



УДК 595.752.3(471.324)

## О ЯЙЦЕЖИВОРОЖДЕНИИ У МУЧНИСТЫХ ЧЕРВЕЦОВ (НОМОРТЕРА: СОЦЦИНЕА: ПСЕУДОСОЦЦИДАЕ)

## ABOUT OVOVIVIPARITY IN MEALYBUGS (НОМОРТЕРА: СОЦЦИНЕА: ПСЕУДОСОЦЦИДАЕ)

И.В. Трапезникова и И.А. Гаврилов\*

I.V. Trapeznikova and I.A. GavriloV\*

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.-Петербург, Россия;  
e-mail: coccids@zin.ru

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia;  
e-mail: coccids@zin.ru

### РЕЗЮМЕ

В статье впервые анализируется явление яйцеживорождения у крупного семейства кокцид – Pseudococcidae (мучнистые червцы). Дается предварительный список 500 яйцеживородящих видов, принадлежащих к 54 родам с иллюстрациями некоторых видов. Обсуждается корреляция между воскоотделяющими железами мучнистых червцов и способом отрождения потомства.

**Ключевые слова:** кокциды, мучнистые червцы, яйцеживорождение

### ABSTRACT

Ovoviviparity in the large family Pseudococcidae (mealybugs) is analysed for the first time. A preliminary list of 500 ovoviviparous species of 54 genera is given with figures for some species. A correlation between external morphology of mealybugs and mode of oviposition is discussed.

**Key words:** scale insects, mealybugs, ovoviviparity

### ВВЕДЕНИЕ

Подотряд кокцид, входящий в состав равнокрылых хоботных насекомых (Homoptera) среди многих своих уникальных особенностей характеризуется большим разнообразием способов размножения. Цитогенетические аспекты размножения кокцид в общих чертах были раскрыты и проанализированы в работах американских и российских авторов (см. обзорную работу GavriloV 2007a). Иначе обстоит дело с изучением собственно репродуктивной биологии этой группы насекомых, особенно эмбриологических особенностей, которые до настоящего времени почти не затро-

нуты специальными исследованиями. При этом, даже самое первое поверхностное рассмотрение этих вопросов привело нас к пониманию большой значимости эмбриологических исследований для правильной интерпретации ряда морфологических и экологических особенностей кокцид, а также для таксономических построений. Не будучи специалистами в области эмбриологии насекомых и животных в целом, мы, тем не менее, рискуем предположить, что кокциды являют собой весьма редкий пример наглядной прямой зависимости между внешним обликом животного и механизмом размножения – индивидуального развития. Дело в том, что многие группы кокцид характеризуются полной утратой подвижности во взрослом состоянии (уникальный случай среди свободно-

\*Автор-корреспондент / Corresponding author.

живущих наземных животных) или очень незначительной подвижностью и откладывают яйца либо в специальные яйцевые мешки, так или иначе связанные с телом самки, либо непосредственно под тело, либо в специальную полость тела. Мучнистые червецы (сем. Pseudococcidae) выделяют мягкий яйцевой мешок, полностью закрывающий тело самки и откладываемые яйца. У войлочников (сем. Eriococcidae) яйцевой мешок более плотный. Ложнощитовки (сем. Coccidae) подсем. Eriopiltinae также обладают более или менее плотным яйцевым мешком, закрывающим тело самки частично или полностью. Виды трибы Pulvinariini выделяют яйцевой мешок позади своего тела, который таким образом защищает только откладываемые яйца. Представители трибы Coccini, а также сем. Kermesidae не образуют яйцевого мешка, вместо этого дорсальная поверхность их тела сильно разрастается и склеротизируется, образуя купол или камеру, куда откладываются яйца. Представители семейства Asterolecaniidae строят своеобразный полупрозрачный домик из рогоподобного вещества или непрозрачную, более плотную, оболочку, включающую помимо белковых, также и восковые компоненты. Щитовки (сем. Diaspididae) выделяют над своим телом «щиток», состоящий из плотного непрозрачного воска и одной-двух личиночных шкурок.

Почти всегда откладка яиц сопровождается выделением большого количества воска, либо формирующего собственно яйцевой мешок, либо только обволакивающего отдельные яйца, препятствуя их слипанию. За выделение разных типов воска ответственны специальные воскоотделяющие железы, расположенные в большом количестве по всему телу самки – чем больше выделяется воска, тем больше должно быть количество этих желез. При этом многообразие воскоотделяющих желез, их типы, характер расположения на теле самки – основные признаки, используемые в систематике кокцид.

Во многих семействах кокцид у целого ряда видов наблюдается тенденция к сокращению периода эмбрионального развития, проходящего во внешней среде, постепенный переход к факультативному, а затем и к облигатному яйцевиворождению. Фактически на разных видах можно наблюдать все переходы от откладки совершенно неразвитого яйца, содержащего лишь несколько первых продуктов дробления до полностью раз-

витых личинок первого возраста, прорывающих яйцевую оболочку сразу же после откладки яйца. При яйцевиворождении нет необходимости в построении яйцевого мешка, а, следовательно, и в железах, отвечающих за его построение. Понимание этих явлений существенным образом меняет тот подход к сравнительной морфологии кокцид, который существовал многие десятилетия и позволяет, используя также данные о генетических системах таксонов, постепенно подойти к подлинно биологической систематике группы (Williams 1985; Данциг и Гаврилов 2005; Данциг 2007а, б).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Собранные насекомые фиксировались в 96% спирте или ацетоэтаноле (1 : 3). Вскрытые самки изучались под стереоскопическим микроскопом. Часть видов была изучена по готовым морфологическим препаратам коллекций ЗИН и MNHN.

Сокращения учреждений. ЗИН – Зоологический институт Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия); MNHN – Музей Естественной Истории (Париж, Франция).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Настоящая работа представляет собой первую попытку анализа яйцевиворождения для одного из наиболее крупных и широко распространенных семейств кокцид – мучнистые червецы (Pseudococcidae), включающего около 2000 видов в мировой фауне, объединяемых в 272 рода.

Среди мучнистых червецов, по-видимому, нет видов с истинным или хотя бы псевдопланцентарным живорождением, характерным, например, для тлей и предположительно для нескольких родов кокцид из семейств Stictococcidae и Eriococcidae (Koteja 1990). Этот вопрос специально рассматривался в недавней терминологической статье Гаврилова и Кузнецовой (Gavrilov and Kuznetsova 2007). В этой связи все виды мучнистых червецов следует считать яйцеродящими, то есть обладающими на стадии эмбрионального развития развитым хорионом и существенным запасом собственных питательных веществ в виде желтка, что позволяет развивающемуся зародышу не зависеть от поступления питательных веществ извне, в частности из организма матери. При этом одни виды,

например *Atrococcus paludinus*, *Heterococcus nudus*, *Phenacoccus aceris*, *Trionymus perrisii*, по нашим исследованиям откладывают яйца на самых ранних этапах дробления. Другие, такие как, например, *Dysmicoccus multivorus* откладывают яйца на разных стадиях развития эмбриона, что может варьировать межпопуляционно (как у *D. multivorus*) и даже у разных самок одной и той же популяции. Для таких видов, по-видимому, характерно факультативное яйцеживорождение, при котором стадия развития яйца на момент откладки может зависеть от условий окружающей среды. Примеры такой зависимости неоднократно были показаны на разных группах беспозвоночных животных (Захваткин 1966; Климов 1998 и др.). Третья группа видов постоянно откладывает яйца с уже полностью сформированными зародышами внутри яйцевой оболочки. Именно эти виды мы называем яйцеживородящими (или облигатно яйцеживородящими), проводя терминологическую границу между яйцеживорождением и обычным яйцерождением по стадии начала формирования конечностей у развивающегося эмбриона. Именно об этих видах мы будем вести речь в дальнейшем.

На основе анализа литературы, работы с обширными спиртовыми и препарированными материалами коллекций ЗИН РАН и Парижского Музея естественной истории нами к настоящему времени выявлено около 500 видов яйцеживородящих мучнистых червецов из 54 родов (Приложение 1), что составляет 25% видов мировой фауны. При этом для 26 родов такие данные были получены нами впервые. Весьма вероятно, что при поступлении нового материала процент яйцеживородящих видов существенно увеличится. Нами было установлено, что в некоторых случаях яйцеживорождение является родовым признаком. Например, такие крупные, широко распространенные рода, как *Antonina*, *Heliococcus*, *Puto*, *Fonscolombia*, *Coccura*, *Nudicauda*, а также монотипные рода – *Adelosoma*, *Pleistocerarius* включают в себя исключительно яйцеживородящие виды. Такие рода, как *Phenacoccus*, *Pseudococcus*, *Trionymus* содержат и яйцекладущие и яйцеживородящие виды, а также виды с факультативным яйцеживорождением. Как уже было сказано выше, при яйцеживорождении отпадает необходимость производства большого количества воска для опудривания яиц и построения плотного яйцевого мешка. При этом наблю-

даются все варианты частичного или полного отсутствия яйцевого мешка:

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

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

3. Самка лежит на своеобразном восковом “блюде”, представляющем собой остаток яйцевого мешка, лопнувшего во время созревания самки (*Coccura*) (Рис. 2В).

4. Тело самки полностью оголено (*Puto*) (Рис. 2Е).

Остановимся кратко на рассмотрении структур, ответственных за построение яйцевого мешка у мучнистых червецов. Это дисковидные и трубчатые железы. Дисковидные железы выделяют порошковидный воск (опудривающий тело самок и яйца, препятствуя слиянию последних) и рыхлые восковые нити для построения яйцевого мешка. Секрет трубчатых желез – толстые длинные восковые нити, которые формируют основной каркас яйцевого мешка.

У яйцекладущих видов трубчатые железы многочисленны на дорсальной поверхности (Рис. 1А). Для большинства же яйцеживородящих видов характерна значительная редукция количества желез (*Fonscolombia*) вплоть до полного их исчезновения (большинство видов рода *Puto*) (Рис. 1В). Причем в одном роде может быть полная редукция трубчатых желез (*Dysmicoccus brevipes*) и частичная (*D. lepelleyi*). В некоторых случаях происходит изменение структуры воскоотделяющих желез. Так, например, у видов рода *Heliococcus* имеются лучистые трубчатые железы, которые выделяют стекловидные нити, не способные строить яйцевой мешок (Рис. 2D). Следует отметить особое расположение трубчатых желез в роде *Coccura*, которые отсутствуют в средней части и образуют полосу вдоль края тела (Рис. 2А), чем объясняется своеобразный тип их яйцевого мешка (Рис. 2В). У яйцекладущих видов многоячеистые железы многочисленны на всей вентральной поверхности, а иногда и на дорсальной стороне тела (Рис. 1А). Для яйцеживородящих видов характерно небольшое число многоячеистых желез, собранных только вокруг вагинальной щели (Рис. 1В) или их полное отсутствие. Таким образом, наличие или отсутствие трубчатых и многояче-

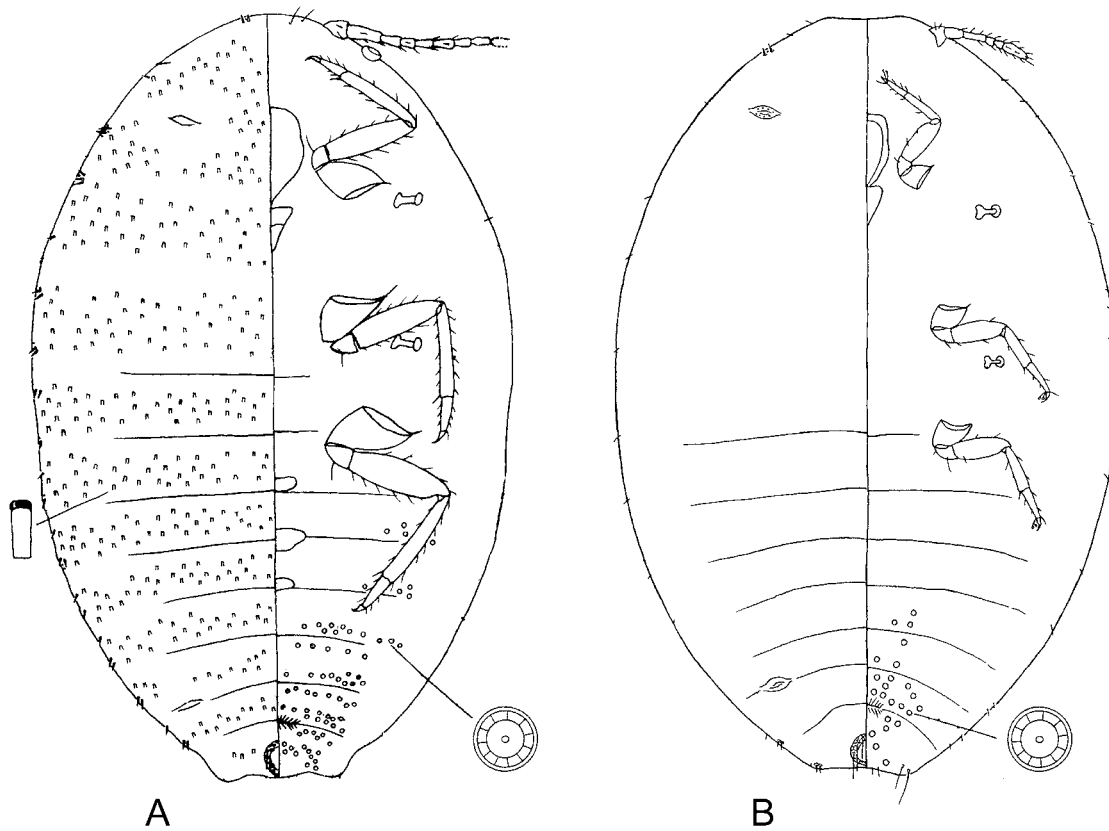


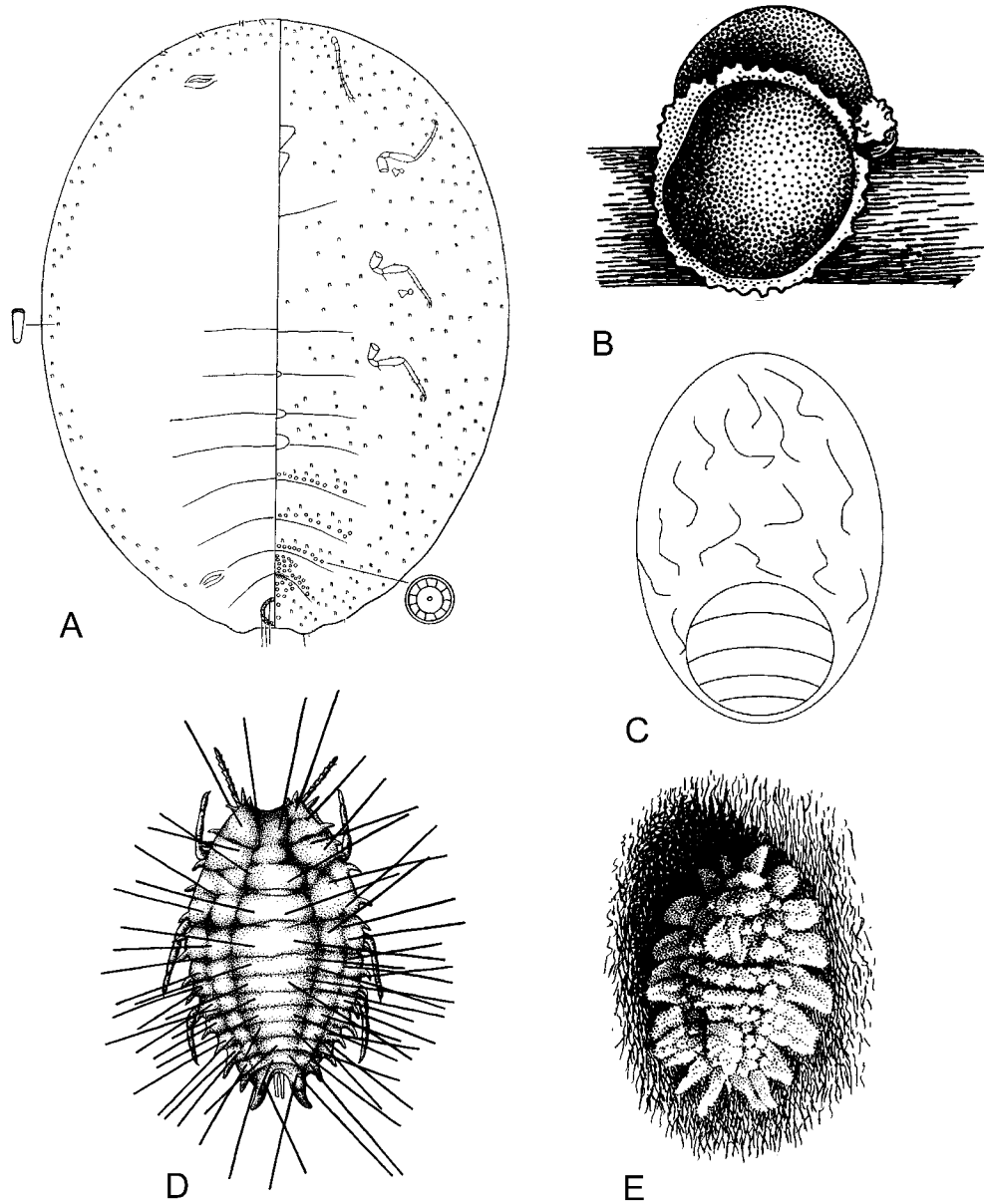
Рис. 1. Схема расположения воскоотделяющих желез на теле у червецов: А – яйцекладущий вид, В – яйцеживородящий вид.

Fig. 1. Distribution of wax glands on the body of mealybugs: А – ovipositor species; В – ovoviviparous species.

истых желез, а также характер их расположения на теле с высокой долей вероятности позволяет говорить о характере размножения вида, даже когда непосредственные исследования репродуктивной биологии не возможны (в частности, для большинства препарированных музейных экспонатов). Например, можно предположить, что виды родов *Paraputo*, *Rastrococcus* яйцеживородящие, по перечисленным выше редуцированным признакам. В Приложении 2 мы постарались объединить виды, для которых яйцеживорождение можно предположить, основываясь на косвенных признаках, таких как отсутствие яйцевого мешка или указания авторов на очень короткий период развития отложенных яиц у тех или иных видов.

Возникает вопрос, что же первично, яйцеживорождение или редуция воскоотделяющей системы? Если исходить из традиционного подхода к яйцеживорождению, принятого в других группах животных, то получается, что облигатное яйцежи-

ворождение, возникнув спонтанно и многократно в разных, далеких друг от друга таксонах, закрепляется наследственно ввиду своего большого адаптивного значения, а за этим уже следует изменение ряда физиологических и морфологических (как в случае кокцид) особенностей организма. Однако вызывает сомнение именно большое адаптивное значение яйцеживорождения. Действительно, яйцеживородящие виды встречаются в разных, явно филогенетически далеких друг от друга группах, у видов, живущих в очень разных климатических условиях и в самых разных биотопах. При этом яйцеживородящих видов насекомых (как и животных в целом) несоизмеримо меньше, чем яйцекладущих. Мы предлагаем взглянуть на проблему под иным углом зрения, по крайней мере, для кокцид. А именно, предположить, что более выигрышным признаком с эволюционной точки зрения является откладка яиц, причем большого их количества, а принципиальная способность



**Рис. 2.** Варианты частичного или полного отсутствия яйцевого мешка: А, В – *Coccura comari*, А – схема расположения воскоотделяющих желез на теле, В – самка на блюдцевидном яйцевом мешке (по Борхсениусу 1963); D – *Heliococcus bohemicus* (по Борхсениусу 1963); C – *Nudicauda nigra* (по Гаврилову 2006), E – *Puto pilosellae* (по Данциг 1980).

**Fig. 2.** Variants of partial or whole absence of ovisac: A, B – *Coccura comari*, A – distribution of wax gland on the body, B – adult female inside of plate-like ovisac (after Borchsenius 1963); D – *Heliococcus bohemicus* (after Borchsenius, 1963); C – *Nudicauda nigra* (Matesova) (after Gavrilov 2006), E – *Puto pilosellae* (after Danzig 1980).

к факультативному яйцеживорождению, имеющаяся у большинства кокцид реализуется время от времени при случайно возникающих неблагоприятных для откладки яиц событий: преждевременная смерть беременной самки, закупорка

яйцевода слишкомими яйцами, резкие колебания температуры среды, затопление биотопа водой и т.д. Наследственного закрепления задержки яйцекладки в этих случаях, вероятно, не происходит, ибо подавляющее большинство других самок

вида продолжают существовать в обычных условиях. Принципиально иная ситуация возникает в том случае, если внутри вида возникают некие генетические изменения, вполне вписывающиеся в рамки основной эволюционной тенденции развития группы, но побочно препятствующие нормальной откладке яиц. У мучнистых червецов, это – редукция части воскоотделяющей системы или изменение структуры восковых желез, а в других группах, возможно, какие-то иные изменения. В результате самки с такими изменениями оказываются неспособны построить нормальный яйцевой мешок и среди этих самок решающее эволюционное преимущество получают те, у которых имеет место задержка откладки яиц. Через ряд поколений естественным отбором наследственно закрепляется облигатное яйцеживорождение. Согласно такой гипотезе мучнистые червецы с редуцированной воскоотделяющей системой обязательно должны иметь облигатное яйцеживорождение, а виды со значительным внутривидовым варьированием трубчатых и многоячеистых желез – демонстрировать факультативное яйцеживорождение с откладкой яиц на разных стадиях развития. Дальнейшие наши исследования как раз и будут направлены на тщательное рассмотрение конкретных случаев облигатного и факультативного яйцеживорождения в рамках проверки выдвинутой гипотезы.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны Е.М. Данциг за многочисленные ценные советы и замечания, а также за большой интерес к работе в целом. Благодарим также нашу французскую коллегу д-ра Даниэль Матиль за любезно предоставленную возможность работать с материалом коллекции Музея Естественной Истории в Париже.

Работа И.А.Г. была поддержана грантом Президента РФ МК–3153.2007.4, субсидией Правительства Санкт-Петербурга, программой INTAS Postdoctoral Fellowship 06–1000014–5958 и грантом РФФИ 08–04–00787.

## ЛИТЕРАТУРА

- Базаров Б.Б.** 1967. Три новых вида мучнистых червецов (Homoptera, Coccoidea) с Памира. *Доклады АН Таджикской ССР*, **10**: 60–63.
- Борхсениус Н.С.** 1949. *Coccoidea – червецы и щитовки: сем. Pseudococcidae. Фауна СССР. Насекомые хоботные*, **7**. Москва; Ленинград, 383 с.
- Борхсениус Н.С.** 1963. *Практический определитель кокцид (Coccoidea) культурных растений и лесных пород СССР*. Москва–Ленинград: АН СССР, 311 с.
- Борхсениус Н.С. и Тер-Григорян М.А.** 1956. Мучнистые червецы, паразитирующие на пшенице и других злаках в Армянской ССР. *Известия АН Армянской ССР (серия биол.)*, **9**: 17–27.
- Гаврилов И.А.** 2005. Систематика и цитогенетика кокцид (Homoptera: Coccinea) европейской части России. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 269 с.
- Гаврилов И.А.** 2006. Кокциды (Homoptera, Coccinea) Поволжья. III. *Nudicauda* gen. n. и другие мучнистые червецы из Астрахани. *Энтомологическое обозрение*, **85**: 781–788.
- Данциг Е.М.** 1959. К фауне кокцид (Homoptera, Coccoidea) Ленинградской области. *Энтомологическое обозрение*, **38**: 443–455.
- Данциг Е.М.** 1978. К фауне кокцид (Homoptera, Coccoidea) Южного Сахалина и Кунашира. *Труды биолого-почвенного института. ДВНЦ АН СССР, новая серия*, **50**: 3–23.
- Данциг Е.М.** 1980. *Кокциды Дальнего Востока СССР (Homoptera, Coccinea). (С анализом филогении кокцид мировой фауны). Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР*. Ленинград, "Наука", **24**. 368 с.
- Данциг Е.М.** 1999. Кокциды рода *Puto* Signoret (Homoptera, Coccoidea) России и сопредельных стран. *Энтомологическое обозрение*, **58**: 79–91.
- Данциг Е.М.** 2007а. Мучнистые червецы рода *Fonscolombia* Licht. (Homoptera, Pseudococcidae) фауны России и сопредельных стран. *Энтомологическое обозрение*, **86**: 363–377.
- Данциг Е.М.** 2007б. Мучнистые червецы рода *Helioscos* Sulc (Homoptera, Pseudococcidae) фауны России и сопредельных стран. *Энтомологическое обозрение*, **86**: 567–609.
- Данциг Е.М.** В печати. Мучнистые червецы рода *Dysmicoccus* Ferris (Homoptera, Pseudococcidae) фауны России и сопредельных стран. *Энтомологическое обозрение*.
- Данциг Е.М. и Гаврилов И.А.** 2005. К систематике и цитогенетике некоторых видов кокцид (Homoptera: Coccoidea) из Воронежа. *Энтомологическое обозрение*, **84**: 527–530.
- Захваткин Ю.А.** 1966. Факультативное яйцеживорождение у *Chrysomela sanguinolenta* L. (Coleoptera, Chrysomelidae). *Научные доклады высшей школы. Биологические науки*, **3**: 27–31.
- Козаржевская Э.Ф.** 1992. *Вредители декоративных растений*. Издательство "Наука", Москва, 360 с.
- Климов П.Б.** 1998. К биологии развития акаридного клеща *Ancassania tanzhur* (Acari, Acaridae). *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова*, **8**: 93–106.

- Матесова Г.Я.** 1957. Новые виды кокцид (Homoptera, Coccoidea) Юго-Восточного Казахстана. *Энтомологическое обозрение*, **36**: 163–174.
- Матесова Г.Я.** 1966. Новый род и вид червеца (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Казахстана. *Вестник Сельскохозяйственной Науки*, **9**: 98–102.
- Матесова Г.Я.** 1968. Кокциды (Homoptera, Coccoidea) Восточного Казахстана. *Труды Института Зоологии АН Казахской ССР*, **30**: 102–129.
- Тер-Григорян М.А.** 1973. Червецы и щитовки (Coccoidea). *Мучнистые червецы (Pseudococcidae)*. Фауна Армянской ССР. Ереван, 246 с.
- Хаджибейли З.К.** 1956. Новый вид рода – *Puto* Sign. (Homoptera, Coccoidea) из горной зоны Грузии. *Сообщения АН Грузинской ССР*, **17**: 515–518.
- Хаджибейли З.К.** 1958. Новый род и вид мучнистого червеца (Homoptera, Pseudococcidae) из Грузии. *Энтомологическое обозрение*, **37**: 903–908.
- Терезнікова Э.М.** 1975. *Червці пластинчасті, гігантські та борошністі. Ortheziidae, Margarodidae, Pseudococcidae. Фауна України. Кокциди*. **20**. Київ, 295 с.
- Ferris G.F.** 1950, 1953. *Atlas of the scale insects of North America*. Series V. The Pseudococcidae (Part I, II). Stanford University Press, California. 506 p.
- Gavrilov I.A.** 2003. Legless mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae) from Russia and neighbouring countries. *Annales Zoologici (Warsaw)*, **53**: 533–537.
- Gavrilov I.A.** 2007a. A catalogue of chromosomal numbers and genetic systems of scale insects (Homoptera: Coccinea) of the world. *Israel Journal of Entomology*, **37**: 1–53.
- Gavrilov I.A.** 2007b. A revision of the mealybug genus *Mirococcopsis* Borchsenius (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) based on the structure of the adult females. *Zootaxa*, **1586**: 1–23.
- Gavrilov I.A. and Kuznetsova V.G.** 2007. On some terms in scale insects cytogenetics and reproductive biology (Homoptera: Coccinea). *Comparative Cytogenetics*, **1**: 169–174.
- Hambleton E.J.** 1946. Studies of hypogeic mealybugs. *Revista de Entomologia*, **17**: 1–77.
- Kosztarab M.** 1996. *Scale insects of Northeastern North America. Identification, biology, and distribution*. Martinsville. Virginia Museum of Natural History. Special Publication Number 3. 224 p.
- Kosztarab M. and Kozar F.** 1988. *Scale insects of Central Europe*. Academiai Kiado, Budapest, 456 pp.
- Koteja J.** 1990. Embryonic development; ovipary and vivipary. Pp. 233–242 in: D. Rosen (Ed.). *Armored scale insects. Their biology, natural enemies and control*. Vol. A. Amsterdam etc. (World crop pests).
- Mamet J.R.** 1942. *Pedronia strobilanthis* Green redescribed (Homoptera, Coccoidea: Pseudococcidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series B. Taxonomy*, **11**: 149–152.
- McKenzie H.L.** 1967. *Mealybugs of California with taxonomy, biology and control of North American species* (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae). Berkeley and Los Angeles: Univ. California Press. 525 p.
- Mukhopadhyay A.K. and Chose S.K.** 1999. Biology of the mealybug *Planococcus lilacinus* (Cockerell) (Pseudococcidae: Homoptera). *Environment and Ecology*, **17**: 464–466.
- Narasimham A.U. and Chako M.J.** 1988. *Rastrococcus* spp. (Pseudococcidae: Hemiptera) and their natural enemies in India as potential biocontrol agents for *R. invadens* Williams. *Bulletin of Entomological Research*, **78**: 703–708.
- Sahoo A.K. and Ghosh A.B.** 2000. Biology of mealybug *Rastrococcus invadens* Williams (Pseudococcidae: Hemiptera). *Environment and Ecology*, **18**: 752–756.
- Razak T.A., Ananthi D.V. and Jayanthi R.** 1994. Biology of the sugarcane mealybug, *Dysmicoccus carens* Williams (Homoptera: Pseudococcidae). *Journal Entomological Research*, **18**: 169–174.
- Williams D.J.** 1985. *Australian mealybugs*. British Museum (Natural History), London, 431 p.

Представлена 30 мая 2008; принята 4 августа 2008.

**Приложение 1.** Список яйцеживородящих мучнистых червецов.

**Appendix 1.** A list of ovoviviparous mealybugs.

**Adelosomaphragmitidis Borchsenius, 1948**

Препарировано из спиртового материала: 30–69, Афганистан, Баглан, на *Phragmites*, 15.VIII.1966, E. С. Сугоняев, ЗИИ.

**Amonostherium Morrison et Morrison, 1922**

**A. parcispinosum (Leonardi, 1911)**

Препарат: Argentine, Mendoza, Cacheuta, 1300 m. alt., on *Chenopodium soolanum*, 5.XII.1993, D. Matile, MNHN.

**A. rorismarinis (Boyer de Fonscolombe, 1834)**

Препарат: France, 1924, C. Vayssiere, MNHN 12536–1.

**Anisococcus Ferris, 1950**

Виды данного рода яйцеживородящие (Ferris 1950).

**Antonina Signoret, 1875**

**A. crawi Cockerell, 1900**

По: Борхсениус 1949.

**A. evelynae Gavrilov, 2003**

По: Gavrilov 2003.

**A. graminis (Maskell, 1897)**

По: McKenzie 1967.

**A. milleri Williams, 2004**

Препарат: 85–95, Vietnam, Tam Dao, on *Bamboo*, 12.VI.1994, E. S. Sygonyev, ЗИИ.

**A. nakaharai Williams et Miller, 2002**

Препарат: Япон, on *Phyllostachys* sp., 16.XI.1977, W.T. Denny, paratype, MNHN 14185.

**A. purpurea Signoret, 1875**

Препарировано из спиртового материала, К № 521, Франция, Монпелье, на стебле злака, 15.V.2007, И.А. Гаврилов, ЗИН.

**A. transcaucasica (Borchsenius, 1949)**

По: Тер-Григорян 1973.

**A. vera Borchsenius, 1956**

Препарат: Корея, на стеблях трав, 11.VII.1950, Н.С. Борхсениус, ЗИН.

**A. vietnamensis Williams, 2004**

Препарат: Vietnam, Ho Chi Minh, on *Bamboo*, 24.I.1992, H. Le Ruyet, MNHN 13357–3.

**Antoninella Kirichenko, 1938****A. parkeri (Balachowsky, 1936)**

По: Kosztarab and Kozar 1988.

**Antoninoides parrotti (Cockerell in: Fernald, 1903)**

Препарат: USA, Starkville, Mississippi, 7.I.1927, L.N. Roney, MNHN 4726.

**Brevennia rehi (Lindinger, 1943)**

Препарат: California, on *Cynodon dactylon*, XI. 1967, D. Harris, ЗИН.

**Chaetococcus sulci (Green, 1934)**

Препарат: Italy, Valle d'Aoste, 11.VI.1980, D. Matile, MNHN 8473–2.

**Chorizococcus McKenzie, 1960****Ch. graysoni Brachman et Kosztarab in Kosztarab, 1996**

По: Clancy 1944, персональное сообщение, по книге Kosztarab 1996.

**Ch. mireorum Matile-Ferrero, 1979**

Препарат: Cameroun, Guetale, on *Oryza sativa*, VIII.1977, De Mire, MNHN 7053–2.

**Crisicoccus Ferris, 1950****C. saudiensis (Matile-Ferrero, 1988)**

Препарат: Saudi Arabia, Wadi Bani Malek, on *Acacia asak*, 1.XI.1984, A.S. Talhouk, paratype, MNHN 9893–2.

**C. monodi (Balachowsky et Ferrero, 1969)**

Препарат: Kenia, Nairobi, on *Acacia drepanolobium*, 9.II.1963, Th. Monod, paratype, MNHN 2847–19.

**Coccidohystrix Lindinger, 1943****C. artemisiae (Kiritchenko, 1937)**

Препарат: Центральный Тянь-Шань, на *Artemisia* sp., 18.VI.1959, Заславский, ЗИН.

**C. echinata (Balachowsky, 1936)**

Препарат: Марокко, at sea dunes near Agadir, on the roots of an undetermined plant, 4.III.1934, holotype, MNHN 5308.

**Coccura Šulc, 1891****C. comari (Kunow, 1880)**

По: Данциг 1959.

**C. convexa Borchsenius, 1949**

По: Данциг 1980.

**C. suwakoensis (Kuwana et Toyoda, 1915)**

По: Данциг 1980.

**Distichlicoccus megacirculus McKenzie, 1967**

По: McKenzie 1967.

**Dysmicoccus Ferris, 1950**

Для большинства видов рода характерно яйцеживорождение (Данциг, в печати).

**D. boninsis (Kuwana, 1909)**

Препарат: MNHN 5169–13.

**D. brevipes (Cockerell, 1893)**

По: McKenzie 1967.

**D. carens Williams, 1970**

По: Razak et al. 1994.

**D. cocotis (Maskell, 1890)**

Препарат: New Caledonia, 13.IV.1966, Cochercau, MNHN 3246–4.

**D. grassii (Leonardi, 1913)**

Препарат: Nigeria, Ikot Akpan Eda, 1.XII.1994, F. Gauhl, MNHN 12873–1.

**D. junceus (McConnell, 1941)**

По: Clancy, персональное сообщение, по книге Kosztarab 1996.

**D. kaiensis (Kanda, 1932)**

По: Данциг 1980.

**D. lepelleji (Betrem, 1937)**

Препарат: Thailand, Khao Yai National Park, 29.XI.1985, Loeb and Burckhardt, MNHN 10693–1.

**D. multivorus (Kiritchenko, 1936)**

Препарировано из спиртового материала. К № 352, Россия, Воронеж, песчаный пустырь близ ж/д станции Машмет, на подземных частях стебля *Medicago falcata*, 10.VI.2003, И.А. Гаврилов. К № 373, Россия, Воронежская область, Дивногорье, на корнях *Salvia nutans*, 15.VI.2003, И.А. Гаврилов. К № 464, Украина, Крым, южный склон Ялтинской яйлы, на стеблях *Trifolium* sp., 4.VI.2005, И.А. Гаврилов, ЗИН.

**D. neobrevipes Beardsley, 1959**

Препарат: Vietnam, Ho Chi Minh, on *Musa* sp., 30.XII.1996, H. Le Ruyet, MNHN 13373–1.

**D. radinovskiyi Miller et Miller, 2002**

Препарат: USA, Florida, Brevard, Florida beach S. side of Mullett Creek Rd., on *Psychotria nervosa*, 26.II.2001, K. Hibbard, MNHN.

**D. texensis (Tinsley, 1900)**

Препарат: Guatemala, on *Cafeiers*, IX.1989, A. Garcia, MNHN 11788–1.

**D. vaccinii Miller & Polavarapu, 1997**

Препарат: USA, New Jersey, Atlantic County, Hammonton, Variety Farms, on *Vaccinium*, 5.IV.1996, D.R. Miller, paratype, MNHN 13634–2.

**D. wistariae (Green, 1923)**

По: Данциг 1978.



***Eumirococcus* Ter-Grigorian, 1964*****E. borchsenii* Ter-Grigorian, 1964**

По: Гаврилов 2005.

***Eurycoccus blanchardii* (King and Cockerell, 1897)**

По: Kosztarab 1996.

***Exallomochlus hispidus* (Morrison, 1921)**Препарат: Malaysia, Singapore, on *Melastoma malabothricum*, 12.IX.1964, Krauss, ЗИН.***Ferrisia virgata* (Cockerell, 1893)**

Препарат: Congo, 30.I.1913, R. Mauné, MNHN 955.

***Fonscolombia* Lichtenstein, 1877**

Для большинства видов отмечено яйцеживорождение (Данциг, 2007а).

***F. amnicola* (Borchsenius, 1948)**

По: Данциг 2007а.

***F. butorinae* Danzig et Gavrilov, 2005**

По: Данциг, Гаврилов 2005.

***F. europaea* (Newstead, 1897)**

По: Борхсениус, Тер-Григорян 1956

***F. graminis* Lichtenstein, 1877**

По: Daniele-Matile, устное сообщение в статье Данциг 2007а.

***F. tomlinii* (Newstead, 1892)**

По: Матесова 1968.

***Formicococcus* Takahashi, 1928*****F. cameronensis* (Takahashi, 1951)**Препарат: India, Poona, on *Citrus*, 2.VIII.1965, ЗИН.***F. cocotis* Williams et Matile-Ferrero, 2005**Препарат: Tanzania, Zanzibar, Kidichi, on *Cocos nucifera*, 10.IV.1953, M.J. Way, paratype, MNHN 14551–7.***F. njalensis* (Laing, 1929)**Препарат. F.W. Africa, Coast Ivoire, *Tarrietia atilis*, IX.1964, F. Brunck, ЗИН.***F. latens* Williams, 2004**Препарат: India, West Bengal, Kalimpong, on roots of mulberry *Morus* sp., 12.XI.1963, paratype, MNHN 14306.***F. matileae* Williams, 2004**Препарат: Cambodia, Phnom Penh, on *Sapota Jachras*, probably *Manilkara zapota*, L. Caresche, holotype, MNHN 14307–1.***F. polysperes* Williams, 2004**Препарат: Malaysia, Selangor, Ulu Gombak, 2 m below ground, on roots of *Macaranga triloba*, IX.1997, paratype, MNHN 14309.***Helioecoccus* Šulc, 1912**

Для всего рода характерно яйцеживорождение (Данциг 2007б).

***Hypogeococcus pungens* Granara de Willink, 1981**

Препарат: France, Monaco botanical garden, 17.III.1998, S. Andre, MNHN 13739.

***Idiococcus maanshanensis* Takahashi et Kanda, 1939**Препарат: Chine, Maanshan City, on *Indocalamus mi-goii*, 18.IX.1979, Tang and Wu, MNHN 10629–9.***Lankacoccus ornatus* (Green, 1922)**

По: Narasimham and Chako 1988.

***Leptococcus metroxyli* Reyne, 1961**

По: T. Kondo, персональное сообщение.

***Metadenopsis halogetonis* Matesova, 1966**

По: Матесова 1966.

***Mirococcopsis* Borchsenius, 1948*****M. subterranea* (Newstead, 1893)**

Препарировано из спиртового материала. К 500, Россия, Воронеж, Машмет, 21.VI.2006, И.А. Гаврилов, ЗИН.

***M. rubida* Borchsenius, 1948**

По: Gavrilov 2007b.

***Mirococcus* Borchsenius, 1947*****M. inermis* (Hall, 1925)**

По: Гаврилов 2006.

***M. oligadenatus* Danzig, 1982**Препарат: Монголия, Гоби-Алтайский аймак, 35 км ЮЗ Баяна, на *Stipa gobica*, 28.VI.1980, И.М. Кержнер, ЗИН.***Mutabilicoccus simmondsi* (Laing, 1925)**

Препарат: Solomon Islands, 5.VII.1955, E.S. Brown, ЗИН.

***Nesopedronia hawaiiensis* (Ferris in Zimmerman, 1948)**Препарат: Wiliwilinoi Ridge, Oahu, on *Gleichenia linearis*, 31.III.1956, J. Beardsley, MNHN 9497.***Nipaecoccus* Šulc, 1945*****N. delassusi* (Balachowsky, 1926)**Препарат: France, on *Erica arborea*, 22.VII.1965, Balachowsky, MNHN.***N. nipae* (Maskell, 1893)**

Препарат: Guadeloupe, 8.III.1977, L. Matile, MNHN 7018–3.

***N. viridis* (Newstead, 1894)**

Препарат: Vietnam, Ho Chi Min, 18.VIII.1996, H. he Ruyer s/on Tao'pommier Vietnam, MNHN 13365–3.

***Nudicauda* Gavrilov, 2006*****N. orientalis* (Borchsenius, 1949)**Препарат: Монголия, Сухэ-Баторский аймак, Ту-мэн-Цогт, на *Artemisia* sp., 7.VIII.1983, Улыкпан, ЗИН.***N. nigra* (Matesova, 1957)**

По: Гаврилов 2006.

***Palmicultor palmarum* (Ehrhorn, 1916)**Препарат: On *Rhapsis* sp., 25.V.2004, MNHN 14570.***Paraputo* Laing, 1929*****P. domatium* Williams, 2004**Препарат: Malaysia, in *Saraca thaipingensis* with *Grematogaster*, 24.IV.1994, G. Riedel, MNHN 14318–3.***P. loranthi* (Strickland, 1947)**Препарат: Gold Coast, Tato, on *Loranthus*, 24.X.1945, A.H. Strickland, MNHN 48–52.***P. sugonyaevi* Williams, 2004**Препарат: Vietnam, Bavi Zoom forest, on *Bamboo* in nest, 20.XI.1995, E.S. Sugonyaev, ЗИН.

***P. theaecola* (Green in Green & Mann, 1907)**

Препарат: India, on *Camellia sinensis*, ЗИН.

***Pedronia strobilanthis* Green, 1922**

По: Mamet 1942.

***Peliococcopsis priesneri* (Laing, 1936)**

Препарат: Greece, Eranomi, on *Cynodon dactylon*, 23.VII.1983, Kozar, ЗИН.

***Peliococcus Borchsenius, 1948******P. tritubulatus* (Kiritshenko, 1940)**

Препарат: 184–84, Восточная Грузия, на корнях, 9.VII.1984, Е.М. Данциг, ЗИН.

***P. turanicus* (Kiritshenko, 1932)**

По: Матесова 1968.

***Peridiococcus ethelae* (Fuller, 1897)**

Материал. Queensland, Mormor, on *Casuarina glauca*, 10.1955, A.R. Brimbecombe, ЗИН.

***Phenacoccus Cockerell, 1893******Ph. asphodeli* Goux, 1942.**

Препарировано из спиртового материала. К № 528, Франция, Монпелье, на корнях неопределенного двудольного травянистого растения, 16.V.2007, И.А. Гаврилов, MNHN.

***Ph. bazarovi* Ben-Dov, 1994**

По: Базаров 1967.

***Ph. dearnessi* King, 1901**

Самки могут откладывать яйца или личинок.

По: Kosztarab 1996.

***Ph. phenacoccoides* (Kiritshenko, 1932)**

Препарировано из спиртового материала: М № 12, Россия, Белгородская область, пос. Чернянка, на корнях злака *Poa* sp., 4.VII.2007, И.А. Трапезникова, ЗИН.

***Ph. pumilus* Kiritshenko, 1936**

Препарировано из спиртового материала. К № 417, Россия, Астрахань, песчаная пустыня близ поселка Солянка, в пазухах нижних листьев *Prangos odontalgica*, 17.V.2004, И.А. Гаврилов, ЗИН.

***Ph. solani* Ferris, 1918**

По: Kosztarab 1996.

***Planococcus lilacinus* (Cockerell, 1905)**

По: Mukhopadhyay and Ghose 1999.

***Pleistocerarius capensis* Matile-Ferrero, 1970**

Препарат: MNHN.

***Porococcus tinctorius* Cockerell, 1898**

Препарат: MNHN.

***Pseudococcus* Westwood, 1840*****Ps. cryptus* Hempel, 1918**

Препарат: Vietnam, Hanoi, on *Citrus* sp., 27.XI.1994, E.S. Sygonyayev, ЗИН.

***Ps. longispinus* (Targioni Tozzetti, 1867)**

По: Борхсениус 1949.

***Ps. sorghiellus* (Forbes, 1885)**

Живородящее поколение весной, яйцекладущее – осенью.

По: Forbes, устное сообщение (по книге Ferris 1953).

***Pseudoripersia brevipes* Froggatt, 1933**

Препарат: On *Casuarina*, 1908, W.W. Froggat, ЗИН.

***Puto* Signoret, 1876**

Многие виды яйцеживородящие (Данциг 1999).

***P. antennatus* (Signoret, 1875)**

По: Хаджибейли 1956.

***P. barberi* (Cockerell, 1895)**

Препарат: Trinidad, Monastere, on *Tecoma stans*, 28. IX.1981, G. Fabres, MNHN 8961–4.

***P. borealis* (Borchsenius, 1948)**

Препарат: 129–84, р. Олень, 4.VIII.1984, ЗИН.

***P. caucasicus* Hadzibejli, 1956**

По: Хаджибейли 1956.

***P. janetscheki* Balachowsky, 1953**

Препарат: Serre Chevalier, on *Salix* sp., Remaudiere, MNHN 2999.

***P. kondarensis* (Borchsenius, 1948)**

Препарировано из спиртового материала: 46–79, Казахстан, 12 км В. Хантау, под камнем, 16.VI.1978, Е.М. Данциг, ЗИН.

***P. pilosellae* (Sulc, 1898)**

По: Матесова 1957.

***P. superbis* (Leonardi, 1907)**

По: Терезникова 1975.

***P. usingeri* McKenzie, 1962**

Препарат: Peru, MNHN 9215–1.

***Rastrococcus* Ferris, 1954*****R. invadens* Williams, 1986**

По: Sahoo and Ghosh 2000.

***R. iceryoides* (Green, 1908)**

Препарат: Singapore, on *Enterolobium* sp., 8.VIII.1949, P. Vayssiere, MNHN 10306–5.

***Rhizoecus* Kunckel d'Herculais, 1878*****Rh. albidus* Goux, 1942**

По: Kozar and Kosztarab 1988.

***Rh. cacticans* (Hambleton, 1946)**

По: Hambleton 1946.

***Rh. cyperalis* (Hambleton, 1946)**

По: Hambleton 1946.

***Rh. dianthi* Green, 1926**

По: Козаржевская 1992.

***Rh. falcifer* Kunckel d'Herculais, 1878**

Препарат: England, 23.I.1965, C.I.E. 8652, ЗИН.

***Rhodania porifera* Goux, 1935**

По: Тер-Григорян 1973.

***Ritsemia pupifera* Lichtenstein, 1879**

По: Хаджибейли 1958.

***Spilococcus halli* (McKenzie et Williams, 1965)**

Препарат: Hungary, on *Chrysopogon gryllus*, 18.VI. 1981, Szarsomlyo, ЗИН.

***Stricklandina williamsi* (Matile-Ferrero et Le Ruyet, 1985)**

Препарат: Cote d'Ivoire, Tai, on *Diosyros soubreana*, 22.II.1980, G. Couturier, MNHN 8805–1.

***Trionymus smithii* (Essig, 1910)**

По: Kosztarab 1996.

***Tylococcus westwoodi* Strickland, 1947**

Препарат: Benin, Abomey, on *Anacardium occidentale*, 21.XII.1977, M. Desinidts, MNHN 7060–5.

***Vryburgia brevicurvis* (McKenzie, 1960)**

Препарат: Belgique, Meise, jardin botanique national, on *Huernia pendula*, 16.I.1991, A. Ronse, MNHN 11678–2.

**Приложение 2.** Список мучнистых червецов, для которых предположительно характерно яйцеживорождение.

**Appendix 2.** A list of mealybugs with presumable ovoviviparity.

***Chaetococcus phragmitis* (Marchal, 1909)**

Яйцевого мешка нет (Тер-Григорян 1973).

***Crisicoccus azaleae* (Tinsley, 1898)**

Аморфный, не закрывающий самку яйцевой мешок (McKenzie 1967).

***Distichlicoccus* Ferris, 1950**

***D. californicus* (Ehrhorn, 1911)**

***D. salinus* (Cockerell, 1902)**

Самка не образует яйцевого мешка (McKenzie 1967).

***Nipaecoccus aurilanatus* (Maskell, 1890)**

Яйца откладываются в тонкую сеточку (McKenzie 1967).

***Peliococcus chersonensis* (Kiritshenko, 1931)**

Отрождение личинок идет почти одновременно с яйцекладкой (Матесова 1968).

***Phenacoccus* Cockerell, 1893**

***Ph. lycii* (Ferris, 1919)**

Яйцевого мешка нет (McKenzie 1967).

***Ph. transcausicus* Hadzibejli, 1960**

Фаза яйца кратковременна (Хаджибейли 1983).

***Porisaccus sasae* (Siraiwa, 1939)**

Самка не образует яйцевого мешка (Данциг 1980).

***Pseudantonina arundinariae* McConnell, 1941**

Яйцевого мешка нет (McKenzie 1967).

***Puto* Signoret, 1876**

***P. albicans* McKenzie, 1967**

***P. californicus* McKenzie, 1967**

***P. decorosus* McKenzie, 1967**

***P. pricei* McKenzie, 1960**

***P. yuccae* (Coquillett, 1890)**

Яйцевого мешка нет (McKenzie 1967).

***Ripersiella disjuncta* (McKenzie, 1967)**

Яйцевого мешка нет (McKenzie 1967).

***Spilococcus atriplicis* (Cockerell, 1895)**

Яйцевого мешка нет (McKenzie 1967).