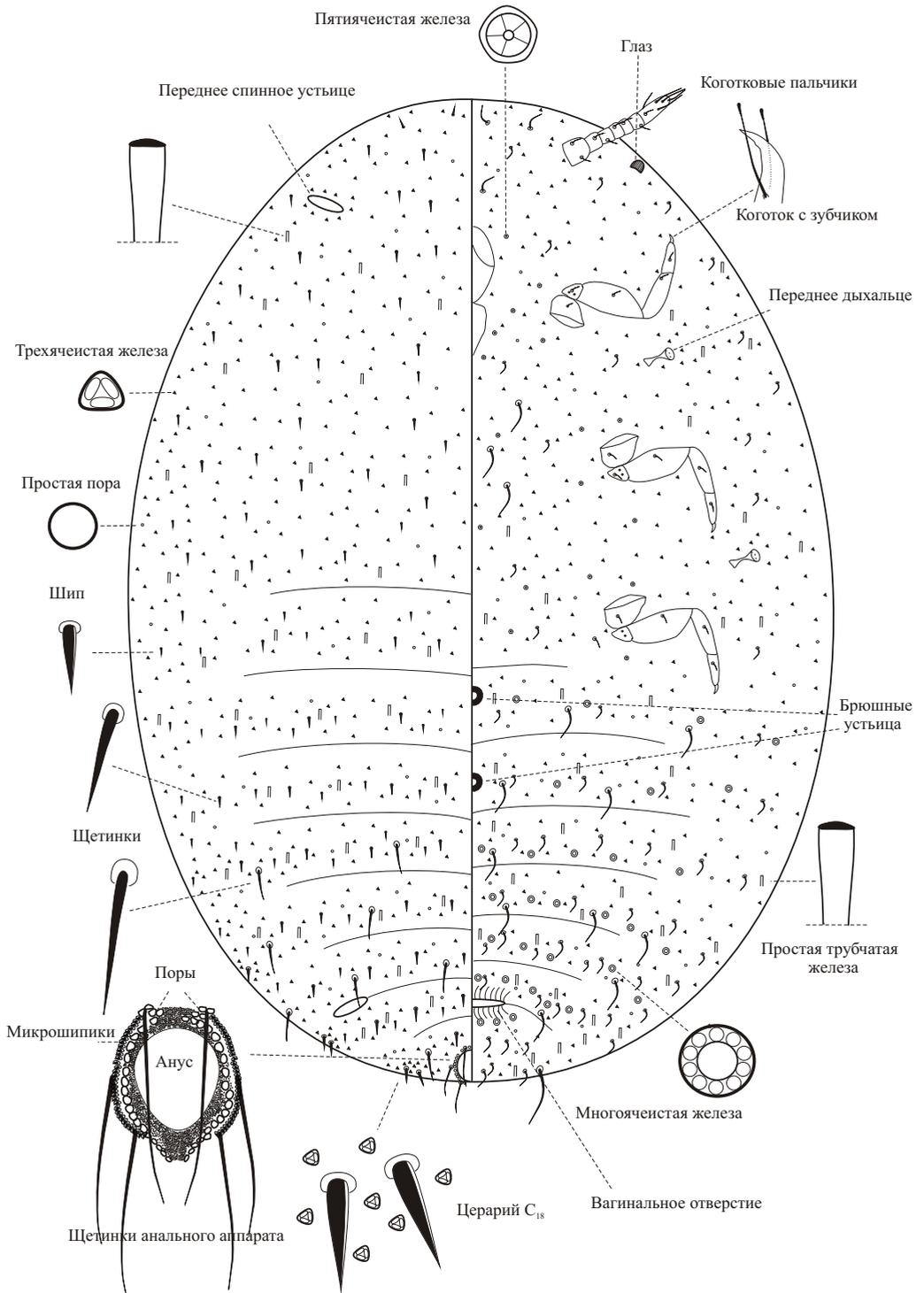


Рисунок 1. Основные таксономические признаки самок псевдококцид, *Fonscolombia tomlinii* (Newstead, 1892). Здесь и далее использованы рисунки автора.

видов брюшные устья отсутствуют. Особи с устьем и без устья часто встречаются в одной популяции (см. Приложение 2).

Анальный аппарат обычно сложной структуры, с плоским хитиновым кольцом вокруг анального отверстия, одним внутренним рядом округлых или овальных пор, одним наружным рядом микрошипики и 6 щетинками, которые обычно бывают длиннее диаметра анального кольца. Такой, наиболее распространенный тип анального аппарата мы предлагаем называть полноценным (рис. 2). У ряда видов наблюдается увеличение числа рядов микрошипики – до 2-4-х; такой анальный аппарат рассматривается нами как усложненный. Наоборот, у некоторых видов, особенно живущих в условиях пустынного климата, анальный аппарат крайне упрощен, что выражается в редукции числа пор и микрошипики, вплоть до полной их утраты. Кроме того, у многих видов хорошо заметна более или менее длинная анальная трубка, погруженная внутрь анального сегмента. У большинства видов группы рода *Rhizoecus* поры и микрошипики увеличены в размерах и имеют неправильную форму. В родах *Rhodania* Goux, 1935 и *Pararhodania* Ter-Grigorian, 1964 анальное кольцо сильно расширено и склеротизировано. Примеры различных типов анального аппарата см. на рис. 2.

Наружных половых органов нет. Вагинальная щель расположена на вентральной поверхности тела между двумя последними брюшными стернитами.

Восковые железы многочисленны и чрезвычайно разнообразны (таблица 1). Строение и расположение этих желез – важнейшие диагностические признаки в систематике мучнистых червецов и кокцид в целом.

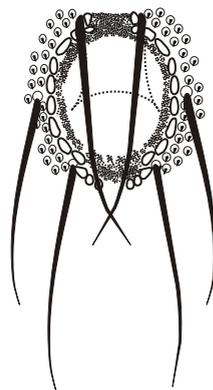
Дисковидные железы выделяют порошкообразный воск и бывают следующих типов. 1) Простые поры (имеющие единственное выходное отверстие, окаймленное хитинизированным ободком); такие поры часто разбросаны в большем или меньшем количестве на обеих сторонах тела и/или образуют группы вместе с другими восковыми железами. Особые двойные и тройные поры имеются на анальном сегменте *Nudicauda nigra* (Matesova, 1957).

2) Трехячеистые железы (имеющие три отверстия и примерно треугольную форму); эти железы являются одной из синапоморфий псевдококцид и монотипного семейства Phenacoleachiidae и имеются у подавляющего большинства мучнистых червецов в большом количестве по всей поверхности тела. Лишь в нескольких группах родов, таких как г/р *Heterococcus* Ferris, 1918, г/р *Boreococcus* Danzig, 1960, г/р *Neotrionymus* Borchsenius, 1948, г/р *Metadenopus*, а также в родах *Pararhodania* и *Coccidohystrix* Lindinger, 1943 наблюдается редукция числа трехячеистых желез вплоть до полной их утраты. Иногда наблюдается неравномерное распределение трехячеистых желез по поверхности тела: они могут отсутствовать в медиальной зоне вентральной поверхности груди (как, например, у ряда видов обширного рода *Phenacoccus* Cockerell, 1893 и

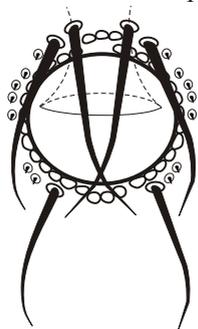
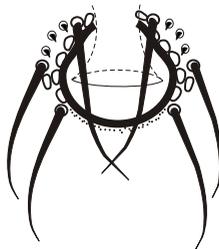
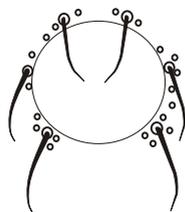
Обычный полноценный анальный аппарат



Усложненный анальный аппарат



Различные варианты упрощенного анального аппарата

*Mirococcopsis kalaginae**Ritsemia pupifera**Mirococcopsis ehrhornioidea**Paratryonymus halocharis**Ehrhornia fodiens**Cucullococcus arrabidensis*

Особые варианты анального аппарата

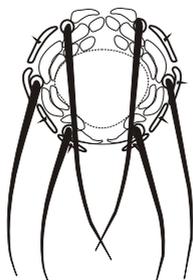
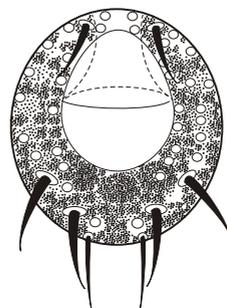
*Ripersiella brevipes**Pararhodania armena**Rhodania flava*

Рисунок 2. Различные варианты строения анального аппарата.

др.), образовывать краевую или медиальную полосы (как у *Trimerococcus* Balachowsky, 1952 и *Kiritshenkella* Borchsenius, 1948 соответственно). Размер трехячеистых желез в большинстве случаев одинаков по всему телу. Однако, у видов группы рода *Puto* дорсальные трехячеистые железы обычно несколько крупнее вентральных. Трехячеистые железы своеобразной структуры, имеются у *Cucullococcus arrabidensis* (Neves, 1954) (без наружного ободка) и у видов рода *Iberococcus* Gómez-Menor Ortega, 1928 (сильно выпуклые, расположенные в глубоком бокальчике).

3) Пятиячеистые железы (с одной круглой центральной ячейкой и 5 периферическими ячейками; иногда центральная ячейка может отсутствовать) имеются главным образом у представителей подсемейства Phenacossinae (у Pseudocossinae они известны лишь в г/р *Metadenopus*) и обычно располагаются на вентральной поверхности тела, особенно вокруг ротового аппарата и возле дыхальцевых отверстий. В ряде случаев (например, в г/р *Heterococcus* и г/р *Metadenopus*) пятиячеистые железы очень многочисленны и замещают частично или полностью отсутствующие трехячеистые железы.

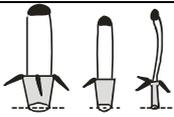
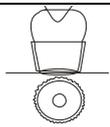
4) Многаячеистые железы в типичном случае имеют одну центральную и 8-10 периферических ячеек и располагаются поперечными рядами на стернитах брюшка. Реже эти железы имеются и на остальной поверхности тела и/или имеют отклоняющееся от обычных строение, размер и расположение на теле. Например, у *Mirococcus sphaeroides* Danzig, 1975 часть многоячеистых желез имеют не одну, а несколько центральных ячеек, а виды рода *Pelionella* Kaydan, 2014 демонстрируют одновременно два разных по внутренней структуре и размеру типа многоячеистых желез. В г/р *Neotrionymus* многоячеистые железы частично или полностью замещают трехячеистые железы.

Цилиндрические железы выделяют восковые нити. Разнообразие этих желез у мучнистых червецов очень велико и, вероятно, перекрывает таковое у всех остальных кокцид вместе взятых. Мною разработаны оригинальные классификация и терминология цилиндрических желез мучнистых червецов (таблица 1):

1) Простые трубчатые железы. Они имеют один простой выводной проток трубчатой формы. Отверстие этого протока обычно лежит на поверхности кутикулы, реже приподнято над ней или, наоборот, слегка погружено внутрь тела вместе с небольшим участком кутикулы. Большинство представителей подсемейства Phenacossinae имеют только такие простые железы. Вариантом простых желез можно считать и, так называемые, «бутылковидные» железы, известные у представителей рода *Coccidohystrix*: дистальный (удаленный от выходного отверстия) конец протока этих желез бутылковидно расширен.

2) Трубчатые железы с воротничками. У таких желез трубчатый проток окружен различной формы и размера кутикулярными воротничками. Наибольшего разнообразия железы с воротничками достигают в подсемействе Pseudocossinae, тогда как у более примитивных Phenacossinae

Таблица 1. Восковые железы.

Дисковидные железы		
Простые дисковидные поры	  <i>Nudicauda nigra</i>	
Трехячеистые железы	   <i>Cucullocooccus Iberococcus</i>	
Пятиячеистые железы	   	
Многоячеистые железы	   <i>Pelionella</i>	
Цилиндрические железы		
Простые трубчатые железы	  <i>Coccidohystrix</i>	
Трубчатые железы с воротничками	Грибовидные железы	
	Воротничок у отверстия протока	
	Воротничок в средней части протока	
	Двойной воротничок	
	Лучистые железы <i>Heliococcus</i>	
	Митральные железы <i>Ehrhornia, Discococcus</i>	
Двухтрубчатые/трехтрубчатые железы (у г/р <i>Rhizoecus</i>)		
Железы особой структуры	 <i>Nudicauda Ferrisia</i>	

они известны лишь в нескольких родах; в палеарктической фауне это только рода *Helicococcus* Šulc, 1912, *Seyneria* Goux, 1990 и *Ehrhornia* Ferris, 1918. Среди всего многообразия желез с воротничками можно выделить следующие типы.

а) Грибовидные железы. У таких желез воротничок, отходящий от отверстия протока, очень широкий и напоминает шляпку гриба, с чем и связано это название. Почти все виды с грибовидными железами собраны в группе рода *Pseudococcus* Westwood, 1840 и лишь отдельные виды с такими железами встречаются в палеарктическом роде *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948 и неарктическом *Humococcus* Ferris, 1953.

б) Железы с узким воротничком, отходящим от отверстия протока. Такие железы наиболее обычны и встречаются в большинстве родов подсемейства Pseudococcinae. Высота воротничка может при этом быть различной, от очень небольшой до превышающей длину самого протока.

в) Железы с воротничком, отходящим от средней части протока (например у *Volvicoccus volvifer* Goux, 1945, *Metadenopus caudatus* (Borchsenius, 1958) и др.).

г) Железы с двойным воротничком, проксимальная часть которого сильнее склеротизирована, нежели дистальная (например у некоторых видов *Trionymus*, *Paraputo* Laing, 1929 и др.).

д) Лучистые трубчатые железы. По краю воротничка таких желез расположено один или несколько шипов. Известны только у представителей рода *Helicococcus*.

е) Митральные трубчатые железы; напоминают по форме головной убор, митру, православных служителей культа; характерны для видов рода *Ehrhornia* и, вероятно, некоторых непалеарктических родов, например для неарктического *Discococcus* Ferris, 1953, известного нам лишь по описаниям и рисункам.

3) Двух- и трехтрубчатые железы представляют собой два или три скрещенных трубчатых протока, расположенных свободно или в кутикулярном бокальчике. Имеются у многих (но не у всех!) видов г/р *Rhizoecus*.

4) Трубчатые железы особого типа характерны для некоторых родов палеарктической и мировой фауны. Например, у видов рода *Nudicauda* Gavrilov, 2006, а также у монотипного рода *Malekoccus* Matile-Ferrero, 1988 отверстие протока окружено плоским хитинизированным кольцом, а у пантропического рода *Ferrisia* Fullaway, 1923 выходное отверстие трубчатой железы окружено участком склеротизированной кутикулы и несколькими ассоциированными щетинками.

Шипы выделяют плотный воск и бывают различного размера и формы (рис. 3). По сути дела, каждый шип представляет собой наружный проток особой воскоотделяющей железы (Foldi, 1997) и имеет на своей поверхности и (или) на вершине отверстия, либо очень мелкие, плохо заметные, либо более крупные, сопоставимые с шириной самого шипа. Особенно крупные и многочисленные шипы характерны для представителей г/р *Puto* и г/р



Рисунок 3. Шипы, щетинки, церарии и сходные структуры.

Coccidohystrix, тогда как в некоторых родах пустынных червецов шипы полностью утрачены и на теле располагаются лишь различного размера волоски и щетинки.

Шипы вместе с ассоциированными дисковидными железами (обычно трехячеистыми, редко – пятиячеистыми) формируют особые множественные парные структуры по краю тела – церарии, которые, по-видимому, являются уникальной апоморфией семейства Pseudococcidae. Строение и число церариев – важные диагностические признаки, использующиеся для классификации и идентификации мучнистых червецов как на видовом уровне, так и при анализе таксонов более высокого ранга. У некоторых червецов церарии полностью утрачены или же на месте последней пары остается одна или несколько тонких щетинок с группой трехячеистых желез. Такие редуцированные церарии, с щетинками вместо шипов, мы предлагаем называть **псевдоцерариями**.

У некоторых видов рода *Coccidohystrix* Lindinger, 1943 на месте церариев располагаются сильно выпуклые бугорки с крупными шипами, но без ассоциированных трехячеистых желез; такие структуры мы предлагаем называть **мамелонами**. См. все обсуждаемые структуры на рис. 3.

Волоски и щетинки различной длины, более или менее многочисленны на вентральной поверхности тела у всех видов. На дорсальной поверхности щетинки и/или волоски имеются главным образом у представителей подсемейства Pseudococcinae. Среди Phenacoccinae щетинки и волоски (обычно наряду с шипами) имеются лишь у представителей родов *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877 и *Perystrix* Gavrilov, 2004, а также, вероятно, у некоторых непалеарктических представителей этого подсемейства.

ГЛАВА 4 ЦИТОГЕНЕТИКА

Хромосомы мучнистых червецов (рис. 5) имеют голокинетическое строение, причем псевдококциды являются одной из первых групп насекомых, у которых был открыт такой тип хромосом (Hughes-Schrader & Ris, 1941; Hughes-Schrader, 1942, 1948; Hughes-Schrader & Schrader, 1961 и др.). Хромосомные числа к настоящему времени установлены примерно для 130 видов из 47 родов (см. мои обзорные работы: Gavrilov, 2007; Gavrilov-Zimin et al., 2015), что составляет около 6% от общего числа видов мировой фауны. Изученность палеарктических червецов чуть выше общемировой и составляет около 7% видового разнообразия: 40 видов из 23 родов.

Интервал изменчивости хромосомных чисел как в пределах всего семейства, так и в отдельных родах сравнительно невелик. Наименьшее число хромосом, $2n=8$, известно у ряда видов из разных родов; максимальное число хромосом $2n\approx 64$ обнаружено у *Paraputo olivaceus* (Cockerell, 1896) Нуром с соавторами (Nur et al., 1987). Модальным числом хромосом, по-видимому, является $2n=10$ (Gavrilov, 2007). У некоторых видов внутривидовая изменчивость хромосомных чисел определяется наличием добавочных или В-хромосом (см., например, рис. 5g).

Вопросы частной цитогенетики и кариосистематики псевдококцид рассматривались мною подробно в кандидатской диссертации (Гаврилов, 2005), а также в ряде специальных статей (Gavrilov, 2004, 2007; Gavrilov & Trapeznikova, 2007, 2008; Gavrilov-Zimin, 2011-2012) и не повторяются в настоящей работе.

Мейоз у самок и особенно у самцов мучнистых червецов, как и кокцид в целом отличается большим своеобразием. В частности, последовательность мейотических делений инвертирована (Nur, 1980), что, однако, нуждается в дополнительной проверке. Мужской мейоз проходит очень быстро и завершается образованием гигантской клетки с четырьмя ядрами – «четырёхядерной сперматиды», включающей все четыре гаплоидных продукта мейоза – см. рис. 6.

К настоящему времени у мучнистых червецов найдены только три (из 10 известных у кокцид – рис. 7) генетические системы: XX-X0, леканоидная система и телитокия.

У видов, характеризующихся системой XX-X0 (6 видов из рода *Puto*), пол потомства определяется при оплодотворении. Сперматозоид, содержащий X-хромосому, при слиянии с яйцеклеткой продуцирует самок, а сперматозоид, не получивший X-хромосомы – самцов; в результате самки имеют на одну хромосому (половую) больше, чем самцы (рис. 5а-с). Система XX-X0 широко распространена у насекомых (White, 1973) и рассматривается для них как анцестральная (White, 1973; Blackman, 1995). По-видимому, эта система была исходной и для кокцид, так как встречается только в наименее специализированных семействах Margarodidae s.l., Ortheziidae и Pseudococcidae (Brown & Cleveland, 1968; Nur, 1980, 1990;

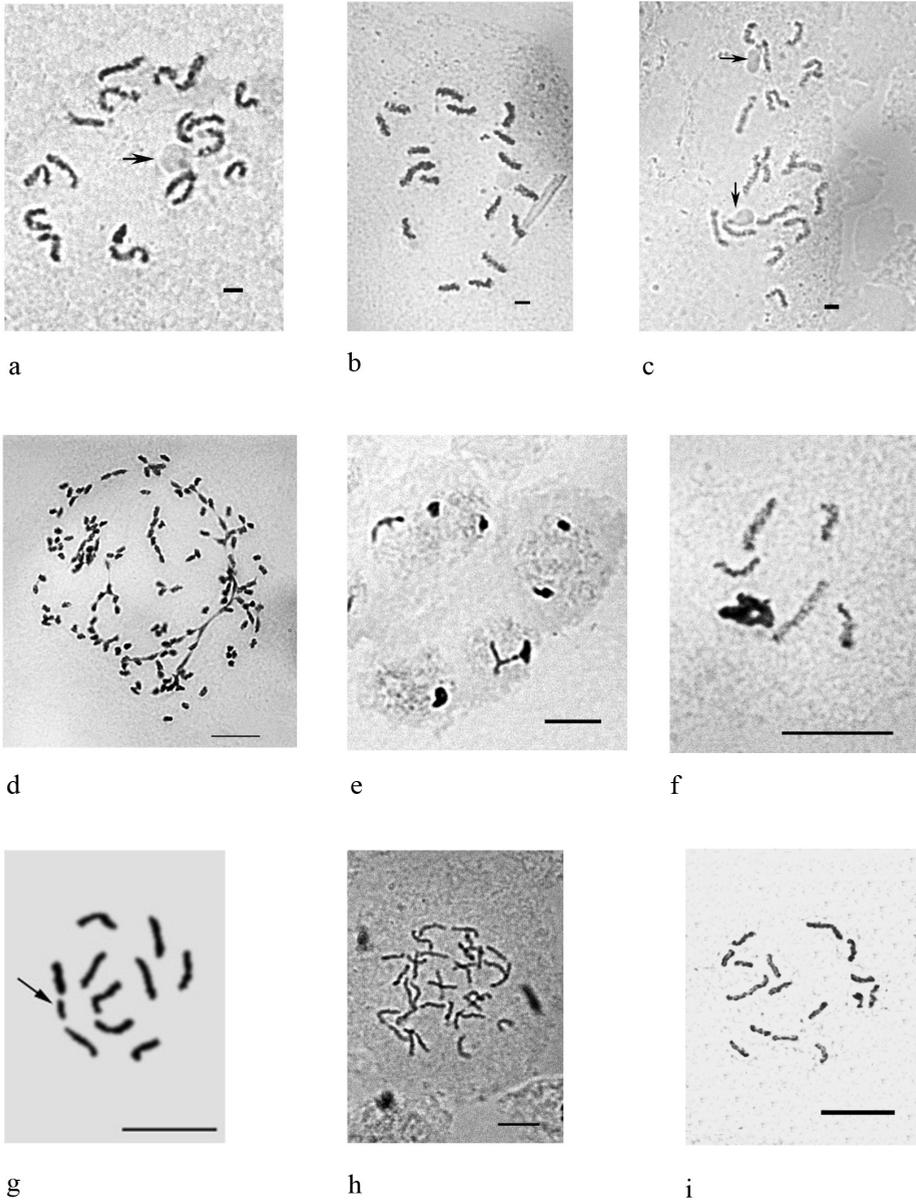


Рисунок 5. Эмбриональные клетки и кариотипы некоторых палеарктических псевдококцид. **a-c** - *Puto superbus*; **a** – клетка женского эмбриона, $2n=18$; **b-c** – клетки мужского эмбриона, $2n=17$, стрелками показаны ядрышки; **d** - *Heliococcus sulci*, полиплоидная клетка с примерно 140 хромосомами и многочисленными агглютинациями; **e** - *Peliococcopsis priesneri*, клетки мужского эмбриона на стадии интерфазы, один гаплоидный набор хромосом гетерохроматинизирован; **f** - *Planococcus vovae*, клетка мужского эмбриона на стадии интерфазы, один гаплоидный набор хромосом гетерохроматинизирован; **g-h** - *Dysmicoccus multivorus*; **g** - эмбриональная клетка с $2n=10 + B$, дополнительная хромосома показана стрелкой; **h** - клетка мицетома, $7x=35$. **i** - *Trabutina crassispinosa*, эмбриональная клетка, $2n=16$. Масштаб: 10 μm .

Gavrilov, 2007).

За исключением 6 изученных видов рода *Puto* (Hughes-Schrader 1944; Brown & Cleveland 1968; Gavrilov-Zimin, 2011), все остальные 130 цитогенетически изученных видов псевдококцид из других родов демонстрируют так называемую леканоидную (Lecanoid) генетическую систему с гетерохроматинизацией отцовского набора хромосом или же телитокию, возникшую, вероятно, на основе леканоидной системы. В первом случае пол потомства определяется физиологическим состоянием самки и зависит от ее возраста, кормового растения и положения в колонии (Nur, 1980).

У кокцид в целом известны три основных типа генетических систем с гетерохроматинизацией – Lecanoid, Comstockioid и Diaspidoid. Свои названия они получили от таксономических групп, в которых были впервые обнаружены. Все они связаны с облигатной гетерохроматинизацией и генетической инактивацией отцовского набора хромосом в раннем эмбриогенезе самцов (рис. 6), которые становятся генетически гаплоидными (Hughes-Schrader, 1948; Brown, 1966, 1967; Nur, 1980). В классическом случае все ткани самца, за исключением полиплоидных, несут в своих клетках инактивированный отцовский набор хромосом. В системе Lecanoid инактивированный геном проходит через весь жизненный цикл самца, в Comstockioid он частично дегенерирует, а в Diaspidoid полностью утрачивается на ранних этапах эмбриогенеза. Полагают, что система Lecanoid произошла из анцестральной системы XX-X0 (Haig, 1993) и является базальной в эволюции систем с гетерохроматинизацией отцовского набора хромосом: из нее произошла система Comstockioid, которая, в свою очередь, стала анцестральной для системы Diaspidoid (Nur, 1980). Впервые леканоидная система была изучена у мучнистых червецов рода *Pseudococcus* выдающимся американским генетиком Ф. Шредером (Schrader, 1921, 1923). Много позднее, в работах С. Хьюз-Шредер (Hughes-Schrader, 1935, 1948) была дана интерпретация цитогенетического механизма, лежащего в основе леканоидной гетерохроматинизации. У видов с леканоидной системой самцы начинают развиваться, имея два активных генома, но на стадии бластулы отцовские хромосомы начинают конденсироваться, а затем сливаются в единую гетерохроматиную глыбку (Рис. 5e-f). Сперматогенный мейоз включает два деления, однако биваленты не образуются (Hughes-Schrader, 1948, Brown & Nur, 1964). Известно несколько модификаций мейоза, однако у большинства изученных видов он протекает сходным образом и завершается образованием так называемых «четырёхядерных сперматид». В общей цитоплазме гигантской клетки идет формирование только двух спермиев, которые затем высвобождаются и завершают спермиогенез, а гетерохроматические ядра дегенерируют. Таким образом, самец передает потомству только геном своей матери.

В случае телитокического размножения эмбрионы с гетерохроматинизацией в теле анализируемых самок отсутствуют, и достоверно определить, на основе какой исходной генетической системы

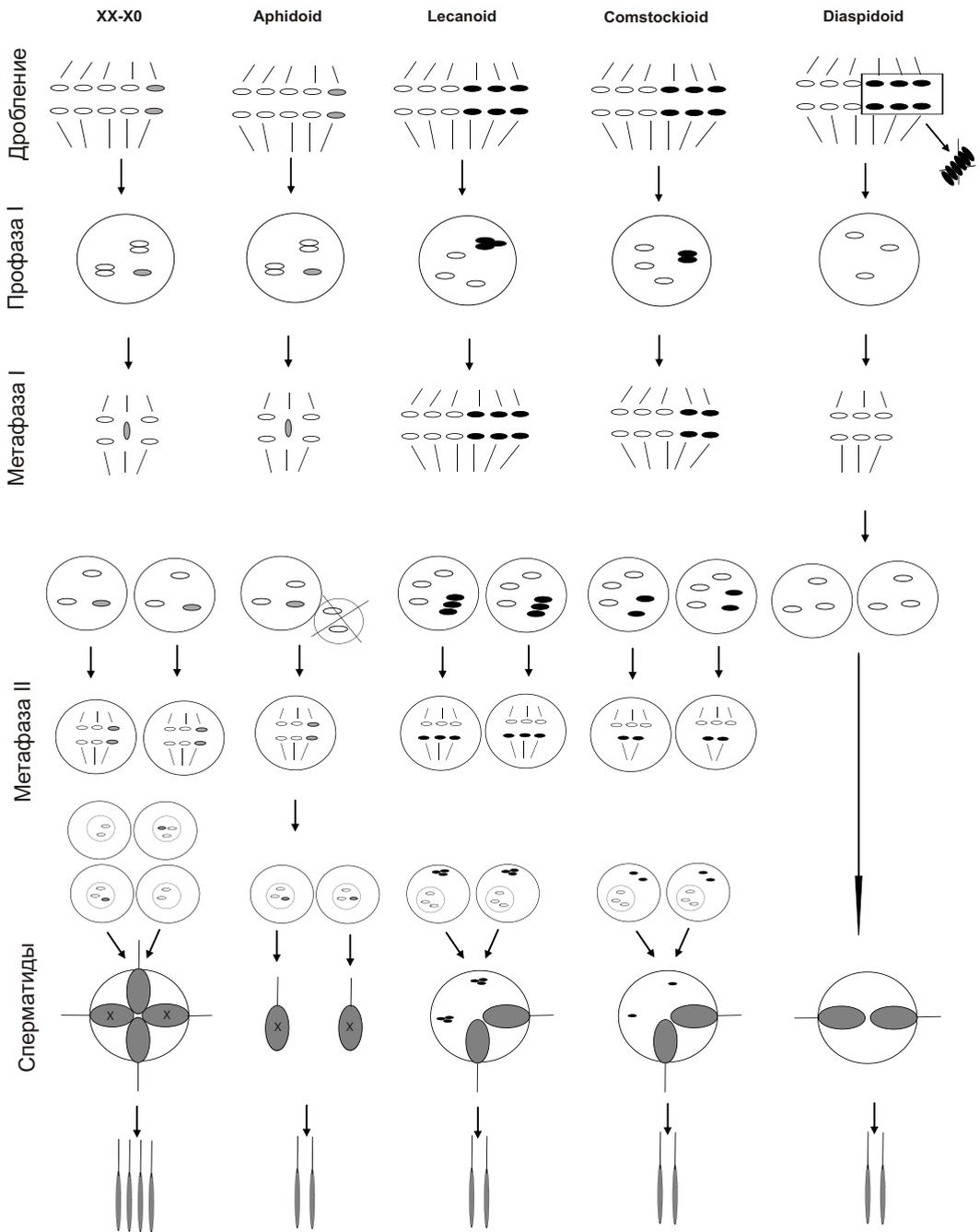


Рисунок 6. Мейоз и спермиогенез кокцид и тлей с разными генетическими системами (по: Nur, 1980; Gavrillov-Zimin et al., 2015 с изменениями).

возникло партеногенетическое размножение, не удается (Nur, 1980). С другой стороны, примеры облигатной телетокки довольно редки. Чаще встречается факультативный партеногенез, связанный со специфическим образом жизни. Червцы могут образовывать на растениях плотные колонии

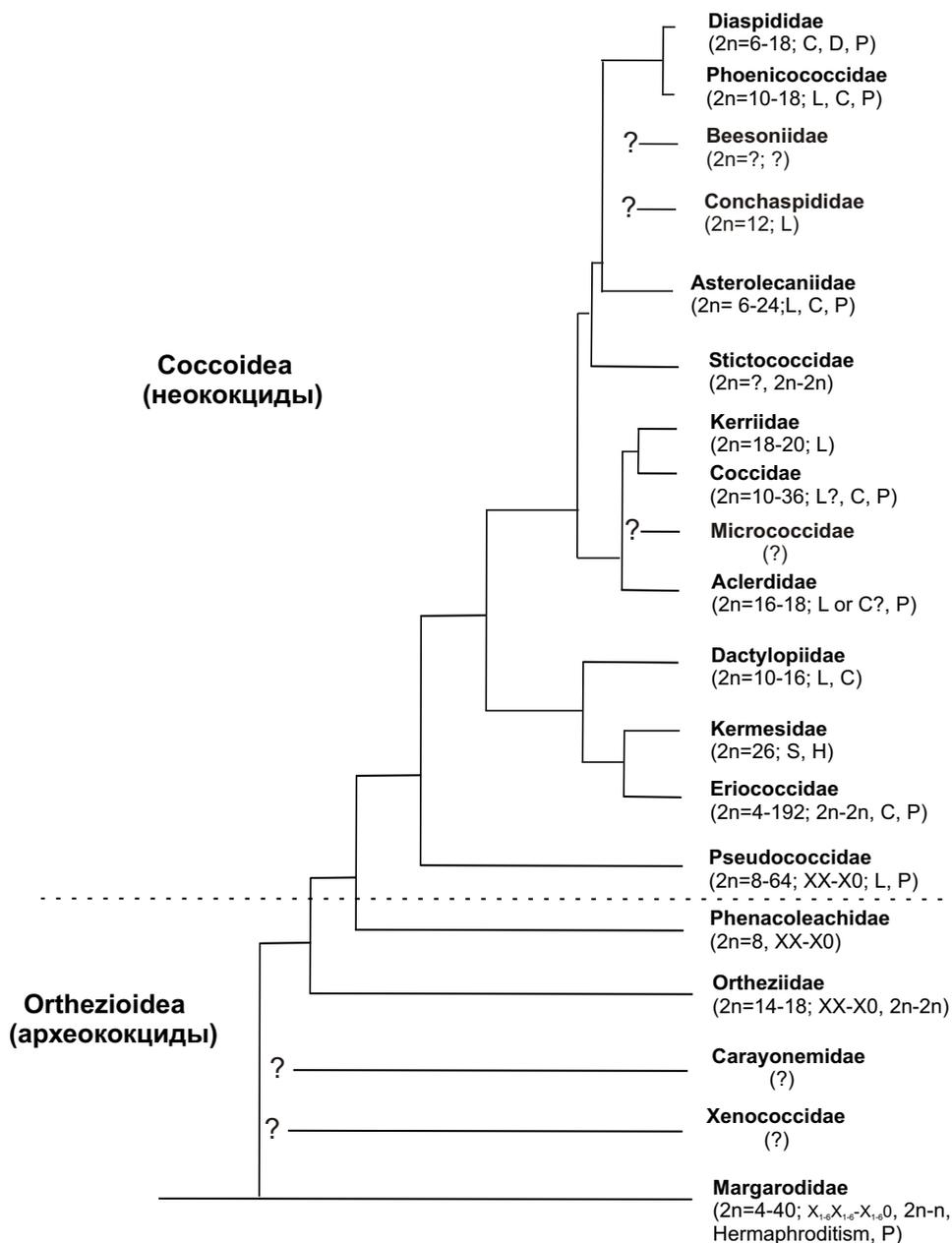


Рисунок 7. Общая филогения кокцид с данными о генетических системах и хромосомных числах (по Данциг, 1980 и Gavrilov, 2007, с дополнениями).

из неподвижных или малоподвижных самок, со всех сторон покрытых слоем восковых выделений, или же самки прячутся глубоко в пазухах листьев или в корнях растений под землей. Самцы оплодотворяют только тех самок, которые находятся снаружи колонии. Самки же, закрытые телами соседних особей или тканями растений, остаются неоплодотворенными и размножаются партеногенетически (Nur, 1972). Самцы обычно немногочисленны даже при облигатно обоеполом размножении; редко

соотношение полов достигает пропорции 1:1 (Gavrilov & Trapeznikova, 2007).

На основе сравнительного анализа хромосомных чисел и генетических систем псевдококцид и других семейств кокцид, а также близкородственной группы тлей нами (Gavrilov-Zimin et al., 2015) впервые были выделены плезиоморфные и апоморфные цитогенетические признаки псевдококцид (и происходящей от них ветви неоккокцид) и всего подотряда *Coccinea*:

1) Относительно низкие модальные числа хромосом (плезиоморфия *Pseudococcidae* и подотряда *Coccinea*).

Модальные диплоидные числа хромосом у *Aphidocossa* (кокциды+тли) ($2n = 8, 10, 12, 18$) ниже, в целом, чем эти числа у других *Homoptera* и даже *Paraneoptera*: *Psyllinea* $2n = 26$, *Cicadinea* $2n = 18, 20, 22, 26, 30$, *Heteroptera* $2n = 14, 22, 26, 28, 34$, *Copeognatha* $2n = 18$. Кариотипы *Aleyrodinea* и *Thysanoptera* изучены очень слабо, но для обеих групп хромосомные числа меньше $2n = 20$ неизвестны пока вообще (см. полное цитирование соответствующих литературных источников по таксономическим группам в работе Gavrilov-Zimin et al., 2015).

2) Физиологическое определение пола (апоморфия *Pseudococcidae* и надсемейства *Coccoidea*).

За исключением тлей и большинства кокцид, все *Paraneoptera* имеют обычную генетическую систему XX-X0 с одной или множественными X-хромосомами или же систему XX/XY, и пол у них определяется в момент оплодотворения в результате комбинации половых хромосом. Этот механизм определения пола известен у некоторых примитивных кокцид, в том числе у псевдококцид рода *Puto* (см. выше). Однако у большинства изученных кокцид и у всех изученных тлей имеет место нехромосомное определение пола, поскольку мужские и женские гаметы являются идентичными по числу хромосом. Реальное же определение пола носит физиологический характер и зависит от ряда внешних и внутренних аспектов жизнедеятельности беременной самки: ее возраста, кормового растения, длины светового дня и даже температуры и влажности окружающей среды, что было показано в ряде экспериментальных работ (см. для обзора: Nur, 1980; Gavrilov, 2007).

3) Гетерохроматизация части хромосомного набора (апоморфия *Pseudococcidae* и надсемейства *Coccoidea*).

В общих рамках физиологического определения пола подавляющее большинство кокцид имеет уникальную цитогенетическую особенность – гетерохроматизацию и/или элиминацию хромосом отцовского происхождения (Paternal Genome Elimination) (см. выше). Подобное, хотя и не вполне аналогичное явление известно у тлей трибы *Tramini* (сем. *Lachnidae*) (Blackman, 1990). Все исследованные популяции этих тлей размножаются партеногенетически и неполноцикло, а половые хромосомы у них не обнаружены. В то же время часть хромосом в диплоидном наборе демонстрирует гетерохроматизацию и даже агрегирование

гетерохроматиновых элементов в соматических клетках в поздней профазе, то есть так же, как и в леканоидной-комстокоидной генетической системе кокцид. Однако число гетерохроматизированных хромосом у *Tramini* может существенно различаться в разных популяциях и часто меньше, чем число хромосом в гаплоидном наборе. У других тлей гетерохроматизации пока не обнаружено, а репродуктивный процесс столь своеобразен, что позволяет рассматривать его в качестве особой, афидоидной генетической системы. Эта система базируется на, казалось бы, обычном механизме XX-X0. Однако в ходе сперматогенеза один из вторичных сперматоцитов (который включает в себя только аутосомы) всегда меньше по размеру и дегенерирует сразу после анафазы I. Второй, больший сперматоцит продуцирует два спермия, оба с X-хромосомой (Blackman, 1987). Таким образом, самцы по сути производят гаметы с женским набором хромосом и при слиянии таких гамет с яйцеклетками, естественно, все потомство состоит из самок. С другой стороны, партеногенетическая самка тли может при поступлении соответствующего сигнала из внешней среды, например при изменении длины светового дня, произвести без оплодотворения как эмбрионы с X-хромосомой, так и без неё, с помощью специального цитологического механизма утраты X-хромосомы у части ооцитов.

4) Формирование двух функциональных спермиев вместо четырех из каждой четырехядерной сперматиды (апоморфия *Pseudococcidae* и надсемейства *Coccoidea*).

У большинства живых организмов, в том числе у всех *Paraneoptera*, кроме некокцид (без *Puto*) и тлей, мужской мейоз заканчивается образованием 4 продуктов деления исходной клетки: четырех спермиев, сперматозоидов или 4 микроспор, если говорить о растениях. У большинства *Aphidosocsa* в результате процессов гетерохроматизации, элиминации и дегенерации хромосом или целых клеток образуется не 4, а только 2 клетки – 2 спермия, которые в дальнейшем участвуют в оплодотворении (Рис. 6).

5) Личиночный мейоз (плезиоморфия *Pseudococcidae* и подотряда *Coccinea*).

В отличие от остальных *Paraneoptera*, мейоз (в том числе партеногенетический) у всех изученных *Aphidosocsa* проходит на личиночных стадиях, то есть личинка последнего возраста уже содержит в себе полностью сформированные пучки спермиев и готовые к оплодотворению яйцеклетки. При этом как среди кокцид, так и тлей прослеживается эволюционная тенденция к сдвигу мейоза на все более ранние стадии развития, вплоть до беременности личинок первого возраста у ряда видов тлей в результате мейотического партеногенеза. Это явление тесно связано с тотальным педогенезом тлей и тотальной неотенией кокцид.

В целом, рассмотренные цитогенетические признаки отличают *Aphidosocsa* от остальных групп насекомых *Paraneoptera* и могут быть использованы как дополнительные диагностические признаки, поддерживающие выделение этой группы в самостоятельный таксон и противопоставление его прочим таксонам, в частности другим группам

внутри Homoptera и внутри Arthroidignatha. Конечно, при этом следует понимать, что определенное (довольно незначительное) перекрытие в изменчивости признаков имеет место быть, как это всегда бывает и при морфологической характеристике больших таксонов, содержащих многие тысячи видов. В частности, сравнение цитогенетических и онтогенетических данных внутри Aphidocossa показывает, что кокциды демонстрируют в репродуктивной сфере (как и в морфологии!) гораздо большее разнообразие нежели тли и сохраняют в отдельных случаях плезиоморфные (общие для всех Paraneoptera и большинства насекомых) признаки, такие как простая XX-X0 генетическая система с производством 4 спермиев, связанное с этим хромосомное, а не физиологическое определение пола, простое обоеполое размножение, более позднее начало мейоза, т.е. признаки, которые полностью утрачены у всех изученных тлей и подавляющего большинства кокцид.

ГЛАВА 5 ОСОБЕННОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Индивидуальное развитие самок псевдококцид не отличается в целом от такового у большинства кокцид других семейств и происходит по типу эпиморфоза с 2-3 личиночными стадиями, внешне похожими на взрослую самку, но характеризующимися меньшими размерами. Развитие самцов протекает более сложно и по сути дела является полным превращением (Захваткин, 1975). Самец имеет 4 преимагинальных возраста: 2 личиночных и 2 нимфальных. Нимфы развиваются в коконе, построенном личинкой, и не питаются. За время нимфального развития происходит глубокая перестройка внешней и внутренней организации, приводящая в итоге к появлению имаго, резко отличающегося по своему строению от исходных личиночных стадий. В последнее время появились, однако, принципиально новые данные, свидетельствующие о более сложных, во многом уникальных процессах, происходящих при линьке всех личинок самок и двух первых личинок самцов кокцид (Kluge, 2010b).

Собственно эмбриология мучнистых червецов до настоящего времени изучена весьма слабо и ограничена работами П. Бухнера по эмбриогенезу бактериома/мицетома отдельных видов псевдококцид из родов *Puto*, *Rastrococcus*, *Heliococcus*, *Phenacoccus*, *Coccidohystrix*, «*Ripersia*», *Pseudococcus*, *Eumyrmococcus*, *Hippeococcus* (см. раздел по псевдококцидам в обобщающей монографии: Buchner, 1965). Нас же в нашей работе интересовал, прежде всего, вопрос о распространенности живорождения и яйцеживорождения у кокцид в связи с относительной легкостью выявления яйцеживорождающих видов как в свежесобранных спиртовых коллекциях, так и в обширном препарированном материале музейных коллекций и возможностью привлечения онтогенетических признаков для целей систематики группы. Среди мучнистых червецов, по нашим данным (Трапезникова, Гаврилов, 2008; Гаврилов, 2009 и неопублик.), нет видов с истинным или хотя бы псевдоплацентарным

живорождением, характерным, например, для тлей и, предположительно, для нескольких родов кокцид из семейств Stictococcidae и Eriococcidae. Все виды мучнистых червецов, вероятно, следует считать яйцеродящими в том смысле, что они обладают на стадии эмбриогенеза 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. Одни виды, например, *Atrococcus paludinus* (Green, 1921), *Heterococcus nudus* (Green, 1926), *Phenacoccus aceris* (Signoret, 1875), *Trionymus perrisii* (Signoret, 1875), по нашим данным, откладывают яйца на самых ранних этапах дробления. Другие, такие как, например, *Dysmicoccus angustifrons* (Hall, 1926) откладывают яйца на разных стадиях развития эмбриона, что может варьировать межпопуляционно и даже у разных самок одной и той же популяции. Для таких видов, по-видимому, характерно неполное факультативное яйцевиворождение, при котором стадия развития яйца на момент откладки может зависеть от условий окружающей среды. Третья группа видов постоянно откладывает яйца с уже полностью сформированными личинками внутри яйцевой оболочки (полное облигатное яйцевиворождение).

К настоящему времени нами выявлено более 500 видов облигатно яйцевиворождающих мучнистых червецов из более чем 60 родов (Трапезникова, Гаврилов, 2008; Гаврилов, 2009 и неопубл.), что составляет около 25 % видового разнообразия мировой фауны. Нет сомнений в том, что при дальнейшем изучении этого вопроса процент яйцевиворождающих видов и родов существенно увеличится. Во многих случаях полное облигатное яйцевиворождение является родовым признаком. Например, древнейшие червецы г/р *Puto*, примитивные рода *Rastrococcus*, *Heliococcus*, *Coccura*, *Fonscolombia*, *Paraputo*, *Formicococcus*, безногие червецы г/р *Antonina*, а также многочисленные мелкие и монотипные рода *Nudicauda*, *Adelosoma*, *Amonostherium*, *Anisococcus*, *Antoninella*, *Cucullococcus*, *Ritsemia*, *Rhodania*, *Ehrhornia*, *Paratrionymus*, *Lankacoccus*, *Stricklandina*, *Madacanthococcus*, *Mauricoccus*, *Mascarenococcus*, *Cirneococcus*, *Pleistocerarius* и мн. др. включают в себя исключительно яйцевиворождающие виды. По-видимому, полностью облигатно живородящей является группа рода *Allomyrmococcus* (= триба *Allomyrmococcini*), судя по отсутствию у всех ее представителей трубчатых и многоячеистых желез, необходимых для продуцирования яйцевого мешка. Некоторые крупные и морфологически гетерогенные рода, например *Phenacoccus*, *Pseudococcus*, *Trionymus*, *Dysmicoccus*, содержат как условно яйцекладущие, так и яйцевиворождающие виды, а также виды с неполным факультативным яйцевиворождением. Учитывая широкую распространенность яйцевиворождения, обязательное начало дробления эмбриона внутри тела матери у всех изученных видов псевдококцид, полное облигатное яйцевиворождение во всех примитивных родах, а также у предполагаемой, предковой для псевдококцид группы – семейства Phenacoleachiidae, можно с уверенностью говорить о плезиоморфности

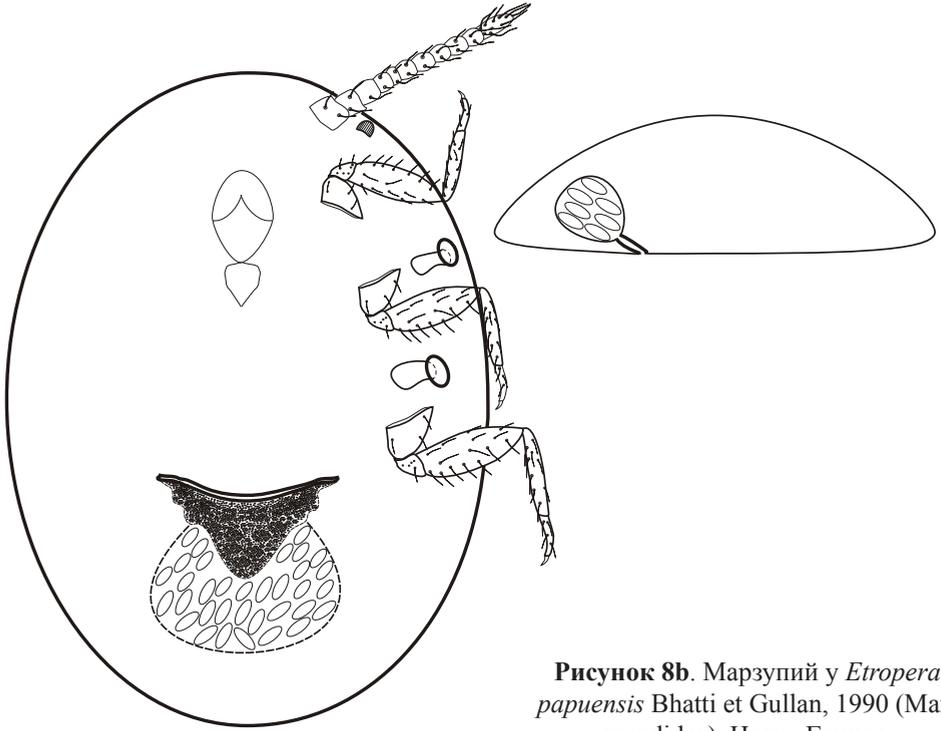


Рисунок 8b. Марзупий у *Etopera raruensis* Bhatti et Gullan, 1990 (Margarodidae), Новая Гвинея.

(первичности) яйцеживорождения у Pseudococcidae, а все случаи неполного факультативного яйцеживорождения мучнистых червецов считать вторичными (Гаврилов, 2009; Gavrilov-Zimin, 2015; Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012).

В эволюции же кокцидно-тлевой ветви в целом ситуация, вероятно, была обратной, то есть, от яйцекладущих предков, обладающих развитым яйцекладом, как, например, вымершая группа Archescytinoidea и сохранившиеся до наших дней примитивные тли надсемейства Adelgoidea, произошли факультативно яйцеживородящие, а затем облигатно (яйце)живородящие кокциды и тли. Однако рассмотрение этого вопроса затрудняется тем, что большинство видов базального для всех кокцид семейства Margarodidae и особенно его наиболее близкого к псевдококцидам и фенаколициям подсемейства Monophlebinae обитают в южном полушарии и слабо представлены в коллекции ЗИН РАН и Музея Естественной Истории в Париже, то есть в основных коллекциях, послуживших базой для настоящей работы. Кроме того, препараты монофлебин, в связи с их крупными размерами, обычно изготавливаются путем полного разрезания кутикулы на дорсальную и вентральную части и удаления всех внутренностей, что делает невозможным установление факта живорождения по стандартным музейным препаратам. В этой связи прямые данные о яйцеживорождении в настоящее время известны только для четырех видов из четырех родов маргародид: *Crypticeria*, *Matsucoccus*, *Steingelia*, *Pseudaspidopectus* (мои неопубликованные данные по

материалам коллекций ЗИН РАН и Парижского Музея). С другой стороны, интересной и уникальной особенностью ряда родов монофлебин является наличие марзупия – сумки, в которую откладываются развивающиеся яйца (Рис. 8b). Фактически, марзупий представляет собой расширенное продолжение яйцевода и в этом смысле развитие яиц в марзупии можно считать примером яйцеживорождения. Если принять брюшное устье мучнистых червецов (см. главу Морфология) за рудимент марзупия, то происхождение облигатно яйцеживородящих древних мучнистых червецов и фенаколичий от облигатно живородящих марзупиальных монофлебин представляется вполне логичным.

ГЛАВА 6 КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

6.1. Таксономическое положение псевдококцид и номенклатура высших таксонов

В подглаве обсуждаются различные подходы к систематике и номенклатуре высших таксонов хоботных насекомых и родственных групп, а также система, используемая в настоящей диссертации. В мировой фауне мною принимаются 19 рецентных семейств кокцид, хорошо разделяемых (без перекрываний) по морфологическим признакам: 5 в надсемействе Orthezioidea (Ortheziidae, Margarodidae, Phenacoleachiidae, Carayonemidae, Xenococcidae) и 14 в надсемействе Coccoidea (Pseudococcidae, Eriococcidae, Coccidae, Kermesidae, Aclerdidae, Micrococcidae, Dactylopiidae, Kerriidae, Stictococcidae, Asterolecaniidae, Beesoniidae, Conchaspididae, Phoenicococcidae, Diaspididae).

6.2 Таксономическое положение рода *Puto* Signoret, 1875

Подглава посвящена детальному рассмотрению плезиоморфных и апоморфных признаков древнейшего, базального для семейства псевдококцид и всего надсемейства Coccoidea рода *Puto*.

Симплезиоморфные признаки *Puto* и всех кокцид (Coccinea): система XX-X0, строение глаз самцов, множественные колоколовидные сенсиллы на вертлугах, 7-члениковые усики у личинки первого возраста.

Синапоморфные признаки *Puto* и всех Coccoidea: отсутствие брюшные дыхальца и связь с паразитическими наездниками (Hymenoptera).

Синапоморфные признаки *Puto*, Pseudococcidae (Coccoidea) и Phenacoleachiidae (Orthezioidea): трехячеистые железы, спинные устья, полное облигатное яйцеживорождение.

Синапоморфные признаки *Puto* и остальных Pseudococcidae: церарии, трубчатые железы, непарный мицетом (бактериом).

Синапоморфные признаки *Puto* и *Ceroputo*: различный размер дорсальных и вентральных трехячеистых желез, церарии с множественными

шипами, сильно развитые однолинзовые глаза, которые по длине примерно соответствуют базальному членику усиков.

Выделение *Puto* в самостоятельное монотипное семейство «*Putoidea*», помещаемое к тому же в надсемейство *Orthezioidea* (Williams et al., 2011), представляет собой таксономический парадокс, который лежит за рамками, как эволюционной, так и кладистической систематики и противоречит большинству хорошо известных и доказанных фактов. «*Putoidea*» как самостоятельное монотипное семейство не имеет ни одного апоморфного признака; все признаки *Puto* s.s. являются плезиоморфиями всех кокцид или синапоморфиями с остальными мучнистыми червецами или с близкородственным *Ceroputo*, который рассматривается нами (Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012) в качестве подрода рода *Puto* s.l.

6.3 Таксономическое положение групп родов *Rhizoecus* Künkel d’Herculais, 1878 и *Xenococcus* Silvestri, 1924

Род *Rhizoecus* Künkel d’Herculais, 1878 и близкие к нему рода рассматривались всегда и всеми специалистами по морфологии и систематике мучнистых червецов как несомненные представители семейства *Pseudococcidae*. Основанием для этого служили очевидные уникальные синапоморфии г/р *Rhizoecus* с остальными мучнистыми червецами: спинные устья и трехячеистые железы, а также неуникальные синапоморфии: сходные по структуре трубчатые и многоячеистые железы, сходное строение анального аппарата. Такие рода помещались рядом авторов либо в отдельную трибу *Rhizoecini* Williams, 1969, либо (редко и при очень детальном подходе к систематике кокцид) в особое подсемейство *Rhizoecinae* (Koteja, 1974; Kozár & Konczné Benedicty, 2007). Однако недавно Ходсон (Hodgson, 2012) без какого-либо анализа морфологии самок г/р *Rhizoecus* и в целом псевдококцид, без какой-либо новой филогенетической реконструкции и пересмотра родственных отношений между семействами кокцид выделил г/р *Rhizoecus* в отдельное семейство. Формальным обоснованием такого выделения послужил проделанный Ходсоном (l.c.) анализ морфологии самцов 15 видов из г/р *Rhizoecus*, которые по его мнению принципиально отличаются от самцов примерно 30 (точная цифра не указана!) изученных видов остальных псевдококцид. Таким образом, речь идет об анализе примерно 7% и 2% известного к настоящему времени видового разнообразия в двух разделяемых Ходсоном «семействах». Эти данные противопоставляются 100% изученности морфологии взрослых самок, указывающей на несомненное единство обсуждаемых групп. Однако при рассмотрении конкретных морфологических признаков самцов, использующихся для такого противопоставления (определяющий ключ Ходсона на стр. 7-8, l.c.), нетрудно убедиться, что все эти признаки полностью перекрываются и никакого фактического противопоставления и дифференциального диагноза «семейства *Rhizoecidae*» по самцам,

таким образом, нет. Более того, указанный ключ начинается с грубой морфологической ошибки – указания на наличие “ocelli” у псевдококцид, между тем как полная утрата ocelli есть апоморфия всех кокцид, отличающая их, в частности, от других Hemiptera (см. также главу Морфология). Речь же в данном случае идет о паре личиночных глаз, которые сохраняются как у видов г/р *Rhizoecus*, так и у всех прочих псевдококцид. Выделение «семейства Rhizoecidae» находится в прямом противоречии с его же (Ходсона) собственными данными и кладограммой в статье Hardy, Gullan & Hodgson (2008), где те же самые виды г/р *Rhizoecus* были помещены не просто в семейство Pseudococcidae, но даже, и по совершенно непонятной причине, в подсемейство Phenacossinae. Подчеркнем особо, что в обеих статьях Ходсоном был использован один и тот же материал по самцам!

Дополнительная сложность возникает в связи с тем, что три высокоспециализированных мирмекофильных тропических рода (*Xenococcus* Silvestri, 1924, *Eumyrmococcus* Silvestri, 1926 и *Neochavesia* Williams et Granara de Willink, 1992) традиционно сближаются с г/р *Rhizoecus* (впервые Таном – Tang, 1992). Представители этих родов лишены спинных устьиц, цилиндрических и дисковидных восковых желез, а также каких-либо шипов; анальный аппарат представляет собой простое кольцо с щетинками или без таковых. Тело у представителей всех видов покрыто густо расположенными щетинками; многие виды имеют сложно устроенные брюшные устьяца, а один вид, *Neochavesia caldasiae* (Balachowsky, 1957), имеет на голове и груди поры, похожие на трехячейстые железы мучнистых червецов. Последние два признака и послужили основанием для рассмотрения г/р *Xenococcus* в семействе Pseudococcidae, а крайняя редукция основных морфологических признаков и сложно устроенные брюшные устьяца – для сближения с г/р *Rhizoecus*. Однако Вильямс (Williams, 2004) отмечает, что строение брюшных устьиц в г/р *Rhizoecus* и г/р *Xenococcus* различно. Различна и структура трехячейстых желез и пор, если судить по рисунку *Neochavesia caldasiae* в книге Williams & Granara de Willink, 1992 (рис. 93). Отсутствие цилиндрических восковых желез в г/р *Xenococcus*, вероятно, первично, так как этих желез нет ни у одного известного вида, в том числе и у личинок. Кроме того, показано (Williams, 1998), что в г/р *Xenococcus* личинка третьего возраста самки представляет собой покоящийся, не питающийся пупарий, в отличие от всех Pseudococcidae и остальных семейств надсемейства Coccoidea, у которых личинки самок сходны с имаго и питаются. Таким образом, никаких общих признаков (в том числе уникальных апоморфий Pseudococcidae) г/р *Xenococcus* с мучнистыми червецами не имеет. С другой стороны, различной структуры брюшные устьяца и дисковидные поры, а также покоящиеся стадии в жизненном цикле самки известны у представителей семейства Margarodidae s.l., причем покоящиеся стадии характерны для живущих под землей (как и виды г/р *Xenococcus*) представителей типовой трибы Margarodini. В этой связи логично предположить, что г/р *Xenococcus* возникла не от каких-либо Pseudococcidae, а независимо от неких предков из Margarodidae s.l.

В этом случае утрата брюшных дыхалец в г/р *Xenococcus* произошла независимо от филогенетической ветви Phenacoleachiidae-Pseudococcidae в связи с резким уменьшением размеров тела, как это часто бывает в разных группах членистоногих, а цилиндрические железы не возникли вовсе в связи с отсутствием необходимости построения восковых мешков и иных восковых покровов в условиях жизни под землей в муравейниках.

В связи с указанными выше соображениями мы считаем Rhizoecidae sensu Hodgson (2012) полифилетическим таксоном, состоящим из двух неродственных групп родов, и предлагаем только г/р *Xenococcus* считать самостоятельным семейством – Xenococcidae Tang, 1992 (см. Определительную таблицу семейств в Приложении 1 и схему эволюционных преобразований на Рис. 9). В статье Ходсона (Hodgson, 2012) г/р *Xenococcus* автоматически поднимается до уровня подсемейства с уровня трибы Xenococcini Tang, 1992, использовавшейся ранее некоторыми авторами в рамках подсемейства Rhizoecinae. При этом никаких новых аргументов в пользу близости г/р *Xenococcus* с г/р *Rhizoecus* и прочими псевдококцидами Ходсон не приводит, а наоборот, подчеркивает обособленность г/р *Xenococcus*.

6.4 Проблемы реконструкции филогенеза

Реконструкция филогенеза псевдококцид находится в настоящее время в зачаточном состоянии, так как отсутствуют основные необходимые условия для такой работы – морфологическая однородность внутри родов мировой фауны и дискретность этих родов. В предлагаемой ниже (глава 7) системе родов и родовых групп мы постарались добиться соблюдения указанных двух условий в отношении родов палеарктической и отчасти неарктической фауны (в связи со значительным сходством их родового состава). В результате предлагаемая нами схема родственных отношений (Рис. 9а) основана на анализе, прежде всего, голарктических родов и групп родов, а также других более или менее крупных родов мировой фауны, которые представляются нам естественными в их настоящем составе. Особенное внимание в этой связи нами уделено родам ориентальной фауны, так как этот регион, судя по богатству и разнообразию форм, вероятно, следует считать центром происхождения псевдококцид. Фауны неотропической, афротропической и австралазийской областей, помимо ряда общих с Голарктикой и/или ориентальной областью родов, формально изобилуют многочисленными монотипическими или олиготипическими эндемичными родами. Однако значительная часть этих родов, судя по их оригинальным описаниям и рисункам, не имеет принципиальных отличий от морфологически сходных (и ранее описанных) родов из северного полушария (Gavrilov-Zimin, 2015).

Наиболее древней и примитивной группой Pseudococcidae, несомненно, является род *Puto*, независимо от того, какой таксономический ранг ему придавать и каким объемом видов ограничивать. Архаичность *Puto*

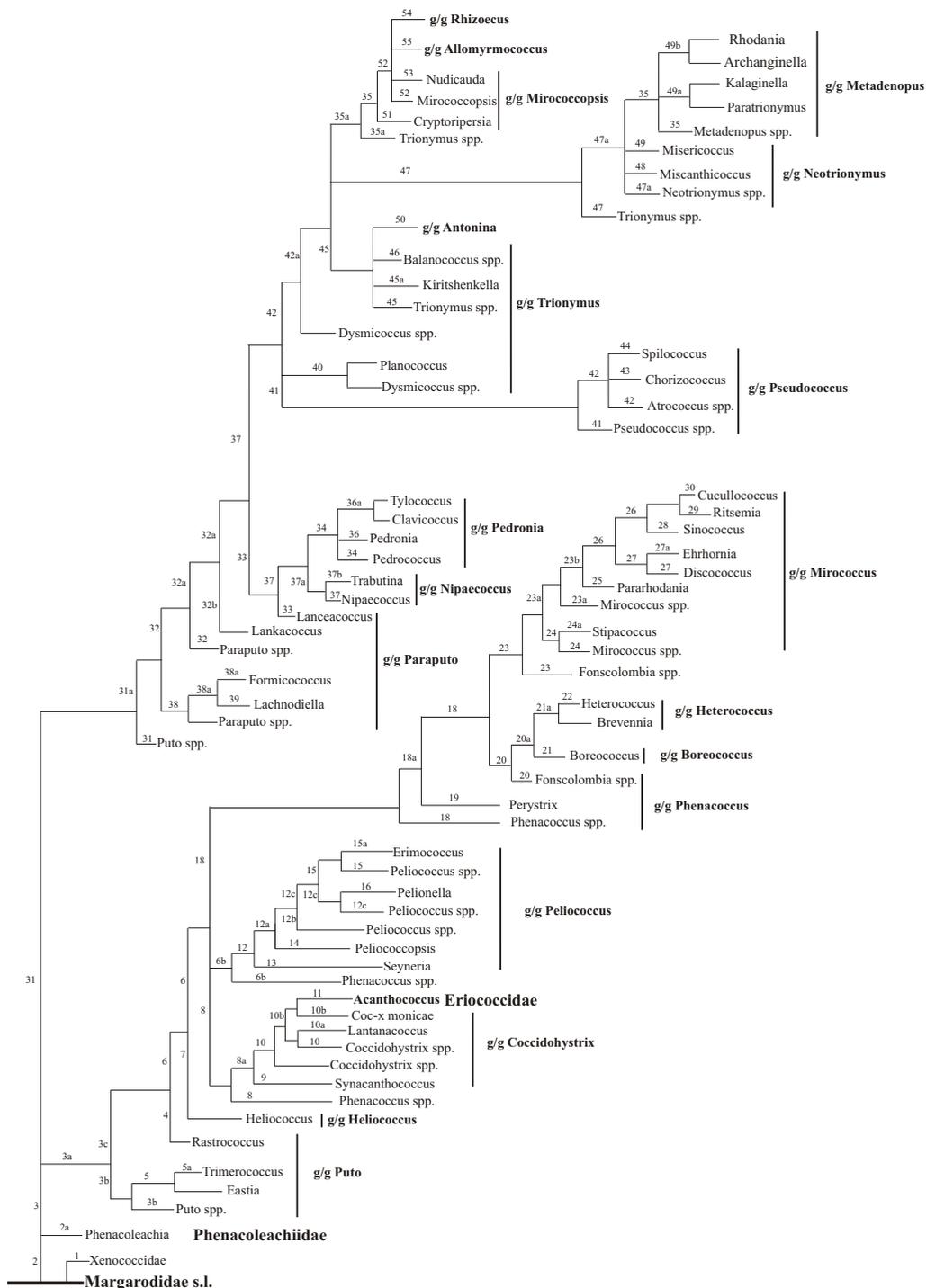


Рисунок 9а. Схема предполагаемых родственных отношений между группами родов (g/g) Pseudococcidae и близких семейств.

подтверждена как его многочисленными плезиоморфными признаками, так и палеонтологическими данными (см. специальное обсуждение в главе 6.2). Родство *Puto* с семейством Phenacoleachiidae (надсемейство Orthezioidea) подтверждается наличием общих уникальных синапоморфий: спинных устьиц и трехячеистых желез, а также строением анального аппарата. Все это, вероятно, свидетельствует о происхождении *Puto* от неких вымерших видов Phenacoleachiidae, поскольку в современной фауне это семейство представлено лишь 2 видами – эндемиками Новой Зеландии. Помимо самого *Puto*, мы относим к его родовой группе сходные рода, обладающие церариями с множественными шипами; краевые церарии при этом обычно более многочисленны (больше 18 пар), чем у каких-либо других Phenacossinae, или даже (у *Trimerococcus* Balachowsky, 1952 и южноафриканского эндемичного рода *Eastia* De Lotto, 1964) сливаются в единую краевую полосу шипов и трехячеистых желез. Все виды группы представляют собой высокоподвижных насекомых, с сильно развитыми ногами и антеннами, ведущих открытый образ жизни. Для всех видов (как и для Phenacoleachiidae) характерно полное облигатное яйцевиворождение и отсутствие яйцевых мешков.

Род *Puto* через виды, относимые нами к его подроду *Ceroputo* Šulc, 1898, по-видимому, дал начало обоим основным филогенетическим линиям псевдококцид, традиционно рассматриваемым как два подсемейства, Phenacossinae и Pseudocossinae. Поскольку большинство родов подсемейства Phenacossinae сохраняют основные плезиоморфные признаки *Puto*, то сам этот род и его родовая группа также традиционно относятся к этому подсемейству. Очень близок к *Puto* обширный, всесветно распространенный род *Phenacoccus* Cockerell, 1893, отличающийся уменьшенным числом церариев (18 пар и меньше) и стабилизацией числа шипов в них (2-3 шипа на один церарий), а также стабилизацией размера трехячеистых желез, которые одинаковы по всему телу. Побочной тупиковой ветвью линии *Puto-Phenacoccus* мы считаем крупный, преимущественно голарктический род *Heliococcus* Šulc, 1912, характеризующийся при общей плезиоморфности своей морфологии (в частности церариями с множественными шипами у некоторых видов) и образа жизни одной уникальной апоморфной чертой, а именно наличием особых лучистых трубчатых желез.

От разных групп видов рода *Phenacoccus*, вероятно, берут начало три основные филогенетические линии фенококцин. Первая линия ведет к родам *Synacanthococcus* Morrison, 1920 и *Coccidohystrix* Lindinger, 1943, отличающимся увеличенными шипами, расположенными на сильно выпуклых бугорках. При этом у *Coccidohystrix* утрачиваются спинные устьица, простые трубчатые железы приобретают бутылковидную форму, а нормальные церарии замещаются группами крупных шипов без трехячеистых или пятиячеистых желез. Кроме того, у некоторых видов *Coccidohystrix* наблюдается резкое уменьшение количества трехячеистых желез, вплоть до сохранения их лишь возле дыхальцевых отверстий. Все эти признаки сближают *Coccidohystrix* с семейством Egiocossidae (войлочники)

и, вероятно, свидетельствуют о том, что именно *Coccidohystrix* является предковой группой для войлочников. Особенно подходящими на роль таких предковых видов выглядят описанные нами недавно (Gavrilov-Zimin & Matile-Ferrero, 2014) два северо-африканских вида, *C. maghribiensis* и *C. monicae*, которые, по сути дела, отличаются от представителей крупнейшего и, вероятно, наиболее примитивного рода войлочников *Acanthococcus* Signoret, 1875 лишь наличием небольшого числа трехячеистых желез возле дыхалец.

Второй крупной филогенетической линией, происходящей непосредственно от *Phenacoccus*, можно считать группу рода *Peliococcus* Borchsenius, 1948. Апоморфными признаками этой группы мы считаем кластеры многоячеистых и/или трубчатых желез. В этой группе сам род *Peliococcus* является наиболее крупным и, несомненно, наиболее примитивным, а четыре других, менее крупных рода (*Erimococcus* Ezzat, 1965, *Peliococcopsis* Borchsenius, 1948, *Pelionella* Kaydan, 2015 и *Seyneria* Goux, 1990) отличаются каждый своими новообразованиями.

Третья линия ведет от *Phenacoccus* к родам *Perystrix* Gavrilov, 2004 и *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877, характеризующимся частичной заменой дорсальных шипов на щетинки и волоски. У *Perystrix* такой замене подвергаются также и шипы церариев, а у *Fonscolombia* церарии остаются нормально развитыми, но их общее число у большинства видов сокращается до одной или нескольких пар на последних сегментах брюшка. Кроме того, большинство видов *Fonscolombia* имеют слабо развитый зубчик на коготке или этот зубчик вообще отсутствует (традиционный признак другого подсемейства – *Pseudococcinae*).

От рода *Fonscolombia*, вероятно, происходит линия червецов с редуцированными или полностью утраченными трехячеистыми железами (рода *Boreococcus* Danzig, 1960, *Brevennia* Goux, 1940 и *Heterococcus* Ferris, 1918). Аргументами в пользу такой точки зрения могут быть следующие соображения: 1) все виды имеют малое число церариев или (у нескольких видов *Heterococcus*) церарии отсутствуют вовсе; 2) многие виды имеют щетинки на дорсальной поверхности тела и 3) у ряда видов зубчик на коготке слабо развит или отсутствует.

Группа рода *Mirococcus* Borchsenius, 1947 включает в нашем понимании ряд небольших и монотипных родов, все виды которых полностью утратили церарии. Наиболее вероятным нам представляется происхождение этой группы от тех видов *Fonscolombia*, которые не утратили зубчик на коготке, имеют на дорсальной поверхности как шипы, так и щетинки и обладают одной (последней) парой церариев. Утрата этой последней пары приводит к появлению *Mirococcus*, самого примитивного и крупного рода в его группе. Остальные, более мелкие рода, характеризуются дополнением исходного облика *Mirococcus* различными апоморфными признаками – редукцией числа трехячеистых желез, появлением митральных трубчатых желез, сильной склеротизацией тела, редукцией ног, многочисленными брюшными устьицами с двойной окантовкой, сильным упрощением

анального аппарата и т.д.

Возникновение филогенетической линии, традиционно рассматриваемой как подсемейство Pseudococcinae, мы также связываем с родом *Puto*. Утрата всего лишь одного признака (зубчика на коготке) отделяет этот древнейший род от самого примитивного (по нашему мнению) рода Pseudococcinae – *Paraputo* Laing, 1929, характеризующегося церариями с множественными шипами и обилием шипов на дорсальной поверхности тела. При этом интересно отметить, что эволюционный процесс утраты коготкового зубчика начинается уже в пределах номинативного подрода *Puto* – у *P. borealis* (Borchsenius, 1948). Стабилизация числа шипов церариев, становление трубчатых желез с воротничками и появление щетинок на дорсальной поверхности тела происходят внутри обширной группы рода *Paraputo*. От наиболее примитивных видов *Paraputo* произошли, вероятно, червецы с уменьшенным числом церариев, но с сильно развитыми и даже увеличенными шипами на тергитах брюшка. Это тропические рода *Lankacoccus* Williams, 1989, *Lanceacoccus* Williams, 2004 и *Hypogeococcus* Rau, 1938. От видов *Hypogeococcus* с малым числом церариев легко можно предположить возникновение двух южнопалеарктических родов *Adelosoma* Borchsenius, 1948 и *Trabutina* Marchal, 1904; для этого достаточно лишь утраты последней пары церариев. Столь же легко представить и возникновение *Nipaecoccus* Šulc, 1945 от видов *Lanceacoccus* в результате стандартизации числа шипов в церариях (2 на каждый церарий).

Сам род *Paraputo* представляет собой обширную и довольно разнородную в морфологическом смысле общность видов. В таксономической части настоящей работы мы переносим из *Paraputo* в род *Formicococcus* Takahashi, 1928 все виды с множественными (более 8) щетинками анального аппарата, так как такое строение анального аппарата уникально и характерно лишь для *Formicococcus* и близкого неотропического рода *Lachnodiella* Hempel, 1910. Кроме того, мы считаем младшими синонимами *Paraputo* и *Formicococcus* пять монотипных родов, описанных Н.С. Борхсениусом из Юньнана (Китай) (см. г/р *Paraputo*) и не имеющих, по нашему мнению, никаких принципиальных отличий от двух указанных более старых родов. Вероятно, младшими синонимами *Paraputo* являются также австралонезийские рода *Laminicoccus* Williams, 1960 (7 видов) и *Eucalyptococcus* Williams, 1985 (4 вида). Никакого сравнения этих родов с *Paraputo* в оригинальном описании не приводится, а мы избегаем здесь их формальной синонимизации в связи с необходимостью дополнительного анализа их видового состава.

Большинство остальных родов подсемейства Pseudococcinae, вероятно, отделились от *Paraputo* в рамках единой филогенетической ветви, самой базальной частью которой мы считаем крупный и всеветно распространенный род *Dysmicoccus* Ferris, 1950. Входящие в него виды отличаются в целом от г/р *Paraputo* стабилизацией числа шипов в церариях (2 на каждый церарий). Это число остается неизменным во всех остальных родах этой ветви до тех пор, пока церарии не утрачиваются полностью.

Чрезвычайно близки к *Dysmicoccus* несколько преимущественно тропических родов, объединяемых по одному недостаточно четкому (на наш взгляд) признаку – наличию так называемой «анальной полоски». Мы формально относим такие рода к родовой группе *Planococcus* Ferris, 1950 и не уделяем им значительного внимания в связи с тем, что они, по нашему мнению, малоинтересны для целей анализа общей филогении мучнистых червецов.

От неких видов *Dysmicoccus*, обладающих трубчатými железами с широким воротничком, произошла, вероятно, группа рода *Pseudococcus* Westwood, 1840, объединяющая почти все виды мировой фауны с характерными грибовидными трубчатыми железами. Основным по числу видов и, вероятно, наиболее примитивным в этой группе является обширный род *Pseudococcus*, представленный, в основном, тропическими видами и характеризующийся многочисленными (12-17 пар) церариями, в состав которых, помимо 2-3 шипов, входят еще и дополнительные щетинки (так же как и у многих видов *Dysmicoccus*).

Крупный, всесветно распространенный род *Trionymus* Berg, 1899 отличается от *Dysmicoccus* лишь одним совершенно формальным признаком, а именно меньшим числом церариев (менее 10 пар) и в настоящее время включает в себя явно разнородные виды. Кроме того, мы не видим принципиальных отличий между родами *Trionymus* и *Eurycoccus* Ferris, 1950, на что ранее уже указывал Вильямс (Williams, 2004), и не принимаем последний в палеарктической фауне. Род *Balanococcus* Williams, 1962 очень близок к роду *Trionymus* и в течение многих лет отнесение видов к одному из этих двух родов носило произвольный характер. Единственное принципиальное отличие, которое мы видим между типовыми видами этих родов – это наличие у *Balanococcus* широкой сплошной полосы многоячеистых желез вдоль всего края тела. У видов *Trionymus* многоячеистые железы либо присутствуют только на сегментах брюшка, либо дополнительно образуют небольшие отдельные группы вдоль вентрального края головогруды, либо более или менее равномерно разбросаны по всей поверхности тела.

С родом *Balanococcus*, вероятно, связано происхождение большой группы высокоспециализированных безногих червецов (здесь г/р *Antonina* Signoret, 1872), что ранее уже предполагали другие авторы (например, Hendricks & Kosztarab, 1999). Аргументами в пользу такого предположения, на наш взгляд, могут служить следующие факты: 1) ноги большинства видов *Balanococcus* очень малы в сравнении с телом, и на задних тазиках, а также возле них имеются многочисленные просвечивающие поры и микротрубчатые железы; именно эти поры остаются на месте редуцированных ног у видов г/р *Antonina*; 2) для обеих групп характерны трубчатые железы с очень глубоким воротничком; 3) все виды *Balanococcus* имеют слабо развитые церарии в числе одной-двух пар на последних сегментах брюшка; в г/р *Antonina* наблюдаются полная утрата церариев или (редко) наличие слаборазвитой последней пары; 4) за редкими исключениями, виды г/р

Antonina живут на листьях или в пазухах листьев бамбукоидных злаков; такой же образ жизни, только с более широким кругом кормовых растений из семейства злаковых характерен и для *Balanococcus*. В связи с тем, что мы недостаточно знакомы с рядом мелких и монотипных родов безногих червецов, мы избегаем своего суждения о родственных связях внутри самой этой группы.

От видов *Trionymus* с малым числом церариев произошли, вероятно, две обособленные группы родов, г/р *Neotrionymus* Borchsenius, 1948 и г/р *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948. Первую из этих групп отделяет от трионимусов замена трехячеистых желез на многоячеистые, а вторую – только утрата последней оставшейся пары церариев. Родовая группа *Mirococcopsis* включает большое число мелких и монотипных родов, самыми примитивными из которых являются рода *Cryptoripersia* Cockerell, 1889, *Humococcus* Ferris, 1953 и собственно *Mirococcopsis*. Различия между этими тремя родами нечеткие и они, вероятно, должны быть синонимизированы, что, однако, требует ревизии их видового состава в масштабах мировой фауны.

Происхождение многочисленных монотипных родов г/р *Mirococcopsis*, таких как *Antoninella* Kiritshenko, 1938, *Bimillenia* Matile-Ferrero et Ben-Dov, 1999, *Coleococcus* Borchsenius, 1962, *Glycycnyza* Danzig, 1974, *Lacombia* Goux, 1940, *Volvicoccus* Goux, 1945, *Inopicoccus* Danzig, 1971, связано в каждом случае с какой-либо редкой или уникальной апоморфией, отделяющей конкретный род от видов базальных родов *Cryptoripersia*–*Mirococcopsis*. Более крупный род *Nudicauda* Gavrilov, 2006 отличается от *Mirococcopsis* уникальными трубчатými железами с широким плоским кольцом у отверстия протока.

Две высокоспециализированные и, несомненно, естественные группы червецов, г/р *Rhizoecus* Künkel d'Herculais, 1878 и г/р *Allomyrmococcus* Takahashi, 1941, обычно рассматриваемые в качестве самостоятельных триб, вероятно, связаны в своем происхождении с г/р *Mirococcopsis*, в широком, общемировом ее понимании. Доказательствами такой точки зрения могут быть следующие факты: 1) все три группы имеют общий облик, характерный для подсемейства Pseudococcidae, то есть у них отсутствуют шипы, зубчик на коготке и пятаячеистые железы (за исключением 1 вида), а число члеников усиков всегда меньше девяти; 2) во всех трех группах утрачены церарии; 3) во всех трех группах наблюдается упрощение анального аппарата за счет уменьшения числа пор и микрошипииков, вплоть до полного их исчезновения; 4) в г/р *Mirococcopsis* встречаются виды с сильно развитыми спинными устьицами и очень длинными щетинками на обеих сторонах тела, то есть с признаками, достигающими экстраординарного развития в г/р *Allomyrmococcus*; 5) уникальные структуры, имеющиеся у большинства видов г/р *Rhizoecus*, трех- и двухтрубчатые железы, вероятно, возникли из сильно выпуклых трехячеистых желез, а такие железы можно найти у некоторых видов г/р *Mirococcopsis*, например у *Iberococcus* Gómez-Menor Ortega, 1928.

Таким образом, многие родовые группы и почти все крупные широко распространенные рода псевдококцид представляются нам парафилетическими, так как от них происходят или, по крайней мере, могут быть легко выведены по морфологическим и иным признакам все остальные, более мелкие и монотипные рода. В связи с тем, что мы не обладаем достаточными знаниями о родах Неотропической, Афротропической и Австралозийской фаун, мы пока ограничились распределением родов палеарктической фауны в морфологические группы, не имеющие формального таксономического статуса, но пригодные для дальнейшей работы по надродовой классификации Pseudococcidae.

ГЛАВА 7 СИСТЕМА РОДОВ И РОДОВЫХ ГРУПП ПСЕВДОКОКЦИД ПАЛЕАРКТИКИ

В главе рассматриваются 19 групп родов псевдококцид мировой фауны, из которых 17 представлены в фауне Палеарктики. Для всех 72 палеарктических родов, признанных валидными в ходе настоящей ревизии, даются диагнозы, а также подробные таксономические и номенклатурные комментарии, большинство типовых видов проиллюстрированы оригинальными тотальными рисунками.

Определительная таблица палеарктических групп родов

- 1(24) Имеются одна или более пар нормально развитых церариев (каждый с шипами и скоплениями 3-х, 5-ти или многоячеистых желез) или мамелоны и/или отдельные краевые группы крупных шипов (как у некоторых видов *Coccidohystrix*).
- 2(15) Зубчик на коготке имеется; если зубчик отсутствует или слабо развит (некоторые виды из родов *Brevennia*, *Fonscolombia* и *Phenacoccus*), то имеются пятиячеистые железы и/или на дорсальной поверхности тела имеются шипы (помимо шипов церариев).
- 3(12) Трехячеистые железы многочисленны и равномерно распределены на большей части поверхности тела (иногда могут отсутствовать в медиальной зоне вентральной поверхности).
- 4(5) Лучистые трубчатые железы имеются..... г/р *Heliococcus*
- 5(4) Лучистых трубчатых желез нет.
- 6(11) Церарии нормально развиты, с ассоциированными трехячеистыми железами. Спинные устьяца имеются.
- 7(10) Большинство церариев с 1-2 шипами (иногда отдельные церарии с 3 шипами).
- 8(9) Многоячеистые и/или трубчатые железы образуют компактные группы (кластеры) и/или на дорсальной поверхности тела имеются крупные шипы с трехячеистыми железами, прижатými к основанию..... г/р *Peliococcus*
- 9(8) Многоячеистые и трубчатые железы не образуют компактных групп

- (кластеров). Шипов с прижатыми к их основанию трехячеистыми железами нет.....г/р *Phenacoccus*
- 10(7) Все или большинство церариев с многочисленными (более 4) шипами, иногда сливающимися в единую краевую полосу шипов.....г/р *Puto*
- 11(6) Церариев нет, но на дорсальной поверхности тела расположены мамелоны и/или отдельные краевые группы крупных шипов. Спинные устьяца отсутствуют (за исключением задней пары у *Coccidohystrix insolita*)г/р *Coccidohystrix*
- 12(3) Трехячеистые железы отсутствуют или крайне малочисленны и заменены пятиячеистыми или многоячеистыми железами, в том числе в церариях.
- 13(14) Пятиячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела...г/р *Heterococcus*
- 14(13) Пятиячеистых желез нет. Многоячеистые железы двух разных типов: обычные и звездообразные.....г/р *Boreococcus*
- 15(2) Зубчика на коготке и пятиячеистых желез нет.
- 16(23) Большинство церариев с 1-2 шипами (иногда отдельные церарии с 3 шипами).
- 17(22) Шипов и шипиков (кроме входящих в состав церариев) нет.
- 18(21) Трехячеистые железы многочисленны и относительно равномерно распределены по всей поверхности тела.
- 19(20) Грибовидные железы имеются.....г/р *Pseudococcus*
- 20(19) Грибовидных желез нет.....г/р *Trionymus*
- 21(18) Трехячеистые железы отсутствуют или крайне малочисленны, неравномерно распределены по поверхности тела и заменены многоячеистыми железами.....г/р *Neotrionymus*
- 22(17) Шипы и/или шипики многочисленны вдоль всего края тела и/или по всей дорсальной поверхности тела.....г/р *Nipaecoccus*
- 23(16) Большинство церариев с многочисленными (более 4) шипами, часто сливаются в единую краевую полосу шипов.....г/р *Paraputo*
- 24(1) Нормально развитых церариев или мамелонов нет, но на месте 1-3 последних пар церариев могут присутствовать длинные щетинки со скоплением (псевдоцерарии) или без скопления дисковидных желез.
- 25(26) Ног нет.....г/р *Antonina*
- 26(25) Ноги имеются, но иногда с частично слившимися члениками.
- 27(28) Анальный аппарат особого «ризекусного» типа, с очень крупными порами и микрошипиками. Основания усиков сближены. Лобная склеротизованная пластинка выражена более или менее отчестливо. Двух и/или трехтрубчатые железы обычно имеются.....г/р *Rhizoecus*
- 28(27) Анальный аппарат иного типа, с мелкими порами или вообще без пор и микрошипиков. Основания усиков удалены друг от друга. Лобной склеротизованной пластинки нет. Двух или трехтрубчатых желез нет.
- 29(30) Зубчик на коготке имеется (если отсутствует, то имеется 6-10 дополнительных щетинок анального кольца). Трубчатые железы, если имеются, только простого типа (лишь у *Mirococcus clarus* с небольшим

воротничком).....	г/р <i>Mirococcus</i>
30(29) Зубчика на коготке нет. Трубчатые железы, если имеются, могут быть как простого типа, так и с разнообразной формы и размера воротничками.	
31(32) Трехячеистые железы многочисленны.....	г/р <i>Mirococcopsis</i>
32(31) Трехячеистых желез нет.....	г/р <i>Metadenopus</i>

ВЫВОДЫ

1. Многолетняя работа по изучению видового состава, морфологии, анатомии, репродуктивной биологии и систематики палеарктических псевдококцид показала, что в регионе обитает не менее 497 видов мучнистых червецов из 72 родов. Решающее значение в систематике псевдококцид как на видовом, так и на родовом уровнях имеют признаки строения воскоотделяющих желез, анального аппарата, а также хетотаксия и наличие/отсутствие спинных устьиц. Размер тела, размер и детали строения усиков и ног, наличие/отсутствие брюшного устьяца, число восковых желез, число церариев и щетинок имеют второстепенное значение для систематики группы или же непригодны вовсе для таксономических целей в связи с многочисленными доказанными нами примерами внутривидового варьирования этих признаков. В целом, в ходе работы были описаны 4 новых для науки рода и 25 новых видов; установлены три новых синонима уровня семейства, 21 новый синоним родового уровня, 95 – видового уровня и 87 новых таксономических комбинаций.

2. В палеарктической и мировой фауне псевдококцид выделены следующие 19 групп родов (г/р), большинство которых представляются естественными в филогенетическом смысле и могут рассматриваться как самостоятельные трибы: г/р *Puto* Signoret, 1876, г/р *Phenacoccus* Cockerell, 1893, г/р *Peliococcus* Borchsenius, 1948, г/р *Heliococcus* Šulc, 1912, г/р *Coccidohystrix* Lindinger, 1943, г/р *Heterococcus* Ferris, 1918, г/р *Boreococcus* Danzig, 1960, г/р *Mirococcus* Borchsenius, 1947, г/р *Paraputo* Laing, 1929, г/р *Trionymus* Berg, 1899, г/р *Pseudococcus* Westwood, 1840, г/р *Neotrionymus* Borchsenius, 1948, г/р *Metadenopus* Šulc, 1933, г/р *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948, г/р *Rhizoecus* Künkel d'Herculeis, 1878, г/р *Nipaecoccus* Šulc, 1945, г/р *Antonina* Signoret, 1872, г/р *Pedronia* Green, 1922, г/р *Allomyrmococcus* Takahashi, 1941. Две последние группы известны только за пределами Палеарктики.

3. Группы родов *Puto* Signoret, 1876 и *Rhizoecus* Künkel d'Herculeis, 1878 являются несомненными членами семейства Pseudococcidae, что доказывается общими уникальными синапоморфиями.

4. Представители группы рода *Xenococcus* Silvestri, 1924 не имеют синапоморфий с псевдококцидами и должны рассматриваться как самостоятельное семейство.

5. Происхождение семейства Eriococcidae связано с группой рода *Coccidohystrix* Lindinger, 1943, виды которой занимают промежуточное положение между Eriococcidae и Pseudococcidae.

6. Полное облигатное яйцеживорождение является плезиоморфным признаком всех псевдококцид, унаследованным от предковой группы, которой предположительно считается семейство Phenacoleachiidae. Примеры неполного факультативного яйцеживорождения следует считать вторичными, связанными с развитием восковых яйцевых мешков.

7. Низкие модальные числа хромосом и ларвальный мейоз следует считать плезиоморфными признаками Pseudococcidae и всего подотряда Coccinea; продуцирование двух спермиев (вместо четырех) из каждой четырехядерной сперматиды, особый физиологический механизм определения пола, гетерохроматинизация отцовского набора хромосом являются апоморфными для Pseudococcidae и надсемейства Coccoidea.

Приложения

- 1 Определительная таблица палеарктических семейств кокцид (Coccinea).
- 2 Таксономическая ревизия и сравнительно-морфологические описания видов.
- 3 Тотальные морфологические рисунки видов (99 рисунков).

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ (начиная с 2011 года под двойной фамилией Гаврилов-Зимин)

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

Gavrilov, I.A., Smirnova, N.V. Scale insects of the Volga Area (Homoptera: Coccinea). II. First report about scale insects of Nizhniy Novgorod Province, Chuvachia and Mari-El / **I.A. Gavrilov**, N.V. Smirnova // *Zoosyst. Rossica*. – 2006. – Vol. 14, no. 2. – P. 207–209.

Гаврилов, И.А. Кокциды (Homoptera: Coccinea) Поволжья. III. *Nudicauda* gen. n. и другие мучнистые червецы из Астрахани / **И.А. Гаврилов** // *Энтомол. Обзор.* – 2006. – Т. 85, вып. 4. – С. 781–788.

Гаврилов, И.А. К синонимии и репродуктивной биологии *Acanthopulvinaria orientalis* (Nasonov) (Homoptera: Coccinea) / **И.А. Гаврилов** // *Энтомол. Обзор.* – 2007. – Т. 86, вып. 1. – С. 863–868.

Gavrilov, I.A. A revision of the mealybug genus *Mirococcopsis* Borchsenius (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) based on the structure of the adult females / **I.A. Gavrilov** // *Zootaxa*. – 2007. – No. 1586. – P. 1–23.

Gavrilov, I.A., Kuznetsova, V.G. On some terms in scale insects cytogenetics and reproductive biology (Homoptera: Coccinea) / **I.A. Gavrilov**, V.G. Kuznetsova // *Comp. Cytogenet.* – 2007. – Vol. 1, no. 2. – P. 169–174.

Gavrilov, I.A., Trapeznikova, I.V. Karyotypes and reproductive biology of some mealybugs (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) / **I.A. Gavrilov**, I.V. Trapeznikova // *Comp. Cytogenet.* – 2007. – Vol. 1, no. 2. – P. 139–148.

Gavrilov, I.A., Trapeznikova, I.V. Cytogenetic studies of European Pulvinariini (Homoptera: Coccinea) / **I.A. Gavrilov**, I.V. Trapeznikova // *Comp. Cytogenet.* – 2008. – Vol. 2, no. 2. – P. 123–131.

Данциг, Е.М., **Гаврилов, И.А.**, Трапезникова, И.В. Новый вредитель из теплиц Санкт-Петербурга, *Rhizoecus dianthi* Green (Homoptera, Pseudococcidae) с данными о кариотипе / Е.М. Данциг, **И.А. Гаврилов**, И.В. Трапезникова // *Энтомол. Обзор.* – 2008. – Т. 88, вып. 6. – С. 676–678.

Трапезникова, И.В., **Гаврилов, И.А.** О яйцеживорождении у мучнистых червецов (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) / И.В. Трапезникова, **И.А. Гаврилов** // *Труды ЗИН РАН.* – 2008. – Т. 312. – С. 43–53.

Gavrilov, I.A. Morphological variability and species borders in the genus *Rhizopulvinaria* Borchsenius (Homoptera, Coccinea) / **I.A. Gavrilov** // *Zoosyst. Rossica.* – 2009. – Vol. 18, no. 2. – P. 246–259.

Danzig, E.M., **Gavrilov, I.A.** Mealybugs of the genus *Rhizoecus* Kunkel d'Herculeis (Homoptera: Pseudococcidae) of the fauna of Russia and adjacent countries / **I.A. Gavrilov** // *Zoosyst. Rossica.* – 2009. – Vol. 18. – P. 224–245.

Gavrilov, I.A. Descriptions of two new species of Pseudococcidae (Homoptera: Coccinea) and additions to the scale insect fauna of Bulgaria / **I.A. Gavrilov** // *Zootaxa.* – 2010. – No. 2635. – P. 32–40.

Danzig, E.M., **Gavrilov, I.A.** Mealybugs of the genera *Planococcus* and *Crisicoccus* (Sternorrhyncha: Pseudococcidae) of Russia and adjacent countries / E.M. Danzig, **I.A. Gavrilov** // *Zoosyst. Rossica.* – 2010. – Vol. 19, no. 1. – P. 39–49.

Kaydan, M.B., **Gavrilov, I.A.** *Mirococcopsis multicircularia* sp. nov. from Turkey (Sternorrhyncha: Pseudococcidae) / M.B. Kaydan, **I.A. Gavrilov** // *Zoosyst. Rossica.* – 2010. – Vol. 19, no. 1. – P. 50–53.

Gavrilov, I.A., Trapeznikova I.V. Karyotypes of six previously unstudied European mealybugs (Homoptera : Pseudococcidae) / **I.A. Gavrilov**, I.V. Trapeznikova // *Comp. Cytogenet.* – 2010. – Vol. 4, no. 2. – P. 203–205.

Gavrilov-Zimin, I.A. Mealybugs of the genus *Rhodania* Goux, 1934 (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) from Russia and neighboring countries / **I.A. Gavrilov-Zimin** // *Zoosyst. Rossica.* – 2011. – Vol. 20, no. 1. – P. 40–44.

Gavrilov-Zimin I.A. New cytogenetic data for some Palaearctic species of scale insects (Homoptera: Coccinea) with karyosystematic notes / **I.A. Gavrilov-Zimin** // *Comp. Cytogenet.* – 2011. – Vol. 5, no. 5. – P. 375–390.

Danzig, E.M., **Gavrilov-Zimin, I.A.** To the nomenclature of some scale insects (Homoptera: Coccinea) / E.M. Danzig, **I.A. Gavrilov-Zimin** // *Zoosyst. Rossica.* – 2011. – Vol. 21, no. 2. – P. 271–273.

Gavrilov-Zimin, I.A., Danzig, E.M. Taxonomic position of the genus *Puto* Signoret (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) and separation of higher taxa in Coccinea / **I.A. Gavrilov-Zimin**, E.M. Danzig // *Zoosyst. Rossica.* – 2012. – Vol. 22, no. 1. – P. 97–111.

Данциг, Е.М., **Гаврилов-Зимин, И.А.** Ревизия мучнистых червецов группы рода *Heterococcus* Ferris, 1918 (Homoptera, Coccinea: Pseudococcidae) фауны России и сопредельных стран / Е.М. Данциг, **И.А. Гаврилов-Зимин**

// Энтотомол. Обзор. – 2012. – Т. 91, вып. 4. – С. 779–797.

Gavrilov-Zimin, I.A. A contribution to the taxonomy, cytogenetics and reproductive biology of the genus *Aclerda* Signoret (Homoptera, Coccinea) / **I.A. Gavrilov-Zimin** // Comp. Cytogenet. – 2012. – Vol. 6, no. 4. – P. 389–395.

Danzig, E.M., **Gavrilov-Zimin, I.A.** A new species of the genus *Brevennia* Goux (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) from Slovakia / **I.A. Gavrilov-Zimin** // Zoosyst. Rossica. – 2012. – Vol. 22, no. 2. – P. 234–236.

Danzig, E.M., Kaydan, M.B., **Gavrilov-Zimin, I.A.** A review of Palaearctic species of *Artemicoccus* Balachowsky, 1953 and *Coccidohystrix* Lindinger, 1943 (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) / E.M. Danzig, M.B. Kaydan, **I.A. Gavrilov-Zimin** // Zoosyst. Rossica. – 2012. – Vol. 22, no. 2. – P. 237–243.

Gavrilov-Zimin, I.A. New scale insects (Homoptera: Coccinea) from Sulawesi and New Guinea, with some other additions to the Indonesian fauna / **I.A. Gavrilov-Zimin** // Tropical Zool. – 2013. – Vol. 26, no. 2. – P. 64–86.

Данциг, Е.М., **Гаврилов-Зимин, И.А.** *Metadenopsis* Matesova, 1966 и сходные рода мучнистых червецов (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) из России и сопредельных стран / Е.М. Данциг, **И.А. Гаврилов-Зимин** // Энтотомол. Обзор. – 2013. – Т. 92, вып. 3. – С. 555–573.

Данциг, Е.М., **Гаврилов-Зимин, И.А.** Мучнистые червецы группы рода *Mirococcus* Borchsenius, 1947 (Homoptera, Coccinea: Pseudococcidae) / Е.М. Данциг, **И.А. Гаврилов-Зимин** // Энтотомол. Обзор. – 2013. – Т. 92, вып. 4. – С. 739–755.

Gavrilov-Zimin, I.A., Matile-Ferrero, D. The genus *Coccidohystrix* Lindinger, 1943 in the Palaearctic region with description of two new species from Maghreb (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) / **I.A. Gavrilov-Zimin**, D. Matile-Ferrero // Zoosyst. Rossica. – 2014. – Vol. 23, no. 1. – P. 96–105.

Gavrilov-Zimin, I.A., Danzig, E.M. Some additions to mealybug fauna (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) of Canary Islands / **I.A. Gavrilov-Zimin**, E.M. Danzig // Zoosyst. Rossica. – 2015. – Vol. 24, no. 1. – P. 94–98.

Gavrilov-Zimin, I.A., Stekolshikov, A.V., Gautam, D.C. General trends of chromosomal evolution in Aphidococca (Insecta, Homoptera, Aphidinea + Coccinea) / **I.A. Gavrilov-Zimin**, A.V. Stekolshikov, D.C. Gautam // Comp. Cytogenet. – 2015. – Vol. 9, no. 3. – P. 335–422.

Gavrilov-Zimin, I.A. System of generic groups in mealybugs (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) / **I.A. Gavrilov-Zimin** // Zoosyst. Rossica. – 2015. – Vol. 24, no. 2. – P. 237–260.

Монографии

Данциг, Е.М., **Гаврилов-Зимин, И.А.** Псевдококциды (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) Палеарктики. Часть 1. Подсемейство Phenacossinae / Е.М. Данциг, **И.А. Гаврилов-Зимин**. – СПб: ЗИН РАН, 2014. – 678 с. (Фауна России и сопредельных стран. Новая серия, № 148. Насекомые хоботные).

Данциг, Е.М., **Гаврилов-Зимин, И.А.** Псевдококциды (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) Палеарктики. Часть 2. Подсемейство Pseudococcinae / Е.М. Данциг, **И.А. Гаврилов-Зимин.** – СПб: ЗИН РАН, 2015. – 619 с. (Фауна России и сопредельных стран. Новая серия, № 149. Насекомые хоботные).

Статьи, опубликованные в других изданиях

Gavrilov, I.A. A catalogue of chromosomal numbers and genetic systems of scale insects (Homoptera: Coccinea) of the world / **I.A. Gavrilov-Zimin** // Israel J. Entomol. – 2007. – Vol. 37. – P. 1–45.

Gavrilov, I.A., Matile-Ferrero, D. Description d'une espèce nouvelle de Pseudococcine, *Peliococcus martinezi* n. sp. et additif pour la faune de France (Hemiptera: Pseudococcidae) / **I.A. Gavrilov-Zimin, D. Matile-Ferrero** // Bull. Soc. Entomol. France. – 2008. – Vol. 113, no. 4. – P. 441–444.

Подписано в печать 31.05.2016. Печать цифровая. Формат 60x84/16.

Тираж 100 экземпляров.

Отпечатано в типографии издательства «Лема», 1-я линия Васильевского
острова, д. 28, Санкт-Петербург.