

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Зоологический институт Российской академии наук

Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-  
квалификационной работы (диссертации)

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ  
ПРИЗНАКИ АЛЕЙРОДИД (НОМОРТЕРА: ALEYRODINEA).**

Ушкова Мария Владиславовна

06.00.00 – Биологические науки

03.02.05 – Энтомология

Научный руководитель:

д.б.н. Илья Александрович Гаврилов-Зимин

ЗИН РАН

Санкт-Петербург, 2023

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Актуальность исследования

Алейродиды или белокрылки — это небольшая группа мелких, внешне похожих на бабочек, насекомых, объединяемых в самостоятельный подотряд *Aleyrodinea* в отряде равнокрылых хоботных насекомых (Homoptera), к которому относятся также псиллиды, кокциды, тли и цикадовые (Gavrilov-Zimin et al., 2021). Типифицированное латинское название *Aleyrodinae* происходит от родового названия *Aleyrodes* Latreille, 1796, а то, в свою очередь, восходит к греческому слову “aleuron” — «мука» и связано с белым восковым налетом, покрывающим тело и крылья этих насекомых. Подотряд включает более 1500 современных видов, объединяемых примерно в 160 родов мировой фауны (Martin, Mound, 2007). Подавляющее большинство видов обитает в регионах тропического и субтропического климата. В условиях умеренного климата разнообразие белокрылок резко снижается, но при этом ряд адвентивных видов наносит существенный вред сельскохозяйственным и декоративным растениям в условиях закрытого грунта вплоть до полярных широт.

Алейродиды, несмотря на своё большое фитосанитарное значение, являются одной из самых малоизученных групп хоботных насекомых. В частности, исследований по общей сравнительной морфологии алейродид никогда не проводилось, а терминология для описания морфологических структур, используемых при диагностике, сильно варьирует в работах разных авторов.

Среди всех насекомых алейродиды выделяются уникальным метаморфозом, при котором из лишённой каких-либо крыловых зачатков ложнокуколки или псевдопупария появляется взрослое полнокрылое насекомое. На морфологических признаках псевдопупария построена современная систематика группы. Однако высокая вариабельность признаков псевдопупариев на различных кормовых растениях и в разных частях ареала

зачастую приводят к ошибкам в идентификации видов. В этой связи необходимо планомерное изучение признаков псевдопупариев, а также имаго на широком сравнительном материале, выделение таксономически значимых признаков и унификация терминологии.

**Цель и задачи исследования.** Морфологический анализ преимагинальных и имагинальных признаков, которые используются или могут быть эффективно использованы для диагностики алейродид на разных таксономических уровнях, начиная от видового и заканчивая уровнем подотряда. Анализ возможности привлечения неморфологических признаков для дополнительной идентификации отдельных видов.

**Задачи исследования:**

1. Изучить и обобщить данные по истории фундаментального и прикладного изучения алейродид мировой фауны.
2. Выделить ключевые проблемы современной систематики и идентификации.
3. Проанализировать основные морфологические признаки личиночных стадий (псевдопупариев) и имаго алейродид на широком сравнительном материале коллекций ЗИН РАН, ВНИИКР и собственных сборов.
4. Подготовить оригинальные изображения по морфологии изученных видов.
5. Выяснить значение основных морфологических признаков алейродид для целей систематики и практической диагностики.

**Научная новизна работы**

Впервые проведён общий сравнительный анализ основных диагностических и таксономических признаков личинок и имаго алейродид. Основное внимание уделено следующим признакам:

1. Для личиночных стадий: форма и размеры тела, кутикулярные

складки и швы, ноги, антенны и их рудименты, ротовой аппарат, анальный комплекс, дыхальца и трахейная система, восковые железы, шипы, щетинки, трубочки и прочие выросты тела.

2. Для имаго: глаза, антенны, ноги, крылья, ротовой аппарат, анальный аппарат, дыхальца и трахейная система, восковые железы, гениталии, хетотаксия.

### **Апробация работы**

Результаты исследований частично представлены на научно-практических всероссийских конференциях: XVI съезд Русского энтомологического общества (г. Москва, 22 - 26 августа 2022 г.); Международная научно-практическая конференция молодых ученых «Интегрированная система защиты растений: состояние и перспективы» (г. Алматы, Республика Казахстан, 9 декабря 2022 г.), Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2023» (г. Москва, 10 - 21 апреля 2023 г.); 11-я Международная научно-практическая конференция «Защита растений от вредных организмов» ( г. Краснодар, 19-23 июня 2023 г.).

## **МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

Исследуемый материал хранится в коллекциях лаборатории Систематики насекомых Зоологического института РАН, лаборатории энтомологии Испытательного лабораторного центра ФГБУ «ВНИИКР». Все оригинальные рисунки выполнены в режиме векторной графики (программа CorelDraw). Препараты изготавливались по многоступенчатой методике с финальной заливкой в канадский бальзам (Martin, 1987). Анализ микропрепаратов проводили с помощью микроскопа ZEISS Axio Imager 2 при увеличении 10-1000X, в том числе в режиме фазового контраста

Фотографирование и последующая обработка иллюстраций были осуществлены с помощью программного обеспечения Zen 2.3. Финальная обработка полученного файла производилась в программе Adobe Photoshop CS.

### **Глава 1. История изучения алейродид.**

В этой главе представлена история научного изучения белокрылок (Homoptera: Aleyrodinea), начиная с 1734 года по настоящее время. Приводится анализ основной литературы, указываются имена виднейших специалистов – систематиков и морфологов, предлагается периодизация изучения группы и обсуждаются традиционно сформировавшиеся методы и подходы к изучению алейродид.

### **Глава 2. Современная система алейродид и основные проблемы их идентификации.**

Из-за чрезвычайного морфологического однообразия, краткости жизни и технической сложности изготовления микропрепаратов из имаго алейродид, систематика группы основывается преимущественно на признаках последней личиночной стадии — псевдопупария; эта же стадия жизненного цикла используются и для практической идентификации видов. Для понимания

специфики работы с алейродами необходимо также пояснить, что личинки белокрылок первого возраста (бродяжки) могут самостоятельно перемещаться на небольшие расстояния, чтобы выбрать подходящее место для питания, но последующие (вторая, третья и четвертая) личиночные стадии сохраняют лишь рудименты конечностей и неспособны к самостоятельному передвижению.

Взрослое насекомое формируется внутри кутикулы псевдопупария и сильно отличается морфологически от личиночных стадий. Отсутствие протоптеронов (зачатков крыльев) у личинки при наличии крыльев у имаго – уникальная особенность, не встречающаяся ни у каких других крылатых насекомых. Этот тип метаморфоза иногда называют аллометаморфозом, или аллометаболизмом (*allometamorphosis, allometabolism*). В этой связи псевдопупарий алейродид аналогичен (но не гомологичен) куколке насекомых с полным превращением (*Holometabola*).

### **Глава 3. Сравнительная морфология личиночных стадий.**

#### **3.1. Форма и размеры тела; кутикулярные складки и швы.**

Личинки имеют характерную уплощённо-овальную форму тела. У неподвижных личинок II–IV возрастов края тела тонкие и прижаты к субстрату (к поверхности растения). Центральная часть тела сегментирована только на дорсальной стороне: на ней могут быть выражены границы между тергитами груди, 7 тергитами брюшка и анальной областью, образованной слитыми IX и X уромерами; VIII уромер на дорсальной стороне не выражен, а его дыхальца находятся на вентральной стороне латерально-кзади от IX+X тергита брюшка. Тело со всех сторон окружено распластанной периферической областью, не имеющей сегментации. По самому краю тела расположен ряд пор, которые выделяют бахрому восковых нитей, приклеивающих личинку к растению.

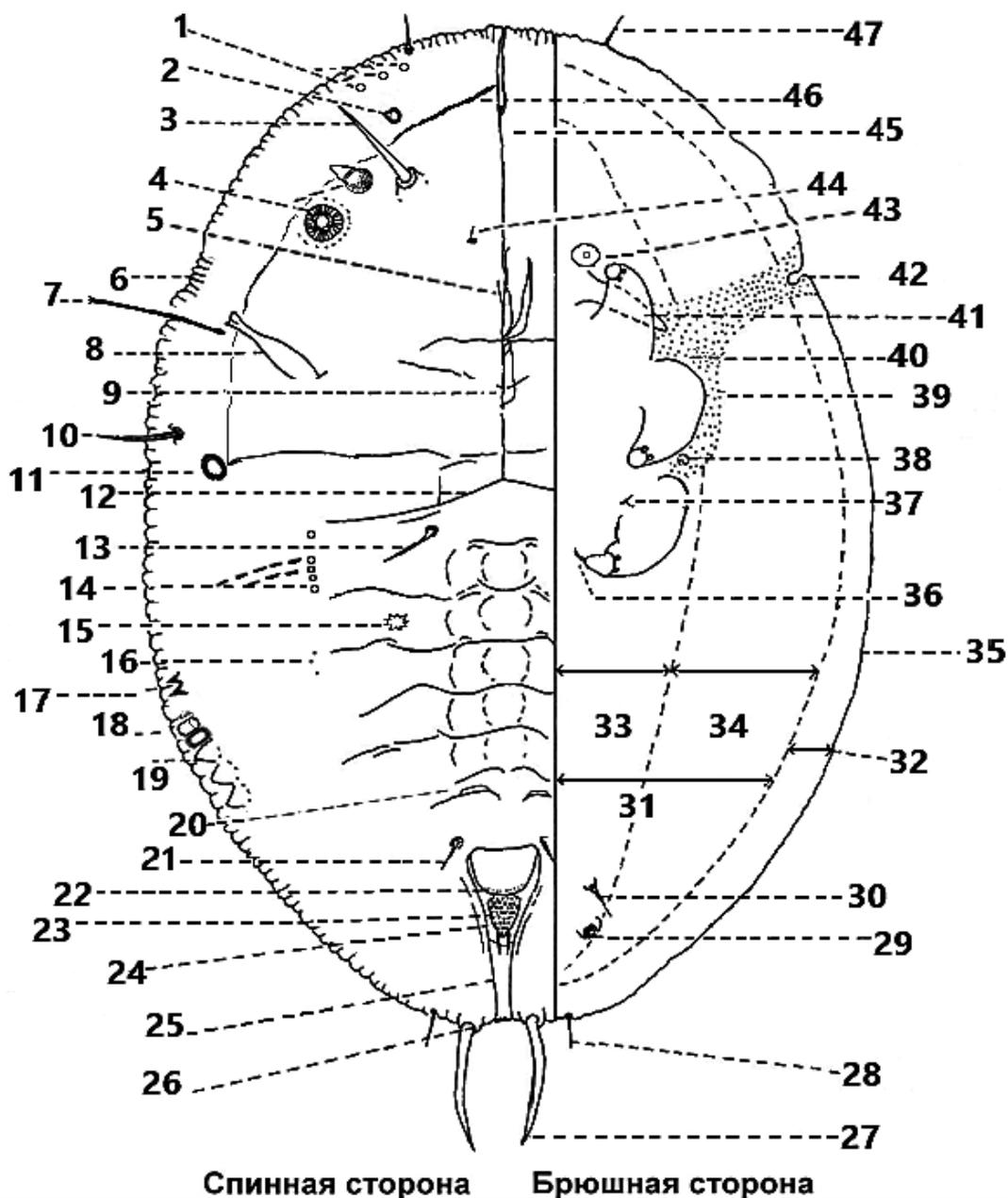


Рис. 1. Обобщённая схема строения псевдопупария алейродид

Унифицированная терминология морфологических признаков:

1. Субмаргинальные (подкраевые) поры – submarginal pores
2. Субдорсальные сосочки (папиллы) – subdorsal papillae
3. Шипы (шипика) дорсального диска – dorsal disc spines (spinulae)
4. Сложные восковые поры – compound pores/ compound wax pores
5. Ростральная щетинка – rostral seta
6. Грудной трахеальный гребешок – thoracic tracheal comb (pore)

7. Субмаргинальный рассечённый шип – submarginal laciniate spine
8. Трубочатый шип – tubiform spine
9. Нижняя губа – labium
10. Субмаргинальные (подкраевые) щетинки – submarginal setae
11. Большая простая пора – large subdorsal simple pore
12. Поперечный личинный шов – transverse moulting suture
13. Дорсальная щетинка – dorsal seta - дорсальная щетинка
14. Субдорсальные папиллы – subdorsal papillae
15. Субмедиальная абдоминальная (брюшная) впадина – submedian abdominal depression
16. Дорсальные дисковидные поры – dorsal disk pores
17. Субмаргинальные (подкраевые) ланцетовидные щетинки – submarginal lanceolate setae
18. Субмаргинальные (подкраевые) зубчатые железы – submarginal dentate glands
19. Подкраевая папилла – submarginal papilla
20. Брюшная кутикулярная выемка – abdominal pocket
21. Восьмая абдоминальная (субанальная) щетинка – eighth abdominal seta
22. Крышечка анального аппарата – operculum
23. Язычок анального аппарата – lingula
24. Сосудовидное отверстие – vasiform orifice
25. Каудальная бороздка – caudal furrow
26. Каудальное отверстие – caudal orifice
27. Каудальная щетинка – caudal seta
28. Задняя краевая щетинка – posterior marginal seta
29. Заднее брюшное дыхальце – posterior abdominal spiracle
30. Вентральная брюшная щетинка – ventral abdominal seta
31. Спинная область (относится одновременно к обеим сторонам тела) – region of dorsal disc

32. Подкраевая область (относится одновременно к обеим сторонам тела) – submarginal area - подкраевая область (относится одновременно к обеим сторонам тела)

33. Медиальная область (относится одновременно к обеим сторонам тела) – median area

34. Субмедиальная область (относится одновременно к обеим сторонам тела) – submedial area

36. Коготок – claw

37. Шип в основании задней ноги – spine at base of hind leg

38. Переднее брюшное дыхальце – anterior abdominal spiracle

39. Вентральная пунктировка – ventral stipples

40. Грудная дыхальцевая бороздка – thoracic tracheal fold

41. Антенна (усик) – antenna

42. Грудная трахеальная выемка – thoracic tracheal notch

43. Прикрепительный диск – adhesive disc

44. Головная щетинка – cephalic seta

45. Продольный личинный шов – longitudinal moulting suture

46. Головогрудная (цефалическая) бороздка/шов – cephalothoracic fold suture

47. Передняя краевая щетинка – anterior marginal seta

Форма тела псевдопупариев чаще всего бывает широкоовальной: как, например, у видов *Bemisia tabaci*, *Aleurocanthus woglumi* и *Trialeurodes ruborum*. (рис. 2, слева на примере *Bemisia tabaci*)

Часто встречается также грушевидная форма, характерная, например, для родов *Aleurochiton* и *Aleuroplatus*. (рис. 2, справа на примере *Aleurochiton aceris*).

Реже встречается удлинённо-овальная, форма (как у видов *Nipaleyrodes elongate*, *Stenaleyrodes papillote*, *Aleurolobus barodensis* (рис. 3, слева (на примере *Aleurolobus barodensis*) или же почти круглая, как у *Aleurolobus olivinus*. (рис. 3, справа).

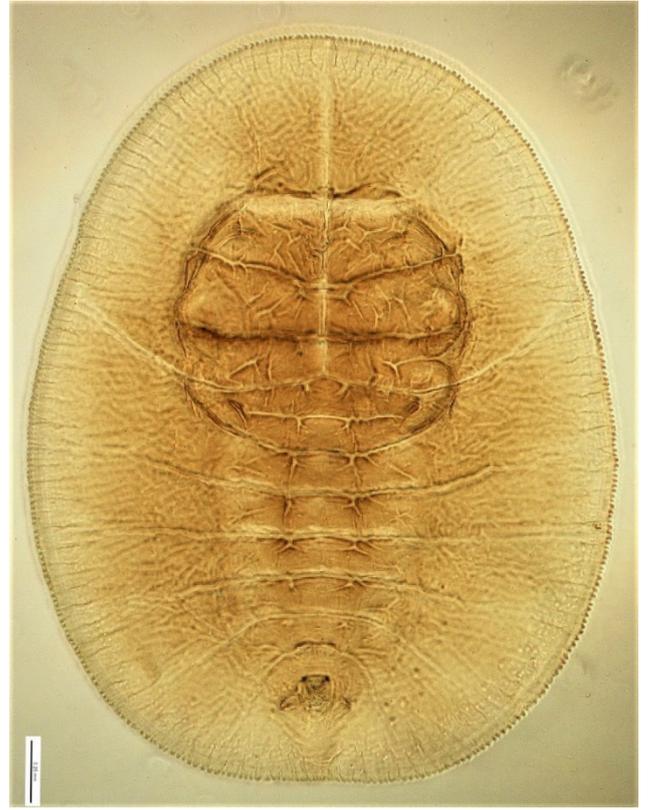
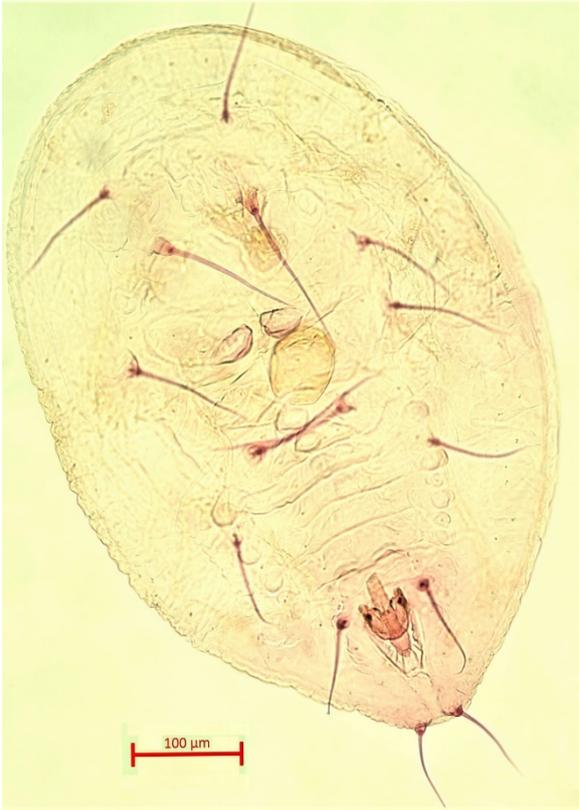


Рис. 2. Широкоовальная форма тела *Bemisia tabaci* (слева) и грушевидная форма у *Aleurochiton aceris* (справа).

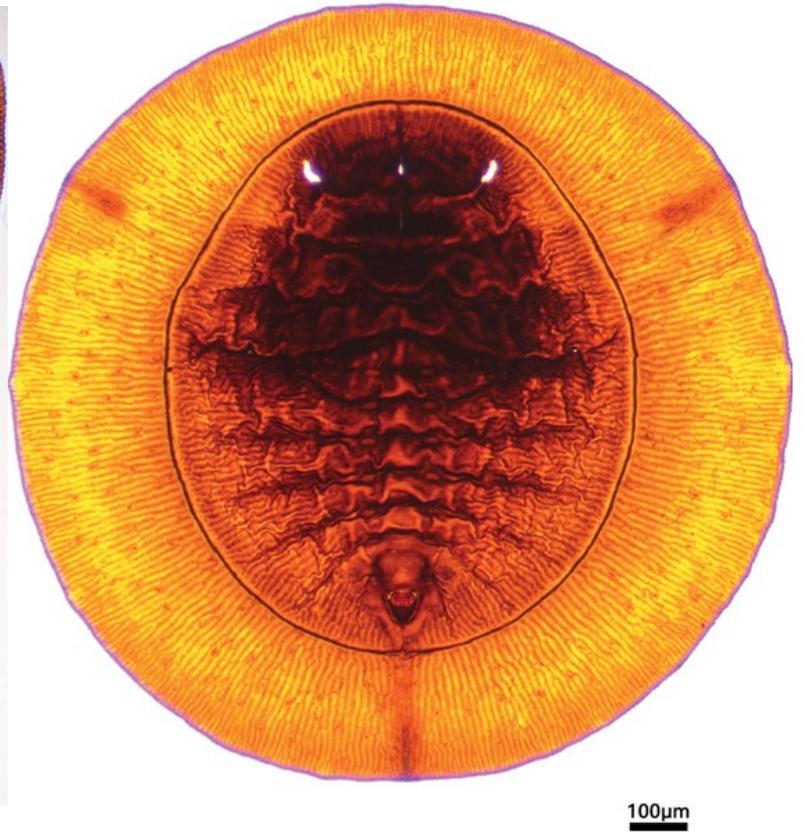
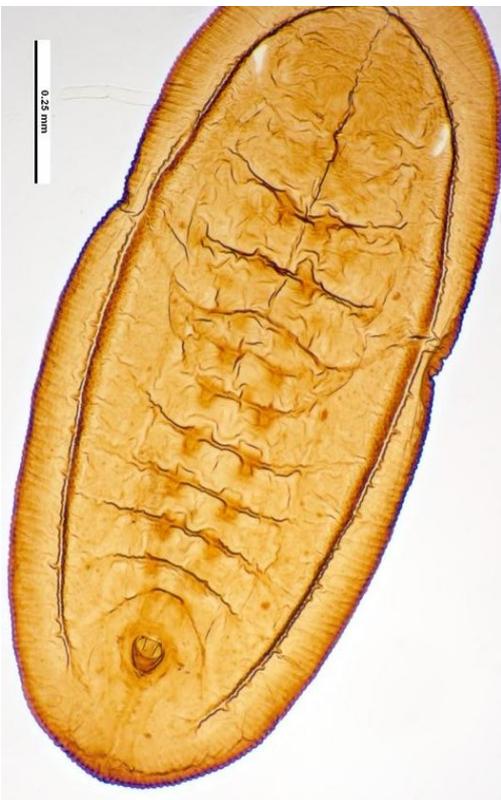


Рис. 3. Удлиненно-овальное тело псевдопупария *Aleurolobus barodensis* (слева) и округлое тело у *Aleurolobus olivinus* (справа).

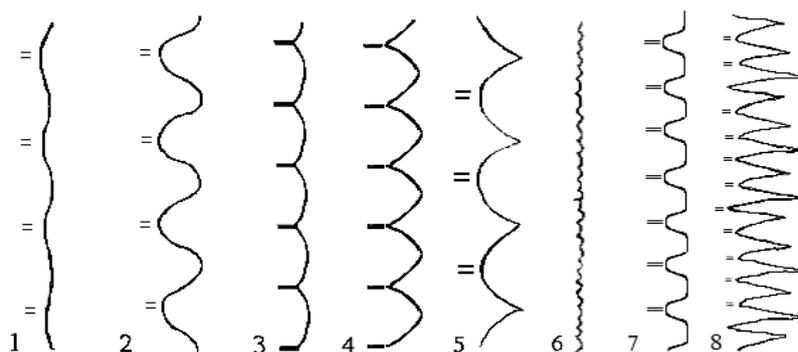


Рис.4.Вариабельность краевой зоны псевдопупариев.

#### Терминология признаков краевой зоны:

1. Волнистый край – undulate margin
2. Дольчатый край – lobulate margin
3. Округло-зубчатый край – crenate margin
4. Пилообразный край – dentate margin
5. Зазубренный край – serrate margin
6. Мелкозазубренный край – crenulate margin
7. Усеченно-дольчатый край – truncate-lobulate margin
8. Мелкопильчатый край – serratulate margin

Кутикулярные складки представляют собой складки внешнего слоя покровов насекомого, образующиеся во время линьки. Стандартно у алейродид наблюдается подкраевой шов, продольный шов и поперечные линочные швы. Их протяжённость значительно варьирует в разных таксонах (достигает или в разной степени не достигает края псевдопупария). У некоторых видов (например, у *Aleuroplatus quercusaquaticae*) поперечные линочные швы оказываются сильно изогнуты. У представителей родов *Asterobemisia*, *Bemisiella*, *Rosanovia* продольный шов и поперечные линочные швы соединяются друг с другом. Изредка наблюдается любопытная вариабельность проявления линочных швов между поколениями. Так, у

палеарктического вида *Aleurochiton acerinus* только у зимующей генерации псевдопуаприев брюшная полость очерчена неправильной складкой (швом), тогда как у летнего поколения таковая складкам отсутствует.

Очень интересной особенностью характеризуется род *Synaleurodicus*, относящийся к небольшому тропическому подсемейству Aleurodicinae. Так, у видов *Synaleurodicus hakeae* и *S. serratus* продольный шов отсутствует, поперечные личинные швы слабо обозначены, но разрыв кутикулы при линьке происходит по другим границам (Martin, 1999).

### 3.2. Ноги, антенны и их рудименты.

У личинки первого возраста, как и у имаго, присутствуют: тазик, бедро, вертлуг, голень и лапка с двумя коготками. Развитые конечности утрачиваются у алейродид после первой личиночной линьки. Конечности последующих II-IV личиночных стадий представлены слаборасчленёнными рудиментами. Таксономически значимые различия в строении рудиментарных конечностей выявлены только на уровне подсемейств. Так, у представителей небольшого тропического подсемейства Aleurodicinae на последнем сегменте редуцированной ноги сохраняется коготок, тогда как у всех изученных представителей основного в мировой фауне подсемейства Aleurodinae этот коготок полностью утрачен. Исключение составляет род *Stenaleyrodes*, относящийся к подсемейству Aleurodicinae. У представителей этого рода отсутствуют апикальные коготки на последнем сегменте редуцированной ноги. Рудименты ног неподвижны, направлены по-разному в разных возрастах и обычно нерасчлененные (иногда имеют до 3 члеников).

Таким же относительным однообразием отличается и строение рудиментарных антенн у II-IV личиночных стадий. Антенны неподвижные, направлены назад, обычно не расчленены, но иногда 2-члениковые. Длина антенн различна на уровне подсемейств: у видов подсемейства Aleurodicinae антенны удлинённые, достигающие до заднегрудных ног, у видов подсемейства Aleurodinae антенны короткие, достигающие максимум до переднегрудных ног. В отдельных случаях признаки рудиментарных антенн оказываются

таксономически значимыми. Так, у обычного средиземноморского вида *Bemisia ovata*, в основании личиночных антенн имеются характерные шипы, что отличает этот вид от прочих видов рода *Bemisia* (Рис. 5).

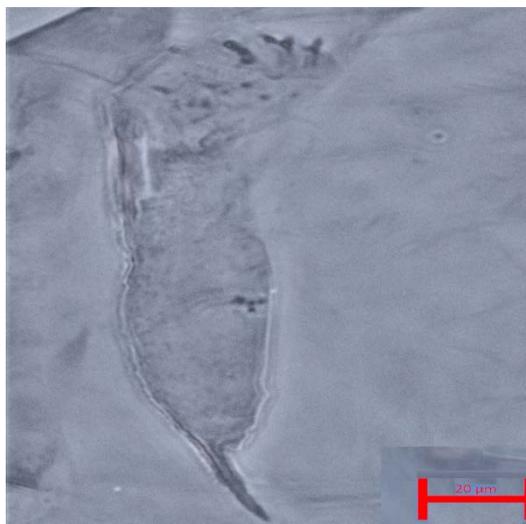


Рис. 5. Шипики при основании личиночных антенн *Bemisia ovata*

### 3.3. Анальный аппарат.

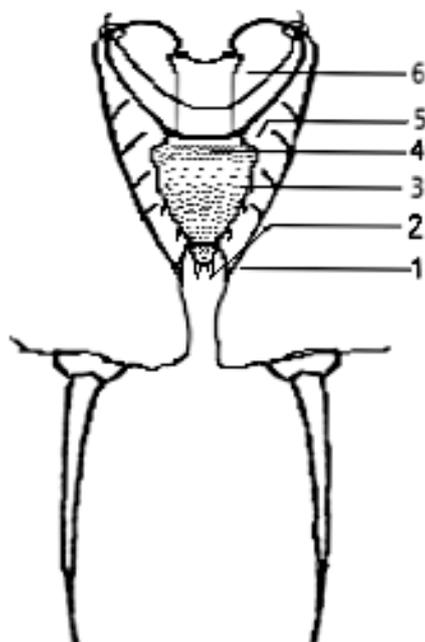


Рис. 6. Анальный аппарат.

Терминология:

1. Вазиформное отверстие – Vasiform orifice
2. Лингулярные (язычковые) щетинки – lingular/ terminating setae
3. Шипики – spinules

4. Лингула (язычок) *lingula*
5. Дно вазиформного отверстия – *floor of vasiform orifice*
6. Оперкулум (крышечка) – *operculum*

Анальный комплекс представляет собой важнейшую структуру, используемую при видовой идентификации алейродид.

Так, само вазиформное отверстие (область анального отверстия) может быть «открытого типа» («open» *vasiform orifice*) (рис. 7, слева *Bemisia tabaci*) и «приподнятое» («elevated» *vasiform orifice*): *Acaudaleyrodes* spp., *Aleurocanthus* spp. (рис. 7, справа *Acaudaleyrodes* spp.).

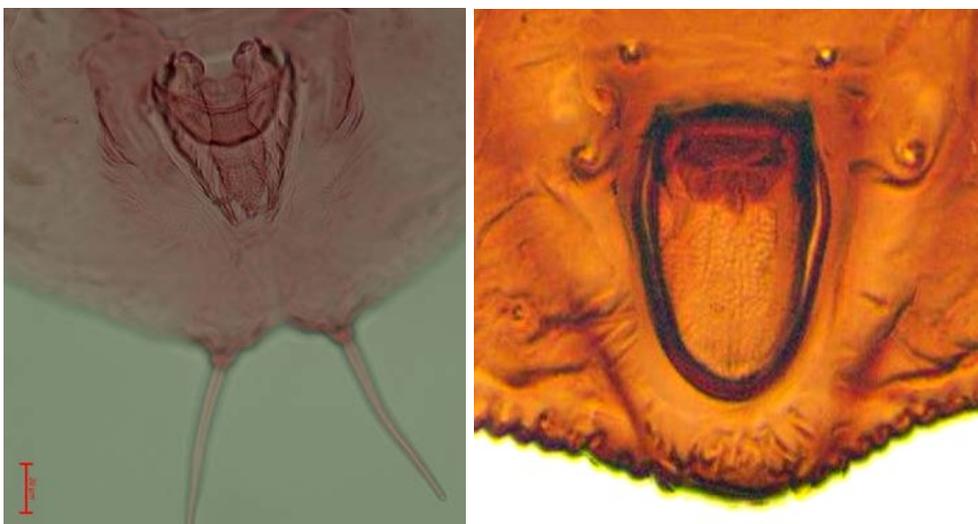


Рис. 7. Вазиформное отверстие «открытого типа» (слева) и «приподнятое».

Открытое сосудовидное отверстие имеет край, прерванный на заднем конце и соединенный с каудальными бороздками и парой каудальных гребней, достигающих до заднего края тела. Каудальная бороздка служит для пассивного выведения капель медвяной росы — непереваренных остатков растительных соков.

Приподнятое сосудовидное отверстие, как следует из названия, расположено на возвышении; его край часто окружен склеротизованным кольцом; каудальная бороздка и гребни отсутствуют. Капли медвяной росы в этом случае, вероятно, принудительно выбрасываются из тела.

Стабильные различия в строении анального аппарата проявляется и на уровне подсемейств. Так, например, у представителей подсемейства Aleurodicinae лингула (язычок) с двумя парами щетинок, а у основного в мировой фауне подсемейства Aleyrodinae лишь одна пара.



Рис. 8. Вариабельность строения анального комплекса

Значительная изменчивость наблюдается в строении вазиформного отверстия; оно может быть сердцевидным (у многих видов рода *Trialeurodes*), плавно закругленным кзади (у *Aleyrodes proletella*), с краевыми внутренними зубцами или гребнями (у *Dialeurodes citri*).

Лигула (язычок анального отверстия) может выступать за края отверстия или даже края псевдопупария, форма его может варьировать от широкополуовального (как у *Trialeurodes vaporariorum*) до треугольного, как у *Asterobemisia atraphaxius*.

### 3.4 Дыхальца и трахейная система.

Дыхальца (spiracles), в соответствии с их расположением называются: передние и задние грудные дыхальца (anterior and posterior thoracic spiracles), передние и задние брюшные дыхальца (anterior and posterior abdominal spiracles). Их размер может варьировать между видами и иметь таксономическое значение. В некоторых случаях (например, у виду рода *Trialeurodes* передние брюшные дыхальца редуцированы.

Трахеальные складки (tracheal folds) — гребнеобразные борозды на кутикуле. Эти борозды могут быть слабовыраженными или вовсе отсутствовать; часто их легко обнаружить по наличию сопутствующих микротрубочек или шипиков. Обычно имеются три трахеальные складки: грудная пара, простирающаяся от передних грудных дыхалец до края тела, и единая брюшная складка, простирающаяся от задних брюшных дыхалец до заднего края тела.

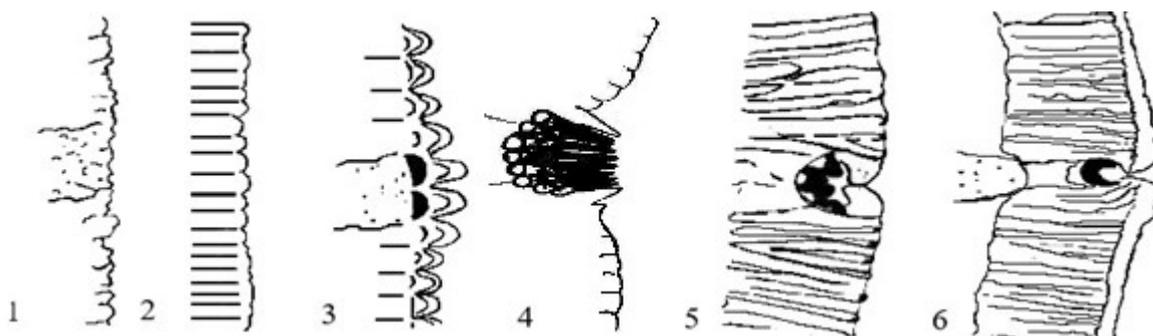


Рис. 9. Типы краевых пор.

Краевые поры.

1. Краевые поры могут полностью отсутствовать (например, *Bemisia tabaci*)
2. Отсутствие краевых пор *Aleurodes spiraeoides* (Quaintance)
3. Слаборазличимые краевые поры *Aleurothrixus interrogationis* (Bemis)
4. Железы, образующие гребнеобразную трахеальную пору *Orchamoplatus mammaeferus* (Quaintance & Baker)
5. С-образная пора с зубцами (на примере *Dialeurodes citrifolii* (Morgan))
6. С-образная трахеальная пора рода *Dialeurodes* (на примере *Dialeurodes citri* (Ashmead))

3.5 Воскоотделяющие структуры. Шипы, щетинки, трубочки и прочие выросты тела.

Восковыделяющие структуры (Wax-secreting structures)

Алейродиды, как и остальные представители Homoptera, характеризуются развитыми полями восковых желез, расположенными, как правило на дорсальной и вентральной стороне брюшка, а в ряде случаев

также на груди и голове. Кроме того, отдельные восковые железы могут располагаться на конечностях и разнообразных выростах тела (папиллах, шипах, бугорках и др. структурах). Одиночные восковые железы алейродид, расположенные непосредственно на кутикуле, обычно называют порами.

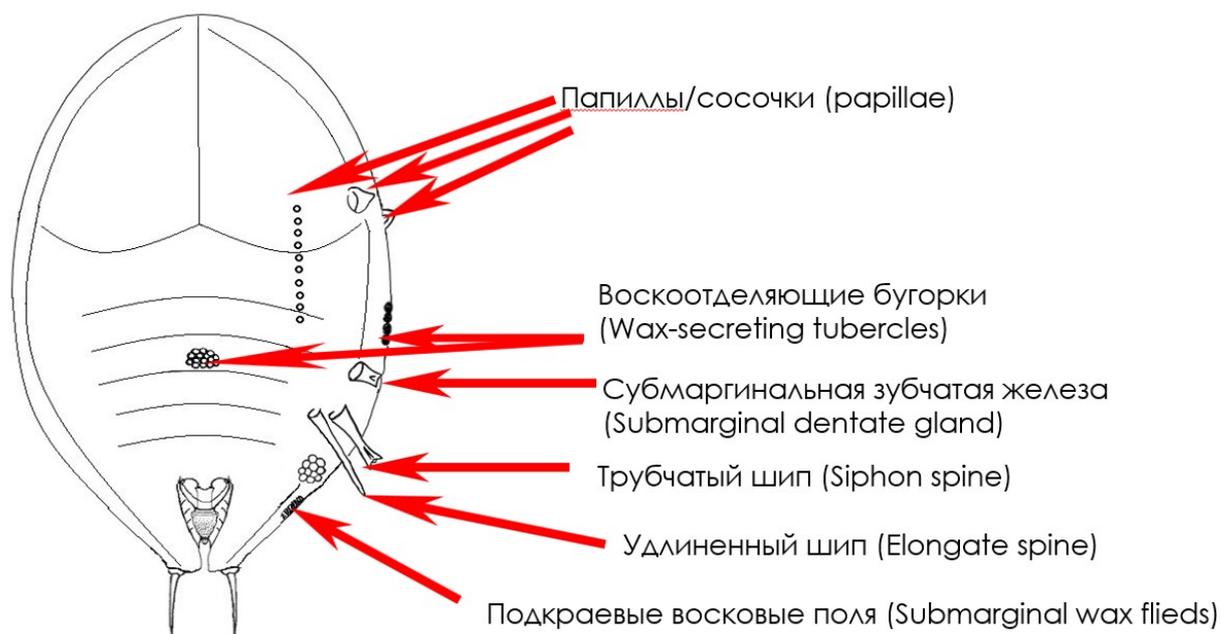


Рис. 10. Схематичное расположение восковыделяющих структур

Расположение папилл имеет большое значение для видовой идентификации. Так, например, в роде *Trialeurodes* у *T. vaporariorum* папиллы на субмаргинальной части псевдопупария находятся на значительном расстоянии друг от друга, а у *T. ricini*, они расположены очень близко. У *Trialeurodes merlini*, папиллы и вовсе покрывают большую часть тела. У *Corbettia isoberliniae* образуют продольный ряд на поверхности брюшка.

Субмаргинальные зубчатые железы (Submarginal dentate glands) встречаются у австралийских видов *Orchamoplatus mammaeferus* и *O. citri*; в первом случае они представляют собой одиночный ряд, а у второго они имеются на 4—5 брюшных сегментах.

Трубоччатые шипы (Siphon spines) характерны для некоторых представителей африканского рода *Cohicaleyrodes* и палеарктического рода *Siphoninus*.

Удлиненные шипы (Elongate spine) характерны для рода *Aleurocanthus* и *Xenaleyrodes*, распространенных в Юго-восточной Азии, Индии, Малайзии. У представителей рода *Aleurocanthus* наблюдается широкая изменчивость по этому признаку. Так эти удлиненные шипы могут располагаться группой, как у *Aleurocanthus mackenziei* и по одиночке; сами шипики могут быть раздвоенными, как у *Aleurocanthus imperialis*, и заостренными, как у *Aleurocanthus spiniferus*.

У рода *Xenaleyrodes* удлиненные шипы располагаются только по краю псевдопупария.

Считается, что трубчатые шипы, удлиненные шипы и субмаргинальные зубчатые железы производят более жидкий полупрозрачный воск в сравнении с восковыми железами, расположенными непосредственно на кутикуле тела (Cohic, 1966).

Подкраевые восковые поля (Submarginal wax fields) расположены только у рода *Lipaleyrodes* spp. Они представляют собой участки кутикулы с плотно расположенными микрожелезами.

Выполнена работа по сравнительной морфологии пор. Я не случайно изобразила их так схематично.

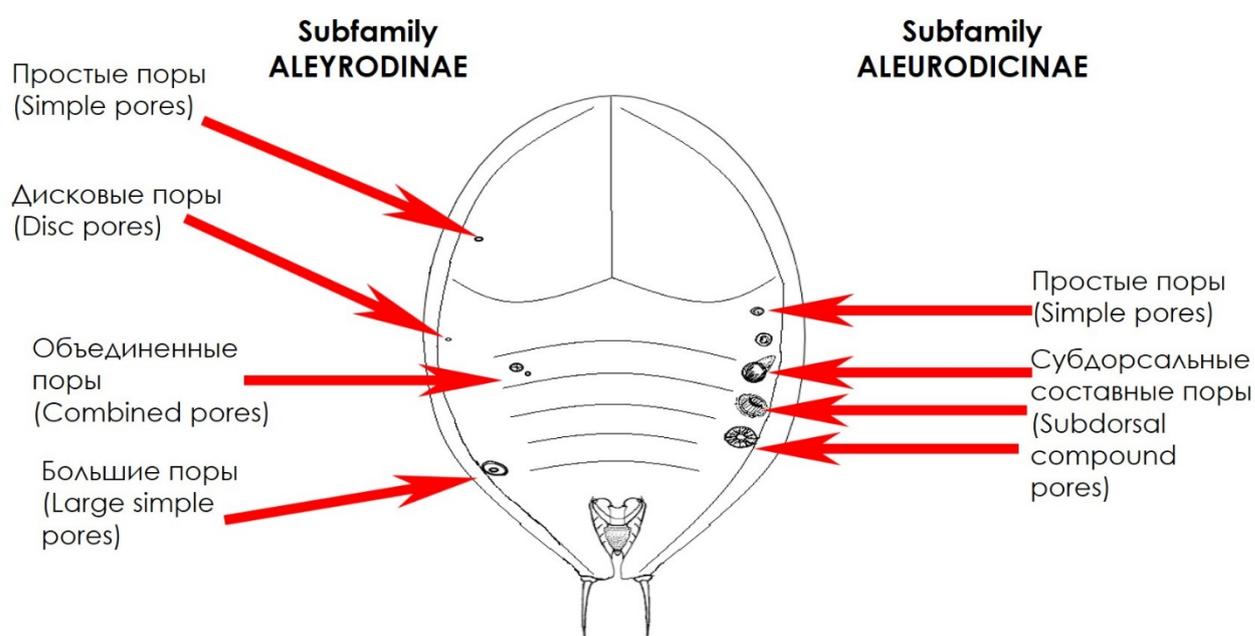


Рис. 11. Сравнительная морфология восковых пор.

Небольшое тропическое подсемейство *Aleurodicinae* характеризуется наличием так называемых субдорсальных сложных пор (subdorsal compound pores), каждая из которых может иметь центральный отросток, или быть кольцеобразной.

У представителей подсемейства *Aleyrodinae* встречаются только относительно простые поры (Simple pores), которые открываются округлым отверстием с толстым склеротизированным краем.

Чрезвычайно крупные простые поры называются большими порами (large simple pores); они характерны для рода *Dialeuropora*.

Объединенные поры (Combined pores) — комбинация двух соединенных пор: более крупной, называемой дисковой порой (disc pore), и меньшей, пореттой (porette). Объединенные поры часто располагаются неправильными рядами на субмаргинальной и субмедианной областях дорсальной поверхности псевдопупария (например, у иранского эндемика *Acaudaleyrodes ebeni*). Точное расположение этих пор имеет значение для видовой идентификации.

## Глава 4. Сравнительная морфология имаго.

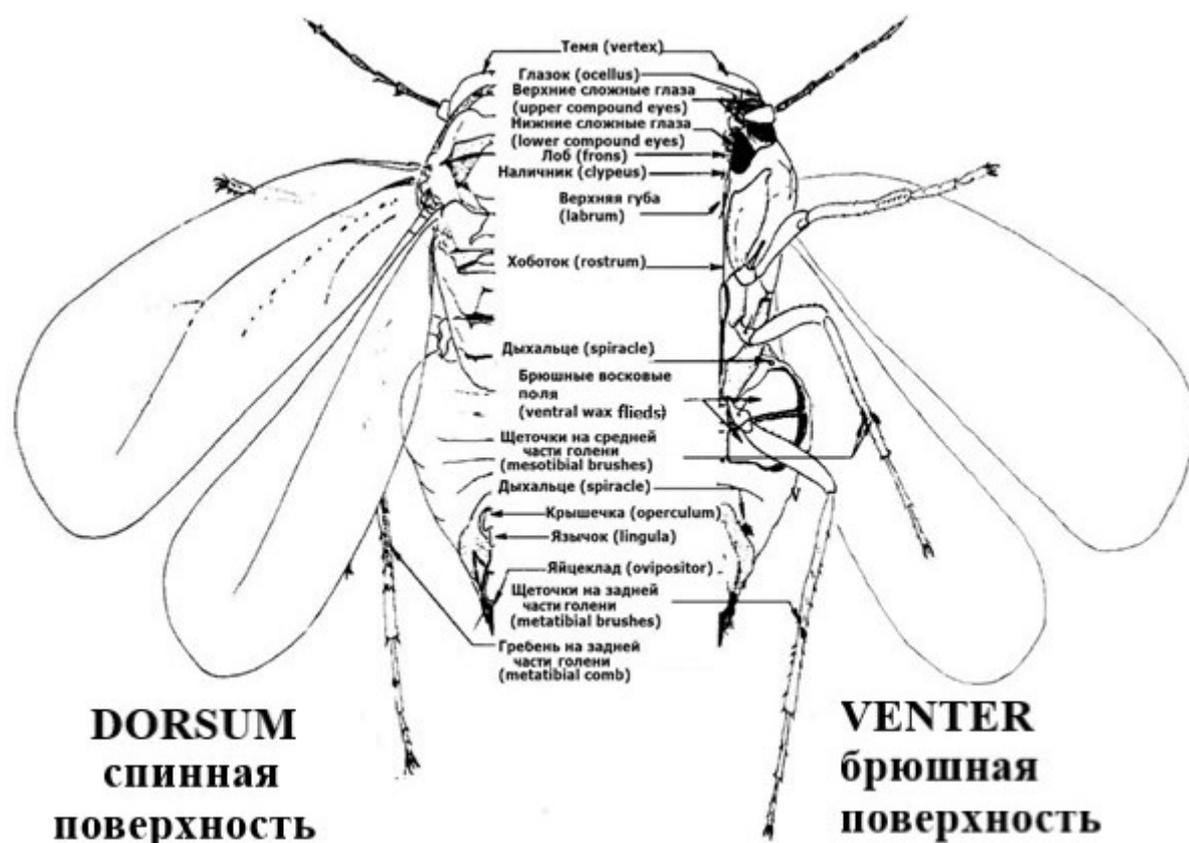


Рис. 12. Общая схема имаго.

### 4.1. Тело и восковые железы.

Размеры тела. Длина тела имаго в подсемействе *Aleyrodinae* колеблется в пределах 1,7-2,0 мм. Более крупными размерами отличаются представители подсемейства *Aleurodicinae* (особенно виды рода *Aleurodicus*); длина их тела обычно превышает 2,0 мм.

Голова спереди имеет несколько треугольную форму. У подсемейства *Aleyrodinae* при взгляде со спины апикальная часть широко закруглена спереди, и в ширину больше, чем в длину. У подсемейства *Aleurodicinae* апикальная часть головы также закруглена, но по ширине примерно такая же, как и по длине. Исключение составляют представители рода *Dialeurodicus*, у которых апикальная часть заострена и расположена выступающим образом.

У всех алейродид глаза имаго имеют характерное строение, связанное с их онтогенезом. При развитии взрослой особи каждый фасеточный глаз развивается дорсальное и вентральное глазного пятна личинки; эти две части фасеточного глаза могут быть либо соединены друг с другом впереди личиночного глазного пятна, либо разобщены. В дальнейшем глазное пятно атрофируется и утрачивает пигментацию. У имаго на его месте образуется выпуклая непигментированная площадка, покрытая микротрихиями. В результате этого у имаго каждый фасеточный глаз разделен на дорсальную и вентральную доли или хотя бы имеет перетяжку (т.е. гантелевидной, или почковидной формы). Наличие или отсутствие такого деления, а также количество омматидиев имеют таксономическое значение. Интересно отметить, что сходная замена личиночных глаз на имагинальные происходит у тлей (Клюге, 2020). Помимо фасеточных глаз при линьке личинки на имаго алейродид появляются 3 или 2 простых глазка.

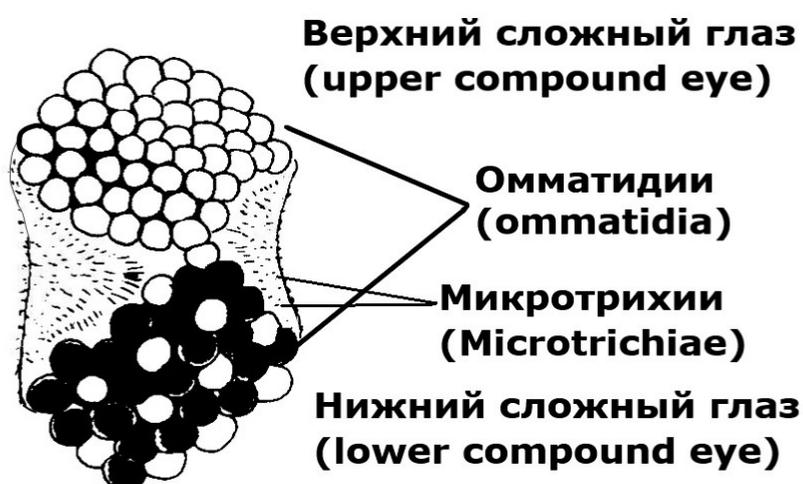


Рис. 13. Общая схема глаз имаго.

#### 4.3. Антенны.

Антенны обычно состоят из 7 сегментов. Первый сегмент короткий, примерно такой же ширины, как и длины. Второй сегмент всегда шире первого и длиннее. Третий обычно является самым длинным. 3-й, 5-й и 7-й сегменты антенны обычно несут по одному или по несколько сенсориев. В

редких случаях число члеников уменьшено из-за слияния нескольких или всех члеников флагеллума или увеличено до 7 члеников.

У имаго существует 2 распространенных типа усиковых сенсориев: первичные сенсории (primary sensoria) и жгутиковые сенсории (flagellate sensoria). Первичные сенсории имеют центральный стержень, окруженный кольцом направленных внутрь шипиков. У подсемейства Aleyrodinae первичные сенсории ограничены апикальной и субапикальной частями третьего сегмента усиков, вершиной пятого сегмента и субапикальной областью седьмого. На третьем сегменте редко бывают более трех первичных сенсориев и обычно 1 на пятом и седьмом.

Жгутиковые сенсории расположены поодиночке на 2, 6 и 7 сегментах.

У подсемейства Aleurodicinae есть многочисленные первичные сенсории, беспорядочно расположенные по 3 сегменту антенны (редко и по 4-7).

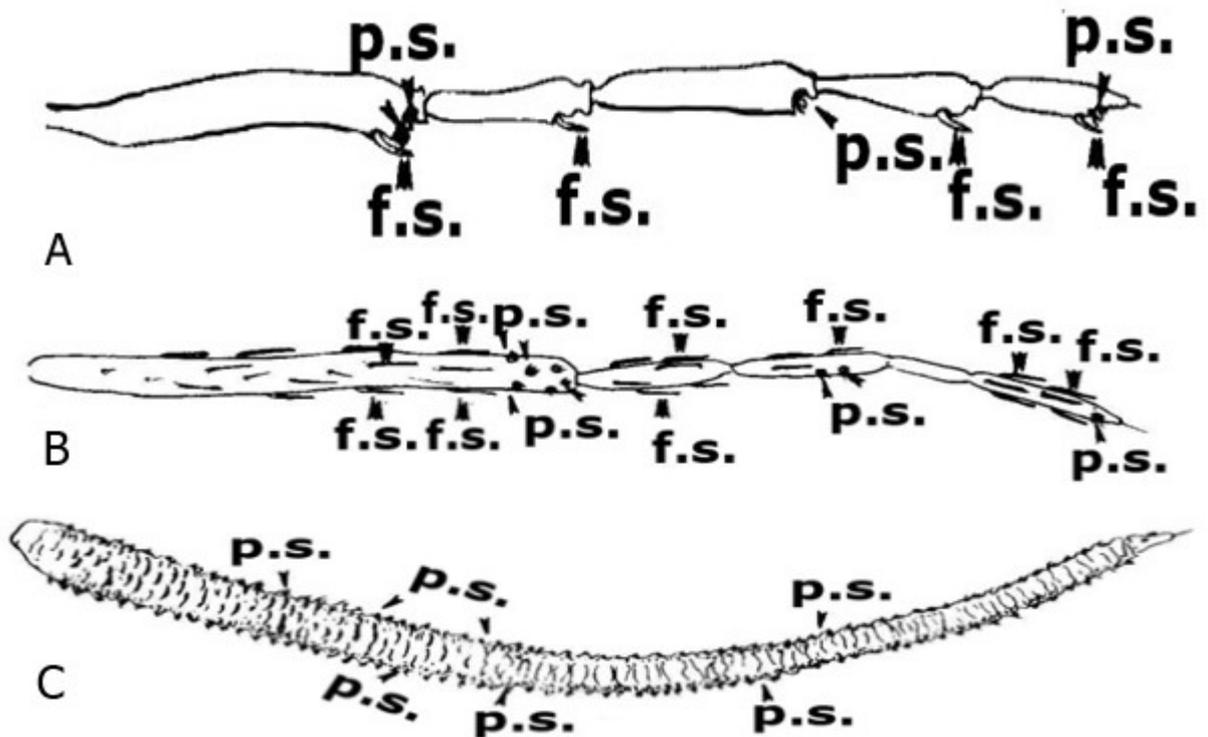


Рис. 14. Расположение сенсориев на антеннах разных видов алейродид. А: *Trialeurodes vaporariorum*, В: *Aleurodicus* sp, С: *Paraleyrodes* sp

### Обозначения:

1. Первичные сенсории – p.s. (primary sensoria)
2. Жгутиковые сенсории – f.s. (flagellate sensoria)

Жгутиковые сенсории отсутствуют у родов *Paraleyrodes* и *Metaleurodicus*, у остальных они многочисленны и расположены хаотично с 3 по 7 сегменты.

Брюшко. Сегменты брюшка (уромеры) дифференцированы следующим образом:

I уромер уменьшен. У имаго он образует стебелек между грудью и остальной частью брюшка; его тергит преобразован в пару продольных склеритов, которые передними концами подвижно сочленены с заднегрудью, а задними концами подвижно сочленены с тергитом второго уромера.

II уромер, несущий переднюю пару дыхалец, имеет склеротизованный тергит, сочлененный с первым уромером.

III–VII уромеры широкие; имеют большие мембранозные плеиральные области. Первые четыре (III–VI) из этих пяти уромеров могут иметь по паре вентральных восковых полей.

VIII уромер; на нём расположена задняя пара дыхалец,

У самки имаго VIII уромер не имеет тергита, а его вентральная область склеротизована и входит в состав цельного генитально-анального сегмента (VIII+IX+X), несущего яйцеклад и анальное отверстие.

У самца имаго весь VIII уромер хорошо развит и отделен от генитально-анального сегмента (IX+X), несущего гениталии и анальное отверстие. При развитии самца имаго под покровами личинки последнего возраста восьмой тергит брюшка закладывается как впячивание между VII и IX+X тергитами.

Нумерация уромеров и их онтогенетическая гомология с сегментами личиночного тела остаётся дискуссионным вопросом (Weber 1934, 1935, Gill 1990). Используемая здесь нумерация уромеров основана на следующих положениях: у самцов имаго хорошо выражены тергиты и стерниты всех уромеров с I по VIII; происхождение IX+X уромера самца имаго не вызывает

сомнений, поскольку он несет и гениталии, и анальное отверстие; две пары абдоминальных дыхалец позволяют идентифицировать II и VIII уромеры у обоих полов на всех стадиях развития; I–VII уромеры имаго развиваются непосредственно из хорошо разграниченных тергитов личинки.

Наиболее важными в плане сравнительной морфологии брюшка являются парамеры самцов и наличие/отсутствие дискоидальных пор.

У подсемейства Aleyrodinae 4 брюшных восковых поля у самцов и 2 у самок. Дискоидальные поры отсутствуют, но присутствуют у самцов некоторых видов рода *Trialeurodes*.

У подсемейства Aleuodicinae 3 брюшных восковых поля у самцов и 4 у самок. Паронихий (придаток, похожий на коготок) тонкий. У самцов имеются многочисленные дискоидальные поры.

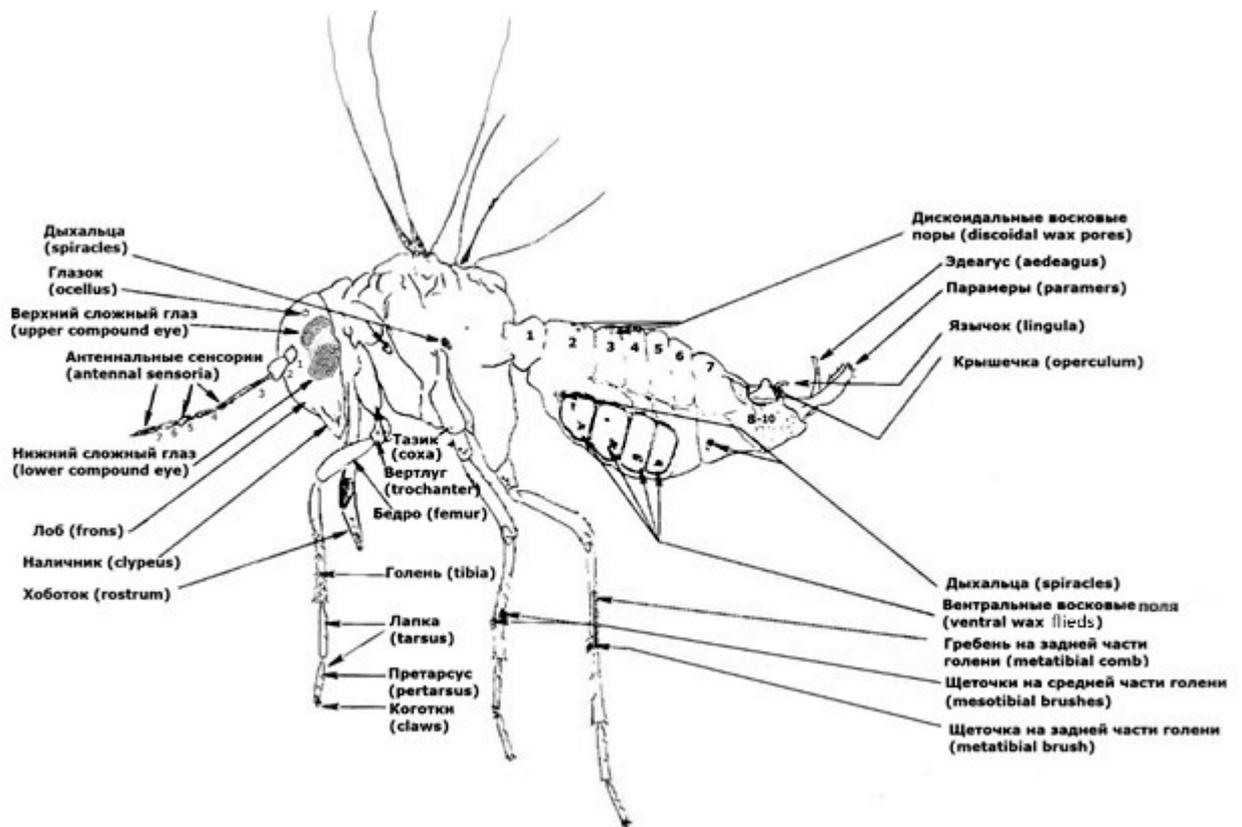


Рис. 15. Общая схема строения самца (вверху) и брюшко самки п/сем Aleyrodinae (внизу).

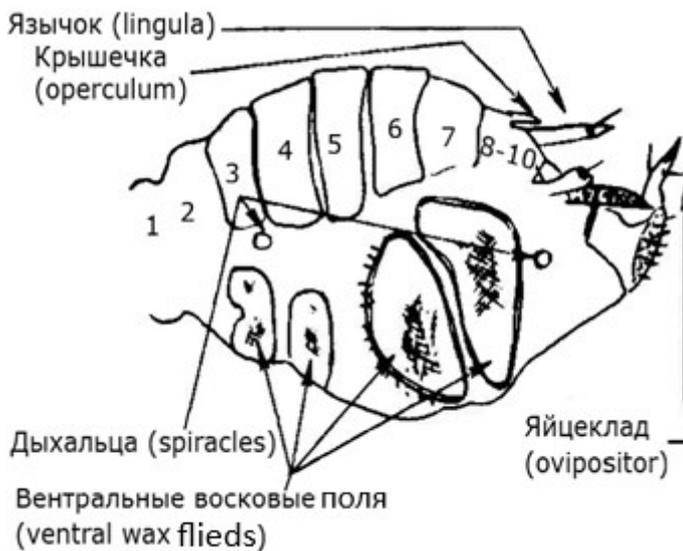
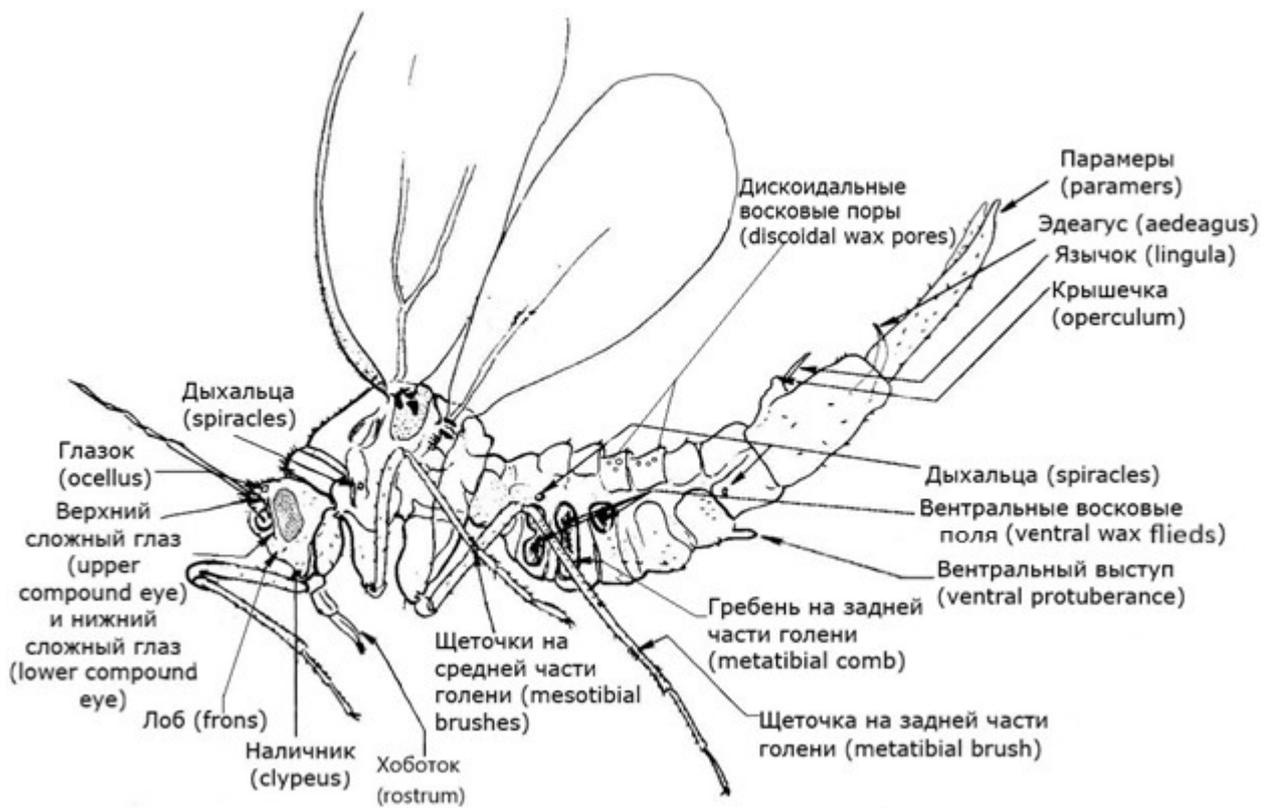


Рис. 16. Общая схема строения имаго самца (вверху) и брюшко самки п/сем Aleurodicinae (внизу).

#### 4.4. Крылья.

Крылья широкие, в покое складываются кровлеобразно; покрыты белым восковым налётом. Жилкование упрощённое; все жилки не достигают края крыла. В то же время сохраняется тонкая жилка, окаймляющая крыло по всему краю.

При наиболее полном развитии жилкования посередине крыла идет общий ствол, от которого назад отходит неветвящаяся жилка (M или Cu1), а далее почти симметричным развилком расходятся неветвящиеся RA и RS; отдельно по клавальному желобу идет Cu2; на клавусе бывает развита одна жилка (Pcu). У многих белокрылок ясно развита лишь одна жилка RS, идущая от основания крыла и изогнутая назад в том месте, где она должна расходиться с RA. Жилкование заднего крыла сходно с жилкованием переднего, но жилки более тонкие и слабозаметные.

У представителей подсемейства Aleurodicinae жилкование крыла развито лучше, нежели у Aleurodinae; развиты костальные-субкостальные жилки, R3, R1 и медиальные жилки; обычно присутствует также кубитальная жилка.

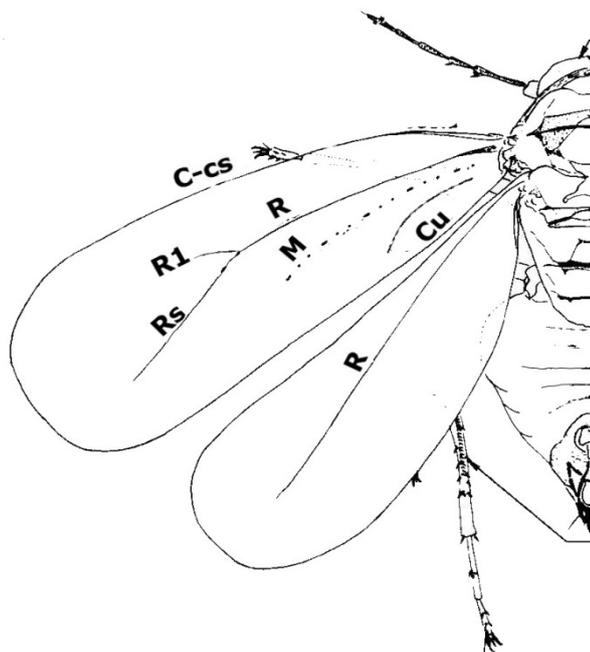


Рис. 17. Жилкование крыла (подсемейство Aleyrodinae).

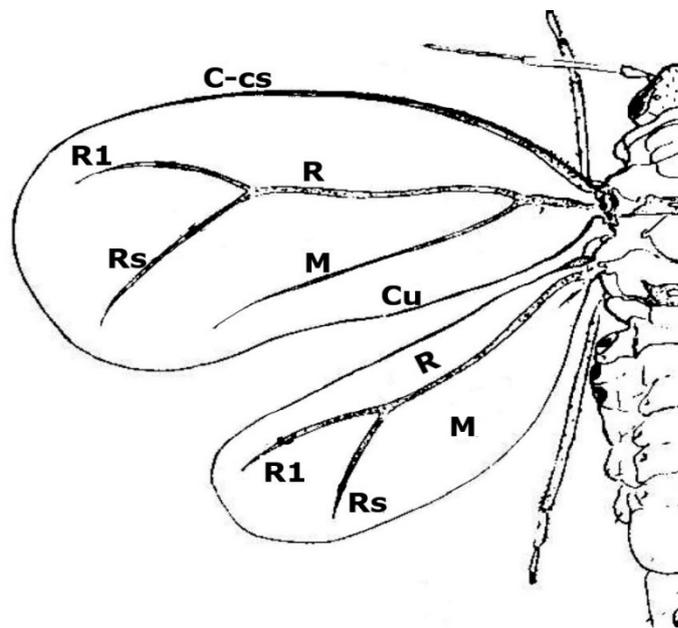


Рис. 18. Жилкование крыла (подсемейство Aleurodicinae).

Обозначения:

1. Костальная – C (costa);
2. Субкостальная – Sc (subcostal);
3. Радиальная – R (radius);
4. Радиальный сектор – RS (radial sector);
5. Срединная – M (media);
6. Кубитальная – Cu (cubitus).

#### 4.5. Ноги.

Имагинальные ноги всегда хорошо развиты и включают полный набор сегментов: тазик, вертлуг, бедро, голень, лапка, предлапка. Задние ноги прыгательные; прыжок осуществляется благодаря утолщению пары заднегрудных терго-трохантеральных мышц; каждая из этих мышц,

прикреплена к аподеме на внутренне-проксимальном крае вертлуга, а дорсально крепится непосредственно к тергиту. Внешне ноги кажутся неспециализированными, тонкими; в покое бедра направлены вершинами вверх.

У имаго претарсус, помимо коготков, несет либо щетинку, либо длинный заостренный отросток, так называемый паронихий.

У имаго всех белокрылок на задней ноге имеется продольный ряд щетинок, расположенный на задней стороне голени – т.е. на стороне, обращенной к телу, когда задняя нога направлена назад.

Кроме того, в дистальной части задней голени имеется косой ряд из 2–5 коротких щетинок, а на средней голени – два таких косых ряда. Насекомое снимает задними голениами порошкообразный воск с восковых пластинок и распределяют восковой налет по телу и крыльям. Это происходит вскоре после выхода имаго из оболочки псевдопупария.

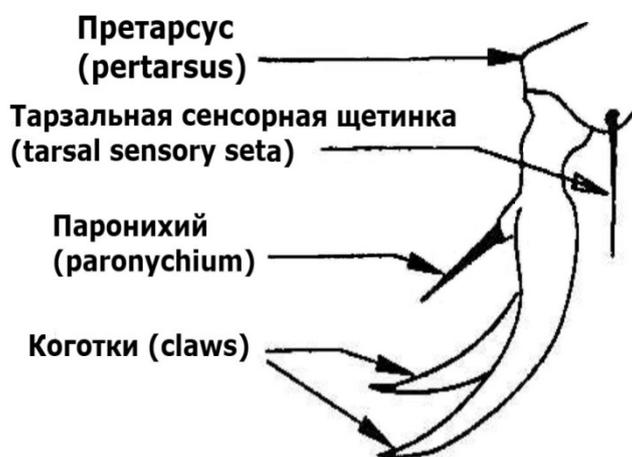


Рис. 19. Строение апикальной части ноги (подсемейство Aleurodicinae).

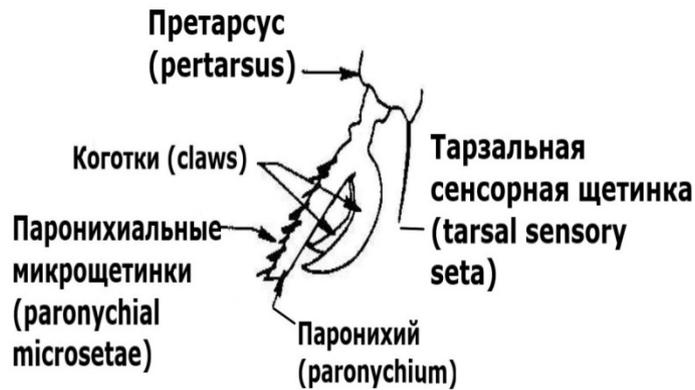


Рис. 20. Строение апикальной части ноги (подсемейство Aleyrodinae).

#### 4.6. Анальный комплекс

Анальное отверстие самки смещено на дорсальную сторону и помещается в чашевидном углублении; позади анального отверстия в том же углублении лежит непарный отросток, направленный назад – язычок, или лигула (ligula); впереди анального отверстия прикреплена непарная крышечка (operculum), которая закрывает анальное отверстие и прикрывает язычок.

Яйцеклад самки смещен назад от анального отверстия, так что оказывается обращённым не вентрально, а дорсально; яйцеклад укреплен системой из 3 пар соединенных друг с другом узких прямых склеротизованных ребер: медиальная пара ребер представляет собой IX унистилигеры, утратившие всю свою выступающую часть, а поперечная и латеральная пары ребер – пару гонангулов. Пара медиальных ребер (унистилигеров) тянется от пары оснований IX кинетапофизов и сливается у последнего уромера, образуя V-образную фигуру. Основания VIII кинетапофизов сочленены с вентрально-задними концами латеральных ребер (исходными передними концами гонангулов), а основания IX кинетапофизов сочленены с вентрально-задними концами медиальных ребер (исходными передними концами унистилигеров). Соответственно такому положению,

створки яйцеклада (VIII и IX кинетапофизы) в покое направлены вершинами дорсально, причем первые створки (VIII кинетапофизы) оказываются позади вторых (IX кинетапофизов). В активном состоянии створки поворачиваются вершинами назад; такое же положение они имеют при развитии имаго под кутикулой личинки последнего возраста.

У некоторых видов яйцеклад может быть исключительно длинным по отношению к длине брюшного сегмента. Расположение кинетапофизов и общая форма структур, составляющих яйцеклад, предположительно, могут быть полезны для таксономических целей (необходимы дальнейшие исследования).

Яйцеклад используется для закрепления на растении яиц, имеющих отросток; яйцо крупное, больше яйцеклада, на заднем полюсе яйца имеется отросток с микропиле на вершине; самка протыкает яйцекладом покров растения и вставляет туда отросток яйца (Weber, 1935).

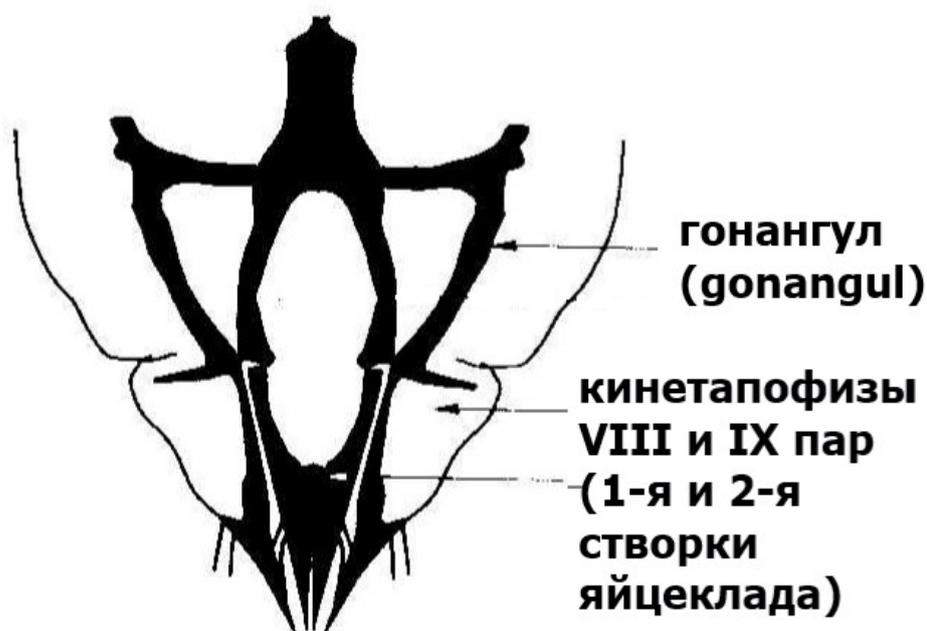


Рис. 21. Строение яйцеклада (подсемейство Aleyrodinae).

Генитальный аппарат самца образован IX и X стернитами брюшка, который слит с IX тергитом и X уромером; этот цельный уромер имеет форму продольной трубки со склеротизованной цилиндрической поверхностью, на дорсальной стороне которой находится анальное отверстие; к заднему торцу этой трубки причленены эдеагус и парамеры; основание пениса сочленено с основаниями парамеров, а основания парамеров сочленены между собой дорсальнее основания эдеагуса, так что пенис способен сгибаться дорсально, а парамеры – сгибаться навстречу друг другу.

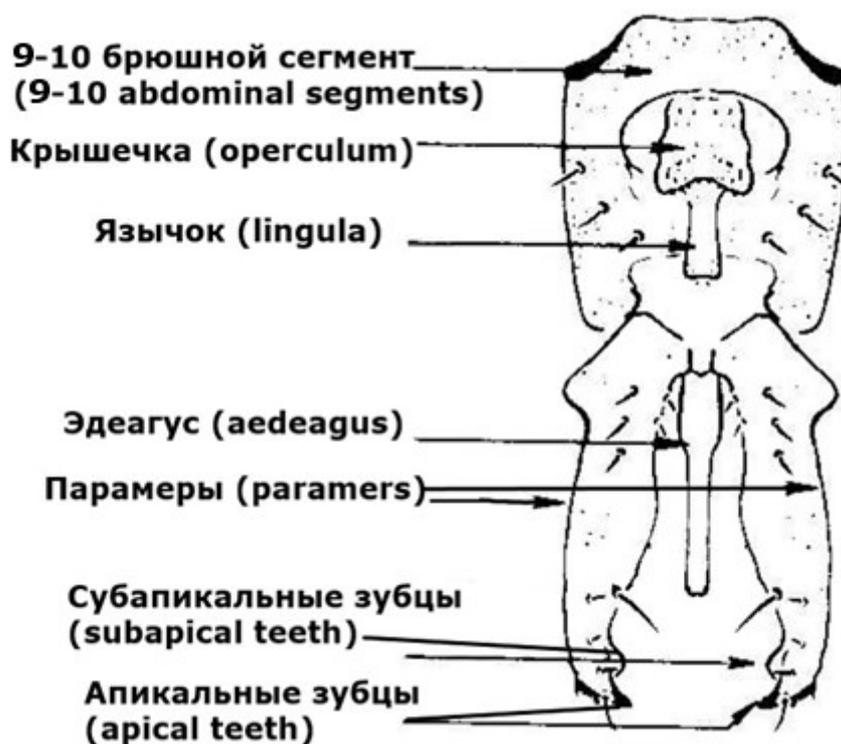


Рис. 22. Гениталии самца подсемейства Aleyrodinae.

## **Выводы.**

Морфологическая терминология, используемая в литературе по алейродидам существенно и часто необоснованно отличается от терминологии, разработанной для родственных, более изученных групп хоботных насекомых. В этой связи необходима стандартизация и унификация терминов, что частично выполнено в настоящей работе.

Основное значение для систематики и диагностики алейродид на личиночных стадиях имеют такие признаки, как строение анального аппарата, воскоотделяющих желез, расположение кутикулярных складок, швов и шипов. Часто используемые в прикладной литературе признаки размера, формы, окраски тела последней личиночной стадии (псевдопупария) для указанных целей малопригодны в связи с существенной внутривидовой и популяционной изменчивостью.

Имагинальные признаки, в частности строение гениталий самок и самцов, жилкование крыльев, строение глаз, могут быть шире вовлечены в таксономическую работу по алейродидам, нежели это считалось ранее.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Данциг Е.М. Белокрылки (Homoptera, Aleyrodoidea) Кавказа. // Энтомологическое обозрение. 1964. Вып. 43. С. 633–646.
2. Данциг Е.М. К фауне алейродид (Homoptera, Aleyrodoidea) Южного Приморья СССР. // Энтомологическое обозрение. 1966. Вып. 45. С. 364–386.
3. Данциг Е.М. К фауне алейродид (Homoptera, Aleyrodoidea) Центральной Азии и Казахстана. // Энтомологическое обозрение. 1969. Вып. 48. С. 868–880.
4. Данциг Е.М. К номенклатуре и синонимии некоторых видов щитовок и белокрылок (Homoptera: Coccinea, Aleyrodinea). // Энтомологическое обозрение. 1980. Вып. 59. С. 594–595.
5. Данциг Е.М. (1988) Hemiptera, подотряд Aleyrodinea. В Определителях насекомых Дальнего Востока СССР, том 2. Ленинград. Рр. 540–546 с.
6. Коробицын В.Г. Новые и малоизвестные виды алейродид (Homoptera, Aleyrodoidea) из Крыма. // Энтомологическое обозрение. 1967. Вып. 46. С. 857–859.
7. Мярцева С.Н., Смирнова Ж.В., Мухиев Р.Х. Белокрылки (Homoptera, Aleyrodoidea) и их естественные враги в Туркменистане. Академия наук Туркменистана. Монография Ашгабат. 1998. 300 с.
8. Bink-Moenen R.M. Revision of the African whiteflies (Aleyrodidae). Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging. Amsterdam: Nederlandse Entomologische Vereniging. 1983. 211 p.
9. Cockerell T.D.A. New species of insects taken on a trip from the Mesilla Valley to the Sacramento Mts, New Mexico. Aleurodidae. New York: Journal of the New York Entomological Society. 1896. 207 pp.
10. Cockerell T.D.A. The classification of the Aleyrodidae. // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 1902. Vol. 54. P. 279–283.
11. David, B.V., Subramaniam, T.R. Studies on some Indian Aleyrodidae. // Record of the Zoological Survey of India. 1976. Vol. 70. P.133–233.

12. David P.M.M., David B.V. Revision of whiteflies (Aleyrodidae: Homoptera) infesting rice in India. // Entomon. Kariavattom. 2001. Vol. 26 (Special Issue). P. 353–356.
13. De Barro P.J., Trueman J.W.H. Frohlich D.R. *Bemisia argentifolii* is a race of *B. tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae): the molecular genetic differentiation of *B. tabaci* populations around the world. // Bulletin of Entomological Research. 2005. Vol. 95. P. 193–203.
14. Drews E.A., Sampson, W.W. California aleyrodids of the genus *Aleuropleurocelus*. // Annals of the Entomological Society of America. 1958. Vol. 51. P. 120–125.
15. Dumbleton L.J. New Aleyrodidae (Hemiptera: Homoptera) from New Caledonia. // Proceedings of the Royal Entomological Society. 1956. Vol. 25. P. 129–141.
16. Dumbleton L.J. The Australian Aleyrodidae (Hemiptera – Homoptera). // Proceedings of the Linnaean Society of New South Wales. 1956. Vol. 81. P. 159–183.
17. Dumbleton L.J. The New Zealand Aleyrodidae (Hemiptera: Homoptera). Pacific Science. Honolulu. 1957. Vol. 11. P. 141–160.
18. Evans, G. A. The whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) of the world and their host plants and natural enemies. // USDA, Animal Plant Health Inspection Service. 2008. USA. 1–708 pp.
19. Gavrilov-Zimin I.A., Borisov B.A. *Aleuroclava aucubae* (Homoptera: Aleyrodinea), a new adventive species for Russian Black Sea Coast and its concomitant entomoparasitic fungus *Conoideocrella luteorostrata* (Ascomycota: Hypocreales: Clavicipitaceae). Zoosystematica Rossica. 2020. Vol. 29. № 1. P. 3–10.
20. Gavrilov-Zimin I.A., Grozeva S.M., Gapon D.A., Kurochkin A.S., Trencheva K.G., Kuznetsova V.G. Introduction to the study of chromosomal and reproductive patterns in Paraneoptera // Comparative Cytogenetics. 2021. Vol. 15. № 3. P. 217–238.

21. Gennadius P. Disease of tobacco plantations in the Trikonía. The aleurodid of tobacco. // *Ellenike Georgia*. 1889. Vol. 5. P. 1–3.
22. Kuwana I. The whiteflies of Japan. // *Pomona College Journal of Entomology*. 1911. Vol. 3. P. 620–627.
23. Kuwana I. On the genus *Bemisia* (Family Aleyrodidae) found in Japan, with description of a new species. // *Annotationes Zoologicae Japonenses*. 1927. Vol. 11. P. 245–253.
24. Linnaeus C. *Systema Naturae*. Uppsala. Stockholm: Holmiæ. (Salvius). 1758. 824 pp.
25. Martin J.H. The whitefly fauna of Australia (Sternorrhyncha: Aleyrodidae), a taxonomic account and identification guide. // *Technical Paper, CSIRO Entomology*. Canberra. 1999. Vol. 38. P. 1–197.
26. Martin J.H., Mifsud, D., Rapisarda, C. The whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) of Europe and the Mediterranean Basin. // *Bulletin of Entomological Research*. 2000. Vol. 90. P. 407–448.
27. Martin J.H. Whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) — their systematic history and the resulting problems of conventional taxonomy, with special reference to descriptions of *Aleyrodes proletella* and *Bemisia tabaci*. // *Entomologist's Gazette*. 2003. Vol. 54. P. 125–136.
28. Martin J.H., Mound L.A. An annotated checklist of the world's whiteflies (Insecta: Hemiptera: Aleyrodidae) // *Zootaxa*. 2007. Vol. 1492(1492) 84 p.
29. Maskell W.M. On some Aleurodidae from New Zealand and Fiji. // *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute*. 1890. Vol. 22. P. 170–176.
30. Maskell W.M. Contributions towards a monograph of the Aleurodidae, a family of Hemiptera - Homoptera. // *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute*. 1896. Vol. 28. P. 411–449.
31. Mound L.A. Host-correlated variation in *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae). // *Proceedings of the Royal Entomological Society of*

London (A). 1963. Vol. 38. P. 71–180.

32. Mound L.A., Halsey S.H. Whitefly of the World. British Museum (Natural History). Chichester London, UK: John Wiley & Sons. Book. 1978. 340pp.

33. Nakahara S., Hilburn D. Annotated Checklist of the Whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae) of Bermuda. //Journal of the New York Entomological Society.1989. Vol. 97, No. 3. P. 261-264

34. Paulson G.S., Kumashiro B.R. Hawaiian Aleyrodidae. // Proc Hawaiian Entomol Soc. 1985. Vol. 25. P.102-124.

35. Quaintance A.L. Contribution towards a monograph of the American Aleurodidae. // Technical Series, United States Department of Agriculture Bureau of Entomology. 1900. Vol. 8. P. 9–64.

36. Quaintance A.L. Homoptera, Family Aleyrodidae. // In Wytzman, P. (Ed), Genera Insectorum. 1908. Vol. 87. P. 1–11.

37. Quaintance, A.L. Baker A.C. A contribution to our knowledge of the whiteflies of the sub-family Aleurodinae (Aleyrodidae). Proceedings of the United States National Museum. 1917. Vol. 51. P. 335–445.

38. Russell, L.M. (1957) Synonyms of Bemisia tabaci (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae). // Bulletin of the Brooklyn Entomological Society. 1957. Vol. 52. P. 122–123.

39. Signoret V., Essai monographique sur les Aleurodes. (A monograph of the species of Aleurodes.). // Annales de la Societe Entomologique de France. 1868. Vol. 8(4) 8. P. 369—402.

40. Topakci N. H. Göçmen Orijinal araştırma (Original article) A research on the morphological characters of B and Q biotypes of Bemisia tabaci (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) using scanning electron microscopy. // Türk. entomol. derg. 2011. Vol. 35 (3). P. 495-507.