

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Зоологический институт Российской Академии Наук

*На правах рукописи*

**Гаврилов Илья Александрович**

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

03.02.05 – энтомология

Диссертация  
на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Научные консультанты:  
д.б.н. Е.М. Данциг,  
д.б.н., проф. В.Г. Кузнецова

Санкт-Петербург – 2017

## Оглавление

<b>Введение</b> .....	4
Глава 1 История и современные проблемы систематики псевдококцид.....	11
Глава 2 Материалы и методы.....	17
Глава 3 Морфология	
3.1 Общая морфология псевдококцид.....	28
3.2 Морфология фенаколиций как предполагаемой предковой группы.....	44
Глава 4 Цитогенетика.....	47
Глава 5 Особенности индивидуального развития.....	61
Глава 6 Классификация и филогения	
6.1 Таксономическое положение псевдококцид и номенклатура высших таксонов.....	77
6.2 Таксономическое положение рода <i>Puto</i> Signoret, 1875.....	83
6.3 Таксономическое положение групп родов <i>Rhizoecus</i> Künkel d’Herculais, 1878 и <i>Xenococcus</i> Silvestri, 1924.....	92
6.4 Проблемы реконструкции филогенеза.....	98
Глава 7 Система родов и родовых групп псевдококцид.....	113
7.1 Группа рода <i>Puto</i> Signoret, 1876.....	115
7.2 Группа рода <i>Phenacoccus</i> Cockerell, 1893.....	122
7.3 Группа рода <i>Peliococcus</i> Borchsenius, 1948.....	142
7.4 Группа рода <i>Heliococcus</i> Šulc, 1912.....	152
7.5 Группа рода <i>Coccidohystrix</i> Lindinger, 1943.....	160
7.6 Группа рода <i>Heterococcus</i> Ferris, 1918.....	166
7.7 Группа рода <i>Boreococcus</i> Danzig, 1960.....	173
7.8 Группа рода <i>Mirococcus</i> Borchsenius, 1947.....	174
7.9 Группа рода <i>Paraputo</i> Laing, 1929.....	187
7.10 Группа рода <i>Trionymus</i> Berg, 1899.....	192
7.11 Группа рода <i>Pseudococcus</i> Westwood, 1840.....	214
7.12 Группа рода <i>Neotrionymus</i> Borchsenius, 1948.....	227
7.13 Группа рода <i>Metadenopus</i> Šulc, 1933.....	232
7.14 Группа рода <i>Mirococcopsis</i> Borchsenius, 1948.....	242
7.15 Группа рода <i>Rhizoecus</i> Künkel d’Herculais, 1878.....	260
7.16 Группа рода <i>Nipaecoccus</i> Šulc, 1945.....	269
7.17 Группа рода <i>Antonina</i> Signoret, 1872.....	275
Внепалеарктические группы.....	290

<b>Выводы</b> .....	291
<b>Практические рекомендации</b> .....	292
<b>Список литературы</b> .....	293

## **Приложения**

1 Определительная таблица палеарктических семейств кокцид (Coccinea).....	352
2 Сравнительно-морфологические описания видов, образ жизни, распространение, изученный материал.....	353
3 Тотальные морфологические рисунки видов.....	570
4 Экология и хозяйственное значение псевдококцид.....	669

## ВВЕДЕНИЕ

### **Актуальность темы исследования.**

*Pseudococcidae* (мучнистые червецы) – крупнейшее (наравне с *Diaspididae*) семейство кокцид в мировой фауне, насчитывающее около 2200 видов, распространенное всемирно 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 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 (крупнейшей депозитарии кокцид Палеарктики).

Многие виды мучнистых червецов серьезно вредят плодовым и декоративным деревьям и кустарникам, а также оранжерейным растениям (см., например, обзор у Козаржевской, 1992). В последние десятилетия в связи с бурным ростом рынка те-



пличных и комнатных растений завоз посадочного и «срезанного» материала многократно увеличился по сравнению с советским периодом, в том числе и напрямую (минуя карантинный контроль Евросоюза) из тропических регионов Америки, Африки и особенно Юго-Восточной Азии. Вместе с этим материалом на территорию РФ проникают целые группы близких видов-вредителей из родов *Pseudococcus*, *Planococcus*, *Phenacoccus*, *Rhizoecus*, *Ripersiella*, *Antonina*, *Trochiscococcus* и др. Для эффективного мониторинга таких вредных видов необходима точная идентификация собираемого материала, наличие современных определительных ключей, описаний и рисунков.

### **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 подготовлена 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 энде-

миком, 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 статьями Сан-Ан Ву (Wu), сопровождающимися современными тотальными рисунками, а также статьями Ву с различными учениками и соавторами (см. список литературы).

Среди специалистов других стран наибольший вклад в изучение локальных фаун (без сопоставления с фаунами других регионов) внесли: Гомец-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).

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) Анализ видового и родового состава псевдококцид Палеарктики; составление современных диагнозов, рисунков и определительных ключей для всех родов и видов, признанных валидными в ходе настоящей ревизии.

2) Критический анализ диагностических морфологических признаков и выявление границ их изменчивости.

3) Разработка системы родов и родовых групп.

4) Оценка таксономического объема семейства *Pseudococcidae* в рамках мировой фауны и положения в системе семейств групп родов *Puto*, *Rhizoecus* и *Xenococcus*.

6) Поиск дополнительных (неморфологических) признаков для целей систематики группы, прежде всего в области цитогенетики и репродуктивной биологии и оценка эволюционного значения этих признаков.

### **Научная новизна.**

Впервые проведена общая таксономическая ревизия палеарктических псевдококцид, в ходе которой составлены описания и определительные ключи для 72 родов и 498 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 31 вида псевдококцид из 17 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 кокциды-гли.

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 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 7 новых для науки рода и 33 новых вида; установлено три новых синонима ранга семейства, 21 новый синоним родового ранга, 95 – видового ранга и 87 новых таксономических комбинаций; для 164 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 могут использоваться в различных прикладных отраслях, связанных с мониторингом 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 биологической борьбы с вредителями), 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 некокцид (надсем. Coccoidea). Основные вредители сельскохозяйственных и декоративных культур сосредоточены в родовых группах *Phenacoccus*, *Pseudococcus*, *Trionymus* и *Rhizoecus*.

2. Решающее значение в систематике псевдококцид как на видовом, так и на родовом уровнях имеют хетотаксия и структурные признаки восковых желез, а также наличие/отсутствие спинных устьиц и строение анального аппарата.

3. Полное облигатное яйцеживорождение и простой жизненный цикл самки (без чередования подвижных и неподвижных стадий) являются плезиоморфиями всех псевдококцид, унаследованными от предковой группы, которой предположительно считается семейство Phenacoleachiidae.

4. Низкие хромосомные (модальные) числа хромосом и ларвальный мейоз следует считать плезиоморфными признаками Pseudococcidae и всего подотряда Coccoinea; 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 для надсемейства Coccoidea в целом.

### 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, 2012, 2013, 2016a, b, c; 2017 a, c; Gavrilov(-Zimin) & Matile-Ferrero, 2008, 2014; Gavrilov-Zimin & Danzig, 2015); выявлены новые карантинные вредители (Gavrilov, 2004; Данциг, Гаврилов, Трапезникова, 2008); осуществлены таксономические ревизии большинства 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 62 опубликованные работы; положения диссертации изложены в 38 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 (782 публикации, в том числе 636 на иностранных языках) и четырех приложений. Основная часть диссертации изложена на 351 странице, включая три таблицы и 74 рисунка; общий объем диссертации (с 4 приложениями и 100 рисунками) – 673 страницы.

### **Благодарности.**

Я благодарен своим научным консультантам Е.М. Данциг и В.Г. Кузнецовой, а также Э.П. Нарчук, С.Ю. Синеву, И.М. Кержнеру, Н.Ю. Ключе, Б.А. Коротяеву, А.В. Стекольникову, Д.А. Гапону, Е.С. Лабиной, В.Б. Голубу, З.А. Федотовой, А.И. Анисимову 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. Пеллизари (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).

## 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 скрытый 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, использующихся 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 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 (не считая молекулярных кладограмм, основанных на анализе нескольких генов у отдельных случайных видов). 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 & Granara de Willink, 1992) все рода перечисляются просто в алфавитном порядке, без какой-либо надродовой группировки. Отсутствует такая группировка и в работах по Неарктике (Ferris, 1950, 1953; McKenzie, 1967; Kosztarab, 1996), и в разрозненных фаунистических работах

по Афротропической фауне (Mamet, 1940, 1951, 1954, 1962, 1967; De Lotto, 1957, 1958, 1964, 1967, 1969, 1977; Millar, 2002). В монографии по фауне Китая (Tang, 1992), то есть на материале узколокальной фауны, была сделана попытка разделения псевдококцид на 12 триб, с использованием как ранее предлагавшихся названий, так и новых (Antoninini Borchsenius, 1949, Rhizoecini Williams, 1969, Xenococcini Tang, 1992, Pseudococcini Cockerell, 1905, Allomirmococcini Williams, 1978, Mirococcopsini Tang, 1992, Trionymini Tang, 1992, Trabutinini Silvestri, 1939, Planococcini Ezzat et MacConnell, 1956, Phenacoccini Šulc, 1944, Putoini Beardsley, 1969, Retsemini Kozár, 1980), что, однако, не сопровождалось аргументацией, а состав большинства этих триб был до такой степени сборным, очевидно искусственным, что указанная система не была принята никем из кокцидологов, даже ближайшими учениками Тана. Следует, однако, отметить, что с номенклатурной точки зрения, указанные названия надродовых таксонов являются валидными. Относительно устоявшимся и широко распространенным является лишь разделение псевдококцид на два подсемейства: Pseudococcinae и Phenacoccinae, которые в общих чертах различаются по следующим признакам. У Phenacoccinae обычно имеется зубчик на коготке, шипы на дорсальной поверхности тела, 9-члениковые усики, пятичленистые железы и только простые трубчатые железы. У Pseudococcinae обычно коготкового зубчика нет, шипы (кроме входящих в состав церариев) и пятичленистые железы отсутствуют, усики 6-8-члениковые, а трубчатые железы разнообразного строения (не только простые). Однако и это подразделение довольно условно, так как многие рода невозможно однозначно отнести к одному из этих подсемейств, что было мною показано еще в кандидатской диссертации (Гаврилов, 2005) на примере родов европейской части России и продемонстрировано в настоящей работе при ревизии фауны Палеарктики и отчасти мировой фауны. В целом, тенденция такова: чем шире выборка родов, тем значительнее перекрывание «диагностических» признаков указанных подсемейств. 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. Относительно более аргументированным и внутренне непротиворечивым можно признать выделение лишь двух небольших, высокоспециализированных и морфологически



аберрантных триб *Allomyrmosocini* Williams, 1978 и *Rhizoecini* Williams, 1969. Первая триба эндемична для тропиков Юго-Восточной Азии (главным образом Больших Зондских островов) и подробно нами не рассматривается в настоящей работе. Вторая триба распространена всесветно, хотя большинство видов также относится к тропической фауне. Из этой трибы, однако, по нашему мнению, следует исключить группу рода *Xenococcus* Silvestri, 1924, которая рассматривается нами как отдельное семейство (см. главу 6.3).

Весьма подробное современное обоснование получило также выделение небольшой трибы «безногих» червецов, *Serrolecaniini* Shinji, 1935, в специальной монографии Хендрикса и Костараба (Hendricks & Kosztarab, 1999). Эта работа была выполнена на значительном сравнительно-морфологическом материале, хотя и не содержала филогенетических реконструкций. Характерными признаками этой трибы считаются каудально направленное вагинальное отверстие и наличие групп микротрубчатых желез, расположенных на месте утраченных задних ног или на поверхности особых кармановидных придатков, считающихся рудиментами задних ног (вероятно, тазиков). За исключением ориентального монотипного рода *Kermicus* Newstead, 1897, все рода этой трибы относятся к палеарктической фауне и подробно рассматриваются нами ниже в группе рода *Antonina* Signoret, 1873 (см. главу 7 и Приложение 2). Однако в данном случае остается проблема с остальными родами «безногих» червецов как палеарктической, так и мировой фауны. По мнению Хендрикса и Костараба (l.c.), эти рода не близкородственны друг другу и трибе *Serrolecaniini*, а демонстрируют конвергентное сходство. Нами и рядом других специалистов эта точка зрения не вполне разделяется, и все эти рода помещаются в единую морфологическую группу рода *Antonina* (см. главу 7 и Приложение 2.2.9).

На протяжении многих десятилетий продолжаются споры о таксономическом положении рода *Puto* Signoret, 1875, который рассматривался разными авторами (и в разном видовом составе!) то в отдельном монотипном семействе, то вместе с несколькими другими родами в отдельной трибе в составе *Pseudococcidae*, то просто как один из родов подсемейства *Phenacossinae*, без выделения триб. Нами (Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012) впервые был проведен всесторонний анализ таксономических признаков *Puto* с оценкой их филогенетического значения и показано, что этот род является ключевым для понимания эволюции всего семейства *Pseudococcidae* и надсемейства *Coccoidea* (неококциды) в целом, так как, вероятно, является предковой группой для обоих этих высших таксонов (см. главы 6.2, 6.4. и Приложение 2).

Указанные проблемы надродовой систематики псевдококцид упираются в давно назревшую необходимость реконструкции филогенеза семейства, которая, однако, находится в зачаточном состоянии, так как отсутствуют главные необходимые условия для такой работы – морфологическая однородность внутри родов мировой фауны и дискретность этих родов. В предлагаемой нами системе родов и родовых групп (см. главу 7) 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 в главе 6.4 оригинальная схема родственных отношений основана на анализе прежде всего голарктических родов, а также ряда других более или менее крупных родов мировой фауны, которые представляются нам естественными в их настоящем составе. Особенное внимание в этом плане 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 австралийской 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.

Кроме того, дополнительная сложность при реконструкции филогенеза псевдококцид и кокцид в целом связана с невозможностью применения опыта и данных филогенетической работы по другим группам хоботных насекомых, так как большинство таксономических признаков кокцид суть признаки личиночные, а не имагинальные и при этом во многом уникальные, отсутствующие в какой-либо другой группе насекомых.

Что касается собственно фауны Палеарктики, ревизия которой послужила базой для настоящей диссертации, то здесь главные проблемы систематики сосредоточены на видовом и родовом уровнях. Более ста лет изучение локальных фаун этого громадного региона носило ярко выраженный национально-административный характер и осуществлялось в довольно жестких рамках старых «имперских» научных школ: английской, французской, итальянской, российско-советской, китайской и японской. Представители этих школ изучали материал почти исключительно с территории своих метрополий и колоний и почти никогда не сопоставляли изучаемую фауну с фаунами других, особенно несмежных регионов. Обобщающие работы были опубликованы по фауне СССР (Борхсениус, 1949, но

лишь на основе анализа материалов из Южной Украины, Закавказья и Средней Азии), отдельно 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 Козаржевской (1992). Упомянутая ранее монография по фауне псевдококцид Китая (Tang, 1992) носила компилятивный характер, даже в отношении видов китайской фауны. Среди специалистов других стран наибольший вклад в изучение локальных фаун (без сопоставления с фаунами других регионов) внесли: Гомец-Менор Ортега (Gomez-Menor Ortega, 1928, 1937, 1948, 1956, 1957, статьи по фауне Испании), Гу (Goux, 1931-1994, цикл статей по фауне Южной Франции), Балашовский (Balachowsky, 1925-1969, статьи по фауне Северной Африки, главным образом Алжира), Козар (Kozár, 1981, 1983, 1991, статьи по фауне Центральной Европы), Пеллизари, Маротта, Транфалиа и Мацео (Pellizzari, 2011; Marotta, 1990, 1992; Tranfaglia, 1976, 1981; Mazzeo, 1995, статьи по фауне Италии), Кайдан (Kaydan, 2011, 2014, 2015, Kaydan et al., 2015 статьи по фауне Турции), Боденгеймер и Бен-Дов (Bodenheimer, 1943, 1944, 1953, Ben-Dov, 1975, 1985, 2001, 2008, статьи по фауне Ближнего Востока), Могаддам (Moghaddam, 2010, 2013, статьи по фауне Ирана), Такахашаши и Канда (Takahashi, 1928-1958; Kanda, 1931-1972, циклы статей фауне Японии). Кроме того, такое сопоставление затруднялось тем, что новоописания и крупные ревизии обычно публиковались на национальных языках и зачастую в малодоступных изданиях. Очень медленно получала распространение и обязательная в настоящее время практика публикации тотальных микроскопических рисунков новых видов. В этой ситуации впервые проведенная нами общая ревизия псевдококцид Палеарктики (Данциг, Гаврилов-Зимин, 2014, 2015) предсказуемо выявила большое количество новых синонимичных названий (21 новый синоним родового уровня, 95 – видового уровня) и установила более 80 новых таксономических комбинаций. Подобная работа стала возможной только на основе обширного сравнительно материала, собранного в коллекции ЗИН РАН, в том числе автором диссертации. Этот материал позволил наглядно показать, что такие часто использовавшиеся признаки, как размер тела, размер и детали строения усиков и ног, наличие/отсутствие брюшного устья, число восковых желез, число церариев и щетинок имеют второстепенное значение для систематики группы или же непригодны вовсе для таксономических целей в связи с многочисленными проиллюстрированными нами (см. Приложение 2) примерами внутривидового варьирования этих признаков.

Привлечение неморфологических данных для целей систематики псев-

дококцид, 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).

Публикующиеся время от времени молекулярные кладограммы основаны на сравнении единичных генов у единичных особей ничтожно малого числа случайно собранных видов и значения для систематики группы, с нашей точки зрения, не имеют (см. подробное обсуждение в главах 2 и 6.2).

Данные по экологии, образу жизни и географическому распространению предоставляют дополнительную таксономическую информацию лишь на видовом уровне, реже в отношении отдельных родов (см. Приложения 2 и 4). 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.

Палеонтологические данные для мучнистых червецов, в отличие от других семейств кокцид, фрагментарны, основаны на плохо сохранившихся останках и ограничены главным образом вымершими и близкими к современным, видами рода *Puto* и сходных номинальных родов (Koteja & Azar, 2008). Более того, самостоятельность как минимум некоторых вымерших номинальных таксонов вызывает у нас большие сомнения. Так, например, вымершее монотипное «семейство» *Pennygullaniidae* Koteja et Azar, 2008 ничем не отличается от современных мучнистых червецов и название этого «семейства» рассматривается нами (Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012) как младший синоним *Pseudococcidae*.

## 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 (северный Лаос и северный Тайланд, 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 названия этих музеев указаны в комментариях к описаниям соответствующих видов в Приложении 2.

Методологически работа выполнена в рамках классической эволюционной школы систематики, основные принципы и подходы которой были сформулированы в работах Симпсона и Майра (Simpson, 1961; Майр, 1971; Mayr, 1974; Mayr & Ashlock, 1991). Более современную полемику с другими направлениями систематики, главным образом с кладизмом, см., например, в статьях Горохова, Холинского и Расницына (Gorochov, 2001; Hołyński, 2005; Rasnitsyn, 2010). В тоже время, во избежание «споров из-за слов» мною используются некоторые кладистические термины, например, такие как «плезиоморфный» и «апоморфный» признаки, соответствующее в классической систематике терминам «предковый» и «производный» признаки.

Использование методов молекулярного кладизма в систематике кокцид, на мой взгляд, себя не оправдало (см. обсуждение конкретных кладограмм в главах 6.2 и 6.3). Я не имею возможности обсуждать здесь все преимущества и недостатки этих методов, тем более, что подобное обсуждение можно найти в многочисленных

специальных работах (см., например, Лухтанов, 2010). Исходно конструирование молекулярных кладограмм привязано к так называемой «гипотезе молекулярных часов», которая предполагает, что нуклеотидные последовательности определенных генов у разных организмов эволюционируют с одинаковой скоростью в силу случайных мутаций или что можно высчитать общие вероятности скорости эволюции в разных группах. Эти «часы» работают более или менее правильно, когда сравнению подлежат недавно дивергировавшие организмы, например, особи или популяции одного вида или ближайшие виды одного рода. В этих случаях все или большинство членов анализируемой группы организмов могут быть репрезентативно вовлечены в молекулярный сравнительный анализ, что, в сочетании с другими таксономическими признаками, дает приемлемые по достоверности результаты. К сожалению, использование секвенирования ДНК для оценки родства высших таксонов дает результаты очень далекие от реальности (см., например, обзорную статью: Rasnitsyn, 2010 для всех насекомых). Со своей стороны я могу выделить следующие основные практические проблемы использования молекулярных кладограмм для реконструкции филогенеза и таксономических построений.

1) Ничтожно малая репрезентативность материала и практическая невозможность преодоления этой проблемы. Методы секвенирования ДНК на практике не способны работать с большинством видов живых организмов, поскольку эти методы зависимы от случайно собранного и специальным образом зафиксированного материала. При этом подавляющее большинство видов животных и растений было собрано на протяжении более 200 лет в различных (в том числе, труднодоступных) регионах мира многочисленными экспедициями и тысячами индивидуальных сборщиков и сохраняется в музеях, зачастую в виде специальных препаратов, прошедших многоступенчатую обработку различными химическими реактивами. Для старого спиртового и сухого коллекционного материала экстракция ДНК теоретически возможна, но сложна и стоит очень дорого, то есть на практике осуществляться не будет, вероятно, никогда. Что касается препаратов в формалине, а также в канадском бальзаме или жидкости Фора, прошедших через обработку горячей щелочью, различными кислотами, красителями и ксилолом-толуолом, то эти препараты, очевидно, не доступны для секвенирования в принципе. А это, например, все коллекции по кокцидам, тлям, плоским и круглым червям, многим другим группам организмов и почти весь палеонтологический материал.

В этой связи при рассмотрении родства высших таксонов молекулярные кладограммы всегда экстраполируют данные, полученные для единичных соб-

ранных видов на род, трибу, семейство и даже таксоны более высокого ранга. Такая экстраполяция еще может быть с большой натяжкой принята для мелких, морфологически гомогенных родов, но совершенно неприемлема для крупных, таксономически сложных родов и тем более для высших таксонов, включающих десятки и даже сотни тысяч видов.

## 2) Смещение понятий «таксономический признак» и «ген».

На мой взгляд неверно говорить о неких «молекулярных признаках», использующиеся в систематике и филогенетике. Систематика как наука существует не одно столетие и представления о том, какие признаки могут быть признаны таксономически значимыми давно сформировались (см., например, Майр, 1971). Таксономический признак – это не любой признак организма, а всегда некая сложная структура (крайне редко – свойство), результат взаимодействия многих генов, в том числе регуляторных, и окружающей среды, воздействующей на организм в ходе эмбриогенеза. Такие признаки обязательно должны быть стабильны, неизменны внутри вида или рода или таксонов более высокого ранга. Поиск таких признаков как раз и занимается классическая систематика на протяжении своей многовековой истории. Простые, «менделирующие» признаки, кодирующиеся одним или несколькими генами, в таксономии не используются ввиду внутривидовой изменчивости таких признаков. При этом в каждом таксоне набор стабильных диагностических и таксономических признаков свой, что обуславливает узкую специализацию систематика на конкретной группе живых организмов и требует многолетней подготовки такого специалиста в рамках соответствующей таксономической школы. Молекулярная кладистика де-факто исходит из того, что даже неподготовленный низкоквалифицированный сотрудник (например, студент) может отсекуэнировать некий медленно эволюционирующий ген или несколько генов, изученных к тому же на филогенетически далеких модельных организмах, приравнять определенную последовательность нуклеотидов к таксономическому признаку в любой взятой для анализа группе организмов и начать филогенетику и систематику этой группы «с чистого листа».

## 3) Слабая совместимость молекулярного кладизма с понятийным и методическим аппаратом систематики.

Молекулярная кладистика, зародившись в недрах популяционной генетики, с самого начала была чужда тому опыту и навыкам работы, которые существуют в классических естественнонаучных музеях. В первую очередь, это формализованность работы с собранным материалом, обязательное депонирование и этикетирование

ние любого нового сбора, в том числе нетипового, регулярная ревизия и каталогизация депонированного материала. Хранящиеся в музеях зафиксированные особи живых организмов, помимо выполнения эталонных функций для многих поколений ученых является в тоже время и прямым доказательством правдивости тех данных, которые приводятся в конкретной научной работе. Эти музейные экземпляры могут быть и должны быть предъявлены в случае любых сомнений любому заинтересованному специалисту. Ничего подобного в случае молекулярных кладограмм мы не видим даже тогда, когда молекулярные кладисты работают сами в стенах крупнейших музеев. Материал, на котором были основаны эти кладограммы, в фондовые коллекции не вливается, стандартным образом не этикетуется, не каталогизируется и, следовательно, не может быть запрошен и предъявлен в обычном музейном порядке. Особые сложности возникают с типовым материалом для тех номинальных видов, которые различаются якобы только молекулярными признаками. Вслед за небрежностью работы с материалом следует частое и даже регулярное игнорирование и непонимание норм и требований международных кодексов зоологической и ботанической номенклатуры, основанных на принципах классической систематики, появление униномиальных видовых названий, нарушение научного приоритета и т.д. Наиболее характерный пример таких нарушений и глубинного непонимания сути таксономической работы – это попытки расчленения широко распространенных полиморфных видов на комплекс так называемых «криптических видов». В этих случаях всегда имеет место попытка выделить некие новые «мелкие» виды по долям статистических различий в нуклеотидном составе отдельных генов, причем процент, соответствующий различиям между «самостоятельными видами» устанавливается совершенно произвольно, например, 8 %, 6 %, 4 % и т.п. Однако даже если допустить, что эти различия действительно указывают на существование комплекса видов, то выделение новых видов сталкивается здесь с трудно преодолимой проблемой – необходимостью секвенирования всех ранее описанных и находящихся в настоящее время в положении субъективных синонимов «видов». Все эти синонимизированные и зачастую очень многочисленные названия имеют приоритет перед любыми новыми названиями и должны быть восстановлены из синонимии, если кто-то хочет рассматривать полиморфный вид как комплекс видов. То есть необходимо получать разбросанный по разным музеям материал, анализировать и секвенировать его, обсуждать аргументы тех авторов, которые сводили соответствующие названия в синонимы. Все это суть повседневная обязательная работа таксономиста, которую



молекулярный кладизм предпочитает игнорировать.

Еще одна важнейшая точка понятийного и методического диссонанса – это почти повсеместное отсутствие в практике молекулярного кладизма представления об изменчивости признаков, как области исследования и последующей основы для таксономической работы. Упомянутые ранее музейные коллекции и огромная таксономическая литература необходимы прежде всего для того, чтобы ясно понимать, как изменяются признаки вида на протяжении всего его ареала и где возникает так называемый «хиатус» – разрыв в рядах изменчивости, свидетельствующий о репродуктивной изоляции. Без этого знания человек, работающий с живыми организмами, бесконечно блуждает в лабиринте форм и свойств или строит искусственные схемы «народных классификаций» – красные кокциды в один таксон, желтые в другой. Ничем не лучше таких классификаций и многие молекулярные кладограммы, где границы между видами и даже таксонами высокого ранга устанавливаются на основе сравнения нуклеотидного состава единичных генов у единичных особей, собранных вокруг лаборатории или в самом лучшем случае в ходе кратких и единичных экспедиционных поездок. Ни о каком анализе географической и индивидуальной изменчивости в таких работах речь, естественно, идти не может.

#### 4) Практическая непроверяемость.

Важнейшим критерием достоверности той или иной научной гипотезы, как известно, является экспериментальная проверка. В случае различных эволюционных и филогенетических гипотез такая проверка затруднительна, но конечный продукт изысканий систематика, построенная система таксонов, вполне может быть оценена на практике при использовании определительных ключей для идентификации собираемых в природе организмов широким кругом лиц, в том числе, не имеющих представления о филогении и систематике конкретной группы. Конечно, диагностические признаки не всегда совпадают с филогенетическими, но если ключ основан на иерархически верной последовательности тез и по нему легко можно идентифицировать наблюдаемые в природе виды, в том числе находить правильное таксономическое положение для новых видов, это означает, что автор ключа верно оценивает границы между таксонами, умело отсекает все то, что составляет индивидуальную и географическую изменчивость и предлагает (в формальной ранговой или безранговой форме) к использованию надвидовые группировки, обладающие прогностической ценностью. На основе молекулярно-кладистических систем определительных ключей либо нельзя составить вовсе,

либо такие попытки оборачиваются курьезными примерами тез/антитез, где все признаки перекрываются в явной или скрытой форме (см., например, обсуждение в главах 6.2 и 6.3). В результате, вместо заявляемого повышения объективности, молекулярная кладистика выхолащивает из систематики то небольшое, что как раз позволяло проверить результаты теоретических таксономических изысканий на практике.

Все эти проблемы в сочетании с методическими проблемами самого компьютерного статистического анализа (см., например, дискуссию у Лухтанова, 2010) зачастую ведут к появлению совершенно фантастических кладограмм, противоречащих всем научным данным по изучаемым таксонам. Наглядными примерами таких фантастических кладограмм могут служить схемы, публиковавшиеся в разное время в связи с обсуждением таксономического положения рода *Puto* (см. подробнее в разделе «Молекулярные кладограммы в главе 6.2). Общим местом стало и постоянное противоречие одних молекулярных кладограмм другим, даже в статьях одних и тех же авторов (см. главы 6.2 и 6.3).

Изучение морфологии кокцид и их определение основаны на постоянных микроскопических препаратах. При довольно значительном разнообразии подходов к препарированию кокцид (см. обзор у Козаржевской, 1968) основные этапы обработки материала неизменны и сводятся к следующему.

1. *Фиксация материала.* Насекомых очищают от растительных тканей и/или земли и помещают в 96 % раствор этанола или, лучше, в ацетоэтанол (1 часть ледяной уксусной кислоты на 3 части 96 % этанола). Использование ацетоэтанола дает лучшие результаты при последующей окраске кутикулы кислыми красителями, например двойным красителем (кислый фуксин+розовый лигнин) на основе жидкости Эссига (см. ниже), наиболее часто использующимся в современной кокцидологии.

Объем фиксатора должен значительно (примерно в 20 раз) превышать объем фиксируемого материала.

Зафиксированный материал хранят в темном помещении и по возможности при низкой плюсовой температуре (лучше в холодильнике). При немедленном препарировании время фиксации должно составлять не менее 2-3 часов.

2. *Первичное анатомирование.* Насекомых вынимают из фиксатора, помещают на предметное стекло (или стекло с лункой, часовое стекло, специальную солонку и т.п.) в каплю спирта или дистиллированной воды и делают один или несколько надрезов по краю тела с помощью специально заточенных энтомологических игл,

минуций или заточенного куска лезвия от станковой бритвы. При наличии большой серии экземпляров, часть из них следует почти полностью разрезать вдоль края тела, так чтобы в дальнейшем дорсальную и вентральную поверхности кутикулы можно было развернуть в одну плоскость.

3. *Просветление.* Материал помещают в 8-10 % раствор щелочи (NaOH или KOH) и нагревают на водяной бане (не доводя до кипения; оптимально при 60°C), пока покровы тела не станут совершенно прозрачными. Время нагревания для каждого объекта подбирается индивидуально. Слабо склеротизированные насекомые (большинство мучнистых червецов) требуют обычно 10-20 минут нагревания. Сильно склеротизированные и пигментированные экземпляры (в частности безногие мучнистые червецы) обесцвечиваются только после 1-1.5 часов нагревания. Иногда от пигментации не удается избавиться полностью даже при очень длительной обработке в щелочи. С другой стороны, очень нежных самок червецов г/р *Rhizoecus* вообще не следует нагревать, а лучше оставить в щелочи при комнатной температуре на несколько часов.

4. *Вторичное анатомирование.* Насекомых не вынимая из щелочи полностью вычищают от внутренностей, надавливая на кутикулу в разных местах и вытаскивая застрявшие части внутренних органов с помощью тонких крючков, изготовленных из загнутых минуций. Щелочь при этом меняют несколько раз, до полного очищения кутикулы от внутренних органов, а затем переносят насекомых в воду. Полностью разрезанные экземпляры автоматически очищаются от внутренностей уже при нагревании в щелочи.

5. *Окраска.* Наиболее распространенным методом окраски в настоящее время является следующий, предложенный изначально для тлей (Essig, 1948). Готовят жидкость Эссига: молочная кислота (85 %) 20 частей, 2 части раствора фенола (1 г на 15 мл воды), 4 части ледяной уксусной кислоты и 1 часть дистиллированной воды. Затем готовят двойной краситель: 5 мл кислого фуксина (4 % водный раствор) и 10 мл розового лигнина (2 % водный раствор) на 100 мл жидкости Эссига. Обе полученные смеси хранят отдельно в холодильнике до использования. Перед применением в пробирку или маленький пузырек наливают несколько миллилитров чистой жидкости Эссига и добавляют 3-4 капли красящей смеси, перемешивают. Далее в эту пробирку переносят материал и нагревают на водяной бане при 60°C до достижения нужной степени окраски. Время окраски подбирается индивидуально. В большинстве случаев оптимальным временем является 30 минут. Однако некоторые слабо склеротизированные или плохо зафиксированные экземпляры приходится

окрашивать в течение часа и дольше. Цель окраски состоит в том, чтобы различные хитинизированные части тела – конечности, шипы, щетинки, волоски, а главное, протоки воскоотделяющих желез контрастно выделялись на более бледном или прозрачном фоне кутикулы. Этим соображением следует руководствоваться при подборе времени окраски.

Более старый, доступный и дешевый метод окраски основан на использовании только одного компонента – фуксина, который растворяется до насыщения в дистиллированной воде или 96 % спирте. Либо можно брать 1 г основного фуксина на 100 мл 96 % спирта или 0.5 г кислого фуксина на 25 мл раствора HCl (10 % водный) и 300 мл дистиллированной воды. Если используется спиртовой раствор фуксина, то материал после промывки в воде нужно несколько минут подержать в 96% спирте. Старый способ окраски при качественном анатомировании и промывке материала дает отличные результаты, не хуже, а иногда и лучше, чем новый более дорогостоящий метод.

Доктор Жан-Франсуа Жермен (Монпелье, Франция) сообщил нам о своем рецепте красителя, который дает отличные результаты, в чем мы сами уже смогли убедиться. В раствор, состоящий из 1/3 дистиллированной воды, 1/3 молочной кислоты (80-90% раствор) и 1/3 глицерина, добавляется кислый фуксин до насыщения.

После окраски (любым способом) материал промывается в нескольких сменах 96 % спирта до тех пор, пока спирт не перестанет окрашиваться избытком красителя.

Использование абсолютного спирта для промывки, как это предусматривается в некоторых руководствах (Борхсениус, 1950; Козаржевская, 1968), совершенно излишне.

*6. Пропитывание промежуточной жидкостью.* В связи с тем, что канадский бальзам, использующийся для заливки постоянных препаратов, не смешивается ни с водой, ни со спиртом, необходимо использование промежуточной жидкости, совместимой как с бальзамом, так и со спиртом. В качестве такой жидкости обычно используют гвоздичное или бергамотовое масло (можно экспериментировать и с другими доступными растительными маслами), в которые материал помещают минимум на 30 минут, а при необходимости и оставляют на несколько суток (в случае вынужденного перерыва в работе). При отсутствии специальных масел можно (что хуже) использовать ксилол, толуол или даже обычный растворитель для лака. Известно, что небольшие количества 96% спирта растворяются в больших количествах толуола или ксилола (таблицу растворения см., например, у Прозиной,

1960). Поэтому материал можно вынуть из спирта, посушить в течение нескольких секунд на воздухе (ни в коем случае не допуская пересыхания и сморщивания кутикулы) и поместить в ксилол на 30 мин.

7. *Заливка*. Материал из масла помещают на чистое предметное стекло, расправляют и удаляют (фильтровальной бумагой) излишки масла. При наличии серии экземпляров, часть из них следует класть на вентральную, часть на дорсальную сторону тела, а часть полностью разворачивать (для ранее полностью разрезанных особей). На стекле не должно оставаться излишков масла, так как в противном случае готовый препарат будет очень долго высыхать.

На подготовленное тело насекомого капают маленькую каплю канадского бальзама. Бальзам должен иметь консистенцию сиропа и легко стекать с пипетки или стеклянной палочки. Затем на бальзам быстро наносят каплю ксилола или толуола и очень быстро накрывают заранее приготовленным чистым покровным стеклом. При этом сначала прикасаются ребром покровного стекла к капле бальзама, а затем опускают все стекло, не надавливая на него. Если консистенция бальзама подобрана правильно, то капля сама равномерно распределяется под стеклом, не выходя за его края. Если же бальзам слишком густой или его нанесено на стекло слишком много, то приходится надавливать сверху на покровное стекло и удалять излишки бальзама кусочками ваты, смоченными в ксилоле.

Приготовленный таким способом препарат готов для изучения. Однако в течение нескольких недель, до полного высыхания бальзама, следует соблюдать осторожность, не допуская случайного сдвига покровного стекла. Высыхание бальзама можно ускорить, поместив препарат (на подносе или в неплотно закрытой коробке) на несколько суток в сушильный шкаф, термостат или просто на радиатор водяного отопления.

Хранятся такие микропрепараты в темном месте и при температуре среды не более 35-40°C неограниченно долго.

Изучение *способов размножения, генетических систем и кариологии* кокцид также требует приготовления микропрепаратов, как временных, так и постоянных.

Фиксация материала производится так же, как описано выше для морфологических исследований. Однако в качестве фиксирующей жидкости обязательно должен выступать раствор, содержащий уксусную кислоту. Самым распространенным фиксатором является ацетоэтанол (1:3). Реже используются фиксаторы, содержащие помимо этанола и уксусной кислоты также хлороформ, формалин, хромовую кислоту и т.д.

Наиболее простым и обычным методом приготовления препаратов хромосом кокцид является классический метод на основе ацетоорсеина или ацетокармина. Преимущество этого метода перед другими заключается в том, что он дает хорошие результаты даже при плохом качестве фиксированного материала и позволяет прокрашивать широкий спектр тканей изучаемого организма. Недостатком метода является то, что на его основе готовят только временные микропрепараты. Однако при надлежащих способах хранения такие препараты способны храниться годами. Анализируемый материал (яичник, семенник, дробящиеся эмбрионы и т.д.) помещают на предметное стекло и капают сверху каплю красителя (удобнее использовать лактоацетоорсеин, так как молочная кислота придает раствору красителя густую консистенцию и многократно снижает скорость высыхания препарата). Накрывают покровным стеклом и через фильтровальную бумагу слегка надавливают на стекло, добиваясь распределения клеток в один слой. После этого удаляют излишки красителя. Препарат готов к изучению. Для длительного хранения такой микропрепарат через несколько часов окантовывают несколько раз резиновым клеем или иным подходящим веществом, помещают в плотно закрытую пластиковую коробку и хранят в холодильнике или морозильной камере.

Более сложными, капризными и относительно редко используемыми в кокцидологии являются общеизвестные методики на основе гематоксилина (см., например: Dikshith, 1964; Назарова, Гаврилов, Багрянская, 2002 и др.), красителей Шиффа по методу Фельгена и Гимза (см., например: Нечаева, Кузнецова, Ноккала, 2003 и др.). Они используются для приготовления постоянных микропрепаратов. Преимущество окраски по Фельгену заключается прежде всего в избирательном действии красителя (только ДНК хромосом). Различные варианты этих методик сводятся к следующему. Материал раздавливают под покровным стеклом в капле 45% уксусной кислоты и анализируют на фазово-контрастном микроскопе. Затем хорошие препараты помещают на 15-20 минут на сухой лед для замораживания и последующего удаления покровного стекла. Препарат высушивают на воздухе около получаса или дольше. На этом этапе препараты можно оставить на хранение в сухом пыленепроницаемом месте. Далее препараты выдерживают в 1N растворе HCl в течение 15-20 минут при комнатной температуре. Затем проводят горячий гидролиз 1N раствором HCl на водяной бане при 60°C. Время горячего гидролиза подбирается индивидуально для каждого объекта. Например, в моих опытах это время составляло от 5 до 20 минут. Далее препараты переносятся в реактив Шиффа (способ приготовления – см. Ромейс, 1953) на 15-20 минут. После этого препараты

отмывают в нескольких сменах дистиллированной воды, а уже затем переносят в краситель. Окраску красителем Гимза проводят в фосфатном буфере Соренсена при рН 6.8 (Grozeva, Nokkala, 1996; Нечаева, Кузнецова, Ноккала, 2004). Если Шифф не используется, то тогда препараты после удаления покровного стекла сразу помещают в раствор красителя. Время окраски в зависимости от объекта составляет от нескольких минут до часа, а иногда и больше. После красителя препараты снова промывают в дистиллированной воде, высушивают на воздухе 15-20 минут и заливают в канадский бальзам или иную специальную среду, например Entellan. Основным недостатком методики окраски по Фельгену является непредсказуемое действие реактива Шиффа на разные объекты и даже на разные стадии развития одного органа или ткани, что отмечали многие исследователи, в том числе и сам Фельген (см. обзор Ромейса, 1953). Опыт работы авторов с материалом по разным таксонам кокцид показал, что часто хромосомы, хорошо видимые при фазовом контрасте, совершенно не прокрашиваются реактивом Шиффа, причем после этого не действуют и другие красители, даже ацетоорсеиновые и ацетокарминовые, и материал таким образом оказывается испорченным. Имеются предположения (l.c.), что успех Шифф-окраски может зависеть от того, на какой стадии развития находятся анализируемые ткани и клетки. По моему мнению, имеется также зависимость окраски от обилия внутриклеточных включений. Кроме того, успех окраски по Фельгену очень сильно зависит от качества используемых реактивов.

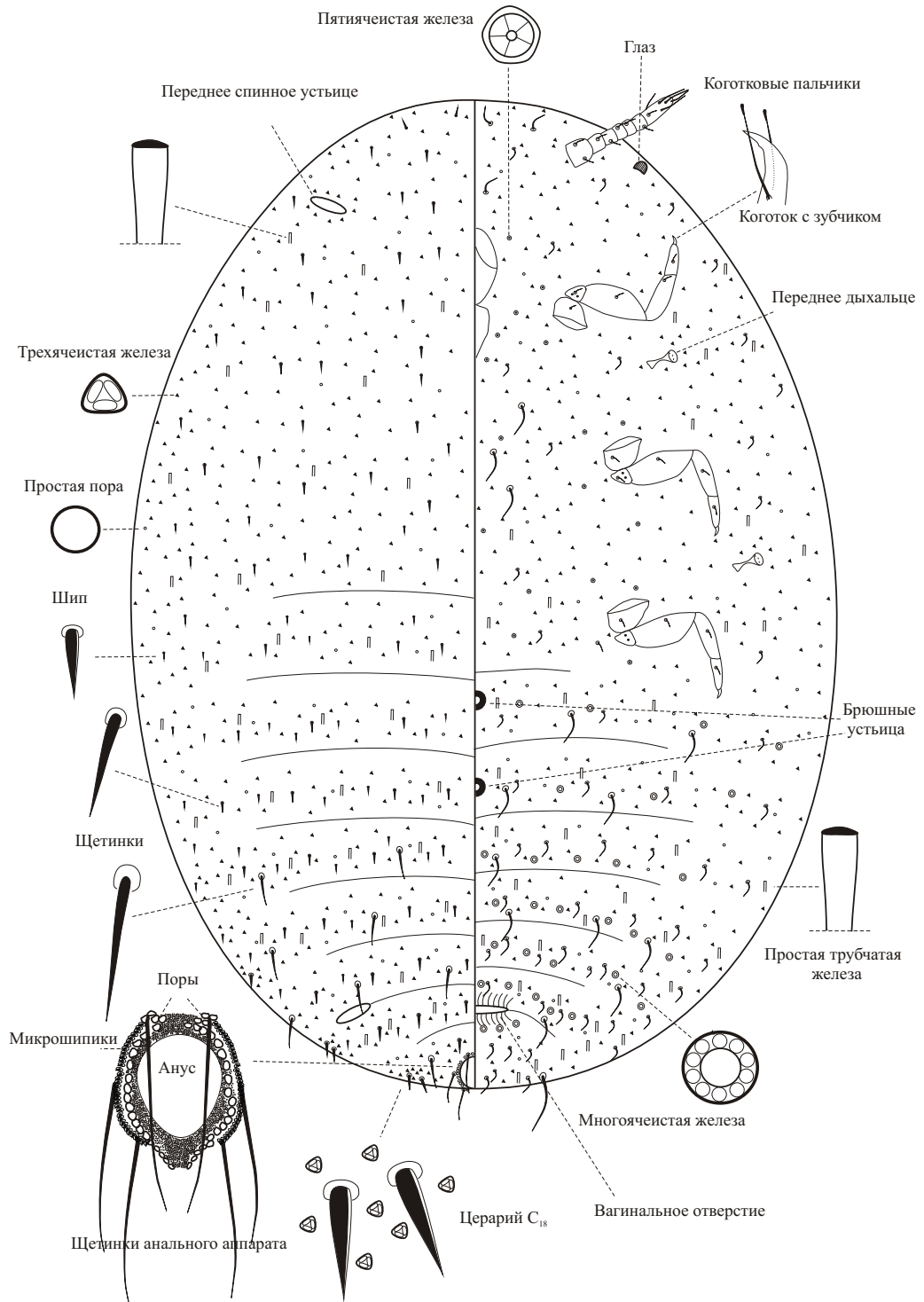
Малоизвестный, но удобный метод приготовления постоянных препаратов без использования сухого льда, но с помощью специального гидрофильного целлофана описывается в работе Анисимова (1992).

## ГЛАВА 3 МОРФОЛОГИЯ

### 3.1 Общая морфология псевдококцид

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). Чрезвычайно интересны примеры наличия у некоторых червецов, например у *Phenacoccus meridionalis* Gomez-Menor Ortega, 1948, *Saccharicoccus sacchari* (Cockerell, 1875), *Trionymus periolanus* (Goux, 1953), *Ritsemia pupifera* Lichtenstein, 1879, ряда видов группы рода *Rhizoecus* Künkel d'Herculais, 1878 и др., наряду с обычными самцами (или вместо них) короткокрылых и бескрылых самцов, сохраняющих личиночный облик (Рис. 4). 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). В этой связи до сих пор самцы были собраны лишь для небольшого числа видов, главным образом для открыто живущих вредителей сельскохозяйственных растений, в том числе для видов, массово размножающихся в условиях закрытого грунта. 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. При этом следует учитывать, что из этих 30 видов детальные морфологические описания имеются не более чем для половины, а остальные данные относятся просто к указаниям о наличии самцов в собранном материале или предельно кратким общим данным о морфологии этих самцов. Ясно, что в масштабах мировой фауны, существенно менее изученной, нежели ее палеарктическая часть, процент видов с известными самцами еще ниже. По этой причине 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.





**Рисунок 1.** Основные таксономические признаки самок псевдококцид (*Fonscolombia tomlinii*, Россия: Воронежская обл.). Здесь и далее использованы рисунки автора, если не указано иное.

**Тело** обычно широкоовальной или удлинённо-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. У подавляющего большинства видов кутикула остается мягкой, а сегментация ясной в течение всей жизни. 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.

Длительное время дискутируется вопрос относительно числа и нумерации брюшных сегментов кокцид. Одни авторы (Борхсениус, 1949; Данциг, 1980; Williams, 2004 и др.) обозначают первый видимый сегмент как I. Другие (Ferris, 1950; McKenzie, 1967) считают, что первый сегмент полностью редуцирован, нумеруя соответственно сегменты брюшка от II до IX. Обсуждение аргументации обеих позиций – см. у Данциг (1980). Ниже мы придерживаемся нумерации от I до VIII. Однако, ситуация осложняется еще и тем, что первый сегмент брюшка виден только с дорсальной стороны, а с вентральной стороны он полностью слит с заднегрудью. В связи с этим на тотальных рисунках кокцид, по традиции иллюстрирующих только половину дорсальной и половину вентральной сторон тела, число тергитов не соответствует числу стернитов.

Края последнего сегмента брюшка часто сильно выступают по отношению к медиальной части этого сегмента, образуя так называемые анальные дольки. На вентральной поверхности анальных долек у ряда видов бывает выражена склеротизированная анальная полоска.

Естественная окраска тела обычно розовая или желтая, реже фиолетовая, бордовая или белая. У видов из родов *Trabutina*, *Nipaecoccus* Šulc, 1945, *Amonostherium* Morrison et Morrison, 1922, многих видов *Atrococcus* Goux, 1941, у некоторых видов рода *Trionymus* Berg, 1899 и др. самки, помещенные в щелочь или спирт, приобретают интенсивную сине-черную окраску. Этот признак ранее использовался в таксономических целях, однако отвергнут нами в настоящей работе – см. комментарии к г/р *Pseudococcus* Westwood, 1840.

**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 *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. Все три пары ног обычно развиты более или менее равномерно, однако у монгольского эндемика, *Mirococcus fossor* Danzig, 1983, передние ноги копательного типа: бедро, голень и лапка сильно утолщены, а коготок вытянут и несет два зубчика; при этом коготки ног средней и задней пары также сильно вытянуты, но без зубчиков. Два зубчика на коготке встречаются также и у некоторых других видов палеарктических червецов, например у *Perystrix ulmaria* Gavrilov, 2004. Второй, дополнительный, зубчик в таких случаях всегда меньше основного.

На вертлугах всех ног у большинства видов мучнистых червецов палеарктической и мировой фауны расположено по 4 сенсиллы (по две на каждой стороне вертлуга). У представителей древнего примитивного рода *Puto* Signoret, 1876 таких сенсилл бывает от 2 до 4-5 на каждой стороне вертлуга, что используется в качестве таксономического признака (см. обсуждение рода *Puto* в главе Классификация и филогения).

На тазаках (реже на бедрах и голенях) задних ног многих видов, главным образом подсемейства Pseudococcinae, развиты так называемые «просвечивающие поры», которые выглядят как дисковидные отверстия или, реже, как очень мелкие трубчатые железы. У *Atrococcus alhagii* (Hall, 1926) на задних голенях расположены необычные очень крупные и сильно склеротизированные просвечивающие поры. У видов г/р *Antonina* многочисленные и очень плотно расположенные дисковидные или мелкие трубчатые поры остаются на месте редуцированной задней пары ног.

**Дыхальца** имеются в числе двух пар на средне- и заднегруды. 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 дыхалеца у *Miscanthicoccus 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 *Allomygmosocini*, 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.

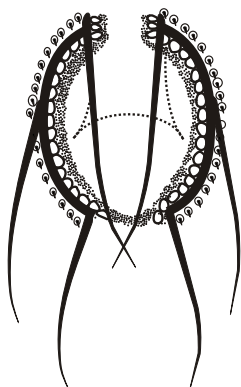
**Брюшные устья**, отверстия на вентральной стороне брюшка, всегда располагаются вдоль средней линии тела; их может быть от 1 до 6. Размер, форма и число брюшных устьиц разнообразны и варьируют как между видами, так и между популяциями и индивидуально. Часто устье располагается на границе двух брюшных 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 видов брюшные устья отсутствуют. Особи с устьем и без устья часто встречаются в одной популяции (см. Приложение 2).

Функциональное значение и внутреннее строение спинных и брюшных устьиц остаются во многом неясными. Одни исследователи утверждают, что устья сообщаются с полостью тела и из них может выбрасываться полостная жидкость, другие указывают на железистую природу этих образований (Šulc, 1909; Ferris & Murdock, 1936; Ezzat, 1956; Lloyd & Martini, 1957 и др. авторы). Эволюционное

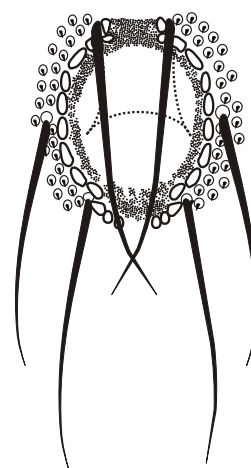
происхождение брюшных устьиц, насколько мне известно, никогда не обсуждалось в кокцидологической литературе, хотя вопрос о том, откуда и для чего появилось у мучнистых червецов это уникальное новообразование, не известное ни у каких иных кокцид, важен в филогенетическом смысле. На мой взгляд, брюшное устьеце может представлять собой рудимент марзупия, яйцевой сумки, известной у представителей ряда родов подсемейства *Monophlebinae* семейства *Margarodidae* (см. рисунок 14 в главе 5). Рудиментарный характер брюшного устьяца подтверждается его отсутствием у многих видов мучнистых червецов и у всех происходящих от мучнистых червецов неоккокцид, а также внутривидовым и внутривидовым варьированием размера и формы брюшного устьяца у тех видов, у которых эта структура еще сохраняется. Важно отметить, что наиболее крупные, стабильно присутствующие устьяца характерны для наиболее древних, примитивных червецов из родов *Puto*, *Rastrococcus*, *Trimerococcus*.

**Анальный аппарат** обычно сложной структуры, с плоским хитиновым кольцом вокруг анального отверстия, одним внутренним рядом округлых или овальных пор, одним наружным рядом микрошипикиков 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 микрошипикиков – 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 микрошипикиков, 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 микрошипикики 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. Функционально необходимость сложных структур, окружающих анальное отверстие, объясняется образом жизни и характером пищи кокцид. Питание флоэмным соком растений, содержащим большое количество сахаров, но обедненным белками, создает проблемы с выделением неусвоенных остатков сахаров и воды – «медвяной росы», которая при малой подвижности кокцид могла бы легко застыть в задней кишке и на поверхности анального сегмента, закупорив анальное отверстие. Благодаря специальным морфологическим приспособлениям, капли медвяной росы не просто

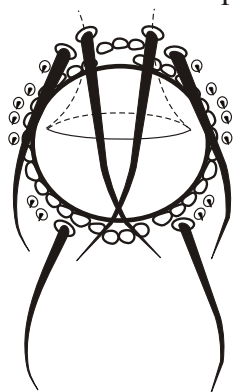
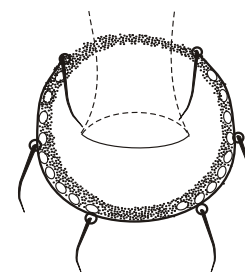
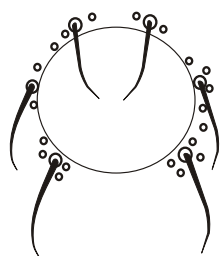
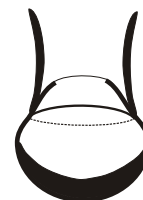
Обычный полноценный анальный аппарат



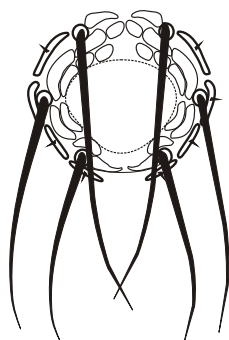
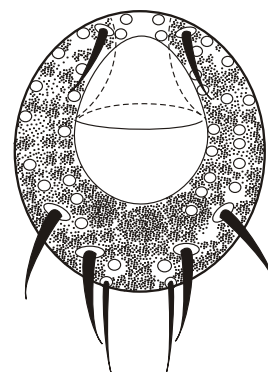
Усложненный анальный аппарат



Различные варианты упрощенного анального аппарата

*Mirococcopsis kalaginae**Ritsemia pupifera**Mirococcopsis ehrhornioidea**Paratrionymus halocharis**Ehrhornia fodiens**Cucullocooccus arrabidensis*

Особые варианты анального аппарата

*Ripersiella brevipes**Pararhodania armena**Rhodania flava***Рисунок 2.** Различные варианты строения анального аппарата.

вытекают из анального отверстия, а, покрытые слоем воска, отбрасываются от тела насекомого. Вторичное упрощение анального аппарата, в свою очередь, может быть обусловлено переходом на питание клеточным соком, а также облигатным симбиозом с муравьями, удаляющими медвяную росу с тела.

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. Склеротизированные кутикулярные части этих желез хорошо прокрашиваются при препарировании кокцид и делятся на три основные группы: дисковидные, цилиндрические и железы, связанные с шипами. {В англоязычной литературе при морфологическом описании кокцид обычно слово «glands-железы» не используют, вероятно, в связи с тем, что при препарировании мягкие секреторные части восковых желез удаляются, а на готовом микропрепарате остаются только их кутикулярные части: «ducts» – протоки и «pores» – поры. В русскоязычной кокцидологической школе и других старых европейских школах, наоборот, принято называть кутикулярные протоки и поры железами, что, на наш взгляд, вполне оправдано, ибо никаких других специальных названий для мягких секреторных частей желез никто не предлагал.}

*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

Таблица 1. Восковые железы.

<b>Дисковидные железы</b>		
Простые дисковидные поры	  <i>Nudicauda nigra</i>	
Трехячеистые железы	    <i>Cucullococcus Iberococcus</i>	
Пятиячеистые железы	   	
Многоячеистые железы	   <i>Pelionella</i>	
<b>Цилиндрические железы</b>		
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>	



зоне вентральной поверхности груди (как, например, у ряда видов обширного рода *Phenacoccus* Cockerell, 1893 и 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 оригинальная классификация и терминология цилиндрических желез мучнистых червецов (см. Таблицу 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* они известны лишь в нескольких родах; в палеарктической фауне это только рода *Heliococcus* 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 *Pseudocossinae*. 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 расположены один или несколько шипов. Известны только у представителей рода *Heliococcus*.

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.

Помимо крупных, хорошо видимых с помощью светового микроскопа трубчатых желез, представители многих родов псевдококцид обладают чрезвычайно мелкими, плохо различимыми под световым микроскопом микротрубчатыми железами, расположенными на различных участках поверхности тела, а также иногда на тазаках задних ног. Тонкое строение этих желез и их функциональное назначение остаются неизвестными.

**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 *Coccidohystrix*, тогда как в некоторых родах пустынных червецов шипы полностью утрачены и на теле располагаются



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

лишь различного размера волоски и щетинки.

Во всех родах палеарктической фауны мучнистых червецов шипы, независимо от размера, имеют коническую форму, с заостренной или закругленной вершиной, и лишь у тропического рода *Rastrococcus* Ferris, 1954, некоторые виды которого отмечены на территории крайнего юго-востока Палеарктики, шипы имеют характерную форму усеченного конуса (см. Рис. 3).

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. Обычно церариев бывает от 1 до 18 пар (первая пара на голове и последняя на анальном сегменте тела) и конкретное их число стабильно внутри вида. Реже наблюдаются небольшие индивидуальные колебания в числе церариев; примеры сильной изменчивости этого признака известны пока лишь у немногих видов, например, *Dysmicoccus multivorus* (Kiritschenko, 1936) имеет от 2 до 10 пар церариев, а *Atrococcus alhagii* (Hall, 1926) – от 2 до 15 пар. Эволюционная и индивидуальная редукция числа церариев всегда происходит в следующей последовательности: сначала исчезают переднебрюшные и грудные церарии, затем церарии на голове и в самую последнюю очередь редуцируется пара на анальном сегменте ( $C_{18}$ ).

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**. Многочисленные псевдоцерарии, расположенные вдоль всего края тела, встречаются очень редко и в Палеарктической фауне известны только у представителей рода *Perystrix* Gavrilov, 2004 и у *Dysmicoccus trispinosus* (Hall, 1923).

В группах родов *Puto* и *Formicococcus* Takahashi, 1928 число краевых церариев, наоборот, увеличено и может достигать 26 пар. Кроме того, на дорсальной поверхности тела могут располагаться дополнительные (не краевые) церарии. У монотипного рода *Trimerococcus* Balachowsky, 1952 краевые церарии сливаются в единую полосу шипов и трехячеистых желез, проходящую вдоль всего края тела.

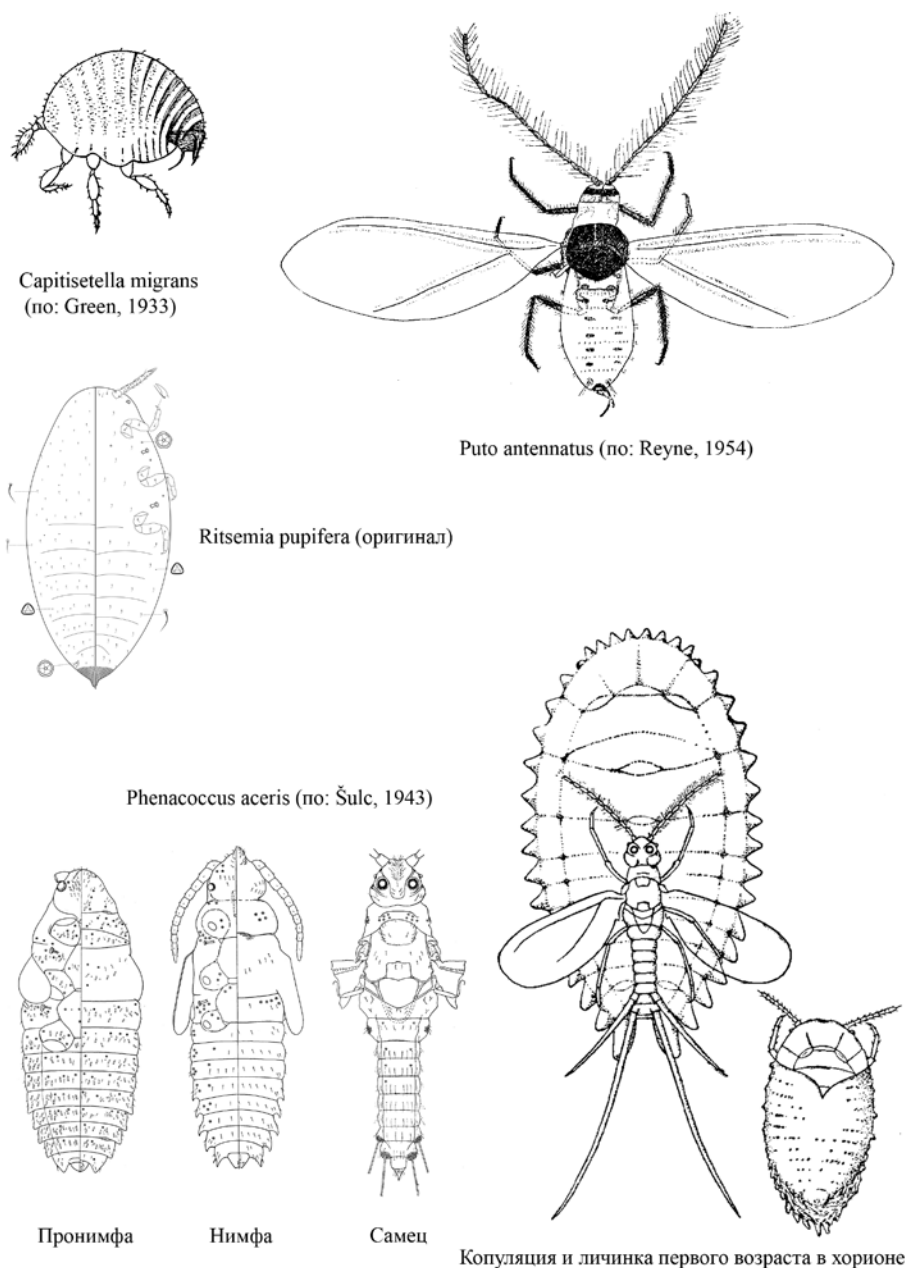
У некоторых видов рода *Coccidohystrix* Lindinger, 1943 на месте церариев

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 *Pseudocossinae*. Среди *Phenacossinae* 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.

**Самцы.** Тело взрослого полнокрылого самца более или менее отчетливо разделено на голову, грудь и брюшко (Рис. 4). Усики обычно 10-члениковые, покрытые многочисленными длинными щетинками. Глазк'и (ocelli) всегда отсутствуют, что является уникальной апоморфией всех кокцид (Емельянов, 1987; Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012). Число однолинзовых глаз, стеммат, варьирует от одной (личиночной) пары до 8 пар; наиболее значительная изменчивость известна для древнего рода *Puto*. Эти глаза являются результатом редукции более сложных, многолинзовых глаз, имеющих у древних кокцид из надсемейства *Orthezioidea*. Как было показано еще Крекером (Krecker, 1909) для *Planococcus citri* (Risso, 1813) каждый такой глаз представляет собой группу ретинальных клеток, покрытых единой линзой и иннервируемых от боковых долей головного ганглия. Ротовые органы и анальный аппарат полностью отсутствуют, хотя рудиментарное анальное отверстие обычно заметно. Крылья представлены одной (передней) парой. Задняя пара редуцирована до маленьких плохо заметных жужжулец (*hamulohalteres*), сцепленных с передней парой специальной щетинкой (*hamulus*). Жилкование передних крыльев сильно упрощенное и представлено слабо развитой радиальной и одной медиальной жилкой. Ноги сходны по строению с ногами самок, но всегда длинные, хорошо развитые. Дыхалец две (грудные) пары. Спинные устьяца представлены только задней (брюшной) парой. Восковые железы малочисленны и представлены только дисковидными железами: 3-6-ячеистыми и/или простыми порами. Тело с обеих сторон покрыто различной длины щетинками и волосками. Шипы отсутствуют. Половой аппарат представлен более или менее длинным эдеагусом, окруженным склеротизированным выростом последнего брюшного стернита (*penial sheath*). Парамеры отсутствуют.

Бескрылые самцы обычно сходны с самками. Отделы их тела слиты, усики и



**Рисунок 4.** Самцы разных видов псевдококцид и стадии жизненного цикла у *Phenacoccus aceris*.

ноги укорочены, а спинные устья представлены обеими парами. Единственным существенным отличием от самки в таких случаях является лишь мужской половой аппарат.

Подробные описания и рисунки самцов разных видов псевдококцид см. у Афифи и Ходсона (Afifi, 1968; Hodgson, 2012).

**Личинки.** Общая морфология личиночных стадий обоих полов подобна морфологии взрослых самок и отличается лишь некоторыми деталями. Так, у личинок отсутствует вагинальное отверстие и обычно отсутствуют многоячеистые

железы. Число члеников усиков уменьшено по сравнению с имаго и составляет от 6 до 8 члеников у разных видов. Часто такие структуры, как спинные и брюшные устья, трубчатые железы, шипы, реже трехячеистые железы, имеются у личинок, но отсутствуют у имаго или наоборот. В жизненном цикле полнокрылых самцов присутствуют, кроме того, стадии пронимфы и нимфы, которые отличаются от взрослых самцов меньшей дифференциацией отделов тела, а также недоразвитыми крыльями, усиками и ногами (Рис. 4). В ряде случаев, однако, бескрылые самцы обладают хорошо развитыми ногами и крыльями – см., например Рис. 15.

В целом, среди видов палеарктической фауны данные по личинкам имеются не более чем для 60 видов. При этом в большинстве соответствующих публикаций речь идет только о какой-либо одной личиночной стадии.

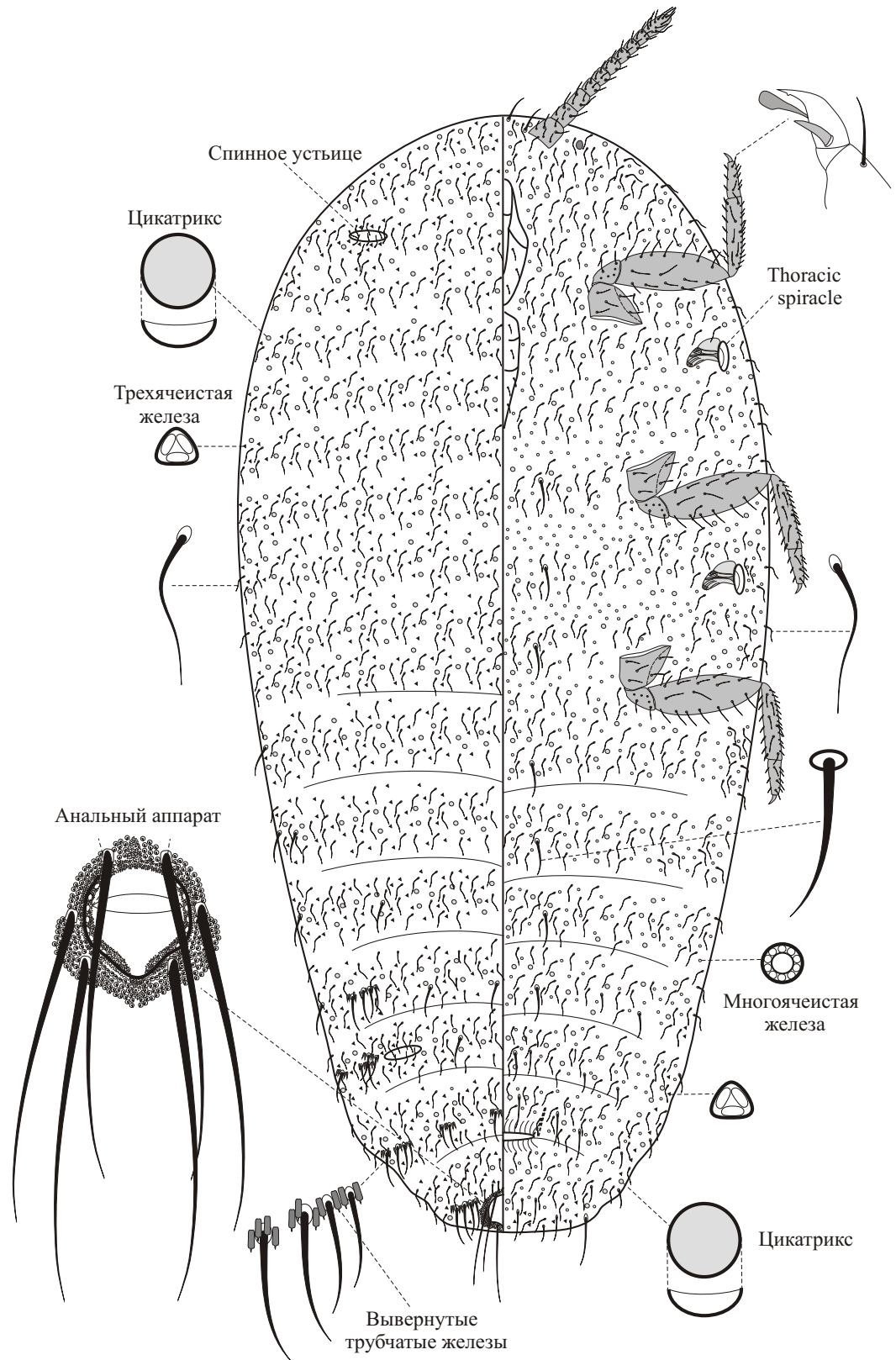
### 3.2 Морфология фенаколичий как предполагаемой предковой группы

Родство мучнистых червецов с семейством Phenacoleachiidae (надсемейство Orthezioidea) подтверждается наличием уникальных синапоморфий: спинных устьиц, трехячеистых желез и сложным анальным аппаратом (с рядами пор и микрошипиков и с 6 длинными щетинками анального кольца), на что ранее уже указывали другие авторы (например, Данциг, 1980; Сох, 1983 и др.). Кроме того, фенаколичии (в отличие от большинства других археококцид), также как и все «примитивные» рода червецов, характеризуются полным облигатным яйцеживорождением (см. главу 5). Все это, вероятно, свидетельствует о происхождении червецов от некоего вымершего вида Phenacoleachiidae, поскольку в современной фауне это семейство представлено лишь двумя специализированными видами – эндемиками Новой Зеландии.

В этой связи, для дальнейшего понимания эволюции основных таксономических признаков псевдококцид (глава 6) целесообразно кратко рассмотреть основные черты морфологии фенаколичий, демонстрирующие в значительной степени предковое состояние упомянутых признаков (Рис. 5).

Тело взрослой самки фенаколичии веретеновидное, мягкое, покрыто порошковидным воском. Длина тела развитой беременной самки достигает 4 мм в длину. Конечности нормально развиты. Усики 9-11-члениковые. Ноги с полным набором сегментов; с 4 просвечивающими порами на каждой стороне вертлуга; коготок с маленьким зубчиком; коготковые пальчики утолщены, несимметричные: один шиповидный, а другой булавовидный. Грудные дыхальца (две пары) хорошо развиты, со склеротизированной мускульной пластинкой и широкой перитремой, тогда как брюшные дыхальца (7 пар) почти незаметны и фактически представляют собой просто отверстия тонких трахей. Заметить эти отверстия можно только сохранив на препарате брюшную трахейную систему и проследив посегментно расположение трахей. Анальный аппарат представлен склеротизированным анальным кольцом с 6 длинными щетинками, внутренним рядом мелких овальных пор и несколькими наружными рядами микрошипиков. Спинных устьиц две пары; их расположение и строение внешне ничем не отличается от расположения и строения спинных устьиц псевдококцид. Вопрос о возможной гомологизации спинных устьиц Phenacoleachiidae + Pseudococcidae с трубочками (cornicles) тлей уводит нас к вопросу о происхождении кокцид в целом и лежит за рамками настоящей работы. Воскоотделяющая система представлена многочисленными





**Рисунок 5.** Морфология самки *Phenacoleachia zealandica*, Новая Зеландия.

мелкими цикатриксами, разбросанными по всей поверхности тела, многоячейстыми железами, присутствующими только на вентральной стороне и трехячейстыми железами, разбросанными в основном по дорсальной поверхности тела (см.

рисунок). Кроме того на последних тергитах брюшка, близ основания длинных щетинок имеются своеобразные (неизвестные у других кокцид) вывернутые трубчатые железы. Эти железы вероятно гомологичны простым трубчатым железам мучнистых червецов. Шипы и церарии полностью отсутствуют и все тело покрыто различной длины тонкими щетинками.

Морфология личиночных стадий сходна с таковой взрослых самок (Gullan, Cook, 2001).

Взрослые самцы фенаколичий бывают как полнокрылыми (у *Ph. zealandica* (Maskell, 1891), так и бескрылыми (*Ph. australis* Beardsley, 1964), причем это, вероятно, результат внутривидовой изменчивости, поскольку взрослые самки двух этих номинальных видов никаких дискретных отличий не имеют, в чем я смог убедиться, изучив соответствующий материал коллекции ЗИН РАН. Полнокрылые самцы подробно описаны и проиллюстрированы Ходсоном и Фолди (Hodgson, Foldi, 2006), бескрылые – в оригинальном описании *Ph. australis*, с которым мне не удалось ознакомиться в связи с тем, что это описание было опубликовано в малодоступном сборнике статей, издававшемся на Гавайских островах. Согласно цитате из этого описания в базе данных ScaleNet (<http://scalenet.info/catalogue/Phenacoleachia%20australis/>) бескрылые самцы имеют всего 5 пар однолинзовых глаз, что имеет значение для дальнейшего обсуждения (см. дискуссию о числе глаз самцов в главе 6.2).

## ГЛАВА 4 ЦИТОГЕНЕТИКА

Хромосомы мучнистых червецов 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 134 видов из 48 родов (см. мои обзорные работы: Gavrilov, 2007; Gavrilov-Zimin et al., 2015; Gavrilov-Zimin, 2016с), что составляет около 6 % от общего числа видов мировой фауны (Таблица 2 и Рис. 6). 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. 6g).

Вопросы частной цитогенетики и кариосистематики псевдококцид рассматривались мною подробно в кандидатской диссертации (Гаврилов, 2005), а также в цикле специальных статей, посвященных отдельным родам и видам (Gavrilov, 2004, 2007; Gavrilov & Kuznetsova, 2007; Gavrilov & Trapeznikova, 2007, 2008; Данциг, Гаврилов, Трапезникова, 2008; Gavrilov-Zimin, 2011-2017) и не будут повторяться в настоящей работе. Обобщенные результаты этих многолетних исследований суммированы в обсуждающихся ниже закономерностях.

Мейоз у самок и особенно у самцов мучнистых червецов, как и вообще кокцид 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. 7.

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*),

**Таблица 2.** Хромосомные числа и генетические системы мучнистых червецов (леканоидная система; P – партеногенез; S – обоеполое размножение, без уточнения генетической системы).

Таксон	2n	Генетическая система	Литература
<i>Antonina crawi</i> Cockerell, 1900	12	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>A. evelynae</i> Gavrilo, 2003	12	?L	Gavrilo, 2004a [Sochi, Russia]
<i>A. graminis</i> (Maskell, 1897)	16	P	Nur et al., 1987 [Jamaica]
	16	?	Parida & Moharana, 1982 [India]
<i>A. pretiosa</i> Ferris, 1953	24+ Bs	S	Nur et al., 1987 [California, USA]
<i>Atrococcus amaryllidis</i> (Bouché, 1837)	10	S	Nur et al., 1987 (as <i>Chorizococcus lounsburyi</i> Williams, 1962) [Hawaii, USA]
<i>A. mamillariae</i> (Bouché, 1844)	20	L	Manichote & Middlekauff, 1967 (as <i>Spilococcus cactearum</i> McKenzie, 1960) [California, USA]
		P (thelytoky)	Gavrilo, this report [St.Peterburg, Russia (under glass)]
<i>A. paludinus</i> (Green, 1921)	10	L	Gavrilo, 2004a [St. Petersburg, Russia]
<i>A. pusillus</i> (De Lotto, 1961)	10	S	Nur et al., 1987 (as <i>Chorizococcus</i> ) [Uganda]
<i>A. rostellum</i> (Lobdell, 1930)	10	?	McKenzie, 1967 (as <i>Chorizococcus</i> ) [California, USA]
		S	Nur et al., 1987 (as <i>Chorizococcus</i> ) [Hawaii, USA]
<i>A. sequoiae</i> (Coleman)	24	S	Nur et al., 1987 (as <i>Spilococcus</i> ) [California, USA]
<i>A. transvaalensis</i> (Brain, 1915)	10	P	Nur et al., 1987 (as <i>Vryburgia</i> ) [Kenya]
<i>Balanococcus boratynskii</i> Williams, 1962	10	L	Gavrilo & Trapeznikova, 2010 [Belgorod Prov., Russia]
<i>Brevennia operta</i> (Borchsenius, 1949)	10	?	Gavrilo-Zimin, 2011 [Turkey]
<i>Chaetococcus bambusae</i> (Maskell, 1893)	10	P	Nur et al., 1987 [Jamaica]
<i>Chlorococcus straussiae</i> (Ehrhorn)	38?	?	McKenzie, 1967 [California, USA]
		S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>Clavococcus tribulus</i> Ferris	14	?	McKenzie, 1967 [California, USA]
		S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>Coccidohystrix insolita</i> (Green)	12	L	Parida & Moharana, 1982 [India]
	10	S	Nur et al., 1987 [Thailand]
<i>Coccidohystrix</i> sp.	12	?	Moharana, 1990 [India]
<i>Coccura comari</i> (Künow, 1880)	12	L	Gavrilo & Trapeznikova, 2007 [France]
<i>C. suwakoensis</i> (Kuwana et Toyoda, 1915)	10	S	Nur et al., 1987 [Japan]
<i>Dysmicoccus angustifrons</i> (Hall, 1926)	10	L	Gavrilo, 2004a ( <i>D. multivorus</i> (Kiritschenko, 1936))[Voronezh, Russia]
<i>D. brevipes</i> (Cockerell, 1893)	10	L	Parida & Moharana, 1982 [India]. Nur et al., 1987 [Ivory Coast]
		P(a)	McKenzie, 1967 [California, USA]. Nur et al., 1987 [Hawaii, USA; Jamaica; Uganda]
<i>D. neobrevipes</i> Beardsley, 1959	10	S	Nur et al., 1987 [Jamaica]
<i>Erium pygmaeum</i> (De Lotto, 1961)	10	S	Nur et al., 1987 (as <i>Trionymus</i> ) [Uganda]
<i>Fonscolombia tomlinii</i> (Newstead, 1892)	10	L	Danzig & Gavrilo, 2005 [Voronezh, Russia]
<i>Ferrisia virgata</i> (Cockerell, 1893)	10	L	Parida & Moharana, 1982 [India] Nur et al., 1987 [Mexico; Florida, USA]
		P	Nur et al., 1987 [Texas, USA]

Таблица 2 (продолжение).

<i>Formicococcus ireneus</i> (De Lotto, 1964)	10	S	Nur et al., 1987 (as <i>Planococcoides</i> ). [Uganda]
<i>F. robustus</i> (Ezzat et McConnell, 1956)	10	L	Parida & Moharana, 1982 (as <i>Indococcus pipalae</i> ) [India.]
<i>Heterococcus nudus</i> (Green, 1926)	10	L	Gavrilov, 2004a [Voronezh, Russia]
<i>Laminicoccus pandani</i> (Cockerell, 1895)	10	S	Nur et al., 1987 [Fidji; Hawaii, USA]
<i>L. vitiensis</i> (Green et Laing, 1924)	10	S	Nur et al., 1987 [Fiji]
<i>Maconellicoccus hirsutus</i> (Green, 1908)	10	L	Parida & Moharana, 1982 [India] Nur et al., 1987 [New Guinea]
<i>M. ugandae</i> (Laing, 1925)	10	S	Nur et al., 1987 [Kenya]
<i>Melanococcus viridis</i> (Green, 1901)	16	S	Nur et al., 1987 (as <i>Mutabilicoccus</i> ) [Australia]
<i>Mirococcopsis subterranea</i> (Newstead, 1893)	10	P (thelytoky)	Gavrilov, 2007 [Voronezh, Russia]
<i>Mirococcus inermis</i> (Hall, 1925)	10	?L	Gavrilov, 2007 [Astrakhan, Russia]
? <i>Miscanthicoccus</i> sp.	8	?	Moharana, 1990 [India]
<i>Nairobiia bifrons</i> De Lotto, 1964	14	S	Nur et al., 1987 [Kenya]
<i>Nesococcus pipturi</i> Ehrhorn, 1916	12	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>Nesopedronia acanthocauda</i> (Beardsley, 1957)	18	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>N. cibotii</i> (Beardsley, 1957)	14	S	Brown, 1961 (as <i>Pedronia</i> ) [Hawaii, USA]
<i>N. dura</i> (Beardsley, 1957)	10	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>N. hawaiiensis</i> (Ferris, 1948)	10	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>Nipaeococcus aurilanatus</i> (Maskell)	10	S	Nur et al., 1987 [New Guinea]
<i>N. graminis</i> (Maskell, 1892)	10	S	Nur et al., 1987 [Kenya]
<i>N. nipae</i> (Maskell, 1893)	10	L	Schrader, 1923a (as <i>Pseudococcus</i> ) [USA] Nur et al., 1987 [Jamaica; Hawaii, USA] Nur et al., 1987 [Australia]
	12	S	
<i>N. viridis</i> (Newstead, 1894)	10	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
	10	L	Parida & Moharana, 1982 [India]
<i>Palmicultor browni</i> (Williams, 1960)	8	S	Nur et al., 1987 [Fiji]
<i>P. palmarum</i> (Ehrhorn, 1916)	10	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>Paracoccus bruguierae</i> (De Lotto, 1961)	10	S	Nur et al., 1987 [Tanzania]
<i>P. burnerae</i> (Brain, 1915)	10	S	Nur et al., 1987 [Kenya]
<i>P. diversus</i> (De Lotto, 1961)	10	S	Nur et al., 1987 (as <i>Spilococcus</i> ) [Uganda]
<i>Paraputo anomala</i> (Newstead, 1908)	14	?	Nur et al., 1987 [Kenya]
<i>P. leverii</i> (Green, 1934)	10	S	Nur et al., 1987 [New Guinea]
<i>P. olivaceus</i> (Cockerell, 1896)	38?	L	Nur et al., 1987 (as <i>Cataenococcus</i> ) [Texas, USA]
	64?	S	Nur et al., 1987 (as <i>Cataenococcus</i> ) [Mexico]
<i>P. wistariae</i> (Green 1923)	10	S	Nur et al., 1987 (as <i>Dysmicoccus cuspidatae</i> ) [New York, USA]
<i>Peliococcopsis priesneri</i> (Laing, 1936)	10	L	Gavrilov-Zimin, 2011 [Turkey]
<i>Pedronia strobilanthis</i> Green, 1922	8	S	Nur et al., 1987 [Sri Lanka]
<i>Phenacoccus acericola</i> King, 1902	12	L	Hughes-Schrader, 1935 [Massachusetts, USA]
<i>Ph. aceris</i> (Signoret, 1875)	10	?	Drozdovskiy, 1966 [Moscow, Russia]
	10+Bs	L	Gavrilov & Trapeznikova, 2007 [Voronezh, Russia]

Таблица 2 (продолжение).

<i>Ph. prope avenae</i> Borchsenius, 1949	10	L	Gavrilov & Trapeznikova, 2010 [Portugal]
<i>Ph. butorinae</i> (Danzig et Gavrilov, 2005)	10	L	Danzig & Gavrilov, 2005 [Voronezh, Russia]
<i>Ph. defectus</i> Ferris, 1950	10	S	Nur et al., 1987 [Idaho, USA]
<i>Ph. dicoriae</i> McKenzie, 1961	10	S	Nur et al., 1987 [California, USA]
<i>Ph. gossypii</i> Townsend et Cockerell, 1898	12	L	Hughes-Schrader, 1948 [New York, USA]
	10	L	Nur et al., 1987 [California, Texas, Georgia, USA]
<i>Ph. graminicola</i> Leonardi, 1908	10	S	Nur et al., 1987 [Australia]
<i>Ph. helianthi</i> (Cockerell, 1893)	10	L	Nur et al., 1987 [Texas, USA]
<i>Ph. hordei</i> (Lindeman, 1886)	10	L	Gavrilov & Trapeznikova, 2010
<i>Ph. infernalis</i> McKenzie, 1962	10	S	Nur et al., 1987 [Arizona, USA]
<i>Ph. specificus</i> Matesova, 1960	10	?	Gavrilov-Zimin, 2011 [Turkey]
<i>Ph. peruvianus</i> Granada de Willink, 2007	10	L	Gavrilov & Trapeznikova, 2010
<i>Ph. phenacocoides</i> (Kiritshenko, 1932)	10+Bs	L	Gavrilov, 2004a [Voronezh, Russia]; Gavrilov-Zimin, 2011 [Turkey]
<i>Ph. pumilus</i> Kiritshenko, 1936	10	L	Gavrilov, 2005 [Astrakhan, Russia]
<i>Ph. solani</i> Ferris, 1918	10	P(m)	Nur et al., 1987 [Hawaii, California, USA]
<i>Ph. solenopsis</i> Tinsley, 1898	10	S	Nur et al., 1987 [California, USA]
<i>Ph. tergrigorianae</i> Borchsenius, 1956	10	L	Gavrilov-Zimin, 2011 [Turkey]
<i>Phenacoccus</i> sp.	10	P(m)	Nur et al., 1987 [Florida, USA]
<b><i>Planococcus citri</i></b> (Risso, 1813)	10	L	Schrader, 1923a (as <i>Pseudococcus</i> ) [New York, California, USA]. Tremblay et al., 1977 (as <i>Pseudococcus</i> ) [Italy]
<i>P. crassus</i> De Lotto, 1961	10	S	Nur et al., 1987 [Kenya]
<i>P. lilacinus</i> (Cockerell, 1905)	10	S	Nur et al., 1987 [Sri Lanka]
	10	?	Moharana, 1990 [India]
<i>P. minor</i> (Maskell, 1897)	16	?	Moharana, 1990 (as <i>P. pacificus</i> ) [India]
<i>P. vovae</i> (Nasonov, 1908)	10	L	Gavrilov, 2007 [Turkey]
<b><i>Pseudococcus antricolens</i></b> Ferris, 1948	10	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>P. calceolariae</i> (Maskell, 1897)	10	S	Tremblay et al., 1977 [Italy]
		L	Nur et al., 1987 [California, USA; England]
<i>P. comstocki</i> (Kuwana, 1902)	10	S	Nur et al., 1987 [California, USA]
<i>P. floriger</i> Ferris, 1948	10	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>P. kikuyuensis</i> James, 1935	10	S	Nur et al., 1987 [Kenya]
<i>P. longispinus</i> (Targioni Tozzetti, 1867)	8	S	Brown, 1961 (as <i>P. adonidum</i> ) [?]. Tremblay et al., 1977 [Italy]. Nur et al., 1987 [Peru; California, USA]
		?	Moharana, 1990 [India]
<i>P. lycopodii</i> Beardsley, 1959	10	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>P. maritimus</i> Ehrhorn, 1900	10	S	Nur et al., 1987 [California, USA]
<i>P. montanus</i> Ehrhorn, 1916	18	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>P. nudus</i> Ferris, 1948	10	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>P. occidius</i> De Lotto, 1961	10	S	Nur et al., 1987 [?, Africa]
<i>P. pipturicolus</i> Beardsley, 1963	10	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>P. swezeyi</i> Ehrhorn, 1916	10	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>P. viburni</i> (Signoret, 1875)	10	L	Schrader, 1923a (as <i>P. maritimus</i> ) [USA]. Nur, 1962, 1969 (as <i>P. obscurus</i> ) [California, USA].
	10+Bs	L	Tremblay et al., 1977 (as <i>P. obscurus</i> ) [Italy].
	10	S	

Таблица 2 (продолжение).

	10+Bs	L	Nechaeva et al., 2004 [St. Petersburg, Russia]
<i>Pseudococcus</i> sp.	10	?	Moharana, 1990. [India.]
<i>Pseudoripersia turgipes</i> (Maskell, 1893)	10	S	Nur et al., 1987 [Australia]
<i>Pseudotrionymus multiductus</i> (Beardsley, 1959)	18	P?	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>P. refertus</i> (Ferris, 1948)	18	S	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>Puto albicans</i> McKenzie, 1967	20/19	XX-X0	Brown & Cleveland, 1968 [California, USA]
<i>P. arctostaphyli</i> Ferris, 1950	20/19	XX-X0	Brown & Cleveland, 1968 [California, USA]
<i>P. pacificus</i> McKenzie, 1967	16/15	XX-X0	Brown & Cleveland, 1968 [California, USA]
<i>P. superbus</i> (Leonardi, 1907)	18/17	XX/X0	Gavrilov-Zimin, 2011 [Turkey]
<i>P. yuccae</i> (Coquillett, 1890)	20/19	XX-X0	Brown & Cleveland, 1968 [California, USA]
<i>Puto</i> sp.	14/13	XX-X0	Hughes-Schrader, 1944 [Mexico]
<i>Rastrococcus iceryoides</i> (Green, 1908)	10	L+C	Parida & Moharana, 1982 [India]
<i>R. sp.?</i> <i>spinus</i> (Robinson, 1918)	10	?	Parida & Moharana, 1982 [India]
<i>Rastrococcus</i> sp.	10	?	Moharana, 1990 [India]
<i>Rhizoecus dianthi</i> Green, 1926	12	S	Nur et al., 1987 [California, USA]
<i>Rh. falcifer</i> Kunckel d'Herculeis, 1878	12	S	McKenzie, 1967 [California, USA]
<i>Rh. mayanus</i> (Hambleton, 1946)	10	S	Nur et al., 1987 [Jamaica]
<i>Rh. mexicanus</i> (Hambleton, 1946)	8	L	Gavrilov, 2004b [St.Petersburg, Russia (under glass)]
<i>Ripersiella halophila</i> (Hardy, 1868)	10	L	Gavrilov & Trapeznikova, 2010
<i>Saccharicoccus sacchari</i> (Cockerell, 1895)	10	S	McKenzie, 1967 [California, USA]. Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>Trabutina crassispinosa</i> Borchsenius, 1941	16	?	Gavrilov-Zimin, 2011 [Turkey]
<i>Trionymus aberrans</i> Goux, 1938	16	L	Gavrilov, 2007 [Voronezh, Russia]
<i>T. artemisiarum</i> (Borchsenius, 1949)	10	L	Gavrilov-Zimin, 2011 [Turkey]
<i>T. boninsis</i> (Kuwana, 1909)	12	S	Nur et al., 1987 (as <i>Dysmicoccus</i> ) [Hawaii, USA]
<i>T. caricis</i> McConnell, 1941	8	S	Nur et al., 1987 [Tennessee, USA]
<i>T. insularis</i> Ehrhorn, 1916	10	P	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]
<i>T. longipilosus</i> De Lotto, 1961	10	S	Nur et al., 1987 [Zanzibar]
<i>T. perrisii</i> (Signoret, 1875)	16	L	Gavrilov, 2004a [Voronezh, Russia]
<i>T. radicum</i> (Newstead, 1895)	10	L	Gavrilov & Trapeznikova, 2007 (as <i>Balanococcus singularis</i> Schmutterer, 1952) [Voronezh Prov., Russia]; 2010 [Bulgaria]
<i>Trionymus</i> sp.	10	P(m)	Nur et al., 1987 [Hawaii, USA]

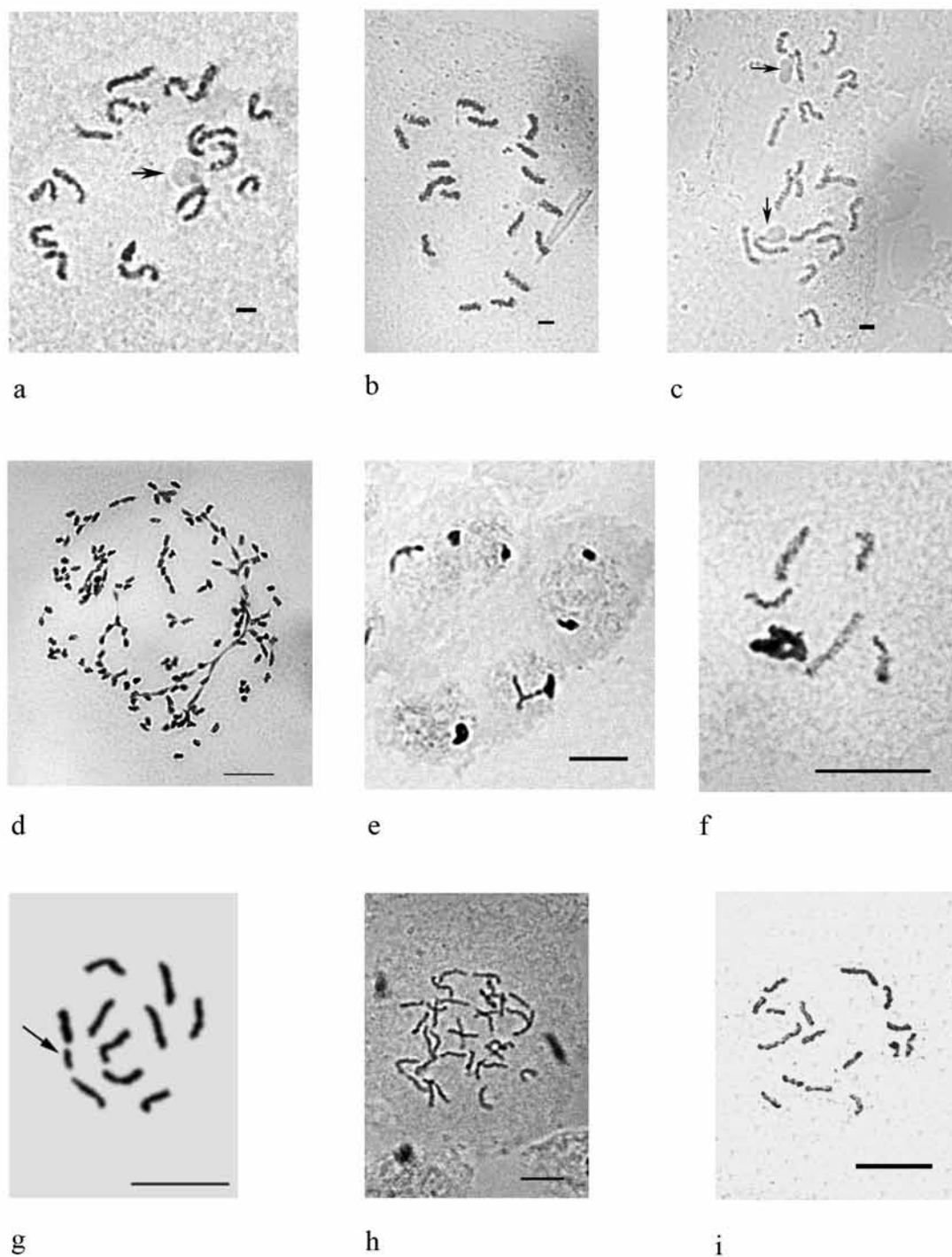
пол потомства определяется при оплодотворении. Сперматозоид, содержащий X-хромосому, при слиянии с яйцеклеткой продуцирует самок, а сперматозоид, не получивший X-хромосомы – самцов; в результате самки имеют на одну хромосому (половую) больше, чем самцы (Рис. 6а-с). Система XX-X0 широко распространена 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; Gavrilov, 2007; Gavrilov-Zimin, 2017b).

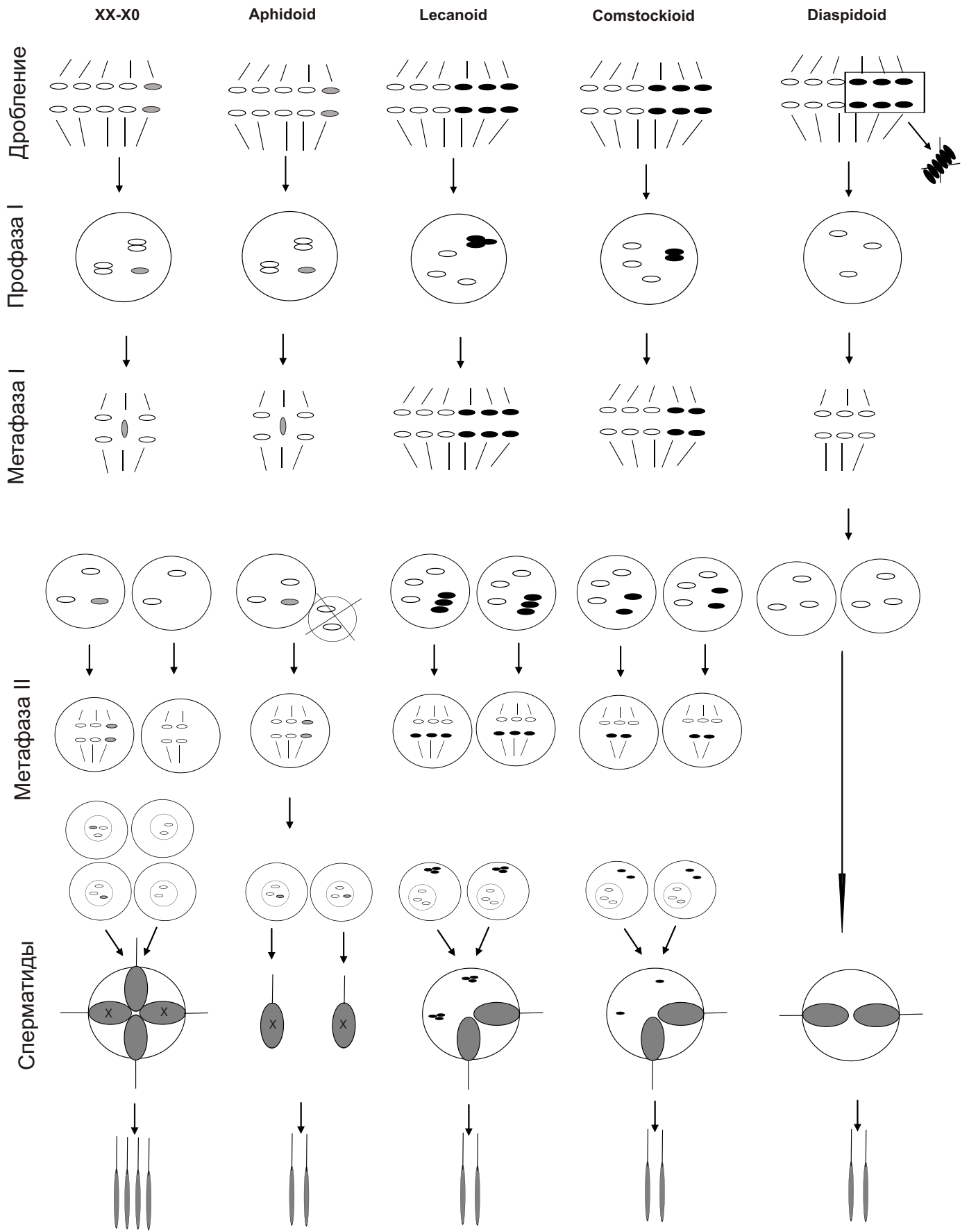
За исключением 6 изученных видов рода *Puto* (Hughes-Schrader 1944; Brown & Cleveland 1968; Gavrilov-Zimin, 2011), все остальные 128 цитогенетически изученных видов псевдококцид из других родов демонстрируют так называемую леканоидную (Lecanoid) генетическую систему с гетерохроматинизацией отцовского 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. 7), 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 гетерохроматиновую глыбку (Рис. 6e-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





**Рисунок 6.** 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 мицелы,  $7x=35$ . **i** - *Trabu-tina crassispinosa*, эмбриональная клетка,  $2n=16$ . Bar = 10  $\mu\text{m}$ .



**Рисунок 7.** Мейоз и спермиогенез у кокцид и тлей с разными генетическими системами (по: Nur, 1980; Gavrillov-Zimin et al., 2015 с изменениями).

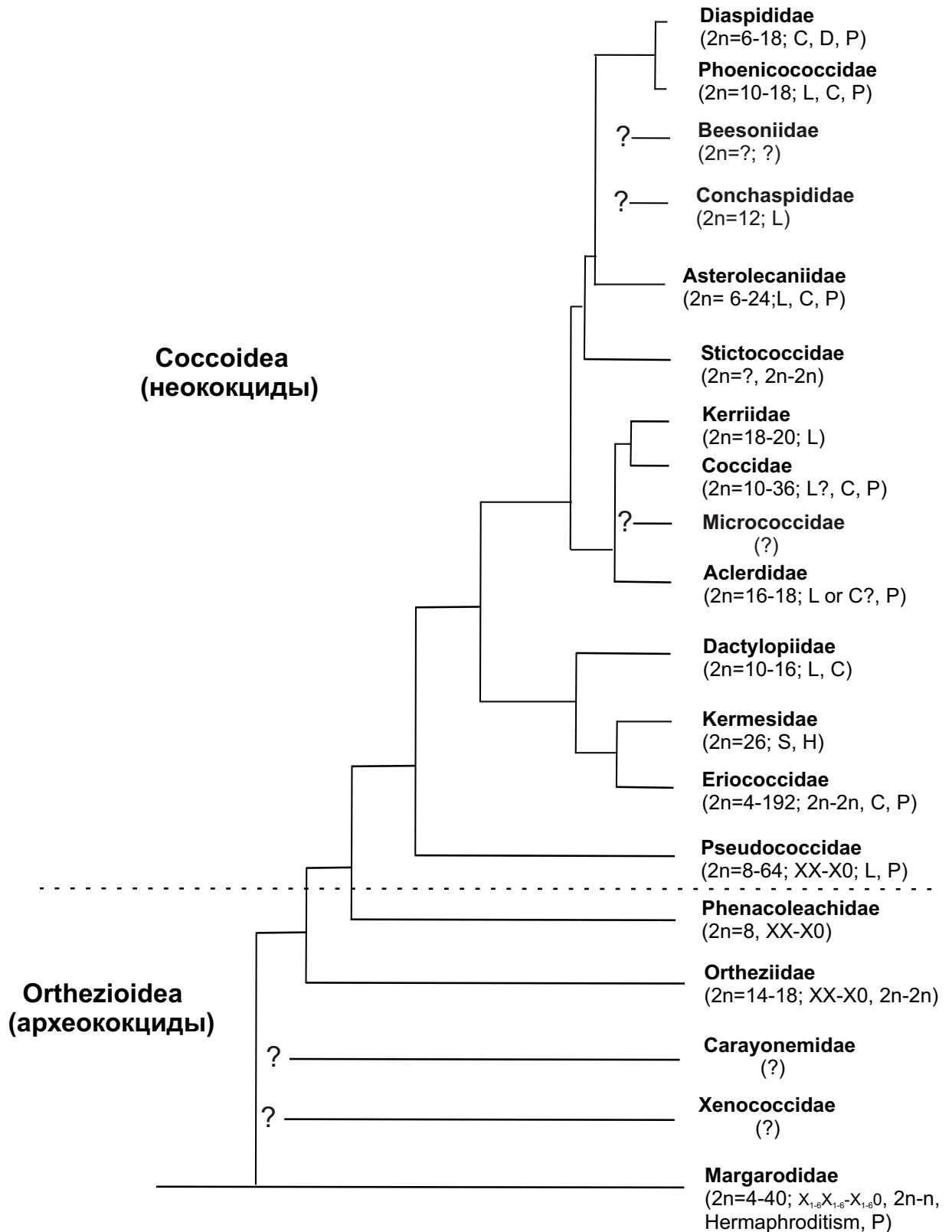
«четырёхядерных сперматид». В общей цитоплазме гигантской клетки идет формирование только двух спермиев, которые затем высвобождаются и завершают спермиогенез, а гетерохроматические ядра дегенерируют. Таким образом, самец передает потомству только геном своей матери.

В случае телитокического размножения эмбрионы с гетерохроматинизацией в теле анализируемых самок отсутствуют, и достоверно определить, на основе какой исходной генетической системы возникло партеногенетическое размножение, не удается (Nur, 1980). С другой стороны, примеры облигатной телетокии довольно редки. Чаще встречается факультативный партеногенез, связанный со специфическим образом жизни. Червецы могут образовывать на растениях плотные колонии 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 копулируют только с теми самками, которые находятся снаружи колонии. Самки же, закрытые телами соседних особей или тканями растений, 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 *Aphidococca* (кокциды+тли) ( $2n = 8, 10, 12, 18$  – см. Табл. 3) 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, чем  $2n = 20$  неизвестны пока вообще (см. цитирование соответствующих литературных источников по таксономическим группам: Gavrilov-Zimin et al., 2015). Трудно сказать, что является причиной таких сравнительно низких модальных чисел, ибо считается общепринятым, что нет прямой корреляции между количеством хромосом и сложностью организма. С другой стороны, небольшая aberrantная группа Parasita (*Mallophaga* + *Anoplura*), объединяющая пухоедов и вшей, также имеет невысокие



**Рисунок 8.** Общая филогения кокцид с данными о генетических системах и хромосомных числах (по Данциг, 1980 и Gavrilov, 2007, с дополнениями).

**Таблица 3.** Изменчивость числа хромосом в 19 семействах кокцид мировой фауны (по Gavrilov-Zimin et al., 2015).

Семейство	Число номинальных таксонов		Число изученных таксонов		Интервал изменчивости	Модальные числа
	родов	видов	родов	видов		
Ortheziidae	22	202	3	3	14-18	-
Carayonemidae	4	4	-	-	-	-
Margarodidae s.l.	77	442	20	33	4-40	4, 6
Xenococcidae	3	33	-	-	-	-
Phenacoleachiidae	1	2	1	1	8	-
Pseudococcidae	279	2281	47	129	8-64	10
Eriococcidae	91	657	18	96	4-192	18
Kermesidae	10	90	1	2	26	-
Dactylopiidae	1	10	1	7	10-16	10
Asterolecaniidae	39	393	4	4	6-24	-
Stictococcidae	3	17	-	-	-	-
Micrococcidae	2	8	-	-	-	-
Aclerdidae	5	58	1	3	16-18	-
Coccidae	171	1133	27	50	10-36	16, 18
Kerriidae	9	102	2	4	18-20	-
Beesoniidae	6	16	-	-	-	-
Conchaspidae	4	30	1	1	12	-
Phoenicococcidae s.l. (including Halimococcidae)	6	22	5	7	10-18	10
Diaspididae	405	2479	68	141	6-18	8
<b>Суммарно</b>	<b>1138</b>	<b>≈ 7980</b>	<b>199</b>	<b>482</b>	<b>4-192</b>	<b>8, 10, 18</b>

хромосомные числа –  $2n=4-24$  (Golub & Nokkala, 2009). Сравнивая эту группу с Aphidocossa и другими Paraneoptera, мы видим, что тенденция к снижению модальных чисел внутри Paraneoptera коррелирует с тенденцией потери ряда имагинальных структур или даже в целом имагинальных и последних личиночных стадий жизненного цикла, вплоть до сохранения у Aphidocossa и Parasita только 3 этапов постэмбрионального развития вместо 6, обычных для большинства Paraneoptera. Причины такой корреляции не вполне понятны.

## **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 – гетерохроматинизацию и/или элиминацию хромосом отцовского происхождения (Paternal Genome Elimination) (см. выше). Подобное, хотя и не вполне аналогичное явление известно у тлей трибы *Triumini* (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 гетерохроматинизацию 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 *Triumini* может существенно различаться в разных популяциях и часто меньше, чем число хромосом в гаплоидном наборе. У других тлей гетерохроматинизации 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

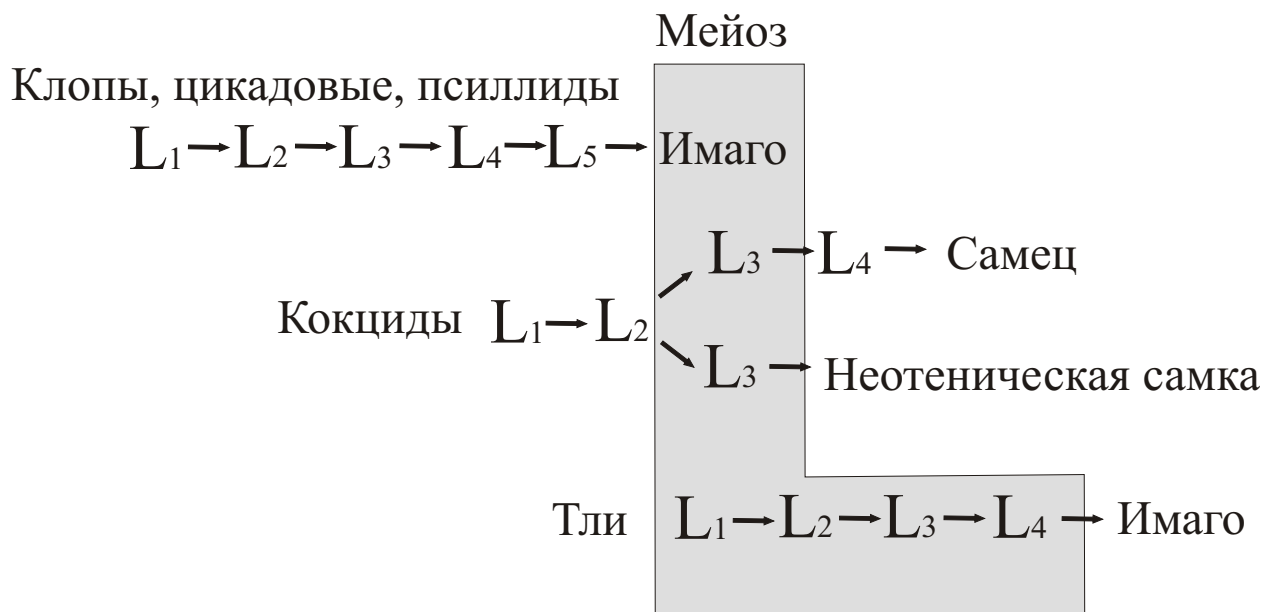
ооцитов. Все эти процессы завязаны на сложнейший циклический партеногенез тлей, останавливаться на подробностях которого здесь нет необходимости.

**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 неококцид и тлей, мужской мейоз заканчивается образованием 4 продуктов деления исходной клетки: четырех спермиев, сперматозоидов или 4 микроспор, если говорить о растениях. У большинства Aphidocossa в результате процессов гетерохроматинизации, элиминации и дегенерации хромосом или целых клеток образуется не 4, а только 2 клетки – 2 спермия, которые в дальнейшем участвуют в оплодотворении (Рис. 7).

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

В отличие от остальных Arthroidignatha, мейоз (в том числе партеногенетический) у всех изученных Aphidocossa 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:



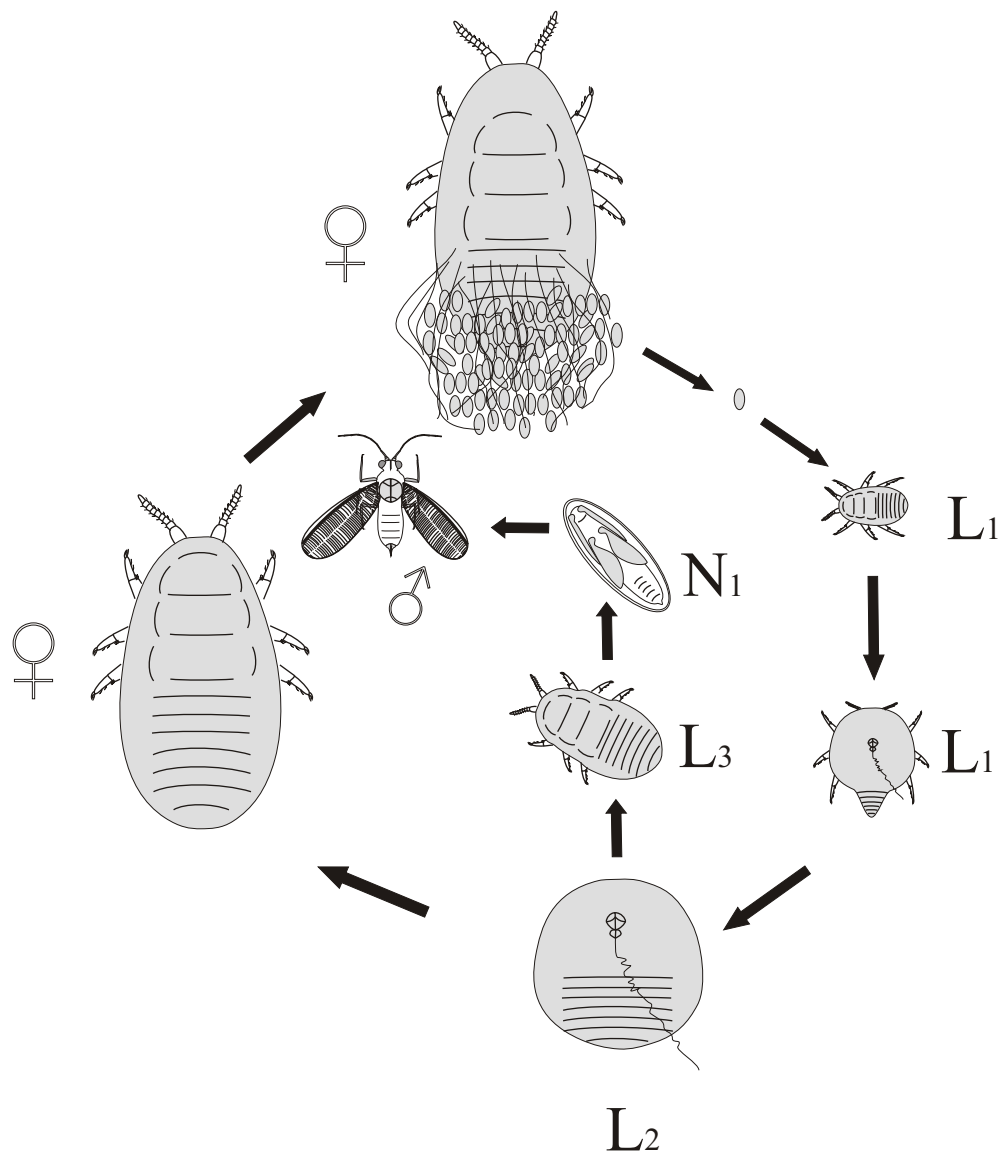
Это явление тесно связано с тотальным педогенезом тлей и тотальной неотенией кокцид.

В целом, рассмотренные цитогенетические признаки отличают *Aphidosocsa* от остальных групп насекомых *Paraneoptera* и могут быть использованы как дополнительные 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 *Aphidosocsa* 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. В этом смысле результаты нашего анализа противоречат распространенной в палеонтологической литературе (*History of insects*, 2002) гипотезе возникновения кокцид из примитивных тлей: представляется маловероятным возникновение чрезвычайно разнообразных (и во многом древних, плезиоморфных) цитогенетических механизмов кокцид из абберрантной, высокоспециализированной и унифицированной генетической системы тлей. То есть логичнее предполагать, что древние кокциды возникли по крайней мере не позднее, чем древние тли. Противоречие с палеонтологической летописью можно объяснить известной неполнотой этой хроники, а также очень ограниченным числом таксономических признаков ископаемых групп (в основном для древних *Aphidosocsa* это жилкование крыльев) и, как следствие, очень субъективным отнесением ископаемых насекомых к той или иной группе.



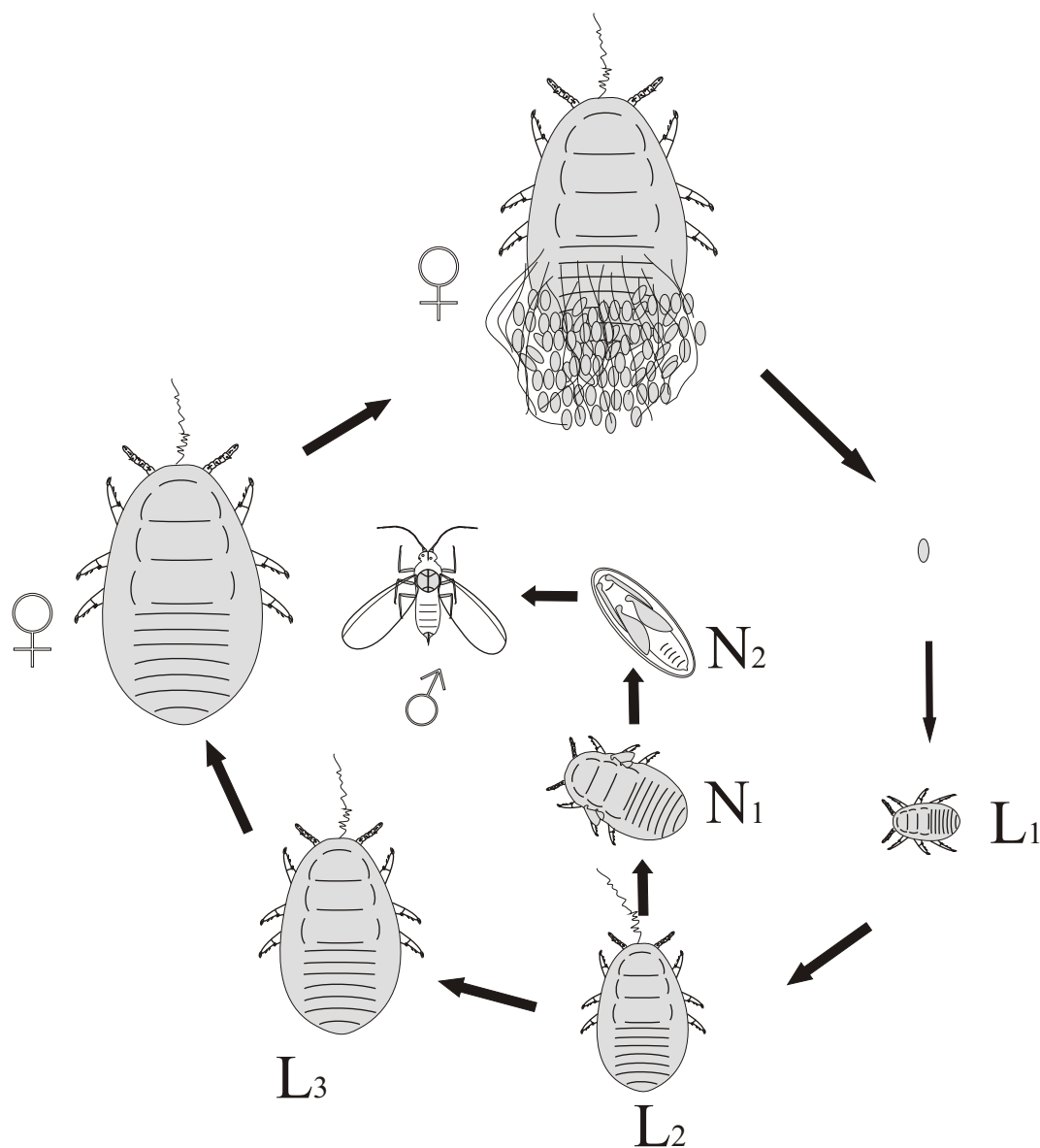
## ГЛАВА 5 ОСОБЕННОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Индивидуальное развитие мучнистых червецов, как и кокцид в целом осложнено неотенией и появлением в жизненном цикле покоящихся личиночных стадий. Как хорошо известно, онтогенез большинства хоботных насекомых характеризуется простым прямым развитием от личинки первого возраста до имаго (см., например, Захваткин, 1975). Однако у белокрылок (Aleyrodinea) и кокцид цикл развития существенно усложнен. После первой линьки у всех известных алейродид происходит замена нормально развитых ног на рудиментарные придатки и следующие три личиночные стадии совершенно неподвижны и даже лишены протоптеронов (зачатков крыльев); последняя личиночная стадия (псевдопупарий)



**Рисунок 9.** Архаичный жизненный цикл с чередованием подвижных и неподвижных стадий на примере видов рода *Matsucoccus* (Margarodidae: Xylococcinae). L - личинка N - нимфа.

способна кроме того к длительному периоду афагии. Из псевдопупариев алейродид вылетают имаго обоих полов с хорошо развитыми конечностями и крыльями. У всех известных кокцид две предимагинальных личиночных стадии в жизненном цикле самца являются покоящимися (не питаются, лишены ротового аппарата) и неподвижными (имеют несегментированные конечности). В том случае, когда такие личиночные стадии обладают протоптеронами их называют нимфами. Взрослые же самцы у всех кокцид не питаются, но подвижны, имеют развитые антенны, ноги и в большинстве случаев крылья, а также, как правило, многочисленные однолинзовые глаза в дополнение к паре личиночных глаз. В жизненном цикле самки всех кокцид имагинальная стадия выпадает (неотения) и ей соответствует бескрылая личинка третьего или четвертого возраста (неотеническая самка). Помимо этого у ряда групп археоккоцид из семейства маргародид (*Margarodidae*: *Margarodinae*, *Xylococcinae*, *Caliparrinae* (включая *Coelostomidiini* и *Cryptokermesini*) вторая и третья (если имеется) личиночные стадии самки утрачивают конечности, но активно питаются, тогда как у неотенической самки конечности восстанавливаются, а ротовые органы наоборот, исчезают (Рис. 9). Большинство остальных кокцид, включая мучнистых червецов, имеет простой цикл самки, без чередования подвижных и неподвижных стадий (Рис. 10). Борхсениус (1956) высказывал предположение, что исходный жизненный цикл кокцид был сходен с таковым у алейродид, в том смысле, что и самцы и самки кокцид исходно развивались из неподвижных личинок. Однако это предположение не сопровождалось какой-либо аргументацией и сравнительным анализом жизненных циклов различных кокцид и прочих хоботных насекомых. Противоположную гипотезу об эволюции онтогенеза кокцид сформулировала и подробно аргументировала Данциг (1980). Суть гипотезы заключалась в том, что предок кокцид имел простой жизненный цикл, сходный с таковым у цикадовых и псиллид. Затем усложнение цикла затронуло только личиночные стадии самца, тогда как самки сохранили простой цикл, но утратили имагинальную стадию в результате неотении. В рамках этого подхода появление неподвижных стадий и афагия некоторых маргародид считались тупиковыми эволюционными отклонениями. Такой же точки зрения долгое время придерживался и я, считая подход Е.М. Данциг более аргументированным. Однако в последнее время два новых исследования заставили меня изменить свое мнение об эволюции онтогенеза. Во-первых, Н.Ю. Ключе было детально изучено индивидуальное развитие нескольких видов кокцид из разных семейств (Kluge, 2010b) и открыт уникальный парадоксальный механизм трансформации ног и антенн при линьках с одного личиночного возраста на



**Рисунок 10.** Типичный жизненный цикл псевдококцид с прямым развитием самки. L - личинка  
N - нимфа.

другой (см. ниже). Во-вторых, мною был проведен детальный анализ жизненных циклов всех изученных археококцид в сочетании со сравнительным анализом их морфологии и репродуктивной биологии (Gavrilov-Zimin, 2017d, in press). И то и другое исследование указывают на то, что усложненный жизненный цикл обоих полов был исходным для всех кокцид. Рассмотрим соответствующую доказательную базу.

1) Согласно сравнительно-морфологическим данным древнейшей группой кокцид в современной фауне являются представители рода *Matsucoccus* Cockerell, 1909 (Рис. 11) и близких к нему родов из подсемейства *Xylococcinae* (сем. *Margarodidae*). Об этом свидетельствует сохранение таких плезиоморфий, как

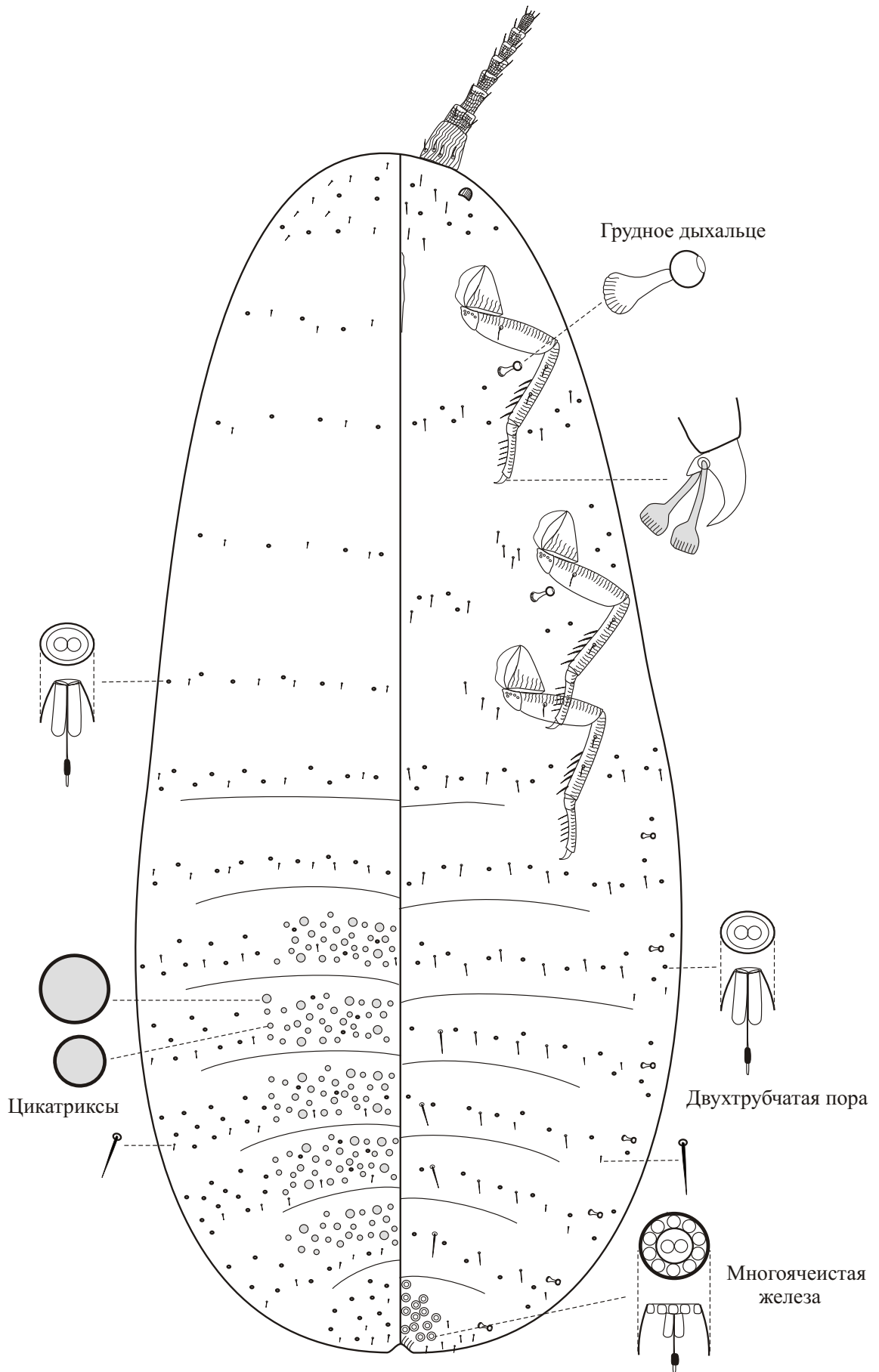


Рисунок 11. Морфология самки древнейших кокцид из рода *Matsucoccus* (Margarodidae: Xylococcinae).

наличие двухчлениковой лапки, рудимент второго коготка, одинаковое строение грудных и брюшных дыхалец, сильная дифференцированность члеников усиков, слабое развитие волосяного покрова (малочисленные щетинки и отсутствие шипов), слабое развитие воскоотделяющей системы, примитивный анальный аппарат (простое анальное отверстие), сильно развитые многофасеточные глаза взрослых самцов и др. При этом именно для *Matsucoccus* Cockerell, 1909 и прочих Xylococcinae характерен сложный жизненный цикл обоих полов с чередованием подвижных и неподвижных стадий, причем у *Matsucoccus* имеется всего две личиночных стадии самки.

2) Самки *Matsucoccus* демонстрируют наиболее архаичное строение половой системы среди всех изученных кокцид (Szklarzevicz et al., 2014): у них сохраняется трубчатое строение овариол с несколькими последовательно развивающимися ооцитами в каждом вителлярии.

3) Палеонтологические данные также свидетельствуют о появлении на исторической арене *Matsucoccus* и близких к нему (ныне полностью вымерших) родов ранее всех остальных кокцид (Foldi, 2004).

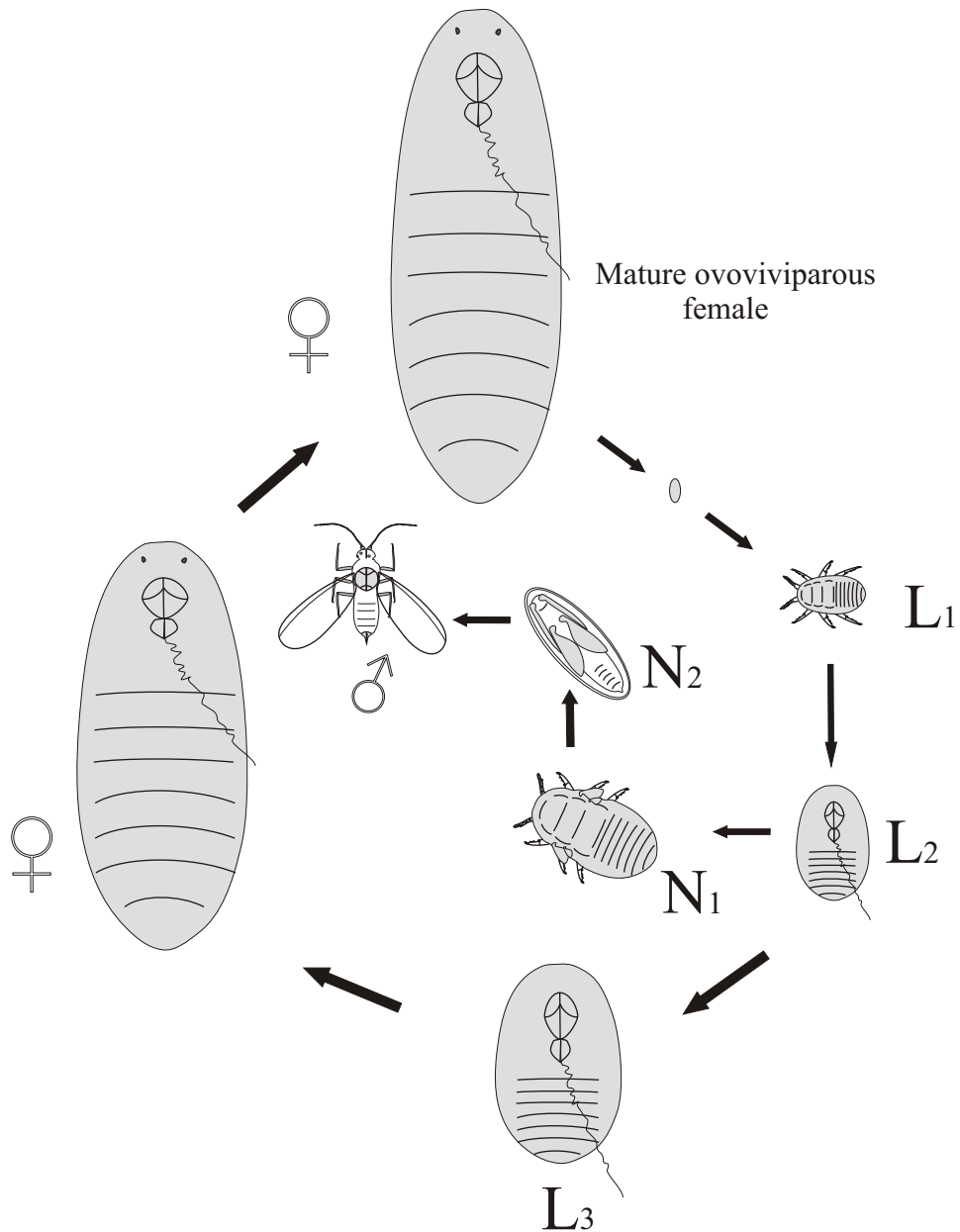
4) Изученные Клюге (Kluge, 2010b) три вида кокцид из трех разных семейств, Ortheziidae, Margarodidae (Monophlebinae) и Coccidae, не имеют покоящихся безногих стадий в жизненном цикле самки, но при этом характеризуются уникальным процессом трансформации антенн и ног при линьке с одной стадии жизненного цикла на другую. Внутренние ткани каждого придатка, включая мышцы, перед началом линьки разрушаются, а затем формируются заново. Это явление наблюдается при всех линьках в жизненном цикле самки и при двух первых линьках в жизненном цикле самца. При этом последующие линьки (нимфа 1—нимфа 2 и нимфа 2—взрослый самец) проходят без дегенерации, как у и большинства насекомых. Объяснить такой аномальный метаморфоз можно только тем, что прямой жизненный цикл самки, наблюдающийся ныне у неоккокцид и «продвинутых» археоккокцид эволюционно вторичен и возник из сложного исходного цикла, при котором дегенерация конечностей была не только внутренней (гистологической), но и внешней (безногие неподвижные стадии). К сожалению, малое число видов, изученных в работе Н.Ю. Клюге (Kluge, 2010) пока не позволяет составить целостную картину разнообразия личиных процессов у кокцид, в отличие от сравнительно ясной общей картины жизненных циклов, известных для тысяч видов из всех кокцидных семейств. В частности, в указанной работе Kluge (2010b) был изучен лишь один вид мучнистых червецов, *Pseudococcus viburni* (Signoret, 1875); этот вид обладает

развитыми конечностями на всех стадиях жизненного цикла обоих полов и у него нет внутренней дегенерации и трансформации тканей ног и антенн при линьках, что, вероятно, свидетельствует об эволюционной возможности не только внешнего, но и внутреннего (гистологического) восстановления прямого жизненного цикла.

Прояснение эволюции онтогенеза позволяет более аргументированно подойти к вопросу о происхождении мучнистых червецов и всей неоккокцидной филогенетической линии. Помимо многочисленных соображений морфологического и сравнительно-анатомического характера (рассматриваемых в главе 6) вторично простой жизненный цикл самки псевдококцид и фенаколичий не позволяет сближать их с ксилококцидами, как, например, это делает Ходсон (Hodgson, 2013) на основании редуцированных (явно конвергентных, И.Г.) признаков единичных, изученных им самцов. Наоборот, все имеющиеся хорошо изученные (на обширном материале) признаки свидетельствуют о близости (и вероятном происхождении) неоккокцид и фенаколичий от монофлебин, наиболее эволюционно продвинутого подсемейства сем. Margarodidae). Таким образом, простой (без чередования подвижных и неподвижных стадий) жизненный цикл самки мучнистых червецов следует считать плезиоморфией, унаследованной от предковой группы.

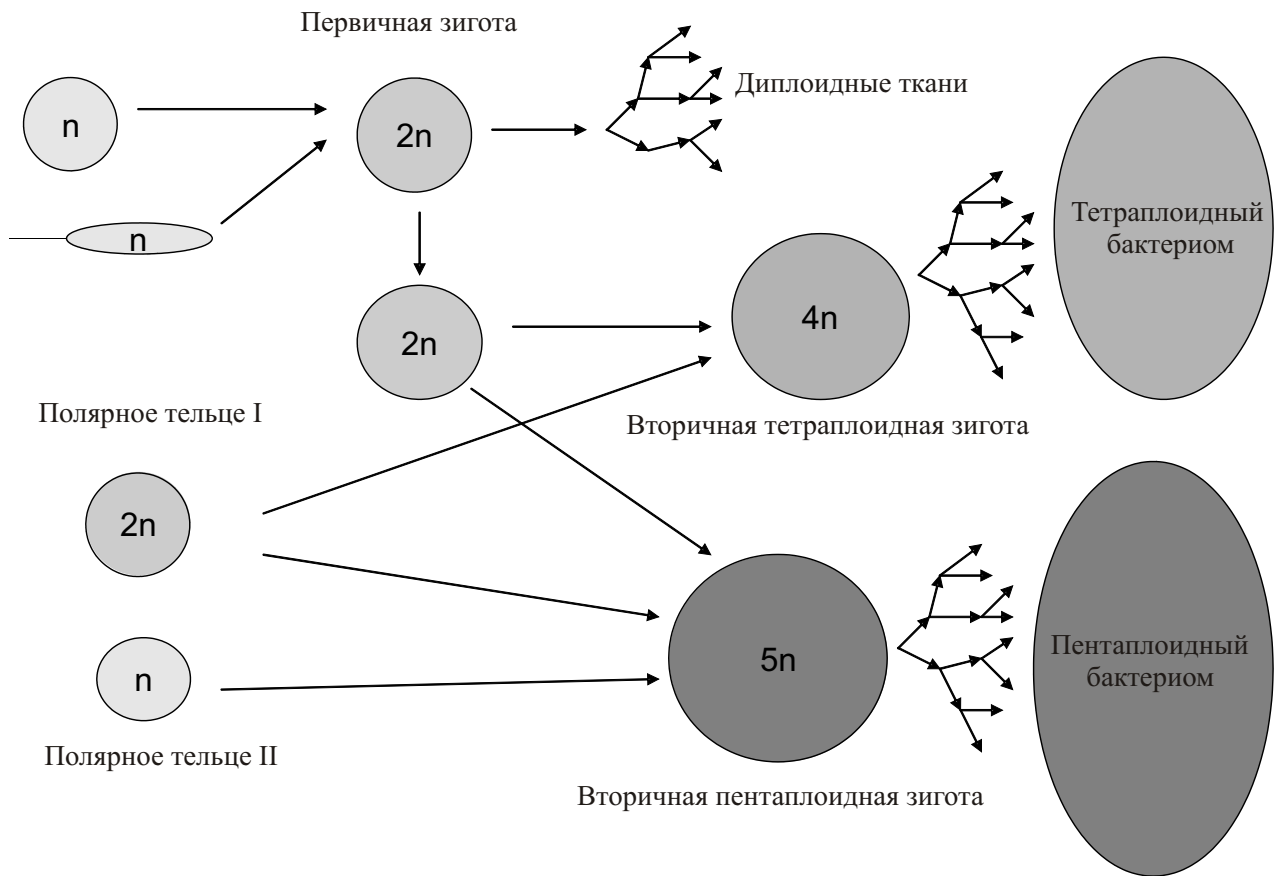
Любопытно отметить, что у безногих мучнистых червецов группы рода *Antonina* и в ряде других семейств неоккокцид (*Diaspididae*, *Aclerdidae*, *Asterolecaniidae*, *Kerriidae*, у многих родов *Coccidae* и *Eriococcidae* и др.) вторичная утрата конечностей самок не сопровождается чередованием подвижных/неподвижных стадий и афагией самок. В этих случаях конечности утрачиваются или сильно редуцируются после первой или последующих линек и уже не восстанавливаются у имаго самки, тогда как у самца восстановление конечностей происходит после второй линьки (Рис. 12).

Интересной особенностью псевдококцид является крайне своеобразный характер начальных этапов эмбрионального развития, так называемое «двухзиготное развитие», сходное с двойным оплодотворением цветковых растений (Schrader, 1923; Walczuch, 1932; Hughes-Schrader, 1948; Tremblay & Caltagirone, 1973; Nur, 1977; Normark, 2001). Каждая особь исходно образуется не из одной, а из двух клеток, имеющих разную геномную конституцию (Рис. 13). Одна из этих клеток – нормальная зигота; она возникает в результате слияния яйцеклетки со сперматозоидом и дает начало большинству тканей и органов, которые диплоидны. Другая клетка является полиплоидной (чаще пентаплоидной) вторичной зиготой; она образуется в результате слияния ядра дробления первичной зиготы ( $2n$ ) с первым ( $2n$ ) и вторым ( $n$ )



**Рисунок 12.** Жизненный цикл псевдококцид группы рода *Antonina*. L - личинка N - нимфа.

полярными тельцами. Таким образом, в этой пентаплоидной клетке один гаплоидный набор хромосом имеет отцовское происхождение, а четыре других – материнское. Вторичная зигота дробится и дает начало специализированному соматическому органу – бактериому, содержащему внутриклеточных эндосимбионтов (бактерий), которые участвуют в сложных процессах усвоения кокцидами бедных белком растительных соков. Следовательно, мучнистые червецы являются генетическими химерами, у которых один орган (бактериом) отличается от других частей тела генетической конституцией. Среди всех живых организмов такое эмбриональное развитие известно только у псевдококцид и неблизкородственного им семейства Diaspididae (щитовки). Однако число видов, на примере которых было установлено



**Рисунок 13.** Двухзиготное развитие кокцид.

двухзиготное развитие, пока крайне мало, в частности, среди псевдококцид это лишь три вида из рода *Pseudococcus* и по одному виду из родов *Niraecoccus* и *Trionymus* (см. цитированные выше работы). В несколько двусмысленной манере на двухзиготное развитие у *Heliococcus*, *Coccidohystrich*, «*Ripersia*», *Eumyrmococcus* и *Ceroputo* указывает П. Бухнер (Buchner, 1965, с. 263), однако не ясно, о скольких и каких именно видах этих родов идет речь. Особый вариант двухзиготного развития указывается Бухнером (Buchner, 1965) для нескольких изученных им видов рода *Puto*: здесь целый материнский бактериоцит проникает в развивающееся яйцо и сливается с одной из клеткой желтка, образуя полиплоидное ядро, дающее начало дочернему бактериому.

Собственно эмбриология мучнистых червецов до настоящего времени изучена весьма слабо и ограничена работами П. Бухнера по эмбриогенезу бактериома отдельных видов псевдококцид из родов *Puto*, *Rastrococcus*, *Heliococcus*, *Phenacoccus*, *Coccidohystrich*, «*Ripersia*», *Pseudococcus*, *Eumyrmococcus*, *Hippeococcus* (см. раздел по псевдококцидам в обобщающей монографии: Buchner, 1965). Нас

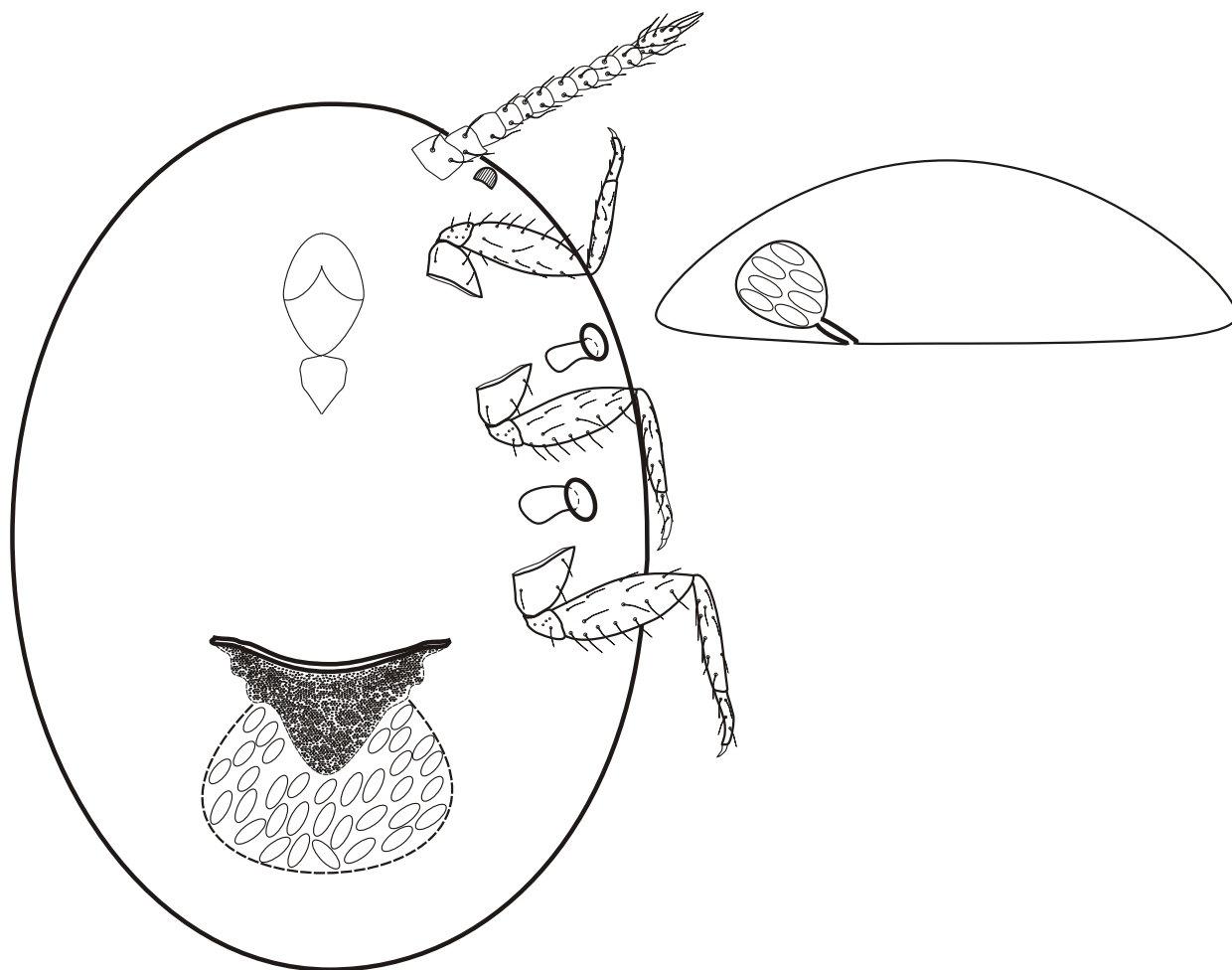


же в нашей работе интересовал, прежде всего, вопрос о распространенности живорождения и яйцеживорождения у кокцид в связи с относительной легкостью выявления яйцеживородящих видов как в свежесобранных спиртовых коллекциях, так и в обширном препарированном материале музейных коллекций и возможностью привлечения онтогенетических признаков для целей систематики группы. Среди мучнистых червецов, по нашим данным (Трапезникова, Гаврилов, 2008; Гаврилов, 2009 и неопублик.), нет видов с истинным плацентарным 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 яйцеживорождение, 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 яйцеживорождение).

К настоящему времени нами выявлено более 500 видов облигатно яйцеживородящих 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 яйцеживородящих видов и родов существенно увеличится. Во многих случаях полное облигатное яйцеживорождение 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 яйцеживородящие виды. По-видимому, полностью облигатно яйцеживородящей является группа рода *Allomyrmosoccus* (= триба Allomyrmosocini), 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 яйцеживородящие виды, а также виды с неполным факультативным яйцеживорождением. Учитывая широкую распространенность яйцеживорождения, обязательное начало дробления эмбриона внутри тела матери у всех изученных видов псевдококцид, полное облигатное яйцеживорождение во всех примитивных родах, а также у предполагаемой, предковой для псевдококцид группы – семейства Phenacoleachiidae, можно с уверенностью говорить о плезиоморфности (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 относительно 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. К настоящему времени среди археоккокцид неполное факультативное яйцеживорождение обнаружено мною у представителей родов *Matsucoccus* и *Steingelia* (Margarodidae: Xylococcinae), то-есть у древнейших групп кокцид, а облигатное полное яйцеживорождение только у ряда видов обширного рода *Icerya* (Margarodidae: Monophlebinae). Кроме того предположительно яйцеживородящими являются представители небольшого абберрантного семейства Carayonemidae (см.



**Рисунок 14.** Марзупий у *Etropera papuensis* Bhatti et Gullan, 1990 (Margarodidae), Новая Гвинея.

Kozar, Konczne Benedicty, 2000).

С другой стороны, интересной и уникальной особенностью ряда родов монофлебин (*Aspidoproctus*, *Etropera*, *Gigantococcus*, *Icerya*, *Steatococcus*, *Labioproctus*, *Misracoccus*, *Pseudaspidoproctus*) является наличие марзупия – брюшной кутикулярной сумки, в которую откладываются развивающиеся яйца (Рис. 14). Фактически, марзупий представляет собой расширенное продолжение яйцевода и в этом смысле развитие яиц в марзупии можно считать примером яйцеживорождения. Более того, у специально изученных мною на этот предмет марзупиальных видов из родов *Icerya* и *Steatococcus*, поступающие из яйцевода яйца уже находятся на поздних стадиях эмбриогенеза и лишь созревают в марзупии до выхода личинок. Если принять брюшное устье мучнистых червецов (см. главу Морфология) за рудимент марзупия, то происхождение облигатно яйцеживородящих древних мучнистых червецов и фенаколичей от яйцеживородящих марзупиальных монофлебин представляется вполне логичным. Помимо монофлебин своеобразным псевдомарзупием обладают представители эндемичной австралозийской трибы

Callipappini (Margarodidae: Callipappinae) – виды родов *Callipappus* и *Platycoelostoma*. Псевдомарзупий у этих видов образуется не за счет впячивания брюшной стенки тела (как у монофлебидов), а за счет телескопической инвагинации нескольких задних сегментов брюшка целиком. Судя по косвенным данным, сообщаемым в статье Gullan & Brookes (1998), яйца поступающие в такой псевдомарзупий из яйцевода уже находятся на определенных стадиях дробления.

Рассматривая проблему живорождения в более широком эволюционном плане, нужно отметить, что среди Paraneoptera живородящие и яйцеживородящие виды известны у сенокосов (Psocoptera) в семействах Archipsocidae и Trogiidae (Fernando, 1935; Jentsch, 1936), у клопов (Heteroptera) в семействах Polycetenidae, Cimicidae, Anthocoridae, Plokiophilidae, Microphysidae, Aradidae и Lygaeidae (Hagan, 1951; Carayon, 1961 и др. авторы), у трубкохвостых трипсов (Thysanoptera) семейства Phlaeothripidae, в большинстве семейств кокцид (Homoptera: Coccinea) (Hagan, 1951; Трапезникова, Гаврилов, 2008; Гаврилов, 2009 и неопубликованные данные) и тлей (Homoptera: Aphidinea) (Uichanco, 1924; Hille Ris Lambers, 1950 и мн. др. авторы). При этом важно, что у подавляющего большинства сенокосов и клопов (а это десятки тысяч видов) имеет место нормальная откладка неразвитых яиц до начала их дробления, то же самое можно сказать про огромный по числу видов таксон Cicadinea (цикадовые), для которого неизвестно ни одного примера яйцеживорождения; полностью отсутствует яйцеживорождение также и у псиллид, алейродид, пухоедов, вшей. У кокцид часть семейств и родов облигатно яйцеживородящи, а остальные характеризуются неполным факультативным яйцеживорождением или (редко) нормальной яйцекладкой и только лишь у тлей подавляющее большинство видов (то-есть все тли за исключением Адельгид и Филлоксер) характеризуются живорождением или яйцеживорождением.

Крайняя бессистемность распространения живорождения как среди рассматриваемых Paraneoptera, так и у животных в целом, вне всякого сомнения, указывает на многократное и совершенно независимое возникновение такого модуса репродуктивной биологии в ходе эволюции. На этом сходятся, пожалуй, все исследователи, кто хоть в малой степени вникал в эту проблему. Во всем остальном, и прежде всего в отношении причин возникновения живорождения мнений почти столько же, сколько пишущих на эту тему авторов. Наиболее распространены со времен еще средневековых биологов и живы по сей день упрощенные взгляды о прямой связи живорождения с теми или иными экологическими факторами среды. Так, одни авторы считают, что живорождение связано с холодной средой обитания,

другие, что с жаркой, третьи, что с тем или иным режимом питания или даже просто с обильным питанием, четвертые, что с малоподвижным образом жизни и так далее (см., например, обсуждение у Hagan, 1951 и Батыгиной с соавт., 2006). В студенческих учебниках (см. например, Пианка, 1981) иногда встречается также применение к живородящим и яйцекладущим видам экологических терминов “r” и “K” стратегий. Очевидно, это связано с попытками представить живородящие виды более быстро или медленно размножающимися в сравнении с яйцекладущими или же с предполагаемой лучшей выживаемостью потомства при живорождении. Однако подобный подход не согласуется с тем фактом, что в любой группе животных есть и быстро и медленно размножающиеся виды, как с одним, так с многими поколениями в году и все это не зависит напрямую от стадии развития зародыша, на которой откладывается яйцо или зрелая личинка. Например, в бореальной зоне Палеарктики как живородящие, так и условно яйцекладущие виды кокцид имеют лишь одно поколение в году, а высокой численности в локальных популяциях могут достигать как те, так и другие.

Более обоснованными и разработанными являются взгляды о том, что живорождение означает эволюционный прогресс, дает конкурентные преимущества той группе, в которой оно возникает (Hagan, 1951). Этот подход, на мой взгляд, во многом обусловлен историческими особенностями развития биологии, а именно тем, что изученность позвоночных животных и особенно млекопитающих (которые демонстрируют самый известный пример живорождения) на всех этапах была существенно выше, нежели изученность других групп. В этой связи складывалось мнение о том, что если млекопитающие стоят на вершине «эволюционной лестницы» позвоночных и обладают целым рядом прогрессивных новоприобретений, то и все их признаки суть прогрессивные, обеспечивающие эволюционное преимущество. Но не надо забывать при этом, что млекопитающие – это молодая и очень маленькая по числу видов (около 5500) группа, даже в сравнении с другими хордовыми, коих известно десятки тысяч видов и почти все они яйцекладущие. Если же в целом приблизительно оценить общее число живородящих видов животных, то это, очевидно, составит лишь нескольких процентов от более чем миллиона всех описанных на планете видов Animalia.

В этой связи при рассмотрении вопроса об эволюционном прогрессе группы в качестве решающих аргументов мною принимается общее число видов, разнообразие заполненных группой экологических ниш, морфо-анатомическая дифференцированность. Живородящие же группы (а это, как правило, отдельные

рода, реже семейства и, очень редко, таксоны более высоких рангов) как среди насекомых, так и среди животных в целом характеризуются относительно небольшим числом видов и, как правило (за редким исключением), однообразной морфологией и внутренним строением. Исходя из этого, я считаю, что переход к живорождению сам по себе невыгоден с эволюционной точки зрения, так как сопровождается снижением числа потомков, а следовательно и сокращением возможностей для естественного отбора и неизбежным при этом снижением разнообразия во всех отношениях. Отмечу к тому же, что сокращение числа потомков при живорождении отнюдь не подразумевает однозначно бóльшую выживаемость этого потомства ни в относительном, ни тем более в абсолютном выражении в сравнении с ближайшими яйцекладущими группами. Я склонен рассматривать переход к яйцеживорождению и последовательно к живорождению как реализацию запасного пути эволюционного развития, актуального лишь в тех случаях, когда по разным причинам откладка яиц становится невозможной или плохо совместимой с новоприобретенными в ходе эволюции морфо-анатомическими особенностями. Эти новоприобретения в разных группах могут быть, разумеется, самыми разными; общее у них лишь то, что они побочно нарушают нормальное функционирование доставшейся от предков репродуктивной системы. Наиболее распространенными причинами перехода к живорождению мне представляются различные варианты педогенеза и неотении, при которых размножающаяся личинка оказывается лишенной имагинальных структур, ответственных за быстрое прохождение яиц по половым путям и их откладку во внешнюю среду. Это же касается и несвязанных с педогенезом простых утрат и преобразований структур, определяющих характер репродуктивной системы. Среди гемиптероидных насекомых это прослеживается особенно наглядно. Так, целиком педогенетической/неотенической является филогенетическая ветвь кокциды-тли, явные черты ларвализации имеют живородящие клопы и сеноеды. Живородящие трипсы все сосредоточены в подотряде Tubulifera, характеризующемся утратой яйцеклада, тогда как во втором подотряде трипсов, Terebrantia, живородящих и яйцеживородящих видов вроде бы не обнаружено (Nagan, 1951).

Важными и распространенными предпосылками к закреплению живорождения являются, по-видимому, партеногенез и (или) изменение места оплодотворения — с эктодермальных частей половой системы на глубинные, мезодермальные, вплоть до внутривителлярного оплодотворения, на что ранее уже указывали некоторые ученые (см., например, Nagan, 1951; Carayon, 1961). Действительно, начать развиваться внутри тела матери яйцо может лишь после того, как оно будет оплодотворено или в

том случае, если оплодотворение не требуется вовсе. И если это развитие начинается уже в овариолах, то даже при обычной скорости прохождения яйца по половым путям оно до откладки успеет пройти ряд стадий эмбрионального развития, что собственно говоря, и имеет место в случае многочисленных примеров так называемого факультативного яйцеживорождения. Рискну высказать даже предположение о том, что эволюционная сущность всех многочисленных и чрезвычайно разнообразных структур, называемых сперматеками и семяприемниками, возможно, заключается в том, чтобы привязать оплодотворение к определенной фиксированной части полового протока, обычно непосредственно прилегающей к половому отверстию и не допустить, таким образом, преждевременного оплодотворения в глубинных отделах гонад и скатывания группы на «рельсы» живорождения со всеми его возможными минусами. Конечно, подобная постановка вопроса требует детального сравнительно-анатомического исследования в каждом конкретном таксоне.

Для некоторых групп, которые объединяют в себе близкие живородящие и яйцекладущие виды, целесообразно, на мой взгляд, ясно различать первичное и вторичное яйцеживорождение, основываясь на имеющихся представлениях об эволюции этих групп. Так, для кокцид, и в частности для мучнистых червецов, первичное яйцеживорождение (и вероятное плацентарное живорождение у *Stictococcidae*) характеризуется облигатным и полным прохождением всего эмбрионального развития личинки первого возраста внутри тела матери, характеризует целые семейства или целиком рода и трибы внутри древних семейств кокцид и, вероятно, связано с педогенетическим и неотеническим происхождением кокцид в целом от общего с тлями предкового таксона. Эти две ближайшие друг к другу группы вообще представляют собой исключительно удобный пример для сравнительного анализа живорождения. Обе они вышли из некоего общего корня в начале мезозоя, обе с самого начала пошли по пути педогенеза, причем в случае кокцид с полным выпадением имагинальной стадии развития у самок, а в случае тлей с факультативным присутствием имагинальных стадий в жизненном цикле. Однако в дальнейшем эволюция репродуктивной сферы этих групп пошла разными путями. В отличие от тлей, у кокцид сформировались разнообразнейшие уникально «кокцидные», механизмы защиты откладываемых яиц, что, очевидно, и позволило большинству родов кокцид частично вернуть пострадавшую в результате неотении репродуктивную сферу в обычное русло откладки большого количества яиц. И результат этого – несопоставимо большее морфо-анатомическое разнообразие кокцид в сравнении с тлями, гораздо более широкое их географическое

распространение и вариабильность занимаемых экологических ниш и все это за тот же самый исторический период.

Термин же вторичное яйцеживорождение можно применить к тем случаям, когда отклонения от обычной откладки яиц носят во многом факультативный характер, демонстрируют варьирование стадии развития эмбриона на момент откладки яйца, характеризуют лишь отдельные виды и небольшие рода внутри вторично яйцекладущих групп и связано со случайными микроэволюционными событиями, чаще всего с утратой воскоотделяющих структур, ответственных за построение воскового яйцевого мешка, ибо физиологически откладка яиц у кокцид привязана к определенной стадии формирования восковых покровов. Случайные же мутации, связанные с утратой или сокращением числа воскоотделяющих желез на теле кокцид – весьма обычное явление, легко выявляемое при анализе изменчивости достаточно большой выборки особей практически по любому виду. При таких случайных событиях выглядит вполне понятной и имеющая место случайность, спорадичность присутствия факультативно яйцеживородящих видов в разных семействах и родах.



## ГЛАВА 6 КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

### 6.1. Таксономическое положение псевдококцид и номенклатура высших таксонов

Существует ряд классификаций, предлагавшихся разными авторами для кокцид и родственных групп гемиптероидных насекомых (см., например, обзоры Brožek et al., 2003; Forero, 2008; Kluge, 2010a, b), а также множество различных названий, использовавшихся для одних и тех же таксонов. Старейшим нетипифицированным названием для всех кокцид, вероятно, является *Gallinsecta* De Geer, 1776 (Kluge, 2000, 2010a, b). Однако вместо этого названия (и нескольких других старых нетипифицированных имен) в кокцидологии на протяжении всей ее истории преобладали типифицированные имена: *Coccidae*, *Coccoptera*, *Coccoidea*, *Coccomorpha*, *Coccinea*, *Coccina* и т.п. Мы рассматриваем кокцид и родственные группы хоботных насекомых в качестве подотрядов отряда *Homoptera* и используем окончание “*inea*” для образования соответствующих имен подотрядов: *Aphidinea*, *Coccinea*, *Aleyrodinea*, *Psyllinea*, *Cicadinea* следуя Пессону (Pesson, 1951) и кокцидологической традиции (см. работы Е.М. Данциг, Я. Котеи, Ф. Козара, Е. Подзядло, Р.В. Яценко, И.А. Гаврилова-Зимины и др.). Международный Кодекс Зоологической Номенклатуры (далее просто Кодекс) не регулирует названия таксонов более высокого ранга, нежели группа семейства и в этой связи мы следуем принципу, предложенному Родендорфом (1977) и рассматриваем имена подотрядов, также как и имена группы семейства, со своей собственной координацией.

Вероятно, было бы удобнее принять стандартизированные и типифицированные названия для всех высших таксонов животных, как это уже сделано для насекомых в палеонтологической литературе (например, *History of Insects*, 2002) или для всех растений. В этом случае все хоботные насекомые покрываются названием *Cimicidea* Laicharting, 1781. Однако ввиду многочисленных споров о будущей судьбе Кодекса мы пока воздерживаемся от типификации имен таксонов более высокого ранга, нежели подотряд.

Название *Hemiptera* Linnaeus, 1758, часто используемое (зачастую под давлением редакторов журналов!) в кокцидологической литературе как название отряда, объединяющего все группы хоботных насекомых, не принимается нами в этом смысле по следующим причинам: 1) это название было предложено К. Линнеем для таксона, который объединяет хоботных насекомых и трипсов; то

есть оно является старшим синонимом названия *Condylognatha* Börner, 1904; 2) в течение многих лет и до сих пор это название использовалось разными авторами только для клопов (*Heteroptera*); 3) существует как минимум два самостоятельных отряда (*Heteroptera* и *Homoptera*), принимаемых рядом современных авторов внутри “отряда *Hemiptera*”, используемого другими авторами. Сходная проблема связана и с другим хорошо известным и часто используемым названием *Rhynchota* Burmeister, 1835, которое изначально было предложено для таксона, объединяющего хоботных насекомых и вшей (*Siphunculata*). Более того, это название является младшим омонимом *Rhynchota* Billberg, 1820 (= *Aphaniptera* Kirby et Spence, 1815, блохи) (Kluge, 2010a). В этой ситуации старейшим однозначным названием, предложенным для хоботных насекомых (и только для них!), является *Arthroideognatha* Spinola, 1850 (Kluge, 2000, 2010a, b). Хотя это название не использовалось в энтомологической литературе в течение многих лет, мы считаем целесообразным его возрождение в связи с указанной выше путаницей вокруг названий *Hemiptera* и *Rhynchota*.

Что касается хорошо известного и часто используемого названия *Homoptera* Latreille, 1810, мы не видим достаточных оснований отвергать его (как это делают кладисты). Это название исходно покрывало всех хоботных насекомых за исключением клопов, но с добавлением трипсов. Однако все последующие (за Латрейлем) авторы использовали это название в его современном смысле, то есть без трипсов. Предположение о парафилии *Homoptera* auct. (см. для обзора, например, von Dohlen & Moran, 1995 или Gullan, 1999) является эволюционной гипотезой, которая оперирует одними фактами, но не рассматривает другие. Согласно кладистической точке зрения проблема заключается в противопоставлении синапоморфий таксона *Hemelytrata* Fallén, 1829 (*Cicadinea*+*Coleorrhyncha*+*Heteroptera*) и синапоморфий *Homoptera*. Некоторые авторы (например Gullan, 1999) утверждают даже, что *Homoptera* могут быть охарактеризованы лишь плезиоморфными признаками. Действительно, нелегко найти надежно подтвержденные синапоморфии у такой громадной и разнообразной группы как *Homoptera*. Однако такими признаками могут быть признаны, например, структура сцепного аппарата крыльев, наличие полей восковых желез и фильтрационной камеры пищеварительного тракта, а также способность к выделению медвяной росы (Lambdin, 2001; D’Urso, 2002; Gavrillov-Zimin & Danzig, 2012). Мы не считаем возможным игнорировать эти признаки и апеллировать лишь к синапоморфиям *Hemelytrata* (см. анализ этих синапоморфий, например, у Емельянова, 1987) или же принимать на веру непроверяемые и противоречивые данные молекулярных кладограмм, основанных к тому же на

ничтожном количестве случайно собранных видов (например Campbell et al., 1995; von Dohlen & Moran, 1995; Song et al., 2012 и др.; см. также наши комментарии ниже в главе 6.2., параграф «Молекулярные кладограммы»). Детальный исторический обзор различных филогенетических реконструкций, предлагавшихся для хоботных насекомых можно найти в работах: Brožek et al. (2003) и Forero (2008). В любом случае, независимо от того, подтвердят ли дальнейшие исследования парафилию Homoptera или нет, эти результаты сами по себе не могут быть достаточной причиной для отказа от этого названия. Кладистический тезис о неприятии парафилетических таксонов не основан на каких-либо биологических «противопоказаниях», а представляет собой волюнтаристское решение. Нет оснований полагать, что виды в парафилетических таксонах менее родственны друг другу, чем в голофилетических таксонах. Это главное концептуальное различие между кладистической (в ее исходном смысле, по В. Хеннигу) и эволюционной систематикой обсуждалось в литературе многократно (см., например, Simpson (1961); Mayr (1974); Mayr & Ashlock (1991); Gorochoy (2001); Kerzhner & Danzig (2001); Hołyński (2005); Rasnitsyn (2010) и другие) и было особенно наглядно сформулировано Холинским (2005): “... парафилетические таксоны не существуют; почему нет? – потому что, то что является парафилетическим, не может быть таксоном; почему? – конечно потому, что ни один таксон не может быть предковым для другого таксона... Возможно это хорошая философия, но вряд ли это можно назвать хорошей биологией ...”. Кроме того, парафилия таксона может зависеть и от субъективной оценки его границ. Например, если мы включаем вымершие предковые группы хоботных насекомых (в частности, Archescytinoidea) в Homoptera, то последний таксон становится парафилетическим, так как в этом случае от него предположительно происходят клопы. Наоборот, если мы включаем Archescytinoidea в Hemelytrata (цикадовые+колеоринхи+клопы), то этот таксон будет парафилетическим. Фактические данные о появлении различных групп Arthroidignatha в палеонтологической летописи приведены, например, на схеме Щербакова и Попова (History of insects, 2002, с. 146).

Что касается часто используемого названия Sterno(r)rhynch(i)(a) (= Coccinea+Aphidinea+ Aleyrodinea+Psyllinea), то синапоморфии этого таксона не вполне очевидны. Например, согласно уже упомянутой выше схеме Щербакова и Попова (l.c.) Sternorhynchi, вообще полифилетичны. Кроме того, название Sternorhynchi Amyot et Serville, 1843 является младшим синонимом Plantisuga Dumeril, 1805 (Kluge, 2010a).

Название Aphidocossa было недавно предложено Клюге (Kluge, 2010 b) для

таксона объединяющего кокцид и тлей. Поскольку это название не было привязано к какому-либо таксономическому рангу, то оно не указано в приведенной ниже ранговой системе, но используется в разных местах по тексту диссертации.

Названия надсемейств кокцид хорошо известны и являются строго типифицированными, так как регулируются Кодексом. Однако в современной кокцидологической литературе некоторые авторы отвергают эти названия и используют лишь неформальные и нетипифицированные названия “археококциды” и “неококциды” для тех же самых групп семейств, которые были отнесены к надсемействам *Orthezioidea* и *Coccoidea* много лет назад. Подобное предпочтение неформальных названий связано все с тем же кладистическим неприятием парафилитических таксонов, поскольку надсемейство *Coccoidea*, несомненно, происходит от *Orthezioidea* и последнее является парафилитическим (см., например филогенетические реконструкции у Данциг, 1980 или у Koteja, 1989 или на Рис. 7).

Нами в мировой фауне принимается 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*, *Acleridae*, *Micrococcidae*, *Dactylopiidae*, *Kerriidae*, *Stictococcidae*, *Asterolecaniidae*, *Beesoniidae*, *Conchaspidae*, *Phoenicococcidae*, *Diaspididae*). Все эти семейства могут быть определены опытным специалистом даже в природе, без какой-либо микроскопической техники, а лишь по внешнему облику и образу жизни.

Вопросы, связанные с необоснованным дроблением семейства *Pseudococcidae* некоторыми авторами, подробно рассмотрены нами ниже в главах 6.2. и 6.3. Кроме того, мы не поддерживаем разделение базального для всех кокцид семейства *Margarodidae* на ряд мелких и монотипных семейств (как у Koteja, 1974 и Hodgson & Foldi, 2006). Небольшое по числу видов (около 460) семейство *Margarodidae* s.l. (“гигантские червецы”) отличается очень значительным морфологическим разнообразием, которое субъективно выше, чем в любом другом семействе кокцид. Это разнообразие было отражено в сложной системе подсемейств и триб, разработанной Моррисоном (Morrison, 1928). Позднее разными авторами состав отдельных подсемейств и триб рассматривался по-разному, в зависимости от разных результатов филогенетического анализа, проводимого этими авторами, а также в связи с описанием новых родов уже после вышеуказанной ревизии Моррисона (см. обзор у Данциг, 1980 или Hodgson & Foldi, 2006). То есть рассмотрение всех *Margarodidae* s.l. в едином семействе никак не препятствует таксономической

работе, а наличие как минимум трех общепринятых рангов внутри семейства (подсемейство, триба и подтриба) легко позволяет отразить взгляды конкретного автора на систему и филогению маргародид. При этом единое семейство Margarodidae однозначно указывает на морфологическую дистанцию (хиатус) между входящими в него разнообразными группами и другими кокцидами (остальными семействами Orthezioidea и всеми Coccoidea). Возможное исключение из маргародид некоторых сильно обособленных родов (например, *Stigmatococcus* Hempel, 1900 или *Pityococcus* McKenzie, 1942) также не критично для семейства в целом. С другой стороны, предложенное рядом авторов (Koteja, 1974; Hodgson & Foldi, 2006) экстремальное разделение Margarodidae на 11 отдельных семейств (!) путем простого поднятия рангов подчиненных таксонов превращает исходную стройную систему Моррисона (1928) в хаотичную смесь мелких и монотипных семейств, без каких-либо формальных таксономических указаний на их родство между собой или с другими кокцидами. Последующее безудержное и малообоснованное дробление прочих рецентных и ископаемых семейств кокцид (Koteja, 1996, 2000; Koteja & Azar, 2008; Hodgson, 2013; Kozár et al., 2013) приводит к тому, что указанные авторы рассматривают более 50 «семейств» кокцид в мировой фауне, в том числе до 36 рецентных. В статьях Ходсона и Фолди (см. выше) такой подход сочетается к тому же с рассмотрением всех этих семейств в одном надсемействе Coccoidea, то есть, какая-либо таксономическая система высших таксонов кокцид при этом полностью отсутствует.

Суммируя все указанные выше соображения, мы используем следующую классификацию:

**Филогенетическая линия Paraneoptera Martynov, 1923** (включая Zoraptera, Coleoptera, Phlebotomina, Parasita, Thysanoptera, Homoptera, Coleorrhyncha, Heteroptera)

**Cohors Hemiptera Linnaeus, 1758** (= Condylgnatha Börner, 1904, non Hemiptera auct.)

**Superordo Thysanoptera Haliday, 1836**

**Superordo Arthroideognatha Spinola, 1850** (= Hemiptera auct. non Linnaeus, 1758; = Rhynchota auct. non Burmeister, 1835)

**Ordo Coleorrhyncha Meyers et China, 1929**

**Ordo Heteroptera Latreille, 1810** (= Hemiptera auct. non Linnaeus, 1758)

**Ordo Homoptera auct. non Latreille, 1810**

**Subordo Cicadinea Batsch, 1789**

**Subordo Psyllinea Latreille, 1807**

**Subordo Aleyrodinea Newman, 1834**

**Subordo Aphidinea Latreille, 1802**

**Subordo Coccinea Fallén, 1814** (= Coccoidea auct., Gallinsecta De Geer, 1776)

**Superfamilia Orthezioidea Amyot et Serville, 1843**  
(=Paleococcoidea Borchsenius, 1950; = Archeococcidea Bodenheimer, 1952)

Familia Ortheziidae Amyot et Serville, 1843

Familia Margarodidae Cockerell, 1899

Familia Phenacoleachiidae Cockerell, 1902

Familia Carayonemidae Richard, 1986

Familia Xenococcidae Tang, 1992

**Superfamilia Coccoidea Fallén, 1814** (=Neococcoidea Borchsenius, 1950; = Neococcidea Bodenheimer, 1952)

Familia Pseudococcidae Cockerell, 1905

Familia Eriococcidae Cockerell, 1899

Familia Coccidae Fallén, 1814

Familia Kermesidae Signoret, 1875

Familia Aclerdidae Cockerell, 1905

Familia Micrococcidae Silvestri, 1939

Familia Dactylopiidae Signoret, 1875

Familia Kerriidae Lindinger, 1937

Familia Stictococcidae Lindinger, 1937

Familia Asterolecaniidae Cockerell, 1896

Familia Beesoniidae Ferris, 1950

Familia Conchaspididae Green, 1896

Familia Phoenicococcidae Stickney, 1934,

Familia Diaspididae Targioni Tozzetti, 1868

## 6.2 Таксономическое положение рода *Puto* Signoret, 1875

Согласно недавней статье Вильямса с соавторами (Williams, Gullan, Miller et al., 2011), два близких рода мучнистых червецов, *Puto* Signoret, 1875 и *Ceroputo* Šulc, 1898, чьи названия считались в течение многих лет субъективными синонимами, являются не только разными родами, но и должны быть помещены в разные семейства и даже в разные надсемейства кокцид. При этом указанные авторы вслед за некоторыми другими (например, Hodgson & Foldi, 2006) рассматривают *Puto* в отдельном монотипном семействе “Putoidae” с авторством «Beardsley, 1969». Однако, как было нами установлено (Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012) какое-либо описание или диагноз “Putoidae” в статье Beardsley (1969) отсутствуют. Этот автор лишь употребил слово “Putoidae” в одном из предложений своей статьи при обсуждении родственных связей рода *Puto* с другими родами кокцид. Таким образом, согласно статье 13 Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры название “Putoidae Beardsley, 1969” должно рассматриваться как невалидное, **nomen nudum**. Первым, кто предложил диагноз для группы семейства на основе родового названия *Puto*, был Тан (Tang, 1992); он выделил трибу Putoini в семействе Pseudococcidae и помимо *Puto* включил в нее также следующие рода: *Ceroputo*, *Artemicoccus* Balachowsky, 1953, *Coccidohystrix* Lindinger, 1943, *Rastrococcus* Ferris, 1954 и *Berendracoccus* Ali, 1975 (синонимизированный в последствии с *Phenacoccus* Cockerell, 1893 Вильямсом – Williams, 2004). Таким образом, состав трибы Putoini Tang, 1992 и монотипного семейства Putoidae в понимании Williams et al. (2011) совершенно различны, что имеет значение для дальнейшей дискуссии.

Ниже мы обсудим различные признаки *Puto*, в том числе все признаки, использовавшиеся в статье Williams et al. (2011) для обоснования выделения этого рода в самостоятельное семейство и постараемся четко разделить эти признаки на плезиоморфные, апоморфные и синапоморфные.

### Симплезиоморфные признаки *Puto* и всех кокцид (Coccinea)

#### *Генетическая система*

Древняя генетическая система XX-X0 является исходной для всех Paraneoptera (Blackman, 1995) и встречается (или доминирует) во всех подотрядах Homoptera. Однако эта система нередко эволюционирует в более сложные системы. Так у Orthezioidea известны системы с множественными половыми хромосомами на основе исходного варианта XX-X0, дипло-диплоидия (2n-2n) и гермафродитизм (Hughes-

Schrader, 1948; Nur, 1980; Normark, 2003; Gavrilov, 2007). Среди Coccoidea система XX-X0 известна пока только у нескольких видов *Puto*, тогда как другие изученные рода в псевдококцидах и прочих семействах некокцид обладают системами на основе гетерохроматинизации и элиминации мужского набора хромосом (системы Lecanoid, Comstockioid и Diaspidoid) или же дипло-диплоидией (у Stictococcidae и в роде *Lachnodius* Maskell, 1898 из Eriococcidae) (Hughes-Schrader, 1948; Nur, 1980; Normark, 2003, Gavrilov, 2007).

К настоящему времени цитогенетически изучены лишь 5 американских и один палеарктический вид из рода *Puto* (Hughes-Schrader 1944; Brown & Cleveland 1968; Gavrilov-Zimin, 2011) и **ни одного вида *Ceroputo***. В целом же только около 6 % видового разнообразия кокцид проанализировано цитогенетически (см. для обзора Gavrilov, 2007; Gavrilov-Zimin et al., 2015). Таким образом, система XX-X0 не может быть использована как таксономический признак для выделения «Putoidea» не только в силу своей плезиоморфности для всех Paraneoptera, но и в связи с недостаточной изученностью ее сохранения в разных группах кокцид.

*Строение овариол* изучено пока лишь у одного вида *Puto* s.s и одного вида *Ceroputo* (Michalik et al., 2013). Как и следовало ожидать, овариолы *Puto* s.s устроены более архаично (содержат больше трофоцитов и неразвитых ооцитов), чем овариолы *Ceroputo*. Из остальных 2000 видов псевдококцид на этот предмет изучен лишь один вид из рода *Trionymus* (l.c.)

#### *Глаза самцов*

В течение многих лет считалось общепризнанным, что два надсемейства кокцид, Orthezioidea и Coccoidea, отличаются соответственно наличием и отсутствием сложных глаз. Однако в настоящее время, после появления новых дополнительных данных по морфологии самцов (Hodgson & Foldi, 2006; Hodgson, 2012), провести границу между сложными глазами и агрегированными глазами, состоящими из отдельных однолинзовых глаз (стеммат) оказывается затруднительно. Число однолинзовых глаз у самцов варьирует очень значительно (от 0 до 150 для Coccinea в целом) между родами как внутри Orthezioidea, так и внутри Coccoidea, хотя обычно Orthezioidea имеют более высокое число стеммат. С другой стороны, самцы таких родов, как *Stigmacoccus* Hempel, 1900, *Phenacoleachia* Cockerell, 1899, *Steingelia* Nasonov, 1908, *Pitycoccus* McKenzie, 1942 и *Stomacoccus* Ferris, 1917 (все традиционно включаются в Orthezioidea; см., например, Morrison, 1928; Danzig, 1980) имеют лишь 36, 16, 14, 10 и 2 глаза соответственно (Hodgson & Foldi, 2006).

Внутри Coccoidea наблюдается вариация от 2 до как минимум 10 стеммат



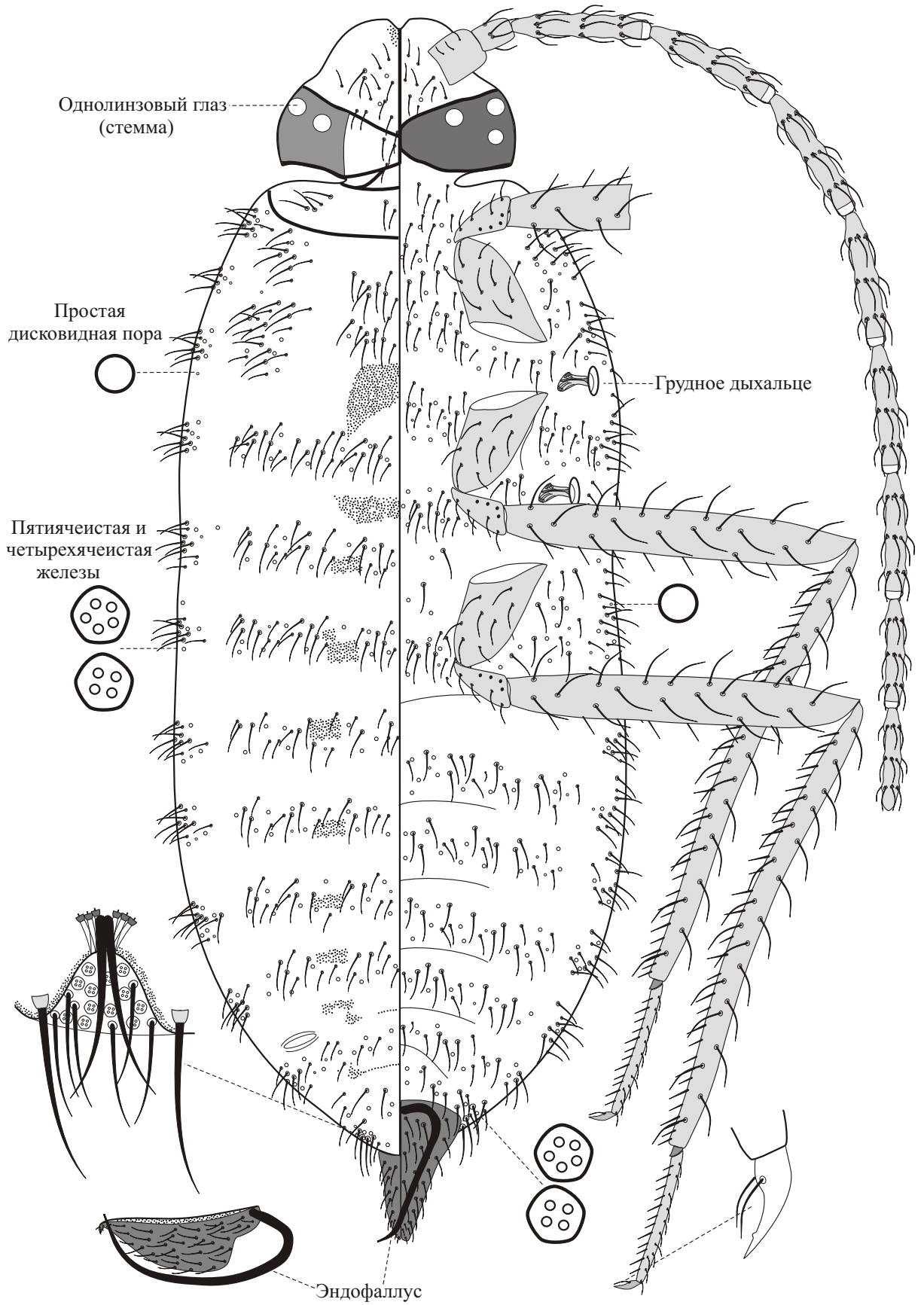


Рисунок 15. Морфология самца *Puto superbus* (Leonardi, 1907), Крым.

(Giliomee, 1967; Afifi, 1968), но лишь очень небольшое число видов (несколько процентов от общего числа) было изучено в отношении морфологии самцов. Согласно статье Вильямса с соавторами (Williams et al., 2011), различные виды *Puto* имеют от 5 до 8 пар стеммат (Рис. 15). То есть даже внутри *Puto sensu stricto* наблюдается вариация по этому признаку. Кроме того, из указанной статьи следует, что имеется четкий хиатус между *Puto s. s.* (5-8 пар стеммат) и *Ceroputo* + остальные мучнистые червецы (1-3 пар стеммат). Однако еще Гу (Goux, 1931) было установлено, что самцы *Helicoccus radicicola* Goux, 1931 (Pseudococcidae) обладают 4 парами стеммат. Таким образом, хиатус на самом деле отсутствует и мы имеем полный ряд изменчивости от 1 до 8 пар стеммат у немногочисленных изученных самцов Pseudococcidae s.l.

В целом, основываясь на указанных выше фактах, можно заключить, что редукция числа однолинзовых глаз (стеммат) происходила многократно и независимо в разных родах кокцид и этот признак не может рассматриваться как апоморфия всех Coccoidea без *Puto*.

Дополнительные очень плохо изученные признаки самцов *Puto* (Рис. 15) демонстрируют (как и признаки самок) либо плезиоморфное состояние, либо внутривидовую изменчивость, что было подробно рассмотрено нами в специальной работе (Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012). В частности, только один дополнительный признак (форма эдеагуса) самцов *Puto* был проанализирован в статье Williams et al. (2011). Этот признак демонстрирует два состояния (расщепленный и простой эдеагус) и варьирует между видами *Puto s.s.*, как показано в специальной таблице указанной статьи. Что касается собственно детальных морфологических описаний, то они имеются к настоящему времени лишь для одного вида *Puto*, *P. yuccae* Coquillett, 1890 и одного вида *Ceroputo*, *C. pilosellae* Šulc, 1898 (Afifi, 1968; Hodgson & Foldi, 2006). Более того, необходимо отметить, что никто не публиковал описаний самцов *Ceroputo* до и после работы Афифи (Afifi, 1968). В этой связи нельзя полностью исключать возможность того, что материал, использовавшийся Афифи (Yugoslavia, Belgrade, on *Fragaria vesca*, 30.IX.1961, coll. by N. Mitic-Muzina), был на самом деле самцом какого-нибудь вида *Phenacoccus* sp., жившего в том же биотопе, что и самки *Ceroputo pilosellae*, использовавшиеся Афифи (или Митик-Музиной?) для идентификации вида. Оба этих энтомолога не были, к сожалению, специалистами в области систематики кокцид.

«Колокотовидные сенсиллы» на вертлугах характерны для большинства кокцид из разных семейств, но в связи с тем, что специальных гистологических

исследований не проводилось, невозможно сказать, имеют ли эти сенсиллы то же происхождение, что и колоколовидные сенсиллы у других насекомых (Koteja, 1974; De Lotto, 1979). Число таких сенсилл значительно варьирует у кокцид как между крупными группами, так и в ряде случаев между видами одного рода (Morrison, 1928; De Lotto, 1979; Williams et al., 2011). Наиболее значительная вариация известна у *Margarodidae* s.l.: от 2 до 16 сенсилл на каждой стороне вертлуга (Morrison, 1928). У *Ortheziidae* бывает 3-4 таких сенсиллы на каждой стороне ветлуга (Kozár, 2004). От 1 до 4 сенсилл демонстрируют 49 изученных видов *Puto* s. s. (Williams et al., 2011). Что касается остальных мучнистых червецов, то они обычно имеют по 2 сенсиллы на каждой стороне вертлуга, за исключением афротропического рода *Lenania* De Lotto, 1979, у которого таких сенсилл три (Williams et al., 2011). Таким образом, высокое число сенсилл у некоторых (но не у всех) видов *Puto* s.s. следует рассматривать как плезиоморфный признак, который демонстрирует тенденцию к уменьшению в обоих надсемействах кокцид и, в частности, внутри рода *Puto* s.s., а иногда и внутривидово (как, например, у *Puto (Ceroputo) graminis* Danzig, 1972).

*Число члеников усиков у личинки первого возраста.* Это число равно 7 у большинства изученных видов *Puto* s.s. (Williams et al., 2011). Однако не все виды рода изучены в отношении этого признака и, по крайней мере для *Puto caucasicus* Hadzibejli, 1956, число члеников может быть как 6, так и 7 (согласно материалам коллекции ЗИН РАН). В цитированной статье Вильямса с соавторами содержится утверждение, что “у **всех** мучнистых червецов (*Pseudococcidae*) число члеников усиков у личинки первого возраста не более 6 (Miller, 1991)”. Подобная категоричность кажется странной, учитывая, что описания подавляющего числа видов мучнистых червецов (и кокцид в целом) основаны на взрослых самках и никакой информации о личиночных стадиях не содержат, на что мы указывали еще в работе 2012 года (Gavrilov-Zimin, Danzig, 2012). То есть мы не можем говорить о псевдококцидах в целом. Примечательно, что в 2016 году Миллер с соавтором (Miller, Gilliome, 2016) в ходе ревизии одного из обычных родов мучнистых червецов, *Octococcus* Hall, 1939, обнаруживают, что личинки первого возраста видов этого рода имеют 7-члениковые усики. Однако авторы, равно как и рецензент этой статьи, главный апологет «*Putoidea*» Пенни Гулан (Gullan), удачно «забывают», что именно отсутствие 7-члениковых усиков у личинок псевдококцид еще недавно использовалось ими как основной аргумент для отделения червецов от *Puto* s.s. и предпочитают не поднимать эту тему в новой статье.

Что касается подсемейства Orthezioidea, то известно, что там обсуждаемое число варьирует как минимум от 2 до 7 (Morrison, 1928). Более того, число члеников усиков – один из самых изменчивых признаков в морфологии кокцид; это число часто варьирует даже индивидуально внутри популяций. Например, Вильямс с соавторами (Williams et al., 2011) отмечают 6-члениковые усики у личинки первого возраста *Ceroputo pilosellae* Šulc, 1898 (типовой вид *Ceroputo*), тогда как Райне (Reyne, 1954, с. 319) указывает на 7-члениковые усики у первой личинки того же вида. Таким образом, данный признак непригоден для целей систематики высших таксонов.

### Синапоморфные признаки *Puto* и всех Coccoidea

*Брюшные дыхальца* всегда отсутствуют у *Puto*, как и у всех Coccoidea (Данциг, 1980; Hodgson & Foldi, 2006). Среди Orthezioidea только *Phenacoleachia* spp. утрачивают брюшные дыхальца у самок, но при этом они сохраняются у самцов (Theron, 1962; Hodgson & Foldi, 2006).

*Паразитизм перепончатокрылых наездников.* Многие рода и виды паразитических Нуменоптера связаны с соответствующими видами-хозяевами из Coccoidea. Самки наездников откладывают яйца в полость тела кокцид; выходящие из этих яиц личинки съедают тело кокцид изнутри. Этот высокоспециализированный паразитизм связан с глубокими структурными адаптациями личинок наездников к жизни внутри тела организма-хозяина. С другой стороны, наездники почти не паразитируют на Orthezioidea (Rosen & DeVach, 1977; Trjapitzin, 1989). Согласно Rosen & DeVach (1977): “Несмотря на значительный пробел в наших знаниях, кажется, что ассоциация паразитических Нуменоптера с кокцидами произошла уже после отделения Neococcoidea от Archeococcoidea”. В настоящее время два вида наездников из двух разных родов семейства Encyrtidae известны как паразиты *Puto yuscae* Coquillett, 1890 (Scalenet, <http://www.sel.barc.usda.gov/scalenet/scalenet.htm>, 1 марта 2012). Эти два вида – *Aenasius maplei* Compere, 1937 и *Anagyrus yuscae* (Coquillett, 1890). Все виды обширных родов *Aenasius* Walker, 1846 (42 вида) и *Anagyrus* Howard, 1896 (270 видов!) являются паразитами различных мучнистых червецов, включая *Puto*, очень редко паразитируют на видах Eriococcidae и Stictococcidae и никогда не выводились из Orthezioidea (Universal Chalcidoidea Database, <http://www.nhm.ac.uk/researchcuration/research/projects/chalcidoids/database/listChalcids.dsm>). Таким образом, паразитические Нуменоптера «не видят» различий между *Puto* и другими мучнистыми червецами, но хорошо отличают

Pseudococcidae от прочих кокцид. Имеющиеся в литературе и в упомянутой базе данных отрывочные сведения о паразитизме наездников на некоторых видах маргародид нуждаются в дополнительной проверке и ясном понимании характера «паразитизма» в каждом конкретном случае. Например, Thorpe (1941) изучал взаимоотношения *Aspidoproctus maximus* (Lounsbury, 1908) и перепончатокрылого наездника *Eupelmus aspidoprocti* Ferrière, 1941 (Chalcidoidea: Eupelmidae), но речь шла не о внутреполостном паразитизме, а скорее о хищничестве – откладке яиц наездника в марзупий, где в дальнейшем развивающаяся личинка наездника живет свободно, поедая яйца и личинок хозяина. Точно такой же характер имеют и взаимоотношения перепончатокрылых наездников с маргародидами из рода *Callipappus* (см. Gullan & Brookes, 1998).

#### Синапоморфные признаки *Puto*, Pseudococcidae (Coccoidea) и Phenacoleachiidae (Orthezioidea)

1) *Трехячеистые железы*

2) *Спинные устьяца*

Оба этих хорошо изученных апоморфных признака с большой долей вероятности указывают на происхождение Pseudococcidae непосредственно от Phenacoleachidae или на происхождение обоих семейств от некоего общего предка в надсемействе Orthezioidea (Данциг, 1980; Сох, 1983). Кроме того, *Phenacoleachia zealandica* (Maskell, 1891) является яйцеживородящим видом, как и *Puto*, *Ceroputo* и все остальные примитивные рода Pseudococcidae (см. также главу 5).

3) *Облигатное яйцеживорождение* широко распространено у Coccoidea и относительно редко (в частности у *Phenacoleachia zealandica*) встречается среди Orthezioidea. Все виды *Puto* и *Ceroputo*, также как и виды других близких примитивных родов мучнистых червецов, *Rastrococcus* Ferris, 1954, *Trimerococcus* Balachowsky, 1952, *Helioscoccus* Šulc, 1912 и мн. др., являются яйцеживородящими и не строят яйцевых мешков (см. главу 5).

#### Синапоморфные признаки *Puto* и остальных Pseudococcidae

*Церарии*. Наличие церариев – одна из уникальных апоморфий всех мучнистых червецов (Pseudococcidae s.l.). Все виды *Puto* имеют полный набор (как минимум 18 пар) хорошо развитых церариев.

*Простые трубчатые железы*. Эти железы имеются во всех группах мучнистых червецов, включая *Puto*, и отличаются по своей структуре от трубчатых желез,

встречающихся у некоторых Orthezioidae и в различных семействах Coccoidea.

*Непарный мицетом (бактериом).* Эта уникальная апоморфия мучнистых червецов была впервые открыта Бухнером (Buchner, 1965). Апелляция некоторых авторов (Downie & Gullan, 2004; Hardy et al., 2008) к тому факту, что *Puto* и остальные мучнистые червецы имеют разный набор симбиотических бактерий, перестала быть актуальной, так как последующие исследования (например, Gruwell et al., 2010) показали, что все морфологически обособленные группы внутри Pseudococcidae характеризуются своим набором симбионтов. С другой стороны, одинаковые бактерии могут быть найдены у очень удаленных в филогенетическом смысле организмов, например *Spiroplasma* spp. у *Puto* и у *Drosophila* Fallén, 1823 (Diptera).

#### Синапоморфные признаки *Puto* s.s. и *Ceroputo*

- 1) Различный размер дорсальных и вентральных *трехячеистых желез*.
- 2) *Церарии* с множественными шипами.

#### Признак неясного филогенетического значения

*Коготковые шпоры.* Эти шпоры имеются у многих, но не у всех видов *Puto*, а также у *Ceroputo mimicus* (McKenzie, 1967) и *C. nulliporus* (McKenzie, 1960) (Williams et al., 2011). Если рассматривать род *Puto* в традиционном широком смысле, то нетрудно заметить, что признак демонстрирует географическую межвидовую изменчивость: все виды из Нового Света имеют шпоры, а у палеарктических видов эти шпоры могут как присутствовать, так и отсутствовать. Распространенность этого признака среди других кокцид совершенно не изучена.

#### Молекулярные кладограммы

Общее обсуждение методов молекулярного кладизма см. в главе 2. Первой молекулярной кладограммой, в которой фигурировал вид из рода *Puto*, была схема на странице 49 в статье Кук с соавторами (Cook, Gullan & Trueman, 2002). Эта кладограмма включает 19 видов кокцид из разных семейств и сообщает читателю, что войлочник *Eriococcus aceris* Signoret, 1875 (сем. Eriococcidae) более родственен щитовке *Aonidiella aurantii* (Maskell, 1879) (сем. Diaspididae), нежели другому войлочнику *Eriococcus buxi* (Fonscolombe, 1834), что *Orthezia urticae* (Linnaeus, 1758) (Ortheziidae) и *Puto yuccae* образуют единую кладу, а *Phenacoleachia zealandica* вообще занимает по отношению ко всем кокцидам такое же положение, как и

тля *Phylloxera notabilis* Pergande, 1904 (подотряд Aphidinea). В любом традиционном филогенетическом исследовании подобная кладограмма воспринималась бы как курьез и артефакт, но в цитированной статье она преподносится как результат серьезного научного исследования. Вторая кладограмма, представленная в той же статье (на с. 48) включает 39 видов и кажется немного более реалистичной, однако в отношении *Puto* авторы (на с. 50) делают следующее заключение: “Филогенетическое положение *Puto* остается неразрешенным”. Тем не менее, в последующей статье по секвенированию кокцид (Downie & Gullan, 2004) авторы утверждают со ссылкой на **Cook et al., 2002!**, что “*Puto* несомненно является самостоятельным семейством” (с. 251). При этом положение *Puto* на новой кладограмме в статье Downie & Gullan (2004) остается тем же самым, что и на прежней кладограмме, то есть **неразрешенным**; *Puto* не попадает здесь в кладу с остальными случайными видами мучнистых червецов, не будучи при этом помещен в кладу с каким-либо иным семейством кокцид. Недавняя кладограмма Харди с соавторами (Hardy, Gullan & Hodgson, 2008) анализирует 33 вида с помощью методики секвенирования ДНК (в дополнение к видам, изученным ранее у Downie & Gullan, 2004) и в сочетании с морфологическим компьютерно-кладистическим анализом “взрослых самок 35 видов, личинок первого возраста 28 видов и взрослых самцов 20 видов”. Остается загадкой, почему только 35 видов были проанализированы в отношении морфологии взрослых самок, тогда как самки всех 2200 видов мучнистых червецов и 6000 видов остальных кокцид доступны для такого анализа. Комбинированная кладограмма у Харди с соавторами (l.c.) представляется нам несколько более реалистичной, чем в двух предыдущих статьях, однако положение *Puto* на ней остается абсолютно тем же, что и ранее, то есть **неразрешенным**. Более того, ни в эту, ни в предыдущие кладограммы ни один из видов *Ceroputo* не был включен. Кладограмма в недавней статье Kaydan, Kozar & Hodgson (2015) прямо противоречит в самых принципиальных моментах кладограмме Харди с соавт. (l.c.), что однако же никак не объясняется авторами. Между тем в этой кладограмме **четыре вида рода *Puto* помещены уже в одну кладу с остальными мучнистыми червецами**, а два вида рода *Ripersiella* (группа рода *Rhizoecus*) занимают неопределенное положение между мучнистыми червецами и войлочниками (представленными лишь одним видом, *Acanthococcus aceris*).

Таким образом, по нашему мнению «Putoidae» как самостоятельное семейство, помещенное к тому же в надсемейство Orthezioidea, представляет собой таксономический парадокс, который лежит за рамками как эволюционной, так и

кладистической систематики и противоречит большинству хорошо известных и доказанных фактов. «Putoidae» как самостоятельное монотипное семейство не имеет ни одного апоморфного признака; все признаки рода *Puto* s.s. являются плезиоморфиями всех кокцид или синапоморфиями с остальными мучнистыми червецами или с близкородственным *Ceroputo*.

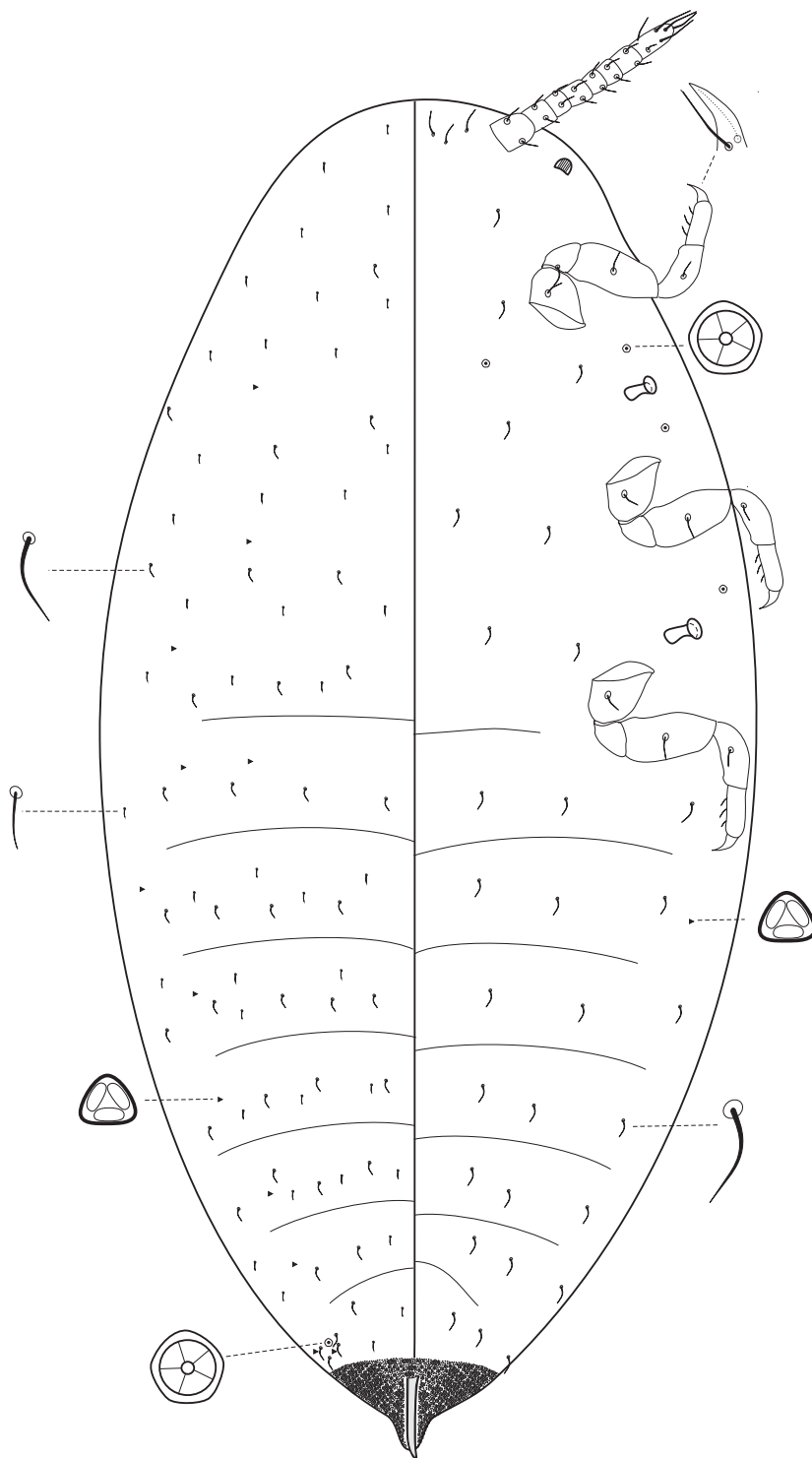
Анализ всех вышеизложенных фактов, в том числе синапоморфий *Puto* и *Ceroputo*, а также очевидное отсутствие каких-либо ясных диагностических признаков для разделения самок указанных таксонов убеждает нас в правильности традиционного понимания *Puto* как несомненного представителя псевдококцид, с принятием *Ceroputo* лишь в качестве подрода *Puto*. Однако даже в этом случае составить определительный ключ без перекрытия признаков не удастся:

- 1(2) На каждой стороне вертлуга имеется обычно 3-4 сенсиллы, редко 2-4.....  
 .....подрод *Puto*  
 2(1) На каждой стороне вертлуга имеется 2 сенсиллы, редко 1-3.....подрод *Ceroputo*

### **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 дробном 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





**Рисунок 16.** *Ritsemia pupifera*, самец из Грузии.

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, указующей на несомненное единство обсуждаемых групп. Однако при рассмотрении конкретных морфологических признаков самцов, использующихся для такого

противопоставления (определятельный ключ Ходсона на стр. 7-8, l.c.), нетрудно убедиться, что все эти признаки либо явно (в самих тезах), либо при практической проверке полностью перекрываются и никакого фактического противопоставления и дифференциального диагноза «семейства Rhizoecidae» по самцам, таким образом, нет. Более того, Ходсоном умышленно игнорируются те самцы псевдококцид, которые не соответствуют его ключу, например, самец *Ritsemia pupifera* (группа рода *Mirococcus*), имеющий такие же признаки глубокой редукции, как и самцы резекусов (Рис. 16). Нет никаких сомнений в том, что тезы, перекрывающиеся даже при ничтожном количестве изученных видов (7% и 2% видового разнообразия) будут перекрываться еще сильнее при дальнейшем вовлечении в анализ самцов всех прочих видов. Кроме 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! В недавней кладограмме Kaydan, Kozar & Hodgson (2015) два вида рода *Ripersiella* (группа рода *Rhizoecus*) вообще помещены в неопределенное положение между мучнистыми червецами и войлочниками (представленными лишь одним видом, *Acanthococcus aceris*).

Дополнительная сложность возникает в связи с тем, что три высоко-специализированных 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 (Рис. 17). Тело у представителей всех видов покрыто густо расположенными щетинками; многие виды имеют сложно устроенные брюшные устьица, а один вид, *Neochavesia caldasiae* (Balachowsky, 1957), имеет на голове и груди поры, похожие на трехячеистые железы мучнистых червецов. Последние два признака и послужили основанием для рассмотрения

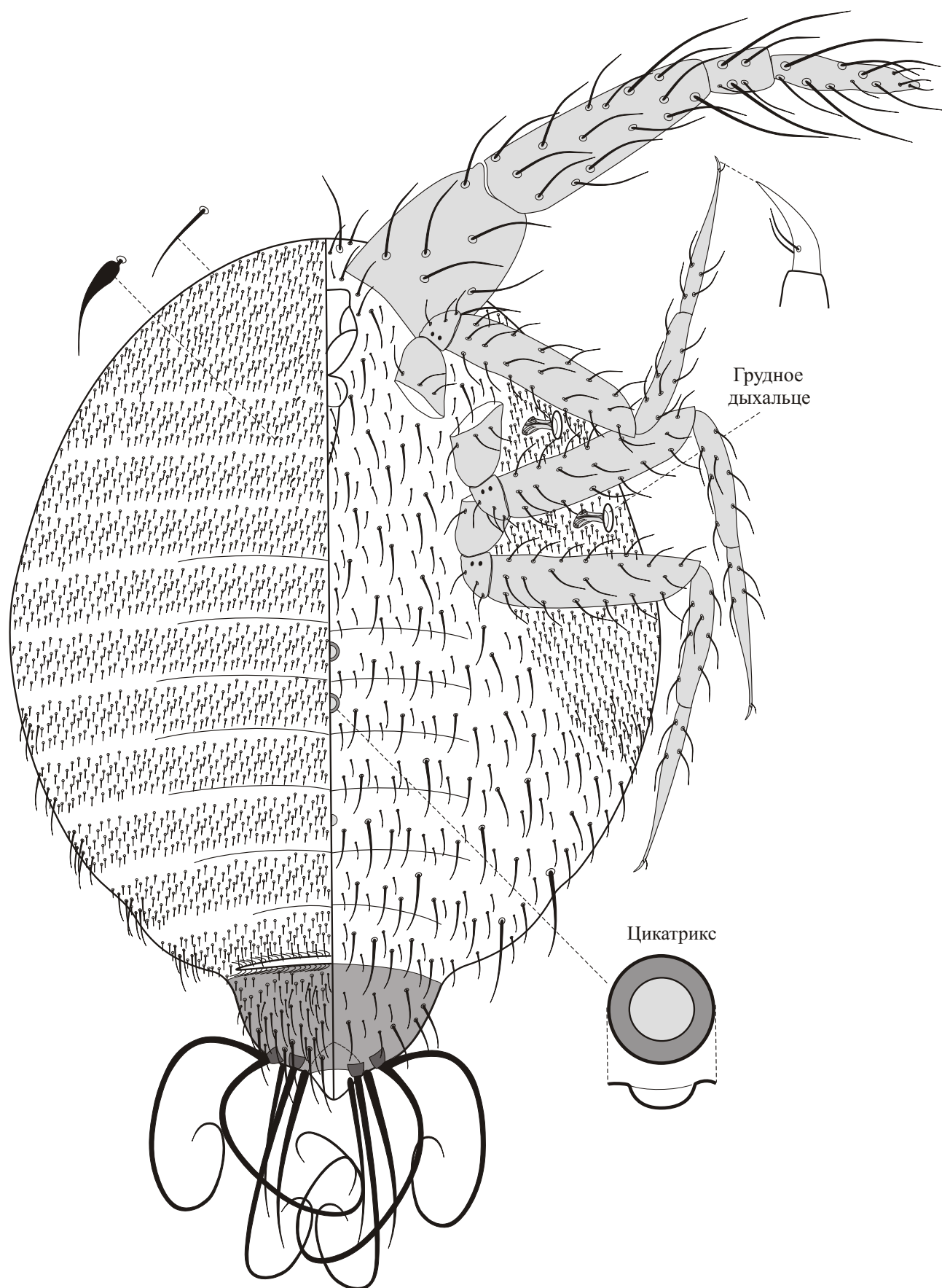
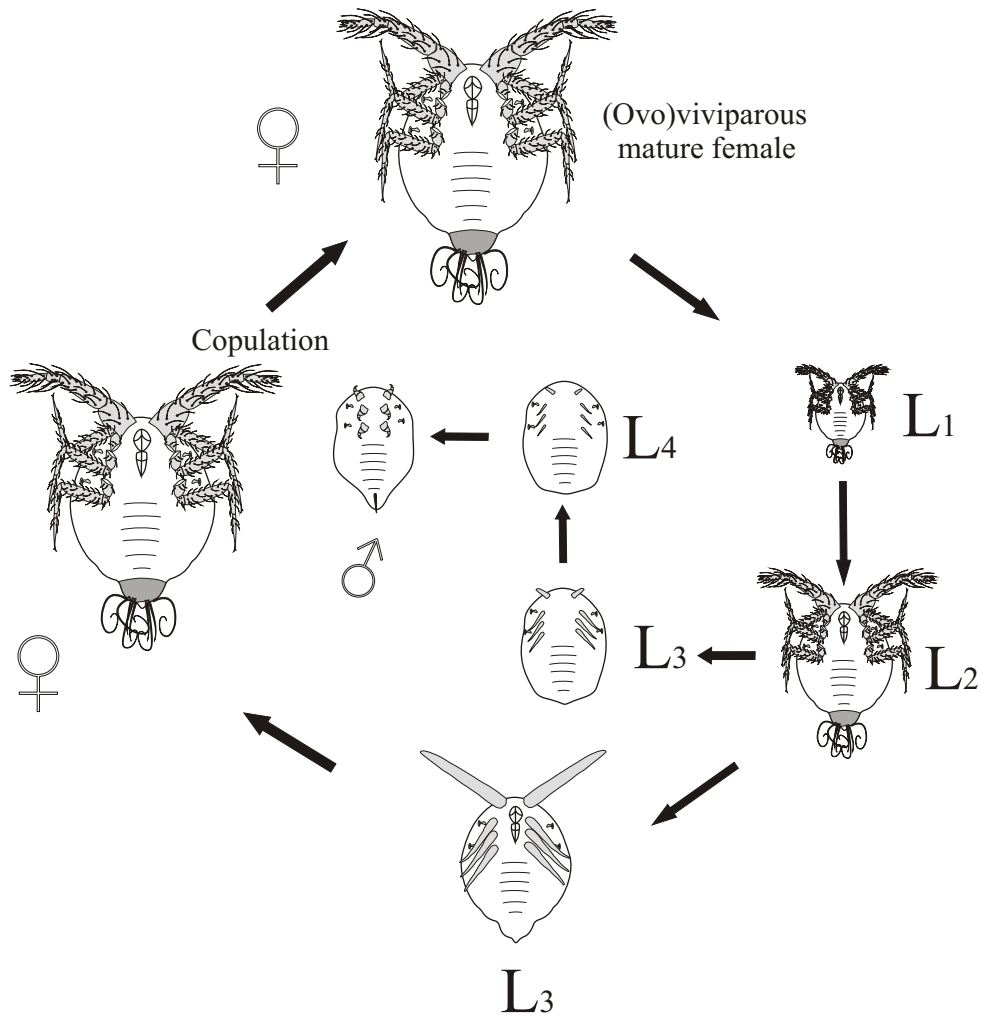


Рисунок 17. Морфология самки *Xenosoccus acropugae*, Австралия.



**Рисунок 18.** Жизненный цикл ксенококцид. L - личинка.

г/р *Xenococcus* в семействе Pseudococcidae, а крайняя редукция основных морфологических признаков и сложно устроенные брюшные устья – для сближения с г/р *Rhizoecus*. Однако Вильямс (Williams, 2004) отмечает, что строение брюшных устьиц в г/р *Rhizoecus* и г/р *Xenococcus* различно. По моему мнению, основанному на морфологическом изучении имеющегося материала и гистологических рисунков в статье Silvestri (1924) «брюшные устья» ксенококкусов представляют собой обычные цикатрикс, характерные для многих архекокцид. Различна и структура трехячеистых желез в чем и я сам смог недавно убедиться, ознакомившись с препаратом *Neochavesia caldasiae*. 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 жизненном цикле самок *Xenococcus* имеет место чередование неподвижных и подвижных стадий (Рис. 18), в отличие от всех Pseudococcidae и остальных

неококцид (см. главу 5). Таким образом, никаких общих признаков (в том числе уникальных апоморфий Pseudococcidae) г/р *Xenococcus* с мучнистыми червецами не имеет. С другой стороны, различной цикатрикс и дисковидные поры, а также чередование подвижных/неподвижных стадий в жизненном цикле самки известны у различных представителей семейства Margarodidae s.l.. 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 (и спорадически встречается у некоторых археококцид), 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. 19). 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 гомогенность 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 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 австралозийской 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).

Кроме того, дополнительная сложность при реконструкции филогенеза псевдококцид и кокцид в целом связана с невозможностью применения опыта и данных филогенетической работы по другим группам хоботных насекомых, так как большинство изученных морфологических признаков кокцид суть признаки личиночные, а не имагинальные и при этом во многом уникальные, отсутствующие в какой-либо другой группе насекомых. Предлагаемая мною на рис. 19а и 19с схема родственных отношений сочетает в себе элементы дихотомии (при наличии однозначно трактуемых признаков) и политомии. При этом овалами обозначены таксономические объемы родовых групп и семейств, включая гипотетические вымершие таксоны из этих групп и семейств. Чрезвычайно модные ныне схемы реконструкции филогенеза в виде линейных дихотомических кладограмм не соответствуют подходам классической эволюционной систематики и кроме того, на мой взгляд, неудобны в практическом использовании. Такие схемы, во-первых, не позволяют наглядно продемонстрировать представления автора о хронологической последовательности возникновения таксонов в ходе эволюции, а во-вторых, не

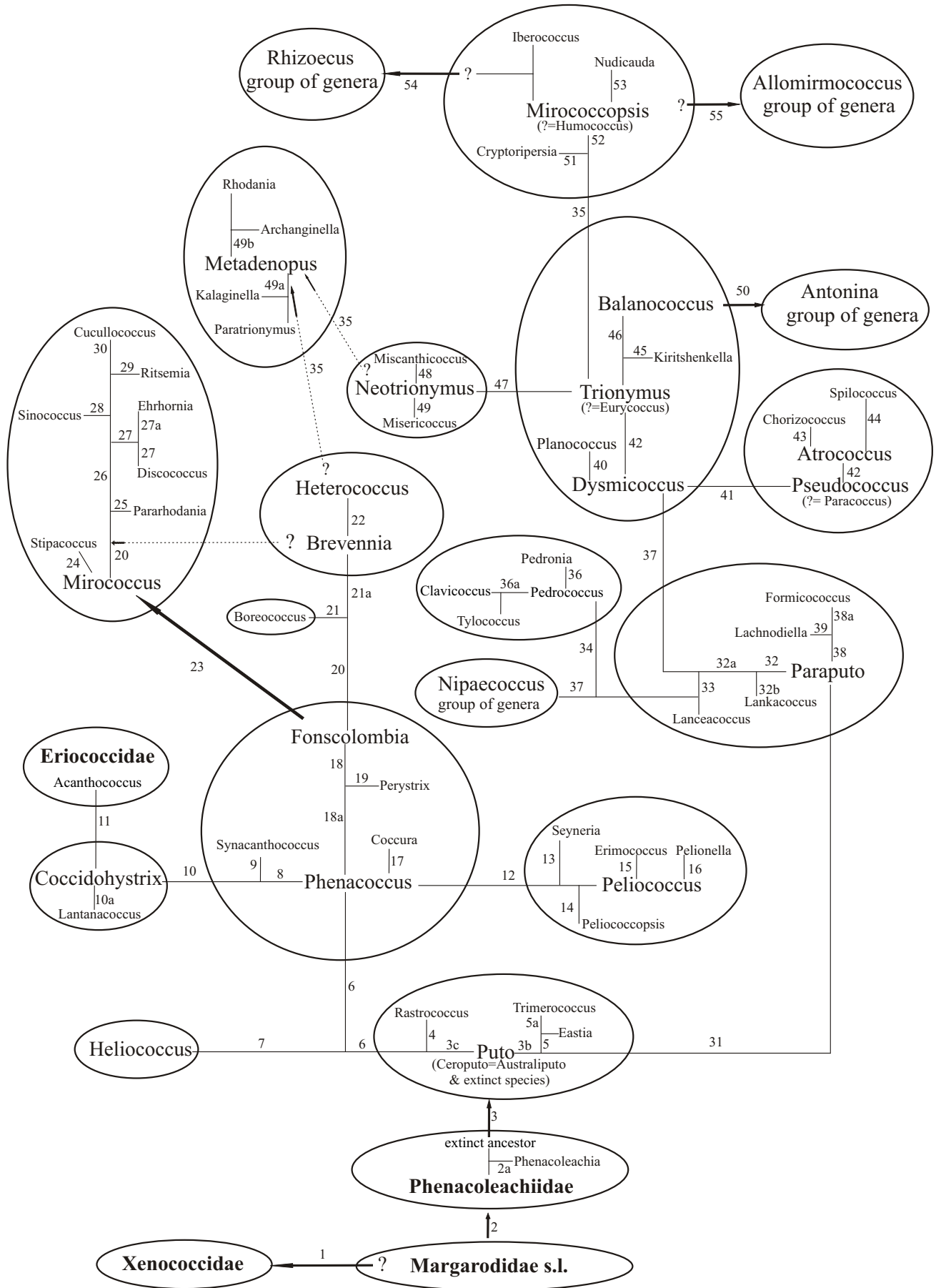


Рисунок 19а. Схема предполагаемых родственных отношений между группами родов (g/g) Pseudococcidae и близких семейств. Эволюционные изменения признаков указаны цифрами (см. след. стр.).

### Основные эволюционные изменения признаков (к Рис. 19а-б):

(апоморфии некоторых монотипных и олиготипных родов опушены, см. их в определительных таблицах главы 7)

1 – первичное отсутствие сложных дисковидных желез, трубчатых желез и спинных устьиц; первичное наличие смены подвижных и неподвижных стадий в жизненном цикле самки; 2 – появление спинных устьиц и трехячеистых желез; 2а – анальный аппарат с 7-8 рядами микрошипииков; вывернутые трубчатые железы; 3 – утрата брюшных дыхалец, появление церариев и простых трубчатых желез; 3а – появление пятиячеистых желез; 3б – увеличение числа краевых церариев; 3с – уменьшение и стандартизация числа церариев; 4 – шипы с усеченными вершинами; 5 – сплошная краевая полоса шипов и трехячеистых желез; 5а – утрата пятиячеистых и трубчатых желез; 6 – стандартизация числа шипов в церариях (до 2-3 шипов на церарий) и размера трехячеистых желез (одинаковые по всему телу); 6б – объединение желез в группы; 7 – лучистые железы; 8 – укрупнение шипов вдоль края тела и/или по всей дорсальной поверхности; 8а – расположение церариев на выпуклых склеротизированных бугорках; 9 – трубчатые железы с ассоциированными простыми порами возле выходного отверстия; 10 – утрата спинных устьиц и нормальных церариев, появление мамелонов и бутылковидных желез, уменьшение числа трехячеистых желез; 10а – утрата коготкового зубчика; 10б – редукция мамелонов; 11 – полная утрата трехячеистых желез; 12 – кластеры многоячеистых и/или трубчатых желез; 12а – трубчатые железы простого типа; 12б – церарии на выпуклых бугорках; 12с – церарии на плоской поверхности кутикулы; 13 – трубчатые железы с воротничком; 14 – дорсальные 5-ячеистые железы; 15 – уменьшение числа дорсальных многоячеистых желез; 15а – дорсальные кластеры только с трубчатыми железами; 16 – многоячеистые железы двух разных типов; 17 – трубчатые железы образуют краевую ленту и продуцируют блюдцевидный яйцевой мешок; 18 – уменьшение числа церариев; 18а – появление дорсальных щетинок; 19 – появление псевдоцерариев вдоль края тела; 20 – уменьшение числа трехячеистых желез; 20а – полная или частичная замена трехячеистых желез другими дисковидными железами; 21 – трехячеистые железы замещены многоячеистыми железами; 21а – трехячеистые железы замещены пятиячеистыми железами; 22 – полная утрата трехячеистых желез; 23 – упрощение анального аппарата; 23а – полная утрата церариев; 23б – утрата спинных устьиц; 24 – утрата пятиячеистых желез; 24а – появление дорсальных шипов; 25 – расширение анального кольца и появление на нем необычных пор; 26 – многочисленные брюшные устьица с двойной окантовкой, склеротизация кутикулы; 27 – митральные железы, утрата 5-ячеистых желез; 27а – утрата брюшных устьиц; 28 – дорсальные шипы; 29 – утрата трубчатых желез; 30 – редукция ног, трехячеистые железы без ободка; 31 – утрата коготкового зубчика; 31а – появление щетинок на дорсальной поверхности тела; 32 – уменьшение числа церариев; 32а – уменьшение числа шипов в церариях; 32б – появление пятиячеистых желез; 33 – укрупнение дорсальных шипов на брюшке; 34 – дорсальные шипы расположены на склеротизированных бугорках; 35 – полная утрата церариев; 35а – преобразование шипов церариев в щетинки; 36 – уменьшение числа трехячеистых желез; 36а – появление латеральных лопастей тела; 37 – стандартизация числа шипов в церариях; 37а – появление черного пигмента при фиксации в спирте и щелочи; 37б – редукция церариев; 38 – увеличение числа щетинок анального аппарата до 8; 38а – анальный аппарат с многочисленными (более 8) щетинками; 39 – трубчатые железы только простого типа; 40 – анальная полоска; 41 – грибовидные железы; 42 – утрата дополнительных щетинок в церариях и уменьшение числа церариев; 42 – церариев до 10 пар; 43 – вторичное появление коготкового зубчика; 44 – грибовидные железы разного размера; 45 – неравномерное распределение трехячеистых желез по поверхности тела; 45а – сгущение 3-ячеистых желез вдоль средней линии тела; 46 – многоячеистые железы образуют непрерывную краевую полосу; 47 – уменьшение числа трехячеистых желез; 47а – замещение трехячеистых желез многоячеистыми; 48 – колоколовидные дыхальца; 49 – дорсальные шипы; 49а – трубчатые железы простые или отсутствуют; 49б – замена многоячеистых желез на пятиячеистые; 50 – редукция ног и склеротизация кутикулы; 51 – полноценный анальный аппарат; 52 – упрощение анального аппарата; 53 – отверстия трубчатых желез с плоским склеротизированным кольцом; 54 – упрощение анального аппарата вместе с укрупнением его малочисленных пор и микрошипииков, появление двух- и трехтрубчатых желез; 55 – укрупнение спинных устьиц, ног и усиков, утрата трубчатых желез.

позволяют изобразить парафилетические и предполагаемые полифилетические таксоны (сравните схемы 19а и 19б). Как традиционная, так и кладистическая систематика исходят из того, что полифилетические группы должны быть расформированы. Однако предположение о полифилии той или иной группы не всег-



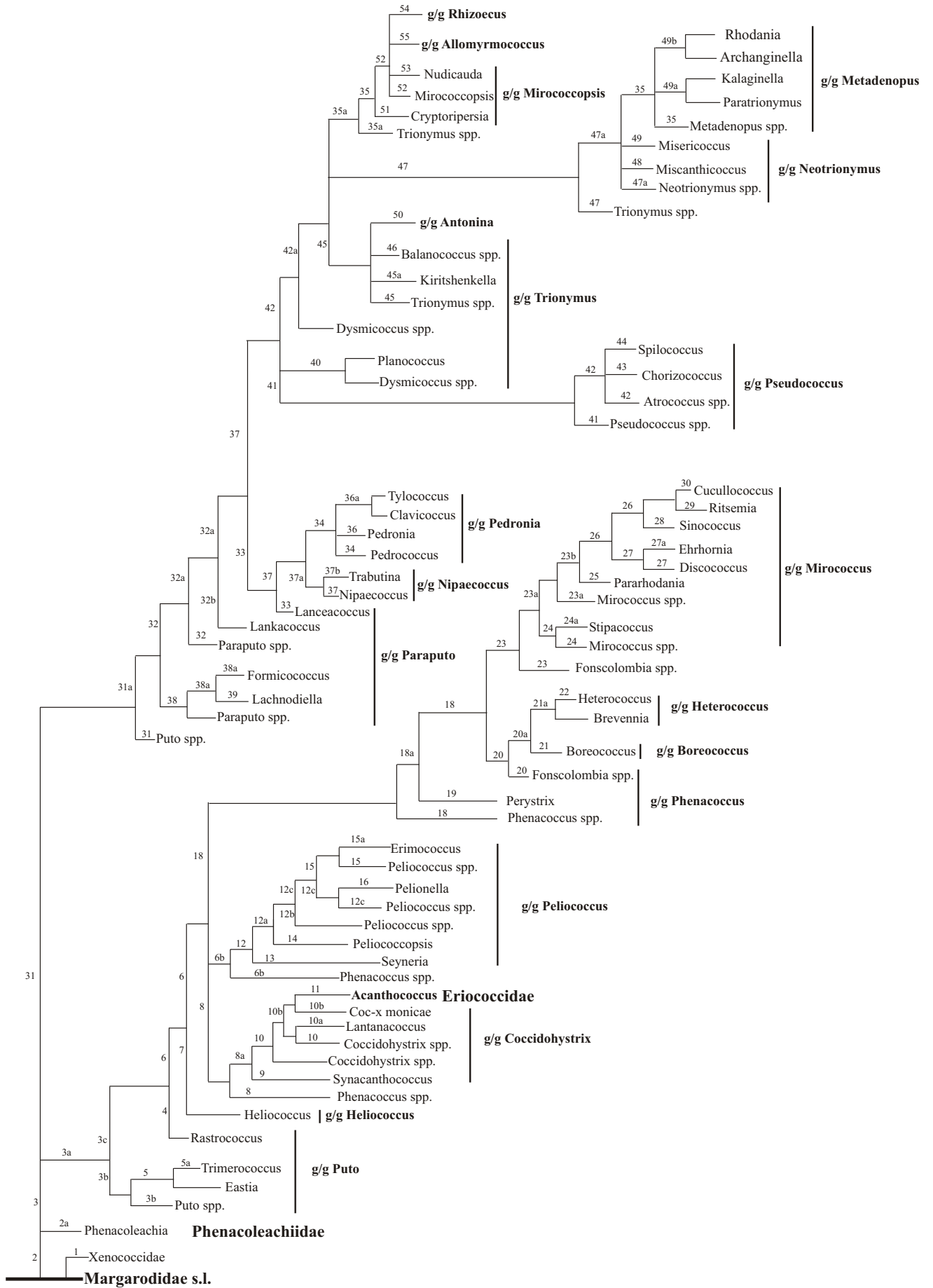


Рисунок 196. Кладистический вариант схемы 19а.

да опирается на однозначные доказательства; часто одни признаки свидетельствуют о полифилии, а другие указывают на фозможную парафилию или голофилию (см. ниже о группах родов *Mirococcus* и *Metadenopus*). В таких случаях необходим поиск новых признаков, в том числе с помощью расширяющихся возможностей микроскопической и прочей аналитической техники, на что, однако, могут уйти годы и десятилетия. Все это время название предполагаемого полифилетического таксона фигурирует в литературе и используется в различных работах, в том числе и не связанных напрямую с систематикой. Яркий пример такой ситуации – триба *Rhizoecini*, объединявшая на протяжении десятилетий совершенно неродственных (по нашему мнению) ризекусов и ксенококцид (см. главу 6.3).

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* 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 и облигатным яйцеживорождением. Все это, вероятно, свидетельствует о происхождении *Puto* от неких вымерших видов *Phenacoleachiidae*, поскольку в современной фауне это семейство представлено лишь 2 специализированными видами – эндемиками Новой Зеландии. Фенаколихии, в свою очередь, вероятно происходят от некоего вида монофлебин (самое «продвинутое» подсемейство маргародид), на что указывают сходное строение усиков и ног, дыхательной и воскоотделяющей систем, хетотаксия, жизненный цикл – см. общий филогенетический анализ семейств кокцид у Данциг (1980).

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*), по-видимому, характерно полное облигатное яйцеживорождение и отсутствие яйцевых мешков.

Род *Puto* через разные его виды, по-видимому, дал начало обеим основным

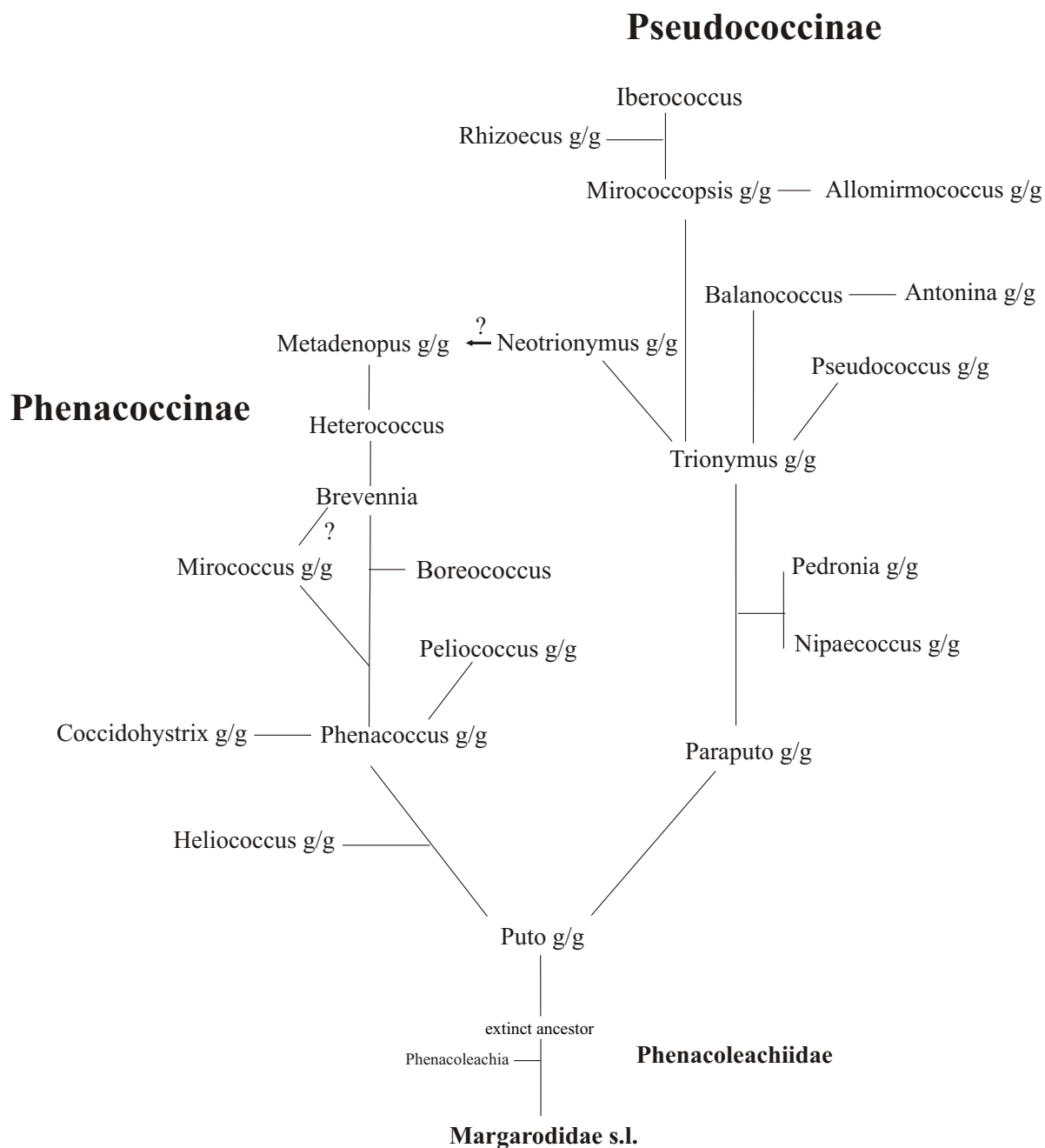


Рисунок 19с. Упрощенный вариант схемы 19а.

филогенетическим линиям псевдококцид, традиционно рассматриваемым как два подсемейства, Phenacoccinae и Pseudococcinae. Поскольку большинство родов подсемейства Phenacoccinae 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 *Helicococcus* 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 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 устья, 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 Eriococcidae (войлочники) и, вероятно, свидетельствуют о том, что именно *Coccidohystrix* является предковой группой для войлочников. Особенно подходящими на роль таких предков 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 древнего рода войлочников *Acanthococcus* Signoret, 1875 лишь наличием небольшого числа трехячеистых желез возле дыхалец.

Второй крупной филогенетической линией, происходящей непосредственно от видов рода *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 (см. Рис. 19).

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 диагностический признак другого подсемейства – *Pseudocossinae*).

От видов *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. Особенно сильной специализацией отличаются четыре небольших рода *Cucullococcus* Ferris, 1941, *Ritsemia* Lichtenstein, 1879, *Sinococcus* Wu et Zheng, 2000 и *Ehrhornia* Ferris, 1918, связанные, в отличие от большинства других родственных родов, с древесными растениями. К *Ehrhornia* несомненно близок неарктический род *Discococcus* Ferris, 1953, обладающий митральными железами и многочисленными брюшными устьицами. Имеются отдельные морфологически aberrantные виды и в самом роде *Mirococcus*. Почти во всех родах г/р *Mirococcus* наблюдается редукция числа трехячеистых желез, как и в г/р *Heterococcus*, также произошедшей, по нашему мнению, от *Fonscolombia*. Предложенная нами схема (Рис. 19) предполагает, что эта редукция произошла независимо в обеих группах. В противном случае придется признать, что г/р *Mirococcus* в предложенном нами составе полифилетична. Разрешить эту проблему мы в настоящее время не можем в связи с недостаточностью данных. Такая же проблема возникает и в отношении г/р *Metadenopus* Šulc, 1933, все виды которой утратили церарии и трехячеистые железы, но при этом не имеют зубчика на коготке. Рода этой группы традиционно относятся

к подсемейству *Pseudococcinae*, однако их происхождение можно предположить с одинаковой степенью аргументированности как от г/р *Heterococcus* (*Phenacoccinae*), так и от г/р *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948 (*Pseudococcinae*) и от г/р *Neotrionymus* Borchsenius, 1948.

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 *Niraecoccus* Šulc, 1945 от видов *Lanceacoccus* в результате стандартизации числа шипов в церариях (2 на каждый церарий).

Сам род *Paraputo* представляет собой обширную и довольно гетерогенную 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 всемирно 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 видов *Dysmicoccus*, обладающих трубчатыми 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*). Род *Atrococcus* Goux, 1941 был изначально выделен для нескольких европейских видов, характеризующихся (в отличие от *Pseudococcus*) малым числом церариев (1-7 пар) и своеобразным «черным пигментом», проявляющимся в теле самок после помещения в спирт или щелочь. Затем Феррисом (Ferris, 1950) был выделен род *Spilococcus*, отличающийся от *Pseudococcus* лишь отсутствием дополнительных щетинок в церариях, так как в этот род были включены виды с разным числом церариев и даже вообще без церариев (Ferris, 1953). Маккензи (McKenzie, 1967) ограничил объем рода *Spilococcus* видами с 6-17 парами церариев, а для видов с меньшим числом церариев выделил новый род *Chorizococcus*, указав при этом, что выделение нового рода сделано исключительно для удобства определения. Однако сформулированный таким образом диагноз рода *Chorizococcus* не имеет никаких принципиальных отличий от диагноза *Atrococcus*. Типовые виды этих родов, *Chorizococcus wilkeyi* McKenzie, 1960 и *Atrococcus melanovirens* Goux, 1941 оба имеют лишь несколько пар церариев

на последних сегментах брюшка. Кроме того, у *A. melanovirens* на вентральной поверхности головогруди в краевой зоне имеется группа простых трубчатых и многоячеистых желез. Такая группа имеется также у ряда видов, включенных ныне в рода *Atrococcus*, *Spilococcus* и *Chorizococcus*, но не у типовых видов *Spilococcus* и *Chorizococcus*. У разных видов эта группа выражена с большей или меньшей степенью отчетливости и включает разное число желез, вплоть до полного отсутствия многоячеистых или трубчатых желез. Аналогичная группа имеется также у большинства видов (в том числе и у типового!) обширного тропического рода *Paracoccus* Ezzat et McConell, 1956, отличающегося от остальных родов г/р *Pseudococcus* лишь наличием склеротизованной анальной полосы. Можно найти подобную группу и во многих других родах подсемейства Pseudococcidae, не обладающих грибовидными железами. Таким образом, широкая распространенность этого признака и градуированность проявления не позволяют использовать его для родового диагноза. Кроме того, типовой вид рода *Chorizococcus* имеет малозаметный зубчик на коготке – признак, отсутствующий у большинства видов подсемейства Pseudococcinae и, в частности, у всех Палеарктических видов г/р *Pseudococcus*. В этой связи мы относим к роду *Chorizococcus* только американские виды с зубчиком на коготке, а все остальные виды (как американские, так и фаун других регионов мира), ранее рассматривавшиеся в этом роде, переносим в *Atrococcus*. Типовой вид рода *Spilococcus*, *S. gutierreziae* (Cockerell, 1896) обладает редким среди всех червецов г/р *Pseudococcus* признаком – разноразмерными грибовидными железами. В этой связи мы избегаем синонимизации *Spilococcus*, однако все виды с железами одинакового размера мы переносим в *Atrococcus*.

Проявление после фиксации самок *Atrococcus* «черного пигмента» в теле и отсутствие этого пигмента у *Spilococcus* + *Chorizococcus* нельзя в настоящее время считать таксономическим признаком. Во-первых, физиологическая природа появления «черного пигмента» не ясна и никаких специальных исследований по этому вопросу никогда не проводилось. Не исключено, что «пигмент» по-разному проявляется в зависимости от использованного фиксатора. Во-вторых, не проводилось также и какого-либо сравнительного анализа «почернения» в разных группах червецов. Имеются лишь фрагментарные сведения о том, что черный или сине-зеленый пигмент может появляться при фиксации видов из родов *Trabutina*, *Nipaecoccus*, *Amonosterium* Morrison et Morrison, 1922, *Atrococcus*, у некоторых видов рода *Trionymus* Berg, 1899 и др., то есть без явной связи с морфологической близостью групп. Точно также и внутри г/р *Pseudococcus*



черный пигмент не коррелирует с числом церариев, расположением групп желез или иными морфологическими признаками. Например, *Atrococcus mamillariae* (Bouché, 1844), имеющий 9-14 пар церариев и не обладающий переднегрудной группой желез, окрашивается при обработке в черный цвет (Williams, 1962 и наши данные), тогда как *Atrococcus achilleae* (Kiritshenko, 1936), с 2-3 парами церариев и большой переднегрудной группой желез не имеет черного пигмента (3 серии самок из Марокко, фиксированных в ацетоэтаноле, сбор автора). При этом *A. achilleae* рассматривается нами как старший синоним типового вида рода *Atrococcus* – *A. melanovirens*. Наконец, в-третьих, для многих видов, которые известны только по препарированному музейному материалу, вообще невозможно установить, имели они некий пигмент после фиксации или нет. Таким образом, мы отказываемся от использования «черного пигмента» для аргументации самостоятельности родов.

Номинальный род *Allotrionymus* Takahashi, 1958 никаких отличий от *Atrococcus* не имеет и рассматривается нами в качестве младшего синонима. На идентичность этих родов ранее уже указывал Каваи (Kawai, 1973). Номинальный род *Vryburgia* De Lotto, 1967 был выделен для нескольких Африканских видов в связи с наличием у его представителей простых трубчатых желез на дорсальной поверхности тела. Однако такие железы в большем или меньшем количестве встречаются у многих видов *Atrococcus* (в том числе и у типовых видов родов *Atrococcus* и *Chorizococcus*) и этот количественный признак подвержен как межвидовой, так и внутривидовой изменчивости во всех более или менее крупных родах мучнистых червецов. В этой связи мы не видим каких-либо оснований для признания самостоятельности рода *Vryburgia* и считаем его младшим синонимом *Atrococcus*. Самостоятельность рода *Paracoccus* Ezzat et McConnell, 1956 вызывает у нас большие сомнения, так как он отличается от *Atrococcus* лишь наличием так называемой анальной полоски. Однако эта полоска может быть в разной степени выражена или полностью отсутствовать даже внутри одной серии самок, как, например, в типовых сериях *Atrococcus expressus* (Borchsenius, 1949) или *A. pacificus* (Borchsenius, 1949). В этой связи мы не используем название *Paracoccus* для каких-либо видов Палеарктической фауны.

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. Наиболее частым аргументом в пользу рассмотрения вида в *Balanococcus* являлось наличие трубчатых желез с воротничком. Однако типовой вид рода *Trionymus*, *T. perrisii*, также обладает железами с небольшим воротничком, а большинство остальных многочисленных видов обоих родов демонстрируют непрерывный ряд межвидовой изменчивости формы и размера, как воротничков, так и протоков трубчатых желез, что не позволяет использовать этот признак как дифференциальный между *Balanococcus* и *Trionymus*. 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 головогруди, либо более или менее равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Небольшой род *Kiritshenkella* Borchsenius, 1948 отличается от остальных родов г/р *Trionymus* и вообще всех родов червецов мировой фауны своеобразным расположением трехячеистых желез. На близость *Kiritshenkella* к *Balanococcus* обращали внимание разные авторы (Williams, 1962, 1970, 2004; Koteja, 1988; Danzig, 1998), но указывая, прежде всего, на сходные трубчатые железы с глубоким и широким воротничком. Нам же, кроме того, представляется важным отметить тенденцию группировки трехячеистых желез вдоль средней линии тела, которая ярко выражена у *Kiritshenkella* и только намечается у некоторых видов *Balanococcus*. «Промежуточным звеном» между этими родами вероятно следует считать *Kiritshenkella lianae* Koteja, 1988, который сохраняет отдельные трехячеистые железы по краям спинных устьиц, близ дыхалец и в подкраевой зоне.

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 слабо развитой 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* Kiritschenko, 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 трубчатыми 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 пятиячеистые 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 микрошипиков,

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.

Рассматривая в целом филогению мучнистых червецов, приходится признать, что такие процессы, как исчезновение зубчика на коготке, появление дорсальных щетинок, сокращение числа церариев, преобразование простых трубчатых желез в более сложные типы, утрата отдельных типов желез и замена их другими, утрата одной или обеих пар спинных устьиц и др. происходили многократно и независимо в разных родах.

Исходя из предложенной схемы (Рис. 19а, с), нетрудно заключить, что многие родовые группы и крупные рода псевдококцид представляются нам парафилетическими, так как от разных их видов происходят или, по крайней мере, могут быть легко выведены по морфологическим и иным признакам виды остальных, олиготипных и монотипных родов.

Данные по морфологии немногочисленных известных к настоящему времени самцов, к сожалению, никак не помогают разрешить имеющиеся, указанные выше проблемы реконструкции филогении именно в силу своей фрагментарности, но при этом и никак не противоречат предложенной схеме.

Считаю нецелесообразным в настоящее время «разрезать» предлагаемую схему на определенное количество триб и подтриб (с номенклатурной точки зрения это очень легко сделать), поскольку не обладаю достаточными знаниями о родах неотропической, афротропической и австралийской фаун. Кроме того, как было показано выше, для меня остается неясным ряд вопросов, касающихся родства различных групп червецов, утративших церарии. Среди триб, введшихся ранее другими авторами (всегда без общего анализа мировой фауны и филогенетической реконструкции!), лишь две, *Allomyrmococcini* Williams, 1978 и *Rhizoecini* Williams, 1969 (но без г/р *Xenococcus*!) представляются мне естественными. В этой связи я пока ограничиваюсь распределением родов палеарктической фауны в морфологические группы, не имеющие формального таксономического статуса, но пригодные для практической работы с палеарктическими мучнистыми червецами и дальнейших исследований в области надродовой классификации Pseudococcidae.

## ГЛАВА 7 СИСТЕМА РОДОВ И РОДОВЫХ ГРУПП ПСЕВДОКОКЦИД ПАЛЕАРКТИКИ

### Семейство *Pseudococcidae* Cockerell, 1905

*Putoini* Tang, 1992: 382 (как триба *Pseudococcidae* с несколькими родами). Williams et al., 2011: 11 (*Putoidae*, как монотипное семейство, без *Ceroputo*). Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012: 108 (synonymy).

*Rhizoecidae* Williams, 1969 (как триба *Pseudococcidae*). Hodgson, 2012: 8 (как отдельное семейство). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014 (synonymy).

*Pennygullaniidae* Koteja et Azar, 2008: 158. Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012: 108 (synonymy).

### Определительная таблица групп родов

Два подсемейства мучнистых червецов традиционно различаются по следующим признакам. У *Phenacossinae* обычно имеется зубчик на коготке, шипы на дорсальной поверхности тела, 9-члениковые усики, пятиячеистые железы и только простые трубчатые железы. У *Pseudocossinae* обычно зубчик на коготке, шипы (кроме входящих в состав церариев) и пятиячеистые железы отсутствуют, усики 6-8-члениковые, а трубчатые железы разнообразного строения (не только простые). Однако из этого самого общего дифференциального диагноза имеется множество исключений, а некоторые группы родов (в Палеарктике это, например, г/р *Metadenopus*) трудно с уверенностью отнести к одному из двух подсемейств. В этой связи мы предлагаем ниже единую определительную таблицу групп родов без их формального разделения на подсемейства.

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 *Helicoccus*

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, прижатыми 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 отчетливо. 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 *Mirococcus*

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 *Mirococcopsis*

32(31) Трехячеистых желез нет.....г/р *Metadenopus*

### 7.1 Группа рода (г/р) *Puto* Signoret, 1876

(номенклатурно соответствует трибе *Putoini* Tang, 1992; объемного соответствия по родовому составу не имеет).

Виды г/р *Puto* демонстрируют почти непрерывный ряд изменчивости таксономических признаков с обширной группой рода *Phenacoccus* Cockerell, 1893 и все уникальные апоморфии семейства *Pseudococcidae*. Помимо самого рода *Puto* с двумя под родами, мы относим к его группе монотипные *Trimerococcus* Balachowsky, 1952 (Сев. Африка) и *Eastia* De Lotto, 1964 (Южная Африка), а также крупный тропический род *Rastrococcus* Ferris, 1954, некоторые виды которого известны также с крайнего юго-востока Палеарктики (южный Китай).

Все эти рода характеризуются церариями с множественными шипами; краевые церарии при этом обычно более многочисленны (больше 18 пар), чем у каких либо других *Phenacoccinae* 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 – высоко подвижные насекомые, с сильно развитыми ногами и антеннами, ведущие открытый образ

жизни. По-видимому, для всех видов характерно яйцеживорождение и отсутствие яйцевых мешков. Не вызывает сомнений, что эта группа или по крайней мере род *Puto* представляют собой древнейших и самых примитивных червецов и в целом неококцид (надсемейство Coccoidea). Многочисленные плезиоморфные признаки *Puto* даже послужили основанием к рассмотрению этого рода в качестве отдельного семейства (Williams et al., 2011). Несостоятельность и внутренняя противоречивость такого подхода были подробно рассмотрены нами в специальной статье (Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012), а также обсуждаются здесь в главе 6.2.

Мы не видим никаких принципиальных отличий между *Puto* subgen. *Ceroputo* и небольшим (2 вида) австралийским родом *Australiputo* Williams, 1985 и считаем последний младшим субъективным синонимом *Ceroputo*. Вильямс в цитированной работе указывал, что его новый род отличается от *Puto* отсутствием дополнительных (не краевых) церариев, а также многоячеистых и пятиячеистых желез. Однако отсутствие этих структур наблюдается у разных видов в обоих под родах рода *Puto*, например, все три структуры одновременно отсутствуют у рассматриваемого в Приложении 2 *Puto (Ceroputo) graminis* Danzig, 1972. Наличие двух сенсилл с каждой стороны вертлуга у видов *Australiputo* указывает на их принадлежность именно к подроду *Ceroputo*.

### Определительная таблица родов

- 1(4) Шипы церариев с заостренными вершинами.  
 2(3) Шипы и трехячеистые железы образуют непрерывную краевую полосу. Многоячеистых, пятиячеистых и трубчатых желез нет.....*Trimerococcus* Balachowsky  
 3(2) Шипы и трехячеистые железы собраны в церарии вдоль всего края тела. Многоячеистые и/или пятиячеистые и/или трубчатые железы имеются.....*Puto* Signoret  
 4(1) Шипы церариев с резко усеченными, тупыми вершинами.....*Rastrococcus* Ferris

#### *Puto* Signoret, 1876 (Рис. 20)

Signoret, 1876: 394 (replacement name for *Putonia* Signoret, 1875; type species *Putonia antennata* Signoret, 1875, by monotypy). Ferris, 1950: 190. McKenzie, 1967: 326. Miller & McKenzie, 1973: 515. Tereznikova, 1975: 328. Danzig, 1980: 110; 1999: 79. Kosztarab & Kozár, 1988: 135. Williams & Granara de Willink, 1992: 465. Marrota & Tranfaglia, 1993: 171. Miller & Miller, 1993: 1. Tang, 1992: 403. Williams et al., 2011: 1. Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012: 97.

*Putonia* Signoret, 1875: 341 (junior homonym of *Putonia* Stål, 1872 in Heteroptera).

*Macrocerococcus* Leonardi, 1907: 151 (type species *Macrocerococcus sepebus* Leonardi, 1907,



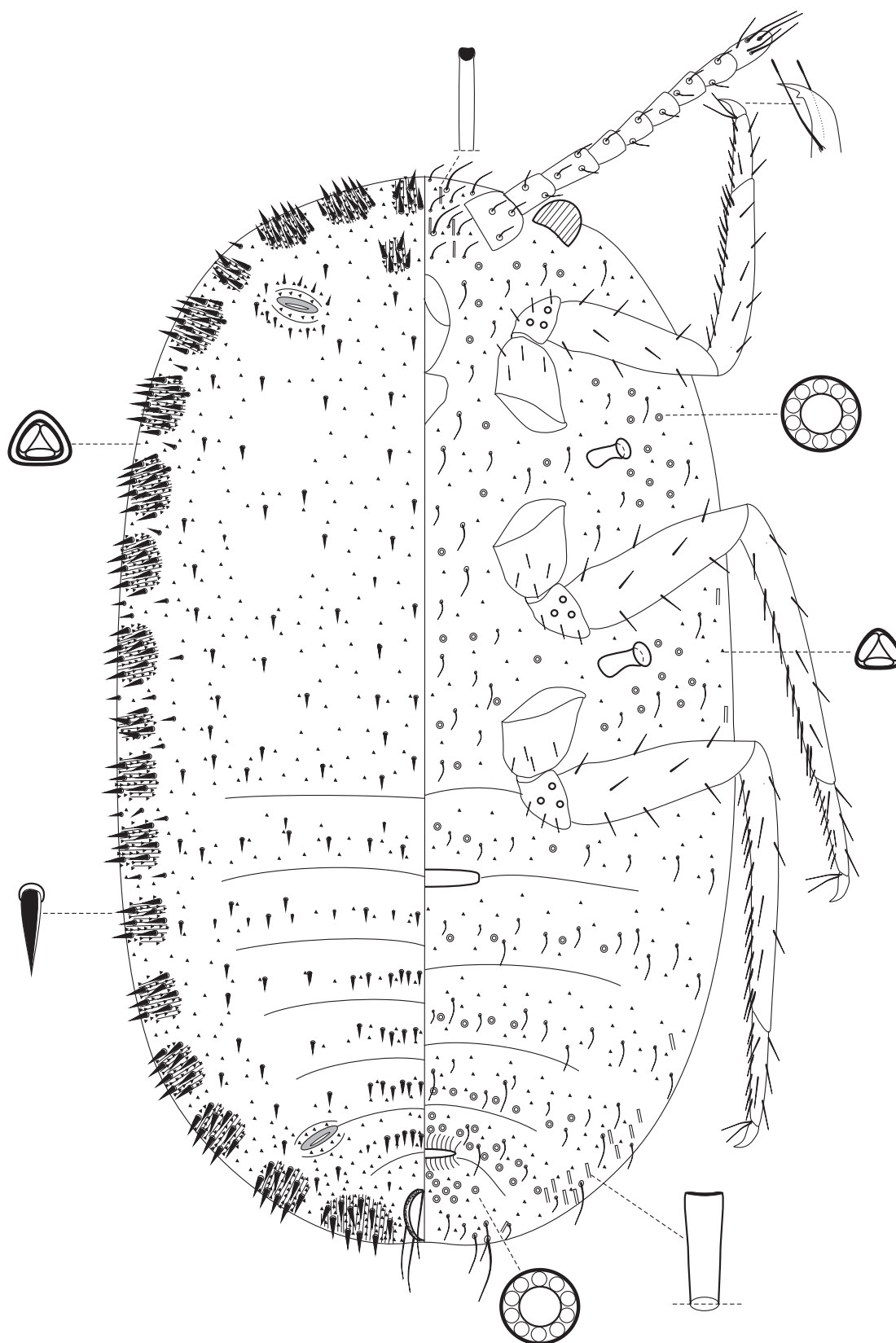


Рисунок 20. *Puto antennatus*, Швейцария.

by original designation). Borchsenius, 1948: 30; 1949: 289. Ferris, 1950: 190 (synonymy).

*Leococcus* Kanda, 1959: 239 (type species *Leocococcus erigeroneus* Kanda, 1959, by original designation). Tang, 1992: 396 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 9- (редко 8) члениковые. Ноги всегда хорошо развиты,

без просвечивающих пор; вертлуг чаще с 3-4, реже с 2 сенсиллами с каждой стороны; коготок с зубчиком (кроме *P. borealis*). Анальный аппарат полноценный или усложненный, с дополнительным наружным рядом микрошипиков. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Многоячеистые железы обычно многочисленны на вентральной поверхности тела, как правило 2-х размеров: более крупные на брюшке. Пятиячеистые железы имеются лишь у некоторых видов в небольшом количестве. Трехъячеистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, но часто отсутствуют в медиальной зоне вентральной поверхности; дорсальные трехъячеистые железы крупнее вентральных. Трубочатые железы простого типа. Для большинства видов характерна группа узких мелких желез перед ротовым аппаратом. Краевых церариев от 18 до 26 пар. Кроме того, часто имеются дополнительные церарии в различном количестве. Краевые церарии с 6-20 или более шипами и примерно таким же числом трехъячеистых желез, дополнительные церарии с меньшим числом шипов и желез. Все церарии обычно расположены на склеротизированных пластинках. Дорсальная поверхность тела всегда покрыта шипами или шипиками разного размера.

**Замечания.** Род в мировой фауне содержит более 50 видов; 17 палеарктических видов рассмотрены нами в Приложении 2, остальные виды распространены главным образом в Северной и Южной Америке, один вид известен из северного Тайланда.

Не включен в определительные таблицы описанный после завершения работы над фауной Палеарктики вид из Марокко, *Puto (Ceroputo) chetverikovi* Gavrillov-Zimin, 2016. Этот вид отличается от всех остальных видов рода наличием только двух пар церариев с множественными шипами и дополнительными (4-5) зубчиками на коготке. Рисунок и подробное описание вида см. у Gavrillov-Zimin (2016a).

Из палеарктических видов 10 – полифаги на различных травянистых (редко кустарниковых) покрытосеменных растениях; 2 вида живут на дубах и 5 видов – специализированы на древесных хвойных растениях.

*Puto brunntarsis* (Signoret, 1875), описанный из Южной Франции, невозможно идентифицировать – см. Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995.

### Определительная таблица видов

1(28) Вертлуг с 3-4 сенсиллами на каждой стороне (подрод *Puto*).

2(27) Коготок с хорошо развитым зубчиком.

- 3(16) Дорсальные трубчатые железы имеются.
- 4(15) Трубчатые железы на дорсальной поверхности тела одного размера, крупные.
- 5(10) Дорсальные трубчатые железы широкие, диаметр их протока более чем в два раза превышает диаметр трехячейстой железы.
- 6(7) Дорсальные трубчатые железы имеются только в составе церариев. Вентральные трубчатые железы одного размера, имеются только в группе перед ротовым аппаратом.....*P. subericola* (Vaussiere)
- 7(6) Дорсальные трубчатые железы располагаются между церариями. Вентральные трубчатые железы 2-3 размеров, многочисленны на стернитах брюшка.
- 8(9) Пятиячейстых желез нет.....*P. tubulifer* Danzig
- 9(8) Пятиячейстые железы имеются.....*P. huangshanensis* Wu
- 10(5) Дорсальные трубчатые железы узкие, диаметр протока этих желез примерно равен диаметру трехячейстой железы.
- 11(14) Трубчатые железы на дорсальной поверхности тела имеются не только по краю, но и в средней части тела.
- 12(13) На вентральной поверхности тела трубчатые железы расположены не только перед ротовым аппаратом, но и в средней части груди и брюшка.....  
.....*P. megriensis* (Borchsenius)
- 13(12) На вентральной поверхности тела трубчатые железы расположены только перед ротовым аппаратом.....*P. kondarensis* (Borchsenius)
- 14(11) Трубчатые железы на дорсальной поверхности тела имеются только по краю тела.....*P. superbus* (Leonardi), часть
- 15(4) Трубчатые железы на дорсальной поверхности тела двух размеров, мелкие железы встречаются по краю брюшка.....*P. causicus* Hadzibejli
- 16(3) Дорсальных трубчатых желез нет.
- 17(20) Вентральные трубчатые железы двух-трех размеров.
- 18(19) Вентральные трубчатые железы двух размеров. Мелкие образуют группу впереди от ротового аппарата, а более крупные встречаются по краю стернитов груди и последних стернитов брюшка.....*P. antennatus* (Signoret)
- 19(18) Вентральные трубчатые железы трех размеров. Мелкие железы образуют группу перед ротовым аппаратом, а крупные и средние железы многочисленны на стернитах брюшка.....*P. orientalis* Danzig
- 20(17) Вентральные трубчатые железы одного размера.
- 21(26) Вентральные трубчатые железы имеются только перед ротовым аппаратом или (редко) трубчатые железы полностью отсутствуют.

- 22(23) Многоячеистые железы многочисленны, разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела.....*P. superbus* (Leonardi), часть
- 23(22) Многоячеистые железы малочисленны, имеются только на стернитах головогруды или полностью отсутствуют.
- 24(25) Многоячеистые железы имеются на стернитах головогруды.....  
.....*P. peyerimhoffi* (Vayssiere)
- 25(24) Многоячеистых желез нет.....*P. israelensis* Ben-Dov
- 26(21) Вентральные трубчатые железы расположены по всей вентральной поверхности тела, кроме передней его части.....*P. konoii* Takahashi
- 27(2) Коготок без зубчика.....*P. borealis* (Borchsenius)
- 28(1) Вертлуг с 2 сенсиллами на каждой стороне (подрод *Ceroputo*), редко с 1-3 сенсиллами (у *P. graminis*).
- 29(30) Многоячеистых и пятиячеистых желез нет.....*P. graminis* Danzig
- 30(29) Многоячеистые и пятиячеистые железы имеются.
- 31(32) Трубчатые железы на дорсальной поверхности тела имеются.....  
.....*P. pini* Danzig
- 32(31) Трубчатых желез на дорсальной поверхности тела нет.
- 33(34) Трубчатые железы многочисленны по всей вентральной поверхности тела.....  
.....*P. pilosellae* Šulc
- 34(33) Трубчатые железы крайне малочисленны и встречаются главным образом на стернитах брюшка.....*P. vaccinii* Danzig

### ***Rastrococcus*** Ferris, 1954 (Рис. 21)

Ferris, 1954: 55 (type species *Phenacoccus iceryoides* Green, 1908, by original designation). Williams, 1985: 340; 1989: 438; 2004: 714. Cox, 1987: 81. Williams & Watson, 1988: 204. Tang, 1992: 384.

**Замечания.** Тропический род *Rastrococcus* включает около 30 видов – все из стран Юго-Восточной Азии и Австралазии. Ареалы трех вида, *R. chinensis* Ferris, 1954, *R. iceryoides* (Green, 1908), *R. mangiferae* (Green, 1896) охватывают также и относимый к Палеарктике южный Китай.

### ***Trimerococcus*** Balachowsky, 1952 (Рис. 22)

Balachowsky, 1952: 177 (type species *Trimerococcus ico-sianus* Balachowsky, 1952, by original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 178.

**Диагноз.** Самка. Ноги нормально развиты; коготок с зубчиком. Анальный

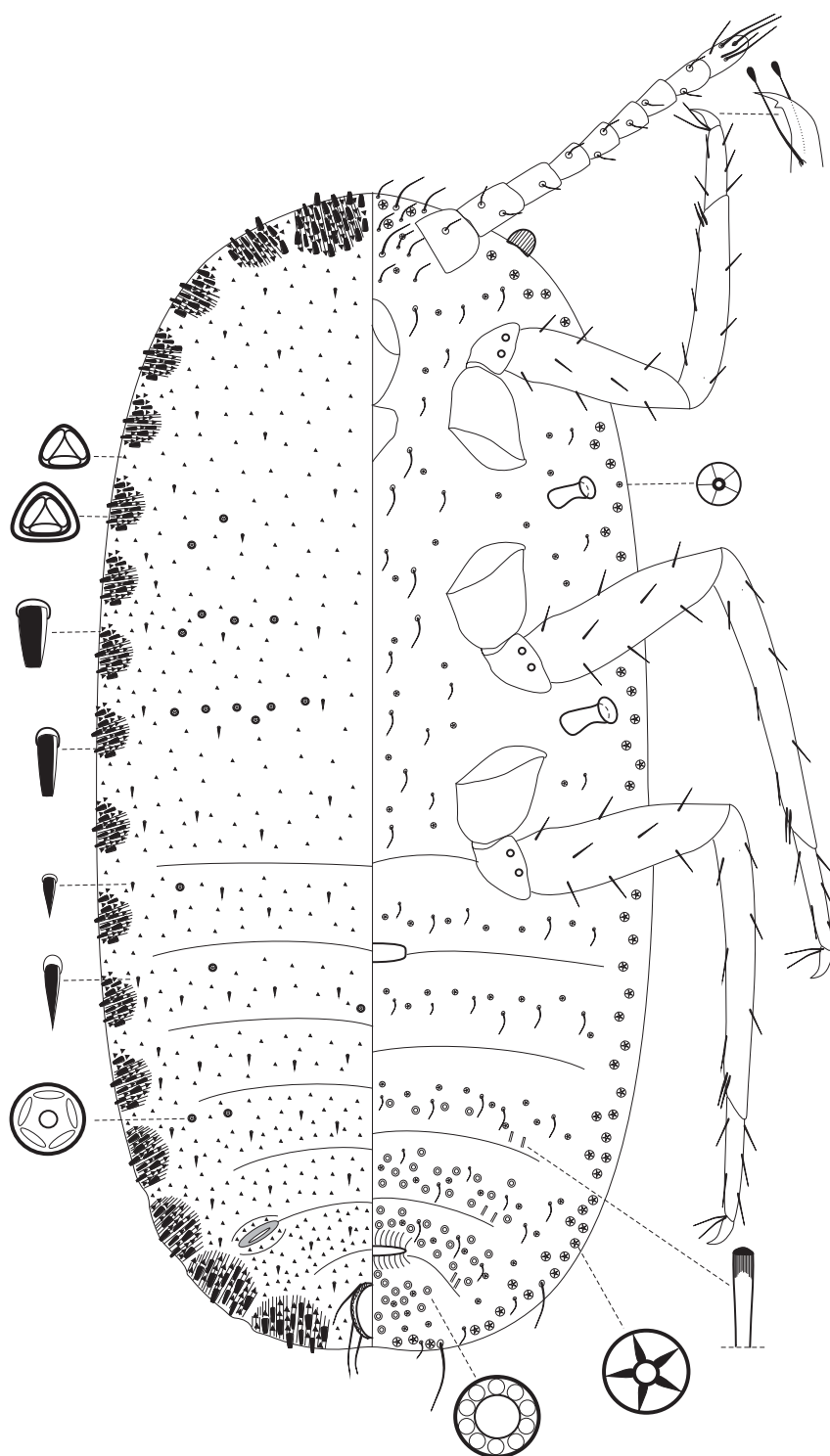


Рисунок 21. *Rastrococcus kendariensis*, о. Сулавеси.

аппарат полноценный, с 6 щетинками, которые слегка длиннее диаметра анального кольца. Многоячеистых, пятиячеистых и трубчатых желез нет. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела и вместе с шипами формируют полосу вдоль всего дорсального края тела. Церарии слиты в единую краевую полосу шипов и трехячеистых желез. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками. Монотипный род.

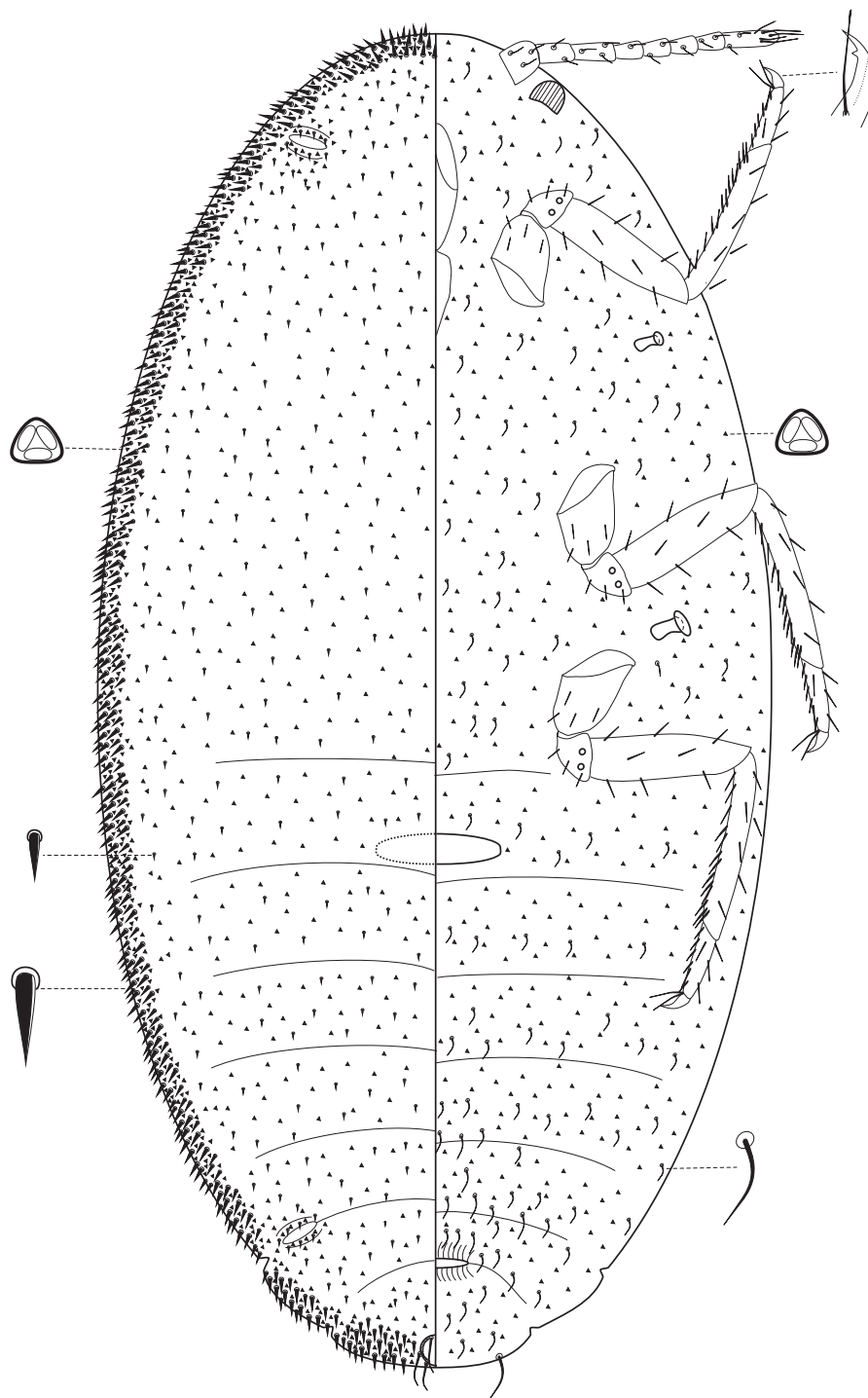


Рисунок 22. *Trimerococcus icosianus*, паралектотип.

### 7.2 Группа рода (г/р) *Phenacoccus* Cockerell, 1893

(номенклатурно соответствует трибе Phenacossini Šulc, 1944; объемного соответствия не имеет).

В отличие от большинства других групп родов (за исключением только г/р *Puto* Signoret, 1876), рассматриваемых нами здесь в рамках подсемейства Phenacossinae, собственно г/р *Phenacoccus* Cockerell, 1893 не может быть охарактеризована

какими-либо уникальными апоморфными признаками или особым сочетанием неуникальных апоморфий. Все признаки этой группы являются плезиоморфными, унаследованными от г/р *Puto* и характерными в целом для семейства Pseudococcidae, но частично утраченными в некоторых более молодых и специализированных родах этого семейства. Такие признаки, как наличие двух пар хорошо развитых спинных устьиц, равномерное распределение трехячеистых желез по всей поверхности тела, многочисленные церарии (иногда с множественными шипами), сильно развитые шипы дорсальной поверхности тела (часто образующие несколько медиальных церариев), зубчик на коготке, простые трубчатые железы, хорошо развитые ноги и антенны (как правило, 9-члениковые), полноценный анальный аппарат (с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипикиков и 6 длинными щетинками) характерны для большинства видов г/р *Phenacoccus*. Однако отдельные виды этой группы утрачивают некоторые из этих плезиоморфных признаков, создавая тем самым почти непрерывный ряд переходных форм между *Phenacoccus* и другими группами родов в семействе. Так, непосредственно из *Phenacoccus*, могут быть выведены г/р *Peliococcus* Borchsenius, 1948 и г/р *Heliococcus* Šulc, 1912; через предков, подобных современному *Synacanthococcus* Morrison, 1920 может быть выведена группа рода *Coccidohystrix* Lindinger, 1943; через род *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877 – г/р *Mirococcus* Borchsenius, 1947, г/р *Heterococcus* Ferris, 1918 и вероятно некоторые группы, относимые к подсемейству Pseudococcidae (более подробное обсуждение см. в главе 6.4).

Помимо самого рода *Phenacoccus* мы относим к его группе (в Палеарктической фауне) еще 5 родов: *Coccura* Šulc, 1908, *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877, *Perystrix* Gavrilov, 2004, *Synacanthococcus* Morrison, 1920 и *Malekoccus* Matile-Ferrero, 1988. Монотипный род *Calyptococcus* Borchsenius, 1948 рассматривается нами как младший синонимом *Coccura* Šulc, в связи с тем, что его типовой вид, *Calyptococcus desertus* Borchsenius, 1948, помещается нами в младшие синонимы *Coccura suwakoensis* (Kuwana et Toyoda, 1915). При этом основанный на *Coccura suwakoensis* монотипный род *Rosanococcus* Kanda, 1934 был сведен в синонимы к *Coccura* еще Такахашаи (Takahashi, 1958).

Монотипные рода *Bouhelia* Balachowsky, 1938 и *Gouxia* Kozár et Kemal, 2009, по нашему мнению, никаких отличий от рода *Phenacoccus* не имеют; переописания типовых видов этих родов сделаны нами на основе изучения типового материала из коллекции MNHN. Указание Goux (1989) на отсутствие коготкового зубчика у типового вида, *Gouxia danielaferreroae* (Goux, 1989) не соответствует

действительности.

Монотипный род *Bessenayla* Goux, 1988 рассматривается нами в качестве младшего синонима *Fonscolombia*, в связи с тем, что мы считаем его типовой вид, *Bessenayla balachowskyi* Goux, 1988, новым младшим синонимом *Fonscolombia tomlinii* (Newstead, 1892), обычного представителя рода *Fonscolombia*.

Своеобразный монотипный род *Malekoccus*, известный из Саудовской Аравии по большинству своих признаков близок к *Phenacoccus*. Однако наличие крупных желез с широким плоским кольцом у отверстия протока ставит этот род в обособленное положение среди всего подсемейства Phenacossinae. Кроме того, в отличие от большинства Phenacossinae, *Malekoccus* обладает крупными пятиячеистыми железами, которые по размеру соответствуют многоячеистым железам.

Монотипный род *Bessenayla* Goux, 1988 рассматривается нами в качестве синонима *Fonscolombia*, в связи с тем, что мы считаем его типовой вид, *Bessenayla balachowskyi* Goux, 1988, младшим синонимом *Fonscolombia tomlinii* (Newstead, 1892).

### Определительная таблица родов

- 1(2) Все краевые и медиальные церарии расположены на сильновыпуклых и сильно склеротизированных бугорках. Дорсальные трубчатые железы с ассоциированными простыми порами.....*Synacanthococcus* Morrison
- 2(1) Краевые и медиальные (если есть) церарии расположены на плоских участках кутикулы или (обычно только у молодых самок) на слабо выпуклых и слабо склеротизированных бугорках. Дорсальные трубчатые железы (если имеются) без ассоциированных простых пор (за исключением *Ph. glanduliporatus*).
- 3(10) Все церарии образованы шипами; иногда эти шипы тонкие, но при этом короткие.
- 4(9) На дорсальной поверхности тела щетинок нет.
- 5(6) На обеих сторонах тела встречаются трубчатые железы с плоским склеротизированным кольцом у отверстия протока. Пятиячеистые железы крупные, сходны по размеру с многоячеистыми железами.....*Malekoccus* Matile-Ferrero
- 6(5) Трубчатые железы простого типа. Пятиячеистые железы заметно мельче многоячеистых.
- 7(8) Яйцевой мешок яйцекладущей самки блюдцевидный, так как трубчатые железы



- сконцентрированы вдоль края тела, а в медиальной зоне тергитов малочисленны или отсутствуют..... *Coccura* Šulc
- 8(7) Яйцевой мешок яйцекладущей самки (если имеется) полностью закрывает ее тело, так как дорсальные трубчатые железы распределены по поверхности тела более или менее равномерно или же яйцевой мешок и дорсальные трубчатые железы полностью отсутствуют (у яйцеживородящих видов)..... *Phenacoccus* Cockerell
- 9(4) На дорсальной поверхности тела имеются различного размера щетинки..... *Fonscolombia* Lichtenstein
- 10(3) Все или большинство церариев образованы длинными щетинками (псевдоцерарии)..... *Perystrix* Gavrilo

### *Coccura* Šulc, 1908

Šulc, 1908: 64 (type species *Coccus comari* Künow, 1880, by original designation and monotypy). Borchsenius, 1949: 299. Ter-Grigorian, 1973: 220. Tereznikova, 1975: 1973. Danzig, 1980: 135, 1982: 141, 2012: 86. Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989: 169. Danzig & Gavrilo-Zimin, 2014: 185.

*Tetrura* Lichtenstein, 1882: 275 (junior homonym of *Tetrura* Lesson in Aves).

*Rosanococcus* Kanda, 1934: 311 (type species *Phenacoccus suwakoensis* Kuwana et Toyoda, 1915). Takahashi, 1958: 3 (synonymy).

*Mediococcus* Kiritshenko, 1936: 1944 (type species *Mediococcus circumscriptus* Kiritshenko, 1936, by monotypy). Danzig, 1982: 141 (synonymy).

*Calyptococcus* Borchsenius, 1948: 956 (type species *Calyptococcus desertus* Borchsenius, 1948, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2014: 180 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело молодой самки продолговатое; у взрослой самки широкоовальное, почти полушаровидное, склеротизированной дорсальной поверхностью. Самка лежит на белом блюдцевидном яйцевом мешке. Усики 8-9-члениковые. Ноги, в сравнении с телом, маленькие, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком. Анальный аппарат обычно полноценный; у *C. circumscripta* – с уменьшенным числом пор и микрошипикиков. Имеется две пары спинных устьиц (у *C. circumscripta* они слабо развиты). Брюшных устьиц у всех видов 3; они большие, одинакового размера, овальной формы. Многочаеистые железы у всех видов расположены только на задних стернитах брюшка. Пятичаеистые железы имеются в средней части вентральной поверхности тела, малочисленны. Простые дисковидные поры имеются на обеих сторонах тела. Трехчаеистые железы относительно малочисленны, расположены на обеих сторонах тела. Трубчатые железы простые, с неравномерно расширенным протоком. Церариев обычно 18 пар, все они расположены на склеротизированных пластинках, лишь у *C. circumscripta*

всего 2 пары и без пластинок.

**Замечания.** Род *Coccira* представляет собой группу видов, хорошо очерченную по внешнему виду (самка лежит на блюдцевидном яйцевом мешке, см. рисунок). *C. circumscripta* отличается от прочих видов частично редуцированным анальным аппаратом и малым числом церариев, что не может служить достаточным основанием для выделения этого вида в самостоятельный род.

Палеарктический род с 4 видами. Все виды, по-видимому, являются яйцеживородящими.

### Определительная таблица видов

- 1(6) Церариев 18 пар. Все трубчатые железы одного размера.
- 2(3) В средней части дорсальной поверхности тела трубчатые железы имеются.....  
.....*C. suwakoensis* (Kuwana et Toyoda)
- 3(2) В средней части дорсальной поверхности тела трубчатых желез нет.
- 4(5) Дорсальные шипики толстые. На различных розоцветных растениях.....  
.....*C. comari* (Künow)
- 5(4) Дорсальные шипики тонкие. На различных видах полыни.....  
.....*C. convexa* Borchsenius
- 6(1) Церариев 2 пары. Трубчатые железы двух размеров.....  
.....*C. circumscripta* (Borchsenius)

#### ***Fonscolombia*** Lichtenstein, 1877 (Рис. 23)

Lichtenstein, 1877: 33 (type species *Fonscolombia graminis* Lichtenstein, 1877, designated by International Commission of Zoological Nomenclature (ICZN, 1991, Opinion 1654). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989: 166. Matile-Ferrero, 2004: 73. Danzig & Gavrilov, 2005: 527. Danzig, 2007: 363. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 196.

*Euripersia* Borchsenius, 1948: 956 (type species *Euripersia amnicola* Borchsenius, 1948, by original designation). Williams, 1962: 24. Danzig, 1971: 372 (= *Phenacoccopsis*), 1980a: 140, 2007: 363 (synonymy). Ter-Grigorian, 1973: 94. Tereznikova, 1975: 175. Kosztarab & Kozár, 1988: 94. Tang, 1992: 445.

*Phenacoccopsis* Borchsenius, 1948: 954 (type species *Phenacoccopsis agropyri* Borchsenius, 1939, by original designation), 1949: 199. Danzig, 1971: 372 (synonymy)

*Conicoccus* Goux, 1994: 41 (type species *Conicoccus montrottieri* Goux, 1944, by original designation). Matile-Ferrero, 2004: 74 (synonymy).

*Bessenayla* Goux, 1988: 6 (type species *Bessenayla balachowskyi* Goux, 1988, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 196 (synonymy).

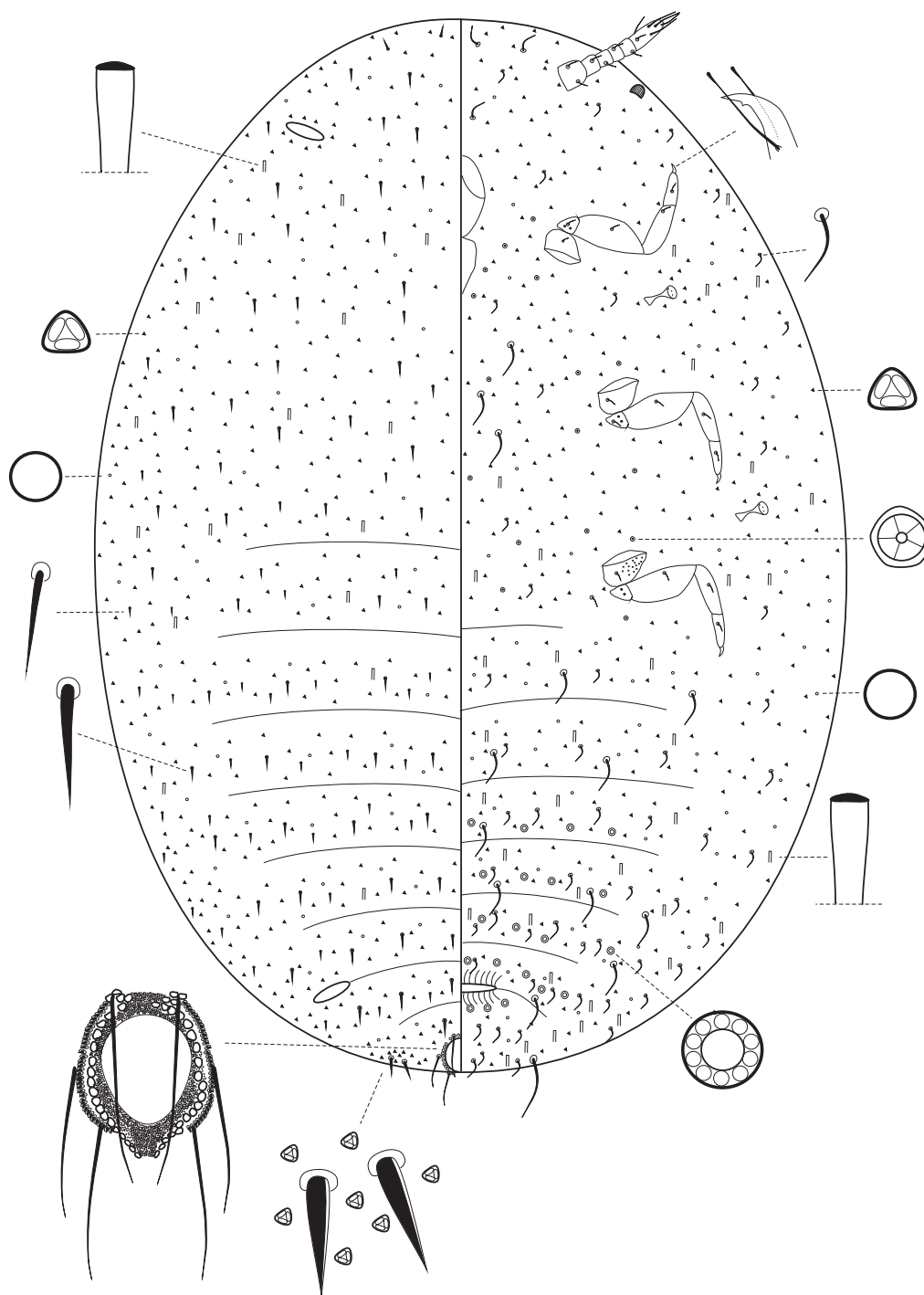
**Замечания.** Род *Fonscolombia* очень близок к обширному всесветно распространенному роду *Phenacoccus* Signoret и границы между ними были размыты на протяжении многих лет. Опираясь на признаки типовых видов этих родов, мы помещаем в *Fonscolombia* виды, у которых дорсальная поверхность тела покрыта щетинками (вместо или в дополнение к шипам), а в *Phenacoccus* оставляем виды только с шипами на дорсальной поверхности. В этой связи нами (Данциг, Гаврилов-Зимин, 2014) был предложен ряд новых таксономических комбинаций: *Fonscolombia abdita* (Borchsenius, 1949), *F. alibotush* (Gavrilov, 2010), *F. asphodeli* (Goux, 1942), *F. halimiphylli* (Danzig, 1968), *F. incerta* (Kiritshenko, 1940), *F. kokandica* (Nurmamatov, 1986), *F. menieri* (Matile-Ferrero et Balachowsky, 1972), *F. phenacocoida* (Kiritshenko, 1932), *F. porifera* (Borchsenius, 1949), *F. rotunda* (Kanda, 1943), *Ph. trichonotus* (Danzig, 1971), *F. setigera* (Borchsenius, 1949).

Наоборот, в род *Phenacoccus* из *Fonscolombia* нами перенесено 3 вида, не имеющих щетинок на дорсальной поверхности тела: *Phenacoccus butorinae* (Danzig et Gavrilov, 2005), *Ph. tshadaevae* (Danzig, 1980), *Ph. edentatus* (Danzig, 1971). *Phenacoccus pennisetus* Tang, 1988, перенесенный позднее самим автором (Tang, 1992) в род *Euripersia*, должен быть на наш взгляд оставлен в исходном роде, то есть в *Phenacoccus*, поскольку этот вид не имеет ни одного из выше перечисленных признаков *Fonscolombia* (= *Euripersia*).

Мы не рассматриваем следующие виды, описанные Леонарди из Италии в виду неполноты их описаний, отсутствия тотальных рисунков и недоступности материала: *Fonscolombia inquilina* (Leonardi, 1908), *F. libera* (Leonardi, 1908), *F. sardiniae* (Leonardi, 1908), *F. silvestri* (Leonardi, 1918). Все эти виды, а также *F. cribrata* Menozzi, 1933 были изначально описаны в роде *Ripersia* Signoret, 1875, типовой вид которого невозможно идентифицировать (Matile-Ferrero & Ben-Dov, 1995), а затем без аргументации и изучения материала были перенесены Козаром и Вальтером (Kozár & Walter, 1985) в род *Euripersia*. При изучении голотипа *Ripersia cribrata* Menozzi, 1933 нами было установлено, что этот вид является синонимом широко распространенного *Mirococcopsis subterranea* (Newstead, 1893) (см. соответствующие комментарии), тогда как *Ripersia cribrata* subsp. *massiliensis* Goux, 1941 является самостоятельным видом, рассматриваемым нами в роде *Trionymus*.

Таким образом, мы включаем в род *Fonscolombia* 19 видов; все они распространены исключительно в Палеарктическом регионе.

Не включен в определительные таблицы описанный после завершения рабо-



**Рисунок 23.** *Fonscolombia graminis*, Франция.

ты над фауной Палеарктики вид из Марокко, *Fonscolombia toubkalensis* Gavrillov-Zimin, 2016. Этот вид морфологически близок к восточно-палеарктическому *F. herbacea* от которого отличается наличием дорсальных трубчатых желез и цветом тела (розовый вместо желтого). Рисунок и подробное описание вида см. у Gavrillov-Zimin (2016a).

### Определительная таблица видов

- 1(6) Церариев 14-18 пар.
- 2(5) Шипы церариев конические. Анальный аппарат обычного строения, с одним рядом пор и одним рядом микрошипиков
- 3(4) Церариев 18 пар. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка и группы возле дыхальцевых отверстий.....  
.....*F. asphodeli* (Goux)
- 4(3) Церариев 14-16 пар (отсутствует несколько грудных пар). Многоячеистые железы имеются только на стернитах брюшка и заднегруди.....  
.....*F. alibotush* (Gavrilov)
- 5(2) Шипы церариев очень тонкие, щетинковидные. Анальный аппарат усложненный, с одним внутренним рядом пор и 4 наружными рядами микрошипиков..  
.....*F. menieri* (Matile-Ferrero et Balachowsky)
- 6(1) Церариев 1-3 пары, расположенных на последних сегментах брюшка, редко церариев до 7 пар.
- 7(10) Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела многочисленны, образуют поперечные ряды и/или полосы.
- 8(9) Многоячеистые железы образуют широкую полосу вдоль всего края тела на обеих его сторонах и поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка.....  
.....*F. porifera* (Borchsenius)
- 9(8) Многоячеистые железы имеются только в поперечных рядах на тергитах и стернитах брюшка.....*F. halimiphylli* (Danzig)
- 10(7) Многоячеистых желез на дорсальной поверхности тела нет или они единичны на последних тергитах брюшка.
- 11(32) Дорсальные трубчатые железы многочисленны, расположены по всей дорсальной поверхности тела.
- 12(15) Все трубчатые железы примерно одного размера.
- 13(14) Многоячеистые железы расположены не только на стернитах брюшка, но и встречаются на вентральной поверхности головогруди. Усики 9-члениковые. Ноги без просвечивающих пор.....*F. cerarifera* (Danzig)
- 14(15) Многоячеистые железы имеются только на последних стернитах брюшка. Усики 6-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами.....  
.....*F. graminis* Lichtenstein
- 15(12) Трубчатые железы двух размеров.

- 16(31)  $C_{18}$  с 2-3 шипами.
- 17(30) Дорсальных пятячеистых желез нет.
- 18(19) Брюшные устья выпуклые, сильно склеротизированные.....  
.....*F. tomlinii* (Newstead)
- 19(18) Брюшные устья плоские, не склеротизированные или брюшных устьев нет.
- 20(29) Дорсальная поверхность тела покрыта короткими щетинками.
- 21(26) Вентральные трубчатые железы одного размера.
- 22(25) Брюшное устье имеется.
- 23(24) Голени тонкие и длинные, почти втрое длиннее лапки.....  
.....*F. setigera* (Borchsenius)
- 24(23) Голени более короткие и толстые, лишь вдвое длиннее лапки.....  
.....*F. kokandica* (Nurmamatov)
- 25(22) Брюшное устье нет.....*F. abdita* (Borchsenius)
- 26(21) Вентральные трубчатые железы двух размеров: краевые подобны дорсальным, и вдвое крупнее медиальных.
- 27(28) Церариев 1-2 пары. Пятячеистых желез нет. Брюшное устье нет.....  
.....*F. incerta* (Kiritshenko)
- 28(27) Церариев 3-4 пары. Пятячеистые железы многочисленны. Брюшное устье имеется.....*F. herbacea* (Danzig)
- 29(20) Дорсальная поверхность тела покрыта шипами, среди которых встречаются длинные щетинки.....*F. rotunda* (Kanda)
- 30(17) Дорсальные пятячеистые железы имеются.....*F. stepposa* (Matesova)
- 31(16)  $C_{18}$  с 8-12 шипами.....*F. amnicola* (Borchsenius)
- 32(11) Трубчатых желез на дорсальной поверхности тела нет или они единичны.
- 33(36) Брюшное устье нет.
- 34(35) Анальные церарии расположены на склеротизированных пластинках. Усики 8-9-члениковые.....*F. phenacocoides* (Kiritshenko)
- 35(34) Склеротизированных пластинок анальных церариев нет. Усики 6-члениковые.....*F. europaea* (Newstead)
- 36(33) Брюшное устье имеется.....*F. stipae* (Nurmamatov)

***Malekoccus*** Matile-Ferrero, 1988

Matile-Ferrero, 1988: 32 (type species *Malekoccus acaciae* Matile-Ferrero, 1988, by original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 244.

**Диагноз.** Самка. Ноги хорошо развиты; коготок с четко выраженным зубчиком. Спинных устьиц две пары. Многоячеистые и пятиячеистые железы (примерно одинакового размера) имеются. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы двух типов: простые и с плоским кольцом у отверстия протока. Имеется две пары церариев; каждый образован двумя тонкими шипами, без скопления трехячеистых желез. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками.

**Замечания.** Своеобразный монотипный род, по большинству своих признаков близкий к *Phenacoccus*. Однако наличие крупных желез с широким плоским кольцом у основания протока ставит этот род в обособленное положение среди всего подсемейства Phenacossinae. Кроме того, в отличие от большинства Phenacossinae, *Malekoccus* обладает крупными пятиячеистыми железами, которые по размеру соответствуют многоячеистым железам.

***Perystrix* Gavrilov, 2004 (Рис. 24)**

Gavrilov, 2004: 524 (type species *Perystrix ulmaria* Gavrilov, 2004). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 245.

**Диагноз.** Самка. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный или усложненный (с двумя наружными рядами микрошипикиков). Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Многоячеистые железы расположены на обеих сторонах тела. Пятиячеистые железы имеются или отсутствуют. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы простого типа. В большинстве церариев на месте шипов располагаются длинные щетинки (псевдоцерарии). Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками и щетинками разного размера.

**Замечания.** Наличие в церариях *Perystrix* щетинок вместо шипов (псевдоцерарии), ставит род в изолированное положение среди мучнистых червецов Палеарктики. Из всех известных нам палеарктических представителей подсемейства Phenacossinae псевдоцерарии имеются только у *Phenacoccus monieri* Balachowsky, 1939, описанного из Мадейры; сочетание этого признака с наличием одновременно шипиков и щетинок на дорсальной поверхности тела (как и у типового вида рода *Perystrix*) побудило нас (Данциг, Гаврилов-Зимин, 2014) перенести *Ph. monieri* в этот род – *Perystrix monieri*.

Похожая картина замены шипов церариев на щетинки известна также у

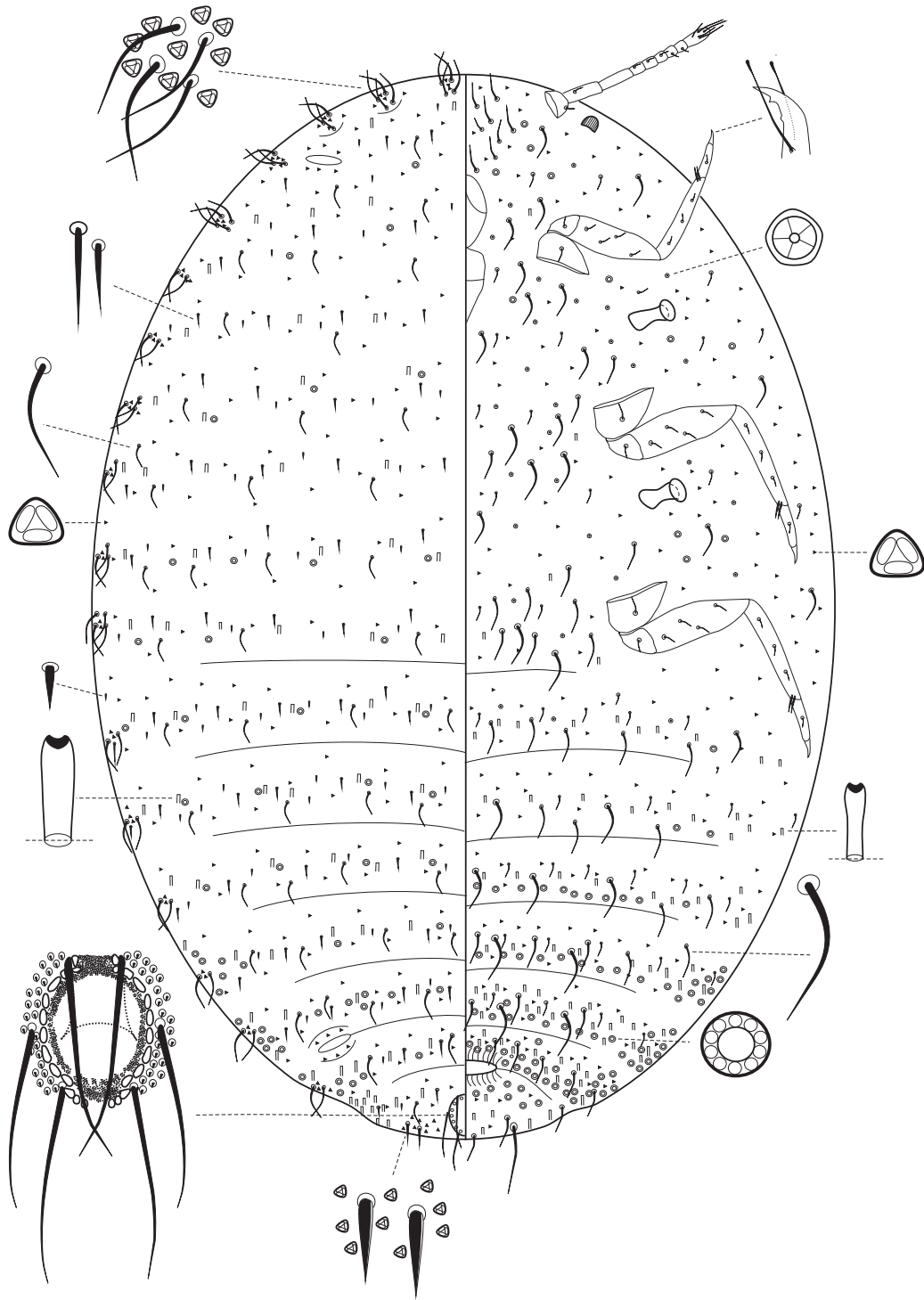


Рисунок 24. *Perystrix ulmaria*, паратип.

далекого в систематическом отношении вида *Dysmicoccus trispinosus* (Hall, 1923), обитающего в Египте и Израиле.



***Phenacoccus* Cockerell, 1893 (Рис. 25)**

Cockerell, 1893: 318 (type species *Pseudococcus aceris* Signoret, 1875, by subsequent designation of Fernald, 1903). Borchsenius, 1949: 208. Ferris, 1950b: 120. McKenzie, 1967: 213. Kozstarab & Kozár, 1988: 122. Danzig, 2003: 327.

*Paroudablis* Cockerell, 1900: 87 (type species *Boisduvalia piceae* Loew, 1883, by subsequent designation). Fernald, 1903 (synonymy).

*Bouhelia* Balachowsky, 1938: 37 (type species *Bouhelia maroccana* Balachowsky, 1938). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 250 (synonymy).

*Peukinococcus* Šulc, 1944: 2 (type species *Boisduvalia piceae* Loew, 1883, by monotypy). Ferris, 1950b: 120 (synonymy).

*Caulococcus* Borchsenius, 1960: 47 (type species *Phenacoccus angustatus* Borchsenius, 1949, by original designation). Ben-Dov, 1994: 74 (synonymy).

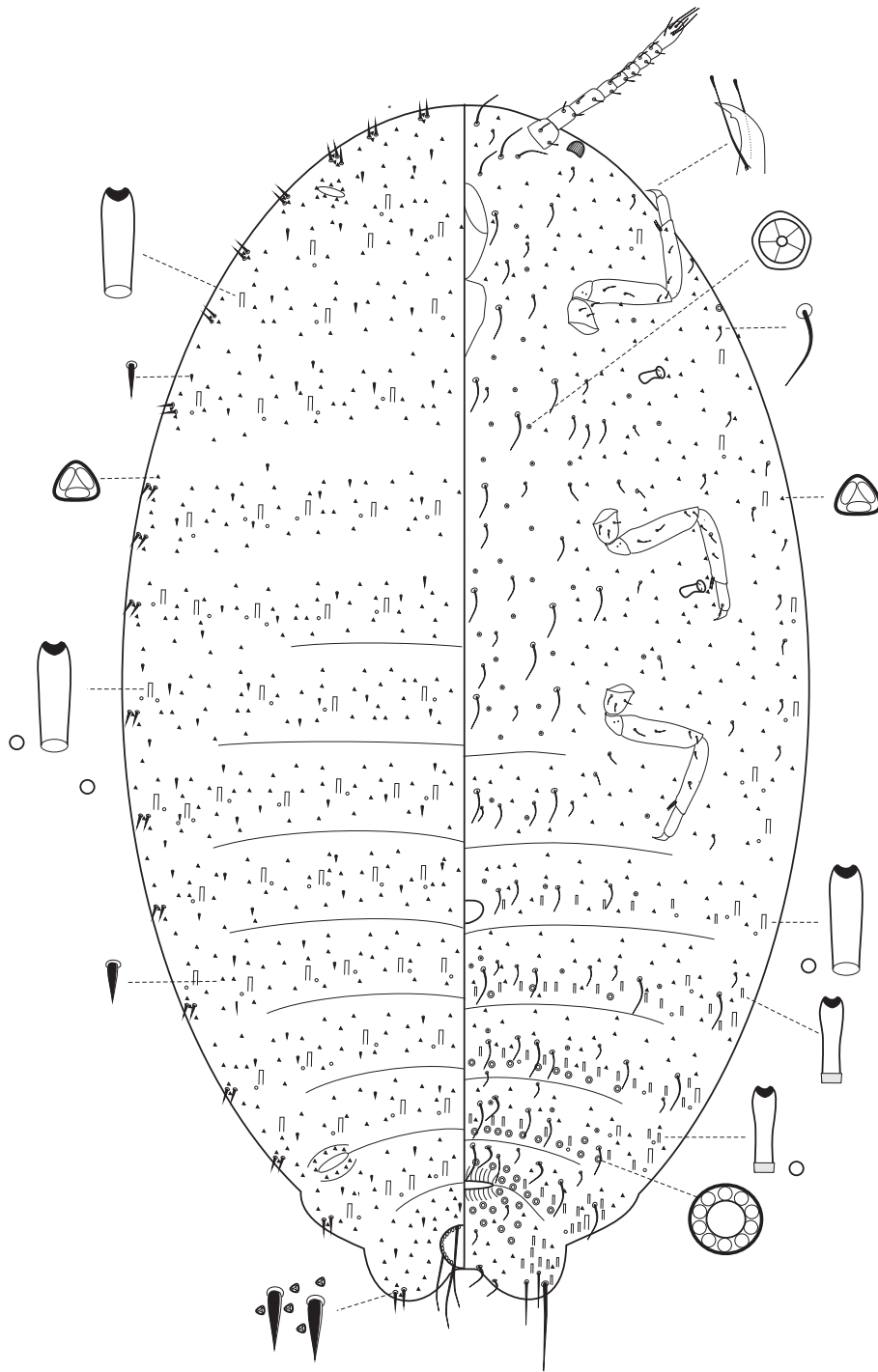
*Densisipina* Ter-Grigorian, 1964: 861 (type species *Densisipina graminea* Ter-Grigorian, 1964, by monotypy). Danzig, 2003: 327 (synonymy).

*Birendracoccus* Ali, 1975: 279 (type species *Dactylopius sacchari-folii* Green, by monotypy and original designation). Williams, 2004: 589 (synonymy).

*Gouxia* Kozár et Kemal, 2009: 1 (replacement name for *Giraudia* Goux, 1989, junior homonym of *Giraudia* Förster, 1869). Goux, 1989: 292 (*Giraudia*, type species *Giraudia danielaferreroae* Goux, 1989, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 250 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики обычно 8-9-члениковые, редко 6-7-члениковые. Ноги нормально развиты или сукороченными члениками; зубчик на коготке у подавляющего большинства видов хорошо развит, лишь у некоторых видов плохо заметен, а у *Ph. daganiae* (Bodenheimer, 1926) и *Ph. edentatus* (Danzig, 1971) отсутствует. Обычно обе пары спинных устьиц хорошо развиты, только у *Ph. persimplex* Borchsenius, 1949 передние спинные устьица отсутствуют. Многоячеистые железы обычно имеются; отсутствуют лишь у нескольких видов. Пятиячеистые железы обычно имеются; у некоторых видов очень малочисленны или отсутствуют (что может варьировать индивидуально). Трубочатые железы простого типа; иногда с небольшим утолщением кутикулы в месте соединения с протоком железы; у нескольких видов трубочатые железы полностью отсутствуют. Церариев от 1 до 18 пар; у некоторых видов развиты дополнительные медиальные церарии на сегментах брюшка. Дорсальная поверхность тела покрыта различной величины шипиками.

**Замечания.** Следующие 10 видов перенесены нами в род *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877 в связи с наличием у них щетинок на дорсальной поверхности тела: *Ph. abditus* Borchsenius, 1949, *Ph. alibotush* Gavrilov, 2010, *Ph. asphodeli* (Goux, 1942), *Ph. halimiphylli* Danzig, 1968, *Ph. incertus* (Kiritshenko, 1940), *Ph. kokandicus* Nurmamatov, 1986, *Ph. menieri* Matile-Ferrero et Balachowsky, 1972, *Ph. phenacocoides*



**Рисунок 25.** *Phenacoccus glanduliporatus*, голотип.

(Kiritshenko, 1932), *Ph. poriferus* Borchsenius, 1949, *Ph. rotundus* Kanda, 1943, *Ph. setiger* Borchsenius, 1949.

Наоборот, в род *Phenacoccus* из *Fonscolombia* нами перенесено 3 вида, не имеющих щетинок на дорсальной поверхности тела: *Ph. butorinae* (Danzig et Gavrilov, 2005), *Ph. tshadaevae* (Danzig, 1980), *Ph. edentatus* (Danzig, 1971).

*Amonostherium arabicum* Ezzat, 1960, по нашему мнению, не родственен

типовому (американскому) виду рода *Amonostherium*, *A. lichtensioides* (Cockerell, 1897), а соответствует принятому здесь диагнозу рода *Phenacoccus*.

*Phenacoccus caillardi* (Balachowsky, 1930) перенесен нами в род *Peliococcus* Borchsenius, 1948 – *Peliococcus caillardi*, так как этот вид имеет характерные группы многоячеистых и трубчатых желез на дорсальной поверхности тела.

При описании *Phenacoccus (Trionymus) balagnus* Балашовский (Balachowsky, 1933) с самого начала внес двусмысленность в таксономическое положение этого вида, описав его в роде *Phenacoccus* и при этом в подроде *Trionymus*, то есть одновременно в двух морфологически очень далеких таксонах, относимых ныне в качестве самостоятельных родов к двум разным подсемействам мучнистых червецов. Изучение голотипа вида, оригинального описания и рисунков Балашовского показало, что вид нельзя даже условно отнести ни к одному из этих родов. При этом неполнота оригинального описания и очень плохая окраска единственной препарированной самки не позволяют понять структуру трубчатых желез и использовать этот важный таксономический признак для однозначного решения о родовой принадлежности. По остальным своим признакам вид соответствует диагнозу рода *Mirococcus*, куда мы его и помещаем – *Mirococcus balagnus* (Balachowsky, 1933).

*Phenacoccus halli* Ezzat, 1962, указанный впервые из Египта как “*Phenacoccus halli* Priesner and Hosny” без описания и рисунка, а лишь с указанием, что этот вид имеет грибовидные железы, вероятно следует считать “*nomen nudum*”, а реальной датой описания вида считать 1995 год, когда было опубликовано описание и рисунок этого вида в статье Mohammad et al., 1995, то есть *Phenacoccus halli* Mohammad et al., 1995. К сожалению, эта последняя статья была опубликована в малодоступном журнале и мы не смогли с ней ознакомиться.

*Phenacoccus neohordei* Marotta, 1992, судя по оригинальному рисунку и описанию относится к роду *Seyneria* Goux, 1990, куда мы его и переносим. Более того, этот вид вероятно является младшим синонимом *Seyneria porticcia* Goux, 1990 – см. соответствующие комментарии в главе по г/р *Peliococcus*.

*Phenacoccus quadricaudatus* (Signoret, 1875), описанный из Франции, невозможно идентифицировать по имеющемуся описанию и типовому материалу (только самцы) – см. Ben-Dov et Matile-Ferrero, 1995.

*Phenacoccus hystrix* (Baerensprung, 1849), описанный из Германии, невозможно идентифицировать, что было указано еще Fernald (1903).

Следующие четыре вида, описанные с древесных покрытосеменных растений, судя по их оригинальным описаниям и рисункам, ничем не отличаются

друг от друга и при этом никогда не сравнивались: *Ph. prunispinosi* Savescu, 1984 (из Румынии), *Ph. silvanae* Longo et Russo, 1989 (из Италии), *Ph. alonim* Ben-Dov, 1991 (из Израиля) и *Ph. iranica* Moghaddam, 2013 (из Ирана). Все эти виды априори ничем не отличаются от *Ph. insularis* Danzig, 1971, известного с Сахалина и Курильских островов, где он является широким полифагом, но обитает на травянистых и кустарниковых растениях. Вероятно, указанные выше виды из Европы и Ближнего Востока являются вариантами одного широкораспространенного палеарктического вида. Мы, однако, избегаем здесь синонимизации в связи с недоступностью типового материала. См. также комментарии ниже.

Род *Phenacoccus* – один из самых крупных и всеветно распространенных родов кокцид. В мировой фауне он насчитывает около 180 видов; в нашей определительной таблице (Приложение 2) для Палеарктической фауны указано 69 видов, которые мы можем идентифицировать на основе материала и/или описаний.

#### Определительная таблица видов экологической группы *Ph. piceae*

- 1(12) Насекомые живут на хвойных растениях.
- 2(9) Трубочатые железы имеются на обеих сторонах тела, многочисленны.
- 3(8) Трубочатые железы на дорсальной поверхности тела вдвое толще вентральных.
- 4(5) Церарии имеются лишь на голове и на нескольких последних брюшных сегментах, в целом 6-8 пар.....*Ph. piceae* (Loew)
- 5(4) Церарии расположены вдоль всего края тела или некоторые грудные пары не развиты.
- 6(7) Церариев 18 пар.....*Ph. longoi* Russo
- 7(6) Церариев 14-15 пар.....*Ph. arambourgi* Balachowsky
- 8(3) Трубочатые железы на дорсальной и вентральной поверхности тела одинаковой толщины.....*Ph. isadenatus* Danzig
- 9(2) Трубочатые железы имеются только на вентральной стороне тела, единичны.
- 10(11)Пятичлестые железы многочисленны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела. Церариев 11-14 пар (не развиты некоторые грудные церарии).....*Ph. juniperi* Ter-Grigorian
- 11(10)Пятичлестые железы отсутствуют. Церариев 18 пар.....  
.....*Ph. yerushalmi* Ben-Dov
- 12(1) Насекомые живут на покрытосеменных растениях – см. отдельную определительную таблицу ниже.

### Определительная таблица видов (кроме группы *Ph. piceae*)

- 1(102) Трубчатые железы имеются, многочисленны хотя бы на вентральной поверхности тела.
- 2(99) Брюшные устья (если имеются) плоские, крупные или устьев нет совсем.
- 3(4) Третий членик усика необычно удлинен, он превышает по длине 4-6 членики вместе взятые *Ph. maroccanus*.....(*Balachowsky*)
- 4(3) Третий членик усиков незначительно отличается по длине от соседних члеников.
- 5(98) Многоячеистые железы имеются, иногда малочисленны.
- 6(21) На дорсальной поверхности тела многоячеистые железы разбросаны по всем тергитам.
- 7(14) Церариев 14-18 пар.
- 8(13) Коготок с зубчиком.
- 9(12) Трубчатые железы двух размеров.
- 10(11) Мелкие трубчатые железы образуют компактные группы в краевой зоне последних тергитов и стернитов брюшка.....*Ph. tianmuensis* Wu
- 11(10) Мелкие трубчатые железы расположены только на вентральной поверхности тела, не образуют компактных групп.....*Ph. hordei* (*Lindeman*)
- 12(9) Трубчатые железы одного размера.....*Ph. graminicola* *Leonardi*
- 13(8) Коготок без зубчика.....*Ph. daganiae* (*Bodenheimer*)
- 14(7) Церариев 1-5 пар.
- 15(16) На дорсальной поверхности тела имеются единичные пятиячеистые железы.....*Ph. desertus* (*Bazarov et Nurmamatov*)
- 16(15) Пятиячеистые железы имеются только на вентральной поверхности тела или полностью отсутствуют.
- 17(20) Дорсальные трубчатые железы многочисленны. Пятиячеистых желез нет.
- 18(19) Церариев 4-5 пар. Трубчатые железы двух размеров.....*Ph. chatakicus* *Kaydan et Kozár*
- 19(18) Церариев одна (анальная) пара. Все трубчатые железы одного размера.....*Ph. arabicus* (*Ezzat*)
- 20(17) Дорсальных трубчатых желез нет. Пятиячеистые железы многочисленны.....*Ph. discadenatus* *Danzig*
- 21(6) На дорсальной поверхности тела многоячеистых желез нет, или они расположены только на тергитах брюшка.

- 22(63) По краю тела расположено 15-18 пар церариев.
- 23(58) Трубоччатые железы двух-трех размеров.
- 24(57) Коготковые пальчики длиннее коготка, с булавовидной вершиной.
- 25(50) Дорсальные трубоччатые железы одного размера.
- 26(27) Многие трубоччатые железы сопровождаются ассоциированными простыми порами.....*Ph. glanduliporatus*
- 27(26) Трубоччатые железы без ассоциированных пор.
- 28(37) Насекомые живут на древесных растениях, редко на крупных кустарниках (экологическая группа *Ph. aceris*).
- 29(36) Вентральные трубоччатые железы двух размеров.
- 30(35) Диаметр отверстия крупных трубоччатых желез меньше или примерно равен диаметру трехячейстой железы.
- 31(32) Крупные трубоччатые железы образуют широкую полосу вдоль всего края тела .....*Ph. rubicola* Kwon et al.
- 32(31) Крупные трубоччатые железы не образуют такой краевой полосы.
- 33(34) Дорсальные трубоччатые железы образуют поперечные ряды на всех тергитах тела.....*Ph. aceris* (Signoret)  
(? = *Ph. azaleae* Kuwana)
- 34(33) Дорсальных трубоччатых желез нет совсем, или они образуют ряды или полосы, которые на груди и передних сегментах брюшка прерваны в средней части.....*Ph. transcausicus* Hadzibejli  
(? = *Ph. cerasi* Săvescu; брюшное устье отсутствует)
- 35(30) Диаметр крупных трубоччатых желез больше диаметра трехячейстых желез.....*Ph. tataricus* Matesova
- 36(29) Вентральные трубоччатые железы одного размера.....*Ph. querculus* Borchsenius
- 37(28) Насекомые живут на травянистых растениях, редко на корнях мелких кустарничков.
- 38(39) Дорсальные трубоччатые железы расположены только по краю тела.....  
.....*Ph. karaberdi* Borchsenius et Ter-Grigorian
- 39(38) Дорсальные трубоччатые железы расположены не только по краю тела, но и в средней его части.
- 40(49) Вентральные трубоччатые железы двух размеров.
- 41(42) Пятиячейстые железы многочисленны.....*Ph. interruptus* Green, часть
- 42(41) Пятиячейстых желез нет, или они единичны в медиальной зоне стернитов груди груди.

- 43(44) Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками, никогда не достигающими размера шипов церариев и не сопровождающимися ассоциированными трехячеистыми железами.....*Ph. pumilus* Kiritshenko
- 44(43) Некоторые шипы на дорсальной поверхности тела достигают размеров шипов церариев и сопровождается 2-3 ассоциированными трехячеистыми железами.
- 45(46) Задние тазики и голени с многочисленными просвечивающими порами.....*Ph. subdeserticus* Vayssiere
- 46(45) Ноги без просвечивающих пор.
- 47(48) Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на большинстве стернитов брюшка. Брюшного устья нет.....*Ph. danielaferreroae* (Goux)
- 48(49) Многоячеистые железы имеются только вокруг вагинального отверстия. Брюшное устье имеется.....*Ph. ferulae* Borchsenius
- 49(40) Вентральные трубчатые железы одного размера.....*Ph. strigosus* Borchsenius
- 50(25) Дорсальные трубчатые железы двух размеров.
- 51(56) Крупные трубчатые железы в 1.5-2 раза длиннее диаметра многоячеистой железы.
- 52(55) Крупные и мелкие трубчатые железы расположены по всей дорсальной поверхности тела.
- 53(54) Вентральные трубчатые железы одного размера.....*Ph. loiki* Danzig
- 54(53) Вентральные трубчатые железы 2-3 размеров.....*Ph. herbaceus* Borchsenius
- 55(52) Крупные дорсальные трубчатые железы образуют поперечные ряды из редко лежащих желез. Мелкие собраны в группы по краю VII, а иногда и VI тергитов брюшка.....*Ph. avenae* Borchsenius
- 56(51) Крупные трубчатые железы примерно в 3 раза длиннее диаметра многоячеистой железы.....*Ph. parietaricola* Goux
- 57(24) Коготковые пальчики короче коготка, с заостренной вершиной.....*Ph. tibialis* Borchsenius
- 58(23) Все трубчатые железы примерно одного размера.
- 59(60) Вдоль средней линии брюшка проходит ряд из 7-8 медиальных церариев. Усики 7-члениковые. Передние спинные устья не развиты.....*Ph. persimplex* Borchsenius
- 60(59) Медиальных церариев нет. Усики 9-члениковые. Передние спинные устья имеются.
- 61(62) Дорсальные трубчатые железы многочисленны, образуют попереч-

- ные ряды и полосы на всех тергитах тела. Брюшное устье имеет-  
ся.....*Ph. insularis* Danzig  
(? = *Ph. prunispinosi* Săvescu, *Ph. silvanae* Longo et Russo,  
*Ph. alonium* Ben-Dov, *Ph. iranica* Moghaddam)
- 62(61) Дорсальные трубчатые железы очень малочисленны, единично присутству-  
ют на всех тергитах тела. Брюшного устья нет.....*Ph. specificus* Matesova
- 63(22) По краю тела расположено не более 12 пар церариев.
- 64(83) Церариев от 6 до 12 пар, расположены на переднем и заднем концах тела.
- 65(80) Диаметр протока дорсальных трубчатых желез значительно меньше диаме-  
тра многоячеистых желез. На злаках или двудольных травах.
- 66(71) Вентральные трубчатые железы двух размеров (краевые крупнее медиаль-  
ных).
- 67(68) Дорсальных многоячеистых желез нет.....*Ph. interruptus* Green, часть
- 68(67) Дорсальные многоячеистые железы образуют поперечные ряды на несколь-  
ких последних тергитах брюшка.
- 69(70) Задние бедра и голени без просвечивающих пор.....*Ph. shmelevi* Bazarov
- 70(69) Задние бедра и голени с просвечивающими порами.....*Ph. betae* Moghaddam
- 71(66) Вентральные трубчатые железы одного размера.
- 72(79) Тазики и голени задних ног с просвечивающими порами. Брюшного устья  
нет.
- 73(76) Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на тергитах брюшка.
- 74(75) Пятиячеистые железы многочисленны.....*Ph. pyramidensis* Ezzat
- 75(74) Пятиячеистых желез нет.....*Ph. emansor* Will. et Kozarzh
- 76(73) Многоячеистых желез на тергитах тела нет.
- 77(78) Пятиячеистые железы многочисленны.....*Ph. angustatus* Borchsenius
- 78(77) Пятиячеистых желез нет.....*Ph. ejinensis* Tang
- 79(72) Ноги без просвечивающих пор. Брюшное устье имеет-  
ся.....*Ph. salviacus* Moghaddam
- 80(65) Диаметр протока дорсальных трубчатых желез больше диаметра многоячеи-  
стых желез. На вересковых кустарничках (*Vaccinium* и *Ledum*).
- 81(82) Все дорсальные шипики тонкие и мелкие, значительно меньше шипов цера-  
риев. Брюшное устье имеет.....*Ph. vaccinii* (Danzig)
- 82(81) Дорсальные шипики толстые; некоторые из них достигают размера шипов  
церариев. Брюшного устья нет.....*Ph. shutovae* Danzig
- 83(64) Церариев обычно 1-3 пары на брюшке, иногда имеется  $C_3$ , редко  $C_1$ - $C_3$ .



- 84(91) Все трубчатые железы примерно одного размера.
- 85(90) Дорсальные трубчатые железы имеются.
- 86(87) Анальный церарий образован двумя необычно толстыми шипами и одним длинным волоском, расположен на склеротизованной пластинке.....*Ph. salsolae* Danzig
- 87(86) Анальный церарий с 2 тонкими шипами, без волоска и склеротизованной пластинки.
- 88(89) Дорсальные трубчатые железы образуют поперечные ряды по всему телу. На саксауле и солянках.....*Ph. arthropityi* Archangelskaya  
(? = *Ph. neimengulicus* Wu)
- 89(88) Дорсальные трубчатые железы расположены только на V-VII тергитах брюшка. На злаках.....*Ph. nurmatovi* Bazarov
- 90(85) Дорсальных трубчатых желез нет.....*Ph. tshadaevae* (Danzig)
- 91(84) Трубчатые железы двух размеров.
- 92(95) Дорсальные трубчатые железы имеются.
- 93(94) Дорсальные трубчатые железы многочисленны, образуют поперечные ряды на всех тергитах тела. Дорсальные многоячеистые железы имеются на тергитах брюшка. Церариев 3 пары.....*Ph. tergrigorianae* Borchsenius
- 94(93) Дорсальные трубчатые железы единичны на тергитах брюшка. Дорсальных многоячеистых желез нет. Церариев 1 пара...*Ph. butorinae* (Danzig et Gavrilov)
- 95(92) Дорсальных трубчатых желез нет.
- 96(97) Усики 7-члениковые. Многоячеистые железы имеются только вокруг вагинального отверстия.....*Ph. alticola* Bazarov
- 97(96) Усики 9-члениковые. Многоячеистые железы расположены на всех стернитах брюшка.....*Ph. shanxiensis* Wu
- 98(5) Многоячеистых желез нет.....*Ph. larvalis* Borchsenius
- 99(2) Брюшные устья очень маленькие, сильно выпуклые.
- 100(101) Коготок без зубчика. Брюшное устье одно. Церариев 2 пары (на последних сегментах брюшка. Дальний Восток России.....*Ph. edentatus* (Danzig)
- 101(100) Коготок с зубчиком. Брюшных устьц два. Церариев 14 пар. Англия и Нидерланды.....*Ph. sphagni* (Green)
- 102(1) Трубчатых желез нет или единичные мелкие железы имеются на последних стернитах брюшка.
- 103(106) Многоячеистые железы имеются в медиальной зоне последних стернитов брюшка.

- 104(105) Брюшного устья нет; 5-ячеистые железы имеются.....*Ph. atubulatus* Wu  
 105(104) Брюшное устье имеется; 5-ячеистых желез нет.....*Ph. defectus* Ferris  
 106(103) Многоячеистые железы полностью отсутствуют.  
 107(108) Пятиячеистые железы имеются.....*Ph. memorabilis* Borchsenius  
 108(107) Пятиячеистых желез нет.....*Ph. giuliae* (Pellizzari)

### ***Synacanthococcus* Morrison, 1920**

Morrison, 1920: 166 (type species *Synacanthococcus bispinosus* Morrison, 1920 by monotypy and original designation). Borchsenius, 1962: 591. Williams, 2004: 805. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 382.

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты, коготок с зубчиком; коготковые пальчики булавовидно расширены на вершине. Анальный аппарат полноценный, с 6 щетинками. Спинные устья представлены только задней парой. Многоячеистые, пятиячеистые и трехячеистые железы имеются. Трубочатые железы простые; дорсальные всегда значительно крупнее вентральных и имеют по одной-две простых поры у отверстия протока. Имеются краевые и медиальные церарии; все церарии лежат на сильно склеротизированных бугорках, состоят из 1-2 крупных толстых шипов, 1-2 трехячеистых желез и 1-2 простых пор. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими тонкими шипиками.

Род включает 3 вида, из которых один палеарктический, а два других распространены в Ориентальной области.

### **7.3 Группа рода (г/р) *Peliococcus* Borchsenius, 1948**

(номенклатурного и объемного соответствия в литературе нет)

Мы относим в этой группе виды с характерными кластерами многоячеистых и/или трубочатых желез и/или крупными дорсальными шипами с прижатой к основанию трехячеистой железой. Оба эти признака имеются у типового вида рода *Peliococcus*, *P. chersonensis* (Kiritshenko, 1936), а также некоторых других видов из *Peliococcus* и ближайших родов. Большинство же видов г/р *Peliococcus* демонстрируют указанные признаки по отдельности: либо кластеры, либо шипы с прижатой железой, что затрудняет классификацию группы и практическое определение таксонов.

Крупнейший и очевидно самый примитивный род *Peliococcus* имеет всемирное распространение и насчитывает около 25 видов. Четыре остальных, рассматриваемых нами рода, распространены только в пределах Палеарктики.

Род *Eupeliococcus* Săvescu, 1985 включал при оригинальном описании два вида

из Румынии. Однако Савеску (Săvescu, I.c.) не указал типового вида и в этой связи согласно Статье 13.3 Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры (4 изд.) название “*Eupeliococcus*” должно считаться непригодным (*nomen nudum*). Более того, оба вида, описанных в *Eupeliococcus* рассматриваются нами как младшие субъективные синонимы *Peliococcus turanicus* (Kiritshenko, 1932).

Монотипный род *Pellizzaricoccus* Kozár, 1991 был описан менее чем через год после *Seyneria* и очевидно, что Ф. Козар не знал о роде, выделенном Л. Гу, и в этой связи сравнивал свой новый род с другими родами (*Phena-coccus*, *Peliococcus* и *Helicococcus*). Сопоставив описания и изучив типовой материал мы считаем *Pellizzaricoccus* младшим субъективным синонимом *Seyneria* Goux, 1990 так как оба этих рода были выделены лишь в связи с наличием у их представителей трубчатых желез с воротничками.

### Определительная таблица родов

- 1(8) Трубчатые железы только простого типа.
- 2(3) Дорсальные кластеры воскоотделяющих желез образованы только трубчатыми железами. Дорсальные многоячеистые железы либо полностью отсутствуют, либо отдельные железы встречаются на последних тергитах брюшка.....*Erimococcus* Ezzat
- 3(2) Дорсальные кластеры воскоотделяющих желез образованы многоячеистыми и трубчатыми железами или дорсальные кластеры желез отсутствуют.
- 4(7) Все многоячеистые железы на теле самки одного типа.
- 5(6) Дорсальных пятаячеистых желез нет.....*Peliococcus* Borchsenius
- 6(5) Дорсальные пятаячеистые железы имеются.....*Peliococcopsis* Borchsenius
- 7(4) Многоячеистые железы двух разных типов; особые воронковидные железы расположены в кластерах вместе с трубчатыми железами..... *Pelionella* Kaydan
- 8(1) Трубчатые железы с воротничками.....*Seyneria* Goux

#### *Erimococcus* Ezzat, 1965

Ezzat, 1966: 169 (type species *Phenacoccus limoniastri* Priesner et Hosny, 1935, by monotypy and original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 387.

**Диагноз.** Самка. Ноги хорошо развиты; коготок с зубчиком. Спинных устьиц две пары, хорошо развиты. Анальный аппарат полноценный или усложненный, с одним внутренним рядом пор, одним или двумя рядами микрошипикиков и б длинными щетинками. Многоячеистые железы имеются. Пятаячеистые железы

имеются или отсутствуют. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по поверхности тела, но иногда малочисленны или отсутствуют в медиальной зоне вентральной поверхности. Простые трубчатые железы разного размера собраны в кластеры и поперечные ряды. Церариев 7-18 пар. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипами и шипиками.

Род включает 7 видов, все палеарктические.

### Определительная таблица видов

- 1(12) В состав каждого кластера на дорсальной поверхности тела входит одна мелкая и одна или несколько крупных трубчатых желез.
- 2(3) Крупные дорсальные трубчатые железы более чем вдвое шире мелких желез.....*E. tritubulatus* (Kiritshenko)
- 3(2) Крупные дорсальные трубчатые железы менее чем в два раза шире мелких желез.
- 4(9) Все кластеры парные (одна мелкая железа + одна крупная).
- 5(6) Пятиячеистые железы имеются, малочисленны.....*E. talhouki* Matile-Ferrero
- 6(5) Пятиячеистые железы отсутствуют.
- 7(8) Единичные многоячеистые железы встречаются на последних тергитах брюшка.....*E. limoniastri* (Priesner et Hosny)
- 8(7) Дорсальные многоячеистые железы отсутствуют.....*E. ozani* Kaydan
- 9(4) Кластеры состоят из одной мелкой и 2-7 крупных желез.
- 10(11) Кластеры располагаются на большом расстоянии друг от друга; они включают одну мелкую железу и 2-4 крупных. Дополнительных (не краевых) церариев нет.....*E. glandulifer* (Borchsenius)
- 11(10) Кластеры расположены тесно друг к другу: на брюшке они сливаются в компактные полосы и включают помимо одной мелкой железы 4-5 или 6-7 крупных желез. Имеется 2-5 пар дополнительных (не краевых) церариев.....*E. multitubulatus* (Danzig)
- 12(1) В состав некоторых кластеров на дорсальной поверхности тела входит по две мелких и одной крупной трубчатой железе.....*E. orientalis* (Bazarov)

### *Peliococcus* Borchsenius, 1948 (Рис. 26)

Borchsenius, 1948: 954 (type species *Phenacoccus chersonensis* Kiritshenko, 1936, by original designation); 1949: 241. Ferris, 1950: 115. Danzig, 1980: 118; 2001: 123. Kosztarab & Kozár, 1988: 117. Goux, 1990: 77. Tang, 1992: 512. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 401.

*Spinococcus* Borchsenius, 1949: 203 (type species *Acanthococcus marrubii* Kiritshenko, 1936). Danzig, 1980: 118 (synonymy).

*Acanthococcus* Kiritshenko, 1936: 155 (junior homonym of *Acanthococcus* Signoret, 1875).

*Parapedronia* Balachowsky, 1953: 283 (type species *Pedronia spinigera* Goux, 1937). Danzig, 1960: 178 (synonymy).

*Eupeliococcus* Săvescu, 1985: 116 (without type species), nomen nudum.

**Диагноз.** Самка. Ноги хорошо развиты; коготок с зубчиком. Спинных устьиц две пары, хорошо развиты. Анальный аппарат полноценный или усложненный, с одним внутренним рядом пор, одним или двумя рядами микрошипикиков и 6 длинными щетинками. Многоячеистые железы имеются. Пятиячеистые железы имеются или отсутствуют. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по поверхности тела, но иногда малочисленны или отсутствуют в медиальной зоне вентральной поверхности. Трубочатые железы только простого типа, одного или нескольких размеров, часто собраны в кластеры вместе с многоячеистыми железами. Краевых церариев 11-18 пар; часто имеются дополнительные медиальные церарии. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипами и шипиками, часть из которых сходна с шипами церариев, расположена на выпуклых бугорках и несет одну или несколько трехячеистых желез, прижатых к основанию шипа.

**Замечания.** *Peliococcus orientalis* Bazarov, 1971 и *P. tritubulatus* (Kiritshenko, 1940) перенесены нами (Данциг, Гаврилов-Зимин, 2014) в род *Erimococcus* – *E. orientalis*, *E. tritubulatus*. в связи с тем, что дорсальные кластеры у этих видов включают только трубочатые железы.

*Phenacoccus caillardi* (Balachowsky, 1930) рассматривается нами в роде *Peliococcus* – *P. caillardi*, так как этот вид имеет характерные группы многоячеистых и трубочатых желез на дорсальной поверхности тела, но для точной его идентификации необходима перемонтировка синтипов, хранящихся в коллекции MNHN (см. ниже описание этого вида и комментарии).

*Peliococcus lavandulae* (Signoret, 1875) невозможно идентифицировать в связи с неполнотой его оригинального описания и утратой типового материала (Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995). Помещение этого вида в род *Peliococcus* условно и основано только на том, что Бен-Дов и Матиль-Ферреро (l.c.) собрали некий вид из рода *Peliococcus* на том же кормовом растении в типовой местности *P. lavandulae*.

*Peliococcus schmuttereri* Săvescu, 1984 был описан из Румынии с *Ulmus foliaceae* без какого-либо дифференциального диагноза (как и все таксоны этого автора), а оригинальное описание и рисунок не позволяют идентифицировать этот вид.

Нахождение Северо-Американского вида *Peliococcus serratus* (Ferris, 1925) в

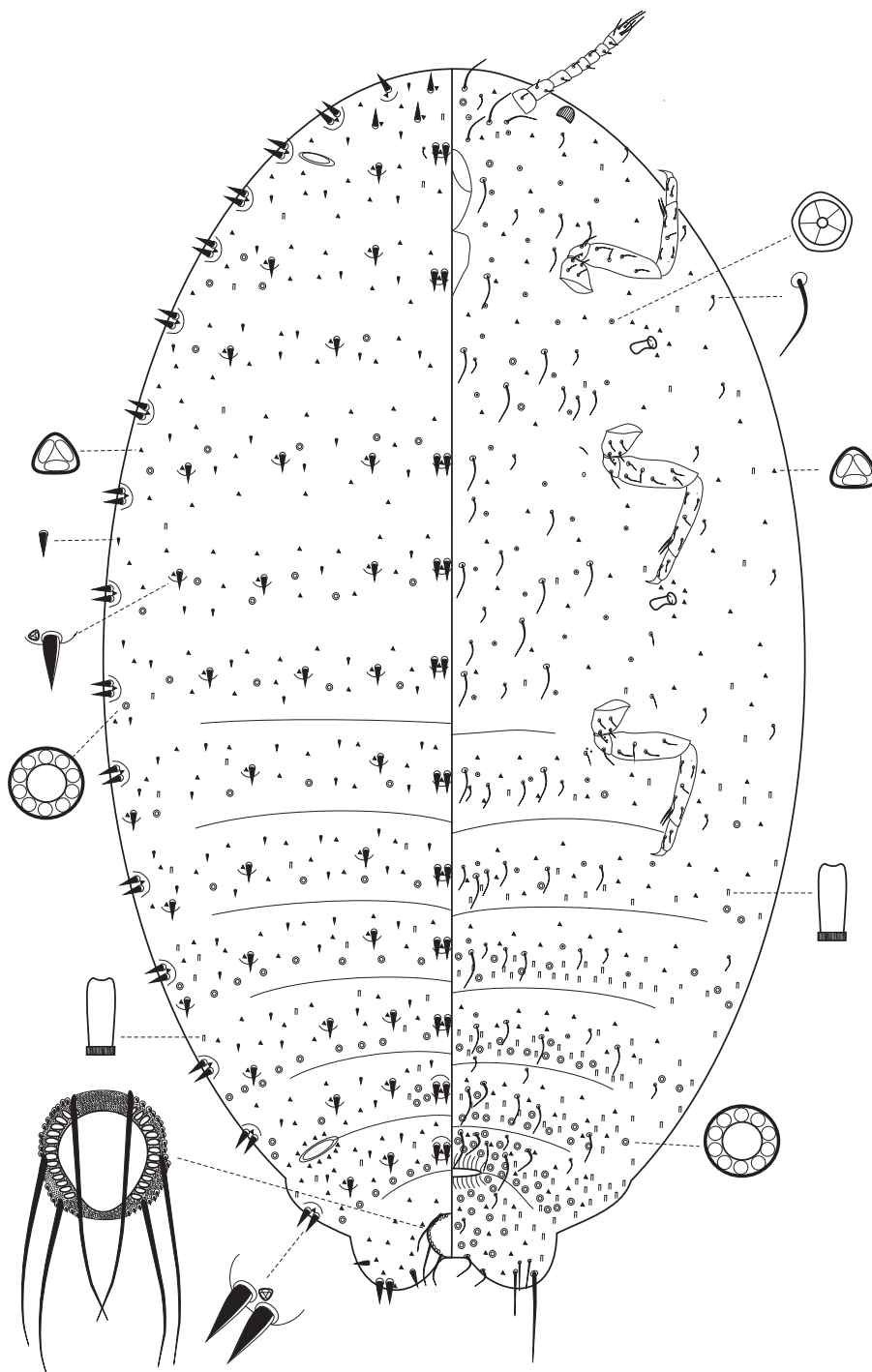


Рисунок 26. *Peliococcus martinezi*, голотип.

Италии (Tranfaglia, 1976) вероятно было основано на неправильном определении и требует дополнительной проверки.

После проведенной ревизии мы рассматриваем 21 палеарктический вид. Несколько видов известны из Афротропического региона, по одному виду – из Северной Америки и Австралии.

### Определительная таблица видов

- 1(18) Церарии с 2 или более широко расставленными шипами, расположенными на плоских участках кутикулы и не сопровождающимися прижатыми трехячеистыми железами. Шипы и шипики дорсальной поверхности тела в среднем меньше шипов церариев, без кутикулярных бугорков и прижатых желез.
- 2(17) Трубчатые железы 2-3 размеров.
- 3(6) Дорсальные трубчатые железы одного размера.
- 4(5) Каждый кластер включает 1-3 многоячеистые железы.....*P. phyllobius* (Goux)
- 5(4) Каждый кластер включает 4-8 многоячеистые железы.....*P. globulariae* (Goux)
- 6(3) Дорсальные трубчатые железы двух размеров.
- 7(14) Крупные дорсальные трубчатые железы более чем в два раза шире мелких.
- 8(11) Дорсальные многоячеистые железы малочисленны и встречаются главным образом на тергитах брюшка.
- 9(10) Каждый кластер включает 1 (редко 2) крупные трубчатые железы.....  
.....*P. kimmericus* (Kiritshenko)
- 10(9) Каждый кластер включает 2-3 крупные трубчатые железы.....  
.....*P. montanus* (Bazarov et Babaeva)
- 11(8) Многоячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела.
- 12(13) Брюшное устье имеется.....*P. salviae* Hadzibejli
- 13(12) Брюшное устье отсутствует.....*P. courzius* Goux
- 14(7) Крупные дорсальные трубчатые железы менее чем в два раза шире мелких.
- 15(16) Дорсальные кластеры многоячеистых и трубчатых желез не сливаются друг с другом.....*P. zillae* (Hall)
- 16(15) Дорсальные кластеры многоячеистых и трубчатых желез сливаются друг с другом в поперечные полосы, по крайней мере на тергитах брюшка.....  
.....*P. turanicus* (Kiritshenko)
- 17(2) Все трубчатые железы одного размера.....*P. vivarensis* Tranfaglia
- 18(1) Церарии с 2 шипами, расположенными близко друг к другу на кутикулярном бугорке и с прижатыми к основаниям шипов трехячеистыми железами. Многие шипы на дорсальной поверхности тела сходны с шипами церариев, расположены на кутикулярных бугорках и сопровождаются прижатыми трехячеистыми железами.
- 19(20) Дорсальные трубчатые железы двух размеров.....*P. chersonensis* (Kiritshenko)
- 20(19) Дорсальные трубчатые железы одного размера.

- 21(28) Дорсальные кластеры восковых желез многочисленны.
- 22(27) Дорсальные кластеры многочисленны на груди, собраны в поперечные ряды.  
На вентральной поверхности груди краевые трубчатые железы такого же размера, что и дорсальные железы.
- 23(24) Дорсальные кластеры сливаются в полосы на тергитах брюшка.....  
.....*P. rosae* Danzig
- 24(23) Дорсальные кластеры не слиты друг с другом.
- 25(26) Усики 7-8-члениковые.....*P. calluneti* (Lindinger)
- 26(25) Усики 9-члениковые.....*P. convolvuli* Ezzat  
(? =*P. agriensis* Kaydan)
- 27(22) Дорсальные кластеры малочисленны на груди. На вентральной поверхности груди краевые трубчатые железы такого же размера, что медиальные железы вентральной поверхности тела.....*P. morrisoni* (Kiritshenko)
- 28(21) Дорсальные кластеры восковых желез отсутствуют или крайне малочисленны.
- 29(30) Единичные кластеры имеются на обеих сторонах брюшка.....  
.....*P. loculatus* Danzig
- 30(29) Кластеры полностью отсутствуют.
- 31(38) Дорсальные трубчатые железы одинаковой величины или слегка крупнее вентральных трубчатых желез.
- 32(33)  $C_1$ - $C_{17}$  с 2-3 трехячеистыми железами.....*P. multispinus* (Siraiwa)
- 33(32)  $C_1$ - $C_{17}$  с одной трехячеистой железой.
- 34(35) Шипы медиальных церариев заметно мельче шипов краевых церариев.....  
.....*P. mathisi* (Balachowsky)
- 35(34) Шипы медиальных церариев крупнее или сходны по размеру с шипами краевых церариев (за исключением анальной пары).
- 36(37) Дорсальные многоячеистые железы отсутствуют или встречаются единично на задних тергитах брюшка.....*P. marrubii* (Kiritshenko)
- 37(38) Дорсальные многоячеистые железы многочисленны.....  
.....*P. martinezi* Gavrillov et Matile-Ferrero
- 38(31) Дорсальные трубчатые железы более чем в два раза крупнее вентральных желез.....*P. latitubulatus* Danzig

***Peliococcopsis*** Borchsenius, 1948

Borchsenius, 1948: 954 (type species *Phenacoccus caucasicus* Borchsenius, 1939, junior synonym



of *Ph. priesneri* Laing, 1936; by original designation and monotypy); 1949: 262. Ter-Grigorian, 1973: 196. Tereznikova, 1975: 198. Kosztarab & Kozár, 1988: 115. Tang, 1992: 509. Danzig, 2001: 149. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 444.

**Диагноз.** Самка. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Анальный аппарат полноценный. Многоячеистые и простые трубчатые железы образуют кластеры на обеих сторонах тела. Пятиячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Трехячеистые железы малочисленны, единичны на дорсальной поверхности тела и по краю вентральной, но расположены в церариях, вблизи спинных устьиц и дыхалец. Церариев 5-18 краевых пар. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

**Замечания.** Род включает 2 вида, распространенные в Западной Палеарктике. Оба вида живут в пазухах листьев злаков.

### Определительная таблица видов

- 1(2) Каждый кластер желез включает 4-8 (чаще 6) многоячеистых желез; на задних сегментах брюшка кластеры они сливаются, образуя полосы. Трехячеистые железы встречаются на всех тергитах тела.....*P. priesneri* (Laing)
- 2(1) Каждый кластер желез включает 2-6 (чаще 3-4) многоячеистые железы; все кластеры расположены, отступя друг от друга. Трехячеистые железы на дорсальной поверхности тела встречаются редко, не на всех сегментах.....  
.....*P. parviceraria* (Goux)

#### *Pelionella* Kaydan, 2015

Kaydan, 2015 (type species *Peliococcus manifactus* Borchsenius, 1949, by original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 449 (nomen nudum).

**Диагноз.** Самка. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Анальный аппарат полноценный или усложненный. Многоячеистые железы двух типов. Особые воронковидные многоячеистые железы образуют кластеры вместе с трубчатыми железами; обычные многоячеистые железы собраны в поперечные ряды на стернитах брюшка. Пятиячеистые железы имеются или отсутствуют. Трехячеистые железы разбросаны по поверхности тела на обеих. Простые дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела и часто входят в состав кластеров желез. Трубчатые железы простого типа, образуют кластеры вместе с многоячеистыми железами на обеих сторонах тела и ряды или группы на вентральной поверхности.

Церариев 3-18 краевых пар; типовой вид имеет также дополнительные медиальные церарии. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами и шипиками различного размера.

Род включает 8 видов – все палеарктические.

### Определительная таблица видов

- 1(8) Воронковидные многоячеистые и трубчатые железы образуют компактные округлые кластеры с одной мелкой трубчатой железой в центре.
- 2(5) Каждый кластер желез включает только одну (мелкую) трубчатую железу, окруженную кольцом многоячеистых желез.
- 3(4) Каждый кластер на головогрудь включает 3-4 воронковидные многоячеистые железы.  $C_{18}$  с 4-6 шипами.....*P. balteata* (Green)
- 4(3) Каждый кластер на головогрудь включает 4-8 воронковидных многоячеистых желез.  $C_{18}$  с 2 шипами.....*P. cycliger* (Leonardi)
- 5(1) Каждый кластер включает дополнительное наружное кольцо крупных трубчатых желез.
- 6(7) Кластеры состоят из 5-16 (в основном 8-10) воронковидных многоячеистых желез и 5-13 крупных трубчатых желез.....*P. multipora* Kaydan
- 7(6) Кластеры состоят из 2-6 (в основном 3-4) воронковидных многоячеистых желез и 3-6 крупных трубчатых желез.....*P. manifestata* (Borchsenius)
- 8(1) Кластеры желез не компактные и не округлые.
- 9(12) Церариев 13-18 pairs.
- 10(11) Задние голени с просвечивающими порами. Брюшного устья нет.....  
.....*P. grassiana* (Goux)
- 11(10) Задние голени без просвечивающих пор. Брюшное устье имеется.....  
.....*P. stellarochae* (Goux)
- 12(9) Церариев 3-4 пары.
- 13(14) Каждый кластер включает 1-2 крупные трубчатые железы. Пятиячеистые железы имеются.....*P. sablia* (Goux)
- 14(13) Каждый кластер включает 4 (редко 3) крупные трубчатые железы. Пятиячеистых желез нет.....*P. kansui* Kaydan

*Seyneria* Goux, 1990 (Рис. 27)

Goux, 1990: 83 (type species *Seyneria seynensis* Goux, 1990, by original designation). Danzig &

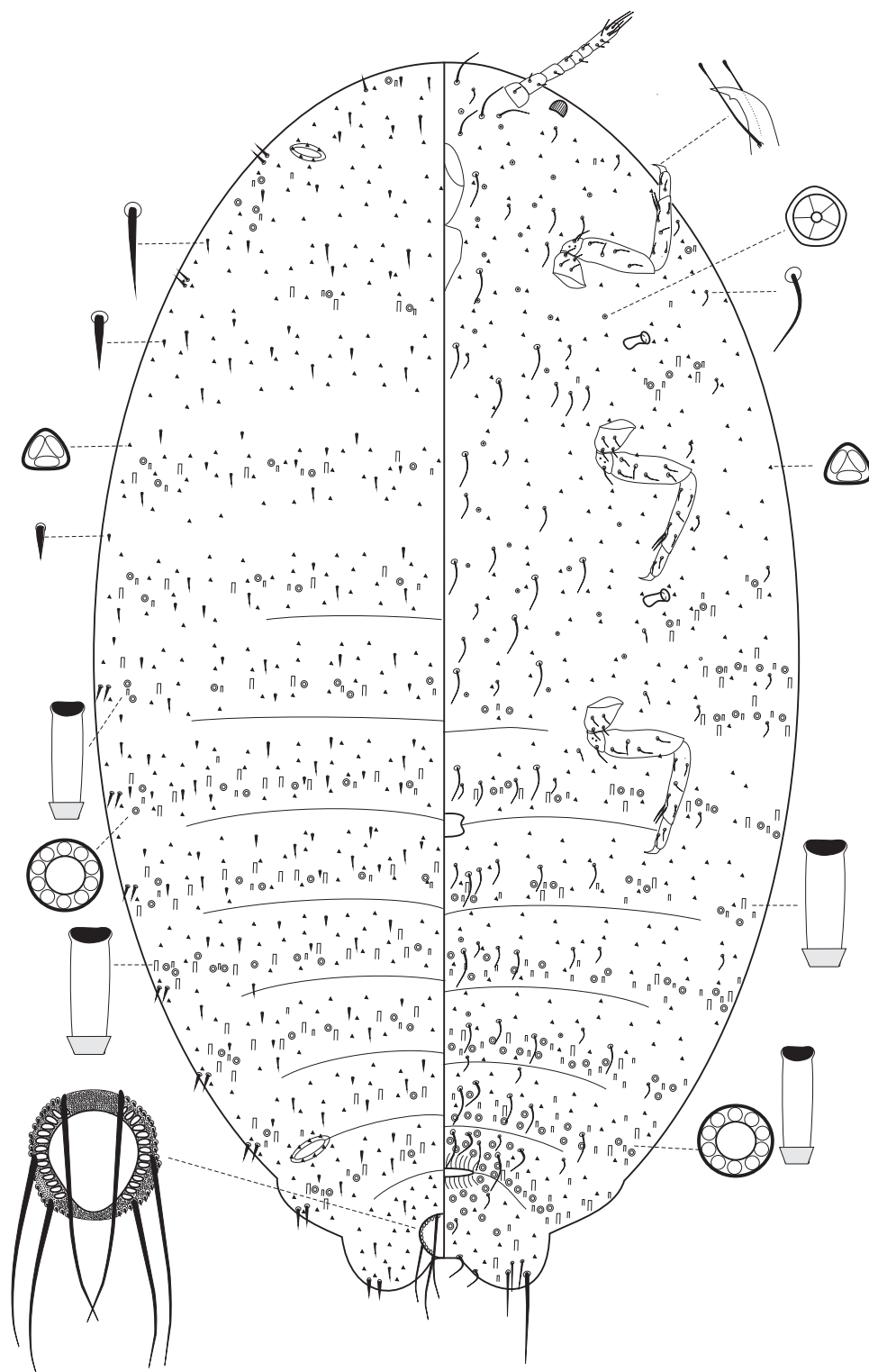


Рисунок 27. *Seyneria seynensis*, ГОЛОТИП.

Gavrilov-Zimin, 2014: 465.

*Pellizzaricoccus* Kozár, 1991a: 40 (type species *Pellizzaricoccus gabrielis* Kozár, 1991). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 465 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Ноги нормально развиты; коготок с зубчиком. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Многоячеистые железы вместе с трубчатыми образуют кластеры. Пятиячеистых железы имеются или отсутствуют. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы с небольшим воротничком; у одного вида имеются также и простые трубчатые железы. Церариев до 17 пар; грудные церарии могут быть плохо развиты. На дорсальной поверхности тела многочисленны шипы и шипики разного размера.

**Замечания.** Исходно род был описан с 3 видами, один из которых мы считаем синонимом (см. Приложение 2). Два других вида, согласно Гу (Goux, 1990с), различаются по наличию либо двух, либо одного типа трубчатых желез. Изучив типовой материал, мы установили, что оба вида имеют по два типа желез, но различаются другими дискретными признаками (см. определительную таблицу).

#### Определительная таблица видов

- 1(6) Все трубчатые железы с воротничками. Кластеры желез имеются на обеих сторонах тела.
- 2(5) Трубчатые железы двух размеров.
- 3(4) Все дорсальные шипы тоньше шипов в большинстве церариев, не имеют прижатой к основанию трехячеистой железы. Пятиячеистые железы многочисленны на вентральной поверхности головогруды. Усики 7-члениковые.....*S. seynensis* Goux
- 4(3) Некоторые дорсальные шипы одинаковой толщины с шипами в большинстве церариев или толще, имеют при основании прижатую трехячеистую железу. Пятиячеистых желез нет. Усики 8-9-члениковые.....*S. porticcia* Goux
- 5(2) Трубчатые одного размера.....*S. neohordei* (Marotta)
- 6(1) Крупные трубчатые железы с воротничком, мелкие железы – простого типа. Кластеры желез встречаются только на стернитах брюшка.....*S. gabrielis* (Kozár)

#### 7.4 Группа рода (г/р) *Heliosoccus* Šulc, 1912

(номенклатурного и объемного соответствия в литературе нет)

К группе рода *Heliosoccus* как в палеарктической, так и в мировой фауне отно-

сится, по-видимому, лишь один род, являющийся тупиковой ветвью филогенетической линии *Puto-Phenacoccus*. Виды этого рода при общей плезиоморфности своей морфологии (в частности, церарии с множественными шипами у некоторых видов) и образа жизни характеризуются одной уникальной апоморфной чертой, а именно, наличием особых лучистых трубчатых желез.

### ***Heliococcus* Šulc, 1912 (Рис. 28)**

Šulc, 1912: 39 (type species *Heliococcus bohemicus* Šulc, 1912, by monotypy). Borchsenius, 1949: 271. Ter-Grigorian, 1973: 200. Bazarov, 1974: 346. Miller, 1974: 178. Tereznikova, 1975: 182. Danzig, 1980a, 145, 2007: 567. Kawai, 1980: 97. Williams, 2004: 343. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 475.

*Saliococcus* Kanda, 1934: 309 (type species *Dactylopius takae* Kuwana, 1907), 1935: 70 (synonymy). Miller, 1974: 177. Danzig, 1980:145.

*Takahashicoccus* Kanda, 1959: 239 (type species *Heliococcus takahashii* Kanda, 1935). Miller, 1974: 179. Danzig, 1980: 145 (synonymy).

*Novonilacoccus* Ghosh et Ghose, 1987: 38 (type species *N. oryzae* Ghosh et Ghose, 1987). Williams, 2004: 343 (synonymy).

*Heteroheliococcus* Wu et Tang, 1997: 282 (type species *Heliococcus mirabilis* Bazarov, 1974). Williams, 2004: 343 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное с торчащими во все стороны стекловидными нитями, анальные дольки заметно выступают за контуры тела. Усики обычно 9-члениковые (8-члениковые у *H. varioporus*). Ноги крупные, тазики и голени задних ног без просвечивающих пор. Коготок всегда с зубчиком. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом микропор и наружным, одинарным, двойным или частично удваивающимся рядом микрошипикиков. Имеются обе пары спинных устьиц, всегда хорошо развиты. Брюшное устьеце, как правило, имеется, небольшое; *H. takae* и *H. takahashii* относительно более крупное, нежели у остальных видов. У некоторых китайских видов и у *H. nivearum* устьеце отсутствует. Многоячеистые железы обычно собраны вокруг вагинальной щели, немногочисленны, иногда полностью отсутствуют, лишь у *H. takae* и *H. etubulatus* многочисленны и расположены на обеих сторонах тела. Пятиячеистые железы многочисленны на вентральной стороне тела, иногда отсутствуют на задних стернитах брюшка, единичны или полностью отсутствуют у *H. oligodenatus* и *H. chorzhencticus*, имеются на обеих сторонах тела у *H. dorsiporosus*, *H. mirabilis* и *H. nivearum* ssp. *austriacus*; у *H. varioporus* пятиячеистые железы двух размеров. Трехъячеистые железы многочисленны на дорсальной стороне тела и по краю вентральной, у ряда видов имеются и в средней части задних стернитов брюшка, у *H. oligodenatus* и *H.*

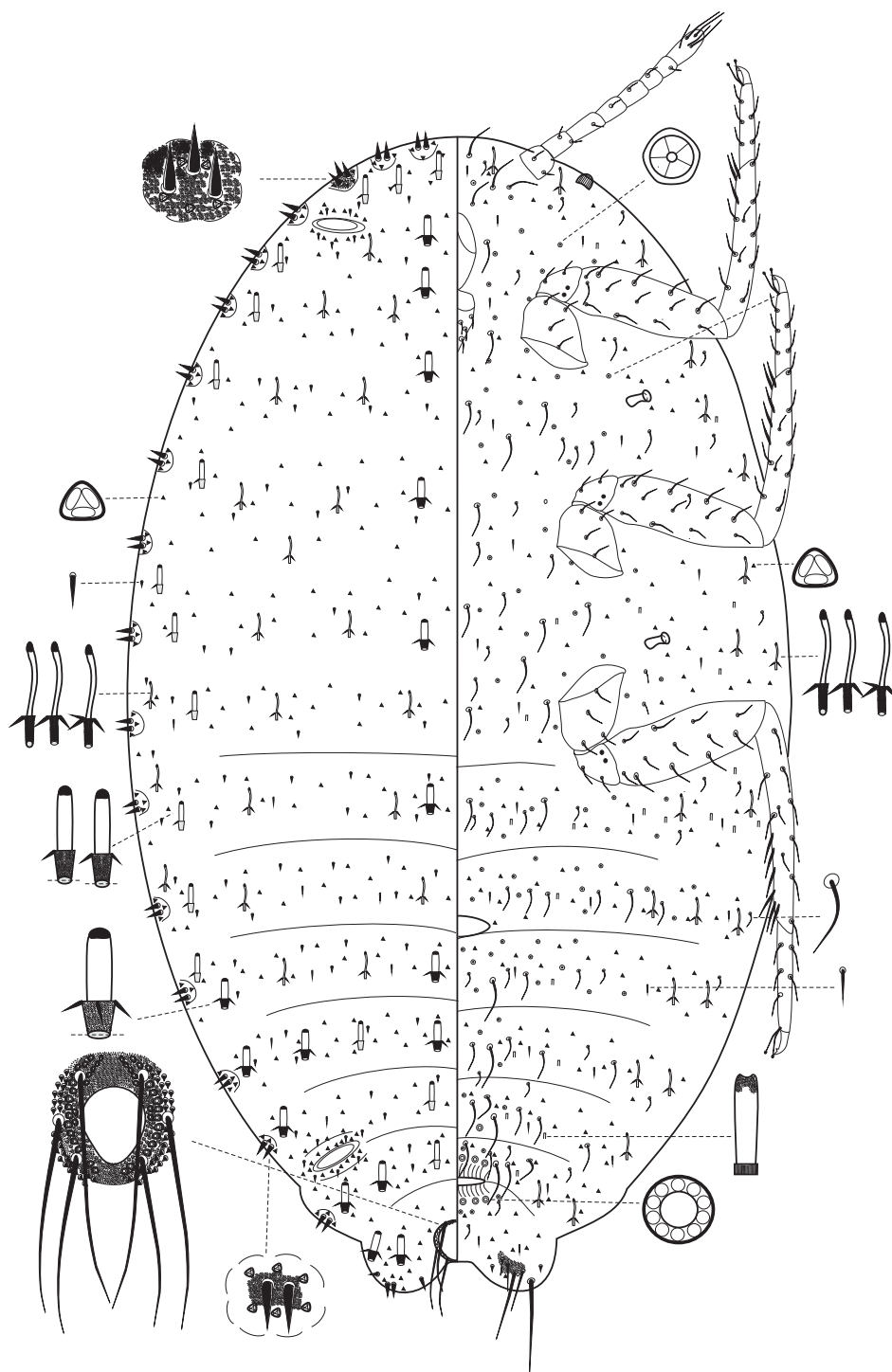


Рисунок 28. *Heliococcus destructor*, Болгария.

*chorzhenticus* расположены на обеих сторонах по всему телу. Простые трубчатые железы, как правило, имеются только на вентральной поверхности брюшка, малочисленны, часто отсутствуют, у *H. dissimilis*, напротив, встречаются и на дорсальной поверхности тела, где они отличаются большей величиной. Видам *H. etubulatus*, *H. takae* и *H. takahashii* свойственны трубчатые железы с воротничком, похожие на лучистые железы среднего размера, лишенные шипиков. Эти железы, когда имеются, всегда многочисленны, у *H. etubulatus* расположены на обеих

сторонах тела, у двух других видов только на вентральной поверхности. Впервые на эти железы обратила внимание Матесова (1984) у *H. etubulatus* и классифицировала их как лучистые. Возможно, это первый этап преобразования простых трубчатых желез в лучистые. Заметим, что зачаток воротничка наблюдается у простых трубчатых желез *H. maritimus*. Лучистые трубчатые железы (ниже именуемые просто лучистыми железами) бывают трех размеров. Крупные железы имеют 3-4, или меньшее число шипиков при основании, которое часто склеротизировано. Железы среднего размера с 2, реже с 1 шипиком и без склеротизации. Железы крупного и среднего размера расположены на дорсальной поверхности тела, лишь у *H. medvedevi*, *H. quadriglandularis* и *H. astragali* заходят и на вентральную поверхность. Мелкие железы с узким и длинным протоком, с 1 шипиком или без шипика, обычно имеют узкий и удлинённый воротничок, лишь у *H. pamiriensis* этот воротничок короткий. Мелкие железы имеются на обеих сторонах тела или только на вентральной. Церариев как правило 18 пар, обычно с 2 ( $C_3$  с 3-4) шипами и несколькими железами, часто расположены на склеротизированной пластинке, шипы церариев кроме  $C_{18}$  небольшого размера; иногда церариев значительно меньше; у *H. takaе*, *H. takahashii* и *H. varioporus* все или часть церариев включает до 10 и более шипов и многочисленные трехъясчатые железы. Дорсальные шипики мелкие.

**Замечания.** Номинальные рода *Saliococcus*, *Takahashicoccus*, *Novonilacoccus* и *Heteroheliococcus*, каждый с одним или двумя видами, отличаются от рода *Heliococcus* тем, что имеют многоячеистые или пятиячеистые железы на обеих сторонах тела или их церарии содержат более 3 шипов. Однако наличие специфических лучистых трубчатых желез и общий тип строения (характер и расположение желез, шипов и волосков) свидетельствуют о морфологическом единстве группы и формальном характере выделяемых монотипных или олиготипных родов, на что уже указывал Вильямс (Williams, 2004).

В обзор не включены описанные из Японии *Heliococcus ardisiae* (Siraiwa, 1939) и *Heliococcus tokyoensis* (Kanda, 1959), в связи с тем, что мы не располагали материалом и оригинальными описаниями этих видов.

Номинальный вид “*Heliococcus glycinicola* Borchsenius, 1956” идентифицировать не представляется возможным (см. комментарии ниже).

Две пары китайских видов, *H. acirculus* Wu, Jia et Tang, 1996 + *H. medicagicola* Wu, Jia et Tang, 1996 и *H. lishanensis* Wu, 1997 + *H. innermongolicus* (Wu et Tang, 1997) согласно их оригинальным описаниям и рисункам чрезвычайно близки к

ранее описанным видам, *H. schmelevi* Bazarov, 1976 и *H. mirabilis* Bazarov, 1974 соответственно. Имеющийся в нашем распоряжении материал *H. schmelevi* недостаточен для суждения о вариабильности этого вида. Поэтому, формально отличающийся от него *H. acirculus* мы рассматриваем ниже как самостоятельный вид, а не имеющий каких-либо отличий *H. medicagicola* считаем младшим синонимом (см. комментарии ниже). Что касается *H. mirabilis*, то этот вид хорошо изучен, очень своеобразен по своей морфологии и признаки двух близких к нему номинальных видов из Китая полностью укладываются в рамки внутривидовой изменчивости, лишь за исключением отсутствующего устьяца – более подробно смотри ниже в комментариях к диагнозу этого вида.

Указания на нахождение северо-американского вида *Helicococcus osborni* (Sanders, 1902) в Египте (Ezzat, 1960) и Швеции (Ossiannilsson, 1972) нуждаются в дополнительной проверке.

Виды рода *Helicococcus* живут как на древесно-кустарниковых, так и на двудольных травянистых растениях; злаки избираются редко, это в частности виды, специализированные на бамбуках. На хвойных растениях (*Cupressus*) отмечен лишь *H. singularis* Avasthi et Shafee, 1982 в Индии.

Почти исключительно голарктический род, 9 видов известно из Неарктики (Miller, 1974), 37 видов рассматриваются нами здесь в рамках Палеарктики; большинство палеарктических видов населяют восточную часть региона. За пределами Голарктики обитает лишь несколько видов.

Для рода характерно яйцеживорождение и отсутствие яйцевых мешков, что сочетается с редукцией числа многоячеистых и трубчатых желез у большинства видов, вплоть до полного их исчезновения. Откладка яиц из видов палеарктической фауны, отмечена лишь у *H. etubulatus*, причем одновременно идет массовое отрождение бродяжек; о наличии яйцевого мешка у этого вида ничего не сказано (Матесова, 1984). Второй вид, откладывающий яйца – это неарктический *H. osborni* Sanders, о нем известно, что яйцевого мешка нет, есть только отдельные восковые нити, окутывающие яйца (Kosztarab, 1996). Таким образом, в двух указанных случаях явно имеет место откладка яиц на самых поздних стадиях эмбрионального развития.

### Определительная таблица видов

- 1(8) На дорсальной поверхности тела многоячеистые или пятиячеистые железы многочисленны.



- 2(5) Дорсальная поверхность тела с пятячеистыми железами.
- 3(4) Крупные лучистые железы многочисленны по всей дорсальной поверхности тела.....*H. dorsiporosus* Danzig
- 4(3) Дорсальная поверхность тела лишена крупных лучистых желез, лишь на анальных дольках имеется по одной железе, крупного или среднего размера..  
.....*H. mirabilis* Bazarov
- 5(2) Дорсальная поверхность тела с многоячеистыми железами.
- 6(7) Лучистые железы крупного и среднего размера многочисленны. Церариев 15-16 пар,  $C_{18}$  с 6-7 шипами.....*H. takaе* (Kuwana)
- 7(6) Лучистых желез крупного и среднего размера нет. Церариев 3 пары:  $C_3$ ,  $C_{17}$  и  $C_{18}$ .  $C_{18}$  с двумя шипами.....*H. etubulatus* Matesova
- 8(1) На дорсальной поверхности тела многоячеистых и пятячеистых желез нет.
- 9(12) Трубчатые железы с простым воротничком многочисленны на вентральной поверхности по краю тела и в средней части брюшка.
- 10(11) Все церарии с 6-9 шипами.....*H. takahashii* Kanda
- 11(10)  $C_3$  с 8-11 шипами, остальные церарии с 2-4 шипами.....*H. bambusae* (Takahashi)
- 12(9) Трубчатых желез с простым воротничком нет.
- 13(30) Мелкие лучистые железы на дорсальной поверхности тела многочисленны.
- 14(17) В средней части дорсальной поверхности тела мелкие лучистые железы образуют группы вокруг крупных.
- 15(16) Дорсальные группы мелких лучистых желез включают 36-60 желез; в средней части вентральной поверхности головогруды встречаются группы мелких лучистых желез.....*H. glacialis* (Newstead)
- 16(15) Дорсальные группы мелких лучистых желез вокруг крупных включают 10-15 желез; в средней части вентральной поверхности головогруды лучистых желез нет.....*H. kurilensis* Danzig
- 17(14) В средней части дорсальной поверхности тела групп крупных и мелких лучистых желез нет.
- 18(19) На дорсальной поверхности мелкие лучистые железы сильно сгущены по краю тела.....*H. maritimus* Danzig
- 19(18) На дорсальной поверхности тела мелкие лучистые железы расположены равномерно.
- 20(21) Анальные дольки с 3-7 крупными лучистыми железами.....  
.....*H. montanus* Borchsenius

- 21(20) Анальные дольки каждая с 2 или 1 лучистой железой крупного или среднего размера.
- 22(23) Анальные дольки каждая с 2 или 1 лучистой железой среднего размера. Церариев 2-4 пары.....*H. halocnemi* Borchsenius
- 23(22) Анальные дольки каждая с 2 крупными лучистыми железами. Церариев 18 пар.
- 24(27) На дорсальной поверхности тела лучистые железы двух размеров: крупные и мелкие, желез среднего размера нет.
- 25(26) Величина лучистых желез на анальных дольках и преанальном сегменте превосходит величину остальных крупных желез. Мелкие железы обычно без шипиков. На корнях травянистых растений. Европа.....*H. radicolica* Goux
- 26(25) Все крупные лучистые железы одинаковой величины. Часть мелких желез с шипиком. На надземных частях травянистых многолетников и малины. Сибирь, Монголия, Дальний Восток.....*H. bohemicus* Šulc (часть)
- 27(24) На дорсальной поверхности тела лучистые железы трех размеров: крупные, мелкие и средние.
- 28(29) Железы среднего размера расположены только на VI и VII тергитах брюшка; общее их число колеблется от 2 до 4, редко имеется лишь 1 железа. Мелкие лучистые железы обычно без шипиков, лишь отдельные железы имеют шипик .....*H. bohemicus* Šulc (часть)
- 29(28) Железы среднего размера расположены на VI и VII, а иногда и на V тергитах брюшка; общее число желез 5-8 и более. Мелкие железы с 1-2 шипиками.....*H. destructor* Borchsenius
- 30(13) Мелких лучистых желез на дорсальной поверхности тела нет или они малочисленны.
- 31(56) Крупные лучистые железы встречаются по всей дорсальной поверхности тела.
- 32(47) Лучистые железы среднего размера имеются, иногда малочисленны.
- 33(34)  $C_{17}$  и  $C_{18}$  более, чем с 5 шипами. Пятишиповые железы двух размеров.....*H. varioporus* Matesova
- 34(33)  $C_{17}$  и  $C_{18}$  с 2 шипами. Пятишиповые железы одного размера.
- 35(38) Лучистые железы среднего размера почти столь же многочисленны как крупные, расположены по всей дорсальной поверхности тела.
- 36(37) Крупные лучистые железы образуют два краевых ряда.....*H. cinereus* Goux
- 37(36) Крупные лучистые железы образуют один краевой ряд.....

- .....*H. salviae* Borchsenius
- 38(35) Лучистые железы среднего размера малочисленны, расположены только на VI и VII тергитах брюшка. Иногда несколько желез встречаются на передних тергитах брюшка и груди, а также по краю стернитов брюшка.
- 39(46) Пятячеистые железы многочисленны.
- 40(43) Мелкие лучистые железы с коротким воротничком, очень узкие.
- 41(42) По краю стернитов брюшка расположены только очень мелкие лучистые железы с 1 шипиком или без шипика.....*H. pamirensis* Bazarov
- 42(41) По краю стернитов брюшка наряду с мелкими лучистыми железами встречаются железы среднего размера с 1-2 шипиками...*H. quadriglandularis* Bazarov
- 43(40) Мелкие лучистые железы с обычным бокаловидным воротничком.
- 44(45) Мелкие лучистые железы без шипика. Западная Европа.....  
.....*H. minutus* (Green)
- 45(44) Мелкие лучистые железы с шипиком. Корея.....*H. herbaceus* (Borchsenius)
- 46(39) Пятячеистых желез нет или они крайне малочисленны.....  
.....*H. chorzhenticus* Nurmatov
- 47(32) Лучистых желез среднего размера нет.
- 48(49) На дорсальной поверхности тела часть крупных лучистых желез сопровождается простыми трубчатыми железами.....*H. dissimilis* Danzig
- 49(48) Простых трубчатых желез на дорсальной поверхности тела нет.
- 50(51) Многоячеистые и простые трубчатые железы многочисленны на пяти или четырех задних стернитах брюшка.....*H. astragali* Danzig
- 51(50) Многоячеистые и трубчатые железы малочисленны.
- 52(53) Крупные лучистые железы с широким, укороченным воротничком.....  
.....*H. scutellariae* Nurmatov
- 53(52) Крупные лучистые железы с удлиненным и узким бокаловидным воротничком.
- 54(55) Мелкие лучистые железы с шипиком.....*H. zoysiae* Kwon et al.
- 55(54) Мелкие лучистые железы без шипика.....*H. baotoui* Tang
- 56(31) На дорсальной поверхности тела расположены лучистые железы среднего и мелкого размера; крупные железы, если имеются, то лишь на анальных дольках.
- 57(58) По краю вентральной поверхности тела проходит ряд лучистых желез среднего размера.....*H. medvedevi* Danzig
- 58(57) На вентральной поверхности тела лучистых желез среднего размера нет.
- 59(64) Анальные дольки с 2 крупными железами.

- 60(61) Дорсальные лучистые железы узкие и длинные, иногда часть из них по размеру приближается к мелким. Европа, Закавказье, Казахстан.....*H. sulci* Goux
- 61(60) Дорсальные лучистые железы короткие и широкие, все одного размера.
- 62(63) Головогрудные церарии хорошо развиты, расположены на склеротизированных пластинках. Монголия, Дальний Восток.....  
.....*H. pavlovskii* Borchsenius et Tereznikova
- 63(64) Головогрудные церарии не развиты. Западная Европа.....  
.....*H. nivearum* Balachowsky
- 64(59) Анальные дольки с 1 крупной железой, редко отдельные экземпляры имеют с одной стороны 1, а с другой 2 железы; как исключение, железы полностью отсутствуют.
- 65(72) Пятиячеистые железы многочисленны.
- 66(67) Лучистые железы двух размеров: средние и мелкие.....  
.....*H. hissaricus* Nurmamatov
- 67(66) Лучистые железы только одного размера, либо средние, либо мелкие.
- 68(69) Лучистые железы среднего размера, нормально развиты, с 1-2 шипиками.....  
.....*H. atraphaxidis* Bazarov
- 69(68) Лучистые железы мелкие, деградированные, без шипиков (редко с 1 шипиком), крайне малочисленны.
- 70(71) Брюшное устье имеется.....*H. schmelevi* Bazarov
- 71(72) Брюшного устья нет.....*H. acirculus* Wu et al.
- 72(65) Пятиячеистых желез нет или они малочисленны.....*H. oligadenatus* Danzig

### 7.5 Группа рода (г/р) *Coccidohystrix* Lindinger, 1943

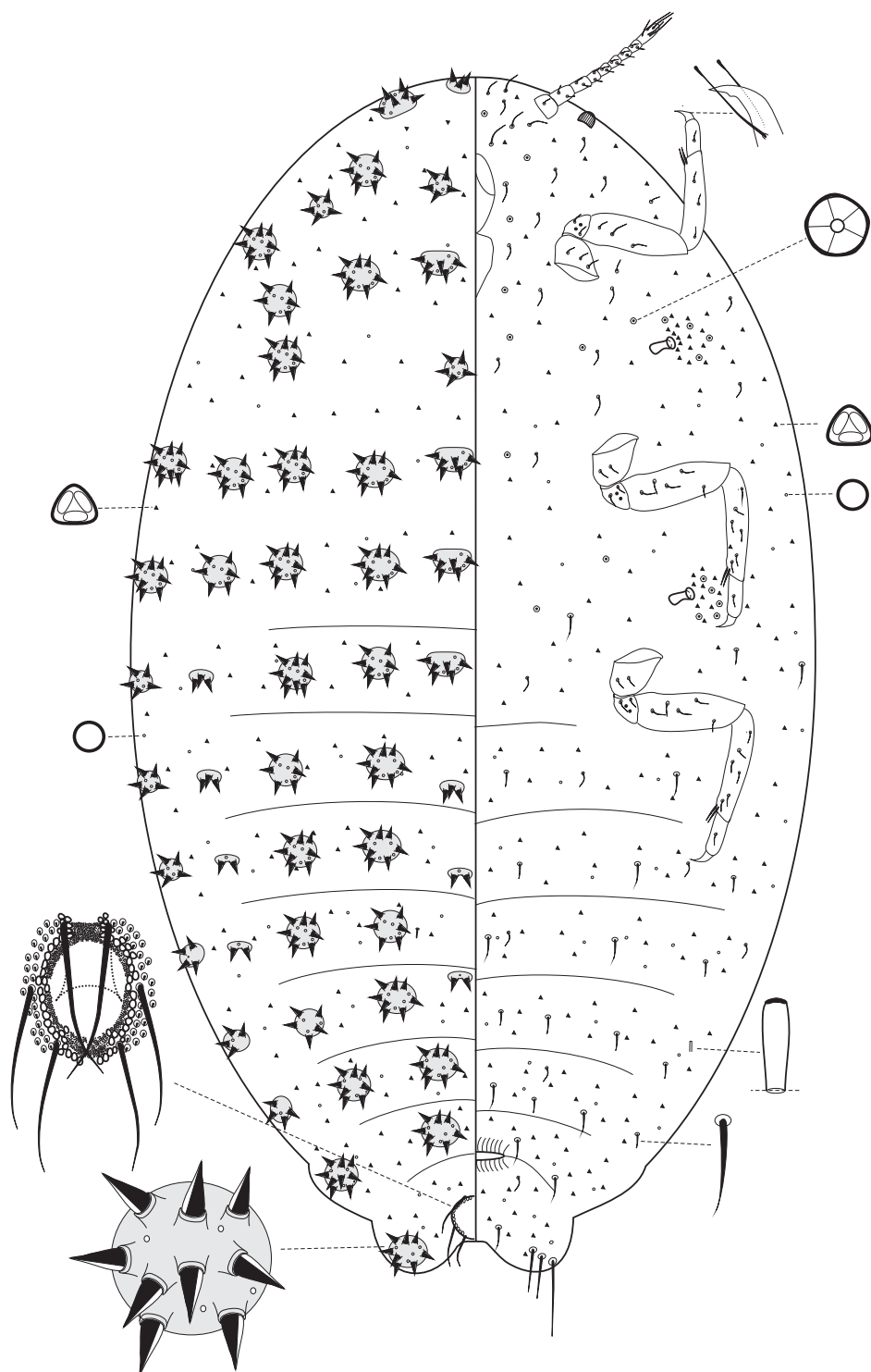
(номенклатурного и объемного соответствия в литературе нет)

Представители г/р *Coccidohystrix* Lindinger, 1943 отличаются от всех остальных червецов палеарктической фауны совокупностью следующих признаков: отсутствием спинных устьиц (кроме задней пары у *C. insolita*), утратой полноценных церариев и заменой их группами крупных шипов без трехячеистых или пятиячеистых желез, трубчатыми железами бутылковидной формы и цилиндрическими щетинками на дорсальной поверхности тела. Кроме того, у некоторых видов наблюдается резкое уменьшение количества трехячеистых желез, вплоть до сохранения их лишь возле дыхальцевых отверстий. Все эти признаки сближают г/р *Coccidohystrix* Lindinger, 1943 с семейством Eriococcidae (войлочники) и вероятно свидетельствуют о том, что именно *Coccidohystrix* является предковой группой для войлочников. Особенно

подходящими на роль таких предковых видов выглядят описанные 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.

Ближайшим к *Coccidohystrix* Lindinger, 1943 является род *Artemicoccus* Balachowsky, 1953, который, однако, рассматривается некоторыми авторами (Kozár & Pellizari, 1989) как младший субъективный синоним *Coccidohystrix*. Типовые виды этих родов, *C. echinatus* (Balachowsky, 1936) и *A. bispinis* (Borchsenius, 1949) отличаются друг от друга довольно четко наличием сильно выпуклых бугорков с крупными шипами (мамелоны) и 8-9-члениковыми усиками у первого вида и отсутствием мамелонов в сочетании с 7-члениковыми усиками и цилиндрическими щетинками у второго вида. Эти различия обычно использовались (см., например, Danzig et al., 2012) и для разделения двух обсуждаемых родов. Однако другие, не типовые виды, и особенно *C. maghribiensis* демонстрируют все возможные различные сочетания упомянутых дифференциальных признаков и, таким образом, провести четкую границу между родами не представляется возможным. В этой связи мы следуем ниже концепции Козара и Пеллизари (Kozár & Pellizzari, 1989) и рассматриваем *Artemicoccus* в качестве младшего синонима *Coccidohystrix*. Таким образом, род *Coccidohystrix* в принятом нами объеме включает 14 видов, 11 из которых распространены в Палеарктике, один (*C. insolita*) имеет главным образом ориентальное и афротропическое распространение, но отмечался также на крайнем юге Палеарктического региона, еще один вид известен из Пакистана и один является эндемиком Мадагаскара.

Род *Amonostherium* Morrison et Morrison, 1922 был изначально описан из Северной Америки. В дальнейшем к этому роду были отнесены также следующие палеарктические виды: *A. arabicum* Ezzat, 1960, *A. echinatum* (Balachowsky, 1930), *A. prionodes* Wang, 1976 и *A. rorismarinis* (Boyer de Fonscolombe, 1834). Все эти виды имеют мало общего с типовым видом, *A. lichtensioides* (Cockerell, 1897), двумя другими американскими видами и вероятно не родственны друг другу. По нашему мнению эти виды должны быть отнесены к разным палеарктическим родам мучнистых червецов, в частности *A. echinatum* (Balachowsky, 1930) – к роду *Artemicoccus*. В этом случае, видовое название становится младшим вторичным омонимом названия типового вида рода *Coccidohystrix*, *C. echinatum* (Balachowsky, 1936) и поэтому мы используем для последнего вида замещающее название –



**Рисунок 29.** *Coccidohystrix splendens*, голотип *Coccidohystrix echinata* (Balachowsky, 1936).

*Coccidohystrix splendens* Goux, 1946.

*Amonostherium prionodes* Wang, 1976, судя по оригинальному рисунку и описанию, также должен быть отнесен к роду *Coccidohystrix*, в связи с наличием у него мамелонов по краю двух последних тергитов брюшка и полосы крупных шипов вдоль всего края дорсальной поверхности тела.

В рамках мировой фауны к г/р *Coccidohystrix* возможно следует отнести

неотропический монотипный род *Lantanacoccus* Williams et Granara de Willink, 1992 (с мамелонами, цилиндрическими щетинками, без спинных устьиц, но без зубчика на коготке и с 6-члениковыми усиками).

***Coccidohystrix* Lindinger, 1943 (Рис. 29)**

Balachowsky, 1936: 157 (*Echinococcus*, homonym of *Echinococcus* Rudolphi, 1801 in Cestoda) (type species *Coccidohystrix splendens* Goux, 1946, a substitute name for *Coccidohystrix echinata* (Balachowsky, 1936), secondary homonym of *C. echinata* (Balachowsky, 1930), by original designation and monotypy). Lindinger, 1943: 219 (replacement name for *Echinococcus* Balachowsky). Borchsenius, 1948: 953; 1949: 307 (*Centrocooccus*). Gómez-Menor Ortega, 1957: 79 (*Seabrina*). Danzig et al., 2012: 238. Gavrilov-Zimin & Matile-Ferrero, 2014: 96.

Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 556.

*Centrocooccus* Borchsenius, 1948: 953; 1949: 307 (type species *Echinococcus echinatus* Balachowsky, 1936, the same type species as in *Coccidohystrix*). Morrison & Morrison, 1966: 31 (synonymy).

*Seabrina* Neves, 1943: 1 (type species *Seabrina cistorum* Neves, 1943, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 553 (synonymy).

*Artemicoccus* Balachowsky, 1953 (type species *Centrocooccus bispinis* Borchsenius, 1949, by original designation). Kozár & Pellizari, 1989: 510 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело у всех видов широкоовальное, около 2 мм длиной, заключено в пушистый восковой мешок. Усики 7-9-члениковые. Ноги нормально развиты, коготок с зубчиком, коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Спинные и брюшные устьица отсутствуют. Анальный аппарат полноценный усложненный. Многоячеистые и пятиячеистые железы имеются, обычно расположены лишь на вентральной стороне тела. Трехячеистые железы обычно равномерно разбросаны по всей поверхности тела или (у двух видов) присутствуют только возле дыхалец. Четырехячеистые поры и/или поры неясной структуры встречаются возле дыхалец. Простые трубчатые железы имеются; они характерной бутылковидной формы. Большинство видов имеют на дорсальной поверхности склеротизованные бугорки с крупными шипами (мамелоны).

**Замечания.** Недавно мною (Gavrilov-Zimin, 2016c) с острова Мадагаскар был описан новый крайне своеобразный вид, *Coccidohystrix primigenia* Gavrilov-Zimin, 2016, который по своей морфологии может считаться самым примитивным представителем рода в рецентной фауне.

Изученные мною детальное оригинальное описание и рисунки *Seabrina cistorum* Neves, 1943 и последующее переописание этого вида Ортегой (Gómez-Menor Ortega, 1957) не оставляют сомнений в синонимии монотипного рода

*Seabrina* Neves, 1943 с родом *Coccidohystrix* Lindinger, 1943. Первое название является младшим синонимом, так как было опубликовано не раньше ноября 1943 (этот месяц поставлен Мигелем Невесом в конце текста его статьи), а второе – в августе 1943 года (согласно дате на титульном листе 8 выпуска *Zeitsch. Wiener Entomol. Ges.*, где это название было опубликовано). Более того, *Seabrina cistorum* Neves, 1943 рассматривается нами в качестве младшего субъективного синонима *Coccidohystrix artemisiae* Kiritshenko, 1937 – см. Приложение 2.

Род в принятом здесь объеме включает 15 видов, 11 из которых распространены в Палеарктике, один (*C. insolita*) имеет главным образом ориентальное и афротропическое распространение, но отмечался также на крайнем юге Палеарктического региона, еще один вид известен из Пакистана и два вида являются эндемиками Мадагаскара.

### Определительная таблица видов

- 1(20) Трехячеистые железы многочисленны, более или менее равномерно разбросаны по всей поверхности тела.
- 2(11) Мамелоны полностью отсутствуют или слабо развиты на отдельных тергитах.
- 3(8) Группы крупных шипов образуют поперечные ряды на большинстве тергитов.
- 4(7) Дорсальные трубчатые железы одного размера. На двудольных травах.
- 5(6) Крупные шипы существенно меньше крупных трубчатых желез; основания шипов примерно равны диаметру крупных трубчатых желез.....  
.....*C. bispinus* (Borchsenius)
- 6(5) Крупные шипы длиннее или примерно одной длины с крупными трубчатыми железами; основания шипов примерно в два раза шире диаметра трубчатых желез.....*C. lubersaci* (Balachowsky)
- 7(4) Дорсальные трубчатые железы двух размеров. На *Juniperus*.....  
.....*C. zangheri* Kozár et Pellizzari
- 8(3) Крупные шипы собраны в группы вдоль края дорсальной поверхности тела.
- 9(10) Крупные шипы собраны в полосу вдоль края тела. Две пары мамелонов, каждый с 7-8 шипами и несколькими трехячеистыми железами присутствуют по краям двух последних брюшных тергитов. Многоячеистых желез нет.....  
.....*C. prionodes* (Wang)



- 10(9) Группы из 2-3 крупных шипов образуют ряд вдоль края тела подобно церариям у других мучнистых червецов. Мамелонов нет, но отдельные шипы встречаются на дорсальной поверхности груди. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на нескольких последних брюшных стернитах.....  
.....*C. echinata* (Balachowsky)
- 11(2) Мамелоны хорошо развиты на всей дорсальной поверхности тела.
- 12(13) Дорсальные трубчатые железы многочисленны.....*C. artemisiae* (Kiritshenko)
- 13(12) Дорсальных трубчатых желез нет.
- 14(15) Вентральные трубчатые, многоячеистые и пятиячеистые железы многочисленны.....*C. insolita* (Green)
- 15(14) Вентральные трубчатые железы малочисленны, встречаются только на последних брюшных стернитах. Многоячеистые железы малочисленны или отсутствуют. Пятиячеистые железы малочисленны.
- 16(19) Задние бедра и лапки с просвечивающими порами.
- 17(18) Каких-либо щетинок или шипов (за исключением входящих в состав мамелонов) на дорсальной поверхности тела нет. Длина щетинок анального аппарата примерно равна диаметру анального кольца.....*C. splendens* Goux
- 18(17) На дорсальной поверхности тела, между мамелонами встречаются мелкие шипики. Щетинки анального аппарата значительно длиннее диаметра анального кольца.....*C. samui* Kozár et Konczné Benedicty
- 19(16) Задние голени и лапки с просвечивающими порами.....  
.....*C. burumandi* Moghaddam
- 20(1) Трехячеистые железы малочисленны, имеются только возле дыхалец.
- 21(22) Мамелоны образуют поперечные ряды на большинстве тергитов. Цилиндрические щетинки очень короткие, примерно в 2 раза длиннее своей ширины....  
.....*C. maghribiensis* G.-Z. et M.-F.
- 22(21) Мамелонов нет; малочисленные крупные шипы встречаются только вдоль края тела. Цилиндрические щетинки длинные, более чем в 10 раз длиннее своей ширины.....*C. monicae* G.-Z. et M.-F.

## 7.6 Группа рода (г/р) *Heterococcus* Ferris, 1918

(номенклатурно соответствует трибе Heterococcini Tang, 1992; объемного соответствия нет)

Семейство мучнистых червецов в целом характеризуется наличием многочисленных трехячейстых желез. Более того, трехячейстые железы рассматриваются нами (Danzig, 1986, Gavrilov-Zimin, Danzig, 2012; Данциг, Гаврилов-Зимин, 2014) как одна из синапоморфий мучнистых червецов и монотипного сем. Phenacoleachiidae. Пятиячейстые железы характерны для подсем. Phenacoccinae (их, за единичными исключениями, нет у второго подсемейства – Pseudococcinae), обычно они малочисленны и расположены лишь на вентральной поверхности тела. В роде *Heterococcus* Ferris, 1918 пятиячейстые железы обильны, а трехячейстых нет совсем. Ближайший к нему род *Brevennia* Goux, 1940 состоит из видов, у которых трехячейстые железы сохраняются в том или ином количестве возле дыхалец (типовой вид), возле дыхалец и в церариях [*B. lonicerae* (Borchsenius, 1948)], возле дыхалец, в церариях и на дорсальной поверхности тела [*B. operta* (Borchsenius, 1949)]. Ранее (Miller & McKenzie, 1970) род *Brevennia* рассматривался как синоним *Heterococcus*. Здесь мы рассматриваем эти роды как самостоятельные, разделяя их по указанному выше признаку наличия или отсутствия трехячейстых желез. С другой стороны, границы между *Brevennia*, *Heterococcopsis* Borchsenius, 1948, *Pseudorhodania* Borchsenius, 1962 и *Asphodelococcus* Morrison, 1945 представляются нам размытыми, и поэтому мы считаем 3 последних названия младшими субъективными синонимами *Brevennia*, а недавно описанный род *Heterobrevennia* Kaydan, 2011 рассматриваем как подрод широко понимаемого здесь рода *Brevennia*.

Рода *Heterococcus* и *Brevennia* объединяют 20 видов, распространенных в основном в Палеарктике (ареалы 6 видов выходят за ее пределы) и связанных за немногими исключениями со злаками. Замена трехячейстых желез пятиячейстыми отмечена еще в некоторых родах палеарктических групп родов *Mirococcus* Borchsenius, 1947 и *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948, принятых в настоящей книге, и в нескольких монотипных родах внепалеарктической фауны (см. Miller & McKenzie, 1970; Miller, 1975; Foldi & Cox, 1989; Kaydan, 2011). Так, монотипный род *Paramococcus* Foldi et Cox, 1989, описанный из Венесуэлы (нами изучен паратип типового вида, хранящийся в коллекции ЗИН РАН), несомненно близок к *Heterococcus*, отличаясь отсутствием спинных устьиц и наличием трехячейстых желез в  $S_{18}$ . Заметим, что указанное Фолди и Кокс (Foldi & Cox, 1989) в качестве отличительного признака наличие дисковидных желез с 5 и 7 ячейками свойственно

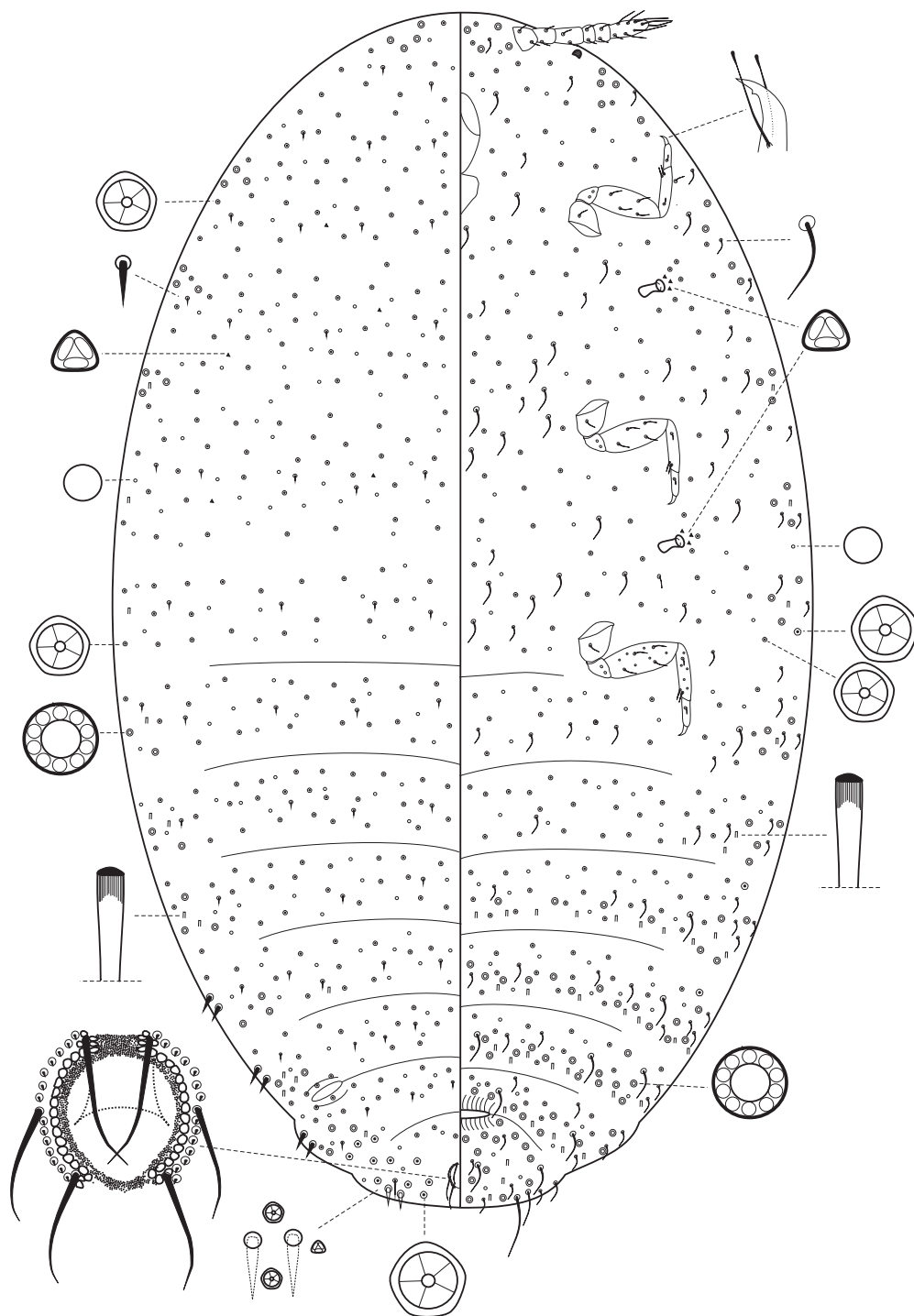


Рисунок 30. *Brevennia pulveraria*, голотип *B. krishtali*.

не только *Paramococcus*, но и многим другим родам подсем. Phenacossinae и поэтому отличительным признаком не является. Помещение родов *Annulococcus* James, 1936 из Южной Африки, *Laingiococcus* Morrison, 1945 с Соломоновых о-вов и *Boreococcus* Danzig, 1980 из Северо-Восточной Европы в группу рода *Heterococcus* (см. Miller, McKenzie, 1970, Miller, 1975; Foldi, Cox, 1989, Kaydan, 2011) на наш взгляд является спорным, так как первый из перечисленных родов имеет пятичленистые железы особого типа, значительно превосходящие по размеру многоячеистые железы,

второй род характеризуется необычно длинными и толстыми щетинками, а третий имеет на дорсальной поверхности не пятиячеистые железы, а дисковидные поры особой структуры.

Миллер и МакКензи (Miller & McKenzie, 1970) впервые указали на синонимию рода *Asphodelococcus* с родом *Heterococcus* (в который они включали также род *Brevennia*). Позднее Миллер (Miller, 1975), рассматривая *Brevennia* как самостоятельный род, включил в него *Asphodelococcus asphodeli* (Bodenheimer, 1927), типовой вид рода *Asphodelococcus*, считая, таким образом, последний род младшим синонимом *Brevennia*. Эту же точку зрения приняли и мы (Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012). С другой стороны, Бен-Дов и Матиль-Ферреро (Ben-Dov, Matile-Ferrero, 1989) рассматривали род *Asphodelococcus* как самостоятельный на основании отсутствия у него многоячеистых желез, наличия передних спинных устьиц и пятиячеистых желез неправильной структуры. Эти признаки часто не стабильны в пределах многих, принимаемых ныне родов мучнистых червецов и поэтому не кажутся нам достаточными для признания самостоятельности *Asphodelococcus*. Более важен, с нашей точки зрения, другой признак, а именно строение трубчатых желез, которые имеют кутикулярный воротничок, в отличие от простых трубчатых желез всех остальных видов группы рода *Heterococcus* и большинства других родов, включаемых в подсемейство Phenacossinae. Таким образом, вопрос о таксономическом положении *Brevennia* [= *Asphodelococcus*] *asphodeli* нельзя считать окончательно решенным.

Название *Pseudorhodania* мы рассматриваем в качестве младшего синонима *Brevennia*, поскольку считаем его типовой вид младшим синонимом *B. rehi*, типичного представителя рода *Brevennia*.

Кайдан (Kaydan, 2011) в недавней ревизии рода *Heterococcopsis* указывает, что из описанных в этом роде 3 видов следует оставить только типовой. *Heterococcopsis desertus* Nurmamatov, 1975 Кайдан справедливо переносит в *Phenacoccus*, а *H. opertus* Borchsenius, 1949 выбирает в качестве типового вида для описанного им нового рода *Hetrobrevennia*. В этот род он относит также два новых вида из Турции (*H. kozari* Kaydan, 2011 и *H. gullani* Kaydan, 2011). В связи с широкой трактовкой нами рода *Brevennia* мы рассматриваем *Heterobrevennia* в качестве его подрода, отличающегося от номинативного подрода присутствием головных церариев.

Номинальный монотипный род *Stachycoccus* не имеет морфологических отличий от *Heterococcus*. Указание (Miller & McKenzie, 1970) на отсутствие у *Stachycoccus* пятиячеистых желез ошибочно.

***Brevennia* Goux, 1940 (Рис. 30)**

Goux, 1940: 58 (*Ripersia* subgen. *Brevennia*; type species *Brevennia tetrapora* Goux, 1940, by original designation and monotypy, a junior synonym of *Brevennia pulveraria* (Newstead, 1892)). Borchsenius, 1949: 270. Miller & McKenzie, 1970: 439 (= *Heterococcus*). Miller, 1975: 47. Danzig, 1985: 112 (= *Heterococcus*). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989: 171 (redescription of the type species *B. tetrapoda*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 786; 2014: 580.

*Asphodelococcus* Morrison, 1945: 41 (type species *Ripersia asphodeli* Bodenheimer, 1927, by original designation). Miller, 1975: 47 (synonymy). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989: 173. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 786.

*Heterococcopsis* Borchsenius, 1948: 955 (type species *Heterococcopsis lonicerae* Borchsenius, 1948, by original designation). Kaydan, 2011: 50. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 786 (synonymy).

*Pseudorhodania* Borchsenius, 1962: 224 (type species *Pseudorhodania marginata* Borchsenius, 1962, by original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 786 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное или удлинённое. Анальные дольки обычно не выражены. Усики 6–9-члениковые. Ноги короткие, обычно с тонкими члениками (исключение – *B. rehi*). Коготок с маленьким зубчиком или вообще без зубчика. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным (иногда удваивающимся) рядом микрошипикиков и 6 длинными щетинками. Задние спинные устья развиты, передние часто отсутствуют. Многоячеистые железы расположены на обеих сторонах тела или только на вентральной (полностью отсутствуют у *B. asphodeli*). Пятиячеистые железы, как и у видов рода *Heterococcus*, многочисленны на обеих сторонах тела, у некоторых видов они двух размеров. Трехячеистые железы расположены возле дыхалец и в церариях; у некоторых видов они встречаются также на дорсальной поверхности тела. Трубочатые железы обычно простого строения, лишь у *B. asphodeli* они с небольшим кутикулярным воротничком. У большинства видов развиты только брюшные церарии; в подроде *Heterobrevennia* церарии встречаются также и на переднем конце тела. Церарии образованы двумя ( $C_3$  – тремя) конусовидными шипами разной толщины и трехъячеистыми железами (иногда без желез); у некоторых видов в церариях имеются дополнительные волоски. Шипики тела разной толщины, иногда щетинковидные.

Род включает 11 видов, распространенных в основном в Палеарктике. Один из них, *B. rehi*, обитает кроме того в Юго-Восточной Азии, а также на юге США и Австралии, куда он, по-видимому, завезен и в настоящее время вредит. Еще два близких вида *B. nigriensis* (Williams, 1961) и *B. filictus* (De Lotto, 1967) описаны из Южной Африки. Большинство видов, как и в роде *Heterococcus*, связано со злаками, 4 вида отмечены также на двудольных растениях.

### Определительная таблица видов

- 1(12) Развиты только брюшные церарии. Трехячеистые железы расположены в церариях, иногда возле дыхалец. На дорсальной поверхности тела трехячеистых желез нет.....(подрод *Brevennia*)
- 2(11) Многоячеистые железы имеются, часто многочисленны. Передних спинных устьиц нет.
- 3(6) Усики 6- или 7-члениковые. Трехячеистые железы расположены только возле дыхалец.
- 4(5) Задние бедра сильно утолщены. Церарии без пятиячеистых желез.....  
.....*B. rehi* (Lindinger)
- 5(4) Задние бедра не утолщены.  $C_{18}$  с группой пятиячеистых желез.....  
.....*B. pulveraria* (Newstead)
- 6(3) Усики 8- или 9-члениковые. Трехячеистые железы расположены не только возле дыхалец, но и в церариях, или только в церариях, а иногда и на дорсальной поверхности тела.
- 7(8) Брюшных устьиц 3.....*B. lonicerae* (Borchsenius)
- 8(7) Брюшное устьеце одно или устьиц нет.
- 9(10) Трехячеистые железы расположены в церариях и возле дыхалец. Имеется одно брюшное устьеце. Северный Кавказ.....*B. cicatricosa* (Danzig)
- 10(9) Трехячеистые железы расположены только в церариях. Брюшных устьиц нет. Монголия.....*B. dasiphorae* (Danzig)
- 11(2) Многоячеистых желез нет. Передние спинные устьяца имеются.....  
.....*B. asphodeli* (Bodenheimer)
- 12(1) Наряду с брюшными имеются также головные церарии. Трехячеистые железы расположены в церариях, возле дыхалец и на дорсальной поверхности тела, по крайней мере на последних сегментах брюшка (подрод *Heterobrevennia*)
- 13(14) Дорсальных многоячеистых желез нет. Трехячеистые железы имеются только в церариях, возле дыхалец и спинных устьиц.....  
.....*B. ferenci* Danzig et Gavrilov-Zimin
- 14(13) Дорсальные многоячеистые железы имеются. Трехячеистые железы имеются не только в церариях, возле дыхалец и спинных устьиц, но встречаются также и на остальной дорсальной поверхности тела.
- 15(16) Трехячеистые железы на дорсальной поверхности тела расположены только на последнем сегменте брюшка.....*B. operta* (Borchsenius)

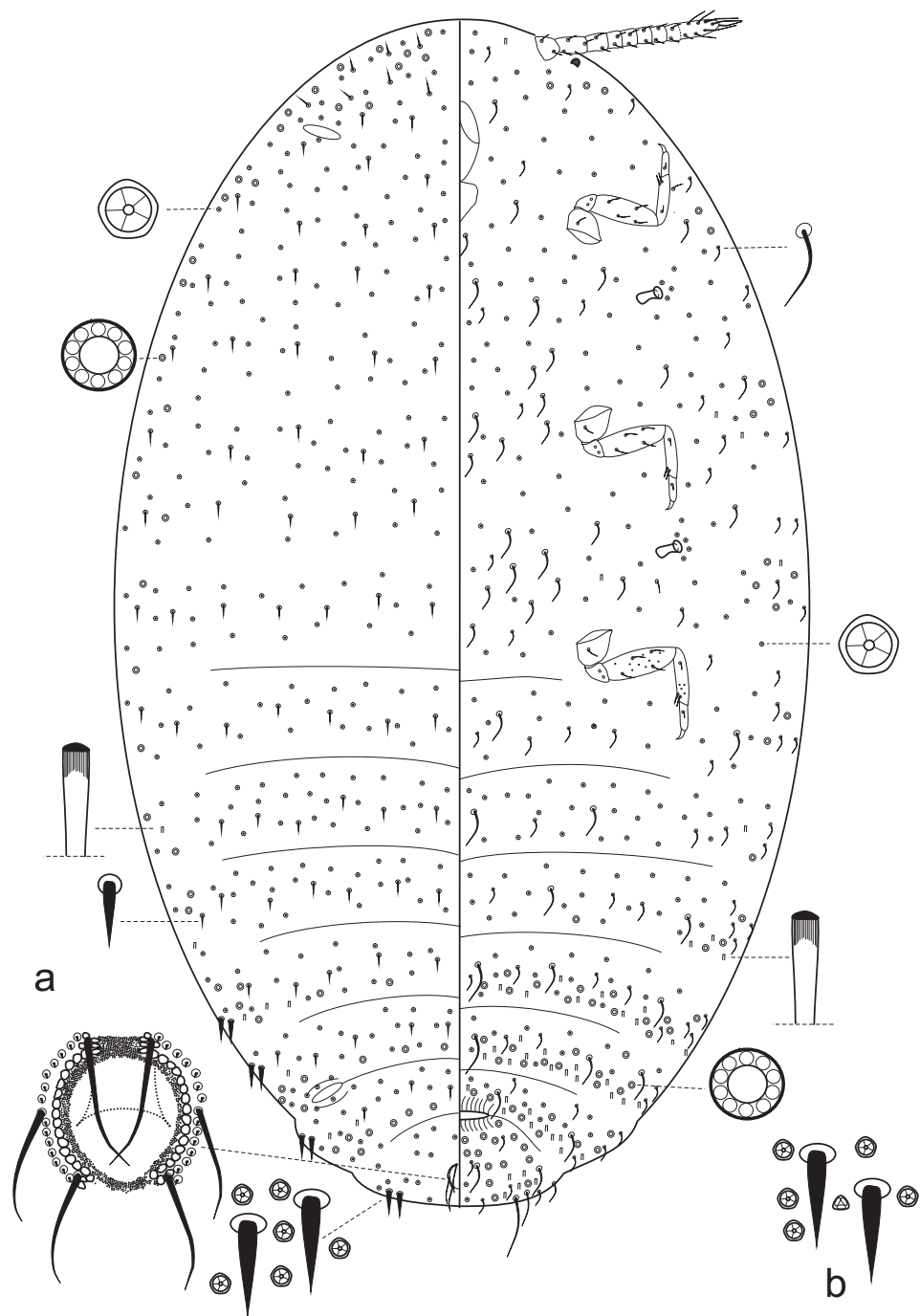


Рисунок 31. *Heterococcus nudus* (a – Россия (Владивосток), b – вариант C<sub>18</sub>.)

- 16(15) Трехячеистые железы расположены по всей дорсальной поверхности тела.  
 17(18) Трубоччатые железы на дорсальной поверхности тела двух размеров. Много-  
 ячеистые железы единичны на конце брюшка.....*B. kozari* (Kaydan)  
 18(17) Трубоччатые железы на дорсальной поверхности теле одного размера, а много-  
 ячеистые железы многочисленны.....*B. gullani* (Kaydan)

***Heterococcus* Ferris, 1918 (Рис. 31)**

Ferris, 1918: 65 (type species *Heterococcus arenae* Ferris, 1918, by original designation); 1953: 382. Morrison, 1945: 45. Borchsenius, 1949: 266. Williams, 1961: 671. McKenzie, 1967: 488. Miller & McKenzie, 1970: 438. Ter-Grigorian, 1973: 198. Tereznikova, 1975: 188. Miller, 1975: 1-61. Danzig, 1980: 143. Kosztarab & Kozár, 1988: 104. Foldi & Cox, 1989: 1119. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 609.

*Stachycoccus* Borchsenius, 1962 (type species *Stachycoccus caulicola* Borchsenius, 1962, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 782 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное или удлинено-овальное, анальные дольки не выражены. Усики обычно 8- или 9-члениковые (редко 6- и 7-члениковые). Ноги маленькие, с тонкими члениками. Коготок с зубчиком. Анальный аппарат обычно полноценный, реже с редукцией числа пор и микрошипикиков, с 6 длинными щетинками. Задние спинные устья всегда имеются; передние иногда отсутствуют. Многоячеистые железы расположены на обеих сторонах тела либо только на вентральной (как исключение, у *H. biporus* Goux, отсутствуют). Пятиячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Трехячеистых желез нет. Простые трубчатые железы имеются, узкие. Церариев 1–4 пары на конце брюшка, иногда имеется также  $C_3$ . Брюшные церарии образованы 2 шипами и пятиячеистыми железами; как исключение (в некоторых популяциях *H. nudus*) в  $C_{18}$  наряду с пятиячеистыми железами иногда встречается одна трехячеистая железа. Реже церарии отсутствуют, а на их месте имеются щетинки. Шипики конусовидные или щетинковидные.

**Замечания.** Голарктический род, 7 видов распространены в Палеарктике, 3 в Неарктике; *H. nudus* имеет голарктический ареал. Все виды живут на злаках.

**Определительная таблица видов**

- 1(6) Имеется хотя бы одна (последняя) пара нормально развитых церариев: с шипами и скоплением пятиячеистых желез.
- 2(5) Церариев 3-5 пар. Дорсальные многоячеистые железы имеются.
- 3(4) Многоячеистые железы расположены вдоль всего края тела...*H. nudus* (Green)
- 4(3) Многоячеистые железы отсутствуют на груди, сконцентрированы на дорсальной поверхности головы и вентральной поверхности брюшка.....  
.....*H. avenae* Săvescu
- 5(2) Церариев 1 пара. Дорсальных многоячеистых желез нет.....  
.....*H. abludens* Borchsenius



- 6(1) Церарии редуцированы, но на месте последних пар церариев могут быть длинные щетинки со скоплением пятичленистых желез или без них.
- 7(8) Задние тазики сильно утолщены, с множеством просвечивающих пор.....  
.....*H. tritici* (Kiritshenko)
- 8(7) Задние тазики такого же размера, как и на других ногах, без просвечивающих пор или лишь с несколькими порами.
- 9(12) Многочленистые железы имеются.
- 10(11) Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Усики 7-члениковые. Брюшных устьиц два. Горы Швейцарии.....*H. dethieri* Matile-Ferrero
- 11(10) Анальный аппарат упрощенный, без микрошипикиков. Усики 9-члениковые. Брюшных устьиц нет. Египет.....*H. cyperi* (Hall)
- 12(9) Многочленистых желез нет.
- 13(14) Спинных устьиц две пары. Брюшное устьеце одно. Китай (Юньнань).....  
.....*H. caulicola* (Borchsenius)
- 14(13) Спинных устьиц одна (задняя) пара. Брюшных устьиц нет. Средиземноморье  
.....*H. biporus* (Goux)

### 7.7 Группа рода (г/р) *Boreococcus* Danzig, 1960

(номенклатурного и объемного соответствия в литературе нет)

К этой группе нами отнесен монотипный европейский род *Boreococcus* и небольшой (2 вида) афротропический род *Annulococcus* James, 1936. Оба эти рода имеют два типа многочленистых желез: обычные и звездообразной структуры, которые полностью замещают трехчленистые железы. Африканский род отличается от европейского наличием трубчатых желез с воротничками и длинными щетинками, покрывающими дорсальную поверхность тела.

#### *Boreococcus* Danzig, 1960

Danzig, 1960: 172 (type species *Boreococcus ingriscus* Danzig, 1960, by original designation and monotypy). Kozatarab & Kozár, 1988: 76. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 625.

**Диагноз.** Самка. Ноги маленькие; коготок с зубчиком. Спинных устьиц две пары. Анальный аппарат усложненный, с двойным наружным рядом. Многочленистые железы двух разных типов и нескольких размеров: обычные многочленистые и железы звездообразной структуры. Пятичленистых и трехчленистых желез нет. Трубчатые железы простого типа. Церариев 4 пары на последних тергитах брюшка. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими, почти щетинковидными шипиками.

### 7.8 Группа рода (г/р) *Mirococcus* Borchsenius, 1947

(номенклатурно соответствует трибе Retsemiini Kozar et Vinis, 1980;  
объемного соответствия нет)

В эту группу нами включены палеарктические мучнистые червецы с чертами упрощения и редукции основных морфологических структур, таких как церарии, спинные устья, анальный аппарат, восковые железы и др. Такие червецы в настоящее время рассматриваются в различных мелких и монотипных родах и, по-видимому, образуют не филогенетическую, а лишь морфологическую группу. Большинство родов «редуцированных» червецов, вероятно, происходят от предков, подобных нынешним видам рода *Tryonymus* Berg, 1899, то есть относятся к подсемейству Pseudococcinae. Такие рода характеризуются отсутствием зубчика на коготке, отсутствием пятиячеистых желез, малым числом члеников усиков, трубчатыми железами с воротничком в дополнение или вместо простых трубчатых желез (или хотя бы одним из этих признаков) и рассматриваются нами ниже в г/р *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948. Меньшее число видов «редуцированных» червецов, по-видимому, происходит от предков подобных современным *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877 и (или) *Brevennia* Goux, 1940 (подсемейство Phenacoccinae), на что указывает наличие зубчика на коготке, частое присутствие пятиячеистых желез и частичная или полная замена ими трехячеистых желез, 8-9- (редко 7)-члениковые усики и простые трубчатые железы. Большинство таких видов в Палеарктике сгруппированы в род *Mirococcus* Borchsenius, 1947, который по своим признакам является, вероятно, самым примитивным в рассматриваемой группе, так как сохраняет обычное для большинства червецов обилие равномерно расположенных трехячеистых желез, более или менее полный анальный аппарат и толстые щетинки со скоплением трехячеистых желез на месте последней (18-й) пары церариев. Монотипный род *Pararhodania* Ter-Grigorian, 1964, известный из Армении и Турции отличается отсутствием спинных устьев и почти полным отсутствием трехячеистых желез. Род *Stipacoccus* Tang, 1992, включает два вида, *S. xilinhatius* Tang, 1992 из Китая и *S. torosae* Kaydan et Kozár, 2011 из Турции; оба эти вида характеризуются редуцированным анальным аппаратом и отсутствием церариев, но в отличие от *Mirococcus* spp. имеют шипики на дорсальной поверхности тела и полностью лишены пятиячеистых желез. Следует, однако, отметить, что у некоторых видов *Mirococcus* пятиячеистые железы также отсутствуют (см. ниже), а у типового вида, *Mirococcus inermis* (Hall, 1925), наблюдается географическая изменчивость по

наличию-отсутствию таких желез.

Три небольших рода *Cucullococcus* Ferris, 1941, *Ritsemia* Lichtenstein, 1879 и *Sinococcus* Wu et Zheng, 2000 отличаются крайне своеобразной морфологией и, возможно, родственны друг другу. Для всех трех родов характерна склеротизация всего тела или отдельных его частей у взрослых самок, резкое сокращение числа трехячеистых желез, отсутствие спинных устьиц и наличие большого числа брюшных устьиц (4-6). Интересно, что в своем географическом распространении эти рода как бы замещают друг друга в пределах Палеарктики. Так, *Cucullococcus* известен только с крайнего Запада Палеарктики (Португалия и Испания), *Ritsemia* распространена в Северном Средиземноморье (от Франции до Закавказья), а *Sinococcus* известен лишь из Северо-Восточного Китая. При этом все три рода связаны не с травянистыми, а с древесно-кустарниковыми растениями: *Cucullococcus* живет на вереске, а два других рода на стволах вязов. С древесно-кустарниковыми растениями (Cupressaceae) связан и небольшой голарктический род *Ehrhornia* Ferris, 1918, один вид которого известен из Северной Америки, а второй из Западной Европы (Франция). Для обоих видов характерна склеротизация взрослых самок и уменьшение числа трехячеистых желез, но полное отсутствие брюшных устьиц. К *Ehrhornia* несомненно близок неарктический род *Discococcus* Ferris, 1953, обладающий митральными железами и многочисленными брюшными устьицами. Среди остальных представителей г/р *Mirococcus* только *M. ostioplurimus* (Kiritschenko), рассматривавшийся ранее в самостоятельном роде *Polystomophora*, связан с древесными растениями, имеет 5 брюшных устьиц (с двойной окантовкой) и уменьшенное число трехячеистых желез на вентральной поверхности тела. Этот вид с морфологической точки зрения занимает промежуточное положение между живущими на степных и пустынных травах видами *Mirococcus-Pararhodania-Stipacoccus* и более специализированными, связанными древесно-кустарниковой растительностью *Cucullococcus-Ritsemia-Sinococcus-Ehrhornia*. Интересно, что для родов *Pararhodania*, *Cucullococcus*, *Ritsemia*, *Sinococcus*, *Ehrhornia*, а также для *Mirococcus ostioplurimus* и *Stipacoccus xilinhatus* характерно уменьшение числа трехячеистых желез, аналогичное по своей сути таковому в группе рода *Heterococcus* Ferris, 1918, а именно у видов упомянутого выше рода *Brevennia*. Данный факт, а также тенденция к редукции церариев и вообще шипов и шипиков вероятно свидетельствует о близком родстве этих двух групп родов.

Род *Longicoccus* Danzig, 1975 был выделен из *Mirococcus* в связи с наличием у его представителей развитых анальных долек и отсутствием пятиячеистых

желез и дорсальных многоячеистых желез. Накопленные к настоящему времени сведения о морфологической изменчивости основных таксономических признаков в разных родах червецов с редуцированными церариями (Gavrilov, 2006, 2007, Gavrilov-Zimin, 2011, Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013) заставили нас усомниться в целесообразности выделения рода *Longicoccus*. Такие его виды, как *L. cerariferus* Danzig, 1975 и *L. divnogoricus* Gavrilov, 2003 имеют церарии и полноценный анальный аппарат и, очевидно, являются родственными видами, сгруппированным ныне в роде *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877, куда они и были нами (Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013) недавно перенесены. Остальные виды с редуцированными церариями и в разной степени редуцированным анальным аппаратом демонстрируют варьирование числа многоячеистых и пятиячеистых желез и в целом образуют по этим признакам непрерывный ряд изменчивости с видами рода *Mirococcus*. Форма же тела и степень выраженности анальных долек во многом зависят от возраста препарируемой самки и не рассматриваются нами как таксономические признаки.

Род *Polystomophora* изначально рассматривался Борхсениусом (Borchsenius, 1948) как монотипный и ближайший к *Mirococcus*, но отличающийся присутствием пятиячеистых желез. Однако даже у типового вида рода *Mirococcus*, у *M. inermis*, такие железы присутствуют в большем или меньшем количестве в разных популяциях (см. Приложение 2). Других признаков, позволяющих рассматривать *Polystomophora* как самостоятельный род мы не видим. Более того, два других номинальных вида этого рода *P. orientalis* Matesova, 1960 и *P. arakensis* Moghaddam, 2010 рассматриваются нами как младшие синонимы *Mirococcus inermis* (см. Приложение 2). С другой стороны, некоторые признаки типового вида, *P. ostiaplurima* (Kiritshenko, 1940), сближают его с монотипными родами *Cucullococcus-Ritsemia-Sinococcus* (см. выше).

### Определительная таблица родов

- 1(12) Митральных желез нет.
- 2(3) Трубчатых желез нет. Все тело взрослой самки сильно склеротизировано.....*Ritsemia* Lichtenstein
- 3(2) Трубчатые железы имеются (если нет, то часть многоячеистых желез с 2-4 центральными ячейками). Взрослая самка в целом с мягкими покровами, но иногда могут быть склеротизированы отдельные части тела.
- 4(11) Трехячеистые железы имеются на дорсальной и (или) вентральной поверхностях тела (не только возле дахалец).

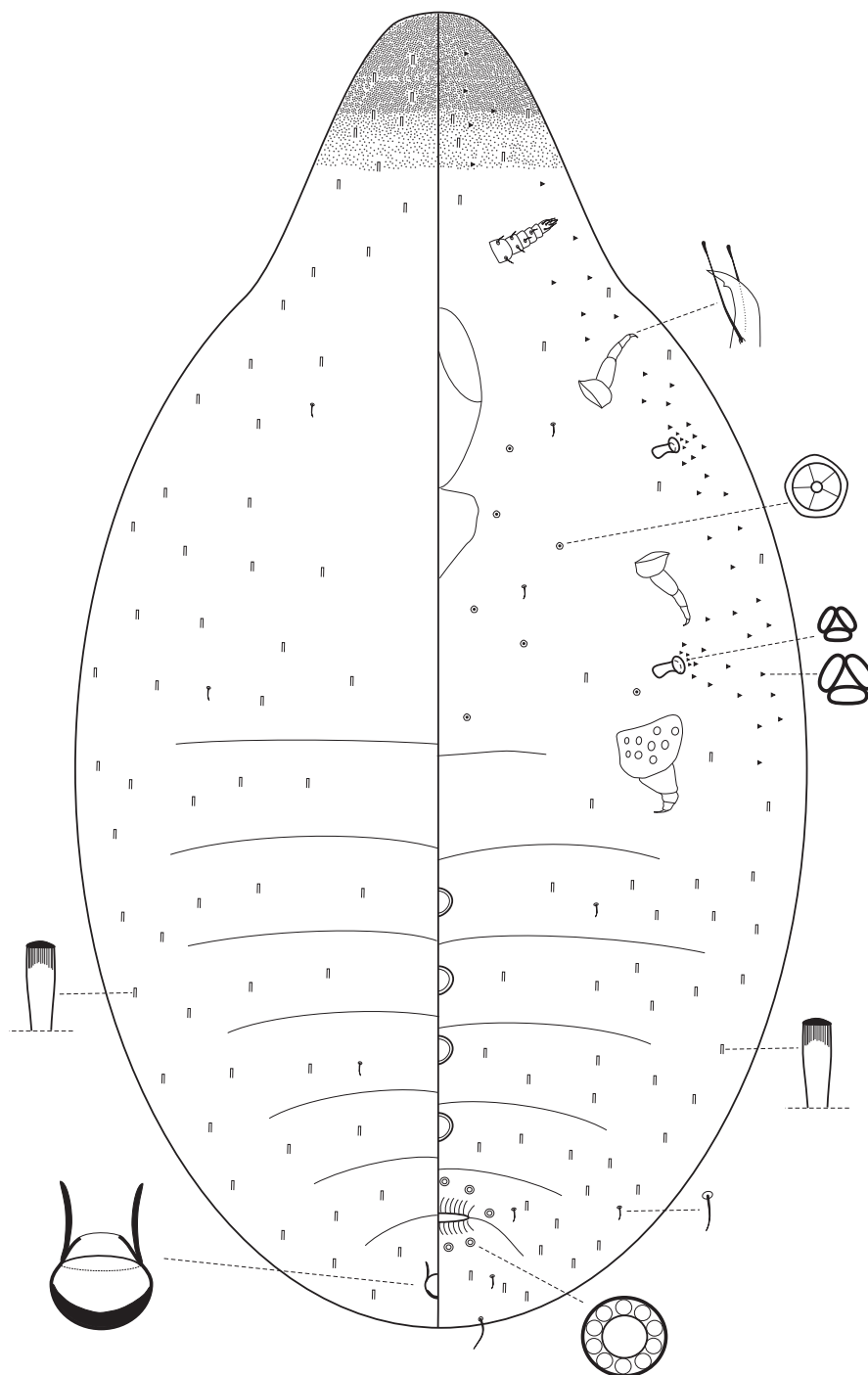


Рисунок 32. *Cucullococcus arrabidensis*, синтип.

5(6) Передняя часть головы клювообразно вытянута и склеротизована. Усики и ноги с редуцированными и частично слитыми члениками.....*Cucullococcus* Ferris

6(5) Тело более или менее равномерно овальное. Усики и ноги нормальные или укороченные, но без редукции и слияния члеников.

7(10) На дорсальной поверхности тела имеются шипики.

8(9) Пятичленистых желез и брюшных устьиц нет.....*Stipacoccus* Tang

9(8) Имеются пятичленистые железы и многочисленные (4-6) брюшные

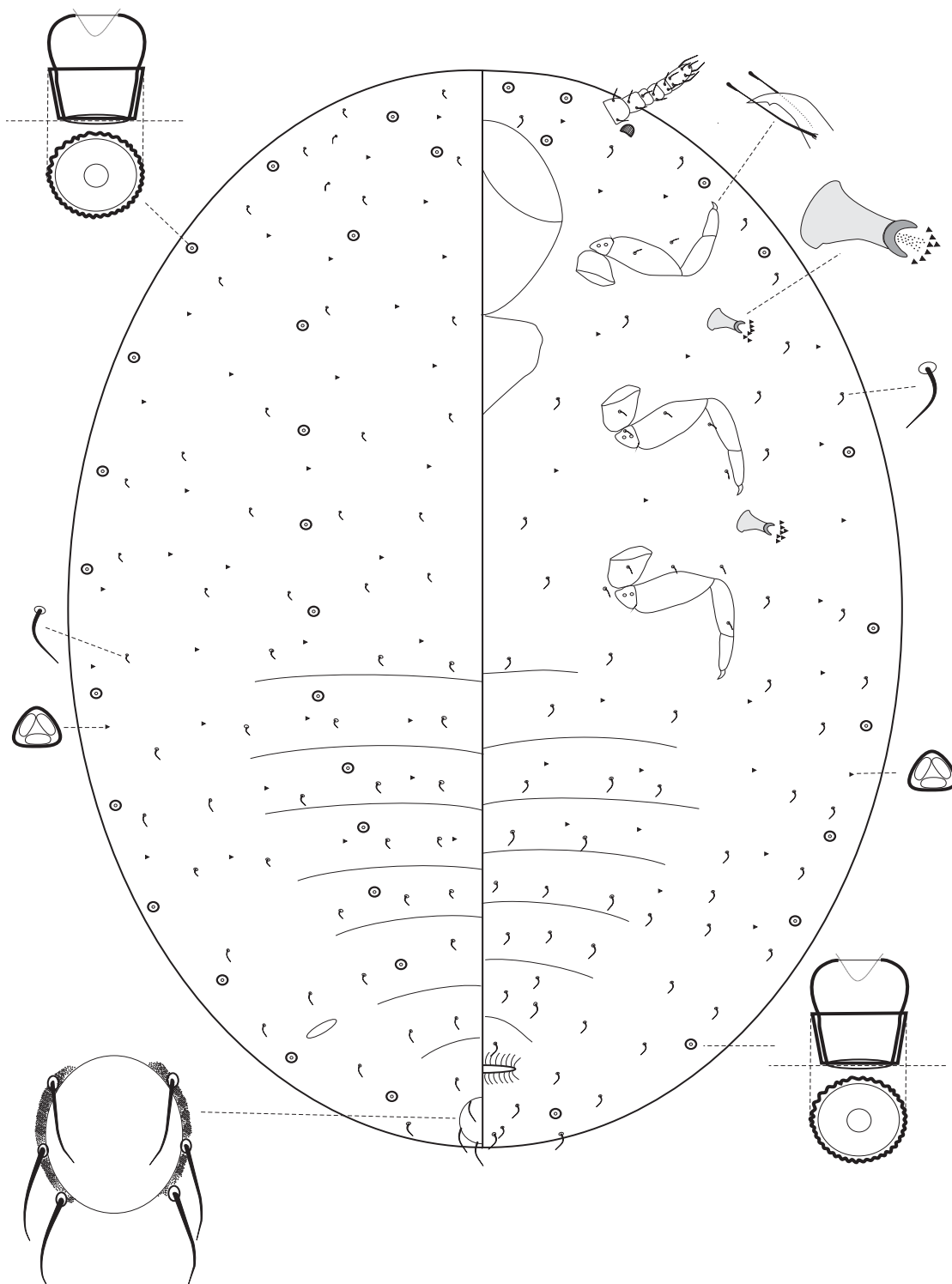


Рисунок 33. *Ehrhornia fodiens*, паратип.

- устьяца.....*Sinococcus* Wu et Zheng  
 10(7) Шипиков нет (если имеются, то анальный аппарат с 6-10 дополнительными щетинками).....*Mirococcus* Borchsenius  
 11(4) Трехячеистые железы имеются только внутри дыхалец.....  
 .....*Pararhodania* Ter-Grigorian  
 12(1) Митральные железы имеются..... *Ehrhornia* Ferris

***Cucullococcus* Ferris, 1941 (Рис. 32)**

Ferris, 1941: 25 (type species *Cucullococcus vaccinii* Ferris, 1941, by monotypy and original designation).

*Lusitanococcus* Neves, 1954: 238 (type species *Lusitano-coccus arrabidensis* Neves, 1954, by monotypy). Morrison & Morrison, 1966: 112 (synonymy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 632.

**Диагноз.** Самка. Передняя часть головы вытянута и сильно склеротизована. Усики и ноги укороченные, со слившимися члениками; коготок с зубчиком. Анальный аппарат сильно редуцированный, без пор, микрошипики и щетинок или с очень короткими щетинками. Спинных устьиц нет. Многоячеистые железы единично встречаются или отсутствуют полностью. Трехячеистые железы имеются, но малочисленны. Пятиячеистые железы имеются, малочисленны. Трубочатые железы простые, многочисленны на всех сегментах тела. Церариев нет. Редкие короткие щетинки имеются на обеих сторонах тела.

**Замечания.** Род включает два вида, один Северо-Американский и один Палеарктический, описанный исходно в самостоятельном монотипном роде *Lusitanococcus*. Оба вида живут на вересковых кустарничках.

***Ehrhornia* Ferris, 1918 (Рис. 33)**

Ferris, 1918: 325 (type species *Sphaerococcus cupressi* Ehrhorn, 1911, by monotypy and original designation); 1953: 345. Goux, 1935: 259. McKenzie, 1967: 46. Williams & Granara de Willink, 1992: 39. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 635.

**Диагноз.** Самка. Тело старых самок сильно склеротизованное. Усики и ноги с укороченными и утолщенными члениками. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики слабо расширены на вершине. Дыхальца необычного строения – с разомкнутой перитремой (см. рисунок). Анальный аппарат сильно упрощенный, без пор и микрошипики, с 6 короткими, волосковидными щетинками. Спинные устьица представлены только задней парой или полностью отсутствуют. Многоячеистых и пятиячеистых желез нет. Трех-четыреячеистые железы малочисленны. Имеются особые митральные трубчатые железы. Церарии, шипы и шипики отсутствуют. На обеих сторонах тела расположены мелкие волосковидные щетинки.

**Замечания.** Представители рода обладают крайне своеобразными трубчатыми железами особого типа, которые мы называем митральными. Эти железы отличаются крупными размерами (диаметр их протока в 2-2.5 раза больше диаметра трехячеистой железы) и сложной внутренней структурой, разглядеть которую с помощью обычного светового микроскопа не представляется возможным. В отличие от обычных трубчатых желез, митральные не участвуют в построении

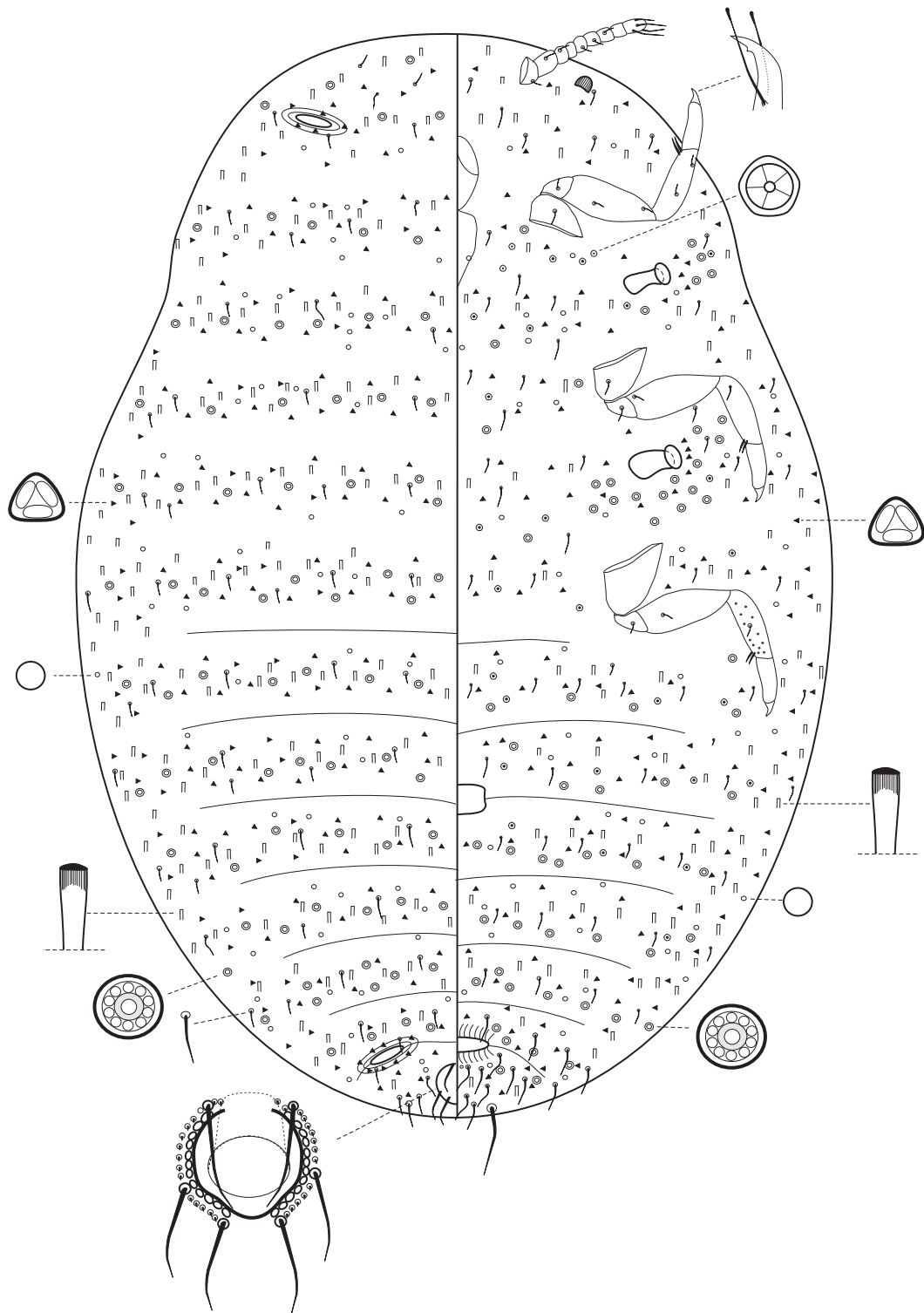


Рисунок 34. *Mirococcus inermis*, Россия (Астрахань).

яйцевых мешков, так как таковых у представителей рода не известны. Род представлен двумя видами. Типовой вид (эндемик Северной Америки) отличается полным отсутствием спинных устьиц, нормально развитым ротовым аппаратом и расположением трехячеистых желез, которые разбросаны по всей поверхности тела. Второй вид до сих пор известен лишь из типового местонахождения (Франция, Савойя), имеет заднюю пару спинных устьиц, очень крупный ротовой аппарат и



лишен трехячеистых желез на 4 последних сегментах брюшка. Оба вида живут в трещинах коры кустарников семейства Cupressaceae.

Судя по имеющимся рисункам и описаниям (Ferris, 1953, McKenzie, 1967) митральные железы характерны также для американского рода *Discococcus* Ferris, 1953, все виды которого живут на злаках и обладают многочисленными склеротизированными брюшными устьицами.

### ***Mirococcus* Borchsenius, 1947 (Рис. 34)**

Borchsenius, 1947: 142 (type species *Phenacoccus inermis* Hall, 1925, by original designation); 1949: 181. Koteja, 1971: 3. Ter-Grigorian, 1973: 102. Tereznikova, 1975: 197. Kosztarab & Kozár, 1988: 114. Tang, 1992: 494. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 740; 2014: 638.

*Aegyptococcus* Ezzat, 1963: 164 (nom. nud.), 1966: 163 (type species *Phenacoccus inermis* Hall, 1925, by original designation and monotypy). Morrison & Morrison, 1966 (synonymy in connection with conspecificity of the type species).

*Longicoccus* Danzig, 1975: 48-49 (type species *M. clarus* Borchsenius, 1949, by original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013b: 740 (synonymy).

*Polystomophora* Borchsenius, 1948: 955 (type species *Phenacoccus ostiaplurimus* Kiritshenko, 1940, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013b: 740 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело разнообразной формы, от удлиненного до широкоовального, почти круглого. Усики 8-9-члениковые, редко 7-члениковые. Ноги нормально развиты или с утолщенными и укороченными члениками. У *M. fossor* передние ноги копательного типа. Зубчик на коготке обычно имеется (кроме *M. ulykpani*). Анальный аппарат у типового вида полноценный, у остальных видов обычно упрощенный, с уменьшенным числом пор и микрошипиков. Задние спинные устьица всегда имеются; передние иногда отсутствуют. Многоячеистые и трехячеистые железы имеются. Пятиячеистые железы имеются или отсутствуют. Трубочатые железы обычно только простого типа, лишь у *M. clarus* они с небольшим воротничком, а у *M. sphaeroides* отсутствуют. Кроме того, некоторые трубочатые железы у *Mirococcus balagnus* (Balachowsky, 1933) выглядят грибовидными, но единственный имеющийся препарат (голотип) очень плохо окрашен, что затрудняет точное понимание структуры желез. Церариев, шипов и шипиков нет.

**Замечания.** Не включен в определительные таблицы описанный после завершения работы над фауной Палеарктики вид из Поволжья, *Mirococcus vallis* Gavrilov-Zimin et Kurochkin, 2016. Рисунок и подробное описание вида см. у Gavrilov-Zimin, Kurochkin, 2016.

Род в принятом здесь составе включает 12 видов и ограничен в своем распространении Палеарктическим регионом (только широко распространенный

*M. inermis* заходит также в Афротропическую область (Судан).

### Определительная таблица видов

- 1(24) Передние ноги обычные, не копательного типа; коготок с одним зубчиком или без зубчика (у *M. ulukrani*).
- 2(23) Анальный аппарат с 6 щетинками.
- 3(14) Многоячеистые железы многочисленны и присутствуют на обеих сторонах тела.
- 4(13) Трубчатые железы имеются. Многоячеистые железы с одной центральной ячейкой.
- 5(12) Брюшное устье одно или его нет совсем. На травянистых растениях.
- 6(7) Спинных устьиц одна (задняя пара).....*M. ankaranus* (Bodenheimer)
- 7(6) Спинных устьиц две пары.
- 8(11) Трубчатые железы расположены на обеих сторонах тела повсеместно.
- 9(10) Имеется одно брюшное устье. Многоячеистые железы расположены по всей дорсальной поверхности тела.....*M. inermis* (Hall)
- 10(9) Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы на спине расположены только на брюшных сегментах. Эндемик северного Китая.....*M. scoparicola* Tang
- 11(8) Трубчатые железы имеются лишь на последних стернитах брюшка. Эндемик северного Китая.....*M. leymicola* Tang
- 12(5) Брюшных устьиц пять. На стволах и ветвях деревьев.....  
.....*M. ostiaplurimus* (Kiritshenko)
- 13(4) Трубчатых желез нет. Многоячеистые железы с 2-4 центральными ячейками..  
.....*M. sphaeroides* Danzig
- 14(3) Многоячеистые железы малочисленны, расположены только на вентральной поверхности тела или их нет совсем.
- 15(22) Многоячеистые железы имеются.
- 16(19) Трубчатые железы двух размеров; крупные расположены на дорсальной поверхности тела и могут встречаться вдоль края вентральной поверхности.
- 17(18) Трубчатые железы с небольшим, узким воротничком. Анальный аппарат упрощенный, с уменьшенным числом пор и микрошипикиков. Задние тазики, бедра и голени с просвечивающими порами.....*M. clarus* Borchsenius
- 18(17) Трубчатые железы двух типов: простые и грибовидные. Анальный аппарат полноценный. Задние ноги без пор.....*M. balagnus* (Balachowsky)

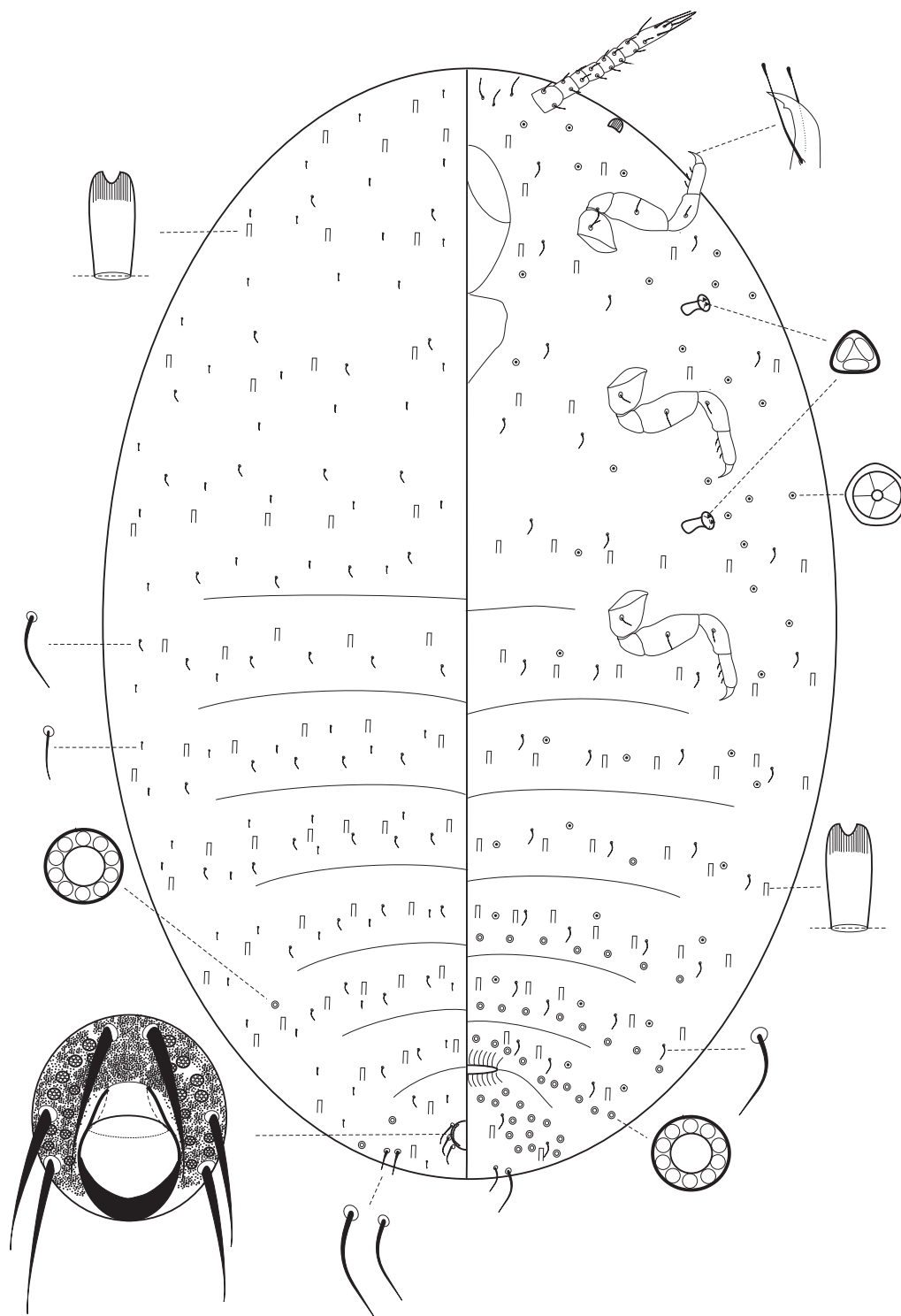


Рисунок 35. *Pararhodania armena*, паратип.

19(16) Трубоччатые железы одного размера, имеются только на вентральной поверхности тела.

20(21) Тазики задних ног с просвечивающими порами. Усики 8-члениковые.....  
 .....*M. longiventris* (Borchsenius)

21(20) Тазики задних ног без просвечивающих пор. Усики 7-члениковые.....  
 .....*M. festucae* Koteja

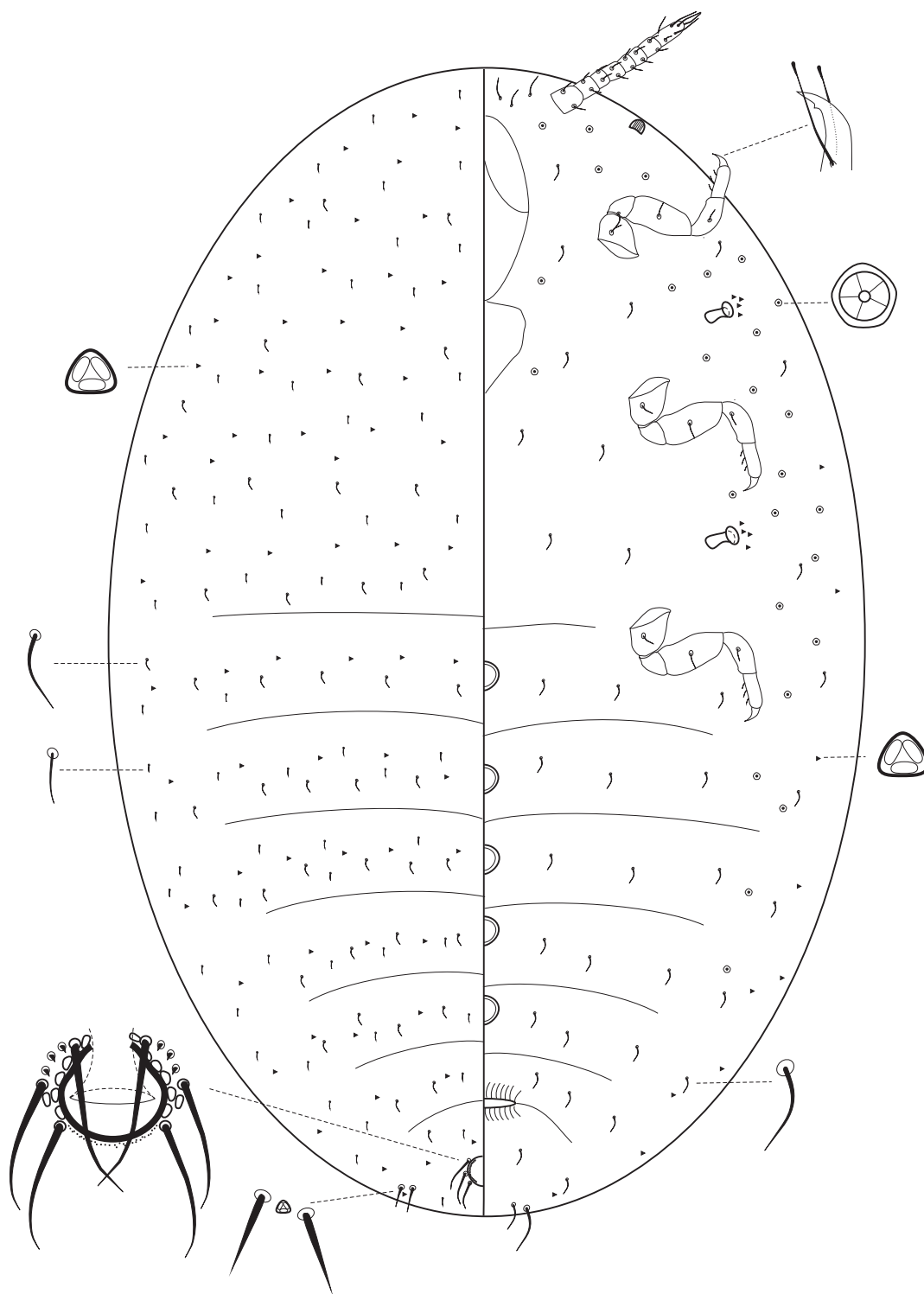
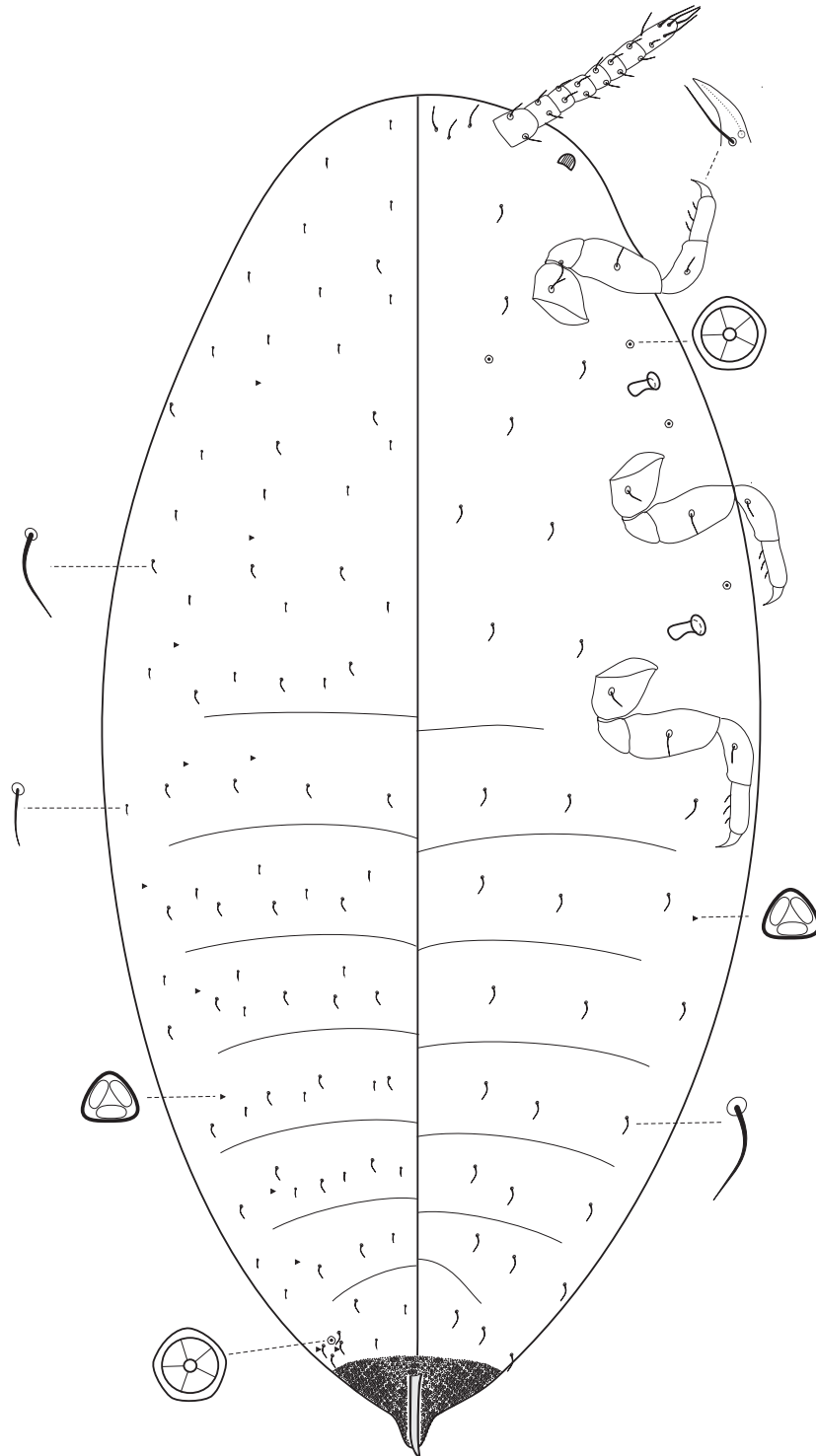


Рисунок 36. *Ritsemia pupifera*, паратип *Physococcus nanus*.

- 22(15) Многоячеистых желез нет.....*M. oligodenatus* Danzig
- 23(2) Анальный аппарат наряду с 6 основными щетинками имеет 6-10 дополнительных, менее длинных.....*M. ulykpani* Danzig
- 24(1) Передние ноги копательного типа; коготок передней ноги с двумя зубчиками.  
.....*M. fossor* Danzig



**Рисунок 37.** *Ritsemia pupifera*, самец из Грузии.

***Pararhodania*** Ter-Grigorian, 1964 (Рис. 35)

Ter-Grigorian, 1964: 860 (type species *Pararhodania armena* Ter-Grigorian, 1964, by original designation and monotypy); 1973: 115. Kaydan & Kozár, 2011: 589. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 667.

**Диагноз.** Самка. Ноги с укороченными члениками; коготок с зубчиком. Анальный аппарат с расширенным анальным кольцом и 6 короткими щетинками. Спинных

устьиц нет. Многоячеистые и пятиячеистые железы имеются. Трехячеистые железы присутствуют только в перитремах дыхалец. Трубочатые железы только простого типа. Церариев, шипов и шипиков нет. На месте  $C_{18}$  имеются две тонкие щетинки.

**Замечания.** Монотипный род, возможно родственный групперода *Heterococcus*. Однако отсутствие спинных устьиц и церариев, малое количество пятиячеистых желез (имеющихся только на вентральной поверхности) и особое строение анального аппарата затрудняют суждение о его происхождении и родственных связях.

***Ritsemia*** Lichtenstein, 1879 (Рис. 36-37)

Lichtenstein, 1879: 387 (type species *Ritsemia pupifera* Lichtenstein, 1879, by monotypy). Kosztarab & Kozár, 1988: 147.

*Physococcus* Hadzibejli, 1958: 903 (type species *Physococcus nanus* Hadzibejli, 1958, by monotypy and original designation). Morrison & Morrison, 1966: 155 (synonymy). Ter-Grigorian, 1973: 111. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 669.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-8-члениковые. Ноги с утолщенными члениками; коготок с плохо заметным зубчиком. Анальный аппарат упрощенный, с несколькими порами, несколькими микрошипиками и 6 щетинками. Спинных устьиц нет. Дисковидные железы представлены трехячеистыми и 4-5-ячеистыми. Трубочатые железы отсутствуют. Церариев, шипов и шипиков нет, но на месте  $C_{18}$  имеются две тонкие щетинки и 2-3 трехячеистые поры.

Монотипный род.

***Sinococcus*** Wu et Zheng, 2000

Wu & Zheng, 2000: 191 (type species *Sinococcus ulmi* Wu et Zheng, 2000, by monotypy and original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 673.

**Диагноз.** Самка (по Wu & Zheng, 2000). Усики 9-члениковые. Задние ноги с утолщенными члениками; коготок с плохо заметным зубчиком. Анальный аппарат упрощенный, с несколькими порами и 6 щетинками. Спинных устьиц нет. Дисковидные железы представлены трехячеистыми, и 5-ячеистыми. Трубочатые железы простого типа, короткие и широкие. Церариев нет. На дорсальной поверхности тела расположены поперечные ряды шипиков.

Монотипный род, эндемик Китая.

***Stipacoccus*** Tang, 1992

Tang, 1992: 602 (type species *Stipacoccus xilinhatius* Tang, 1992, by monotypy and original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 674.

**Диагноз.** Самка. Ноги нормально развиты; коготок с зубчиком. Анальный аппарат упрощенный, без микрошипиков, с редуцированным числом пор и 6 короткими щетинками. Спинные устья представлены 1-2 парами. Многоячеистые железы малочисленны или отсутствуют. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы имеются. Трубочатые железы только простого типа. Церариев нет. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками.

**Замечания.** Палеарктический род, включающий два вида, типовой, известный из Внутренней Монголии Китая и отличающийся крайне малочисленными трехячеистыми железами, расположенными лишь на вентральной поверхности головогруды и второй, недавно описанный из центральной Турции и имеющий нормальное для мучнистых червецов количество повсеместно расположенных трехячеистых желез.

### 7.9 Группа рода (г/р) *Paraputo* Laing, 1929

(номенклатурно соответствует трибе Paraputoini Tang, 1992; объемного соответствия нет)

Базальная группа подсемейства Pseudocossinae, виды которой сохраняют церарии с множественными шипами, часто сливающимися в единую краевую полосу шипов (плезиоморфный признак, характерный также для г/р *Puto*), но утратили зубчик на коготке и пятиячеистые железы. Дорсальная поверхность тела таких видов обычно покрыта шипами и шипиками, реже – щетинками, а коготок при этом всегда без зубчика. В Палеарктике группа представлена двумя родами, *Formicococcus* Takahashi, 1928 и *Paraputo* Laing, 1929, состав и диагнозы которых нами существенно пересмотрены (см. Приложение 2). В частности, полностью отвергнуто использование так называемой «анальной полоски» в качестве таксономического признака в связи с хорошо известной сильной изменчивостью этой структуры даже в пределах одной популяции. Указанные рода различаются нами по гораздо более очевидному и стабильному признаку – числу щетинок в анальном аппарате (см. определительную таблицу). Оба рода преимущественно тропические, причем наибольшее количество видов известно из Ориентальной области. Ареалы немногочисленных палеарктических видов в основном ограничены территориями Китая и Японии, и лишь несколько видов встречаются также и в более северных широтах, в частности, на Сахалине и Курильских островах (Россия).

В рамках мировой фауны к этой же родовой группе мы относим рода *Lankacoccus* Williams, 1989 и *Lanceacoccus* Williams, 2004.

Монотипный род *Lomatococcus* Borchsenius, 1960, по нашему мнению не имеет отличий от *Paraputo*. При первоописании эти рода не сравнивались.

Монотипный род *Anaparaputo* Borchsenius, 1962 отличается от типового вида рода *Paraputo* лишь группами трубчатых желез вдоль края вентральной поверхности брюшка и заднегруди. Однако подобные краевых группы можно найти у разных видов *Paraputo*, у рассматриваемого здесь в качестве синонима монотипного рода *Lomatococcus* и многих других родах мучнистых червецов. В этой связи мы не считаем указанный признак достаточным для обоснования родовой самостоятельности и рассматриваем *Anaparaputo* в качестве младшего синонима *Paraputo*.

С другой стороны, мы рассматриваем род *Lachnodiopsis* Borchsenius, 1960 как синоним рода *Formicococcus*, в отличие от Вильямса (Williams, 2004) сводившего этот род в синонимы к *Paraputo* Laing, так как *Lachnodiopsis* имеет множественные щетинки анального кольца.

Рода *Ferrisicoccus* Ezzat et McConnell, 1956 и *Kaicoccus* Takahashi, 1957 рассматривались Данциг (1980) как субъективные синонимы *Dysmicoccus* Ferris, 1950. Однако типовые виды этих родов обладают церариями с множественными шипами и согласно принятой в настоящей работе родовой концепцией должны считаться младшими синонимами *Paraputo*.

Мы не считаем признаки, приведенные Борхсениусом (1962) при описании монотипного рода *Drymococcus* Borchsenius, 1962 (подкраевая полоса трубчатых желез и дополнительные церарии), достаточными для признания самостоятельности этого рода и рассматриваем его в качестве младшего синонима *Formicococcus*.

Кроме того, младшими синонимами *Paraputo*, вероятно, являются 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 их формальной синонимизации в связи с необходимостью дополнительного анализа их видового состава.

### Определительная таблица родов

- 1(2) Анальный аппарат обычного строения, с 6 щетинками (редко с 1-2 дополнительными короткими щетинками).....*Paraputo* Laing  
 2(1) Анальный аппарат усложненный, с многочисленными (более 8) щетинками.....*Formicococcus* Takahashi



***Formicococcus* Takahashi, 1928**

Takahashi, 1928: 253 (type species *Formicococcus cinnamomi* Takahashi, by original designation). Ferris, 1955: 4. Williams, 2004: 272.

*Planococcoides* Ezzat et McConnell, 1956: 53 (type species *Pseudococcus njalensis* Laing, 1929, by original designation). Williams, 2004: 272 (synonymy).

*Indococcus* Ali, 1967: 35 (type species *Indococcus pipalae* Ali, 1968, by monotypy and original designation). Williams, 2004: 272 (synonymy).

*Lachnodiopsis* Borchsenius, 1960: 923 (type species *Lachno-diopsis szemaoensis* Borchsenius, 1960, by original designation. Williams, 2004: 484 (synonymy with *Paraputo* Laing, 1929). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Drymococcus* Borchsenius, 1962: 221 (type species *Drymococcus rhizophilus* Borchsenius, 1962, by monotypy and original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 6-8-члениковые. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат усложненный, всегда с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипикиков и множественными (более 8) щетинками различной длины. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Многоячеистые железы имеются. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы простые или с небольшим воротничком. Церарии с многочисленными шипами разного размера. На дорсальной поверхности тела обычно расположены шипы и шипики, реже короткие толстые щетинки.

**Замечания.** *Formicococcus lingnani* (Ferris, 1954), *F. robustus* (Ezzat et McConnell, 1956) и *Formicococcus eriobotryae* Wang, 1985, на наш взгляд должны быть отнесены к роду *Paraputo* Laing, так как имеют обычное число щетинок (шесть) анального аппарата. Два первых вида преимущественно тропические и не рассматриваются нами; подробные их описания и рисунки см. в книге Вильямса (Williams, 2004).

*Formicococcus lindingeri* (Bodenheimer, 1924) и *Formicococcus tumensis* (Tang, 1977) мы рассматриваем в роде *Planococcus* Ferris, 1950 связи с тем, что они имеют обычные церарии (то есть, без множественных шипов) и обычное число щетинок анального кольца.

После всех произведенных здесь таксономических изменений мы относим к роду *Formicococcus* 9 палеарктических видов. В мировой фауне к этому роду отнесены разными авторами почти 40 видов, однако некоторые из них представляются нам не родственными типовому виду.

## Определительная таблица видов

- 1(2) Трубчатых желез нет.....*F. szemaoensis* (Borchsenius)  
 2(1) Трубчатые железы имеются.  
 3(8) Трубчатые железы одного размера.  
 4(5) Вдоль всего края вентральной поверхности тела проходит полоса трубчатых желез.....*F. rhizophilus* (Borchsenius)  
 5(4) Краевой полосы трубчатых желез нет.  
 6(7) Трубчатые железы многочисленны по всей поверхности последних стернитов брюшка.....*F. cinnamomi* Takahashi  
 7(6) Трубчатые железы встречаются только в медиальной зоне последних стернитов брюшка.....*F. yanglingensis* Wu et Zheng  
 8(3) Трубчатые железы двух размеров.....*F. schimae* Takahashi  
?*F. gasteris* (Wang)

### ***Paraputo*** Laing, 1929

Laing, 1929: 473 (type species *Paraputo ritchiei* Laing, 1929, junior synonym of *Ripersia anomala* Newstead, 1908, by original designation.

*Cataenococcus* Ferris, 1955: 3 (type species *Dactylopius olivaceus* Cockerell, 1896 by original designation. Tang, 1992: 304 (synonymy).

*Ferrisicoccus* Ezzat et McConnell, 1956: 31 (type species *Ferrisicoccus angustus* Ezzat et McConnell, 1956). Danzig, 1980: 169 (synonymy with *Dysmicoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Kaicoccus* Takahashi, 1957: 5 (type species *Pseudococcus kaiensis* Kanda, 1932). Danzig, 1980: 169 (synonymy with *Dysmicoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Lomatococcus* Borchsenius, 1960: 920 (type species *Lomatococcus ficiphilus* Borchsenius, 1960 by original designation). Tang, 1992: 277. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Anapapaputo* Borchsenius, 1962: 224 (type species *Anapapaputo liui* Borchsenius, by original designation).

**Диагноз.** Самка. Усики 6-9-члениковые. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с 6 щетинками; иногда могут присутствовать 1-2 дополнительных, более коротких щетинки. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Многоячеистые железы имеются. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы простые или с воротничком. Церарии с многочисленными шипами разного размера. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками и/или толстыми щетинками.

**Замечания.** *Formicococcus eriobotryae* Wang, 1985 перенесен нами (Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015) в род *Paraputo* Laing в связи с наличием 6-8 щетинок в анальном аппарате.

В целом, после произведенных таксономических изменений мы относим к роду *Paraputo* 13 палеарктических видов, самостоятельность трех из которых (*P. albizzicolus* Borchsenius, 1962, *P. citricolus* Tang, 1992 и *P. eriobotryae* (Wang, 1985),) вызывает у нас сомнения (см. комментарии ниже). В мировой фауне к этому роду отнесены разными авторами около 80 видов, однако некоторые из них представляются нам не родственными типовому виду.

### Определительная таблица видов

- 1(6) Трубочатые железы одного размера.
- 2(3)  $C_{17}$ - $C_{18}$  с 9-10 шипами.....*P. kaiensis* (Kanda)
- 3(2)  $C_{17}$ - $C_{18}$  с 2-4 шипами.
- 4(5)  $C_{18}$  с 3-4 шипами, задние бедра и голени с просвечивающими порами, брюшного устья нет.....*P. pauper* (Danzig)
- 5(4)  $C_{18}$  с 2 шипами, бедра и голени без просвечивающих пор, брюшное устье имеется.....*P. indocalamus* (Wu)
- 6(1) Трубочатые железы двух размеров.
- 7(8) Дорсальные трубочатые железы многочисленны, расположены на всех тергитах тела.....*P. angustus* (Ezzat et McConnell)
- 8(7) Дорсальных трубочатых желез нет или они единичны вдоль края тела.
- 9(10) Дорсальные трубочатые железы единично встречаются вдоль края тела.....  
.....*P. bambusus* (Wu)
- 10(9) Дорсальные трубочатые железы полностью отсутствуют.
- 11(12) Щетинки анального аппарата короче диаметра анального кольца.....  
.....*P. porosus* Borchsenius  
.....*?=P. albizzicolus* Borchsenius, *?= P. citricolus* Tang
- 12(11) Щетинки анального аппарата длиннее диаметра анального кольца.
- 13(16) Трубочатые железы собраны в группы вдоль всего края вентральной поверхности тела.
- 14(15) Простые поры крупные, заметно крупнее трехячейстой железы, многочисленны по всей дорсальной поверхности тела и вдоль края вентральной...  
.....*P. ficiphilus* (Borchsenius)

- 15(14) Простых пор нет или они единичные и мелкие (мельче трехячейстой железы)  
 ..... *P. wistariae* (Green)
- 16(13) Трубчатые железы имеются только на стернитах брюшка.
- 17(18) Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками с оттянутой  
 вершиной..... *P. sinensis* Borchsenius  
 ?=*P. eriobotryae* (Wang)
- 18(17) Дорсальная поверхность тела покрыта щетинками...  
 ..... *P. liui* (Borchsenius)

### 7.10 Группа рода (г/р) *Trionymus* Berg, 1899

(номенклатурно соответствует трибе Trionymini Tang, 1992; объемного соответствия нет)

В эту группу нами объединены многочисленные трудно идентифицируемые виды червецов, лишенные грибовидных желез и анальной полоски, но имеющие нормально развитые церарии и относительно многочисленные трехячейстые железы. Все 5 палеарктических родов этой группы очень близки друг к другу и очевидно родственны. Центральными и, вероятно, наиболее примитивными являются два всемирно распространенных рода *Trionymus* Berg, 1899 и *Dysmicoccus* Ferris, 1950, которые большинством авторов различаются лишь по общему числу церариев (см. определительную таблицу). Этой же концепции придерживаемся и мы. Небольшой род *Kiritshenkella* Borchsenius, 1948 отличается от остальных 4 родов и вообще всех родов червецов мировой фауны своеобразным расположением трехячейстых желез. На близость *Kiritshenkella* к *Balanococcus* обращали внимание разные авторы (Williams, 1962, 1970, 2004; Koteja, 1988; Danzig, 1998), указывая, прежде всего на сходные трубчатые железы с глубоким и широким воротничком. Нам же, кроме того, представляется важным отметить тенденцию группировки трехячейстых желез вдоль средней линии тела, которая ярко выражена у *Kiritshenkella* и только намечается у некоторых видов *Balanococcus*. «Промежуточным звеном» между этими родами, вероятно, следует считать *Kiritshenkella lianae* Koteja, 1988, который сохраняет отдельные трехячейстые железы по краям спинных устьиц, близ дыхалец и в подкраевой зоне.

К этой же группе, вероятно, относится небольшой тропический род *Palmicultor* Williams, 1960, два вида которого, *P. lumpurensis* (Takahashi, 1951) и *P. palmarum* (Ehrhorn, 1916), отмечались как заносные в некоторых южных районах Палеарктики.

Род *Balanococcus* очень близок к роду *Trionymus* и в течение многих лет отнесение видов к одному из этих двух родов носило произвольный характер. Наиболее частым аргументом в пользу рассмотрения вида в *Balanococcus* являлось наличие трубчатых желез с воротничком. Однако типовой вид рода *Trionymus*, *T. perrisii*, также обладает железами с небольшим воротничком, а большинство остальных многочисленных видов обоих родов демонстрируют непрерывный ряд межвидовой изменчивости формы и размера, как воротничков, так и протоков трубчатых желез, что не позволяет использовать этот признак как дифференциальный между *Balanococcus* и *Trionymus*. Единственное дискретное 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.

Мы не видим никаких отличий между родом *Trionymus* и родами *Chnaurococcus* Ferris (1950) и *Eurycoccus* Ferris, 1950, и не употребляем два последних названия для каких-либо видов в Палеарктической фауне. *Chnaurococcus danzigae* Kozár et Kosztarab, 1976 и *Eurycoccus sternlichti* Williams, 1958 рассматривается нами ниже в роде *Trionymus*.

Монотипный род *Cannococcus* не имеет существенных отличий от *Trionymus*. В первоописании Борхсениуса (Borchsenius, 1960) эти рода друг с другом не сравнивались. Williams & Watson (1988) относили к роду *Cannococcus* помимо типового вида, еще два вида из Новой Гвинеи. Один из этих видов (*Trionymus palauensis* Beardsley, 1966), был затем возвращен Вильямсом (Williams, 2004) в свой исходный род, то есть в *Trionymus*, с чем мы полностью согласны. Второй вид, *Cannococcus ikshu* Williams et Watson, 1988, лишен нормально развитых церариев (на месте последней пары имеется две длинные тонкие щетинки со скоплением трехячеистых желез), что на наш взгляд ставит под сомнение его близкое родство с типовым видом *Cannococcus*.

Монотипный род *Penthococcus* Danzig, 1972 был выделен в связи с наличием у его типового вида специфического черного пигмента, известного также в ряде других родов мучнистых червецов. В ходе ревизии палеарктической фауны червецов мы пришли к выводу, что таксономическое значение этого физиологического признака сомнительно и использование его в родовой классификации поражает

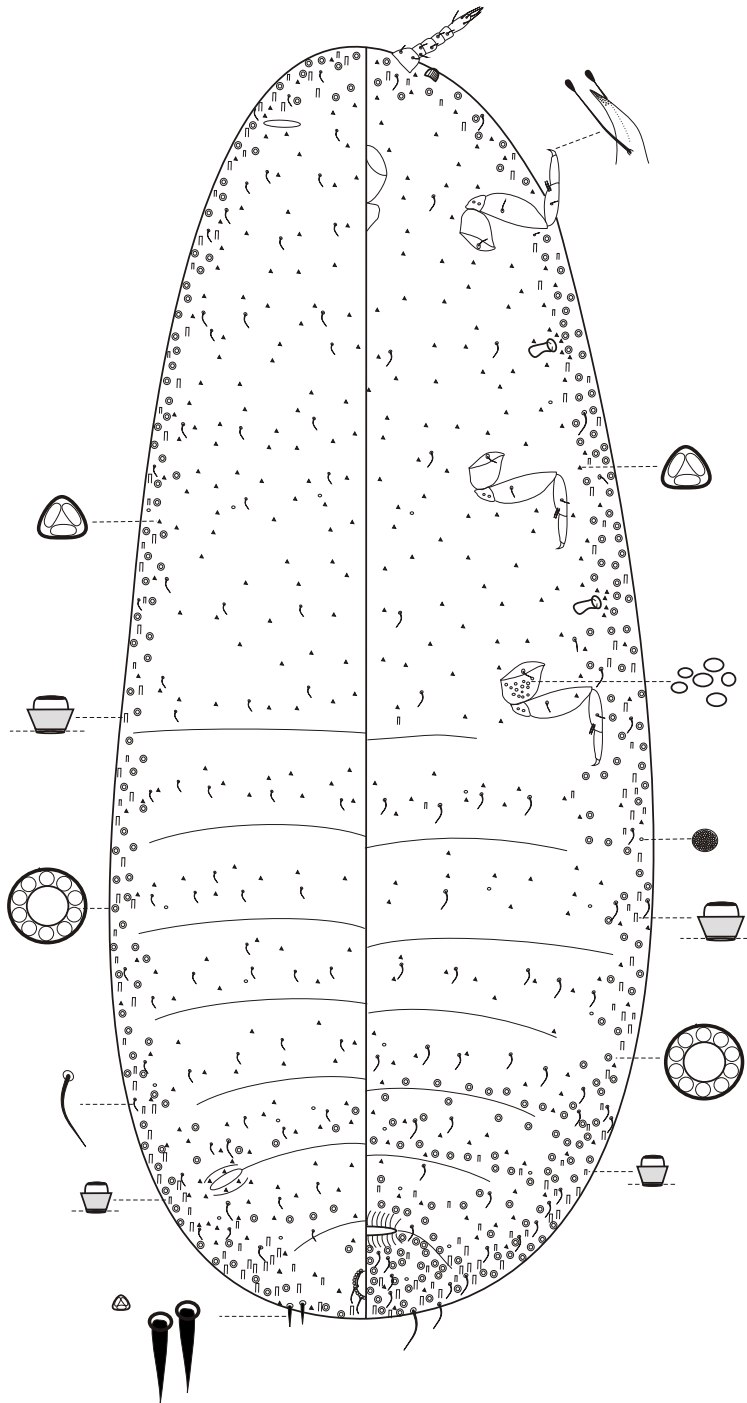


Рисунок 38. *Balanococcus scirpi*, Франция.

противоречие с гораздо более изученными и надежными морфологическими признаками (см. также комментарии к г/р *Pseudococcus*).

### Определительная таблица родов

1(2) Трехячеистые железы собраны в полосу вдоль средней линии тела.....  
 .....*Kiritshenkella* Borchsenius

- 2(1) Трехъячеистые железы не собраны в полосу вдоль средней линии тела, а более или менее равномерно распределены по всей поверхности тела.
- 3(4) Большая группа мелких дисковидных пор имеется на кутикуле заднегруди возле каждого заднего тазика. ....  
*Saccharicoccus Ferris*
- 4(3) Такой группы пор нет; лишь отдельные поры могут присутствовать в месте сочленения заднего тазика с заднегрудью.
- 5(6) Многоячеистые железы образуют непрерывную широкую полосу вдоль всего края тела .....*Balanococcus Williams*
- 6(5) Многоячеистые железы не образуют отчетливой краевой полосы, хотя отдельные железы или их группы могут встречаться вдоль края тела или (редко) многоячеистые железы более или менее равномерно разбросаны по всему телу.
- 7(8) Общее число церариев не превышает 10 пар.....*Trionymus Berg*
- 8(7) Церариев более 10 пар.....*Dysmicoccus Ferris*

***Balanococcus Williams*, 1962 (Рис. 38)**

Williams, 1962: 13 (type species *Ripersia scirpi* Green, 1921, by original designation). Danzig, 1980: 186; 1998: 154. Cox, 1987: 19. Koteja, 1988: 119. Kosztarab & Kozár, 1988: 75. Tang, 1992: 127. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики и ноги очень маленькие в сравнении с телом; тазики задних ног обычно расширены и всегда несут многочисленные просвечивающие поры (или микротрубчатые железы), часто переходящие на окружающую кутикулу заднегруди. Коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипикиков и 6 длинными щетинками. Передние и задние спинные устья имеют, но обычно слабо развиты. Многоячеистые железы образуют широкую полосу вдоль всего края тела и поперечные ряды или полосы на брюшке. Пятиячеистых желез нет. Трехъячеистые железы расположены на обеих сторонах тела, могут быть редки внутри краевой полосы многоячеистых желез. Трубчатые железы всегда с различной формы и размера воротничками. Церариев 1-2 пары, они расположены на последних сегментах брюшка и образованы 2 конусовидными шипами и несколькими железами.

**Замечания.** *Balanococcus caucasicus* Danzig, 1985, *B. orientalis* Danzig et Ivanova, 1976, *Balanococcus santilongi* Mazzeo, 1995, *B. agrostis* Wu, 1999 и *B. zhejiangensis* Wu, 2014 не имеют краевой полосы многоячеистых желез и в этой

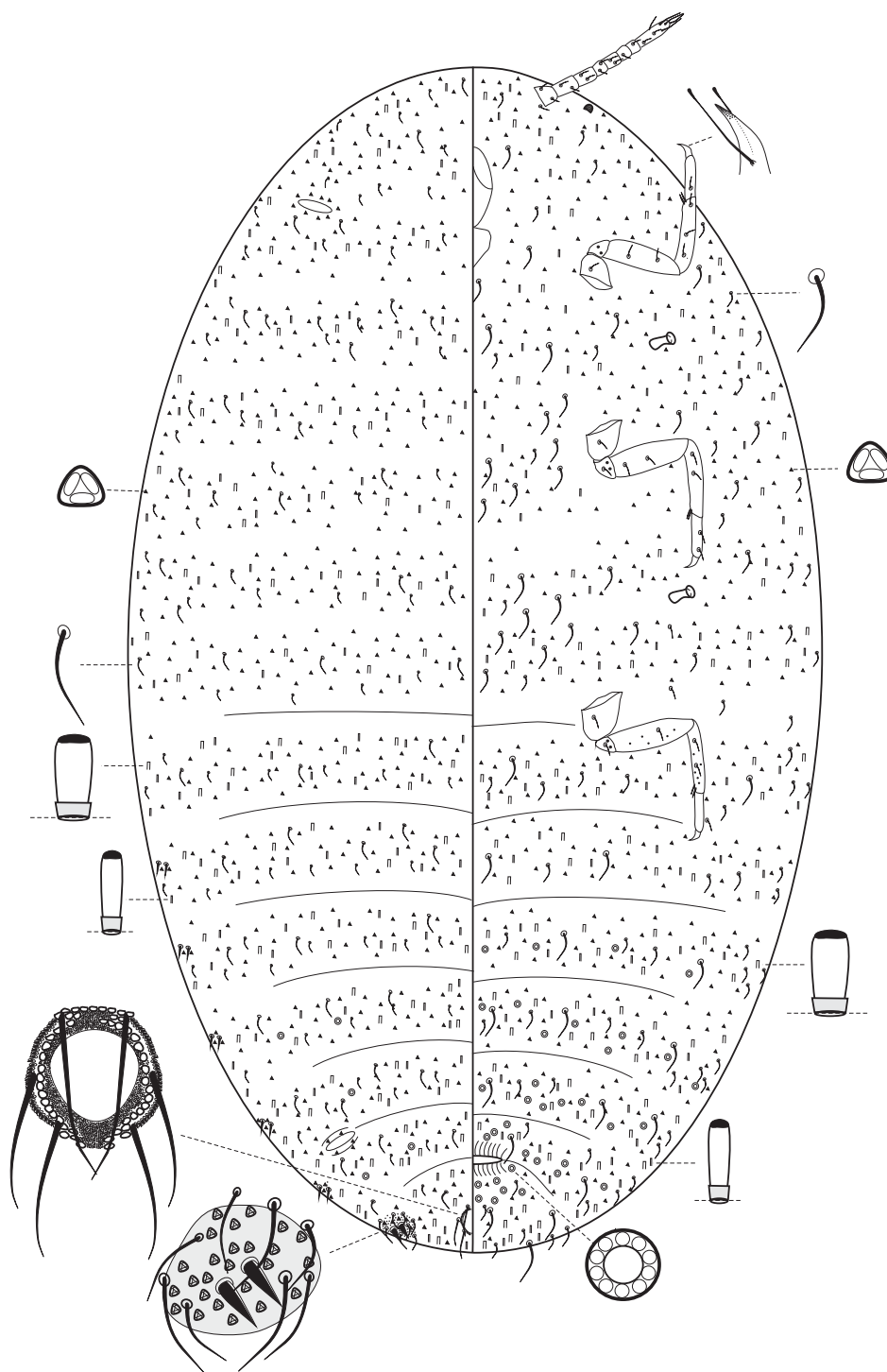


Рисунок 39. *Dysmicoccus angustifrons*, паралектотип.

связи рассматриваются нами в роде *Trionymus*. Два последних вида кроме того имеют только простые трубчатые железы, то есть не соответствуют диагнозу рода *Balanococcus* и по структуре желез. *Trionymus tangi* Wu, 1999 и *Trionymus indocalamus* Li et Wu, 2014, напротив, обладают такой полосой, а также очень маленькими ногами и усиками и в этой связи переносится нами в род *Balanococcus*.

Что касается внепалеарктических видов, то все они известны только из Новой Зеландии (см. Сох, 1987) и представляются нам неродственными настоящим



*Balanococcus* spp., так как новозеландские виды обладают необычными признаками, такими как церарии с множественными шипами и/или многочисленные церарии, дорсальные шипы и шипики, необычный характер расположения трехячеистых и многоячеистых желез (то есть признаками неизвестными у палеарктических видов *Balanococcus*) и вероятно не принадлежат даже к одному роду и тем более, к роду *Balanococcus*.

### Определительная таблица видов

- 1(2) Ширина воротничка трубчатой железы больше длины протока.....  
 .....*B. scirpi* (Green)
- 2(1) Ширина воротничка трубчатой железы существенно меньше длины протока.
- 3(8) Трубчатые железы двух размеров.
- 4(7) Воротничок трубчатой железы закрывает около 1/3 или менее длины протока.
- 5(6) Брюшных устьиц четыре, крупные. Европа..... *B. balkanicus* Gavrillov
- 6(5) Брюшное устье одно, маленькое. Китай.....*B. indocalamus* (Li et Wu)
- 7(4) Воротничок трубчатой железы закрывает заметно больше половины длины протока. Брюшное устье одно, средних размеров. Япония, Корея.....  
 .....*B. takahashii* McKenzie
- 8(3) Трубчатые железы примерно одного размера.
- 9(10) Трубчатые железы с воротничком, закрывающим примерно половину длины протока.....*B. boratynskii* Williams
- 10(9) Трубчатые железы с коротким, узким воротничком, закрывающим не более 1/4 длины протока..... *B. tangi* Wu

### *Dysmicoccus* Ferris, 1950 (Рис. 39)

Ferris, 1950: 53 (type species *Dactylopius brevipes* Cockerell, 1893, by original designation); 1953: 332. Beardsley, 1965: 57. McKenzie, 1967: 156. Danzig, 1980: 169. Tang, 1992: 191. Williams, 2004: 160. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Parkermicus* Khalid et Shafee, 1988: 31 (type species *Parkermikus polyanosetosus* Khalid et Shafee, 1988). Williams, 2004: 160 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Ноги хорошо развиты; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной (по крайней мере, у всех палеарктических видов). Анальный аппарат у всех палеарктических видов полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Многоячеистые железы обычно малочисленны и расположены лишь на стернитах брюшка. Трехячеистые железы равномерно

разбросаны по всей поверхности тела. Трубоччатые железы обычно с короткими узкими воротничками, редко простого типа. Церариев не более 17 пар. Поверхность тела покрыта различного размера щетинками.

**Замечания.** Между крупными и всеветно распространенными родами *Dysmicoccus* Ferris и *Trionymus* Berg нет четкой границы. Более того, вероятно оба эти рода в нынешнем составе являются сборными. Большинство исследователей следуют концепции МакКензи (McKenzie, 1967), включая виды с 6 и более парами церариев в *Dysmicoccus*, а виды с 5 или меньшим числом церариев в *Trionymus*. Трудности возникают при выяснении родовой принадлежности *Dysmicoccus angustifrons*, обладающего 2-6 (реже до 10) парами церариев.

Рода *Ferrisicoccus* Ezzat et McConnell, 1956 и *Kaicoccus* Takahashi, 1957 рассматривались Данциг (1980) как субъективные синонимы *Dysmicoccus* Ferris, 1950. Однако типовые виды этих родов обладают церариями с множественными шипами и согласно принятой в настоящей работе родовой концепцией должны считаться младшими синонимами *Paraputo* (см. главу 2.2.1).

Род включает более 110 видов (Williams, 2004), распространен всеветно, особенно широко в тропиках. Многие виды широкие полифаги, среди них известные вредители сельскохозяйственных и декоративных растений, ставшие космополитами в результате хозяйственной деятельности человека. В настоящем обзоре мы рассматриваем только виды, чей ареал ограничен Палеарктикой. Тропические виды, отмечаемые время от времени в странах, расположенных вдоль южной границы Палеарктики или в закрытом грунте Европы (*D. boninsis* (Kuwana, 1909), *D. brevipes* (Cockerell, 1893), *D. grassii* (Leonardi, 1913), *D. mackenziei* Beardsley, 1965, *D. neobrevipes* Beardsley, 1959), не включены в определительную таблицу. Для их идентификации следует использовать монографии и статьи по червецам Ориентальной, Афротропической или Неарктической фаун, например, книги Williams & Granara de Willink (1992) и Williams (2004).

Указание Борхсениуса (1949) о наличии *D. brevipes* (Skll.) в оранжереях Краснодарского края ошибочно.

Указание американского вида *Dysmicoccus patulae* (Rau, 1938) для Италии (Tranfaglia, 1983) вероятно основано на неправильном определении *D. walkeri* (Newstead, 1891). Более того, формальное различие между этими видами: отсутствие/наличие нескольких многоячеистых желез на последних сегментах брюшка лежит в пределах обычной индивидуальной и географической изменчивости псевдококцид и речь, таким образом, может идти о едином голарктическом виде.

*Dysmicoccus trispinosus* (Hall, 1923), известный из Израиля и Египта, и характеризующиеся длинными щетинками вместо шипов церариев явно не родственен палеарктическим видам рода и даже типовому виду, на что указывал еще Вильямс (1970). Однако этот вид не соответствует также и диагнозу какого-либо другого рода Палеарктической фауны. Вероятно, в дальнейшем этот вид будет перенесен в один из родов Афротропических червецов.

*Trionymus sasae* (Kanda, 1935), описанный изначально в роде *Pseudococcus* был отнесен в род *Trionymus* в книге Каваи (Kawai, 1980), а затем в род *Dysmicoccus* в книге Тана (Tang, 1992). Первоописание вида выполнено на старояпонском языке и включает рисунки лишь отдельных частей тела самки. Д-р Хиротака Танака (Hirotaka Tanaka) любезно сообщил нам, что оригинальное японское описание указывает на наличие 16 пар церариев у рассматриваемого вида, то есть свидетельствует о том, что вид должен быть отнесен к роду *Dysmicoccus*. Однако точная идентификация этого вида без изучения типового материала затруднительна.

Большинство видов живет открыто на растениях. Многие виды, по-видимому, яйцеживорождающи, так как не имеют дорсальных трубчатых желез, потребных для построения яйцевого мешка.

### Определительная таблица видов

- 1(14) Все или большинство церариев образованы шипами. Трубчатые железы на дорсальной поверхности тела многочисленны.
- 2(7) Церариев 17, редко 14-15 пар.
- 3(6) Трубчатые железы не образуют отчетливых групп.  $C_{18}$  расположены на склеротизованной пластинке.
- 4(5) Усики 8-члениковые.....*D. walkeri* (Newstead)
- 5(4) Усики 9-члениковые.....*D. kozari* Pellizzari et Fontana
- 6(3) Трубчатые железы образуют группы из 3 крупных желез и одной мелкой на обеих сторонах тела.  $C_{18}$  без склеротизации.....*D. jizani* Matile-Ferrero
- 7(2) Церариев от 2 до 13 пар.
- 8(9) Все трубчатые железы примерно одного размера.....*D. dengwuensis* Ferris
- 9(8) Трубчатые железы двух размеров.
- 10(11) Тело взрослой самки удлиненное, с почти параллельными краями, серое при жизни.....*D. lavandulae* Germain et al.
- 11(10) Тело взрослой самки широкоовальное, розовое или красное при жизни.

- 12(13) Большинство церариев с 2-3 шипами. Многоячеистые железы расположены на последних стернитах брюшка.....*D. angustifrons* Hall
- 13(12) Большинство церариев с 1 шипом, лишь С<sub>6</sub> и С<sub>18</sub> – с двумя шипами. Многоячеистые железы расположены на всех стернитах брюшка и на заднегруди...  
.....*D. henanensis* Wu
- 14(1) Все церарии (15 пар) образованы не шипами, а длинными тонкими щетинками. Дорсальных трубчатых желез нет.....*D. trispinosus* (Hall)

### ***Kiritshenkella* Borchsenius, 1948**

Borchsenius, 1948: 583 (type species *Kiritshenkella stataria* Borchsenius, 1948, junior synonym of *Ripersia sacchari* Green, 1900, by original designation); 1949: 166; 1960: 931. Koteja, 1988: 119; 1989: 299. Tang, 1992: 100. Danzig, 1998: 155. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Imperaticoccus* Lit, 1992: 1165 (type species *Imperaticoccus celatus* Lit, by monotypy and original designation); 1997: 36 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тазики задних ног значительно крупнее остальных, с большим числом просвечивающих пор. Коготок всегда без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, усложненный или с уменьшенным числом пор. Спинных устьиц одна или две пары. Многоячеистые железы расположены широкой полосой вдоль края тела и беспорядочно в средней его части, особенно многочисленны на последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы сконцентрированы вдоль средней линии тела на обеих сторонах; число желез варьирует, но на дорсальной стороне их значительно больше, чем на вентральной. Трубчатые железы очень короткие, с глубоким и широким воротничком, закрывающим более половины длины протока. Большинство церариев, кроме последней пары, отсутствует; у типового вида на месте С<sub>18</sub> имеется 2 тонких шипа без скопления трехячеистых желез; у *K. lingnani* – две длинные щетинки. У *K. lianae* С<sub>18</sub> развиты нормально, с двумя шипами и несколькими трехячеистыми железами. Щетинки различной длины многочисленны на обеих сторонах тела.

**Замечания.** Род *Kiritshenkella* – единственный среди палеарктических червецов демонстрирует расположение трехячеистых желез полосой вдоль средней линии тела. Помимо типового вида мы относим к этому роду также *K. lianae* Koteja, 1988, описанный из Польши, и ориентальный вид *K. lingnani* (Ferris, 1954), заходящий краем своего ареала в Южный Китай.

### ***Saccharicoccus* Ferris, 1950**

Ferris, 1950: 216 (type species *Dactylopius sacchari* Cockerell, 1895, by monotypy)

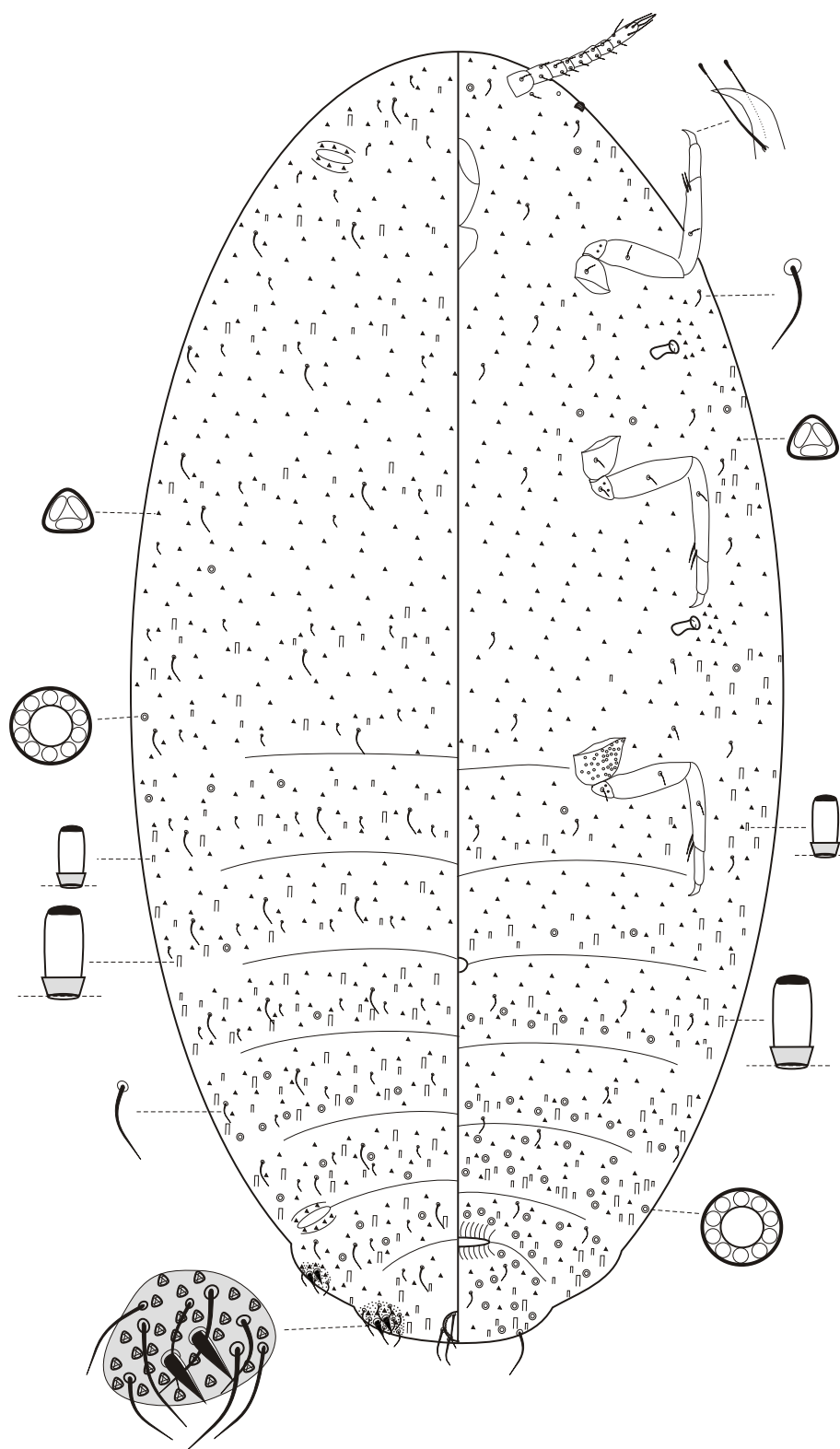


Рисунок 40. *Trionymus perrisii*, Англия.

and original designation). Williams, 1962: 50; 1985: 357; 2004: 798. De Lotto, 1964: 383. Williams & Watson, 1988: 219. Williams & Granara de Willink, 1992: 584. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Ноги в сравнении с телом маленькие; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Большая

группа простых пор имеется возле каждого заднего тазика. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипикиков и 6 длинными щетинками. Обе пары спинных устьиц присутствуют. Многоячеистые железы имеются. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с кутикулярным воротничком и/или простого типа. Церариев одна (последняя) пара, представлена 2 шипами и несколькими трехячеистыми железами. Различной длины волоски имеются на обеих сторонах тела.

**Замечания.** Род включает три вида, два палеарктических и один пантропический, заносный в ряде южных областей Палеарктики.

### Определительная таблица видов

- 1(2) Передние спинные устьица имеются. Трехячеистые железы имеются не только в полосе вдоль средней линии тела, но и возле дыхалец, по краям спинных устьиц и в церариях..... *K. lianae* Koteja
- 2(1) Передние спинные устьица отсутствуют. Трехячеистые железы присутствуют только в полосе вдоль средней линии тела.
- 3(4) На месте последней пары церариев имеется два тонких шипа.....  
..... *K. sacchari* (Green)
- 4(3) На месте последней пары церариев имеется две длинные щетинки.....  
..... *K. lingnani* (Ferris)

#### *Trionymus* Berg, 1899 (Рис. 40)

*Westwoodia* Signoret, 1875: 337 (homonym of *Westwoodia* Brulle, 1846, Hymenoptera; type species *Westwoodia perrisii* Signoret, 1875, by monotypy). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Signoretia* Kraatz, 1888: 176 (replacement name for *Westwoodia*, but junior homonym of *Signoretia* Stål, 1859, Heteroptera).

Berg, 1899: 78 (*Trionymus*, replacement name for *Signoretia* Kraatz, 1888). Ferris, 1950: 251; 1953: 482; Williams, 1962: 58; 2004: 815. McKenzie, 1967: 459. Ter-Grigorian, 1973: 61. Miller & McKenzie, 1973: 530. Tereznikova, 1975: 261. Danzig, 1980: 178; 1997: 95. Kosztarab & Kozár, 1988: 157. Williams & Granada de Willink, 1992: 600. Tang, 1992: 149.

*Cannococcus* Borchsenius, 1960: 932 (type species *Cannococcus cannicola* Borchsenius, 1960, by original designation and monotypy). Williams & Watson, 1988: 26. Tang, 1992: 137. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Penthococcus* Danzig, 1972: 327 (type species *Penthococcus nartshukae* Danzig, 1972, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 7-8, редко 6-члениковые. Ноги нормально развиты, иногда короткие или утолщены. Обе пары спинных устьиц обычно хорошо развиты (но у *T. lanatus* отсутствуют). Восковые железы представлены многоячеистыми, трехъячеистыми, трубчатыми и простыми дисковидными порами. У нескольких видов (*T. boratinskii*, *T. formosanus*, *T. internodii*, *T. masrensis*, *T. phragmitis* и *T. polyporus*, *T. williamsi*) многоячеистые железы очень многочисленны и разбросаны по всей поверхности тела. У большинства видов трубчатые железы с небольшим узким воротничком. У некоторых видов, например у *T. newsteadi* и *T. boratinskii*, трубчатые железы с двойным воротничком. У *T. williamsi* трубчатые железы с особыми порами, примыкающими к отверстию протока. У *T. aberrans*, *T. agrosis*, *T. artemisiarum*, *T. turgidus*, *T. copiosus*, *T. cannicola*, *T. corsicus*, *T. kobotokensis*, *T. lanatus*, *T. masrensis*, *T. zhejiangensis* и, вероятно, у некоторых китайских видов – трубчатые железы простого типа. Церариев обычно 1-2, расположенных на конце брюшка; редко имеется до 9 пар церариев; при этом 1-2 пары располагаются на голове (*T. placatus*, *T. boninsis* и *T. lioyangensis*). Все церарии с 2 (головные иногда с 3) шипами;  $C_{18}$  и  $C_{17}$ , а иногда и другие церарии с дополнительными волосками.

**Замечания.** *Trionymus orientalis* (Maskell, 1898) и *T. cantonensis* Ferris, 1954, судя по оригинальным описаниям и рисункам, не имеют церариев и в этой связи рассматриваются нами в роде *Mirococcopsis* – *M. orientalis* and *M. cantonensis*.

*Pseudococcus colchicus* Hadzibeili, 1960, судя по оригинальному описанию и имеющимся в коллекции ЗИН РАН 11 паратипам (все личинки 2 и 3 возрастов!) должен быть отнесен к роду *Trionymus* – *Trionymus colchicus*. Однако точно идентифицировать этот вид не представляется возможным в связи с неполнотой оригинального описания и отсутствием в нашем распоряжении взрослых самок.

*Trionymus incertus* Green, 1931 был, по утверждению Оссианнильссона (Ossiannilsson, 1955), описан по личинкам. Более того, тип этого вида, хранившейся в Британском Музее Естественной Истории вероятно утерян (персональное сообщение куратора коллекции Пола Брауна [Paul Brown]). Идентификация видов в роде *Trionymus* по личиночным стадиям не представляется возможной в настоящее время. Более того, оригинальное описание, как и последующее описание предположительно конспецифичных самок из Исландии (Ossiannilsson, 1955) неполноценно, а необходимые рисунки отсутствуют.

Типы *Trionymus arnicae* Siraiwa, 1939, *Trionymus mori* Siraiwa, 1938 и *Trionymus soja* Siraiwa, 1938 утеряны (Ben-Dov, 1994: персональное сообщение S. Takagi). Оригинальные описания и рисунки этих видов недостаточны для их точной

идентификации, однако все они, вероятно, принадлежат к широко понимаемому здесь роду *Atrococcus* (на что раньше уже указывалось Данциг, 1998 и Kawai, 1980) и рассматриваются нами как *Incertae sedis*. *Trionymus arnicae*, судя по отсутствию просвечивающих пор на задних тазиках, расположению простых трубчатых желез на дорсальной поверхности тела и некоторым другим признакам возможно конспецифичен *Atrococcus bejbienkoi* Kozár et Danzig, 1976.

Большинство видов рода живет на злаках, иногда на *Carex* и *Iris*, обитает в пазухах листьев, на корнях, реже на листьях; часть видов связана с многолетними двудольными травами, два вида, *T. newsteadi* и *T. sternlichti* живут на древесных растениях (на вязах и дубах соответственно).

Всесветно распространенный род, насчитывающий в мировой фауне более 100 видов; в Палеарктике нами рассматриваются 47 видов (см. определительный ключ).

### Определительная таблица видов

- 1(90) Трехячеистые железы многочисленны и более или менее равномерно распределены по всей поверхности тела.
- 2(3) Анальное кольцо подковообразной формы.....*T. aberrans* Goux
- 3(2) Анальное кольцо округлое.
- 4(9) Анальный аппарат усложненный, с 2 и более наружными рядами микрошипиков.
- 5(8) Анальный аппарат с 2 рядами микрошипиков. Многоячеистые железы имеются только на стернитах брюшка
- 6(7) Трубчатые железы одного размера. Брюшное устье имеет, крупное.....  
.....*T. sternlichti* (Williams)
- 7(6) Трубчатые железы двух размеров. Брюшного устья нет.....  
.....*T. pietranerae* Goux
- 8(5) Анальный аппарат с 3-4 рядами микрошипиков. Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела.....*T. polyporus* Hall
- 9(4) Анальный аппарат обычный, полноценный или (редко, у 2 видов) с уменьшенным числом пор и микрошипиков.
- 10(11) Трубчатые железы с дополнительными порами, примыкающими к отверстию протока. Эндемик Египта.....*T. williamsi* Ezzat
- 11(10) Трубчатые железы без каких-либо дополнительных пор у отверстия протока.
- 12(13) Коготковые пальчики короче коготка, с заостренной вершиной...  
.....*T. mongolicus* (Danzig)



- 13(12) Коготковые пальчики длиннее коготка, с булавовидной вершиной.
- 14(21) Церариев 6-9 пар.
- 15(18) Имеется 1-2 пары головных церариев.
- 16(17) Дорсальные трубчатые железы многочисленны, двух размеров; тазики задних ног с просвечивающими порами.....*T. boninsis* (Kuwana)
- 17(16) Дорсальные трубчатые железы и просвечивающие поры на тазиках задних ног отсутствуют.....*T. luoyangensis* (Li et Wu)
- 18(15) Головных церариев нет.
- 19(20) Дорсальные трубчатые железы многочисленны, двух размеров.....  
.....*T. circulus* Tang
- 20(19) Дорсальных трубчатых желез нет. Вентральные трубчатые железы примерно одного размера.....*T. corsicus* (Balachowsky)
- 21(14) Церариев 1-4 пары.
- 22(33) Многоячеистые железы разбросаны по всей дорсальной и по всей или большей части вентральной поверхности тела.
- 23(30) Церариев одна пара.
- 24(25) Анальный аппарат упрощенный. Брюшного устья нет.....*T. masrensis* Hall
- 25(24) Анальный аппарат полноценный. Брюшные устья имеются.
- 26(27) Все трубчатые железы примерно одного размера. Заносный вредитель на растениях рода *Phormium*.....*T. diminutus* (Leonardi)
- 27(26) Трубчатые железы двух размеров.
- 28(29) Крупные трубчатые железы образуют поперечные ряды и полосы на тергитах тела. Дальний Восток России.....*T. boratinskii* Danzig
- 29(28) Крупные трубчатые железы собраны в полосу вдоль края тела на обеих его сторонах. Северная Африка, Израиль.....*T. phragmitis* (Hall)
- 30(23) Церариев 2-3 пары.
- 31(32) Тазики задних ног с многочисленными просвечивающими порами. Египет, Израиль.....*T. internodii* Hall
- 32(31) Тазики задних ног без просвечивающих пор. Тайвань.....  
.....*T. formosanus* Takahashi
- 33(22) Многоячеистые железы собраны главным образом в поперечные ряды на сегментах брюшка, реже имеются также и на вентральной поверхности головогруды.
- 34(35) Воротничок трубчатых желез двойной. На древесных растениях (*Fagus* spp.).....*T. newsteadi* (Green)
- 35(34) Воротничок трубчатых желез одинарный или железы вообще без воротничка

(простые). На травянистых растениях, чаще всего на злаках.

36(77) Склеротизированной пластинки  $C_{18}$  нет или слабая склеротизация имеется лишь вокруг оснований шипов церариев.

37(56) Трубчатые железы простого типа.

38(55) Церариев 1-2 (редко 3) пары.

39(40) Брюшных устьиц 5, очень крупные.....*T. periolanus* (Goux)

40(39) Брюшное устьеце одно, мелкое или отсутствует.

41(46) Многоячеистые железы образуют группы вдоль всего вентрального края тела и поперечные ряды/полосы на последних тергитах и стернитах брюшка.

42(43) Дорсальные трубчатые железы многочисленны, образуют поперечные ряды на большинстве тергитов.....*T. copiosus* (Borchsenius)

43(42) Дорсальные трубчатые железы малочисленны, имеются только на последних тергитах брюшка.

44(45) Трубчатые железы двух размеров.....*T. zhejiangensis* (Li et Wu)

45(44) Трубчатые железы одного размера.....*T. cannicola* (Borchsenius)

46(41) Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и могут единично встречаться на вентральной поверхности головогруды.

47(52) Дорсальные трубчатые железы многочисленны, образуют поперечные ряды по всей поверхности тела.

48(51) Церариев 2 (редко 3) пары. Брюшное устьеце нет.

49(50) Усики 6-7-члениковые. Тело взрослой самки широкоовальное, часто расширенное к заднему концу.....*T. artemisiarum* (Borchsenius)

50(49) Усики 8-члениковые. Тело взрослой самки удлинено-овальное.....  
.....*T. levis* Borchsenius

51(48) Церариев 1 пара. Брюшное устьеце имеется.....*T. agropyronicola* Tang

52(47) Дорсальных трубчатых желез нет.

53(54) Церариев 2-3 пары. Брюшное устьеце нет. Алжир.....*T. tumidus* (Newstead)

54(53) Церариев 1 пара. Брюшное устьеце имеется. Китай.....*T. agrostis* (Wu)

55(38) Церариев 4 пары; кроме того на передних брюшных сегментах могут располагаться псевдоцерарии.....*T. kobotokensis* Kanda

56(37) Трубчатые железы с воротничками различной формы и размера.

57(58) Анальный аппарат упрощенный, с редуцированным числом пор и микрошипикиков (по 10-12 пор и 10-12 микрошипикиков с каждой стороны)...

.....*T. caucasicus* (Danzig)

58(57) Анальный аппарат полноценный.

- 59(76) Трубочатые железы одного-двух размеров.
- 60(61) Трубочатые железы примерно одного размера... *T. danzigae* (Kozár et Kosztarab)
- 61(60) Трубочатые железы двух размеров.
- 62(63) Крупные трубочатые железы очень широкие: ширина трубочатого протока почти равна его длине..... *T. orientalis* (Danzig et Ivanova)
- 63(62) Крупные трубочатые железы узкие: ширина трубочатого протока в два и более раза меньше его длины.
- 64(69) Дорсальные трубочатые железы малочисленны, единично встречаются на тергитах брюшка или вдоль края дорсальной поверхности тела или полностью отсутствуют.
- 65(66) Дорсальные трубочатые железы отсутствуют.....  
..... *T. kerzhneri* Danzig et Gavrilov-Zimin
- 66(65) Дорсальные трубочатые железы имеются, хотя и малочисленны.
- 67(68) Трубочатые железы образуют компактные группы вдоль вентрального края брюшка. Дальний Восток России..... *T. dilatatus* Danzig
- 68(67) Трубочатые железы не образуют таких групп. Франция... *T. massiliensis* (Goux)
- 69(64) Дорсальные трубочатые железы многочисленны на тергитах брюшка и груди.
- 70(73) Воротничок закрывает почти половину длины трубочатого протока.
- 71(72) Дорсальные трубочатые железы одного размера..... *T. radicum* (Newstead)
- 72(71) Дорсальные трубочатые железы двух размеров..... *T. dagestanicus* (Danzig)
- 73(70) Воротничок трубочатой железы короткий, плохо заметный, закрывает менее четверти длины трубочатого протока.
- 74(75) Дорсальные трубочатые железы двух размеров. Дорсальные многоячеистые железы имеются..... *T. hamberdi* (Borchsenius)
- 75(74) Дорсальные трубочатые железы одного размера. Дорсальных многоячеистых желез нет..... *T. thulensis* Green
- 76(59) Трубочатые железы 3 размеров..... *T. santilongi* (Mazzeo)
- 77(36)  $C_{18}$  расположены на большой склеротизированной пластинке.
- 78(87) Тазики задних ног с многочисленными просвечивающими порами или микротрубочатыми железами.
- 79(80) На переднем конце тела имеется 2 пары церариев..... *T. placatus* (Borchsenius)
- 80(79) На переднем конце тела церариев нет.
- 81(82) Трубочатые железы с очень широким и глубоким воротничком, закрывающим примерно половину длины протока..... *T. kirgisicus* (Borchsenius)
- 82(81) Трубочатые железы с маленьким узким воротничком или простые.

- 83(86) Трубчатые железы с небольшим воротничком.
- 84(85) Пластинка  $C_{18}$  не крупнее или слегка крупнее анального кольца, с 25-45 трехячеистыми железами.....*T. perrisii* (Signoret)
- 85(84) Пластинка  $C_{18}$  значительно крупнее анального кольца, с 70-75 трехячеистыми железами.....*T. phalaridis* (Green)
- 86(83) Трубчатые железы только простого типа.....*T. funiuensis* Wu
- 87(78) Тазики задних ног без просвечивающих пор.
- 88(89) По краю тела расположены группы очень длинных щетинок, сопоставимых по длине с анальными щетинками. Многоячеистые железы разбросаны по всей вентральной поверхности тела и единично встречаются на дорсальной.....  
.....*T. multisetiger* (Borchsenius)
- 89(88) Щетинки тела короткие, в 2 и более раз короче анальных щетинок. Многоячеистые железы расположены только на четырех последних стернитах брюшка, малочисленны.....*T. vaginatus* Matesova
- 90(1) Трехячеистые железы на вентральной поверхности тела малочисленны и распределены неравномерно.
- 91(92) Трехячеистые железы отсутствуют в краевой зоне вентральной поверхности тела. Трубчатые железы двух размеров. Анальный аппарат упрощенный, с уменьшенным числом пор и микрошипикиков.....*T. borchsenii* (Danzig)
- 92(91) Трехячеистые железы отсутствуют или единичны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Трубчатые железы одного размера. Анальный аппарат полноценный.....*T. nartshukae* (Danzig)

В рамках фауны Палеарктики нами (Данциг, Гаврилов-Зимин, 2014) нами выделялась отдельная г/р *Planococcus* Ferris, 1950. Виды этой группы по большинству своих признаков сходны с видами из родов *Trionymus* Berg, 1899 и *Dysmicoccus* Ferris, 1950, но обладают так называемой «анальной полоской» – узкой склеротизированной зоной кутикулы на вентральной поверхности анальных долек. Данный признак, с нашей точки зрения, очень субъективен, так как во многих случаях сложно отличить анальную полоску от прочих вариантов склеротизации кутикулы на анальных дольках. Кроме того, известны примеры индивидуального варьирования признака, наличие и отсутствие анальной полоски среди самок одной популяции, как например в типовых сериях *Atrococcus expressus* (Borchsenius, 1949) и *A. pacificus* (Borchsenius, 1949) (см. г/р *Pseudococcus*). В этой связи мы считаем

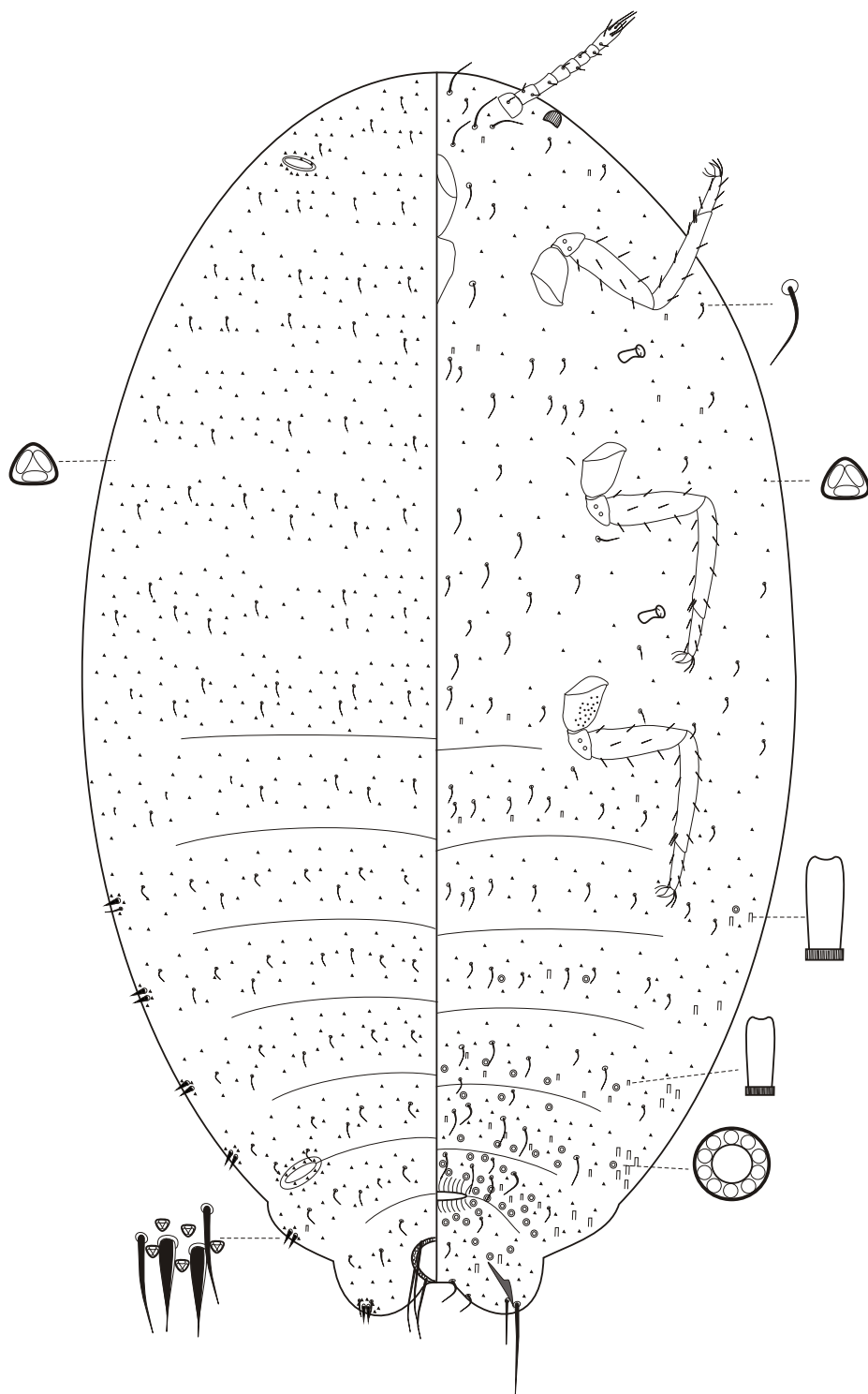


Рисунок 41. *Crisicoccus pini*, Россия (Приморский Край).

искусственными как в целом г/р *Planococcus*, так и относимые к ней рода, а также выделяемую иногда трибу *Planococcini* Ezzat et McConnell, 1956. В специальной статье (Gavrilov-Zimin, 2015), посвященной рассмотрению родов мировой фауны г/р *Planococcus* была объединена мною с г/р *Trionymus*.

Различия между родами внутри группы также совершенно формальны и основаны на количественном признаке – числе церариев (см. определительный ключ

и комментарии ниже). К этой же группе относится номинальный афротропический род *Delottococcus* Cox et Ben-Dov, 1986, некоторые виды которого отмечались в разные годы как заносные в Средиземноморье. Самостоятельность этого рода вызывает у нас сомнения, так как из оригинального описания (Cox & Ben-Dov, 1986) мы не в состоянии понять, чем он отличается от ранее описанного рода *Planococcus*.

### Определительная таблица родов

- 1(2) Вторая (преокулярная) пара церариев всегда имеется. Церариев обычно 18 пар  
 .....*Planococcus* Ferris
- 2(1) Вторая пара церариев всегда отсутствует. Церариев не более 17 пар.....  
 .....*Crisicoccus* Ferris

#### *Crisicoccus* Ferris, 1950 (Рис. 41)

Ferris, 1950: 45 (type species *Dactilopius pini* Kuwana, 1902, by original designation and monotypy). Ezzat & McConnell, 1956: 22. Williams, 1985: 94; 2004: 129. Williams & Watson, 1988: 41. Tang, 1992: 347. Danzig & Gavrilov, 2010: 45; 2015.

**Замечания.** Мы не даем здесь отдельного описания рода *Crisicoccus* поскольку оно почти полностью совпадает с приведенным ниже описанием *Planococcus*. Род *Crisicoccus* был описан Г. Феррисом в ходе ревизии американской фауны в той же монографии, что и род *Planococcus*, и исходно включал в себя единственный вид *Crisicoccus pini*, интродуцированный из Азии. При этом Феррис (Ferris, 1950) отмечал, что *C. pini* вероятно будет в дальнейшем перенесен в род *Planococcus*. Однако этого не произошло, так как в систематике группы возобладали дробительские тенденции (см. например, работы Ezzat & McConnell, 1956 и Cox, 1989) и к настоящему времени род *Crisicoccus* насчитывает около 30 номинальных видов с преимущественно тропическим распространением. Единственное отличие *Crisicoccus* заключается в меньшем числе церариев за счет отсутствия  $C_2$ , который всегда развит у видов, относимых к *Planococcus* (Williams, 2004). К сожалению, мы не располагали материалом и оригинальным описанием двух видов: *Crisicoccus coreanus* (Kanda, 1941) из Кореи и *C. delottoi* Ezzat, 1959 из Египта; по этой причине данные виды не включены в определительную таблицу и не рассматриваются ниже.

*Crisicoccus saudiensis* (Matile-Ferrero, 1988), описанный из Саудовской Аравии (провинция Мекка), с *Acacia asak* формально относится к Афротропической фауне и не рассматривается нами. Однако, отметим, что этот вид, полностью лишенный церариев, вероятно следует относить к г/р рода *Mirococcopsis*.

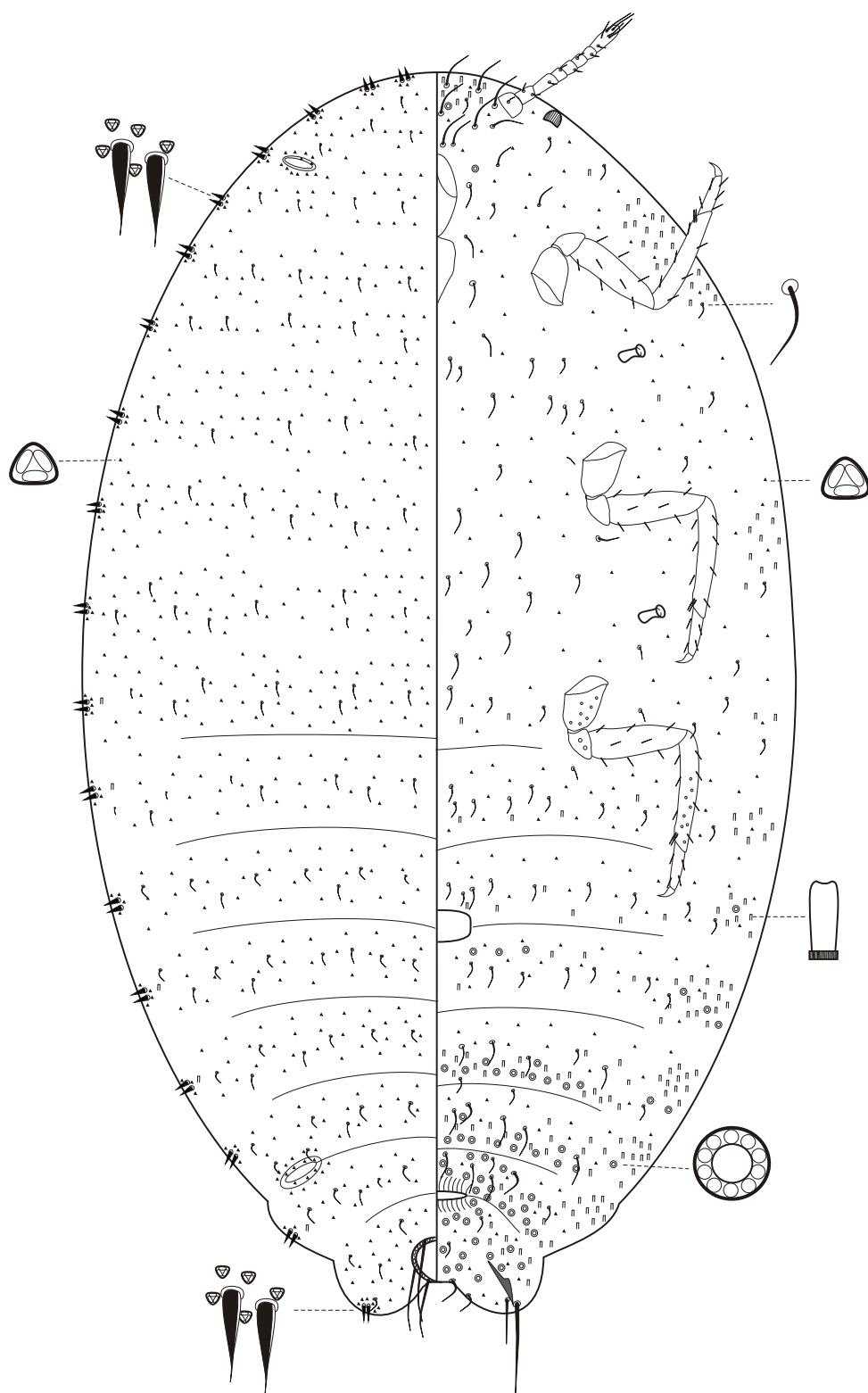


Рисунок 42. *Planococcus citri*, Узбекистан.

### Определительная таблица видов

1(8) Дорсальных трубчатых желез нет.

2(3) Задние голени с многочисленными просвечивающими порами.....

- .....*C. matsumotoi* (Siraiwa)
- 3(2) Задние голени без просвечивающих пор.
- 4(7) Брюшное устье имеетя.
- 5(6) Возле каждого переднего тазика имеетя группа из многоячеистых и трубчатых желез.....*C. myrmecophilus* Wu
- 6(5) Таких групп желез нет.....*C. azaleae* (Tinsley)
- 7(4) Брюшного устья нет.....*C. pini* (Kuwana)
- 8(1) Дорсальные трубчатые железы имеютя.
- 9(10) Дорсальные трубчатые железы разбросаны по всем тергитам тела.....  
.....*C. moricola* Tang
- 10(9) Дорсальные трубчатые железы расположены только вблизи брюшных церариев.....*C. mangrovicus* Ben-Dov

***Planococcus* Ferris, 1950 (Рис. 42)**

Ferris, 1950: 164 (type species *Pseudococcus citri* Risso, 1813, by original designation). Ezzat & McConnell, 1956: 60. McKenzie, 1967: 280. Danzig, 1980: 168. Cox, 1989: 1-78. Williams, 2004: 619. Danzig & Gavrilov, 2010: 39; 2015.

*Allococcus* Ezzat et McConnell, 1956: 13 (type species *Pseudococcus inamabilis* Hambleton, 1935, by original designation, junior synonym of *Planococcus vovae* (Nasonov, 1908)). Cox & Ben-Dov, 1986: 481 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипиков и 6 длинными щетинками. Многоячеистые железы многочисленны на вентральной поверхности брюшка, а иногда встречаются и на стернитах головогруды, очень редко имеютя также на дорсальной поверхности тела. Трубчатые железы обычно имеютя на обеих сторонах тела; часто дорсальные железы крупнее вентральных и иногда с маленьким кутикулярным воротничком. Церариев обычно 18 пар; иногда грудные церарии могут отсутствовать, но  $C_2$  всегда имеетя. Большинство церариев с двумя шипами (иногда головные церарии с 3 шипами); дополнительные щетинки имеютя в  $C_{18}$ , расположенных на склеротизированных пластинках.

**Замечания.** *Planococcus lindingeri* (Bodenheimer, 1924) и *P. mumensis* Tang, 1977 были, на наш взгляд, ошибочно отнесены к роду *Formicococcus* Takahashi, 1928 (через перенос в синонимичный род *Planococcoides* Ezzat et McConell, 1956 в работах Cox & Ben-Dov, 1986 и Cox, 1989), так как не имеют множественных шипов церариев и множественных щетинок анального кольца. Мы рассматриваем эти виды в роде *Planococcus* Ferris, 1950, то есть там, где они находились до указанных



перестановок.

*Pedronia planococcoides* Borchsenius, 1962 рассматривался Таном (Tang, 1992) в роде *Planococcus*, что на наш взгляд, ошибочно, так как вид обладает расположенными по всей дорсальной поверхности тела рядами шипов с трехячеистыми железами при основании и дополнительным рядом церариев вдоль средней линии тела. Что же касается тропического рода *Pedronia* Green, 1922, то его представители (и особенно типовой вид) характеризуются рядами дорсальных церариев с крупными толстыми шипами, расположенными на сильно склеротизированных бугорках, тогда как у *P. planococcoides* шипы (в том числе в церариях) тонкие, а склеротизированных бугорков нет вовсе. В палеарктической фауне признаки обсуждаемого вида соответствуют только диагнозу рода *Nipaecoccus* Šulc, 1945, куда мы его и переносим – *Nipaecoccus planococcoides*, **comb. nov.**

Большинство номинальных видов (около 40 в мировой фауне) рода *Planococcus* чрезвычайно сходны морфологически и при этом демонстрируют очень существенную индивидуальную и географическую изменчивость. Самостоятельность многих видов рода вызывает у нас большие сомнения и мы не считаем возможным предлагать для них какой-либо определительный ключ и отдельные описания. В частности, такие виды как *Planococcus minor* (Maskell, 1897), *P. lilacinus* (Cockerell, 1905), *P. kraunhiae* (Kuwana, 1902), *P. lindingeri* (Bodenheimer, 1924), *P. japonicus* Cox, 1989 часто указываются в фаунистических сводках для различных тропических и субтропических регионов мира, в том числе и для ряда южных стран палеарктического региона. Читатель, желающий идентифицировать эти виды, может обратиться, например, к определительной таблице Вильямса (Williams, 2004). Мы ниже даем описания и рисунки 3 палеарктических видов, морфологические и экологические различия между которыми представляются нам относительно четкими.

### Определительная таблица видов

- 1(2) Дорсальные трубчатые железы отсутствуют или имеются только возле церариев. На лиственных деревьях и кустарниках.....*P. citri* (Risso)  
?=*P. mumensis* Tang
- 2(1) Дорсальные трубчатые железы многочисленны, разбросаны по всей дорсальной поверхности тела. На *Juniperus* и *Cupressus*.
- 3(4) Дорсальные трубчатые железы одного размера. Дорсальных многоячеистых желез нет. Широко распространенный транспалеарктический вид.....

.....*P. vovae* (Nasonov)  
 4(3) Дорсальные трубчатые железы двух размеров. Дорсальные многоячеистые  
 железы имеются. Эндемик Казахстана.....*P. matesovae* Danzig

### 7.11 Группа рода (г/р) *Pseudococcus* Westwood, 1840

(номенклатурно соответствует трибе Pseudococcini Cockerell, 1905;  
 объемного соответствия нет)

Группа рода *Pseudococcus* включает в себя почти все виды червецов, обладающие особыми грибовидными трубчатыми железами. Исключение в Палеарктической фауне составляют только два вида из рода *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948. 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. Род *Atrococcus* Goux, 1941 был изначально установлен для нескольких европейских видов, характеризующихся (в отличие от *Pseudococcus*) малым числом церариев (1-7 пар) и своеобразным «черным пигментом», проявляющимся в теле самок после помещения в спирт или щелочь. Затем Феррисом (Ferris, 1950) был выделен род *Spilococcus*, отличающийся от *Pseudococcus* лишь отсутствием дополнительных щетинок в церариях; в этот род были включены виды с разным числом церариев и даже вовсе без церариев (Ferris, 1953). Маккензи (McKenzie, 1967) ограничил объем рода *Spilococcus* видами с 6-17 парами церариев, а для видов с меньшим числом церариев выделил новый род *Chorizococcus*, указав при этом, что выделение нового рода сделано исключительно для удобства определения. Однако сформулированный таким образом диагноз рода *Chorizococcus* не имеет никаких принципиальных отличий от диагноза *Atrococcus*. Типовые виды этих родов, *Chorizococcus wilkeyi* McKenzie, 1960 и *Atrococcus melanovirens* Goux, 1941 имеют лишь несколько пар церариев на последних сегментах брюшка. Кроме того, у *Atrococcus melanovirens* на вентральной поверхности головогруди в краевой зоне имеется группа простых трубчатых и многоячеистых желез. Такая группа имеется также у ряда видов относимых ныне к родам *Atrococcus*, *Spilococcus* и *Chorizococcus*, но не у типовых видов *Spilococcus* и *Chorizococcus*. У разных видов эта группа выражена с большей или меньшей степени отчетливости и включает разное число желез, вплоть до полного отсутствия многоячеистых или трубчатых желез.

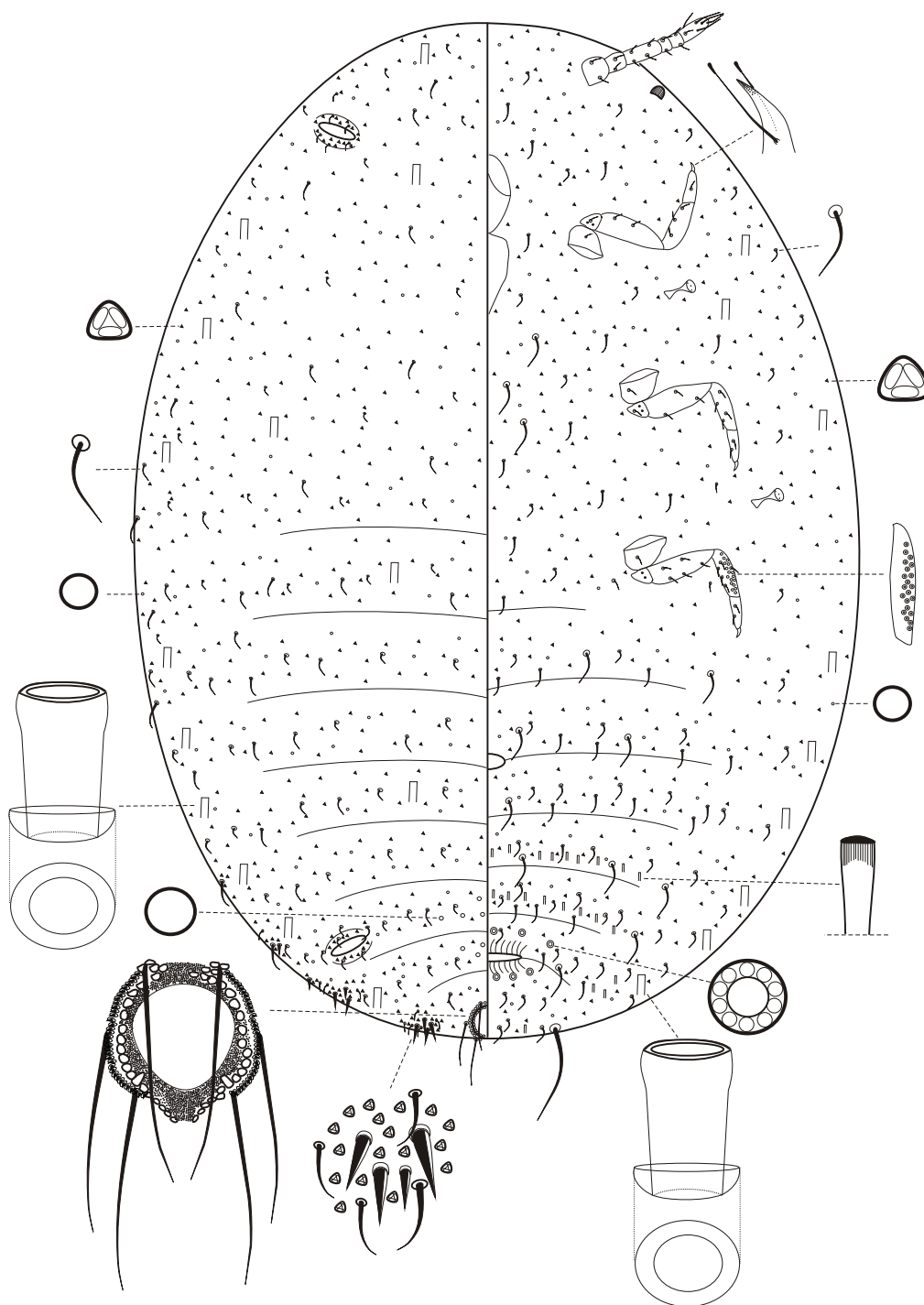
Аналогичная группа имеется также у большинства видов (в том числе и у типового!) обширного тропического рода *Paracoccus* Ezzat et McConell, 1956, отличающегося от остальных родов г/р *Pseudococcus* лишь наличием склеротизованной анальной полоски. Можно найти подобную группу желез и у многих видов в других родах подсемейства Pseudococcinae, не обладающих грибовидными железами. Таким образом, широкая распространенность этого признака и градуированность проявления не позволяют использовать его для родового диагноза. Кроме того, типовой вид рода *Chorizococcus* имеет малозаметный зубчик на коготке – признак, отсутствующий у большинства видов подсемейства Pseudococcinae и в частности у всех Палеарктических видов г/р *Pseudococcus*. В этой связи мы относим к роду *Chorizococcus* только американские виды с зубчиком на коготке, а все остальные виды (как американские, так и из других регионов мира), ранее рассматривавшиеся в этом роде, переносим в *Atrococcus*. Типовой вид рода *Spilococcus*, *S. gutierreziae* (Cockerell, 1896) обладает редким среди червецов г/р *Pseudococcus* признаком – разноразмерными грибовидными железами. В этой связи мы избегаем синонимизации *Spilococcus*, однако все виды с железами одинакового размера мы переносим в *Atrococcus*.

Появление после фиксации у самок *Atrococcus* «черного пигмента» и отсутствие этого пигмента у *Spilococcus* + *Chorizococcus* нельзя в настоящее время считать таксономическим признаком. Во-первых, физиологическая природа появления «черного пигмента» не ясна и никаких специальных исследований по этому вопросу никогда не проводилось. Не исключено, что «пигмент» по-разному проявляется в зависимости от использованного фиксатора. Во-вторых, не проводилось также и какого-либо сравнительного анализа «почернения» в разных группах червецов. В литературе имеются лишь фрагментарные сведения о том, что черный или сине-зеленый пигмент может появляться при фиксации видов из родов *Trabutina* Marchal, *Nipaecoccus* Šulc, *Amonosterium* Morrison et Morrison, *Atrococcus* Goux, у некоторых видов рода *Trionymus* и др., то есть без явной связи с морфологической близостью групп. Точно также и внутри г/р *Pseudococcus* черный пигмент не коррелирует с числом церариев, расположением групп желез или иными морфологическими признаками. Например, *Atrococcus tamillariae* (Bouché, 1844), имеющий 9-14 пар церариев и не обладающий переднегрудной группой желез, окрашивается при обработке в черный цвет (Williams, 1962 и наши данные), тогда как *Atrococcus achilleae* (Kiritshenko, 1936), с 2-3 парами церариев и большой переднегрудной группой желез не имеет черного пигмента (3 серии самок

из Марокко, фиксированных в ацетоэтаноле). При этом, *A. achilleae* рассматривается нами (см. Приложение 2) как старший синоним типового вида рода *Atrococcus* – *A. melanovirens* Goux, 1941. Наконец, в-третьих, для многих видов, которые известны только по препарированному музейному материалу, вообще невозможно установить имели они некий пигмент после фиксации или нет. Таким образом, мы отказываемся от использования «черного пигмента» для аргументации самостоятельности родов.

Номинальный род *Allotrionymus* Takahashi, 1958 никаких отличий от *Atrococcus* не имеет и рассматривается нами в качестве младшего синонима. На идентичность этих родов ранее уже указывал Каваи (Kawai, 1973). Три вида *Allotrionymus*, в том числе типовой, принадлежат Палеарктической фауне, а еще два были описаны с Бонинских островов и относятся к фауне Австралозийского региона. Номинальный род *Vryburgia* De Lotto, 1967 был выделен для нескольких Африканских видов в связи с наличием у его представителей простых трубчатых желез на дорсальной поверхности тела. Однако такие железы в большем или меньшем количестве встречаются у многих видов *Atrococcus* (в том числе и у типовых видов родов *Atrococcus* и *Chorizococcus*) и этот количественный признак подвержен как межвидовой, так и внутривидовой изменчивости во всех более или менее крупных родах мучнистых червецов. В этой связи мы не видим каких либо оснований для признания самостоятельности рода *Vryburgia* и считаем его младшим синонимом *Atrococcus*. В Палеарктической фауне виды, относимые к *Vryburgia*, отсутствуют, однако в закрытом грунте Европы 2 вида являются обычными вредителями различных тропических и субтропических растений (см. ниже комментарии к *Atrococcus*). “*Vryburgia*” *succulentarum* Williams, 1985 – эндемик Австралии – не относится на наш взгляд не только к *Vryburgia*, но и в целом к г/р *Pseudococcus*, так как не имеет грибовидных желез. “*Vryburgia*” *rimariae* Tranfaglia, 1981, судя по оригинальному описанию и рисунку, не имеет грибовидных желез и при этом обладает зубчиком на коготке, то есть должен быть исключен и из *Vryburgia* и из г/р *Pseudococcus*. Учитывая тот факт, что данный вид является заносным и был описан из Неаполитанского ботанического сада (Италия) с эндемичного южно-африканского растения, родственные связи этого вида следует искать в фауне Афротропической области, что выходит за рамки настоящей работы.

Самостоятельность рода *Paracoccus* Ezzat et McConnell, 1956 вызывает у нас большие сомнения, так как он отличается от *Atrococcus* лишь наличием, так называемой «анальной полоски». Однако эта полоска может быть в разной степени выражена или полностью отсутствовать даже внутри одной серии самок, как например, в типовых сериях *Atrococcus expressus* (Borchsenius) или *A. pacificus*



**Рисунок 43а.** *Trochiscococcus speciosus*, Санкт-Петербург (закрытый грунт).

(Borchsenius). В этой связи мы не используем название *Paracoccus* для каких либо видов Палеарктической фауны.

К этой же группе родов, вероятно, относится и монотипный род *Trochiscococcus* Williams et Pellizzari, 1997, чей типовой вид, *T. speciosus* (De Lotto, 1961), был недавно отмечен нами как новый адвентивный вредитель на территории РФ (Gavrilov-Zimin & Garon, 2016). Этот вид очень легко диагностируется по наличию группы крупных просвечивающих пор на голених задних ног (см. Рис. 43а )

### Определительная таблица родов

- 1(8) Коготок без зубчика.
- 2(7) Усики 7-8-члениковые. Воротничок грибовидной железы глубокий, сильно выпуклый.
- 3(6) Грибовидные железы на теле самки примерно одного размера.
- 4(5) Большинство церариев кроме 2-3 шипов имеют дополнительные щетинки. Общее число церариев всегда 12-17 пар.....*Pseudococcus* Westwood
- 5(4) Большинство церариев без дополнительных щетинок; у большинства видов церариев 1-6 пар..... *Atrococcus* Goux
- 6(3) Грибовидные железы на теле самки разного размера, самые крупные более чем в 2 раза больше самых мелких.....\**Spilococcus* Ferris
- 7(2) Усики 9-члениковые. Воротничок грибовидной железы не глубокий, почти плоский.....*Maconellicoccus* Ezzat
- 8(1) Коготок с более или менее развитым зубчиком.....\**Chorizococcus* McKenzie
- \*эндемичные рода северо-американской фауны.

#### *Atrococcus* Goux, 1941 (Рис. 43b)

Goux, 1941: 69 (type species *Atrococcus melanovirens* Goux, 1941, by original designation, junior synonym of *A. achilleae* (Kiritshenko, 1936)); 1988: 67. Williams, 1962: 8. Danzig, 1980: 160; 1998: 106. Kosztarab & Kozár, 1988: 71. Marotta, 1992: 66. Kwon et al., 2003: 394. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Allotrionymus* Takahashi, 1958: 4 (type species *Allotrionymus elongatus* Takahashi, by original designation). Kawai, 1973: 312; 1980: 112. Tang, 1992: 121). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 83 (synonymy).

*Vryburgia* De Lotto, 1967: 21 (type species *Pseudococcus bechuanae* Brain, by original designation). Tranfaglia, 1981: 16. Williams, 1985: 386; 2004: 841. Cox, 1987: 97. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 83 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело при жизни обычно зеленоватое или белое; у некоторых видов после высыхания и особенно после помещения в спирт или щелочь тело окрашивается в черный цвет. Усики 7-8-члениковые. Анальный аппарат всегда полноценный. Обе пары спинных устьиц всегда хорошо развиты. Многоячеистые железы обычно образуют поперечные ряды и полосы на стернитах, а иногда и на тергитах тела. Трехячеистые железы всегда многочисленны и равномерно распределены по всей поверхности тела. Грибовидные железы всегда имеются. Трубочатые железы обычно простого типа, очень редко с узким воротничком. У ряда

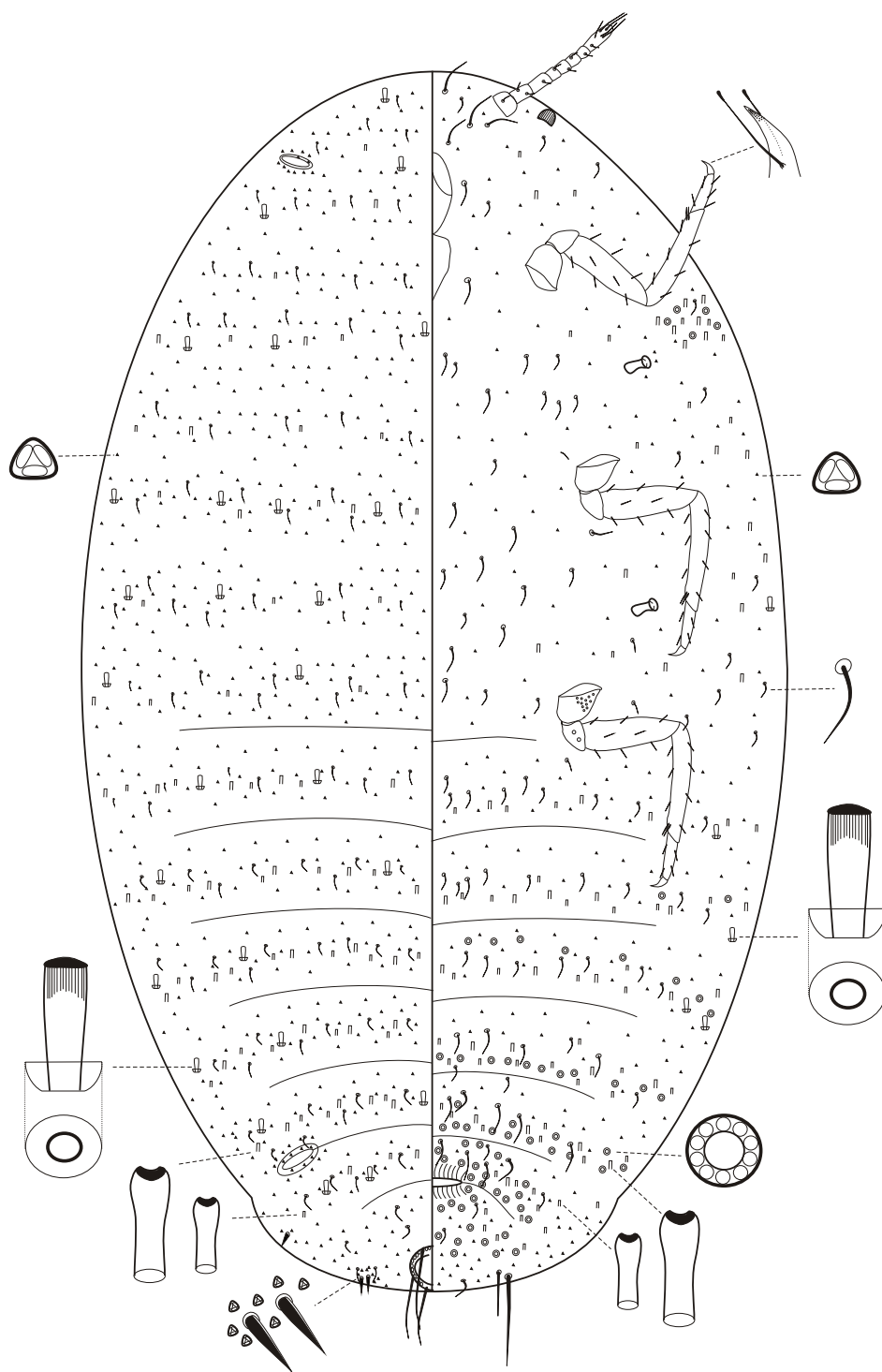


Рисунок 43а. *Atrococcus achilleae*, паратип *A. melanovirens*.

видов (в том числе у типового) трубчатые железы (часто вместе с многоячеистыми) образуют более или менее отчетливую группу в краевой зоне вентральной поверхности переднегруди. Число многоячеистых и трубчатых желез подвержено сильной внутривидовой изменчивости, что затрудняет диагностику видов. Церарии в числе 1-16 пар. Различного размера щетинки многочисленны на обеих сторонах тела.

**Замечания.** *Pseudococcus colchicus* Hadzibeili, 1960, перенесенный Козаром и Вальтером (Kozár & Walter, 1985) в род *Atrococcus*, судя по оригинальному описанию и имеющимся в коллекции ЗИН РАН 11 паратипам (все личинки 2 и 3 возрастов!), к г/р *Pseudococcus* отношения не имеет в виду отсутствия у него грибовидных желез и должен быть отнесен к роду *Trionymus* – *Trionymus colchicus*. Однако точно идентифицировать этот вид не представляется возможным в связи с неполнотой оригинального описания и отсутствием в нашем распоряжении взрослых самок.

Типы *Trionymus arnicae* Siraiwa, 1939, *T. mori* Siraiwa, 1938 и *T. soja* Siraiwa, 1938 утеряны (Ben-Dov, 1994: персональное сообщение S. Takagi). Оригинальные описания и рисунки этих видов не достаточны для их точной идентификации, однако все они вероятно принадлежат к широко понимаемому здесь роду *Atrococcus* (на что уже указывалось ранее: Данциг, 1998 и Kawai, 1980). *Trionymus arnicae*, судя по отсутствию просвечивающих пор на задних тазиках, расположению простых трубчатых желез на дорсальной поверхности тела и некоторым другим признакам, возможно конспецифичен *Atrococcus indigenus* f. *bejbienkoi* Kozár et Danzig, 1976.

*Trionymus plurostiolatus* Borchsenius, 1966 в связи с наличием у него многочисленных грибовидных желез мы переносим в род *Atrococcus* – *A. plurostiolatus*.

*Spilococcus corsicus* (Balachowsky, 1933), описанный изначально в роде *Pseudococcus*, был провизорно отнесен в род *Spilococcus* Козаром и Вальтером (Kozár & Walter, 1985). Изучив типовой материал этого вида, мы не обнаружили грибовидных желез и поэтому рассматриваем вид в роде *Trionymus* – *Trionymus corsicus* (Balachowsky, 1933).

*Spilococcus innermongolicus* Tang, 1992 мы переносим в род *Mirococcopsis* Borchsenius в связи с отсутствием у него нормально развитых церариев – *Mirococcopsis innermongolicus* (Tang, 1992).

Следующие виды были собраны в разные годы на декоративных интродуцированных растениях, завезенных из Америки или Южной Африки, то есть не относятся к фауне Палеарктики: *Spilococcus filicicola* (Newstead, 1898) (Англия, на *Trichomanes spicatum*), *Paracoccus leucadendri* Mazzeo et Franco, 2009 (Португалия, на *Leucadendron*), *Atrococcus mirzayansi* (Moghaddam, 2010) (Иран, на *Opuntia ficus-indica*), *Atrococcus rostellum* (Lobdell, 1930) (Южная Европа). Очень обычными вредителями закрытого грунта по всей Европе стали также *Atrococcus mamillariae* (Bouché, 1844) – на различных кактусах, *Atrococcus amaryllidis* (Bouché, 1837) и *Atrococcus brevicurvis* (McKenzie, 1960) – на декоративных растениях



разных семейств, кроме кактусов.

Род в принятом здесь объеме имеет всесветное распространение и нуждается в уточнении объема. К фауне Палеарктики после проведенной ревизии мы относим 27 видов. Многие виды являются полифагами, обитают на надземных и подземных частях различных двудольных трав, реже злаков или древесных растений. Иногда, перед началом откладки яиц, самки покидают свои основные кормовые растения (травы) и заползают на расположенные рядом деревья.

Многие виды отличаются друг от друга лишь числом тех или иных восковых желез и вероятно представляют собой морфологические вариации ранее описанных полиморфных видов. Некоторые виды отличаются от ближайших только наличием/отсутствием брюшного устья. Между тем частое внутривидовое варьирование этого признака известно для многих видов червецов (см. например г/р *Trionymus*, г/р *Mirococcus* и др.). Среди *Atrococcus* мы пока не располагаем примерами такого варьирования, за исключением лишь *A. nanae* (Schmutterer).

### Определительная таблица видов

- 1(2) На месте церариев вдоль всего края тела имеются длинные, иногда раздвоенные щетинки.....*A. furcatispinus* (Borchsenius)
- 2(1) Церарии представлены шипами.
- 3(56) Просвечивающие поры на голенях задних ног (если есть) мелкие, не склеротизованны.
- 4(51) Церариев 1-6 пар.
- 5(50) Трубчатые железы имеются на обеих сторонах тела или только на вентральной.
- 6(49) Трубчатые железы либо простые, либо с маленьким воротничком, закрывающим не более 1/3 длины протока.
- 7(42) Грибовидные железы расположены на обеих сторонах тела.
- 8(27) Трубчатые железы расположены на обеих сторонах тела.
- 9(18) Переднегрудная группа восковых желез имеется.
- 10(17) Дорсальные трубчатые железы имеются только по краю брюшка в более или менее компактных группах.
- 11(14) Брюшных устьиц нет.
- 12(13) Церариев 1 пара..... *A. luffi* (Newstead)
- 13(12) Церариев 3-6 пар.....*A. paludinus* (Green)
- 14(11) Брюшные устья имеются.

- 15(16) Брюшное устьеце одно.....*A. indigens* (Borchsenius)  
 16(15) Брюшных устьиц 2-5.....*A. plurostiolatus* (Borchsenius)  
 17(10) Дорсальные трубчатые железы образуют поперечные ряды на тергитах  
 брюшка или по всей спинной поверхности.....*A. achilleae* (Kiritschenko)  
 18(9) Переднегрудной группы желез нет.  
 19(26) Дорсальные трубчатые железы имеются только по краю брюшка.  
 20(21) На дорсальной поверхности простые трубчатые железы расположены вдоль

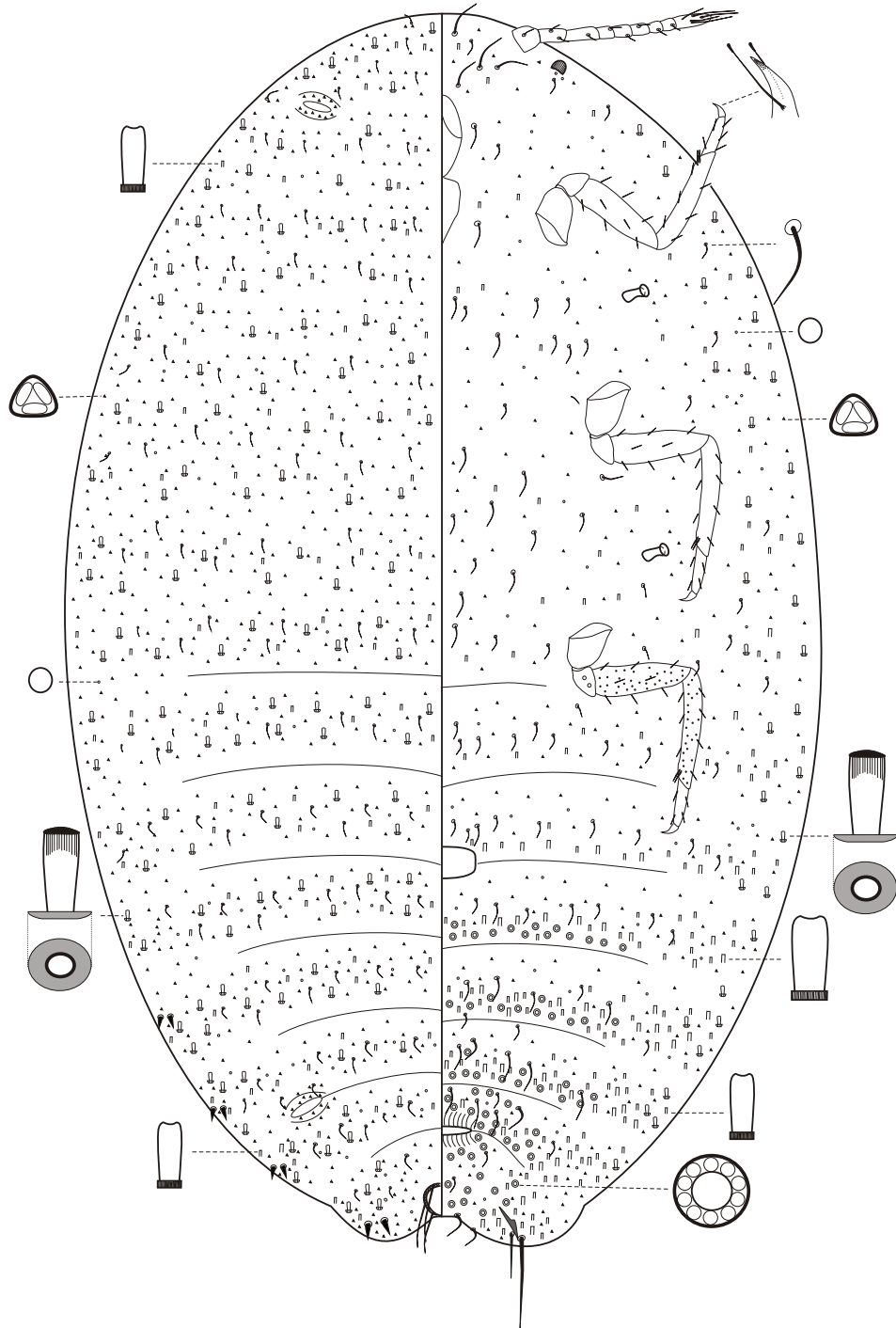


Рисунок 44. *Miconellicoccus hirsutus*, Крым.

- всего края брюшка..... *A. gouxi* Matile-Ferrero
- 21(20) На дорсальной поверхности простые трубчатые железы встречаются только по краю VII тергита брюшка.
- 22(23) На вентральной стороне тела грибовидные железы многочисленны и разбросаны повсеместно.....*A. vashlovanicus* (Danzig)
- 23(22) На вентральной поверхности тела грибовидные железы малочисленны и встречаются только вдоль края тела.
- 24(25) Задние голени с просвечивающими порами. Брюшное устье имеетя.....  
.....*A. halli* (McKenzie et Williams)
- 25(24) Пор на задних голенях нет. Брюшного устья нет.....*A. ater* Goux
- 26(19) Дорсальные трубчатые железы образуют поперечные ряды на тергитах груди и брюшка.....*A. elongatus* (Takahashi)
- 27(8) На дорсальной поверхности тела простых трубчатых желез нет.
- 28(31) Многоячеистые железы образуют полосу вдоль всего края вентральной поверхности тела.
- 29(30) Трубчатые железы расположены вдоль всего края вентральной поверхности тела.....*A. erianthi* (Kiritshenko)
- 30(29) Трубчатых железы единично встречаются по краю последних брюшных стернитов и/или в медиальной зоне этих стернитов...  
.....*A. jejuensis* (Kwon et al.)
- 31(28) Полосы многоячеистых желез по краю вентральной поверхности тела нет.
- 32(35) Переднегрудной группы восковых желез нет
- 33(34) Трубчатые железы двух размеров.....*A. nanae* (Schmutterer)
- 34(33) Трубчатые железы одного размера.....*A. flavidus* (Kanda)
- 35(32) Переднегрудная группа восковых желез имеется.
- 36(39) Брюшного устья нет.
- 37(38) Церариев 5-6 пар.  $C_{18}$  расположен на склеротизованной пластинке.....  
.....*A. mameti* Goux
- 38(37) Церариев 1 пара,  $C_{18}$ , без склеротизации.....*A. madraguensis* Goux
- 39(36) Брюшное устье имеетя.
- 40(41) Трубчатые железы одного размера.....*A. rostellum* (Lobdell)
- 41(40) Трубчатые железы двух размеров.....*A. multipori* (Kawai)
- 42(7) Грибовидные железы имеются только на дорсальной поверхности тела.
- 43(44) Трубчатые железы на дорсальной поверхности тела расположены по краю брюшка.....*A. herbaceus* (Danzig)

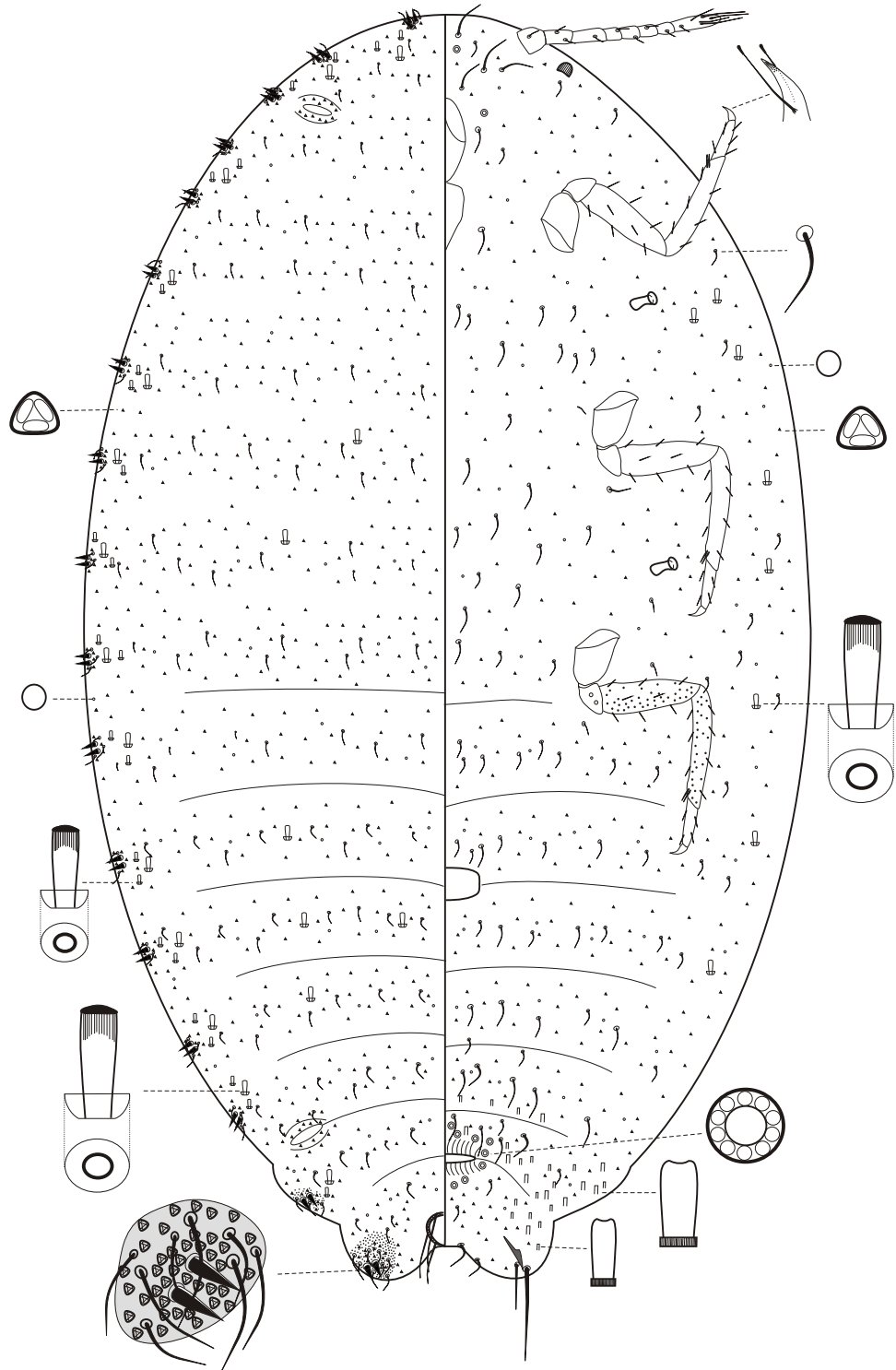


Рисунок 45. *Pseudococcus longispinus*, Россия (Москва, теплица).

44(43) Трубчатых желез на дорсальной поверхности брюшка нет.

45(46) Тазики задних ног без просвечивающих пор. Брюшное устьеца нет.  
Италия.....*A. salviae* (Tranfaglia)

46(45) Тазики задних ног с просвечивающими порами. Брюшное устьеце имеется.  
Китай, Корея, Дальний Восток России.

47(48) Вентральные трубчатые железы двух размеров. Усики 8-члениковые. На

- древесных растениях.....*A. pacificus* (Borchsenius)
- 48(47) Вентральные трубчатые железы одного размера. Усики 7-члениковые. В пазухах листьев злаков.....*A. calamagrostis* (Wu)
- 49(6) Трубчатые железы с глубоким воротничком, закрывающим более половины длины протока.....*A. jailaensis* (Kiritshenko)
- 50(5) Трубчатых желез (кроме грибовидных) нет.....  
.....*A. parietaricola* (Bodenheimer)
- 51(4) Церариев 14-16 пар.
- 52(55) Брюшное устье имеетя.
- 53(54) Трубчатые железы двух размеров. Просвечивающих пор на задних голенях нет. Центральная Азия.....*A. flavus* (Borchsenius)
- 54(53) Трубчатые железы одного размера. На задних голенях имеются многочисленные просвечивающие поры. Алжир.....*A. tuaregensis* (Balachowsky)
- 55(52) Брюшного устья нет.....*A. expressus* (Borchsenius)
- 56(3) Поры на задних голенях крупные, сильно склеротизованны. Церариев обычно 2 пары, но иногда (популяции в Египте, Иране, Саудовской Аравии) их число может доходить до 11-15 пар.....*A. alhagii* (Hall)

***Maconellicoccus* Ezzat, 1958 (Рис. 44)**

Ezzat, 1958: 380 (type species *Phenacoccus hirsutus* Green, 1908, by original designation). Williams, 1985: 190; 2004: 404. Williams & Watson, 1988: 100. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика; коготковые пальчики длиннее коготка, с булавовидной вершиной. Обе пары спинных устьиц нормально развиты. Анальный аппарат полноценный. Восковые железы представлены многоячеистыми, трехячеистыми, простыми порами, трубчатыми и грибовидными железами. Многоячеистые железы имеются только на вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы всегда многочисленны и равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Церариев 1-7 пар на задних сегментах брюшка.

**Замечания.** Род включает 8 видов, распространенных в тропических и субтропических регионах мира. В южной Палеарктике известен и сильно вредит лишь один, типовой вид, рассматриваемый ниже.

***Pseudococcus* Westwood, 1840 (Рис. 45)**

Westwood, 1840: 447 (type species *Dactylopius longispinus* Targioni Tozzetti, 1867, designated by International Commission on Zoological Nomenclature, Opinion 1247, 1983: 77). Borchsenius, 1949: 90. Ferris, 1950: 170; 1953: 418. Takahashi, 1958: 3. McKenzie, 1967: 288. Ter-Grigorian, 1973: 39. Tereznikova, 1975: 160. Tremblay et al., 1977: 113. Danzig, 1980: 109. Williams, 1985: 278; 2004: 667. Cox, 1987: 76. Williams & Watson, 1988: 1988. Williams & Granara de Willink, 1992: 423. Kosztarab, 1996: 176. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Trechocorys* Curtis, 1843: 444 (type species *Coccus adonidum* Linnaeus, 1767, by monotypy and original designation). Fernald, 1903: 96 (synonymy).

*Boisduvalia* Signoret, 1875: 338 (type species *Coccus laurinus* Boisduval, 1867, junior homonym of *Boisduvalia* in Diptera). Fernald, 1903: 96 (synonymy).

*Oudablis* Signoret, 1882: clvii (replacement name for *Boisduvalia* Signoret). Fernald, 1903: 96 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 8(редко 7)-члениковые. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика; коготковые пальчики длиннее коготка, с булавовидной вершиной. Обе пары спинных устьиц нормально развиты. Анальный аппарат полноценный. Восковые железы представлены многоячеистыми, трехячеистыми, простыми порами, трубчатыми и грибовидными железами. Многоячеистые железы имеются только на вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы всегда многочисленны и равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Церариев 12-17 пар; каждый церарий включает помимо 2-3 шипов еще и дополнительные щетинки; анальная пара церариев часто расположены на широких сильно склеротизированных пластинках.

**Замечания.** Род включает более 140 номинальных видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических регионах. Ряд видов-полифагов распространился вместе с кормовыми растениями всемирно, в том числе в теплицах умеренных широт. Ниже мы даем описания и рисунки лишь четырех видов, наиболее распространенных в теплицах Европы и в открытом грунте южных стран Палеарктического региона.

Идентификация ряда неадекватно описанных видов в настоящее время не представляется возможной без изучения типового материала. Так, *Pseudococcus aridorum* Lindinger, 1911 был описан с острова Тенерифе (Канары) как массовый вид на различных растениях, но с непригодными для идентификации описанием и рисунками. К сожалению, дальнейших переописаний этого вида не было, а о судьбе типового материала нам ничего не известно. С другой стороны, название этого вида, возможно, является младшим синонимом *Paracoccus burnerae* (Brain, 1915)

(см. Gavrilov-Zimin & Danzig, 2015).

*Pseudococcus laingi* Bodenheimer, 1953 из Турции, а также многочисленные сомнительные «виды», описанные Савеску (Šavescu, 1984, 1985) из Румынии, вероятно, не относятся к роду *Pseudococcus*, так как не имеют грибовидных желез. Однако точная идентификация по имеющимся описаниям невозможна.

### Определительная таблица видов

- 1(2) Грибовидные железы двух размеров. Многоячеистые железы имеются только вокруг вагинального отверстия. Самка не строит яйцевого мешка. Восковые нити на заднем конце брюшка длиннее тела.....*P. longispinus* (Targioni Tozzetti)
- 2(1) Грибовидные железы примерно одного размера. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на большинстве стернитов брюшка и иногда встречаются на груди. Самки откладывают яйца в восковой яйцевой мешок. Восковые нити на заднем конце брюшка не превышают 2/3 длины тела.
- 3(4) Тазики задних ног с просвечивающими порами.....*P. comstocki* (Kuwana)
- 4(3) Тазики задних ног без просвечивающих пор.
- 5(6) Возле каждого глаза и каждой грибовидной железы расположено по одной или несколько ассоциированных простых пор.....*P. viburni* (Signoret)
- 6(5) Ассоциированных простых пор возле глаз и возле грибовидных желез нет.....  
.....*P. calceolariae* (Maskell)

### 7.12 Группа рода (г/р) *Neotrionymus* Borchsenius, 1948

(номенклатурного и объемного соответствия в литературе нет)

К этой группе нами отнесены червецы, у которых трехячеистые железы полностью или частично заменены многоячеистыми при сохранении нормально развитой одной или нескольких последних пар церариев. Такие червецы демонстрируют несомненное сходство с г/р *Trionymus* Berg, 1899 (особенно с родом *Balanococcus* Williams, 1962) с одной стороны и с г/р *Metadenopus* Šulc, 1933 – с другой. С первой группой их сближает наличие четко выраженной последней пары церариев, сильное развитие просвечивающих пор на тазиках задних ног и прилегающем участке заднегруди, а также наличие более или менее выраженной краевой полосы многоячеистых желез. Последние два признака встречаются также и у некоторых представителей г/р *Metadenopus*, характеризующейся полным отсутствием трехячеистых желез и заменой их на многоячеистые (реже

пятыячеистые) железы. У видов г/р *Trionymus*, напротив, трехячеистые железы всегда многочисленны, но у некоторых видов наблюдается тенденция к неравномерному распределению их по поверхности тела (например, у *Balanococcus* spp., *Trionymus borchsenii* (Danzig) и *T. nartshukae* (Danzig)). Для подавляющего большинства видов всех трех групп характерны трубчатые железы с глубоким и широким воротничком, часто закрывающим большую часть трубчатого протока.

Кроме того, интересно отметить, что все изученные нами виды г/р *Neotrionymus* (и два вида *Metadenopus*) имеют брюшные устья со своеобразной двойной окантовкой, подобно таковой у *Ritsemia* Lichtenstein, 1879 и *Cucullococcus* Ferris, 1941 (см. г/р *Mirococcus* Borchsenius, 1947), которые также демонстрируют редукцию числа трехячеистых желез, но кажутся неродственными г/р *Neotrionymus* по остальным признакам.

Из трех родов, включаемых нами в г/р *Neotrionymus*, монотипный *Miscanthicoccus* Takahashi, 1957 характеризуется необычными, колоколовидной формы дыхальцами, сходными с таковыми у *Metadenopus festucae* Šulc, 1933, а также своеобразными шагреневыми участками кутикулы на обеих сторонах тела. У третьего, малоизвестного рода *Neoripersia* Kanda, 1943 такие же шагреневые участки имеются (по крайней мере, у типового вида) только на вентральной стороне тела. К сожалению, о признаках *Neoripersia* мы судим лишь по работе Бедслей (Beardsley, 1966), так как оригинальным описанием и какими-либо материалами мы не располагали (см. комментарии в Приложении 2).

### Определительная таблица родов

- 1(4) На теле имеются многочисленные шагреневые участки кутикулы.  
 2(3) Дыхальца колоколообразной формы.....*Miscanthicoccus* Takahashi  
 3(2) Дыхальца обычной для большинства псевдококцид формы, с дисковидной перитремой.....*Neoripersia* Kanda  
 4(1) Шагреневых участков кутикулы нет.....*Neotrionymus* Borchsenius

#### *Miscanthicoccus* Takahashi, 1958

Takahashi, 1958: 6 (type species *Miscanthicoccus miscanthi* Takahashi, 1928, by original designation and monotypy). Borchsenius, 1960: 929. Danzig, 1980: 191; 1998: 158. Tang, 1992: 140. Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.



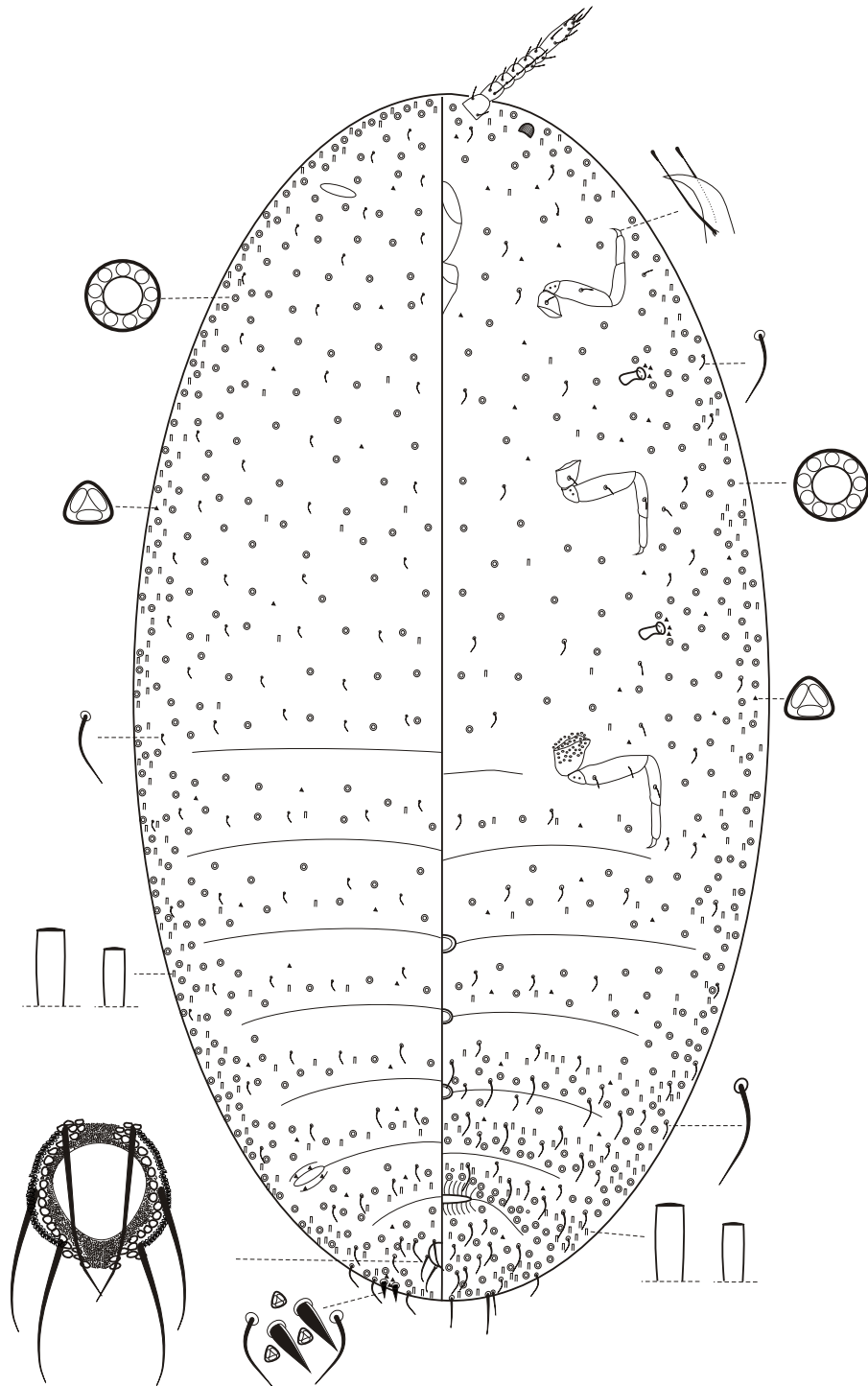


Рисунок 46. *Neotrionymus monstrosus*, Россия (Волгоградская обл.)

**Диагноз.** Самка. Тазики задних ног расширены, с многочисленными просвечивающими порами; коготок без зубчика. Дыхальца необычной колоколовидной формы (см. рисунок), сходной с таковой у *Metadenopus festucae* Šulc, 1933. Анальный аппарат полноценный. Имеется только задняя пара спинных устьиц. Многоячейстые железы беспорядочно разбросаны по обеим сторонам тела. Трехячейстых желез нет. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим более

половины длины протока. Церариев 1-2 пары, на последних сегментах брюшка; каждый с 2 толстыми шипами. На обеих сторонах тела располагаются участки шагреневого кожи (см. рисунок).

Монотипный род.

***Neoripersia* Kanda, 1943**

Kanda, 1943: 49 (*Ripersia ogasawarensis* Kuwana, 1909, by original designation). Beardsley, 1966: 418. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-7-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц нет. Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трехячеистые железы имеются только в составе церариев или полностью отсутствуют. Трубочатые железы с воротничком, многочисленны на обеих сторонах тела. Церарии имеются только на последних сегментах брюшка. Тело с обеих сторон покрыто волосковидными щетинками.

**Замечания.** Такахаши (Takahashi, 1958) установил, что исходное обозначение типового вида рода *Neoripersia* было основано на неправильном определении *Ripersia japonica* Kuwana, 1907. Эту же точку зрения впоследствии поддержал Бедслей (Beardsley, 1966). Однако согласно действовавшему в то время 2-му изданию Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры (МКЗН, статья 70а) для разрешения вопроса о типовом виде необходимо было обращаться в комиссию по зоологической номенклатуре, что не было сделано, насколько нам известно. Таким образом, вопрос остается открытым до настоящего времени. Мы, исходя из норм нынешнего 4-го издания МКЗН (статья 70.3), фиксируем в качестве типового вида рода *Neoripersia* исходно обозначенный тип, то есть *Ripersia ogasawarensis* Kuwana, 1909, поскольку для этого вида (единственного из трех, включаемых ныне в состав рода) имеется адекватное современное описание и рисунок (в статье: Beardsley, 1966).

Помимо двух упомянутых видов, к роду *Neoripersia* относится также описанный из Тайваня *N. miscanthicola* (Takahashi, 1937). Для этого вида, как и для *N. japonica*, современные описания и рисунки отсутствуют и мы не обсуждаем эти виды в дальнейшем.

***Neotrionymus* Borchsenius, 1948 (Рис. 46)**

Borchsenius, 1948: 581 (type species *Neotrionymus monstatus* Borchsenius, 1948, by original

designation); 1949: 182. Ter-Grigorian, 1973: 75. Danzig, 1980: 189; 1998: 156. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики и ноги в сравнении с телом очень малы. Тазики задних ног часто значительно крупнее остальных, с большим числом просвечивающих пор, переходящих на заднегрудь; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный или с уменьшенным числом пор и микрошипиков, с 6 длинными щетинками. Задние спинные устья всегда имеются, но слабо развиты, передние – часто отсутствуют. Многоячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Число трехъячеистых желез сильно уменьшено; у типового вида они встречаются на поверхности кутикулы с обеих сторон тела, у прочих видов – только в церариях, возле дыхалец и спинных устьиц или отсутствуют полностью (*N. guandunensis* (Borchsenius)). У типового вида и у *N. kerzhneri* Danzig трубчатые железы только простого типа; у остальных видов – только с воротничком. Церариев 1-3 пары, каждый с 2 конусовидными шипами, несколькими волосками и несколькими железами или вовсе без желез.

**Замечания.** *Neotrionymus borchsenii* (Danzig, 1983) имеет многочисленные трехъячеистые железы и незначительное количество многоячеистых желез на дорсальной стороне тела. В этой связи мы переносим этот вид в род *Trionymus* – *Trionymus borchsenii* (Danzig, 1983), *Neotrionymus caudatus* (Borchsenius, 1958), в связи с отсутствием у него церариев, мы переносим в род *Metadenopus* Šulc, 1933 – *Metadenopus caudatus* (Borchsenius, 1958). Описанный из Италии *N. monstator periolanus* Goux (1953) представляет собой самостоятельный вид, относящийся к роду *Trionymus* – *T. periolanus* Goux, 1953 (см. соответствующую главу). С другой стороны, недавно Williams (2004) перенес *Neotrionymus cynodontis* (Kiritschenko, 1932) в род *Trionymus*, лишь с той аргументацией, что этот вид имеет 2 устья, а типовой вид рода *Neotrionymus* – 3 устья. Подобные действия представляются нам неоправданными, так как число устьиц варьирует во всех более или менее крупных родах червецов и часто даже и внутри одного вида, и наоборот, игнорирование такого стабильного признака как распределение (и редукция в числе) трехъячеистых желез полностью разрушает диагнозы обоих рассматриваемых родов.

Таким образом, в роде *Neotrionymus* остается 7 южно-палеарктических видов, указанных ниже в определительной таблице. Вероятно, в будущем в этот род будут перенесены также и некоторые другие виды внепалеарктической, особенно ориентальной фауны.

### Определительная таблица видов

- 1(6) Трубочатые железы простые.
- 2(5) Единичные трехячеистые железы встречаются по всему телу.
- 3(4) Брюшных устьиц три-четыре. Усики 7-члениковые.....*N. monstatus* Borchsenius
- 4(3) Брюшных устьиц 2. Усики 6-члениковые.....*N. imperatae* (Hall)
- 5(2) Трехячеистые железы имеются только в церариях.....*N. kerzhneri* Danzig
- 6(1) Трубочатые железы с глубоким воротничком.
- 7(12) Трехячеистые железы имеются хотя бы в церариях и возле дыхалец.
- 8(11) Брюшное устьеце одно.
- 9(10) Многоячеистые и трубчатые железы многочисленны, встречаются на всей поверхности тела.....*N. yunnanensis* (Borchsenius)
- 10(9) Многоячеистые железы малочисленны; трубчатые железы единично встречаются лишь по краю тела и на двух последних сегментах брюшка.....  
.....*N. swetlanae* Bazarov
- 11(8) Брюшных устьиц 2.....*N. cynodontis* (Kiritschenko)
- 12(7) Трехячеистых желез нет.....*N. guandunensis* (Borchsenius)

#### 7.13 Группа рода (г/р) *Metadenopus* Šulc, 1933

(номенклатурного и объемного соответствия в литературе нет)

Мучнистые червецы, отнесенные к этой группе, полностью лишены церариев и трехячеистых желез. По этим признакам группа занимает промежуточное положение между г/р *Neotrionymus* Borchsenius, 1948 и г/р *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948.

Среди 5 рассматриваемых ниже родов два, *Metadenopus* Šulc и *Paratrionymus* Borchsenius, демонстрируют замену трехячеистых желез многоячеистыми при отсутствии пятиячеистых. Два других рода, *Rhodania* Goux и монотипный *Archanginella* Danzig et Gavrilov-Zimin, лишены многоячеистых желез также, как и трехячеистых, но имеют многочисленные пятиячеистые железы на обеих сторонах тела. Пятый род, монотипный *Kalaginella* Danzig et Gavrilov-Zimin, из всех дисковидных желез сохранил лишь пятиячеистые, которые при этом по размеру соответствуют многоячеистым. Кроме того, дисковидные железы особой сложной структуры демонстрирует *Rhodania aeluropi* Williams et Moghaddam, стоящий по этому признаку и некоторым другим особняком от всех видов своего рода и вообще

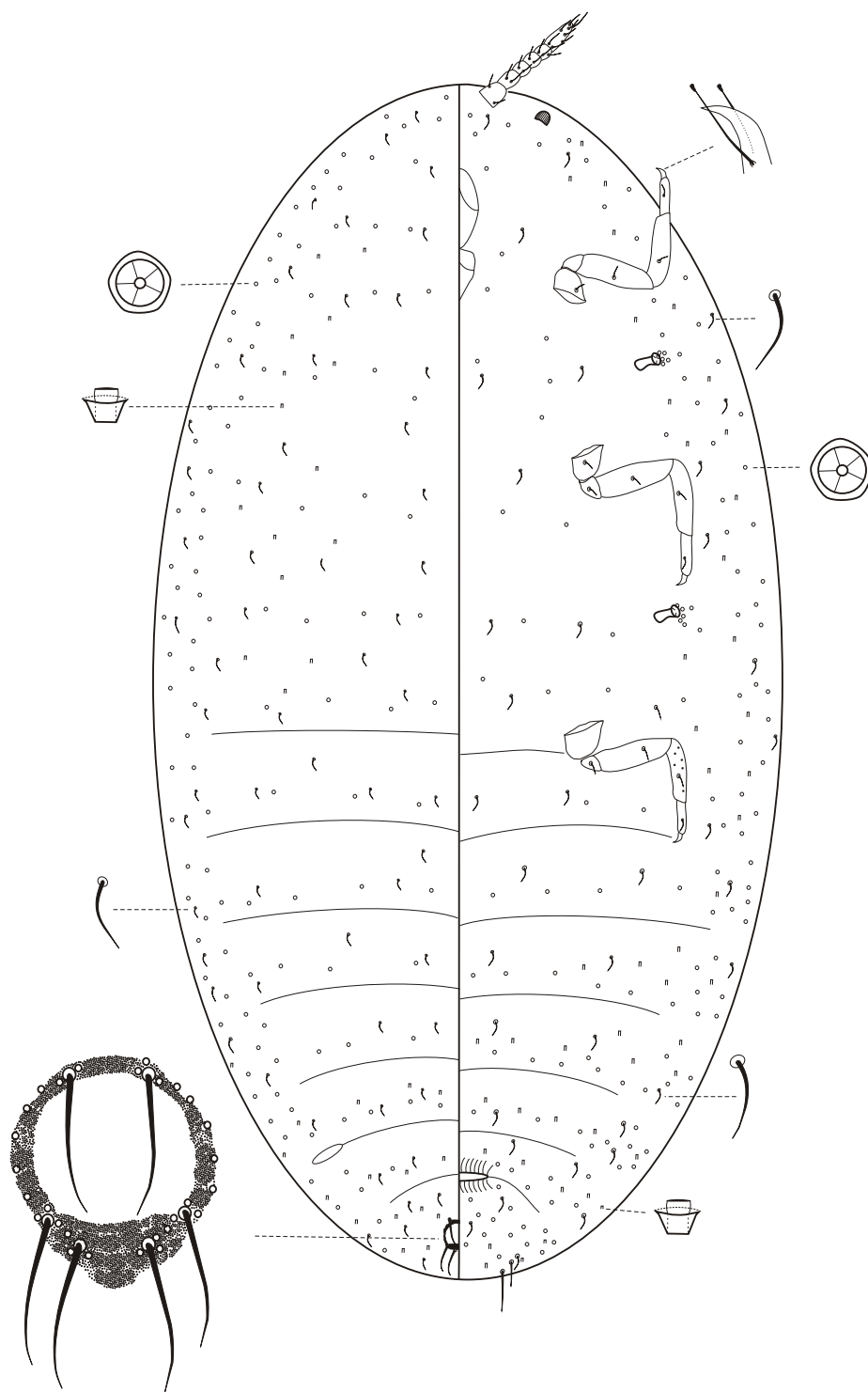


Рисунок 47. *Archanginella kuzylkumica*, ГОЛОТИП.

г/р *Metadenopus*.

При описании и переописании рода *Paratrionymus* Борхсениус (1948, 1949) ошибочно указал на наличие 3-ячеистых желез и церариев. Это неправильно описание, вероятно, послужило причиной выделения Матесовой (1966) нового рода *Metadenopsis*, который она даже не сравнивала с *Paratrionymus*, не считая эти рода близкими. Изучение нами типового материала типового вида *Paratrionymus* (*Ripersia halocharis*), показало, что он идентичен типовому виду рода *Metadenopsis*

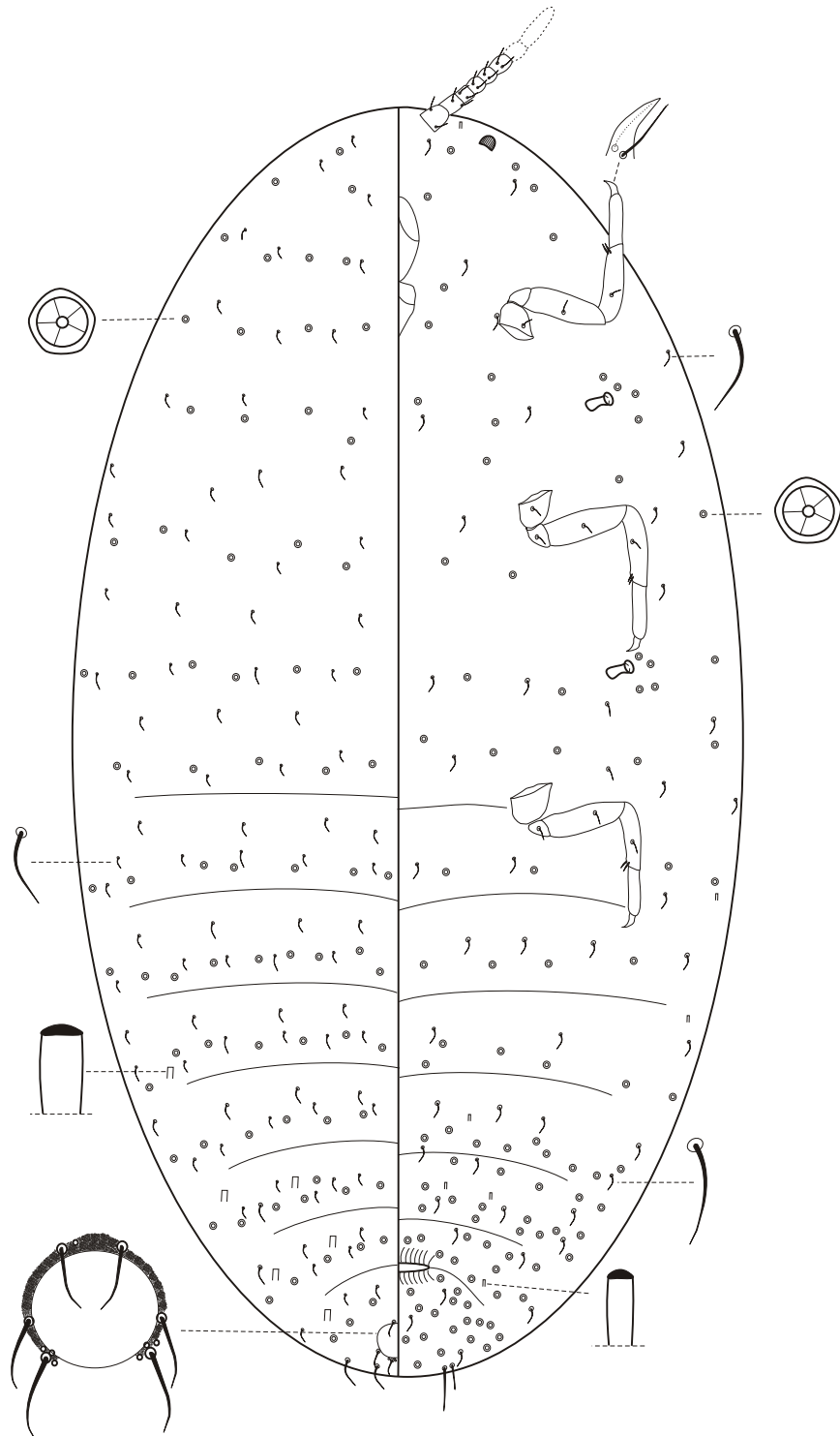


Рисунок 48. *Kalaginella intermedia*, голотип.

(*M. halogetonis*), за исключением лишь отсутствующих трубчатых желез. Однако и у *Metadenopsis halogetonis* Matesova, 1966 эти железы крайне малочисленны и число их колеблется индивидуально и между популяциями, а у второго вида, описанного Матесовой (1974), *Metadenopsis ceratocarpi*, трубчатые железы полностью отсутствуют во всех сборах. В связи с вариацией этого признака у рассматриваемых видов и отсутствием каких-либо иных отличий мы считаем *M. halogetonis* младшим синонимом *Ripersia halocharis*, а *Metadenopsis ceratocarpi* продолжаем считать

самостоятельным видом в виду полного отсутствия у него шипов на теле и пор на задних голенях. Оба этих вида очень близки экологически – живут на корнях растений семейства Chenopodiaceae на солончаках в пустынях Центральной Азии.

Американский род *Misericoccus* Ferris, 1953 отсутствует в фауне Палеарктики. Типовой вид этого рода, *Ripersia arenaria* Doane et Steinweden, 1927 характеризуется следующими признаками: 6-члениковые усики, коготок без зубчика, упрощенный анальный аппарат с укороченными щетинками, многоячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела, трехячеистые железы полностью отсутствуют, простые трубчатые железы малочисленны, на месте последней пары церариев и на последних тергитах брюшка имеются редкие шипы. Такие признаки в целом соответствуют диагнозу более старого, палеарктического рода *Paratrionymus* Borchsenius, 1948, который вероятно следует считать **старшим** синонимом по отношению к *Misericoccus*. Все остальные виды, отнесенные в *Misericoccus* позднее разными авторами не имеют отношения ни к *Misericoccus*, ни к *Paratrionymus* и должны быть распределены по другим родам. Так, *Ripersia salsolae* Vaussiere, 1933 и *Ripersia sphaerica* (Balachowsky, 1930) были отнесены в род *Misericoccus* Козаром и Вальтером (Kozár & Walter, 1985) без какой либо аргументации и ошибочно. После изучения типового материала этих видов мы включаем их в состав рода *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948 (см. соответствующую главу в Приложении 2).

*Ripersia imperatae* Hall, 1923 был ошибочно перенесен в род *Misericoccus* Эззатом (Ezzat, 1961). Судя по оригинальному описанию и рисункам, а также по переописанию и рисунку самого Эззата, этот вид относится к роду *Neotrionymus* Borchsenius, 1948, причем возможно конспецифичен типовому виду этого рода, *Neotrionymus monstata* Borchsenius, 1948. Мы, однако, избегаем формальной синонимизации в связи с отсутствием у нас материала по *Ripersia imperatae*.

Описанный из Алжира, *Ripersia tumida* Newstead, 1897 был отнесен в род *Misericoccus* Козаром и Вальтером (Kozár & Walter, 1985) без какой либо аргументации. Оригинальное описание не позволяет даже приблизительно понять о каком виде, из какого рода или даже подсемейства идет речь. За отсутствием у нас типового материала мы избегаем суждений о таксономическом положении этого вида.

Южно-Африканский вид *Pseudococcus mallyi* Brain, 1915, судя по его описанию и рисунку был перенесен De Lotto (1967) в род *Misericoccus* ошибочно, так как этот вид имеет 4 пары церариев, зубчик на коготке, полноценный анальный аппарат и трехячеистые железы возле дыхалец. Второй Южно-Африканский вид,

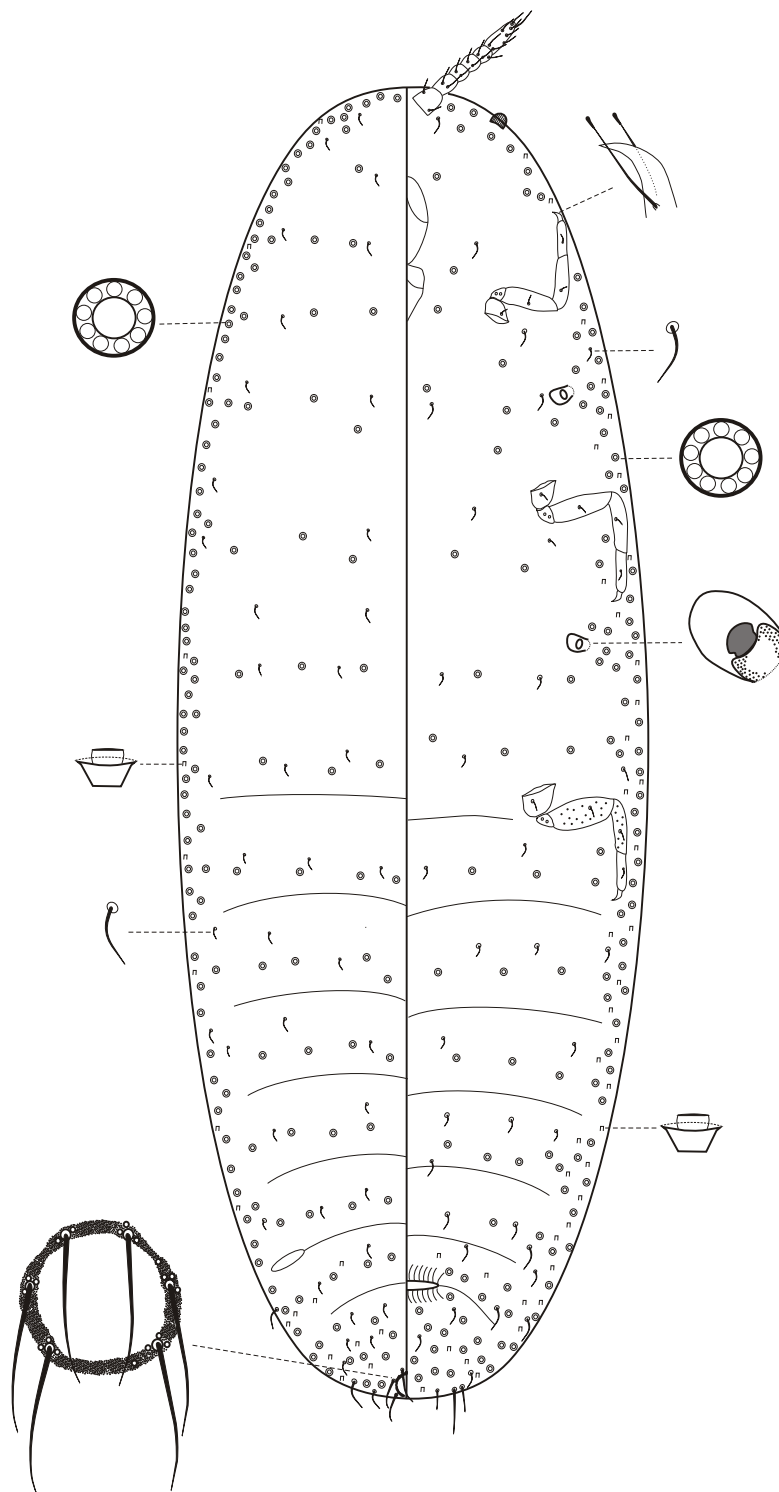


Рисунок 49. *Metadenopus festucae*, Грузия.

*Misericoccus inops* De Lotto, 1969 также характеризуется зубчиком на коготке. Нахождение правильного родового положения этих видов требует ревизии Африканской фауны мучнистых червецов.

#### Определительная таблица родов

1(4) Многоячеистые железы имеются, пятиячеистые отсутствуют.



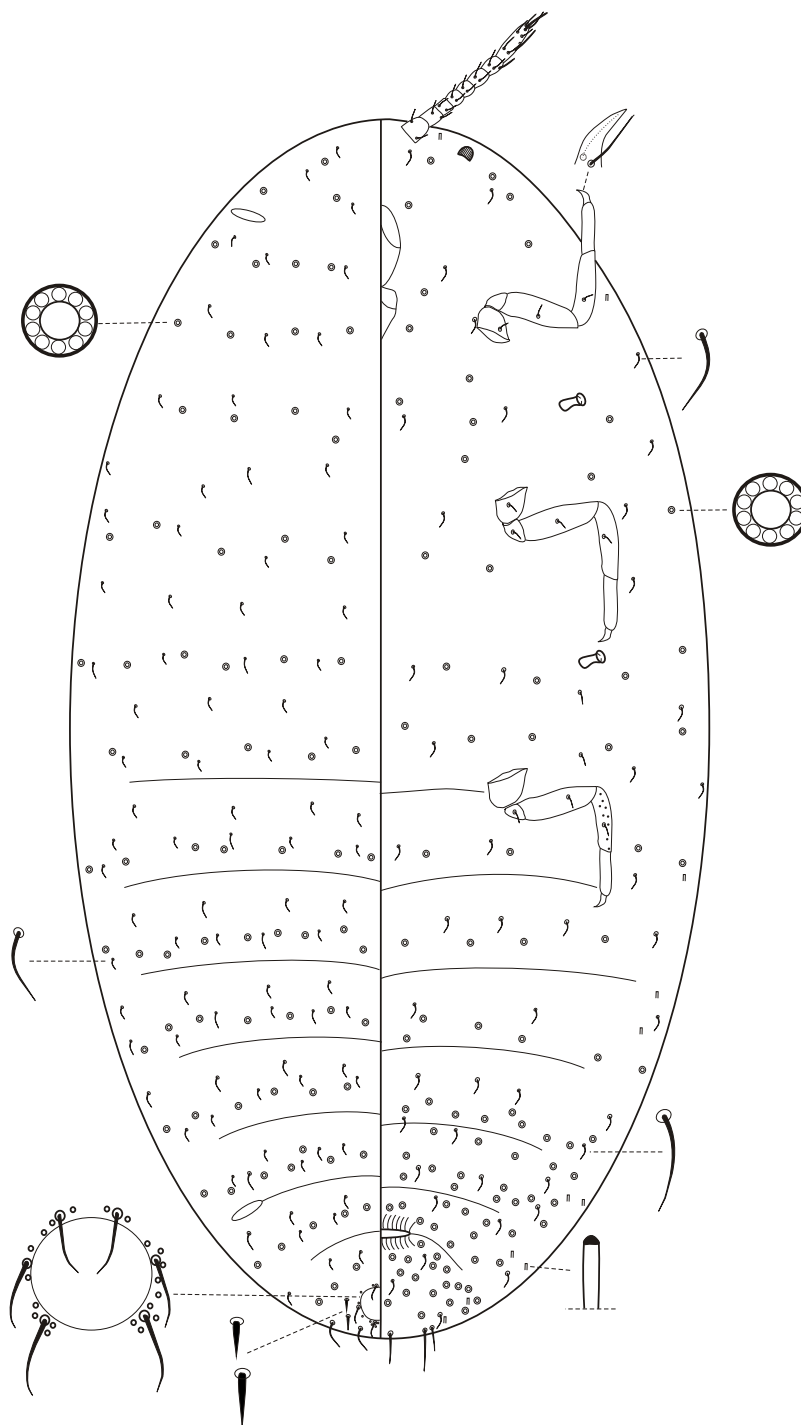


Рисунок 50. *Paratrionymus halocharis* (паратип *Metadenopsis halogetonis*).

- 2(3) Трубочатые железы простые или отсутствуют.....*Paratrionymus* Borchsenius  
 3(2) Трубочатые железы с глубоким воротничком..... *Metadenopus* Šulc  
 4(1) Многоячейстые железы отсутствуют; пятиячейстые железы имеются.  
 5(6) Анальное кольцо очень широкое и сильно склеротизованное....*Rhodania* Goux  
 6(5) Анальное кольцо тонкое, слабо склеротизованное.  
 7(8) Трубочатые железы простые. Пятиячейстые железы крупные, соответствуют по размеру обычным многоячейстым железам мучнистых

червецов.....*Kalaginella* D. et G.-Z.  
 8(7) Трубчатые железы с глубоким и широким воротничком, закрывающим почти весь трубчатый проток. Пятые железы мелкие, соответствуют по размеру обычным пятые железам мучнистых червецов.....*Archanginella* D. et G.-Z.

***Archanginella*** Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013 (Рис. 47)

Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 563 (type species *Archanginella kyzylkumica* Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат упрощенный; состоит из склеротизованного кольца с небольшим числом пор и 6 укороченных щетинок; две задние пары щетинок анального кольца сближены друг с другом. Спинных устьиц одна пара (задняя). Многоячеистых и трехячеистых желез нет. Пятые железы многочисленны; они такого же размера, как и пятые железы у различных родов подсемейства *Phenacossinae* и по диаметру примерно равны длине имеющихся трубчатых желез. Трубчатые железы мелкие, с глубоким воротничком. Церарии, шипы и шипики отсутствуют. На обеих сторонах тела расположены редкие, короткие волосковидные щетинки.

Монотипный род.

***Kalaginella*** Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013 (Рис. 48)

Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 558 (type species *Kalaginella intermedia* Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика; коготковые пальчики с заостренной вершиной. Анальный аппарат упрощенный, лишь с несколькими порами на слабо склеротизированном анальном кольце и 6 короткими щетинками. Спинных и брюшных устьиц нет. Дисковидные железы одного типа – пятые; они крупные, сходны по размеру с многоячеистыми железами других псевдококцид. Трубчатые железы простые. Церариев, шипов и шипиков нет. На обеих сторонах тела расположены волосковидные щетинки.

Монотипный род.

***Metadenopus*** Šulc, 1933 (Рис. 49)

Šulc, 1933: 1 (type species *Metadenopus festucae* Šulc, 1933, by original designation and monotypy). Tereznikova, 1975: 193. Kosztarab & Kozár, 1988: 108. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 560. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

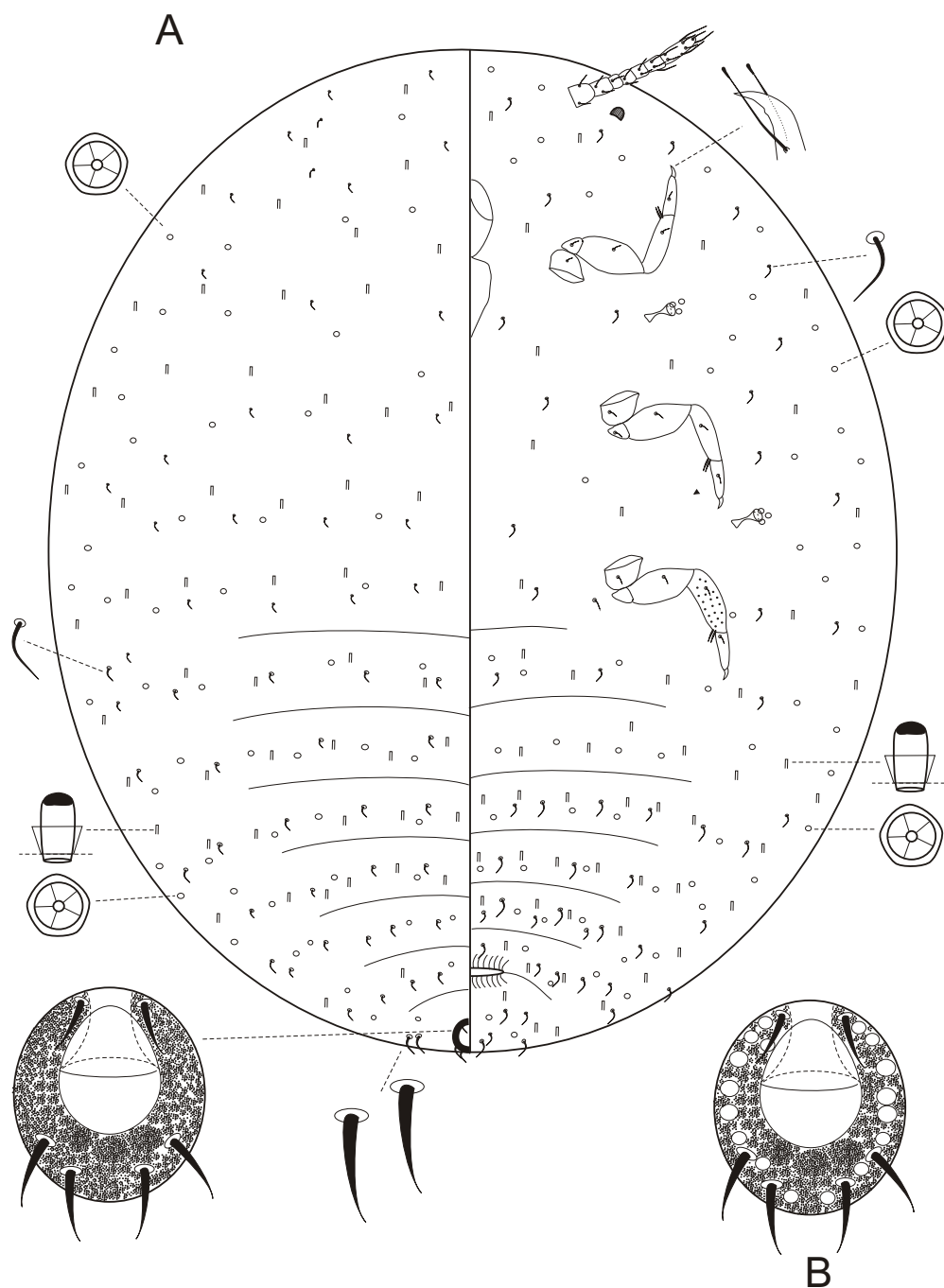


Рисунок 51. *Rhodania porifera*, А - самка с Северного Кавказа (Теберда); В - анальный аппарат самки из Армении.

**Диагноз.** Самка. Ноги с укороченными члениками; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Имеются только задние спинные устья. Дисковидные железы одного типа, многоячеистые. Трубочатые железы очень мелкие (их длина меньше диаметра многоячеистой железы), с воротничком. Церариев, шипов и шипиков нет. На обеих сторонах тела расположены щетинки.

**Замечания.** Род включает три вида, все палеарктические. Китайский эндемик, *Metadenopus caudatus* (Borchsenius, 1958), был изначально описан в роде

*Pseudantonina* Green, 1922 и затем дважды переносился в разные рода. В настоящее время, по завершении ревизии всех палеарктических червецов, мы считаем, что данный вид полностью соответствует диагнозу рода *Metadenopus* и только ему.

*Ripersia ankarana* Bodenheimer, 1953 был помещен (Kozár, Walter, 1985) в род *Metadenopus* ошибочно, так как согласно переописанию Бен-Дова (Ben-Dov, 1991), имеет зубчик на коготке, многочисленные трехячеистые железы и простые трубчатые железы. Мы считаем, что этот вид относится к роду *Mirococcus* Borchsenius, 1947.

### Определительная таблица видов

- 1(2) Задние бедра расширены, с просвечивающими порами. Воротничок трубчатой железы шире длины ее протока. Брюшных устьиц нет.....  
 .....*M. festucae* Šulc
- 2(1) Задние бедра такого же размера, как передние и средние, без просвечивающих пор. Ширина воротничка трубчатой железы значительно меньше длины протока. Брюшные устьяца имеются.
- 3(4) Многоячеистые железы и группы трубчатых желез образуют широкую, хорошо заметную полосу вдоль всего края тела. Просвечивающие поры образуют на заднегруди, вокруг задних тазиков хорошо заметные участки «шагреновой» кутикулы.....*M. caudatus* (Borchsenius)
- 4(3) Многоячеистые и трубчатые железы относительно равномерно распределены по всей поверхности тела. Просвечивающие поры задних тазиков не выходят на поверхность кутикулы заднегруди.....*M. connectens* Bazarov

### *Paratrionymus* Borchsenius, 1948 (Рис. 50)

Borchsenius, 1948: 582 (type species *Ripersia halocharis* Kiritschenko, 1932, by original designation and monotypy); 1949: 165. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Metadenopsis* Matesova, 1966: 98 (type species *Metadenopsis halogetonis* Matesova, 1966, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 556. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика; коготковые пальчики с заостренной вершиной. Анальный аппарат упрощенный, с несколькими простыми порами и 6 короткими щетинками. Имеются две пары спинных устьиц. Многоячеистые железы имеются. Трехячеистые железы отсутствуют. Трубчатые железы имеются в небольшом количестве или отсутствуют. Церариев нет. Шипов и шипиков нет или они единичны. На обеих сторонах тела расположены волосковидные щетинки.

Личиночные стадии (особенно первого возраста) имеют трехячеистые железы и многочисленные шипы на дорсальной поверхности тела, постепенно утрачивая эти признаки при последующих линьках (Матесова, 1966, 1974), тогда как редуцированный анальный аппарат наблюдается на всех стадиях постэмбрионального развития самки. Имеющиеся у типового вида немногочисленные трубчатые железы появляются, начиная со второго личиночного возраста (Матесова, 1966).

### Определительная таблица видов

- 1(2) У взрослых самок имеются единичные шипы на последних сегментах брюшка и просвечивающие поры на задних голеньях. Личинка первого возраста с многочисленными 4-ячеистыми железами...  
 .....*P. halocharis* (Kiritshenko)
- 2(1) Шипов на теле и просвечивающих пор на голеньях нет. Личинка первого возраста с многочисленными 3-ячеистыми железами.....*P. ceratocarpi* (Matesova)

#### *Rhodania* Goux, 1935 (Рис. 51)

*Rhodania* Goux, 1935: 291 (type species *Rhodania porifera* Goux, 1934, by original designation); 1936: 39. Borchsenius, 1949: 187. Tereznikova, 1975: 254. Ter-Grigorian, 1973: 113. Kosztarab & Kozár, 1988: 146. Gavrilov-Zimin, 2011: 40. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело яйцевидное или широкоовальное. Усики 6-7-члениковые. Ноги нормально развиты; коготок обычно без зубчика (за исключением отдельных популяций *Rh. porifera*). Спинные устья отсутствуют. Анальный аппарат упрощенный; анальное кольцо широкое, сильно склеротизованое, без пор и микрошипики или с небольшим числом пор, с 6 укороченными щетинками. Многоячеистые и трехячеистые железы отсутствуют. Пяти-шестиячеистые железы имеются. Трубчатые железы одного типа, с коротким протоком, погруженным в глубокий воротничок. Церарии, шипы и шипики отсутствуют. Тонкие волосковидные щетинки имеются на обеих сторонах тела.

**Замечания.** Род имеет палеарктическое распространение и включает 4 вида: *Rh. aeluropi* Williams et Moghaddam, 2007, *Rh. flava* Goux, 1936, *Rh. occulta* Schmutterer, 1952 и *Rh. porifera* Goux, 1934.

Недавно описанный из Ирана *Rh. aeluropi* существенно отличается от всех остальных видов несколькими признаками, из которых, по нашему мнению,

наиболее важными являются нетипичное для *Rhodania* тонкое редуцированное анальное кольцо и заостренные коготковые пальчики, в отличие от таковых с закругленной и расширенной вершиной у прочих видов рода. Этот признак обычно стабилен внутри родов и даже групп близких родов кокцид. Указанные особенности *Rh. aeluropi* вероятно свидетельствуют о неродственности *Rh. aeluropi* остальным видам рода.

*Ripersia hypogea* Leonardi, 1920 был перенесен в род *Rhodania* Козаром и Вальтером (Kozár & Walter, 1985) без аргументации. Однако этот вид явно к *Rhodania* не имеет никакого отношения, ибо Леонарди (Leonardi, 1920) изобразил у описанного им вида шипы  $C_{18}$ , которые всегда отсутствуют у *Rhodania* spp.; более того, анальное кольцо на рисунке Леонарди существенно отличается от такового у *Rhodania* spp. Ввиду неполноты оригинального описания вида мы рассматриваем его как *Incertae sedis*.

### Определительная таблица видов

- 1(2) У взрослых самок имеются единичные шипы на последних сегментах брюшка и просвечивающие поры на задних голенях. Личинка первого возраста с многочисленными 4-ячеистыми железами...  
 .....*P. halocharis* (Kiritshenko)
- 2(1) Шипов на теле и просвечивающих пор на голенях нет. Личинка первого возраста с многочисленными 3-ячеистыми железами.....*P. ceratocarpi* (Matesova)

### 7.14 Группа рода (г/р) *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948

(номенклатурно соответствует трибе *Mirococcopsidini* Tang, 1992;  
 объемного соответствия нет)

К эту обширную группу нами отнесены 11 палеарктических родов червецов, обладающих трехячеистыми железами, но лишенных церариев, шипов и шипиков и демонстрирующих различные варианты специализации анального аппарата. Большинство этих родов монотипные или олиготипные и лишь род *Mirococcopsis* включает в себя многочисленные и, возможно, неблизкородственные виды. В мировой фауне к этой же группе должны быть отнесены неарктические рода *Cryptoripersia* Cockerell, 1899 и *Humococcus* Ferris, 1953, причем оба этих рода не имеют каких либо четких отличий от *Mirococcopsis*.

*Ripersia salsolae* Vayssiere, 1933 и *M. sphaerica* Balachowsky, 1930, описанные из

Северной Африки были ошибочно и без каких либо объяснений помещены (Kozár & Walter, 1985) в американский род *Misericoccus* Ferris, 1953, типовой вид которого не имеет трехячеистых желез; оба африканских вида рассматриваются нами здесь в роде *Mirococcopsis* (см. ниже). Подробнее о типовом виде рода *Misericoccus* Ferris, 1953 см. в к г/р *Metadenopus* Šulc, 1933.

Монотипный род *Eumirococcus* был выделен Тер-Григорян (1964) в связи с наличием «5-ячеистых желез» у *Eumirococcus borchsenii* Ter-Grigorian, 1964. Изучение лектотипа этого вида показало, что упомянутые «5-ячеистые железы» представляют собой простые дисковидные поры, обычные для видов рода *Mirococcopsis* и других мучнистых червецов (Gavrilov, 2007a).

Судя по диагнозу и рисункам, китайский эндемичный род *Tibetococcus* Tang, 1992 ничем не отличается от *Mirococcopsis*. Более того, типовой вид этого рода *T. dingriensis*, а также *T. triticola* (Tang, 1987) и *T. nyalamiensis* (Tang, 1987) рассматриваются нами (см. ниже) как единый подвид описанного ранее *Mirococcopsis teberdae* (Danzig, 1985). Какое-либо сравнение этих двух родов в работе Танга (Tang, 1992) отсутствует.

Род *Pseudantonina* Green, 1922 в палеарктической фауне не представлен. Описанный Борхсениусом из Китая *Pseudantonina magnotubulata* Borchsenius, 1960 очевидно не родственен типовому виду, на что ранее уже указывал Вильямс (Williams, 2004). Этот вид рассматривается нами в роде *Mirococcopsis* Borchsenius.

Судя по оригинальному описанию и рисункам Гомец-Менора (Gómez-Menor Ortega, 1956) малоизвестный монотипный испанский род *Gomezmenoricoccus* характеризуется наличием своеобразных трубчатых желез с широким плоским кольцом вокруг отверстия протока. Из всех червецов Палеарктической (вероятно и мировой) фауны такие железы имеют только представители рода *Nudicauda* Gavrilov, 2006, обитающие в пустынях и полупустынях Средней Азии. Однако *Gomezmenoricoccus* имеет пятиячеистые железы (отсутствующие у *Nudicauda*) и обладает анальной трубкой и очень широким, сильно склеротизованным анальным кольцом, сходным с таковым у *Rhodania porifera* Goux, тогда как анальное кольцо у видов *Nudicauda* – тонкое, редуцированное, а анальной трубки нет вовсе. Кроме того, анальное кольцо *Gomezmenoricoccus* несет 8 щетинок, а не 6, как у большинства мучнистых червецов, включая *Nudicauda*.

Мы не рассматриваем род *Eurycoccus* Ferris, 1950 в палеарктической фауне, так как не видим принципиальных отличий между этим родом и *Trionymus* Berg, 1899, на что ранее уже указывал Вильямс (Williams, 2004). С другой стороны

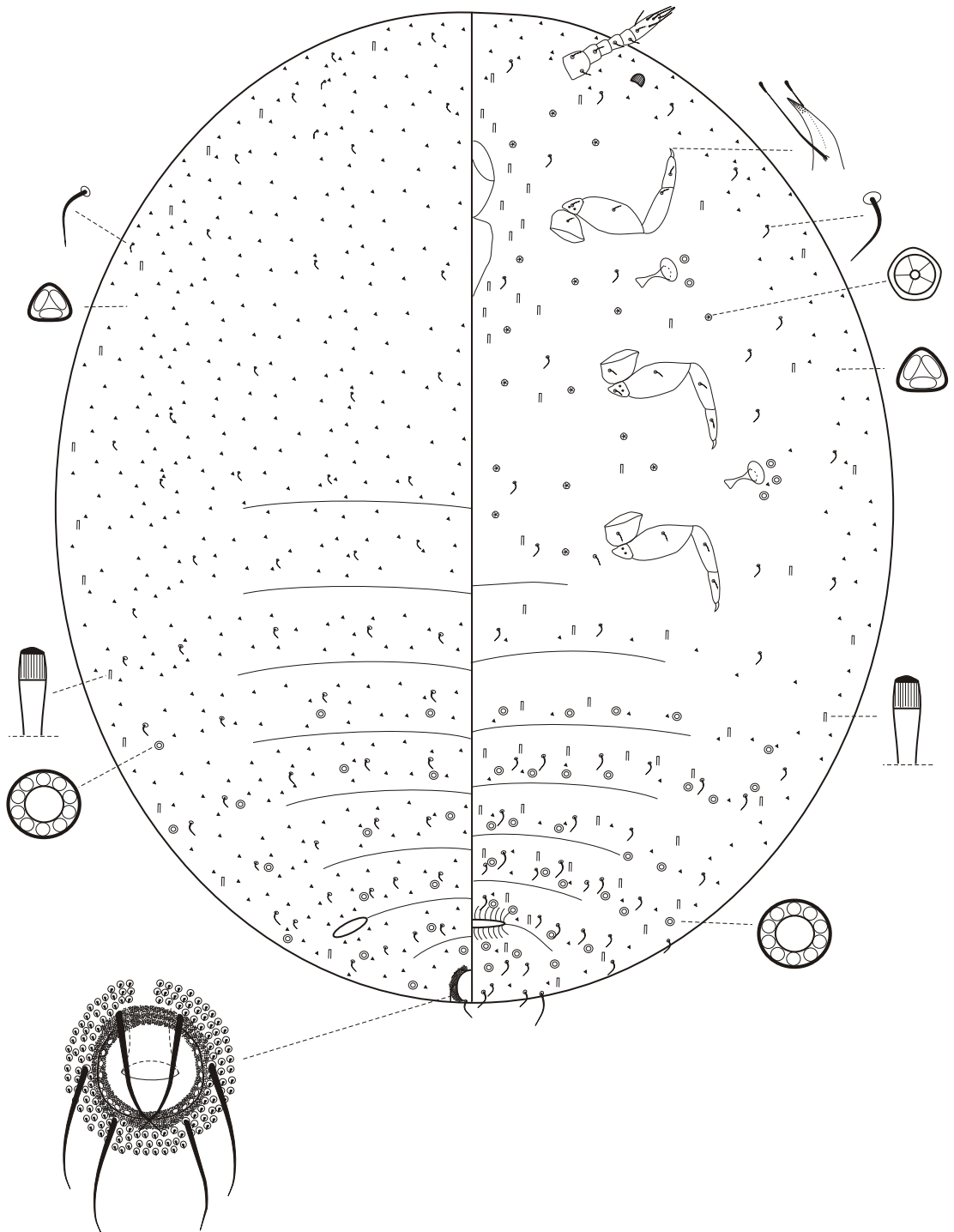


Рисунок 52. *Antoninella parkeri*, Италия.

*Eurycoccus tamariscus* Williams, 1984, известный из Пакистана и юго-восточного Ирана, не имеет церариев и вероятно должен быть отнесен к роду *Mirococcopsis*. Детальное описание и рисунок *E. tamariscus* см. в книге Вильямса (Williams, 2004). *Crisicoccus saudiensis* (Matile-Ferrero, 1988), описанный исходно в роде *Eurycoccus* из Саудовской Аравии (провинция Мекка), с *Acacia asak* формально относится к Афротропической фауне и не рассматривается нами. Однако, отметим, что этот вид, полностью лишенный церариев, вероятно также следует относить к г/р рода



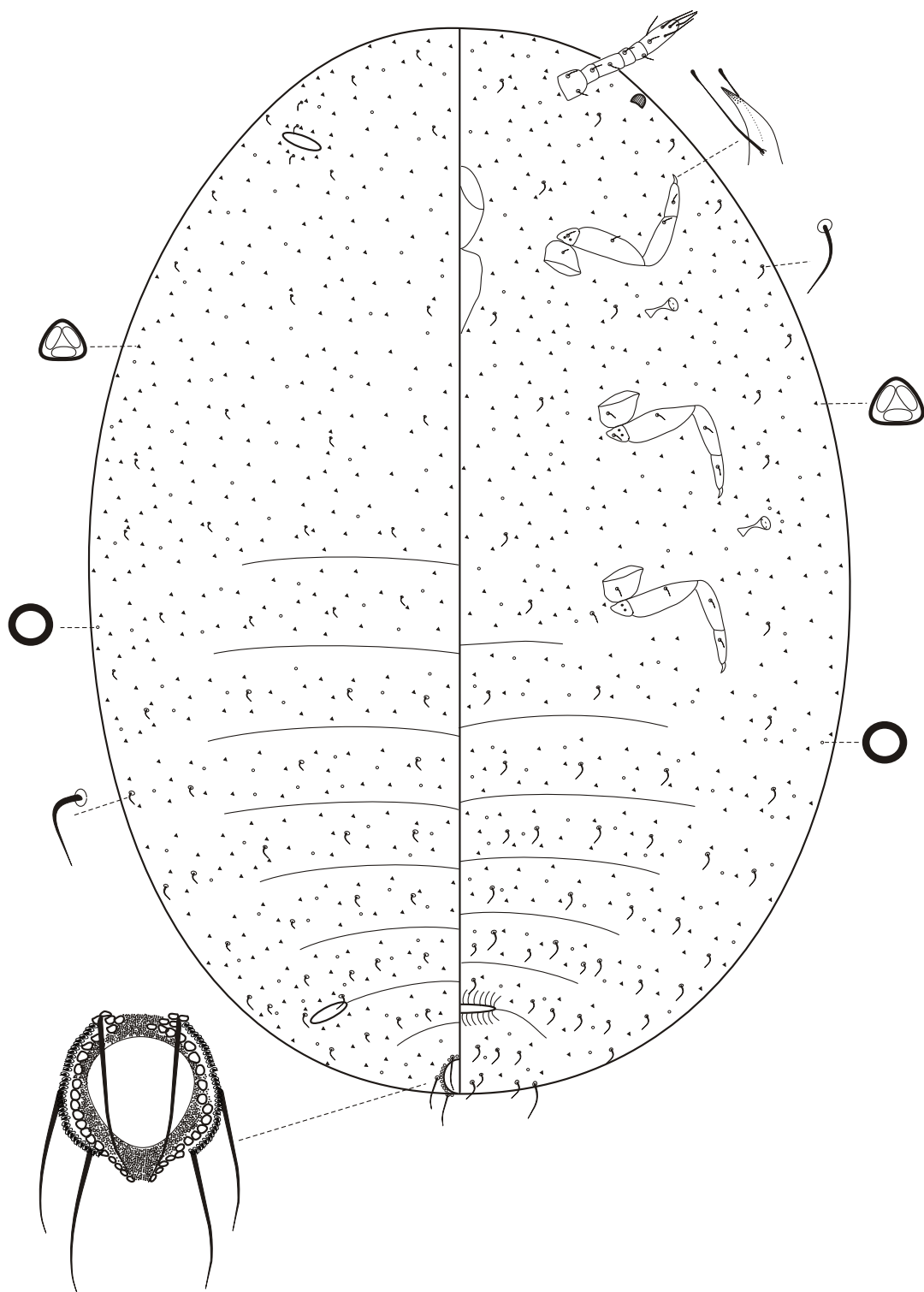


Рисунок 53. *Bimillenia plagiolenticola*, лектотип.

*Mirococcopsis*.

Описанный недавно из Турции монотипный *Bromusicoccus* Kaydan, 2017 (in Kaydan, Szita, 2017) не имеет реальных диагностических отличий от *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948. Более того, типовой вид этого рода, *Bromusicoccus gulsanae* Kaydan, 2017 отличается от *Mirococcopsis innermongolica* (Tang, 1992) лишь переменными признаками и, вероятно, представляет собой ближневосточный

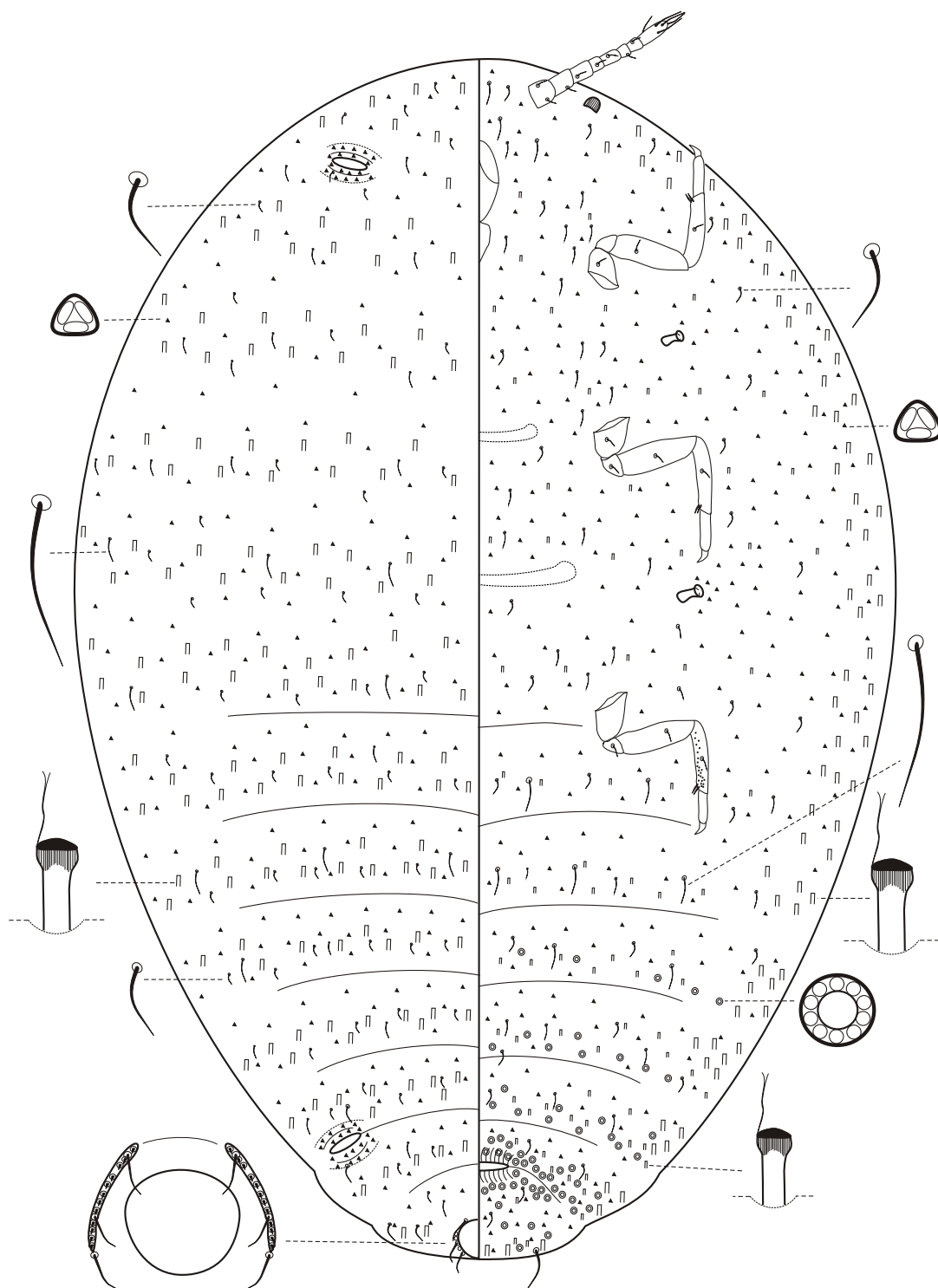


Рисунок 54. *Glycyngyza turangicola*, паратип.

подвид северо-китайского вида.

### Определительная таблица родов

1(4) Многоячеистых желез нет.

2(3) Трубочатые и пятиячеистые железы имеются. Анальное кольцо с 6

- щетинками.....*Lacombia* Goux
- 3(2) Трубчатых и пятиячеистых желез нет. Анальное кольцо с 8 щетинками.....*Bimillenia* Matile-Ferrero et Ben-Dov
- 4(1) Многаячеистые железы имеются.
- 5(8) Пятиячеистые железы имеются.
- 6(7) Анальный аппарат усложненный, с одним рядом пор и 3 рядами округлых микрошипикиков.....*Antoninella* Kiritshenko
- 7(6) Анальный аппарат обычный, с одним внутренним рядом пор и одним наружным рядом микрошипикиков.....*Coleococcus* Borchsenius
- 8(5) Пятиячеистых желез нет.
- 9(10) Помимо обычных трехячеистых желез присутствуют также более крупные, погруженные в кутикулярный воротничок; эти железы образуют группы вдоль края дорсальной поверхности тела (см. рисунок)..... *Iberococcus* Gómez-Menor Ortega
- 10(9) Трехячеистые железы только обычного типа, без кутикулярного воротничка; не образуют групп вдоль края тела.
- 11(12) Протоки трубчатых желез булавовидно расширены на дистальных концах. Самки формируют на ветвях тополя плотные колонии, покрытые твердым воском..... *Glycocyza* Danzig
- 12(11) Протоки трубчатых желез не расширены на концах. Самки не формируют плотных колоний и живут на травянистых растениях, преимущественно злаках.
- 13(14) Трубчатые железы уникального строения, с воротничком, расположенным посередине трубчатого протока (см. рисунок).....*Volvicoccus* Goux
- 14(13) Трубчатые железы с воротничком, отходящим от проксимальной части протока или вовсе без воротничка (простые).
- 15(16) Трубчатые железы с широким плоским кольцом, обрамляющим выходное отверстие протока.....*Nudicauda* Gavrillov
- 16(15) Трубчатые железы без плоского кольца: простые или с небольшим воротничком.
- 17(18) Анальное кольцо обычное, узкое.....*Mirococcopsis* Borchsenius
- 18(17) Анальное кольцо широкое, сильно склеротизированное.....*Inopicoccus* Danzig

***Antoninella* Kiritchenko, 1937 (Рис. 52)**

Kiritshenko, 1937: 233 (type species *Antoninella inaudita* Kiritshenko, 1937 by monotypy, junior subjective synonym of *Ripersia parkeri* Balachowsky, 1936). Borchsenius, 1949: 173. Tereznikova, 1975: 162. Kosztarab & Kozár, 1988: 67. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

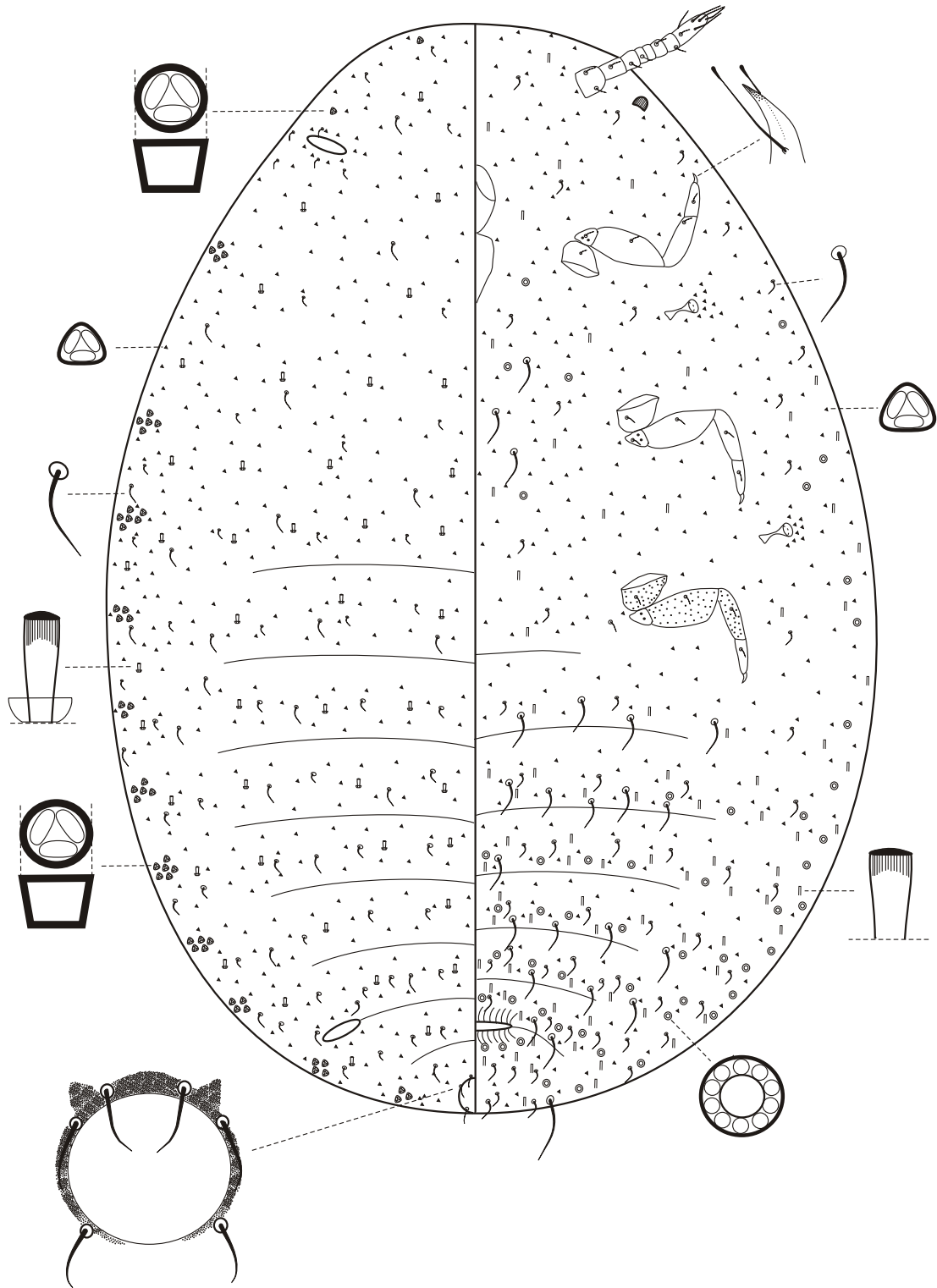


Рисунок 55. *Iberococcus andalusicus*, Испания.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Спинные устьица представлены одной (задней) парой. Анальный аппарат усложненный, с одним рядом мелких пор и 3 рядами округлых микрошипиков. Дисковидные железы представлены многоячейстыми, пятаячейстыми и трехячейстыми. Трубочатые железы простого типа. Шипов и шипиков нет.

Монотипный род.

***Bimillenia*** Matile-Ferrero et Ben-Dov, 1999 (Рис. 53)

Matile-Ferrero & Ben-Dov, 1999: 109 (type species *Ripersia plagio-lepicola* Balachowsky, 1930 by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 5-6-члениковые. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Имеются обе пары спинных устьиц. Анальный аппарат полноценный: с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипики и 6 короткими щетинками, которые по длине примерно равны диаметру анального кольца. Дисковидные железы представлены только трехячеистыми и простыми порами. Трубочатые железы отсутствуют. Церариев, шипов и шипиков нет.

Монотипный род.

***Coleococcus*** Borchsenius, 1962

Borchsenius, 1962: 240 (type species *Coleococcus scotophilus* Borchsenius, 1962 by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Ноги тонкие; коготок без зубчика. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипики и 6 длинными щетинками. Спинных устьиц две пары. Многоячеистые, пятиячеистые и трехячеистые железы имеются. Трубочатые железы с небольшим узким воротничком. Церариев нет; на месте  $C_{18}$  расположено две толстых щетинки, один волосок и несколько трехячеистых желез. На обеих сторонах тела расположены волосы различной длины.

Монотипный род, эндемик Китая.

***Glycocyza*** Danzig, 1974 (Рис. 54)

Danzig, 1974: 290 (type species *Glycocyza turangicola* Danzig, 1974, by original designation and monotypy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 566. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц нет. Анальный аппарат упрощенный, состоит из двух симметричных половин анального кольца, несущих микрошипики и короткие щетинки; поры анального кольца отсутствуют. Многоячеистые и трехячеистые железы имеются. Трубочатые железы с расширением на дистальных концах (см. рисунок). Церарии и шипы отсутствуют. На обеих сторонах тела расположены

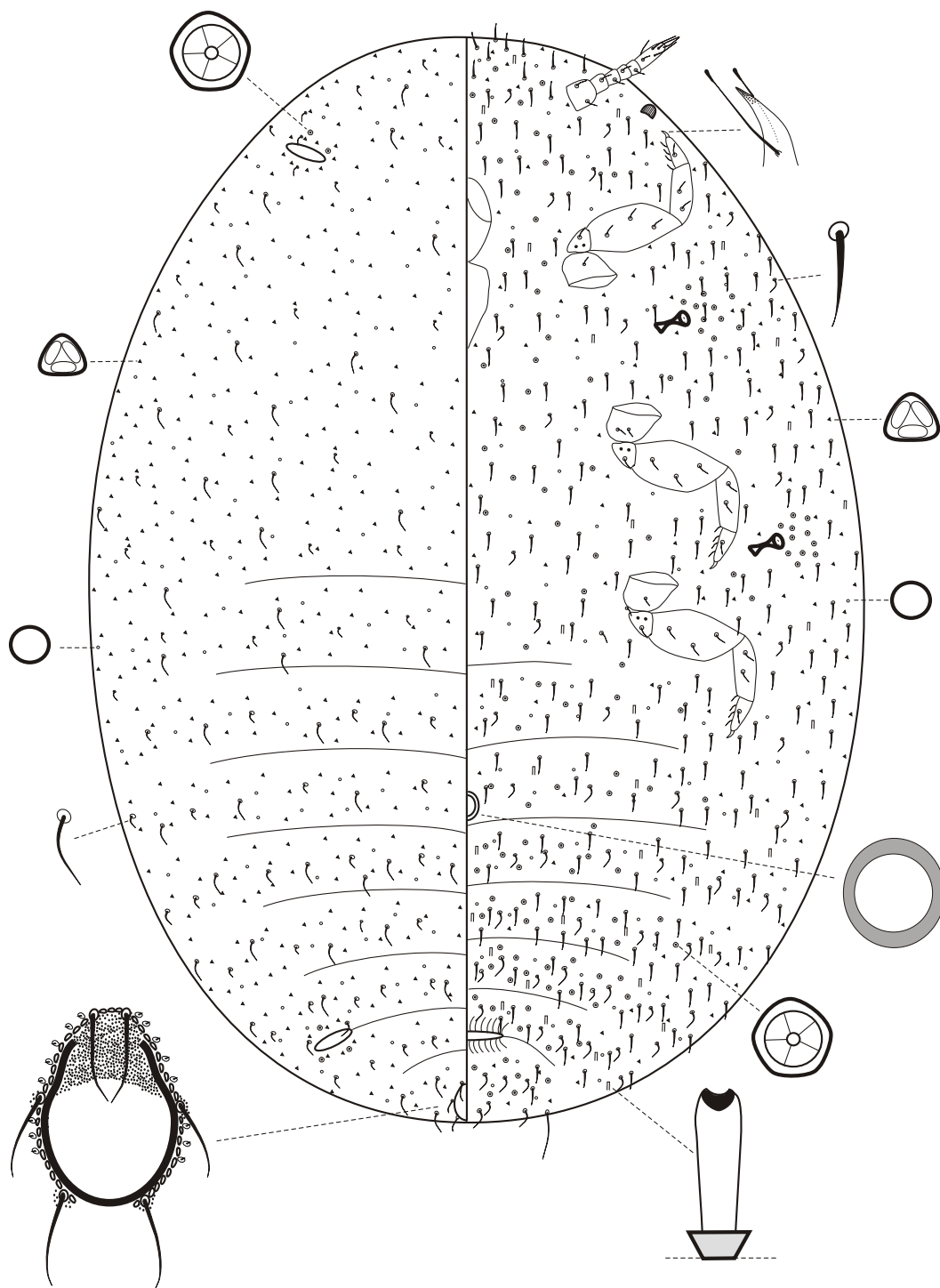


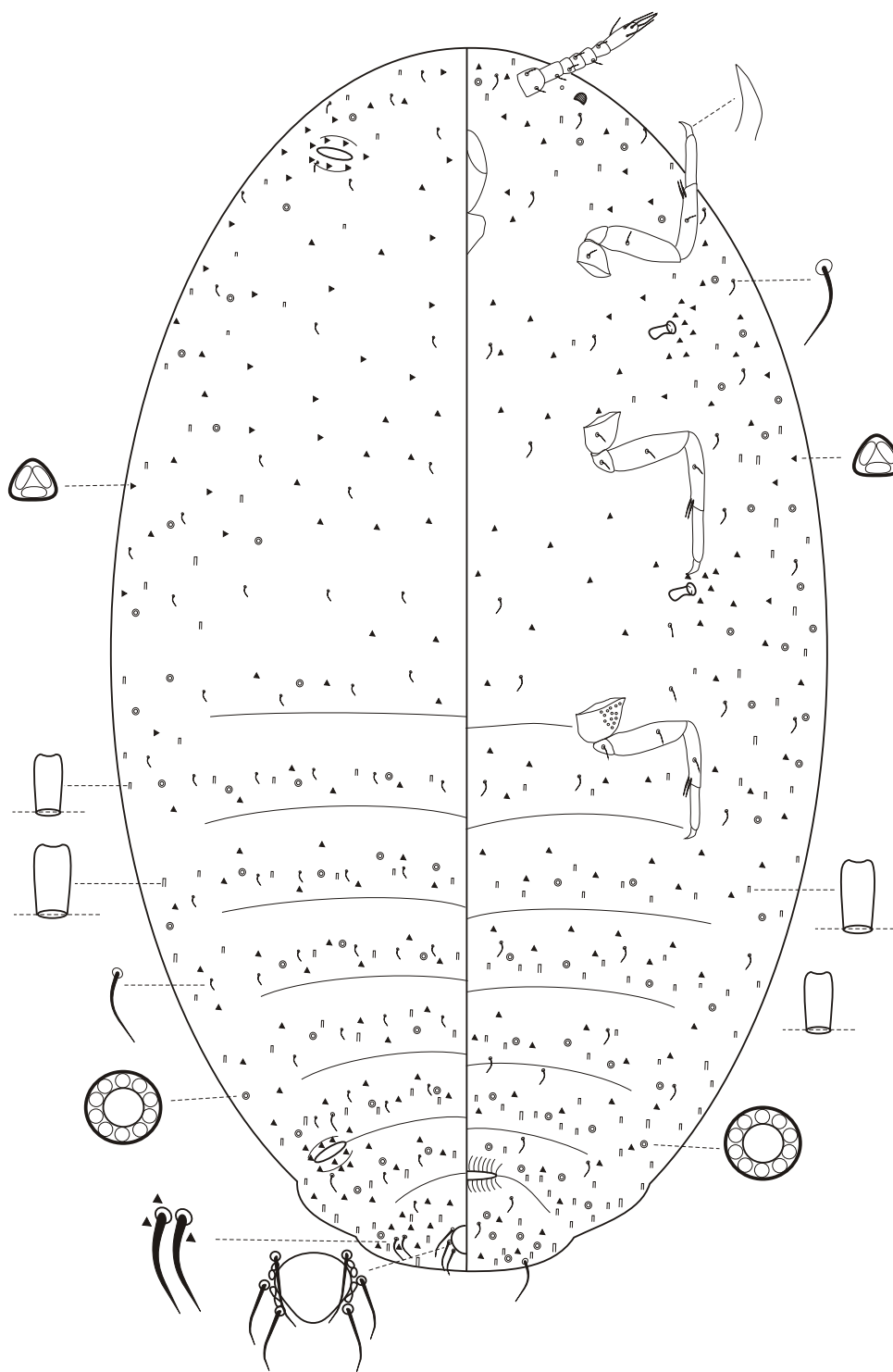
Рисунок 56. *Lacombia bouhelieri*, голотип.

волосковидные щетинки.

Монотипный род, эндемик Средней Азии.

***Gomezmenoricoccus* Kozár et Walter, 1985**

Gómez-Menor Ortega, 1956: 615 (*Balachowskya*, homonym of *Balachowskya* Peyerimhoff, 1928 in Coleoptera, type species *Balachowskya hispanica* Gómez-Menor Ortega, 1956, by original designation and monotypy).



**Рисунок 57.** *Mirococcopsis rubida*, Узбекистан.

Kozár & Walter, 1985: 68 (*Gomezmenoricoccus*, replacement name for *Balachowskya* Gómez-Menor Ortega). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунков: Gómez-Menor Ortega, 1956). Ноги нормально развиты; коготок без зубчика. Спинных устьиц нет. Анальный аппарат представлен анальной трубкой и широким анальным кольцом с несколькими порами и 8 короткими щетинками. Дисковидные железы представлены пятичленистыми, трехчленистыми и вероятно многочленистыми (“discos grandes”).

Трубчатые железы с широким плоским кольцом. Церариев, шипов и шипиков нет.

***Iberococcus* Gómez-Menor Ortega, 1928 (Рис. 55)**

Gómez-Menor Ortega, 1928: 356 (type species *Iberococcus andalusicus* Gomez-Menor Ortega, 1928, by original designation). Matile-Ferrero, 1984: 292. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Усики 8-члениковые. Ноги короткие и толстые; коготок без зубчика. Спинных устьиц две пары. Анальный аппарат упрощенный, представлен анальным кольцом без пор и микрошипикиков, с 6 короткими щетинками. Многоячеистые железы имеются. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы двух размеров: обычные и крупные, образующие группы вдоль всего края дорсальной поверхности тела. Грибовидные железы разбросаны по дорсальной поверхности тела. Простые трубчатые железы встречаются на обеих сторонах тела или только на вентральной. Шипов и шипиков нет.

**Замечания.** Палеарктический род с двумя видами. Типовой вид – эндемик Испании. Второй вид, *I. gomezmenori* Matile-Ferrero, 1984, известен из Туниса и отличается от типового наличием дорсальных многоячеистых желез и дорсальных простых трубчатых желез.

***Inopicoccus* Danzig, 1971**

Danzig, 1971: 369 (type species *Inopicoccus setariae* Danzig, 1971, by original designation and monotypy); 1980: 192. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 570. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Этот монотипный род был описан по личинке старшего возраста самки, которая была ошибочно принята за взрослую самку. Однако своеобразие анального кольца *Inopicoccus* (см. рисунок) позволяет с уверенностью говорить о самостоятельности описанного таксона даже при невозможности изучения морфологии взрослой самки (основной источник таксономических признаков в кокцидологии).

**Диагноз.** Личинка старшего возраста самки. Усики 6-члениковые. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика. Спинных устьиц нет. Анальное кольцо широкое, без пор, с 6 короткими щетинками. Восковые железы трех типов: многоячеистые, трехячеистые и простые трубчатые. Церариев и шипов нет.

***Lacombia* Goux, 1940 (Рис. 56)**

Goux, 1940: 62 (*Ripersia* subgen. *Lacombia*, type species *Ripersia bouhelieri* Goux, 1938, by original designation). Morrison, 1945: 41 (*Lacombia*). Boratynski, 1968: 401. Ben-Dov, 1991: 7. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.



**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика. Имеется две пары спинных устьиц. Анальный аппарат особого строения: анальное кольцо грушевидной формы, сильно склеротизованное, с полным внутренним рядом мелких пор, неполным наружным рядом микрошипиков и 6 короткими тонкими щетинками, длина которых меньше диаметра анального кольца (см. рисунок). Спинных устьиц две пары. Многоячеистых желез нет. Имеются пятиячеистые и трехячеистые железы. Трубочатые железы с небольшим кутикулярным воротничком. Церариев, шипов и шипиков нет.

**Замечания.** Палеарктический род, представлен двумя видами. Типовой вид известен только из Марокко. Второй вид, *L. dactyloni*, более широко распространен в Средиземноморском регионе (см. ниже) и отличается от типового наличием многочисленных дорсальных пятиячеистых и трубочатых желез, расположенных на большинстве тергитов тела.

***Mirococcopsis* Borchsenius, 1948 (Рис. 57)**

Borchsenius, 1948: 582 (type species *Mirococcopsis rubida* Borchsenius, 1948, by original designation); 1949: 168. Gavrilov, 2007a: 2. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Eumirococcus* Ter-Grigorian, 1964: 858 (type species *Eumirococcus borchsenii* Ter-Grigorian, 1964, by original designation and monotypy). Gavrilov, 2007a: 2 (synonymy).

*Tibetococcus* Tang, 1992: 603 (type species *Kiritshenkella dingriensis* Tang, 1987, by original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной, за исключением *M. salsae* (Vaussiere, 1933) у которого они заострены. Усики 6-, реже 7-8-члениковые. Анальный аппарат полноценный или упрощенного типа (с редуцированным числом пор и микрошипиков. Многоячеистые железы имеются в большем или меньшем количестве. Трехячеистые железы многочисленны и равномерно разбросаны по поверхности тела. Пятиячеистых желез нет. Трубочатые железы простые или с небольшим кутикулярным воротничком; у нескольких видов встречаются мелкие грибовидные железы. Церарии, шипы и шипики отсутствуют; у некоторых видов на месте  $C_{18}$  имеется 1-3 щетинки и несколько трехячеистых пор (псевдоцерарии).

**Замечания.** *Trionymus orientalis* (Maskell, 1898), *T. cantonensis* Ferris, 1954 и *Spilococcus innermongolicus* Tang, 1992, судя по оригинальным описаниям и рисункам, не имеют церариев и в этой связи рассматриваются нами в роде *Mirococcopsis*.

Мы не располагали материалом и оригинальным описанием *Humococcus mackenziei* Ezzat, 1959 из Египта. Вероятно, этот вид относится к роду *Mirococcopsis*,

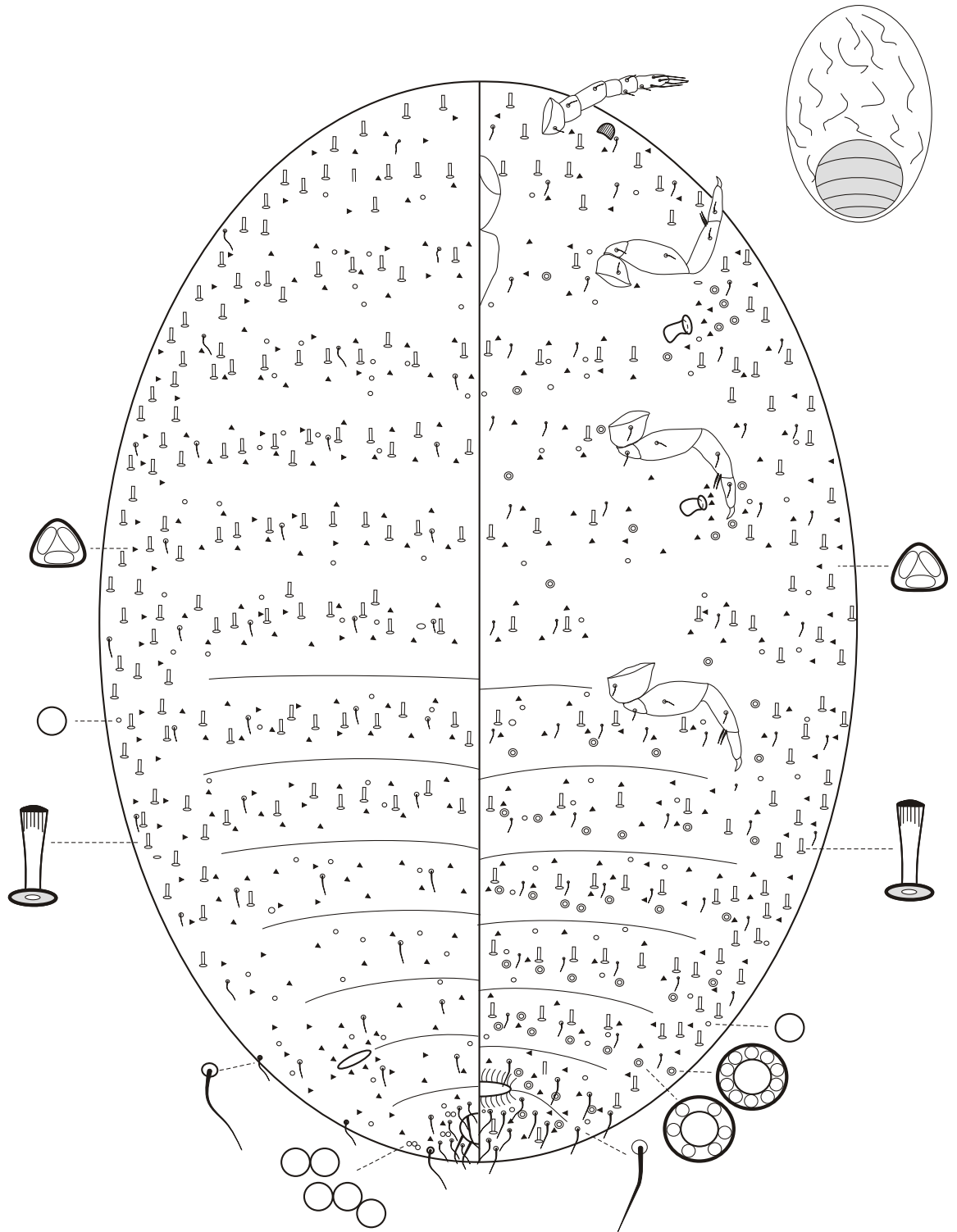
поскольку между этим палеарктическим родом и американским родом *Humococcus Ferris*, 1953 нет принципиальных отличий.

До сих пор не обнаружено самцов ни у одного из видов *Mirococcopsis*. Единственный, специально изученный вид, *M. subterranea* (Newstead), вероятно является облигатно телитокичным, так как в яйцекладках изученных самок полностью отсутствовали эмбрионы с гетерохроматинизацией отцовского набора хромосом (характерный маркерный признак мужских эмбрионов в генетической системе *Lecanoid*, свойственной большинству мучнистых червецов) и вскрытые сперматеки не содержали сперматозоидов. Кариологический анализ эмбриональных клеток показал  $2n=10$  (см. рисунок вида). Указанный вид, а также типовой вид, *M. rubida*, и *M. salsolae* являются яйцеживородящими; развитие личинок первого возраста полностью проходит внутри тела самок. Большинство других видов рода, судя по малому количеству воскоотделяющих желез и отсутствию яйцевых мешков, также яйцеживородящие.

Род палеарктический и насчитывает согласно настоящей ревизии 19 вид.

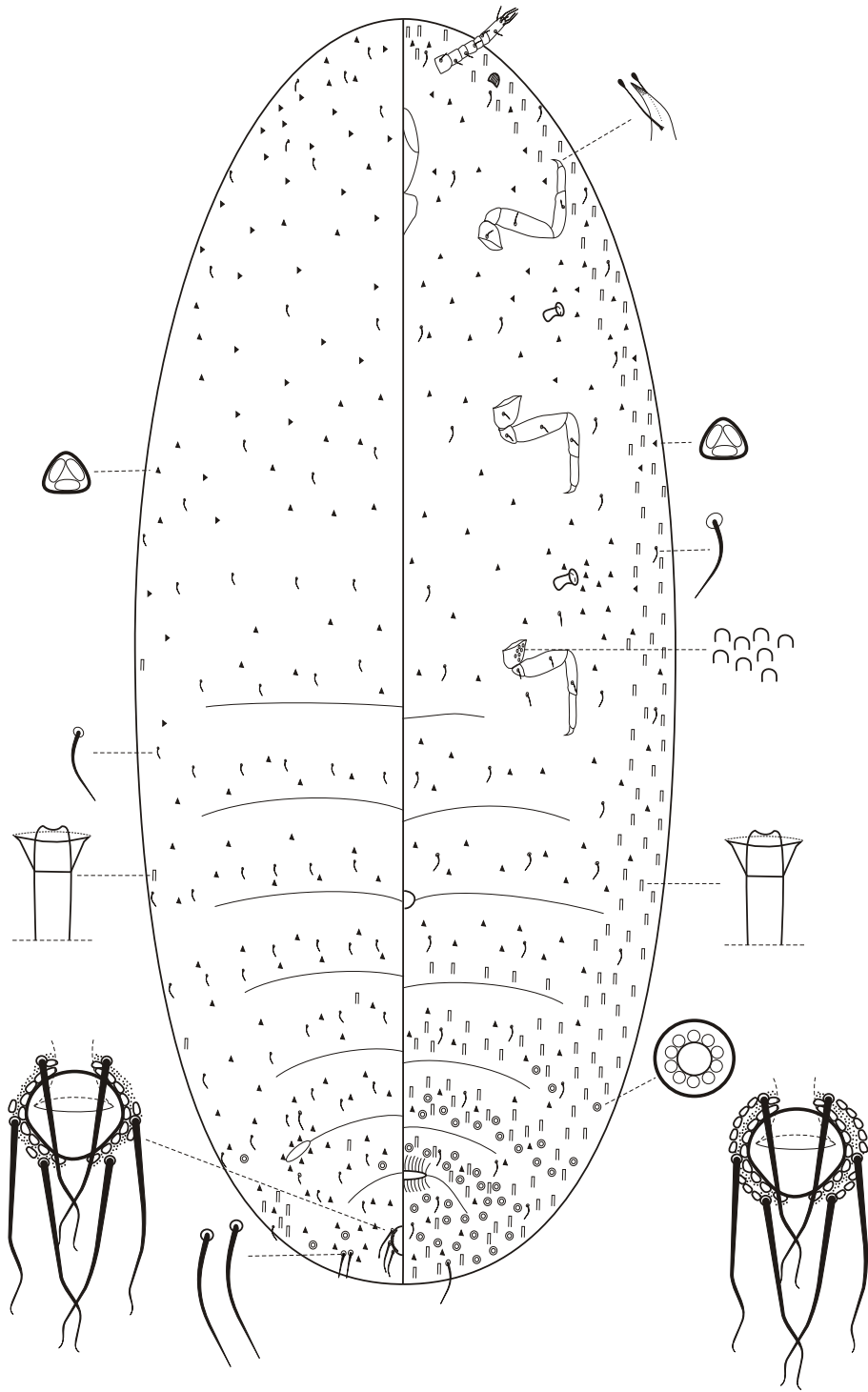
### Определительная таблица видов

- 1(4) Трехячеистые железы с широким ободком. Просвечивающие поры на тазиках задних ног очень многочисленны и выходят на поверхность заднегруди (подрод *Liucoccus*).
- 2(3) Длина трубчатых желез примерно равна их ширине. Анальный аппарат упрощенный (с одним рядом пор) и очень короткими щетинками.....  
.....*M. ehrhornioidea* Borchsenius
- 3(2) Длина трубчатых желез более чем в три раза превышает ширину. Анальный аппарат полноценный, с длинными щетинками.....*M. magnotubulata* (Borchsenius)
- 4(1) Трехячеистые железы без ободка. Просвечивающие поры на тазиках задних ног либо отсутствуют, либо не столь многочисленны, не заходят на поверхность заднегруди (подрод *Mirococcopsis*).
- 5(6) Коготки всех ног очень длинные, заметно длиннее коготковых пальчиков (см. рисунок)..... *M. tataevi*
- 6(5) Коготки обычной длины, короче или равны по длине коготковым пальчикам.
- 7(16) Грибовидные железы имеются хотя бы в небольшом количестве.
- 8(11) Грибовидные железы многочисленны на обеих сторонах тела.
- 9(10) Усики 6-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами. Египет.....*M. mackenziei* (Ezzat)



**Рисунок 58.** *Nudicauda nigra*, Россия (Астрахань), общий вид самки и яйцевой мешок.

- 10(9) Усики 7-члениковые. Тазики задних ног без просвечивающих пор. Северный Китай.....*M. innermongolica* (Tang)
- 11(8) Грибовидные железы относительно малочисленны и встречаются только на дорсальной стороне тела.
- 12(15) Анальный аппарат полноценный. Брюшные устья имеются.
- 13(14) Дорсальных многоячеистых желез нет. Брюшных устьиц три. Турция.....



**Рисунок 59.** *Volvicoccus volvifer*, общий вид самки с Северного Кавказа (Дагестан) и анальный аппарат самок из Крыма.

- .....*M. multicircularia* Kaydan et Gavrilov  
 14(13) Дорсальные многоячеистые железы имеются. Брюшное устье одно (редко 2). Южный Китай.....*M. cantonensis* (Ferris)  
 15(12) Анальный аппарат упрощенный (без пор и микрошипигов). Брюшных устьиц нет.....*M. sphaerica* (Balachowsky)  
 16(7) Грибовидных желез нет.

- 17(28) Трубоччатые железы простые, без воротничка.
- 18(19) Трубоччатые железы двух размеров.....*M. salsolae* (Vaussière)
- 19(18) Все трубоччатые железы примерно одного размера.
- 20(23) Анальный аппарат упрощенный, с уменьшенным числом микрошипикиков и пор.
- 21(22) Основания передних и средних щетинок анального кольца сильно сближены, расположены почти вплотную друг к другу; расстояние между ними во много раз меньше расстояния между средними и задними щетинками...  
.....*M. kalaginae* Gavrilov
- 22(21) Основания передних и средних щетинок анального кольца удалены друг от друга; расстояние между ними незначительно меньше, равно или больше расстояния между средними и задними щетинками.....*M. rubida* Borchsenius
- 23(20) Анальный аппарат полноценный.
- 24(25) Трубоччатые железы располагаются повсеместно на обеих сторонах тела. ....  
.....*M. borchsenii* (Ter-Grigorian)
- 25(24) Трубоччатые железы имеются только на стернитах брюшка.
- 26(27) На месте  $C_{18}$  имеется несколько коротких толстых шиповидных щетинок. Брюшного устья нет.....*M. subterranea* (Newstead)
- 27(26) На месте  $C_{18}$  расположено две тонких, длинных щетинки. Брюшное устье имеется.....*M. orientalis* (Maskell)
- 28(17) Трубоччатые железы с кутикулярным воротничком.
- 29(30) Тело покрыто многочисленными очень длинными волосками (до 200 мкм длиной).....*M. longipilosa* Matesova
- 30(29) Тело покрыто короткими щетинками и волосками.
- 31(32) По краю тела проходит явственный ряд более толстых щетинок.....  
.....*M. ammophila* Bazarov et Nurmatov
- 32(31) Краевого ряда толстых щетинок нет.
- 33(38) Анальный аппарат обычной, округлой формы, более или менее полноценный.
- 34(35) Трубоччатые железы с крупным, широким воротничком.....  
.....*M. avetianae* Ter-Grigorian
- 35(34) Трубоччатые железы с маленьким, плохо заметным воротничком.
- 36(37) Трубоччатые железы двух размеров. Внутренний ряд пор анального аппарата представлен 22-23 порами с каждой стороны. На месте  $C_{18}$  имеются две длинные волосковидные щетинки.....*M. teberdae* (Danzig)
- 37(36) Трубоччатые железы одного размера. Внутренний ряд пор анального аппарата

представлен 13-14 порами с каждой стороны. На месте  $C_{18}$  расположены две коротких толстых щетинки.....*M. subalpina* (Danzig)  
 38(33) Анальный аппарат подковообразной формы, с уменьшенным числом пор и микрошипииков.....*M. nagyí* Kozár

***Nudicauda*** Gavrilov, 2006 (Рис. 58)

Gavrilov, 2006: 782 (type species *Ehrhornia nigra* Matesova, 1957, by original designation).  
 Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, выпуклое. Усики 6-7-члениковые. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика. Спинные устья представлены двумя или только одной (задней) парой. Анальный аппарат упрощенный, с тонким анальным кольцом, без пор и микрошипииков или только с порами (*N. andreui*). Многоячеистые и трехячеистые железы имеются. Трубочатые железы уникальной структуры – с широким плоским кольцом, окаймляющим выходное отверстие трубчатого протока (длина протока около 10  $\mu\text{m}$ , диаметр кольца около 6  $\mu\text{m}$ ); ширина этого кольца примерно в два раза превосходит ширину самого протока. Церариев, шипов и шипиков нет.

**Замечания.** Представители типового вида, а также *N. orientalis* строят своеобразный яйцевой мешок, закрывающий все тело самки кроме центральной части дорсальной поверхности последних сегментов брюшка. О строении яйцевого мешка *N. salina* ничего не известно, однако в средней части последних тергитов брюшка этого вида отсутствуют трубчатые железы, что косвенно указывает на наличие отверстия в яйцевом мешке над этими сегментами.

Судя по описанию и рисункам Гомец-Менора (Gómez-Menor Ortega, 1956) малоизвестный монотипный и эндемичный для Испании род *Gomezmenoricoccus* характеризуется сходными трубчатymi железами с широким плоским кольцом вокруг отверстия протока. Этот род, однако, имеет ряд важных признаков, отличающих его от *Nudicauda* (см. выше определительную таблицу родов и описание *Gomezmenoricoccus*).

**Определительная таблица видов**

- 1(4) Анальный аппарат без пор. Трубочатые железы только одного типа – с широким плоским кольцом на вершине протока.  
 2(3) Тазики задних ног с многочисленными просвечивающими порами. Усики

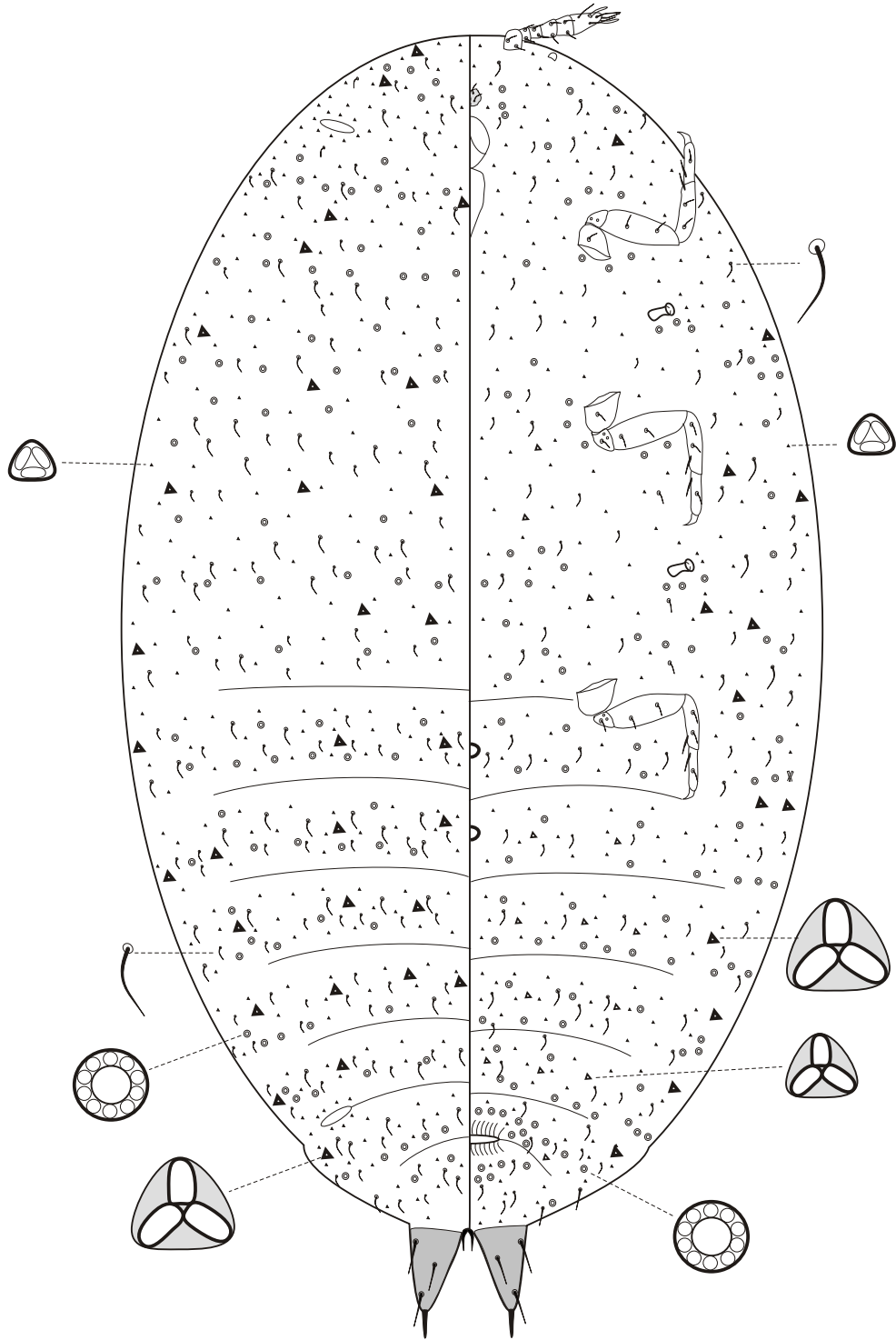


Рисунок 60. *Geococcus citrinus*, Япония.

- 7-члениковые. На анальном сегменте двойных и тройных диско-видных пор нет...  
 .....*N. orientalis* (Borchsenius)
- 3(2) Тазики задних ног без просвечивающих пор. Усики 6-члениковые. На анальном сегменте имеются двойные и тройные дисковидные поры.....*N. nigra* (Matesova)
- 4(1) Анальное кольцо с плотным рядом пор. Трубоччатые железы двух типов, простые и с плоским кольцом на вершине протока.....*N. andreui* (Gómez-Menor Ortega)

### ***Volvicoccus* Goux, 1945 (Рис. 49)**

Goux, 1945: 30 (*Trionymus* subgen. *Volvicoccus*, type species *Trionymus volvifer* Goux, 1945, by original designation and monotypy). Borchsenius, 1949: 43 (*Volvicoccus*). Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013: 566; 2015.

**Диагноз.** Самка. Ноги нормально развиты; коготок без зубчика. Спинных устьиц одна (задняя пара). Анальный аппарат упрощенный, без микрошипиков или с редуцированным числом микрошипиков. Многоячеистые железы имеются. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы уникального строения – с воротничком, отходящим от средней части трубчатого протока (см. рисунок). Церариев, шипов и шипиков нет. На обеих сторонах тела расположены волосковидные щетинки. (Описание рода дано по типовому виду, так как второй вид, *V. alpinus* Matile-Ferrero, 1983 известен лишь по личиночной стадии).

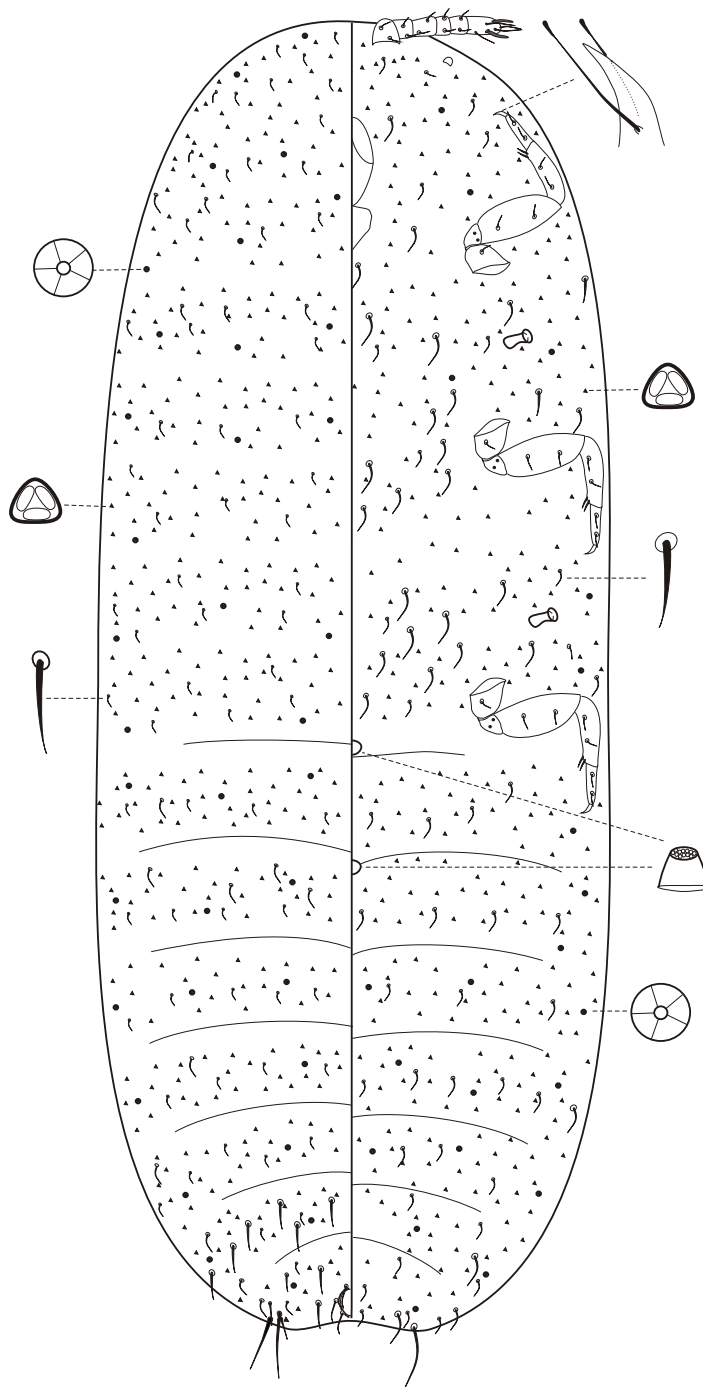
**Замечания.** Род включает всего два вида, типовой, широко распространенный в Палеарктике, и *V. alpinus*, эндемичный для Швейцарии. Последний отличается наличием последней пары церариев, 5 брюшных устьиц, двух пар спинных устьиц и другими признаками (см.: Matile-Ferrero, 1983) и вероятно не родственен типовому виду. Кроме того, *V. alpinus* был, вероятно, описан по личинке последнего возраста, на что указывает отсутствие вагинальной щели, 6-члениковые усики и наличие нередуцированного анального кольца и последней пары церариев.

### **7.15 Группа рода (г/р) *Rhizoecus* Künkel d’Herculais, 1878**

(номенклатурно соответствует трибе Rhizoecini Williams, 1969; объемно соответствует этой трибе без г/р *Xenococcus*)

Группа рода *Rhizoecus* — одна из наиболее специализированных и аберрантных в семействе псевдококцид. Таксономическое и филогенетическое положение этой группы было обсуждено нами в специальной главе 6.3. Род *Rhizoecus* и ближайшие к нему рода имеют с остальными мучнистыми червецами очевидные уникальные синапоморфии: спинные устьица и трехячеистые железы, а также неуникальные синапоморфии: сходные по структуре трубчатые и многоячеистые железы, сходное строение анального аппарата. Диагностическими признаками г/р *Rhizoecus* внутри семейства можно считать очень крупные поры и микрошипики анального аппарата, сближенные усики, лобную склеротизированную пластинку и наличие у

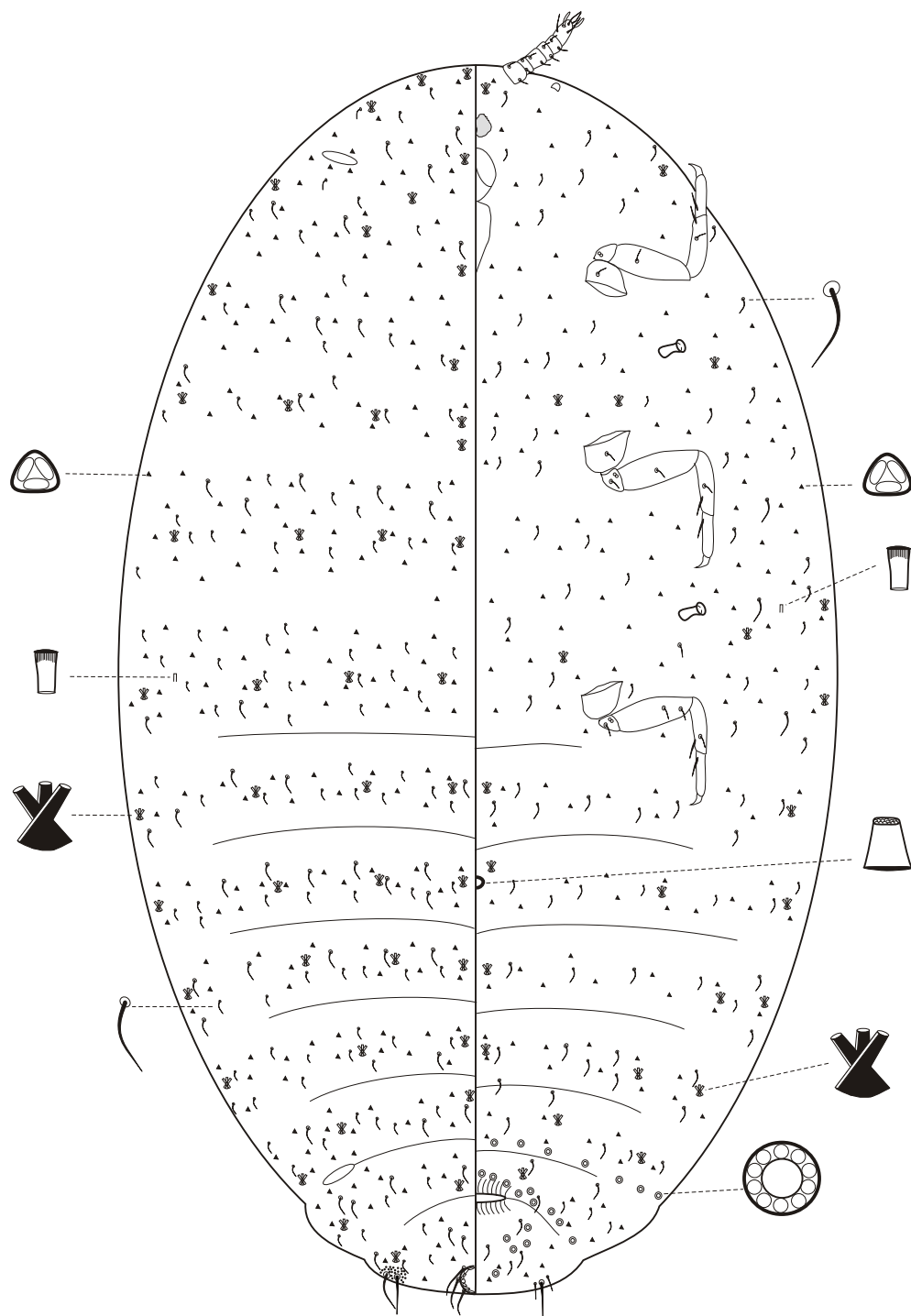




**Рисунок 61.** *Kissrhizoecus hungaricus*, паратип.

большинства (но не у всех!) видов двух или трехтрубчатых восковых желез. Кроме того, все виды группы полностью лишены церариев, что, вероятно, свидетельствует о родстве г/р *Rhizoecus* с некоторыми другими бесцерарийными червецами, в частности с г/р *Mirococcopsis*.

По своему образу жизни большинство видов г/р *Rhizoecus* можно отнести к почвенным насекомым; они обитают на тонких корнях различных растений, преимущественно многолетних трав, и лишь в редких случаях дополнительно заселяют и надземные части кормовых растений. Жизненный цикл типичный для всех



**Рисунок 62.** *Rhizoecus kazachstanus*, голотип.

мучнистых червецов. Некоторые виды яйцеживородящие с откладкой яиц на поздних стадиях инвагинации зародышевой полоски или с полностью сформированными конечностями (Трапезникова, Гаврилов, 2008). С цитогенетической точки зрения к настоящему времени изучены лишь 5 видов, из которых два имеют  $2n=12$ , еще два  $2n=10$  и один  $2n=8$ ; все эти 5 видов характеризуются леканоидной генетической системой и обоеполым размножением (Nur et al., 1987; Gavrilo, 2007 и неопубликованные данные).

В палеарктической фауне группа представлена четырьмя родами, перечисленными ниже в определительной таблице; в мировой фауне известно еще 10 родов. Крупнейшими по числу видов и распространенности являются рода *Rhizoecus*, *Ripersiella* и *Geococcus*; все остальные рода – монотипные или олиготипные.

Ряд видов из родов *Rhizoecus*, *Ripersiella* являются вредителями суккулентных растений закрытого грунта, в том числе новыми адвентивными вредителями для территории РФ (Gavrilov, 2004; Данциг, Гаврилов, Трапезникова, 2008; Gavrilov-Zimin & Gapon, 2016).

### Определительная таблица родов

- 1(2) Анальные дольки хорошо развиты, склеротизированны, с толстыми шипами на вершине..... *Geococcus* Green  
 2(1) Анальные дольки не развиты, на заднем конце тела имеются только щетинки.  
 3(6) Трехтрубчатые железы имеются.  
 4(5) Пятые железы имеются..... *Kissrhizoecus* Kozár et Konczné Benedicty  
 5(4) Пятые железы нет..... *Rhizoecus* Künkel d'Herculais  
 6(3) Трехтрубчатых желез нет..... *Ripersiella* Tinsley

#### *Geococcus* Green, 1902 (Рис. 60)

Green, 1902: 262 (type species *Geococcus radicum* Green, 1902, by original designation). De Lotto, 1964: 353. Williams, 1985: 35; 2004: 317. Williams & Watson, 1988: 85. Williams & Granara de Willink, 1992: 186. Tang, 1992: 45. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 37. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело обычно удлиненное, с сильно развитыми склеротизированными анальными дольками, которые заканчиваются толстыми шипами. Ноги и усики маленькие. Спинные устья представлены двумя, реже одной парами. Восковые железы представлены многоячеистыми, пятые железы, трехячеистыми (разного размера) и трехтрубчатыми; у отдельных видов некоторые типы желез могут отсутствовать.

В мировой фауне род представлен 14 видами, два из которых известны в Палеарктике.

### Определительная таблица видов

- 1(2) Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трехячеистые железы трех размеров: мелкие, средние и крупные..... *G. citrinus* Kuwana

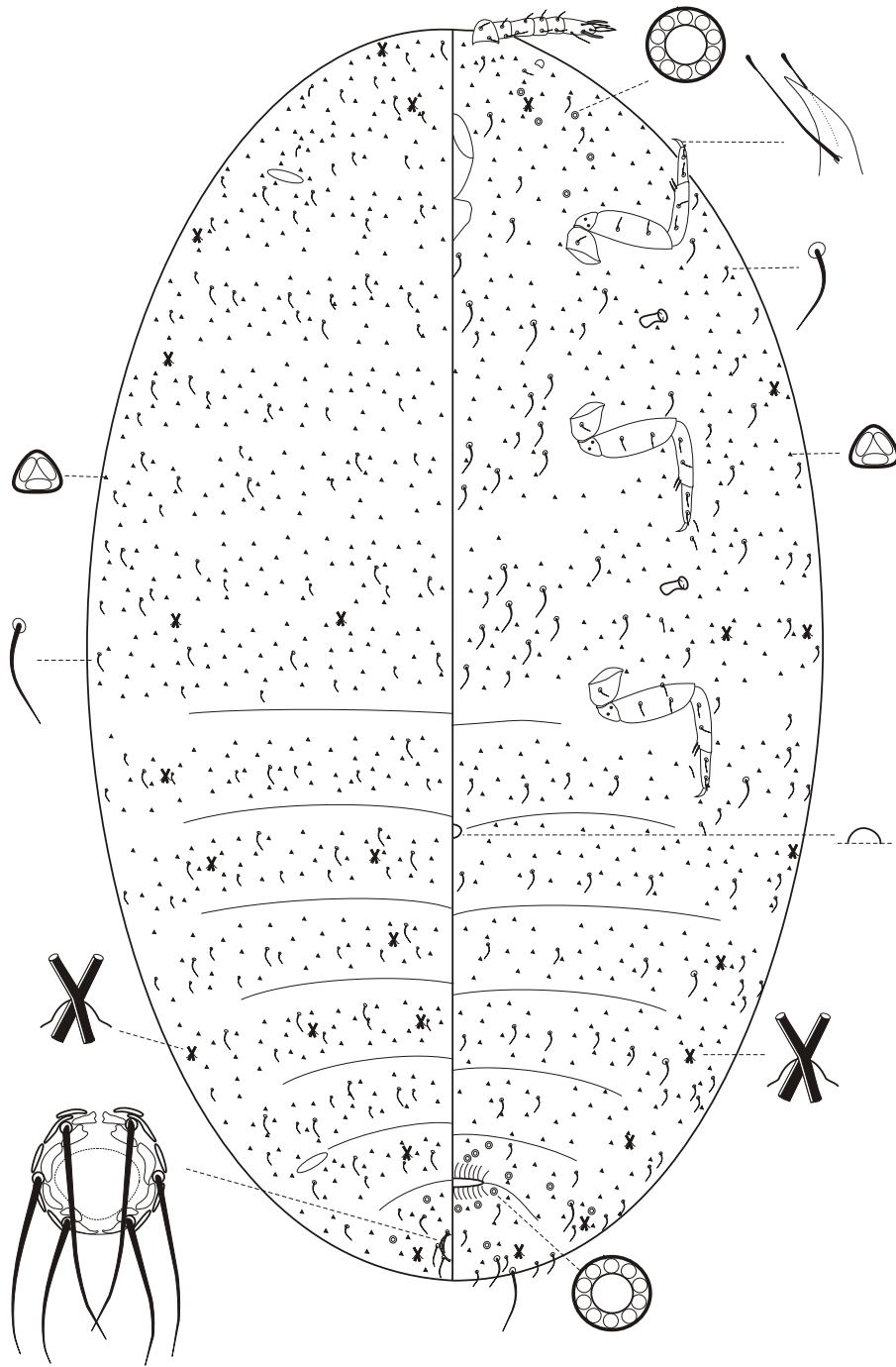


Рисунок 63. *Ripersiella brussieui*, паратип.

2(1) Многоячейстые железы имеются только на стернитах брюшка. Трехячейстые железы двух размеров: мелкие и крупные.....*G. oryzae* (Kuwana)

***Kissrhizoecus* Kozár et Konczné Benedicty, 2005 (Рис. 61)**

Kozár et Konczné Benedicty, 2005: 142 (type species *K. hungaricus* Kozár et Konczné Benedicty, 2005, by monotypy and original designation); 2007: 116. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Монотипный род, отличающийся от *Ripersiella* лишь наличием пятиячейстых желез.

***Rhizoecus* Künkel d’Herculais, 1878 (Рис. 62)**

Künckel d’Herculais, 1878: 163 (type species *Rh. falcifer* Künckel d’Herculais, 1878, by monotypy). Hambleton, 1946: 50; 1976: 1. Borchsenius, 1949: 174. Ferris, 1953: 426. McKenzie, 1967: 126. Danzig, 1980: 196. Ter-Grigorian, 1973: 89. Tereznikova, 1975: 246. Cox, 1987: 84. Tang, 1992: 53. Williams & Watson, 1988: 213. Williams & Granada de Willink, 1992: 494. Williams, 2004: 746. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 126. Danzig & Gavrilov, 2009: 224. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело взрослой самки удлинненно-овальное, часто с почти параллельными краями, до 2 мм длиной, покрыто белым порошковидным воском; в период яйцекладки самки выделяют рыхлый восковой мешок. Анальные дольки слабо развиты, иногда со склеротизированной пластинкой. Усики с 6, как исключение с 5 широкими, тесно посаженными члениками. Ноги короткие, с толстыми члениками. Обе пары спинных устьиц имеются, но часто плохо заметны. Многоячеистые железы обычно имеются, располагаясь, как правило, на последних стернитах брюшка, редко многочисленны на обеих сторонах тела. Трехячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Трубочатые железы различной величины и формы. Характерны особые трехтрубочатые железы; их длина обычно сопоставима с диаметром многоячеистых желез, но иногда (например, у *Rh. vitis*) они могут быть значительно крупнее. Щетинки и волоски примерно одинаковы на обеих сторонах тела.

**Замечания.** Род распространен всемирно и насчитывает около 100 видов. Благодаря скрытному образу жизни и многоядности ряд видов расселился вместе с интродуцированными растениями-хозяевами далеко за пределами естественного ареала. В открытом грунте Палеарктики обитает как минимум 7 видов, приведенных ниже в определительной таблице.

В закрытом грунте Европы повсеместно распространены *Rh. dianthi* Green, 1926 и *Rh. cacticans* (Hambleton, 1946), также отмечались *Rh. aloes* Williams et Pellizzari, 1997, *Rh. americanus* (Hambleton, 1946), *Rh. elongatus* Green, 1926, *Rh. falcifer* Künckel d’Herculais, 1878. В теплицах Санкт-Петербурга недавно (Gavrilov, 2004) был отмечен *Rhizoecus mexicanus* (Hambleton, 1946).

**Определительная таблица видов**

- 1(8) Брюшное устьеце одно. Усики 6-члениковые.
- 2(7) Многоячеистые железы имеются.
- 3(6) Многоячеистые железы расположены только на последних стернитах брюшка.

- 4(5) Трубчатые железы широкие, с расширяющимся протоком.....  
 .....*Rh. kazachstanus* Matesova
- 5(4) Трубчатые железы узкие, с параллельными краями.....*Rh. inconspicuus* Danzig  
 ?*Rh. advenoides* Takagi et Kawai
- 6(3) Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела.....  
 .....*Rh. szarukani* Kozár et Konczné Benedicty
- 7(2) Многоячеистых желез нет.....*Rh. albidus* Goux  
 ?= *Rh. martini* Kozár et Konczné Benedicty
- 8(1) Брюшных устьиц 3. Усики 5-члениковые.....*Rh. vitis* Borchsenius

### ***Ripersiella* Tinsley, 1899 (Рис. 63)**

Tinsley ex Cockerell, 1899: 278 (type species *Ripersia rumicis* Maskell, 1892 by original designation). Hambleton, 1974: 147. Williams, 1998: 1; 2004: 746. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 380. Danzig & Gavrilov, 2009: 224. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Род отличается от ближайшего к нему рода *Rhizoecus* по формальному признаку, отсутствию трехтрубчатых желез. При этом личиночные стадии как минимум некоторых видов, например, *Ripersiella malschae* (Williams, 2004) такие трехтрубчатые железы имеют. С другой стороны, имаго ряда видов, например *R. brevipes* (Goux, 1943), *R. ovoides* (Goux, 1943) и *R. parva* (Danzig, 1985), не имеют ни трехтрубчатых, ни двухтрубчатых желез. Многие авторы, в том числе и мы (Danzig & Gavrilov, 2009), рассматривали *Ripersiella* в качестве младшего субъективного синонима *Rhizoecus*. В настоящей работе мы принимаем эти рода как самостоятельные исключительно для удобства практической работы по определению видов.

В рамках мировой фауны род насчитывает более 70 видов из которых как минимум 18, включенных ниже в определительную таблицу, известны в фауне Палеартики. Кроме того, в закрытом грунте Англии, с корней *Aloe glauca* был описан адвентивный, вероятно афротропический вид *R. aloes* (Williams et Pellizzari, 1997).

### **Определительная таблица видов**

- 1(26) Двухтрубчатые железы имеются, иногда они малочисленны.
- 2(23) Усики 6-члениковые.
- 3(20) Анальные дольки не склеротизированны.
- 4(17) Трубчатые (однотрубчатые) железы имеются.
- 5(16) Многоячеистые железы имеются только на последних сегментах брюшка или

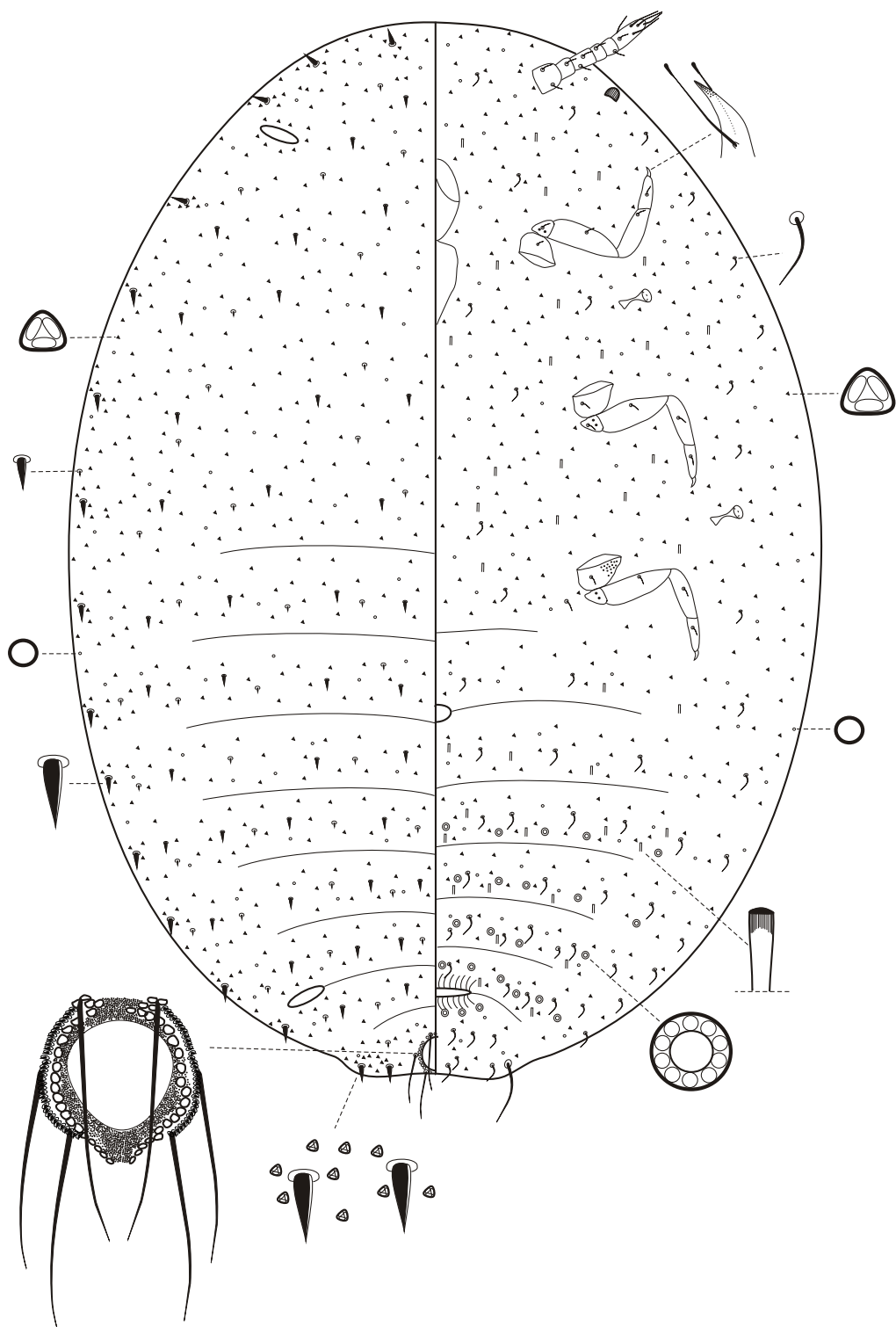


Рисунок 64. *Nipaeococcus niraе*, Грузия.

отсутствуют полностью.

6(7) Многоячеистых желез нет.....*R. sasae* (Takagi et Kawai)

7(6) Многоячеистые железы имеются хотя бы вокруг вагинального отверстия.

8(15) Двухтрубчатые железы при взгляде анфас заметно крупнее трехячеистых желез.

9(10) Трубчатые (однотрубчатые) железы широкие: ширина протока почти равна

- его длине. Брюшное устье слабовыпуклое.....*R. tritici* (Borchsenius)
- 10(9) Трубочатые (однотрубчатые) железы узкие, с маленьким, узким воротничком или без воротничка (простые). Брюшное устье сильновыпуклое.
- 11(12) Трубочатые (однотрубчатые) железы простого типа, без воротничка, заметно суженные к выходному отверстию протока.....*R. halophila* (Hardy)
- 12(11) Трубочатые (однотрубчатые) железы с маленьким, узким воротничком; проток железы примерно одинакового диаметра по всей длине.
- 13(14) Число микрошипиков анального аппарата 18-20.....*R. petiti* (Goux)
- 14(13) Число микрошипиков анального аппарата 10-12.....  
.....*R. kaydani* Konczné Benedicty et Kozár  
.....*?=R. vidanoi* Marotta et Tranfaglia
- 15(8) Двухтрубочатые железы очень мелкие, при взгляде анфас меньше трехячеистых желез (см. рисунок).....*R. microtubulata* (Gavrilov et Danzig)
- 16(5) Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела.....  
.....*R. poltavae* (Laing)
- 17(4) Трубочатые (однотрубчатые) железы отсутствуют.
- 18(19) Лобная пластинка имеется. Брюшное устье коническое, сильно выпуклое...  
.....*R. maasbachi* (Jansen)
- 19(18) Лобная пластинка отсутствует. Брюшное устье слабо выпуклое.....*R. brussieui* Goux
- 20(3) Анальные дольки сильно склеротизированны.
- 21(22) Трубочатые (однотрубчатые) железы имеются. Щетинки тела тонкие, волосковидные.....*R. ornata* (Borchsenius)
- 22(21) Трубочатых (однотрубчатых) желез нет. Щетинки тела толстые, жесткие.....  
.....*R. periolana* Goux
- 23(2) Усики 5-члениковые.
- 24(25) Двухтрубочатые железы двух размеров.....*R. hibisci* (Kawai et Takagi)
- 25(24) Двухтрубочатые железы одного размера.....*R. kondonis* (Kuwana)  
.....*?=R. theae* (Kawai et Takagi)
- 26(1) Двухтрубочатых желез нет.
- 27(30) Трубочатые (однотрубчатые) железы одного размера.
- 28(29) Трубочатые (однотрубчатые) железы с воротничком у выходного отверстия протока. Многоячеистые железы имеются только на последних сегментах брюшка. Имеются склеротизированные поры неясной структуры.....  
.....*R. parva* (Danzig)



- 29(28) Трубочатые (однотрубчатые) железы без воротничка у выходного отверстия протока. Многоячеистые железы встречаются по всей поверхности тела. Склеротизированных пор неясной структуры нет...  
 .....*R. brevipes* (Goux)
- 30(27) Трубочатые (однотрубчатые) железы двух размеров; мелкие железы уникальной структуры (см. рисунок).....*R. ovoides* (Goux)

### 7.16 Группа рода (г/р) *Nipaeococcus* Šulc, 1945

(номенклатурно соответствует трибе *Trabutini* Silvestri, 1939; объемного соответствия нет)

Группа рода *Nipaeococcus* Šulc, 1945 близка к г/р *Paraputo* Laing, 1929 и г/р *Trabutina* Marchal, 1904 по наличию шипов на дорсальной поверхности тела, помимо шипов церариев. В палеарктической фауне мы относим к этой группе только один род *Nipaeococcus*. Мы не рассматриваем здесь тропический род *Hypogeococcus* Rau, 1938, отдельные виды которого, а именно *H. festirianus* (Lizer y Trelles, 1942), *H. pungens* Granara de Willink, 1981 и *H. spinosus* Ferris, 1953 отмечались некоторыми авторами как заносные в палеарктическом регионе; первые 2 вида – в южной Европе, а третий – в Японии. Все три вида связаны преимущественно с кактусами и не переходят на аборигенные палеарктические растения. Кроме того, по нашему мнению, типовые виды родов *Hypogeococcus* и *Nipaeococcus*, соответственно *H. barbarae* Rau, 1938 и *N. nipae* (Maskell, 1893) чрезвычайно близки морфологически, а разнообразие признаков прочих видов вообще не позволяет провести между этими родами какой-либо четкой границы.

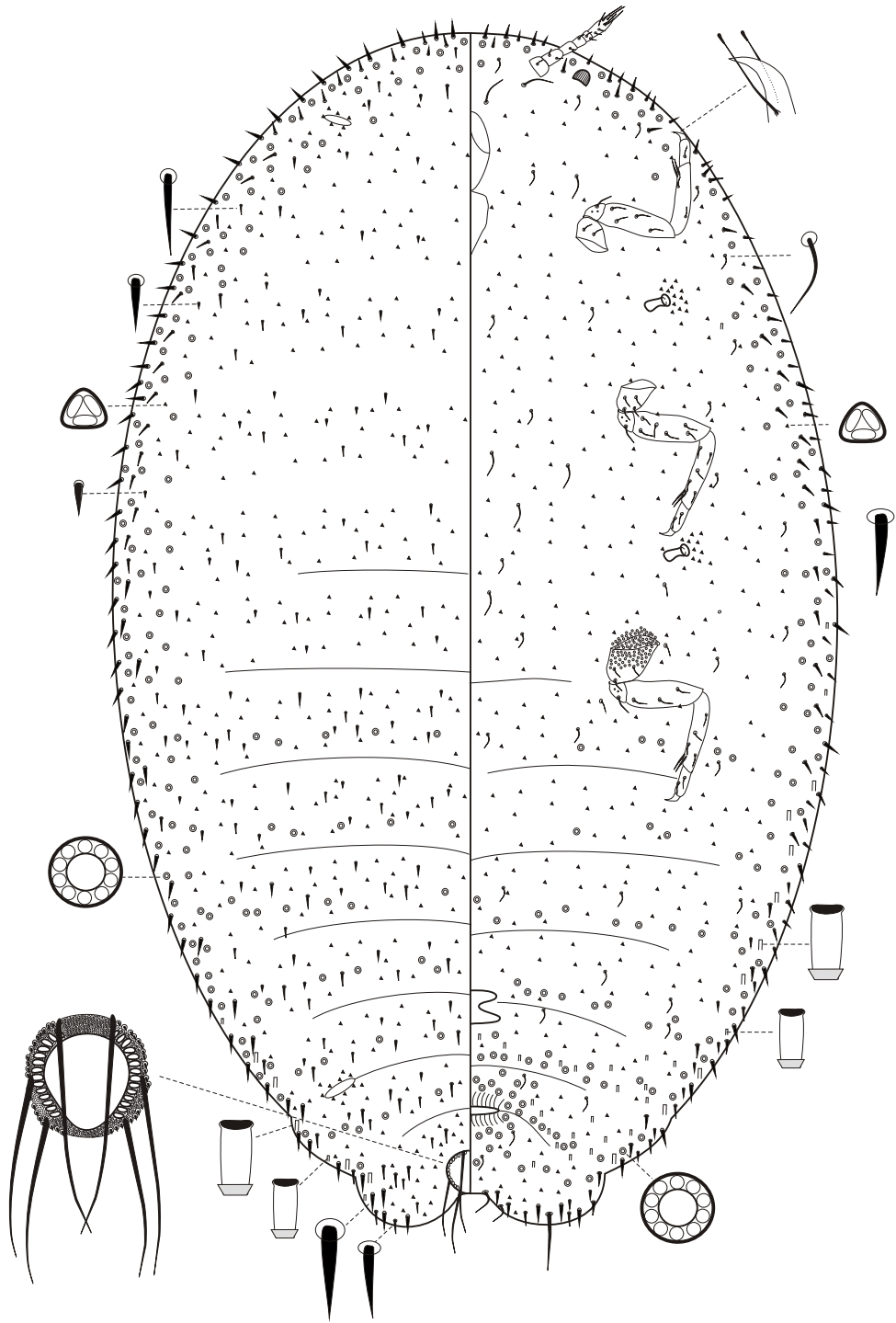
#### *Nipaeococcus* Šulc, 1945 (Рис. 64)

Šulc, 1945: 1 (type species *Pseudococcus nipae* Maskell, 1893 by monotypy and original designation). Borchsenius, 1949: 260. Ferris, 1950: 103. McKenzie, 1967: 206. Williams & Granara de Willink, 1992: 236. Williams, 2004: 442. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Elizabethiella* Borchsenius, 1947: 142 (type species *Dactylopius nipae* Maskell, by subsequent designation). Borchsenius, 1948: 953 (synonymy).

*Calicoccus* Balachowsky, 1959: 339 (type species *Calicoccus guazumae* Balachowsky, by monotypy and original designation). Williams & Granara de Willink, 1992: 236 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело обычно широкоовальное, выпуклое; некоторые виды окрашиваются в черный цвет при помещении в спирт или щелочь. Ноги и усики обычно малы в сравнении с телом. Анальный аппарат полноценный, с внутренним



**Рисунок 65.** *Adelosoma phragmitidis*, Таджикистан.

рядом пор, наружным рядом микрошипигов и 6 длинными щетинками. Обе пары спинных устьиц нормально развиты. Многоячеистые железы имеются. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трубоччатые железы простые, редко с небольшим воротничком или (у некоторых видов) грибовидные. Краевые церарии, как правило, имеются только на брюшных сегментах, редко до 18 пар; у некоторых видов развиты также дополнительные медиальные церарии. На дорсальной поверхности тела имеются многочисленные шипы.

**Замечания.** Род *Nipaeococcus* Šulc, 1945 насчитывает около 50 видов в мировой фауне, из которых 7 отмечены в Палеарктике.

*Coccus rorismarinis* Boyer de Fonscolombe, 1834 несколько раз переносился из одного рода в другой; последний раз этот вид был перенесен Балашовским (Balachowsky, 1933) в американский род *Amonostherium* Morrison et Morrison, 1922. Однако типовой вид рода *Amonostherium* обладает зубчиком на коготке и поэтому относится к другому подсемейству, Phenacoccinae; кроме того у *Amonostherium* отсутствуют обе пары спинных устьиц. Признаки же *Coccus rorismarinis* соответствуют диагнозу рода *Nipaeococcus* (подсемейство Pseudococcinae).

*Pedronia planococcoides* Borchsenius, 1962 рассматривался Таном (Tang, 1992) в роде *Planococcus*, что на наш взгляд, ошибочно, так как вид обладает расположенными по всей поверхности тела рядами шипов с трехячеистыми железами при основании и дополнительным рядом церариев вдоль средней линии тела. Что же касается тропического рода *Pedronia* Green, 1922, то его представители (и особенно типовой вид) характеризуются рядами дорсальных церариев с крупными толстыми шипами, расположенными на сильно склеротизированных бугорках, тогда как у *P. planococcoides* шипы (в том числе в церариях) тонкие, а склеротизированных бугорков нет вовсе. В палеарктической фауне признаки обсуждаемого вида соответствуют только диагнозу рода *Nipaeococcus*. По этой же причине мы переносим в *Nipaeococcus* и второй вид, описанный Бохсениусом в роде *Pedronia*, *P. tremae* Borchsenius, 1962.

### Определительная таблица видов

- 1(2) Трехячеистые железы двух размеров; дорсальные примерно в 1.5 раза крупнее вентральных.....*N. delassusi* (Balachowsky)
- 2(1) Трехячеистые железы одного размера.
- 3(4) Грибовидные железы имеются.....*N. rorismarinis* (B. Fonscolombe)
- 4(3) Грибовидных желез нет.
- 5(6) Краевых церариев 18 пар.....*N. planococcoides* (Borchsenius)
- 6(5) Краевые церарии различимы только на брюшке, тогда как на месте грудных и головных церариев расположены щетинки или единичные шипы.
- 7(10) Трубочатые железы одного размера, имеются только на вентральной поверхности тела.
- 8(9) Шипы церариев широко расставлены, расстояние между ними больше длины

- шипов.....*N. nipae* (Maskell)  
 9(8) Шипы церариев расположены тесно друг к другу, расстояния между ними многократно меньше длины шипов.....*N. tremae* (Borchsenius)  
 10(7) Трубочатые железы двух размеров, многочисленны на обеих сторонах тела...  
 .....*N. viridis* (Newstead)

В рамках палеарктической фауны мы (Данциг, Гаврилов-Зимин, 2014) рассматривали отдельную г/р *Trabutina* Marchal, 1904 в связи с отсутствием у большинства ее представителей ясно выраженных церариев. К этой группе мы относили два палеарктических рода червецов (*Adelosoma* Borchsenius, 1948 и *Trabutina* Marchal, 1904), характеризующихся утратой церариев (за исключением слабо развитых  $C_{18}$  у *Trabutina tenax* (Borchsenius, 1949)), наличием многочисленных шипов на дорсальной поверхности тела, коготком без зубчика и двумя парами спинных устьиц. В масштабе мировой фауны, рассмотренной мною в недавней статье (Gavrilov-Zimin, 2015) границы между г/р *Trabutina* и г/р *Nipaecoccus* становятся размытыми и группы объединяются в одну. Обычно с родом *Trabutina* сближают также северо-американский род *Amonostherium* Morrison et Morrison, 1922 (см., например, Danzig & Miller, 1996), что, однако, не согласуется с некоторыми фактами. Представители американского рода обладают зубчиком на коготке и не имеют спинных устьиц; на наш взгляд они могут быть родственны палеарктическому роду *Coccidohystrix* Lindinger, 1943 (см. выше).

### Определительная таблица родов

- 1(2) Трубочатые железы малочисленны и встречаются только на сегментах брюшка. Брюшное устье крупное, с сильной срединной перетяжкой. В пазухах листьев крупных злаков (*Phragmites*, *Arundo*, etc.).....*Adelosoma* Borchsenius  
 2(1) Трубочатые железы многочисленны, разбросаны по всей поверхности тела. Брюшных устьиц нет. На веточках *Tamarix* spp.....*Trabutina* Marchal

#### *Adelosoma* Borchsenius, 1948 (Рис. 65)

Borchsenius, 1948: 583 (type species *Adelosoma phragmitidis* Borchsenius, 1948, by original designation and monotypy); 1949: 187. Tang, 1992: 320. Williams, 2004: 45. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие; тазики задних ног сильно расширены, с большим числом просвечивающих пор, переходящих на заднегрудь; коготок без зубчика; коготковые пальчики булавовидно расширены на вершине. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным (отчасти двойным) рядом микрошипиков и 6 длинными щетинками. Спинных устьиц две пары. Многоячеистые железы образуют широкую полосу вдоль края тела. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всему телу. Трубочатые железы с небольшим, плохо заметным воротничком. Церариев нет. Многочисленные тонкие шипы и толстые щетинки образуют широкую полосу вдоль всего края тела, как с дорсальной, так и с вентральной стороны. Отдельные шипы встречаются также в средней части тергитов брюшка.

Монотипный род.

***Trabutina* Marchal, 1904**

Marchal, 1904: 448 (type species *Trabutina elastica* Marchal, 1904, by original designation). Leonardi, 1920: 450. Archangelskaya, 1937: 26. Borchsenius, 1949: 188. Ter-Grigorian, 1973: 117. Ben-Dov, 1988: 387. Danzig & Miller, 1996: 8. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Naiacoccus* Green, 1919: 117 (type species *Naiacoccus serpentinus* Green, 1919, by original designation). Borchsenius, 1949: 195. Danzig & Miller, 1996: 8 (synonymy).

*Trabutinella* Borchsenius, 1948: 584 (type species *Trabutinella tenax* Borchsenius, 1948, by original designation). Danzig & Miller, 1996: 8 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело взрослой самки широкоовальное, эластичное, до 4 мм длиной, чернеющее в спирту и щелочи. Усики 6-8-члениковые. Ноги с утолщенными члениками, тазики задних ног с просвечивающими порами; коготок без зубчика. Анальный аппарат разнообразного строения, от полноценного до упрощенного. Передние и задние спинные устьица обычно хорошо развиты, но у некоторых экземпляров плохо заметны. Брюшных устьиц нет. Дисковидные железы трех типов: многоячеистые, трехячеистые и простые поры. Трехячеистые железы обычно малочисленны и неравномерно распределены по поверхности тела. Трубочатые железы простого строения, многочисленны на обеих сторонах тела. Шипы обычно многочисленны на дорсальной поверхности тела, по крайней мере на брюшке, редко отсутствуют или малочисленны. Церарии отсутствуют, за исключением  $C_{18}$  у *T. tenax*. Кроме того,  $C_{18}$  имеются у личинок самцов и самок *T. mannipara* (Danzig & Miller, 1996). Волоски обычно расположены на вентральной поверхности тела, реже на обеих сторонах тела.

Яйцевой мешок (кроме *T. serpentina*) овальный или почти шаровидный,

плотный, полностью покрывает тело самки, цвет мешка от желтоватого до коричневого. У *T. serpentina* яйцевой мешок очень длинный (до 25 мм), узкий, обычно свернутый в петлю.

Самки *Trabutina* spp. располагаются группами на тонких ветвях и побегах гребенщика, часто массово размножаясь. Самки и личинки старшего возраста выделяют обильную медвяную росу, которая сначала имеет вид прозрачных капель, а затем твердеет и кристаллизуется, покрывая растения и почву под ними белыми, сладкими на вкус хлопьями.

**Замечания.** Род включает в себя 5 видов, распространённых в аридной зоне Палеарктики и связанных с разными видами гребенщиков. *T. mannipara* и *T. serpentina* распространены по всей этой зоне от Италии до северо-восточного Китая, ареал *T. crassispinosa* занимает только восточную часть палеарктического региона: от Турции и Ирана до Китая. Два других вида распространены локально: *T. elastica* обитает в Северной Африке и Испании, *T. tenax* – в Таджикистане.

“*Trabutina*” *andrei* Gómez-Menor Ortega (1948) к роду *Trabutina* отношения не имеет, что уже отмечалось ранее (Danzig & Miller, 1996) и переносится нами в род *Nudicauda* Gavrilov, 2006 – *N. andrei* (Gómez-Menor Ortega, 1948).

#### Определительная таблица видов

- 1(6) На дорсальной поверхности брюшка или, по крайней мере, на последних брюшных тергитах расположены многочисленные шипы.
- 2(3) Шипы тонкие, не сужены у основания. Многоячеистых желез на дорсальной поверхности тела нет.....*T. mannipara* (Hemprich et Ehrenberg)
- 3(2) Шипы толстые, суженные у основания. Многоячеистые железы имеются на двух-пяти задних тергитах брюшка.
- 4(5) Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела имеются только на двух-трех последних сегментах брюшка, на вентральной – многочисленны не только на брюшке, но и на груди. Трехячеистые железы в передней части дорсальной поверхности тела (на головогруды и 4-х передних сегментах брюшка) единичны. Яйцевой мешок овальный или почти шаровидный.....*T. crassispinosa* Borchsenius
- 5(4) Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела расположены на 4-5 задних сегментах брюшка, на вентральной – только на брюшке и по краю заднегруды, отсутствуют в средней части груди. Трехячеистые железы на дорсальной поверхности многочисленны по всему телу. Яйцевой мешок очень длинный, узкий, часто свернутый в петлю.....*T. serpentina* (Green)

6(1) Шипов нет или они имеются только в составе слабо развитых  $C_{18}$ .

7(8)  $C_{18}$  имеются. Многоячеистые железы имеются на всех тергитах тела. Анальный аппарат с 8 щетинками.....*T. tenax* (Borchsenius)

8(7)  $C_{18}$  отсутствуют. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела имеются только на двух последних сегментах брюшка. Анальный аппарат с многочисленными (25-30) щетинками.....*T. elastica* Marchal

### 7.17 Группа рода (г/р) *Antonina* Signoret, 1872

(номенклатурно соответствует трибе Sphaerococcini Cockerell, 1899; объемного соответствия нет)

В мировой фауне псевдококцид известно, по крайней мере, 18 родов, характеризующихся сильной редукцией или полной утратой ног. Из этих родов восемь считаются большинством современных исследователей близкородственными и объединяются в трибу Serrolecaniini Shinji, 1935. Характерными признаками этой трибы считаются каудально направленное вагинальное отверстие и наличие групп микротрубчатых желез, расположенных на месте утраченных задних ног или на поверхности особых кармановидных придатков, считающихся рудиментами задних ног (вероятно тазиков). За исключением ориентального монотипного рода *Kermicus* Newstead, 1897 все рода этой трибы относятся к палеарктической фауне и рассматриваются ниже в Приложении 2. Остальные рода «безногих» червецов, возможно, не близкородственны друг другу, а демонстрируют конвергентное сходство (см. подробное обсуждение у Hendricks & Kosztarab, 1999). В Палеарктике это обширный род *Antonina* Signoret, 1875 и род *Nesticoccus* Tang, 1977, включающий два эндемичных китайских вида. Оба этих рода, вероятно, занимают сестринское положение по отношению к трибе Serrolecaniini. В связи с принятой в настоящей работе практикой использования морфологических групп родов мы рассматриваем всех «безногих» палеарктических червецов в единой группе рода *Antonina*. Виды этой группы характеризуются следующим набором признаков: утрата ног (за исключением очень маленьких ног у *Paraserrolecanium* Wu, 2010), сильная редукция усиков, сильная склеротизация тела взрослых самок, появление групп микротрубчатых желез или неправильных пор позади задних дыхалец, утрата спинных устьиц или сохранение лишь задней слабо-развитой пары, утрата (за несколькими исключениями) брюшных устьиц, яйцеживорождение, обитание в пазухах листьев бамбуков, реже – других злаков.

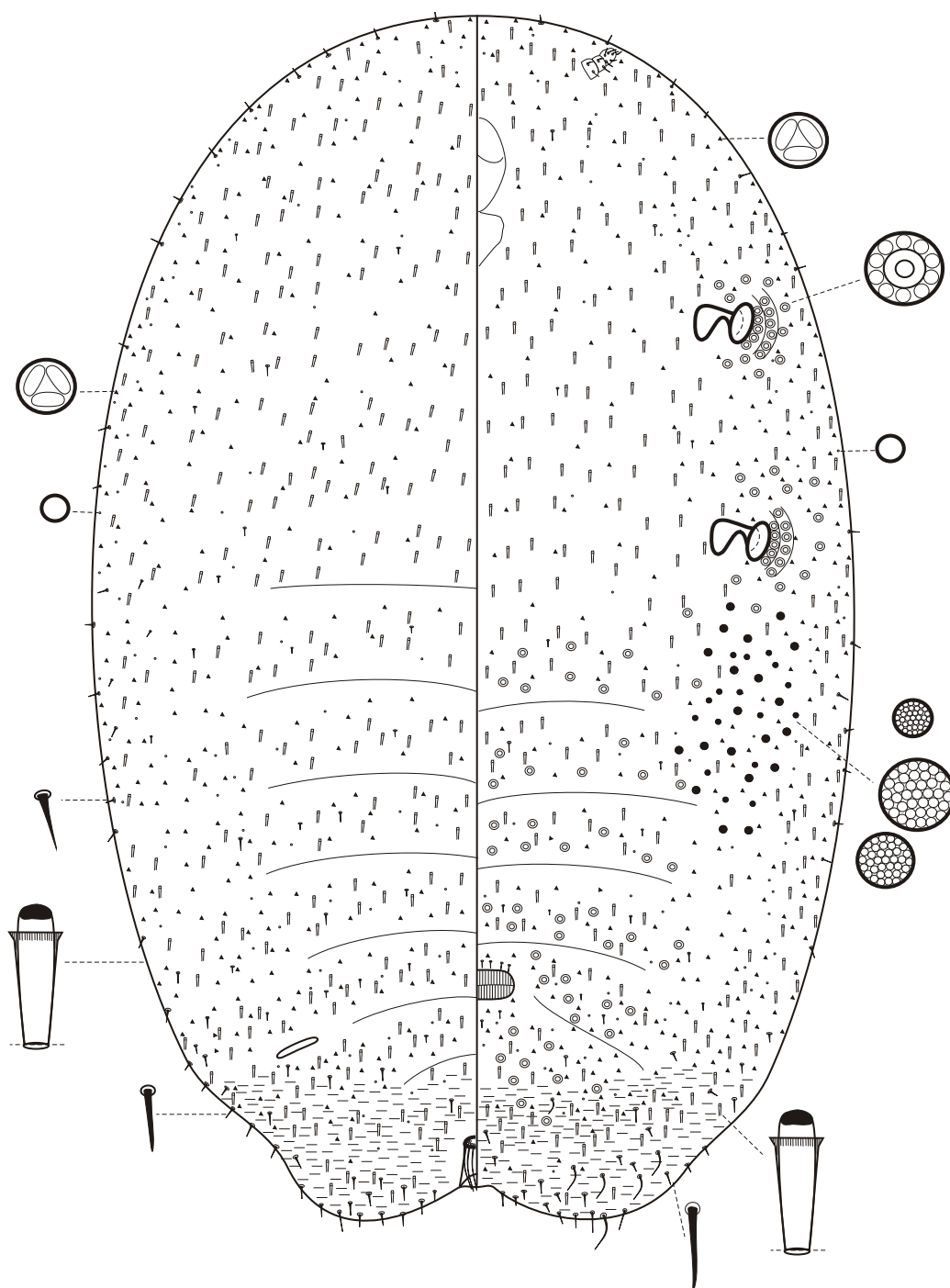


Рисунок 66. *Antonina purpurea*, Франция.

За пределами Палеарктики червецы с сильно редуцированными или отсутствующими ногами сгруппированы в следующие монотипные и олиготипные рода: *Acinicoccus* Williams, 1985 (Австралия), *Antoninoides* Ferris, 1953 (США), *Cypericoccus* Williams, 1985 (Австралия), *Kermicus* Newstead, 1897 (Ориентальный регион), *Komodesia* Gavrilov-Zimin, 2016 (Австралазия), *Paludicoccus* Ferris, 1918 (США), *Parapaludicoccus* Mamet, 1962 (Мадагаскар), *Peridiococcus* Williams, 1985 (Австралия), *Pseudantonina* Green, 1922 (Ориентальный, Неарктический и



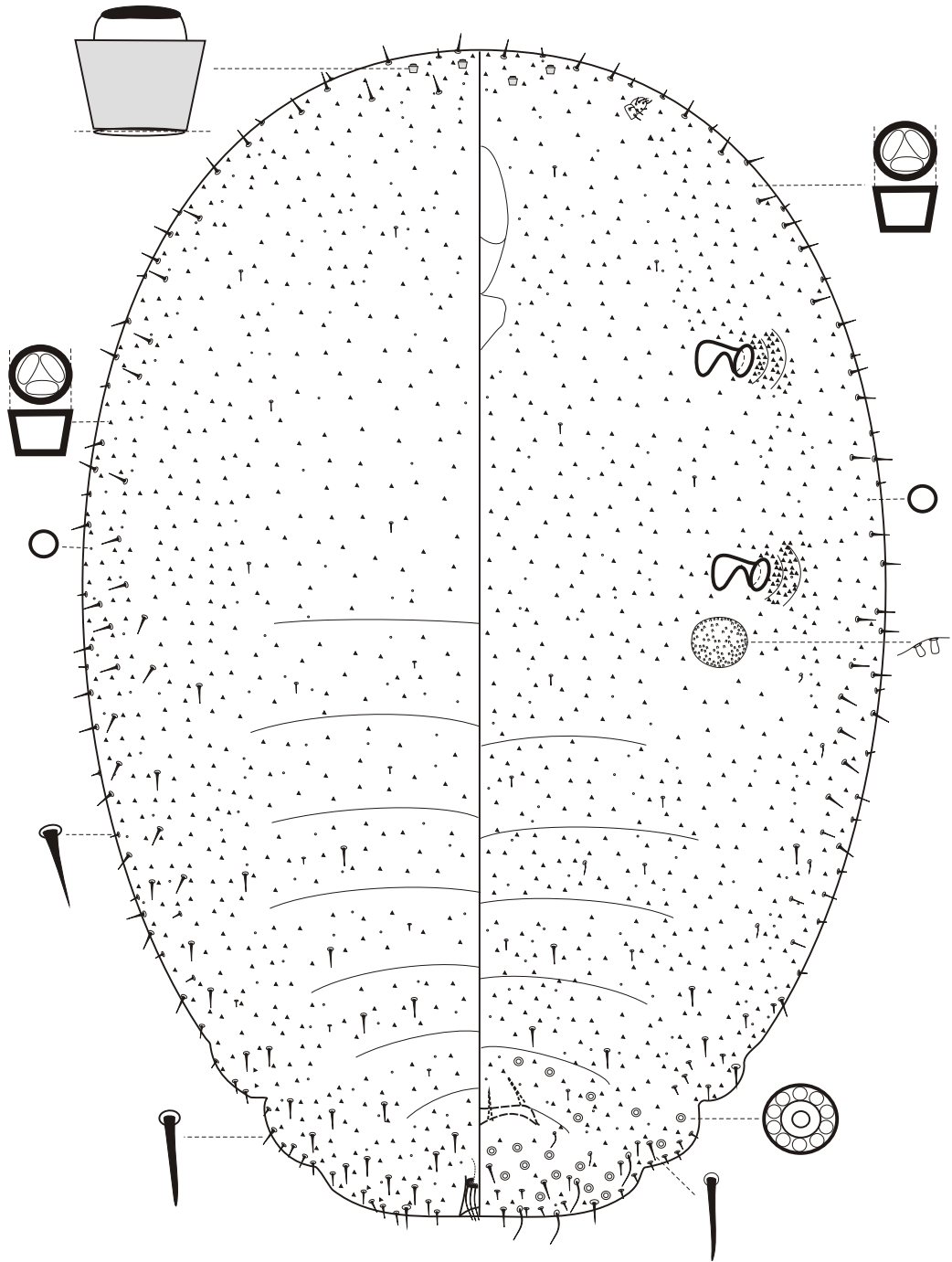


Рисунок 67. *Chaetococcus bambusae*, Гавайи (Гонолулу).

Неотропический регионы) и *Sphaerococcus* Maskell, 1892 (Австралия). Большинство видов этих родов также связано со злаками, редко с растениями других семейств.

### Определительная таблица родов

- 1(2) Маленькие ноги с обычным числом сегментов имеются.....  
 .....*Paraserrolecanium* Wu
- 2(1) Ноги отсутствуют, но различные их рудименты и своеобразные кармановидные

придатки могут располагаться на месте ног.

3(8) Карманообразные придатки, покрытые микротрубчатými железами, имеются на месте задней пары ног.

4(7) Трубчатые железы и рудименты двух передних пар ног отсутствуют.

5(6) Анальный аппарат расположен на дорсальной поверхности последнего брюшного сегмента, отступя от края тела.....*Idiococcus* Takahashi et Kanda

6(5) Анальный аппарат расположен на вершине последнего брюшного сегмента.....*Porisaccus* Hendricks et Kosztarab

7(4) Трубчатые железы и рудименты двух передних пар ног имеются.....*Paraporisaccus* Lu et Wu

8(3) Карманообразные придатки отсутствуют.

9(14) Микротрубчатые железы имеются и образуют компактные группы позади задних дыхалец или подкраевые полосы на стернитах брюшка.

10(13) Микротрубчатые железы образуют две компактные группы позади задних дыхалец.

11(12) Анальная щель хорошо развита.....*Serrolecanium* Shinji

12(11) Анальная щель отсутствует.....*Chaetococcus* Maskell

13(10) Микротрубчатые железы образуют подкраевые полосы на стернитах брюшка.....*Tangicoccus* Kozár et Walter

14(9) Микротрубчатые железы отсутствуют.

15(16) Анальный аппарат сильно упрощен и представлен склеротизированным полукольцом без пор, микрошипиков и щетинок.....*Nesticoccus* Tang

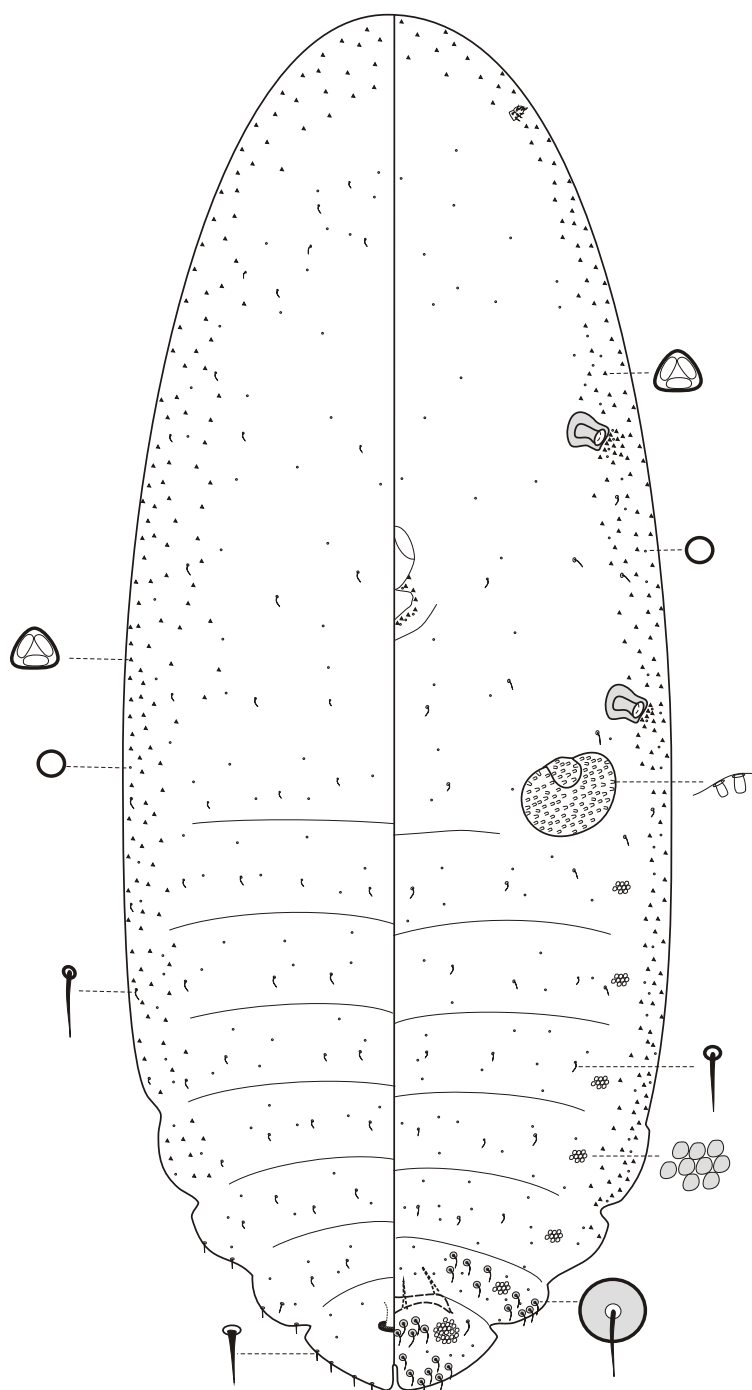
16(15) Анальный аппарат полноценный и обычно расположен внутри анальной трубки.....*Antonina* Signoret

### ***Antonina* Signoret, 1875 (Рис. 66)**

Signoret, 1875: 24 (type species *Antonina purpurea* Signoret, 1875 by monotypy). Borchsenius, 1949: 311. Ferris, 1953: 289. McKenzie, 1967: 73. Danzig, 1980: 199. Williams, 1985: 35; 2004: 52. Tang, 1992: 18. Hendricks & Kosztarab, 1999: 94. Williams & Miller, 2002. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

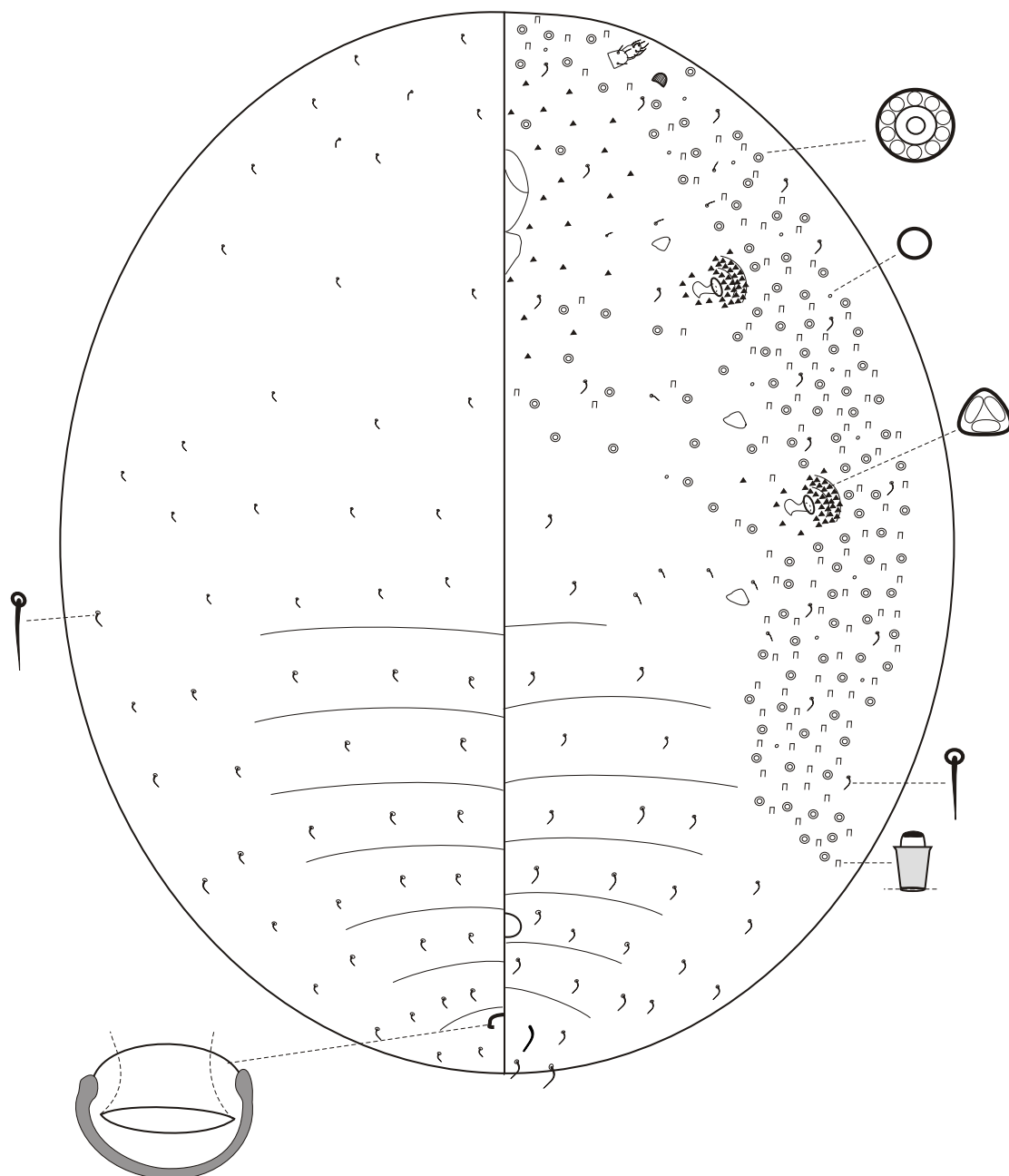
*Laboulbenia* Lichtenstein, 1877: 299 (type species *Laboulbenia brachypodii* Lichtenstein, 1877 by monotypy; objective synonymy, based of synonymy of the type species).

**Диагноз.** Самка. Тело обычно широкоовальное, у старых самок сильно склеротизированное. Усики очень короткие, 2-4-члениковые. Ноги отсутствуют; на их месте часто остаются рудименты в виде кутикулярных бугорков. Анальный



**Рисунок 68.** *Idiococcus bambusae*, Китай (Аньхой).

аппарат обычно расположен в глубине анальной трубки, редко на поверхности тела (например, у китайского эндемика *A. hubeiana* Wu, 2001) и представлен анальным кольцом с порами и микрошипиками и 6 более или менее длинными щетинками. Спинные устья часто отсутствуют, реже представлены плохо развитой задней парой (например, у *A. purpurea* Signoret, 1875 *A. crawi* Cockerell, 1900, *A. pretiosa* Ferris, 1953, *A. hubeiana*). Многоячеистые и трехячеистые железы имеются. Дисковидные поры представлены двумя типами: мелкими круглыми порами, разбросанными по всей поверхности тела и крупными неправильными порами, образующими



**Рисунок 69.** *Nesticoccus sinensis*, Китай (Пекин).

две симметричные группы позади задних дыхалец. Трубочатые железы особого строения, с фланцем близ дистального конца протока, обычно многочисленны на всей поверхности тела, редко полностью отсутствуют (*A. hubeiana*). Поверхность тела покрыта различной величины щетинками, которые становятся длиннее и толще по направлению к заднему концу тела.

В мировой фауне род насчитывает около 30 видов, из которых 12 представлены в фауне Палеарктики.

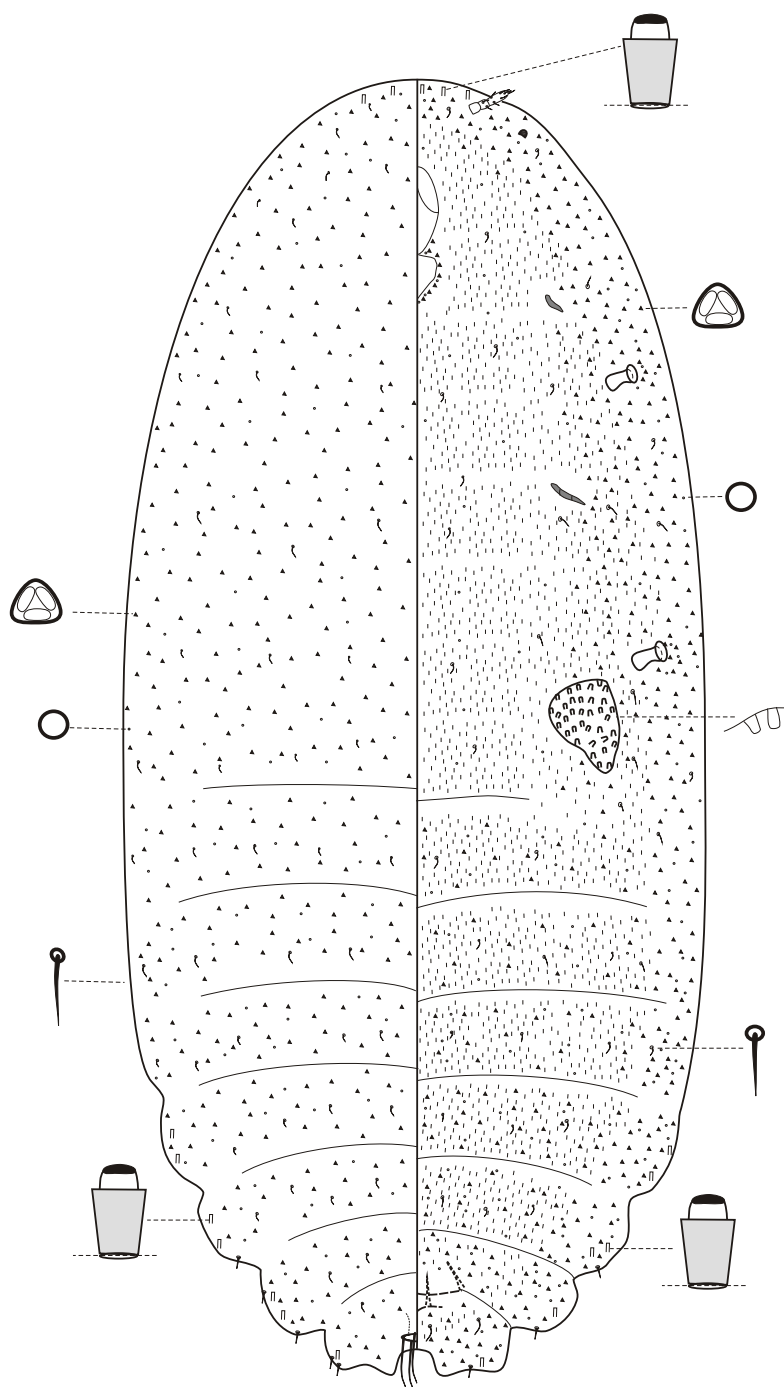


Рисунок 70. *Paraporisaccus guizhouensis*, паратип.

### Определительная таблица видов

- 1(22) Анальный аппарат расположен внутри анальной трубки. Трубчатые железы многочисленны.
- 2(19) Неправильные дисковидные поры образуют две симметричные группы позади задних дыхалец.
- 3(12) Неправильные поры образуют компактные группы, которые расположены на поверхности заднегруди и нескольких передних стернитов брюшка.
- 4(7) Все трубчатые железы примерно одного размера.

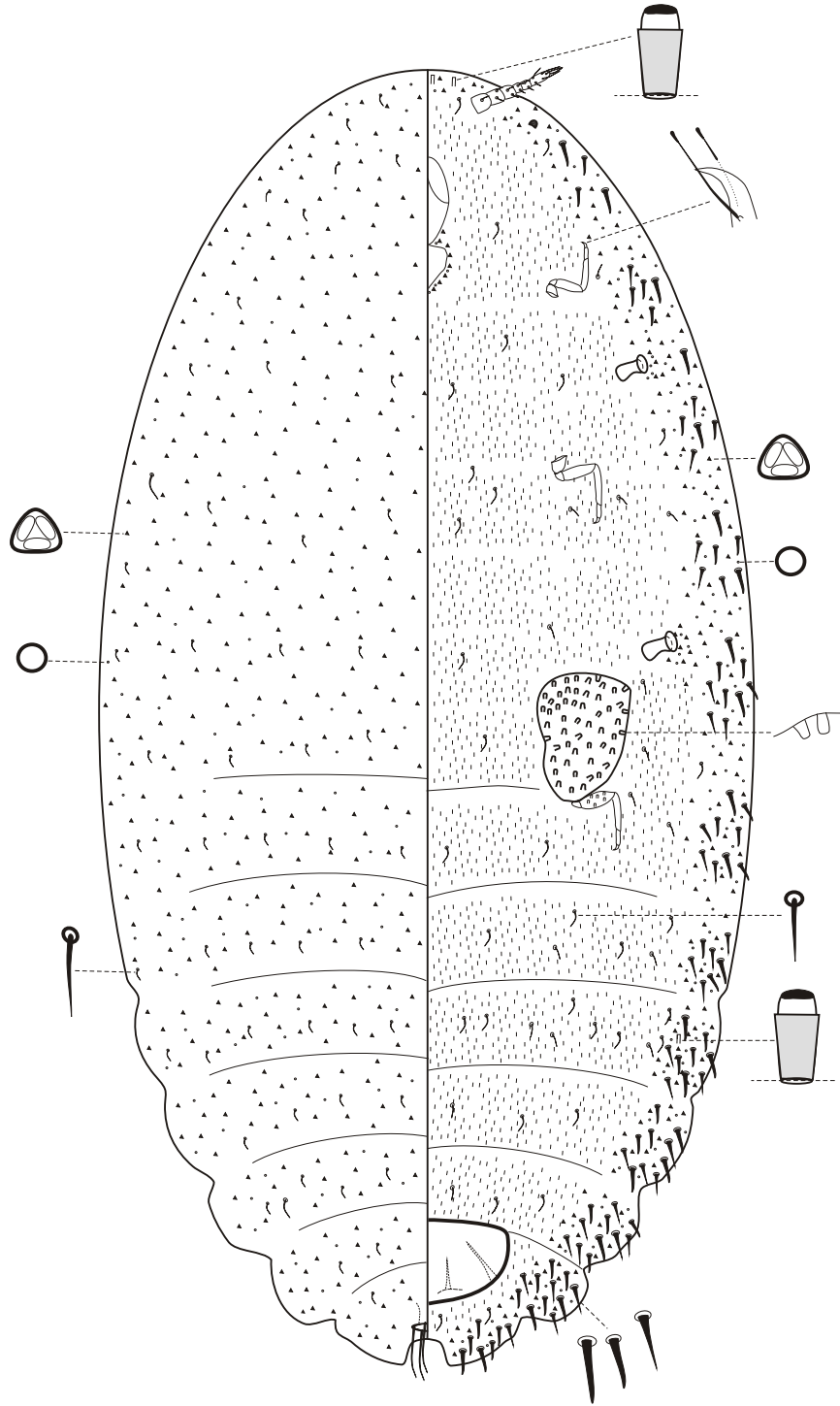


Рисунок 71. *Paraserrolecanium fargesii*, голотип.

- 5(6) Внутри дыхальцевых перитрем расположены многоячейстые железы.....  
 .....*A. purpurea* Signoret
- 6(5) Внутри дыхальцевых перитрем многоячейстых желез нет.....  
 .....*A. transcaucasica* Borchsenius
- 7(4) Трубоччатые железы двух размеров.
- 8(11) Дорсальные многоячейстые железы имеются.
- 9(10) Многоячейстые железы встречаются на голове.....*A. nanlingensis* Wu et al.

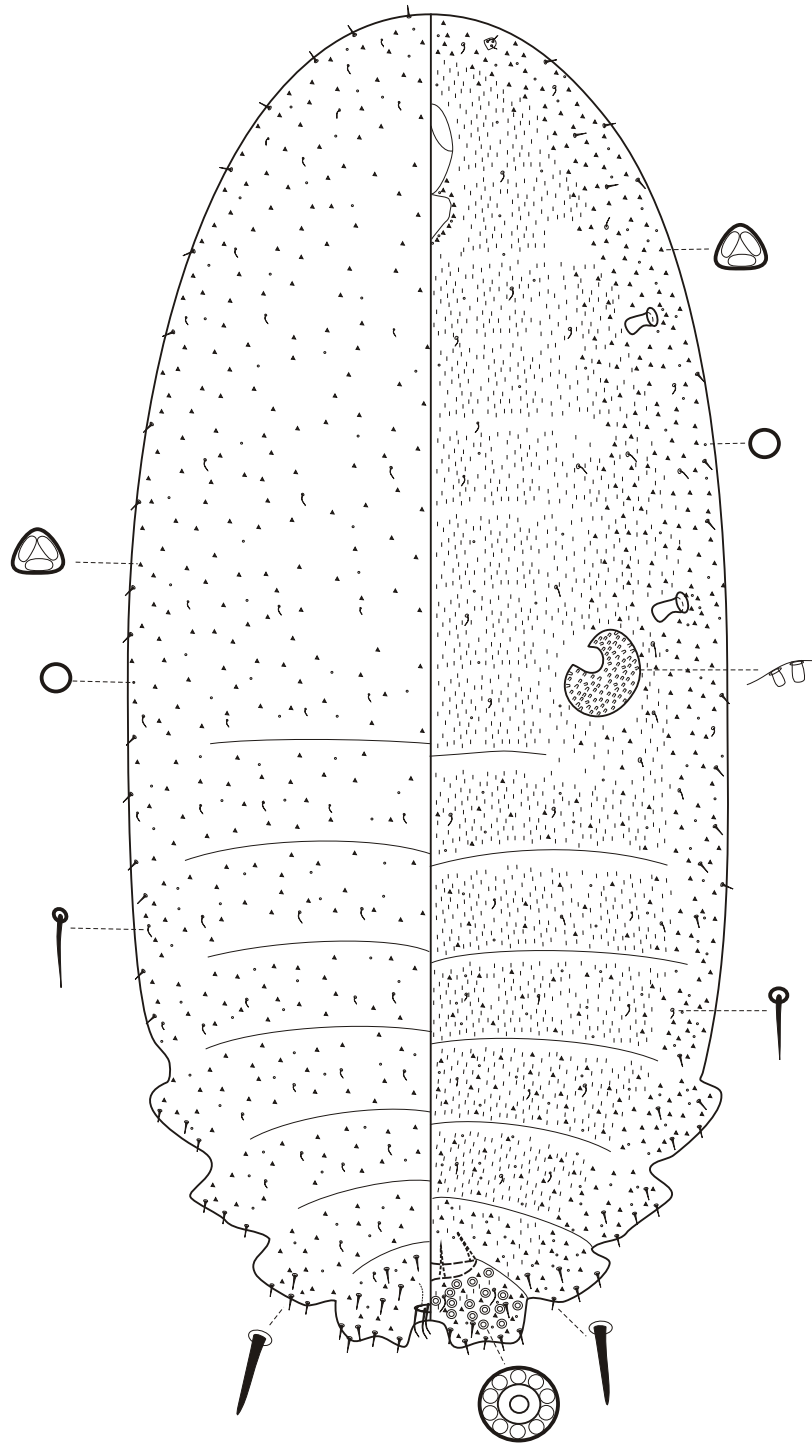


Рисунок 72. *Porisaccus jiuhuaensis*, Китай (Аньхой).

- 10(9) Многоячейстых желез на голове нет..... *A. milleri* Williams
- 11(8) Дорсальных многоячейстых желез нет..... *A. tesquorum* Danzig
- 12(3) Неправильные поры образуют обширные группы, вытянутые от заднегруди до задних стернитов брюшка.
- 13(14) Внутри дыхальцевых перитрем расположены многоячейстые железы  
..... *A. panica* Hall
- 14(13) Внутри дыхальцевых перитрем многоячейстых желез нет.

- 15(18) Многоячеистые железы многочисленны на вентральной поверхности тела или в краевой полосе на обеих сторонах тела. Сегменты брюшка не уплощены.
- 16(17) Многоячеистые железы образуют полосу вдоль всего края тела. Задние спинные устья имеютя.....*A. crawi* Cockerell
- 17(16) Краевой полосы многоячеистых желез и спинных устьиц нет.....  
.....*A. graminis* (Maskell)
- 18(15) Многоячеистые железы крайне малочисленны и имеются только вокруг отверстия анальной трубки. Сегменты брюшка пластинкообразные..*A. pretiosa* Ferris
- 19(2) Групп неправильных дисковидных пор нет.
- 20(21) Многоячеистые железы двух размеров.....*A. vera* Borchsenius
- 21(20) Многоячеистые железы одного размера.....*A. evelynae* Gavrilov
- 22(1) Анальный аппарат расположен на поверхности тела. Трубчатых желез нет.....  
.....*A. hubeiana* Wu

### ***Chaetococcus* Maskell, 1893 (Рис. 67)**

Maskell, 1898: 249 (type species *Sphaerococcus bambusae* Maskell, 1893, by subsequent designation of Fernald, 1903). Borchsenius, 1949: 314. Williams, 1985: 67; 2004: 99. Kosztarab & Kozár, 1988: 79. Williams & Watson, 1988: 29. Tang, 1992: 27. Hendricks & Kosztarab, 1999: 27. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное. Усики 1-2-члениковые. Ноги полностью отсутствуют; на месте задней пары ног располагается две симметричных группы микротрубчатых желез. Анальный аппарат представлен широким анальным кольцом, расположенным на поверхности тела или (у типового вида) в глубине короткой анальной трубки. Спинных и брюшных устьиц нет, однако у *Ch. dendrocalami* Williams, 2004, известного из Малайзии, имеется задняя пара плохо развитых спинных устьиц. Многоячеистые железы имеются или (у *Ch. sulcii*) отсутствуют. Трехячеистые железы и простые поры многочисленны. Трубчатые железы с глубоким воротничком. На обеих сторонах тела имеются шиповидные щетинки.

Род включает 5 видов, один из которых эндемичен для Малайзии, а 4 других рассматриваются ниже в Приложении 2.

### **Определительная таблица видов**

- [1(2) Многоячеистые железы отсутствуют.....*Ch. sulcii* (Green)
- 2(1) Многоячеистые железы имеются.



- 3(4) Анальный аппарат расположен в глубине анальной трубки.....  
 .....*Ch. bambusae* (Maskell)
- 4(3) Анальный аппарат расположен на поверхности тела.
- 5(6) Щетинки анального кольца очень короткие, значительно короче диаметра кольца; трубчатые железы имеются только на задних сегментах брюшка или полностью отсутствуют.....*Ch. turanicus* Borchsenius

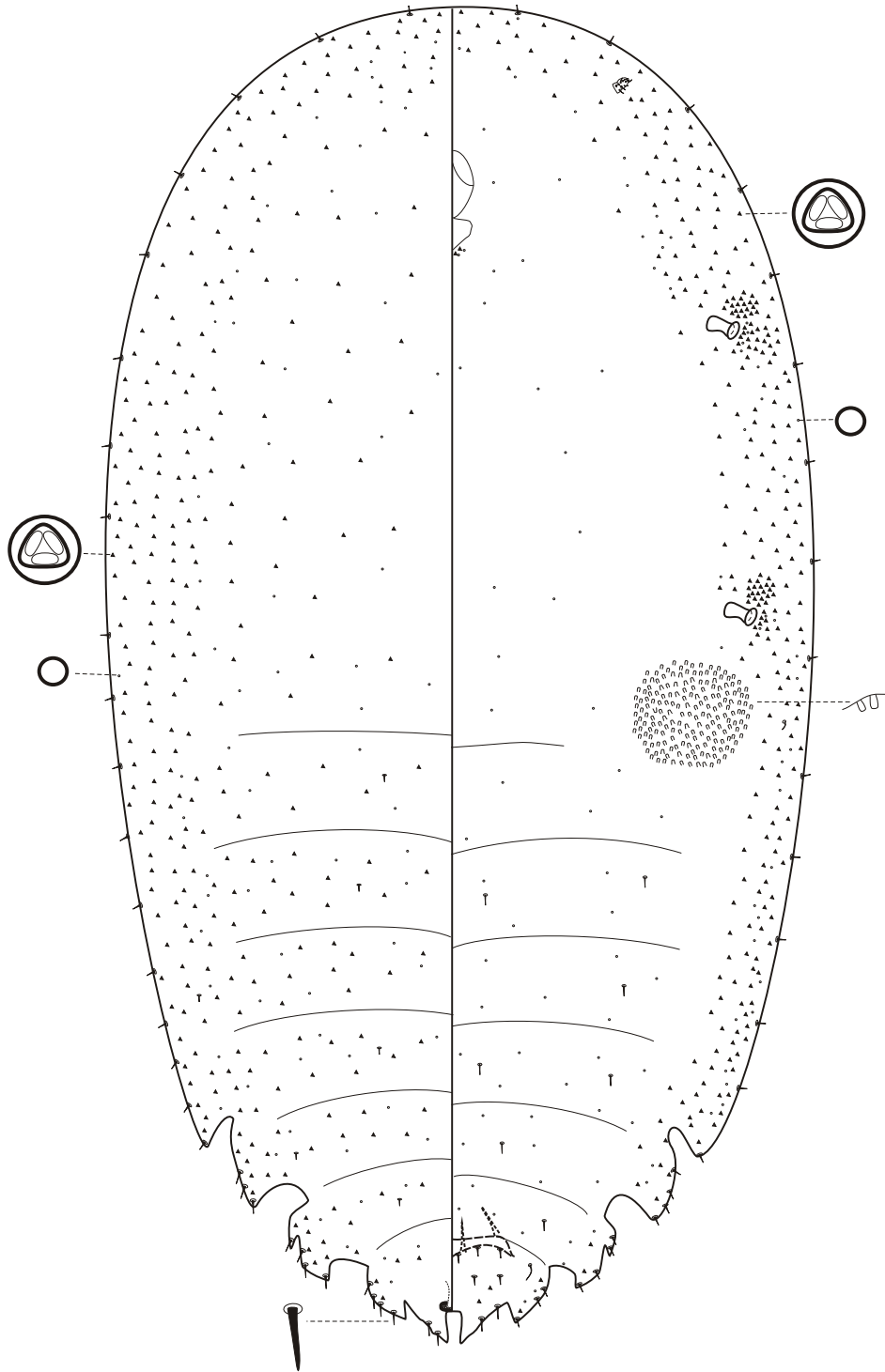


Рисунок 73. *Serrolecanium indocalamus*, Китай (Аньхой).

б(5) Щетинки анального кольца длинные, длиннее диаметра кольца; трубчатые железы вместе с многоячеистыми образуют группы вдоль края брюшка и краевую полосу на груди и голове.....*Ch. phragmitis* (Marchal)

***Idiococcus*** Takahashi et Kanda, 1939 (Рис. 68)

Takahashi & Kanda, 1939 (type species *Idiococcus bambusae* Takahashi and Kanda, 1939 by monotypy and original designation). Hendricks & Kosztarab, 1999: 48. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело сильно вытянутое, червеобразное. Ротовой аппарат смещен на среднегрудь. Усики 1-2-члениковые. Ног нет, но на месте последней пары расположено две сильно склеротизированных карманообразных пластинки. Анальный аппарат расположен на дорсальной стороне последнего брюшного тергита, отступя от края тела, представлен склеротизированным полукольцом с многочисленными порами и шестью очень короткими, плохо заметными щетинками. Спинных устьиц нет. Многоячеистые железы имеются или отсутствуют. Трехячеистые и простые дисковидные поры имеются. Трубчатых желез нет.

**Замечания.** Монотипный род, известный из Китая и Японии. Самостоятельность второго вида, *I. maanshaensis* Tang, 1984 спорна – см. комментарии у Hendricks & Kosztarab, 1999 и у Wu & Lu, 2012.]

***Nesticoccus*** Tang, 1977 (Рис. 69)

Tang, 1977: 28 (type species *Nesticoccus sinensis* Tang, 1977, by monotypy and original designation). Hendricks & Kosztarab, 1999: 144. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело округлое. Усики 2-члениковые. Ноги редуцированы до слабозаметных бугорков. Анальный аппарат упрощенный, представлен склеротизированным полукольцом без пор, микрошипиков и щетинок. Спинных устьиц нет. Многоячеистые и трехячеистые железы имеются. Трубчатые железы, если имеются, то с глубоким воротничком. Поверхность тела с обеих сторон покрыта редкими мелкими волосками.

**Замечания.** Род включает два вида эндемичных для Китая. Второй вид, *N. fanjingensis* Wu, 2001 очень близок к типовому, но отличается полным отсутствием трубчатых желез.

***Paraporisaccus*** Lu et Wu, 2011 (Рис. 70)

Lu & Wu, 2011: 395 (type species *Paraporisaccus guizhouensis* Lu et Wu, 2011, by original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики очень короткие, 2-3-члениковые. Две передние пары ног редуцированы до маленьких несегментированных придатков; вместо задней пары ног имеется сильно склеротизированный карманообразный

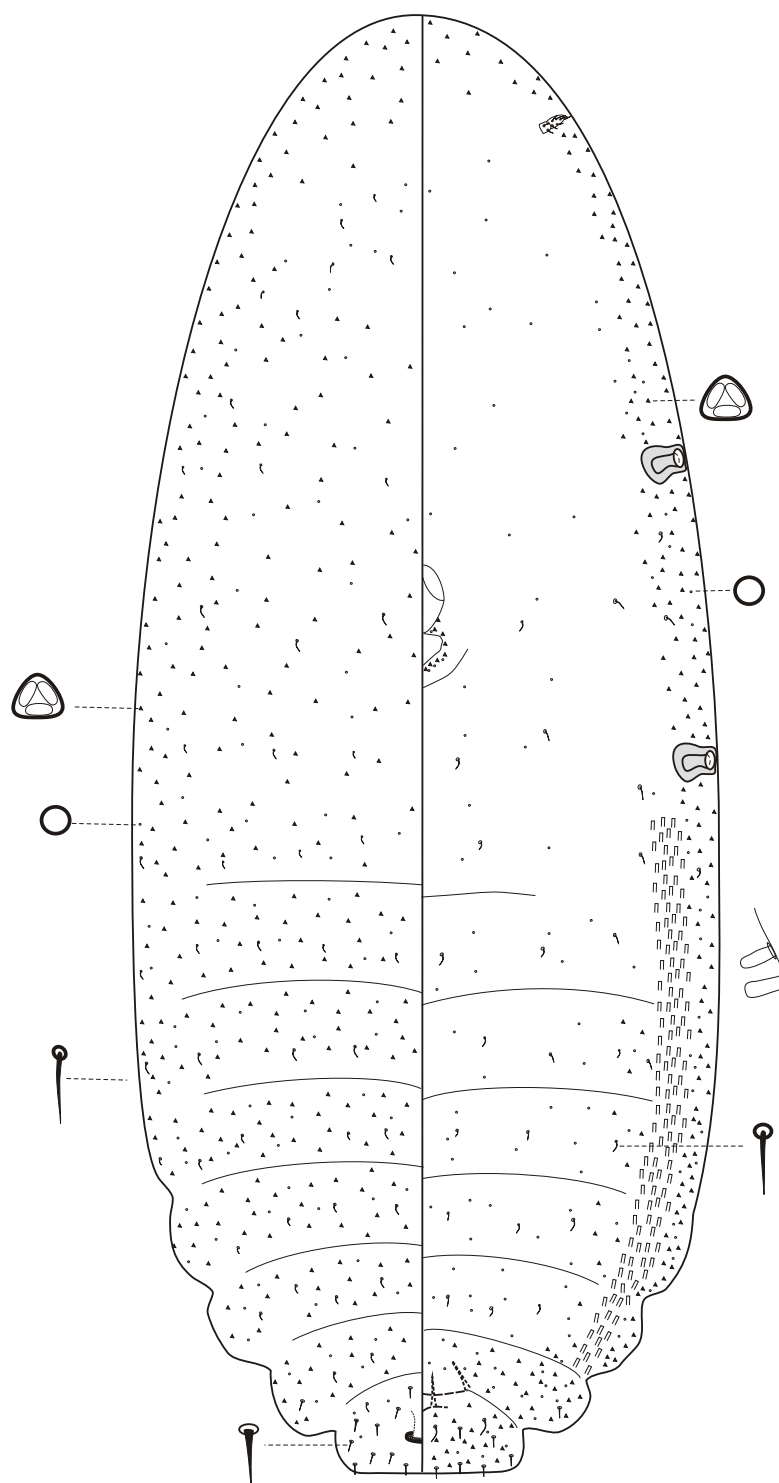


Рисунок 74. *Tangicoccus elongatus*, Китай (Аньхой).

придаток, покрытый микротрубчатыми железами. Анальный аппарат расположен на конце короткой анальной трубки, впяченной внутрь тела, с 6 длинными щетинками и многочисленными порами и (?) микрошипиками. Спинных устьиц нет. Многоячеистых желез нет. Трехячеистые железы и простые поры имеются. Трубчатые железы с глубоким воротничком.

Монотипный род.

***Paraserrolecanium* Wu, 2010 (Рис. 71)**

Wu, 2010: 902 (type species *Paraserrolecanium fargesii* Wu, 2010, by original designation).  
Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Ноги очень маленькие, но с обычным числом члеников; коготок без зубчика, коготковые пальчики с булавовидной вершиной; задние тазики очень сильно расширены и покрыты многочисленными микротрубчатými железами. Анальный аппарат расположен на конце короткой анальной трубки, впяченной внутрь тела, с 6 длинными щетинками, многочисленными порами и (?) микрошипиками. Спинных устьиц нет. Многоячеистых желез нет. Трехячеистые железы и простые поры имеются. Трубчатые железы с глубоким воротничком.

Монотипный род.

***Porisaccus* Hendricks et Kosztarab, 1999 (Рис. 62)**

Hendricks & Kosztarab, 1999: 56 (type species *Serrolecanium jiuhuaensis* Wu, 1984, by original designation).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное. Усики 1-члениковые. Ног нет, но на месте последней пары расположено два сильно склеротизированных карманообразных придатка с многочисленными микротрубчатými железами. Анальный аппарат представлен разомкнутым склеротизированным кольцом с многочисленными порами и 6 длинными щетинками. Спинных устьиц нет. Многоячеистые, трехячеистые железы и простые дисковидные поры имеются. Трубчатые железы отсутствуют (но имеются у личинок!).

**Замечания.** Род включает два вида, оба восточно-палеарктические. *P. sasae* (Siraiwa, 1939) очень близок, возможно конспецифичен типовому виду и отличается лишь полным отсутствием многоячеистых желез.

***Serrolecanium* Shinji, 1935 (Рис. 73)**

Shinji, 1935: 106 (type species *Serrolecanium bambusae* Shinji, 1935, by monotypy, junior synonym of *S. tobai* (Kuwana, 1932)). Ferris, 1950: 71. Danzig, 1980: 202. Hendricks & Kosztarab, 1999: 66. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное или удлинено-овальное, сильно склеротизированное у старых самок. Усики 1-2-члениковые. Ног нет; на месте задних ног расположены две больших группы микротрубчатых желез. Задние сегменты брюшка с сильно изрезанными, лопастными краями; последний брюшной сегмент разделен анальной щелью. Анальный аппарат расположен на вершине

последнего брюшного сегмента и представлен анальным кольцом с порами и 6 щетинками. Спинных устьиц и многоячеистых желез нет. Трехячеистые железы и простые дисковидные поры и имеются. Трубочатые железы если имеются, с глубоким воротничком.

Род включает 5 морфологически очень сходных видов, распространенных в Китае и Японии.

### Определительная таблица видов

- 1(6) Трубочатые железы имеются.
- 2(5) Трубочатые железы расположены на обеих сторонах брюшка и вдоль всего края головогруды.
- 3(4) Анальное кольцо обычное, плоское.....*S. tobai* (Kuwana)
- 4(5) Анальное кольцо с глубокими впячиваниями, внутри которых находятся поры и щетинки.....*S. takagii* Hendricks et Kosztarab
- 5(2) Трубочатые железы встречаются только по краю брюшных стернитов и единично вдоль края головы..... *S. ferrisi* Wu et Lu
- 6(1) Трубочатых желез нет.
- 7(8) Впереди каждого дыхальца присутствует плотная группа трехячеистых желез (см. рисунок).....*S. indocalamus* Wu
- 8(7) Трехячеистые железы не собраны в группы впереди дыхалец, а лишь образуют скопления вокруг перитремы.....*S. kawaii* Hendricks et Kosztarab

### *Tangicoccus* Kozár et Walter, 1985 (Рис. 74)

*Longicoccus* Tang, 1977: 26 (type species *Longicoccus elongates* Tang, 1977, by monotypy and original designation) – junior homonym of *Longicoccus* Danzig, 1975. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015. Kozár & Walter, 1985: 73 (*Tangicoccus*, replacement name for *Longicoccus* Tang, 1977). Hendricks & Kosztarab, 1999: 84.

**Диагноз.** Самка. Тело сильно вытянутое, червеобразное. Положение ротового аппарата и дыхалец необычно: первый смещен на среднегрудь, а вторые на самый край тела. Усики 1-2 члениковые. Ног и их рудиментов нет. Спинных устьиц нет. Анальный аппарат представлен склеротизированным полукольцом с многочисленными порами и 6 короткими щетинками. Многоячеистых желез нет. Трехячеистые железы и простые поры имеются. Трубочатые железы (вероятно гомологичные микротрубочатым железам на ногах и остатках ног у других родов псевдококцид) образуют подкраевую полосу на стернитах брюшка.

Монотипный род.

## Внепалеарктические группы родов

### Группа рода (г/р) *Pedronia* Green, 1922

(номенклатурного и объемного соответствия в литературе нет)

Комбинация диагностических признаков (апоморфии): увеличенные дорсальные шипы, расположенные на склеротизированных бугорках и/или особых лопастьях тела.

Дополнительные признаки (плезиоморфии): коготок без зубчика; пятиячеистых желез нет; усики 6-8-члениковые.

Группа включает 9 родов: *Acrochordonus* Cox, 1987 (Австралазия), *Agastococcus* Cox, 1987 (Австралазия), *Clavicoccus* Ferris, 1948 (Австралазия), *Extanticoccus* Williams, 2004 (Ориентальная область), *Neoclavicoccus* Cotic, 1959 (Австралазия), *Nesopedronia* Beardsley, 1971 (Ориентальная область), *Pedrococcus* Mamet, 1942 (Австралазия), *Pedronia* Green, 1922 (Ориентальная область), *Tylococcus* Newstead, 1897 (Афротропика).

### Группа рода (г/р) *Allomyrmococcus* Takahashi, 1941

(номенклатурно и объемно соответствует трибе

*Allomyrmococcini* Williams, 1978)

Комбинация диагностических признаков (апоморфии): обе пары спинных устьиц сильно развиты, со склеротизированными краями; ноги и антенны удлиненные, с длинными коготками и листовидными коготковыми пальчиками; анальный аппарат упрощенный, без пор и микрошипиков; церарии и шипы отсутствуют.

Дополнительные признаки (плезиоморфии): коготок без зубчика; трехячеистые железы многочисленны и равномерно распределены по поверхности тела.

Все 11 родов этой группы эндемичны для Ориентальной области, главным образом для Больших Зондских островов: *Allomyrmococcus* Takahashi, 1941, *Archeomyrmococcus* Williams, 2002, *Bolbococcus* Williams, 2002, *Borneococcus* Williams, 2002, *Dicranococcus* Williams, 2002, *Doryphorococcus* Williams, 2002, *Hippeococcus* Reyne, 1954, *Malaicoccus* Takahashi, 1950, *Paramyrmococcus* Takahashi, 1941, *Promyrmococcus* Williams, 2002, *Thaimyrmococcus* Williams, 2002.

## ВЫВОДЫ

1. Многолетняя работа по изучению видового состава, морфологии, анатомии, репродуктивной биологии и систематики палеарктических псевдококцид показала, что в регионе обитает не менее 498 видов мучнистых червецов из 72 родов. В целом, в ходе работы были описаны 7 новых для науки родов и 33 новых вида; установлены три новых синонима уровня семейства, 21 новый синоним родового уровня, 95 – видового уровня и 87 новых таксономических комбинаций.

Прикладное значение имеют прежде всего виды-космополиты из родов *Pseudococcus*, *Planococcus* и *Phenacoccus*, вредящие декоративным и сельскохозяйственным растениям в открытом грунте южных районов Палеарктики и повсеместно в условиях защищенного грунта. Потенциальную угрозу для декоративных культур на территории РФ представляют также недавно завезенные вредные виды из родов *Rhizoecus*, *Ripersiella*, *Antonina*, *Trochiscococcus*.

2. 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.

3. 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'Herculais, 1878, г/р *Nipaeococcus* 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.

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

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

6. Полное облигатное яйцеживорождение и простой жизненный цикл самки

(без чередования подвижных и неподвижных стадий) являются плезиоморфными признаками всех псевдококцид, унаследованными 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*.

### ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Для эффективного мониторинга вредных видов мучнистых червецов необходим строгий карантинный контроль ввозимых в страну растений, в том числе внутренний карантин при перевозке обширного посадочного материала из одних регионов страны в другие, а также своевременная точная идентификация обнаруженных вредителей. При выявлении мучнистых червецов необходимо зафиксировать материал и изготовить тотальные микроскопические препараты по приведенным методикам (Данциг, Гаврилов-Зимин, 2014), а затем идентифицировать вид с использованием разработанных определительных таблиц и рисунков (Данциг, Гаврилов-Зимин, 2014, 2015). Особое внимание в практической работе следует сосредоточить на морфологически близких видах из родов *Pseudococcus*, *Planococcus* и *Phenacoccus*. По видам этих родов в прикладных учреждениях необходимо иметь справочную коллекцию микропрепаратов, проверенную специалистом-систематиком. Недавно завезенные на территорию РФ вредные виды, *Rhizoecus mexicanus*, *Rh. dianthi*, *Ripersiella aloes*, *Trochiscococcus speciosus*, необходимо включить в списки карантинных вредителей и ознакомить службы защиты растений с описаниями и рисунками этих видов (Gavrilov, 2004; Данциг, Гаврилов, Трапезникова, 2008; Gavrilov-Zimin & Gapon, 2016).



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимов, А.П. Простой способ получения постоянных давленных препаратов с использованием целлофана / А.П. Анисимов // Цитология. – 1992. – Т. 34. – С. 110–112.

Архангельская, А.Д. Список червецов (Coccidae) Туркменистана / А.Д. Архангельская // Отчет деятельн. СТАЗРа за 1926-1927, 1927-1928 и 1928-1929 операц. года, Ашхабад, 1930. – С. 75–85.

Архангельская, А.Д. Новые виды Coccidae из Средней Азии / А.Д. Архангельская // Защ. Раст. – 1931. – Т. 7. – С. 69–85.

Архангельская, А.Д. Кокциды Средней Азии / А.Д. Архангельская. – Ташкент, 1937. – 159 с.

Базаров, Б.Б. Два новых вида кокцид (Homoptera, Coccoidea) из Таджикистана / Б.Б. Базаров // Докл. АН ТаджССР. – 1963. – Т. 6, вып. 2. – С. 38–42.

Базаров, Б.Б. Три новых вида мучнистых червецов (Homoptera, Coccoidea) с Памира / Б.Б. Базаров // Докл. АН ТаджССР. – 1967. – Т. 10, вып. 8. – С. 60–63.

Базаров, Б.Б. К фауне и экологии червецов и щитовок (Homoptera, Coccoidea) южных склонов Гиссарского хребта. Ущелье Кондара / Б.Б. Базаров. – Душанбе, 1968. – С. 63–99.

Базаров, Б.Б. К фауне кокцид (Homoptera, Coccoidea) Горно-Бадахшанской автономной области (Памир) / Б.Б. Базаров // Изв. АН ТаджССР (Отд. Биол. Наук.). – 1971. – Т. 44, вып. 3. – С. 87–91.

Базаров, Б.Б. Два новых вида кокцид рода *Peliococcus* Worchs. из Центральной Азии / Б.Б. Базаров // Изв. АН ТаджССР. – 1971. – Т. 1. – С. 91–95.

Базаров, Б.Б. Новый вид мучнистого червеца (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) с Восточного Памира / Б.Б. Базаров // Докл. Акад. Наук ТаджССР. – 1973. – Т. 16, вып. 8. – С. 79–81.

Базаров, Б.Б. Ревизия червецов рода *Heliosoccus* Šulc (Homoptera, Coccoidea) фауны СССР. I. II / Б.Б. Базаров // Энтотомол. Обзор. – 1974. – Т. 53, вып. 2. – С. 346–360, – Т. 53, вып. 3. – С. 623-644.

Базаров, Б.Б. Новые виды мучнистых червецов рода *Atrococcus* Goux (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) фауны Средней Азии / Б.Б. Базаров // Докл. АН ТаджССР. – 1975. – Т. 18. – С. 51–54.

Базаров, Б.Б. Новый вид солнечного червеца (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Киргизии / Б.Б. Базаров // Докл. АН ТаджССР. – 1976. – Т. 19,

вып. 1. – С. 62–64.

Базаров, Б.Б. Новый вид мучнистого червеца рода *Dysmicoccus* Ferris (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) с Памира / Б.Б. Базаров // Докл. АН ТаджССР. – 1977. – Т. 20, вып. 5. – С. 65–67.

Базаров, Б.Б. Новый вид мучнистого червеца рода *Phenacoccus* Skll. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / Б.Б. Базаров // Труды ВЭО. – 1979. – Т. 61. – С. 44–46.

Базаров, Б.Б. Новый вид мучнистого червеца рода *Phenacoccus* Skll. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Памира / Б.Б. Базаров // Докл. АН ТаджССР. – 1980. – Т. 23, вып. 7. – С. 404–405.

Базаров, Б.Б. Новый вид рода *Neotrionymus* Borchs. из Киргизии / Б.Б. Базаров // Докл. АН ТаджССР. – 1981. – Т. 24. – С. 262–264.

Базаров, Б.Б. Новый вид рода *Peliococcus* Borchs. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Таджикистана / Б.Б. Базаров, З. Бабаева // Докл. АН ТаджССР. – 1981. – Т. 18. – С. 63–65.

Базаров, Б.Б. Мучнистые червецы рода *Phenacoccus* Skll. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) фауны Таджикистана / Б.Б. Базаров, А.М. Нурмаматов // Энтотомол. Таджикистана. Сб. статей. Душанбе, 1975. – С. 54–61.

Базаров, Б.Б. Новый вид мучнистого червеца рода *Mirococcopsis* Borchs. (Coccoidea, Pseudococcidae) из Таджикистана / Б.Б. Базаров, А.М. Нурмаматов // Изв. АН ТаджССР. – 1975. – Т. 58. – С. 94–96.

Батыгина, Т.Б. Живорождение у растений и животных: беспозвоночных и низших хордовых / Т.Б. Батыгина, Е.А. Брагина, А.В. Ересковский, А.Н. Островский. – Санкт-Петербург, 2006. – 134 с.

Борхсениус, Н.С. Обзор фауны кокцид Черноморского побережья Кавказа / Н.С. Борхсениус. – Сухуми, 1934. – 37 с.

Борхсениус, Н.С. К фауне червецов и щитовок (Coccoidea) Кавказа / Н.С. Борхсениус // Тр. Краснодарск. с.-х. ин-та. – 1936. – Т. 4. – С. 97–139.

Борхсениус, Н.С. Карантинные и близкие к ним виды кокцид (Coccidae) СССР / Н.С. Борхсениус. Тбилиси, 1937. – 272 с.

Борхсениус, Н.С. К фауне червецов и щитовок Кавказа / Н.С. Борхсениус // Защ. Раст. – 1939. – Т. 18. – С. 43–51.

Борхсениус, Н.С. Новый вредитель шелковицы (*Helicoccus destructor* Borchs.) в республиках Средней Азии. Справ. Вопр. Карант. Раст. Москва / Н.С. Борхсениус. – 1941. – Т. 1. – С. 6–7.

Борхсениус, Н.С. Видовой состав производящих манну червецов рода *Trabutina* (Coccidae, Hemiptera) в Средней Азии // Изв. Высш. Курсов Прикл. Зоол. Фитопатол / Н.С. Борхсениус. – 1941. – Т. 12. – С. 123–135.

Борхсениус, Н.С. Два новых рода мучнистых червецов и новый вид щитовки (Homoptera–Coccoidea) из Армении / Н.С. Борхсениус // Докл. АН АрмССР. – 1947. – Т. 7. – С. 141–143.

Борхсениус, Н.С. Обзор червецов рода *Macroscerococcus* Leon. (Coccoidea, Pseudococcidae) Палеарктики / Н.С. Борхсениус // Энтотомол. Обзор. – 1948. – Т. 30. – С. 30–39.

Борхсениус, Н.С. Новые мучнистые червецы семейства Pseudococcidae из Средней Азии (Homoptera, Coccoidea) / Н.С. Борхсениус // Докл. АН СССР. – 1948. – Т. 63, вып. 5. – С. 581–584.

Борхсениус, Н.С. К ревизии рода *Phenacoccus* Skll. (Homoptera, Coccoidea) / Н.С. Борхсениус // Докл. АН СССР. – 1948. – Т. 61. – С. 953–956.

Борхсениус, Н.С. Фауна СССР. Насекомые хоботные. Т. VII. Подотряд червецы и щитовки (Coccoidea). Семейство мучнистые червецы (Pseudococcidae) / Н.С. Борхсениус. – М.-Л.: АН СССР. 383 с.

Борхсениус, Н.С. К вопросу о путях эволюции Coccoidea (Insecta, Homoptera) / Н.С. Борхсениус // Зоол. Ж. – 1956. – Т. 35, вып. 4. – С. 546–553.

Борхсениус, Н.С. Материалы по фауне Coccoidea Кореи (Homoptera) / Н.С. Борхсениус // Энтотомол. Обзор. – 1956. – Т. 35, вып. 3. – С. 671–679.

Борхсениус, Н.С. Материалы по фауне кокцид Китая. II. Описание новых видов кокцид семейств Pseudococcidae, Aclerdidae и Diaspididae (Homoptera, Coccoidea) / Н.С. Борхсениус // Энтотомол. Обзор. – 1958. – Т. 37, вып. 1. – С. 156–173.

Борхсениус, Н.С. Новый род мучнистых червецов из Таджикистана (Insecta, Homoptera, Coccoidea) / Н.С. Борхсениус // Докл. АН ТаджССР. – 1960. – Т. 3, вып. 1. – С. 47–49.

Борхсениус, Н.С. Материалы по фауне кокцид Китая. IX. Новые червецы сем. Margarodidae, Eriococcidae и Pseudococcidae (Homoptera, Coccoidea) / Н.С. Борхсениус // Энтотомол. Обзор. – 1960. – Т. 39, вып. 4. – С. 914–938.

Борхсениус, Н.С. Материалы по фауне кокцид Китая. X / Н.С. Борхсениус // Энтотомол. Обзор. – 1962. – Т. 41, вып. 3. – С. 583–595.

Борхсениус, Н.С. Материалы по фауне кокцид Китая. XI. Новые роды и виды червецов сем. Pseudococcidae (Homoptera, Coccoidea) / Н.С. Борхсениус // Тр. ЗИН АН СССР. – 1962. – Т. 30. – С. 221–244.

Борхсениус, Н.С. Практический определитель кокцид (Coccoidea) культурных растений и лесных пород СССР / Н.С. Борхсениус. – М.-Л.: АН СССР, 1963. – 311 с.

Борхсениус, Н.С. Три новых вида червецов сем. Pseudococcidae (Homoptera, Coccoidea) фауны СССР / Н.С. Борхсениус, Э.Ф. Козаржевская // Тр. ЗИН АН СССР. – 1966. – Т. 37. – С. 36–40.

Борхсениус, Н.С. Мучнистые червецы, паразитирующие на пшенице и других злаках в Армянской ССР / Н.С. Борхсениус, М.А. Тер-Григорян // Изв. АН АрмССР. – 1956. – Т. 9, вып. 4. – С. 17–27.

Борхсениус, Н.С. Два новых вида мучнистых червецов рода *Helioscoccus* Šulc (Insecta, Homoptera, Coccoidea) / Н.С. Борхсениус, Е.М. Терезникова // Зоол. Журн. – 1959. – Т. 38, вып. 3. – С. 307–321.

Борхсениус Н.С. Два новых види борошних червеців роду *Rhizoecus* Künck. (Coccoidea, Pseudococcidae) фауны України / Н.С. Борхсениус, Е.М. Терезникова // Доп. АН УРСР. – 1959. – Т. 3. – С. 322–325.

Бущик, Т.Н. К фауне кокцид (Homoptera, Coccoidea) Западного Копетдага / Т.Н. Бущик // Тр. ЗИН АН СССР. – 1960. – Т. 27. – С. 167–182.

Габричевский, Е.Г. Постэмбриональное развитие, партеногенез и педогамия у кокцид (Coccidae) / Е.Г. Габричевский // Русский Зоол. Ж. – 1923. – Т. 3, вып. 3-4. – С. 295–332.

Гаврилов, И.А. К фауне и систематике кокцид (Homoptera, Coccinea) средней полосы европейской части России / И.А. Гаврилов // Энтотомол. Обзор. – 2003. – Т. 82, вып. 1. – С. 106–115.

Гаврилов, И.А. Кокциды (Homoptera: Coccinea) Поволжья / И.А. Гаврилов // Энтотомол. Обзор. – 2004. – Т. 84, вып. 3. – С. 523–529.

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

Гаврилов, И.А. О причинах и следствиях яйцеживорождения у гемиптероидных насекомых (Insecta: Paraneoptera) / И.А. Гаврилов // Мат. Отчетн. Науч. Сесс. ЗИН РАН. Санкт-Петербург. – 2009. – С. 12–13.

Данциг, Е.М. Кокциды (Homoptera, Coccoidea) Ленинградской области / Е.М. Данциг // Энтотом. Обзор. – 1959. – Т. 38, вып. 1. – С. 443–445.

Данциг, Е.М. Новые и малоизвестные виды мучнистых червецов (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Ленинградской области / Е.М. Данциг // Энтотом. Обзор. – 1960. – Т. 39, вып. 1. – С. 172–181.

Данциг, Е.М. К фауне и биологии кокцид и алейродид Северной Карелии / Е.М. Данциг // Энтотомол. Обзор. – 1968. – Т. 47, вып. 3. – С. 499–504.

Данциг, Е.М. Мучнистые червецы *Phenacoccus halimiphylli* Danzig, sp. n. и *Ph. arthrophyti* Arch. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae), ведущие скрытый образ жизни в пустынях Средней Азии / Е.М. Данциг // Энтотомол. Обзор. – 1968. – Т. 47. – С. 844–847.

Данциг, Е.М. Первое сообщение о кокцидах Монголии / Е.М. Данциг // Зоол. Журн. – 1969. – Т. 48. – С. 1579–1581.

Данциг, Е.М. О синонимии некоторых полиморфных видов кокцид (Homoptera, Coccoidea) / Е.М. Данциг // Зоол. Журн. – 1970. – Т. 49, вып. 7. – С. 1015–1024.

Данциг, Е.М. Новые и малоизвестные виды мучнистых червецов (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) с Дальнего Востока / Е.М. Данциг // Энтотомол. Обзор. – 1971. – Т. 50, вып. 2. – С. 366–391.

Данциг, Е.М. Новые и малоизвестные виды кокцид (Homoptera, Coccoidea) из Сибири и Дальнего Востока СССР / Е.М. Данциг // Тр. ЗИН АН СССР. – 1972. – Т. 1972. – С. 261–275.

Данциг, Е.М. К фауне алейродид и кокцид (Homoptera: Aleyrodidea, Coccoidea) Монголии / Е.М. Данциг // Насек. Монголии. – 1972. – Т. 1. – С. 325–348.

Данциг, Е.М. Новый своеобразный вид мучнистого червеца (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из низовий Аму-Дарьи / Е.М. Данциг // Зоол. Журн. – 1974. – Т. 53, вып. 2. – С. 290–292.

Данциг, Е.М. Новые для Монголии виды мучнистых червецов (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / Е.М. Данциг // Насек. Монголии. – 1975. – Т. 3. – С. 48–55.

Данциг, Е.М. К фауне кокцид (Homoptera, Coccoidea) Северной и Восточной Монголии / Е.М. Данциг // Насекомые Монголии. – 1977. – Т. 5. С. 196–202.

Данциг, Е.М. Новые виды мучнистых червецов (Homoptera, Coccoidea) из Сибири и Дальнего Востока / Е.М. Данциг // Тр. ЗИН АН СССР. – 1978. – Т. 61. – С. 124–132.

Данциг, Е.М. К фауне кокцид (Homoptera, Coccoidea) Южного Сахалина и Кунашира / Е.М. Данциг // Тр. Биол.-почв. Ин-та Дальневост. Науч. Центра АН СССР. – 1978. – Т. 50, вып. 153. – С. 2–23.

Данциг, Е.М. Кокциды Дальнего Востока СССР (Homoptera, Coccinea) с анализом филогении кокцид мировой фауны / Е.М. Данциг. – Л.: Наука, 1980. – 368 с.

Данциг, Е.М. Новые для Монголии виды кокцид (Homoptera, Coccinea) / Е.М.

Данциг // Насек. Монголии. – 1980. – Т. 7. – С. 31–38.

Данциг, Е.М. Новые виды кокцид (Homoptera, Coccinea) из Монголии / Е.М. Данциг // Насек. Монголии. – 1982. – Т. 8. – С. 140–147.

Данциг, Е.М. Новые и малоизвестные виды червецов и щитовок (Homoptera, Coccinea) фауны СССР / Е.М. Данциг // Энт. Обозр. – 1983. – Т. 62, вып. 3. – С. 514–523.

Данциг, Е.М. К фауне кокцид (Homoptera, Coccinea) Тебердинского государственного заповедника / Е.М. Данциг // Энт. Мол. Обозр. – 1985. – Т. 64, вып. 1. – С. 110–123.

Данциг, Е.М. Новые данные по систематике кокцид (Homoptera, Coccinea) фауны СССР / Е.М. Данциг // Вестн. Зоол. – 1986. – Т. 4. – С. 18–22.

Данциг, Е.М. Новые сведения по систематике кокцид (Homoptera, Coccinea) СССР и Монголии / Е.М. Данциг // Энт. Обозр. – 1987. – Т. 66, вып. 3. – С. 577–583.

Данциг, Е.М. Ревизия мучнистых червецов (Homoptera, Pseudococcidae) обладающих грибовидными железами, фауны России и сопредельных стран / Е.М. Данциг // Энт. Обозр. – 1998. – Т. 77, вып. 1. – С. 106–133.

Данциг, Е.М. Кокциды рода *Puto* Signoret (Homoptera, Pseudococcidae) фауны России и сопредельных стран / Е.М. Данциг // Энт. Мол. Обозр. – 1999. – Т. 78, вып. 1. – С. 79–91.

Данциг, Е.М. Мучнистые червецы рода *Phenacoccus* Skll. (Homoptera, Pseudococcidae) фауны России и сопредельных стран. I / Е.М. Данциг // Энт. Мол. Обозр. – 2003. – Т. 82. – С. 327–361.

Данциг, Е.М. Еловые мучнистые червецы рода *Phenacoccus* (Homoptera, Coccinea, Pseudococcidae) с обсуждением полиморфизма у *Ph. piceae* (Loew) / Е.М. Данциг // Энт. Мол. Обозр. – 2004. – Т. 83. – С. 530–537.

Данциг, Е.М. Мучнистые червецы рода *Phenacoccus* Skll. (Homoptera, Pseudococcidae) фауны России и сопредельных стран. II / Е.М. Данциг // Энт. Мол. Обозр. – 2006. – Т. 85. – С. 122–161.

Данциг, Е.М. Ревизия мучнистых червецов рода *Fonscolombia* Lichten. (Homoptera, Pseudococcidae) фауны России и сопредельных стран / Е.М. Данциг // Энт. Мол. Обозр. – 2007. – Т. 86. – С. 363–377.

Данциг, Е.М. Мучнистые червецы рода *Helicococcus* Šulc (Homoptera, Pseudococcidae) фауны России и сопредельных стран // Энт. Мол. Обозр. – 2007. – Т. 86. – С. 567–609.

Данциг, Е.М. Мучнистые червецы рода *Dysmicoccus* Ferris (Homoptera, Pseudococcidae) фауны России и сопредельных стран / Е.М. Данциг // Энтотомол. Обзор. – 2009. – Т. 88. – С. 386–390.

Данциг, Е.М. Ревизия мучнистых червецов рода *Coccira* Šulc, 1908 (Homoptera: Coccinea, Pseudococcidae) / Е.М. Данциг // Энтотомол. Обзор. – 2012. – Т. 91. – С. 86–94.

Данциг, Е.М. К систематике и цитогенетике некоторых видов кокцид (Homoptera: Coccoidea) из Воронежа / Е.М. Данциг, И.А. Гаврилов // Энтотомол. Обзор. – 2005. – Т. 84. – С. 527–530.

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

Данциг, Е.М. 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. – С. 779–797.

Данциг, Е.М. *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. – С. 555–573.

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

Данциг, Е.М. Псевдококциды (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) Палеарктики. Часть 1. Подсемейство Phenacoccinae / 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. 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).

Данциг, Е.М. Новый вид кокцид рода *Balanococcus* Williams (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / Е.М. Данциг, С.Г. Иванова // Энтотомол. Обзор. – 1976. – Т. 55. – С. 76–77.

Данциг, Е.М. К фауне кокцид (Homoptera: Coccinea) приливно-отливной зоны Белого моря / Е.М. Данциг, А.А. Пржиборо // Энтотомол. Обзор. – 1995. – Т. 74. – С. 373–375.

Данциг Е.М. Использование некоторыми членистоногими галлов насекомых и других повреждений растений как экологических ниш в условиях пустыни / Е.М. Данциг, Е.С. Сугоняев // Энт. Обозр. – 1969. – Т. 48. – С. 116–124.

Емельянов, А.Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов / А.Ф. Емельянов // Энт. Обозр. – 1974. – Т. 53. – С. 497–522.

Емельянов, А.Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным / А.Ф. Емельянов // Тр. Всесоюзн. Энт. Общ. – 1987. – Т. 69. – С. 19–109.

Захваткин, Ю.А. Эмбриология насекомых / Ю.А. Захваткин. – М., 1975. – 328 с.

Козаржевская, Э.Ф. Методика приготовления препаратов кокцид (Homoptera, Coccoidea) для целей их определения / Э.Ф. Козаржевская // Энт. Обозр. – 1968. – Т. 47. – С. 248–253.

Козаржевская, Э.Ф. Вредители декоративных растений (щитовки, ложнощитовки, червецы) / Э.Ф. Козаржевская. – М., 1992. 360 с.

Кириченко, А.Н. Второе сообщение о фауне щитовок Coccoidea Украины и Крыма / А.Н. Кириченко // Защ. раст. – 1931. – Т. 7. – С. 307–321.

Кириченко, А.Н. Описание нескольких новых видов червецов (Insecta, Hemiptera, Coccidae) из Туркестана и Украины / А.Н. Кириченко // Тр. ЗИН АН СССР. – 1932. – Т. 1. – С. 135–142.

Кириченко, А.Н. Описание новых кокцид подсем. Pseudococcidae фауны СССР (Hemiptera, Coccidae) / А.Н. Кириченко // Энт. Обозр. – 1936(1935). – Т. 26. – С. 130–159.

Кириченко, А.Н. Опис кількох нових видів роду *Phenacoccus* (Coccoidea, Homoptera, Insecta) в СССР / А.Н. Кириченко // Тр. Одеськ. Унив., биол. – 1940. – Т. 4. – С. 187–192.

Кириченко, А.Н. Третье сообщение о фауне кокцид (Coccoidea) / А.Н. Кириченко // Тр. ЗИН АН СССР. – 1940. – Т. 6. – С. 115–137.

Клюге Н.Ю. Современная систематика насекомых / Н.Ю. Клюге. Лань, Ст. Петербург, 2000. – 332 р.

Линдеман, К. Ячменная тля (*Westwoodia hordei* Lindeman). Новое вредное насекомое Южной России / К. Линдеман // Зап. Общ. Сельск.-Хоз. Южн. России. – 1886. – Т. 8. – С. 367–372.

Майр, Э. Принципы зоологической систематики / Э. Майр. Мир, Москва, 1971. – 454 р.

Матесова, Г.Я. Новые виды кокцид (Homoptera, Coccoidea) Юго-Восточного



Казахстана / Г.Я. Матесова // Энтومол. Обзор. – 1957. – Т. 36. – С. 161–174.

Матесова, Г.Я. Новые виды червецов сем. Pseudococcidae (Homoptera, Coccoidea) фауны Казахстана / Г.Я. Матесова // Тр. Инст. Зоол. КазССР. – 1960. – Т. 11. – С. 205–217.

Матесова, Г.Я. Новый род и вид червеца (Homoptera, Coccidea, Pseudococcidae) из Казахстана / Г.Я. Матесова // Вестн. Сельскохоз. Науки. (Алма-Ата). – 1966. – Т. 4. – С. 98–102.

Матесова, Г.Я. Кокциды (Homoptera, Coccoidea) Восточного Казахстана / Г.Я. Матесова // Тр. Инст. Зоол. АН КазахССР. – 1968. – Т. 30. – С. 102–129.

Матесова, Г.Я. Новые виды мучнистых червецов (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Восточного Казахстана / Г.Я. Матесова // Энтومол. Обзор. – 1968. – Т. 47. – С. 151–159.

Матесова, Г.Я. Новый вид из рода *Metadenopsis* Matesova (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / Г.Я. Матесова // Тр. Инст. Зоол. Акад. Наук. КазахССР. – 1974. – Т. 35. – С. 56–63.

Матесова, Г.Я. Новый вид рода *Rhizoecus* Künckel (Homoptera, Pseudococcidae) из Казахстана / Г.Я. Матесова // Тр. Инст. Зоол. Акад. Наук КазахССР. – 1980. – Т. 39. – С. 110–112.

Матесова, Г.Я. Новые виды рода *Mirococcopsis* (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Казахстана / Г.Я. Матесова // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. – 1982(1981). – Т. 105. – С. 56–62.

Матесова, Г.Я. Новый вид рода *Helicococcus* (Homoptera, Pseudococcidae) / Г.Я. Матесова // Зоол. Журн. – 1984. – Т. 69. – С. 1427–1429.

Насонов, Н.В. О некоторых новых кокцидах / Н.В. Насонов // Ежегодн. Зоол. Муз. Акад. Наук. – 1908. – Т. 13. – С. 471–499.

Назарова, М.Н. Практическое пособие к большому практикуму по цитологической и эмбриологической микротехнике / М.Н. Назарова, И.А. Гаврилов, Н.А. Багрянская. Воронеж: ВГУ, 2002. – 24 с.

Нечаева, Г.А. Новые данные о кариотипе *Pseudococcus viburni* (Sign.) (Homoptera, Coccinea) / Г.А. Нечаева, В.Г. Кузнецова, С. Ноккала // Энтومол. Обзор. – 2004. – Т. 83. – С. 23–31.

Нурмаматов, А.М. Новые виды мучнистых червецов рода *Helicococcus* Šulc (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Таджикистана / А.М. Нурмаматов // Изв. АН ТаджССР. – 1975. – Т. 61. – С. 25–31.

Нурмаматов, А.М. *Dysmicoccus badachshanicus* Nurmammatov, sp. n. – новый

вид мучнистого червеца (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Таджикистана / А.М. Нурмамамов // Докл. АН ТаджССР. – 1978. – Т. 21. – С. 61–62.

Нурмамамов, А.М. Новый вид мучнистого червеца рода *Kiritshenkella* Borchs. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Таджикистана / А.М. Нурмамамов // Изв. АН ТаджССР. – 1986. – Т. 104. – С. 89–90.

Нурмамамов, А.М. Новый вид мучнистого червеца *Phenacoccus kokandicus* Nurmatamov sp.n. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Северного Таджикистана / А.М. Нурмамамов // Изв. АН ТаджССР. – 1986. – Т. 105. – С. 93–95.

Нурмамамов, А.М. Новый вид мучнистого червеца *Phenacoccus stipae* Nurmatamov sp. n. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Гисарского хребта Таджикистана / А.М. Нурмамамов // Докл. АН ТаджССР. – 1986. – Т. 29. – С. 762–764.

Нурмамамов, А.М. Новый вид мучнистого червеца *Phenacoccus sogdianicus* Nurmatamov et Bazarov sp.n. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Таджикистана / А.М. Нурмамамов, Б.Б. Базаров // Изв. АН ТаджССР. – 1987. – Т. 107. – С. 78–81.

Нурмамамов, А.М. Новый вид мучнистого червеца *Peliococcus darvasicus* sp.n. (Homoptera, Pseudococcidae) из Таджикистана / А.М. Нурмамамов, Б.Б. Базаров // Энтномол. Обзор. – 1989(1990). – Т. 68. – С. 606–607.

Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 400 с.

Расиня, Б.П. Новые виды мучнистых червецов (Coccoidea, Pseudococcidae) из Латвийской ССР / Б.П. Расиня // Латвийский Энтномол. – 1966. – Т. 11. – С. 3–29.

Расиня, Б.П. Новый вид мучнистых червецов *Pseudococcus pseudoperrisii* Rasiņa (Coccoidea, Pseudococcidae) из Латвийской ССР / Б.П. Расиня // Латвийский Энтномол. – 1971. – Т. 13. – С. 3–6.

Ромейс, Б. Микроскопическая техника / Б. Ромейс. – М.: Иностранная литература, 1953. 718 с.

Тер-Григорян, М.А. Новый вид мучнистого червеца (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Армении / М.А. Тер-Григорян // Докл. АН АрмССР. – 1963. – Т. 36. – С. 123–128.

Тер-Григорян, М.А. Новые виды мучнистых червецов (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из горно-степной и альпийской зон Армении / М.А. Тер-Григорян // Докл. АН АрмССР. – 1964. – Т. 38. – С. 181–188.

Тер-Григорян, М.А. Новые виды мучнистых червецов (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Армении / М.А. Тер-Григорян // Докл. АН АрмССР. – 1964. – Т. 38. – С. 245–249.

Тер-Григорян, М.А. Новые рода червецов (Homoptera, Pseudococcidae) из Армении / М.А. Тер-Григорян // Энтومол. Обзор. – 1964. – Т. 43, вып. 4. – С. 858–863.

Тер-Григорян, М.А. Мучнистые червецы, паразитирующие на злаках в Армянской ССР / М.А. Тер-Григорян // Изв. АН АрмССР. – 1966. – Т. 19(9). – С. 84–92.

Тер-Григорян, М.А. Новые виды мучнистых червецов (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) из Армении / М.А. Тер-Григорян // Докл. АН АрмССР. – 1967. – Т. 44. – С. 91–95.

Тер-Григорян, М.А. Два новых вида рода *Helicococcus* Šulc (Coccoidea, Pseudococcidae) из Армении / М.А. Тер-Григорян // Докл. АН АрмССР. – 1967. – Т. 49. – С. 134–138.

Тер-Григорян, М.А. Червецы и щитовки (Coccoidea). Мучнистые червецы (Pseudococcidae). Фауна Армянской ССР / М.А. Тер-Григорян. – Ереван, 1973. 246 с.

Терезникова, Е.М. Новый вид мучнистых червецов рода *Brevennia* Goux / Е.М. Терезникова // Доп. АН УкрРСР. – 1962. – Т. 1962. – С. 122–123.

Терезникова, Е.М. Новый мучнистых червецов рода *Spinococcus* Kir. (Coccoidea, Pseudococcidae) / Е.М. Терезникова // Доп. АН УкрССР. – 1968. – Т. 1968. – С. 281–283.

Терезникова, Е.М. Новый вид мучнистых червецов рода *Paroudablis* Skll. (Coccoidea, Pseudococcidae) / Е.М. Терезникова // Доп. АН УкрССР. – 1968. – Т. 1968. – С. 472–474.

Терезникова, Е.М. Новый вид мучнистых червецов рода *Rhizoecus* Künck. (Coccoidea, Pseudococcidae) фауны Украины / Е.М. Терезникова // Доп. АН УкрРСР. – 1968. – Т. 4. – С. 377–379.

Терезникова, Е.М. Червці пластинчасті, гігантські та борошністі. Ortheziidae, Margarodidae, Pseudococcidae. Фауна України. Т. 20. Кокциди. Вип. 18. / Е.М. Терезникова. – Київ, 1975. 295 с.

Терезникова, Е.М. О синонимии двух видов кокцид / Е.М. Терезникова // Вест. Зоол. – 1975. – Т. 4. С. 32.

Терезникова, Е.М. Новый вид рода *Euripersia* Borchs. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / Е.М. Терезникова // Труды ВЭО. – 1979. – Т. 61. – С. 49–51.

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

Тряпицын, В.А. Наездники-энциртиды (Hymenoptera, Encyrtidae) Палеарктики / В.А. Тряпицын. – Л., 1989. 488 с.

Хаджибейли, З.К. Новый вид рода *Puto* Sign. (Homoptera, Coccoidea) из горной зоны Грузии / З.К. Хаджибейли // Сообщ. АН ГрузССР. – 1956. – Т. 17. – С. 515–518.

Хаджибейли, З.К. Новый род и вид мучнистого червеца (Homoptera, Pseudococcidae) из Грузии / З.К. Хаджибейли // Энтотомол. Обзор. – 1958. – Т. 57. – С. 903–908.

Хаджибейли, З.К. Особенности фауны кокцид темнохвойных лесов Грузии / З.К. Хаджибейли // Сообщ. АН ГрузССР. – 1959. – Т. 23. – С. 575–582.

Хаджибейли, З.К. Материалы к изучению кокцид (Insecta, Homoptera, Coccoidea) аридных редколесий Грузии / З.К. Хаджибейли // Сообщ. Акад. С.-Х. Наук ГрузССР. – 1960. – Т. 3. – С. 55–64.

Хаджибейли, З.К. Новые виды кокцид (Homoptera, Coccoidea) из Грузии / З.К. Хаджибейли // Тр. Инст. Защ. Раст. ГрузССР. – 1960. – Т. 13. – С. 299–321.

Хаджибейли, З.К. Новые виды кокцид (Homoptera, Coccoidea) фауны Грузии / З.К. Хаджибейли // Тр. Инст. Защ. Раст. ГрузССР. – 1963. – Т. 15. – С. 423–437.

Хаджибейли, З.К. Кокциды субтропической зоны Грузии / З.К. Хаджибейли. – Тбилиси, 1983. 293 с.

Яснош, В.А. Переселение полезных насекомых / В.А. Яснош // Защ. Раст. – 1961. – Т. 3. – С. 31–32.

Afifi, S. Morphology and taxonomy of the adult males of the families Pseudococcidae and Eriococcidae (Homoptera: Coccoidea) / S. Afifi // Bull. British Mus. (Natur. Hist.). – 1968. – Suppl. 13. – P. 3–210.

Afifi, S. & Kosztarab, M. Studies on the morphology and taxonomy of the males of *Antonina* and one related genus (Homoptera: Coccoidea, Pseudococcidae) / S. Afifi, V. Kosztarab // Res. Divis. Bull. Virginia Polytech. Inst. State Univ., Blacksburg. – 1967. – Vol. 15. – P. 1–43.

Ali, S.M. Description of a new and records of some known coccids (Homoptera) from Bihar, India / S.M. Ali // Oriental Insects. New Delhi. – 1967. – Vol. 1. – P. 29–43.

Ali, S.M. A catalogue of the Oriental Coccoidea. (Part IV.) (Insecta: Homoptera: Coccoidea) / S.M. Ali // Indian Mus. Bull. – 1970. – Vol. 5. – P. 71–150.

Ali, S.M. *Birendracoccus*, new genus for the sugarcane leaf mealybug (Insecta: Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / S.M. Ali – In: Tiravai K.K. & Srirasteva C.B. (Eds). Dr. B.S. Chauhan commemorative volume. Orissa, India, 1975. – P. 279–283.

Ashmead, W.H. Injurious and beneficial insects found on the orange trees of Florida / W.H. Ashmead // Canadian Entomol. – 1879. – Vol. 11. – P. 159–160.

Balachowsky, A.S. Note sur une cochenille nouvelle vivant sur *Erica arborea* en Algérie / A.S. Balachowsky // Bul. Soc. Entomol. France. – 1925. – Vol. 19. – P. 317–320.

Balachowsky, A.S. Contribution a l'étude des coccides de l'Afrique Mineure (2e note) / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Hist. Natur. Afrique du Nord. – 1928. – Vol. 19. – P. 121–144.

Balachowsky, A.S. Contribution a l'étude des coccides de France (3e note). Coccides nouveaux ou peu connus de la faune de France / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Entomol. France. 1930. – P. 178–184.

Balachowsky, A.S. Contribution a l'étude des coccides de l'Afrique mineure (9me note). Addition a la faune du nord-africain avec description de trois espèces nouvelles / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Hist. Natur. l'Afrique du Nord. – 1930. – Vol. 21. – P. 119–125.

Balachowsky, A.S. Étude biologique des coccides du bassin occidental de la Méditerranée / A.S. Balachowsky. Encyclopédie Entomologique, XV P. Lechevalier & Fils, Paris, 1932. – 214 p.

Balachowsky, A.S. Contribution a l'étude des coccides de France. Sur un *Pseudococcus* nouveau des îles d'Hyères. 8ieme note / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Entomol. France. – 1932. – Vol. 37. – P. 87–89.

Balachowsky, A.S. Contribution a l'étude des coccides de France (14e note) / A.S. Balachowsky // Ann. Soc. Entomol. France. – 1933. – Vol. 102. – P. 35–50.

Balachowsky, A.S. Contribution a l'étude des coccides de France (17e note). Recherches complémentaires sur la faune de Corse / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Entomol. France. – 1934. – Vol. 39. – P. 67–72.

Balachowsky, A.S. Contribution a l'étude des coccides du Nord Africain (15me note). Sur deux remarquables Pseudococcinae découverts dans le Sahara Marocain par Ch. Rungs / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Entomol. France. – 1936. – Vol. 41. – P. 157–165.

Balachowsky, A.S. Sur un nouveau *Ripersia* hypogé du midi de la France // Contribution a l'étude des coccides de France (25e note) / A.S. Balachowsky // Rev. Française Entomol. – 1936. – Vol. 3. – P. 215–218.

Balachowsky, A.S. Contribution a l'étude des coccides du nord de l'Afrique. (18e note). Un genre nouveau et une espèce nouvelle appartenant a la sous-famille des Eriococcinae / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Entomol. France. – 1938. – Vol. 43. – P.

37–40.

Balachowsky, A.S. Les cochenilles de Madère (seconde partie). II. Lecaniinae - Eriococcinae - Dactylopinæ - Ortheziinae – Margarodidae / A.S. Balachowsky // Rev. Pathol. Végétale Entomol. Agr. France. – 1939. – Vol. 25. – P. 255–272.

Balachowsky, A.S. Sur un Pseudococcini (Hom. Coccoidea) nouveau vivant sur *Ficus salicifolius* Vahl. dans le Tassili-n-Ajjer (Sahara Central) / A.S. Balachowsky // Rev. Pathol. Végét. Entomol. Agr. France. – 1951. – Vol. 30. – P. 197–202.

Balachowsky, A.S. Sur un nouveau genre de Pseudococcini (Hom. Coccoidea) de la région d'Alger / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Hist. Natur. l'Afrique du Nord. – 1952. – Vol. 43. – P. 177–180.

Balachowsky, A.S. I. Sur un Pseudococcini (Hom. Coccoidea) nouveau du Cap Bon (Tunisie). II. Présence de *Rhizaspidotus bivalvatus* Goux (Coccoidea, Diaspidinae) en Afrique du Nord / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Sci. Natur. Tunisie. – 1953. – Vol. 6. – P. 227–253.

Balachowsky, A.S. Sur un *Heliococcus* Sulc (Coccoidea-Pseudococcini) nouveau, vivant à 3600 mètres d'altitude dans les Alpes du Dauphiné et du Tyrol / A.S. Balachowsky // Schweizerische Entomol. Gesell. Mitt. – 1953. – Vol. 26. – P. 236–240.

Balachowsky, A.S. Communications. I. Sur un *Centrococcus* (Coccoidea-Pseudococcini) nouveau du Maroc Oriental. II. Remarques sur les Pseudococcini spinuleux / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Sci. Natur. Maroc. – 1953. – Vol. 31. – P. 277–285.

Balachowsky, A.S. Sur deux Pseudococcini Hom. (Coccoidea) nouveaux appartenant à la faune alpine d'altitude / A.S. Balachowsky // Schweizerische Entomol. Gesell. Mitt. – 1953. – Vol. 26. – P. 295–300.

Balachowsky, A.S. Sur le statut des genres *Puto* Signoret, *Ceroputo* Sulc., et *Macrocerococcus* Leonardi / A.S. Balachowsky // Mitt. Schweizerischen Entomol. Ges. – 1953. – Vol. 26. – P. 301–304.

Balachowsky, A.S. Remarques complémentaires sur le statut des genres *Echinococcus* Balachw. et *Centrococcus* Borkhsenius (Coccoidea-Pseudococcini) / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Sci. Natur. du Maroc. – 1953. – Vol. 33. – P. 145–147.

Balachowsky, A.S. Étude comparative des cochenilles du cèdre au Liban et en Afrique du Nord / A.S. Balachowsky // Rev. Pathol. Végét. Entomol. Agr. France. – 1954. – Vol. 33. – P. 108–114.

Balachowsky, A.S. Nuevas cochinillas de Colombia / A.S. Balachowsky // Rev. Acad. Colombiana Cienc. Exactas. – 1959. – Vol. 10. – P. 337–361.

Balachowsky, A.S. Le genre *Amonostherium* Morr. and Morr. dans le bassin

occidental de la Méditerranée [Hom. Coccoidea Pseudococcinae]. [Contribution a l'étude des Coccoidea de la faune de France, 34e note] / A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Entomol. France. – 1969. – Vol. 74. – P. 145–152.

Beardsley, J.W. A preliminary study of the males of some Hawaiian mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae) / J.W. Beardsley // Proc. Hawaiian Entomol. Soc. – 1960 (1959). – Vol. 17. – P. 199–243.

Beardsley, J.W. Descriptions and notes on male mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae) / J.W. Beardsley // Proc. Hawaiian Entomol. Soc. – 1962(1961). – Vol. 28. – P. 81–98.

Beardsley, J.W. The male of *Antonina crawii* Cockerell (Homoptera: Pseudococcidae) / J.W. Beardsley // Proc. Hawaiian Entomol. Soc. – 1965. – Vol. 19. – P. 47–49.

Beardsley, J.W. Notes on the pineapple mealybug complex, with descriptions of two new species (Homoptera: Pseudococcidae) / J.W. Beardsley // Proc. Hawaiian Entomol. Soc. – 1965. – Vol. 19. – P. 55–68.

Beardsley, J.W. Homoptera: Coccoidea / J.W. Beardsley // Insects of Micronesia. – 1966. – Vol. 6. – P. 377–562

Beardsley, J.W. A new fossil scale insect (Homoptera: Coccoidea) from Canadian amber / J.W. Beardsley // Psyche. – 1969. – Vol. 3. – P. 270–279.

Ben-Dov, Y. A new species of *Crisicoccus* Ferris from mangrove in the Sinai Peninsula / Y. Ben-Dov // Rev. Zool. Africaine. – 1975. – Vol. 89. – P. 451–454.

Ben-Dov, Y. Further observations on scale insects (Homoptera: Coccoidea) of the Middle East / Y. Ben-Dov // Phytoparasitica. – 1985. – Vol. 3. – P. 185–192.

Ben-Dov, Y. Observations on scale insects (Homoptera: Coccoidea) of the Middle East – III / Y. Ben-Dov // Israel J. Entomol. – 1987. – Vol. 21. – P. 111–117.

Ben-Dov, Y. Manna scale, *Trabutina mannipara* (Hemprich & Ehrenberg) (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / Y. Ben-Dov // Syst. Entomol. – 1988. – Vol. 13. – P. 387–392.

Ben-Dov, Y. On some described and a new species of Middle-Eastern mealybugs (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / Y. Ben-Dov // Israel J. Entomol. – 1990(1991). – Vol. 24. – P. 5–15.

Ben-Dov, Y. A systematic catalogue of the mealybugs of the world (Insecta: Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae and Putoidea) with data on geographical distribution, host plants, biology and economic importance / Y. Ben-Dov. Andover, 1994. – 686 p.

Ben-Dov, Y. A new species of *Puto* from oaks in the eastern Mediterranean

(Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / Y. Ben-Dov // Rev. Française d'Entomol. – 2001. – Vol. 23, no. 1. – P. 105–108.

Ben-Dov, Y. The rice mealybug, *Brevennia rehi* (Lindinger, 1943): new synonyms, and new distribution records (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / Y. Ben-Dov // Bull. Soc. Entomol. France. – 2008. – Vol. 113, no. 1. – P. 85–88.

Ben-Dov, Y. *Puto pilosellae* (Šulc), new synonymy and distribution records (Hem. Coccoidea, Putoidea) / Y. Ben-Dov, M.B. Kaydan // Bull. Soc. Entomol. France. – 2008. – Vol. 113, no. 3. – P. 285–286.

Ben-Dov, Y. Taxonomy and nomenclature of five hitherto inadequately-known genera of mealybugs (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / Y. Ben-Dov, D. Matile-Ferrero // Syst. Entomol. – 1989. – Vol. 14. – P. 165–178.

Ben-Dov, Y. The identity of the mealybug taxa described by V.A. Signoret (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / Y. Ben-Dov, D. Matile-Ferrero // Bull. Soc. Entomol. France. – 1995. – Vol. 100. – P. 241–256.

Berg, C. Substitución de nombres genéricos. III / C. Berg // Comun. Mus. Nac. Buenos Aires. – 1899. – Vol. 1. – P. 77–80.

Blackman, R.L. Reproduction, cytogenetics and development. In: Minks A.K. & Harrewijn. Aphids, their biology, natural enemies and control. Vol. A. / R.L. Blackman Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo, 1987. – 450 p.

Blackman, R.L. The chromosomes of Lachnidae / R.L. Blackman // Acta Phytopathol. Entomol. Hungaricae. – 1990. – Vol. 25. – P. 273–282.

Blackman, R.L. Sex determination in insects / R.L. Blackman // Insect Reproduction, eds. S.R. Leather and J. Hardie. CRC Press, Boca Raton. 1995. – 255 p.

Bodenheimer, F.S. Second note on the Coccidae of Palestine / F.S. Bodenheimer // Bull. Entomol. Res. – 1926. – Vol. 17. – P. 189–192.

Bodenheimer, F.S. Third note on the Coccidae of Palestine / F.S. Bodenheimer // Agr. Rec., Tel Aviv. – 1927. – Vol. 2. – P. 177–186.

Bodenheimer, F.S. Über das Tamariskenmanna des Sinai. Pp. 45-88. In: Bodenheimer F.S. & Theodor O. (Eds) Ergebnisse der Sinai-expedition 1927 der Hebräischen Universität, Jerusal J.C. / F.S. Bodenheimer. Heinrich Buchhandlung, Leipzig, 1929. – 143 p.

Bodenheimer, F.S. A first survey of the Coccoidea of Iraq / F.S. Bodenheimer // Bull. Gov. Iraq, Min. Econom., Direct. Gen. Agr. – 1943. – Vol. 28. – P. 1–33.

Bodenheimer, F.S. Note on the Coccoidea of Iran, with description of new species / F.S. Bodenheimer // Bull. Soc. Fouad 1er Entomol. – 1944. – Vol. 28. – P. 85–100.

Bodenheimer, F.S. The Coccoidea of Turkey. II / F.S. Bodenheimer // Rev. Fac. Sci.



Univ. Istanbul. – 1953. – Vol. 18. – P. 1–61.

Bodenheimer, F.S. The Coccoidea of Turkey III / F.S. Bodenheimer // Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul. – 1953. – Vol. 18. – P. 91–164.

Boratynski, K.L. A new species of *Lacombia* Goux, 1940, (Pseudococcidae, Homoptera) from ants' nests in the Maltese Islands / K.L. Boratynski // Boll. Accad. Gioenia Sci. Natur. Catania. Ser. IV. – 1968. – Vol. 9. – P. 401–409.

Bouché, P.F. Beiträge zur Naturgeschichte der Scharlachläuse (Coccina) / P.F. Bouché // Entomol. Z., Stettin. – 1844. – Vol. 5. – P. 293–302.

Boyer de Fonscolombe, E.L.J.H. Description des *Kermes* qu'on trouve aux environs d'Aix / E.L.J.H. Boyer de Fonscolombe // Ann. Soc. Entomol. France. – 1834. – Vol. 3. – P. 201–218.

Brain, C.K. Contribution to the knowledge of mealy bugs, genus *Pseudococcus* in the vicinity of Cape Town, South Africa / C.K. Brain // Ann. Entomol. Soc. America. – 1912. – Vol. 5. – P. 177–189.

Brain, C.K. The Coccidae of South Africa / C.K. Brain // Trans. Soc. South Africa. Cape Town. – 1915. – Vol. 5. – P. 65–194.

Brooks, H.M. A new species of *Heliococcus* Šulc from Australia and Pakistan and a redescription of *Heliococcus glacialis* (Newstead) comb. n. (Homoptera, Pseudococcidae) / C.K. Brain // J. Aust. Ent. Soc. – 1978. – Vol. 17. – P. 241–245.

Brożek, J. Former and current views on the classification of the bugs (Insecta, Hemiptera) / J. Brożek, J. Szwed, D. Gaj, S. Pilarczyk // Genus. Supplement. I Congres Taksonomii Polskiej, Wrocław, 18-21 września 2003. – P. 85–100.

Brown, S.W. Heterochromatin. Heterochromatin provides a visible guide to suppression of gene action during development and evolution / S.W. Brown // Science. – 1966. – Vol. 151. – P. 417–425.

Brown, S.W. Chromosome systems of the Eriococcidae (Coccoidea-Homoptera). 1. A survey of several genera / S.W. Brown // Chromosoma. Berlin. – 1967. – Vol. 22. – P. 126–150.

Brown, S.W. Meiosis in the male of *Puto albicans* (Coccoidea-Homoptera) / S.W. Brown, C. Cliveland // Chromosoma (Berlin). – 1968. – Vol. 24. – P. 210–232.

Brown, S.W. Heterochromatic chromosomes in the coccids / S.W. Brown, U. Nur // Science. – 1964. – Vol. 145. – P. 130–136.

Buchner, P. Endosymbiosis of animals with plant-like microorganisms / P. Buchner. John Wiley & Sons, New York, 1965. – 909 p.

Carayon, J. La viviparite chez les Heteropteres / J. Carayon // Verh. Int. Congr.

Entomol. Wien. – 1961. – Vol. 1. – P. 711–714.

Campbell, B.C. Paraphyly of Homoptera and Auchenorrhyncha inferred from 18 S rDNA nucleotide sequences / B.C. Campbell, J.D. Steffen-Campbell, J.T. Sorensen, R.J. Gill // Syst. Entomol. – 1995. – Vol. 20. – P. 175–194.

Camporese, P. First biological notes on *Heliococcus bohemicus* Šulc in the vineyards of the Veneto (Italy) (Homoptera Coccoidea Pseudococcidae) / P. Camporese // Mem. Soc. Entomol. Italiana. – 1993(1994). – Vol. 72. – P. 195–200.

Charles, J.G. Morphological variation and mating compatibility within the mealybugs *Pseudococcus calceolariae* and *P. similans* (Hemiptera: Pseudococcidae), and a new synonymy / J.G. Charles, K.J. Froud, R.C. Henderson // Syst. Entomol. – 2000. – Vol. 25, no. 3. – P. 285–294.

Chomnunti, P. The sooty moulds / P. Chomnunti, S. Hongsanan, B. Aguirre-Hudson et al. // Fungal Diversity. – 2014. – Vol. 66(1). – P. 1–36.

Clausen, C.P. Mealybugs of citrus trees / C.P. Clausen // Bull. California Univ., College Agr., Agr. Exp. Sta. – 1915. – Vol. 258. – P. 19–48.

Cockerell, T.D.A. Note on the Genus *Pseudococcus* Westwood / T.D.A. Cockerell // Ent. News. – 1893. – Vol. 4. – P. 317–318.

Cockerell, T.D.A. A new mealy-bug on sugar cane / T.D.A. Cockerell // J. Trinidad Field Natur. Club – 1895. – Vol. 2. – P. 195.

Cockerell, T.D.A. Some new species of Japanese Coccidae, with notes / T.D.A. Cockerell // Bull. US Dep. Agr. Div. Entomol., Tech. – 1896. – Ser. 4. – P. 47–56.

Cockerell, T.D.A. A new mealybug *Dactylopius pseudonipae* / T.D.A. Cockerell // Science Gossip. – 1897. – Vol. 3. – P. 302.

Cockerell, T.D.A. A check list of the Coccidae / T.D.A. Cockerell // Bull. Illinois State Lab. Natur. Hist. – 1896. – Vol. 4. – P. 318–339.

Cockerell, T.D.A. Note on the Coccid genus *Oudablis* Signoret / T.D.A. Cockerell // The Entomologist. – 1900. – Vol. 33. – P. 85–87.

Cockerell, T.D.A. A catalogue of the Coccidae of South America / T.D.A. Cockerell // Rev. Chilena Hist. Natur. – 1902. – Vol. 6. – P. 250–257.

Cockerell, T.D.A. & Bueker E.D. Some geophilous mealy-bugs from Australia. (Homoptera: Coccoidea) / T.D.A. Cockerell // American Mus. Novitates (New York). – 1930. – Vol. 441. – P. 1–7.

Comstock, J.H. Report of the Entomologist / J.H. Comstock // Rep. Comm. Agr. US Dep. Agr. – 1880/1881. – P. 276–349.

Cook, L.G. A preliminary phylogeny of the scale insects (Hemiptera: Sternorrhyncha:

Coccoidea) based on molecular small-subunit ribosomal DNA / L.G. Cook, P.J. Gullan, H.E. Trueman // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2002. – Vol. 25. – P. 43–52.

Costa Lima, A. Espécies de *Pseudococcus* observadas do Brasil. (Homoptera: Coccoidea-Pseudococcidae) / A. Costa Lima // *Bol. Biol.* – 1939. – Vol. 4. – P. 1–10.

Cox, J.M. Identification of *Planococcus citri* (Homoptera: Pseudococcidae) and the description of a new species / J.M. Cox // *Syst. Entomol.* – 1981. – Vol. 6. – P. 47–53.

Cox, J.M. Relationships of the Phenacoleachiidae (Homoptera: Coccoidea) / J.M. Cox // *Proc. Internat. Symp. Central European Entomofaunistics, Budapest, 15-20 August 1983.* – P. 339–341.

Cox, J.M. Pseudococcidae (Insecta: Hemiptera) / J.M. Cox. *Fauna of New Zealand*, 11. Wellington, 1987. – 228 p.

Cox, J.M. The mealybug genus *Planococcus* (Homoptera: Pseudococcidae) / J.M. Cox // *Bull. British Mus. (Natur. Hist). Entomol.* – 1989. – Vol. 58, no. 1. – P. 1–78.

Cox, J.M. Planococcine mealybugs of economic importance from the Mediterranean Basin and their distinction from a new African genus (Hemiptera: Pseudococcidae) / J.M. Cox, Y. Ben-Dov // *Bull. Entomol. Res.* – 1986. – Vol. 76. – P. 481–489.

Curtis, J. (Ruricola). The black turtle-scale *Coccus testudo* (Curtis) / J. Curtis // *Gardeners' Chronicle and Agr. Gaz.* – 1843. – Vol. 26. – P. 443–444.

Danzig, E.M. Zur subalpinen und alpinen Schildlausfauna (Homoptera, Coccinea) der Schweizer Alpen / E.M. Danzig // *Mitt. Schweizerischen Entomol. Ges.* – 1994. – Vol. 44, no. 2. – P. 45–48.

Danzig, E.M. Species of the genus *Trionymus* from Russia and neighbouring countries (Homoptera, Coccinea: Pseudococcidae) / E.M. Danzig // *Zoosyst. Rossica.* – 1997. – Vol. 6. – P. 95–114.

Danzig, E.M. *Kiritshenkella* and related genera of mealybugs from Russia and neighbouring countries (Homoptera, Coccinea: Pseudococcidae) / E.M. Danzig // *Zoosyst. Rossica.* – 1998. – Vol. 7, no. 1. – P. 153–161.

Danzig, E.M. Mealybugs of the genera *Peliococcus* and *Peliococcopsis* from Russia and neighbouring countries (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) / E.M. Danzig // *Zoosyst. Rossica.* – 2001. – Vol. 9, no. 1. – P. 123–154.

Danzig, E.M. A new mealybug of the genus *Phenacoccus* from Siberia (Hemiptera, Pseudococcidae) / E.M. Danzig // *Rev. Française Entomol. (N.S.).* – 2001. – Vol. 23, no. 1. – P. 109–110.

Danzig, E.M. Mealybugs of the genus *Rhizoecus* Kunkel d'Herculais (Homoptera: Pseudococcidae) of the fauna of Russia and adjacent countries / E.M. Danzig, I.A.

Gavrilov // Zoosyst. Rossica. – 2009. – Vol. 18(2). – P. 224–245.

Danzig, E.M. 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.

Danzig, E.M. 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.

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

Danzig, E.M. A review of Palaearctic species of *Artemicoccus* Balachowsky, 1953 and *Coccidohistrix* 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.

Danzig, E.M. A systematic revision of the mealybug genus *Trabutina* (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / E.M. Danzig, D.R. Miller // Israel J. Entomol. – 1996. – Vol. 30. – P. 7–46.

De Lotto, G. Three apparently new mealybugs from Kenya / G. De Lotto // Proc. Entomol. Soc. London. – 1954. – Vol. 23. – P. 110–114.

De Lotto, G. The Pseudococcidae (Hom.: Coccoidea) described by H.C. James from East Africa / G. De Lotto // Bull. British Mus. (Natur. Hist.) Entomol. Suppl. – 1957. – Vol. 5. – P. 185–232.

De Lotto, G. The Pseudococcidae (Hom.: Coccoidea) described by C.K. Brain from South Africa / G. De Lotto // Bull. British Mus. (Natur. Hist.) Entomol. – 1958. – Suppl. 7. – P. 79–120.

De Lotto, G. Observations on African mealybugs (Hemiptera: Coccoidea) / G. De Lotto // Bull. British Mus. (Natur. Hist.) Entomol. – 1964. – Vol. 14. – P. 343–397.

De Lotto, G. The mealybugs of South Africa (Homoptera: Pseudococcidae), I / G. De Lotto // Entomol. Mem., Dep. Agr. Tech. Serv., Rep. South Africa. – 1967. – Vol. 12. – P. 1–28.

De Lotto, G. The mealybugs of South Africa (Homoptera: Pseudococcidae), II / G. De Lotto // Entomol. Mem., Dep. Agr. Tech. Serv., Rep. South Africa. Pretoria. – 1969. – Vol. 20. – P. 1–30.

De Lotto, G. On some African mealybugs (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / G. De Lotto // Journal of the Entomological Society of Southern Africa. – 1977. – Vol.

40. – P. 13–36.

De Lotto, G. On two podal features in mealybugs (Homoptera: Coccinea) / G. De Lotto // J. Entomol. Soc. South. Africa. – 1979. – Vol. 42, no. 1. – P. 11–15.

D'Urso, V. The wing-coupling apparatus of Hemiptera Auchenorrhyncha: structure, function, and systematic value / V. D'Urso // Denisia. – 2002. – Vol. 4. – P. 401–410.

Dikshith, T.S.S. Chromosome behaviour in *Laccifer lacca* (Kerr) Lacciferidae-Coccoidea // T.S.S. Dikshith // Cytologia. – 1964. – Vol. 29. – P. 337–345.

Douglas, J.W. Notes on some British and exotic Coccidae (No. 10) / J.W. Douglas // Entomol. Monthly Mag. – 1888. – Vol. 25. – P. 86–89.

Douglas, J.W. Notes on some British and exotic Coccidae (No. 11) / J.W. Douglas // Entomol. Mon. Mag. – 1888. – Vol. 25. – P. 124–125.

Douglas, J.W. Notes of some British and exotic Coccidae / J.W. Douglas // Ent. Mon. Mag. 1890. – 1890. – Vol. 26. – P. 153–155.

Downie, D.A. Phylogenetic analysis of mealybugs (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) based on DNA sequences from three nuclear genes, and a review of the higher classification / D.A. Downie, P.J. Gullan // Syst. Entomol. – 2004. – Vol. 29, no. 2. – P. 238–259.

Ehrenberg, C.G. 1829. *Coccus maniparus* H. et E. P. 1-2. In: F. Klug & C.G. Ehrenberg (Eds). Symbolae physicae seu icones et descriptiones insectorum quae ex itinere per Africam borealem et Asiam occidentalem / C.G. Ehrenberg. Officina Academica, Berlin. – 1829.

Essig, E.O. The genus *Pseudococcus* in California / E.O. Essig // Pomona College J. Entomol. – 1909. – Vol. 1. – P. 35–46.

Ezzat, Y.M. Histological studies on some dermal structures of *Planococcus citri* (Risso) [Coccoidea: Pseudococcidae] / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. Egypte. – 1956. – Vol. 40. – P. 349–356.

Ezzat, Y.M. *Maconellicoccus hirsutus* (Green), a new genus, with redescription of the species [Homoptera: Pseudococcidae-Coccoidea] / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. Egypte. – 1958. – Vol. 42. – P. 377–383.

Ezzat, Y.M. *Trionymus williamsi*, a new species of grass-infesting mealybugs from the suburbs of Cairo, Egypt / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. Egypte. – 1959. – Vol. 43. – P. 405–408.

Ezzat, Y.M. Three new mealybugs from Egypt / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. d'Egypte. – 1960. – Vol. 44. – P. 23–32.

Ezzat Y.M. *Heliococcus osborni* (Sanders) redescribed as a new record from Egypt

/ Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. d'Egypte. – 1960. – Vol. 44. – P. 33–36.

Ezzat, Y.M. A revision of the genus *Dysmicoccus* as known to occur in Egypt [Homoptera: Coccoidea-Pseudococcidae] / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. d'Egypte. – 1960. – Vol. 44. – P. 37–41.

Ezzat, Y.M. New combinations for two Egyptian mealybugs, with redescrptions [Homoptera: Coccoidea-Pseudococcidae] / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. d'Egypte. – 1960. – Vol. 44. – P. 43–49.

Ezzat, Y.M. The genus *Peliococcus* as represented in Egypt / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. d'Egypte. – 1960. – Vol. 44. – P. 51–58.

Ezzat, Y.M. The American genus *Misericoccus* Ferris is to be considered as represented in Egypt, U.A.R / Y.M. Ezzat // Wien 11th International Kongres fur Entomol. – 1961 (1960). – Vol. 1. – P. 68–70.

Ezzat, Y.M. The systematic position of *Trionymus indecisus* Hall [Homoptera: Coccoidea-Pseudococcidae] / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. d'Egypte. – 1962. – Vol. 46. – P. 61–65.

Ezzat, Y.M. The genus *Trionymus* Berg in Egypt. U.A.R. / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. d'Egypte. – 1962. – Vol. 46. – P. 67–86.

Ezzat, Y.M. The species *cellulose* Hall as a *Kiritshenkella* [Homoptera: Coccoidea-Pseudococcidae] / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. d'Egypte. – 1962. – Vol. 46. – P. 151–154.

Ezzat, Y.M. A synopsis of the family Pseudococcidae as known in Egypt, U.A.R. [Homoptera: Coccoidea] / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. d'Egypte. – 1962. – Vol. 46. – P. 155–170.

Ezzat, Y.M. *Aegyptococcus*, a new genus for *inermis* of Hall (Homoptera: Coccoidea-Pseudococcidae) / Y.M. Ezzat // Proc. 16th Intern. Congr. Zool. (Washington, 1963). – 1963. – Vol. 1. – P. 192.

Ezzat, Y.M. *Aegyptococcus* a new genus for *inermis* of Hall (Homoptera: Coccoidea-Pseudococcidae) / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. Egypte. – 1966. – Vol. 49. – P. 163–167.

Ezzat, Y.M. *Erimococcus*, a new genus for *Limoniastri* of Priesner and Hosny (Homoptera: Coccoidea-Pseudococcidae) / Y.M. Ezzat // Bull. Soc. Entomol. Egypte. – 1966. – Vol. 49. – P. 169–173.

Ezzat, Y.M. A classification of the mealybug tribe Planococcini (Pseudococcidae: Homoptera) / Y.M. Ezzat, H.S. McConnell // Bull. Maryland Agr. Exp. Sta. – 1956. – A-e84. – P. 1–108.

Ezzat, Y.M. The genus *Pseudococcus* Westwood in the United Arab Republic [Homoptera: Coccoidea-Pseudococcidae] / Y.M. Ezzat, Z.M. Rashad // Bull. Soc. Entomol. d'Egypte. – 1962. – Vol. 46. – P. 139–150.

Fallahzadeh, M. Description of a new species of *Chorizococcus* (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) infesting *Vitis vinifera* in Iran / M. Fallahzadeh, M.B. Kaydan & F. Kozár // Türkiye Entomol. Dergisi. – 2010. – Vol. 34, no. 2. – P. 157–163.

Fernald, M.E. A catalogue of the Coccidae of the world / M.E. Fernald // Spec. Bull. Agr. Exp. Stat. Massachussets. – 1903. – Vol. 88. – P. 1–360.

Fernando, W. The early embryology of viviparous Psocid / W. Fernando // Quart J. Microsc. Sci. – 1935. – Vol. 77. – P. 99–120.

Ferris, G.F. The California species of mealy bugs / G.F. Ferris. Stanford University Publications, University Series. Palo Alto, 1918. – 78 p.

Ferris, G.F. Notes on Coccidae II. (Hemiptera) / G.F. Ferris // Canadian Entomol. – 1918. – Vol. 50. – P. 323–332.

Ferris, G.F. A new genus in the Pseudococcidae (Homoptera: Coccoidea). (Contribution no. 26) / G.F. Ferris // Microentomology. – 1941. – Vol. 6. – P. 25–28.

Ferris, G.F. Atlas of the scale insects of North America. Ser. 5. V. 5. The Pseudococcidae (Part 1) / G.F. Ferris. California, 1950. – VII+278 p.

Ferris, G.F. Atlas of the Scale Insects of North America, V. 6. The Pseudococcidae (Part II) / G.F. Ferris. California, 1953. – 506 p.

Ferris, G.F. Report upon scale insects collected in China (Homoptera: Coccoidea). Part V. (Contribution No. 89) / G.F. Ferris // Microentomology. – 1954. – Vol. 19. – P. 51–66.

Ferris, G.F. On some genera of the Pseudococcidae. (Homoptera: Coccoidea). (Contribution No. 90) / G.F. Ferris // Microentomology. – 1955. – Vol. 20. – P. 1–19.

Ferris, G.F. Contributions to the knowledge of the Coccoidea (Homoptera). III / G.F. Ferris // Microentomology. – 1936. – Vol. 1. – P. 115–121.

Foldi, I. A new genus and species of mealybug from the Venezuelan Andes, with a guide to the identification of genera in the grass-feeding *Heterococcus*-group (Homoptera: Pseudococcidae) / I. Foldi, J.M. Cox // J. Natur. Hist. – 1989. – Vol. 23. – P. 1119–1131.

Foldi, I. The Matsucoccidae in the Mediterranean basin with a world list of species (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea) / I. Foldi // Ann. Soc. Entomol. France. – 2004. – Vol. 40(2). – P. 145–168.

Forero, D. The systematics of the Hemiptera / D. Forero // Revista Colombiana de Entomologia. – 2008. – Vol. 34, no. 1. – P. 1–21.

Fullaway, D.T. Notes on the mealybugs of economic importance in Hawaii / D.T. Fullaway // Proc. Hawaiian Entomol. Soc. – 1923. – Vol. 5. – P. 305–321.

Furth, D.G. A new species of *Peliococcus* (Homoptera: Pseudococcidae) from the Judean Desert / D.G. Furth, Y. Ben-Dov & U. Gerson // Israel J. Entomol. – 1983(1984). – Vol. 17. – P. 105-108.

Gavrilov, I.A. Legless mealybugs (Homoptera, Pseudococcidae) from Russia and neighbouring countries / I.A. Gavrilov // Ann. Zool. (Warszawa). – 2003. – Vol. 53(3). – P. 533–537.

Gavrilov, I.A. Taxonomic and cytogenetic studies of scale insects (Homoptera: Coccinea) of European Russia / I.A. Gavrilov // Proc. Zool. Inst. RAS. – 2004. – Vol. 300. – P. 77–82.

Gavrilov, I.A. A new pest from a greenhouse of St. Petersburg (Russia) – *Rhizoecus mexicanus* (Hambleton) (Homoptera: Pseudococcidae) with karyotype data / I.A. Gavrilov // Russian Entomol. J. – 2004. – Vol. 13, no. 3. – P. 115–117.

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

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. – 2007a. – Vol. 1586. – P. 1–23.

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.

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. – Vol. 2635. – P. 32–40.

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

Gavrilov, I.A. 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.

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

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

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.

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.* – 2011a. – Vol. 20, no. 1. – P. 40–44.

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.

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.

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.

Gavrilov-Zimin, I.A. New and earlier unnoted mealybugs and felt scale (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae + Eriococcidae) from Morocco / I.A. Gavrilov-Zimin // *Ann. Soc. Entomol. France.* – 2016a. – Vol. 52(2). – P. 88–94.

Gavrilov-Zimin, I.A. Cytogenetic and taxonomic studies of some legless mealybugs (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) / I.A. Gavrilov-Zimin // *Comp. Cytogenet.* – 2016b. – Vol. 10(4). – P. 587–601.

Gavrilov-Zimin, I.A. 2016c. A new species of the genus *Coccidohystrix* (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) from Madagascar / I.A. Gavrilov-Zimin // *Tropical Zool.* – 2016c. – Vol. 29(4). – P. 184–188.

Gavrilov-Zimin I.A. A remarkable example of symbiosis between an animal and a

fungus in a new species of legless mealybug (Insecta: Pseudococcidae) / I.A. Gavrillov-Zimin // J. Natur. Hist. – 2017a. – Vol. 51. – P. 2211–2224.

Gavrillov-Zimin, I.A. 2017b. Contribution to the cytogenetics of Kuwaniini scale insects (Homoptera, Coccinea, Margarodidae s.l.) / I.A. Gavrillov-Zimin // Comp. Cytogenet. – 2017b. – Vol. 11(4). – P. 659–663.

Gavrillov-Zimin I.A. Taxonomic and faunistic notes on scale insects (Homoptera: Coccinea) of Bali, Flores and New Guinea (Indonesia) / I.A. Gavrillov-Zimin // Biodiv., Biogeog. Nature Conserv. Wallacea & New Guinea. – 2017c. – Vol. 3. – P. 141–149.

Gavrillov-Zimin, I.A. Evolution of ontogenesis, morphology and higher classification of archeococcids (Homoptera: Coccinea: Orthezioidea) / I.A. Gavrillov-Zimin // Zoosyst. Rossica. – 2017d. – Supplement to Vol. 26 (in press).

Gavrillov-Zimin, I.A. New Afrotropical scale insect pests (Homoptera: Coccinea) under glass in St. Petersburg (Russia) / I.A. Gavrillov-Zimin, D.A. Gapon // Zoosyst. Rossica. – 2016. – Vol. 25(2). – P. 233–238.

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

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

Gavrillov-Zimin, I.A. Scale insects of the Volga Area (Homoptera: Coccinea). IV. *Mirococcus vallis* sp. nov. and some other mealybugs (Pseudococcidae) from Samara Province of Russia / I.A. Gavrillov-Zimin, A.S. Kurochin // Zoosyst. Rossica. – 2016. – Vol. 25(1). – P. 151–156.

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

Gavrillov-Zimin I.A. A new genus and new species of felt scales (Homoptera: Coccinea: Eriococcidae) from Tierra del Fuego (Chile) / I.A. Gavrillov-Zimin, A.A. Przhiboro // Graellsia (Rev. Zool. Mus. Nac. Cien. Natur., Madrid) – 2016. – Vol. 72, no. 2. – P. 1–4.

Gavrillov-Zimin, I.A. General trends of chromosomal evolution in Aphidococca (Insecta, Homoptera, Aphidinea + Coccinea) / I.A. Gavrillov-Zimin, A.V. Stekolshikov // Comparative Cytogenetics. – 2015. – Vol. 9, no. 3. – P. 335–422.

Germain, J.-F. A new species of *Dysmicoccus* damaging lavender in French Provence (Hemiptera, Sternorrhyncha, Pseudococcidae) / J.F. Germain, D. Matile-Ferrero, M.B. Kaydan, Th. Malausa, D.J Williams // Zootaxa. – 2015. – Vol. 3980, no. 4. – P. 575–583.

Ghosh, A.B. *Novonilacoccus*, a new genus (Pseudococcidae: Hemiptera), and a new species, *Novonilacoccus oryzae* with the descriptions of all the instars / A.B. Ghosh, S.K. Ghose // Proc. Zool. Soc. (Calcutta). – 1987. – Vol. 36. – P. 37–51.

Ghosh, A.B. Descriptions of all instars of the mealybug *Nipaecoccus viridis* (Newstead) (Homoptera, Pseudococcidae) / A.B. Ghosh, S.K. Ghose // Env. & Ecol. – 1989. – Vol. 7, no. 3. – P. 564–570.

Giliomee, J.H. Morphological and taxonomic studies of the males of three species of the genus *Pseudococcus* (Hemiptera: Coccoidea) / J.H. Giliomee // Ann. Univ. Stellenbosch (Section A). – 1961. – Vol. 36. – P. 241–296.

Giliomee, J.H. Morphology and taxonomy of adult males of the family Coccidae (Homoptera: Coccoidea) / J.H. Giliomee // Bull. British Mus. (Natur. Hist.) Entomol. Suppl. – 1967. – Vol. 7: 1–168.

Golub, N.V. Chromosome numbers in eight species of Palaearctic Psocoptera (Insecta) / N.V. Golub, S. Nokkala // Comp. Cytogenet. – 2009. – Vol. 3, no. 1. – P. 33–41.

Gómez-Menor Ortega, J. Estudios sobre cóccidos de España / J. Gómez-Menor Ortega // EOS. – 1928. – Vol. 4. – P. 339–362.

Gómez-Menor Ortega, J. Cóccidos de España / J. Gómez-Menor Ortega. Instituto de Investigaciones Agronómicas, Estaciyn, Madrid. 1937. – 432 p.

Gómez-Menor Ortega, J. Adiciones a los “Cóccidos de España” (2a nota) / J. Gómez-Menor Ortega // EOS. – 1948. – Vol. 24. – P. 73–121.

Gómez-Menor Ortega, J. Datos sobre cóccidos de España / J. Gómez-Menor Ortega // Boll. Lab. Zool. Gener. Agr. Fac. Agr. Portici. – 1956. – Vol. 33. – P. 611–620.

Gómez-Menor Ortega, J. Adiciones a los cóccidos de España (4a nota) / J. Gómez-Menor Ortega // EOS. – 1957. – Vol. 33. – P. 39–86.

Gorkum, N. *Dactylopius sacchari brasiliensis* / N. Gorkum // Bol. Est. Exp. Canna Assuc. Escada. – 1913. – Vol. 1. – P. 29–31.

Gorochov, A.V. On some theoretical aspects of taxonomy (remarks by the practical taxonomist) / A.V. Gorochov // Acta Geol. Leopoldensia. – 2001. – Vol. 24, no. 52/53. – P. 57–71.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France (3e note). Description d’une espèce nouvelle / A.V. Gorochov // Bull. Soc. Entomol. France. – 1931. – Vol. 8. – P.

113–118.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France (8e note). Description d'une *Ripersia* nouvelle et remarques sur quelques autres espèce / L. Goux // Bull. Soc. Ent. France. – 1934. – Vol. 39. – P. 27–31.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France (9e note). Contribution a l'étude du genre *Heliococcus* avec description de deux espèces nouvelles / L. Goux // Bull. Soc. Entomol. France. – 1934. – Vol. 39. – P. 164–171.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France. (10e note). Étude d'une espèce nouvelle constituant un genre nouveau / L. Goux // Bull. Soc. Entomol. France. – 1934 (1935). – Vol. 39. – P. 291–296.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France. (11e note). Dix espèces nouvelles pour la France et remarques sur le genre *Antonina* Sign. / L. Goux // Bull. Soc. Entomol. France. – 1935. – Vol. 40. – P. 92–96.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France (12e note). Étude d'une *Ehrhornia* nouvelle / L. Goux // Bull. Soc. Entomol. France. – 1935. – Vol. 40. – P. 254–259.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France (13e note). Étude d'une deuxième *Rhodania* nouvelle / L. Goux // Bull. Soc. Entomol. France. – 1936. – Vol. 41. – P. 35–40.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem. Coccidae] de la France. (17e note). Contribution a la connaissance des *Phenacoccus* du groupe *P. cycliger* (Leon.) Avec étude de deux espèces nouvelles / L. Goux // Bull. Soc. Zool. France. – 1937. – Vol. 62. – P. 221–236.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France (21e note). Description d'un *Phenacoccus* nouveau graminicole et remarques sur quelques espèces décrites antérieurement / L. Goux // Bull. Soc. Entomol. France. – 1937. – Vol. 42. – P. 253–256.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France (22e note). Description de deux pseudococcines nouvelles / L. Goux // Bull. Soc. Zool. France. – 1937(1938). – Vol. 62. – P. 451–458.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France (23e note). Description d'un *Trionymus* nouveau / L. Goux // Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon. – 1938. – Vol. 7. – P. 166.

Goux, L. Notes sur les coccides [Hem.] de la France (24e note). Étude d'un *Phenacoccus* inédit de Provence et de Corse / L. Goux // Bull. Soc. Entomol. France. – 1938. – Vol. 43. – P. 143–149.

Goux, L. Description d'une *Ripersia* [Hem. Coccidae] nouvelle du Maroc / L. Goux

// Bull. Soc. Sci. Natur. Maroc. – 1938. – Vol. 18. – P. 199–201.

Goux, L. Remarques sur le genre *Ripersia* Sign. et description d'une *Ripersia* et d'un *Eriococcus* nouveaux (Hem. Coccidae). (Notes sur les coccides de la France 28e note) / L. Goux // Bull. Soc. d'Hist. Natur. l'Afrique du Nord. – 1940. – Vol. 31. – P. 55–65.

Goux, L. Contribution a l'étude d'un faisceau d'espèces constituant un sous-genre nouveau du genre *Pseudococcus* (Hem. Coccidae). (Notes sur les coccides (Hem.) de la France, 29me note) / L. Goux // Bull. Mus. Hist. Natur. Marseille. – 1941. – Vol. 1. – P. 66–83.

Goux, L. Notes sur les *Trionymus* de la France et sur quelques espèces nouvelles pour la faune Française (Hem. Coccidae). (Notes sur les coccides (Hem. Coccidae) de la France (30e note) / L. Goux // Bull. Soc. Hist. Natur. Afrique du Nord. – 1941. – Vol. 32. – P. 31–44.

Goux, L. Description d'un *Rhizoecus* nouveau et de sa larve néonate (!). (Note sur les coccides (Hem. Coccoidea) de la France. 31me note.) / L. Goux // Bull. Mus. Hist. Natur. Marseille. – 1941. – Vol. 1. – P. 197–203.

Goux, L. Notes sur les coccides (Hem. Coccoidea) de la France. (32me note). Description d'un *Phenacoccus* et d'un *Rhizoecus* nouveaux / L. Goux // Bull. Mus. Hist. Natur. Marseille. – 1942. – Vol. 2. – P. 33–45.

Goux, L. Notes sur les coccides (Hem. Coccoidea) de la France (33me note). Nouvelle contribution a l'étude des *Parahizoecus* avec description de deux espèces nouvelles et de leur larve neonate / L. Goux // Bull. Mus. Hist. Natur. Marseille. – 1943. – Vol. 3. – P. 41–55.

Goux, L. Notes sur les coccides (Hem. Coccoidea) de la France (34me note). Description d'un *Trionymus* nouveau et de sa larve néonate et remarques sur quelques espèces nouvelles pour la faune française / L. Goux // Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille. – 1945. – Vol. 5. – P. 30–38.

Goux, L. Notes sur les coccides (Hem. Coccoidea) de la France (35ème note). Existence en France du genre *Echinococcus* avec description d'une espèce nouvelle et remarques sur quelques espèces peu connues / L. Goux // Bull. Mus. Hist. Natur. Marseille. – 1946. – Vol. 6. – P. 26–33.

Goux, L. Notes sur les coccides (Hem. Coccoidea) de la France (42me note). Étude d'un *Heliococcus* nouveau / L. Goux // Bull. Men. Soc. Linn. Lyon. – 1953. – Vol. 22. – P. 104–109.

Goux, L. Contribution a l'étude de *Neotrionymus monstatus* Borchs., cochenille

(Hom. Coccoidea) du Turkestan, observée en Italie et nouvelle pour la faune Européenne / L. Goux // Bull. Mus. Hist. Natur. Marseille. – 1953. – Vol. 13. – P. 1–7.

Goux, L. Une *Ripersiella* nouvelle de la région lyonnaise (Hom. Coccoidea) Pseudo-Coccidae (1) / L. Goux // Bull. Mus. Hist. Natur. Marseille. – 1985. – Vol. 45. – P. 115–117.

Goux, L. Une *Ripersiella* nouvelle appartenant à la faune Italienne (Hom. Coccoidea. Pseudo-Coccidae) / L. Goux // Bull. Mus. Hist. Natur. Marseille. – 1985. – Vol. 45. – P. 119–121.

Goux, L. Étude d'une Pseudococcine nouvelle de la région lyonnaise avec description d'un genre nouveau (Homoptera-Coccoidea-Pseudococcidae) / L. Goux // Bull. Mensuel Soc. Linn. Lyon. – 1988. – Vol. 57. – P. 6–11.

Goux, L. Nouvelle contribution à l'étude des *Atrococcus* Goux de la faune française avec description d'espèces nouvelles (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / L. Goux // Bull. Soc. Linnéenne de Provence. – 1988. – Vol. 39. – P. 67–73.

Goux, L. Description d'une cochenille nouvelle de la région lyonnaise, constituant un genre nouveau proche des Planococcini (Homoptera Coccoidea Pseudococcidae) (47e note sur les Coccides de France) / L. Goux // Bull. Mensuel Soc. Linn. Lyon. – 1989. – Vol. 58. – P. 291–296.

Goux, L. Contribution à l'étude des *Peliococcus* de la faune française. II. Description de quatre espèces nouvelles (Homoptera, Pseudococcidae) / L. Goux // Nouv. Rev. Entomol. – 1989. – Vol. 6. – P. 301–312.

Goux, L. Contribution à l'étude des *Peliococcus* de la faune française. I. Description de trois espèces nouvelles [Hom. Pseudococcidae] / L. Goux // Bull. Soc. Entomol. France. – 1990. – Vol. 95. – P. 77–88.

Goux, L. Contribution à l'étude des *Peliococcus* de la faune française (1). III. Étude de trois espèces nouvelles constituant un genre nouveau [Homoptera, Pseudococcidae] / L. Goux // Rev. Française d'Entomol. – 1990. – Vol. 12. – P. 83–90.

Goux, L. Étude d'une cochenille nouvelle de la région lyonnaise, avec définition d'un genre nouveau (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / L. Goux // Bull. Soc. Linn. Provence. – 1994. – Vol. 45. – P. 41–43.

Green E.E. Description of a new species of *Ripersia* destructive to sugar-cane / E.E. Green // Indian Museum Notes. – 1900. – Vol. 5. – P. 37–38.

Green, E.E. Three new genera of Coccidae from Ceylon / E.E. Green // Entomol. Mon. Mag. – 1902. – Vol. 38. – P. 260–263.

Green, E.E. Remarks on Indian scale insects (Coccidae), Part III. With a catalogue

of all species hitherto recorded from the Indian continent / E.E. Green // Mem. Dep. Agr. India, Entomol. Ser. 2. – 1908. – P. 15–46.

Green, E.E. Observations on British Coccidae in 1914, with descriptions of new species / E.E. Green // Entomol. Mon. Mag. (Ser. 3). – 1915. – Vol. 51. – P. 175–185.

Green, E.E. Observations on British Coccidae: With descriptions of new species / E.E. Green // Entomol. Mon. Mag. – 1917. – Vol. 53. – P. 201–210, 260–269.

Green, E.E. On a new genus and species of Coccidae from north-western India and eastern Persia / E.E. Green // Rec. Indian Mus. – 1919. – Vol. 18. – P. 117–119.

Green, E.E. Observations on British Coccidae with descriptions of new species. No. VI / E.E. Green // Entomol. Mon. Mag. – 1921. – Vol. 57. – P. 146152, 189–200.

Green, E.E. The Coccidae of Ceylon, Part V. / E.E. Green. London, 1922. – P. 345–472.

Green, E.E. On some new species of Coccidae from various sources / E.E. Green // Bull. Entomol. Res. – 1924. – Vol. 15. – P. 41–48.

Green, E.E. Observations on the Coccidae of the Madeira Islands / E.E. Green // Bull. Entomol. Res. – 1923. – Vol. 14. – P. 87–99.

Green, E.E. Observations on British Coccidae. – VIII / E.E. Green // Entomol. Month. Mag. – 1923. – Vol. 59. – P. 211–218.

Green, E.E. Observations on British Coccidae. – IX / E.E. Green // Entomol. Mon. Mag. – 1925. – Vol. 61. – P. 34–44.

Green, E.E. Notes on the Coccidae of Guernsey (Channel Islands), with descriptions of some new species / E.E. Green // Ann. Mag. Natur. Hist. – 1925. – Vol. 16. – P. 516–527.

Green, E.E. Observations on British Coccidae. – X / E.E. Green // Entomol. Monthly Mag. – 1926. – Vol. 62. – P. 172–183.

Green, E.E. Observations on British Coccidae. - XI. With descriptions of new species / E.E. Green // Entomol. Mon. Mag. – 1928. – Vol. 64. – P. 20–31.

Green, E.E. A new species of *Phenacoccus* (Coccidae) from the eastern Alps / E.E. Green // Ann. Mag. Natur. Hist. – 1930. – Vol. 5. – P. 320–322.

Green, E.E. Notes on some Coccidae from Iceland / E.E. Green // Entomol. Tidskrift. Stockholm. – 1931. – Vol. 52. – P. 263–269.

Green, E.E. Observations on British Coccidae. – XIII / E.E. Green // Entomol. Mon. Mag. – 1931. – Vol. 67. – P. 99–106.

Green, E.E. Two new mealybugs from India / E.E. Green // Ann. Mag. Natur. Hist. – 1931. – Vol. 7. – P. 557–560.

Green, E.E. On the type of *Antonina purpurea* Sign., with a description of a new

species *A. sulci* from mid-Europe (Insecta, Coccidae) / E.E. Green // Proc. Zool. Soc. London, 1934. – P. 509–511.

Grozeva, S. Chromosomes and their behavior in two families of the primitive infraorder Dipsocoromorpha (Heteroptera) / S. Grozeva, S. Nokkala // Hereditas. – 1996. – Vol. 125. – P. 31–36.

Gruwell, M.E. Evolutionary relationships among primary endosymbionts of the mealybug subfamily Phenacoccinae (Hemiptera: Coccoidea, Pseudococcidae) / M.E. Gruwell, N.B. Hardy, P.J. Gullan, K. Dittmar // Appl. Environmen. Microbiol. – 2010. – Vol. 76, no. 22. – P. 7521–7525.

Gullan, P.J. Why the taxon Homoptera does not exist / P.J. Gullan // Entomologica (Bari). – 1999. – Vol. 33. – P. 101–104.

Gullan, P.J. Giant females and bird-of-paradise flies: Notes on the biology of *Callipappus* Guerin-Meneville (Hemiptera: Margarodidae) / P.J. Gullan, H.M. Brookes // Australian J. Entomol. – 1998. – Vol. 37. – P. 2–7.

Gullan, P.J. *Phenacoleachia* Cockerell (Hemiptera: Coccoidea: Phenacoleachiidae) re-visited / P.J. Gullan, L.G. Cook // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. (Milano) – 2002. – Vol. 33(3). – P. 163–173.

Hadzibejli, Z.K. New species of scale-insect pests of pastures of Eastern Georgia / Z.K. Hadzibejli // Not. Agr. Acad. Georgian SSR. – 1959. – Vol. 2, no. 3. – P. 61–71. (In Georgian).

Hagan, H.R. Embryology of viviparous insects / H.R. Hagan. New York, 1951. – 472 p.

Hall, W.J. Further observations on the Coccidae of Egypt / W.J. Hall // Bull. Min. Agr. Egypt, Tech. Sci. Serv. – 1923. – Vol. 36. – P. 1–61.

Hall, W.J. Four new species of Coccidae from Egypt / W.J. Hall // Bull. Min. Agr. Egypt, Tech. Sci. Serv. – 1924. – Vol. 46. – P. 1–8.

Hall, W.J. Notes on Egyptian Coccidae with descriptions of new species / W.J. Hall // Bull. Min. Agr., Egypt, Tech. Sci. Serv. – 1925. – Vol. 64. – P. 1–31.

Hall, W.J. Contribution to the knowledge of the Coccidae of Egypt / W.J. Hall // Bull. Min. Agr. Egypt, Tech. Sci. Serv. – 1926. – Vol. 72. – P. 1–41.

Haig, D. The evolution of unusual chromosomal systems in coccoids: extraordinary sex ratios revisited / D. Haig // J. Evol. Biol. – 1993. – Vol. 6. – P. 69–77.

Hambleton, E.J. Notas sobre Pseudococcinae de importância economica no Brasil com a descriptao de quatro especies novas / E.J. Hambleton // Arch. Inst. Biol. São Paulo. – 1935. – Vol. 6. – P. 105–120.



Hambleton, E.J. Studies of hypogeic mealybugs / E.J. Hambleton // Rev. Entomol. Rio de Janeiro. – 1946. – Vol. 17. – P. 1–77.

Hambleton, E.J. A revision of the New World mealybugs of the genus *Rhizoecus* (Homoptera: Pseudococcidae) / E.J. Hambleton // Techn. Bull. U. S. Dept. Agr. – 1976. – Vol. 1522. – P. 1–88.

Hardy, J. Notes for 1864 / J. Hardy // Hist. Berwickshire Natur. Club. Edinburgh. – 1868. – Vol. 5. – P. 136–137.

Hardy, N.B. A subfamily-level classification of mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae) based on integrated molecular and morphological data / N.B. Hardy, P.J. Gullan, C.J. Hodgson // Syst. Entomol. – 2008. – Vol. 33. – P. 51–71.

Hempel, A. As coccidas Brasileiras / A. Hempel // Rev. Mus. Paulista. – 1900. – Vol. 4. – P. 365–537.

Hendricks, H. Revision of the tribe Serrolecaniini (Homoptera: Pseudococcidae) / H. Hendricks, M. Kosztarab. Berlin & New York, 1999. – 213 p.

History of Insects. A.P. Rasnitsyn & D.L.J. Quicke (Eds). Kluwer Academic Publishers, New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow, 2002. – 517 p.

Hodgson, C.J. The adult males of Coccoidea (Hemiptera: Sternorrhyncha) known from Greenland / C.J. Hodgson // Zootaxa. – 2005. – Vol. 907. – P. 1–48.

Hodgson, C.J. Comparison of the morphology of the adult males of the rhizoecine, phenacoccine and pseudococcine mealybugs (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea), with the recognition of the family Rhizoecidae Williams / C.J. Hodgson // Zootaxa. – 2012. – Vol. 3291. – P. 1–79.

Hodgson, C.J. *Phenacoleachia*, *Steingelia*, *Pityococcus* and *Puto* – Neococcoids or Archaeococcoids? An intuitive phylogenetic discussion based on adult male characters / C.J. Hodgson // Acta Zool. Bulgarica. Suppl. – 2013. – Vol. 6. – P. 41–50.

Hodgson, C.J. A review of the Margarodidae *sensu* Morrison (Hemiptera: Coccoidea) and some related taxa based on the morphology of adult males / C.J. Hodgson, I. Foldi // Zootaxa. – 2006. – Vol. 1263. – P. 1–250.

Hołyński, R.B. Philosophy of science from taxonomist's perspective / R.B. Hołyński // Genus. – 2005. – Vol. 16, no. 4. – P. 469–502.

Hughes-Schrader, S. The chromosome cycle of *Phenacoccus* (Coccidae) / S. Hughes-Schrader // Biol. Bull. – 1935. – Vol. 69. – P. 462–468.

Hughes-Schrader, S. The chromosomes of *Nautococcus schraderae* Vays. and the meiotic division figures of male Llaveine coccids / S. Hughes-Schrader // J. Morph. – 1942. – Vol. 70. – P. 261–99.

Hughes-Schrader, S. A primitive coccid chromosome cycle in *Puto* sp. / S. Hughes-Schrader // Biol. Bull. Woods Hole. – 1944. – Vol. 87. – P. 167–176.

Hughes-Schrader, S. Cytology of coccids (Coccoidea-Homoptera) / S. Hughes-Schrader // Adv. Genet. – 1948. – Vol. 2. – P. 127–203.

Hughes-Schrader, S. The diffuse spindle attachment of coccids, verified by the mitotic behavior of induced chromosome fragments / S. Hughes-Schrader, H. Ris // J. Exp. Zool. – 1941. – Vol. 87. – P. 429–456.

Hughes-Schrader, S. The kinetochore of the Hemiptera / S. Hughes-Schrader, F. Schrader // Chromosoma (Berl.). – 1961. – Vol. 12. – P. 327–350.

ICZN. Opinion 1654. *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877 (Insecta, Homoptera): *Fonscolombia graminis* Lichtenstein, 1877 fixed as the type species // Bull. Zool. Nomenclat. – 1991. – Vol. 48, no. 3. – P. 266–267.

James, H.C. New mealybugs from east Africa / James H.C. // Trans. Entomol. Soc. London. – 1936. – Vol. 85. – P. 197–216.

Jansen, M.G.M. 2003. A new species of *Rhizoecus* Künkel d'Herculeis (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae) on bonsai trees / M.G.M. Jansen // Tijdschrift Entomol. Amsterdam. – . – Vol. 146. – P. 297–300.

Jentsch, S. Ovoviviparie bei einer einheimischen Copeognathenart (*Hyperetes guestphalicus*) / S. Jentsch // Zool. Anz. – 1936. – Vol. 116. – P. 287–289.

Kanda, S. A new species of Japanese Coccidae / S. Kanda // Insect World. – 1931. – Vol. 35. – P. 25–28. (In Japanese).

Kanda, S. A new species of the genus *Pseudococcus* / S. Kanda // Annot. Zool. Japonenses. – 1932. – Vol. 13. – P. 387–390.

Kanda, S. Two new species of the genus *Pseudococcus* from Yokohama and the island of Palau / S. Kanda // Annot. Zool. Japonenses. Tokyo. – 1933. – Vol. 14. – P. 133–138.

Kanda, S. Two new genera of Japanese Coccidae / S. Kanda // Insect World. – 1934. – Vol. 38. – P. 308–312. (In Japanese).

Kanda, S. Classification of the genus *Phenacoccus* of Japan (preliminary report) / S. Kanda // Dobutsugaku Zasshi. Tokyo. – 1935. – Vol. 47. – P. 276–288. (In Japanese).

Kanda, S. On the genus *Heliococcus* (Coccidae) / S. Kanda // Ann. Zool. Japonenses. – 1935. – Vol. 15. – P. 70–75.

Kanda, S. Descriptions of new *Pseudococcus* (Coccidae) from Japan / S. Kanda // Kontyû. – 1935. – Vol. 9. – P. 83–90. (In Japanese).

Kanda, S. Views of *Antonina tobae* Kuwana / S. Kanda // Insect World. – 1936. –

Vol. 40. – P. 4–7. (In Japanese).

Kanda, S. On the scientific names of some scale insects / S. Kanda // Kontyû. – 1941. – Vol. 15. – P. 24–26. (In Japanese).

Kanda, S. Two new *Pseudococcus* (Coccidae) Homoptera from Nippon / S. Kanda // Annot. Zool. Japonenses. – 1943. – Vol. 22. – P. 49–53.

Kanda, S. On the *Phenacoccus* species (Coccidae) in the Palaearctic region of Nippon / S. Kanda // Trans. Kansai Entomol. Soc. Osaka. – 1943. – Vol. 12. – P. 42–49.

Kanda, S. On a new genus *Neoripersia* (Coccidae, Homoptera) / S. Kanda // Trans. Kansai Entomol. Soc. Osaka. – 1943. – Vol. 12. – P. 49–50.

Kanda, S. Two new genera and two new species of pseudococcids (Homoptera) / S. Kanda // Kontyû. – 1959. – Vol. 27. – P. 239–243.

Kawai, S. Diagnostic notes and biology of the coccid species occurring on cultivated or wild trees and shrubs in Japan (Homoptera: Coccoidea) / S. Kawai // Bull. Tokyo-To Agr. Exp. Sta. – 1972. – Vol. 6. – P. 1–54. (In Japanese).

Kawai, S. Some mealybugs from the Ogasawara (Bonin) Islands (Homoptera: Pseudococcidae) / S. Kawai // Kontyû. – 1973. – Vol. 41. – P. 312–325.

Kawai, S. Scale insects of Japan in colors / S. Kawai. National Agricultural Education Association, Tokyo, 1980.– 455 p. (In Japanese).

Kawai, S. & Takagi, K. Descriptions of three economically important species of root-feeding mealybugs in Japan (Homoptera: Pseudococcidae) / S. Kawai, K. Takagi // Appl. Entomol. Zool. Tokyo. – 1971. – Vol. 6. – P. 175–182.

Kaydan, M.B. Revision of *Heterococcopsis* Borchsenius (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae), with description of a new genus with two new species from Turkey / M.B. Kaydan // Zootaxa. – 2011. – Vol. 2970. – P. 49–62.

Kaydan, M.B. A systematic study of *Peliococcus* Borchsenius (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae), with descriptions of a new Palaearctic genus and four new species from Turkey / M.B. Kaydan // Zootaxa. – (2014) 2015. – Vol. 3920, no. 2. – P. 201–248.

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

Kaydan, M.B. New and rare mealybugs (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae, Putoidae) from Eastern Anatolia (Turkey) / M.B. Kaydan, F. Kozar // Zoosyst. Rossica. – 2010. – Vol. 20, no. 1. – P. 28–39.

Kaydan, M.B. A new species of *Stipacoccus* Tang, 1992 and redescription of

*Pararhodania armena* Ter-Grigorian, 1964 (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / M.B. Kaydan, F. Kozar // Turk. Entomol. Dergisi. – 2011. – Vol. 35, no. 4. – P. 587–596.

Kaydan, M.B. A review of the phylogeny of Palaearctic mealybugs (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / M.B. Kaydan, F. Kozar, C.J. Hodgson // Arthropod Syst. & Phylogeny. – 2015. – Vol. 73(1): 175–195.

Kaydan, M.B. Mealybugs (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) with oral rim ducts; description of a new genus and species from Turkey, and discussion of their higher classification within the Pseudococcidae / M.B. Kaydan, E. Szita // Zootaxa. – 2017. – Vol. 42227(3): 444–450.

Kaydan, M.B. Türkiye'nin gozden gecirilmis Coccoidea (Hemiptera) turleri listesi / M.B. Kaydan, S. Ügentürk, L. Erkiliç // J. Agr. Sci. (Yüzüncü Yıl University). – 2007. – Vol. 17, no. 2. – P. 89–106.

Kerzhner, I. Hemiptera, Homoptera, Sternorrhyncha / I. Kerzhner, E. Danzig // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. Ser. II. – 2001. – Vol. 33, no. 3. – P. 217–218.

Khalid, M. A new genus of Pseudococcidae (Homoptera: Coccoidea) from Manipur, India / M. Khalid, A.S. Shafee // Indian J. Syst. Entomol. – 1988. – Vol. 5. – P. 31–33.

Kiritshenko, A.N. Beschreibung von zwei neuen Cocciden aus der Ukraine (USSR) / A.N. Kiritshenko // Konowia. – 1937. – Vol. 16. – P. 229–236.

Kiritshenko, A.N. A new species of coccid from the Ukraine / A.N. Kiritshenko // Ann. Mag. Natur. Hist. – 1937. – Vol. 20. – P. 395–397.

Kluge, N.J. Circumscriptional names of higher taxa in Hexapoda / N.J. Kluge // Bionomina. – 2010a. – Vol. 1. – P. 15–55.

Kluge, N.J. Paradoxical molting process in *Orthezia urticae* and other coccids (Arthroidignatha: Gallinsecta) with notes on systematic position of scale insects / N.J. Kluge // Zoosyst. Rossica. – 2010b. – Vol. 19, no. 2. – P. 78–103.

Komosinska, H. *Trionymus luzensis* sp. n. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) from Poland / H. Komosinska // Ann. Zool. (Warsaw). – 1980. – Vol. 35. – P. 257–265. (In Polish).

Koçak A.O. *Gouxia* nom. n., a replacement name of a genus group taxon in the order Hemiptera (Coccoidea, Pseudococcidae) / A.O. Koçak, M. Kemal // Misc. Papers Centre Entomol. Stud. Ankara. – 2009. – Vol. 149. – P. 1–8.

Kosztarab, M. Scale insect of northeastern North America, identification, biology, and distribution / M. Kosztarab. Martinsville, 1996. – 650 p.

Kosztarab, M. Scale insects of central Europe / M. Kosztarab & F. Kozár. Budapest, 1988. – 456 p.

Koteja, J. Notes on the Poland's scale insect fauna (Homoptera, Coccoidea). II / I. Koteja // Polskie Pismo Entomol. – 1969. – Vol. 39. – P. 3–15.

Koteja, J. Two new species of *Mirococcus* Borchsenius (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / I. Koteja // Polsk. Pismo Entomol. – 1971. – Vol. 41. – P. 3–18.

Koteja, J. On the phylogeny and classification of the scale insects (Homoptera, Coccinea) (discussion based on the morphology of the mouthparts) / I. Koteja // Acta Zool. Kracow. – 1974. – Vol. 19, no. 14. – P. 267–325.

Koteja, J. The occurrence of a campaniform sensillum on the tarsus in the Coccinea (Homoptera) / I. Koteja // Bull. Entomol. Pologne. – 1974. – Vol. 44. – P. 243–252.

Koteja, J. Review of *Kiritshenkella* Borchsenius and *Balanococcus* Williams, with a description of a new species (Homoptera, Pseudococcidae) / I. Koteja // Ann. Zool. – 1988. – Vol. 42, no. 3. – P. 119–140.

Koteja, J. Note on *Kiritshenkella* Borchsenius (*Homoptera, Coccinea*) / I. Koteja // Polskie Pismo Entomol. – 1989. – Vol. 59. – P. 299–301.

Koteja, J. Scale insects (Homoptera: Coccinea) a day after. 65-88 In: Schaefer, C.W., Thomas Say Publications in Entomology. Proceedings. Studies on Hemipteran Phylogeny. Entomological Society of America, Lanham, MD, 1996. – 244 p.

Koteja, J. Scale insects (Homoptera, Coccinea) from Upper Cretaceous New Jersey amber. 147–229 In: Grimaldi, D. (Ed.). Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 2000.

Koteja, J. Scale insects from Lower Cretaceous amber of Lebanon (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccinea) / I. Koteja, D. Azar // Alavesia. – 2008. – Vol. 2. – P. 133–167.

Koteja, J. *Dysmicoccus balticus* sp. n. (Homoptera, Coccinea, Pseudococcidae) / / I. Koteja, B. Lagowska // Polskie Pismo Entomol. – 1986. – Vol. 56. – P. 381–388.

Kozár, F. *Mirococcopsis nagy* sp. n. and *Luzulaspis rajae* sp. n. from Hungary (Homoptera: Coccoidea) / F. Kozár // Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae. – 1981. – Vol. 27. – P. 315–321.

Kozár, F. *Chorizococcus viktorina* sp.n. and *Ferreroaspis* gen. n. in Hungarian fauna (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae and Diaspididae) / F. Kozár // Folia Entomol. Hungaricae. – 1983. – Vol. 44. – P. 89–93.

Kozár, F. New and little-known scale-insect species from Yugoslavia (Homoptera: Coccoidea) / F. Kozár // Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae. – 1983. – Vol. 29. – P. 139–149.

Kozár, F. New genus and species of scale insects in Italy (Homoptera; Coccoidea; Pseudococcidae) / F. Kozár // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. Ser. II. – 1991. – Vol. 23, no.

1. – P. 39–44.

Kozár, F. Ortheziidae of the World / F. Kozár. Plant Protection Institute, Hungarian Academy of Sciences, Budapest, Hungary, 2004. – 525 p.

Kozár, F. *Atrococcus bejbienkoi* sp. n., and some scale insects new to the Hungarian fauna (Homoptera: Coccoidea) / F. Kozár, E.M. Danzig // Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae. – 1976. – Vol. 22. – P. 65–67.

Kozár, F. Acanthococcidae and related families of the Palaearctic Region / F. Kozár, M.B. Kaydan, Z. Konczné Benedicty, E. Szita. Hungarian Academy of Sciences, Budapest, Hungary, 2013. – 680 p.

Kozár, F. Description of *Coccidohystrix samui* sp. n. (Homoptera: Coccoidea, Pseudococcidae) from Hungary / F. Kozár, Z. Konczné Benedicty // Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae. – 1997. – Vol. 43. – P. 251–255.

Kozár, F. Description of four new species from Australian, Austro-oriental, New Zealand and South Pacific regions (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae, Rhizoecinae), with a review, and a key to the species *Ripersiella* / F. Kozár, Z. Konczné Benedicty // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. (Milano) – 2003. – Vol. 35, no. 3. – P. 225–239.

Kozár, F. A new genus and species from Rhizoecinae (Homoptera Coccoidea Pseudococcidae), with a phylogeny and key for the genera / F. Kozár, Z. Konczné Benedicty // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. (Milano). Ser. II. – 2005. – Vol. 37, no. 3. – P. 141–150.

Kozár, F. Rhizoecinae of the world / F. Kozár, Z. Konczné Benedicty . Plant Protection Institute, Hungarian Academy of Sciences, Budapest, 2007. – 617 p.

Kozár, F. Carayonemidae of the Neotropical Region with the descriptions of new genera and species (Homoptera: Coccoidea) / F. Kozár, Z. Konczné Benedicty // Folia Entomol. Hungarica. – 2000. – Vol. 61: 71–82.

Kozár, F. & Kosztarab, M. A new mealybug, *Chnaurococcus danzigae* sp. n. from Hungary (Homoptera: Coccoidea, Pseudococcidae) / F. Kozár, M. Kosztarab // Acta. Zool. Acad. Sci. Hungaricae. – 1976. – Vol. 22, no. 3-4. – P. 299–302.

Kozár, F. A new mealybug from Italy: *Coccidohystrix zangherii* sp. n. (Homoptera: Coccoidea, Pseudococcidae) / F. Kozár, G. Pellizzari // Redia. – 1989. – Vol. 72, no. 2. – P. 507–511.

Kozár, F. Redescription of *Ritsemia pupifera* Lichtenstein, 1879, re-establishment of the genus and erection of the tribe Ritsemiini (Homoptera: Coccoidea, Pseudococcidae) / F. Kozár, G. Vinis // Folia Entomol. Hungarica. – 1980. – Vol. 41. – P. 97–103.

Kozár, F. Check-list of the Palaearctic Coccoidea (Homoptera) / F. Kozár, J. Walter

// Folia Entomol. Hungarica. – 1985. – Vol. 46. – P. 63–110.

Kraatz, G. *Signoretia* Kraatz statt *Westwoodia* Sign / G. Kraatz // Z. Deutsche Entomol. – 1888. – Vol. 32. – P. 176.

Krecker, F.H. The eyes of *Dactylopius* / F.H. Krecker // Zeitsch. Wissenschaft. Zool. – 1909. – Vol. 93. – P. 73–89.

Künckel d'Herculais, J. Histoire de la cochenille vivant sur les raciness de Palmiers de la section des Seaforthia. Expose des caracteres du genre *Rhizoecus* / J. Künckel d'Herculais // Ann. Soc. Entomol. France. – 1878. – Vol. 8. – P. 161–164.

Kuwana, S.I. Coccidae (scale insects) of Japan / S.I. Kuwana // Proc. California Acad. Sci. – 1902. – Vol. 3. – P. 43–98.

Kuwana, S.I. Coccidae of Japan, I. A synoptical list of Coccidae of Japan with descriptions of thirteen new species / S.I. Kuwana // Bull. Centr. Agr. Exp. Sta. Japan. – 1907. – Vol. 1. – P. 177–212.

Kuwana, S.I. Coccidae of Japan (IV). A list of Coccidae from the Bonin Islands (Ogasawarajima), Japan / S.I. Kuwana // J. New York Entomol. Soc. – 1909. – Vol. 17. – P. 158–164.

Kuwana, S.I. Coccidae of Japan, V / S.I. Kuwana // J. Entomol. Zool. – 1914. – Vol. 6. – P. 1–8.

Kuwana, S.I. Descriptions and biology of new or little-known coccids from Japan / S.I. Kuwana // Bull. Agr. Comm., Plant Quarant. Sta., Yokohama. – 1923. – Vol. 3. – P. 1–67.

Kuwana, S.I. The genus *Antonina* (Family Coccidae) of Japan / S.I. Kuwana // Dobutsugaku Zasshi. Tokyo. – 1932. – Vol. 44. – P. 213–219. (In Japanese).

Kuwana, S.I. *Phenacoccus suwakoensis* n. sp. / S.I. Kuwana, T. Toyoda // Insect World – 1915. – Vol. 19. – P. 443–446. (In Japanese).

Künow, G. Zwei neue Schildläuse / G. Künow // Entomologisches Nachrichtenblatt. – 1880. – Vol. 6. – P. 46–47.

Kwon, G.M. Taxonomic notes of the family Pseudococcidae (Sternorrhyncha) in Korea. I. Tribes Phenacoccini, Rhizoecini, and Sphaerococcini / G.M. Kwon, E.M. Danzig, K.T. Park // Insecta Koreana. – 2003. – Vol. 20, no. 1. – P. 103–124.

Kwon, G.M. Taxonomic notes of the family Pseudococcidae (Sternorrhyncha) in Korea. II. Tribe Pseudococcini / G.M. Kwon, E.M. Danzig, K.T. Park // Insecta Koreana. – 2003. – Vol. 20, no. 3/4. – P. 393–424.

Laing, F. Descriptions of new, and some notes on old species of Coccidae / F. Laing // Ann. Mag. Natur. Hist. – 1929. – Vol. 4. – P. 465–501.

Laing, F. Description of a new species of *Phenacoccus* (Coccidae) found in Egypt / F. Laing // Bull. Soc. Entomol. Egypte. – 1936. – Vol. 9. – P. 80–82.

Lambdin, P.L. Discourse on the classification of the scale insects / P.L. Lambdin // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. Ser. II. – 2001. – Vol. 33, no. 3. – P. 209–213.

Leonardi, G. Contribuzione alla conoscenza delle cocciniglie Italiane / G. Leonardi // Boll. Lab. Zool. Gener. Agr. R. Scuola Super. Agricolt. Portici. – 1907. – Vol. 1. – P. 135–169.

Leonardi, G. Seconda contribuzione alla conoscenza della cocciniglie Italiane / G. Leonardi // Boll. Lab. Entomol. Agr. Portici. – 1908. – Vol. 3. – P. 150–191.

Leonardi, G. Cocciniglia dannosa al tabacco / G. Leonardi // Boll. Técn. Istit. Sperimen. Tabacchi. – 1913. – Vol. 12. – P. 76–80.

Leonardi, G. Terza contribuzione alla conoscenza delle cocciniglie Italiane / G. Leonardi // Boll. Lab. Entomol. Agr. Portici. – 1918. – Vol. 12. – P. 188–216.

Leonardi, G. Monografia delle cocciniglie Italiane / G. Leonardi . Della Torre, Portici, 1920. – 555 p.

Li, W.C. A review of the legged mealybugs on bamboo (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) occurring in China / W.C. Li, M.Y. Tsai, S.A. Wu // Zootaxa. – 2014. – Vol. 3900, no. 3. – P. 370–398.

Li, W.C. A new species and a new record of the genus *Balanococcus* Williams (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) from China / W.C. Li, S.A. Wu // Zool. Syst. – 2014. – Vol. 39, no. 2. – P. 269–274.

Lichtenstein, J. [Note] / J. Lichtenstein // Ann. Soc. Ent. France. Ser. 5. – 1877. – Vol. 7. – P. cviii–cix.

Lichtenstein, J. Apterous males in the Coccidae / J. Lichtenstein // Ent. Monthly Mag. – 1877. – Vol. 14. – P. 34–35.

Lichtenstein, J. Quelques feuillets de mon journal / J. Lichtenstein // Mitt. Schweizerischen Entomol. Ges. – 1877. – Vol. 5. – P. 297–303.

Lichtenstein, J. *Ritsemia pupifera*, Eine neue Schildlaus, beschrieben von Jules Lichtenstein (Montpellier) / J. Lichtenstein // Stettiner Entomol. Z. – 1879. – Vol. 40. – P. 387–389.

Lichtenstein, J. Rectifications concerning Homoptera / J. Lichtenstein // Entomol. Month. Mag. – 1882. – Vol. 18. – P. 275.

Lidgett, J. Notes and observations on some Victorian Coccidae / J. Lidgett // Wombat. – 1898. – Vol. 3. – P. 80–95.

Lindinger L. Die Schildläuse (Coccidae) Europas, Nordafrikas und Vorder-Asiens,



einschliesslich der Azoren, der Kanaren und Madeiras / L. Lindinger. Ulmer, Stuttgart, 1912. – 388 p.

Lindinger, L. Die Schildläuse der mitteleuropäischen Gewächshäuser / L. Lindinger // Entomol. Jb. – 1924. – Vol. 33/34. – P. 167–191.

Lindinger, L. Beiträge zur Kenntnis der Schildläuse (Coccidae) / L. Lindinger // Entomol. Rundschau. Stuttgart. – 1932. – Vol. 49. – P. 203–205.

Lindinger, L. Neue Beiträge zur Kenntnis der Schildläuse (Coccidae) / L. Lindinger // Entomol. Z. – 1935. – Vol. 49. – P. 121–123.

Lindinger, L. Die Schildlausnamen / L. Lindinger // Arb. Morph. Taxonom. Entomol. Berlin-Dahlem. – 1943. – Vol. 10. – P. 145–152.

Lindinger, L. Verzeichnis der Schildlaus-Gattungen, 1. Nachtrag. (Homoptera: Coccoidea) / L. Lindinger // Z. Wiener Entomol. Ges. – 1943. – Vol. 28. – P. 217–224.

Liu, T.S., Tao C.C. An unrecorded rice mealybug of Taiwan / T.S. Liu, C.C. Tao // Bull. Taichung Dist. Agric. Improve Stn. – 1988. – Vol. 20. – P. 61–66. (In Chinese).

Lit, I.L. A new genus and ten new species of Philippine mealybugs (Pseudococcidae, Coccoidea, Hemiptera) / I.L. Lit // Philippine Entomol. – 1992. – Vol. 8. – P. 1158–1181.

Lit, I.L. New records and additional notes on Philippine mealybugs (Pseudococcidae, Coccoidea, Hemiptera) / I.L. Lit // Philippine Entomol. – 1997. – Vol. 11. – P. 33–48.

Lloyd, D.C., Martini, E. A note of the circulus as an adhesive organ in some Pseudococcidae / D.C. Lloyd, E. Martini // Canad. Ent. – 1957. – Vol. 89. – P. 46–48.

Lobdell, G.H. Twelve new mealybugs from Mississippi (Homoptera: Coccoidea) / G.H. Lobdell // Ann. Entomol. Soc. America. – 1930. – Vol. 23. – P. 209–236.

Loew, F. Eine neue Fichten-Schildlaus / F. Loew // Wiener Ent. Zeitung. – 1883. – Vol. 2. – P. 267–269.

Longo, S. Contributo alla conoscenza della coccidofauna (Homoptera, Coccoidea) della Sicilia con la descrizione di una nuova specie / S. Longo, S. Marotta, A. Russo, A. Tranfaglia // Entomologica (Bari). – 1989. – Vol. 24(30-XII). – P. 163–179.

Lu, Y. *Paraporisaccus guizhouensis* gen. et sp. nov. of bamboo mealybug from China (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / Y. Lu, S.A. Wu // Acta Zootax. Sinica. – 2011. – Vol. 36, no. 2. – P. 395–399.

Lukhtanov, V.A. From Haeckel's phylogenetics and Hennig's cladistics to the method of maximum likelihood: Advantages and limitations of modern and traditional approaches to phylogeny reconstruction / V.A. Lukhtanov // Entomol. Rev. – 2011. – Vol. 90, no. 3. – P. 299–310.

Mamet, J.R. A new genus and five new species of Coccidae (Hemipt. Homopt.) from

Mauritius / J.R. Mamet // Proc. Entomol. Soc. London. Series B, Taxonomy. – 1940. – Vol. 9, no. 4. – P. 65–72.

Mamet, J.R. Notes on the Coccoidea of Madagascar, II / J.R. Mamet // Mem. Inst. Sci. Madagascar. – 1951. – Vol. 1951, no. 5. – P. 213–254.

Mamet, J.R. Notes on the Coccoidea of Madagascar, III / J.R. Mamet // Mem. Inst. Sci. Madagascar. – 1954. – Vol. 1954, no. 4. – P. 1–86.

Mamet, J.R. Notes on the Coccoidea of Madagascar, V (Homoptera) / J.R. Mamet // La Natur. Malgache Tananarive. – 1962. – Vol. 13. – P. 153–202.

Mamet, J.R. New genera and species of Coccoidea from the Mascarene Islands (Homoptera) / J.R. Mamet // Mauritius Inst. Bull. – 1967. – Vol. 6. – P. 89–102.

Manicardi, G.C. The cytogenetic architecture of the aphid genome / G.C. Manicardi, M. Mandrioli, R.L. Blackman // Biological Reviews. – 2014(2015). – Vol. 90. – P. 112–125.

Marchal, P. Sur quelques cochenilles nouvelles / P. Marchal // Bull. Mus. Hist. Natur. Paris. – 1904. – Vol. 10. – P. 448–457.

Marchal, P. Notes sur les cochenilles de l'Europe et du Nord de l'Afrique (1-re partie) / P. Marchal // Ann. Soc. Ent. France. – 1908. – Vol. 77. – P. 223–309.

Marchal, P. Sur les cochenilles du midi de la France et de la Corse / P. Marchal // Les Compt.-Rend. Acad. Sci. Paris. – 1909. – Vol. 148. – P. 871–872.

Marchal, P. Sur deux cochenilles de l'olivier en Tunisie (Hem. Coccidae) / P. Marchal // Bull. Soc. Entomol. France. – 1910. – Vol. 13. – P. 244–246.

Marotta, S. Studio morfo-sistemico delle specie italiane della famiglia Pseudococcidae (Homoptera: Coccoidea) / S. Marotta. Università degli studi di Napoli - Federico II, Ph.D. Thesis, Portici Napoli, 1990. – 104 p.

Marotta, S. Ricerche su pseudococcidi (Homoptera: Coccoidea) dell'Italia centro-meridionale / S. Marotta // Boll. Lab. Entomol. Agr. 'Filippo Silvestri'. – 1990(1992). – Vol. 47. – P. 63–111.

Marotta, S. *Phenacoccus asphodeli* Goux, 1942 a rare Mediterranean species newly found in Italy (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / S. Marotta, A. Russo, D. Matile-Ferrero // Ann. Soc. Entomol. France. – 1997. – Vol. 33. – P. 435–439.

Marotta, S. Ridescrizione di *Macrocerococcus superbus* Leonardi e considerazioni sulla sua posizione generica, con note su *Puto* Signoret / S. Marotta, A. Tranfaglia // Boll. Lab. Entomol. Agr. 'Filippo Silvestri'. Portici. – 1985. – Vol. 42. – P. 212–219.

Marotta, S. Le specie del genere *Puto* Signoret (Homoptera Coccoidea Pseudococcidae) dell'Europa centrale e del bacino del Mediterraneo / S. Marotta, A.

Tranfaglia // Boll. Lab. Entomol. Agr. 'Filippo Silvestri'. – 1993. – Vol. 48. – P. 171–205.

Marotta, S. Variability of morphological characters and its use in the systematics of mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae) / S. Marotta, A. Tranfaglia // Israel J. Entomol. – 1995. – Vol. 29. – P. 67–73.

Marotta, S. Nuovi pseudococchi per la fauna italiana, con descrizione di una nuova specie / S. Marotta, A. Tranfaglia // Boll. Soc. Entomol. Italiana. Genova. – 1995. – Vol. 126, no. 3. – P. 269–276.

Maskell, W.M. On some Coccidae in New Zealand / W.M. Maskell // Trans. Proc. New Zealand Inst. – 1879(1878). – Vol. 11. – P. 187–228.

Maskell, W.M. Further coccid notes: with descriptions of new species from Australia, India, Sandwich Islands, Demerara, and South Pacific / W.M. Maskell // Trans. Proc. New Zealand Inst. – 1893(1892). – Vol. 25. – P. 201–252.

Maskell, W.M. Further coccid notes with descriptions of several new species and discussion of various points of interest / W.M. Maskell // Trans. Proc. New Zealand Inst. – 1894(1893). – Vol. 26. – P. 65–105.

Maskell, W.M. Further coccid notes: with description of new species from New Zealand, Australia, Sandwich Islands, and elsewhere, and remarks upon many species already reported / W.M. Maskell // Trans. Proc. New Zealand Inst. – 1895(1894). – Vol. 27. – P. 36–75.

Maskell, W.M. Further coccid notes: with descriptions of new species, and discussion of points of interest / W.M. Maskell // Trans. Proc. New Zealand Inst. – 1898(1897). – Vol. 30. – P. 219–252.

Matile-Ferrero, D. La faune terrestre de l'île de Sainte-Helene. 7. Coccoidea / D. Matile-Ferrero // Ann. Mus. Afrique centrale, Tervuren, Belgique. (Serie 8). Sci. Zool. – 1976. – Vol. 215. – P. 292–318.

Matile-Ferrero, D. Espèces nouvelle de cochenilles associées a une pelouse alpine (Insecta, Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / D. Matile-Ferrero // Rev. Suisse Zool. – 1983. – Vol. 90. – P. 629–638.

Matile-Ferrero, D. Le genre *Iberococcus* Gomez-Menor, 1928 dans le Bassin Méditerranéen Occidental (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) 1. Contribution a l'étude faunistique des Pseudococcidae du Bassin Méditerranéen / D. Matile-Ferrero // Ann. Soc. Entomol. France. – 1984. – Vol. 20. – P. 291–296.

Matile-Ferrero, D. Insects of Saudi Arabia Homoptera: Subordo Coccoidea / D. Matile-Ferrero // Fauna of Saudi Arabia. – 1984. – Vol. 6. – P. 219–228.

Matile-Ferrero, D. Sternorrhyncha: Suborder Coccoidea of Saudi Arabia (Part 2) / D.

Matile-Ferrero // Fauna of Saudi Arabia – 1988. – Vol. 9. – P. 23–38.

Matile-Ferrero, D. Taxonomie, nomenclature et réparation en France de trois espèces du genre *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877 (Hemiptera, Pseudococcidae) / D. Matile-Ferrero // Rev. Française. Ent. (N.S.). – 2004. – Vol. 26, no. 2. – P. 73–76.

Matile-Ferrero, D. Contribution a l'étude de la faune des Coccoidea des îles Canaries avec description de deux espèces nouvelles (Hom.) / D. Matile-Ferrero, A.S. Balachowsky // Bull. Soc. Entomol. France. – 1972. – Vol. 77. – P. 106–114.

Matile-Ferrero, D. *Ripersia* Signoret: taxonomic and nomenclatural changes to settle its status (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / D. Matile-Ferrero, Y. Ben-Dov // Bull. Soc. Entomol. France. – 1995. – Vol. 100. – P. 257–260.

Matile-Ferrero, D. *Bimillenia*, a new genus of mealybugs associated with ants in the Mediterranean basin (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / D. Matile-Ferrero, Y. Ben-Dov // Bull. Soc. Entomol. France. – 1999. – Vol. 104, no. 2. – P. 109–111.

Matile-Ferrero, D. Contribution to the knowledge of the scale insects (Hemiptera Coccoidea) from the Aosta Valley (Italy) / D. Matile-Ferrero, G. Pellizzari // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. (Milano). – 2002. – Vol. 34, no. 3. – P. 347–360.

Matile-Ferrero, D. The mealybug *Trionymus angustifrons* Hall transferred to *Dysmicoccus* Ferris with new synonymy (Hemiptera, Sternorrhyncha, Coccoidea, Pseudococcidae) / D. Matile-Ferrero, D. Williams, M.B. Kaydan // Bull. Soc. Entomol. France. – 2015. – Vol. 120, no. 3. – P. 309–312.

Mazzeo, G. Two new species of mealybugs (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) from Sicily / G. Mazzeo // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. (Milano). Ser. II. – 1995. – Vol. 27. – P. 177–184.

Mayr, E. Cladistic analysis of cladistic classification? / E. Mayr // Zeitsch. Zool. Syst. Evolut. – 1974. – Vol. 12, no. 2. – P. 94–128.

Mayr, E. Principles of systematic zoology, 2<sup>nd</sup> ed. / E. Mayr, P.D. Ashlock N. Y.: McGraw Hill Book Co, 1991. – 475 p.

McKenzie, H.L. Taxonomic study of California mealybugs with descriptions of new species (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / H.L. McKenzie // Hilgardia. – 1960. – Vol. 29. – P. 681–770.

McKenzie, H.L. Fourth taxonomic study of California mealybugs, with additional species from North America, South America and Japan (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / H.L. McKenzie // Hilgardia. – 1964. – Vol. 35. – P. 211–272.

McKenzie, H.L. Mealybugs of California with taxonomy, biology and control of North American species (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / H.L. McKenzie.

Berkeley&Los Angeles: Univ. California Press, 1967. – 525 p.

McKenzie, H.L. Fifth taxonomic study of North American mealy-bugs, with revisional notes on seven species (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / H.L. McKenzie, D. J. Williams // *Hilgardia*. – 1965. – Vol. 37. – P. 1–15.

Menozzi, C. Contributo alla conoscenza delle cocciniglie (Hemip. Coccidae) d'Italia (prima nota) / C. Menozzi // *Boll. Soc. Entomol. Italiana*. Firenze. – 1933. – Vol. 65. – P. 41–47.

Michalik, A. Ovaries of *Puto superbus* and *Ceroputo pilosellae* (Hemiptera: Coccoidea): morphology, ultrastructure, phylogenetic and taxonomic implications / A. Michalik, M. Kalandyk-Kolodziejczyk, E. Simon et al. // *European J. Entomol.* – 2013. – Vol. 110(3): 527–534.

Millar, I.M. Mealybug genera (Hemiptera: Pseudococcidae) of South Africa: identification and review / I.M. Millar // *African Entomol.* – 2002. – Vol. 10, no. 2. – P. 185–233.

Miller, D.R. *Brevennia rehi* (Lindinger) a potential pest in the U.S. (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / D.R. Miller // *Proc. Entomol. Soc. Washington*. – 1973. – Vol. 73. – P. 372.

Miller, D.R. Two new *Heliococcus* species, a key to the North American species, and a list of world species (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / D.R. Miller // *Pan-Pacific Entomol.* – 1974. – Vol. 50, no. 2. – P. 177–192.

Miller, D.R. A revision of the genus *Heterococcus* Ferris with a diagnosis of *Brevennia* Goux (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) Coccoidea: Pseudococcidae) / D.R. Miller // *United States Dep. Agricult. Tech. Bull.* – 1975. – Vol. 1497. – P. 1–61.

Miller, D.R. Taxonomic analysis of *Pseudococcus affinis* (Maskell), a senior synonym of *Pseudococcus obscurus* Essig, and a comparison with *Pseudococcus maritimus* (Ehrhorn) (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / D.R. Miller, R.J. Gill, D.J. Williams // *Proc. Entomol. Soc. Washington*. – 1984. – Vol. 86. – P. 703–713.

Miller, D.R. Taxonomic revision of the South African mealybug genus *Octococcus* Hall (Hemiptera: Pseudococcidae) / D.R. Miller, J.H. Giliomee // *African Entomol.* – 2016. – Vol. 24(1): 112–142.

Miller, D.R. A new species of *Puto* and a preliminary analysis of the phylogenetic position of the *Puto* group within the Coccoidea (Homoptera: Pseudococcidae) / D.R. Miller, G.L. Miller // *Jeffersoniana: Contribut. Virginia Mus. Natur. Hist.* – 1993. – Vol. 4. – P. 1–35.

Miller, G.L. *Dysmicoccus* Ferris and similar genera (Hemiptera: Coccoidea:

Pseudococcidae) of the Gulf State Region including a description of a new species and new United States records / J.L. Miller, D.R. Miller // Proc. Entomol. Soc. Washington. – 2002. – Vol. 104, no. 4. – P. 968–979.

Miller, D.R. Review of the mealybug genus *Heterococcus* (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) with a description of a new species / D.R. Miller, H.L. Mckenzie // Ann. Entomol. Soc. America. – 1970. – Vol. 63. – P. 438–453.

Miller, D.R. Seventh taxonomic study of North American mealybugs (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / D.R. Miller, H.L. Mckenzie // Hilgardia. – 1973. – Vol. 41. – P. 489–542.

Moghaddam, M. Two new species and a new record of mealybugs (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae) from Iran / M. Moghaddam // Zootaxa. – 2010. – Vol. 2619. – P. 63–68.

Moghaddam, M. A review of the mealybugs (Hemiptera: *Coccoidea: Pseudococcidae, Putoidae* and *Rhizoecidae*) of Iran, with descriptions of four new species and three new records for the Iranian fauna / M. Moghaddam // Zootaxa. – 2013. – Vol. 3632, no. 1. – P. 1–107.

Moghaddam, M. A new species, *Coccidohystrix burumandi* sp. n. (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae) from Iran / M. Moghaddam, M. Alikhani // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. (Milano). – 2009. – Vol. 41, no. 3. – P. 175–179.

Moghaddam, M. Two new species of mealybugs (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae) from Iran / M. Moghaddam, M. Alikhani // J. Entomol. Acarol. Res. (Ser. II). – 2010. – Vol. 42, no. 1. – P. 11–17.

Mohammad, Z.K. Recent review of Egyptian little known species of Coccoidea (Homoptera) / M. Moghaddam, Y.M. Ezzat, A.G. Aly // J. Egyptian German Soc. Zool. – 1995. – Vol. 16. – P. 477–533.

Morrison, H. The nondiaspine Coccidae of the Philippine Islands, with descriptions of apparently new species / H. Morrison // The Philippine J. Sci. – 1920. – Vol. 17. – P. 147–202.

Morrison, H. Identity of the mealybug described as *Dactylopius calceolariae* Maskell / H. Morrison // J. Agr. Res. – 1925. – Vol. 31. – P. 485–500.

Morrison, H. A classification of the higher groups and genera of the coccid family Margarodidae / H. Morrison // Techn. Bull. U. S. Dept. Agr. – 1928. – Vol. 52. – P. 1–239.

Morrison, H. The mealybug genus *Heterococcus* Ferris and some of its relatives / H. Morrison // J. Washington Acad. Sci. – 1945. – Vol. 35. – P. 38–55.

Morrison, H. Classification of the Ortheziidae. Supplement to “Classification of

scale insects of the subfamily Ortheziinae.” / H. Morrison // US Dep. Agr. Tech. Bull. – 1952. – Vol. 1052. – P. 1–80.

Morrison, H. An annotated list of generic names of the scale insects (Homoptera: Coccoidea) / H. Morrison, E.R. Morrison // Misc. Publ. US Dep. Agr. – 1966. – Vol. 1015. – P. 1–206.

Neves, M. Sobre um género novo de “Kermidae” / M. Neves // Arq. Mus. Bocage. Lisbon. – 1943. – Vol. 14. – P. 1–10.

Neves, M. Contribuicao para o estudo das cochonilhas de Portugal / M. Neves // Portugaliae Acta Biol. – 1954. – Vol. 4. – P. 229–252.

Newstead, R. On some new or little known Coccidae found in England [No. 1] / R. Newstead // Entomol. Mon. Mag. – 1891. – Vol. 26. – P. 164–166.

Newstead, R. On new or little known Coccidae, chiefly English (No. 2) / R. Newstead // Ent. Month. Mag. – 1892. – Vol. 28. – P. 141–147.

Newstead, R. New or little known Coccidae, chiefly English (No. 3) / R. Newstead // Entomol. Mon. Mag. – 1893. – Vol. 29. – P. 77–79.

Newstead, R. Scale insects in Madras / R. Newstead // Indian Mus. Notes. – 1894. – Vol. 3. – P. 21–32.

Newstead, R. Observations on Coccidae (No. 11) / R. Newstead // Entomol. Mon. Mag. – 1895. – Vol. 31. – P. 165–167.

Newstead, R. Observations on Coccidae (No. 16) / R. Newstead // Entomol. Month. Mag. – 1897. – Vol. 33. – P. 165–171.

Newstead, R. Observations on Coccidae (No. 17) / R. Newstead // Entomol. Month. Mag. – 1898. – Vol. 34. – P. 92–99.

Newstead, R. Observations on Coccidae (No. 18) / R. Newstead // Entomol. Month. Mag. – 1900. – Vol. 36. – P. 247–251.

Newstead, R. Observations on Coccidae (no. 19) / R. Newstead // Entomol. Mon. Mag. – 1901. – Vol. 37. – P. 81–86.

Newstead, R. Monograph of the Coccidae of the British Isles / R. Newstead. – 1903. – Vol. 2. Ray Society, London. – 270 p.

Newstead, R. [*Ripersia donisthorpei* and *R. formicarii* n. spp.] / R. Newstead // Entomol. Rec. J. Var. – 1907. – Vol. 19. – P. 5.

Newstead, R. Observations on scale-insects (Coccidae) – VI / R. Newstead // Bull. Entomol. Res. – 1920. – Vol. 10. – P. 175–207.

Newstead, R. & Willcocks F.C. Characters and general morphology of the lebbek scale / R. Newstead // Bull. Entomol. Res. – 1910. – Vol. 1. – P. 138–140.

Normark, B.B. Genetic conflict and the dizygotic soma: on the adaptive significance of polar body transmission and the polyploid bacterome in Pseudococcidae and Diaspididae / B.B. Normark // Bull. Zool. Agr. Bachic. (Milano). (II). – 2001. – Vol. 33, no. 3. – P. 151–160.

Normark, B.B. The evolution of alternative genetic systems in insects / B.B. Normark // Annual Rev. Entomol. – 2003. – Vol. 48. – P. 397–423.

Nur, U. Diploid arrhenotoky and automictic thelytoky in soft scale insects (Lecaniidae: Coccoidea: Homoptera) / U. Nur // Chromosoma (Berl.). – 1972. – Vol. 39. – P. 38–401.

Nur, U. Electrophoretic comparison of enzymes of sexual and parthenogenetic mealybugs (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / U. Nur // Virginia Polytech. Inst. State Univ. Res. Div. Bull. – 1977. – Vol. 127. – P. 69–84.

Nur, U. Evolution of unusual chromosome systems in scale insects (Coccoidea: Homoptera) / U. Nur // In: Insect Cytogenetics. R.L. Blackman, G.M. Hewitt, & M. Ashburner (Eds.) Royal Entomological Society, London, 1980. – P. 97–117.

Nur, U. Parthenogenesis / U. Nur // In: Armored Scale Insects: Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests. D. Rosen (Ed.) 1990. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. B.V. – P. 191–197.

Nur, U. Evolution of chromosome number in mealybugs (Pseudococcidae: Homoptera) / U. Nur, S.W. Brown, J.W. Beardsley // Genetica. – 1987. – Vol. 74. – P. 53–60.

Ossiannilsson, F. Hemiptera. 3. Coccina, Aleyrodina and Psyllina / F. Ossiannilsson // Zool. Iceland. – 1955. – Vol. 3. – P. 2–9.

Ossiannilsson, F. To the knowledge of the Hemiptera of the Abisko Region / F. Ossiannilsson // Entomol. Tidskrift. Stockholm. – 1972. – Vol. 93. – P. 88–99. (In Swedish).

Panis, A. Les *Rhizoecus* (Hom. Coccoidea Pseudococcidae) Européens et Méditerranéens d'intérêt économique. Description d'une nouvelle espèce / A. Panis // Ann. Soc. Entomol. France – 1968. – Vol. 4. – P. 549–554.

Paik, W.H. Illustrated flora and fauna of Korea. Insecta (VI) / W.H. Paik. – 1978. – Vol. 22. – P. 1–481. (In Korean with English summary).

Pellizzari, G. Two new species of scale insects (Hemiptera, Coccoidea) from Sardinia (Italy) with a check list of Sardinian Coccoidea / G. Pellizzari // J. Entomol. Acarol. Res. – 2011. – Vol. 43, no. 3. – P. 301–313.

Pellizzari, G. The bamboo mealybugs *Balanococcus kwoni* n.sp. and *Palmicultor lumpurensis* (Takahashi) (Hemiptera, Pseudococcidae) / G. Pellizzari // Zootaxa. – 2007.



– Vol. 1583. – P. 65–68.

Pellizzari, G. Contribution to the knowledge of Homoptera Coccoidea of Sardinia with description of a new species / G. Pellizzari, P. Fontana // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. (Milano). – 1996. – Vol. 28. – P. 119–140.

Pesson, P. Ordre des Homoptères. In: Grassé P.-P. (Ed.) Traite de Zoologie. X. Insectes supérieurs et Hémiptéroïdes / P. Pesson. Paris: Masson et Cie Éditeur, 1951. – P. 976–1948.

Priesner, H. Brief descriptions of two new mealybugs / H. Priesner, M. Hosny // Bull. Soc. Entomol. Egypte. – 1935. – Vol. 28. – P. 112–115.

Rasnitsyn, A.P. Molecular phylogenetics, morphological cladistics and fossils / A.P. Rasnitsyn // Entomol. Rev. – 2010. – Vol. 89, no. 1. – P. 85–132.

Rau, G.J. Two apparently undescribed mealybugs (Homoptera Pseudococcidae) from New York State / G.J. Rau // Bull. Brooklyn Entomol. Soc. – 1937. – Vol. 32. – P. 195–201.

Reh, L. Zur Naturgeschichte Mittel-und Nordeuropäischer Schildläuse / L. Reh // Allgemeine Zeitsch. Entomol. – 1903. – Vol. 8. – P. 301–469.

Reuter, E. Två för Finland nya Coccider / E. Reuter // Medd. Soc. Fauna et Flora Fennica. – 1904. – Vol. 29. – P. 66–67.

Reuter, E. Rhynchota. Neu beschriebene Art / E. Reuter // Medd. Soc. Fauna et Flora Fennica. – 1904. – Vol. 29. – P. 251.

Reyne, A. *Ripersia wünni* n. sp. (Pseudococcidae) / A. Reyne // Ent. Ber. – 1953. – Vol. 14. – P. 235–239.

Reyne, A. A redescription of *Puto antennatus* Sign. (Homoptera, Coccidea). With notes on *Ceroputo pilosellae* Sulc and *Macrocerococcus superbus* Leon. / A. Reyne // Zool. Meded. Uitgegeven Rijksmus. Natuurlijke Hist. Leiden. – 1954. – Vol. 32. – P. 291–324.

Reyne, A. *Phenacoccus sphagni* (Green) in Holland / A. Reyne // Entomol. Berichten. – 1958. – Vol. 18. – P. 20–26.

Risso, A. Mémoire sur l'histoire naturelle des oranges, bigaradiers, limettiers, cédratiers limoniers ou citroniers, cultivés dans le département des alpes maritimes / A. Risso // Ann. Mus. Nat. Hist. Natur. – 1813. – Vol. 20. – P. 169–212, 401–431.

Rohdendorf, B.B. The rationalization of names of higher taxa in zoology / B.B. Rohdendorf // Paleontol. J. – 1977. – Vol. 11. – P. 149–155.

Rondani, C. Degli insetti nocivi e dei loro parassiti / C. Rondani // Boll. Soc. Entomol. Italiana. Firenze. – 1874. – Vol. 6. – P. 43–68.

Rosen, D. Use of scale-insect parasites in Coccoidea systematics / D. Rosen, P. DeBach // Bull. Virginia Polytech. Inst. State Univ. Res. Div. – 1977. – Vol. 127. – P. 5–21.

Russo, A. A new species of *Phenacoccus* Cockerell (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) on fir-tree (*Abies alba* Miller) from Italy / A. Russo // Ann. Soc. Entomol. France (N.S.). – 1994. – Vol. 30, no. 3. – P. 279–282.

Russo, A. A new species of *Dysmicoccus* Ferris (Homoptera Coccoidea Pseudococcidae) from Sicily / A. Russo, G. Mazzeo // Boll. Zool. Agr. Bachicolt. (Milano). – 1997. – Vol. 29. – P. 151–156.

Rutherford, A. Some new Ceylon Coccidae / A. Rutherford // J. Bombay Natur. Hist. Soc. – 1915. – Vol. 24. – P. 111–118.

Săvescu, A.D. Espèces de coccoidées nouvelles pour la science, signalées en Roumanie. II. Espèces appartenant aux genres *Pseudococcus* Westw., *Phenacoccus* Ckll. et *Peliococcus* Borchs. (Homoptera, Pseudococcidae) / A.D. Săvescu // Bull. Acad. Sci. Agr. Forest. Bucarest. – 1984. – Vol. 13. – P. 143–156.

Săvescu, A.D. Espèces de coccoidées nouvelles pour la science signalées en Roumanie. III. Espèces appartenant aux genres *Pseudococcus* Westw., *Phenacoccus* Ckll., *Paroudablis* Ckll., *Eupeliococcus* Săvescu et *Lepidosaphes* Shimer (Homoptera - Coccoidea) / A.D. Săvescu // Bull. Acad. Sci. Agr. Forest. Bucarest. – 1985. – Vol. 14. – P. 103–130.

Schmutterer, H. Die Ökologie der Cocciden (Homoptera, Coccoidea) Frankens. I. / H. Schmutterer // Z. Angew. Ent. – 1952. – Vol. 33. – P. 369–420.

Schmutterer, H. Über drei neue an Gräsern lebende Schildlausarten der deutschen Fauna / H. Schmutterer // Beit. Entomol. Berlin. – 1952. – Vol. 2. – P. 554–566.

Schmutterer, H. Eine neue Schildlaus von der Zwergbirke (Homop.: Coccoidea) / H. Schmutterer // Nachr. Bayerischen Entomol. – 1957. – Vol. 6. – P. 70–72.

Schmutterer, H. *Heterococcus variabilis* n. sp., eine neue Pseudococcide mit bemerkenswerter Variabilität / H. Schmutterer // Acta Faunist. Entomol. Mus. Nat. Pragae. – 1958. – Vol. 3. – P. 17–22.

Schrader, F. The chromosomes of *Pseudococcus nipae* / F. Schrader // Biol. Bull. (Woods Hole). – 1921. – Vol. 40. – P. 259–270.

Schrader, F. A study of the chromosomes in three species of *Pseudococcus* / F. Schrader // Arch. Zellforsch. – 1923. – Vol. 17. – P. 45–62.

Shinji, O. On a species of non-diaspine Coccidae, for which a new subfamily is to be erected / O. Shinji // Oyo-Dobutsugako Zasshi. Tokyo. – 1935. – Vol. 7. – P. 106–108.

(In Japanese).

Shinji, O. A list of the unarmed scale insects collected in the Prefecture of Iwate, with the descriptions of 7 new species / O. Shinji // *Dobutsugako Zasshi*, Tokyo. – 1935. – Vol. 47. – P. 767–777. (In Japanese).

Shinji, O. Two new Japanese species of *Pseudococcus* (Homiptera-Homoptera) / O. Shinji // *Kontyû*. – 1936. – Vol. 10. – P. 49–51. (In Japanese).

Signoret, V. Essai sur les cochenilles ou gallinsectes (Homoptères - Coccides), 14e partie / V. Signoret // *Ann. Soc. Entomol. France*. (Ser. 5). – 1875. – Vol. 5. – P. 15–40.

Signoret, V. Essai sur les cochenilles ou gallinsectes (Homoptères - Coccides), 15e partie / V. Signoret // *Ann. Soc. Entomol. France*. – 1875. – Vol. 5. – P. 305–352.

Signoret, V. *Oudablis* n. gen. // *Ann. Soc. Entomol. France* / V. Signoret // *Bull. Entomol.* (Serie 6). – 1882 (1881). – Vol. 1. – P. clvii.

Signoret, V. Essai sur les cochenilles ou gallinsectes (Homoptères - Coccides), 17e partie / V. Signoret // *Ann. Soc. Entomol. France*. – 1876. – Vol. 5. – P. 374–394.

Simpson, G.G. Principles of animal taxonomy / G.G. Simpson. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1961. – 247 p.

Siraiwa, H. Studies on mealybugs infesting pear in Japan / H. Siraiwa // *Kontyû*. – 1935. – Vol. 9. – P. 63–75. (In Japanese).

Siraiwa, H. Notes on and descriptions of the coccids of southern Saghalien / H. Siraiwa // *Kontyû*. – 1939. – Vol. 13. – P. 63–75. (In Japanese).

Song, N. A Molecular Phylogeny of Hemiptera Inferred from Mitochondrial Genome Sequences / N. Song, A.-P. Liang, P. Bu // *PLoS ONE*. – 2012. – Vol. 7(11): e48778.

Šulc, K. Studie o coccidech. -II. / K. Šulc // *Sitzungsberr. K. Bohmisch Ges. Wiss.* (1897) – 1898. – Vol. 66. – P. 1–19.

Šulc, K. New information on scale insects (Coccidae) / K. Šulc // *Vest. Klubu Prirod. Prostejove*. – 1908(1907). – Vol. 1907. – P. 63–67.

Šulc, K. Zur Anatomie der Cocciden / K. Šulc // *Zool. Anzeiger*. – 1909. – Vol. 34(6). – P. 164–172.

Šulc, K. *Heliococcus bohemicus* n. gn. n. sp. / K. Šulc // *Čas. Česke Spol. Ent.* – 1912. – Vol. 9. – P. 39–48.

Šulc, K. *Metadenopus festucae* n. gn. n. sp. sf. Coccidae, patria moravia, CSR / K. Šulc // *Acta Soc. Sci. Natur. Moravicae*. – 1933. – Vol. 8. – P. 1–17.

Šulc, K. Zevni morfologie, metamorfosa a beh zivota cervce *Phenacoccus aceris* Sign. (Coccoidea) / K. Šulc // *Acta Soc. Sci. Natur. Moravicae*. – 1943. – Vol. 15. – P.

1–52.

Šulc, K. Zevni morfologie, metamorfosa a běh života červce *Peukinococcus* n. gn. *piceae* Loew 1883 / K. Šulc // Prace Mor. Prirod. Spol. – 1944. – Vol. 16. – P. 1–50.

Šulc, K. *Antoninella* n. g. synonym. *Antonina sulci* Green 1934 (Coccoidea, Homoptera) / K. Šulc // Acta Soc. Zool. Bohemoslovenicae. – 1944. – Vol. 1944. – P. 148–170.

Šulc K. Zevni morfologie, metamorfosa a beh zivota cervce *Nipaecoccus* n. gn. *nipae* Maskell / K. Šulc // Acta Soc. Sci. Natur. Moravicae). – 1945. – Vol. 17. – P. 1–48.

Szklarzevicz T. Ovary of *Matsucoccus pini* (Insecta, Hemiptera, Coccinea: Matsucoccidae): morphology, ultrastructure, and phylogenetic implications / T. Szklarzevicz, A. Michalik, M. Kalandyk-Kolodziejczyk, et al. // Microscop. Res. Techn. – 2014. – Vol. 77: 327–334.

Takagi, S. Two new hypogeic mealybugs of *Rhizoecus* from Japan (Homoptera: Coccoidea) / S. Takagi, S. Kawai // Kontyû. – 1971. – Vol. 39. – P. 373–378.

Takahashi, R. Coccidae of Formosa / R. Takahashi // The Philippine J. Science – 1928. – Vol. 36. – P. 327–347.

Takahashi, R. Observations on the Coccidae of Formosa. – 1 / R. Takahashi // Rep. Gov. Res. Inst., Dep. Agr., Formosa. – 1929. – Vol. 40. – P. 1–82.

Takahashi, R. Observations on the Coccidae of Formosa, Part II / R. Takahashi // Rep. Dep. Agr. Gov. Res. Inst., Formosa. – 1930. – Vol. 43. – P. 1–45.

Takahashi, R. Records and descriptions of the Coccidae from Formosa. Part 2 / R. Takahashi // J. Soc. Trop. Agr. Formosa. – 1932. – Vol. 4. – P. 41–48.

Takahashi, R. Description of a new *Puto* from Saghalien (Coccidae, Homoptera) / R. Takahashi // Insecta Matsumurana. – 1941. – Vol. 15. – P. 164–166.

Takahashi, R. Some mealy bugs (Pseudococcidae, Homoptera) from the Malay Peninsula / R. Takahashi // Indian J. Entomol. – 1951(1950). – Vol. 12, no. 1. – P. 1–22.

Takahashi, R. Key to the genera of Pseudococcidae in Japan, with descriptions of three new genera and two new species / R. Takahashi // Bull. Osaka Univ. – 1958. – Vol. 7. – P. 1–8.

Takahashi, R. A new genus and species of Coccidae from Japan (Homoptera) / R. Takahashi // Insecta Matsumurana. – 1939. – Vol. 13. – P. 52–55.

Tang, F.T. The scale insects of horticulture and forest of China. Vol. I. / F.T. Tang Liaoning, China, 1977. – 259 p. (In Chinese).

Tang, F.T. Discovery of a new species of *Idiococcus* and discussion on the systematic status of *Serrolecanium* and *Idiococcus* (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / F.T. Tang // Verh. SIEEC. – 1984. – Vol. 10. – P. 393–399.

Tang, F.T. Homoptera: Pseudococcidae / F.T. Tang // Agr. Insects, Spiders, Plant Diseases and Weeds of Xizang. – 1987. – Vol. 1. – P. 183–186. (In Chinese with English summary).

Tang, F.T. The Pseudococcidae of China / F.T. Tang. Shanxi, 1992. – 768 p. (In Chinese with partial English translation).

Tang, F.T. Review and supplement of Professor Wu's "Catalogue Insectorum Sinensium" (Family Coccidae) / F.T. Tang // J. Shanxi Agr. Univ. – 2001. – Vol. 21(2). – P. 1–5. (In Chinese).

Tang, F.T. An annotated catalogue of mealybugs (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) from China / F.T. Tang, J.J. Hao, Y. Tang // J. Shanxi Agr. Univ. – 1992. – Vol. 1992. P. 1–9. (In Chinese).

Tang, F.T. Observations on the Coccoidea of Inner Mongolia in China / F.T. Tang, J. Li. Inner Mongolia Univ. Press, 1988. – 227 p. (In Chinese).

Targioni Tozzetti, A. Studii sulle Cocciniglie / A. Targioni Tozzetti // Mem. Soc. Italiana Sci. Natur. Milano. – 1867. – Vol. 3, no. 3. – P. 1–87.

Targioni Tozzetti, A. Introduzione alla seconda memoria per gli studi sulle cocciniglie, e catalogo dei generi e delle specie della famiglia dei coccidi / A. Targioni Tozzetti // Atti Soc. Italiana Sci. Natur. – 1868. – Vol. 11. – P. 721–738.

Targioni Tozzetti, A. Relazione intorno ai lavori della R. Stazione di Entomologia Agraria di Firenze per gli anni 1877-78. Parte scientifica. Fam. Coccidi / A. Targioni Tozzetti // Ann. Agr. Firenze, Roma. – 1881. – Vol. 1881. – P. 134–161.

Theron, J.G. Structure and relationships of the male of *Phenacoleachia zealandica* (Maskell) (Hemiptera: Coccoidea) / J.G. Theron // Proc. Entomol. Soc. London, Series A: General Entomol. – 1962. – Vol. 37. – P. 145–153.

Thorpe, W.H. The biology of *Cryptochaetum* (Diptera) and *Eupelmus* (Hymenoptera) parasites of *Aspidoproctus* (Coccidae) in east Africa / W.H. Thorpe // Parasitology. – 1941. – Vol. 33: 149–168.

Tinsley, J.D. Notes on Coccidae, with descriptions of new species / J.D. Tinsley // Canadian Entomol. – 1898. – Vol. 30. – P. 317–320.

Tinsley, J.D. ex Cockerell, T.D.A. Tables for the determination of the genera of Coccidae / J.D. Tinsley // Canadian Entomol. – 1899. – Vol. 31. – P. 273–279, 330–333.

Tinsley, J.D. Contributions to coccidology – II / J.D. Tinsley // Canadian Entomol. – 1900. – Vol. 32. – P. 64–67.

Tranfaglia, A. Studi sugli Homoptera Coccoidea. IV. Su alcune Cocciniglie nuove o poco conosciute per l'Italia (Coccidae, Eriococcidae, Pseudococcidae) / A. Tranfaglia

// Boll. Lab. Entomol. Agr. 'Filippo Silvestri'. Portici. – 1976. – Vol. 33. – P. 128–143.

Tranfaglia, A. Studies on Homoptera, Coccoidea: 5. Morpho-systematic notes on some species of cochineals with descriptions of 3 new species of Pseudococcidae / A. Tranfaglia // Boll. Lab. Entomol. Agr. 'Filippo Silvestri'. Portici. – 1981. – Vol. 38. – P. 3–28.

Tranfaglia, A. Studi sugli Hom. Cocc. IX. Sulla validità di *Asphodelococcus*, con descrizione di una nuova specie / A. Tranfaglia, S. Marotta / Boll. Lab. Entomol. Agr. 'Filippo Silvestri'. Portici. – 1985. – Vol. 42. – P. 161–165.

Tremblay E. Fate of polar bodies in insects / E. Tremblay, L.E. Caltagirone // Ann. Rev. Entomol. – 1973. – Vol. 18. – P. 421–444.

Tremblay, E. Osservazioni comparate su alcune specie di Pseudococcidi (Homoptera, Coccoidea) / E. Tremblay, A. Tranfaglia, G. Rotundo, F.M. Iccarino // Boll. Lab. Entomol. Agr. Portici. – 1977. – Vol. 34. – P. 113–135.

Uichanco, L. 1924. Studies on embryogeny and postnatal development of the Aphididae with special reference to “symbiotic organ” or “mycetom” / L. Uichanco // Phillipine J. Sci. – . – Vol. 24, no. 2. – P. 143–247.

Vayssière, P. Sur quelques coccidae (Hem.) de l'Afrique du nord / P. Vayssière // Bull. Soc. Entomol. France. – 1927. – Vol. 1927. – P. 107–111.

Vayssière, P. Monophlébines et Pseudococcines de l'Afrique du Nord (Hem., Coccidae) / P. Vayssière // Bull. Soc. Entomol. France. – 1932. – Vol. 37. – P. 24–28.

Vayssière, P. Un cochenille halophile en Tunisie / P. Vayssière // Bull. Soc. Entomol. France. – 1933. – Vol. 36. – P. 57–59.

Vinis, G. Polymorphism in the male of *Polystomophora ostiaplurima* Kiritshenko, 1940 (Homoptera: Coccoidea), description of all stages and biology / P. Vayssière // Folia Entomol. Hungarica. – 1981. – Vol. 34. – P. 209–221.

Von Dohlen, C.D. Molecular phylogeny of the Homoptera: a paraphyletic taxon / C.D. Von Dohlen, C.D. & N.A. Moran // J. Mol. Evol. – 1995. – Vol. 41. – P. 211–223.

Walczuch, A. Studien an Coccidensymbionten / A. Walczuch // Z. Morph. Okol. Tiere. – 1932. – Vol. 25. – P. 623–729.

Wang, T.C. Two new species of coccids on tea bush (Homoptera: Coccoidea) / T.C. Wang // Acta Entomol. Sinica. – 1976. – Vol. 19. – P. 342–344.

Wang, T.C. A new coccid of *Paraputo* (Homoptera: Coccoidea) / T.C. Wang // Acta Entomol. Sinica. – 1978. – Vol. 21. – P. 415–416. (In Chinese).

Wang, T.C. New species of scale insects from Xizang / T.C. Wang // Acta Zootax. Sinica – 1979. – Vol. 4. – P. 270–272. (In Chinese).

Wang, T.C. Description of a new species of *Paroudablis* (Homoptera: Coccoidea) / T.C. Wang // Acta Entomol. Sinica. – 1979. – Vol. 22. – P. 460–461. (In Chinese).

Wang, T.C. A study on the Chinese *Paraputo* and *Heliococcus* with description of new species (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / T.C. Wang // Acta Entomol. Sinica. – 1982. – Vol. 25. – P. 315–320. (In Chinese).

Wang, T.C. A new species of *Formicoccus* Takahashi from China (Homoptera: Pseudococcidae) / T.C. Wang // Acta Entomol. Sinica. – 1985. – Vol. 28. – P. 444–446.

Westwood, J.O. An introduction to the modern classification of insects; founded on the natural habits and corresponding organization of different families. Vol. II. / J.O. Westwood. London, 1840. – 587 p.

Watson, G.W. Identity of the African coffee root mealybug, with descriptions of two new species of *Planococcus* (Homoptera: Pseudococcidae) / G.W. Watson, J.M. Cox // Bull. Entomol. Res. – 1990. – Vol. 80: 99–105.

White, M.J.D. Animal Cytology and Evolution. 3<sup>rd</sup> ed. / M.J.D. White. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1973. – 961 p.

Williams, D.J. Mealybugs (Pseudococcidae: Homoptera) described by W.M. Maskell, R. Newstead, T.D.A. Cockerell and E.E. Green from the Ethiopian region / D.J. Williams // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol. – 1958. – Vol. 6. – P. 205–236.

Williams, D.J. The mealybugs (Pseudococcidae–Homoptera) described by W. J. Hall, F. Laing and A. H. Strickland from the Ethiopian Region / D.J. Williams // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol. – 1958. – Vol. 7. – P. 1–37.

Williams, D.J. Notes on the genus *Heterococcus* Ferris (Coccoidea, Homoptera) with a description of a new species injurious to guinea-corn (*Sorghum vulgare*) in Nigeria / D.J. Williams // Bull. Entomol. Res. – 1961. – Vol. 51. – P. 671–675.

Williams, D.J. The British Pseudococcidae (Homoptera: Coccoidea) // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). (Entomol.). – 1962. – Vol. 12. – P. 1–79.

Williams, D.J. Some taxonomic notes on the Coccoidea (Homoptera) / D.J. Williams // The Entomologist. – 1963. – Vol. 96. – P. 100–101.

Williams, D.J. The family-group names of the scale insects (Hemiptera: Coccoidea) / D.J. Williams // Bull. British Mus. (Natur. Hist.) Entomol. – 1969. – Vol. 23. – P. 315–341.

Williams, D.J. A revision of the genus (*Geococcus*) Green (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / D.J. Williams // Bull. Entomol. Res. – 1969. – Vol. 59. – P. 505–517.

Williams, D.J. The mealybugs (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) of sugarcane, rice and sorghum / D.J. Williams // Bull. Entomol. Res. – 1970. – Vol. 60. – P.

109–188.

Williams, D.J. Australian mealybugs / D.J. Williams // British Museum (Natural Hist.) special publication No. 953., 1985. – 431 p.

Williams, D.J. The identity and distribution of the genus *Maconellicoccus* Ezzat (Hemiptera: Pseudococcidae) in Africa / D.J. Williams // Bull. Entomol. Res. – 1986. – Vol. 76. – P. 351–357.

Williams, D.J. The mealybug genus *Rastrococcus* Ferris (Hemiptera: Pseudococcidae) / D.J. Williams // Syst. Entomol. – 1989. – Vol. 14(4). – P. 433–486.

Williams, D.J. A brief account of the hibiscus mealybug *Maconellicoccus hirsutus* (Hemiptera: Pseudococcidae), a pest of agriculture and horticulture, with descriptions of two related species from southern Asia / D.J. Williams // Bull. Entomol. Res. – 1996. – Vol. 86. – P. 617–628.

Williams, D.J. Mealybugs of the genera *Eumyrmococcus* Silvestri and *Xenococcus* Silvestri associated with the ant genus *Acropyga* Roger and a review of the subfamily Rhizocecinae (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae) / D.J. Williams // Bull. Natur. Hist. Museum. Entomol. Ser. (London) – 1998. – Vol. 67. – P. 1–64.

Williams, D.J. The mealybug species *Ripersia theae* Rutherford from Sri Lanka and *Trionymus kayashimai* Takahashi from Malaysia (Hem. Pseudococcidae) / D.J. Williams // Entomol. Mon. Mag. – 1999. – Vol. 135. – P. 91–93.

Williams, D.J. African species of the mealybug genus *Antonina* Signoret (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / D.J. Williams // J. Natur. Hist. – 2001. – Vol. 5. – P. 833–848.

Williams, D.J. The mealybug tribe Allomyrmococcini and its association with herdsman ants of the genus *Dolichoderus* in southern Asia. 115–181. In: Dill M., Williams D.J. & Maschwitz U. (Eds). Herdsmen Ants and their Mealybug Partners, Band 557. Abh. Senckenbergischen Naturforsch. Ges, 2002. – 373 p.

Williams, D.J. Mealybugs of southern Asia / D.J. Williams. Kuala Lumpur, 2004. – 896 p.

Williams, D.J. The taxonomy of some New Zealand Pseudococcidae (Homoptera: Coccoidea) / D.J. Williams, de Boer J.A. // Trans. Entomol. Soc. London. – 1973. – Vol. 125. – P. 227–252.

Williams, D.J. Mealybugs of Central and South America / D.J. Williams, M.C. Granara de Willink. London: CAB International, 1992. – 635 p.

Williams, D.J. Two new genera and species of mealybugs (Hemiptera : Coccoidea : Pseudococcidae) that produce plant galls / D.J. Williams, D.R. Miller // Proc. Entomol.



Soc. Washington. – 1999. – Vol. 101(3): 522–539.

Williams, D.J. A study of the scale insect genera *Puto* Signoret (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea: Putoidae) and *Ceroputo* Šulc (Pseudococcidae) with a comparison to *Phenacoccus* Cockerell (Pseudococcidae) / D.J. Williams, P.J. Gullan, D.R. Miller, D. Matile-Ferrero, S.I. Han // Zootaxa. – 2011. – Vol. 2802. – P. 1–22.

Williams, D.J. A new species of mealybug of the genus *Phenacoccus* Cockerell (Homoptera, Pseudococcidae), found on the bulbs of irises and lilies / D.J. Williams, E.F. Kozarzhevskaya // Entomol. Obozr. – 1988. – Vol. 68(4). – P. 760–762. (In Russian).

Williams, D.J. *Phenacoccus avenae* Borchsenius (Hemiptera: Pseudococcidae) from the Netherlands and Turkey, intercepted at quarantine on bulbs, corms and rhizomes of ornamental plants / D.J. Williams, D.R. Miller // Bull. Entomol. Res. – 1985. – Vol. 75. – P. 671–674.

Williams, D.J. Systematic studies on the *Antonina crawi* Cockerell (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) complex of pest mealybugs / D.J. Williams, D.R. Miller // Proc. Entomol. Soc. Washington. – 2002. – Vol. 104, no. 4. – P. 896–911.

Williams, D.J. A new species of *Rhodania* Goux (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae) and new records of two other mealybug species from Iran / D.J. Williams, M. Moghaddam // Zootaxa. – 2007. – Vol. 1398. – P. 37–44

Williams, D.J. Mealybug species of the genus *Planococcus* Ferris in Iran (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) with a discussion of *Planococcus vovae* (Nasonov) / D.J. Williams, M. Moghaddam // J. Entomol. Soc. Iran. – 2000(1999). – Vol. 18, no. 1/2. – P. 32–43.

Williams, D.J. The scale insects of the Tropical South Pacific Region. Pt. 1. The Armoured Scales (Diaspididae) / D.J. Williams, G.W. Watson. CAB International, Wallingford, U.K. 1988. – 290 p.

Wu, S.J. A new species of *Serrolecanium* (Homoptera: Coccoidea) / S.J. Wu // Acta Entomol. Sinica. – 1984. – Vol. 27. – P. 226–228. (In Chinese with English summary).

Wu, S.J. A new species of *Serrolecanium* (Homoptera: Coccoidea) / S.J. Wu // Acta Entomol. Sinica. – 1988. – Vol. 31. – P. 77–78. (In Chinese with English summary).

Wu, S.A. Descriptions of six new species of the family Pseudococcidae from Henan Province (Homoptera: Coccoidea) / S.A. Wu. – P. 17–23, 231–235. In: Shen, X.C. & Pei, H.C. (Eds). The fauna and taxonomy of insects in Henan. Vol. 4. Insects of the mountains Funiu and Dabie regions. Beijing, 1999. – 415 p. (In Chinese with English summary).

Wu, S.A. A taxonomic review of the genus *Phenacoccus* Cockerell from China (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / S.A. Wu // Acta Zootax. Sinica. – 2000. –

Vol. 25, no. 1. – P. 59–72. (In Chinese).

Wu, S.A. A new species of the genus *Puto* Signoret (Homoptera: Coccoidea). (In Chinese; Summary In English) / S.A. Wu // Acta Zootax. Sinica. – 2001. – Vol. 26, no. 3. – P. 333–335.

Wu, S.A. Homoptera: Coccoidea / S.A. Wu. Insects of Tianmushan National Nature Reserve. Beijing, 2001. – P. 250–259.

Wu, S.A. The tribe Antoninini of China (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / S.A. Wu // Beijing Linye Daxue Xuebao. – 2001. – Vol. 23, no. 2. – P. 43–48.

Wu, S.A. Morphological descriptions on immature stages of *Porisaccus jiuhuaensis* (Wu) and the origin of bag-like appendage (Homoptera: Pseudococcidae) / S.A. Wu // J. Beijing Forest. Univ. – 2005. – Vol. 27, no. 6. – P. 89–90. (In Chinese with English summary).

Wu, S.A. Homoptera: Coccoidea / S.A. Wu. Health assessment on insect fauna and forest of Wuyanling Nature Reserve. Beijing. 2009. – P. 83–95.

Wu, S.A. A new genus and species of Pseudococcidae (Hemiptera, Coccoidea) / S.A. Wu // Acta Zootax. Sinica. – 2010. – Vol. 35, no. 4. – P. 902–904. (In Chinese with English summary).

Wu, S.A., Two new species of the genus *Heliococcus* Sulc (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) from Shanxi, China / S.A. Wu, C. Jia, F. Tang // Entomotaxonomia. – 1996. – Vol. 18. – P. 257–260.

Wu, S.A. Notes on the genera and species in the mealybug tribe Serrolecani-ini Shinji (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) from China with description of a new species / S.A. Wu, Y. Lu // Zootaxa. – 2012. – Vol. 3251. – P. 30–46.

Wu, S.A. A review of the genus *Antonina* Signoret in China (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae), with description of a new species / S.A. Wu, Y. Lu, N. Nan // Zootaxa. – 2012. – Vol. 3514. – P. 27–42.

Wu S.A. A new genus and a new species of Pseudococcidae (Homoptera: Coccoidea) / S.A. Wu, F. Tang // Acta Zootax. Sinica. – 1997. – Vol. 22. – P. 282–285. (In Chinese).

Wu, S.A. *Sinococcus ulmi*, new genus and new species (Homoptera: Coccomorpha) from China / S.A. Wu, L.Y. Zheng // Entomotaxonomia. – 2000. – Vol. 22, no. 3. – P. 191–196. (In Chinese).

Wu, S.A. A preliminary study of Chinese species of the genus *Formicococcus* Takahashi (Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae) / S.A. Wu, L.Y. Zheng // Acta Zootax. Sinica. – 2001. – Vol. 26, no. 2. – P. 200–205. (In Chinese).

Yadava, R.L. Morphology of the male pink sugarcane mealybug, *Saccharicoccus sacchari* Cockerell (Pseudococcidae: Homoptera) – Part I. Macropterous form / R.L. Yadava // Agra Univ. J. Res. – 1966. – Vol. 15. – P. 71–129.

Yadava, R.L. Morphology of the male pink sugarcane mealybug, *Saccharicoccus sacchari* Cockerell (Pseudococcidae: Homoptera) – Part III. Brachypterous form / R.L. Yadava // Agra Univ. J. Res. – 1968. – Vol. 16. – P. 141–172.

Yadava, R.L. A contribution to the alimentary canal, salivary glands and malpighian tubules of *Saccharicoccus sacchari* Cockerell (Homoptera: Pseudococcidae) / R.L. Yadava // Zool. Jahrb. Anat. – 1968. – Vol. 85. – P. 597–608.

Yang, P.L. General classification of scale insects in China / P.L. Yang. Shanghai Science & Technology, Shanghai, 1982. – 425 p. (In Chinese).

Yang, S.P. A morphological and taxonomical study on the immature stages of *Antonina* and of the related genera (Homoptera: Coccoideab) / S.P. yang, M. Kosztar // Res. Div. Bull. Virginia Polytech. Inst. State Univ., Blacksburg. – 1967. – Vol. 3. – P. 1–73.

Zahradnik, J. Coccinea / J. Zahradnik // Klič zviřeny ĀSR. – 1959. – Vol. 3. – P. 527–552.

Zimmerman, E.C. Homoptera: Sternorrhyncha / E.C. Zimmerman // Insects of Hawaii. – 1948. – Vol. 5. – P. 1–464.

## Приложение 1.

### Определительная таблица палеарктических семейств кокцид (Coccinea)

- 1(4) Брюшные дыхальца имеются.
- 2(3) Вся поверхность тела покрыта крупными пластинами плотного воска. Анальный аппарат представлен анальным кольцом с многочисленными порами и 6 щетинками.....**Ortheziidae**
- 3(2) Поверхность тела покрыта порошковидным воском или голая. Анальный аппарат представлен только анальным отверстием или впяченной внутрь тела анальной трубкой, внутренний конец которой окружен порами.....**Margarodidae**
- 4(1) Брюшных дыхалец нет.
- 5(6) Имеется хотя бы один из следующих признаков: спинные устья, трехячеистые железы, церарии.....**Pseudococcidae**
- 6(5) Спинных устьиц, трехячеистых желез и церариев нет.
- 7(10) Имеются особые феникококкоидные цилиндрические восковые железы.
- 8(9) Последние сегменты тела слиты в пигидий. Тело покрыто восковым щитком.....**Diaspididae**
- 9(8) Пигидия и щитка нет. Тело покрыто рыхлыми восковыми нитями. Только на пальмах.....**Phoenicococcidae**
- 10(7) Феникококкоидных восковых желез нет.
- 11(12) Имеются 8-образные восковые железы (у *Endernia* Danzig, 1971 эти железы имеются у личинок, но утрачены у взрослой самки).....**Asterolecaniidae**
- 12(11) Восковых желез 8-образной структуры нет.
- 13(16) Задний конец тела раздвоен анальной щелью, а анальное отверстие закрыто анальными пластинками.
- 14(15) Имеются 2 одинаковые, симметрично расположенные анальные пластинки. Ноги имеются. Очень редко (род *Physokermes* Targioni Tozzetti, 1868) анальные пластинки и ноги отсутствуют; в этом случае самки сильновыпуклые, почковидные, живут на ветвях ели.....**Coccidae**
- 15(14) Анальная пластинка одна. Ног нет. Палеарктические виды живут только на злаках и осоках.....**Acleridae**
- 16(13) Задний конец тела не раздвоен анальной щелью; анальных пластинок нет, но иногда (у *Micrococcus* Leonardi, 1907) похожие симметричные структуры расположены по бокам от анального отверстия, не закрывая его.
- 17(18) Вагинальная щель расположена на VI стерните брюшка.....**Micrococcidae**
- 18(17) Вагинальная щель расположена между двумя последними (VII и VIII) стернитами брюшка.
- 19(22) На теле расположены многочисленные дисковидные и/или цилиндрические восковые железы.
- 20(21) Тело взрослой самки заключено в войлокообразный мешок, с более или менее ясно выраженной дорсальной и вентральной сторонами, эластичное. Анальный аппарат с порами.....**Eriococcidae**
- 21(20) Тело взрослой самки голое, сильно выпуклое, шаровидное или почковидное, сильно склеротизированное. Анальный аппарат без пор. Только на растениях семейства Fagaceae.....**Kermesidae**
- 22(19) Дисковидных и цилиндрических желез нет.....**Xenococcidae**

## Приложение 2.

### Сравнительно-морфологические описания видов, образ жизни, распространение, изученный материал.

#### 2.1. Подсемейство Phenacossinae

##### 2.1.1. Группа рода (г/р) *Puto* Signoret, 1876

*Puto* Signoret, 1876

Подрод *Puto* Signoret, 1876

##### *Puto antennatus* (Signoret, 1875)

Signoret, 1875c: 341 (*Putonia*, France: Briançon). Cockerell, 1896b: 324 (*Puto*). Kosztarab & Kozár, 1988: 136. Marotta & Tranfaglia, 1993: 174-176. Reyne, 1954: 291. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 143.

**Диагноз.** Самка. Тело до 4 мм длиной. Усики 9-члениковые. Вертлуг с 3 сенсиллами. Коготок с сильно развитым зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка, со слегка расширенной вершиной. Брюшное устье одно, крупное, сильно вытянутое в поперечном направлении. Многоячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела и образуют скопления возле дыхалец. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела; на тергитах брюшка малочисленны; дорсальные трехячеистые железы крупнее вентральных. Трубочатые железы двух размеров; более толстые имеются только по краю трех последних стернитов брюшка и единично встречаются по краю грудных стернитов; тонкие железы образуют группу впереди от ротового аппарата. Краевых церариев 20 пар. Дополнительные церарии представлены одной парой на голове. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипами, которые в среднем слегка меньше шипов церариев.

Самцы и личинки разных возрастов описаны Reyne (1954).

**Материал.** Две серии самок из Швейцарии, 2 из Германии и 2 из Италии.

**Распространение.** Франция, Швейцария, Италия, Австрия, Германия, Чехия.

**Образ жизни.** Живет на хвое и в трещинах коры *Picea* и *Abies* (Pinaceae).

##### *Puto borealis* (Borchsenius, 1948)

Borchsenius, 1948: 38 (*Macrocerococcus*, Russia: Ural); 1949: 299 (*Macrocerococcus*). Danzig, 1999: 85 (*Puto*, lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 145.

*Puto janetscheki* Balachowsky, 1953: 295 (France: Hautes Alpes). Marotta & Tranfaglia, 1993: 177. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 145 (synonymy).

*Puto alpinus* Balachowsky, 1953: 298 (France: Hautes Alpes). Marotta & Tranfaglia, 1993: 177 (synonymy with *P. janetscheki*).

**Диагноз.** Самка. Тело до 5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Вертлуг с 3 сенсиллами. Коготок без зубчика; коготковые пальчики короче коготка, с заостренной вершиной. Брюшное устье одно, маленькое, широкоовальное. Многоячеистые железы с 1-3 центральными ячейками многочисленны по всей вентральной поверхности тела. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела; дорсальные железы крупнее вентральных. Трубочатые железы двух размеров, имеются только на вентральной поверхности тела, где короткие железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка; длинные трубочатые железы имеются в небольшом количестве перед ротовым аппаратом; иногда (в частности у типовых экземпляров) эти железы полностью отсутствуют. Краевых церариев 19-20 пар; дополнительные церарии образуют подкраевой ряд. Дорсальная поверхность тела покрыта крупными шипами, сходными по размеру с шипами церариев.

Самцы и морфология личинок не известны.

**Замечания.** Характерным признаком *Puto borealis* (уникальным для всего рода *Puto*) является отсутствие зубчика на коготке. Мы сопоставили паратип и детальные описания и рисунки

*P. janetscheki* с нашими обширными материалами по *P. borealis* и не нашли между указанными видами никаких отличий. До сих пор эти виды не сравнивались.

**Материал.** В дополнение к типам *Puto borealis*, 13 серий самок из перечисленных ниже регионов России. Паратип *Puto janetscheki*.

**Распространение.** Франция, Чехия, Россия (Сев. Урал, Красноярский край, Иркутская обл., Тува, Магаданская обл.).

**Образ жизни.** Живет на корнях и нижних листьях различных болотных растений из родов *Vaccinium*, *Luzula*, *Poa*, *Alchemilla*.

***Puto caucasicus* Hadzibejli, 1956**

Hadzibejli, 1956: 515 (Georgia). Danzig, 1999: 85 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 147.

**Диагноз.** Самка. Тело до 3 мм. Усики 9-члениковые. Вертлуг с 3 сенсиллами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики слегка короче коготка, с заостренной вершиной. Брюшное устье крупное, сильно вытянутое в поперечном направлении. Многоячеистые железы разбросаны по всей вентральной поверхности тела. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по дорсальной поверхности тела и в краевой зоне вентральной поверхности, отсутствуют в медиальной и субмедиальной зоне; дорсальные трехячеистые железы крупнее вентральных. Трубочатые железы трех размеров; очень крупные железы расположены вдоль края тела на обеих сторонах и образуют поперечные ряды на V-VII тергитах брюшка, отдельные железы встречаются также на остальной дорсальной поверхности тела; железы среднего размера расположены вблизи церариев, в основном брюшных, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и группу перед ротовым аппаратом; мелкие железы встречаются на вентральной поверхности головогруды. Краевых церариев 20 пар; дополнительные церарии образуют одну пару на голове. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами и шипиками; шипы на трех последних тергитах брюшка сходны по размеру с шипами церариев.

Самцы описаны Хаджибейли (1956).

**Материал.** Кроме лектотипа 3 серии самок с Российского Кавказа (Архыз и Теберда) и 2 из Грузии.

**Распространение.** Россия (Северный Кавказ) и Грузия.

**Образ жизни.** Живет на *Picea orientalis* и *Abies nordmanniana* (Pinaceae). В Грузии (Хаджибейли, 1956) 2 поколения в году, зимуют оплодотворенные самки и личинки последнего возраста. Имаго первого поколения отмечалось в середине июня, второго - в декабре.

***Puto huangshanensis* Wu, 2001**

Wu, 2001: 333 (China: Anhui Prov.: Huangshan). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 149.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид очень близок к *Puto tubulifer* Danzig, 1978, от которого отличается наличием небольшого количества пятиячеистых желез на передних стернитах брюшка и более многочисленными трубчатymi железами в лобной группе. Самцы описаны и проиллюстрированы Wu (2001).

**Распространение.** Китай (провинция Аньхой), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с неопределенных злаков (Poaceae).

***Puto israelensis* Ben-Dov, 2001**

Ben-Dov, 2001: 105 (Israel: Golan Heights). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 149.

**Замечания.** Вид очень близок к *Puto peyerimhoffi* (Vaussiere, 1923) от которого отличается полным отсутствием многоячеистых желез.

Самцы и морфология личинок не известны.

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Кипр, Израиль.

**Образ жизни.** Живет на *Quercus alnifolia* и *Q. calliprinos* (Fagaceae).

***Puto kondarensis*** (Borchsenius, 1948)

Borchsenius, 1948: 35 (*Macrocerococcus*, Tajikistan and Uzbekistan); 1949: 292 (*Macrocerococcus*). Bazarov, 1968: 75 (*Macrocerococcus*). Danzig, 1999: 81 (*Puto*, lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 150.

*Puto marsicanus* Marotta et Tranfaglia, 1993: 179 (Italy: Abruzzo). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 150 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело до 5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Вертлуг с 3-4 сенсиллами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики короче коготка, с заостренной вершиной. Брюшное устье крупное, широкоовальное. Многочаеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела и образуют скопления возле дыхалец. Пятичаеистых желез нет. Трехчаеистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением медиальной зоны вентральной поверхности, где они полностью заменены многочаеистыми железами; дорсальные трехчаеистые железы крупнее вентральных. Трубочатые железы двух размеров; крупные железы встречаются в церариях и единично на остальной дорсальной поверхности тела; мелкие железы образуют небольшую группу впереди от ротового аппарата. Краевых церариев 20-22 пары; дополнительные (более мелкие) церарии образуют 4-6 продольных рядов вдоль всей дорсальной поверхности тела. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипами, многие из которых достигают размера шипов церариев. Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид очень близок к *P. superbus* и отличается тем, что дорсальные трубочатые железы располагаются не только в краевых церариях, но и на остальной дорсальной поверхности тела, в том числе в дополнительных церариях.

Мы сравнили детальное описание и рисунок *Puto marsicanus* Marotta et Tranfaglia, 1993 с материалами по *Puto kondarensis* (в том числе типами) и не нашли между указанными видами никаких различий. В первоописании эти виды на сравнивались.

**Материал.** В дополнение к типам *P. kondarensis*, 9 серий из Таджикистана, 1 серия из Казахстана (хр. Айтау).

**Распространение.** Италия, Туркмения, Узбекистан, Киргизия, Казахстан (хр. Айтау), Таджикистан.

**Образ жизни.** Широкий полифаг. Живет на листьях, надземных и подземных стеблях, а также на корнях таких травянистых растений как *Artemisia*, *Prangos*, *Achillea*, *Arum*, *Ferula*, *Geranium* и др. Из древесно-кустарниковых растений предпочитает *Platanus*, *Rosa* и *Atraphaxis*. В году 2 поколения, зимуют личинки старших возрастов. Размножение обоеполое и партеногенетическое (по Базарову, 1968).

***Puto konoii*** Takahashi, 1941

Takahashi, 1941: 164 (Russia, Sakhalin Island). Danzig, 1978b: 11; 1980: 115; 1999: 90. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 152.

**Диагноз.** Самка (по Takahashi, 1941). Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка, слегка расширены на вершине. Многочисленные железы разбросаны по всей вентральной поверхности тела. Трубочатые железы обильны на вентральной поверхности, исключая передний конец тела. Краевых церариев 19-20 пар. Дополнительных церариев 4 пары на груди и на передних сегментах брюшка, они с 2-3 шипами и 3-4 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию вид близок к *P. pini* Danzig, 1972, от которого отличается полным отсутствием дорсальных трубочатых желез.

**Распространение.** Россия (Сахалин), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран в начале сентября на стволе *Abies mariesii* (Pinaceae).

***Puto megriensis*** (Borchsenius, 1948)

Borchsenius, 1948: 36 (*Macrocerococcus*, Armenia); 1949: 294 (*Macrocerococcus*). Ter-Grigorian, 1973: 216 (*Macrocerococcus*). Danzig, 1999: 81 (*Puto*, lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 153.

**Диагноз.** Самка. Тело до 5 мм длиной. Вертлуг с 3 сенсиллами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики короче коготка, с заостренной вершиной. Брюшное устье крупное, широкоовальное. Многоячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела и образуют скопления возле дыхалец; на брюшке их число варьирует: в типовой серии они малочисленны и замещены трехячеистыми железами, у других экземпляров они многочисленны, а трехячеистых желез в средней части брюшка нет (см. рис.: Тер-Григорян, 1973). Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы разбросаны по всей дорсальной поверхности тела и в краевой зоне вентральной поверхности; реже имеются также и медиальной зоне вентральной поверхности (типовая серия); железы в церариях крупнее остальных. Трубочатые железы трех размеров; крупные железы расположены возле краевых церариев, отдельные железы или группы желез встречаются также в медиальной зоне тергитов тела, причем их число сильно варьирует: в нашем материале от 62 до 186. Трубочатые железы среднего размера единично встречаются в медиальной зоне стернитов груди и брюшка. Мелкие трубочатые железы расположены перед ротовым аппаратом; у лектотипа они отсутствуют, у паралектотипов таких мелких желез мало, зато имеется несколько желез среднего размера. Краевых церариев 20-23 пары. Дополнительные церарии образуют подкраевой ряд; отдельные мелкие церарии встречаются также в медиальной зоне трех последних тергитов брюшка. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипами, некоторые из которых сходны по размеру с шипами церариев.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия и одна самка с этикеткой "долина Аракса" (Армения).

**Распространение.** Кипр и Армения.

**Образ жизни.** Живет на стеблях *Artemisia*, *Dianthus*, *Cistus*, а также на корнях злаков.

***Puto orientalis*** Danzig, 1978

Danzig, 1978: 128 (Russia: Yakutia); 1980: 115; 1999: 88. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 155.

**Диагноз.** Самка. Тело до 5 мм длиной. Вертлуг с 3 сенсиллами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка, слегка расширены на вершине. Брюшное устье небольшое, овальное. Многоячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела и образуют скопления возле дыхалец. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей вентральной поверхности тела за исключением медиальной зоны груди и передних стернитов брюшка, где они полностью заменены многоячеистыми железами; дорсальные трехячеистые железы крупнее вентральных. Трубочатые железы трех размеров; полностью отсутствуют на дорсальной поверхности тела; крупные железы образуют группы вдоль края стернитов брюшка; железы среднего размера формируют поперечные ряды на IV-VIII стернитах брюшка; мелкие тонкие железы образуют группу перед ротовым аппаратом. Краевых церариев 21-23 пары. Дополнительные церарии представлены одной парой на голове. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы неизвестны. Личинка самки старшего возраста отличается от имаго отсутствием трубочатых желез на брюшке и меньшим числом шипов в церариях.

**Материал.** Голотип, паратипы и 14 серий из перечисленных ниже регионов России.

**Распространение.** Россия (Якутия, Хабаровский край, Приморский край, Сахалин).

**Образ жизни.** Живет на побегах и ветках различных кустарников, часто под отставшей корой: на *Ribes*, *Eleutherococcus senticosus*, *Schizandra chinensis*, *Ledum macrophyllum*, *Physocarpus amurensis*. В первой половине июля были собраны личинки последнего возраста и единичные самки.

***Puto peyerimhoffi*** (Vayssiere, 1923) (Рис. 2.1.1-1)

Vayssiere, 1923: 152 (*Phenacoccus*, Algeria: Massif de l'Aures). Balachowsky, 1953n: 304 (*Puto*). Marotta & Tranfaglia, 1993: 188 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 159.

**Диагноз.** Самка. Тело до 4 мм длиной. Усики 9-члениковые. Вертлуг с 3 сенсиллами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка, слегка расширены на вершине. Брюшное



устьице небольшое, удлиненоовальное. Многоячеистых железы разбросаны в медиальной зоне стернитов груди и образуют группы возле дыхалец. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела; железы в церариях крупнее остальных. Трубочатые железы одного размера, мелкие, тонкие, имеются в небольшом количестве кпереди от ротового аппарата. Краевых церариев 22 пары. Дополнительные церарии представлены 8-10 парами на головогрудь. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипами, многие из которых достигают размера шипов церариев.

Некоторые признаки самцов и личинок первого возраста обсуждаются в статье Williams et al., 2012.

**Материал.** В дополнение к типам, серия самок из Алжира (коллекция MNHN).

**Распространение.** Алжир.

**Образ жизни [Mode of life].** Живет *Juniperus thurifera* (Cupressaceae).

***Puto subericola*** (Vayssiere, 1927) (Рис. 2.1.1-2)

Vayssiere, 1927: 110 (*Phenacoccus*, Morocco). Balachowsky, 1953: 304 (*Puto*). Marotta & Tranfaglia, 1993: 191. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 159.

**Диагноз.** Самка. Тело до 4 мм длиной. Усики 9-члениковые. Вертлуг с 3 сенсиллами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка, со слегка расширенной вершиной. Брюшное устьеце небольшое, широкоовальное. Многоячеистые железы разреженно встречаются по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела; дорсальные железы крупнее вентральных. Трубочатые железы двух размеров; крупные железы входят в состав краевых и некоторых дополнительных церариев; мелкие железы образуют группу кпереди от ротового аппарата. Церарии образуют 25 краевых пар; дополнительные церарии собраны в 4 продольных ряда, проходящих вдоль всей дорсальной поверхности тела. Дорсальная поверхность тела покрыта различной величины шипами, некоторые из которых достигают размера шипов церариев.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Одна самка из Марокко (Forêt de Mamora).

**Распространение.** Марокко. [Марокко.]

**Образ жизни.** Живет на *Quercus suber* (Fagaceae).

***Puto superbus*** (Leonardi, 1907)

Leonardi, 1907: 152 (*Macrocerococcus*, Italy). Kiritschenko, 1931: 315 (*Ceroputo*). Borchsenius, 1937: 56 (*Ceroputo*); 1948: 33 (*Macrocerococcus*); 1949: 296 (*Macrocerococcus*). Balachowsky, 1953n: 304. Schmutterer, 1952: 383 (*Macrocerococcus*). Ter-Grigorian, 1973: 218 (*Macrocerococcus*). Tereznikova, 1975: 241. Marotta & Tranfaglia, 1985: 212; 1993: 194 (lectotype designation); 1995: 67. Kosztarab & Kozár, 1988: 139. Danzig, 1999: 84. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 161.

*Ceroputo volynicus* Nassonov, 1908: 472 (Ukraine: Volyn Prov.). Borchsenius, 1949: 296 (*Macrocerococcus*, synonymisation). Danzig, 1999: 84 (lectotype designation).

*Phenacoccus seurati* Vayssiere, 1927: 109 (Tunisia). Balachowsky, 1953: 304 (synonymy).

*Macrocerococcus tauricus* Borchsenius, 1948: 33 (Crimean peninsula); 1949: 291 (*Macrocerococcus*). Tereznikova, 1975: 240. Marotta & Tranfaglia, 1993: 200 (lectotype designation); 1995: 67. Danzig, 1999: 84 (synonymy).

*Macrocerococcus kiritschenkoi* Borchsenius, 1948: 37 (Iran: near Shahrud). Danzig, 1999: 84 (synonymy and lectotype designation).

*Douglasiella caballeroi* Gómez-Menor Ortega, 1948: 114 (Spain: Cuenca Province). Morrison, 1952: 75 (*Puto*). Williams et al., 2011: 12 (*Puto*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 161 (synonymy).

*Puto palinuri* Marotta et Tranfaglia, 1993: 182 (Italy: Campania). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 161 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело до 5 мм длиной. Вертлуг с 3-4 сенсиллами. Коготок с зубчиком; длина коготковых пальчиков варьирует, их вершина заостренная или слегка утолщена. Брюшное устьеце крупное, широкоовальное. Многоячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по дорсальной поверхности тела, а на вентральной поверхности собраны в краевую полосу; дорсальные трехячеистые железы крупнее вентральных. Трубочатые железы одного или двух размеров; крупные дорсальные трубочатые железы обычно

отсутствуют, реже они имеются в краевых церариях; при этом согласно исследованию итальянских кокцидологов (Marotta & Tranfaglia, 1993, 1995) их число варьирует от 1 до 78; мелкие железы имеются только перед ротовым аппаратом. В очень редких случаях трубчатые железы полностью отсутствуют (см. комментарии ниже). Краевых церариев 20-26 пар. Дополнительные церарии образуют 6 продольных рядов вдоль всей дорсальной поверхности тела. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами сходными по размеру с шипами церариев; на тергитах головогруды встречаются также и более мелкие шипы.

Самец и личинки описаны Леонарди (Leonardi, 1907) и Насоновым (1908), самец также Шмуттерером (Schmutterer, 1952) и Терезниковой (1975).

**Замечания.** При описании *P. kiritchenkoi* Борхсениус (1948) указал в качестве отличия его от *P. superbis* меньшее число краевых церариев: 20 вместо 26 пар. Однако, это, по-видимому, лишь географическая изменчивость. Так, в Зап. Европе (Schmutterer, 1952; Marotta, Tranfaglia, 1993), на Украине и в Армении обычно имеется 24-26 пар церариев, в Иране (9 самок в нашей коллекции) – 20-22 пары, 20 пар церариев имели две самки из Туркменистана и одна из семи самок из Армении. Эта самка, также как и типовые экземпляры *P. kiritchenkoi*, характеризуется, кроме того, значительно меньшим числом многоячеистых желез.

Собранные нами недавно самки из Марокко (Тубкаль, Имлиль, 18.IX.2013, И.А. Гаврилов-Зимин) отличаются почти полной редукцией трубчатых желез: из 4 самок 2 полностью лишены трубчатых желез, а у двух других имеется по одной мелкой железе перед ротовым аппаратом.

Таким же полным отсутствием трубчатых желез отличается *Douglasiella caballeroi* Gómez-Menor Ortega, 1948. Мы имели возможность ознакомиться с нетиповыми материалами по этому виду из Франции (коллекция MNHN). В связи с указанной выше внутривидовой изменчивостью этого признака мы считаем *D. caballeroi* младшим синонимом *P. superbis*. Исходно *D. caballeroi* был собран под корою *Pinus* sp. (Pinaceae) вероятно случайно, так как для *P. superbis* характерна высокая подвижность и частое заползание в различные укромные места для отрождения личинок. Материалы из Франции собраны с *Borago officinalis* (Boraginaceae).

*Puto palinuri* по мнению Marotta & Tranfaglia (1993) отличается от *P. superbis* только малым числом многоячеистых желез на стернитах брюшка, однако количество таких желез сильно варьирует индивидуально (от единичных пар до нескольких сотен) по всему огромному ареалу вида, как минимум от Марокко до Ирана согласно обширному материалу нашей коллекции. Более того, число многоячеистых желез на брюшных стернитах один из самых изменчивых признаков мучнистых червецов в целом и не может быть использован для доказательства видовой самостоятельности. В этой связи мы считаем *Puto palinuri* новым младшим синонимом *P. superbis*.

**Материал.** Тридцать серий самок из Марокко, Италии, Болгарии, Украины, Армении, Турции, Туркмени и Ирана, в том числе типовые серии *P. volynicus*, *P. kiritchenkoi* и *P. tauricus*. Три серии самок *D. caballeroi* из Франции (Cap d'Antibes), коллекция MNHN. **Распространение.** Вид широко распространен по всей Южной Палеарктике от Канарских островов и Марокко на западе до Китая на Востоке.

**Образ жизни.** Полифаг, но чаще встречается на злаках, реже на двудольных травянистых растениях. Наряду с травами и кустарничками в Европе отмечен на деревьях: *Quercus*, *Ulmus*, *Pistacia*. Одно поколение. Зимуют личинки (Борхсениус, 1949; Терезникова, 1975) или личинки и яйца (Schmutterer, 1952).

В Атласских горах (Марокко) на высоте около 1700 м взрослые самки были собраны мною в середине сентября на корневище губоцветного травянистого растения.

### *Puto tubulifer* Danzig, 1978

Danzig, 1978: 125 (Russia: Yakutia); 1999: 88. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 168.

**Диагноз.** Самка. Тело до 5 мм длиной. Вертлуг с 3-4 сенсиллами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка, слегка расширены на вершине. Брюшное устье крупное, широкоовальное. Многоячеистые железы расположены по всей вентральной поверхности тела. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по

всей поверхности тела; дорсальные железы крупнее вентральных. Трубоччатые железы трех размеров; крупные трубчатые железы собраны вдоль края дорсальной поверхности тела и образуют прерванные поперечные ряды на тергитах груди и I тергите брюшка; трубчатые железы среднего размера единичны на вентральной поверхности груди и образуют поперечные ряды и краевые группы на стернитах брюшка; несколько деформированных мелких желез имеется перед ротовым аппаратом. Краевых церариев 20-21 пара. Дополнительные церарии представлены одной парой на голове. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами разного размера, большинство которых мельче шипов церариев.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типовой серии, 1 самка из Сев. Якутии (Батагай) и 2 из Монголии (Хангай).

**Распространение.** Россия (Якутия) и Монголия.

**Образ жизни.** В Якутии собран на подземных стеблях *Vaccinium vitis-idaea* и *Ledum palustre*, в Монголии при почвенных раскопках на лесостепенном участке. Самки встречались с конца июня до начала августа.

#### Подрод *Ceroputo* Šulc, 1898

Šulc, 1898: 1 (type species *Ceroputo pilosellae* Šulc, 1898, by original designation). Ferris, 1918 (synonymisation with *Puto*). Borchsenius, 1949: 285. Ter-Grigorian, 1973: 213. Tang, 1992: 388. Gavrillov-Zimin & Danzig, 2012: 97 (as subgenus of *Puto*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 169.

*Australiputo* Williams, 1985: 60 (type species *Pseudococcus casuarinae* Maskell, 1893, by original designation). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 169.

#### *Puto graminis* Danzig, 1972

Danzig, 1972: 335 (Russian Far East: Sakhalin Island); 1978: 11; 1980: 113; 1999: 88. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 169.

**Диагноз.** Самка. Тело до 5 мм длиной. Усики 8-члениковые. Вертлуг с 1-3 сенсиллами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка, с расширением на вершине. Брюшное устье одно, крупное, шляповидное. Многоячеистых и пятаячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела; дорсальные трехячеистые железы крупнее вентральных. Трубоччатые железы одного размера, малочисленны, расположены только на V-VII стернитах брюшка, или полностью отсутствуют. Краевых церариев 18-23 пары. Дополнительных (не краевых) церариев нет. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Тридцать пять серий их перечисленных ниже районов, включая типовую.

**Распространение.** Россия (Иркутская обл., Бурятия, Якутия, Сахалин), Киргизия, Монголия.

**Образ жизни.** Олигофаг злаков и осок, собран на *Calamagrostis*, *Agropyron*, *Aneurolepidium*, *Leymus*, *Carex*. Живет на листьях, иногда образует колонии до 7-10 особей. Самки отмечены в середине июня - начале августа.

#### *Puto pilosellae* (Šulc, 1898)

Šulc, 1898: 2 (*Ceroputo*, Czech Republic). Nasonov, 1908: 483 (*Ceroputo*). Kiritshenko, 1931: 315 (*Ceroputo*). Borchsenius, 1949: 286 (*Ceroputo*). Tereznikova, 1975: 243 (*Puto*). Danzig, 1980: 113; 1999: 88. Kosztarab & Kozár, 1988: 137. Marotta & Tranfaglia, 1993: 188; 1995: 67. Williams et al., 2012: 16. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 171.

*Phenacoccus tomlini* Green, 1930: 320 (Italy). Marotta & Tranfaglia, 1993: 188 (synonymy and lectotype designation).

*Phenacoccus asteri* Takahashi, 1932: 43 (China: Taiwan). Williams et al., 2012: 16 (synonymy).

*Phenacoccus ferrisi* Kiritshenko, 1936: 140 (Uzbekistan). Borchsenius, 1949: 287 (*Ceroputo*). Ter-Grigorian, 1973: 214 (*Ceroputo*). Danzig, 1999 (synonymy and lectotype designation).

*Phenacoccus euphorbiaefolius* Bodenheimer, 1943: 17 (Iraq). Ben-Dov et Kaydan, 2008: 285 (synonymy).

*Phenacoccus poterii* Bodenheimer, 1943: 32 (Israel). Ben-Dov et Kaydan, 2008: 285 (synonymy).

*Ceroputo pannosus* Borchsenius, 1949: 288 (Crimean peninsula). Tereznikova, 1975: 32 (synonymy). Danzig, 1999: 89 (lectotype designation).

*Ceroputo clematidis* Matesova, 1957: 165 (Kazakhstan). Danzig, 1999: 89 (synonymy).

*Leococcus erigeroneus* Kanda, 1959: 240 (Japan). Tang, 1992: 388 (synonymy).

*Puto jarudensis* Tang, 1992: 600 (China: Inner Mongolia). Williams et al., 2012: 16 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело до 3.5 мм длиной. Усики 9-, реже 8-члениковые. Вертлуг с 2 сенсиллами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка, с булавовидной вершиной. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на VI-VIII стернитах брюшка, отдельные железы встречаются на IV и V стернитах (у самок с Дальнего Востока на всех пяти последних стернитах брюшка). Пятиячеистые железы обычно малочисленны и расположены только возле хоботка, в отдельных популяциях многочисленны на груди и передних стернитах брюшка. Трехячеистые железы на дорсальной поверхности расположены равномерно по всему телу или заметно сгущены вдоль его средней линии; на вентральной поверхности они разбросаны по всему телу за исключением медиальной зоны передних стернитов брюшка; дорсальные трехячеистые железы крупнее вентральных. Трубочатые железы одного размера, расположены только на вентральной поверхности тела, где многочисленны на голове и груди, образуют поперечные ряды на V-VII стернитах брюшка и собраны вдоль края брюшка, а иногда (Дальний Восток) и груди. Краевых церариев 18 пар. Дополнительные церарии представлены одной парой на голове. Величина дорсальных шипов и их расположение подвержены индивидуальной изменчивости: очень малы или достигают размера шипов в церариях, расположены равномерно по всему сегменту или наблюдается их концентрация вдоль средней линии тела; в последнем случае дополнительная пара церариев на голове всегда развита. Самец описан Афифи (Afifi, 1968), личинки самки – Терезниковой (1975) и Шульцем (Šulc, 1898).

**Замечания.** Число члеников усика, величина дорсальных шипов, их расположение, также как и расположение трехячеистых желез и степень развития дополнительной пары церариев подвержены индивидуальной изменчивости. Числом многоячеистых, пятиячеистых и трубчатых желез различаются разные географические популяции. Так, насекомые с Дальнего Востока (Приморский край, Сахалин, Сев. Корея) отличаются от других большим числом многоячеистых и трубчатых желез, у части насекомых из Приморского края наблюдается кроме того и увеличение числа пятиячеистых желез. Большим числом пятиячеистых и трубчатых желез характеризуется часть насекомых из Юго-Восточн. Казахстана и Средней Азии.

**Материал.** Около 30 серий из перечисленных ниже районов России и сопредельных стран, в том числе типовые серии *P. ferrisi*, *P. pannosus* и *P. clematidis* и 7 серий из Швейцарии, Чехии, Венгрии, Болгарии, Монголии и Сев. Кореи.

**Распространение.** Вид широко распространен по всей Палеарктике, до тундровой зоны на севере.

**Образ жизни.** Полифаг, живет на нижней стороне листьев различных двудольных трав, вересковых кустарничков, отмечен также на *Clematis*, *Quercus*, *Carex* и *Dactylis glomerata*.

### *Puto pini* Danzig, 1972

Danzig, 1972: 270 (Kazakhstan: Altai); 1980: 115; 1999: 88. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 174.

**Диагноз.** Самка. Тело до 3 мм длиной. Вертлуг с двумя сенсиллами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка, с булавовидной вершиной. Брюшное устье крупное, широкоовальное. Многоячеистые железы малочисленны, расположены только на трех последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы встречаются только вблизи ротового аппарата. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела; дорсальные трехячеистые железы крупнее вентральных. Трубочатые железы двух размеров; крупные трубчатые железы расположены возле церариев и встречаются на тергитах брюшка, иногда отдельные крупные железы встречаются также и тергитах груди; мелкие железы собраны в полосу вдоль края стернитов брюшка и образуют поперечные ряды на заднегруди и II-VII стернитах брюшка. Краевых церариев 19-24 пары. Дополнительные церариев нет. Шипы церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими мелкими шипиками, некоторые из них образуют группы вместе с трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип, 4 паратипа, 1 серия самок из России (Якутия) и 1 серия из Казахстана.

**Распространение.** Россия (Якутия и Приморский Край), Казахстан (Алтай).

**Образ жизни.** Личинки и самки живут под корой *Pinus koraiensis* и *P. sylvestris* (Pinaceae). Начало откладки яиц в середине июля.

***Puto vaccinii* Danzig, 1978**

Danzig, 1978: 125 (Russia: Yakutia); 1999: 89. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 176.

**Диагноз.** Самка. Тело до 3 мм длиной. Вертлуг с двумя сенсиллами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка, с булавовидной вершиной. Брюшное устье крупное, широкоовальное. Многоячеистые железы малочисленны, имеются только на четырех последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы встречаются возле ротового аппарата и на четырех последних стернитах брюшка вместе с многоячеистыми. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела; дорсальные железы крупнее вентральных. Трубочатые железы одного размера, они образуют поперечные ряды на IV-VII стернитах брюшка, встречаются в медиальной зоне стернитов груди и вокруг ротового аппарата. Краевых церариев 18 пар. Дополнительных церариев нет. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок не известны.

**Материал.** Кроме типовой серии 2 серии из окрестности Иркутска, 1 серия с Камчатки.

**Распространение.** Россия (Иркутская обл., Якутия, Камчатка).

**Образ жизни.** Живет на подземных стеблях, иногда на нижней стороне листьев *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в сосновых лесах и на сфагновых болотах. Самки встречались с конца июня до середины августа.

***Trimerococcus* Balachowsky, 1952**

***Trimerococcus icosianus* Balachowsky, 1952**

Balachowsky, 1952: 179 (Algeria: Algier). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 180.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 6 мм длиной. Усики 8- (редко 9)-члениковые. Задние дыхальца в 1.5-2 раза крупнее передних. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устье крупное, овальное. Многоячеистых, пятиячеистых и трубчатых желез нет. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела и вместе с шипами формируют полосу вдоль всего дорсального края тела. Церарии слиты в единую краевую полосу шипов и трехячеистых желез. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок не известны.

**Материал.** Три паралектотипа.

**Распространение.** Алжир и Тунис.

**Образ жизни.** Живет открыто на различных средиземноморских растениях: *Asphodelus*, *Arisarum*, *Chrysanthemum*, *Gallium*, *Ampelodesmos*, *Scrofularia*, *Pistacia*.

### 2.1.2. Группа рода (г/р) *Phenacoccus* Cockerell, 1893

#### *Coccurea* Šulc, 1908

##### *Coccurea circumscripta* (Kiritshenko, 1936)

Kiritshenko, 1936: 144 (*Mediococcus*, Turkmenistan). Arkhangelskaya, 1937: 133 (*Mediococcus*). Borchsenius, 1949: 305 (*Mediococcus*). Ter-Grigorian, 1973: 222 (*Mediococcus*). Danzig, 1982 (*Coccurea*); 2012: 91 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 180.

*Coccurea transcaspica* Borchsenius, 1949: 304 (Turkmenistan). Danzig, 2012: 91 (synonymy and lectotype designation).

**Диагноз.** Самка. Тело до 2.2 мм длиной, темно-коричневое. Усики 9-члениковые. Анальный аппарат расположен отступя от заднего края тела, с уменьшенным числом пор и микрошипиков и с укороченными щетинками, которые по длине примерно равны диаметру анального кольца. Спинные устья слабо развиты, без желез и шипиков. Многоячеистые железы имеются лишь в медиальной зоне трех последних стернитов брюшка. Пятиячеистые железы единичны на вентральной поверхности груди, сконцентрированы возле дыхалец. Простые трубчатые железы двух размеров; крупные железы расположены вдоль края дорсальной поверхности тела и единично встречаются в медиальной зоне тергитов груди и брюшка; мелкие трубчатые железы разбросаны по всем стернитам тела. Церариев 2 пары:  $C_{17}$  с одним,  $C_{18}$  - с двумя тонкими конусовидными шипами, а также одной и 2-3 железами соответственно. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы неизвестны. Личинка первого возраста описана Тер-Григорян (1973).

**Замечания.** Синонимия *C. transcaspica* с *C. circumscripta* была установлена при сравнении типов. В описании Борхсениуса (1949) для *C. transcaspica* ошибочно указаны 18 пар церариев. Отсутствие многоячеистых желез (лишь 1 железа отмечена у лектотипа) объясняется, вероятно, сильным заражением самок личинками паразитических наездников. Число члеников усиков у типов *C. transcaspica* колеблется от 6 до 9, что вероятно также связано с воздействием паразитов.

**Материал.** Типы *C. circumscripta* и *C. transcaspica* и 30 самок из стран Закавказья, Средней Азии и Турции.

**Распространение.** Грузия, Армения, Азербайджан, Турция, Западный Казахстан, Туркмения, Узбекистан, Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет на ветках *Atraphaxis*. В Армении взрослые самки отмечены в июне.

##### *Coccurea comari* (Künow, 1880)

Künow, 1880: 46 (*Coccus*, Germany). Borchsenius, 1949: 300. Schmutterer, 1952: 400. Matesova, 1968: 112. Ter-Grigorian, 1973: 220. Tereznikova, 1975: 175. Kosztarab & Kozár, 1988: 92. Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989: 169. Gavrilov & Matile-Ferrero, 2008: 443. Danzig, 2012: 89. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 189.

*Coccurea rubi* Schrank (*Tetrura*): Lichtenstein, 1982 (misidentification, established by Šulc (1908: 64).

*Coccurea gavalovi* Borchsenius, 1936: 105 (*Pseudococcus*, Georgia), 1949: 300 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело самки до 4 мм длиной, розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Многоячеистые железы имеются лишь на трех последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы одного размера, образуют узкую полосу вдоль края тела на обеих сторонах и разброаны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Церарии  $C_1$  и  $C_3$  с 3-4 шипами, остальные церарии (кроме  $C_{18}$ ) с 2 шипами и 2-4 железами.  $C_{18}$  с двумя крупными и 1-2 более мелкими шипами и 8-9 железами, расположенными на склеротизованной пластинке. Шипы церариев и шипики тела конусовидные; иногда часть дорсальных шипиков достигает величины церариальных шипов.

Самцы неизвестны. Личинка 1-го возраста описана Шмутерером (Schmutterer, 1952).

**Материал.** 25 самок из России и сопредельных стран, серия самок из Франции (Фонтенбло), 1 самка из Италии.

**Распространение.** Западная Европа (широко), Украина, Россия (вся Европейская часть кроме севера, Оренбург, Башкирия, Якутия), Грузия, Армения, Восточный Казахстан. Указание этого вида из Южной Кореи (Kwon et al., 2003: 106), по-видимому, относится к *C. shuwakoensis*.

**Образ жизни.** Живет у основания стеблей *Rubus*, *Comarum*, *Sanguisorba*, *Potentilla*, *Rosa*, *Malus*, часто сопровождается муравьями. Откладка яиц в июне, бродяжки появляются через несколько часов после вылупления. Зимуют, очевидно, личинки 2-го возраста. В году одно поколение. Иногда достигает высокой численности и вредит. Перепончатокрылые паразиты обсуждаются Тряпицыным (1989).

### *Coccira convexa* Borchsenius, 1949

Borchsenius, 1949: 302 (Russia: Primorsk Terr.). Danzig, 1980: 138 (lectotype designation), 2012: 89. Tang & Li, 1988: 57. Tang, 1992: 442. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 191.

**Диагноз.** Самка. Тело до 3.5 мм длиной, оранжевое при жизни. Усики 8-, реже 9-члениковые. Многоячеистые железы расположены на 5 последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне стернитов груди и брюшка. Простые трубчатые железы собраны в узкую полосу вдоль края тела на дорсальной поверхности и разбросаны по всей вентральной поверхности. Церарии  $C_1$  и  $C_3$  с 3 шипами и 2-4 железами;  $C_{18}$  с 2 длинными и 1-2 короткими шипами и 9-12 железами. Остальные церарии с 2 шипами и 2-3, редко одной железой. Шипы церариев конусовидные. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид морфологически очень близок к *C. comari*.

**Материал.** Более 70 самок из России (Приморский край, Западная и Восточная Сибирь), Монголии и Северной Кореи.

**Распространение.** Россия (юг Приморского края, Западная Сибирь (Барабинская степь), Восточная Сибирь (о. Ольхон на Байкале)), Монголия, Северная Корея.

**Образ жизни.** Олигофаг полыни. В Китае под названием *Coccira convexa* отмечен на *Spiraea salicifolia* (Tang & Li, 1989) (вероятно неправильное определение *Coccira suwakoensis*). Живет на корнях. Обычен на участках с остепненной растительностью, в сосняках, на скалах, вдоль дорог. Отрождение личинок отмечено в начале августа.

### *Coccira suwakoensis* (Kuwana et Toyoda, 1915)

Kuwana, Toyoda, 1915: 443 (*Phenacoccus*, Japan: Honshu). Kanda, 1934: 311 (*Rosanococcus*). Danzig, 1980: 137; 2012: 87. Kawai, 1980: 97; Tang, Li, 1988: 59. Tang, 1992: 440. Kwon et al., 2003: 106 (as *C. comari*, misidentification).

*Phenacoccus ussuriensis* Borchsenius, 1936: 108 (Russia: Primorsk Terr.), 1949: 301 (*Coccira*). Danzig, 1980: 137 (synonymisation and designation of lectotype).

*Phenacoccus prodigialis* Ferris, 1950: 9 (China: Yunnan). Danzig, 2012: 87 (synonymy).

*Calyptococcus desertus* Borchsenius, 1948: 956 (Tajikistan). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 192 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело до 6 мм длиной, малинового цвета при жизни. Усики 9-члениковые. Многоячеистые железы малочисленны, имеются лишь в медиальной части 5 последних брюшных стернитов. Пятиячеистые железы единичны на груди и брюшке. Простые трубчатые железы одного размера, образуют полосу вдоль края тела на обеих сторонах, малочисленны в медиальной и субмедиальной зоне пяти последних тергитов брюшка и более или менее равномерно разбросаны на остальной поверхности тела.  $C_1$  и  $C_3$  с 3-4 шипами и 3-8 железами,  $C_{18}$  с 4-7 шипами и многочисленными железами; остальные церарии с 2 шипами и 5-7 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Типовой материал *Calyptococcus desertus* Borchsenius отсутствует в коллекции ЗИН РАН по неясной причине и, вероятно, утерян, однако детальное оригинальное и последующее описание этого вида Борхсениусом (1948, 1949) не оставляет сомнений в идентичности вида с *Coccira suwakoensis*. Ранее эти виды не сравнивались.

**Материал.** Более 40 самок с Дальнего Востока России, Северной Кореи, Китая и Японии (Хонсю).

**Распространение.** Россия (Хабаровск, юг Приморского края), Таджикистан, Сев. Корея, Китай, Япония (Хоккайдо, Хонсю). В Западной Палеарктике распространен викарный вид *S. comari*.

**Образ жизни.** Полифаг, живет на ветках и тонких стволах *Fraxinus* spp., *Syringa amurensis*, *Malus manshurica*, *Crataegus* spp., *Prunus mumae*, *Padus maackii*, *Sorbaria sorbifolia*, *Rubus crataegifolius*, *Spiraea salicifolia*, *Berberis* spp., *Lonicera* sp., *Maackia amurensis*, *Kalopanax septemlobum* и др. Часто встречается в мезофитных лесах и декоративных насаждениях городов и населенных пунктов. В лесах вид как правило встречается в виде единичных особей, тогда как в декоративных посадках достигает высокой численности и вредит сирени и ясеню, вызывая засыхание листьев, побегов и веток, загрязнение растений медвяной росой. Зимуют неоплодотворенные самки на прикорневой части ствола и в трещинах коры. Перезимовавшие насекомые весной переходят на ветки. Отрождение личинок с июля (массовое) по сентябрь.

### *Fonscolombia* Lichtenstein, 1877 Определительная таблица видов

#### *Fonscolombia abdita* (Borchsenius, 1949)

Borchsenius, 1949: 226 (*Phenacoccus*, Таджикистан: Hissar Ridge); 1960: 49 (*Caulococcus*). Bazarov & Nurmamatov, 1975: 58. Danzig, 2006: 153 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 201 (*Fonscolombia*).

*Phenacoccus bicerarius* Borchsenius, 1949: 225 (Armenia); 1960: 49 (*Caulococcus*). Matesova, 1968: 110. Ter-Grigorian, 1973: 170. Kosztarab & Kozár, 1988: 126. Danzig, 2006: 153 (synonymy and lectotype designation).

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, до 2 мм, розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги с тонкими члениками, без просвечивающих пор; коготок со слабо развитым зубчиком. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела отсутствуют или отдельные железы встречаются на последних сегментах брюшка, на вентральной поверхности эти железы расположены на VI-VIII стернитах. Пятиячеистые железы малочисленны или полностью отсутствуют. Простые трубчатые железы на дорсальной поверхности тела многочисленны, образуют поперечные ряды на груди и полосы на брюшке. Вентральные трубчатые железы мельче дорсальных, они единичны на груди, собраны в полосу вдоль края заднегруди и брюшка, в небольшом количестве встречаются в средней части сегментов брюшка. Церариев 2-3 пары:  $S_{17}$ ,  $S_{18}$  и иногда  $S_{16}$ .  $S_{18}$  с 2-3 шипами и 5-6 железами, расположены на маленькой склеротизованной пластинке;  $S_{17}$  с 2 шипами и 2-4 железами,  $S_{16}$  с 2 шипами и 1-2 железами. Шипы церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Отмечена географическая и индивидуальная изменчивость по числу 5-ячеистых желез. Так, в таджикской популяции они всегда имеются, встречаются возле ротового аппарата, тазиков передних и средних ног, иногда отдельные железы заходят на передние сегменты брюшка. У самок из Армении, Казахстана, Туркмении и Якутии эти железы всегда отсутствуют. У самок из Грузии они также отсутствуют или единичные железы встречаются возле ротового аппарата.

Типы *Ph. bicerarius* отличается от *F. abdita* отсутствием 5-ячеистых желез, однако, этот признак подвержен индивидуальной изменчивости в нетиповых сериях.

**Материал.** Кроме типов *Ph. abditus* и *Ph. bicerarius*, 7 сборов из России (Якутия), Армении, Грузии, Казахстана, Туркмении и Таджикистана.

**Распространение.** Венгрия, Россия (Центральная Якутия), Грузия, Армения, Турция, Туркмения, Казахстан (Алма-Атинская и Восточно-Казахстанская обл.), Таджикистан, Узбекистан (Каган, но возможна ошибка при этикетировании).

**Образ жизни.** Обычно живет в долинах горных рек, на Памире обнаружен на высоте 2500 м в поясе полынно-солончаковых пустынь, в Якутии собран в сосняке. Поселяется во влагище



листьев злаков: *Sorghum*, *Piptatherum*, *Avena*, *Leymus angustus*, чаще других на *Cynodon dactylon*, *Festuca valesiaca*.

***Fonscolombia alibotush*** (Gavrilov, 2010) (Рис. 2.1.2-1)

Gavrilov, 2010: 33 (*Phenacoccus*, Bulgaria). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 204 (*Fonscolombia*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 3 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком. Устье широкоовальное. Многоячеистые железы имеются только на вентральной поверхности тела, образуя поперечные ряды на стернитах брюшка; кроме того несколько пор имеются на заднегруди. Пятиячеистые железы имеются только возле хоботка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Простые дисковидные поры разрозненно разбросаны на обеих сторонах тела. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на обеих сторонах сегментов брюшка и единично встречаются на остальной поверхности тела. Церариев 14-16 пар (несколько грудных пар отсутствуют). Дорсальная поверхность тела покрыта короткими шипиками и разной длины щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратип.

**Распространение.** Болгария (гора Алиботуш, склоны над приютом Извора, на высоте около 1000 м), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Trifolium* sp. (Fabaceae).

***Fonscolombia amnicola*** (Borchsenius, 1948)

Borchsenius, 1948: 95 (*Euripersia*, Kazakhstan); 1949: 181 (*Euripersia*). Ter-Grigorian, 1973: 94 (*Euripersia*). Tereznikova, 1975: 178 (*Euripersia*). Matesova, 1968: 108 (*Euripersia*). Bazarov, 1971: 89 (*Euripersia*). Danzig, 2007: 370 (*Fonscolombia*, lectotype designation).

**Диагноз.** Самка. Тело до 4.5 длиной, розовое при жизни. Усики 6-члениковые. Ноги в сравнении с телом маленькие, без просвечивающих пор; зубчик на коготке слабо развит. Анальный аппарат полноценный, с 6 укороченными щетинками, которые примерно равны по длине диаметру анального кольца. Брюшное устье большое, овальное. Многоячеистые железы расположены только на трех последних стернитах брюшка. Пятиячеистых желез нет. Трубчатые железы двух размеров: более крупные железы встречаются в медиальной части вентральной поверхности тела – расположение уникальное для подсем. Phenacoscinae (обычно дорсальные железы крупнее вентральных); мелкие железы многочисленны на всей дорсальной поверхности тела кроме трех последних сегментов брюшка; на вентральной поверхности они встречаются на груди и образуют ряды и полосы на брюшке. Церариев 3 пары:  $C_3$  и  $C_{17} - C_{18}$ .  $C_3$  с 4-5 шипами и 3-5 железами,  $C_{17}$  с 2 шипами и 3-5 железами;  $C_{18}$  с 8-12 шипами, 9-18 железами и несколькими простыми порами расположены на небольшой склеротизованной пластинке. Шипы церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела с короткими, волосковидными щетинками.

Самцы неизвестны. Личинки описаны Тер-Григорян (1973) и Терезниковой (1975).

**Материал.** Кроме лектотипа, изучены материалы из России (Сев. Кавказ: Теберда), Грузии, Армении, Западного и Юго-Восточного Казахстана.

**Распространение.** Россия (Северный Кавказ: Теберда), Грузия, Армения, Турция, Казахстан (широко), Киргизия (Алайский хр.).

**Образ жизни.** Живет на корнях различных злаков, посещается муравьями. Распространен в равнинных и горных степях. Яйцеживородящий вид.

***Fonscolombia asphodeli*** (Goux, 1942)

Goux, 1942: 33 (*Phenacoccus*, France: Var Prov.). Marotta et al., 1997: 436. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 208 (*Fonscolombia*).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3.3 мм длиной. Усики 8-9-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком. Брюшное устье маленькое, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на нескольких последних тергитах брюшка,

поперечные ряды на стернитах брюшка и группы возле дыхалец. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной и субмедиальной зоне вентральной поверхности тела. В медиальной зоне груди пятиячеистые железы полностью заменяют трехячеистые железы, которые здесь отсутствуют, но многочисленны на остальной поверхности тела. Простые трубчатые железы с небольшим утолщением в месте соединения с кутикулой, одного размера, разбросаны по всей поверхности тела, формируя на тергитах и стернитах брюшка поперечные полосы. Церариев 18 пар; все с двумя толстыми шипами и несколькими ассоциированными трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками и разного размера щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Три самки из Франции (окрестности Монпелье).

**Распространение [Distribution].** Южная Франция, Италия (Сардиния и Сицилия), Турция.

**Образ жизни.** Живет на разных видах *Asphodelus* (Liliaceae) и *Carlina acaulis* (Asteraceae). Яйцеживородящий вид, внутри препарированной самки обнаружены полностью развитые личинки первого возраста.

### *Fonscolombia cerarifera* (Danzig, 1975)

Danzig, 1975: 49 (*Longicoccus*, Mongolia: Uvs Aimag). Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013: 740 (*Fonscolombia*).

*Phenacoccus kazakhstanicus* Danzig, 2006: 157 (Kazakhstan: Jambyl Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 209 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненоовальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные полосы на трех последних стернитах брюшка и единично встречаются на остальной вентральной поверхности тела. Пятиячеистых желез нет. Простые трубчатые железы одного размера, разбросаны по всей поверхности тела. Церариев 2 пары, на последних сегментах брюшка; все церарии с 2 тонкими шипами и несколькими ассоциированными трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта различной длины щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** *Longicoccus cerariferus* и *Phenacoccus kazakhstanicus* были описаны в разное время в разных родах и их конспецифичность была установлена только в рамках настоящей всесторонней ревизии палеарктических псевдококцид.

**Материал.** Голотип и паратипы *F. cerarifera*, голотип *Phenacoccus kazakhstanicus*.

**Распространение.** Монголия (Увс аймак) и Казахстан (Джамбульская обл.).

**Образ жизни.** Собран на неопределенных злаках (без указания части растения).

### *Fonscolombia europaea* (Newstead, 1897)

Newstead, 1897: 167 (*Ripersia*, Channel islands and Germany). Schmutterer, 1952: 392 (*Ripersia*). Williams, 1962: 24 (*Euripersia*). Kosztarab & Kozár, 1988: 96 (*Euripersia*). Matile-Ferrero, 2004: 74 (*Fonscolombia*). Danzig, 2007: 365. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 211 (*Fonscolombia*).

*Ripersia wasmanni* Newstead, 1900: 249 (Germany and Luxemburg). Matile-Ferrero & Ben-Dov, 2005: 74 (synonymy).

*Ripersia wunni* Reyne, 1953: 235 (Germany). Williams, 1962: 24 (synonymy).

*Euripersia brevispina* Borchsenius et Ter-Grigorian, 1956: 17 (Armenia). Ter-Grigorian, 1973: 99 (*Euripersia*). Tereznikova, 1975: 178 (*Euripersia*, synonymy). Danzig, 2007: 365 (lectotype designation).

*Ripersia sera* Borchsenius, 1958: 156 (China: Kwangtung Prov.). Yang, 1982: 45 (*Chnaurococcus*). Tang, 1992: 507 (*Mirococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 211 (synonymy).

*Chnaurococcus globosus* Wang, 1979: 271 (China: Tibet). Tang, 1992: 507 (synonymy with *Ripersia sera*).

**Диагноз.** Самка. Тело до 2.5 мм длиной, розоватое или желтовато-розовое при жизни. Усики 6-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики, а иногда и бедра с небольшим количеством просвечивающих пор; иногда эти поры полностью отсутствуют; зубчик на коготке мало заметен или полностью отсутствует. Анальный аппарат полноценный, с 6 укороченными щетинками, которые примерно равны по длине диаметру анального кольца. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы расположены только на трех-четырех задних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы собраны в группы возле хоботка и тазиков ног. Трубчатые железы

одного размера, расположены только на вентральной поверхности тела: образуют поперечные ряды на заднегруди и брюшке, немногочисленны. Церариев 2-3 пары:  $C_3$  и  $C_{17}-C_{18}$ .  $C_3$  слабо заметны.  $C_{18}$  с двумя тонкими шипами и 5 железами, расположены на слабо склеротизованной пластинке.  $C_{17}$  как  $C_{18}$ , но с еще более тонкими шипами. Дорсальная поверхность тела с короткими слегка изогнутыми волосками.

Самцы неизвестны. Личинки описаны Тер-Григорян (1973).

**Замечания.** В серии самок, собранных в Дагестане, наблюдается вариация по числу пятячеистых желез: одна из самок имеет обычное количество и расположение этих желез, а три другие полностью лишены пятячеистых желез.

Паратипы *Ripersia sera* Borchsenius, 1958 отличаются от *F. europae* лишь отсутствием просвечивающих пор на тазиках задних ног. Однако количество таких пор сильно варьирует в разных популяциях *F. europae* и мы не считаем данный признак достаточным основанием для признавания видовой самостоятельности *R. sera*. Ранее эти два вида никогда не сравнивались.

**Материал.** Два паратипа *Ripersia sera*, серии самок из Польши, Закарпатской Украины, Армении, Западного Казахстана (Джаныбек) и Монголии, 1 самка из России (Воронежская область).

**Распространение.** Западная Европа (широко), Польша, Закарпатская Украина, Россия (Воронежская область), Армения, Турция, Западный Казахстан, Монголия (Архангай аймак), Китай.

**Образ жизни.** Живет в основном на корнях злаков, в Армении единично отмечен на *Thymus*, *Trifolium* и *Hieracium*. Часто встречается под камнями, в гнездах муравьев рода *Lasius* Fabricius, 1804. Распространен в равнинных и горных степях, в Армении поднимается до высоты 3000 м. Вид яйцеживородящий, личинки выходят вскоре после откладки яиц (Борхсениус и Тер-Григорян, 1956; Тер-Григорян, 1973; Терезникова, 1975; Schmutterer, 1952).

#### ***Fonscolombia graminis* Lichtenstein, 1877**

Lichtenstein, 1877: 35 (France: vicinity of Montpellier). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989: 166. Matile-Ferrero, 2004: 74. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 214.

*Ripersia interrupta* Goux, 1934: 27 (France). Matile-Ferrero & Ben-Dov, 1995: 258 (*Euripersia*). Matile-Ferrero, 2004: 74 (synonymy and lectotype designation).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 2 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги хорошо развиты; задние тазики с просвечивающими порами; коготок со слабо развитым зубчиком. Анальный аппарат полноценный, с 6 укороченными щетинками, которые слегка длиннее диаметра анального кольца. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы имеются только в медиальной зоне пяти последних стернитов брюшка. Пятячеистые железы присутствуют в медиальной зоне головогруди. Простые дисковидные поры сходные по размеру с трехячеистыми железами разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы одного размера, разбросаны по всей поверхности тела. Церариев 2 пары на двух последних сегментах брюшка; каждый церарий с двумя короткими тонкими шипами и группой ассоциированных трехячеистых желез. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими щетинками.

Морфология самцов и личинок не описана, однако самцы присутствовали в типовой популяции (Lichtenstein, 1877).

**Материал.** Лектотип, серия самок из Франции и 2 серии из Италии (весь материал коллекции MNHN).

**Распространение.** Южная Франция и Италия.

**Образ жизни.** Собирается с корней злаков. Яйцеживородящий вид. В теле препарированных самок имеются развитые эмбрионы (D. Matile-Ferrero, устное сообщение).

#### ***Fonscolombia halimiphylli* (Danzig, 1968)**

Danzig, 1968: 846 (*Phenacoccus*, Southern Tajikistan); 2006: 141. Danzig & Sugonyaev, 1969: 116. Bazarov & Nurmatov, 1975: 60. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 216 (*Fonscolombia*).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинненно-овальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор; коготок с нормально развитым зубчиком. Брюшное устье крупное, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на IV-VII тергитах и ряды и полосы на IV-VIII стернитах и встречаются в большем или меньшем количестве встречаются на стернитах груди. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела кроме VIII стернита. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды III-VII стернитах брюшка и единичны на стернитах груди и передних стернитах брюшка, главным образом вдоль края тела. Церариев 2-3 пары: C<sub>17</sub> и C<sub>18</sub> и иногда C<sub>16</sub>, C<sub>18</sub> с 2 тонкими шипами и 4-5 железами, C<sub>17</sub> с 2 еще более тонкими шипами и 3-4 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими тонкими щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типового материала, серия из Таджикистана (Гиссарский хребет).

**Распространение [Distribution].** Таджикистан. [Tajikistan.]

**Образ жизни [Mode of life].** Монофаг парнолистника *Halimiphyllum gontsharovii*. Отмечен в пустынях Вахша и в горах в поясе аридного редколесья до высоты 1700 м. В горах червец поселяется как открыто на листьях, плодах и ветках, так и в плодах, поврежденных гусеницами чешуекрылых, в частности *Aristotelia zygophyllyvorella* Kuznetsov (Gelichiidae). В пустыне отмечен только внутри плодов. Червец проникает в плод через отверстие, прогрызенное гусеницей; в плодах, не поврежденных гусеницами, червцы ни разу не были обнаружены. Яйцекладка I поколения червцов наблюдалась во 2-3-й декаде мая, в конце мая - начале июня отрождались бродяжки II поколения. Яйцекладка II поколения отмечена в 3-й декаде июня. В этот период в каменистой пустыне в окрестностях Кызыл-Калы плоды парнолистника растрескиваются и опадают; яйцекладка червцов происходит открыто на ветках или плодолистиках. Яйцевые мешки защищают самок и яйца от чрезмерного испарения. В это же время появлялись уже личинки следующего поколения, которые, вероятно, переходили в другие укрытия. Дальнейшее развитие вида проследить не удалось.

#### *Fonscolombia herbacea* (Danzig, 1971)

Danzig, 1971: 375 (*Euripersia*, Russia: Southern Primorsk Terr.); 1980: 142 (*Euripersia*); Danzig, 2007 (*Fonscolombia*): 375. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 218.

**Диагноз.** Самка. Тело до 3 мм длиной, желтое при жизни. Усики обычно 9-, реже 7-8-члениковые, иногда с частичным разделением вершинного членика на две части. Ноги маленькие в сравнении с телом, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком. Анальный аппарат полноценный, с 6 щетинками, слегка превышающими по длине диаметр анального кольца. Брюшное устье почти круглое. Многоячеистые железы единичны по краю вентральной поверхности тел тела и образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны в медиальной зоне груди и передних стернитов брюшка. Простые дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела. Трубчатые железы двух размеров: крупные трубчатые железы образуют группы по краю тела на обеих сторонах и кроме того редко расположенные железы образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности головогруды и передних сегментов брюшка; мелкие железы вдвое тоньше крупных, разбросаны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Церариев 3-4 пары: C<sub>15</sub> - C<sub>18</sub>, иногда имеется C<sub>3</sub>. C<sub>18</sub> с 2-3 шипами и 5-6 железами, расположены на слабо склеротизированной пластинке; C<sub>15</sub>-C<sub>17</sub> с 2 шипами и 2-3 железами, C<sub>3</sub> слабо заметны; шипы всех церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками и короткими щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типов, большие серии из перечисленных ниже регионов. **Распространение.** Россия (Иркутская обл., Якутия, Хакассия, юг Приморского края), Казахстан (Карагандинская, Центрально- и Восточно-Казахстанская области, Алма-Атинская обл.), Монголия, Китай.

**Образ жизни.** Полифаг, живет на корнях сложноцветных: *Artemisia*, *Aster*, *Crepis*, *Tanacetum*, а также других двудольных трав; кроме того отмечен на *Allium* и *Bromus*. Обычный вид в

равнинных и горных степях Восточной Палеарктики. В Приморском крае самки отмечены в июне, отрождение бродяжек – в первой декаде августа.

***Fonscolombia incerta*** (Kiritshenko, 1940)

Kiritshenko, 1940: 124 (*Ripersia*, southern Ukraine, different localities). Borchsenius, 1949: 225 (*Phenacoccus*). Tereznikova, 1975: 219. Marotta, 1990: 85. Danzig, 2006: 153 (lectotype designation). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 220 (*Fonscolombia*).

*Euripersia caulicola* Tereznikova, 1979: 49 (Crimean peninsula). Danzig, 2006: 153 (synonymy).

*Paroudablis brachipodii* Săescu, 1985: 114 (Romania). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 201 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, около 2.5 мм длиной, от розового до лимонно-желтого при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги укорочены, с утолщенными задними бедрами. Анальный аппарат упрощенный, с неполным наружным рядом микрошипиков и короткими щетинками. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы расположены на трех-четырёх задних стернитах брюшка. Пятиячеистых желез нет. Простые трубчатые железы двух размеров (крупные примерно вдвое больше мелких); крупные железы образуют поперечные ряды на всех тергитах тела и краевую полосу на вентральной поверхности, единично и группами встречаются на груди; мелкие трубчатые железы образуют ряды и полосы на стернитах брюшка. Церариев 1-2 пары,  $C_{17}$  и  $C_{18}$ .  $C_{18}$  с 2 тонкими шипами и несколькими железами. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими щетинками.

Самцы неизвестны. Личинка самки 3-го возраста описана Кириченко, 1940б и Терезниковой, 1975.

**Замечания.** Как уже указывал Борхсениус (1949), Кириченко описал *Ph. incertus* по личинке самки 3-го возраста, приняв ее за взрослую самку. В нашем распоряжении имелся только один препарат типовой серии с одной самкой, которая была обозначена как лектотип (Данциг, 2006). Вероятно, этот препарат послужил основой для переописания Борхсениуса (1949). Возможно он же использован Терезниковой (1975) при изготовлении ее рисунка, изображение на котором отличается от нашего экземпляра отсутствием вентральных трубчатых желез в средней части груди и крупных трубчатых желез в средней части вентральной поверхности тела (они могли остаться незамеченными). На рисунке Терезниковой приведены шипы  $C_{18}$ , которые у нашего экземпляра утрачены при препарировании, не исключено, что на рисунке они воссозданы Терезниковой по оставшимся отверстиям.

*Paroudablis brachipodii* Săescu, 1985, судя по оригинальному описанию и рисунку, ничем не отличается от *Ph. incertus*. Какого либо сравнения с ранее описанными видами или определительного ключа в статье Савеску (Săescu, 1985) не содержится.

**Материал.** Типы *Ph. incertus*, паратип *Ph. caulicolus* и 2 самки из Уральской обл. Казахстана.

**Распространение.** Италия, Румыния, Молдавия, Южная Украина, Западный Казахстан. **Образ жизни.** Степной вид, живет на корнях *Festuca ovina*, *Stipa*, *Ammophila arenaria* и других злаков (Poaceae), реже на корнях травянистых двудольных растений.

***Fonscolombia kokandica*** (Nurmamatov, 1986)

Nurmamatov, 1986: 93 (*Phenacoccus*, Tajikistan: Kuraminski Ridge). Danzig, 2006: 151. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 223 (*Fonscolombia*).

**Замечания.** Вид очень близок к *F. setiger* Borchsenius, 1949 и отличается утолщенными и короткими голеньями, которые лишь вдвое длиннее лапок. Нурмаматов (1986) приводит в описании и изображает на рисунке 3 шипа в  $C_{18}$ , однако, голотип и паратип, которыми мы располагаем, имеют, как и *F. setiger*, по 2 шипа, но значительно более тонких, чем у *F. setiger*.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратип.

**Распространение.** Турция и Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Piptatherum kokanicum* (Poaceae) и других злаков.

***Fonscolombia menieri*** (Matile-Ferrero et Balachowsky, 1972)

Matile-Ferrero & Balachowsky, 1972: 107 (Canary Islands). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 224 (*Fonscolombia*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, очень крупное, около 7 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги в сравнении с телом, маленькие; коготок с маленьким зубчиком; коготковые пальчики у имеющихся самок не видны. Анальный аппарат усложненный, с одним внутренним рядом пор и 4 наружными рядами микрошипикиков и с 6 щетинками, слегка превышающими по длине диаметр анального кольца. Обе пары спинных устьиц имеются. Брюшное устье одно, крупное, овальное, со срединной перетяжкой. Многоячеистые железы имеются только на вентральной поверхности, они образуют широкие полосы на всех стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны по всей медиальной и субмедиальной зоне вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы редки в медиальной зоне вентральной поверхности тела и равномерно разбросаны по всей остальной поверхности тела. Простые трубчатые железы двух основных размеров, широкие и узкие. Точное расположение желез у имеющихся самок установить трудно, но кажется, что оба типа желез очень многочисленны по всей поверхности тела за исключением медиальной зоны вентральной поверхности головогруды и передних стернитов брюшка. Церариев 18 пар, большинство церариев с 2 (на голове с 3-4) очень тонкими и короткими, щетинковидными шипами. Часть тела с анальной парой церариев оторвана. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера щетинками.

Самцы неизвестны. Личинка первого возраста описана Matile-Ferrero & Balachowsky, 1972.

**Материал.** Типовая серия (голотип, паратип, оба в плохом состоянии, и личинки первого возраста) из коллекции MNHN.

**Распространение.** Канарские острова (Тенерифе), только типовое местонахождение. **Образ жизни.** Собран в разные годы на стеблях *Euphorbia canariensis* (Euphorbiaceae) в апреле и мае. В конце сентября 2014, несмотря на наши (И. А. Гаврилов-Зимин) интенсивные поиски в типовой местности этого вида нами были найдены только мертвые самки в яйцевых мешках из чего можно заключить, что вид развивается относительно синхронно и имеет лишь одно поколение в году.

***Fonscolombia phenacoccoides* (Kiritshenko, 1932)**

Kiritshenko, 1932: 136 (*Trionymus*, Ukraine: Odessa); 1940: 121. Borchsenius, 1949: 228; 1960: 49 (*Caulococcus*). Tereznikova, 1975: 222. Kozstarab & Kozár, 1988: 131. Tang, 1992: 433 (*Caulococcus*). Danzig, 2006: 155 (*Phenacoccus*, lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 226 (*Fonscolombia*).

*Phenacoccus cynodontis* Borchsenius, 1949: 229 (Tajikistan). Danzig, 2006: 155 (synonymy).

*Phenacoccus eugeniae* Bazarov, 1967: 67 (Tajikistan, junior homonym of *Ph. eugeniae* Takahashi, 1942). Bazarov, Nurmatov, 1975: 58. Danzig, 2006: 155 (synonymy).

*Phenacoccus bazarovi* Ben-Dov, 1994 (replacement name for *Ph. eugeniae* Bazarov, 1967). Danzig, 2006: 155 (synonymy).

*Phenacoccus kochiae* Danzig, 2006: 147 (Kazakhstan: Alma-Ata Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 226 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, до 3.5 мм длиной, розовое при жизни. Усики 9-, редко 8-члениковые. Ноги укорочены, часто с утолщенными задними бедрами, задние бедра и голени иногда с просвечивающими порами; коготок со слабо развитым зубчиком. Дыхальца обычно с плотными группами трехячеистых желез. Брюшное устье, как правило, нет. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности иногда встречаются на сегментах брюшка, на вентральной поверхности они образуют поперечные ряды и полосы на трех-четыре последних сегментах брюшка, иногда отдельные железы встречаются вдоль края тела. Пятиячеистые железы малочисленны или отсутствуют. Простые трубчатые железы одного размера, иногда встречаются на последних тергитах брюшка, на вентральной поверхности они расположены вдоль края брюшка и в средней части III-VI стернитов; их число подвержено индивидуальной изменчивости. Церариев 2-3 пары:  $C_{17}$ ,  $C_{18}$  и иногда  $C_{16}$ , расположены на склеротизованных пластинках.  $C_{18}$  с 2-3 шипами и 5-6 железами,  $C_{16}$  и  $C_{17}$  с 2 шипами и 3-4 железами. Шипы церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта волосковидными щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Рассматриваемый вид характеризуется значительной изменчивостью по наличию/отсутствию 5-ячеистых желез, числу многоячеистых и трубчатых желез. Пятиячеистые железы всегда отсутствуют у особей из западной части ареала, иногда имеются у

особей из восточной. Они обнаружены у самок с Памира и из Монголии, у части самок из Казахстана и Якутии. Их число подвержено индивидуальной изменчивости. Так, в Монголии оно колебалось от 1 до 5, редко 8. Иногда в одной серии встречаются самки с железами и без них. Для вида характерно отсутствие брюшного устьяца, однако, в одном из сборов из Якутии, у одного из двух экземпляров обнаружено маленькое брюшное устьеце.

Типы *Ph. cynodontis* отличаются частичной редукцией числа микрошипиков анального аппарата. В двух сериях из Казахстана наблюдалась изменчивость по этому признаку.

Типы *Ph. bazarovi* отличается от *Ph. phenacoccides* лишь наличием небольшого числа 5-ячеистых желез, этот признак у *Ph. phenacoccoides* (см. выше), как и у ряда других видов рода *Phenacoccus* подвержен внутривидовой изменчивости.

Типы *Phenacoccus kochiae* Danzig, 2006 отличаются широкоовальным телом и более многочисленными многоячеистыми железами. Оба этих признака подвержены возрастной и индивидуальной изменчивости и недостаточны для доказательства самостоятельности вида.

**Материал.** Кроме типов *Ph. phenacoccoides*, *Ph. bazarovi*, *Ph. kochiae* и *Ph. cynodontis*, самки из России (Волгоградская обл., Дагестан, Восточная Сибирь, Восточный Саян, Центральная Якутия), Украины, Казахстана (Уральская, Актюбинская, Акмолинская и Алма-Атинская обл.), Узбекистана (окрестности Кагана) и Монголии.

**Распространение.** Венгрия, Польша, Германия, Россия (Воронежская, Волгоградская и Астраханская области, Дагестан, Восточная Сибирь: Восточный Саян, Якутия), Украина, Молдавия, Грузия, Казахстан (широко), Таджикистан (широко), Узбекистан (окрестности Кагана), Монголия, Китай.

**Образ жизни.** Населяет равнинные и горные степи, встречается в пустыне и на засоленных участках. На Западном Памире обнаружен на высоте 3400 м. Живет в прикорневых пазухах листьев и на корнях злаков: *Elytrigia repens*, *Cynodon dactylon*, *Elymus*, *Poa nemorosa*, *Festuca ovina*, *Aneurolepidium*, *Puccinellia*. Реже встречается на двудольных травах.

#### ***Fonscolombia porifera* (Borchsenius, 1949)**

Borchsenius, 1949: 234 (*Phenacoccus*, Russia: Primorsk Terr.). Danzig, 1980: 135 (lectotype designation); 2006: 129. Tang, 1992: 433 (*Caulococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 230 (*Fonscolombia*).

*Phenacoccus comitans* Bazarov, 1967: 62 (Tajikistan). Danzig, 1980: 135 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 4 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги маленькие, бедра и голени задних ног с просвечивающими порами; коготок со слабо развитым зубчиком. Брюшного устьяца нет. Многоячеистые железы образуют широкую полосу вдоль края тела на обеих его сторонах, а также поперечные полосы на IV-VII тергитах и стернитах брюшка. Пятиячеистые железы имеются возле ротового аппарата и тазиков передних ног. Простые трубчатые железы одного размера, единично встречаются вдоль края последних тергитов брюшка, образуют группы вдоль края всех брюшных стернитов и поперечные ряды на IV-VIII стернитах брюшка. Церариев 2 пары, расположены на выпуклых склеротизированных пластинках. С<sub>18</sub> с 2-3 шипами и 7-9 железами, С<sub>17</sub> с 2 шипами и 4-5 железами. Шипы церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типов *Ph. poriferus* и *Ph. comitans*, самки из России (Приморский край: Лазовский заповедник), Таджикистана (Восточный Памир) и Северной Кореи.

**Распространение.** Таджикистан (Памир), Россия (Приморский край), Северная Корея, Китай.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев злаков и осок: *Elymus*, *Festuca*, *Carex* и др. В горах заходит до высоты 3500 м.

#### ***Fonscolombia rotunda* (Kanda, 1943)**

Kanda, 1943: 45 (Japan: Honsyu). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 232 (*Fonscolombia*).

*Coccurea trichonotuta* Danzig, 1971: 388 (Russia: Primorsk Terr.); 1980: 127 (*Phenacoccus*); 2006: 131. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 232 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 3 мм длиной, оранжевое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком. Брюшных

устьиц 2-3. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне стернитов груди и передних стернитов брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров; крупные железы расположены по всей дорсальной поверхности тела и вдоль края вентральной; мелкие железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и разбросаны по медиальной и субмедиальной зоне стернитов головогруды. Церариев 18 пар;  $C_{18}$  с 4-6 шипами, одной щетинкой и 12-16 железами,  $C_{16}$ ,  $C_{17}$  и  $C_3$  с 3 шипами и 4-6 железами, остальные церарии обычно с 2 шипами и 2-4 железами, иногда некоторые из них с 3-м дополнительным шипом или щетинкой. Все церарии расположены на слабо склеротизированных пластинках. Шипы церариев тонкие. На дорсальной поверхности тела помимо шипов встречаются длинные щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Сопоставление материалов по *Coccura trichonotuta* с оригинальным описанием и рисунком *Ph. rotundus*, которым мы не располагали ранее и которое нам недавно было любезно послано д-м Хиротака Танака, не оставляет сомнения в идентичности этих видов.

**Материал.** Кроме типов *Coccura trichonotuta*, 2 серии из Приморского края России.

**Распространение.** Россия (юг Приморского края), Япония (о. Хонсю).

**Образ жизни.** Широкий полифаг, встречается на многих деревьях и кустарниках, обычно располагается на подземных частях стволов и побегов, а также на толстых корнях. При поселении на надземных органах насекомые всегда скрыты под отставшей корой, в трещинах или вблизи ран. В этих случаях присутствие червецов выдают лишь муравьи, которые в массе сопровождают колонии червецов и строят над ними домики из пережеванной древесины. Особенно часто и в массе червец встречается на *Alnus hirsuta*, *Padus asiatica* и *Eleuterococcus senticosus*, заражает также *Malus manshurica*, *Crataegus* spp., *Betula* spp., *Ulmus propinqua*, *Euonymus* spp., *Aralia mandshurica*, *Artemisia* sp.

### ***Fonscolombia setigera* (Borchsenius, 1949)**

Borchsenius, 1949: 223 (*Phenacoccus*, Kazakhstan: Aktyubinsk Prov. and Russia: Orenburg Prov.). Danzig, 2006: 149. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 235 (*Fonscolombia*).

*Phenacoccus kaplini* Danzig, 1983: 514 (Turkmenia: Repetek); 2006: 149 (synonymy).

*Phenacoccus gobicus* Danzig, 1987: 577 (Mongolia: Bayan-Hongor Aimag); 2006: 149 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, до 5 мм длиной. Усики 9-, реже 8-члениковые. Ноги нормально развиты, с тонкими члениками; задние тазики с небольшим количеством мелких просвечивающих пор; зубчик на коготке слабо развит. Брюшное устье большое, овальное. Многоячеистые железы расположены в медиальной зоне трех задних стернитов брюшка. Пятиячеистых железы единичны возле хоботка или отсутствуют (чаще). Простые трубчатые железы незначительно различаются по величине; более крупные железы образуют поперечные ряды на тергитах груди и полосы на тергитах брюшка; более мелкие железы собраны вдоль края стернитов заднегруды и брюшка, единичны в средней части груди и образуют поперечные ряды на IV-VII стернитах брюшка. Церариев 3-7 пар:  $C_1$ - $C_4$  и  $C_{16}$ - $C_{18}$ .  $C_1$ - $C_4$  с 2-3 шипами и 4-5 железами, иногда не выражены,  $C_{18}$  с 2 шипами и 7-8 железами, остальные церарии с 2 шипами и 2-3 железами.  $C_{18}$  расположены на небольшой склеротизированной пластинке. Шипы церариев тонкие. Судить о характере шипов в  $C_{18}$  по типовой серии *Ph. setiger* трудно, так как лишь у одного паралектотипа сохранился один шип в  $C_{18}$ , поэтому на рисунке приведен также  $C_{18}$  *Ph. kaplini*. Дорсальная поверхность покрыта редкими короткими щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовые серии *Ph. setiger*, *Ph. kaplini* и *Ph. gobicus*, 2 самки из Казахстана (Чимкентская обл.) и серия самок из Туркмении.

**Распространение.** Россия (Оренбургская обл.), Казахстан (Актюбинская и Чимкентская обл., горы Хантау), Туркмения, Монголия.

**Образ жизни.** Степной вид. Живет на стеблях злаков, собран на *Stipa lessingiana*, *S. gobicus*, *Elytrigia repens* и *Stipagrotis karelinii*.

### ***Fonscolombia stepposa* (Matesova, 1968)**



Matesova, 1968a: 109 (nom. nud.); 1968: 155 (*Phenacocopsis*; Eastern Kazakhstan). Danzig, 1971: 373 (*Euripersia*); 1980a: 140 (*Euripersia*); 2007: 368 (*Fonscolombia*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 237.

**Замечания.** Вид очень близок к европейско-сибирскому *F. tomlinii*, отличается наличием 5-ячеистых желез на дорсальной поверхности тела. Этот признак уникален для всего рода *Fonscolombia* и ближайшего к нему рода *Phenacoccus*.

**Материал.** Кроме голотипа, изучена 1 самка из Приморского края.

**Распространение.** Россия (юг Приморского края, Лазовский заповедник), Восточный Казахстан (отроги Колбинского хребта).

**Образ жизни.** Редкий вид, обитает на степных участках и приморских скалах. Собран на корнях *Poa stepposa* и *Festuca* sp. (Poaceae).

***Fonscolombia stipae*** (Nurmamatov, 1986)

Nurmamatov, 1986: 762 (*Phenacoccus*, Tajikistan: northern slopes of Gissarskiy range, Iskander-Kul' Lake). Danzig, 2007: 373 (*Fonscolombia*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 238 (*Fonscolombia*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги маленькие в сравнении с телом, без просвечивающих пор; зубчик на коготке слабо развит. Анальный аппарат полноценный, с 6 укороченными щетинками, которые примерно равны по длине диаметру анального кольца. Брюшное устье большое, овальное. Многоячеистые железы расположены только в медиальной зоне трех последних стернитов брюшка. Пятиячеистых желез нет. Трубочатые железы одного размера, на дорсальной поверхности они единичны на груди и передних тергитах брюшка; на вентральной встречаются по краю головогруди, образуют полосы в средней части стернитов брюшка. Церариев 4-7 пар:  $C_3$  и  $C_{16}$ - $C_{18}$ , иногда имеются  $C_{13}$ - $C_{15}$ .  $C_3$  с 3 шипами и 4-5 железами,  $C_{18}$  с 2 шипами и 10 железами, расположены на склеротизованной пластинке, остальные церарии с 2 шипами и 2-3 железами. Шипы церариев тонкие, в  $C_{18}$  несколько толще и длиннее, чем в остальных. Дорсальная поверхность с тонкими, слегка изогнутыми волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 1 паратип.

**Распространение.** Таджикистан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Stipa* sp. (Poaceae). Самки собраны в июне на каменисто-щелбнистом склоне на высоте 2200 м.

***Fonscolombia tomlinii*** (Newstead, 1892) (Рис. 2.1.2-2)

Newstead, 1892: 146 (*Ripersia*, England). Williams, 1962: 26 (*Euripersia*). Danzig, 1971: 373 (*Euripersia*); 1994: 46 (*Fonscolombia*); 2007: 367. Matile-Ferrero, 2004: 75 (*Fonscolombia*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 240 (*Fonscolombia*).

*Ripersia montana* Newstead, 1898: 97 (France). Matile-Ferrero, 2004: 75 (synonymy, lectotype designation).

*Ripersia exul* Green, 1924: 45 (England). Williams, 1962: 26 (synonymy).

*Ripersia mesnili* Balachowsky, 1934: 67 (France). Schmutterer, 1952: 392. Williams, 1962: 26 (synonymy).

*Pseudococcus bufo* Kiritshenko, 1936: 149 (Ukraine; types are not found, the material of Kiritshenko from Odessa is available, that is noted by him as "sp. n." though collected in 1938 (?). Apparently, redescription of the species by Borchsenius (1949) was made on this material). Borchsenius, 1949: 202 (*Phenacocopsis*). Matesova, 1968: 109 (*Phenacocopsis*). Ter-Grigorian, 1973: 125 (*Phenacocopsis*). Danzig, 1971: 373 (*Euripersia*, synonymy).

*Phenacoccus agropyri* Borchsenius, 1937: 52 (Russia: Northern Caucasus), 1949: 200 (*Phenacocopsis*). Danzig, 1971: 373 (*Euripersia*, synonymy), 2007: 367 (lectotype designation).

*Ripersia exul allosiana* Goux, 1945: 37 (France). Matile-Ferrero, 2004: 75 (synonymy, lectotype designation).

*Phenacocopsis nasonovi* Borchsenius, 1949: 201 (Russia: Leningrad Prov.: Luga). Danzig, 1971: 373 (*Euripersia*, synonymy); 2007: 367 (lectotype designation).

*Bessenayla balachowskyi* Goux, 1988: 6 (France: Rhone). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 241 (synonymy).

*Conicoccus montrottieri* Goux, 1994: 41 (France). Matile-Ferrero, 2004: 75 (synonymy, lectotype designation).

*Longicoccus divnogoricus* Gavrilov, 2003 (Russia: Voronezh Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013 (*Fonscolombia*).

Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 241 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело до 3.5 мм длиной, розовое. Усики 6-8-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор; зубчик на коготке хорошо развит. Анальный аппарат полноценный, число пор и микрошипики, а также длина щетинок варьируют в разных популяциях. Брюшных устьиц 2, редко 3, они выпуклые и склеротизированные. Многоячеистые

железы распространены на вентральной поверхности брюшка и заднегруди. Пятиячеистые железы расположены в медиальной зоне стернитов груди. Простые дисковидные поры поры разбросаны по обеим сторонам тела. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на брюшке и беспорядочно разбросаны на груди с обеих сторон тела. Церариев 2-3 пары:  $C_{17}$ ,  $C_{18}$  и изредка  $C_{16}$  с двумя тонкими шипами и 5-6 железами, расположены на слабо склеротизированной пластинке.  $C_{17}$  подобны  $C_{18}$ , но с более короткими шипами. На дорсальной поверхности тела наряду с щетинками различной длины расположены шипики.

Самцы неизвестны. Личинка 1-го возраста описана Тер-Григорян (1973) и Терезниковой (1975).

**Замечания.** Мы изучили паратип *Bessenayla balachowskyi* Goux и не нашли каких либо отличий от *F. tomlinii*. В оригинальном описании эти виды не сравнивались. Указание Goux (1988) на то, что его новый монотипный род *Bessenayla* характеризуется некими особыми трехячеистыми железами материалом не подтверждается – железы выглядят также как и у подавляющего большинства других червецов.

*Longicoccus divnogoricus* Gavriov, 2003 был описан по единственной очень молодой самке, сильно отличающейся по размерам и форме тела и некоторым другим вариабельным признакам от всех многочисленных самок, хранящихся в коллекции ЗИН РАН. Однако, в связи с накоплением значительного материала по изменчивости разных видов червецов мы склонны связывать указанные отличия именно с очень ранним возрастом собранной самки, а не с реальным разрывом в морфологической изменчивости (хиатусом).

**Материал.** Более 30 серий из Швейцарии, Польши, Венгрии, Украины, России, Армении, Казахстана, и Монголии, паратип *Bessenayla balachowskyi* из коллекции MNHN.

**Распространение.** Западная Европа (широко), Польша, Украина, Россия (вся европейская часть до Ленинградской области на севере, Новосибирская обл., Якутия), Армения, Казахстан, Монголия, Китай.

**Образ жизни.** Степной вид, но проникает в лесную зону по остепненным участкам и в горы до высоты 3000 м. Живет на корнях различных злаков: *Agropyron*, *Festuca*, *Poa*, *Koeleria*, *Elymus* и др. В Армении отмечен на посевах пшеницы и ячменя. Яйцеживородящий вид (Терезникова, 1975; Матесова, 1968; И.А. Гаврилов, устное сообщение). Сообщение Шмуттерера (Schmutterer, 1952), о том, что личинки вылупляются через 10 дней после откладки яиц нуждается в уточнении.

#### *Malekoccus* Matile-Ferrero, 1988

##### *Malekoccus acaciae* Matile-Ferrero, 1988

Matile-Ferrero, 1988: 34 (Saudi Arabia: Makkah Prov.: Wadi Bani Malek). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 244.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, 2.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор; коготок с хорошо выраженным зубчиком; коготковые пальчики у единственного плохо окрашенного экземпляра не видны. Анальный аппарат полноценный, состоит из двух разомкнутых полуколец, каждое с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипиков, с 6 короткими щетинками, примерно равными по длине диаметру анального кольца. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на IV-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистые железы примерно такого же размера, как и многоячеистые, разбросаны в медиальной части вентральной поверхности груди и трех первых стернитов брюшка. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела; в медиальной части вентральной поверхности груди они малочисленны. Простые дисковидные поры разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы двух типов: простые и с плоским кольцом у отверстия протока. Простые трубчатые железы имеются только на вентральной поверхности брюшка, вместе с многоячеистыми железами. Железы с плоским кольцом равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Имеется две пары церариев; каждый образован двумя тонкими шипами, без скопления трехячеистых желез. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Саудовская Аравия, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран с *Acacia asak* (Fabaceae).

*Perystrix* Gavrilov, 2004

*Perystrix monieri* (Balachowsky, 1939) (Рис. 2.1.2-3)

Balachowsky, 1939: 264 (*Phenacoccus*, Portugal: Madeira). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 247 (*Perystrix*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипиков и 6 щетинками, слегка превышающими по длине диаметр анального кольца. Брюшное устье одно, крупное, овальное. Многоячеистые железы встречаются на последних тергитах брюшка и образуют поперечные ряды на всех стернитах брюшка; единичные многоячеистые железы встречаются также на дорсальной поверхности головогруды. Пятиячеистых желез нет. Мелкие простые поры встречаются на обеих сторонах тела. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные слегка превышают по диаметру протока диаметр трехячеистых желез, а по длине примерно в 1.5 раза превышают диаметр многоячеистых желез; мелкие трубчатые железы слегка меньше по диаметру протока, чем трехячеистые железы, а по длине примерно равны диаметру многоячеистых. На дорсальной поверхности тела оба типа желез образуют поперечные ряды и редкие группы вместе с моноячеистыми железами (на последних тергитах брюшка). На вентральной поверхности тела мелкие трубчатые железы образуют ряды на стернитах брюшка и единично встречаются на вентральной поверхности груди; крупные железы на вентральной поверхности присутствуют главным образом по краю брюшных стернитов. Нормально развитых церариев нет. Псевдоцерарии имеются на брюшных сегментах и две-три пары на переднем конце тела; все они образованы короткими щетинками с несколькими ассоциированными железами. На дорсальной поверхности тела имеются шипики и щетинки, подобные щетинкам в псевдоцерариях.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия (синтипы) из коллекции MNHN.

**Распространение.** Португалия (Мадейра), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет на корнях двудольных трав: *Cynara* (Asteraceae), *Medicago* (Fabaceae).

*Perystrix ulmaria* Gavrilov, 2004

Gavrilov, 2004: 524 (Russia: Volgograd Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 249.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4 мм дл. Усики 9-члениковые. Анальный аппарат усложненный, с одним внутренним рядом пор, двумя наружными рядами микрошипиков и 6 щетинками, которые слегка длиннее диаметра анального кольца. Брюшное устье отсутствует. Многоячеистые железы (с 10-14 ячейками) на дорсальной поверхности тела образуют вместе с трубчатыми железами более или менее отчетливые поперечные ряды; на вентральной поверхности тела многоячеистые железы образуют полосы и ряды на стернитах брюшка и единично встречаются на стернитах головогруды; кроме того, по краям V, VI и VII сегментов брюшка многоячеистые железы образуют вытянутые группы из 15-25 желез. Пятиячеистые железы расположены на вентральной поверхности груди и первого сегмента брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров; крупные трубчатые железы образуют поперечные ряды на тергитах брюшка и единично встречаются на дорсальной поверхности головогруды, часто в сочетании с многоячеистыми железами; отдельные крупные трубчатые железы заходят на край брюшных стернитов. Мелкие трубчатые железы образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка; часть мелких трубчатых желез заходит на край дорсальной поверхности тела, образуя группу в краевой зоне VII-VIII сегментов брюшка. Церариев/псевдоцерариев 18 пар. С<sub>18</sub> с двумя тонкими длинными шипами. В остальных церариях на месте шипов расположено по 2-4 длинных щетинки (псевдоцерарии), аналогичными таковым на остальной дорсальной поверхности тела. Строение церариев подвержено сильной индивидуальной

изменчивости. Так, у голотипа часть церариев образована шипами и щетинками, а часть только щетинками; у одного из паратипов все церарии, кроме последнего, содержат только щетинки. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками и различной длины щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип, 5 паратипов и серия самок в спирте.

**Распространение.** Россия (Волгоградская обл.), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Материал был собран на стволах под корой *Ulmus* sp. (Ulmaceae).

### *Phenacoccus* Cockerell, 1893

#### Экологическая группа видов, близких к *Phenacoccus piceae* (Loew, 1883)

Представители 6 перечисленных ниже видов живут на различных хвойных древесных растениях. Морфологически некоторые из этих видов выглядят очень сходно с видами, живущими на покрытосеменных древесных растениях. Например, *Ph. arambourgi* Balachowsky, 1954 (Ливан, на *Cedrus*) подобен *Ph. tataricus* Matesova, 1960 (Казахстан, на *Berberis*, *Caragana*, *Morus*, etc.), а *Ph. yerushalmi* Ven-Dov, 1985 (Израиль, на *Pinus*) выглядит в целом как *Ph. defectus* Ferris, 1950 (США и Западная Европа, полифаг на двудольных травах). Однако в виду обширности рода *Phenacoccus* и сложности определения многих его видов мы считаем целесообразным рассматривать хвойных червецов как отдельную экологическую группу до более глубокой ревизии рода *Phenacoccus* в рамках мировой, или хотя бы голарктической фауны.

#### *Phenacoccus arambourgi* Balachowsky, 1954

Balachowsky, 1954: 110 (Lebanon: Barrouk). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 259.

**Диагноз.** Самка. Усики 8-9-члениковые (варьирует в типовой серии). Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с 6 длинными щетинками. Спинных устьиц две пары, плохо заметны. Брюшное устье одно, маленькое, овальное. Многоячеистые железы имеются только на вентральной поверхности брюшка: образуют поперечные ряды и полосы на последних 5 брюшных стернитах. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной и субмедиальной зоне вентральной поверхности. Трехячеистые железы малочисленны в медиальной зоне вентральной поверхности тела и равномерно разбросаны по всей остальной поверхности. Простых дисковидных пор нет. Простые трубчатые железы двух размеров; крупные по диаметру своего протока чуть больше диаметра трехячеистой железы, а по длине почти в два раза превышают диаметр многоячеистой железы, образуют поперечные ряды по всей дорсальной поверхности тела и группы вдоль края вентральной поверхности груди и брюшка; мелкие железы, с диаметром протока примерно равным диаметру трехячеистой железы, а по длине чуть больше диаметра многоячеистой железы, разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела. Церариев 14-15 пар (не развиты средне- и заднегрудные пары), все с двумя (рядом с 1) короткими шипами и несколькими трехячеистыми железами. Шипы анальной пары церариев более крупные, расположены вместе с 7-8 ассоциированными железами на склеротизованной пластинке. Дорсальная поверхность покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Вся типовая серия (синтипы) из коллекции MNHN.

**Распространение.** Ливан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на *Cedrus libanotica* (Pinaceae).

#### *Phenacoccus isadenatus* Danzig, 1971

Danzig, 1971: 378 (Russia: Kuril Islands); 1978: 10; 1980: 130; 2004: 532. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 260.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.2 мм длиной, желтовато-розовое при жизни. Брюшных устьиц три. Многоячеистые железы единично встречаются на дорсальной поверхности головы, образуют поперечные ряды на тергитах груди и передних тергитах

брюшка, разрозненно разбросаны по вентральной поверхности и образуют поперечные ряды на последних стернитах брюшка. Пятичленистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела за исключением двух последних стернитов брюшка. Простые трубчатые железы одного размера, разбросаны по всей поверхности тела, образуя более или менее отчетливые поперечные ряды на обеих сторонах груди и брюшка. Церариев 6-8 пар (на голове и задних тергитах брюшка);  $C_1$ - $C_4$  с 3-4 (реже с 2) шипами и 4-7 трехчленистыми железами;  $C_{18}$  с 4 шипами и 16-20 железами.

Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типовых, 2 серии (9 самок) с Сахалина.

**Распространение.** Россия: Сахалин, Курильские о-ва (Кунашир).

**Образ жизни.** Живет на *Picea ajanensis* и *P. glehni* (Pinaceae). Яйцекладка на Кунашире отмечена в середине июля.

*Phenacoccus juniperi* Ter-Grigorian, 1964

Ter-Grigorian, 1964: 186 (Armenia); 1973: 143. Danzig, 2003: 355. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 262.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное около 2.6 мм длиной, серовато-зеленоватое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье небольшое, овальное. Многочленистые железы малочисленны и встречаются лишь на четырех последних стернитах брюшка. Пятичленистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы одного размера, малочисленны, беспорядочно встречаются на вентральной поверхности тела. Церариев 11-14 пар (неразвита часть грудных церариев).  $C_{18}$  с 2 шипами и 10-12 железами.  $C_1$  и  $C_3$  с 3 шипами и 3-5 железами; остальные церарии с 2 шипами и 2-3 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 4 паратипа.

**Распространение.** Армения, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на коре и под корой стволов и ветвей *Juniperus*. (Cupressaceae).

*Phenacoccus longoi* Russo, 1994

Russo, 1994: 279 (Italy: Calabria: Catanzaro). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 264.

**Замечания.** Вид очень близок, возможно, конспецифичен *Ph. arambourgi* Valachowsky, 1954 и отличается выраженностью всех 18 пар церариев (некоторые с незначительной склеротизацией) и сильной склеротизацией кутикулы под анальными церариями.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Италия (Калабрия) и Греция.

**Образ жизни.** Собран на *Abies alba* (Pinaceae).

*Phenacoccus piceae* (Loew, 1883)

Loew, 1883: 267 (*Boisduvalia*, Austria). Cockerell, 1896b: 325 (*Oudablis*). Fernald, 1903b: 89 (*Paroudablis*), 1903b: 92 (*Phenacoccus*). Šulc, 1944: 2 (*Peukinococcus*). Borchsenius, 1949: 238 (*Paroudablis*). Schmutterer, 1952: 396. Tereznikova, 1975: 214. Kosztarab & Kozár, 1988: 131. Tang, 1992: 545. Ben-Dov, 1994: 337 (*Phenacoccus*). Danzig, 2004: 535. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 264.

*Paroudablis borchsenii* Matesova, 1957: 167 (Kazakhstan: Zailiiskii Ala-Tau). Danzig, 1980: 130 (*Phenacoccus*); 2004: 536. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 264 (synonymy).

*Paroudablis montanus* Hadzibejli, 1959: 575 (Georgia). Danzig, 1980: 130 (*Phenacoccus*); 2004: 536 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 264 (synonymy).

*Phenacoccus maritimus* Danzig, 1971: 377 (Russia: South of Primorsk Terr.); 1980: 130; 2004: 536. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 264 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.5 мм длиной, розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Брюшных устьиц 1-3 (их число варьирует индивидуально и географически). Многочленистые железы на дорсальной

поверхности тела обычно имеются, однако их число сильно варьирует от 70-80 штук, разбросанных по всем тергитам, до полного их отсутствия (см. Šulc, 1944; Данциг, 2004). На вентральной поверхности многоячеистые железы образуют группы вдоль края тела, поперечные ряды на последних стернитах брюшка и единично встречаются на остальной вентральной поверхности. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности за исключением двух последних стернитов брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные железы образуют поперечные ряды на большинстве тергитов и встречаются вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие трубчатые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев 6-8 пар: на голове и последних тергитах брюшка; все церарии с 2-3 (реже некоторые с 4-5) шипами и несколькими ассоциированными трехячеистыми железами; обычно (особенно у молодых самок) расположены на склеротизированных пластинках. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками.

Самцы и личинки обоих полов описаны Шульцем (Šulc, 1944).

**Замечания.** Как было детально показано ранее (Данциг, 2004) индивидуальная и географическая изменчивость *Ph. piceae* полностью перекрывает различия между локальными номинальными видами *Ph. montanus*, *Ph. borchsenii* и *Ph. maritimus*; мы рассматриваем указанные локальные «виды», как младшие синонимы *Ph. piceae*.

**Материал.** В дополнение к типовым сериям *Ph. borchsenii*, *Ph. maritimus* и *Ph. montanus* двадцать самок из Западной Европы (Франция, Италия, Швейцария, Австрия), серия самок из Закарпатской Украины, 4 серии самок из России (Ленинградская и Калининградская обл., Якутия, Бурятия), серия самок из Восточного Казахстана, 2 самки из Монголии.

**Распространение.** Европа (широко), Россия (Северо-Запад, Северный Кавказ, Якутия, Бурятия, Приморский Край), Абхазия, Грузия, Казахстан, Монголия, Китай.

**Образ жизни.** Живет на разных видах *Picea*, *Abies*, *Taxus* sp. в равнинных и горных лесах. В разных частях обширного ареала появление взрослых самок и начало откладки яиц происходят с середины июня по начало августа.

#### ***Phenacoccus yerushalmi* Ben-Dov, 1985**

Ben-Dov, 1985a: 189 (Israel: Jerusalem). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2014: 268.

**Диагноз.** Самка. Тело до 4 мм длиной, розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье одно, крупное, со срединной перетяжкой. Многоячеистые железы малочисленны, имеются лишь вокруг вагинального отверстия. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела, но на вентральной стороне менее многочисленны, чем на дорсальной. Простые трубчатые железы единично присутствуют на двух последних брюшных стернитах. Церариев 18 пар; каждый церарий с 2 ( $C_3$  с 3) шипами и 4-8 (анальные церарии с 25) трехячеистыми железами. Большинство церариев расположено на бугорках. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера тонкими шипиками и шипами, некоторые из которых достигают размера шипов церариев.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид очень похож на известного полифага двудольных растений *Ph. defectus* Ferris, 1950, от которого согласно Бен-Дову (1985) отличается более крупными дорсальными шипами.

**Материал.** Топотип (Израиль, Иерусалим, на *Pinus halepensis*, 8.IV.1984, Y. Ben-Dov).

**Распространение.** Португалия, Испания, Франция, Италия, Греция, Турция, Тунис, Израиль.

**Образ жизни.** Живет на разных видах рода *Pinus* (Pinaceae).

#### **Экологическая группа видов, близких к *Phenacoccus aceris* (Signoret, 1875)**

Мы относим к этой группе 7 видов, живущих на стволах и ветвях (очень редко на корнях покрытосеменных растений и крупных кустарников. Все эти виды весьма сходны

морфологически (см. общую определительную таблицу), а некоторые вероятно являются синонимами полиморфных, широкораспространенных *Ph. aceris* и *Ph. transcaucasicus*.

***Phenacoccus aceris* (Signoret, 1875)**

Signoret, 1875: 329 (*Pseudococcus*, France: Savoie). Cockerell, 1896: 324 (*Phenacoccus*). Šulc, 1943: 1. Borchsenius, 1949: 212. Ferris, 1950: 126. Schmutterer, 1952: 396. Danzig, 1970: 1016; 1978: 9; 1980: 124; 2003: 331. Ter-Grigorian, 1973: 136. Tereznikova, 1975: 214. Xadzibeili, 1983: 77. Kosztarab & Kozár, 1988: 123. Gavrilov, 2003: 109. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 277.

*Pseudococcus mespili* Signoret, 1875: 333 (France: Paris). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995: 251 (synonymy and lectotype designation).

*Pseudococcus aesculi* Signoret, 1875: 330 (France: Paris). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995: 251 (synonymy and lectotype designation).

*Pseudococcus hederæ* Signoret, 1875: 332 (France: vicinity of Montpellier). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995: 251 (synonymy).

*Pseudococcus platani* Signoret, 1875: 334 (France: Haute-Savoie). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995: 251 (synonymy and lectotype designation).

*Pseudococcus ulicis* Douglas, 1888: 88 (England). Newstead, 1903: 176 (synonymy).

*Pseudococcus ulmi* Douglas, 1888: 124 (England). Newstead, 1903: 176 (synonymy).

*Pseudococcus quercus* Douglas, 1890: 154 (England). Newstead, 1903: 176 (synonymy).

*Pseudococcus socius* Newstead, 1892: 144 (England). Newstead, 1903: 177 (synonymy).

*Phenacoccus pergandei* Cockerell, 1896i: 55 (Japan). Ray, 1942 (synonymy). Danzig, 1980: 125 (discussion of synonymy).

*Dactylopius vagabundus* Reh, 1903: 305 (Germany). Lindinger, 1912b: 366 (synonymy).

*Phenacoccus polyphagus* Borchsenius, 1949: 213 (Russia: Primorsk Terr.). Danzig, 1970: 1016 (synonymy).

*Phenacoccus perillustris* Borchsenius, 1949: 215 (Tajikistan: Hissar Ridge). Danzig, 2003: 337 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 278 (synonymy).

*Phenacoccus gorgasalicus* Hadzibejli, 1960a: 304 (Georgia). Danzig, 2003: 331 (synonymy).

*Phenacoccus prunicola* Borchsenius, 1962a: 232 (China: Yunnan). Danzig, 1970: 1016 (synonymy).

*Paroudablis ulmi* Savescu, 1985: 114 (Romania). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 278 (synonymy).

*Phenacoccus karkasicus* Moghaddam, 2013: 52 (Iran: Isfahan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 278 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 5 мм длиной; цвет живой самки варьирует от зеленовато-желтого до розового. Ноги хорошо развиты, обычно без просвечивающих пор. Брюшных устьиц обычно 2-5, редко 1. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Пятиячеистые железы расположены в средней части вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные железы собраны в плотные поперечные полосы на всех тергитах тел и образуют полосу вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие железы образуют поперечные ряды в медиальной и субмедиальной зоне стернитов брюшка и встречаются на стернитах головогруды. Церариев 18 пар. Иногда  $C_1$ ,  $C_2$  и  $C_4$  плохо заметны.  $C_1$ ,  $C_2$  и  $C_4$  с 2, редко с 1 или 3 шипами и 3-7 железами,  $C_3$  с 3-4 шипами и 4-8 железами,  $C_{18}$  с 3-6 шипами и большой группой желез, остальные церарии с 2 шипами и 3-8 железами.  $C_{18}$  расположены на небольшой склеротизованной пластинке. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипами и шипиками; иногда некоторые дорсальные шипы объединены в медиальные церарии.

Самцы и личинки обоих полов описаны Шульцем (Šulc, 1943). Личинки самок разных возрастов описаны Тер-Григорян (1973).

**Замечания.** Широкая распространенность и довольно значительная изменчивость *Ph. aceris* послужили причиной описания многочисленных «близких видов», различия между которыми и обычными самками *Ph. aceris* стираются при изучении обширных серий из разных регионов Палеарктики. Так, типовой материал *Ph. gorgasalicus* (собранный в Грузии с *Quercus hartwissiana* и *Q. iberica*) отличается тремя неполными рядами срединных дорсальных церариев. Экземпляр с меньшим числом таких церариев обнаружен нами в материале из Армении (Мегринский р-н, Гудемникурис, *Crataegus*), что позволяет рассматривать указанное отличие как результат внутривидовой изменчивости). Такими же медиальными церариями, а также наличием лишь одного брюшного устьица отличается *Phenacoccus karkasicus* Moghaddam, 2013, рассматриваемый здесь в качестве нового субъективного синонима.

*Paroudablis ulmi* Savescu, 1985, судя по оригинальному описанию и рисунку, никаких отличий от *Ph. aceris* не имеет.

*Ph. polyphagus* и *Ph. prunicola* были описаны на том основании, что обладают бóльшим числом устьиц (3-4 и 5 соответственно), чем европейский *Ph. aceris* (2-3) (Борхсениус, 1949, 1962). Однако ревизия материала из разных точек ареала (Данциг, 1970, 1980, 2003) показала, что число брюшных устьиц возрастает от 2 на северо-западе ареала до 5 на юго-востоке и кроме того, число устьиц часто варьирует индивидуально, поэтому этот признак не имеет таксономического значения как видовой. Редко, в разных частях обширного ареала вида встречаются особи с 1 устьицем (см. например, Гаврилов, 2003). Наибольшую же изменчивость по числу брюшных устьиц демонстрируют серии самок из Калининградской области России, хранящиеся в коллекции ЗИН РАН. Так из 7 самок, собранных на *Quercus robur*, 3 самки имеют 2 устьица, а 4 только одно; из трех самок с *Malus domestica* 2 самки с двумя устьицами и одна с одним устьицем; из 5 самок с *Alnus glutinosa*, четыре с 2 устьицами и одна с одним устьицем. Одним устьицем отличается от *Ph. aceris* и среднеазиатский *Phenacoccus perillustris* Borchsenius, 1949. Других отличий между указанными видами мы найти не смогли.

Североамериканская популяция *Ph. aceris* повсеместно демонстрирует 2 устьица (Ferris, 1950), что вероятно свидетельствует об исходной интродукции из Европы, где самки с двумя устьицами переобладают. См. также более подробное обсуждение морфологической внутривидовой изменчивости у Данциг, 1970, 1980.

У 3 экземпляров, определенных ранее как *Phenacoccus perillustris*, отмечено объединение части дорсальных трубчатых желез в группы по 2, реже по 3 и 4 железы, что необычно не только для вида, но и вообще для рода *Phenacoccus*. Такие самки обнаружены в Туркмении и Монголии среди самок с обычным расположением желез.

**Материал.** В дополнение к типовым сериям *Ph. polyphagus*, *Ph. prunicola*, *Ph. perillustris*, *Ph. gorgasalicus* несколько сотен самок из Западной Европы, России и сопредельных стран.

**Распространение.** Широко распространен по всей Палеарктике, до тундровой зоны на севере. Самой северной точкой, вероятно, является Камчатка (сбор Л.Е. Лобковой). Завезен в Северную Америку.

**Образ жизни.** Широкий полифаг, живет на стволах, ветках и листьях различных деревьев и кустарников, особенно часто на Розоцветных, встречается в равнинных и горных лесах, садах и декоративных насаждениях, иногда вредит.

В оригинальном описании *Ph. perillustris* вид указан с веток *Lonicera tatarica*, однако на этикетках типового препарата написано "на корнях *Lonicera*", на этикетке спиртового материала, из которого взяты экземпляры для препарирования значится "корни кустарника".

#### ***Phenacoccus azaleae* Kuwana, 1914**

Kuwana, 1914: 1 (Japan). Tang & Li, 1988: 45.

*Phenacoccus viburnae* Kanda, 1931: 25 (Japan). Wu, 2000: 63 (synonymy). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 283.

**Замечания.** Мы не располагали оригинальным описанием или материалом по этому виду. Судя по рисунку в книге Tang & Li (1988) этот вид ничем не отличается от *Ph. aceris* (Signoret, 1875).

**Материал.** Три самки из Японии и 1 самка из Южной Кореи.

**Распространение.** Китай (широко), Южная Корея, Япония.

**Образ жизни.** Живет на различных древесных и кустарниковых растениях.

#### ***Phenacoccus cerasi* Savescu, 1985**

Savescu, 1985: 111 (Romania). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 284.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку этот вид близок к полиморфному *Ph. transcausicus* Hadzibejli, 1960, от которого отличается лишь отсутствием брюшного устьица. Вероятно, является внутривидовой формой *Ph. transcausicus*.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Румыния, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на *Prunus avium* (Rosaceae).



***Phenacoccus querculus* Borchsenius, 1949**

Borchsenius, 1949: 239 (*Paroudablis*, Azerbaijan). Ter-Grigorian, 1973: 172. Tang, 1992: 547 (*Phenacoccus*). Danzig, 2003: 339 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 284.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3.5 мм, розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье большое, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на четырех последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы встречаются лишь возле ротового аппарата. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные железы образуют поперечные полосы и ряды по всем тергитам тела за исключением VIII тергита брюшка, где имеется лишь пара желез; мелкие железы (более чем в два раза мельче крупных) разбросаны по всей вентральной поверхности тела. Церариев 18 пар; С<sub>18</sub> с 5-7 шипами, несколькими шипиками и многочисленными железами, расположены на склеротизированной пластинке. Остальные церарии с 2-3, С<sub>3</sub> с 4 шипами и группой желез. Шипы церариев толстые. Дорсальная поверхность тела покрыта многочисленными толстыми шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типов, 3 самки из Азербайджана и 6 из Армении.

**Распространение.** Грузия, Армения, Азербайджан, Турция.

**Образ жизни.** Живет на стволе и ветках *Quercus macranthera* и *Q. castaneifolia* (Fagaceae). Яйцекладущие самки встречаются также на листьях.

***Phenacoccus rubicola* Kwon, Danzig et Park, 2003**

Kwon, Danzig & Park, 2003: 117 (South Korea). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 287.

**Замечания.** Вид очень близок к *Ph. aceris* (Signoret, 1875) от которого отличается плотной краевой полосой трубчатых желез и короткими дорсальными поперечными полосами трубчатых желез, располагающимися лишь на тергитах груди передних тергитах брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Южная Корея, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Rubus crataegifolius* (Rosaceae).

***Phenacoccus tataricus* Matesova, 1960**

Matesova, 1960: 215 (Kazakhstan, different localities). Danzig, 2003: 339. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 287.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, около 3 мм длиной, серовато-белое. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье большое, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на четырех последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела, кроме последних стернитов брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные железы (диаметр их протока больше диаметра трехчленистой железы) образуют поперечные ряды на тергитах груди и брюшка и единично встречаются вдоль края вентральной поверхности тела; более мелкие железы расположены в медиальной зоне вентральной поверхности и образуют скопления вдоль края последних стернитов брюшка. Церариев 18 пар. С<sub>18</sub> с 2 шипами, 1-2 шипиками и 9-15 железами. С<sub>1</sub> и С<sub>3</sub> с 2-3, остальные церарии с 2 шипами, С<sub>17</sub> с 4-6, остальные церарии с 2-4, редко 1 железой. С<sub>18</sub>, а иногда и С<sub>17</sub> расположены на овальной склеротизированной пластинке. Шипы церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме 25 экземпляров типовой серии, 4 экземпляра из Казахстана и 5 из Киргизии.

**Распространение.** Казахстан (широко), Киргизия.

**Образ жизни.** Живет на ветках деревьев и кустарников: *Berberis*, *Caragana*, *Crataegus*, *Ribes*, *Morus*, *Gleditsia*.

***Phenacoccus transcausicus* Hadzibejli, 1960 (Figs 2.1.2-34, 35 & 36)**

Hadzibejli, 1960: 60 (Georgia). Danzig, 2003: 333. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 289.

*Phenacoccus mespili* sensu Borchsenius, 1949: 220, non Signoret, 1875: 367. Matesova, 1962: 13. Ter-Grigorian, 1962: 57; 1973: 140. Bazarov & Nurmamatov, 1975: 57. Tereznikova, 1975: 217. Kosztarab & Kozár, 1988: 130.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, 3-4 мм длиной, розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье большое, овальное, с перетяжкой по бокам. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на пяти задних сегментах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны по вентральной поверхности груди и передних сегментов брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров; как правило, они расположены только на вентральной поверхности тела, где крупные железы образуют группы по краю груди и брюшка, а мелкие железы единичны на груди и собраны в поперечные ряды на стернитах брюшка. Иногда крупные трубчатые железы имеются и на дорсальной поверхности тела, где их число подвержено большой индивидуальной изменчивости (см. комментарии ниже). Церариев 18 пар;  $C_{18}$  с 3 шипами и большой группой желез,  $C_2$  с 2-3,  $C_3$  с 3-4, остальные церарии с 2 шипами, число желез в церариях 4-8. Шипы церариев длинные и тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами, которые образуют поперечные ряды на всех сегментах тела.

Самцы неизвестны. Личинки 1-го и 2-го возраста описаны Тер-Григорян (1973).

**Замечания.** Индивидуальная изменчивость по числу дорсальных трубчатых желез столь велика, что крайние варианты можно было бы принять за разные виды (сравни рисунки). Однако обнаружены и промежуточные варианты, которые не позволяют сделать такого вывода. Разные модификации (от нескольких желез на последних тергитах брюшка до прерывающихся поперечных рядов на большинстве тергитов тела) встречаются на одних и тех же растениях и в одних и тех же географических районах, а иногда и в одном сборе (как у самок из Киргизии) – см. более подробное обсуждение у Данциг (2003).

**Материал.** Кроме типа, более 40 серий из России, Украины, Грузии, Армении, Азербайджана, Туркмении, Узбекистана.

**Распространение.** Россия (Ростов, Ср. и Нижн. Поволжье, Дагестан, Черноморское побережье Кавказа), Украина, Грузия, Армения, Азербайджан, Турция, Туркмения, Узбекистан, Казахстан, Киргизия.

**Образ жизни.** Живет на ветках и стволах розоцветных плодовых деревьев: *Malus*, *Pyrus*, *Armeniaca*, *Cedonia*, *Mespilus*, *Prunus*, *Cerasus*, *Persica*, а также на *Crataegus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Lonicera* и др.

**Прочие виды рода *Phenacoccus* (живущие главным образом на травянистых растениях, редко на мелких кустарничках).**

***Phenacoccus alticola* Bazarov, 1967**

Bazarov, 1967: 61 (Tajikistan: Pamir, Lake Zor Kul). Bazarov & Nurmamatov, 1975: 58. Danzig, 2006: 157. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 294.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено овальное, около 2.5 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги с укороченными члениками, задние голени с просвечивающими порами. Дыхальца с плотными группами трехъячеистых желез. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы имеются только на двух последних стернитах брюшка. Пятиячеистых желез нет. Простые трубчатые железы расположены только на вентральной поверхности тела, малочисленны, они двух размеров; крупные образуют узкую полосу вдоль края груди и брюшка, встречаются в средней части III-VI стернитов. Мелкая железа обнаружена только одна, возле тазика средних ног, она вдвое мельче крупных. Церариев 2 пары:  $C_{17}$  и  $C_{18}$ .  $C_{18}$  с 2 шипами и 5-8 железами, расположены на склеротизованной пластинке.  $C_{17}$  с 2 шипами и 2 железами. Шипы церариев короткие, утолщенные. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** *Ph. alticola* отличается от близких видов рода *Phenacoccus* тем, что крупные трубчатые железы на вентральной поверхности тела у него расположены не только по краю, но и в средней части брюшка.

**Материал.** Голотип и 2 самки из Восточного Памира (р. Оксу в 6 км выше кишлака Субаши).

**Распространение.** Таджикистан (Западный и Восточный Памир).

**Образ жизни.** Живет на корнях и в прикорневой части *Elymus mutans*, and *Leymus secalinus* (Poaceae).

***Phenacoccus angustatus* Borchsenius, 1949**

Borchsenius, 1949: 222 (Kirghizia and Tajikistan); 1960: 47 (*Caulococcus*). Danzig, 2006: 136 (*Phenacoccus*, lectotype designation). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 296.

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги длинные, тазики, бедра и голени задних ног с просвечивающими порами. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы расположены на пяти задних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны по всей вентральной поверхности тела, лишь на двух задних стернитах брюшка единичны. Простые трубчатые железы немногочисленны, расположены как показано на рисунке; дорсальные трубчатые железы немного крупнее вентральных. Церариев 7-10 пар: головные и задние брюшные, иногда развиты грудные.  $S_1$  с 3,  $S_3$  с 4 шипами и 3-4 железами, остальные церарии, кроме  $S_{18}$ , с 2 шипами и 2-3 ( $S_{17}$  с 4-5) железами.  $S_{18}$  с 2 длинными и 2 короткими шипами и 10-12 железами. Шипы церариев, кроме  $S_{18}$ , тонкие. Церарии расположены на склеротизованных пластинках. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид характеризуется необычно большим количеством 5-ячеистых желез, которые встречаются даже на двух последних стернитах. Самки из Актюбинской области Казахстана и из Туркмении отличаются от типового материала наличием, наряду с крупными, единичных мелких трубчатых желез на задних стернитах. Возможно, этот материал не относится к *Ph. angustatus*. Матесова (1968) приводит из Восточного Казахстана вид, который называет «*prore angustatus*», он собран с листьев *Phleum*, принадлежит ли он к рассматриваемому виду, не ясно.

**Материал.** В дополнение к типовой серии, 1 самка из Актюбинской обл. Казахстана, 1 самка и личинка старшего возраста из Туркмении (Копетдаг).

**Распространение.** Турция, Казахстан (Актюбинская обл.), Туркмения (Копетдаг), Киргизия (Джелалабад), Таджикистан (Кулябский р-н).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Sorgum*, *Cynodon dactylon*, *Triticum*, *Aegilops* и *Hordeum* (Poaceae).

***Phenacoccus arabicus* (Ezzat, 1960)**

Ezzat, 1960 (*Amonostherium*, Egypt). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 298 (*Phenacoccus*).

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка Ezzat, 1960). Тело широкоовальное, до 2.4 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги, в сравнении с телом маленькие, с небольшим количеством просвечивающих пор на задних голених; коготок со слабо развитым зубчиком; коготковые пальчики булавовидно расширены на вершине. Анальный аппарат полноценный, с 6 укороченными щетинками, которые примерно равны по длине диаметру анального кольца. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела, за исключением дорсальной и вентральной поверхности головы. Пятиячеистых желез нет. Простые трубчатые железы одного размера, разбросаны по всей поверхности тела. Церарии представлены только анальной парой; каждый церарий с 2 короткими шипами и 4 ассоциированными трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Египет, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Matthiola* sp. (Brassicaceae).

***Phenacoccus arthropityi* Archangelskaya, 1930**

Archangelskaya, 1930: 78 (*Ph. arthropityoni*, Turkmenia: Repetek); 1931: 74 (*Ph. arthropityi*, incorrect subsequent spelling); 1937: 129. Borchsenius, 1949: 232. Danzig: 1968: 846; 2006: 141. Danzig & Sygonyaev, 1969: 116. Bazarov & Nurmatov, 1975: 59. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 299.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, 2.5 мм, желтое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на IV-VII тергитах и ряды и полосы на IV-VIII стернитах и встречаются в большем или меньшем количестве на стернитах груди. Трехячеистые железы многочисленны по всей поверхности тела, кроме медиальной зоны вентральной поверхности, где они заменены пятиячеистыми железами. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела кроме VIII стернита. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на всех тергитах тела, на вентральной поверхности единичны на груди и передних сегментах брюшка, главным образом вдоль края тела, и образуют поперечные ряды на III-VII стернитах брюшка. Церариев 2-3 пары: C<sub>17</sub> и C<sub>18</sub> и иногда C<sub>16</sub>, C<sub>18</sub> с 2 тонкими шипами и 4-5 железами, C<sub>17</sub> с 2 еще более тонкими шипами и 3-4 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Название «*arthrophytoni*» было употреблено только один раз (Архангельская, 1930), название «*arthrophyti*», напротив, стало общеупотребительным и его можно сохранить для последующего употребления (Кодекс, ст. 33.3.1).

Описанный из Китая *Ph. neimengulicus* Wu, 2000, судя по рисунку и оригинальному описанию существенных отличий от *Ph. arthrophyti* не имеет. Мы, однако, избегаем здесь формальной синонимизации без изучения типового материала.

**Материал.** Двадцать пять серий из Туркмении (в том числе 2 из Репетека), Южного Казахстана, Узбекистана, Таджикистана и Монголии.

**Распространение.** Песчаные пустыни центрально-азиатских республик бывшего СССР и Монголии.

**Образ жизни.** Основным кормовым растением является саксаул (*Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*, *H. ammodendron*). Насекомые поселяются в прикорневой части и на молодых побегах, иногда сплошь покрывая растения медвяной росой. Заселяет также галлы псиллид рода *Caillardia* Berg: *C. notata* Loginova и *C. robusta* Loginova, предпочитая галлы *C. notata* с более рыхло расположенными чешуйками. Кроме того мы располагали материалом с солянок: *Anabasis salsa*, *Halostachis begangerianum*, *Campharosma lessingi* и *Kochia prostrata*. В Южном Казахстане собран с *Artemisia terra-albae*, *A. cina* и *Artemisia* spp. Развивается в двух поколениях. Развитие в галлах псиллид подробно описано Данциг (1968), Данциг и Сугоняевым (1969), Базаровым и Нурмаматовым (1975).

#### ***Phenacoccus atubulatus* Wu, 2000**

Wu, 2000: 61 (China: Ningxia Hui). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 302.

**Диагноз.** Самка (на основании описания и рисунка Wu, 2000). Тело овальное, около 2 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы малочисленны, расположены только в медиальной зоне четырех последних стернитов брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне стернитов головогруды и брюшка. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела, за исключением медиальной зоны вентральной поверхности, где они заменены пятиячеистыми железами. Трубчатых желез нет. Церариев 18 пар; анальная пара церариев лежит на склеротизированных пластинках. Дорсальная поверхность тела покрыта толстыми шипиками разного размера.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид очень близок к *Ph. memorabilis* Borchsenius, 1949, от которого отличается наличием небольшого количества многоячеистых желез и отсутствием брюшного устья.

**Распространение.** Китай (Нинся-Хуэй), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Cynanchum komarovii* (Aposynaceae).

#### ***Phenacoccus avenae* Borchsenius, 1949**

Borchsenius, 1949: 217 (Armenia). Williams & Miller, 1985: 671-674 (lectotype designation). Ter-Grigorian, 1968: 87; 1973: 168. Kosztarab & Kozár, 1988: 125. Ben-Dov, 1987: 115. Marotta, 1992: 83. Danzig, 2003: 345. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 303.

*Ph. balachowskyi* Savescu, 1984: 150 (Romania). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 303 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Задние голени с просвечивающими порами. Брюшное устье небольшое, овальное. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела отсутствуют или единично встречаются на V-VIII тергитах (оба экземпляра из Армении, которые мы изучили, в том числе лектотип, имели железы), на вентральной поверхности тела образуют ряды и полосы в центральной части шести последних сегментов брюшка и встречаются по их краю. Пятиячеистые железы расположены на груди и передних сегментах брюшка. Трубочатые железы на дорсальной поверхности тела двух размеров: более крупные образуют поперечные ряды из редко расположенных желез, VIII сегмент с двумя железами; мелкие железы собраны в группу по краю VII, несколько желез имеется по краю VI сегмента. На вентральной поверхности трубочатые железы также двух размеров: крупные единично расположены вдоль края груди и брюшка, мелкие собраны в поперечные ряды на III-VII сегментах и в группы по краю сегментов брюшка, отдельные железы встречаются в средней части груди. Церариев обычно 18 пар.  $C_{18}$  с 2 более крупными и 2-3 более мелкими шипами и несколькими железами.  $C_1$  и  $C_3$  с 3, остальные церарии с 2 шипами и 2-5 железами.  $C_1$ - $C_4$  и  $C_{17}$ ,  $C_{18}$  расположены на небольшой склеротизованной пластинке. Шипы церариев тонкие. Дорсальные шипики тонкие, некоторые из них имеют трехячеистую железу при основании.

Самцы неизвестны. Личинки самок последнего возраста описаны Тер-Григорян (1973).

**Замечания.** *Ph. avenae* очень близок к северо-американскому *Ph. colemani* Ehrhorn, 1906 (см. Williams, Miller, 1985).

*Ph. balachowskyi* Savescu, 1984, судя по оригинальному описанию и рисунку, отличается от *Ph. avenae* отсутствием нескольких грудных пар церариев. Однако, внутривидовая редукция грудных церариев – частое явление у разных видов червецов и не может, на наш взгляд служить достаточным обоснованием самостоятельности вида. Тем более, что никакого сравнения с ранее описанными видами или определительного ключа в статье Savescu (1984) не содержится.

**Материал.** Кроме лектотипа по одному экземпляру из Армении и Нидерландов.

**Распространение.** Венгрия, Италия, Румыния, Армения, Турция, Израиль. Завезен из Турции с луковичками лилейных, амариллисовых и ирисов в Англию, Нидерланды и США. **Образ жизни.** В Армении, Венгрии, Румынии и в Италии живет главным образом в пазухах листьев дикорастущих злаков: *Avena*, *Agrostis*, *Hordeum*, *Cynodon*, *Poa*. В Англии, Нидерландах, Турции и Израиле зарегистрирован на луковичках цветочных культур.

### *Phenacoccus betae* Moghaddam, 2010

Moghaddam, 2010: 65 (Iran: Kermanshah Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 304.

**Замечания.** Судя по оригинальному рисунку и описанию этот вид очень близок к *Ph. schmelevi* Bazarov, 1980 и отличается лишь наличием просвечивающих пор на бедрах и голенях задних ног. Однако мы не располагаем материалом по обоим этим видам и не можем подтвердить указанное различие. В статье Могаддам (Moghaddam, 2010) эти виды не сравниваются.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Иран (провинция Керманшах), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Beta vulgaris* (Amaranthaceae).

### *Phenacoccus butorinae* (Danzig et Gavrilov, 2005) (Рис. 2.1.2-4)

Danzig & Gavrilov, 2005: 529 (*Fonscolombia*, Russia: Voronezh). Danzig, 2007: 370. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 305 (*Phenacoccus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, выпуклое, до 2 мм длины, бледно-розовое при жизни. Усики 7-8-члениковые; вершинный членик не всегда четко разделен на два. Ноги короткие, тонкие, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком. Анальный аппарат полноценный, с 6 укороченными щетинками, которые примерно равны по длине диаметру анального кольца.

Брюшного устья нет. Многоячеистые железы имеются только вокруг вагинального отверстия. Пятиячеистых желез нет. Простые трубчатые железы двух размеров: более широкие железы расположены на дорсальной поверхности тела на нескольких последних сегментах брюшка; узкие железы малочисленны, встречаются только на последних стернитах брюшка. Церариев 1 пара,  $C_{18}$ , с 2 тонкими шипами и 3 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия (Воронеж, в черте города), только типовое местонахождение. **Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Koeleria sabuletorum* (Poaceae). В середине июля в теле самок были уже сильно развитые эмбрионы.

***Phenacoccus chatakicus*** Kaydan et Kozár, 2010

Kaydan & Kozar, 2010: 30 (Turkey: Van Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 306 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 2.3 мм длиной. Ноги хорошо развиты; задние бедра и голени с просвечивающими порами. Брюшное устье маленькое, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на брюшных тергитах и стернитах. Пятиячеистых желез нет. Мелкие дисковидные поры разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные железы разбросаны по всей поверхности тела; мелкие трубчатые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев 4-5 пар, расположенных на двух последних брюшных тергитах и на голове ( $C_1$ ,  $C_2$  и иногда  $C_3$ );  $C_2$  с 3 шипами и 3-4 трехячеистыми железами; анальные церарии с 2 тонкими шипами и 9-13 ассоциированными трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками разного размера.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид близок к *Ph. hordei* (Lindeman, 1886), от которого отличается меньшим числом церариев (4-5 пар) и отсутствием 5-ячеистых желез.

**Распространение.** Турция (провинция Ван), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с неопределенной двудольной травы.

***Phenacoccus daganiae*** (Bodenheimer, 1926)

Bodenheimer, 1926: 191 (*Pseudococcus*, Israel). Ben-Dov, 1991: 11 (*Peliococcus*, lectotype designation). Danzig, 2001: 136. Kaydan, 2014 (*Phenacoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 308.

*Peliococcus armeniacus* Borchsenius, 1949: 253 (Armenia). Ter-Grigorian, 1973: 184.

Danzig, 2001: 136 (synonymy and lectotype designation).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 2.5 мм длиной. Усики 7-9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор; коготок без зубчика. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела, иногда образуя группы по 2-6 желез. Пятиячеистые железы многочисленны по всей вентральной поверхности тела за исключением последнего стернита брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров (плохо различимы), разбросаны по всей поверхности тела. Церариев 18 пар;  $C_{18}$  с 3-4 шипами; остальные церарии с 2 шипами;  $C_6$ - $C_{11}$  с сильно расставленными шипами. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Помимо типов *P. daganiae* and *P. armeniacus*, 9 самок из Армении, Таджикистана и Венгрии.

**Распространение.** Италия, Венгрия, Израиль, Армения, Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Cynodon dactylon* (Poaceae).

***Phenacoccus danielaferreae*** (Goux, 1989) (Рис. 2.1.2-5)

Goux, 1989: 292 (*Giraudia*, France: Rhone; junior homonym of *Giraudia* Förster, 1869). Kozár & Kemal, 2009: 1 (*Gouxia*, replacement name). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 308 (*Phenacoccus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 1.2 мм длиной. Усики у единственного имеющегося экземпляра обломаны, присутствуют только 6 первых члеников. Непонятно на каком материале основано указание Goux (1989) о 8-члениковых усиках. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор; коготок с маленьким зубчиком; коготковые пальчики длиннее коготка; их вершина у имеющегося экземпляра видна не четко. Анальный аппарат полноценный, с 6 длинными щетинками. Имеются две пары спинных устьиц, передние плохо заметны. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы единично встречаются на последних тергитах брюшка и образуют поперечные ряды на брюшных стернитах. Пятиячеистые железы единично встречаются в медиальной зоне вентральной поверхности груди. Трубочатые железы простые, двух размеров: крупные железы (их длина примерно в 1.5 раза превышает диаметр многоячеистой железы) образуют поперечные ряды на тергитах груди и брюшка и единично встречаются вдоль края вентральной поверхности брюшка; мелкие железы (их длина слегка превышает диаметр многоячеистой железы) образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев 18 пар, все с 2 тонкими шипами и группой ассоциированных желез. На дорсальной поверхности тела расположены разного размера шипы и шипики, часть из которых достигает размеров шипов церариев и сопровождается 2-3 ассоциированными трехячеистыми железами. Самцы неизвестны. Личинки первого возраста описаны Goux (1989). В отличие от имаго не имеют многоячеистых и трубчатых желез.

**Замечания.** Монотипный род *Gouxia* на наш взгляд ничем не отличается от обычных представителей рода *Phenacoccus*. Указание Goux (1989) на отсутствие коготкового зубчика у типового вида не соответствует действительности.

Вид очень близок к *Ph. pumilus* Kiritshenko, 1936 от которого отличается более крупными шипами дорсальной поверхности тела, достигающими по размеру шипы церариев. **Материал.** Голотип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Рона: Курзьё), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корневой шейки *Holcus lanatus* (Poaceae).

***Phenacoccus defectus* Ferris, 1950**

Ferris, 1950b: 137 (USA: California). McKenzie, 1967: 231. Williams & Granara de Willink, 1992: 354. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 312.

**Замечания.** Этот американский вид несколько раз завозился с посадочным материалом в страны Западной Европы и в Японию. Подробное описание и рисунок приводятся, например у McKenzie (1967) и Williams & Granara de Willink (1992). Очень близок к палеарктическим видам *Ph. memorabilis* Borchsenius, 1949 и *Ph. atubulatus* Wu, 2000.

**Распространение.** США (Калифорния), Мексика, заносный вид в некоторых странах западной Европы и в Японии.

**Образ жизни.** Полифаг, живет на всех частях кормовых растений из семейств Asteraceae, Chenopodiaceae, Crassulaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Poaceae и т.д.

***Phenacoccus desertus* (Bazarov et Nurmamatov, 1975)**

Bazarov & Nurmamatov, 1975: 63 (*Heterococcopsis*, Tajikistan: East Pamir). Kaydan, 2011: 60 (*Phenacoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 313.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 2 мм длиной, бледно-оранжевое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный, но с укороченными щетинками; их длина примерно соответствует диаметру анального кольца. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на тергитах и стернитах брюшка и единично встречаются на остальной поверхности тела. Пятиячеистые железы разбросаны по всей дорсальной поверхности тела за исключением двух последних стернитов брюшка. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка, встречаются вдоль края головогруди на обеих сторонах тела. Церариев до 10 пар: на голове и последних тергитах брюшка. Шипы церариев тонкие, плохо отличимы от остальных шипов дорсальной поверхности. Дорсальная поверхность покрыта шипами и шипиками различного размера.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Таджикистан (Восточный Памир), только типовое местонахождение. **Образ жизни.** Собран с *Artemisia demissa* (Asteraceae).

***Phenacoccus discadenatus* Danzig, 1978**

Danzig, 1978: 128 (Russia: Yakutia); 2006: 128. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 315.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги короткие; задние голени с просвечивающими порами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы расположены на обеих сторонах тела: на дорсальной они образуют поперечные ряды на всех тергитах, на вентральной многочисленны по всему телу. Пятиячеистые железы многочисленны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы расположены только на вентральной поверхности тела, встречаются по краю и собраны в поперечные ряды на III-VII стернитах брюшка. Церариев 3 пары: C<sub>18</sub> с 5 шипами и 8 железами, C<sub>16</sub> и C<sub>17</sub> с 2 шипами и 2-3 железами. C<sub>18</sub> расположены на небольшой склеротизованной пластинке; шипы церариев короткие и толстые. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия: Северная и Центральная Якутия.

**Образ жизни.** Собран на корнях *Poa* и *Agropyron cristatum* (Poaceae) на участках степной растительности и в остепненных сосняках. 23 июля близ Верхоянска отмечена откладка яиц.

***Phenacoccus edentatus* Danzig, 1971**

Danzig, 1971: 374 (*Euripersia*, Russia: Primorsk Terr.); 1980: 140; 2007: 374 (*Fonscolombia*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 317 (*Phenacoccus*).

**Диагноз.** Самка. Тело до 3.5 мм длиной, желтое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги без просвечивающих пор; коготок без зубчика. Анальный аппарат полноценный, с 6 щетинками, слегка превышающими по длине диаметр анального кольца. Брюшное устье очень маленькое, выпуклое. Многоячеистые железы расположены только на 4 последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны на груди и передних сегментах брюшка. Простые трубчатые железы многочисленны на обеих сторонах тела, дорсальные несколько крупнее вентральных. Церариев 2 пары: C<sub>17</sub> и C<sub>18</sub>, они с 2 шипами и 2-3 (C<sub>17</sub>) - 4-5 (C<sub>18</sub>) железами. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия (Приморский край: Григорьевка, бухта Соколовская в Лазовском заповеднике).

**Образ жизни.** Живет на *Arundinella hirta* и других злаках. Обитает на остепненных участках и скалах.

***Phenacoccus ejinensis* Tang, 1988**

Tang in Tang & Li, 1988: 50 (China: Inner Mongolia). Tang, 1992 (*Caulococcus*). Ben-Dov, 1994: 315 (*Phenacoccus*). Wu, 2000: 63. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 317.

**Замечания.** Вид очень близок к *Ph. angustatus* Borchsenius, 1949, от которого отличается полным отсутствием пятиячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Внутренняя Монголия), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Oxytropis glabra* (Fabaceae) и *Matthiola incana* (Brassicaceae).

***Phenacoccus emansor* Williams et Kozarzhevskaya, 1988**

Williams & Kozarzhevskaya, 1988: 760 (Netherlands). Danzig, 2006: 145. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 319.

**Замечания.** Вид очень близок к *Ph. tergrigorianae* Borchsenius, 1956. Отличается следующими признаками: большим числом церариев: 6-8 пар (кроме C<sub>3</sub> и C<sub>17</sub>, C<sub>18</sub>, часто встречаются C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub> и другие церарии на груди и брюшке), 9-члениковыми усиками и наличием просвечивающих пор



на задних бедрах и голенях. Иногда имеется брюшное устье. От египетского вида *Ph. pyramidensis* Ezzat, 1960, известного нам только по оригинальному описанию и рисунку, *Ph. emansor* отличается лишь отсутствием пятиячеистых желез.

**Материал.** В дополнение к 2 паратипам, две серии самок из Туркмении (окрестности Ашхабада и Копет-Даг).

**Распространение.** Турция, Туркмения, Израиль, завезен с луковичными растениями в теплицы Англии, Нидерландов, России (Главный Ботанический сад РАН), США.

**Образ жизни.** Исходно вид был обнаружен карантинной службой России на подземных частях декоративных ирисов (*Iris xiphium*) и лилий, импортированных из Нидерландов. Затем в Туркмении этот вид был найден в пазухах листьев *Iris* и *Eremurus* (Liliaceae).

### ***Phenacoccus ferulae* Borchsenius, 1949**

Borchsenius, 1949: 219 (Uzbekistan: vicinity of Samarkand; Tajikistan). Bazarov & Nurmamatov, 1975: 56. Danzig, 2003: 352 (lectotype designation). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 319.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 4 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги очень крупные, без просвечивающих пор. Брюшное устье большое, овальное. Многаячеистые железы расположены только вокруг вагинальной щели. Пятиячеистых желез нет. Простые трубчатые железы трех размеров: крупные образуют поперечные ряды из редко расположенных желез на всех тергитах тела; железы среднего размера расположены вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие железы единично встречаются в медиальной зоне вентральной поверхности. Церариев 18 пар.  $S_{18}$  с 3-4 шипами и 15-20 железами,  $S_{17}$  с 2 шипами и 7-10 железами,  $S_3$  с 3 шипами и 9-11 железами, остальные церарии с 2 шипами и 4-6 железами. Шипы церариев удлиненные, тонкие; у молодых экземпляров церарии расположены на склеротизованных пластинках и бугорках. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками; часть из них по длине равна шипам церариев и сопровождается 1-2 трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** В дополнение к типам, одна самка из Таджикистана и одна из Узбекистана.

**Распространение.** Венгрия, Италия, Турция, Узбекистан, Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет на различных частях двудольных и однодольных трав: *Ferula*, *Zygophyllum*, *Gypsophila*, *Cynodon*, *Festuca*, *Poa*.

### ***Phenacoccus giuliae* (Pellizzari, 2011)**

Pellizzari, 2011: 302 (*Spinococcus*, Italy: Sardinia). Kaydan, 2015 (*Phenacoccus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 321.

**Замечания.** Вид очень близок к *Ph. memorabilis* Borchsenius, 1949 и отличается полным отсутствием пятиячеистых желез.

**Распространение.** Италия (Сардиния), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Umbilicus rupestris* (Crassulaceae).

### ***Phenacoccus glanduliporatus* Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014**

Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 323 (Russia (Dagestan), Turkmenia, Kazakhstan).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор. Брюшное устье крупное, овальное. Многаячеистые железы имеются только в медиальной зоне пяти последних стернитов брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне стернитов груди и передних стернитов брюшка. Трехячеистые железы равномерно распределены по поверхности тела, за исключением медиальной зоны груди, где они замещаются пятиячеистыми железами. Простые поры встречаются на обеих сторонах тела в ассоциации с трубчатыми железами. Трубчатые железы двух размеров: крупные железы простого типа, образуют ряды на всех тергитах тела, за исключением последнего тергита брюшка и встречаются вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие трубчатые железы с небольшим узким вортничком, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и группы по краю двух последних брюшных стернитов. Многие крупные трубчатые железы и некоторые мелкие железы имеют одну (редко две) ассоциированные простые дисковидные поры. Церариев 18 пар; все церарии с 2 шипами (кроме  $S_3$ , который с 3 шипами) и

2-3 ассоциированными трехячеистыми железами; анальный церарий с 6-7 трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Новый вид отличается от всех известных нам видов рода *Phenacoccus* наличием трубчатых желез с ассоциированными простыми порами.

Название вида образовано от латинских слов “glandula” – железа и “pora” – пора.

**Материал.** Голотип: самка (в черном круге), Россия, Дагестан, 40 км С Дербента, дюны вдоль побережья Каспийского моря, на корнях *Artemisia arenaria*, 27.VII.1983, Е. Данциг; паратипы: самка на одном слайде с голотипом; 2 самки с такими же коллекторскими данными, но на отдельном препарате; 4 самки, Дагестан, Кумтор-Кале, пески Сары-Кум, на корнях полыни, 17.VII.1960, Е. Сугоняев; 1 самка, Туркмения, Копетдаг, 10 км ЮЗ п. Нахур, верховья Ай-Дере, пойменный лес, 24.V.1985, Е. Данциг; 9 самок, Казахстан, Акмолинская обл., горы Кокчетау, на корнях *Aremisia marshalliana*, 31.VII.1957, Т. Бущик; 6 самок с теми же данными, но сбора 2.VIII.1957; 3 самки, те же данные, но в 5 км ЮВ от гор Кокчетау, 13.VII.1957.

Дополнительный материал: серия самок из Казахстана (Джамбульская и Актюбинская области) сбора Г.Я. Матесовой.

**Распространение.** Россия (Дагестан: побережье Каспийского моря), Туркмения, Казахстан (широко).

**Образ жизни.** Живет на корнях разных видов *Artemisia* (Asteraceae), обычно на дюнах.

#### *Phenacoccus graminicola* Leonardi, 1908

Leonardi, 1908a: 160 (Italy: Calabria). Williams, 1985: 268. Cox, 1987: 73. Granara de Willink & Szumik, 2007: 41-43. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 325.

*Phenacoccus graminosus* McKenzie, 1960: 717 (USA: California); 1967: 255. Tranfaglia, 1976: 137 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье имеет крупное, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на тергитах и стернитах брюшка и образуют группы вдоль края груди на обеих сторонах тела; единичные многоячеистые железы встречаются также в субмедиальной зоне тергитов головогруды. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне груди и передних стернитов брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по большей части поверхности тела, кроме медиальной зоны стернитов груди и передних стернитов брюшка, где они заменены пятиячеистыми железами. Простые трубчатые железы одного размера, единично встречаются на тергитах груди и брюшка, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и небольшие группы вдоль края стернитов груди. Церариев 18 пар; головные и переднегрудные церарии каждый с 3 шипами и группой ассоциированных трехячеистых желез; остальные церарии с 2 шипами и группой трехячеистых желез. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Две серии самок из Франции (коллекция MNHN).

**Распространение.** Франция, Италия, Турция, Южная Африка, Австралия, Новая Зеландия, США и Аргентина.

**Образ жизни.** Широкий полифаг, живет на различных однодольных и двудольных травах.

#### *Phenacoccus herbaceus* Borchsenius, 1962

Borchsenius, 1962: 591 (China: Yunnan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 326.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка Борхсениуса, 1962). Тело удлиненоовальное, около 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье имеет. Многоячеистые железы расположены только на четырех последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела, за исключением медиальной зоны вентральной поверхности, где они заменены пятиячеистыми железами. Трубчатые железы трех размеров; крупные железы образуют поперечные ряды на всех тергитах тела; железы среднего размера расположены главным образом вдоль края вентральной

поверхности тела; мелкие трубчатые железы образуют поперечные ряды в медиальной зоне стернитов брюшка. Церариев 18 пар; анальные церарии расположены на сильно склеротизированных пластинках. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками различной длины.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Единственная самка (голотип) была собрана на листе неопределенного злака.

***Phenacoccus hordei*** (Lindeman, 1886)

Lindeman, 1886: 367 (*Wetwoodia*, Ukraine: Odessa). Borchsenius, 1949: 231 (*Phenacoccus*). Schmutterer, 1952: 397. Ter-Grigorian, 1973: 157. Tereznikova, 1975: 222. Kosztarab & Kozár, 1988: 129. Danzig, 2003: 329; 2006: 127. Gavrillov, 2003: 111. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 328.

*Pseudococcus graminis* Reuter, 1904a: 66 (Finland; junior homonym of *Ph. graminis* (Maskell, 1892)).

*Pseudococcus elongatus* Reuter, 1904b: 251 (replacement name for *P. graminis* Reuter).

*Phenacoccus cholodkovskiy* Marchal, 1908: 245 (southern Russia, without concrete locality). Borchsenius, 1949: 231 (synonymy).

*Phenacoccus latipes slavonicus* Laing, 1929: 475 (Ukraine: Odessa). Borchsenius, 1949: 255 (*Peliococcus slavonicus*). Danzig, 2001: 124 (synonymy).

*Phenacoccus avetianae* Borchsenius, 1949: 230 (Armenia). Ter-Grigorian, 1966: 89; 1973: 153. Danzig, 2003: 329 (synonymy and lectotype designation).

*Peliococcus unitubulatus* Borchsenius et Ter-Grigorian, 1956: 25 (Armenia). Danzig, 2001: 124.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм, желтовато-розовое при жизни. Усики 9-, реже 8-члениковые. Голени задних ног в той или иной мере утолщены, с многочисленными с просвечивающими порами. Брюшного устья нет. Многоячейстые железы многочисленны на обеих сторонах тела; на дорсальной поверхности они образуют поперечные ряды или полосы на груди и брюшке (число желез варьирует), на вентральной собраны в группы возле хоботка (иногда отсутствуют), тазиков передних ног, а также по краю груди и брюшка, единичны на остальной части груди и многочисленны на брюшке. Число 5-ячейстых желез подвержено индивидуальной изменчивости: они могут быть расположены на груди и брюшке (единичны или многочисленны), встречаются только возле ротового аппарата, или полностью отсутствовать. Простые трубчатые железы двух размеров; крупные железы образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и полосу вдоль края вентральной поверхности; мелкие трубчатые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев 14-18 пар, иногда не развиты грудные церарии или все церарии трудно различимы (в материале из Армении).  $S_{18}$  с 2 более длинными и 1-2 более короткими шипами и 7-14 железами,  $S_1$ - $S_3$  с 3-4 шипами, остальные церарии с 2 шипами и 4-8 железами. Шипы церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипами и шипиками; часть из них сопровождается трехячейстой железой.

Самцы неизвестны. Личинки самки всех возрастов описаны Тер-Григорян (1973).

**Замечания.** Среди изученного материала 6 самок из Восточного Казахстана (Убинский хребет) отличались отсутствием группы многоячейстых и трубчатых желез возле передних тазиков, характерной для *Ph. hordei*. Не типичны и кормовые растения этих аберрантных самок. *Ph. hordei* является олигофагом злаков, а обсуждаемые нами насекомые собраны с *Orostachys spinosa* (Crassulaceae) (5 самок) и *Ziziphora clinopodioides* (Lamiaceae) (1 самка). Кроме этих самок мы имели ещё 2 самок с двудольных растений: с *Trifolium* (Fabaceae) и *Sinapis* (Brassicaceae). Обе эти самки не отличались от экземпляров, собранных со злаков. Отметим, что из Восточного Казахстана, который является восточной границей ареала *Ph. hordei*, мы имели еще серию самок (Калбинский хребет), собранных с *Iris*, которые обладали всеми признаками, характерными для *Ph. hordei*. Мы пока воздерживаемся от выделения 6 аберрантных самок в самостоятельный вид, считая их формой внутривидовой изменчивости *Ph. hordei*.

**Материал.** Помимо типовой серии *Ph. avetianae* и голотипа *Ph. unitubulatus*, более 50 самок из России (Ленинградская, Липецкая, Воронежская, Саратовская и Волгоградская области), Украины (окрестности Одессы, Закарпатье), из разных р-нов Армении, из Восточного Казахстана и Венгрии.

**Распространение.** Англия, Франция, Италия, Греция, Германия, Венгрия, Нидерланды, Финляндия, Польша, Украина, Молдова, Россия (Ленинградская, Липецкая, Воронежская, Тамбовская, Саратовская, Волгоградская обл.), Армения, Турция, Казахстан, Иран.

**Образ жизни.** Обычно живет на корнях злаков, реже на корнях двудольных трав. В горах поднимается до высоты 2000 м.

***Phenacoccus insularis* Danzig, 1971**

Danzig, 1971: 378 (Russia: Kuril Islands); 1978: 10; 1980: 127; 2006: 132. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 333

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, около 3.5 мм длиной, розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье небольшое, овальное. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела единичны на последних сегментах брюшка, на вентральной – единичны в передней части тела и образуют поперечные ряды и полосы на брюшке. Пятиячеистые железы многочисленны на груди и передних стернитах брюшка. Простые трубчатые железы примерно одного размера, образуют поперечные ряды и полосы на всех тергитах тела, поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка и группы вдоль края вентральной поверхности тела. Церариев 18 пар, все расположены на выпуклых склеротизованных бугорках.  $C_{18}$  с 3 шипами, одним шипиком и группой желез, остальные церарии с 2 ( $C_1$  и  $C_3$  с 3) шипами и 5-7 железами. Шипы церариев тонкие. Дорсальная поверхность покрыта шипиками, часть которых достигает величины шипов в церариях и сопровождается несколькими трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Следующие четыре вида, описанные с древесных покрытосеменных растений, судя по их оригинальным описаниям и рисункам, ничем не отличаются друг от друга и от *Ph. insularis*: *Ph. prunispinosi* Savescu, 1984 (из Румынии), *Ph. silvanae* Longo et Russo, 1989 (из Италии), *Ph. alonium* Ben-Dov, 1991 (из Израиля) и *Ph. iranica* Moghaddam, 2013 (из Ирана). Вероятно, мы имеем дело с вариантами одного широкораспространенного палеарктического вида. Мы, однако, избегаем здесь синонимизации в связи с недоступностью типового материала.

**Материал.** Кроме типов *Ph. insularis*, 2 серии с Сахалина (Россия).

**Распространение.** Россия (Сахалин и Курильские о-ва).

**Образ жизни.** Полифаг, живет на однолетних побегах малины и на листьях разнотравья: *Fragaria iinumae*, *Filipendula kamtschatica*, *Arunceus kamtschaticus*, *Plantago kamtschatica*, *Majanthemum dilatatum*, а также на *Vaccinium praestans*.

***Phenacoccus interruptus* Green, 1923**

Green, 1923: 215 (England). Kiritshenko, 1936: 130; 1940a: 188. Borchsenius, 1949: 240 (*Paroudablis*). Williams, 1962: 35. Matesova, 1968: 110 (*Paroudablis*). Danzig, 1978: 10; 1980: 131; 2006: 135. Kosztarab & Kozár, 1988: 130. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 335.

*Phenacoccus elongatus* Kanda, 1943: 46 (Japan: Honsyu). Wu, 2000: 64 (synonymy).

*Phenacoccus kareliniae* Borchsenius, 1949: 215 (Tajikistan). Danzig, 2003: 339 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 335 (synonymy).

*Phenacoccus evelinae* Tereznikova, 1975: 211 (replacement name for *Ph. graminis* (Tereznikova, 1968), Ukraine – secondary homonym of *Ph. graminis* Reuter, 1904). Kosztarab & Kozár, 1988: 126. Danzig, 2006: 136. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 335 (synonymy).

*Paroudablis arctophilus* Wang, 1979: 460 (China: Beijing). Tang, 1992: 532 (*Phenacoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 335 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 4.5 мм, зеленое, с поперечными темными полосами при жизни. Усики 8-9-члениковые, с тонкими члениками. Брюшное устье имеется или отсутствует. Многоячеистые железы только на задних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы двух размеров (крупные в два раза больше мелких); крупные железы образуют поперечные ряды на тергитах тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие железы единичны на стернитах груди и образуют поперечные ряды и полосы в средней части стернитов брюшка. Число церариев подтверждено географической

изменчивости: от 9 до 18 пар.  $C_1$ - $C_3$  с 6-7,  $C_4$ ,  $C_5$  с 3-4 шипами, остальные церарии с 2 шипами, все церарии имеют 6-10 желез; в  $C_{18}$  число желез может быть значительно больше. Головные и задние брюшные церарии часто (особенно у молодых самок) расположены на склеротизированных пластинках. Шипы церариев тонкие. Дорсальные шипики разного размера, преобладают мелкие, но встречаются крупные, почти равные церариальным.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид характеризуется географической изменчивостью по числу церариев и дорсальных трубчатых желез. 15-18 пар церариев имеют насекомые из Приморского края, Восточной Сибири и Кореи, хотя иногда грудные и первые брюшные церарии представлены далеко расставленными шипами и слабо заметны. У насекомых из европейской части ареала, Якутии, Монголии и Сахалина грудные и первые брюшные церарии отсутствуют, но у одного экземпляра из Ленинградской обл. на их месте расположено по 2 сильно расставленных шипа. Число дорсальных трубчатых желез подвержено индивидуальной и географической изменчивости: поперечные ряды или широкие полосы. В западной части ареала преобладают самки с небольшим числом желез (см. рисунки Williams, 1962, Терезникова, 1975), в восточной части ареала железы обильны (см. наши рисунки).

Незначительные количественные отличия *Ph. evelinae* (более многочисленные дорсальные трубчатые железы и более крупные дорсальные шипики) лежат в пределах индивидуальной изменчивости *Ph. interruptus*.

Типы *Phenacoccus kareliniae* Borchsenius отличаются лишь наличием брюшного устьяца, что рассматривается нами как результат индивидуальной изменчивости.

Судя по оригинальному описанию и рисунку *Paroudablis arctophilus* Wang, 1979 никаких отличий от полиморфного *Ph. interruptus* Green, 1923 не имеет. Ранее эти виды не сравнивались.

**Материал.** Около 50 серий из указанных ниже р-нов России, из Швейцарии, России, Венгрии, Украины, Армении, Грузии, Монголии и Северной Кореи; типовая серия *Ph. kareliniae*.

**Распространение.** Западная Европа (широко), Украина, Россия (Калининградская, Ленинградская, Волгоградская обл. и Иркутская обл., Якутия, юг Приморского края, Сахалин), Грузия, Армения, Турция, Казахстан, Таджикистан, Монголия, Китай, Северная Корея, Япония.

**Образ жизни.** Обычно живет на листьях различных злаков, редко на двудольных травах.

### ***Phenacoccus karabardi* Borchsenius et Ter-Grigorian, 1956**

Borchsenius et Ter-Grigorian, 1956: 20 (Armenia). Ter-Grigorian, 1963: 126; 1966: 88; 1973: 147. Danzig, 2003: 352. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 341.

*Phenacoccus affinis* Ter-Grigorian, 1963:123 (Armenia); 1966: 89; 1973: 151. Danzig, 2003: 352 (synonymy).

*Densispina graminea* Ter-Grigorian, 1964: 861 (Armenia); 1973: 119. Danzig, 2003: 352 (synonymy).

*Phenacoccus sogdianicus* Nurmatov et Bazarov, 1987: 78 (Tajikistan). Danzig, 2003: 352 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, сильно выпуклое, 4-5 мм длиной; живая самка желтовато-оранжевая. Усики 7-8-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшного устьяца нет. Многочастистые железы имеются только на вентральной поверхности, единичны или отсутствуют на груди и многочисленны на стернитах брюшка. Пятичленистых желез нет. Простые трубчатые железы двух размеров; крупные железы расположены вдоль края на обеих сторонах тела; более мелкие железы образуют поперечные ряды в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Церариев 6-11 пар: 3-6 пар находятся на переднем конце тела и 3-6 на заднем конце брюшка.  $C_{18}$  с 3-5 шипами и группой желез,  $C_3$  с 2-3 шипами, остальные церарии с 2 шипами и 3-6 железами. Шипы церариев тонкие. Дорсальные шипики тонкие, разной длины, часть из них достигает величины шипов в церариях.

Самцы неизвестны. Личинки самки всех возрастов описаны Тер-Григорян, 1973.

**Материал.** Кроме типов *Ph. karabardi*, *Ph. affinis*, *Ph. gramineus* и *Ph. sogdianicus* изучена 21 самка из Дагестана, Армении, Казахстана и Турции.

**Распространение.** Россия (Дагестан), Армения, Турция, Казахстан, Таджикистан.

**Образ жизни.** Вид распространен в горно-степной зоне до 2000 м. живет главным образом на корнях злаков.

***Phenacoccus larvalis* Borchsenius, 1949**

Borchsenius, 1949: 236 (Tajikistan). Bazarov & Nurmatov, 1975: 61. Danzig, 2003: 355. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 335 (synonymy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 343.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 2 мм длиной, розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье большое, овальное. Многоячеистых желез нет. Число 5-ячеистых и трубчатых желез подвержено индивидуальной и географической изменчивости. Пятиячеистые железы полностью отсутствуют у экземпляров из Казахстана и Киргизии, в материале из Таджикистана имеются экземпляры: 1) с железами на груди и передних сегментах брюшка (серия лектотипа); 2) с несколькими железами возле ротового аппарата; 3) с полным отсутствием желез. Примерно такая же картина наблюдается с дорсальными трубчатыми железами. Они полностью отсутствуют у самок из Казахстана и Киргизии, в Таджикистане имеются (как на рисунке) или отсутствуют (серия лектотипа). Вентральные трубчатые железы крайне малочисленны, но обнаружены у всех просмотренных самок. Они значительно мельче дорсальных, расположены по краю II-VII брюшных стернитов, их число варьирует от одной пары до шести, иногда железы расположены ассиметрично, изредка имеются еще 1-2 пары по краю медиальной части VI-VII брюшных стернитов. Церариев 18 пар.  $S_{18}$  с 2 шипами и 5-6 железами.  $S_3$  с 3, остальные церарии с 2 шипами и 2-4 железами. Шипы церариев тонкие, у молодых экземпляров церарии расположены на склеротизованных пластинках. Дорсальные шипики тонкие, часть из них достигает размеров церариальных шипов, имеет 1-2 трехъячеистые железы у основания; у молодых экземпляров они так же, как и церарии расположены на склеротизованных пластинках; некоторые сгруппированы попарно, образуя дополнительные церарии, например, в середине VII тергита. Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типов, 17 самок из перечисленных ниже точек.

**Распространение.** Казахстан, Киргизия и Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет на листьях и стеблях двудольных трав: *Prangos*, *Salvia*, *Mentha*, *Hypericum*, *Silene*, *Atraphaxis*, *Ferula songorica*, *Eurotia ceratoides*.

***Phenacoccus loiki* Danzig, 2001**

Danzig, 2001: 109 (Russia: East Sayan Mountains: Arshan Vill.); 2003: 347. Kaydan et al., 2007: 101. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 345.

**Замечания.** Вид близок к *Ph. avenae* Borchsenius, 1949 по наличию дорсальных трубчатых желез двух размеров. Однако, у *Ph. avenae* мелкие дорсальные железы расположены только по краю VI-VII тергитов брюшка, а у *Ph. loiki* по всему телу.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 25 паратипов.

**Распространение.** Россия (Саянские горы), Турция.

**Образ жизни.** Живет на злаках: *Dactylis*, *Aegilops*, *Hordeum*.

***Phenacoccus maroccanus* (Balachowsky, 1938) (Рис. 2.1.2-6)**

Balachowsky, 1938: 37 (*Bouhelia*, Morocco: Oued Zem). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 347 (*Phenacoccus*).

**Диагноз.** Самка. Тело от удлиненовального до широковального, около 3 мм длиной. Усики 6-члениковые; третий членик необычно удлинен, длиннее 4-6 члеников вместе взятых. Ноги нормально развиты, с тонкими члениками, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком. Анальный аппарат полноценный, с 6 щетинками, которые слегка длиннее диаметра анального кольца. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на пяти последних стернитах брюшка и встречаются в виде отдельных желез и небольших групп на остальной поверхности тела (см. рисунок). Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне вентральной поверхности головогруды и передних сегментов брюшка. Простые трубчатые железы единично встречаются на последних тергитах брюшка, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и единично присутствуют на вентральной поверхности головогруды. Церариев одна (последняя) пара; каждый церарий с 2-3 тонкими шипами и группой

ассоциированных трехячеистых желез. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид отличается от всех остальных видов рода и вообще всех известных нам червецов необычайно длинным третьим члеником усиков, что не является случайным уродством, а характеризует всю типовую серию самок.

**Материал.** Лектотип и паралектотипы из коллекции MNHN.

**Распространение.** Марокко, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран с луковиц неопределенного лилейного растения, вероятно лука.

### *Phenacoccus memorabilis* Borchsenius, 1949

Borchsenius, 1949: 235 (Uzbekistan). Bazarov & Nurmatov, 1975: 60. Danzig, 2003: 359 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 349.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённое-овальное, до 3 мм длиной. Усики 8-9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье небольшое, овальное. Вид характеризуется полным отсутствием многоячеистых желез, трубчатые железы, как правило, отсутствуют, иногда есть 1-2 железы на VII брюшном стерните. Пятиячеистые железы немногочисленны, расположены на груди и передних сегментах брюшка. Церариев 18 пар.  $C_{18}$ , по описанию Борхсениуса, с 7-8 шипами; в нашем распоряжении имелись 3 самки типовой серии: у одной хорошо видны отверстия, оставшиеся от выпавших 7 и 8 шипов (с разных сторон), у двух других самок церарии расположены на сгибе кутикулы, можно разглядеть только 3 крупных остроконечных шипа; у самок из Кызылкумов  $C_{18}$  с 4-5 шипами.  $C_{18}$  с 9-11 железами,  $C_{17}$  с 2 шипами и 4 железами;  $C_3$  с 3 шипами и 3 железами, остальные с 2 шипами и 1-2 железами; шипы грудных церариев расположены далеко друг от друга или вообще не выражены. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипами и шипиками, некоторые из которых сходны по размеру с шипами церариев и имеют ассоциированную трехячеистую железу.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид близок к китайскому *Ph. atubulatus* Wu, 2000, итальянскому *Ph. giuliae* (Pellizzari, 2011) и к завезенному в западную Европу из Америки *Ph. defectus* Ferris, 1950. Все эти виды различаются мелкими количественными признаками (см. определительную таблицу) и возможно конспецифичны.

Кроме того, *Ph. yerushalmi* Ben-Dov, 1985, описанный из Израиля с *Pinus halepensis* выглядит очень сходно с упомянутыми видами, особенно с *Ph. defectus*, и отличается согласно Бен-Дову (Ben-Dov, 1985) наличием более крупных шипов на дорсальной поверхности тела. См. описание этого вида в группе *Ph. piceae*.

**Материал.** Три самки типовой серии и серия из пустыни Кызылкум.

**Распространение.** Таджикистан и Узбекистан.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев злаков и осок: *Hordeum*, *Eremopyrum*, *Carex*. Базаров и Нурматов (1975) сообщают также о сборе этого вида с корней *Artemisia* sp. (Asteraceae).

### *Phenacoccus neimengulicus* Wu, 2000

Wu, 2000: 64 (China: Inner Mongolia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 350.

**Замечания.** Вид очень близок и вероятно конспецифичен *Ph. arthropityi* Archangelskaya, 1930 и отличается от последнего лишь числом церариев (одна анальная пара в отличие от 2-3 пар у *Ph. arthropityi*), то есть признаком, который подвержен у псевдококцид обычной индивидуальной изменчивости. Мы, однако, избегаем здесь формальной синонимизации без изучения типового материала.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Внутренняя Монголия), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Salsola passerina* (Chenopodiaceae).

### *Phenacoccus nurmatovi* Bazarov, 1979

Bazarov, 1979: 44 (Tajikistan: Vakhsh Valley). Danzig, 2006: 144. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 352.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинненное, с параллельными боковыми краями, до 4 мм длиной, бледно-зеленое при жизни. Усики 8-9-члениковые. Ноги с тонкими члениками, без просвечивающих пор. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на V-VII тергитах и стернитах брюшка, иногда встречаются возле дыхалец. Пятиячеистые железы многочисленны по всей вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы одного размера, образуют группы по краю и в медиальной зоне V-VII тергитов брюшка; встречаются вдоль края вентральной поверхности груди и передних сегментов брюшка и образуют поперечные полосы на пяти задних стернитах брюшка. Церариев 2-3 пары:  $C_{17}$ ,  $C_{18}$  и иногда  $C_3$ .  $C_{18}$  с 3 шипами и 6-9 железами,  $C_{17}$  с 2 шипами и 2 железами,  $C_3$  с 5 шипами и 3 железами. Шипы церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками. Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме голотипа, серия самок из Таджикистана (Гиссарский хребет).

**Распространение.** Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев злаков, описан с *Avena*. Самки собраны в конце мая и начале июня.

***Phenacoccus parietaricola* Goux, 1938 (Рис. 2.1.2-7)**

Goux, 1938: 144 (France: Marseille). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 353.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2 мм длиной, розовое при жизни. Усики 9-члениковые, иногда с псевдоартикуляцией между 8 и 9 сегментами. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье одно, крупное, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы двух размеров: более крупные примерно в 3 раза превышают по длине диаметр многоячеистых желез, образуют поперечные ряды на тергитах тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности; менее крупные железы, примерно в 2 раза превышающие размер многоячеистой железы, образуют группу в краевой зоне VII тергита брюшка, поперечные ряды на стернитах брюшка и группы вдоль края IV-VI стернитов брюшка. Церариев 18 пар; все церарии с 2 тонкими шипами и несколькими ассоциированными трехячеистыми железами, лежат на более или менее выпуклых склеротизированных бугорках; 3-4 передних пары церариев склеротизированы сильнее и включают 2-3 шипа. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипиками, некоторые из которых сходны по размеру с шипами церариев и имеют 1-2 ассоциированные трехячеистые железы.

Самцы и разные стадии личинок обоих полов описаны Goux (1938).

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Марсель, Вар, Приморские Альпы, Лазурный берег, Корсика).

**Образ жизни.** Живет на подземных и надземных частях многолетних двудольных трав: *Umbilicus pendulinus* (Crassulaceae), *Ajuga iva* (Lamiaceae), *Chelidonium majus* (Papaveraceae), *Parietaria officinalis* (Urticaceae).

***Phenacoccus persimplex* Borchsenius, 1949**

Borchsenius, 1949: 221 (Turkmenia). Bushchik, 1960: 169. Ter-Grigorian, 1973: 145. Danzig, 2003: 347 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 356.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3.5 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги короткие; задние тазики с просвечивающими порами. Передних спинных устьиц нет. Брюшное устье небольшое, округлое. Многоячеистые железы встречаются на 3-4 последних тергитах брюшка и образуют поперечные ряды в медиальной зоне V-VIII стернитов брюшка. Пятиячеистые железы малочисленны, встречаются только возле хоботка или полностью отсутствуют. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на всех тергитах кроме VIII тергита брюшка; на вентральной поверхности расположены по всему телу и образуют полосу вдоль края тела. Краевых церариев 18 пар, кроме того имеется ряд вдоль средней линии брюшка (а иногда и груди) из 7-9 церариев.  $C_{17}$  и  $C_{18}$  с 2 более крупными и 1



мелким шипами и 10-13 железами,  $C_1$ - $C_3$  с 3 шипами, остальные церарии с 2, редко с 1 шипом и 4-6 или 2-3 железами. Шипы всех церариев утолщенные.  $C_{18}$  расположены на округлой склеротизированной пластинке. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами разного размера, часть из которых достигает размера церариальных шипов.

Личинка 2-го возраста самки описана Бущик (1960).

**Материал.** Кроме лектотипа, 13 серий из Туркмении, Армении, Казахстана и Таджикистана.

**Распространение.** Венгрия, Армения, Азербайджан, Турция, Туркмения, Казахстан, Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Artemisia*, *Matricaria* (Asteraceae).

***Phenacoccus pumilus* Kiritshenko, 1936**

Kiritshenko, 1931: 314 (nom. nud.); 1936: 135 (Ukraine and Georgia). Borchsenius, 1949: 233. Matesova, 1968: 119. Bazarov, 1971: 89. Ter-Grigorian, 1973: 159. Bazarov & Nurmatov, 1975: 60. Tereznikova, 1975: 225. Kosztarab & Kozár, 1988: 132. Tang, 1992: 743. Danzig, 2003: 349 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 357.

*Phenacoccus latus* Kiritshenko, 1931: 314 (nom. nud.); 1936: 132 (Ukraine). Borchsenius, 1949: 233 (synonymy). Danzig, 2003: 349 (lectotype designation)

*Phenacoccus pseudopumilus* Hadzibejli, 1960: 62 (Georgia). Danzig, 2006: 128 (synonymy).

*Phenacoccus eurotiae* Danzig, 1975: 52 (Mongolia: East Gobi Aimag); 2003: 343. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 357 (synonymy).

*Phenacoccus rehacekii* Savescu, 1984: 151 (Romania). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 357 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 2.5 мм длиной, розовое или желтое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют более или менее полные поперечные ряды на V-VII тергитах брюшка, иногда отдельные железы встречаются на тергитах груди, образуют поперечные ряды и полосы в медиальной и субмедиальной зоне стернитов брюшка и группы по его краю. Пятиячеистые железы обычно отсутствуют, иногда встречаются в небольшом количестве на стернитах груди. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные железы образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности груди и брюшка и группы по краю последних тергитов брюшка; более мелкие железы образуют поперечные ряды в средней части стернитов брюшка, группы по краю брюшных стернитов и единично встречаются на вентральной поверхности груди. Церариев 10-18 пар.  $C_{18}$  с 2 более длинными и 1-2 более короткими шипами и 4-7 железами.  $C_2$  и  $C_3$  с 3, остальные церарии с 2 шипами и с 1-4 железами. Шипы церариев тонкие, в  $C_1$ - $C_{11}$  часто расположены далеко друг от друга и трудноотличимы от обычных дорсальных шипиков. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы неизвестны. Личинки 1-3 возрастов описаны Тер-Григорян, 1973.

**Замечания.** Самки из Казахстана, Средней Азии и Монголии (например, типы *Phenacoccus eurotiae*) отличаются большим числом дорсальных трубчатых желез.

*Phenacoccus rehacekii* Savescu, 1984, судя по оригинальному описанию и рисунку, ничем не отличается от *Ph. pumilus*. Какого-либо сравнения с другими видами или определительного ключа в статье Савеску (Savescu, 1984) не содержится.

**Материал.** Более 100 серий из перечисленных ниже районов России, сопредельных стран, Франции, Болгарии, Монголии, включая голотип и паратипы *Phenacoccus eurotiae*.

**Распространение.** Франция, Италия (Сицилия), Болгария, Украина, Россия (Сев. Кавказ, Волгоградская и Астраханская области), Грузия, Армения, Турция, Туркмения, Казахстан, Киргизия, Таджикистан, Иран, Монголия, Китай.

**Образ жизни.** Ксерофильный вид, широкий полифаг; живет на корнях различных двудольных травянистых растений.

***Phenacoccus pyramidensis* Ezzat, 1960**

Ezzat, 1960: 26 (Giza Pyramids). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 361.

**Замечания.** Судя по оригинальному рисунку и описанию вид очень близок к *Ph. emansor* Williams et Kozarzhevskaya, 1988 и отличается наличием многочисленных пятиячеистых желез. Ранее эти виды не сравнивались.

**Распространение.** Египет, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с неопределенного растения.

***Phenacoccus salsolae* Danzig, 1975**

Danzig, 1975: 54 (Mongolia); 2006: 144. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 361.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, около 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги с укороченными члениками, без просвечивающих пор. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на тергитах груди и брюшка, на вентральной поверхности тела они единичны на груди и образуют ряды и полосы на III-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистые железы расположены по всей вентральной поверхности тела кроме двух последних сегментов, иногда (в материале из Казахстана) крайне редки или отсутствуют. Трубочатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на всех тергитах тела, на вентральной поверхности они собраны в полосу вдоль края тела, встречаются на груди и образуют поперечные ряды на всех стернитах, кроме VIII. Церариев 3 пары: C<sub>16</sub>-C<sub>18</sub>. C<sub>18</sub> с 2 необычно толстыми и короткими шипами, длинным волоском и 6 железами, расположены на сильно склеротизированной пластинке. C<sub>17</sub> с 2, C<sub>16</sub> с 1-2 короткими и толстыми шипами и соответственно 2-3 или 1-2 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими шипиками с широким основанием.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Рассматриваемый вид близок к *Ph. arthrophyti*, специализированному вредителю саксаула, который изредка переходит на другие солянки. *Ph. salsolae* отличается строением C<sub>18</sub>: необычно толстые шипы, наличие дополнительного волоска, склеротизированная пластинка, а также меньшим числом 5-ячеистых желез, которые иногда отсутствуют.

**Материал.** Голотип и 11 паратипов, 3 самки из Казахстана.

**Распространение.** Казахстан (Алма-Атинская обл.) и Монголия (Баян-Хонгорский и Южно-Гобийский аймаки).

**Образ жизни.** Все сборы сделаны на корнях солянок: в Казахстане на *Bussia sedoides* в саксаульнике, в Монголии на *Salsola gemascens passerina* (Chenopodiaceae).

***Phenacoccus salviacus* Moghaddam, 2010**

Moghaddam & Alikhani, 2010: 14 (Iran: Markazi Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 363.

**Диагноз.** Самка (на основании рисунка и описания Moghaddam & Alikhani, 2010). Тело удлинено-овальное, до 2.8 мм длиной. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье одно, крупное, овальное. Многоячеистые железы единично присутствуют на предпоследнем тергите брюшка и образуют поперечные ряды на пяти последних стернитах брюшка. Простые трубочатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на всех тергитах тела за исключением последнего брюшного тергита, поперечные ряды на пяти последних стернитах брюшка и единично встречаются на стернитах груди. Краевых церариев 12 пар: 8 пар на сегментах брюшка и 3 пары на голове. На последнем тергите брюшка имеется один медиальный церарий. Все церарии с 2 шипами и одной или несколькими трехячеистыми железами; шипы всех церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками, некоторые из которых сходны по размеру с шипами церариев и имеют одну ассоциированную трехячеистую железу.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид близок к *Ph. angustatus* Borchsenius, 1949, от которого отличается брюшным устьцем и отсутствием просвечивающих пор на задних ногах. Кроме того вентральные трубочатые железы *Ph. angustatus* слегка мельче дорсальных, а на рисунке *Ph. salviacus* все железы одного размера.

**Распространение.** Иран, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с листьев *Salvia bracteata* (Lamiaceae).

***Phenacoccus schmelevi* Bazarov, 1980**

Bazarov, 1980: 404 (Tajikistan). Danzig, 2006: 148. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 365.

**Диагноз.** Самка (на основании рисунка и описания Базарова, 1980). Тело овальное, 2 мм, бледно-розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги короткие, с тонкими члениками, без просвечивающих пор. Брюшное устье маленькое, овальное, иногда отсутствует. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на V-VII тергитах и IV-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистых желез нет. Трубочатые железы двух размеров: более крупные железы беспорядочно разбросаны на дорсальной поверхности головы, образуют поперечные ряды на тергитах груди и брюшка и расположены вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие железы единичны в медиальной части головогруди и образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев 5 пар:  $C_1$ ,  $C_2$  и  $C_{16}$  -  $C_{18}$ . Все церарии с двумя короткими шипами.  $C_{18}$  с 7, остальные церарии с 1-2 железами.  $C_{18}$  расположены на небольшом бугорке.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Таджикистан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Яйцекладущие самки собраны в конце июня на корнях *Silene pamirensis* (Caryophyllaceae) в высокогорной песчано-щебнистой пустыне.

***Phenacoccus shanxiensis* Wu, 2000**

Wu, 2000: 67 (China: Shanxi Prov.). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 365.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид очень близок к *Ph. alticola* Bazarov, 1967, от которого отличается 9-члениковыми усиками, более многочисленными многоячеистыми железами и наличием брюшного устья.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Artemisia capillaris* и *Heteropappus altaicus* (Asteraceae).

***Phenacoccus shutovae* Danzig, 1971**

Danzig, 1971: 380 (Russia: Irkutsk Prov., Primorsk Terr., Sakhalin, Kuril Islands); 1978: 10; 1980: 133; 2006: 140. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 366.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, около 3 мм длиной, белое. Усики 8-9-члениковые. Ноги нормально развиты; задние голени с многочисленными просвечивающими порами. Брюшное устье нет. Многоячеистые железы расположены только на IV-VII стернитах брюшка, малочисленны. Пятиячеистые железы расположены по всей вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы в средней части вентральной поверхности тела отсутствуют. Простые трубчатые железы двух размеров (крупные более чем в два раза шире мелких): крупные железы многочисленны по всей дорсальной поверхности тела; мелкие железы собраны вдоль края вентральной поверхности тела и единично встречаются в субмедиальной зоне стернитов брюшка. Церариев 4-10 пар:  $C_1$ - $C_2$  (иногда  $C_3$ - $C_6$ ) и  $C_{17}$ - $C_{18}$  (иногда  $C_{15}$ - $C_{16}$ );  $C_1$ ,  $C_3$  и  $C_{18}$  с 3-5 шипами и 3-5 ( $C_{18}$  с 4-6) железами, расположены на слабо склеротизованных пластинках; остальные церарии с 2, часто далеко расставленными шипами, и 2-3 железами. Шипы церариев толстые. Дорсальные шипы подобны церариальным (серия голотипа), в других случаях очень мелкие, как толстые шипики.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типов, 2 серии самок с Сахалина (Россия).

**Распространение.** Россия (Иркутская обл., Приморский край, Сахалин, Курильские о-ва (Кунашир)).

**Образ жизни.** Самки и личинки развиваются на нижней стороне листьев *Ledum macrophyllum* и *L. palustre* (Ericaceae).

***Phenacoccus sphagni* (Green, 1915)**

Green, 1915: 178 (*Pseudococcus*, England). Reyne, 1958: 20 (*Phenacoccus*). Williams, 1962: 37. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 368.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 4.5 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги маленькие; задние голени с многочисленными мелкими просвечивающими порами. Имеется два маленьких, сильно выпуклых брюшных устья. Многоячеистые железы образуют

поперечные полосы на пяти последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы малочисленны, расположены главным образом возле хоботка. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные железы образуют полосы на тергитах груди и брюшка и встречаются вдоль края четырех задних стернитов брюшка; мелкие железы образуют поперечные полосы на стернитах брюшка и единично встречаются на вентральной поверхности груди. Церариев 14-18 пар (грудные церарии слабо развиты или отсутствуют); все церарии с 2 тонкими шипами и группой трехячеистых желез. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Три самки из Англии.

**Распространение.** Англия и Нидерланды.

**Образ жизни.** Живет на злаке *Molinia coerulea* (Poaceae).

***Phenacoccus specificus* Matesova, 1960**

Matesova, 1960: 213 (Kazakhstan: Alma-Ata Prov.). Danzig, 2003: 349. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 369.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, около 1.8 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на II-VII тергитах и стернитах брюшка и вместе с трубчатыми железами собраны в группы по краю этих сегментов. Пятиячеистые железы многочисленны на вентральной поверхности груди и передних сегментов брюшка. Простые трубчатые железы одного размера; на дорсальной поверхности они разбросаны по тергитам груди и брюшка; на вентральной более многочисленны, встречаются по всему телу. Церариев 18 пар.  $C_{18}$  с 2-3 шипами и 6-9 железами.  $C_3$  с 3 шипами, остальные церарии с 2 шипами и 2, редко одной, железами, лишь  $C_{17}$  с 3 железами. Толщина шипов церариев и дорсальных шипиков, по-видимому, варьирует: экземпляр, которым мы располагали, имел церарии с тонкими шипами, и тонкие дорсальные шипики, в то же время Матесова (1960) сообщает о толстых шипах церариев и на дорсальной поверхности тела. Часть дорсальных шипиков (или шипов по Матесовой, 1960) имеет трехячеистую железу у основания; эти шипики образуют поперечные ряды, другие шипики очень мелкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Казахстан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на корнях *Artemisia* sp. (Asteraceae).

***Phenacoccus strigosus* Borchsenius, 1949**

Borchsenius, 1949: 217 (Turkmenia: Repetek). Danzig, 2003: 343 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 371.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 1.6 мм длиной, серовато-желтое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, задние бедра с небольшим количеством просвечивающих пор. Брюшное устье большое, овальное. Многоячеистые железы расположены только в медиальной зоне четырех последних стернитов брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны на вентральной поверхности груди и четырех передних стернитов брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров: более крупные собраны на дорсальной поверхности тела в краевую полосу и в поперечные местами удвоенные ряды на всех тергитах, кроме VIII тергита брюшка; более мелкие железы собраны в подкраевую полосу на вентральной поверхности тела и встречаются в медиальной зоне стернитов груди и брюшка, кроме VII и VIII брюшных стернитов. Церариев 18 пар.  $C_{18}$  с 2 более крупными шипами и 1-2 мелкими шипами и 8-10 железами,  $C_2$  и  $C_3$  с 3 шипами, остальные церарии с 2 шипами и 3-4 железами, лишь  $C_{17}$  с 4-7 железами.  $C_2$ - $C_4$  расположены на склеротизированной пластинке. Шипы церариев тонкие, лишь у анальной пары утолщены, часть дорсальных шипиков достигает величины церариальных шипов и сопровождается 2, реже одной железой, у молодых экземпляров такие шипы расположены на плоской склеротизированной пластинке, причем часть из них, например,

на лбу и в центре VII сегмента сгруппированы попарно и образуют дополнительные церарии; у более старых экземпляров пластинки отсутствуют.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме 9 самок типовой серии, серии самок из Дагестана (Россия), Туркмении, Казахстана и Монголии.

**Распространение.** Россия (Дагестан), Турция, Туркмения, Казахстан, Монголия.

**Образ жизни.** Живет на листьях различных двудольных и однодольных трав: *Heliotropium*, *Lactuca*, *Stipa*.

***Phenacoccus subdeserticus* Vayssiere, 1932**

Vayssiere, 1932: 27 (Algeria: Amri-du-Hoggar). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 373.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики и голени с многочисленными просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный; щетинки анального кольца слегка длиннее его диаметра. Спинных устьиц две пары. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на VI-VII тергитах (у одного из синтипов имеется один ряд из 8 желез на VII тергите) брюшка и поперечные полосы на пяти последних стернитах брюшка. Пятиячеистых желез и простых дисковидных пор не обнаружено. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные по диаметру протока слегка превышают диаметр трехячеистых желез, а по длине примерно в два раза длиннее, чем диаметр многоячеистых желез, образуют поперечные ряды из редко расположенных желез на дорсальной поверхности тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности; мелкие трубчатые железы по диаметру протока слегка меньше диаметра трехячеистых желез, а по длине примерно равны диаметру многоячеистых желез, образуют группу по краю VII тергита брюшка и поперечные полосы на всех стернитах брюшка. Церариев 18 пар, все с 2 тонкими, мелкими шипами и с группой ассоциированных трехячеистых желез. На дорсальной поверхности тела встречаются шипы, подобные по размеру шипам церариев и окруженные 2-3 трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Два синтипа из коллекции MNHN.

**Замечания.** Вид очень близок к *Ph. pumilus* Kiritshenko, 1936 и отличается наличием многочисленных мелких просвечивающих пор на задних тазиках и голених и более крупными шипами на дорсальной поверхности тела.

**Распространение.** Алжир, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на *Artemisia herba-alba* (Asteraceae).

***Phenacoccus tergrigorianae* Borchsenius, 1956**

Borchsenius & Ter-Grigorian, 1956: 21 (Armenia). Ter-Grigorian, 1973: 163. Williams & Kozarzhevskaya, 1988: 761 (lectotype designation). Danzig, 2006: 145. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 374.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 2.5 мм, темно-розовое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы встречаются на V-VII тергитах брюшка и образуют поперечные ряды на II-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистых желез нет. Простые трубчатые железы двух размеров (крупные более чем в два раза толще мелких): крупные железы образуют поперечные ряды на всех тергитах тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие железы собраны в группу на VII тергите брюшка, единичны на стернитах груди и образуют поперечные ряды и полосы в средней части стернитов брюшка. Церариев 3 пары, на последних сегментах брюшка и на голове.  $S_{18}$  с 3 тонкими шипами и 7-10 железами, расположены на слабо склеротизованной пластинке.  $S_{17}$  с 2 более короткими шипами и 3-4 железами.  $S_3$  с 3-4 мелкими шипами и 4-5 железами. Дорсальные шипики короткие.

Самцы неизвестны. Личинки 1-3 возрастов описаны Тер-Григорян (1973).

**Материал [Material].** Типовая серия.

**Распространение [Distribution].** Армения и Турция.

**Образ жизни [Mode of life].** Живет на корнях различных двудольных и однодольных растений: *Artemisia*, *Medicago*, *Festuca*, *Triticum* и др.

***Phenacoccus tianmuensis* Wu, 2001**

Wu: 252 (China: Zhejiang Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 376.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку данный вид близок к *Ph. hordei* (Lindeman, 1886) и отличается группами мелких трубчатых желез по краю последних сегментов брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Чжецзян), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с ветвей *Querculus* sp. (Fagaceae).

***Phenacoccus tibialis* Borchsenius, 1949**

Borchsenius, 1949: 227 (Tajikistan). Danzig, 2006: 132. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 376.

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненоовальное, около 3.5 мм длиной, розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги длинные, с тонкими члениками, задние голени с просвечивающими порами; коготковые пальчики короче коготка, с заостренной вершиной. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на IV-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны на груди и первых трех стернитах брюшка. Трехячеистые железы отсутствуют в средней части стернитов груди и передних стернитов брюшка и равномерно разбросаны по остальной поверхности тела. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные железы образуют поперечные полосы на всех тергитах тела и имеются вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и встречаются на вентральной поверхности груди. Церариев 16 пар, C<sub>1</sub> и C<sub>3</sub> с 3-4 шипами, остальные церарии с 2 шипами. C<sub>18</sub> с 7-8, остальные церарии с 3-4 железами. Шипы церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими тонкими шипиками. Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** От всех видов рода отличается короткими и заостренными коготковыми пальчиками.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Таджикистан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Phragmites* (Poaceae).

***Phenococcus tshadaevae* (Danzig, 1980)**

Danzig, 1980: 35 (*Euripersia*, Mongolia, Ara-Khangay Aimag); 2007: 370 (*Fonscolombia*). Tang, 1992: 456. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 378 (*Phenacoccus*).

**Диагноз.** Самка. Тело до 2.5 мм длиной. Усики 6-члениковые, иногда 3-й членик частично разделен. Ноги маленькие, без просвечивающих пор; коготок с хорошо заметным зубчиком. Анальный аппарат полноценный, с 6 щетинками, слегка превышающими по длине диаметр анального кольца. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы расположены на трех последних стернитах брюшка, отдельные железы встречаются на груди. Пятиячеистые железы имеются только на вентральной поверхности груди, иногда (у голотипа) единичны. Трубчатые железы одного размера, расположены только на вентральной поверхности, образуют поперечные ряды на груди и брюшке. Церариев 2 пары, C<sub>17</sub> и C<sub>18</sub>, они с 2 тонкими шипами, C<sub>17</sub> с 2-3, C<sub>18</sub> с 5-6 железами. Дорсальная поверхность с короткими и толстыми шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Помимо типового материала 20 самок из Сухэ-Баторского аймака Монголии.

**Распространение.** Монголия и Китай.

**Образ жизни.** Степной вид. Живет на корнях однодольных травянистых растений: *Stipa sibirica*, *S. grandis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Aneurolepidium chinense*, *Bupleurum bicaule*, *Iris dichotoma*.

***Phenacoccus vaccinii* Danzig, 1960**

Danzig, 1960: 174 (*Paroudablis*, Russia: Leningrad Prov.); 1971: 384; 2006: 138. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 380.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 8-9-члениковые. Ноги нормально развиты; задние голени с небольшим количеством просвечивающих пор. Брюшное устье большое, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на пяти задних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела, кроме последних стернитов брюшка. Простые трубчатые железы трех размеров: крупные разбросаны по всей дорсальной поверхности тела, железы среднего размера собраны вдоль края вентральной поверхности, мелкие железы расположены в средней части вентральной поверхности тела. Церариев 8-11 пар: C<sub>1</sub>-C<sub>4</sub> и C<sub>15</sub>-C<sub>18</sub>, иногда C<sub>1</sub>-C<sub>5</sub> и C<sub>13</sub>-C<sub>18</sub>. C<sub>3</sub> с 4 шипами и 8-9 железами, C<sub>18</sub> с 3 шипами и 10-15 железами, остальные церарии с 2-3 шипами и 2-6 (C<sub>17</sub> с 4-8) железами. Анальные церарии расположены на склеротизированных пластинках. Шипы всех церариев тонкие. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

В типовой популяции имелись коконы самцов. Морфология самцов и личинок неизучена.

**Материал.** Кроме типов, серии самок из Восточной Сибири и Якутии.

**Распространение.** Россия (Ленинградская обл., Восточная Сибирь, Якутия).

**Образ жизни.** Олигофаг сем. Ericaceae. Живет на нижней стороне листьев *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum* и *Ledum palustre*.

#### *Synacanthococcus* Morrison, 1920

##### *Synacanthococcus minusculus* Borchsenius, 1962

Borchsenius, 1962: 591 (China: Yunnan Prov.). Tang, 1992: 562 (*Spinococcus*). Williams, 2004: 805 (*Synacanthococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 383.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 1 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты, коготок с зубчиком. Анальный аппарат полноценный с 6 щетинками, слегка превышающими по длине диаметр анального кольца. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы разреженно разбросаны по дорсальной поверхности тела и в краевой зоне вентральной поверхности. Простые поры разбросаны по дорсальной поверхности тела. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные железы имеют по одной-две простых поры у отверстия протока, образуют краевой ряд на брюшных тергитах и два продольных ряда вдоль средней линии всей дорсальной поверхности тела; мелкие железы без пор у основания, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Краевых церариев 15 пар; вдоль средней линии тела проходит ряд из 9 дополнительных медиальных церариев. Все церарии лежат на сильно склеротизированных бугорках, состоят из 1-2 крупных толстых шипов, 1-2 трехячеистых желез и 1-2 простых пор. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Шесть паратипов.

**Распространение.** Китай (Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на нижней стороне листьев неопределенного кустарника.

### 2.1.3. Группа рода (г/р) *Peliococcus* Borchsenius, 1948

#### *Erimococcus* Ezzat, 1965

##### *Erimococcus glandulifer* (Borchsenius, 1949)

*Peliococcus glandulifer* Borchsenius, 1949: 259 (Azerbaijan and Armenia). Tang, 1992: 517 (*Erimococcus*). Danzig, 2001: 133 (as *Peliococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 389.

*Peliococcus terrestris* (non Borchsenius, 1949): Ter-Grigorian, 1973: 186 (figure, but not description).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, около 2.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, с несколькими просвечивающими порами на задних тазиках и бедрах. Брюшное устье крупное, овальное. Кластеры восковых желез состоят из одной мелкой трубчатой железы и 1-4 (обычно 2) крупных трубчатых желез; иногда в состав кластеров входит 1-2 многоячеистые железы. Крупные трубчатые железы менее чем в два раза шире мелких желез. Кластеры желез образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности тела, сгруппированы вдоль края вентральной поверхности груди и передних стернитов брюшка и встречаются в медиальной зоне передних стернитов брюшка. Пятиячеистые железы крупные, сходны по размеру с многоячеистыми. Число пятиячеистых желез варьирует: они могут быть многочисленны на вентральной поверхности груди и передних стернитах брюшка или полностью отсутствовать (как в типовой серии). Церариев 13-15 пар. С<sub>18</sub> с 2 или 3 крупными шипами и 1 или 2 мелкими шипами; остальные церарии с 2 шипами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами различной величины; некоторые из них сходны по размеру с шипами церариев.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал [Material].** Лектотип, паралектотипы и 9 самок из Армении. [Lectotype, paralectotypes and 9 additional females from Armenia.]

**Распространение.** Армения, Азербайджан, Турция.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Euphorbia* sp.

##### *Erimococcus limoniastri* (Priesner et Hosny, 1935)

Priesner & Hosny, 1935: 112 (*Phenacoccus*, Egypt: Mersa Matrouh). Ezzat, 1966: 170 (*Erimococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 391.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Ezzat, 1965). Тело широкоовальное, до 3.4 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор. Брюшное устье овальное, с межсегментной перетяжкой. Многоячеистые железы единично встречаются на тергитах брюшка, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и группу возле ротового аппарата. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением медиальной зоны вентральной поверхности. Трубчатые железы двух размеров; на дорсальной поверхности железы обоих размеров образуют кластеры: одна крупная железа + одна мелкая; эти кластеры образуют поперечные ряды на брюшных тергитах и разбросаны на по дорсальной поверхности головогруди. На вентральной поверхности тела трубчатые железы обоих размеров образуют поперечные ряды на брюшных стернитах и встречаются вдоль края грудных стернитов. Церариев до 18 пар; шипы головогрудных церариев мелкие и сходны по размеру с прочими шипами дорсальной поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение [Distribution].** Египет, только типовое местонахождение. [Egypt (type locality only).]

**Образ жизни [Mode of life].** Собран с *Limoniastrum monopetalus* (Plumbaginaceae). [It was collected from *Limoniastrum monopetalus* (Plumbaginaceae).]

##### *Erimococcus multitubulatus* (Danzig, 1980)

Danzig, 1980: 33 (Mongolia: East Aimag). Danzig, 2001: 133. Kaydan, 2015 (*Erimococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 392.



**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор. Брюшное устье крупное, овальное. Многоячеистые железы отсутствуют на дорсальной поверхности тела и образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне груди и передних стернитов брюшка. Трубочатые железы двух размеров; кластеры включают одну мелкую железу и 4–7 (обычно 4–5) крупных желез; дорсальные ряды кластеров сливаются в компактные полосы; на вентральной поверхности тела кластеры собраны вдоль края груди. Краевых церариев 18 пар; дополнительные церарии в числе 2–5 пар присутствуют на дорсальной поверхности головогруди.  $C_{17}$  и  $C_{18}$  с 7–10, остальные церарии – с 3–5 трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами различного размера, некоторые из которых имеют 2–3 ассоциированных трехячеистых желез и располагаются на слабо склеротизированных бугорках; такие шипы образуют поперечные ряды на большинстве тергитов.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратипы.

**Распространение.** Монголия, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран с неопределенного растения.

***Erimococcus orientalis* (Bazarov, 1971)**

Bazarov, 1971: 93 (*Peliococcus*, Tajikistan). Danzig, 2001: 136. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 394 (*Erimococcus*).

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка Базарова, 1971). Тело овальное, до 3.5 мм длиной, желтое при жизни. Усики 9-члениковые. Анальный аппарат усложненный, с двумя наружными рядами микрошипикиков. Устье крупное, овальное. Многоячеистые железы отсутствуют на дорсальной поверхности тела и образуют поперечные ряды на трех последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны в медиальной зоне груди и передних стернитов брюшка. Трехячеистые железы разбросаны по дорсальной поверхности тела и в краевой зоне вентральной поверхности, отсутствуют или единичны в медиальной зоне стернитов головогруди и брюшка. Кластеры трубочатых желез на дорсальной поверхности состоят из двух мелких и одной крупной или одной мелкой и одной крупной железы. Крупные трубочатые железы менее чем в два раза шире, чем мелкие железы. Церариев 18 пар вдоль края тела;  $C_1$ - $C_3$  с 2–4 шипами; остальные церарии – с 2 шипами. Некоторые шипы дорсальной поверхности тела сходны по размеру с шипами церариев, имеют одну ассоциированную трехячеистую железу и образуют продольные ряды.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Типовой материал хранился в Институте зоологии и паразитологии в Таджикистане (Душанбе) и вероятно утерян. Вид отличается от всех остальных представителей рода наличием кластеров восковых желез с двумя мелкими трубочатыми железами.

**Распространение.** Таджикистан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Cousinia* sp. (Asteraceae) на высоте 1800 м.

***Erimococcus ozani* Kaydan, 2015**

Kaydan, 2015 (Eastern Turkey: near Iğdir). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 397.

**Замечания.** Вид очень близок к ранее описанным *E. limoniastri* и *E. talhouki* и отличается от обоих вриабильным признаком – полным отсутствием многоячеистых желез на последних тергитах брюшка. Кроме того, *E. ozani* также как *E. limoniastri* и в отличие от *E. talhouki* не имеет 5-ячеистых желез. Вероятно, все три номинальных вида представляют собой формы единого полиморфного вида, распространенного в Сахаро-Аравийском и Ирано-Туранском регионах.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Турция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Suaeda* sp. (Amaranthaceae).

***Erimococcus talhouki* (Matile-Ferrero, 1984)**

Matile-Ferrero, 1984: 225 (*Peliococcus*, Saudi Arabia: Riyadh). Kaydan, 2015 (*Erimococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 397.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Matile-Ferrero, 1984b). Тело удлинненно-овальное, до 1.8 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье крупное, почти квадратное. Многоячеистые железы единично встречаются на V-VII тергитах брюшка, группируются вокруг вагинального отверстия и образуют на стернитах брюшка кластеры вместе с трубчатыми железами: 2-3 многоячеистые железы + одна мелкая трубчатая железа. Пятиячеистые железы малочисленны, встречаются только вокруг ротового аппарата. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по большей части поверхности тела, но малочисленны в медиальной зоне стернитов груди. Трубчатые железы двух размеров образуют многочисленные кластеры (одна мелкая железа + одна крупная) по всей дорсальной поверхности тела и на стернитах головогруды. Церарии различимы только на брюшных сегментах; шипы головогрудных церариев сходны с остальными шипами дорсальной поверхности тела.  $S_{18}$  с двумя тонкими длинными шипами и 8-10 трехячеистыми железами; остальные церарии с 2 менее крупными шипами и несколькими железами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами с оттянутой вершиной.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Саудовская Аравия, Иран, Афганистан.

**Образ жизни.** Живет на *Prosopis* (Fabaceae) и *Morus* (Moraceae).

***Erimococcus tritubulatus* (Kiritshenko, 1940)**

Kiritshenko, 1940: 190 (*Phenacoccus*, Crimean peninsula). Borchsenius, 1949: 250 (*Peliococcus*). Danzig, 2001: 130. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 398 (*Erimococcus*).

*Peliococcus darvasicus* Nurmammatov et Bazarov, 1990: 606 (Таджикистан). Danzig, 2001: 130 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 2.5 мм длиной, зеленоватое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги тонкие, без просвечивающих пор. Брюшное устье овальное, различного размера. Многоячеистые железы полностью отсутствуют на дорсальной поверхности тела и образуют поперечные ряды на трех последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны на вентральной поверхности груди и передних стернитах брюшка; иногда они малочисленны и имеются только возле ротового аппарата. Кластеры трубчатых желез состоят из одной мелкой железы и 1-3 крупных желез (на груди обычно 1-2, на брюшке 2-3). Крупные трубчатые железы более чем в два раза шире мелких желез. На дорсальной поверхности тела кластеры образуют поперечные ряды; на вентральной поверхности они сосредоточены в маргинальной зоне. Церариев 18 пар, но грудные пары часто слабо развиты.  $S_{18}$  с 2 крупными шипами и 10-12 трехячеистыми железами; остальные церарии с 2 ( $S_3$  с 3) очень мелкими шипами и 2-4 трехячеистыми железами. Иногда 2 неполных ряда дополнительных (не краевых) церариев имеется в медиальной части дорсальной поверхности тела. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Единственная самка этого вида была нами найдена в материалах А. Кириченко. Однако этот экземпляр смонтирован на том же препарате, что и лектотип *P. kimmericus* и таким образом, имеет ту же самую этикетку с коллекторскими данными, отличными от тех, что были указаны Кириченко в первоописании *P. tritubulatus*. Вероятно имела место ошибка при этикетировании. Борхсениус (1949) обозначил (на препарате) указанную самку *P. tritubulatus* как тип и использовал ее для переописания.

**Материал.** Самка из Крыма (Ялтинский район: Аю-Даг, на стебле *Astragalus*, VI.1938, А. Кириченко), 1 паратип *P. darvasicus*, 10 самок из Дагестана (Российский Кавказ), Грузии и Азербайджана.

**Распространение.** Италия, Украина, Россия (Дагестан), Грузия, Азербайджан, Турция, Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет на корнях различных степных трав и мелких кустарничков: *Scorzonera criosperma*, *Suaeda* sp., *Euphorbia* sp., *Astragalus* sp., *Genista albida*, *Thymus* sp.

*Peliococcus* Borchsenius, 1948***Peliococcus agriensis*** Kaydan, 2014

Kaydan, 2015 (Eastern Turkey: slopes of Ararat Mt.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 406.

**Замечания.** Этот номинальный вид относится к группе близких, возможно конспецифичных видов, старейшим из которых является *P. calluneti* (Lindinger, 1912). Позднее были описаны *P. convolvuli* Ezzat, 1960, *P. rosae* Danzig, 2001 и собственно *P. agriensis*; все они отличаются от *P. calluneti* девятичлениковыми усиками (вместо 7-8-члениковых). Кроме того, *P. rosae* отличается от остальных указанных видов тем, что у него кластеры желез сливаются в сплошные полосы на тергитах брюшка. Различия между *P. convolvuli* и *P. agriensis* для нас не ясны.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Восточная Турция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Artemisia vulgaris* (Asteraceae) на высоте 1635 м.

***Peliococcus caillardi*** (Balachowsky, 1930)

Balachowsky, 1930: 120 (*Pseudococcus* (*Phenacoccus*), Algeria: Oued-Smar). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 408 (*Peliococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги без просвечивающих пор; коготок с зубчиком; коготковых пальчиков не видно. Анальный аппарат полноценный, щетинки анального кольца слегка длиннее его диаметра. Спинных устьиц две пары. Брюшное устье одно крупное, овальное. Многоячеистые железы образуют группы по 2-3 железы вместе с 2-3 трубчатыми железами на всех тергитах брюшка и поперечные ряды и полосы на пяти последних стернитах брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров, многочисленны, имеются на обеих сторонах тела; точное их расположение у имеющих самок оценить сложно. Церариев 18 пар, все они с 2 очень тонкими, почти щетинковидными шипами и несколькими ассоциированными трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Мы имели возможность лишь бегло ознакомиться с типовым материалом по этому виду. Все имеющиеся синтипы плохо окрашены и для точного переописания вида необходима их перемонтировка.

**Материал.** Вся типовая серия (синтипы) из коллекции MNHN.

**Распространение.** Алжир, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на соцветиях *Daucus carota* (Apiaceae).

***Peliococcus calluneti*** (Lindinger, 1912)

Lindinger, 1912: 90 (*Pseudococcus*, Germany). Balachowsky, 1953: 230 (*Parapedronia*). Zahradnik, 1959: 537 (*Spinococcus*). Danzig, 1960: 176; 1980: 118 (*Peliococcus*, synonymy of *Spinococcus*); 2001: 139. Williams, 1962: 56. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 409.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, около 1.5 мм длиной. Усики 7-8-члениковые. Брюшное устье одно (редко два), овальное, различной величины. Многоячеистые железы многочисленны, образуют кластеры вместе с трубчатыми железами на большей части поверхности тела и поперечные ряды на брюшных стернитах. Кластеры включают 1-4 (главным образом 2 или 3) многоячеистые железы и одну крупную трубчатую железу. Кластеры собраны в поперечные ряды на дорсальной поверхности тела, в короткие краевые полосы на вентральной поверхности груди возле каждого тазика и в поперечные ряды на II-IV стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Трубчатые железы двух размеров: дорсальные железы и краевые вентральные примерно в два раза шире желез, расположенных в медиальной зоне брюшных стернитов. Краевых церариев 18 пар; дополнительные церарии образуют ряд вдоль средней линии тела.  $S_{18}$  с 10 трехячеистыми железами, 2 шипами и 1 или 2 мелкими шипиками на широкой склеротизированной пластинке. Остальные церарии с двумя шипами и 2 или 3 трехячеистыми железами. Дорсальная

поверхность тела покрыта шипами различного размера, часть из которых сходна по размеру с шипами церариев и имеет 1 трехячеистую железу при основании.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Более 20 серий самок из Германии, Литвы, Украины и России.

**Распространение.** Северная и Центральная Европа (широко), Северный Кавказ и Сибирь (Иркутская область России).

**Образ жизни.** Живет на корнях и подземных стеблях различных болотных растений из семейства Ericaceae (*Empetrum*, *Arctostaphylos*, *Calluna*, *Erica*, *Oxycoccus*, *Vaccinium*, *Orthilia*). Может быть случайно найден и на других влаголюбивых растениях.

***Peliococcus chersonensis*** (Kiritshenko, 1936)

Kiritshenko, 1936: 138 (*Phenacoccus*, Ukraine). Borchsenius, 1948: 954 (*Peliococcus*). Danzig, 2001: 139. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 411.

*Spinococcus artemisiae* Tereznikova, 1968: 281 (Ukraine: Kherson); 1975: 203 (synonymization).

*Peliococcus lycicola* Tang, 1992: 598 (China: Ningxia). Kaydan, 2015 (synonymy). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 409.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 2.5 мм длиной, розоватое при жизни. Усики 9-члениковые. Брюшное устье крупное, овальное. Многоячеистые железы многочисленны, собраны в кластеры вместе с трубчатыми железами на большей части поверхности тела и в поперечные ряды на стернитах брюшка. Кластеры желез состоят из 1-2, редко 3 многоячеистых желез, одной мелкой и/или одной крупной трубчатой железы. Пятиячеистые железы многочисленны на вентральной поверхности тела. Крупные трубчатые железы более чем в два раза шире мелких желез. Дорсальные ряды кластеров иногда сливаются в компактные полосы; на вентральной поверхности тела кластеры собраны вдоль края тела, а также встречаются в медиальной зоне груди и передних стренигов брюшка. Церариев 18 пар вдоль края тела и 10 вдоль средней линии. Все церарии с 2 тесно расположенными шипами на выпуклых бугорках.  $S_{18}$  с 2 или 3 трехячеистыми железами при основании шипов; остальные церарии с 1 трехячеистой железой каждый. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами различного размера; некоторые из этих шипов сходны по размеру с шипами церариев и имеют трехячеистую железу при основании.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Размер шипов церариев, шипов дорсальной поверхности тела, кутикулярных бугорков церариев, число дополнительных церариев значительно варьируют межпопуляционно и индивидуально на протяжении огромного транспалеарктического ареала вида.

*Peliococcus lycicola* рассматривался самим автором этого вида (Tang, 1992) как ближайший к *P. chersonensis* и отличающийся только по форме брюшного устья. Между тем, это признак является одним из самых изменчивых в морфологии мучнистых червецов и не может быть использован для разделения видов.

**Материал.** В дополнение к типам *P. chersonensis* и *P. artemisiae*, серии самок из Украины, России, Казахстана, Туркмении, Монголии и Кореи.

**Образ жизни.** Живет на корнях двудольных трав: *Artemisia*, *Chrysanthemum*, *Seriphidium*, *Tanacetum*, *Tragopogon* и др.

**Распространение.** Литва, Украина, Россия (Дагестан, Оренбургская обл., Алтай, Приморский Край), Армения, Турция, Туркмения, Монголия, Китай (Внутренняя Монголия), Корея.

***Peliococcus convolvuli*** (Ezzat, 1960)

Ezzat, 1960: 28 (*Spinococcus*, Egypt). Danzig, 1980: 118 (*Peliococcus*, synonymization of *Spinococcus* with *Peliococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 414.

**Замечания.** Вид относится к группе близких, возможно конспецифичных видов, старейшим из которых является *P. calluneti* (Lindinger, 1912), от которого *P. convolvuli* отличается лишь 9-члениковыми усиками (вместо 7-8). См. также комментарии к *P. agriensis*.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Египет, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет на двудольных травах: *Convolvulus*, *Euphorbia*, *Mentha*.

***Peliococcus courzius* Goux, 1989**

Goux, 1989: 304 (France: Rhône). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 414.

**Замечания.** Вид очень близок, вероятно, конспецифичен *P. salviae* Hadzibejli, 1963 и отличается от последнего отсутствием брюшного устьяца.

Самцы неизвестны. Личинка первого возраста описана Гу (Goux, 1989).

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Thymus serpyllum* (Lamiaceae).

***Peliococcus globulariae* (Goux, 1937)**

Goux, 1937a: 231 (*Phenacoccus*, France: Marseille). Kozár & Walter, 1985: 70 (*Peliococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 414.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 1.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устьеце крупное, овальное. Многоячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела, главным образом в кластерах с трубчатыми железами. Каждый такой кластер включает 5-12 (на головогрудии 5-6) многоячеистых желез и одну крупную трубчатую железу в центре кластера. Кластеры образуют ясные поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и на стернитах брюшка и встречаются также на вентральной поверхности головогрудии. Пятиячеистые железы многочисленны в медиальной зоне головогрудии и шести передних стернитов брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы двух размеров: мелкие встречаются на вентральной поверхности брюшка, крупные (они в 2 раза шире мелких) входят в состав кластеров с многоячеистыми железами. Церариев 18 пар; С<sub>3</sub> с 3 шипами и 3-4 трехячеистыми железами; анальные церарии каждый с 2 тонкими шипами, 9-13 трехячеистыми железами и 3-4 дополнительными щетинками. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера шипами.

Самцы неизвестны. Личинки самки описаны Гу (Goux, 1937a).

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Globularia alypum* (Globulariaceae).

***Peliococcus kimmericus* (Kiritshenko, 1940)**

Kiritshenko, 1940: 189 (*Phenacoccus*, Crimean peninsula). Borchsenius, 1949: 247 (*Peliococcus*). Danzig, 2001: 128. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 417.

*Peliococcus pseudozillae* Borchsenius, 1949: 248 (Kazakhstan and Uzbekistan). Danzig, 2001: 128 (synonymy).

*Peliococcus bitubulatus* Borchsenius, 1949: 251 (Tajikistan and Armenia). Danzig, 2001: 128 (synonymy).

*Peliococcus mesasiaticus* Borchsenius et Kozarzhhevskaya, 1966: 40 (Turkmenia). Danzig, 2001: 128 (synonymy).

*Peliococcus xerophilus* Bazarov, 1971b: 92 (Turkmenia). Danzig, 2001: 128 (synonymy).

*Peliococcus ilamicus* Moghaddam, 2013: 39 (Iran). Kaydan, 2014 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 3.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устьеце крупное, овальное. Многоячеистые железы малочисленны на обеих сторонах тела, встречаются главным образом в кластерах с трубчатыми железами и образуют поперечные ряды на последних стернитах брюшка. Каждый кластер включает 0-3 многоячеистые железы (в кластерах на головогрудии они обычно отсутствуют), одну мелкую трубчатую железу и одну (редко 2) крупные трубчатые железы. На дорсальной поверхности тела кластеры образуют поперечные ряды; на вентральной поверхности они встречаются главным образом вдоль края тела. Пятиячеистые железы многочисленны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела за исключением медиальной зоны стернитов головогрудии и передних стернитов брюшка. Трубчатые железы двух размеров: крупные более чем в 2 раза шире мелких; железы обоих размеров образуют кластеры вместе с многоячеистыми железами; мелкие железы кроме того собраны в поперечные ряды на последних стернитах брюшка. Краевых церариев 18 пар; иногда грудные пары слабо развиты

или отсутствуют.  $C_{18}$  с 2-3,  $C_3$  с 3, остальные церарии с 2 шипами; все церарии с несколькими ассоциированными трехячейстыми порами. Иногда развиты 2 или 3 продольных ряда дополнительных медиальных церариев. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Описание *Peliococcus ilamicus* Moghaddam, 2013 основано на непонимании морфологии *P. kimmericus*, который рассматривался самой Могаддам (Moghaddam, l.c.) как наиболее близкий вид. Так, Могаддам указывает на анальную полосу у *P. kimmericus*, что не соответствует действительности. Мелкие различия в расположении дорсальных кластеров желез лежат в пределах обычной географической и индивидуальной изменчивости широко распространенного и полиморфного *P. kimmericus*.

**Материал.** Типы *P. kimmericus*, *P. mesasiaticus*, *P. pseudozillae*, *P. bitubulatus*, более 20 серий самок из стран Средней Азии и 1 серия из Афганистана.

**Распространение.** Крит, Украина, Армения, Турция, горные районы Средней Азии (Казахстан, Туркмения, Узбекистан, Таджикистан), Иран, Афганистан, Саудовская Аравия).

**Образ жизни.** Многоядный вид, питающийся на растениях из разных семейств: *Artemisia*, *Centaurea*, *Berberis*, *Astragalus*, *Glycyrrhiza*, *Morus*, *Phlomis*, *Haplophyllum*, *Lycium*, *Cuminum*, *Ampelopsis*, *Vitis*, *Zygophyllum* и др.

#### *Peliococcus latitubulatus* Danzig, 2001

Danzig, 2001: 145 (Armenia and Uzbekistan). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 420.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное. Усики 9-члениковые. Брюшное устье маленькое, овальное. Многоячейстые железы малочисленны, встречаются только на 2-3 последних брюшных стернитах. Кластеров восковых желез нет. Пятиячейстые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячейстые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только медиальной зоны головогруды и передних стернитов брюшка. Трубочатые железы двух размеров: крупные (более чем в 2 раза шире мелких желез) образуют поперечные ряды на грудных и брюшных тергитах, за исключением лишь VIII тергита брюшка; на вентральной поверхности тела отдельные крупные трубчатые железы встречаются вдоль всего края тела; мелкие трубчатые железы разбросаны на стернитах груди и передних стернитах брюшка, а на пяти последних брюшных стернитах образуют поперечные ряд и полосы. Краевых церариев 18 пар; 9 дополнительных церариев расположены вдоль средней линии тела на груди и брюшке.  $C_{18}$  с несколькими трехячейстыми железами; остальные краевые и медиальные церарии – с 1, редко 2 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами двух размеров: крупными шипами, сходными с таковыми в церариях и имеющими ассоциированные трехячейстые железы при основании и мелкими шипиками без ассоциированных желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 7 паратипов.

**Распространение.** Армения и Узбекистан.

**Образ жизни.** Собран с корней неопределенных злаков и сложноцветных.

#### *Peliococcus loculatus* Danzig, 2001

Danzig, 2001: 142 (Russia: Karachaevo-Cherkesia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 422.

**Диагноз.** Самка. Самка. Тело удлинено-овальное. Усики 9-члениковые. Брюшное устье овальное. Многоячейстые железы малочисленны, единично встречаются на дорсальной поверхности тела и образуют поперечные ряды на брюшных стернитах. Кластеры восковых желез также малочисленны, каждый кластер включает 0–3 многоячейстых железы, 1 или 2 крупные трубчатые железы (или 1 крупную + 1 мелкую железу) и встречаются главным образом в краевой зоне вентральной поверхности тела. Пятиячейстые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячейстые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только

медиальной зоны головогруды и передних стернитов брюшка. Трубоччатые железы двух размеров: крупные (примерно в 2 раза шире мелких желез) малочисленны на дорсальной поверхности головогруды, образуют поперечные, отчасти удвоенные ряды на тергитах брюшка, подкраевые группы на стернитах груди и передних стернитах брюшка и поперечные, отчасти удвоенные ряды на последних стернитах брюшка. Мелкие железы встречаются в кластерах и на передних стернитах брюшка. Церарии образуют 18 пар вдоль края тела. Все церарии с несколькими ассоциированными трехячейками порами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами двух размеров: крупными шипами, сходными с таковыми в церариях и имеющими ассоциированные трехячейковые железы при основании и мелкими шипиками без ассоциированных желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и два паратипа.

**Распространение.** Россия, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Ribes* sp. (Grossulariaceae).

***Peliococcus marrubii*** (Kiritshenko, 1936)

Kiritshenko, 1936: 156 (*Acanthococcus*, Ukraine: Odessa); 1940: 188 (*Phenacoccus*). Borchsenius, 1949: 204 (*Spinococcus*). Ter-Grigorian, 1973: 128. Danzig, 1980: 118 (*Peliococcus*, synonymization of *Spinococcus* with *Peliococcus*); 2001: 145. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 425.

*Phenacoccus multispinosus* Borchsenius, 1937: 55 (Georgia); 1949: 204 (synonymy).

*Pedronia spinigera* Goux, 1937b: 455 ((France: Rhône). Balachowsky, 1953: 283 (*Parapedronia*). Danzig, 1960: 178 (*Spinococcus*, synonymization of *Parapedronia* with *Spinococcus*); 1980: 118 (*Peliococcus*, synonymy of *Spinococcus* with *Peliococcus*); 2001: 123. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 425 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 5 мм длиной, желтое при жизни. Усики 8-9-члениковые. Брюшного устья нет. Многоячейковые железы малочисленны, встречаются только на 5 последних брюшных стернитах. Кластеров восковых желез нет. Пятиячейковые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячейковые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только медиальной зоны головогруды и передних стернитов брюшка. Трубоччатые железы образуют поперечные ряды на большинстве тергитов тела и на стернитах брюшка, а также группы в краевой зоне стернитов головогруды. Дорсальные и краевые вентральные трубоччатые железы слегка шире медиальных вентральных желез. Краевых церариев 18 пар; 9-10 дополнительных церариев расположены вдоль средней линии тела на груди и брюшке.  $S_{18}$  с 5-7 трехячейковыми железами; остальные краевые и медиальные церарии – с 1 железой. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами двух размеров: крупными шипами, сходными с таковыми в церариях и имеющими ассоциированные трехячейковые железы при основании и мелкими шипиками без ассоциированных желез.

Самцы неизвестны. Личинка второго возраста самки описана Тер-Григорян (1973).

**Замечания.** *Pedronia spinigera* Goux, 1937 не имеет существенных отличий от *P. marrubii* и рассматривается нами в качестве младшего субъективного синонима. При первоописании эти виды не сравнивались.

**Материал.** В дополнение к типам, 7 серий из России, Украины, Армении, Грузии, Азербайджана, Казахстана (все в коллекции ЗИН РАН) и паратип *Pedronia spinigera* из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция, Швейцария, Италия, Венгрия, Болгария, Украина, Россия (Воронежская обл.), Грузия, Армения, Азербайджан, Турция, Казахстан.

**Образ жизни.** Живет на корнях и стеблях различных многолетних трав и кустарничков.

***Peliococcus martinezi*** Gavrilov et Matile-Ferrero, 2008

Gavrilov et Matile-Ferrero, 2008: 441 (France: vicinity of Montpellier). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 427.

**Замечания.** Вид близок к *P. marrubii* (Kiritshenko, 1936) от которого отличается многочисленными многоячейковыми железами, разбросанными по всей поверхности тела, а

также меньшим числом краевых (16 пар вместо 18); последний признак, однако, подвержен у червецов значительной межпопуляционной изменчивости.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и два паратипа.

**Распространение.** Южная Франция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни [Mode of life].** Собран с *Rosmarinus officinalis* (Lamiaceae).

***Peliococcus mathisi*** (Balachowsky, 1953)

Balachowsky, 1953j: 227 (*Parapedronia*, Tunisia). Danzig, 1960: 178 (*Spinococcus*, synonymization of *Parapedronia* with *Spinococcus*); 1980: 118 (*Peliococcus*, synonymization of *Spinococcus* with *Peliococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 425.

**Замечания.** Вид близок к *P. marrubii* (Kiritshenko, 1936) и *P. martinezi* Gavrilov et Matile-Ferrero, 2008, но отличается от обоих этих видов мелким размером шипов медиальных церариев в сравнении с шипами краевых церариев. Все самки типовой серии имеют брюшное устье; у всех самок, собранных недавно в Марокко (см. Материал), брюшное устье отсутствует.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 4 паратипа (коллекция MNHN), серия самок из Марокко (национальный парк Тубкаль, Имлиль, около 1700 м над уровнем моря, на стебле неопределенного двудольного травянистого растения, 16.IX.2013, И. Гаврилов-Зимин, коллекция ЗИН РАН).

**Распространение.** Марокко и Тунис.

**Образ жизни.** Вид был исходно описан с подземных частей *Plantago carinata* (Plantaginaceae).

***Peliococcus montanus*** Bazarov et Babaeva, 1981

Bazarov & Babaeva, 1981: 323 (Tajikistan). Danzig, 2001: 128. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 429.

**Замечания.** Вид близок к *P. kimmericus* (Kiritshenko, 1940) и отличается более многочисленными крупными трубчатыми железами в кластерах: 2 или 3 в каждом кластере.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Таджикистан (Гиссарский и Кураминский хребты).

**Образ жизни.** Живет на корнях *Astragalus* (Fabaceae) в горах на высоте 1900-2100 м.

***Peliococcus morrisoni*** (Kiritshenko, 1936)

Kiritshenko, 1936: 141 (*Phenacoccus*, Georgia: Adzharia). Borchsenius, 1949: 206 (*Spinococcus*). Danzig, 1980: 118 (*Peliococcus*, synonymization of *Spinococcus* with *Peliococcus*); 2001: 145. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 430.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 5 мм длиной, розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Устье крупное, овальное. Многоячеистые железы многочисленны, образуют кластеры вместе с трубчатыми железами и поперечные ряды на стернитах брюшка. Каждый кластер включает 1-6 многоячеистых желез (1-3 на тергитах груди и 4-6 на брюшных тергитах) и одну трубчатую железу. Дорсальные кластеры желез малочисленны на груди и первых тергитах брюшка, но собраны в поперечные ряды и полосы на III-VII брюшных тергитах; на вентральной поверхности тела кластеры сливаются в крупные краевые группы; число многоячеистых желез в кластерах возрастает по направлению к заднему концу тела на обеих сторонах. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячеистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только медиальной зоны головогруды и передних стернитов брюшка. Трубчатые железы двух размеров: дорсальные и некоторые вентральные железы слегка шире остальных вентральных желез. Более крупные трубчатые железы входят в состав всех дорсальных и некоторых вентральных кластеров. Менее крупные железы входят в состав вентральных кластеров, разбросаны по вентральной поверхности головогруды и образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Краевых церариев 18 пар; 5 дополнительных церариев присутствуют вдоль средней линии тела на тергитах брюшка. С<sub>18</sub> с 8-10 трехячеистыми железами; остальные краевые церарии с 5-6 железами; медиальные церарии с 3-5 ассоциированными железами каждый. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами двух размеров: крупными шипами,



сходными с таковыми в церариях и имеющими ассоциированные трехячеистые железы при основании и мелкими шипиками без ассоциированных желез.

Самцы неизвестны. Личинка последнего возраста самки описана Тер-Григорян (1973).

**Материал.** Типовая серия и 20 серий самок из Грузии, Армении и Азербайджана.

**Распространение.** Польша, Россия (Краснодарский Край), Грузия, Армения, Азербайджан.

**Образ жизни.** Вид, вероятно, является узким олигофагом рода *Carpinus*. Сборы с *Rosa*, *Berberis* и других ксерофильных растений относятся к *P. rosae*. Мезофильный вид, живущий на стволе и ветвях кормовых растений.

***Peliococcus multispinus* (Siraiwa, 1939)**

Siraiwa, 1939: 66 (*Synacanthococcus*, Russin Far East: Sakhalin Island). Danzig, 1978: 12 (*Spinococcus*); Danzig, 1980: 118 (*Peliococcus*, synonymization of *Spinococcus* with *Peliococcus*); 2001: 145. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 433.

*Spinococcus tuberculus* Borchsenius, 1949: 207 (Russia: Amur Prov.). Danzig, 1978: 12 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Самка. Тело овальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Брюшное устье маленькое, овальное. Многоячеистые железы малочисленны, встречаются только на 2-3 последних брюшных стернитах. Кластеров восковых желез нет. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячеистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только медиальной зоны головогруды и передних стернитов брюшка. Трубочатые железы двух размеров: крупные (слегка шире мелких желез) образуют поперечные ряды на грудных и брюшных тергитах, за исключением лишь VIII тергита брюшка; на вентральной поверхности тела крупные трубочатые железы встречаются вдоль всего края тела; мелкие трубочатые железы образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Краевых церариев 18 пар; 6-9 дополнительных церариев расположены вдоль средней линии тела на груди и брюшке. Все церарии с 2-3 ассоциированными железами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами двух размеров: крупными шипами, сходными с таковыми в церариях и имеющими ассоциированные трехячеистые железы при основании и мелкими шипиками без ассоциированных желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типы of *Spinococcus tuberculus* + 7 серий из России (Якутия и Сахалин).

**Распространение.** Россия (Якутия, Амурская обл., Сахалин).

**Образ жизни.** Многоядный вид; живет на видах *Populus*, *Lonicera*, *Rosa*, *Saxifraga*, *Ledum* и др. в лесах и иногда в декоративных посадках.

***Peliococcus phyllobius* (Goux, 1937)**

Goux, 1937b: 451 (*Phenacoccus*, France: Marseille). Kozár & Walter, 1985: 70 (*Peliococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 435.

**Замечания.** Вид близок к *P. globulariae* (Goux, 1937) и отличается меньшим количеством многоячеистых желез в кластерах (1-3 вместо 4-8).

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Южная Франция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с листьев *Bromus* sp. и *Koeleria villosa* (Poaceae).

***Peliococcus rosae* Danzig, 2001**

Danzig, 2001: 139 (Crimean peninsula). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 435.

**Замечания.** Вид относится к группе близких, возможно конспецифичных видов, старейшим из которых является *P. calluneti* (Lindinger, 1912). *P. rosae* отличается от остальных указанных видов тем, что у него кластеры желез сливаются в сплошные полосы на тергитах брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 8 паратипов.

**Распространение.** Венгрия и Южная Украина.

**Образ жизни.** Живет на ветвях *Rosa* и *Berberis*.

***Peliococcus salviae* Hadzibejli, 1963 (Fig. 2.1.3-21)**

Hadzibejli, 1963: 425 (Georgia). Danzig, 2001: 128. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 438.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное. Усики 9-члениковые. Устье крупное, овальное. Многоячейстые железы многочисленны, образуют кластеры вместе с трубчатыми железами и поперечные ряды на двух последних стернитах брюшка. Каждый кластер включает 2-4 (главным образом 3-4) многоячейстые железы, одну мелкую трубчатую железу и 2-3 крупные трубчатые железы. Дорсальные поперечные ряды кластеров прерываются в медиальной зоне заднегруди и трех передних сегментов брюшка; на вентральной поверхности тела кластеры образуют широкую полосу вдоль всего края тела и поперечные ряды на шести передних стернитах брюшка. Пятичленистые железы разбросаны в медиальной зоне головогруди и передних брюшных стернитов. Трехчленистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только медиальной зоны головогруди и передних стернитов брюшка. Трубчатые железы двух размеров: крупные более, чем в два раза шире мелких; железы обоих размеров встречаются главным образом в кластерах с многоячейстыми железами. Церариев 18 краевых пар и один дополнительный церарий расположен в медиальной зоне VII тергита брюшка.  $C_{18}$  с 3, остальные церарии с 2 шипами; все церарии с несколькими ассоциированными трехчленистыми железами; кутикула под  $C_{18}$  слегка склеротизирована. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками, некоторые из которых имеют 1 или 2 трехчленистых железы при основании.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Грузия и Турция.

**Образ жизни.** Живет на двудольных травах: *Salvia*, *Phlomis*, *Carduus*.

***Peliococcus turanicus* (Kiritshenko, 1932)**

Kiritshenko, 1932: 137 (*Phenacoccus*: Uzbekistan and Armenia). Borchsenius, 1949: 256 (*Peliococcus*). Ter-Grigorian, 1973: 191. Danzig, 2001: 133. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 440.

*Phenacoccus hilarius* Kiritshenko, 1936a: 136 (Crimean peninsula). Borchsenius, 1949: 256 (synonymy).

*Peliococcus terrestris* Borchsenius, 1949: 254 (Georgia). Danzig, 2001: 136 (synonymy).

*Peliococcus perfidiosus* Borchsenius, 1949: 257 (Crimean peninsula and North Caucasus). Danzig, 2001: 133 (synonymy).

*Peliococcus unispinus* Borchsenius et Ter-Grigorian, 1956: 23 (Armenia). Danzig, 2001: 136 (synonymy).

*Eupeliococcus tragopogoni* Săvescu, 1985: 118 (Romania). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 440 (synonymy).

*Eupeliococcus drabae* Săvescu, 1985: 117 (Romania). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 440 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3.5 мм длиной, розовое или красное при жизни. Усики 9-члениковые. Брюшное устье крупное, овальное. Многоячейстые железы многочисленны, образуют кластеры вместе с трубчатыми железами и поперечные ряды на стернитах брюшка. Каждый кластер включает 1-4 многоячейстых железы, 1-2 мелких трубчатых железы и 1-2 крупных трубчатых железы. Кластеры образуют поперечные ряды и полосы на большинстве тергитов, за исключением последнего брюшного тергита; на вентральной поверхности тела многоячейстые и трубчатые железы образуют крупные группы вдоль края тела. Пятичленистые железы либо отсутствуют полностью, либо единично встречаются возле ротового аппарата. Трехчленистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы двух размеров: более крупные слегка шире мелких; железы обоих размеров входят в состав кластеров, а мелкие железы, кроме того образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев 12-18 пар.  $C_{18}$  с 2 шипами, 1 или 2 дополнительными мелкими шипиками и 6-8 трехчленистыми железами. Остальные церарии с 2 шипами и 1-3 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами разного размера, в том числе крупными шипами, сходными с таковыми в церариях и имеющими ассоциированные трехчленистые железы при основании.

Самцы неизвестны. Личинки самки описаны Тер-Григорян (1973).

**Замечания.** Савеску (Săvescu, 1985) не предоставил каких-либо дифференциальных диагнозов, определительных таблиц или сравнений описанных им видов *Eupeliococcus tragopogoni* и *E. drabae* с каким-либо иными видами, что противоречит рекомендации 13а Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры. Изучив описания и рисунки указанного автора мы не

нашли каких-либо отличий его «видов» от широко распространенного, полиморфного *P. turanicus*.

**Материал.** Типы *P. turanicus*, *P. hilarius*, *P. perfidiosus*, *P. terrestris*, *P. unispinus* и более 20 серий самок из России и сопредельных стран, 1 самка из Венгрии, 4 самки из Болгарии.

**Распространение.** Широко распространен в южной Европе, Закавказье, Анатолии и Центральной Азии. На северо-востоке ареал вида доходит как минимум до 50° северной широты (Россия: Алтай).]

**Образ жизни.** Живет на корнях различных многолетних трав и кустарников: *Achillea*, *Artemisia*, *Centaurea*, *Tragopogon*, *Euphorbia*, *Lamium*, *Astragalus*, *Atraphaxis*, *Physalis* и др.; иногда встречается на корнях злаков.

#### *Peliococcus vivarensis* Tranfaglia, 1981

Tranfaglia, 1981: 9 (Italy: Napoli). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 443.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Tranfaglia, 1981). Тело удлинено-овальное, до 2 мм длиной. Устье крупное, овальное. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела и вентральной поверхности головогруды образуют кластеры вместе с трубчатými железами (1-2 многоячеистые железы + 1 крупная трубчатая железа) и поперечные ряды на стернитах брюшка. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы только одного размера, образуют кластеры вместе с многоячеистыми железами и поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев 8-11 пар; грудные церарии слабо развиты или отсутствуют. Шипы церариев длинные и тонкие, каждый с несколькими ассоциированными трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Южная Италия.

**Образ жизни.** Живет на различных двудольных травах: *Centaurea*, *Inula*, *Picris*, *Senecio*, *Borago*.

#### *Peliococcus zillae* Hall, 1926

Hall, 1926a: 5 (Egypt, *Phenacoccus*). Borchsenius, 1949: 246 (*Peliococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 443.

**Замечания.** Мы не имели возможности ознакомиться с типовым материалом этого вида. Имеющаяся в нашем распоряжении самка из Египта, определенная Яиром Бен-Довом как *P. zillae* имеет многочисленные 5-ячеистые железы по всей вентральной поверхности тела. В оригинальном описании (Hall, 1926) об этих железах ничего не сказано, что, однако, могло быть простым упущением. По другим признакам указанная самка близка к *P. turanicus* (Kiritshenko, 1932), но отличается тем, что имеет четкие кластеры желез на всех тергитах брюшка в отличие от слившихся в полосы кластеров у *P. turanicus*.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Одна самка из Египта.

**Распространение [Distribution].** Египет.

**Образ жизни [Mode of life].** Живет на различных двудольных травах: *Zilla*, *Avicennia*, *Zygophyllum*.

#### *Peliococcopsis* Borchsenius, 1948

##### *Peliococcopsis parviceraria* (Goux, 1937)

Goux, 1937a: 223 (*Phenacoccus*, France: Corsica). Danzig, 1959: 445; 1960: 178 (*Peliococcopsis*); 2001: 149. Tereznikova, 1975: 220. Kosztarab & Kozár, 1988: 117; Danzig, 2001: 149. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 445.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.5 мм длиной, желтое при жизни. Усики 9-члениковые. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы собраны в кластеры на обеих сторонах тела и образуют поперечные ряды на последних стернитах брюшка. Каждый кластер состоит из 2-6 (чаще 3-4) многоячеистых желез и одной мелкой трубчатой железы; все кластеры расположены отступя друг от друга. Пятиячеистые железы многочисленны, разбросаны по всей

поверхности тела. Трехячеистые железы малочисленны: на дорсальной поверхности присутствуют не на всех сегментах, а на вентральной сгруппированы возле дыхалец. Трубочатые железы двух размеров: крупные примерно в два раза больше мелких, встречаются только на стернитах брюшка; мелкие железы входят в состав кластеров. Церарии малочисленны, хорошо различимы лишь  $C_2$ ,  $C_3$  и  $C_{16}$ - $C_{18}$ .  $C_{18}$  с 4-5, остальные церарии с 2 трехячеистыми железами.

Самец и личинки обоих полов описаны Гу (Goux, 1937a).

**Материал.** Серия из Ленинградской обл. России.

**Распространение.** Марокко, Франция, Италия, Польша, Украина, Россия (Ленинградская обл.).

**Образ жизни.** Собран на *Poa pratensis*, *Cynodon dactylon* и других злаках.

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

Laing, 1936: 80 (*Phenacoccus*, Egypt). Ezzat, 1960: 51 (*Peliococcus*). Tang, 1992: 511 (*Peliococcopsis*). Danzig, 2001: 149. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 447.

*Phenacoccus caucasicus* Borchsenius, 1937: 54 (without note of locality); 1939: 45 (secondary description as new species from Abhasia: Sukhum); 1949: 262. Ter-Grigorian, 1973: 196. Danzig, 2001: 149 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Брюшного устьяца нет. Многоячеистые железы собраны в кластеры на обеих сторонах тела и образуют поперечные ряды на последних стернитах брюшка. Каждый кластер состоит из 4-8 (чаще 6) многоячеистых желез и одной мелкой трубчатой железы; на дорсальной поверхности тела кластеры образуют поперечные ряды, а на вентральной поверхности расположены вдоль края тела. Пятиячеистые железы многочисленны, разбросаны по всей поверхности тела. Трехячеистые железы на дорсальной поверхности присутствуют на всех тергитах, а на вентральной сгруппированы возле дыхалец. Трубочатые железы двух размеров: крупные слегка больше мелких, встречаются только на стернитах брюшка; мелкие железы входят в состав кластеров. Церариев до 18 пар,  $C_3$  с 3, остальные церарии – с 2 шипами.  $C_{18}$  и  $C_{17}$  с 3-5, прочие церарии – с 1-2 трехячеистыми железами. Грудных и переднебрюшные церарии иногда отсутствуют.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типов *P. caucasicus*, 7 серий из Венгрии, Украины, России (Дагестан) и Армении.

**Распространение.** Италия, Греция, Венгрия, Южная Украина, Россия (Дагестан), Армения, Израиль, Египет.

**Образ жизни.** Основным кормовым растением является *Cynodon dactylon*, отмечен также на *Agropyron*.

***Pelionella*** Kaydan, 2015

***Pelionella balteata*** (Green, 1928)

Green, 1928: 20 (*Phenacoccus*, England). Borchsenius, 1949: 244 (*Peliococcus*, change of combination). Kaydan, 2014 (*Pelionella*). Danzig, 2001: 125. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 451.

*Phenacoccus venustus* Green, 1931: 265 (Iceland). Danzig, 2001: 125 (synonymy).

*Phenacoccus saratogensis* Rau, 1937: 198 (USA). Danzig, 2001: 125 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 3.5 мм длиной, бледно-желтое при жизни. Усики 9 (редко 8)-члениковые. Брюшное устье маленькое, овальное. Воронковидные многоячеистые железы образуют кластеры, каждый с 3-4 многоячеистыми железами и одной мелкой трубчатой железой в центре кластера; кластеры собраны в поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и на III-V брюшных стернитах. Обычные многоячеистые железы образуют поперечные ряды на четырех задних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячеистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только медиальной зоны головогруды и передних стернитов брюшка. Трубочатые железы двух размеров: крупные трубчатые железы образуют поперечные ряды на VI-VIII брюшных стернитах; мелкие трубчатые железы входят в состав кластеров вместе с воронковидными

многоячеистыми железами. Церариев 18 пар.  $C_1$ - $C_2$  с 4-6 шипами и 5-7 трехячеистыми железами;  $C_{18}$  с 4-6 шипами и 13-15 трехячеистыми железами на склеротизированной пластинке; остальные церарии с 2-3 шипами и 3-5 трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Взрослый самец описан Нодсоном (Hodgson, 2005).

**Материал.** Синтипы *P. venustus* и более 10 серий самок из России (Калининградская и Ленинградская области, Камчатка, Сахалин и Кунашир) и Украины.

**Образ жизни.** Живет на листьях и в пазухах листьев различных злаков.

**Распространение.** Широко распространен в северной Палеарктике; отмечен также в США и Гренландии.

### *Pelionella cycliger* (Leonardi, 1908)

Leonardi, 1908a: 168 (*Pseudococcus*, Italy: Calabria). Kozár & Walter, 1985: 70 (*Peliococcus*). Kaydan, 2015 (*Pelionella*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 453.

*Phenacoccus oleae* Marchal, 1910: 245 (Tunisia). Longo et al., 1989: 164 (synonymy).

*Peliococcus deserticola* Ben-Dov et Gerson ex Furth et al., 1983: 106 (Israel). Kaydan, 2014 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.5 мм длиной, бледно-желтое при жизни. Усики 9-члениковые. Брюшное устье крупное, овальное. Воронковидные многоячеистые железы образуют кластеры, каждый с 4-8 многоячеистыми железами и одной мелкой трубчатой железой в центре кластера; кластеры собраны в поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и на III-V брюшных стернитах, а также присутствуют вдоль края тела на стернитах груди и брюшка. Обычные многоячеистые железы имеются только на трех задних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячеистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только медиальной зоны головогруды и передних стернитов брюшка. Трубчатые железы двух размеров: крупные трубчатые железы образуют поперечные ряды на V-VII брюшных стернитах и группы в краевой зоне двух последних стернитов брюшка; мелкие трубчатые железы входят в состав кластеров вместе с воронковидными многоячеистыми железами. Церариев 18 пар.  $C_{18}$  с 2 шипами, 2 мелкими шипиками и 10-12 трехячеистыми железами; остальные церарии с 2-3 шипами и 3-5 трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Две серии самок из Марокко (окрестности Уарзата).

**Образ жизни.** Вид был собран на различных таксономически далеких растениях: *Olea europaea*, *Synodon dactylon*, *Onosma aleppica*, *Rhus tripartite*.

**Распространение.** Средиземноморский эндемик: Испания, Южная Франция, Италия, Марокко, Тунис, Алжир, Израиль.

### *Pelionella grassiana* (Goux, 1989)

Goux, 1989: 306 (*Peliococcus* France: Alpes Maritimes). Kaydan, 2014 (*Pelionella*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 454.

*Peliococcus proeminens* Goux, 1989: 309 (France: Bouches du Rhône). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 454 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 2 мм длиной. Усики 9-члениковые. Брюшное устье нет. Воронковидные многоячеистые железы образуют кластеры, каждый с 0-3 многоячеистыми железами, одной мелкой трубчатой железой и 1-2 крупными трубчатыми железами; кластеры собраны в поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и на I-IV брюшных стернитах, а также присутствуют вдоль края тела на стернитах груди и брюшка. Обычные многоячеистые железы имеются только на трех задних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы двух размеров, входят в состав кластеров вместе с воронковидными трубчатыми железами; мелкие трубчатые железы кроме того образуют поперечные ряды и группы на четырех последних стернитах брюшка. Церариев 16-18 пар.  $C_{18}$  с 2 шипами, 2

мелкими шипиками и 10-12 трехячеистыми железами; остальные церарии с 2-3 шипами и 3-5 трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками. Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Типовой материал *P. proeminens* Goux, 1989, согласно определительной таблице Гу (Goux, 1989) отличается от *P. grassiana* лишь тем, что в некоторых кластерах отсутствуют многоячеистые железы. Однако такие кластеры имеются и у голотипа *P. grassiana*, а указанный признак подвержен обычной индивидуальной изменчивости у видов г/р *Peliococcus*.

**Материал.** Голотип *Peliococcus grassianus* и паратим *Peliococcus proeminens*. из коллекции MNHN.

**Распространение.** Южная Франция.

**Образ жизни.** Собран с *Thymus* (Lamiaceae).

### *Pelionella kansui* Kaydan, 2015

Kaydan, 2015 (Eastern Turkey, different localities). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 457.

**Замечания.** Вид близок к *P. sablia* (Goux, 1989), но отличается наличием более многочисленных трубчатых желез в кластерах и полной утратой 5-ячеистых желез (см. определительную таблицу).

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Восточная Турция. [Eastern Turkey.]

**Образ жизни.** Собран с корней *Salvia multicaulis*, *Euphorbia sequieriana*, *Verbascum* sp., *Cornus* sp.

### *Pelionella manufacta* (Borchsenius, 1949)

Borchsenius, 1949: 245 (*Peliococcus*, Azerbaijan and Armenia). Danzig, 2001: 125. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 457. *Peliococcus albertaccius* Goux, 1990a: 83 (France: Corsica). Kaydan, 2015 (*Pelionella*, synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 2.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Брюшное устье крупное, овальное. Воронковидные многоячеистые железы образуют кластеры, каждый с 2-6 (чаще с 3-4) многоячеистыми железами, одной мелкой трубчатой железой в центре кластера и 3-6 крупными трубчатыми железами по периферии; кластеры собраны в поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и присутствуют вдоль края тела на стернитах груди и брюшка. Обычные многоячеистые железы имеются только на трех задних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячеистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только медиальной зоны головогруды и передних стернитов брюшка. Трубчатые железы двух размеров, входят в состав кластеров вместе с воронковидными трубчатыми железами; мелкие трубчатые железы кроме того образуют поперечные ряды и группы на пяти последних стернитах брюшка. Церариев 18 краевых пар и 2-3 продольных ряда дополнительных церариев в медиальной зоне дорсальной поверхности тела (см. рисунок). С<sub>18</sub> с 2-3 шипами и 9-11 трехячеистыми железами; остальные церарии с 2 шипами и несколькими трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами и шипиками различного размера, некоторые из которых достигают размера шипов церариев и сопровождаются 1-3 трехячеистыми железами при основании.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** В дополнение к типам *P. manufacta* 3 самки из Краснодарского края России.

**Распространение.** Южная Палеарктика: Франция (Корсика), Италия, Южная Россия (Краснодарский Край), Армения, Азербайджан, Турция, Казахстан. Указание для Швеции (Ossiannilsson, 1959) вероятно основано на неправильном определении.

**Образ жизни.** Живет на стеблях и листьях различных многолетних трав и кустарничков: *Ancathia*, *Centaurea*, *Chrysanthemum*, *Helichrysum*, *Sonchus*, *Echium*, *Thymus*.

### *Pelionella multipora* Kaydan, 2015

Kaydan, 2015 (Eastern Turkey, different localities). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 460.

**Замечания.** Вид близок к *P. manifesta* (Borchsenius, 1949), но отличается более многочисленными многоячейстыми и крупными трубчатыми железами в кластерах (см. определительную таблицу).

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Восточная Турция.

**Образ жизни.** Собран с корней *Salvia* sp. и *Elytrigia repens*.

***Pelionella sablia* (Goux, 1989)**

Goux, 1989: 302 (*Peliococcus*, France). Kaydan, 2015 (*Pelionella*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 462.

**Диагноз [Diagnosis].** Самка. Самка. Тело удлинено-овальное, до 2.5 мм длиной. Усики 8-9-члениковые. Брюшное устье крупное, овальное. Воронковидные многоячейстые железы образуют кластеры, каждый с 0-2 многоячейстыми железами, одной мелкой трубчатой железой и 1-3 крупными трубчатыми железами; кластеры собраны в поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и присутствуют вдоль края тела на стернитах груди и брюшка. Обычные многоячейстые железы образуют поперечные ряды на пяти задних стернитах брюшка. Пятиячейстые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячейстые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только медиальной зоны головогруды и передних стернитов брюшка. Трубчатые железы двух размеров, входят в состав кластеров вместе с воронковидными трубчатыми железами; мелкие трубчатые железы кроме того образуют поперечные ряды и группы на пяти последних стернитах брюшка. Церариев 3 пары.  $S_{18}$  с 2 шипами, 1 мелким шипиком и 13-15 трехячейстыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Helianthemum polifolium* (Cistaceae).

***Pelionella stellarochae* (Goux, 1990)**

Goux, 1990: 80 (*Peliococcus*, France: Rhône). Kaydan, 2014 (*Pelionella*, synonymy). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 465.

**Замечания.** Вид близок к *P. grassiana* (Goux, 1989), но отличается отсутствием просвечивающих пор на задних голеньях и наличием брюшного устья.

Самцы неизвестны. Личинка первого возраста описана Гу (Goux, 1990).

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни [Mode of life].** Собран с *Mentha* and *Thymus* (Lamiaceae).

***Seyneria* Goux, 1990**

Goux, 1990: 83 (type species *Seyneria seynensis* Goux, 1990, by original designation). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 465.

*Pellizzaricoccus* Kozár, 1991a: 40 (type species *Pellizzaricoccus gabrielis* Kozár, 1991). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 465 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Ноги нормально развиты; коготок с зубчиком. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Многоячейстые железы вместе с трубчатыми образуют кластеры. Пятиячейстых желез нет или отсутствуют. Трехячейстые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы с небольшим воротничком; у одного вида имеются также и простые трубчатые железы. Церариев до 17 пар; грудные церарии могут быть плохо развиты. На дорсальной поверхности тела многочисленны шипы и шипики разного размера.

**Замечания.** Исходно род был описан с 3 видами, один из которых мы считаем синонимом (см. ниже). Два других вида, согласно Гу (Goux, 1990c), различаются по наличию либо двух, либо одного типа трубчатых желез. Изучив типовый материал, мы установили, что оба вида имеют

по два типа желез, но различаются другими дискретными признаками (см. определительную таблицу).

***Seyneria gabrielis* (Kozár, 1991) (Рис. 2.1.3-1)**

Kozár, 1991: 40 (*Pellizzaricoccus*, Firenze). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 467 (*Seyneria*).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, 2 мм длиной. Усики 9-члениковые. Анальный аппарат усложненный, с двумя наружными рядами микрошипиков. Брюшное устье крупное, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и редкие кластеры вместе с трубчатыми железами вдоль края брюшных стернитов. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне головогруды и передних брюшных стернитов. Трехячеистые железы равномерно разбросаны на большей части поверхности тела, за исключением только медиальной зоны головогруды и передних стернитов брюшка. Трубчатые железы двух размеров: крупные с воротничком, закрывающим около 1/4 длины протока, разбросаны по дорсальной поверхности тела и встречаются вдоль края вентральной; мелкие железы простого типа, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и кластеры вместе с многоячеистыми железами вдоль края брюшных стернитов. Краевых церариев 18 пар; несколько дополнительных пар встречаются также в медиальной зоне вентральной поверхности тела; все церарии расположены на кутикулярных бугорках. Все церарии с 2 (головные с 2-3) тонкими шипами и несколькими ассоциированными трехячеистыми железами. На дорсальной поверхности тела многочисленны мелкие шипики разного размера и значительно более крупные шипы, аналогичные шипам церариев.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип из коллекции Института Защиты Растений Венгерской Академии Наук.

**Распространение.** Италия и Греция.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Cynodon*, *Poa*, *Parietaria*.

***Seyneria neohordei* (Marotta, 1992)**

Marotta, 1992: 89 (*Phenacoccus*, Italy: Campania). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 469 (*Seyneria*).

**Замечания.** Мы не имели возможности ознакомиться с типовым материалом этого вида. Судя по оригинальному описанию и рисунку вид близок к *S. porticcia* Goux, 1990, но имеет трубчатые железы только одного размера. С другой стороны, трубчатые железы *S. porticcia* не сильно отличаются друг от друга по размеру и этот признак мог быть просто опущен в описании *S. neohordei*. [We were unable to study the type material of this species. Judging by the original description and figure the species seems to be similar with *S. porticcia* Goux, 1990, but differs in the presence of only one size of tubular ducts. On the other hand, ducts of *S. porticcia* are only slightly differing in size and this character could be simply omitted in the description of *S. neohordei*.]

**Распространение.** Италия.

**Образ жизни.** Собран с различных двудольных трав: *Ferula*, *Foeniculum*, *Daucus*, *Lotus*, *Sedum*.

***Seyneria porticcia* Goux, 1990 (Рис. 2.1.3-2)**

Goux, 1990: 85 (France: Corse). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 469.

*Seyneria gassina* Goux, 1990c: 88 (France: Var). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 469 (synonymy).

*Peliococcus ocauae* Goux, 1990a: 86 (France: Corse). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 469 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, 1-1.5 мм длиной. Усики 8-9-члениковые. Брюшное устье крупное, овальное. Многоячеистые железы вместе с трубчатыми образуют кластеры по всей поверхности тела; в состав большинства кластеров входит по 2-3 многоячеистых железы и одна или несколько трубчатых желез. Пятиячеистых желез нет. Трубчатые железы с воротничком, закрывающим около 1/6 длины протока, двух размеров: крупные слегка больше мелких. Большинство трубчатых желез входит в состав групп; отдельные железы встречаются также между группами. Церариев 17 пар; все церарии с 2 тонкими шипами и несколькими ассоциированными трехячеистыми железами. На дорсальной поверхности тела многочисленны мелкие шипики разного размера и значительно более крупные шипы, аналогичные шипам



церариев или слегка более толстые; такие шипы всегда имеют одну ассоциированную железу при основании.

Самцы не известны. Личинки первого возраста описаны Гу (Goux, 1990c). В отличие от имаго у них есть несколько пятичленистых желез, а трубчатые железы полностью отсутствуют.

**Замечания.** Изучив 3 паратипа *Seyneria gassina* Goux, 1990 мы не нашли каких либо существенных отличий от *S. porticcia*. Указанное Гу (Goux, 1990c) различие в числе члеников антенн варьирует в типовой серии и даже мозаично (на голове одной и той же самки), за счет псевдоартикуляций. Голотип *Peliococcus ocanae* Goux, 1990 также принципиальных отличий от *S. porticcia* не имеет. Кроме того, оба этих вида были собраны на Корсике в одно и то же время (август 1951 года), то есть относятся к одной популяции.

**Материал.** Голотип *S. porticcia*, 3 паратипа *S. gassina* и голотип *P. ocanae* из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Вар и Корсика).

**Образ жизни.** Живет на двудольных травянистых растениях: *Crithmum*, *Foeniculum*, *Lavandula*.

### *Seyneria seynensis* Goux, 1990

Goux, 1990: 84 (France: Var). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 472.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинненно-овальное, около 1 мм длиной. Усики 7-члениковые. Брюшное устье одно, крупное, с перетяжкой. Многоячеистые железы вместе с трубчатыми образуют кластеры по всей поверхности тела; в состав большинства кластеров входит 2-3 многоячеистых железы и одна или несколько трубчатых желез. Пятичленистые железы разбросаны в медиальной зоне вентральной поверхности головогруды. Трубчатые железы с воротничком, закрывающим около 1/6 длины протока, двух размеров: крупные слегка больше мелких. Большинство трубчатых желез входит в состав групп; отдельные железы встречаются также между группами. Церарии представлены 8 парами на брюшке; каждый церарий состоит из 2 тонких шипов и нескольких трехчленистых желез; по направлению к переднему концу тела шипы церариев становятся меньше и тоньше; на головогруды церарии трудно различимы, так как их тонкие шипы аналогичны шипам на поверхности тела. Тонкие шипы и шипики различной величины многочисленны на дорсальной поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Вар), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран с подземных частей *Lavandula stoechas* (Lamiaceae).

### 2.1.4. Группа рода (г/р) *Helicoccus* Šulc, 1912 *Helicoccus* Šulc, 1912

#### *Helicoccus acirculus* Wu, Jia et Tang, 1996

Wu, Jia & Tang, 1996: 257 (China: Shanxi Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 486.

**Замечания.** Вид очень близок к описанному в той же работе и из той же типовой местности *H. medicagicola* Wu, Jia et Tang и к среднеазиатскому *H. schmelevi* Bazarov, 1976, но отличается от обоих отсутствием брюшного устья (что вообще характерно для китайских представителей рода *Helicoccus*) и чуть большим количеством многоячеистых желез на последних стернитах брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Шаньси), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран на корнях полыни.

#### *Helicoccus asrtagali* Danzig, 2007

Danzig, 2007: 1013 (Turkmenia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 486.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы многочисленны, расположены на пяти последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы малочисленны, образуют ряды на III-VII стернитах брюшка, единичны на вентральной поверхности груди. Лучистые железы трех размеров. Крупные железы с 2-3 шипиками, многочисленны на дорсальной поверхности тела, анальные дольки с 2-3 железами. Железы среднего размера с 2 шипиками и мелкие железы с 1 шипиком расположены вдоль края вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы многочисленны на четырех последних стернитах брюшка, образуя поперечные ряды в средней части сегментов и краевые группы, отдельные железы встречаются в передней части тела. Церариев 11-12 пар,  $C_3$  с 3, остальные церарии с 2 шипами, шипы церариев, кроме  $C_{18}$  и  $C_{17}$ , очень мелкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Этот вид по количеству многоячеистых и трубчатых желез, а также по наличию лучистых желез среднего размера по краю вентральной поверхности тела близок к *H. medvedevi*, отличается тем, что на дорсальной стороне тела расположены лучистые железы крупного, а не среднего размера, а также малым числом пятиячеистых желез и наличием мелких лучистых желез.

**Материал.** Голотип и паратип.

**Распространение.** Туркмения (долина Мургаба), только типовое местонахождение. **Образ жизни.** Вид был собран в пустыне, на корнях *Astragalus* sp. 25 апреля.

#### *Helicoccus atraphaxidis* Bazarov, 1963

Bazarov, 1963: 38 (Tajikistan: Gissar Range), 1974: 632. Danzig, 2007: 605.

*Helicoccus inconspicuus* Bazarov, 1974: 355 (Turkmenia: Kugitang Range). Danzig, 2007: 605 (synonymy).

*Helicoccus kirgisisus* Bazarov, 1974: 355 (Kyrgyzstan: Issyk-Kul' Lake). Danzig, 2007: 605 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы единичны вокруг вагинальной щели или полностью отсутствуют. Пятиячеистые железы многочисленны в медиальной части всей вентральной поверхности тела. Лучистые железы двух размеров. Железы среднего размера с 1-2 шипиками образуют неполные ряды вдоль края тела и вдоль его средней линии, иногда крайне малочисленны, у типов *H. atraphaxidis* величина дорсальных желез варьирует. Анальные дольки с 1 железой, иногда анальные железы немного крупнее остальных (типы *H. atraphaxidis* и *H. inconspicuus*). Мелкие железы с 1, реже с 2 шипиками единичны по краю вентральной поверхности тела или полностью отсутствуют. Простых трубчатых желез нет. Церариев 18 пар.  $C_{18}$  с 2-3 шипами и 8-9 железами, остальные церарии с 2 ( $C_3$  с 3), иногда с 1 шипом и 2-4 железами, шипы церариев очень мелкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Синонимия была установлена при сравнении типов. Все три вида описаны по одному сбору каждый, причем 2 из них с одного и того же растения – *Atraphaxis*. Различия

между ними лежат в пределах индивидуальной изменчивости. *H. atraphaxidis* отличается разной величиной дорсальных лучистых желез, *H. kirgisticus* – меньшей величиной и частичной редукцией этих желез, железы анальных долек у этого вида в отличие от двух других того же размера, что и прочие дорсальные железы. Кроме того у *H. kirgisticus* и *H. inconspicuous* в отличие от *H. atraphaxidis* на переднем и заднем концах тела отсутствуют пятые железы. У самок из Монголии дорсальные железы хорошо развиты, одинаковой величины, расположены как вдоль края тела, так и в средней его части; полностью отсутствуют на анальных дольках. Многоячеистые железы расположены на трех последних сегментах брюшка. Возможно, эти экземпляры заслуживают выделения в самостоятельный вид, однако, ограниченность материала не позволяет сделать более определенного заключения.

**Материал.** Голотип и паратипы *H. atraphaxidis* и *H. inconspicuous*, голотип *H. kirgisticus*, две самки из Монголии.

**Распространение.** Юго-Восточный Казахстан, Туркмения, Киргизия, Таджикистан, Монголия (Южно-Гобийский аймак).

**Образ жизни.** Горный вид, живет на стеблях *Atraphaxis*, *Grossularia*, *Zigophyllum* и *Artemisia*.

***Helicoccus bambusae*** (Takahashi, 1930)

Takahashi, 1930: 6 (*Phenacoccus*, China: Taiwan). Goux, 1934b: 171 (*Helicoccus*). *Helicoccus lingnaniae* Wang, 1982a: 318 (China: Guangdong Prov.). Tang, 1992: 462 (synonymy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 491.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и последующим переописаниям вид очень близок, возможно, конспецифичен *H. takahashii* Kanda, 1935 от которого отличается меньшим числом шипов в церариях.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Тайвань и провинция Гуандун).

**Образ жизни.** Вид был собран с *Bambusa* sp. и *Lingnania cerosissima* (Poaceae).

***Helicoccus baotoui*** Tang, 1988

Tang in Tang & Li, 1988: 63 (China: Inner Mongolia). Tang et al., 1992: 8. Danzig, 2007: 598 (as *H. zoysiae*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 491.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы расположены только вокруг вагинальной щели. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы двух размеров: крупные и мелкие. Крупные железы с узким и удлинённым бокаловидным основанием и 2-4, редко с 1 шипиком, образуют ряд вдоль края дорсальной поверхности тела и два прерванных ряда вдоль средней ее части. Анальные дольки с двумя железами. Мелкие железы без шипика, единичны вдоль края вентральной поверхности тела, у одного экземпляра из Восточной Монголии отдельные железы обнаружены и на дорсальной поверхности. Простые трубчатые железы единичны, на VI-VII стернитах. Церариев 18 пар: все с 2 ( $C_3$  с 3-5) шипами и несколькими железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Рассматриваемый вид наиболее близок к *H. scutellariae*, отличается характером крупных лучистых желез. Ранее материал из России и Монголии был ошибочно определен нами как *H. zoysiae* Kwon et al., 2003 (Данциг, 2007). Этот материал отличается от типов *H. baotoui* наличием брюшного устья.

**Материал.** Девять самок из указанных ниже регионов России и Монголии. **Распространение.** Россия (Иркутская обл. и Якутия), Монголия (Хэнтейский и Восточный аймаки), Китай (внутренняя Монголия).

**Образ жизни.** Живет на участках со степной растительностью. В Китае был собран с *Ixeris chinensis* (Asteraceae) в Якутии – с *Potentilla* (Rosaceae); в прочих сборах растение не указано.

***Helicoccus bohemicus*** Šulc, 1912

Šulc, 1912: 39 (Czech Republic: Praga, Brno). Borchsenius, 1949: 275. Ter-Grigorian, 1973: 203. Bazarov, 1974: 632. Tereznikova, 1975: 184. Danzig, 1978: 8, 1980a: 151, 2007: 579. Kosztarab, Kozár, 1988: 100. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 493.

*Phenacoccus stahyos*: Kiritchenko (non Ehrhorn, 1900), 1931: 313, misidentification.

*Phenacoccus hystrix*: Kiritchenko (non Baerensprung, 1849), 1932: 261, misidentification.

*Phenacoccus mutinensis* Menozzi, 1933: 43 (Italy: Spilamberto di Modena). Marotta, Russo & Matile-Ferrero, 1997: 437 (synonymy).

*Heliococcus szetshuanensis* Borchsenius, 1962a: 232 (China: Sechuan). Tang, 1992: 487. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 493 (synonymy).

*Heliococcus danzigae* Bazarov, 1974: 353 (Russia: Leningrad Prov.). Danzig, 1978: 9; 1980a: 150, 2007: 579 (synonymisation).

*Heliococcus puerariae* Kwon, Danzig et Park, 2003: 109 (North Korea). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 493 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многочленистые железы собраны вокруг вагинальной щели, иногда отдельные железы встречаются на VI стерните брюшка. Пятичленистые железы многочисленны в медиальной части всей вентральной поверхности тела. Лучистые железы трех размеров. Крупные с 3-4 шипиками и склеротизированной кутикулой у основания, образуют краевую полосу и 2 местами удвоенных ряда вдоль средней линии тела. Железы среднего размера с 1-2 шипиками расположены по одной в средней части VI и VII стернитов брюшка; общее число желез варьирует от 4 до 2, как исключение, имеется 1 железа или железы полностью отсутствуют. Мелкие железы обычно без шипиков, лишь отдельные железы с шипиком (на Камчатке железы с шипиками обычны) образуют поперечные ряды на всех тергитах тела и полосу вдоль края вентральной поверхности. Простые трубчатые железы образуют по поперечному ряду на V-VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар. Все расположены на склеротизированных пластинках,  $C_{18}$  с двумя шипами и группой желез, остальные церарии с 2, реже с 3 шипами и несколькими железами.

Морфология самцов и личинок неизучена.

**Замечания.** Насекомые из европейской части ареала обладают лучистыми железами среднего размера, число которых колеблется от 2 до 4, как в разных сериях, так и внутри одной серии. В одной серии из Швейцарии 1 из трех экземпляров имел 1 железу, другие по 3. Лишь 2 отдельных экземпляра: один из Ленинградской области (голотип *H. danzigae*), другой с Кавказа отличались полным отсутствием лучистых желез среднего размера. Для насекомых из Сибири и Дальнего Востока, напротив, характерно полное отсутствие желез среднего размера. Экземпляр с 1 железой обнаружен только в одной серии из трех экземпляров из Якутии (2 других экземпляра желез не имели). Кроме того, 2 экземпляра с 4 железами (как в Европе) обнаружены на Сахалине, в то время как другие насекомые с Сахалина и Кунашира (как это характерно для восточной популяции) желез не имели. Описанный из Китая по единственному экземпляру *Heliococcus szetshuanensis* Borchsenius, 1962 также имеет 4 железы. При этом, стоит отметить, что для европейских насекомых характерно обитание на древесно-кустарниковых растениях, для восточных – на травянистых. Два сахалинских экземпляра с железами собраны на деревьях: *Populus maximoviczii* и *Crataegus chlorosarca*. Оба растения аборигены, что делает сомнительным предположение о заносном характере этих насекомых. Изложенные выше сведения приводят нас к заключению, что мы имеем дело с полиморфным транспалеарктическим видом. *H. danzigae* описан по одному экземпляру из Ленинградской области с сухого злака на том основании, что он лишен желез среднего размера. Приведенные выше данные об изменчивости этого признака не оставляют сомнений, что название *H. danzigae* следует считать младшим синонимом *H. bohemicus*.

На рисунке *H. bohemicus*, приведенном Терезниковой (1975), отсутствуют лучистые железы среднего размера, хотя в описании говорится об их наличии, остается не ясным, то ли эти железы случайно пропущены на рисунке или автор имел экземпляр без желез. Рисунок, приведенный Таном (Tang, 1990) под названием *H. bohemicus* относится к *H. zoysiae* Kwon et al.

Номинальный вид *Heliococcus puerariae* Kwon, Danzig et Park, 2003 отличается лишь незначительными количественными признаками: чуть меньшим количеством пятичленистых желез на вентральной поверхности головы и меньшим количеством мелких лучистых

трубчатых желез. Эти признаки лежат в пределах индивидуальной и географической изменчивости полиморфного *H. bohemicus* и не могут быть использованы для разделения видов. **Материал.** Голотип *H. danzigae* и ряд серий из Франции, Швейцарии, Чехии, Венгрии, России (Калининградской, Ленинградской, Московской, Воронежской и Саратовской обл., из Восточной Сибири, Якутии, Камчатки, юга Приморского края, Сахалина и Кунашира) и Монголии.

**Распространение.** Западная Европа (широко), все перечисленные выше регионы России и сопредельных стран, Турция, Монголия, Китай.

**Образ жизни.** В европейской части ареала чаще живет на деревьях и кустарниках: *Platanus*, *Cydonia*, *Sorbus*, *Malus*, *Quercus*, *Aesculus*, *Robinia*, *Caragana*, *Rubus*, *Vitis*, *Calluna*, *Vaccinium*. В азиатской части ареала насекомые, как правило, обитают на двудольных травянистых растениях: *Hieracium*, *Solidago*, *Bergenia*, а также на кустарниках *Ledum*, *Empetrium* и *Rubus*; две самки собраны с *Populus maximorizii* и *Crataegus chlorosarca* на Сахалине. Сборы с корней *Carex* и под корой *Larix* случайны. Самки часто встречаются под камнями. Для Италии указывалось два поколения в году (Camproesse, 1993).

#### *Helicoccus chordzhenticus* Nurmamatov, 1975

Nurmamatov, 1975: 25 (Tajikistan: Kayrakkum). Danzig, 2007: 594. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 498.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многочаеистые железы собраны вокруг вагинальной щели. Пятичаеистых желез нет. Трехчаеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Лучистые железы трех размеров. Крупные с 3-4 шипиками образуют ряд вдоль края тела и 2 ряда вдоль его средней линии, анальные дольки с 2 железами. Железы среднего размера с 2 шипиками встречаются вдоль края дорсальной поверхности тела в средней части VI и VII тергитов брюшка. Мелкие железы с 1-2 шипиками единичны на дорсальной поверхности груди и I сегмента брюшка и образуют ряд вдоль края вентральной поверхности тела. Простых трубчатых желез нет. Церариев 18 пар, обычного для рода строения.

Самцы неизвестны. Личинка старшего возраста описана Нурмамамовым (1975).

**Замечания.** В первоописании указано на наличие у самки небольшого количества пятичаеистых желез. Типовая серия состоит из 4 экземпляров. Мы имели в распоряжении только голотип, хранящийся в коллекции ЗИН, который был полностью лишен пятичаеистых желез, с него и выполнены рисунок и описание.

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Таджикистан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на корнях и прикорневых частях стеблей *Artemisia* (Asteraceae) в солончаковой полупустыне. В начале июня отмечены самки и личинки старшего возраста.

#### *Helicoccus cinereus* Goux, 1934

Goux, 1934: 164 (France: Corsica). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 500.

**Замечания.** Вид очень близок, возможно, конспецифичен с *H. salviae* Borchsenius, 1949 и отличается лишь более многочисленными крупными лучистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Франция (Корсика), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран предположительно с *Helianthemum* (Asteraceae).

#### *Helicoccus destructor* Borchsenius, 1941

Borchsenius, 1941: 6 (Turkmenia: Ashkhabad; Uzbekistan: Tashkent). Bazarov, 1974: 640. Danzig, 2007: 585 (lectotype designation). Gavrillov, 2010: 36. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 500.

*Helicoccus ziziphi* Borchsenius, 1958: 161 (China: Tientsin surroundings). Danzig, 2007: 585 (synonymisation).

*Helicoccus kehejanae* Ter-Gregorian, 1967: 136 (Armenia: Atarbekyan, Hrazdan Prov.), 1973: 210. Bazarov, 1974: 644. Danzig, 2007: 585 (synonymy).

*Helicoccus slavonicus* Borchsenius et Tereznikova, 1959: 492 (Ukraine: Zakarpatska Prov.). Bazarov, 1974: 492. Tereznikova, 1975: 188 (noted as synonym of *H. sulcii* Goux). Danzig, 2007: 585 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы расположены вокруг вагинальной щели, иногда отдельные железы встречаются на VI стерните брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны в медиальной части всей вентральной поверхности тела. Лучистые железы трех размеров. Крупные железы с 2-3, реже с 4 шипиками собраны в полосу вдоль края тела и прерванный, местами удвоенный ряд вдоль средней его линии. Анальные дольки с 2 железами. Железы среднего размера с 2, реже с 1 шипиком, 2-4 железы расположены в средней части VI и VII тергитов брюшка, иногда по 2 железы имеется на V тергите. Мелкие железы с 1-2 шипиками расположены в средней части дорсальной поверхности груди и передних сегментов брюшка, образуют полосу вдоль края вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы расположены на V-VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар. Все церарии с 2 (С<sub>3</sub> с 3) тонкими шипами и 3-6, С<sub>18</sub> с 8-11 железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Приведенная выше синонимия установлена при сравнении типов. Вид, изображенный Таном (Tang, 1977) под названием *H. ziziphi*, в действительности к этому виду не относится, так как, судя по рисунку, лишен лучистых желез среднего размера на брюшке и имеет крайне малое количество мелких лучистых желез на дорсальной поверхности тела. Очевидно, этот же вид приведен в последующей работе Тана (Tang, 1992), однако отсутствие рисунка в этой работе не позволяет судить более определенно.

**Материал.** Кроме типовых экземпляров *H. destructor*, *H. keheijanae*, *H. slavonicus* и *H. ziziphi*, более 30 экземпляров из Болгарии, России (Воронежская обл., Сев. Кавказ, Поволжье), Грузии, Армении, Азейрбаджана, Казахстана, Туркмении, Киргизии, Таджикистана и Китая.

**Распространение.** Болгария (Южные Пирины), Украина (Закарпатская обл.), Россия (Воронежская обл., Сев. Кавказ (Сочи, Теберда, Дагестан), Поволжье (Волгоградская и Астраханская области), республики Закавказья и Средней Азии, Китай.

**Образ жизни.** Живет на стволах, ветках, плодах и листьях *Morus alba*, *M. nigra* и *Ziziphus*, а также других плодовых и декоративных деревьев и кустарников, отмечен также на *Zygophyllum fabago*, *Causinia*, *Dianthus*, *Artemisia*, *Silene*, *Scutellaria*.

#### *Helicoccus dissimilis* Danzig, 1980

Danzig, 1980b: 35 (Mongolia: Suhe-Batorskii Aimag); 2007: 594. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 503.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы единичны, собраны вокруг вагинальной щели. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы двух размеров. Крупные железы с 3 шипиками образуют 6 продольных рядов, подкраевой ряд выражен только на переднем и заднем концах тела. Анальные дольки с 1 железой. Мелкие железы с 1-2 шипиками, по краю вентральной поверхности тела собраны в ряд, местами удвоенный. Простые трубчатые железы двух размеров. Широкие железы на дорсальной поверхности тела сопровождают некоторые лучистые железы; узкие расположены на последних сегментах брюшка. Церариев 18 пар. С<sub>3</sub> с 3, остальные церарии с 2 шипами, С<sub>17</sub> и С<sub>18</sub> с 7-10 железами, остальные с 2-4, иногда грудные церарии с 1 железой; все церарии расположены на склеротизованных пластинках.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Отличается от всех известных видов рода *Helicoccus* наличием простых трубчатых желез на дорсальной поверхности тела.

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Монголия, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Самка была собрана в середине июля, кормовое растение не известно.

#### *Helicoccus dorsiporosus* Danzig, 1971

Danzig, 1971: 382 (Russia: Primorsk Terr.); 1980: 147, 2007: 571. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 504.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы собраны вокруг вагинальной щели. Пятиячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Лучистые железы двух размеров. Крупные железы образуют полосу вдоль края тела и 2 ряда

(по 4-5 желез в каждом) вдоль средней линии. Мелкие железы без шипиков, на дорсальной поверхности собраны в группы из 15-25 желез вокруг крупных желез и образуют поперечные полосы на груди и II-VIII тергитах брюшка; на вентральной поверхности эти железы собраны в небольшие группы вдоль края тела. Простые трубчатые железы единичны в средней части головы и груди и образуют поперечные ряды на II-VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар, все с 2 ( $C_3$  с 3-4) шипами и 2-3 железами, некоторые церарии имеют всего один шип.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия (Приморский Край).

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Arundinella hirta* (Poaceae). 13 июля встречались молодые самки.

***Helicoccus etubulatus* Matesova, 1984**

Matesova, 1984: 1427 (North-Western Kazakhstan: Torghay Plato). Danzig, 2007: 575. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 506.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы расположены на обеих сторонах тела. На дорсальной поверхности они единичны на голове, груди и первых трех сегментах брюшка, на остальных сегментах, кроме VIII, образуют поперечные ряды. На вентральной поверхности железы единичны на голове, груди и первых двух сегментах брюшка, образуют поперечные ряды на III-VII сегментах, многочисленны на VIII стерните брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы одного типа, мелкие, с 1-2 шипиками, расположены на дорсальной поверхности, образуют краевую полосу и продольный ряд в средней части тела. Анальные дольки с 1 железой. Трубчатые железы с воротничком расположены на обеих сторонах тела. На дорсальной поверхности они образуют поперечные ряды на груди и I-VII сегментах брюшка. На вентральной поверхности железы немногочисленны на груди, образуют поперечные ряды на II-VII и краевую группу на VIII сегменте брюшка. Церариев 3 пары:  $C_3$ ,  $C_{17}$ ,  $C_{18}$ .  $C_{18}$  с 2 шипами, 1 шипиком и 6-7 железами,  $C_{17}$  с 2,  $C_3$  с 3-4 шипами и 2-3 железами. Шипы церариев тонкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 4 паратипа.

**Распространение.** Северо-Западный Казахстан, только типовое местонахождение. **Образ жизни.** Собран на корнях и в узлах кущения корней *Agropyron* spp. В середине июля самки заканчивали откладку яиц, шло массовое отрождение бродяжек. По-видимому, один из немногих видов рода *Helicoccus*, откладывающий яйца.

***Helicoccus glacialis* (Newstead, 1900)**

Newstead, 1900: 248 (*Dactylopius*, Italy). Brooks, 1978: 244 (lectotype designation). Danzig, 1986: 21 (*H. cydoniae* lectotype designation); 2007: 577. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 508.

*Helicoccus cydoniae* Borchsenius, 1937: 49 (Azerbaijan); 1949: 272 (described as a new species a second time). Ter-Grigorian, 1973: 201. Bazarov, 1974: 623. Tereznikova 1975: 183. Kosztarab & Kozár, 1988: 100. Danzig, 1986: 21 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы собраны вокруг вагинальной щели. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы двух размеров. Крупные железы с 4-5 шипиками образуют продольные ряды, многочисленны. Мелкие железы без шипиков образуют группы из 35-60 желез вокруг крупных лучистых желез, отдельные железы встречаются между этими группами на дорсальной поверхности тела; на вентральной поверхности они образуют крупные группы вдоль края тела и небольшие группы в средней части груди. Простые трубчатые железы единичны на груди и передних сегментах брюшка, образуют по поперечному отчасти двойному, иногда прерванному посередине ряду на задних сегментах (кроме VIII). Церариев 18 пар. Все церарии с 2 шипами ( $C_3$  с 3-6) и несколькими железами,  $C_3$ ,  $C_{17}$  и  $C_{18}$  с большой группой желез, шипы церариев тонкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип *H. cydoniae*.

**Распространение.** Италия, Венгрия, Украина, Грузия, Азейрбаджан.

**Образ жизни.** Живет на ветках *Cydonia*, *Rosa*, *Genista*, отмечен также на корнях *Trifolium*, *Lathyrus*, *Thymus* и *Agropyron*, описан из гнезд муравьев (Newstead, 1900). По данным Тер-Григорян (1973) взрослые самки встречаются с июня по сентябрь.

“*Heliococcus glycinicola* Borchsenius, 1956”

Borchsenius, 1956: 674 (North Korea: South. Khamgen Prov., Pukchkheng). Danzig, 2007: 606. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 510.

**Замечания.** Вид был описан по личинке старшего возраста. Тотальный рисунок не приведен. Типовой материал обнаружить не удалось. Идентифицировать вид не представляется возможным.

**Распространение.** Северная Корея, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на нижней стороне листьев сои *Glycine hispida*. 1 августа встречались личинки 2-го и 3-го возрастов.

*Heliococcus halocnemi* Borchsenius, 1949

Borchsenius, 1949: 277 (Uzbekistan: near Mt. Kagan). Danzig, 1972: 335; 2007: 587 (lectotype designation). Bazarov, 1974: 626. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 510.

*Heliococcus xerophilus* Matesova, 1968a: 112 (nom. nud.), 1968b: 158 (Kazakhstan: Zaysan). Bazarov, 1974: 626. Danzig, 2007: 587 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы расположены на трех последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Лучистые железы двух размеров. Железы среднего размера с 1-2, реже с 3 шипиками образуют ряд вдоль края тела и 2 не полных ряда вдоль его средней линии. Анальные дольки с 2 железами, лишь у отдельных экземпляров имеется 1 железа. Мелкие железы без шипика многочисленны по всей дорсальной поверхности тела и по краю вентральной, редкие железы встречаются и в средней части V-VIII стернитов брюшка. Простые трубчатые железы малочисленны, расположены на трех последних сегментах брюшка или полностью отсутствуют. Церариев 2-4 пары: C<sub>17</sub>, C<sub>18</sub>, иногда также C<sub>3</sub>, C<sub>15</sub> и C<sub>16</sub>, с 2 или 1 шипиком и 3 или 1 железой.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Синонимия установлена при сравнении типов. Отличия, указанные Матесовой (1968б): наличие или отсутствие C<sub>3</sub> и трубчатых желез, лежат в пределах индивидуальной изменчивости. Что касается просвечивающих пор на задних тазиках у *H. halocnemi*, на которые указывает Борхсениус (1949), то материалом это указание не подтвердилось.

**Материал.** Кроме типовой серии *H. halocnemi*, голотип и 4 паратипа *H. xerophilus*, 18 экземпляров из Казахстана, Узбекистана и Монголии.

**Распространение.** Казахстан, Узбекистан. Монголия (Гобийский и Южно-Гобийский аймаки).

**Образ жизни.** Живет в пустынях на стеблях и корнях растений из сем. маревых: *Halocnemum strobilacium*, *Eurotia ceratoides*, *Salsola arbuscula*, *S. gemascens*, *Kalidium gracile*, *Nitraria*, *Sueda physophora*, *Chenopodium*. Самки были собраны с мая по август.

*Heliococcus herbaceus* Borchsenius, 1956

Borchsenius, 1956: 672 (North Korea: near Pukchkheng city). Danzig, 2007: 593 (lectotype designation). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 512.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Многоячеистые железы малочисленны, расположены на VI-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны по всей вентральной поверхности тела. Лучистые железы трех размеров: крупные железы с 3-4 шипиками образуют краевой ряд и два неполных ряда вдоль средней линии тела. Железы среднего размера с двумя шипиками, две непарные железы расположены в средне части VI-VII стернитах брюшка (Борхсениус в оригинальном описании этих желез не заметил). Мелкие железы с 1 шипиком,



редко без него, собраны в группы вдоль края вентральной и образуют ряд вдоль края дорсальной поверхности тела. Простые трубчатые железы единичны на V-VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар,  $C_3$  с 3, остальные церарии с 2 шипами и 3-4 ( $C_{18}$  с группой) желез. На рисунке шипы  $C_{18}$  не изображены, так как на всех экземплярах типовой серии они отломаны при препарировании.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** *H. herbaceous* близок к *H. pamirensis*, отличается строением мелких лучистых желез.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Северная Корея.

**Образ жизни.** Собран с листьев *Agropyron* (Poaceae).

***Heliococcus hissaricus* Nurmamatov, 1975**

Nurmamatov, 1975: 29 (Tajikistan: Gissar Range). Danzig, 2007: 602. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 514.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы расположены на V-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны в медиальной части всей вентральной поверхности тела. Лучистые железы трех размеров: среднего, мелкого и очень мелкого. Железы среднего размера с 1 шипиком или без него встречаются в средней части тергитов груди и образуют поперечные ряды на тергитах брюшка; на анальных дольках расположена 1 железа с 2 шипиками. По краю дорсальной поверхности тела проходит ряд мелких лучистых желез с 1 шипиком. Более мелкие лучистые железы с шипиком или без него расположены вдоль края вентральной поверхности тела, отдельные железы встречаются в подкраевой области груди. Простые трубчатые железы образуют группы по краю VI – VIII стернитов и поперечные ряды на III – VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар, расположены на бугорках.  $C_{18}$  с 3-4 шипами и 14-16 железами, остальные церарии с 2 ( $C_3$  с 3) шипами и 3-6 железами, шипы церариев тонкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Таджикистан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран под камнем на корнях неопределенного растения на каменисто-щелбином склоне южной экспозиции. Самки встречались в конце июля.

***Heliococcus kurilensis* Danzig, 1971**

Danzig, 1971: 386 (Russian Far East: Kunashir island); 1978: 9; 1980a: 150; 2007: 579. Ivanova, 1972: 7. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 516.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы только вокруг вагинальной щели. Пятиячеистые железы многочисленны по всей вентральной поверхности тела. Лучистые железы двух размеров. Крупные железы с 3-4 шипиками, образуют полосу вдоль края тела и 4 продольных ряда. Мелкие железы без шипиков, на дорсальной поверхности собраны в группы из 10-15 желез вокруг крупных желез и в поперечные полосы между этими группами; на вентральной поверхности эти железы собраны в группы вдоль края тела. Простые трубчатые железы единичны в средней части головогруды и образуют поперечные ряды на II-VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар, все с 2 ( $C_2$  и  $C_3$  с 3) шипами и 5-6 железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** В дополнение к типам 3 самки с Сахалина.

**Распространение.** Россия (о-ва Сахалин и Кунашир), Южная Корея.

**Образ жизни.** Живет на малине *Rubus sachalinensis*, *R. parvifolius*, *R. crataegifolius* располагаясь главным образом у основания молодых побегов, до 15-20 особей в колонии. В начале июля на Сахалине встречались самки и личинки разных возрастов. На Кунашире 10 августа большая часть самок спустилась с растений в подстилку, очевидно, для отрождения бродяжек. Наиболее плотно заселенные побеги отстают в росте.

***Heliococcus maritimus* Danzig, 1971**

Danzig, 1971: 388 (Russia: Primorsk Terr.); 1980a: 147; 2007: 579. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 518.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы только вокруг вагинальной щели. Пятиячеистые железы многочисленны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы двух размеров. Крупные железы образуют полосу вдоль края тела и 2 ряда (по 5 желез в каждом) вдоль средней линии. Мелкие железы без шипиков образуют густые полосы вдоль края тела с дорсальной и вентральной сторон, кроме VIII тергита брюшка, где имеется лишь небольшая группа желез. Трубочатые железы с зачатками воротничка, собраны в группы вдоль края тела, единичны в средней части груди и образуют поперечные полосы или ряды на II-VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар, все с 2 ( $C_3$  с 3) шипами и несколькими железами, иногда некоторые грудные церарии имеют третий маленький дополнительный шип.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Все пять типовых серий.

**Распространение.** Россия (юг Приморского края).

**Образ жизни.** Собран на нижней стороне листьев *Majanthemum*, *Streptopus* и др. Живет на скалах и в остепненных дубняках. С середины июля до начала августа встречались молодые самки.

### *Helicococcus medvedevi* Danzig, 1982

Danzig, 1982: 141 (Mongolia: Kobdo Aimag); 2007: 600. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 520.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы многочисленны, располагаются на пяти последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы одного размера, среднего, с 2, реже с 1 или 3 шипиками. На дорсальной поверхности они образуют группу на голове и продольные ряды на остальной части тела, на груди ряды неполные. Анальные дольки с 1 железой у голотипа и 2 у самки из Казахстана. В отличие от других видов рода лучистые железы среднего размера имеются и на вентральной поверхности тела, где они образуют краевой ряд. Простые трубочатые железы собраны в краевые группы и поперечные ряды на IV-VIII стернитах брюшка. Церариев 18 пар.  $C_1 - C_7$  с 3-5 шипами и 2-7 железами;  $C_{17}$  и  $C_{18}$  с 3 шипами и группой желез; остальные церарии с 2 шипами и 2-3 железами: шипы церариев очень тонкие и короткие, подобны шипикам тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 1 ♀ из Казахстана.

**Распространение.** Казахстан (близ Хантау), Монголия (Кобдо аймак).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Lasiagrostis* на опустыненных склонах гор.

### *Helicococcus minutus* (Green, 1925)

Green, 1925b: 519 (*Phenacoccus*, England). Williams, 1962: 29 (*Helicococcus*). Gómez-Menor Ortega, 1937: 327. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 521.

**Замечания.** Морфологически вид близок к корейскому *H. herbaceus* Borchsenius, 1956 от которого отличается отсутствием шипика на мелких лучистых железах.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Англия, Франция, Испания.

**Образ жизни.** Вид живет на подземных стеблях различных двудольных трав и мелких кустарничков: *Lepidium*, *Erica*, *Ulex*, *Thymus*.

### *Helicococcus mirabilis* Bazarov, 1974

Bazarov, 1974: 350 (Kyrgyzia). Wu & Tang, 1997: 282 (*Heterohelicococcus*). Danzig, 2007: 571. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 522.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты. Анальный аппарат обычного для рода строения. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы малочисленны и расположены на трех последних стернитах брюшка или отсутствуют вовсе. Пятиячеистые железы, в отличие от большинства видов рода, многочисленны на обеих сторонах тела. Трехячеистые железы,

напротив, малочисленны на обеих сторонах тела. Лучистые железы разного размера с 1-2, реже с 3 шипиками по одной расположены на анальных дольках. Мелкие лучистые железы без шипиков многочисленны на дорсальной поверхности тела, образуют полосу по краю вентральной, встречаются в средней части III-VII стернитов брюшка. Простых трубчатых желез нет. Церариев 2-4 пары:  $C_{17}$ ,  $C_{18}$  и часто  $C_{16}$  и  $C_3$ , шипы церариев тонкие, часто далеко отстоят друг от друга.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

*H. mirabilis* subsp. *lishanensis* Wu, 1996

Wu in Wu, Jia & Tang, 1996a: 288 (as separate species, China: Shanxi Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 522.

*Helicoccus innermongolicus* Wu et Tang, 1997: 282 (*Heterohelicoccus*, China: Inner Mongolia: Hexigten Banner). Williams, 2004: 343 (*Helicoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 522 (synonymy).

**Замечания.** Наше описание *H. mirabilis* выполнено по голотипу, паратипу и первоописанию Б. Базарова. Сам Базаров указывает на варьирование размера и числа шипиков у лучистых желез на анальных дольках в типовой серии, что косвенно свидетельствует о тенденции к редукции этих желез. Материал из Монголии отличается от описания Базарова и голотипа полным отсутствием многоячеистых желез, а также отсутствием лучистых желез на анальных дольках. Описанный из Китая (Внутренняя Монголия) *H. innermongolicus* также не имеет многоячеистых желез и лучистых желез на анальных дольках, но демонстрирует две крупные лучистые железы на голове. Другой китайский эндемик *H. lishanensis* (из провинции Шаньси) лишен многоячеистых желез, но имеет по одной крупной лучистой железе на каждой анальной дольке и нескольких таких желез на голове. Таким образом, по двум рассматриваемым признакам наблюдается обычная, очень характерная для мучнистых червецов, географическая изменчивость. Самки из Китая, кроме того, имеют брюшное устье, что вероятно послужило основным мотивом для описания самостоятельных эндемичных видов. Однако примеры географической и индивидуальной изменчивости в числе брюшных устьиц, а также их наличие/отсутствие в разных популяциях одного и того же вида хорошо известны для мучнистых червецов (см., например, *Phenacoccus aceris*, *Helicoccus nivearum*, *Trionymus aberrans*, *Mirococcus clarus* и др.). В данном же случае, когда *H. mirabilis* демонстрирует столь своеобразные, отчасти уникальные для рода признаки, как многочисленные пятаячеистые железы на обеих сторонах тела, крайняя малочисленность трехячеистых желез, малое число церариев и крупных лучистых желез и др., принадлежность к этому виду самок из Китая не вызывает у нас никаких сомнений. В результате мы рассматриваем оба китайских вида как единый подвид *H. mirabilis* subsp. *lishanensis*, географически разделенный с типовым подвидом пустыней Гоби и отличающийся морфологически отсутствием устьица и наличием крупных лучистых желез на голове.

**Материал.** Наряду с голотипом и паратипом, 5 экземпляров из Монголии. **Распространение.** Киргизия, Монголия (Восточный и Восточно-Гобийский аймаки), Китай (Внутренняя Монголия и провинция Шаньси).

**Образ жизни.** Вид был описан с корней *Astragalus*; в Монголии собран с корней различных двудольных трав. Китайский подвид собран на *Cleistogenes squarrosa* (Poaceae).

*Helicoccus montanus* Borchsenius, 1949

Borchsenius, 1949: 274 (Uzbekistan: Samarkand Prov., Tajikistan: Gissar Range and Shaartuz Prov.). Bazarov, 1964: 636. Danzig, 2007: 585 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 525.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы расположены только вокруг вагинальной щели. Пятаячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы трех размеров. Крупные железы с 2-4 шипиками многочисленны, образуют полосу вдоль края тела и вдоль средней его линии, на анальных дольках имеется группа из 3-7 желез. Железы среднего размера с 1 шипиком малочисленны: 2-4 железы расположены в средней части VII тергита брюшка, иногда по паре желез имеется на VI и V тергитах. Мелкие железы без шипиков, редко с 1 шипиком, многочисленны на обеих сторонах тела, наиболее густо расположены по краю тела. Простые

трубчатые железы образуют поперечный ряд на VII стерните и группы по бокам VIII стернита брюшка. Церариев от 5 до 12 пар. Шипы церариев мелкие, часто малочисленны: 3-1 в большинстве церариев.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типового материала, несколько серий из Гиссарского хребта.  
**Распространение.** Узбекистан (Зеравшанский хребет), Таджикистан (Гиссарский хребет, Шаартузский (р-н долина Кафирнигана), Памир).

**Образ жизни.** Живет на нижней поверхности листьев и стеблях *Ziziphora*, *Arctium*, *Alhagi*, *Salvia*, *Ferula*, *Ampelopsis*, собран также на корнях *Artemisia* и *Euphorbia*.

***Heliococcus nivearum*** Balachowsky, 1953 (Рис. 2.1.4-1)

Balachowsky, 1953: 238 (France: Hautes Alpes). Kosztarab & Kozár, 1988: 99. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 527.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно, очень маленькое, округлое (на рисунке Балашовского) или устья нет (изученный нами паратип). Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на VI-VII стернитах брюшка; на VIII стерните присутствуют только вокруг вагинального отверстия. Пятиячеистые железы разбросаны по всей вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы разбросаны по дорсальной поверхности тела и вдоль края вентральной поверхности; в средней части вентральной поверхности тела отсутствуют. Мелкие дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела. Простые трубчатые железы отсутствуют. Лучистые железы все одного размера – среднего, с 2-3 шипиками, расположены вдоль края дорсальной поверхности тела; кроме того отдельные железы встречаются в средней части дорсальной поверхности. На анальных дольках расположено по 2-3 железы. Церарии отчетливо выражены только на брюшных сегментах; на головогрудии шипы церариев неотличимы от шипов дорсальной поверхности; все церарии без склеротизованных пластинок. Самцы и морфология личинок неизвестны.

***H. nivearum* subsp. *austriacus*** Balachowsky, 1953

Balachowsky, 1953: 240 (Austria: Tyrol). Kosztarab & Kozár, 1988: 99. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 527.

**Замечания.** Вид в целом очень сходен с восточно-палеарктическим *H. pavlovskii* Borchsenius et Tereznikova, 1959 от которого отличается неразвитыми грудными и головными церариями и очень мелким или отсутствующим брюшным устьем.

***H. nivearum* subsp. *austriacus*** отличается от номинативного подвида наличием пятиячеистых желез на дорсальной поверхности груди. Бен-Дов (1994) в своем каталоге предположил, что Костараб и Козар (1988) синонимизировали этот подвид с номинативным. Однако на наш взгляд оснований для такого предположения нет, ибо указанные авторы просто отмечают австрийский подвид под названием вида без каких-либо указаний на синонимию. Кроме того, наличие дорсальных пятиячеистых желез – очень редкий признак и встречается среди видов *Heliococcus* только у *H. dorsiporosus* и *H. mirabilis*. От обоих этих видов подвид Балашовского отличается отсутствием мелких лучистых желез (если судить по описанию и материалу номинативного подвида). С типовым материалом *H. nivearum* subsp. *austriacus* нам, к сожалению, ознакомиться не удалось.

**Материал.** Паратип, Французские Альпы (из коллекции MNHN).

**Распространение.** Франция, Австрия. [France, Austria.]

**Образ жизни.** Собран с *Androsace* (Primulaceae) и *Saxifraga* (Saxifragaceae).

***Heliococcus oligadenatus*** Danzig, 1972

Danzig, 1972: 333 (Mongolia: Middle-Gobi and Gobi-Altai Aimags), 2007: 606. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 529.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые и простые трубчатые железы полностью отсутствуют. Пятиячеистые железы крайне малочисленны или полностью отсутствуют (вариация наблюдается в одной и той же серии). Лучистые железы одного размера – среднего, с 1-2 шипиками, расположены вдоль края тела, иногда отдельные железы встречаются в средней его части. На анальных дольках обычно расположена 1 железа, как исключение 2, причем на одной стороне тела может быть 1, на другой 2 железы. Церариев 18 пар; все они с 2 шипами и 3-4 железами, расположены на склеротизованных пластинках.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типов 15 экземпляров из разных районов Монголии и из России.

**Распространение.** Россия (Тува и Приморский Край), Монголия (широко).

**Образ жизни.** Собран на *Anabasis brevifolia*, *Eurotia ceratoides*, *Salsola*, *Alyssum*, *Artemisia* sp. и под камнями.

***Helicoccus pamirensis* Bazarov, 1974**

Bazarov, 1974: 357 (Tajikistan: Eastern Pamir). Danzig, 2007: 589. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 530.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы собраны вокруг вагинальной щели. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы трех размеров. Крупные с 2-3 шипиками образуют местами удвоенные ряды вдоль края и вдоль средней линии тела, анальные дольки с 2 крупными железами. Железы среднего размера с 1-2 шипиками расположены по одной в средней части VI и VII или только VII тергита брюшка. Иногда отдельные железы встречаются на груди. Мелкие железы очень узкие с 1 шипиком или без него и коротким основанием, образуют ряд вдоль края вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы расположены на V-VIII стернитах брюшка. Церариев 18 пар, шипы церариев кроме C<sub>18</sub> мелкие, железы малочисленны.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратип.

**Распространение.** Таджикистан (Восточный Памир).

**Образ жизни.** Живет на корнях *Christolea pamirica*, *Eurotia ceratoides*, *Artemisia* sp.

***Helicoccus pavlovskii* Borchsenius et Tereznikova, 1959**

Borchsenius & Tereznikova, 1959: 492 (Russua: Primorsk Terr.). Danzig, 1980a: 155; 2007: 602. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 533.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы только вокруг вагинальной щели. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы одного размера, среднего, с 1-2 шипиками, широкие, все одного размера; образуют ряд вдоль края дорсальной поверхности тела и два прерванных ряда вдоль средней ее части. Анальные дольки с 2 железами. Простых трубчатых желез нет. Церариев 18 пар: все с 2 (C<sub>3</sub> с 3) шипами и 3-5 железами, расположены на маленьких склеротизованных пластинках.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типов, 1 ♀ из Хасанского р-на Приморского края и 10 ♀ из Монголии.

**Распространение.** Россия (Приморский край), Восточная Монголия.

**Образ жизни.** Описан с неопределенного растения, в Хасанском р-не собран на *Arundinella hirta*, в Монголии на *Salsola laricifolia*. В Приморском крае самки собраны в конце июля – начале августа, в Монголии – в июне.

***Helicoccus quadriglandularis* Bazarov, 1974**

Bazarov, 1974: 360 (Tajikistan: Western Pamir). Danzig, 2007: 592. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 521.

**Замечания.** Вид очень близок к *H. pamiriensis*, отличается тем, что мелкие лучистые железы без шипиков расположены только по краю VII и VIII стернитов, остальные 4-5 вентральных краевых желез более крупные и с 1-2 шипиками. Из двух, имеющих в нашем распоряжении типовых экземпляров, один имел 2, другой 3 крупные железы на анальных дольках. Небольшой материал, которым мы располагали, не позволяет определенно судить, является ли рассматриваемый вид самостоятельным или лишь внутривидовой формой *H. pamirensis*.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратип.

**Распространение.** Таджикистан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Материал был собран под камнем.

***Heliococcus radicola* Goux, 1931**

Goux, 1931: 31 (France: Rhône). Borchsenius, 1949: 279. Schmutterer, 1952: 402. Ter-Grigorian, 1973: 206. Bazarov, 1974: 623. Tereznikova, 1975: 184. Matile-Ferrero, 1983: 632. Kozstarab & Kozár, 1988: 102. Danzig, 2007: 583 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 536.

*Heliococcus saxatilis* Borchsenius, 1949: 276 (Armenia: Meghri). Bazarov, 1974: 626. Danzig, 2007: 583 (synonymy and lectotype designation).

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы расположены только вокруг вагинальной щели, крайне малочисленны, часто полностью отсутствуют. Пятиячеистые железы многочисленны, разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы двух размеров. Крупные с 3-4, реже с 2 или 1 шипиком образуют ряд вдоль края тела и два ряда вдоль его средней линии; железы на анальных дольках и преанальном сегменте крупнее остальных. Мелкие железы обычно без шипика, многочисленны на дорсальной поверхности тела и по краю вентральной. Простые трубчатые железы малочисленны или полностью отсутствуют. Церариев 13-18 пар, грудные церарии иногда не развиты.  $C_{18}$  с 2 шипами и группой желез, остальные церарии с 2 ( $C_3$  с 3) шипами и 2 железами,  $C_{18}$  расположены на склеротизированной пластинке.

Самцы и личинки описаны Гу (Goux, 1931). Интересно, что самцы имеют 4 пары однолинзовых глаз (стемм), в отличие от 3 пар таких глаз у большинства других изученных к настоящему времени самцов псевдококцид (за исключением видов рода *Puto*).

**Замечания.** Приведенная выше синонимия установлена при сравнении типов. Рисунок и описание Тер-Григорян (1973), с большим количеством многоячеистых и трубчатых желез, по-видимому, не относится к *H. saxatilis*; не обычно и кормовое растение – *Cydonia*. **Материал.** Кроме лектотипов и паралектотипов *H. radicola* (коллекция MNHN) и *H. saxatilis*, 1 самка из Армении (окрестности Еревана) и 20 самок из Крыма. В коллекции ЗИИ хранится также материал Тер-Григорян с *Cydonia* из Мегри, определенный ею как *H. saxatilis*, в действительности, насекомые относятся к *H. bohemicus*.

**Распространение.** Швеция, Франция, Италия, Швейцария, Германия, Венгрия, Украина, Польша, Армения, Турция.

**Образ жизни.** Живет на корнях различных двудольных травянистых растений, собран также под камнями. По данным Гу (Goux, 1931) в августе и сентябре одновременно встречались все стадии развития. Шмutterер (Schmutterer, 1952) собирал самок в середине июля.

***Heliococcus salviae* Borchsenius, 1949**

Borchsenius, 1949: 282 (Таджикистан). Bazarov, 1974: 632. Danzig, 2007: 589 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 538.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты. Анальный аппарат обычного для рода строения. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы расположены на трех последних сегментах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы трех размеров. Крупные железы с 3 шипиками образуют ряд вдоль края тела и двойной ряд вдоль средней его линии. Анальные дольки с 1-2 лучистыми железами, величина которых варьирует. Так, в серии лектотипа один экземпляр имел две крупные железы, другой 2 железы среднего размера, третий – 1 крупную и 1 среднего размера; оба экземпляра второй типовой серии имели по 2 крупные железы. Железы среднего размера с 2 шипиками, расположены на дорсальной поверхности, как показано на рис. 15. Мелкие железы с 1 шипиком единичны вдоль края последних стернитов брюшка. Простые трубчатые железы расположены на V-VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар, они с 2-4 ( $C_3$  с 4-5) тонкими шипами и 3-6,  $C_{18}$  с 8-10 железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Две типовые серии и 3 самки из Кызылкумов (Узбекистан).

**Распространение.** Таджикистан, Узбекистан (Кызылкумы).

**Образ жизни.** Описан со стеблей и корневища *Salvia*. Базаров (1974) приводит в качестве кормового растения *Scutellaria bucharica*; в Кызылкумах собран со стеблей *Artemisia*.

***Heliococcus schmelevi* Bazarov, 1976**

Bazarov, 1976: 62 (Kyrgyzia: Aytanakskiy Range). Danzig, 2007: 605.

*Heliococcus medicagicola* Wu, Jia et Tang, 1996: 258 (China: Shanxi Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 540.

**Замечания.** Возможно, вид является крайним звеном редукции лучистых желез, отмеченной для *H. atraphaxidis*. Небольшой материал, которым мы обладаем, не позволяет сделать более определенный вывод о статусе этого вида. У имеющихся самок многоячеистые железы единичны вокруг вагинальной щели. Лучистые железы одного размера, мелкие, без шипиков, редко с 1 шипиком, малочисленны, на анальных дольках отсутствуют или с одной стороны тела имеется 1 железа. Простых трубчатых желез нет. Церариев 18 пар такого же строения как у *H. atraphaxidis*.

*H. medicagicola* Wu, Jia et Tang, 1996, судя по подробному оригинальному описанию и рисунку ничем не отличается *H. schmelevi*. В оригинальной публикации эти виды не сравнивались.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратип в плохом состоянии.

**Распространение.** Киргизия, Китай (провинция Шаньси).

**Образ жизни.** Исходно собран на стеблях и листьях *Perovskia angustifolia* (Lamiaceae) на каменисто-щебнистом участке. Самки отмечены во второй декаде июля. В Китае был найден на корнях *Medicago sativa* (Fabaceae).

***Heliococcus scutellariae* Nurmamatov, 1975**

Nurmamatov, 1975: 27 (Tajikistan: Kuraminskiy Range). Danzig, 2007: 596. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 542.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы имеются только на VI-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы двух размеров. Крупные железы с широким и укороченным основанием и 2-4 шипиками образуют ряд вдоль края тела и 2 ряда вдоль его средней линии, анальные дольки с 2 железами. Мелкие железы с 1-2 шипиками единичны вдоль края вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы, расположены на IV-VII стернитах. Церариев 18 пар. С<sub>18</sub> с 2 шипами и группой желез, остальные церарии с 2 (С<sub>3</sub> с 3) шипами и 2 железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Самка из Казахстана отличается от голотипа большим числом крупных лучистых желез, которые образуют поперечные ряды по всему телу.

**Материал.** Голотип и 1 самка из Казахстана.

**Распространение.** Казахстан (Джамбульская обл.).

**Образ жизни.** В Таджикистане собран на корнях *Scutellaria* на каменистых склонах южной экспозиции. В Казахстане на *Camphorosma lessengii* на бархане. В обоих случаях взрослые самки отмечены в июне.

***Heliococcus sulci* Goux, 1934**

Goux, 1934: 167 (France: Rona Dept.). Borchsenius, 1949: 283. Tereznikova, 1975: 188. Kozstarab & Kozár, 1988: 105. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 544.

*Heliococcus cinereus* Goux, 1934: 164 (France: Corsica). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 544 (synonymy).

*Heliococcus tesquorum* Borchsenius, 1949: 284 (Kazakhstan). Matesova, 1968a: 112. Ter-Grigorian, 1973: 212. Bazarov, 1974: 626. Danzig, 2007: 601 (synonymy and lectotype designation).

*Heliococcus caucasicus* Borchsenius, 1949: 279 (Northern Armenia). Ter-Grigorian, 1973: 208. Danzig, 2007: 601 (synonymy and lectotype designation).

*Heliococcus marginalis* Goux, 1953: 104 (France: Marseille). Danzig, 2007: 601 (synonymy).

*Heliococcus artemisiae* Ter-Grigorian, 1967: 134 (Armenia: near Yerevan), 1973: 209. Danzig, 2007: 601 (synonymy and lectotype designation).

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты. Анальный аппарат обычного для рода строения. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы расположены на V-VIII стернитах брюшка, иногда (в Армении) отдельные железы встречаются и на V стерните. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы двух размеров. Железы среднего размера с 2 шипиками, узкие и длинные,

иногда часть из них подобна мелким с 1 шипиком. Железы собраны в двойной ряд по краю дорсальной поверхности тела и 2 прерванных ряда в средней его части. На анальных дольках расположено 2 железы, их величина и величина желез, расположенных на VII тергите варьирует: иногда они равны прочим дорсальным железам, в других случаях немного крупнее остальных и имеют 2-3 шипика. По-видимому, это проявление внутривидовой изменчивости, например, голотип и паратип из одной и той же серии *H. artemisiae* обладают разными анальными железами. Мелкие железы с 1-2 шипиками образуют ряд или полосу по краю вентральной поверхности тела, иногда (у голотипа *H. sulci*) крайне малочисленны. Простые трубчатые железы единичны на VI и VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар. Все церарии с 2 ( $C_3$  с 3) тонкими шипами и 3-5 ( $C_{18}$  с 7-8) железами.

Морфология самцов и личинок неизвестна.

**Замечания.** Синонимия установлена при сравнении типов *H. sulci*, *Heliococcus cinereus*, *H. marginalis*, *H. tesquorum*, *H. caucasicus* и *H. artemisiae*. *H. sulcii* отличается лишь крайне малым числом мелких лучистых желез, а *H. marginalis* редукцией части грудных и брюшных церариев. Эти мелкие количественные различия, очевидно, вызваны индивидуальной изменчивостью. Терезникова (1975) ошибочно указывает *H. slavonicus* в качестве синонима *H. sulci*.

**Материал.** Голотипы *H. sulci*, *H. marginalis* и паратип *H. cinereus* (все из коллекции MNHN), лектотипы и паралектотипы *H. tesquorum* и *H. caucasicus*, голотип и паратип *H. artemisiae* и еще 30 экземпляров из Украины, Армении и Казахстана.

**Распространение.** Широко распространенный палеарктический вид: Франция, Германия, Венгрия, Италия, Польша, Украина, Армения, Турция, Казахстан, Китай.

**Образ жизни.** Степной вид, описан с *Genista pilosa*, впоследствии отмечен на корнях и стеблях *Artemisia*, *Euphorbia*, *Veronica*, *Comphorosma* и др. Самки встречались с июня по август.

### *Heliococcus takae* (Kuwana, 1907)

Kuwana, 1907: 184 (*Dactylopius*, Japan: Honshu). Kanda, 1934: 309 (*Saliococcus*). 1935: 70. Danzig, 1971: 383. 1978: 9, 1980a: 153, 2007: 573. Kawai, 1980: 98. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 547.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты. Анальный аппарат обычного для рода строения. Брюшное устье одно, более крупное, чем у большинства других видов рода. Многоячеистые железы расположены на обеих сторонах тела, на вентральной стороне они встречаются вдоль края тела, многочисленны на голове и груди и образуют поперечные ряды на всех стернитах брюшка; на дорсальной поверхности образуют поперечные ряды или полосы на всех тергитах тела, кроме VIII. Пятиячеистые железы разбросаны вдоль медиальной зоны вентральной поверхности тела. Лучистые железы трех размеров. Крупные железы с 3-4 шипиками и железы среднего размера с 2-3 шипиками расположены как указано на рисунке. Мелкие железы с 1-2 шипиками собраны в группы по краю вентральной поверхности тела. Трубчатые железы с воротничком, расположены на вентральной поверхности, многочисленны на голове и груди, образуют поперечные полосы на всех, кроме последнего, сегментах брюшка и собраны в группы вдоль края тела. Церариев 15-16 пар,  $C_4$ ,  $C_8$  и  $C_{16} - C_{18}$  с 6-7, остальные церарии с 3-5 шипами и 8-10 железами; все церарии расположены на склеротизованных пластинках.

Морфология самцов и личинок неизучена.

**Материал.** Две серии самок с Российских Курильских островов (о. Кунашир).

**Распространение.** Россия (Курильские о-ва: Кунашир), Китай, Япония (Хонсю).

**Образ жизни.** Олигофаг бамбуков (*Arundinaria*, *Bambusa*, *Sasa*). На Кунашире живет на курильском бамбуке. Встречается часто и иногда в массе, но лишь в открытых биотопах. Зимуют личинки на нижней стороне листьев. С появлением молодых побегов в начале июня личинки переходят на них, питаются на нижней стороне листьев. Для линьки насекомые спускаются в подстилку. Здесь же встречаются коконы самцов. Имаго появляется в середине июля. Самки поселяются на верхушках молодых побегов у основания листьев и в области узлов.



***Helicoccus takahashii* Kanda, 1935**

Kanda, 1935: 73 (Japan: Honshu). Danzig, 1971: 385; 1978: 9; 1980a: 153; 2007: 575. Kawai, 1980: 98. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 549.

**Диагноз.** Самка. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты. Анальный аппарат обычного для рода строения. Брюшное устье одно, более крупное, чем у большинства других видов рода. Многоячеистые железы присутствуют только вокруг вагинальной щели. Пятиячеистые железы многочисленны на всей вентральной поверхности тела. Лучистые железы трех размеров. Крупные железы с 3-5 шипиками и средние с 2-3 шипиками расположены на дорсальной поверхности как показано на рисунке. Мелкие железы с 1-2 шипиками собраны в группы по краю вентральной поверхности тела. Трубочатые железы с воротничком расположены на вентральной поверхности, образуют группы по краю тела, поперечные полосы на V-VII сегментах брюшка, отдельные железы встречаются на прочих сегментах тела. Церариев 18 пар, все с 6-10 шипами ( $C_3$  с 15) и примерно таким же количеством желез, расположены на склеротизированных пластинках.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** От экземпляров из Японии (Osaka, на *Arundinaria*) курильские отличаются бóльшим числом лучистых желез крупного и среднего размера.

**Материал.** Восемь самок с Российского Дальнего Востока (3 самки с Сахалина и 5 с Кунашира).

**Распространение.** Россия (Сахалин и Кунашир), Япония (Хонсю).

**Образ жизни.** Олигофаг бамбуков родов *Sasa* и *Arundinaria*. В начале июля были собраны молодые самки, державшиеся на нижней стороне листьев.

***Helicoccus varioporus* Matesova, 1968**

Matesova, 1968: 112 (nom. nud.). 1968b: 636 (Kazakhstan: East Kazakhstan Prov.). Bazarov, 1974: 636. Danzig, 2007: 589. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 551.

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Анальный аппарат обычного строения. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы расположены на VI-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистые железы, в отличие от других видов рода, двух размеров: крупные – образуют полосу вдоль края вентральной поверхности тела, мелкие – многочисленны в средней части вентральной поверхности. Лучистые железы двух размеров. Крупные железы с 2-4 шипиками образуют полосу вдоль края тела и вдоль его средней линии, анальные дольки с одной железой. Железы среднего размера с 1-2 шипиками образуют местами удвоенный ряд по краю вентральной поверхности тела, изредка встречаются на дорсальной. Простые трубчатые железы собраны в группы по краю V-VIII стернитов и поперечные ряды в средней части V-VII стернитов брюшка. Церариев 13-10 пар.  $C_{18}$  с 18-21 шипами и большой группой желез.  $C_{17}$  с 5-7,  $C_3$  с 7-8 шипами и соответственно 12-15 и 7-10 железами, остальные церарии с 2-3 шипами (редко больше) и 2-5 железами.  $C_1$  -  $C_3$  и  $C_{16-18}$  расположены на склеротизированных пластинках, шипы в этих церариях крупнее, чем в остальных.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме голотипа, по одной самке из Иркутской обл. России и Монголии.

**Распространение.** Россия (Иркутская обл.), Казахстан (Восточно-Казахстанская обл.), Монголия (Восточный аймак).

**Образ жизни.** Типовой материал был собран в пазухах листьев *Eriophorum scheuchzeri*, в Иркутской области собран с *Carex* на сфагновом болоте, в Монголии найден в подстилке под травянистыми растениями. В Казахстане самки отмечены во второй половине июня, в Иркутской области в июле, в Монголии – в августе.

***Helicoccus zoysiae* Kwon, Danzig et Park, 2003**

Kwon, Danzig & Park, 2003: 112 (South Korea). Danzig, 2007: 598 (misidentification of *H. baotoui*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 553.

**Замечания.** Вид очень близок к *H. baotoui* Tang, 1988 и отличается наличием шипика у мелких лучистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Южная Корея, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран со злака *Zoysia japonica*.

### 2.1.5. Группа рода (г/р) *Coccidohystrix* Lindinger, 1943

#### *Coccidohystrix* Lindinger, 1943

##### *Coccidohystrix artemisiae* (Kiritshenko, 1937)

Kiritshenko, 1937: 395 (*Echinococcus*, Ukraine: vicinity of Odessa). Borchsenius, 1949: 308 (*Centrocooccus*). Tereznikova, 1975 (*Centrocooccus*). Matesova, 1968: 113 (*Centrocooccus*). Danzig et al., 2012: 242. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 560.

*Seabrina cistorum* Neves, 1943: 3 (Portugal). Gómez-Menor Ortega, 1957: 80. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 560 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 8(редко 7)-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на 5 задних брюшных стернитах. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Четырехячеистые имеются в числе нескольких штук возле каждого дыхальца. Трубочатые железы двух размеров; крупные разбросаны по всей поверхности тела; мелкие встречаются главным образом в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Мамелоны образуют 7 продольных рядов на дорсальной поверхности тела; каждый мемелон несет 7-12, редко 2-6 или 13-17 крупных шипов. Отдельные крупные шипы встречаются между мемелонами. Мелкие короткие, почти цилиндрические щетинки разбросаны между мамелонами и сконцентрированы вокруг оснований мемелонов.

Самцы и личинки обоих полов описаны в работах Neves (1943) и Gómez-Menor Ortega (1957).

**Замечания.** Трехячеистые железы обычно отсутствуют в мамелонах у всех видов рода *Coccidohystrix*, однако отдельные поры были нами обнаружены у некоторых самок *C. artemisiae* из Средней Азии.

Изучив детальное оригинальное описание и рисунки *Seabrina cistorum* Neves, 1943, а также последующее очень подробное переописание этого вида (Gómez-Menor Ortega, 1957) мы не нашли каких-либо отличий этого вида от *C. artemisiae*.

**Материал.** Помимо типовой серии, 22 самки из России, Грузии, Армении и Средней Азии.

**Распространение.** Португалия, Испания, Кипр, Украина, Россия (Волгоградская обл. и Дагестан), Грузия, Армения, Турция, Казахстан, Узбекистан, Киргизия, Таджикистан. **Образ жизни.** Живет на листьях, стеблях и корнях *Artemisia* spp. (Asteraceae).

##### *Coccidohystrix bispina* (Borchsenius, 1949)

Borchsenius, 1949: 309 (*Centrocooccus*, Turkmenia: Ashgabat). Kozár & Pellizari, 1989: 510 (*Coccidohystrix*). Danzig et al., 2012: 238 (*Artemicoccus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 562.

*Centrocooccus unispinus* Borchsenius, 1949: 310 (Armenia: vicinity of Erevan). Ter-Grigorian, 1973: 225. Kozár & Pellizari, 1989: 510 (*Coccidohystrix*). Danzig et al., 2012: 238 (*Artemicoccus*, synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Многоячеистые железы встречаются на последних тергитах брюшка и образуют поперечные ряды на брюшных стернитах. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы разбросаны по дорсальной поверхности тела и образуют полосу вдоль края вентральной поверхности. Четырехячеистые железы имеются в числе нескольких штук возле каждого дыхальца. Трубочатые железы двух размеров; крупные разбросаны по всей поверхности тела; мелкие встречаются главным образом в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Мамелоны не развиты. Отдельные крупные шипы образуют поперечные ряды на тергитах тела; иногда шипы расположены 2-3 вместе и близ их оснований имеются трехячеистые железы. Длинные цилиндрические щетинки разбросаны по всей дорсальной поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Синонимия *C. bispina* и *C. unispina* была установлена при сравнении типовых серий этих видов. Различия, указанные в первоописаниях (группы из 2-3 шипов *C. bispina* и одиночные шипы у *C. unispina*), лежат в рамках индивидуальной изменчивости, что проявляется даже внутри типовых серий.

**Материал.** В дополнение к типовым сериям of *C. bispinus* и *C. unispinus* серия самок из Таджикистана.

**Распространение.** Армения, Турция, Туркмения, Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет на стеблях *Artemisia* sp. (Asteraceae).

***Coccidohystrix burumandi*** Moghaddam, 2009

Moghaddam in Moghaddam & Alikhani, 2009: 176 (Iran: Markazi Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 565.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид очень близок, возможно, конспецифичен *C. splendens* Goux или *C. samui* Kozár et Konczné Benedicty; отличается присутствием просвечивающих пор на задних голенях и лапках.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Иран, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет на листьях *Euphorbia* sp. (Euphorbiaceae).

***Coccidohystrix echinata*** (Balachowsky, 1930) (Рис. 2.1.5-1)

Balachowsky, 1930a: 181 (*Ripersia*; France: Alpes Maritimes). Balachowsky, 1932d: lxii (*Amonostherium*). Gavrilov-Zimin & Matile-Ferrero, 2014: 98 (*Coccidohystrix*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 566.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Анальный аппарат нормально развит, с внутренним рядом пор и наружным (отчасти удваивающимся) рядом микрошипиков. Многоячеистые железы малочисленны, образуют поперечные ряды на V-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и единичны на стернитах головогруды. Трехячеистые железы разбросаны по всем сегментам тела и образуют группы возле дыхалец. Простые трубчатые железы бутылковидной формы слегка варьируют по размеру, в целом по длине они примерно равны или чуть короче крупных шипов церариев; разбросаны по всей поверхности тела. Крупные шипы образуют группы по 1-3 шипа вдоль края дорсальной поверхности тела; в состав некоторых групп входит 1-2 более мелких дополнительных шипа. Единичные крупные шипы, подробные краевым редко встречаются на дорсальной поверхности головогруды. Длинные цилиндрические щетинки образуют разреженные поперечные ряды на дорсальной стороне тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** По нашему мнению к северо-американскому роду *Amonostherium* рассматриваемый вид не имеет отношения (см. описание типового и др. американских видов *Amonostherium*). Среди червецов палеарктической фауны этот вид наиболее близок к видам рода *Coccidohystrix*, с которыми его сближает строение дорсальных шипов, отсутствие спинных устьиц и настоящих церариев (с трехячеистыми или пятиячеистыми железами).

**Материал.** Лектотип, паралектотипы и две серии самок из Франции (коллекция NMNH).

**Распространение.** Южная Франция.

**Образ жизни.** Вид живет на *Fumana spachii* (Cistaceae).

***Coccidohystrix insolita*** (Green, 1908)

Green, 1908: 26 (*Phenacoccus*, India: Bengal). Brain, 1915: 95 (*Tylococcus*). Ferris, 1954a: 54 (*Centrocooccus*). De Lotto, 1969: 2 (*Coccidohystrix*). Williams & Watson, 1988: 344. Williams, 2004: 118. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 568.

**Замечания.** Тропический вид, отмечавшийся также на крайнем юге Палеарктики – в южном Китае (Ferris, 1954) и Саудовской Аравии (Matile-Ferrero, 1984). Детальные описания и рисунки этого вида см. в перечисленных выше работах по тропической фауне.

Самцы описаны Afifi (1968).

**Распространение.** Широко распространен в Ориентальном и Афротропическом регионах.

**Образ жизни.** Широкий полифаг отмечен на многих древесных и травянистых растениях из разных семейств, преимущественно двудольных.

***Coccidohystrix lubersaci*** (Balachowsky, 1953)

Balachowsky, 1951 (1953): 277 (*Centrocooccus*, Marocco: Taourirt Prov.); 1953o: 146 (*Artemicoccus*). Kozár & Pellizari, 1989: 510 (*Coccidohystrix*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 569.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Анальный аппарат усложненный, с внутренним рядом пор, двойным наружным рядом микрошипиков и 6 длинными щетинками. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на пяти задних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности тела и концентрируются возле дыхалец. Трехячеистые железы образуют поперечные ряды на тергитах тела, полосу вдоль края вентральной поверхности и вместе с мелкими неправильными порами присутствуют возле дыхалец. Простые трубчатые железы бутылковидной формы, двух основных размеров; крупные разбросаны по дорсальной поверхности тела и образуют широкую полосу вдоль края вентральной поверхности; более мелкие железы разбросаны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Крупные шипы образуют поперечные ряды на тергитах тела; часть шипов собрана в мамелоны, по 2-3 шипа в каждом. Отдельные мелкие шипы, а также цилиндрические щетинки разбросаны по дорсальной поверхности между мамелонами.

Морфология самцов и личинок неизучена.

**Материал.** Типовая серия из коллекции NMNH и 13 самок из Алжира (MNHN и ЗИН).

**Распространение.** Марокко и Алжир.

**Образ жизни.** Живет на *Artemisia* spp. (Asteraceae).

*Coccidohystrix maghribiensis* Gavrilov-Zimin & Matile-Ferrero, 2014 (Рис. 2.1.5-2)

Gavrilov-Zimin & Matile-Ferrero, 2014: 100 (Morocco). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 570.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Анальный аппарат усложненный, с внутренним рядом пор, двойным наружным рядом микрошипиков и 6 длинными щетинками. Многоячеистые железы единичны на последнем брюшном тергите и образуют поперечные ряды на 5 последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы единично встречаются на дорсальной поверхности тела и разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности. Трехячеистые и четырехячеистые железы присутствуют только возле дыхалец. Простые дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела. Простые трубчатые железы трех размеров; крупные образуют поперечные ряды по всей дорсальной поверхности тела; средние и мелкие железы вместе образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и встречаются на стернитах головогруды. Большинство крупных шипов собрано в мамелоны, образующие поперечные ряды на тергитах тела; в состав каждого мамелона входит по 2-5 шипов; кроме того на дорсальной поверхности встречаются также и одиночные шипы, сходные по размеру с шипами в мамелонах или меньшего размера. Очень мелкие почти цилиндрические щетинки разбросаны по всей дорсальной поверхности тела и концентрируются возле мамелонов.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Этот вид также как и *C. monicae* отличается от всех остальных видов рода *Coccidohystrix* очень малым количеством трехячеистых желез, которые имеются лишь возле дыхалец. В отличие от *C. monicae*, *C. maghribiensis* имеет многочисленные мамелоны на дорсальной поверхности тела, а также очень короткие дорсальные щетинки, разбросанные между мамелонами.

**Материал.** Голотип и 3 паратипа: Марокко, западная граница Сахары, 10 км Уарзазата, оазис Финт, на неопределенном двудольном травянистом растении (возможно *Veronica* sp.), 28.IX.2013, И.А. Гаврилов-Зимин.

**Распространение.** Марокко, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Самки в пушистых яйцевых мешках были собраны со стебля и листьев кормового растения (возможно *Veronica* sp.).

*Coccidohystrix monicae* Gavrilov-Zimin & Matile-Ferrero, 2014 (Рис. 2.1.5-3)

Gavrilov-Zimin & Matile-Ferrero, 2014: 100 (Tunisia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 572.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипиков и 6 длинными

щетинками. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на 5 последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы единично встречаются на дорсальной поверхности тела и разбросаны по всей медиальной зоне вентральной поверхности. Трехячеистые и четырехячеистые железы присутствуют только возле дыхалец в числе 5-6 штук у каждого дыхальца. Простые трубчатые железы трех размеров; крупные образуют поперечные ряды по всей дорсальной поверхности тела; средние и мелкие железы вместе образуют поперечные ряды на пяти последних стернитах брюшка. Группы крупных шипов (по 2-3 в каждой группе) присутствуют вдоль края брюшных тергитов; некоторые группы включают также по 1-2 более мелких шипа. Отдельные мелкие шипы имеются также вдоль края дорсальной поверхности груди. Цилиндрические щетинки образуют разреженные поперечные ряды на дорсальной стороне тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Этот вид также как и *C. magribiensis* отличается от всех остальных видов рода *Coccidohystrix* очень малым количеством трехячеистых желез, которые имеются лишь возле дыхалец. В отличие от *C. magribiensis*, тунисский вид не имеет мамелонов, а обладает лишь небольшим количеством шипов, располагающихся вдоль края брюшных и грудных тергитов.

**Материал.** Голотип из коллекции NMNH (Тунис, Кайруан, на *Paronychia* sp., 7.04.1979, Д. Матиль-Ферреро).

**Распространение.** Тунис, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Paronychia* sp. (Caryophyllaceae).

#### *Coccidohystrix prionodes* (Wang, 1976)

Wang, 1976: 342 (*Amonostherium*, China: Tibet). Tang, 1992: 323. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 574 (*Coccidohystrix*).

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Wang, 1976). Усики 7-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Многоячеистых желез нет. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне вентральной поверхности тела и имеются возле дыхалец. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы единично встречаются на последних стернитах брюшка. По краям двух последних тергитов брюшка имеются 2 пары мамелонов, каждый с 7-8 крупными шипами. Крупные шипы, подобные шипам в мамелонах образуют полосу вдоль всего края дорсальной поверхности тела. Более мелкие шипы разбросаны по всей дорсальной поверхности.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Мы переносим этот вид в род *Coccidohystrix* в связи с наличием у него мамелонов по краю двух последних тергитов брюшка и полосы крупных шипов вдоль всего края дорсальной поверхности тела.

**Распространение.** Китай (Тибет).

**Образ жизни.** Живет в горах на большой высоте (4500 м) на *Styrax* (Styracaceae), *Thea* (Theaceae), *Artemisia* (Asteraceae).

#### *Coccidohystrix samui* Kozár et Konczné Benedicty, 1997

Kozár et Konczné Benedicty, 1997: 252 (Hungary: Budapest). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 575.

**Замечания.** Вид очень близок к типовому виду рода, *C. splendens* Goux, но отличается длинными щетинками анального кольца, более многочисленными трехячеистыми железами возле дыхалец и наличием мелких шипиков на дорсальной поверхности тела. **Материал.** Два паратипа из коллекции Института защиты растений Венгерской Академии наук.

**Распространение.** Венгрия, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с неопределенного травянистого растения.

#### *Coccidohystrix splendens* (Goux, 1946)

Balachowsky, 1936: 157 (*Echinococcus*, Morocco: sea dunes near Agadir). Lindinger, 1943: 219 (*Coccidohystrix*). Borchsenius, 1948: 953 (*Centrocooccus*). Gavrillov-Zimin & Matile-Ferrero, 2014: 104. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 575.

*Echinococcus splendens* Goux, 1946 (France: Marseille). Balachowsky, 1953: 146 (*Centrocooccus*). Kozár & Walter, 1985: 68 (*Coccidohystrix*). Gavrilov-Zimin & Matile-Ferrero, 2014: 104 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-9-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, двойным наружным рядом микрошипиков и 6 щетинками, слегка более длинными, чем диаметр анального кольца. Многоячеистых желез нет. Пятиячеистые железы малочисленны, встречаются в медиальной зоне вентральной поверхности головогруды и группы возле дыхальцевых отверстий (вместе с трехячеистыми железами). Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Мелкие дискоидальные поры встречаются на обеих сторонах тела и на поверхности мамелонов. Единичные простые трубчатые железы имеются на последних брюшных стернитах (одна у голотипа *C. echinata* и несколько у голотипа *C. splendens*). Крупные шипы сгруппированы в мамелоны, которые располагаются поперечными рядами по всей дорсальной поверхности тела. Помимо мамелонов на дорсальной поверхности тела каких-либо шипов, шпиков или щетинок нет.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Мы изучили всю типовую серию *C. splendens* Goux (голотип и 2 паратипа). Эти самки отличаются от голотипа *C. echinata* лишь меньшим количеством члеников усиков (8 вместо 9). Однако число члеников усиков у мучнистых червецов подвержено сильной индивидуальной изменчивости и всегда варьирует в крупных сериях. В этой связи мы рассматриваем *C. splendens* в качестве младшего синонима, но используем этот видовой эпитет в качестве замещающего названия для *C. echinata* (Balachowsky, 1936), являющегося вторичным омонимом *C. echinata* (Balachowsky, 1930).

**Материал.** Голотип *C. echinata*, голотип и 2 паратипа *C. splendens* из коллекции NMNH.

**Распространение.** Южная Франция, Италия, Марокко. Сообщение о нахождении в Германии (Schmutterer, 1956) нуждается в проверке.

**Образ жизни.** Вид был собран с неопределенного растения, во Франции найден на *Cistus albidus* (Cistaceae). Яйцеживородящий вид; внутри самки-голотипа *C. echinata* имеются многочисленные полностью развитые личинки первого возраста.

***Coccidohystrix zangheri* Kozár et Pellizzari, 1989**

Kozár et Pellizzari, 1989: 507 (Italy: Abruzzo region). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 578.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным (частично удвоенным) рядом микрошипиков и 6 щетинками, слегка более длинными, чем диаметр анального кольца. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Пятиячеистые железы разбросаны в медиальной зоне вентральной поверхности тела и имеются возле дыхалец. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы бутылковидной формы, двух размеров; разбросаны по всей дорсальной поверхности тела, образуют широкую краевую полосу на вентральной поверхности и поперечные ряды в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Мемелоны из 2-5 крупных шипов образуют поперечные ряды на большинстве тергитов тела. Отдельные крупные шипы встречаются также на дорсальной поверхности головы и последних сегментов брюшка. Очень мелкие и короткие цилиндрические щетинки сконцентрированы вокруг мамелонов.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Италия.

**Образ жизни.** Живет на хвое *Juniperus nana* (Cupressaceae) в Апеннинских горах на высоте 1500 м.

## 2.1.6. Группа рода (г/р) *Heterococcus* Ferris, 1918

### *Brevennia* Goux, 1940

Подрод *Brevennia* Goux, 1940

#### *Brevennia asphodeli* (Bodenheimer, 1927) (Рис. 2.1.6-1)

Bodenheimer, 1927: 178 (*Ripersia*, Israel: Rehovot). Morrison, 1945: 41 (*Asphodellococcus*). Miller & McKenzie, 1970: 442 (*Heterococcus*). Miller, 1975: 49 (*Brevennia*). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989: 174 (*Asphodellococcus*, neotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 787; 2014: 587.

*Asphodelococcus meoconcitae* Tranfaglia et Marotta, 1985: 162 (Italy: Sicily). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989a: 174 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Две пары спинных устьиц. Брюшного устьица нет. Многоячеистых желез нет. Пятиячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела; у многих пор правильная пятиячеистая структура нарушена (см. рисунок). Трехячеистые железы малочисленны, редко встречаются по всей дорсальной поверхности тела, группируются по краям спинных устьиц и по несколько штук присутствуют возле дыхалец. Простых дисковидных пор нет. Трубочатые железы одного размера, с небольшим кутикулярным воротничком образуют поперечные ряды и полосы на обеих сторонах брюшных сегментов и полосу вдоль края тела; единичные железы встречаются также в медиальной части головогруды с обеих сторон тела. Церариев 2–4 пары, на конце брюшка.  $S_{18}$  с 2 шипами, 1 или 2 короткими щетинками и 5–7 трехячеистыми железами.  $S_{17}$  с 2 шипами и 3–4 трехячеистыми железами;  $S_{15}$  и  $S_{16}$ , если имеются, с 1 шипом и 1 железой или без желез. Шипы церариев конусовидные. Дорсальная поверхность тела покрыта жесткими, шипиковидными щетинками различной длины.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** У самок из Реховота (Израиль) трехячеистые железы присутствуют также вдоль края вентральной поверхности тела (Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989).

Таксономическое положение этого вида специально обсуждается выше, в комментариях к характеристике рода.

**Материал.** Одна самка из Израиля (Хайфа).

**Распространение.** Южная Франция, Италия, Кипр, Турция, Израиль.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев и на подземных частях *Asphodelus* (Liliaceae). Одно поколение в году (Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989).

#### *Brevennia cicatricosa* (Danzig, 1985) (Рис. 2.1.6-2)

Danzig, 1985: 112 (*Heterococcus*, Russia: Northern Caucasus). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 793; 2014: 589.

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, до 4 мм длиной, желтое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат с одним, местами удваивающимся, рядом пор и 2 рядами микрошипикиков. Передние спинные устьица не развиты. Брюшное устьице маленькое, эллипсоидное. Многоячеистые железы имеются только на трех задних стернитах брюшка. Трехячеистые железы присутствуют возле дыхалец и в церариях, а также могут единично встречаться возле задних спинных устьиц. Трубочатые железы одного размера, образуют полосу вдоль края тела и поперечные ряды на задних тергитах и стернитах брюшка. Церариев 2–4 пары, на конце брюшка.  $S_{18}$  с 2 (редко 3) шипами, 1 или 2 волосками и 1–3 трехячеистыми железами.  $S_{17}$  с 2 шипами и 1 трехячеистой железой;  $S_{15}$  и  $S_{16}$ , если имеются, с 1 или 2 шипами и без желез. Шипы церариев конусовидные. Шипиков нет, на обеих сторонах тела расположены волоски.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.



**Распространение.** Россия: Северный Кавказ (Теберда).

**Образ жизни.** Собран на остепненном лугу на высоте 2350 м над ур. м. в пазухах листьев *Tragopogon brevirostris* (Asteraceae).

***Brevennia dasiphorae*** (Danzig, 1977) (Рис. 2.1.6-3)

Danzig, 1977: 197 (*Heterococcus*, Mongolia: Arhangay Aimag). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 793; 2014: 591.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное с выраженными анальными дольками, до 2 мм длиной. Усики 8-члениковые. Задние тазики и бедра без просвечивающих пор; голени с порами; коготок без зубчика; коготковые пальчики с плохо заметной булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипиков. Спинных и брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы собраны вокруг вагинального отверстия. Трехячеистые железы крайне малочисленны, встречаются на дорсальной поверхности головы и в церариях. Возле дыхалец, в отличие от других видов рода, расположены пятиячеистые железы. Трубочатые железы одного размера, образуют полосу вдоль края тела; редко лежащие железы собраны в поперечные полосы на дорсальной поверхности тела и на III–VIII стернитах брюшка; изредка встречаются также на передних стернитах. Церариев 4 пары на конце брюшка; они образованы 2 тонкими шипами. С<sub>18</sub> с 1 трех- или пятиячеистой железой, у некоторых экземпляров в С<sub>18</sub> имеется также дополнительный волосок. Остальные церарии без желез. В С<sub>15</sub> и С<sub>16</sub> шипы широко расставлены. Дорсальные шипики тонкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратипы.

**Распространение.** Монголия, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет на курильском чае *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae), под корой.

***Brevennia lonicerae*** (Borchsenius, 1948)

Borchsenius, 1948: 955 (*Heterococcopsis*, Kazakhstan: Alma-Ata); 1949: 264 (*Heterococcopsis*). Kaydan, 2011: 51 (*Heterococcopsis*, designation of lectotype). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 791; 2014: 593.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 2 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги с утолщенными члениками; задние тазики и бедра без просвечивающих пор; голени с порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипиков и 6 длинными щетинками. Передние спинные устьица не развиты. Брюшных устьиц 3. Многоячеистые железы расположены на задних стернитах и тергитах и по краю дорсальной поверхности брюшка. Трехячеистые железы расположены в церариях, возле задних спинных устьиц и единично – на последнем тергите брюшка. Трубочатые железы одного размера на обеих сторонах тела; на дорсальной более многочисленны и расположены по краю тела и в средней части задних сегментов брюшка. Церариев 2 пары: С<sub>17</sub> и С<sub>18</sub>, они образованы 2 конусовидными шипами и трехячеистыми железами (С<sub>18</sub> с 5, а С<sub>16</sub> – с 2 железами). На дорсальной поверхности тела имеются шипики.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип и 2 паралектотипа на одном препарате.

**Распространение.** Известен только по типовой серии из Казахстана.

**Образ жизни.** Живет на ветвях *Lonicera tatarica* (Caprifoliaceae).

***Brevennia pulveraria*** Newstead, 1892

Newstead, 1892: 145 (*Ripersia*, England). Williams, 1961: 673 (*Heterococcus*). Tereznikova, 1975: 193. Kosztarab & Kozár, 1988: 78. Miller & McKenzie, 1970: 445 (*Heterococcus*, lectotype designation). Miller, 1975: 49 (*Brevennia*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 789; 2014: 595.

*Ripersia* (*Brevennia*) *tetrapora* Goux, 1940: 58 (France). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989a: 171. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 789 (synonymy).

*Brevennia* *krishтали* Tereznikova, 1962: 122 (Ukraine); 1975: 193 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 4 мм длиной. Ноги нормально развиты; задние тазики без просвечивающих пор, бедра и голени с порами. Коготок с маленьким зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипиков. Передние спинные устьица не развиты. Брюшного устьица

нет. Многоячеистые железы на обеих сторонах тела расположены по краю и образуют поперечные полосы на пяти задних стернитах брюшка. Трехячеистые железы собраны возле дыхалец и единичны на тергитах головогруды. Грубчатые железы одного размера, встречаются по краю тела, где образуют несколько групп с многоячеистыми железами; кроме того, они собраны в поперечные ряды на пяти задних стернитах брюшка. Церариев 4 пары на конце брюшка.  $S_{18}$  с двумя конусовидными шипами, 2 пятиячеистыми и одной трехячеистой железой. Шипы остальных церариев раздвинуты и не сопровождаются скоплением желез. Дорсальные шипики тонкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вильямс (Williams, 1961), первым ревизовавший типовой материал *Heterococcus pulverarius*, указал, что он состоит из двух плохо сохранившихся паразитированных самок на одном стекле. Эти самки, в отличие от *H. nudus*, имеют 6-члениковые усики, что связано с зараженностью паразитами. Вильямс дает первое ясное описание и рисунок *H. pulverarius*, основываясь на материале, собранном в типовой местности *H. nudus* (и считая его название младшим синонимом *H. pulverarius*). Эта интерпретация была принята некоторыми последующими авторами. Позднее Миллер и МакКензи (Miller & McKenzie, 1970) исследовали типовой материал *H. pulverarius*, выделили лектотип этого вида и показали, что *H. pulverarius* и *H. nudus* представляют собой 2 самостоятельных вида (в этой работе авторы считали *Brevennia* синонимом *Heterococcus*).

Синонимия *B. pulveraria* с *B. tetrapora* была исходно установлена нами на основании сравнения рисунка и описания Миллера и МакКензи (Miller & McKenzie, 1970), исследовавших типы *B. pulveraria*, с рисунком в работе Бен-Дова и Матиль-Ферреро (Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1989), которые изучили типы *B. tetrapora*. В 2014 году мы получили возможность самостоятельно ознакомиться с синтипами *B. tetrapora* и подтвердить синонимию.

Наше описание и рисунок выполнены с голотипа *B. krishtali*. В первоописании этого вида (Терезникова, 1962) голотип не был обозначен, но было указано, что тип нового вида хранится в коллекции ЗИН. Поскольку в этой коллекции имеется только одна самка этого вида, она и принята нами за голотип, тогда как паратип хранится в Институте зоологии Национальной академии наук Украины в Киеве. В более поздней работе Терезниковой (1975) ошибочно указано, что усики у *B. krishtali* 6–9-члениковые и задние тазики с порами. У голотипа, в соответствии с первоописанием (Терезникова, 1962), усики 6-члениковые и задние тазики без пор.

**Материал.** Голотип *B. krishtali* из коллекции ЗИН РАН и 3 синтипа *B. tetrapora* из коллекции MNHN.

**Распространение.** Англия, Швеция, Франция, Германия, Польша, Венгрия, Украина (Закарпатье). Указания этого вида из Северной Кореи (Kwon, 2002), Пакистана и Шри-Ланки (Varshney, 1992) требуют, на наш взгляд, дополнительной проверки.

**Образ жизни.** Живет на стеблях в пазухах листьев различных злаков *Agrostis* (Poaceae): *Agrostis*, *Festuca*, *Poa*, *Phalaridis* и др.

### ***Brevennia rehi*** (Lindinger, 1943) (Рис. 2.1.6-4)

Green, 1931: 557 (*Ripersia oryzae*, India, homonym of *R. oryzae* Kuwana, 1907). Lindinger, 1943: 152 (*R. rehi*, replacement name). Williams, 1970: 141; 1985: 65, 2004: 96. Miller, 1973: 372, 1975: 49. Liu, Tao, 1988: 61. Williams & Watson, 1988: 24. Williams & Granada de Willink, 1992: 62. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2012: 791; 2014: 598.

*Rhizoecus cynodontis* Bodenheimer, 1943: 16 (Iraq). Ben-Dov, 1991: 5 (lectotype designation), 2008: 85 (synonymy, based on considerations of the nomenclatural stability). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2011: 271 (synonymy, based on the date of the publication).

*Brevennia femoralis* Borchsenius, 1949: 270 (Azerbaijan and Tajikistan). Ben-Dov, 1991: 6 (synonymy). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2011: 271 (lectotype designation).

*Pseudorhondania marginata* Borchsenius, 1962: 244 (China: Yunnan Prov.). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2012: 791 (synonymy).

*Heterococcus tuttlei* Miller et McKenzie, 1970: 447 (USA: California). Miller, 1973: 372 (synonymy).

*Pseudorhondania oryzae* Tang, 1992: 599, 666 (China: Fujian Prov.). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2012: 791 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3 мм длиной, розовое при жизни. Усики 6- или 7-члениковые. Задние бедра сильно утолщены (в отличие от других видов рода); задние бедра и голени с просвечивающими порами; задние тазики без пор; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Передние спинные устья не развиты. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы расположены на конце брюшка с обеих сторон тела и образуют краевую полосу на вентральной стороне. Трехячеистые железы собраны возле дыхалец, единичны на дорсальной поверхности тела. Трубочатые железы одного размера, расположены в небольшом количестве на IV–VII стернитах брюшка. Церариев 2 или 3 пары: C<sub>16</sub>–C<sub>18</sub>, они образованы 2 тонкими шипами без скопления желез, шипы C<sub>16</sub> и C<sub>17</sub> расположены далеко друг от друга. Дорсальные шипики тонкие.

Самцы и личинки первого возраста описаны Миллером (Miller, 1975).

**Замечания.** Синонимия *B. marginata* с *B. rehi* установлена при сравнении голотипа первого вида (описанного по одной самке) с типовым материалом *B. femoralis*. В описании *B. marginata* Борхсениус (1962) ошибочно указал на отсутствие трехячеистых желез, что побудило Танга (Tang, 1992) к описанию *B. oryzae*, «отличающегося» от *B. marginata* именно наличием трехячеистых желез.

**Материал.** Голотип *P. marginata*, лектотип и 10 паратипов *B. femoralis*.

**Распространение.** Азербайджан (Ленкорань), Туркмения, Таджикистан, Египет, Израиль, Иран, Ирак, Афганистан, Юго-Восточная Азия (широко). В Австралию, США, на Гавайские о-ва, в Бразилию и Аргентину, по-видимому, завезен вместе с культивируемыми злаками.

**Образ жизни.** Живет на стеблях в пазухах листьев различных злаков, реже осоковых. Повсеместно основным кормовым растением является *Cynodon dactylon*. В Закавказье и Средней Азии, кроме того, часто живет на *Sorghum*, в Юго-Восточной Азии повреждает рис и газонную траву.

#### Подрод *Heterobrevennia* Kaydan, 2011

Kaydan, 2011: 53 (as a separate genus with a type species *Heterococcopsis opertus* Borchsenius, 1949, by original designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 786 (as a subgenus); 2014: 601.

#### *Brevennia ferenci* Danzig et Gavrilov-Zimin, 2012 (Рис. 2.1.6-5)

Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 234 (Slovakia); 2014: 601.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено овальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты; тазики, бедра и голени задних ног с просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы присутствуют только на четырех последних брюшных стернитах. Пятиячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела. Трехячеистые железы локализованы возле дыхалец, спинных устьиц и в церариях. Трубочатые железы двух размеров: широкие, около 10 μm длиной и 4 μm шириной имеются на дорсальной стороне тела, формируя поперечные ряды, с увеличивающимся к краю тела числом желез; узкие трубочатые, около 10 μm длиной и 2 μm шириной образуют поперечные ряды на 5 последних брюшных стернитах. Церариев 5 пар: три на последних брюшных сегментах и две на голове. C<sub>17</sub> и C<sub>18</sub> с крупными коническими шипами и 4-7 трехячеистыми железами. C<sub>16</sub> с одним маленьким и тонким шипом и 1-3 трехячеистой железой. Дорсальные щетинки короткие и тонкие, почти волосковидные.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 2 паратипа.

**Распространение.** Словакия, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Iris pumila* (Iridaceae).

#### *Brevennia gullanae* (Kaydan, 2011)

Kaydan, 2011: 54 (*Heterobrevennia*, Turkey: Van-Geva). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 786 (*Brevennia* subgen. *Heterobrevennia*); 2014: 603.

**Диагноз.** Самка (по описанию и рисунку: Kaydan, 2011). Тело удлинено овальное, до 3 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги хорошо развиты; задние бедра и голени с просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат упрощенный, с уменьшенным числом пор и микрошипикиков (см. рисунок). Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют полосу вдоль края тела, поперечные ряды на тергитах и стернитах последних сегментов брюшка и группу на дорсальной поверхности головы. Пятиячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела. Трехячеистые железы разбросаны на всех тергитах тела, а на вентральной поверхности имеются только возле дыхалец. Мелкие простые поры разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы образуют поперечные ряды на брюшных тергитах и стернитах и встречаются вдоль края остальной поверхности тела. Церариев 6 пар: 3 пары на голове и 3 на последних брюшных сегментах.  $S_{18}$  с двумя шипами и 4-5 трехячеистыми железами;  $S_{17}$  с двумя шипами и двумя трехячеистыми железами;  $S_{16}$  с двумя маленькими шипами и 1 трехячеистой железой;  $S_3$  с тремя шипами и двумя трехячеистыми железами; два других головных церария – с двумя шипами и двумя железами каждый. Мелкие шипики разбросаны по всей дорсальной поверхности тела и встречаются на вентральной поверхности наряду с вентральными щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Восточная Турция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев неопределенного злака.

***Brevennia kozari* (Kaydan, 2011)**

Kaydan, 2011: 56-58 (Turkey: Bitlis-Siirt road). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2012: 786 (*Brevennia* subgen. *Heterobrevennia*); 2014: 605.

**Диагноз.** Самка (по описанию и рисунку: Kaydan, 2011). Тело удлинено овальное, 3.2 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги хорошо развиты; задние тазики, бедра и голени с просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы единично встречаются на VI и VII тергитах брюшка и образуют поперечные полосы и ряды на 4 последних стернитах брюшка. Пятиячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела. Трехячеистые железы разбросаны на всех тергитах тела, а на вентральной поверхности имеются только возле дыхалец. Мелкие простые поры разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы двух размеров; более широкие образуют поперечные ряды на брюшных тергитах и беспорядочно встречаются на дорсальной поверхности головы и груди; узкие трубчатые железы встречаются в медиальной части 3 последних брюшных тергитов, образуют поперечные ряды на всех брюшных стернитах и единично встречаются на вентральной поверхности головогруды. Церариев 5 пар: 3 пары на голове и 2 на последних брюшных сегментах.  $S_{18}$  с двумя шипами и 6-7 трехячеистыми железами;  $S_{17}$  с двумя шипами и 3-4 трехячеистыми железами;  $S_3$  с тремя шипами и двумя трехячеистыми железами; два других головных церария – с двумя шипами и 1-2 железами каждый. Мелкие шипики разбросаны по всей дорсальной поверхности тела и встречаются на вентральной поверхности наряду с вентральными щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Восточная Турция.

**Образ жизни [Mode of life].** Собран в пазухах листьев *Cynodon dactylon* (Poaceae).

***Brevennia operta* (Borchsenius, 1949) (Рис. 2.1.6-6)**

Borchsenius, 1949: 265 (*Heterococcopsis*, Tajikistan: Hissar Range). Kaydan, 2011: 58 (*Heterobrevennia*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2012: 793 (lectotype designation); 2014: 607.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 3.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты; задние бедра и голени с просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с

внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Имеются обе пары спинных устьиц. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют полосу вдоль края тела, расположены по всей дорсальной поверхности, а также на стернитах брюшка. Трехячеистые железы собраны возле дыхалец, спинных устьиц, в церариях, на последнем стерните брюшка и единично встречаются на дорсальной поверхности тела. Трубочатые железы одного размера, расположены по краю дорсальной поверхности тела и на стернитах брюшка. Церариев 7 пар: 3 грудных и 4 брюшных. Все церарии с двумя ( $C_3$  с тремя) тонкими шипами и группой трехячеистых желез. Дорсальные щетинки шипиковидные.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типового материала несколько самок с Кавказа и из Таджикистана.

**Распространение.** Россия (Северный Кавказ), Турция, Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет на стеблях в пазухах листьев *Dactylus glomerata* и других злаков.

### *Heterococcus* Ferris, 1918

#### *Heterococcus abludens* Borchsenius, 1962

Borchsenius, 1962: 238 (China: Yunnan Prov.). Miller & McKenzie, 1970: 440. Miller, 1975: 4-6. Tang, 1992: 580. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 612.

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, расширяющееся в задней части, до 5 мм длиной. Усики 6-7-члениковые. Ноги, в сравнении с телом, очень маленькие; задние бедра и голени с многочисленными просвечивающими порами; коготок с большим зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным (отчасти двойным) рядом микрошипикиков. Передние и задние спинные устьица имеются, но плохо развиты и трудно различимы. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы образуют поперечные полосы на трех последних брюшных стернитах. Пятиячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на трех последних стернитах брюшка и единично встречаются на остальной вентральной и дорсальной поверхности брюшных сегментов. Церариев одна пара, на анальных дольках; с двумя короткими шипами и несколькими 5-ячеистыми железами каждый. На дорсальной поверхности присутствуют шипики, а на вентральной – короткие волоски.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Восемь паратипов.

**Распространение.** Китай (провинция Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев неопределенного злака.

#### *Heterococcus avenae* Săvescu, 1985

Săvescu, 1985: 121 (Romania, district of Constantza). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 613.

**Диагноз.** Самка (на основании рисунка и описания: Săvescu, 1985). Тело удлиненно-овальное, до 2.5 мм длиной. Усики 8-9-члениковые. Ноги нормально развиты; задние бедра и голени с просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Две пары спинных устьиц. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы сконцентрированы на дорсальной поверхности головы, единично присутствуют на дорсальной поверхности брюшка и образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев три пары, расположены на трех последних брюшных сегментах, каждый церарий с двумя шипами;  $C_{16}$  с 1 пятиячеистой железой,  $C_{17}$  – с 4-5 железами,  $C_{18}$  – с 5-7 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид чрезвычайно близок к широко распространенному *H. nudus*, от которого отличается лишь меньшим количеством многоячеистых желез, отсутствующих в средней части тела. Вероятно, является морфологической вариацией последнего.

**Распространение.** Румыния, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран на *Avena fatua* (Poaceae).

***Heterococcus biporus*** (Goux, 1937) (Рис. 2.1.6-7)

Goux, 1937: 253 (*Phenacoccus* subgen. *Heterococcus*, France: Var). Morrison, 1945: 48 (*Heterococcus*). Miller & McKenzie, 1970: 442. Miller, 1975: 9. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 614.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено овальное, с почти параллельными краями, около 2.3 мм длиной. Усики 8-9-члениковые (редко 7-члениковые). Ноги маленькие; задние бедра с просвечивающими порами; лапки с необычно многочисленными щетинками, коготок со слабо развитым зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат упрощенный, с уменьшенным числом пор и микрошипикиков и 6 щетинками, слегка превышающими по длине диаметр анального кольца. Спинные устья представлены только задней парой. Брюшных устьиц нет. Многоячеистых желез нет. Пятиячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы одного размера, расположены группами по 2-3 железы вдоль вентрального края тела. Церарии отсутствуют. Дорсальная поверхность тела покрыта очень короткими тонкими щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Вся типовая серия (голотип и 4 паратипа) из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция.

**Образ жизни.** Собран с *Brachypodium pinnatum* (Poaceae).

***Heterococcus caulicola*** (Borchsenius, 1962)

Borchsenius, 1962: 240 (*Stachycoccus*, China: Yunnan Prov.). Tang, 1992: 587 (*Stachycoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 782 (*Heterococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 616.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, около 2.5 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги с тонкими члениками; задние тазики и голени с небольшим количеством просвечивающих пор; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и двойным наружным рядом микрошипикиков. Спинных устьиц две пары. Брюшное устье одно, трапециевидной формы. Многоячеистых желез нет. Пятиячеистые железы равномерно расположены по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы одного размера, расположены по краю 4 последних брюшных сегментов и образуют поперечные ряды на 5 последних стернитах брюшка. Нормальные церарии отсутствуют; на месте последней пары церариев имеется 2 щетинки и несколько пятиячеистых желез. На обеих сторонах тела расположены тонкие волоски.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Двадцать паратипов.

**Распространение.** Китай (провинция Юньнань).

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев неопределенного злака.

***Heterococcus cyperi*** (Hall, 1926)

Hall, 1926: 4 (*Phenacoccus*, Egypt: Kharga Oasis). Ezzat, 1960: 47 (*Heterococcus*). Miller & McKenzie, 1970: 442. Miller, 1975: 9 (*Heterococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 618.

**Диагноз.** Самка (на основании рисунка и переописания: Miller, 1975). Тело широкоовальное, до 3.2 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги короткие; задние бедра и голени с просвечивающими порами; коготок с маленьким зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат упрощенный, с одним рядом пор. Две пары спинных устьиц. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы малочисленны, имеются в медиальной части трех последних брюшных стернитов. Пятиячеистые железы и мелкие дисковидные поры многочисленны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы образуют прерывающиеся ряды на тергитах и стернитах брюшка и беспорядочно разбросаны на остальной поверхности тела, особенно вдоль края. Церарии отсутствуют, на месте последней пары церариев имеется две щетинки с двумя пятиячеистыми железами. Шипов и шипиков нет; на обеих сторонах тела расположены щетинки различной длины.

Самцы неизвестны. Личинки первого возраста описаны Миллером (Miller, 1975). Из этого описания следует, что упрощенный анальный аппарат наблюдается уже на эмбриональной стадии развития самки.

**Распространение.** Египет, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Cyperus* sp. (Cyperaceae).

***Heterococcus dethieri*** Matile-Ferrero, 1983

Matile-Ferrero, 1983: 633 (Switzerland: Parc National des Grisons). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 619.

**Диагноз.** Самка (на основании описания и рисунка: Matile-Ferrero, 1983). Тело удлинено овальное, 1.1 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги хорошо развиты; задние голени с просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Две пары спинных устьиц. Брюшных устьиц два; переднее более крупное. Многоячеистые железы малочисленны и расположены на четырех последних брюшных стернитах. Пятиячеистые железы равномерно разбросаны по всем сегментам тела. Трубочатые железы простые, одного размера, редко разбросаны по дорсальной поверхности тела и вдоль края вентральной поверхности. Церариев нет, на месте двух последних пар присутствуют по две длинные щетинки, на месте 16-й пары церариев – одна длинная щетинка. Шипов и шипиков нет; на обеих сторонах тела расположены щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Швейцария, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран высоко в горах (2500 м) в начале июня, в гумусе *Caricetum firmae* (Cyperaceae).

***Heterococcus nudus*** (Green, 1926)

Green, 1926: 172 (*Phenacoccus*, England). Miller & McKenzie, 1970: 443. Tereznikova, 1975: 190. Miller, 1975: 11. Danzig, 1980: 143 (designation of lectotype of *H. borchsenii*). Kosztarab, Kozár, 1988: 105. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 784; 2014: 620.

*Heterococcus borchsenii* Morrison, 1945: 48 (Russia: Northern Caucasus). Borchsenius, 1949: 269. Danzig, 1968: 502 (synonymy).

*Heterococcus graminicola* Morrison, 1945: 48 (USA). Ferris, 1953: 367. Miller, 1975: 11 (synonymy).

*Heterococcus occidentalis* Morrison, 1945: 53 (USA). Miller, 1975: 11 (synonymy).

*Heterococcus variabilis* Schmutterer, 1958: 18 (Germany). Miller & McKenzie, 1970: 443 (synonymy).

*Heterococcus agropyri* Săvescu, 1985: 119 (Romania). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 784 (synonymy).

*Heterococcus tritici* (non Kiritschenko, 1932): Borchsenius, 1937: 55, misidentification.

*Heterococcus pulverarius*: Williams, 1961: 673 (non Newstead, 1892, misidentification discovered by Miller, 1975: 11); 1963: 101. McKenzie, 1967: 181. Danzig, 1968: 502. Ter-Grigorian, 1973: 183.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённое, до 4 мм длиной, светло-желтое при жизни. Усики обычно 9-, реже 7- или 8-члениковые; иногда с разным числом члеников в разных усиках. Ноги нормально развиты; задние бедра и голени с просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Две пары спинных устьиц. Брюшных устьиц обычно нет. Многоячеистые железы расположены по краю тела на обеих сторонах, образуют поперечные ряды и полосы на четырех последних тергитах и стернитах брюшка. Простые трубочатые железы одного размера, встречаются по краю тела и образуют удвоенные поперечные ряды на V–VII стернитах брюшка. Церариев обычно 4-5 пар: C<sub>15</sub>–C<sub>18</sub> и C<sub>3</sub>; C<sub>15</sub>–C<sub>18</sub> с 2 шипами; C<sub>15</sub> с 5 пятиячеистыми железами, C<sub>17</sub> – с 3 железами, C<sub>15</sub> и C<sub>16</sub> – без желез; C<sub>3</sub> с 2–4 короткими шипами и 3–6 железами. Шипы церариев и шипики тела конусовидные.

Самец и личинки описаны Миллером (Miller, 1975).

**Замечания.** На Дальнем Востоке встречаются самки, у которых в состав C<sub>18</sub> наряду с пятиячеистыми железами входит также одна трехъячеистая железа.

Судя по рисунку в работе Савеску (Săvescu, 1985), описанный им *H. agropyri* ничем не отличается от *H. nudus*. Какой либо дифференциальный диагноз вида в оригинальном описании отсутствует, что характерно для всех таксонов, описанных Савеску.

**Материал.** Помимо лектотипа и паралектотипа *H. borchsenii*, более 60 самок из разных регионов бывшего СССР (см. Распространение), а также 1 самка из Венгрии.

**Распространение.** Широко распространенный голарктический вид: Западная и Восточная Европа (широко), Россия (вся европейская часть от северной Карелии до Северного Кавказа, Якутия, Приморский край), Украина, Молдавия, Армения, Азербайджан, Туркмения, США (широко).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев различных злаков.

***Heterococcus tritici*** (Kiritshenko, 1932) (Рис. 2.1.6-8)

Kiritshenko, 1932: 135 (*Trionymus*, Ukraine). Borchsenius, 1949: 268. Miller, 1975: 17. Danzig, 1980: 143 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 784; 2014: 622.

*Heterococcus confertus* Borchsenius, 1949: 267 (Tajikistan: Hissar Range). Miller, 1975: 17 (synonymisation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2012: 784 (lectotype designation).

*Heterococcus biporus*: Kiritshenko, 1940: 188 (non Goux, 1937), misidentification discovered by Borchsenius, 1949: 268.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, 2–4 мм длиной, розовое при жизни. Усики 8- или 9-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики сильно утолщены, с большим числом просвечивающих пор; бедра и голени также с порами коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипиков. Две пары спинных устьиц. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы расположены на двух или трех последних стернитах брюшка и возле дыхалец. Простые трубчатые железы двух размеров: крупные в небольшом количестве встречаются по всей дорсальной поверхности тела и по краю вентральной, мелкие – по всей вентральной поверхности, кроме передней части головогруды. Церарии редуцированы. На месте  $S_{18}$  расположено 2 толстых щетинки и 1–4 железы на небольшой склеротизованной пластинке (иногда пластинка не развита – тип *H. confertus*). На месте трех предыдущих пар церариев может находиться по одной щетинке с 1 или 2 железами, без склеротизованной пластинки. На дорсальной и вентральной поверхностях тела расположены щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовые серии *H. tritici*, *H. confertus*, а также 10 самок с Украины и 1 самка из Узбекистана.

**Распространение.** Украина (окрестности Одессы), Узбекистан (Ташкент), Таджикистан (Гиссарский хребет).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Elytrigia*, *Bromus*, *Triticum*, *Secale*.



**2.1.7. Группа рода (г/р) *Boreococcus* Danzig, 1960*****Boreococcus* Danzig, 1960*****Boreococcus ingricus* Danzig, 1960**

Danzig, 1960: 173 (Russia: Leningrad Prov.). Koszatarab & Kozár, 1988: 76. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 625.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 2.5 мм длиной, светло-розовое при жизни. Усики 9-члениковые. Ноги короткие, без просвечивающих пор; коготок с маленьким зубчиком. Анальный аппарат усложненный, с одним внутренним рядом пор, двойным наружным рядом микрошипиков и 6 щетинками. Многоячеистые железы двух разных типов: обычные многоячеистые железы различного размера (с 8-17 ячейками) разбросаны по всей поверхности тела; железы звездообразной структуры расположены в церариях, единично вдоль края тела и по 1-2 возле каждого дыхальца. Трубочатые железы имеются на обеих сторонах тела: в краевой зоне на обеих сторонах груди и в поперечных рядах на тергитах и стернитах брюшка. Церариев 4 пары на последних тергитах брюшка:  $C_{18}$  с 4 шипами и 10-14 звездчатыми железами; остальные церарии с 2 шипами и 3-6 железами. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими, почти щетинковидными шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратипы.

**Распространение.** Венгрия, Польша, Украина, Россия (Ленинградская обл.).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев осок.

### 2.1.8. Группа рода (г/р) *Mirococcus* Borchsenius, 1947

#### *Cucullococcus* Ferris, 1941

##### *Cucullococcus arrabidensis* (Neves, 1954)

Neves, 1954: 240 (*Lusitanococcus*, Portugal). Gómez-Menor Ortega, 1957: 72. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 632.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 1 мм длиной; передняя часть головы вытянута и сильно склеротизована. Усики укороченные, со слившимися члениками; кажется, что исходное число члеников рано 6. Ноги укороченные, со слившимися и частично редуцированными члениками; тазики задних ног сильно расширены, с крупными просвечивающими порами; коготок с плохо заметным зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Ротовой аппарат очень крупный в сравнении с конечностями. Анальный аппарат представлен короткой сильно склеротизованной анальной трубкой с анальным кольцом без пор, микрошипиков и щетинок. Имеется 4 округлых брюшных устьица; они примерно одинакового размера, с двойной окантовкой (сходной с таковой у *Ritsemia pupifera* Lichtenstein, 1879). Несколько многоячеистых желез расположено вокруг вагинального отверстия. Пятиячеистые железы единично встречаются в медиальной части грудных стернитов. Трехячеистые железы своеобразной структуры, без наружного ободка, образуют полосу вдоль вентрального края головогруди и группы возле дыхалец; при этом, железы ближайšie к дыхальцевому отверстию меньше по размеру, чем остальные. Трубочатые железы простые, с несколько расширенным дистальным участком протока, имеются на всех сегментах тела, более многочисленны в краевой зоне (точное расположение желез на дорсальной и вентральной сторонах тела у имеющих синтипов оценить трудно). Церариев, шипов и шипиков нет. Мелкие тонкие волоски единично встречаются на обеих сторонах тела.

Морфология взрослых самцов неизвестна. Личинки обоих полов описаны Gómez-Menor Ortega (1957). Личинка первого возраста имеет очень крупные трехячеистые железы (вдвое крупнее чем у взрослой самки) – см. личинку внутри одного из синтипов.

**Материал.** Шесть синтипов из коллекции MNHN.

**Распространение.** Португалия и Испания.

**Образ жизни.** Живет на ветвях различных видов *Erica* (Ericaceae). Яйцеживородящий вид, что указано еще Gómez-Menor Ortega (1957) и подтверждено нами, так как внутри одного из изученных синтипов обнаружены полностью развитые личинки первого возраста.

#### *Ehrhornia* Ferris, 1918

##### *Ehrhornia fodiens* Goux, 1935

Goux, 1935: 254 (France: Savoie). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 636.

**Диагноз.** Самка. Тело почти круглое, около 1 мм длиной, желто-коричневое при жизни, мягкое, покрытое тонким слоем воска; у старых самок тело сильно склеротизованное. Ротовой аппарат очень крупный в сравнении с телом. Усики 6-члениковые, с укороченными и утолщенными члениками. Ноги маленькие, с короткими и утолщенными члениками, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком; коготковые пальчики слабо расширены на вершине. Дыхальца необычного строения – с разомкнутой перитремой (см. рисунок). Анальный аппарат сильно упрощенный, без пор и микрошипиков, с 6 короткими, волосковидными щетинками. Спинные устьица представлены только задней парой, плохо заметны. Брюшных устьиц нет. Трех-четырёхячеистые железы очень малочисленны, полностью отсутствуют на тергитах и стернитах четырех последних сегментов брюшка, единично встречаются на остальной поверхности тела и образуют группы возле дыхалец. Митральные железы образуют 2 краевых ряда и два продольных ряда на дорсальной поверхности тела. Мелкие волосковидные щетинки имеются на обеих сторонах тела.

Морфология взрослых самцов неизвестна. Личинки обоих полов описаны Гу (Goux, 1935). У личинки первого возраста трубочатые железы отсутствуют, а анальный аппарат полноценный (с рядом пор, рядом микрошипиков и длинными щетинками). Морфология личинок самок второго и третьего возрастов сходна с таковой у имаго.

**Материал.** Два паратипа из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Савойя), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран в трещинах коры *Juniperus communis* (Cupressaceae). В июле были собраны взрослые самки и личинки обоих полов. Самки не строят яйцевых мешков.

### *Mirococcus* Borchsenius, 1947

#### *Mirococcus ankaranus* (Bodenheimer, 1953)

Bodenheimer, 1953: 125 (*Ripersia*). Kozár & Walter, 1985: 70 (*Metadenopus*). Ben-Dov, 1990 (1991): 10 (*Metadenopus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 643 (*Mirococcus*).

**Диагноз.** Самка (на основании переописания Бен-Дова (Ben-Dov, 1991)). Тело удлинненно овальное, до 3 мм длиной. Усики 6-7-члениковые. Ноги нормально развиты; тазики задних ног с просвечивающими порами; коготок со слабо выраженным зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипиков и 6 длинными щетинками. Спинные устья представлены только задней парой. Брюшное устье одно, почти прямоугольное, с межсегментной перетяжкой у молодых самок, расположено между 4 и 5 стернитами брюшка. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на 3-4 последних сегментах брюшка с обеих сторон тела. Пятиячеистые железы отсутствуют. Трехячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела. Трубочатые железы простого типа, образуют полосу вдоль края тела и поперечные ряды на 3-4 последних тергитах и стернитах брюшка. Церариев нет, но на месте последних трех пар церариев расположено по две удлинненные щетинки без скопления трехячеистых желез. Тонкие щетинки примерно одного размера разбросаны по дорсальной и вентральной поверхностям тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Козар и Вальтер (Kozár & Walter, 1985) поместили этот вид в род *Metadenopus* без какой-либо аргументации. Бен-Дов (Ben-Dov, 1991) отмечал, что таксономическое положение этого вида должно быть уточнено в ходе дальнейшего изучения червецов Палеарктической фауны. К настоящему времени полная ревизия палеарктических червецов нами завершена и мы не видим ничего общего у рассматриваемого вида с видами рода *Metadenopus*. Наоборот, переописание Бен-Дова (Ben-Dov, 1991) полностью укладывается в рамки диагноза рода *Mirococcus*.

**Распространение.** Турция (Анкара), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Festuca ovina* (Poaceae).

#### *Mirococcus balagnus* (Balachowsky, 1933) (Рис. 2.1.8-1)

Balachowsky, 1933: 42 (*Phenacoccus* (*Trionymus*), France: Corsica). Lindinger, 1935 (*Erium*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 644 (*Mirococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинненно-овальное, около 4 мм длиной, розовое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком, коготковые пальчики длинные, слегка расширенные на вершине. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипиков и 6 короткими щетинками, примерно равными по длине диаметру анального кольца. Спинных устьиц две пары, хорошо развиты, с многочисленными трехячеистыми железами и щетинками по краям. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на четырех последних сегментах брюшка. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы имеются на обеих сторонах тела, однако на единственном плохо окрашенном препарате оценить структуру этих желез и их точное расположение затруднительно. Кажется, что дорсальные железы крупнее вентральных; кроме того часть дорсальных желез выглядят грибовидными; дорсальные железы образуют более или менее отчетливые поперечные ряды, причем на тергитах головогруды преобладают простые трубочатые, а на тергитах брюшка – грибовидные; вентральные железы встречаются главным образом на брюшных сегментах. Церариев нет, но на месте последней пары (C<sub>18</sub>)

расположено по две удлинённых щетинки без скопления трехячеистых желез. Разных размеров щетинки встречаются на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Балашовский (1933) с самого начала внес двусмысленность в таксономическое положение этого вида, описав его в роде *Phenacoccus* и при этом в подроде *Trionymus*, то есть одновременно в двух морфологически очень далеких таксонах, относимых ныне в качестве самостоятельных родов к двум разным подсемействам мучнистых червецов. Изучение голотипа вида, оригинального описания и рисунков Балашовского показало, что вид нельзя даже условно отнести ни к одному из этих родов. При этом неполнота оригинального описания и очень плохая окраска единственной препарированной самки не позволяют понять структуру трубчатых желез и использовать этот важный таксономический признак для однозначного решения о родовой принадлежности. По остальным своим признакам вид соответствует диагнозу рода *Mirococcus*, куда мы его и помещаем.

**Материал.** Голотип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Корсика).

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Ammophila arenaria* (Poaceae).

***Mirococcus clarus* Borchsenius, 1949 (Рис. 2.1.8-2)**

Borchsenius, 1949: 182 (Russia: Dagestan). Koteja, 1971: 8. Danzig, 1975 (*Longicoccus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2013: 745; 2014: 647.

*Mirococcus carthalinus* Hadzibeyli, 1963: 424 (Georgia). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2013b: 745 (synonymy).

*Mirococcus ashtarakensis* Ter-Grigorian, 1964: 246 (Armenia), 1973: 105. Koteja, 1971: 6. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2013b: 745 (synonymy).

*Mirococcus affinis* Ter-Grigorian, 1967: 91 (Armenia), 1973: 104. Koteja, 1971: 8. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2013: 745 (synonymy).

*Mirococcus psammophilus* Koteja, 1971: 8 (Poland). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2013: 745 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённо-овальное, иногда почти с параллельными боковыми краями, до 4 мм длиной. Усики 9-члениковые. Тазики задних ног слегка утолщены; голени, бедра и особенно тазики задних ног с просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат с неполными рядами пор и микрошипики. Спинных устьиц две пары, плохо заметны. Брюшное устьеце имеется или отсутствует (иногда этот признак может варьировать внутри популяции). Многоячеистые железы многочисленны на трех последних стернитах брюшка и единично встречаются на остальной вентральной поверхности тела. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы многочисленны по всему телу. Простые поры редко встречаются на обеих сторонах тела. Трубчатые железы с небольшим кутикулярным воротничком, двух размеров; широкие многочисленны на всей дорсальной поверхности тела и образуют полосу по краю вентральной; узкие образуют ряды на стернитах брюшка. На месте последней пары церариев расположено по две тонких щетинки. Различного размера щетинки имеются на всех сегментах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** В оригинальном описании этого вида (Borchsenius, 1949) было ошибочно указано на наличие дорсальных многоячеистых желез, а тотального рисунка предоставлено не было. Котея (Koteja, 1971), изучивший типовые экземпляры *M. clarus*, обнаружил многоячеистые железы лишь на вентральной поверхности тела, что подтверждается и нами в настоящей работе. *M. psammophilus*, согласно описанию Котеи (Koteja, 1971), отличается от *M. clarus* исключительно переменными количественными признаками: чуть меньшим размером тазики задних ног, чуть меньшим количеством просвечивающих пор на ногах и трубчатых желез на груди. Все эти признаки варьируют у мучнистых червецов индивидуально и географически. Номинальные виды *M. carthalinus*, *M. ashtarakensis* и *M. affinis* вообще не сравнивались при их описании с *M. clarus*. Между тем никаких признаков, подтверждающих самостоятельность этих видов нами не обнаружено. У типов *M. ashtarakensis* и *M. affinis*, в отличие от типов *M. clarus*, имеется маленькое брюшное устьеце. Однако такое же устьеце найдено нами у одной самки из нетиповой серии *M. clarus*, собранной в Дагестане (то есть в типовой местности).

Таким образом, можно полагать, что наличие или отсутствие устьяца может варьировать у данного вида как внутри, так и между популяциями, что довольно часто встречается у мучнистых червецов. Все материалы, рассматриваемые нами как один вид, *M. clarus*, демонстрируют характерное единство основных таксономических признаков: наличие трубчатых желез двух размеров, одинаково упрощенный анальный аппарат, полное отсутствие пятичленистых желез, одинаковое проявление редукции последней пары церариев (до двух характерных тонких щетинок) и утолщенные тазики задних ног с многочисленными просвечивающими порами.

**Материал.** Помимо типовых серий *M. clarus*, *M. ashtarakensis* и *M. affinis*, две серии самок из Волгоградской области и Дагестана.

**Распространение.** Польша, Россия (Волгоградская область и Дагестан), Грузия, Армения.

**Образ жизни.** Живет на корнях и в пазухах листьев различных злаков.

***Mirococcus festucae* Koteja, 1971**

Koteja, 1971: 14 (Poland). Danzig, 1975: 49 (*Longicoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 747 (*Mirococcus*); 2014: 650.

**Замечания.** Вид очень близок к *M. longiventris*, отличаясь от последнего лишь отсутствием просвечивающих пор на тазиках задних ног (хотя на задних бедрах и голених они имеются, как и у *M. longiventris*) и числом члеников усиков (7 вместо 8); возможно является подвидом *M. longiventris*.

**Распространение.** Польша, Венгрия, Турция.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Festuca* и *Poa* (Poaceae).

***Mirococcus fossor* Danzig, 1983**

Danzig, 1983: 515 (Turkmenia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 751; 2014: 651.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Передние ноги копательного типа (единственный пример среди палеарктических мучнистых червецов); бедро, голень и лапка сильно утолщены; коготок вытянут, с двумя зубчиками. Коготки ног средней и задней пары также сильно вытянуты, с одним плохо развитым зубчиком. Коготковые пальчики редуцированные, примерно 1/3 длины от коготка, с заостренной вершиной. Анальный аппарат с внутренним рядом пор и неполным наружным рядом микрошипикиков. Передние и задние спинные устьяца хорошо развиты. Брюшное устьеце небольшое, округлое. Многоячеистые железы образуют полосы на VI-VII стернитах брюшка и ряды на IV-V стернитах и IV-VIII тергитах брюшка. Пятичленистых желез нет. Трехчленистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Простые поры единично встречаются на обеих сторонах тела. Трубчатые железы одного размера, мелкие, расположены поперечными рядами, как показано на рисунке. Различного размера щетинки присутствуют на всех сегментах тела.

Самцы неизвестны. Личинка старшего возраста самки отличается от взрослой самки отсутствием многоячеистых и трубчатых желез, а также наличием зубчиков на коготках всех ног (по два зубчика на передних ногах и по одному на коготках средних и задних ног).

**Материал.** Кроме голотипа и паратипа, серия личинок старшего возраста.

**Распространение.** Туркмения (Репетек).

**Образ жизни.** Вид собран с *Carex physodes* (Cyperaceae) и *Heliotropium* (Boraginaceae). Взрослые самки собирались в марте, личинки – в октябре.

***Mirococcus inermis* (Hall, 1925)**

Hall, 1925: 7 (*Phenacoccus*, Egypt). Borchsenius, 1947: 142, 1949: 181. Ezzat, 1963: 192 (*Aegyptococcus*); 1966: 163 (*Aegyptococcus*). Williams, 1958: 4. Koteja, 1971: 6. Ter-Grigorian, 1973: 102. Tereznikova, 1975: 197. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 741; 2014: 653.

*Polystomophora orientalis* Matesova, 1960: 212 (Kazakhstan: Akmolinsk Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 741 (synonymy).

*Polystomophora arakensis* Moghaddam ex Moghaddam & Alikhani, 2010: 12 (Iran). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 741 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Голени и бедра задних ног с просвечивающими порами; количество этих пор варьирует между популяциями из

разных мест сбора; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат с одним рядом пор и одним рядом микрошипиков. Спинных устьиц две пары, хорошо развиты. Брюшное устье имеет, крупное, суженное посередине. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на сегментах тела и группы возле дыхалец. Пятиячеистые железы обычно имеются; их число сильно варьирует (см. Замечания). Трехячеистые железы многочисленны по всему телу. Простые поры редко разбросаны на обеих сторонах тела. Трубочатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на обеих сторонах тела. Различного размера щетинки имеются на всех сегментах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** В ряде серий самок, в частности тех, на основании которых были выполнены описания Борхсениуса (1947, 1949), описания и рисунки Вильямса (Williams, 1958) и Терезниковой (1975), пятиячеистые железы отсутствуют, на что указывал еще Котея (Koteja, 1971). На рисунке самого Котея (l.c.) пятиячеистые железы многочисленны; указаны они и в более поздних описаниях Тер-Григорян (1973) и Костараба с Козаром (Kosztarab & Kozár, 1988). Изучение материалов коллекции ЗИН РАН показало, что пятиячеистые железы многочисленны у самок с Украины (с разных растений; Котея (l. c.) использовал Украинский материал с *Amaranthus* sp.), из Астрахани, Казахстана (типовая серия *Polystomophora orientalis*), Узбекистана и Таджикистана, малочисленны у самок из Армении и отсутствуют полностью в Туркменском материале.

*Polystomophora arakensis*, судя по оригинальному рисунку и описанию ничем не отличается от *M. inermis*. Могаддам (Moghaddam & Alikhani, 2010) сравнивала свой новый вид с *P. orientalis* и указывала на отсутствие у *P. orientalis* (в отличие от *P. arakensis*) просвечивающих пор на голених и бедрах задних ног, что, однако, не соответствует действительности, ибо *P. orientalis* имеет многочисленные просвечивающие поры. Округлое тело и невыраженность анальных долек у *P. arakensis* свидетельствуют лишь о возрасте собранных экземпляров. Более того, широко округлая форма тела вообще характерна для большинства хранящихся в коллекции ЗИН РАН самок *M. inermis* из разных регионов Палеарктики.

**Материал.** Более 30 серий самок из Франции, Венгрии, Украины, России, Армении, Казахстана, Туркмении, Узбекистана и Таджикистана + типы *Polystomophora orientalis*.

**Распространение.** Страны Средиземноморья, Украина (юг), Россия (Астраханская обл.), Закавказье, Казахстан, Туркмения, Узбекистан, Таджикистан, Иран, Судан.

**Образ жизни.** Многоядный вид. Живет на корнях и подземных стеблях двудольных ксерофитов, изредка на злаках и лилейных, в пазухах нижних листьев двудольных травянистых растений.

### *Mirococcus leymicola* Tang, 1992

Tang, 1992: 595 (China: Inner Mongolia). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 656.

**Диагноз.** Самка (на основании описания и рисунка: Tang, 1992). Тело широкоовальное, около 3 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипиков и 6 щетинками. Спинных устьиц две пары. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы единично присутствуют на 4 последних тергитах брюшка и формируют поперечные полосы на 5 последних брюшных стернитах. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы многочисленны на всех сегментах тела. Простые поры единично встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатые железы одного размера, узкие, формируют поперечные ряды из редко расположенных желез на IV-VIII стернитах брюшка. На месте последней пары церариев расположено по 2 тонких щетинки, окруженных несколькими трехячеистыми железами. Различной длины щетинки присутствуют на всех сегментах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Судя по описанию и рисунку Тана (Tang, 1992) этот вид близок к *Mirococcus longiventris* Borchsenius, 1949, но отличается бóльшим количеством многоячеистых желез, в том числе наличием дорсальных многоячеистых желез и отсутствием просвечивающих пор на задних ногах.

**Распространение.** Китай (Внутренняя Монголия).

**Образ жизни.** Собран с корней *Leymus secalinum* и *Agropyron cristaticum* (Poaceae).

***Mirococcus longiventris* Borchsenius, 1949 (Рис. 2.1.8-3)**

Borchsenius, 1949: 183 (Armenia). Danzig, 1975: 49 (*Longicoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 747; 2014: 657.

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, до 4 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги с тонкими члениками; тазики, бедра и голени задних ног с небольшим числом просвечивающих пор; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат с внутренним неполным рядом пор и несколькими микрошипиками по наружному краю (лектотип) или только с внутренним рядом пор (самки из Узбекистана). Спинных устьиц две пары. Брюшного устьяца нет. Многоячеистые железы расположены только вокруг вагинальной щели. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Простых пор нет. Трубочатые железы одного размера, узкие, формируют ряды из редко расположенных желез на IV-VIII стернитах брюшка. На месте последней пары церариев расположено по 2 тонких щетинки, окруженных несколькими трехячеистыми железами. Различной длины щетинки присутствуют на всех сегментах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип и 3 самки из Узбекистана.

**Распространение.** Армения, Узбекистан (пустыня Кызылкум).

**Образ жизни.** Живет на стеблях в пазухах листьев злаков.

***Mirococcus oligadenatus* Danzig, 1982**

Danzig, 1982: 142 (Mongolia: Gobi-Altayskiy Aimag). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 747; 2014: 659.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, сильновыпуклое, до 4 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги короткие, без просвечивающих пор. Коготок с маленьким зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат упрощенный, с несколькими порами и 6 короткими щетинками, расположенными несколько отступя от анального кольца. Передние спинные устьяца отсутствуют; задние слабо развиты, без пор и щетинок. Брюшного устьяца нет. Многоячеистых и пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Простых пор нет. Трубочатые железы одного размера, образуют прерывающиеся поперечные ряды на всех сегментах тела. Дорсальные и вентральные волоски короткие, тонкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типового материала одна самка с Алтая.

**Распространение.** Россия (Алтай), Монголия.

**Образ жизни.** На Алтае собирался в середине мая с неопределенного растения. В Монголии был собран в дернине *Stipa gobica* в июне.

***Mirococcus ostioplurimus* (Kiritshenko, 1940) (Рис. 2.1.8-4)**

Kiritshenko, 1940: 189 (*Phenacoccus*, Ukraine: Odessa). Borchsenius, 1948: 955; 1949: 184 (*Polystomophora*). Tereznikova, 1975: 229 (*Polystomophora*). Vinis & Kozár, 1981: 209 (*Polystomophora*). Kosztarab & Kozár, 1988: 133 (*Polystomophora*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 743; 2014: 660.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.5 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги с утолщенными и укороченными члениками; голени задних ног с просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат нормальный, без признаков редукции, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипиков. Передние спинные устьяца отсутствуют; задние слабо развиты, без пор и щетинок. Брюшных устьиц пять, овальные, примерно одинакового размера, все с двойной окантовкой. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела образуют по

поперечному ряду на всех тергитах, кроме последнего; на вентральной поверхности собраны вдоль края тела и образуют ряды или полосы на III-VIII стернитах брюшка. Пятиячеистые железы беспорядочно разбросаны по всей вентральной поверхности тела, кроме последнего сегмента брюшка. Трехячеистые железы разбросаны по всей дорсальной поверхности тела и по краю вентральной. Простые поры единично встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатые железы одного размера, на дорсальной стороне тела образуют поперечные ряды на всех тергитах, кроме последнего; на вентральной они собраны вдоль края тела, образуют поперечные ряды на всех стернитах и полосу на последнем стерните брюшка. На месте последней пары церариев, на склеротизованных пластинках расположено по две длинные щетинки и несколько трехячеистых желез. Разного размера щетинки присутствуют на всех сегментах тела.

Самцы и личинки обоих полов описаны Vinis & Kozár (1981).

**Материал.** Кроме типовой серии, 2 самки с Украины и 6 из Абхазии.

**Распространение.** Венгрия, Украина, Абхазия.

**Образ жизни.** Живет на стволах и ветвях клена, конского каштана и съедобного каштана, иногда вредя придорожным насаждениям. В Венгрии наблюдалось два накладывающихся поколения в году (Vinis & Kozár, 1981).

### *Mirococcus scoparicola* Tang, 1992

Tang, 1992: 596 (China: Inner Mongolia). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 662.

**Диагноз.** Самка (на основании описания и рисунка: Tang, 1992). Тело широкоовальное, до 4 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Спинных устьиц две пары. Брюшного устьица нет. Многаячеистые железы образуют поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка, за исключением последнего тергита, на котором многоячеистые железы отсутствуют. Пятиячеистые железы разбросаны по всей вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы многочисленны на всех сегментах тела. Трубочатые железы простые, двух размеров; более длинные образуют поперечные ряды на тергитах тела за исключением последнего брюшного тергита, образуют полосу вдоль края вентральной поверхности тела и единично встречаются на вентральной поверхности головогруды и последнем тергите брюшка; более короткие трубочатые железы образуют поперечные ряды в медиальной части стернитов брюшка, за исключением медиальной части двух последних стернитов, где трубочатые железы отсутствуют. На месте последней пары церариев расположено по 2 толстых щетинки, окруженных несколькими трехячеистыми железами. Короткие толстые щетинки присутствуют на всех сегментах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Внутренняя Монголия).

**Образ жизни.** Живет на корнях *Artemisia ordosica* (Asteraceae) и *Salsola passerina* (Chenopodiaceae).

### *Mirococcus sphaeroides* Danzig, 1975

Danzig, 1975: 49 (Mongolia: Arkhangai Aimag). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2013: 751; 2014: 663.

**Диагноз.** Самка. Тело почти шаровидное, до 2 мм в диаметре. Усики 8-члениковые. Ноги короткие, без просвечивающих пор; коготок с маленьким зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат без признаков редукции, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипиков. Передние спинные устьица отсутствуют; задние слабо развиты, без пор и щетинок. Брюшного устьица нет. Многаячеистые и трехячеистые железы многочисленны по всему телу. Часть многоячеистых желез с 2-4 центральными ячейками. Пятиячеистые железы единично встречаются вблизи хоботка. Простые поры редко встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатых желез нет. На месте последней пары церариев расположены две тонких щетинки и две трехячеистых железы или желез рядом со щетинками нет вообще. Дорсальные и вентральные щетинки короткие и толстые.



Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** *M. sphaeroides* отличается от других видов рода и большинства мучнистых червецов тем, что часть многоячеистых желез у него имеет не одну, а несколько центральных ячеек.

**Материал.** Голотип и 17 паратипов.

**Распространение.** Mongolia.

**Образ жизни.** Вид был собран в степном ковыльном биоценозе, без указания кормового растения. Взрослые самки собирались в июле и августе.

***Mirococcus ulykpani* Danzig, 1982**

Danzig, 1982: 373 (Mongolia: Sukhe-Bator Aimag). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2013: 747; 2014: 665.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 7-8 члениковые. Ноги небольшие, без просвечивающих пор. Коготок, в отличие от других видов рода, без зубчика. Коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат без пор, с тройным рядом микрошипикиков и щетинками, расположенными отступая от анального кольца; кроме 6 основных длинных щетинок имеется еще 6-10 дополнительных коротких. Имеется только задняя пара спинных устьиц, без пор и щетинок. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы расположены только на вентральной поверхности тела: единичны на груди и многочисленны на брюшке. Пятиячеистые железы собраны в группы возле дыхалец. Трехячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Простые поры редко встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатые железы одного размера, узкие, длинные, многочисленны по всей вентральной поверхности тела; на дорсальной отсутствуют. По краю тела расположена узкая полоса крупных щетинок. Дорсальные щетинки мелкие, шипиковидные.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 10 паратипов.

**Распространение.** Монголия, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на *Dasiphora fruticosa* (Rosaceae).

***Pararhodania* Ter-Grigorian, 1964**

***Pararhodania armena* Ter-Grigorian, 1964**

Ter-Grigorian, 1964: 860 (Armenia); 1973: 116. Kaydan & Kozár, 2011: 589. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 668.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 2 мм длиной. Усики 7-8-члениковые. Ноги с укороченными члениками, без просвечивающих пор; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат с расширенным анальным кольцом и 6 короткими (короче диаметра кольца) щетинками. Спинных и брюшных устьиц нет. Микроструктуры анального кольца у имеющегося паратипа видны не четко. Однако, кажется, что микрошипики отсутствуют, а поры имеют необычную ячеистую структуру. Многоячеистые железы единично встречаются на последних брюшных тергитах, образуют поперечные ряды на V-VII стернитах брюшка и полосу на VIII стерните. Пятиячеистые железы редко разбросаны по вентральной поверхности тела. Несколько трехячеистых желез присутствуют в перитреме каждого дыхальца. Трубочатые железы простого строения, примерно одного размера, образуют поперечные ряды на всех сегментах тела. Церариев, шипов и шипиков нет. На месте C<sub>18</sub> имеются две тонкие щетинки. На обеих сторонах тела расположены волоски.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Армения и Восточная Турция.

**Образ жизни.** Живет на корнях многолетних трав: *Artemisia*, *Achillea*, *Taraxacum* (Asteraceae).

***Ritsemia* Lichtenstein, 1879**

***Ritsemia pupifera* Lichtenstein, 1879**

Lichtenstein, 1879: 388 (France). Kosztarab & Kozár, 1988: 147. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 670.

*Physococcus nanus* Hadzibejli, 1958: 904 (Georgia). Ter-Grigorian, 1973: 112. Kozár & Vinis 1980: 98 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, 1-2 мм длиной, у старой самки – шарообразное, сильно склеротизированное, блестящее. Усики 7-8-члениковые. Ноги с укороченными и утолщенными члениками, без просвечивающих пор; коготок с плохо заметным зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Ротовой аппарат очень крупный в сравнении с конечностями. Анальный аппарат упрощенный, с несколькими порами, несколькими микрошипиками и 6 щетинками. Спинных устьиц нет. Брюшных устьиц 5 штук, округлые, со своеобразной двойной окантовкой, почти одинаковой величины. Трехячеистые железы образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности тела, компактные группы возле отверстий дыхалец и единично встречаются вдоль края вентральной поверхности. Пятиячеистые (реже 4-ячеистые) железы образуют вдоль вентрального края тела полосу, расширяющуюся кпереди; единичные железы присутствуют возле ротового аппарата. Простых пор нет. На месте  $S_{18}$  имеются две щетинки и 1-2 трехячеистые поры или пор нет совсем. Короткие тонкие волоски имеются на всех сегментах тела.

Самцы личинкообразные, без крыльев, с единичными трех- и пятиячеистыми железами, но, в отличие от личинок и самок, без зубчика на коготке и с заостренными коготковыми пальчиками, без ротового и анального аппарата (см. рисунок). Как самцы, так и личинки не имеют брюшных и спинных устьиц. Более подробно самцы и личинки описаны Hadzibejli (1958) и Kozár & Vinis (1980).

**Материал.** Серия самок, самцов и личинок из Грузии, в том числе паратипы *Physococcus nanus*.

**Распространение.** Франция, Венгрия, Греция, Грузия, Армения. Редкий вид.

**Образ жизни.** Живет в трещинах коры разных видов вяза *Ulmus* spp. В году одно поколение, зимуют личинки 2-го возраста самок и нимфы самцов. Количество самцов в популяциях в 3-4 раза меньше количества самок. Вид яйцеживорождающий, внутри тела самок находятся полностью развитые личинки (Hadzibejli, 1958).

#### *Sinococcus* Wu et Zheng, 2000

##### *Sinococcus ulmi* Wu et Zheng, 2000

Wu & Zheng, 2000: 192 (China: Tianjin). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 673.

**Диагноз.** Самка (на основании описания и рисунков: Wu & Zheng, 2000). Тело широкоовальное, 1-2 мм длиной; у старой самки со склеротизированной поверхностью головогруди. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты; задние ноги с утолщенными члениками, без просвечивающих пор; коготок с плохо заметным зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат упрощенный, с несколькими порами и 6 щетинками. Спинных устьиц нет. Брюшных устьиц 5-6 штук, овальные, примерно одного размера. Пятиячеистые железы образуют широкие группы возле дыхалец. Трехячеистые железы образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и компактные группы возле отверстий дыхалец. Трубочатые железы простого типа, широкие и короткие (короче своего диаметра), образуют поперечные ряды на всех тергитах тела, кроме последнего брюшного тергита. Короткие шипики расположены поперечными рядами по дорсальной поверхности тела.

Самцы и личинки обоих полов описаны Wu & Zheng, 2000. Самцы крылатые, с двумя парами простых глаз. У личинок первого возраста отсутствуют трубчатые железы и брюшные устьица. У личинок второго возраста самки трубчатых желез также нет, но появляется одно брюшное устьице. У личинок второго возраста самца есть одно брюшное устьице и узкие трубчатые железы двух размеров. У нимфы и имаго самца трубчатые железы исчезают.

**Распространение.** Северо-Восточный Китай, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет в трещинах коры разных видов вяза *Ulmus pumila*.

#### *Stipacoccus* Tang, 1992

##### *Stipacoccus torosae* Kaydan et Kozár, 2011

Kaydan & Kozár, 2011: 592-596 (Turkey: Ankara). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2014: 675.

**Диагноз.** Самка (на основании описания и рисунков: Kaydan & Kozar, 2011). Тело удлинненно овальное, до 3 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги хорошо развиты; бедра и голени задних ног с просвечивающими порами; коготок с зубчиком; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат упрощенный, с 4-7 порами с каждой стороны склеротизованного анального кольца, без микрошипиков, с 6 короткими щетинками (короче диаметра анального кольца). Спинные устья представлены только задней парой; без пор и щетинок по краям. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы единично присутствуют возле вагинального отверстия. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела и образуют группы возле дыхалец. Трубочатые железы примерно одного размера, образуют полосу вдоль края вентральной поверхности тела и единично присутствуют вдоль края дорсальной поверхности. Тонкие шипики разбросаны по дорсальной поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Турция (Анкара), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Cynodon dactylon* (Poaceae).

***Stipacoccus xilinhatus* Tang, 1992**

Tang, 1992: 603 (China: Inner Mongolia). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 677.

**Диагноз.** Самка (на основании описания и рисунков: Tang, 1992). Тело полушаровидное, около 3 мм в диаметре. Конечности в сравнении с телом очень маленькие. Усики 8-члениковые. Задние бедра и голени с просвечивающими порами. Коготок с зубчиком; коготковые пальчики булавовидные. Анальный аппарат упрощенный, без пор и микрошипиков на широком склеротизованном анальном кольце, с 6 очень короткими шипиковидными щетинками. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц нет. Многоячеистых и пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы малочисленны, расположены только на вентральной поверхности головогруды, концентрируясь возле дыхалец. Трубочатые железы только простого типа, одного размера, разбросаны по всей поверхности тела. Церариев нет. На дорсальной поверхности тела разбросаны шипики, на вентральной – короткие щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Внутренняя Монголия), только типовое местонахождение. [China (Inner Mongolia), type locality only.]

**Образ жизни.** Живет на корнях *Stipa krylovii* (Poaceae). [The species lives on roots of *Stipa krylovii* (Poaceae).]

## 2.2. Подсемейство Pseudococcinae

### 2.2.1. Группа рода (г/р) *Paraputo* Laing, 1929

#### *Formicococcus* Takahashi, 1928

##### ? *Formicococcus acanthodes* (Wang, 1979)

Wang, 1979: 270 (*Pedronia*, China: Xizang [= Tibet]. Tang, 1992: 293 (*Indococcus*). Williams, 2004 (*Formicococcus*, in connection with synonymy of *Indococcus* and *Formicococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основании рисунка и диагноза Wang, 1979). Тело широкоовальное, до 2 мм длиной. Усики 7-8-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Брюшное устье одно, небольшое, круглое или овальное. Многоячеистые железы имеются на обеих сторонах тела; их точное расположение из имеющегося рисунка не ясно. Трубчатых желез нет. Церариев 18 пар; анальный церарий с 5 шипами, остальные церарии с 2-6 шипами; все церарии с многочисленными трехячеистыми железами. В средней части последнего брюшного тергита имеется церарий состоящий из 3 шипов и 6-8 трехячеистых желез. На дорсальной поверхности тела имеются шипы, подобные шипам церариев.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** В оригинальном описании отсутствуют данные о строении анального аппарата, что затрудняет определение родовой принадлежности этого вида.

**Распространение.** Китай (Тибет), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет на *Vaccinium iteophyllum* (Ericaceae).

##### *Formicococcus cinnamomi* Takahashi, 1928

Takahashi, 1928: 253 (China: Taiwan). Ferris, 1955: 4. Ezzat & McConnell, 1956: 35. Tang et al., 1992: 5. Tang, 2001: 3. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основании переописания и рисунка Ferris, 1955 и Ezzat & McConnell (1956)). Усики 8-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Анальный аппарат с 16 щетинками различной длины. Устье одно, крупное, с незначительной перетяжкой. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды в медиальной части четырех последних стернитов брюшка. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на 4-5 последних стернитах брюшка и группы по краю этих стернитов. Церариев 18 пар. Церарии на четырех последних тергитах брюшка, каждый с 4 (редко больше) тонкими шипами, щетинками и многочисленными трехячеистыми железами. Остальные церарии с 2 шипами, одной или несколькими щетинками и скоплением трехячеистых желез. Дорсальная поверхность тела покрыта толстыми щетинками.

Морфология самцов и личинок неизвестна.

**Распространение.** Китай, включая Тайвань.

**Образ жизни.** Исходно собран с *Cinnamotum camphora* (Lauraceae), затем (Ezzat & McConnell, 1956) отмечен также на *Diospyros* (Ebenaceae).

##### *Formicococcus comantis* (Wang, 1978)

Wang, 1978: 416 (*Paraputo*, China: Chekiang (?Zhejiang) Prov.). Tang, 1992: 288 (*Formicococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основании диагноза и фрагментарных рисунков: Wang, 1978). Тело удлинено овальное, до 4 мм длиной. Усики 8-члениковые. Анальный аппарат с 8-10 щетинками разной длины. Трубчатые железы имеются. Церариев 18 пар; по крайней мере три последние брюшные пары лежат на склеротизованных пластинках и образованы многочисленными (7-8) толстыми и короткими шипами со скоплением трехячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Статья с оригинальным описанием этого вида не содержит тотального рисунка, а английский перевод диагноза недостаточен для точной идентификации.

**Распространение.** Китай (провинция Чекиань (?Чжетзянь)), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Fraxinus chinensis* (Oleaceae).

***Formicococcus gasteris*** (Wang, 1982)

Wang, 1982: 317 (*Paraputo*, China: Sichuan Prov.). Wu & Zheng, 2001: 201 (*Formicococcus*). *Formicococcus gastrodiae* Tang, 1992: 594 (China: Shanxi Prov.). Wu & Zheng, 2001: 201 (synonymy). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основании диагноза и рисунка: Wang, 1982). Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат с 10-16 щетинками. Брюшное устье одно, крупное, овальное. Многоячеистые железы малочисленны и расположены только вокруг вагинального отверстия. Трубочатые железы с воротничком, двух размеров; крупные железы образуют краевые группы на III-VII стернитах брюшка и большую группу на вентральной поверхности головы; мелкие железы встречаются в медиальной зоне четырех последних стернитов брюшка. Церариев 17 пар; по крайней мере последние брюшные церарии содержат по 7-8 толстых шипов различной длины и многочисленные трехячеистые поры.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид очень близок к *F. schimae* Takahashi, 1929. Отличия нам не ясны.

**Распространение.** Китай (провинция Сычуань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Gastrodia elata* (Orchidaceae).

***Formicococcus rhizophilus*** (Borchsenius, 1962)

Borchsenius, 1962: 221 (*Drymococcus*, China: Yunnan Prov.). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Formicococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, 4.5 мм длиной, розовое при жизни. Усики 8-9-члениковые. Задние бедра сильно расширены, с многочисленными просвечивающими порами; задние голени также с многочисленными порами. Анальный аппарат с 10-12 щетинками. Брюшное устье одно, крупное, с перетяжкой. Многоячеистые железы малочисленны, присутствуют только в медиальной зоне трех последних стернитов брюшка. Очень крупные простые поры (примерно в 1.5-2 раза крупнее трехячейкой железы) разбросаны в медиальной зоне последнего тергита брюшка. Трубочатые железы с узким воротничком, двух размеров; крупные железы образуют полосу вдоль всего края вентральной поверхности тела; более мелкие железы образуют поперечные ряды и полосы на IV-VI брюшных стернитах. Основных церариев 18 пар; они состоят из 2-4 шипов и многочисленных трехячейких желез; анальные церарии расположены на склеротизованных пластинках. Между основными церариями по всему краю тела имеются дополнительные, более мелкие церарии, состоящие из 1-2 шипов и 2-3 трехячейких желез. По всей дорсальной поверхности тела разбросаны мелкие шипики.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Китай (провинция Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в почве, на толстых корнях *Quercus* sp. (Fagaceae).

***Formicococcus schimae*** Takahashi, 1929

Takahashi, 1929: 40 (China: Taiwan). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и фрагментарных рисунков: Takahashi, 1929). Тело широкоовальное, 2.6 мм длиной. Усики 9-члениковые. Тазики задних ног расширены, с просвечивающими порами. Анальный аппарат с 6-11 длинными щетинками. Брюшное устье одно, крупное, почти квадратное. Многоячеистые железы малочисленны, имеются только вокруг вагинального отверстия. Трубочатые железы двух размеров. Церариев 18 пар; каждый церарий с 2-4 шипами и многочисленными трехячейкими железами. Шипы церариев с перетяжкой при основании. Дорсальная поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Тайвань).

**Образ жизни.** Собран с *Schima noranhae* (Theaceae).

***Formicococcus speciosus* (Wang, 1982)**

Wang, 1982: 316 (*Paraputo*, China: Hunan Prov.). Tang, 1992: 291 (*Formicoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид очень близок, возможно конспецифичен, типовому виду рода.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Хунань).

**Образ жизни.** Собран на *Camellia oleosa* (Theaceae).

***Formicococcus szemaoensis* (Borchsenius, 1960)**

Borchsenius, 1960: 923 (*Lachnodiopsis*, China: Yunnan Prov.). Williams, 2004: 484 (*Paraputo*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Formicococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, 2.6 мм длиной. Усики 6-7-члениковые. Тазики задних ног сильно расширены, с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат с 24 щетинками Брюшное устье одно, крупное, со срединной перетяжкой. Многоячеистые железы образуют короткие поперечные ряды и полосы на 5 последних стернитах брюшка. Мелкие простые поры (мельче трехячейстой железы) разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы мелкие (примерно равны по длине диаметру многоячейстой железы), малочисленны, имеются только на VII стерните брюшка. Церариев 5-7 пар, на сегментах брюшка; задние 4 пары церариев с многочисленными шипами разного размера; передние церарии с 1-2 шипами. Все церарии с многочисленными трехячейстыми железами. На дорсальной поверхности тела расположены шипики и короткие толстые щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Два паратипа.

**Распространение.** Китай (провинция Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в трещинах коры *Pasania* sp. (Fagaceae).

***Formicococcus yanglingensis* Wu et Zheng, 2001**

Wu & Zheng, 2001: 202 (China: Shaanxi Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основании диагноза и рисунка: Wu & Zheng, 2001). Тело широкоовальное, до 2.5 мм длиной, красное при жизни. Усики 8-члениковые. Задние тазики с небольшим количеством просвечивающих пор. Анальный аппарат с 10-27 щетинками. Брюшное устье одно, крупное, со срединной перетяжкой. Многоячеистые и трубчатые железы малочисленны, встречаются только в медиальной зоне 4-5 последних стернитов брюшка. Церариев 18 пар; большинство церариев с многочисленными шипами; анальный церарий с 4-5 шипами. Дорсальная поверхность тела покрыта толстыми щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид очень близок, возможно конспецифичен с *F. cinnamomi* Takahashi, 1928 и отличается лишь количественным признаком: отсутствием трубчатых желез в краевой зоне последних стернитов брюшка.

**Распространение.** Китай (провинция Шэньси), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в гнезде муравьев на стволе *Prunus cerasifera* (Rosaceae).

***Paraputo* Laing, 1929*****Paraputo albizzicolus* Borchsenius, 1962**

Borchsenius, 1962: 228 (China: Yunnan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе описания Борхсениуса, 1962). Тело широкоовальное, 2 мм длиной. Усики 8-члениковые. Задние тазики очень широкие (их ширина примерно равна длине бедер), с многочисленными просвечивающими порами. Брюшное устье одно. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на шести последних стернитах брюшка. Трубчатые железы образуют группы и поперечные ряды на IV-VIII стернитах брюшка. Церариев 18 пар; шесть последних брюшных пар церариев с 4-6 шипами, остальные церарии с 2 шипами; все церарии с

многочисленными трехячеистыми железами и окружены мелкими шипиками. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками с оттянутой волосковидной вершиной.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид описан по единственной самке, хранящейся в Институте Энтомологии Китайской Академии Наук в Пекине. Неполнота описания и отсутствие рисунка не позволяют нам идентифицировать данный вид. Сам Борхсениус (1962) указывал на близость этого вида к *P. porosus* и отличал его лишь по вариабельным признаками, не рассматривающимися нами как пригодные для доказательства видовой самостоятельности.

**Распространение.** Китай (провинция Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на стволе *Albizzia lebbek* (Fabaceae).

***Paraputo angustus*** (Ezzat et McConnell, 1956)

Ezzat & McConnell, 1956: 31 (*Ferrisicoccus*, USA: New Jersey, Riverton). Danzig, 1978: 8 (*Dysmicoccus*); 1980: 171. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Paraputo*).

*Ferrisicoccus bambusiphilus* Takahashi, 1958: 7 (Japan: Tokyo, Yokohama and Osaka). Danzig, 1978: 8 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, до 3 мм длиной, бурое при жизни. Усики 8-члениковые. Задние тазики с просвечивающими порами. Брюшное устье одно, со срединной перетяжкой. Многоячеистые железы расположены только на трех последних стернитах брюшка. Трубчатые железы с воротничком, закрывающим примерно 1/3 трубчатого протока, двух размеров; крупные железы расположены на дорсальной поверхности тела и по краю вентральной; мелкие железы образуют полосы на стернитах брюшка. Церариев 17 пар, но часть брюшных церариев плохо развита. Большинство церариев с 2 шипами (часть головных и заднебрюшных с 3-4 шипами), некоторые с дополнительными щетинками. С<sub>18</sub> с 5 конусовидными шипами, 3 щетинками и группой трехячеистых желез. Различного размера щетинки многочисленны на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Две серии самок с Кунашира (Курильские о-ва, Россия).

**Распространение.** Россия (Кунашир), Япония (Хонсю), Китай (Гонконг), завезен в США.

**Образ жизни.** Живет на стеблях и листьях бамбукоидных злаков: *Bambusa*, *Indocalamus*, *Sasa*.

***Paraputo bambusus*** (Wu, 2001)

Wu, 2001: 252 (*Kaicoccus*, Zhejiang Prov.). Li et al., 2014: 382 (*Formicococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Paraputo*).

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Wu, 2001). Тело удлиненно овальное, с почти параллельными боковыми краями, до 3 мм длиной, желтоватое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги хорошо развиты; задние тазики с просвечивающими порами. Анальный аппарат с 6 щетинками, которые слегка длиннее диаметра анального кольца. Брюшное устье округлое. Многоячеистые железы отсутствуют или имеются в количестве нескольких штук вокруг вагинального отверстия (индивидуальная изменчивость). Трубчатые железы простые (?), двух размеров; крупные встречаются вдоль всего края дорсальной поверхности тела; мелкие трубчатые железы присутствуют в медиальной зоне стернитов брюшка. Церариев 19-24 пары; головогрудные церарии включают по 2-3 шипа каждый; в брюшных церариях число шипов возрастает по направлению к заднему концу тела, достигая 12 в С<sub>18</sub>, которые расположены на широких склеротизированных пластинках, превышающих по площади анальное кольцо. Дорсальная поверхность тела покрыта тонкими шипиками и волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинции Чжецзян и Гуйчжоу).

**Образ жизни.** Собран на листьях и стеблях *Phyllostachys pubescens* (Poaceae) и *Polygonatum odoratum* (Asparagaceae).

***Paraputo citricolus*** Tang, 1992

Tang, 1992: 598 (China: Fujian Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** По оригинальному рисунку и описанию (Tang, 1992) невозможно понять, чем этот вид отличается от *P. porosus/P. albizzicolus*. Указание на то, что вид не имеет головных церариев, в отличие от видов Борхсениуса, не может служить доказательством видовой самостоятельности, так как у всех трех видов шипы и шипики образуют почти сплошную краевую ленту и выделение в ней отдельных церариев субъективно.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на *Citrus* sp. (Rutaceae).

***Paraputo eriobotryae* (Wang, 1985)**

Wang, 1985: 444 (*Formicococcus*, China: Fujian Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Paraputo*).

**Диагноз.** Самка (на основании английского диагноза и рисунка: Wang, 1985). Тело широкоовальное. Усики 8-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Анальный аппарат с 6-8 длинными щетинками. Брюшное устье одно, крупное, почти квадратное. Многоячеистые железы собраны вокруг вагинального отверстия и образуют короткие поперечные ряды на IV-VII стернитах брюшка. Трубочатые железы образуют группы вдоль края пяти последних стернитов брюшка и единичны в медиальной зоне этих стернитов. Церариев 18 пар; анальные церарии с 2 шипами, C<sub>16</sub>-C<sub>17</sub> с 5-6 шипами, C<sub>15</sub> – с 3 шипами; остальные церарии с 2 шипами. Дорсальная поверхность тела покрыта шипиками и толстыми щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид очень близок (возможно конспецифичен) с *P. sinensis* Borchsenius, 1962. Отличия нам не ясны.

**Распространение.** Китай (провинция Фуцзянь).

**Образ жизни.** Собран с корней мушмулы *Eriobotrya* sp. (Rosaceae).

***Paraputo ficiphilus* (Borchsenius, 1960)**

Borchsenius, 1960: 920 (*Lomatococcus*, China: Yunnan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Paraputo*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4 мм длиной. Усики 7-9-члениковые. Тазики задних ног расширены, с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат с 6 щетинками, которые слегка длиннее диаметра анального кольца. Брюшное устье одно, крупное, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на пяти последних стернитах брюшка. Крупные простые поры (крупнее трехячейстой железы) разбросаны по всей дорсальной поверхности тела и в подкраевой зоне вентральной поверхности. Трубочатые железы с воротничком, двух размеров; крупные железы собраны в группы вдоль всего края вентральной поверхности тела; мелкие железы образуют ряды на пяти последних стернитах брюшка. Основных церариев 18 пар, они с 2-5 шипами; между основными церариями имеются дополнительные, с 1-2 более мелкими шипами; все церарии с многочисленными трехячейстыми железами; анальная пара церариев лежит на сильно склеротизованных пластинках. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Три паратипа и серия самок из типовой местности сбора и определения Н.С. Борхсениуса.

**Распространение.** Китай (Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на стволе *Ficus* sp. (Moraceae).

***Paraputo indocalamus* (Wu, 2009)**

Wu, 2009: 84 (*Dysmicoccus*, China: Zhejiang Prov.). Li et al., 2014: 374. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Paraputo*).

**Замечания.** Судя по описанию и рисунку в статье Li et al. (2014) этот вид морфологически близок к *Paraputo rauper* (Danzig, 1971), но отличается меньшим числом шипов в C<sub>18</sub> (2 вместо 3-4), отсутствием просвечивающих пор на задних ногах и наличием брюшного устья.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинции Хубэй и Гуйчжоу).



**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев разных видов *Indocalamus* (Poaceae).

***Paraputo kaiensis*** (Kanda, 1932)

Kanda, 1932: 387 (*Pseudococcus*, Japan: Honshu). Takahashi, 1958: 5 (*Kaicoccus*). Danzig, 1971: 367 (*Dysmicoccus*); 1980: 174. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Paraputo*).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 4.5 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги хорошо развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье маленькое, округлое или эллиптическое. Многоячеистые железы расположены только на трех последних стернитах брюшка. Трубочатые железы с двойным воротничком, одного размера, образуют полосы на V-VII стернитах брюшка. Церариев 17 пар.  $C_{17}$  и  $C_{18}$  с 10 конусовидными шипами, 1-3 щетинками и многочисленными трехячеистыми железами, расположены на хитиновых пластинках.  $C_2$ ,  $C_6$  и  $C_{14}$ - $C_{16}$  с 6-9 шипами, остальные церарии – с 2-3 шипами; часть церариев с дополнительными щетинками. Между церариями средней части брюшка или вокруг них расположены шипы, подобные шипам церариев. На остальной дорсальной и вентральной поверхностях тела расположены щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Две серии самок из Японии, 4 серии с Курильских островов и 3 серии с Сахалина (Россия).

**Распространение.** Россия (Сахалин и Курильские острова), Япония.

**Образ жизни.** Живет на стеблях и листьях злаков: *Bambusa*, *Sasa*, *Calamagrostis*.

***Paraputo liui*** (Borchsenius, 1962)

Borchsenius, 1962: 224 (*Anaparaputo*, China: Yunnan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Paraputo*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4 мм длиной. Усики 8-члениковые. Задние тазики сильно расширены, с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат с 6 основными щетинками; иногда имеются также 2 более мелких дополнительных щетинки. Брюшное устье одно, крупное, овальное, со склеротизованными краями. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на 5 последних стернитах брюшка. Трубочатые железы с небольшим, плохо заметным воротничком, двух размеров; крупные трубочатые железы образуют компактные группы вдоль края вентральной поверхности брюшка, группу на переднегруди и вместе с мелкими железами образуют поперечные ряды на IV-VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар;  $C_{17}$ - $C_{18}$  с 4-6 шипами, остальные церарии с 2-3 шипами; головные и грудные церарии развиты хуже, чем брюшные. Дорсальная поверхность тела покрыта толстыми щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Четыре паратипа и серия самок из типовой местности, собранные и определенные Н.С. Борхсениусом.

**Распространение.** Китай (Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на стволе *Ficus* sp. (Moraceae).

***Paraputo pauper*** (Danzig, 1971)

Danzig, 1971: 366 (*Dysmicoccus*, Russia: Primorsk Terr.); 1980: 177. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Paraputo*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной, бурое при жизни. Усики 7-члениковые. Ноги нормально развиты; задние бедра и голени с просвечивающими порами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы малочисленны, расположены лишь на 3-4 последних стернитах брюшка. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим около 1/3 длины протока, одного размера, образуют поперечные ряды на IV-VII стернитах брюшка. Церариев 14 пар:  $C_4$ - $C_{18}$ . Церарии  $C_9$ - $C_{18}$  расположены на склеротизованных пластинках, каждый с 3-4 шипами, 5-7 волосками и группой трехячеистых желез; остальные церарии с 3-4, реже с 2 или 5-6 толстыми шипами и несколькими трехячеистыми железами; некоторые церарии имеют дополнительные волоски или тонкие шипы. Различного размера щетинки расположены на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия (Приморский Край).

**Образ жизни.** Живет на корнях и у основания листьев *Cyperus* (Cyperaceae).

***Paraputo porosus* Borchsenius, 1962**

Borchsenius, 1962: 226 (China: Yunnan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело почти круглое, сильно выпуклое, до 5 мм длиной, оранжево-розовое при жизни. Усики 7-8-члениковые. Тазики задних ног расширены, с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат с 6 короткими щетинками (короче диаметра анального кольца). Брюшное устье одно, крупное, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на трех последних стернитах брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров, образуют поперечные ряды на пяти последних стернитах брюшка. Церариев 18 пар; анальные церарии с 10-12 шипами и многочисленными шипиками; преанальные церарии с 6-7 шипами; остальные церарии с 2-4 шипами; грудные церарии могут быть слабо развиты. Дорсальная поверхность тела покрыта многочисленными тонкими шипиками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Три паратипа.

**Распространение.** Китай (Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в трещинах коры *Robinia pseudacacia* (Fabaceae) в ботаническом саду г. Куньмин.

***Paraputo sinensis* Borchsenius, 1962**

Borchsenius, 1962: 224 (China: Yunnan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.5 мм длиной. Усики 8-члениковые. Тазики всех ног расширены; задние тазики с просвечивающими порами. Анальный аппарат с 6 щетинками, которые слегка длиннее диаметра анального кольца. Брюшное устье одно, крупное, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на пяти последних стернитах брюшка. Мелкие простые поры (мельче трехячейистой железы) разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы с маленьким воротничком, двух размеров; крупные собраны в группы по краю IV-VII стернитов брюшка; мелкие трубчатые железы образуют поперечные ряды на IV-VII стернитах брюшка. Церариев 18 пар; все состоят из 2-3 крупных шипов и групп трехячейистых желез; в некоторых церариях имеются дополнительные мелкие шипы. Дорсальная поверхность тела покрыта шипами с оттянутой вершиной.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Пять паратипов и 2 самки из типовой местности сбора и определения Н.С. Борхсениуса.

**Распространение.** Китай (Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на ветвях *Eugelhardtia* sp. (Juglandaceae).

***Paraputo wistariae* (Green, 1923)**

Green, 1923: 218 (England: Hertfordshire). Williams, 1962: 23 (*Dysmicoccus*). Danzig, 1980: 174). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Paraputo*).

*Pseudococcus piricola* Siraiwa, 1935: 69 (Japan). Williams, 1962: 23 (synonymy).

*Pseudococcus matsudoensis* Kanda, 1935 : 85 (Japan). Kanda, 1941: 25 (synonymy).

*Pseudococcus cuspidatae* Rau, 1937: 195 (USA: New Jersey). Williams, 1962: 23 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4 мм длиной, бурое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Анальный аппарат с 6 длинными щетинками. Брюшное устье большое, овальное. Многоячеистые железы малочисленны, имеются только на 4 последних стернитах брюшка. Трубчатые железы с воротничком, двух размеров; крупные железы образуют группы вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие железы встречаются в медиальной зоне нескольких последних стернитов брюшка. Церариев 17 пар. C<sub>18</sub> расположены на хитиновой пластинке, с 2 шипами, 10-15 щетинками и многочисленными трехячейистыми железами. C<sub>1</sub>-C<sub>5</sub> и C<sub>14</sub>-C<sub>17</sub> с 4-7 шипами; остальные церарии с 3 шипами. На дорсальной поверхности тела и по краю вентральной расположены шипики.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Четыре серии самок с Сахалина (Россия) и 1 серия из Кореи.

**Распространение.** Россия (Сахалин и Курильские о-ва), Китай, Корея, Япония, завезен в Англию и США.

**Образ жизни.** Полифаг, живет на различных древесных и кустарниковых растениях.

### 2.2.2. Группа рода (г/р) *Trionymus* Berg, 1899 *Balanococcus* Williams, 1962

#### ***Balanococcus balkanicus*** Gavrilo, 2010 (Рис. 2.2.2-1)

Gavrilo, 2010: 33 (Bulgaria: Vitosha mountain). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённое, расширенное к заднему концу, около 4.5 мм длиной, фиолетовое при жизни. Усики 7-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц 4, крупные, широкоовальные или почти квадратные. Многоячеистые железы образуют широкую полосу вдоль края тела и поперечные ряды на 4 последних сегментах брюшка. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела, но менее многочисленны вдоль края. Простые дисковидные поры редко встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим около 1/3 длины протока, двух размеров; крупные железы образуют группы вдоль края брюшка и полосу вдоль дорсального края головогруды; мелкие трубочатые железы образуют поперечные ряды на 5 последних сегментах брюшка. Имеется одна, последняя пара церариев; каждый церарий с двумя тонкими шипами и несколькими трехячеистыми железами. Один шип, сходный с шипами церариев имеется на месте каждого  $S_{17}$ . Щетинки тела короткие и тонкие, волосковидные.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратип.

**Распространение.** Болгария, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран в пазухах листьев неопределенного злака на субальпийском лугу на высоте 1820 м над уровнем моря.

#### ***Balanococcus boratynskii*** Williams, 1962 (Рис. 2.2.2-2)

Williams, 1962: 15 (England). Danzig, 1980: 186; 1998:154. Kosztarab & Kozár, 1988: 75. Koteja, 1988: 135. Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённо-овальное, около 3.5 мм длиной. Усики 6-7-члениковые. Задние тазики расширены, с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц 1-3, очень маленькие. Многоячеистые железы образуют полосу вдоль края тела, поперечные ряды и полосы на последних сегментах брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим примерно половину протока, одного размера, образуют поперечные ряды на задних тергитах и стернитах брюшка (за исключением последнего брюшного тергита) и встречаются вдоль вентрального края головогруды. Церариев 1-2 пары;  $S_{18}$  с 2 конусовидными шипами и несколькими железами;  $S_{17}$  с 1-2 шипами и 1-4 железами. Различной длины щетинки многочисленны на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Самки из России отличаются от типовых рядом важных признаков (трубочатые железы двух размеров, шипы церариев более толстые,  $S_{17}$  всегда с 2 (а не с 1) шипом, число устьиц колеблется от 1 до 3) и вероятно представляют собой самостоятельный вид, для выделения которого требуется специальная, более глубокая ревизия родов *Balanococcus* и *Trionymus*.

Сведения *Trionymus boratynskii* Danzig, 1983, в синонимы к *B. boratynskii* Williams (Tang, 1992) ошибочно, так как у первого вида многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела, не собраны в полосу, а трубочатые железы двух размеров.

**Материал.** Паратип, 6 самок из Польши и более 10 серий из перечисленных ниже областей России.

**Распространение.** Англия, Венгрия, Польша, Швеция, Россия (Ленинградская обл., Сев. Карелия, Сев. Кавказ (Теберда), Иркутская обл., юг Приморского края).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев злаков и осок: *Festuca*, *Deshampsia*, *Elymus* (Poaceae), *Carex* (Cyperaceae).

***Balanococcus indocalamus*** (Li et Wu, 2014)

Li & Wu, 2014: 392 (*Trionymus*, China: Zhejiang Prov.). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Balanococcus*).

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка и описания: Li & Wu, 2014). Тело удлинненное с почти параллельными боковыми краями, до 8 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги и усики в сравнении с телом очень малы; задние ноги без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц имеются. Брюшное устье маленькое, круглое. Многоячеистые железы образуют полосу вдоль вентрального края тела, единично встречаются вдоль дорсального края и формируют поперечные полосы на четырех последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим около четверти длины протока, двух размеров: крупные железы встречаются вдоль всего края тела на обеих его сторонах; мелкие железы образуют поперечные ряды на трех последних стернитах брюшка. Церарии представлены только одной (последней) парой и состоят каждый из двух шипов, одного волоска и 5-6 трехячеистых желез. Поверхность тела покрыта различного размера щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку этот вид обладает краевой полосой многоячеистых желез, а также очень маленькими ногами и усиками и в этой связи переносится нами в род *Balanococcus*.

**Распространение.** Китай (провинция Чжэцзян), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Indocalamus latifolius* (Poaceae).

***Balanococcus scirpi*** (Green, 1921)

Green, 1921: 192 (*Ripersia*, England). Williams, 1962: 17. Koteja, 1988: 134. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Kiritshenkella darvasicus* Nurmatov, 1986: 89 (Tajikistan: Darvaz Range). Danzig, 1998: 155 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинненно-овальное, расширенное к заднему концу, до 3.5 мм длиной. Усики 6-7-члениковые. Ноги в сравнении с телом маленькие; тазики задних ног расширены и несут многочисленные простые поры неправильной формы. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют полосу вдоль края тела и поперечные ряды на дорсальной и вентральной поверхности последних сегментов брюшка. Трехячеистые железы малочисленны, разбросаны по всем сегментам тела, редки в краевой полосе многоячеистых желез. Единичные простые поры встречаются на сегментах брюшка. Трубочатые железы с глубоким и широким воротничком, закрывающим более половины длины протока, двух размеров, собраны в полосу вдоль края тела; более мелкие железы кроме того встречаются и в медиальной части двух последних стернитов брюшка. Церариев 1 пара,  $C_{18}$  с 2 конусовидными шипами и несколькими железами или без желез. Один шип, сходный с шипами церариев имеется на месте каждого  $C_{17}$ . Различного размера щетинки имеются на обеих сторонах тела, более многочисленны в краевой зоне.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме голотипа *Kiritshenkella darvasicus*, серии самок из всех перечисленных ниже районов России, Украины, Казахстана и Таджикистана, одна самка из Франции (окрестности Монпелье).

**Распространение.** Широко распространенный палеарктический вид, отмечен в Англии, Франции, Германии, Украине, России (Ленинградская, Волгоградская и Иркутская обл.), Казахстане (Зайлийский Ала-Тау), Таджикистане.

**Образ жизни.** Живет у основания стеблей и листьев осок и злаков. В Таджикистане был собран на высоте более 2000 м.

***Balanococcus takahashii*** McKenzie, 1964 (Рис. 2.2.2-3)

McKenzie, 1964: 217 (Japan: near Tokio). Koteja 1988: 122. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 2.5 мм длиной. Усики 6-7-члениковые. Ноги маленькие; тазики задних ног сильно расширены, с многочисленными просвечивающими порами; коготки всех ног у имеющегося паратипа обломаны. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшное устье маленькое, овальное. Многоячеистые железы образуют широкую полосу в подкраевой зоне вентральной поверхности тела, поперечные полосы на 4 последних стернитах брюшка и группы (вместе с трубчатыми железами) в краевой зоне четырех задних тергитов брюшка. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела, но менее многочисленны в краевой и подкраевой зонах вентральной поверхности тела. Трубчатые железы с воротничком, закрывающим более половины длины протока, двух размеров; крупные железы образуют группы (местами сливающиеся) в подкраевой зоне тела; точное расположение желез на сегментах брюшка у имеющегося паратипа оценить трудно, но кажется, что крупные железы образуют поперечные полосы на 4 последних стернитах брюшка и группы в краевой зоне последних тергитов брюшка, а мелкие железы встречаются в медиальной части последних стернитов брюшка. Имеется одна, последняя пара церариев; каждый церарий с двумя тонкими шипами (с оттянутой вершиной) и несколькими многоячеистыми железами, расположенными на небольшой склеротизированной пластинке. Редкие, различной величины щетинки имеются на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Южная Корея, Япония.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Zoysia* (Poaceae).

***Balanococcus tangi* (Wu, 1999)**

Wu, 1999: 21 (*Trionymus*, China: Henan Prov.). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Balanococcus*).

*Balanococcus costacola* Kwon, Danzig et Park, 2003: 401 (South Korea). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Balanococcus corpusenormis* Kwon, Danzig et Park, 2003: 398 (South Korea). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 7 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги, в сравнении с телом очень маленькие; тазики задних ног и поверхность тела возле них с многочисленными микротрубчатыми железами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц 3-5, овальные, маленькие. Многоячеистые железы образуют широкую полосу вдоль вентрального края тела, единично встречаются вдоль дорсального края и формируют поперечные полосы на трех последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела. Трубчатые железы с маленьким воротничком, закрывающим около ¼ длины протока, одного размера, образуют группы по краям последних тергитов и стернитов брюшка и поперечный ряд в медиальной части 6 брюшного стернита. Церариев одна пара, каждый с двумя шипами и 5 трехячеистыми железами. Редкие щетинки, различной величины имеются на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** При описании новых видов из Кореи их авторы (Kwon, Danzig & Park, 2003) не имели возможности ознакомиться со статьей Wu (1999), опубликованной в малодоступном журнале. В настоящее время, мы, изучив оригинальное описание и рисунок *Trionymus tangi*, убедились в том, что его признаки соответствуют принятому здесь диагнозу рода *Balanococcus*, а названия корейских видов следует считать младшими синонимами *B. tangi*.

Типы *B. corpusenormis* Kwon et al. отличаются от типов *B. costacola* лишь незначительными количественными признаками: меньшим числом дорсальных щетинок и наличием единичных многоячеистых желез вдоль дорсального края головогруды, что укладывается в рамки обычной индивидуальной изменчивости мучнистых червецов. Оба номинальных вида были собраны в одном и том же месте, в одно время, на злаках.

**Материал.** Паратипы *B. costacola* и *B. corpusenormis*.

**Распространение.** Китай (провинция Хэнань) и Южная Корея.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Calamagrostis*, *Miscanthus* и других злаков.

*Dysmicoccus* Ferris, 1950*Dysmicoccus angustifrons* Hall, 1926 (Рис. 2.2.2-4)

Hall, 1926: 11 (*Trionymus*, Egypt). Goux, 1941: 40 (*Pseudococcus*). Ezzat, 1962: 68. Matile-Ferrero et al., 2015 (*Dysmicoccus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Pseudococcus lanatus* Balachowsky, 1932: 87 (France). Kozár & Walter, 1985: 73 (*Trionymus*). Matile-Ferrero et al., 2015: 310 (synonymy).

*Pseudococcus multivorus* Kirtshenko, 1936: 151 (Ukraine, Armenia, Azerbaijan and Uzbekistan); 1940: 121. Borchsenius, 1949: 138. Bodenheimer, 1953: 120. Matesova, 1968: 104. Ter-Grigorian, 1973: 63. Tereznikova, 1975: 263. Koteja & Zak-Ogaza, 1979: 672 (*Dysmicoccus*). Kosztarab & Kozár, 1988: 163. Danzig, 1997: 105; 2009: 387. Matile-Ferrero et al., 2015: 310 (synonymy).

*Pseudococcus mendosus* Kiritshenko, 1936: 153 (Ukraine, Azerbaijan and Turkmenistan); 1940: 121. Archangelskaya, 1937: 131 (*Pseudococcus*). Borchsenius, 1949: 138 (synonymy with *P. multivorus*).

*Trionymus elymus* Borchsenius, 1937: 46 (Russia: Orenburg prov.); 1949: 146 (*Pseudococcus*). Danzig, 1997: 108 (synonymy with *P. multivorus*).

*Dysmicoccus psoraleae* Russo et Mazzeo, 1997a: 151 (Italy: Sicily). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4.5 мм длиной, розовое или красноватое при жизни. Усики 7-8-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшного устьица обычно нет, реже имеется, большое или среднего размера. Многоячеистые железы расположены на V-VII тергитах (иногда отдельные железы встречаются на IV и VIII) и III-VIII стернитах брюшка. Трубочатые железы с небольшим воротничком, двух размеров, многочисленны по всему телу, на дорсальной поверхности тела и на вентральной поверхности груди они образуют группы из 1-4 крупных желез и 1 мелкой. Церариев от 2 до 10 пар (C<sub>9</sub>-C<sub>18</sub>), но чаще 4-6 пар. C<sub>18</sub> с 2 толстыми шипами, 7-12 волосками и многочисленными железами, расположены на склеротизованной пластинке. C<sub>17</sub> с 2 шипами, меньшим числом волосков и желез и маленькой склеротизованной пластинкой. Передние церарии с более короткими шипами, 1 волоском или без него и несколькими железами, без склеротизации. При наличии 2 пар церариев, C<sub>17</sub> образованы 2 тонкими щетинковидными, раздвинутыми шипами и несколькими железами. Различного размера щетинки имеются на обеих сторонах тела.

Самцы неизвестны. Личинка 1-го возраста описана Борхсениусом (1949), Тер-Григорян (1973) и Терезниковой (1975).

**Замечания.** Варьирует число церариев: обычно насекомые с 2 и 3-7 хорошо развитыми парами церариев встречаются в разных сборах, но обнаружены и серии, в которых часть самок имеет 4 хорошо развитых пары церариев, другие 2, причем C<sub>17</sub> с волосковидными шипами. Насекомые с плохо развитыми церариями преобладают в Казахстане (10 серий), встречаются также в Оренбургской обл. (типовая серия *T. elymus*), в Дагестане (1 ♀) и на Украине (2 серии из Закарпатья). Брюшное устьице обычно отсутствует, но встречаются насекомые с устьицем. Они обнаружены в сборах с Сев. Кавказа (8 серий), Азербайджана (1 серия), Туркменистана (2 серий) и Узбекистана (1 серия). Обычно насекомые с устьицем и без него встречаются раздельно, но в одном сборе с Кавказа часть самок имели устьице, другие не имели. Величина устьица также варьирует.

Нами были изучены синтипы *Pseudococcus lanatus* Balachowsky, 1932 до публикации статьи Matile-Ferrero et al., 2015 с синонимизацией этого названия. Эти синтипы (на плохо окрашенных препаратах) отличаются от типовых самок *Dysmicoccus angustifrons* крайне малым числом многоячеистых желез, отсутствием спинных устьиц и простыми трубочатыми железами (см. рисунок).

Судя по детальному оригинальному описанию и рисунку *Dysmicoccus psoraleae* Russo et Mazzeo, 1997 этот вид ничем не отличается от *D. multivorus*. Наличие у *D. psoraleae* брюшного устьица дифференциальным признаком не является, так как самки с устьицем встречаются по всему ареалу *D. multivorus*, в том числе и в одних и тех же сериях с самками без устьиц (см. выше и Danzig, 1997).

**Материал.** Кроме типов *Pseudococcus multivorus*, *P. mendosus* и *T. elymus* около 100 серий из России и сопредельных стран (коллекция ЗИН РАН), два паралектотипа *D. angustifrons* (коллекция Музея Естественной Истории в Лондоне), два синтипа *Pseudococcus lanatus* (коллекция MNHN).

**Распространение].** Франция, Швейцария, Италия, Венгрия, Польша, Украина, Россия (Воронежская, Ростовская и Оренбургская обл., Краснодарский и Ставропольский край, Дагестан), Грузия, Армения, Азербайджан, Египет, Турция, Израиль, Казахстан, Узбекистан, Киргизия, Туркменистан, Таджикистан, Ирак, Иран, Саудовская Аравия.

**Образ жизни.** Широкий полифаг, живет на стеблях (часто в пазухах листьев) многих двудольных, реже однодольных трав из разных семейств. Населяет равнинные и горные степи и полупустыни, часто размножается в массе и угнетает растения. Обычно 2-3 поколения в году, с зимовкой личинок 2-го возраста (Мярцева, 1987).

***Dysmicoccus dengwuensis* Ferris, 1954**

Ferris, 1954: 51 (China: near Canton). Tang, 1992: 198. Li et al., 2014: 373. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку этот вид близок к *D. walkeri*, от которого отличается меньшим числом церариев (11-13 пар) и наличием трубчатых желез только одного размера. Отсутствие у нас материала по этому виду и какой-либо информации об индивидуальной изменчивости в типовой серии не позволяют нам сделать более определенный вывод о его таксономическом статусе.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинции Хубей, Хунань, Хэнань и Гуандун).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев бамбуков и других злаков.

***Dysmicoccus henanensis* Wu, 2001**

Wu, 2001: 19 (China: Henan). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Оригинальное описание вида сделано на китайском языке. Согласно рисунку и персональному сообщению д-ра Сан-ан Ву вид очень близок к *D. multivorus*, от которого отличается присутствием многоячеистых желез на вентральной поверхности груди и наличием только одного шипа в большинстве церариев за исключением лишь  $C_6$  и  $C_{18}$ .

Самцы неизвестны. Описание и рисунок личинки 3-го возраста см. в статье Wu (2001).

**Распространение.** Китай (провинция Хэнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с неопределенного вида Asteraceae.

***Dysmicoccus jizani* Matile-Ferrero, 1984**

Matile-Ferrero, 1984: 223 (Saudi Arabia: Jizan). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Этот вид был описан с юга Саудовской Аравии и относится скорее к афротропической фауне, нежели к палеарктической. Судя по оригинальному описанию и рисунку (основанным на единственной собранной самке), вид близок к *D. walkeri*, от которого отличается тем, что трубчатые железы в основном расположены по телу группами, состоящими из 3 крупных и 1 мелкой железы, а также отсутствием склеротизации последней пары церариев.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Саудовская Аравия (Джизан), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на неопределенном растении сем. Acanthaceae.

***Dysmicoccus kozari* Pellizzari et Fontana, 1996**

Pellizzari & Fontana, 1996: 123 (Italy: Sardinia). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Вид очень близок и, возможно, идентичен *D. walkeri*, от которого отличается лишь 9-члениковыми усиками. Однако такие усики имели 3 изученные самки, а у четвертой самки усики были 7-члениковые (Pellizzari & Fontana, 1996), то есть этот признак варьировал даже в типовой серии. У изученного нами паратипа 9-члениковые усики образованы за счет псевдоартикуляции между 8 и 9 сегментами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.



**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Италия (Сардиния), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с листьев *Convolvulus* sp. (Convolvulaceae).

***Dysmicoccus lavandulae*** Germain, Matile-Ferrero et Williams, 2015

Germain et al., 2015: 577 (South France: Drôme). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид очень близок к полиморфному и широко распространенному *D. angustifrons* (Hall, 1926) от которого отличается удлиненной формой тела (с параллельными краями) и серой окраской живых самок.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Южная Франция (Дром).

**Образ жизни.** Живет на стеблях *Lavandula x intermedia* (Lamiaceae).

***Dysmicoccus trispinosus*** (Hall, 1923) (Рис. 2.2.2-5)

Hall, 1923: 5 (*Pseudococcus*, Egypt: Nag Hamadi). Ezzat, 1960: 37 (*Dysmicoccus*). Williams, 1970: 135. Tang, 1992: 113 (*Mirococcopsis*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 2.5 мм длиной. Усики 6-7-члениковые. Ноги хорошо развиты; задние голени с группой просвечивающих пор на вершине. Анальный аппарат полноценный, но с укороченными щетинками, которые лишь слегка длиннее диаметра анального кольца. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы малочисленны, имеются вокруг вагинального отверстия и единично на IV-VI стернитах брюшка. Трехячеистые железы многочисленны и равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Простые дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатые железы с узким воротничком, закрывающим менее четверти длины протока, одного размера, образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Церариев 13-15 пар; каждый церарий образован 3 длинными тонкими щетинками со скоплением трехячеистых желез; иногда отдельные церарии слабо выражены или содержат 2-4 щетинки неравной длины. Дорсальная поверхность тела покрыта различного размера щетинками, многие из которых сходны по размеру со щетинками церариев.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Пять синтипов из коллекции Британского Музея Естественной Истории.

**Распространение.** Египет и Израиль.

**Образ жизни.** Обычно живет на корнях различных злаков, реже на других однодольных и двудольных травах.

***Dysmicoccus walkeri*** (Newstead, 1891)

Newstead, 1891: 164 (*Dactylopius*, England). Schmutterer, 1952: 388 (*Pseudococcus*). Williams, 1962: 21 (*Dysmicoccus*). Danzig, 1980: 171; 2009: 387. Kosztarab & Kozár, 1988: 94. Marotta, 1990: 75. Tang, 1992: 206. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Pseudococcus kazanskyi* Borchsenius, 1937: 44 (Russia: Northern Caucasus: Adygeya, Sochi Reg.); 1939: 49 (erroneously described again as sp. n.); 1949: 135. Tang, 1992: 201. Danzig, 2009: 387 (synonymy and lectotype designation).

*Pseudococcus rectus* Borchsenius, 1949: 136 (Tajikistan). Matesova, 1968: 105. Bazarov, 1977: 65. Tang, 1992: 206. Danzig, 1969: 1579 (synonymy); 2009: 387 (lectotype designation).

*Dysmicoccus glandularis* Bazarov, 1977: 65 (Tajikistan: Gorno-Badakhshan prov.). Danzig, 2009: 387 (synonymy).

*Dysmicoccus badachshanicus* Nurmamatov, 1978: 61 (Tajikistan: Vanj Range). Danzig, 2009: 387 (synonymy).

*Dysmicoccus innermongolicus* Tang in Tang & Li, 1938: 38 (China: Inner Mongolia); 1992: 200. Danzig, 2009: 387 (synonymy).

*Dysmicoccus pietroi* Marotta, 1992(1990): 73 (Italy: Campania). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненно-овальное, до 5 мм, коричневое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики с просвечивающими порами. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устьице овальное, небольшое, иногда отсутствует (см. замечания). Многоячеистые железы многочисленны на IV-VII стернитах брюшка; в том или ином количестве встречаются на стернитах груди и последних тергитах брюшка. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим около 1/6 длины протока, двух размеров,

расположены по всему телу, крупные более многочисленны. Церариев 15-17 пар, если 15, то отсутствуют  $C_2$  и  $C_4$ . Все церарии обычно с 2 шипами, лишь иногда отдельные брюшные и головные церарии имеют по 3 шипа.  $C_{18}$  с толстыми шипами, многочисленными щетинками и железами, расположены на большой склеротизованной пластике. Остальные церарии с более короткими или тонкими шипами, 1-4 щетинками и несколькими железами. Грудные церарии часто лишены щетинок.  $C_1$  обычно отличаются от прочих церариев большим числом волосков и желез, а иногда имеют кроме того 3-4 шипа и расположены на склеротизованной пластинке.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку, *D. pietroi* Marotta, 1992 ничем не отличается от *D. walkeri*, кроме отсутствия брюшного устьяца. Какой либо дифференциальный диагноз *D. pietroi* в статье Marotta (1992) отсутствует.

**Материал.** Кроме типов *D. kazanskyi* и *D. rectus*, более 30 серий из России, Украины, Крыма, Казахстана, Средней Азии и Монголии; по одной серии из Англии, Франции и Италии.

**Распространение.** Европа (широко), Украина, Россия (Ленинградская обл., горы Сев. Кавказа и Черноморское побережье, юг Приморского края, Сахалин, Кунашир), Грузия, Азербайджан, Казахстан, Киргизия, Таджикистан, Монголия, Китай.

**Образ жизни [Mode of life].** Олигофаг злаков и осок; случайно может быть найден и на двудольных травах. Живет открыто на листьях, реже встречается в пазухах листьев.

#### *Kiritshenkella* Borchsenius, 1948

##### *Kiritshenkella lianae* Koteja, 1988

Koteja, 1988: 123 (Poland). Danzig, 1988: 154 (*Balanococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз [Diagnosis].** Самка (на основе описания и рисунков Koteja, 1988). Тело удлинено-овальное, с почти параллельными боковыми краями, до 2.6 мм длиной, оранжевое при жизни. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики расширены, с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат с полным наружным рядом микрошипикиков и неполным внутренним рядом пор. Спинных устьиц две пары, хорошо развиты. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют широкую полосу вдоль всей краевой и подкраевой зоны тела и поперечные полосы на последних тергитах и стернитах брюшка; единично встречаются в средней части дорсальной поверхности головогруды. Трехячеистые железы образуют широкую полосу вдоль средней линии тела, прерывающуюся на голове и последних сегментах брюшка, расположены по краям спинных устьиц, возле дыхалец, в церариях, единичны в подкраевой зоне тела. Простые дисковидные поры встречаются по всей поверхности тела. Трубочатые железы с глубоким и широким воротничком, закрывающим более половины длины протока, образуют полосу вдоль всего края тела и поперечные ряды и полосы на 3 последних брюшных тергитах и стернитах; длина трубочатых желез варьирует от 4 до 6 мкм. Одна (последняя) пара церариев имеется, с двумя шипами и 3-7 трехячеистыми железами. Различного размера щетинки многочисленны на обеих сторонах тела, особенно в краевой зоне. Морфология самцов и личинок неизучена, но типовая популяция была обополой

**Замечания.** Данциг (Danzig, 1998) относил этот вид к роду *Balanococcus*. В настоящей книге, в связи с новой родовой концепцией *Balanococcus* и признанием уникальности расположения трехячеистых желез вдоль средней линии тела мы рассматриваем вид в его исходном роде и считаем своеобразным «переходным звеном» между *Balanococcus* и *Kiritshenkella*.

**Распространение.** Польша, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Carex fusca* (Cyperaceae).

##### *Kiritshenkella lingnani* (Ferris, 1954)

Ferris, 1954: 54 (*Pseudantonina*, China: Canton). Borchsenius, 1960: 932 (*Kiritshenkella*). Williams, 2004: 383. *Imperaticoccus celatus* Lit, 1992: 1166 (Philippines); 1997: 37 (synonymy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Мы не даем описания этого вида, так как он фактически не принадлежит к Палеарктической фауне. Детальное описание и рисунок могут быть найдены, например, у Вильямса (Williams, 2004).

**Распространение.** Индия, Филиппины, Южный Китай (Кантон).

**Образ жизни.** Живет на корнях *Imperata arundinacea*, *I. cylindrica* (Poaceae).

***Kiritshenkella sacchari*** (Green, 1900)

Green, 1900: 37 (*Ripersia*, India: Gorakhpur). Williams, 1970: 145 (*Kiritshenkella*). Tang, 1992: 100. Danzig, 1998: 155. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Ripersia cellulosa* Hall, 1923: 7 (Egypt). Ezzat, 1962: 151 (*Kiritshenkella*). Williams, 1970: 145 (synonymy).

*Kiritshenkella stataria* Borchsenius, 1948: 583 (Tajikistan); 1949: 167. Koteja: 1988: 130. Danzig, 1998: 155 (synonymy). Danzig, 1998: 155 (lectotype designation).

*Pseudantonina fushanensis* Borchsenius, 1958: 158 (China: Kwangtung Prov.); 1960: 931 (*Kiritshenkella*). Williams, 1970: 145 (synonymy). Danzig, 1998: 155 (lectotype designation).

*Kiritshenkella shirakensis* Hadzibejli, 1960: 57 (Georgia). Danzig, 1998: 155 (synonymy and lectotype designation).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинненно-овальное или удлиненное с почти параллельными боковыми краями, плоское, 2-7 мм длиной, розовое при жизни. Усики 6-7-члениковые. Тазики задних ног значительно крупнее остальных, с большим числом пор, переходящих на заднегрудь. Анальное кольцо расширенное, сильно склеротизованое, с внутренним рядом пор и двойным наружным рядом микрошипикиков и 6 щетинками которые почти в 3 раза длиннее диаметра кольца. Спинные устья представлены только задней парой. Брюшное устье отсутствует (признак варьирует индивидуально и географически). Многоячеистые железы расположены широкой полосой вдоль края тела и беспорядочно в средней его части, особенно многочисленны на последних стернитах брюшка. Трехъячеистые железы сконцентрированы вдоль средней линии на обеих сторонах тела, на дорсальной полоса желез начинается от переднегрудки, на вентральной от заднегрудки; число желез варьирует, но на дорсальной стороне их значительно больше, чем на вентральной. Трубочатые железы с широким и глубоким воротничком, который закрывает более половины длины протока, расположены широкой полосой вдоль края тела среди многоячеистых желез и встречаются в субмедиальной области задних тергитов и стернитов брюшка. На месте  $C_{18}$  имеется два тонких, почти щетинковидных шипа без трехъячеистых желез. Волоски тела различной длины, многочисленны на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** У насекомых из Юго-Восточной Азии может присутствовать брюшное устье, причем экземпляры с устьем и без него могут встречаться в одной и той же серии (Williams, 1970).

**Материал.** Типы *K. stataria*, *K. shirakensis* и *K. fushanensis*, 1 самка из Туркмении, 2 серии из Таджикистана, 1 из Афганистана, 7 из Китая.

**Распространение.** Грузия, Египет, Израиль, Туркмения, Таджикистан, Иран, Китай. Широко распространен по всей Юго-Восточной Азии.

**Образ жизни.** Живет на стеблях под влагилицем листьев злаков: *Phragmites*, *Erianthus*, *Calamagrostis*, *Saccarum*, *Sorghum*, *Imperata* и др.; отмечен также на *Cyperus* (Cyperaceae).

***Saccharicoccus*** Ferris, 1950

Ferris, 1950: 216 (type species *Dactylopius sacchari* Cockerell, 1895, by monotypy and original designation). Williams, 1962: 50; 1985: 357; 2004: 798. De Lotto, 1964: 383. Williams & Watson, 1988: 219. Williams & Granara de Willink, 1992: 584. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Ноги в сравнении с телом маленькие; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Большая группа простых пор имеется возле каждого заднего тазика. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипикиков и 6 длинными щетинками. Обе пары спинных устьев присутствуют. Многоячеистые железы имеются. Трехъячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с кутикулярным воротничком и/или простого

типа. Церариев одна (последняя) пара, представлена 2 шипами и несколькими трехчленистыми железами. Различной длины волоски имеются на обеих сторонах тела.

**Замечания.** Род включает два вида, один палеарктический, другой пантропический, заносный в ряде южных областей Палеарктики.

***Saccharicoccus isfarensis* (Borchsenius, 1949)**

Borchsenius, 1949: 152 (*Pseudococcus*, Tadjikistan: Isfara Prov.). Danzig, 1983: 518 (*Trionymus*, lectotype designation); 1987: 577; 1997: 112. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Saccharicoccus penium* Williams, 1962: 50 (England). Koteja, 1969: 4. Danzig, 1978: 12; 1980: 183; 1983: 518 (synonymy). Koteja, 1986: 375. Kosztarab & Kozár, 1988: 151. Tang, 1992: 167.

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, с почти параллельными боковыми краями, до 3.5 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги очень малы в сравнении с телом, без просвечивающих пор. Характерна группа мелких простых пор, расположенная кзади от задних тазиков. Передние и задние спинные устьица имеются, но слабо развиты, с несколькими железами, но без щетинок. Брюшное устьице обычно одно, его форма варьирует. Наиболее обычно квадратное устьице, но бывает и круглое или вытянутое в длину, часто сдавлено с боков. У насекомых из Средней Азии бывает кроме одного большого еще дополнительно 1-2 маленьких устьица. Многоячейстые железы образуют полосу вдоль края тела, многочисленны на заднем конце тела, как с дорсальной, так и с вентральной стороны и в значительно меньшем количестве встречаются в передней части тела. Трубочатые железы короткие, двух размеров, их расположение подобно расположению многоячейстых желез; мелкие железы простого типа, крупные – с коротким склеротизованным ободком у основания и мембранозным воротничком. Церариев обычно 1 пара,  $S_{18}$  с 2 шипами (их толщина варьирует), 1 волоском и несколькими железами. Иногда на месте  $S_{17}$ , имеется 1 конусовидным шип.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия *T. isfarensis*, более 20 серий из России и сопредельных стран.

**Распространение.** Широко распространенный палеарктический вид: повсеместно встречается от Англии до Дальнего Востока России, Кореи и Китая.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев злаков *Agropyron*, *Poa*, *Calamagrostis* и др.

***Saccharicoccus sacchari* (Cockerell, 1895)**

Cockerell, 1895: 195 (*Dactylopius*, Trinidad: St Ann's). Cockerell, 1902p: 252 (*Pseudococcus*). Fullaway, 1923: 308 (*Trionymus*). Lindinger, 1935: 122 (*Erium*). Ferris, 1950: 217 (*Saccharicoccus*). Williams, 1985: 357; 2004: 800. Williams & Watson, 1988: 219. Williams & Granara de Willink, 1992: 584. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Dactylopius sacchari brasiliensis* van Gorkum, 1913: 29 (Brazil: Sergipe). Williams & Granara de Willink, 1992: 584 (synonymy).

*Trionymus praegrans* James, 1936: 200 (Uganda: Kampala). De Lotto, 1957b: 223 (synonymy). Williams, 1985: 357 (lectotype designation).

**Замечания.** Мы не даем здесь описания и рисунка этого вида, так как он не относится к палеарктической фауне и отмечался лишь как заносный в некоторых странах, расположенных на границе палеарктического и ориентального регионов, а подробные описания и детальные рисунки этого вида можно найти во всех крупных сводках по тропическим мучнистым червецам, например в работах цитированных выше.

Анатомия самок изучена Yavada & Chandel (1968).

Самцы (крылатые, короткокрылые и бескрылые) описаны в работах: Beardsley (1960), Yavada (1966, 1968) и Afifi (1968).

**Материал.** Четыре самки из Китая.

**Распространение.** Широко распространен во всех тропических и субтропических регионах мира, везде, где выращивается сахарный тростник. Как заносный вид известен на Мадейре, в Египте, Израиле, Иране, Южном Китае.

**Образ жизни.** Основными кормовыми растениями повсеместно являются виды рода *Saccharum*, реже встречается на других культурных и дикорастущих злаках (Poaceae), часто вредит. Насекомые живут на стеблях и в пазухах листьев. Размножение может быть как обоеполым, так и партеногенетическим (Uichanco & Villanueva, 1932).

*Trionymus* Berg, 1899*Trionymus aberrans* Goux, 1938 (Рис. 2.2.2-6)

Goux, 1938: 166 (France: Marseille); 1941: 38 (*T. aberrans* subsp. *ovalis*). Borchsenius, 1949: 149 (*Pseudococcus*). Matesova, 1968: 103. Ter-Grigorian, 1973: 69. Tereznikova, 1975: 265. Kosztarab & Kozár, 1988: 159. Tang, 1992: 153. Danzig, 1997: 112. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Trionymus chifengensis* Tang, 1988: 22 (China: Inner Mongolia); 1992: 153 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, до 4.3 мм длиной, фиолетовое при жизни. Усики 8-члениковые (редко 9-члениковые – см. Goux, 1941). Ноги с тонкими члениками; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный, но анальное кольцо разомкнутое, подковообразной формы. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устьице обычно отсутствует, но иногда имеется (Goux, 1941, Гаврилов, 2003). Многоячеистые железы единично встречаются на 2-4 последних тергитах брюшка, на вентральной поверхности образуют поперечные ряды и полосы на четырех задних стернитах брюшка, собраны в группы вдоль края брюшка, отдельные железы или мелкие группы желез встречаются в средней части груди и передних стернитов брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы простые, двух размеров, образуют поперечные ряды или полосы по всей дорсальной поверхности тела и на стернитах брюшка, а также группы вдоль края вентральной поверхности головогруды и единично встречаются в медиальной зоне стернитов головогруды. Церариев 2 пары:  $S_{18}$  с толстыми шипами, 3-4 волосками и группой желез,  $S_{17}$  с 1, реже 2 шипами как в  $S_{18}$ , 2-3 волосками и группой трехячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Более 20 серий самок из России и сопредельных стран.

**Распространение.** Франция, Венгрия, Болгария, Греция (Крит), Германия, Польша, Молдавия, Украина, Россия (европейская часть к югу от Воронежа, Сев. Кавказ, Иркутская обл., Якутия), Армения, Грузия, Турция, Казахстан, Узбекистан, Туркмения, Китай (Внутренняя Монголия), Корея.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев злаков: *Hordeum*, *Elytrigia*, *Lolium*, *Phragmites*, *Aristida* и др.

*Trionymus agropyronicola* Tang, 1988

Tang in Tang & Li, 1988: 18 (China: Inner Mongolia). Tang, 1992: 173 (synonymy with *T. mongolicus* Danzig, 1980). Danzig, 1997: 105 (revived status). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному рисунку вид очень близок к широко распространенному *T. artemisiarum* от которого отличается меньшим числом церариев (1 пара) и наличием брюшного устьица.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Внутренняя Монголия), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на корнях *Agropyron cristatum* (Poaceae).

*Trionymus agrostis* (Wu, 1999)

Wu, 1999: 18 (*Balanococcus*, China: Henan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка: Wu, 1999). Тело широкоовальное, до 2 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики с просвечивающими порами. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устьице маленькое, овальное. Многоячеистые и трубочатые железы образуют группы вдоль края вентральной поверхности тела и поперечные ряды на стернитах брюшка. Трубочатые железы простого типа, одного размера. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Церариев одна, последняя пара, с 2 тонкими шипами и группой трехячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Хэнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Agrostis* sp. (Poaceae).

***Trionymus artemisiarum* Borchsenius, 1949**

Borchsenius, 1949: 160 (*Pseudococcus*, Armenia). Matesova, 1968: 103 (*Trionymus*). Ter-Grigorian, 1973: 73. Danzig, 1997: 108 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, сильновыпуклое, до 3 мм длиной, малинового цвета при жизни. Усики 6-7-члениковые. Ноги короткие; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц нормально развиты. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка, иногда отдельные железы встречаются также и на брюшных тергитах. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы простого типа, многочисленны на обеих сторонах тела, они в основном одного размера, но на дорсальной поверхности встречаются отдельные более крупные железы. Церариев 2 пары:  $S_{18}$  с 2 короткими шипами, 1 длинным, иногда еще с 1-2 короткими волосками и несколькими трехячеистыми железами.  $S_{17}$  с 2 шипами, иногда второй шип замещен волоском, и 2-3 железами. Тело покрыто короткими волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип и паралектотипы *Pseudococcus artemisiarum*, по 3 самки из Армении и Казахстана.

**Распространение.** Россия (Дагестан), Армения, Казахстан.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Artemisia* spp. (Asteraceae) в горно-степной и полупустынной зонах. В Армении и Казахстане взрослые самки отмечены во второй половине мая.

***Trionymus boninsis* (Kuwana, 1909)**

Kuwana, 1909: 161 (*Dactylopius (Pseudococcus)*, Japan: Bonin Islands). Swezey, 1931: 946 (*Trionymus*). Ferris, 1950: 57 (*Dysmicoccus*). Williams, 2004: 168. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Pseudococcus heterospinus* Green, 1923: 91 (Portugal: Madeira Is.). Balachowsky, 1939: 260 (synonymy). Williams, 1985: 116.

*Pseudococcus aegyptiacus* Hall, 1925: 8 (Egypt); 1926: 33 (synonymy).

*Trionymus taiwanus* Takahashi, 1932: 41 (Taiwan). Williams, 1970: 128 (synonymy).

*Pseudococcus zaeae* Kanda, 1943: 49 (Japan: Honshu Is.) Kawai, 1980: 104 (synonymy).

*Trionymus kayashimai* Takahashi, 1951: 14 (Malaysia: Selangor). Williams, 1999: 92 (synonymy).

*Trionymus merrilli* Ferris, 1953: 488 (USA: Florida). Miller & Miller, 2002: 969 (synonymy).

*Vryburgia graminea* De Lotto, 1967: 25 (South Africa: Durban); 1977: 29 (synonymy).

**Замечания.** Детальные описания и рисунки самок этого заносного пантропического вида см. в цитированных выше работах.

Самцы описаны: Beardsley (1960).

**Распространение.** Широко распространен по всей тропической зоне земного шара. В Палеарктике разными авторами отмечался на Медейре, в Испании, Южной Италии, Египте, Иране, Афганистане, Южном Китае и Японии.

**Образ жизни.** Полифаг, живет на листьях растений из разных семейств, чаще всего на злаках и, особенно, на сахарном тростнике.

***Trionymus boratynskii* Danzig, 1983**

Danzig, 1983: 517 (Russia: South of Primorsk Terr.); 1997: 105. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, с почти параллельными боковыми краями; до 4 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги тонкие; тазики задних ног с большой группой просвечивающихся пор, вершина задней голени с маленькой группой пор. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшных устьиц 1-2, они маленькие, округлые, иногда одно из устьиц большего размера. Многоячеистые и трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с двойным воротничком, двух размеров, образуют поперечные ряды и полосы на тергитах тела за исключением последнего брюшного тергита, поперечные ряды и полосы на III-VIII стернитах брюшка и полосу вдоль края вентральной поверхности головогруды; крупные трубочатые железы более многочисленны. Церариев 1 пара:  $S_{18}$  с тонкими шипами, 2-3 волосками и группой трехячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типовой серии, 2 самки из Приморского края.

**Распространение.** Россия (Приморский Край).

**Образ жизни.** Собран в пазухах нижних листьев неопределенного злака.

***Trionymus borchsenii* (Danzig, 1983)**

Danzig, 1983: 516 (*Balanococcus*, Russia: South of Primorsk Terr.); 1998 (*Neotrionymus*): 156. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3 мм. Усики 7-члениковые. Тазики задних ног значительно крупнее остальных, с большим числом микротрубчатых желез, выходящих на заднегрудь. Анальный аппарат упрощенный, с уменьшенным числом пор и микрошипиков и 6 короткими щетинками, сходными по длине с диаметром анального кольца. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы многочисленны по всей вентральной поверхности тела, сгущены по краю; отдельные железы встречаются и на дорсальной поверхности тела. Трехъячеистые железы разбросаны по всему телу, исключая краевую область вентральной поверхности. Трубчатые железы двух размеров, с воротничком, закрывающим чуть менее половины длины протока: крупные железы собраны вместе с многоячеистыми в полосу по краю тела и образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и полосы на всех тергитах тела; мелкие железы единично встречаются на вентральной поверхности тела. Церариев 1 пара:  $S_{18}$ , с 2-3 тонкими шипами, 2 толстыми щетинками и несколькими трехъячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** *T. borchsenii* отличается от всех видов рода *Trionymus* отсутствием трехъячеистых желез в подкраевой зоне вентральной поверхности тела.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия (Приморский край), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на *Koeleria gracilis* (Poaceae) на приморских скалах.

***Trionymus cannicola* (Borchsenius, 1960)**

Borchsenius, 1960: 932 (*Cannococcus*, China: Yunnan Prov.). Tang, 1992: 137. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, с почти параллельными краями, до 4 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги в сравнении с телом маленькие; тазики задних ног с многочисленными просвечивающими порами, выходящими на заднегрудь. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устье маленькое, округлое. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на III-VIII тергитах и стернитах брюшка, широкую полосу вдоль края вентральной поверхности тела и единично встречаются в средней части вентральной поверхности груди. Трехъячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы простого типа, одного размера, мелкие, образуют поперечные ряды из редко расположенных желез на стернитах брюшка, концентрируясь вдоль края тела; единичные железы встречаются также на тергитах брюшка. Церариев одна (последняя) пара, представлена 2 шипами с оттянутыми остроконечными вершинами и несколькими трехъячеистыми железами. Различной длины волоски имеются на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок не известны.

**Материал.** Паратип и 3 самки из Китая.

**Распространение.** Китай (Юньнань).

**Образ жизни.** Собран со стебля *Phragmites* sp. (Poaceae).

***Trionymus caucasicus* (Danzig, 1985)**

Danzig, 1985: 116 (*Balanococcus*, Russia: North Caucasus: Teberda); 1998: 155. Wu, 1999: 232. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 4 мм длиной, бурое при жизни. Усики 7-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики с многочисленными просвечивающими порами,

выходящими на поверхность заднегруди. Анальный аппарат с редуцированным числом пор и микрошипиков: по 10-12 пор и 10-12 микрошипиков в каждом полукольце; щетинки анального кольца короткие, их длина примерно равна диаметру анального кольца. Обе пары спинных устьиц имеются. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы расположены только на трех последних стернитах брюшка. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим чуть менее половины длины протока, двух размеров: крупные железы образуют поперечные ряды на нескольких последних тергитах брюшка, полосу вдоль края вентральной поверхности тела, поперечные полосы и ряды на II-VI стернитах брюшка; мелкие железы крайне малочисленны, встречаются в медиальной зоне последних стернитов брюшка. Церариев 1 пара:  $C_{18}$  с 2 конусовидными шипами и 2 трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратипы.

**Распространение.** Россия (Северный Кавказ), Китай (провинция Хэнань).

**Образ жизни.** Самки и личинки младшего возраста собраны во второй половине июля в пазухах листьев неопределенного злака на высоте 2500 м.

### *Trionymus circulus* Tang, 1988

Tang in Tang & Li, 1988: 23 (China: Inner Mongolia). Tang, 1992: 151. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка: Tang & Li, 1988). Тело широкоовальное. Усики 7-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устьице маленькое, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы в медиальной зоне стернитов брюшка и единично встречаются на тергитах брюшка и на вентральной поверхности груди. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы простого типа, двух размеров (крупные в 3 раза больше мелких), разбросаны по всей поверхности тела. Церариев 6 пар на брюшке; каждый церарий с 2 шипами, одним или несколькими волосками и группой трехячеистых желез. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими тонкими волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Внутренняя Монголия), только типовое местонахождение. **Образ жизни.** Собран на *Pennisetum flaccidum* (Poaceae).

### *Trionymus copiosus* (Borchsenius, 1949)

Borchsenius, 1949: 156 (*Pseudococcus*, Tajikistan). Danzig, 1997: 98 (lectotype designation).

*Pseudococcus turgidus* Borchsenius, 1949: 148 (Azerbaijan). Kozár & Walter, 1985 (*Trionymus*). Danzig, 1997: 109 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 4 мм длиной, розовое при жизни. Усики 6-7-члениковые. Ноги с тонкими члениками; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц нормально развиты. Брюшного устьица обычно нет, реже (типы *T. turgidus*) имеется одно маленькое устьице. Многоячеистые железы встречаются вдоль всего края тела с обеих сторон и образуют ряды и полосы на III-VIII тергитах и стернитах брюшка. Трубочатые железы простого типа, двух размеров, разбросаны по всей поверхности тела. Церариев одна пара:  $C_{18}$  с 2 тонкими шипами, несколькими волосками и трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Типовые экземпляры *T. turgidus* отличаются от типов *T. copiosus* только наличием маленького брюшного устьица. Учитывая известную у других червецов и, в частности, других видов рода *Trionymus* индивидуальную изменчивость по этому признаку, мы не считаем его достаточным для разграничения видов.

Самки, собранные с *Phragmites* (см. рисунок) в Туркмении (10 серий) и в Таджикистане (2 самки), в отличие от самок с других злаков (две серии из Таджикистана, включая типовую) обычно имеют значительно больше многоячеистых желез по краю головогруди.



**Материал.** Кроме типов *T. copiosus* и *T. turgidus*, 12 серий самок Туркмении и Таджикистана.

**Распространение.** Азербайджан, Туркмения и Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет на листьях различных злаков. Исходно описан с *Alopecurus*, имеется одна серия со злака, оставшегося неопределенным, все остальные сборы (включая типы *T. turgidus*) сделаны с *Phragmites australis*.

***Trionymus corsicus*** (Balachowsky, 1933) (Рис. 2.2.2-7)

Balachowsky, 1933: 43 (*Pseudococcus*, France: Corsica). Kozár & Walter, 1985: 72 (*Spilococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 3 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики слегка расширены, с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы малочисленны, образуют поперечные ряды на последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы только простого типа, примерно одного размера; их точное расположение на имеющемся плохо окрашенном лектотипе оценить затруднительно, но кажется, что они образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Нормально развитых церариев одна (последняя) пара, представленная толстыми шипами с оттянутой вершиной, несколькими дополнительными щетинками и скоплением трехячеистых желез. На месте других брюшных церариев располагается по две щетинки с несколькими трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок не известны.

**Замечания.** Изучив оригинальное описание, рисунок и единственный типовой экземпляр (в плохом состоянии) этого вида мы не обнаружили грибовидных трубочатых желез – основного признака группы рода *Pseudococcus*, куда он был отнесен ранее. По остальным признакам этот вид соответствует диагнозу рода *Trionymus*.

**Материал.** Лектотип из коллекции MNHN (14850-16).

**Распространение.** Франция (Корсика), Италия (Сицилия).

**Образ жизни.** Собран на *Juniperus communis nana* (Cupressaciae).

***Trionymus dagestanicus*** Danzig, 1998

Danzig, 1998: 158 (Russia: Dagestan). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Вид близок к широко распространенному *T. radicum* (Newstead, 1895) от которого отличается наличием дорсальных трубочатых желез двух типов.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратипы.

**Распространение.** Россия (Дагестан), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Phleum* sp. (Poaceae).

***Trionymus danzigae*** (Kozár et Kosztarab, 1976) (Рис. 2.2.2-8)

Kozár & Kosztarab, 1976: 299 (*Chnaurococcus*, Hungary). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, расширенное к заднему концу, 3–4 мм длиной, серое. Усики 6–7-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики с многочисленными (50–70) просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары; передняя пара слабо развита. Брюшное устьице маленькое, округлое. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и полосу вдоль дорсального и вентрального края брюшка и груди. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим около четверти длины протока, одного размера, разбросаны по брюшным стернитам и образуют полосу вдоль края вентральной и дорсальной поверхности брюшка и груди. Имеется одна (последняя) пара церариев; каждый церарий с двумя толстыми шипами, 2 волосками и 14–20 трехячеистыми железами. Редкие щетинки и волоски разбросаны по всей поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид близок к *T. massiliensis* (Goux, 1941) от которого отличается одноразмерными трубчатыми железами и брюшным устьищем.

**Материал.** Паратип из Института Защиты Растений Венгерской Академии Наук.

**Распространение.** Италия и Венгрия.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Carex* sp. (Cyperaceae).

***Trionymus dilatatus* Danzig, 1971**

Danzig, 1971: 366 (Russia: south of Primorsk Terr.); 1980: 181; 1997: 109. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги тонкие; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшного устьища нет. Многоячеистые железы расположены только на вентральной поверхности тела: в краевых группах и поперечных рядах на брюшке, отдельные железы встречаются на груди. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы с воротничком, закрывающим около четверти длины протока, двух размеров, многочисленны по всей вентральной поверхности тела и единичны по краю дорсальной. Нормально развитых церариев одна пара:  $C_{18}$  с 2 тонкими, иногда изогнутыми шипами, 3-4 волосками и многочисленными трехячеистыми железами; на месте  $C_{17}$  расположено по 2 щетинки с 10-15 трехячеистыми железами;  $C_{15}$  и  $C_{16}$  с 2 тонкими волосками и несколькими железами. На месте передних брюшных церариев расположены длинные тонкие волоски без скопления желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратипы.

**Распространение.** Россия (Приморский Край), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на корнях *Festuca pseudosulcata* (Poaceae) в дубняке на южном склоне. 27 июля встречались самки с яйцевыми мешками полными яиц.

***Trionymus diminutus* (Leonardi, 1918)**

Leonardi, 1918: 198 (*Pseudococcus*, Italy: Bordighera, Liguria). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

Morrison, 1925: 495 (*Trionymus*). Lindinger, 1935: 122 (*Erium*). Borchsenius, 1949: 150 (*Pseudococcus*). McKenzie, 1967: 465 (*Trionymus*). Cox, 1987: 28 (*Balanococcus*). Danzig, 1998: 160 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 6 мм длиной, розовое. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики с большой группой просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устьище крупное, округлое. Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела, за исключением медиальной зоны стернитов головогруды и передних стернитов брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы с узким, плохо заметным воротничком, закрывающим около трети длины протока, одного размера: образуют полосу вдоль всего края тела, поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка и единично встречаются в медиальной зоне груди. Церариев 1 пара:  $C_{18}$  с 2 шипами и группой трехячеистых желез. МакКензи (McKenzie, 1967) отмечает, что иногда может быть также развита предпоследняя пара церариев с двумя тонкими шипами. Поверхность тела с обеих сторон покрыта многочисленными длинными щетинками.

Самцы неизвестны. Личинка первого возраста описана Борхсениусом (1949).

**Материал.** Две серии самок с Украины (Одесса и Львов) и серия из Грузии. **Распространение.** Родиной вида является Новая Зеландия, откуда он вместе с кормовыми растениями широко распространился по всему миру, в том числе в закрытом грунте. В Палеарктике известен из Англии, Франции, Италии, Украины (Одесса и Львов), России (Москва, Ботсад РАН), Грузии (Аджария), Китая.

**Образ жизни.** Специализированный вредитель видов рода *Phormium*, особенно часто живет в пазухах листьев *Ph. tenax* (Xanthorrhoeaceae).

***Trionymus formosanus* Takahashi, 1930**

Takahashi, 1930: 4 (Taiwan). Li et al., 2014: 390. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Относится к группе видов с многочисленными многоячеистыми железами, разбросанными по всей поверхности тела и известен пока только из Тайваня, но, вероятно, может быть найден на сопредельных территориях Палеарктики. Детальное переописание и рисунок см. в работе Li et al. (2014).

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Тайвань.

**Образ жизни.** Живет на разных видах бамбуков.

***Trionymus funiuensis* Wu, 1999**

Wu, 1999: 21 (China: Henan Prov.). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Вид близок к транспалеарктическому *T. perrisii* (Signoret, 1875), от которого отличается (судя по рисунку Wu, 1999) простыми трубчатыми железами (без воротничка).

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Хэнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Agrostis* sp. (Poaceae).

***Trionymus hamberdi* (Borchsenius, 1949) (Рис. 2.2.2-9)**

Borchsenius, 1949: 154 (*Pseudococcus*, Armenia). Ter-Grigorian, 1966: 85; 1973: 70. Danzig, 1997: 103 (lectotype designation). Gavrillov & Trapeznikova, 2010 (as *T. radicum*, misidentification). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Pseudococcus gracilipes* Borchsenius, 1949: 155 (Russia: North Caucasus). Danzig, 1997: 103 (synonymy).

*Trionymus orestes* Williams, 1962: 63 (England). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Trionymus subradicum* Danzig, 1985: 120 (Russia: North Caucasus); 1997: 103 (synonymy).

*Balanococcus kwoni* Pellizzari et Danzig, 2007: 65 (*Balanococcus*, Italy and South Korea). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, до 4 мм, розовое при жизни. Усики 7-8-члениковые. Ноги тонкие; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц нормально развиты. Брюшное устьеце небольшое, овальное или квадратное. Многоячеистые железы собраны в группы вдоль края тела, единичные железы встречаются в средней части дорсальной поверхности головогруды и первых четырех тергитов брюшка, образуют поперечные ряды и полосы на V-VIII тергитах и VI-VIII стернитах брюшка. Трубчатые железы с коротким, плохо заметным воротничком, закрывающим менее 1/4 длины протока, двух размеров, образуют поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка и встречаются вдоль всего края тела на обеих его сторонах. Церариев 1-2 пары:  $S_{18}$  с 2 шипами, 2-3 волосками и группой трехячеистых желез.  $S_{17}$  с 2 более короткими; на месте  $S_{16}$  иногда имеется 1 шип.

Морфология самцов и личинок не изучена. Самцы были отмечены в Италии в типовой популяции *Balanococcus kwoni*.

**Замечания.** Мы сравнили голотип *Trionymus orestes* Williams, 1962 с обширными материалами *T. hamberdi* и не нашли между этими видами никаких различий. Ранее эти виды не сравнивались.

*Balanococcus kwoni* Pellizzari et Danzig, 2007 был описан по разнородному типовому материалу. Как показала настоящая ревизия, самки из Италии (голотип и часть паратипов) не имеют отличий от типов *T. hamberdi*, а самки из Кореи конспецифичны *Trionymus orientalis* (Danzig et Ivanova, 1978).

**Материал.** Типы *T. hamberdi*, *T. gracilipes*, *T. orestes*, *T. subradicum*, *Balanococcus kwoni*, серии самок из Ленинградской, Калининградской, Иркутской областей, с Российского Кавказа (Сочи и Дагестан), по одной серии из Болгарии (Рильские горы) и Казахстана, 6 серий с Украины (коллекция ЗИН РАН). Голотип *Trionymus orestes* из коллекции Британского Музея Естественной Истории.

**Распространение.** Англия, Италия, Венгрия, Польша, Болгария (Рильские горы), Украина (Закарпатье), Россия (Ленинградская, Калининградская, Иркутская обл., Кавказ), Армения, Казахстан.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев различных злаков.

***Trionymus internodii*** (Hall, 1923) (Рис. 2.2.2-10)

Hall, 1923: 8 (*Ripersia*, Egypt). Ezzat, 1962: 75 (*Trionymus*). Williams, 1970: 177. Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 5 мм длиной, темно-розовое или фиолетовое при жизни. Усики 6-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устьеце одно, средних размеров, округлое или овальное. Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела; на стернитах брюшка образуют поперечные ряды и полосы. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Простые дисковидные поры встречаются на всей поверхности тела. Трубочатые железы двух размеров: крупные железы очень широкие, с небольшим воротничком, образуют более или менее отчетливые поперечные ряды на всех тергитах и стернитах тела; мелкие железы простого типа, малочисленны и присутствуют только в медиальной части стернитов брюшка. Церариев 2-3 пары, расположены на последних брюшных сегментах; все церарии без склеротизации, с 2 шипами и небольшими группами трехячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Серия самок из Израиля и серия из Сенегала (коллекция MNHN).

**Распространение.** Израиль и Египет, Сенегал.

**Образ жизни.** Живет на корнях, стеблях и в пазухах листьев различных злаков (Poaceae), реже на других травянистых растениях.

***Trionymus kerzhneri*** Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015: 139, new replacement name for *Trionymus mongolicus* Danzig, 1980, junior secondary homonym of *T. mongolicus* (Danzig, 1969).

Danzig, 1980: 36 (*Trionymus mongolicus*, Mongolia: Khentii Aimag); 1997: 105.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, 3.5 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги нормально развиты; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинные устьица плохо заметны. Брюшное устьеце маленькое, выпуклое. Многоячеистые и трубчатые железы расположены только на вентральной поверхности тела: образуют группы вдоль края тела и поперечные ряды на 5 последних стернитах брюшка. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим примерно половину длины протока, двух размеров: крупные встречаются вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев 1 пара: C<sub>18</sub> с 2 тонкими шипами и 5 трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Монголия, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на болоте с *Carex* sp. (Cyperaceae).

***Trionymus kirgisticus*** (Borchsenius, 1949) (Рис. 2.2.2-11)

Borchsenius, 1949: 141 (Kirghizia). Matesova, 1968: 104 (*Trionymus*). Danzig, 1997: 98 (lectotype designation). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, с почти параллельными боковыми краями, около 4 мм длиной, розовое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги с тонкими члениками; тазики задних ног увеличены, с микротрубочатыми железами. Анальный аппарат полноценный; щетинки анального кольца слегка длиннее его диаметра. Обе пары спинных устьиц нормально развиты. Брюшное устьеце овальное, среднего размера. Многоячеистые железы единично встречаются на последних тергитах брюшка и образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с необычным для рода широким воротничком, закрывающим около половины длины протока, двух размеров: железы обоих размеров образуют поперечные ряды и полосы на тергитах тела, стернитах брюшка и встречаются вдоль края вентральной поверхности головогруды. Церариев две пары на двух последних сегментах брюшка; каждый церарий с 2 шипами, несколькими

волосками и группой трехячеистых желез;  $C_{18}$  расположен на слабо склеротизированной пластинке. Самцы и морфология личинок не известны.

**Материал.** Лектотип.

**Распространение.** Киргизия и Казахстан.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев и на корнях различных злаков.

***Trionymus kobotokensis* Kanda, 1959**

Kanda, 1959: 251 (Japan: Honshu). Kawai, 1980: 113. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Trionymus parvaster* Danzig, 1971: 367 (Russia: Primorsk Terr.); 1980: 183; 1997: 112. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 3.5 мм длиной. Усики 6-7-члениковые. Ноги и усики у части экземпляров (в том числе у голотипа *T. parvaster*) утолщены, у других значительно тоньше; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшное устьеце небольшое, овальное. Многоячеистые железы малочисленны, расположены только вокруг вагинального отверстия. Трубочатые железы простые, одного размера, широкие, малочисленны, образуют поперечные ряды на V-VI стернитах брюшка, несколько желез расположено у переднего края тела с вентральной стороны; у части экземпляров (в том числе у голотипа *T. parvaster*) отдельные железы встречаются вдоль края дорсальной поверхности брюшка. Церариев до 5 пар на сегментах брюшка.  $C_{18}$  с 2 шипами, 5-6 волосками и множеством желез.  $C_{15}$ - $C_{17}$  с 2 более короткими шипами и 7-8 железами.  $C_{14}$  не с шипами, а с волосками. На месте передних брюшных церариев расположено по паре длинных волосков.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** *Trionymus parvaster* Danzig, 1971 не имеет принципиальных отличий от *T. kobotokensis*. Идентичность этих видов выявлена нами при сравнении типового материала *T. parvaster* с оригинальным описанием и рисунком *T. kobotokensis*.

**Материал.** Кроме типов *T. parvaster*, 1 серия из Хасана (Приморский край России).

**Распространение.** Россия (Приморский край), Япония.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев и на корнях злаков.

***Trionymus levis* Borchsenius, 1937**

Borchsenius, 1937: 46 (Russian Caucasus: Krasnaya Polyana). Danzig, 1997: 109. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Atrococcus aberrans* Danzig, 1985: 112 (Russian Caucasus: Dombai); 1997: 109 (synonymy).

*Trionymus aberranoides* Tang, 1992: 154 (replacement name for *T. aberrans* Danzig, 1985 non Goux, 1938).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 3 мм длиной; в спирту и в щелочи приобретает черный цвет. Усики 8-члениковые. Ноги с тонкими члениками; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшного устьяца нет. Многоячеистые железы расположены только на пяти последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы простого типа, разбросаны по всей поверхности тела, кроме головы; на вентральной поверхности тела немного уже, чем на дорсальной. Церариев 2 пары:  $C_{18}$  с 2 шипами, 1-2 волосками и группой трехячеистых желез;  $C_{17}$  с 2 шипами (или 1 шипом и 1 волоском) и несколькими железами; шипы церариев тонкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типы *T. levis* и *T. aberrans* и 2 серии из Кавказского заповедника.

**Распространение.** Россия (Кавказский и Тебердинский заповедники).

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Trifolium*, *Achillea*, *Scabiosa*, *Cephaloria* на высоте 2000 м.

***Trionymus luoyangensis* (Li et Wu, 2014)**

Li, Tsai & Wu, 2014: 376 (*Dysmicoccus*, China: Henan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Li et al., 2014). Тело удлинено-овальное, до 4 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор.

Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц имеются. Брюшное устье овальное. Многоячеистые железы единичны вокруг вагинального отверстия. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы одного размера, с небольшим узким воротничком, закрывающим около 1/6 длины протока, малочисленны, встречаются на нескольких последних стернитах брюшка. Церариев 5-6 пар (одна пара на голове); все церарии с многочисленными ассоциированными трехячеистыми железами; брюшные церарии с 2 шипами, головные с 3;  $C_{18}$  расположены на большой склеротизированной пластинке. Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид близок к пантропическому *T. boninsis* (Kuwana, 1909) от которого отличается отсутствием дорсальных трубочатых желез и просвечивающих пор на тазаках задних ног.

**Распространение.** Китай (провинция Хэнань).

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Fargesia* sp. (Poaceae) и других бамбуков.

***Trionymus masrensis* Hall, 1925 (Рис. 2.2.2-12)**

Hall, 1925: 10 (Egypt: Kharga Oasis). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, около 3 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги маленькие; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат с уменьшенным числом пор и микрошипиков и 6 короткими щетинками, примерно равными по длине диаметру анального кольца. Обе пары спинных устьиц имеются. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы встречаются на всей поверхности тела, более многочисленны на последних сегментах брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубочатые железы двух размеров: крупные железы образуют поперечные ряды на тергитах тела и встречаются вдоль всего края вентральной поверхности; мелкие железы встречаются на последних стернитах брюшка. Церариев одна (анальная) пара, с двумя тонкими шипами и несколькими трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Все три имеющиеся в нашем распоряжении синтипа плохо окрашены и оценить точное расположение желез затруднительно.

**Материал.** Три синтипа из коллекции Музея Естественной Истории в Лондоне.

**Распространение.** Египет и Зимбабве.

**Образ жизни.** Собран с корней *Imperata cylindrica* (Poaceae).

***Trionymus massiliensis* (Goux, 1941) (Рис. 2.2.2-13)**

Goux, 1941: 41 (*Ripersia cribrata* subsp. *massiliensis*, France: Marseille). Matile-Ferrero & Ben-Dov, 1995: 258 (*Euripersia*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, слегка расширяющееся к заднему концу, примерно 1.5 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики слегка расширены, с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на 5 последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Мелкие дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатые железы с маленьким воротничком, закрывающим менее 1/4 длины протока, двух размеров: широкие и узкие; широкие железы малочисленны, встречаются на тергитах брюшка и вдоль края вентральной поверхности брюшка; узкие железы встречаются вдоль края дорсальной поверхности брюшка и образуют поперечные полосы на стернитах брюшка. Церариев одна (анальная) пара с двумя длинными тонкими шипами и группой трехячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Гу (Goux, 1941) описал этот вид в качестве подвида *Ripersia cribrata* Menozzi, 1933. При изучении голотипа последнего вида нами было установлено, что он является синонимом широко распространенного *Mirococcopsis subterranea* (Newstead) (см. комментарии к этому виду), тогда как *Ripersia cribrata* subsp. *massiliensis* Goux, 1941 является самостоятельным видом рода *Trionymus*.

**Материал.** Голотипы *Ripersia cribrata* Menozzi и *Ripersia cribrata* subsp. *massiliensis* Goux из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Марсель), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Avena* sp. (Poaceae).

***Trionymus mongolicus* (Danzig, 1969)**

Danzig, 1969: 1579 (*Euripersia mongolica*, Mongolia: Uver-Khangai Aimag); 2007 (*Trionymus*). Tang, 1992: 189 (*Chnaurococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2011: 272 (*Dysmicoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, сильно выпуклое, до 4 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики с просвечивающими порами; коготковые пальчики укорочены, с заостренной вершиной. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устье маленькое, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные полосы на стернитах брюшка. Трехячеистые железы многочисленны, равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим около трети длины протока, двух размеров, разбросаны по всей поверхности тела; крупные железы более многочисленны. Церариев одна пара, каждый с двумя толстыми шипами и 15-20 трехячеистыми железами. Поверхность тела с обеих сторон покрыта изогнутыми щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** В связи с необычным для *Trionymus* обликом этого вида он многократно переносился из одного рода в другой. В роде *Trionymus* название этого вида является старшим омонимом *Trionymus mongolicus* Danzig, 1980, для которого выше предложено новое замещающее название – *Trionymus kerzhneri*.

**Материал.** Голотип и паратипы.

**Распространение.** Монголия и Китай (Внутренняя Монголия).

**Образ жизни.** В Монголии был собран со злаков *Agropyron*, *Elymus*, *Stipa* (Poaceae), в Китае – с *Melilotus* (Fabaceae) и *Carex* (Cyperaceae).

***Trionymus multisetiger* (Borchsenius, 1949)**

Borchsenius, 1949: 137 (*Pseudococcus*, Russia: Altai and Primorsk Terr.). Danzig, 1980: 180 (lectotype designation); 1986: 209; 1997: 105. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Pseudococcus hemisphaericus* Borchsenius, 1949: 147 (Russia: Primorsk Terr.). Danzig, 1980: 180 (synonymy and lectotype designation).

*Pseudococcus galatellus* Matesova, 1957: 163 (Kazakhstan). Danzig, 1980: 180 (synonymy).

*Trionymus iridis* Danzig, 1971: 369 (Russia: Primorsk Terr.); 1997: 105 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4 мм длиной, оранжевое или белое при жизни. Усики 7-8-члениковые. Ноги хорошо развиты; задние тазики без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы многочисленны на вентральной поверхности тела и единичны на дорсальной поверхности брюшка. Трубочатые железы с маленьким узким воротничком, закрывающим около четверти длины протока, двух размеров, многочисленны на обеих сторонах тела. Церариев от 1 до 6 пар, их число и строение подвержены индивидуальной изменчивости (но характерны очень длинные волоски, входящие в состав церариев или расположенные на их месте): часть экземпляров (в том числе лектотип) имеет только анальную пару, образованную 2 шипами, несколькими волосками, многочисленными железами и большой овальной склеротизованной пластинкой; на месте других брюшных церариев расположены лишь группы длинных волосков и желез. У других самок развито 5-6 пар церариев, составленных шипами и волосками наряду со скоплением желез. Иногда совместно встречаются самки с шипами и без шипов. Обнаружены и промежуточные формы, у которых с одной стороны тела церарий имеет шип, с другой волосок. Волоски тела, как правило, очень длинные, у лектотипа преанальные волоски длиннее щетинок анального кольца; но встречаются самки с более короткими волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** *Trionymus iridis* Danzig, 1971 морфологически не отличается от *T. multisetiger*, что было отмечено еще в оригинальном описании, однако, имеет иную окраску самок, кормовые растения и фенологию. Самки *T. iridis* белые, живут на *Iris uniflora*, тогда как самки *T. multisetiger* оранжевые и встречаются только на сложноцветных. 24 августа 1969 г. оба вида были собраны совместно. У *T. iridis* в это время преобладали личинки старшего возраста, единично встречались молодые самки; у *T. multisetiger* самки уже имели яйцевые мешки; молодые самки у этого вида появляются в конце июня. К настоящему времени накоплено достаточно примеров внутривидового варьирования указанных физиологических и экологических признаков и мы не считаем их достаточными для обоснования видовой самостоятельности.

**Материал.** Типы *T. multisetiger*, *T. hemisphaericus*, *T. galatellus*, *T. iridis*, 70 серий из Приморского края России, 3 из Монголии, 7 из Кореи, 3 из Китая.

**Распространение.** Россия (Алтай, Иркутская обл., Тува, Приморский край), Казахстан, Монголия, Корея, Китай.

**Образ жизни.** Живет главным образом на корнях сложноцветных, реже отмечался на других растениях. *T. iridis* был собран с корней *Iris uniflora*. *T. hemisphaericus* описан по одной самке с корней злаков (возможна ошибка при этикетировке). В Приморском крае часто встречается на *Artemisia*, *Taraxacum* и *Heteropappus*, отмечен также на *Aster*, *Chrysanthemum*, *Hypochaeris*, *Gerbera* и *Sassurea*, на Алтае указан с *Echinosperrum*, на Тянь-Шане – с *Galatella*. Обычен на остепненных участках, сухих дубравах, на скалах, каменистых склонах, песчаном побережье моря. В Приморье самки появляются в конце июня, откладка яиц в августе.

### *Trionymus nartshukae* (Danzig, 1972)

Danzig, 1972: 329 (*Penthococcus*, Mongolia: Gobi-Altai Aimag). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.5 мм длиной, чернеющее после помещения в спирт и щелочь. Усики 8-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трехячеистые железы распределены по телу неравномерно: разбросаны по дорсальной поверхности тела, малочисленны в краевой зоне вентральной поверхности, отсутствуют или единичны в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Трубочатые железы простого типа, примерно одного размера, разбросаны по всей поверхности тела. Церариев одна (последняя) пара; каждый церарий с двумя тонкими шипами, 2-3 волосками и группой трехячеистых желез. Поверхность тела покрыта редкими короткими волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратипы.

**Распространение.** Монголия.

**Образ жизни.** Собран с корней неопределенного бобового растения.

### *Trionymus newsteadi* (Green, 1917) (Рис. 2.2.2-14)

Green, 1917: 265 (*Pseudococcus*, England). Kiritshenko, 1936: 131. Borchsenius, 1949: 157. Schmutterer, 1952: 388. Zahradnik, 1959: 538 (*Trionymus*). Williams, 1962: 61. Afifi, 1968: 126. Ter-Grigorian, 1973: 72. Tereznikova, 1975: 270. Kosztarab & Kozar, 1988: 164. Danzig, 1997: 108. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинные устьица представлены только задней парой. Брюшное устьице большое, округлое или трапециевидное. Многоячеистые железы расположены на пяти задних стернитах брюшка; отдельные железы иногда встречаются возле тазиков. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с двойным воротничком, двух размеров: крупные железы многочисленны на обеих сторонах тела, мелкие встречаются только на вентральной поверхности брюшка, главным образом, в средней его части. Церариев 4-5 пар:  $C_{18}$  с 2 шипами, одним или несколькими волосками и небольшой группой трехячеистых желез;



C<sub>15</sub>-C<sub>17</sub> с более короткими шипами, несколькими железами, без волосков; шипы C<sub>14</sub> обычно замещены щетинками.

Самцы описаны Afifi, 1968.

**Материал.** Серии самок из Чехии, России (Кавказский и Тебердинский заповедники), Армении.

**Распространение.** Англия, Голландия, Чехия, Германия, Италия, Венгрия, Польша, Югославия, Украина, Россия (Кавказ), Армения.

**Образ жизни.** Живет на стволах буков *Fagus sylvatica* и *F. orientalis* (Fagaceae).

***Trionymus orientalis*** (Danzig et Ivanova, 1978)

Danzig & Ivanova, 1976: 76 (*Balanococcus*, Russia: Sakhalin Island); Danzig, 1980: 186; 1998: 155. Kwon et al., 2003: 398 (as *Balanococcus bambusum* (Tang, 1992), misidentification). Pellizzari et Danzig, 2007: 65 (paratypes of *Balanococcus kwoni* from Korea, misidentification). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, с почти параллельными краями, до 4 мм длиной, розовое при жизни. Усики 7-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц нормально развиты. Брюшного устьица обычно нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на трех последних стернитах брюшка, отдельные железы встречаются по краю тергитов и стернитов брюшка. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим примерно половину длины протока, очень широкие, двух размеров: более крупные образуют полосу вдоль края тела и поперечные ряды на двух последних тергитах брюшка; мелкие железы вместе с крупными встречаются вдоль края тела и образуют поперечные ряды на VI-VIII стернитах брюшка. Церариев 1-3 пары: C<sub>18</sub> с 2 толстыми шипами, 1 волоском и 5-6 трехячеистыми железами. C<sub>16</sub>-C<sub>17</sub> (если есть) с 2 толстыми шипами и несколькими трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Паратипы *Balanococcus kwoni* из Кореи отличаются наличием брюшного устьица. Этот признак часто варьирует у мучнистых червецов и особенно у видов г/р *Trionymus*. В этой связи мы не видим необходимости выделения нового вида на основании корейского материала. Голотип и часть паратипов (из Италии) *Balanococcus kwoni* определены нами в ходе настоящей ревизии как *Trionymus hamberdi* (Borchsenius, 1949).

**Материал.** Кроме типовой серии, 2 серии из Иркутской обл. и Сахалина, паратипы *Balanococcus kwoni* из Кореи.

**Распространение.** Россия (Иркутская обл. и Сахалин), Южная Корея.

**Образ жизни.** В России собран в пазухах листьев *Carex* (Cyperaceae), в Корее – с бамбуков *Pseudosasa* и *Phyllostachys* (Poaceae).

***Trionymus periolanus*** (Goux, 1953) (Рис. 2.2.2-15)

Goux, 1953: 1 (*Neotrionymus monstata* subsp. *periolanus*, Italy: Periole, near Lac Majeur). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, около 1.6 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики слегка расширены, с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц 5; четыре передних существенно крупнее пятого. Многоячеистые железы встречаются на двух последних стернитах брюшка и вдоль всего края вентральной поверхности тела (но не образуя сплошной полосы). Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы простые, примерно одного размера. Точное расположение трубочатых желез у имеющейся плохо окрашенной самки оценить трудно, но кажется, что они присутствуют на двух последних тергитах и стернитах брюшка и встречаются вдоль края груди и брюшка на обеих сторонах тела. Церариев одна (анальная) пара, с двумя шипами (обломаны у единственной имеющейся самки) и 4 трехячеистыми железами.

Морфология самцов и личинок описана Гу (Goux, 1953). Самцы бескрылые, личинковидные.

**Замечания.** Гу (Goux, 1953) описал этот вид в качестве подвида *Neotrionymus monstata* Borchsenius, 1948. Изучение нами типового материала Гу в коллекции

MNHN показало, что «подвид» не имеет никакого отношения к *Neotrionymus monstatus* и вообще к роду *Neotrionymus*, а представляет собой самостоятельный вид рода *Trionymus*.

**Материал.** Типовая серия (голотип, 3 личинки самки и самец) из коллекции MNHN.

**Распространение.** Италия (Периоло), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Festuca* sp. (Poaceae).

***Trionymus perrisii* (Signoret, 1875) (Рис 2.2.2-16)**

Signoret, 1875: 337 (*Westwoodia*, France). Borchsenius, 1949: 142 (*Pseudococcus*). Williams, 1962: 63. Schmutterer, 1952: 404. Ter-Grigorian, 1973: 66. Tereznikova, 1975: 265. Danzig, 1980: 178; 1997: 101. Kosztarab & Kozár, 1988: 164. Gavrilov, 2003: 108. Gavrilov & Smirnova, 2006: 207. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Dactylopius hibernicus* Newstead, 1895: 167 (Ireland). Williams, 1962: 63 (synonymy).

*Trionymus dactylis* Green, 1925: 523 (*Pseudococcus (Trionymus)*, England). Williams, 1962: 59. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Trionymus tomlini* Green, 1925: 525 (*Pseudococcus (Trionymus)*, England). Williams, 1962: 72. Kosztarab & Kozár, 1988: 169. Tang, 1992: 183. Danzig, 1997: 103. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Pseudococcus graminellus* Borchsenius, 1949: 145 (Russia: Leningrad prov.). Danzig, 1997: 101 (synonymy).

*Pseudococcus implicatus* Borchsenius, 1949: 144 (Kazakhstan: Aktyubinsk prov.). Matesova, 1968: 104 (*Trionymus*). Gavrilov, 2003: 108 (synonymisation).

*Pseudococcus calamagrostidis* Borchsenius, 1949: 143 (Kirgizia). Matesova, 1968: 103 (*Trionymus*). Danzig, 1997: 98 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Trionymus orientalis* Matesova, 1968: 152 (Eastern Kazakhstan). Kozár & Walter, 1985: 73 (*T. matesovae*, replacement name for *T. orientalis* Matesova, homonym of *T. orientalis* (Maskell, 1898)). Danzig, 1997: 101 (synonymy).

*Pseudococcus pseudoperrisii* Rasiņa, 1971: 3 (Latvia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 5 мм длиной, от желтого до розового или светло-фиолетового цвета при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшных устьиц от 1 до 5, но чаще одно маленькое; при наличии 3-5 устьиц, они более крупные; иногда полностью отсутствуют. Многоячеистые железы имеются на обеих сторонах тела, их число и расположение сильно варьирует: на дорсальной поверхности они обычно образуют поперечные ряды на VI-VII тергитах брюшка; на VIII, а также на передних тергитах брюшка и на груди они менее многочисленны или вовсе отсутствуют; на вентральной поверхности многоячеистые железы многочисленны на 5 последних сегментах брюшка, их число на передних сегментах и на головогрудь сильно варьирует. Трубочатые железы с небольшим узким воротничком, закрывающим менее четверти длины протока, двух размеров: крупные трубчатые железы многочисленны на обеих сторонах тела: на дорсальной они образуют поперечные полосы на сегментах брюшка, на груди и голове железы не столь многочисленны; мелких желез меньше, они встречаются на всех тергитах; на вентральной поверхности тела крупные и мелкие железы образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка и более или менее выраженные группы вдоль края вентральной поверхности головогрудь; мелкие железы встречаются также в средней части груди. Церариев 2-3 пары.  $S_{18}$  с 2 шипами, 9-19 волосками, 30-45 трехячеистыми железами, расположены на склеротизованной пластинке, которая сходна по площади с анальным кольцом или слегка крупнее его.  $S_{17}$  с 2 шипами, 2-5 волосками и группой трехячеистых желез, расположены на небольшой склеротизованной пластинке.  $S_{16}$  чаще отсутствует, если имеется, то образованы 1-2 шипами с несколькими железами; шипы церариев толстые. Количество волосков и щетинок на обеих сторонах тела сильно варьирует в разных популяциях.

Самцы неизвестны. Морфология личинок специально не изучалась.

**Замечания.** Число брюшных устьиц подвержено значительной индивидуальной изменчивости. В большинстве случаев имеется только одно маленькое устьице, реже 1-2 дополнительных более мелких устьица. Ряд экземпляров из Ленинградской области и высокогорий Российского Кавказа обладают 3-5 крупными устьицами; все 6 самок серии собранные в Марий-Эл демонстрируют 5 крупных устьиц (см. рисунок), при этом личинки последнего возраста из этой же серии имеют по одному крупному и два мелких устьица.

Самки из типовой серии *T. orientalis* Matesova, 1968 отличается от самок из Европы и Сибири большой величиной пластинки  $S_{18}$  с большим числом трехячеистых желез, а также обильными

трубчатых и многоячеистых железами. Но в типовой серии *T. orientalis* наблюдается изменчивость по этим признакам: 7 экземпляров, включая голотип, обладают особенностями *T. orientalis*, тогда как 1 экземпляр, напротив, является типичным *T. perrisii*. В большом материале с Дальнего Востока мы также встречаем индивидуальную изменчивость признаков. Часть экземпляров сходны с европейскими *T. perrisii*. Другие самки имеют  $C_{18}$  как у *T. orientalis*, что касается многоячеистых и трубчатых желез, то часть экземпляров из этой группы имеет большое число (как *T. orientalis*), в то время как другие имеют меньше желез (как *T. perrisii*), иногда это насекомые собранные в одном и том же месте.

Мы сравнили типовой материал *Trionymus dactylis* Green, 1925 (5 синтипов) с обширными материалами по *T. perrisii* и не нашли между этими видами никаких отличий. Различие, указанное в определительной таблице Вильямса (Williams, 1962), малое число дорсальных многоячеистых желез у *T. dactylis*, лежит в пределах обычной индивидуальной изменчивости полиморфного *T. perrisii*.

*Trionymus tomlini* Green, 1925 в течение многих лет отличали от *T. perrisii* только лишь по наличию крупного брюшного устьяца, часто разделенного межсегментной перетяжкой. Накопленный к настоящему времени огромный материал по *T. perrisii* со всей Палеарктики позволяет утверждать, что форма и размер устьяца широко варьирует в популяциях из разных регионов и не может считаться диагностическим признаком.

Судя по оригинальному описанию и рисунку *Pseudococcus pseudoperrisii* Rasiņa, 1971 ничем не отличается от *T. perrisii*. Указанные «дифференциальные» признаки: «структура церариев и размещение многоячеистых и трубчатых желез» лежат в пределах обычной индивидуальной изменчивости мучнистых червецов и *T. perrisii*, в частности. Типовой материал *P. pseudoperrisii* утерян (Артур Сталаз, персональное сообщение).

*Pseudococcus calamagrostidis* Borchsenius, 1949 отличается от *T. perrisii* более многочисленными многоячеистыми железами вдоль края вентральной поверхности головогруды и отсутствием брюшного устьяца. Первый из этих признаков исключительно количественный и не позволяет провести четкую границу между видами. Что касается брюшного устьяца, то *T. perrisii* отличается исключительной вариабильностью этого признака, а накопленные к настоящему времени многочисленные данные об индивидуальной и географической изменчивости по наличию/отсутствию устьяца у псевдококцид не позволяют использовать данный признак для обоснования самостоятельности вида.

**Материал.** Типовые серии *T. graminellus*, *T. orientalis*, *T. implicatus*, *Pseudococcus calamagrostidis* и более 60 серий из России и сопредельных стран, 3 серии из Марокко, 10 серий из Англии, Польши, Венгрии и Монголии (коллекция ЗИН РАН). Пять синтипов *T. dactylis* из коллекции Британского Музея Естественной Истории.

**Распространение.** Транспалеарктический вид: Марокко (Высокий Атлас), Западная Европа (широко), Украина, Россия (Калининградская и Ленинградская обл., Марий Эл, Сев. Кавказ, Иркутская обл., Тува, Якутия, Приморский край, Сахалин, Кунашир), Армения, Казахстан, Киргизия, Таджикистан, Монголия, Китай.

**Образ жизни.** Живет в пазухах личьев различных злаков. В Европе два поколения в году, зимуют личинки (Schmutterer, 1952; Koteja, 1969).

### *Trionymus phalaridis* Green, 1825

Green, 1925: 37 (*Pseudococcus (Trionymus)*, England). Borchsenius, 1937: 45; 1949: 140 (*Pseudococcus*). Williams, 1962: 67. Kosztarab & Kozar, 1988: 165. Danzig, 1997: 103. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Trionymus luzensis* Komosinska, 1980: 257 (Poland). Danzig, 1997: 103 (synonymy).

*Pseudococcus paludicola* Rasiņa, 1966 (Latvia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Замечания.** Вид очень близок, возможно конспецифичен *T. perrisii*, отличается более крупной пластинкой  $C_{18}$  (значительно крупнее анального кольца) и большим числом желез и волосков на ней.

Судя по оригинальному описанию и рисунку *Pseudococcus paludicola* Rasiņa, 1966 ничем не отличается *T. phalaridis*. В статье Rasiņa (1966) эти виды не сравнивались. Типовой материал *P. paludicola* утерян (Артур Сталаз, персональное сообщение).

Самцы неизвестны. Описание личинки 1-го возраста дано Комосинской (Komosinska, 1980).

**Материал.** Четыре самки из Англии (вероятно, типовая серия, согласно замечанию Д. Вильямса на этикетке, одна серия из Ленинградской обл. и паратипы *T. luzensis*).

**Распространение.** Англия, Польша, Россия (Ленинградская обл.) Сообщение Борхсениуса (1937, 1949) о нахождении этого вида на Северном Кавказе и Украине материалом не подтверждено.

**Образ жизни.** Живет в пазухах и на поверхности листьев различных злаков.

***Trionymus phragmitis* (Hall, 1923) (Рис. 2.2.2-17)**

Hall, 1923: 10 (*Ripersia*, Egypt: Gezira). Borchsenius, 1949: 153 (*Pseudococcus*). Ezzat, 1962: 79 (*Trionymus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 5 мм длиной. Усики 6-7-члениковые. Ноги очень маленькие; задние тазики с крупными просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары, слабо развиты. Брюшное устье крупное, со срединной перетяжкой. Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела, но более многочисленны в краевой зоне и на сегментах брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим около 1/3 длины протока, двух размеров: оба типа желез собраны в полосу вдоль всего края тела на обеих его сторонах; мелкие железы кроме того встречаются в медиальной и субмедиальной зонах тергитов и нескольких последних стернитов брюшка. Церариев одна (анальная пара) с двумя мелкими шипами и несколькими трехячеистыми железами. Поверхность тела покрыта редкими щетинками, которые более многочисленны на последних стернитах брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Два синтипа («котипа»).

**Распространение.** Тунис, Египет, Израиль.

**Образ жизни.** Живет в пазухах и на поверхности листьев различных злаков: *Arundo*, *Hierochloe*, *Phragmites*.

***Trionymus pietranerae* Goux, 1941 (Рис. 2.2.2-18)**

Goux, 1941: 32 (France: Corsica). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, около 2.5 мм длиной, желтое в спирту. Усики 7-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики расширены, с многочисленными просвечивающими порами; коготок без зубчика; коготковые пальчики булавовидно расширены на вершине. Анальный аппарат усложненный, с двумя рядами микрошипов; щетинки анального кольца примерно вдвое длиннее его диаметра. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют поперечные полосы на 4 последних стернитах брюшка и группы по краю I-III стернитов брюшка; несколько желез имеется также вдоль вентрального края головы и переднегруди. Трехячеистые железы многочисленны, равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с двойным воротничком, двух размеров; крупные железы образуют поперечные ряды на 4 последних стернитах брюшка, группы по краю I-III стернитов брюшка и единично встречаются вдоль края вентральной поверхности головогруди; мелкие железы малочисленны, образуют поперечные ряды на 4 последних стернитах брюшка. Церариев 1 (последняя) пара; образованы 2 толстыми шипами и несколькими трехячеистыми железами, без склеротизации. Щетинки различного размера многочисленны на обеих сторонах тела. Последние 4 брюшных сегмента покрыты более длинными и толстыми щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Корсика), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Dactylis glomerata* (Poaceae).

***Trionymus placatus* (Borchsenius, 1949)**

Borchsenius, 1949: 158 (*Pseudococcus*, Ukraine: Khmel'nitskii Prov.). Danzig, 1997: 101 (lectotype designation).

*Dysmicoccus balticus* Koteja et Lagowska, 1986: 381 (Poland). Danzig, 1998: 160 (synonymy). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненное, с почти параллельными боковыми краями, до 4 мм длиной, розовое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги хорошо развиты; задние тазики без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устье крупное, овальное. Многочаеистые железы отсутствуют или единичны на дорсальной поверхности тела и образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Трубочатые железы с маленьким воротничком, трех размеров: крупные железы образуют краевые группы на голове и брюшных тергитах, за исключением VIII тергита; железы среднего размера встречаются на пяти последних стернитах брюшка, особенно в краевой зоне; мелкие железы единично встречаются на дорсальной поверхности тела и образуют поперечные ряды на брюшных стернитах. Церариев 4 пары: C<sub>1</sub>, C<sub>3</sub>, C<sub>17</sub>, C<sub>18</sub>. C<sub>18</sub> с 2 толстыми шипами, 9-13 волосками и многочисленными трехчаеистыми железами на склеротизированной пластинке. C<sub>17</sub> с 2 менее крупными шипами и несколькими трехчаеистыми железами. C<sub>1</sub> и C<sub>3</sub> каждый с 2 шипами и несколькими трехчаеистыми железами. Вентральная поверхность тела покрыта необычно длинными щетинками и волосками.

Самцы и морфология личино неизвестны.

**Материал.** Летотип и 10 серий самок из перечисленных ниже регионов России.

**Распространение.** Англия, Польша, Украина (Хмельницкая область), Молдова, Россия (Калининградская и Ленинградская области, Кавказ (Теберда).

**Образ жизни.** Живет на листьях различных злаков: *Calamagrostis*, *Poa*, *Deschampsia*, *Agrostis*, *Lolium*.

#### *Trionymus polyporus* Hall, 1924 (Рис. 2.2.2-19)

Hall, 1924: 6 (Egypt: Gezireh). Lindinger, 1935a: 122 (*Erium*). Ezzat, 1962: 83 (*Trionymus*). Williams, 1970: 179. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлиненно-овальное, до 4 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги тонкие; задние тазики с просвечивающими порами. Анальный аппарат усложненный, с 3-4 рядами микрошипикиков. Спинных устьиц две пары. Брюшного устья нет. Многочаеистые и трехчаеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы двух размеров: крупные с глубоким воротничком, закрывающим почти половину длины протока, образуют поперечные полосы на тергитах тела и краевую полосу на вентральной поверхности тела; мелкие, с коротким воротничком, закрывающим около четверти длины протока, образуют поперечные ряды на большинстве тергитов тела, на стернитах брюшка и разреженно разбросаны на вентральной поверхности головогруды. Церариев одна (анальная) пара с 2 короткими шипами и группой трехчаеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Топотип (Египет, Гезирех, на просе, 20.X.1924, ЗИН РАН) и 4 серии самок из Сенегала (коллекция MNHN).

**Распространение.** Египет, Сенегал.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев различных злаков (Poaceae), реже осок (Cyperaceae).

#### *Trionymus radicum* (Newstead, 1895) (Рис. 2.2.2-20)

Newstead, 1895: 235 (*Dactylopius*, England). Williams, 1962: 69 (*Trionymus*). Kosztarab & Kozár, 1988: 167 (*Trionymus*). Tang, 1992: 134 (*Balanococcus*). Danzig, 1998: 158 (*Trionymus*). Gavrillov & Trapeznikova, 2010 (misidentification of *T. hamberdi*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Ripersia donisthorpei* Newstead, 1907 (England). Williams, 1962: 69 (synonymy).

*Ripersia cinti* Balachowsky, 1933 (France: Corsica). Goux, 1940: 61 (*Ripersia* subgenus *Cintococcus*). Kozár & Walter, 1985: 68 (*Cintococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Trionymus pilosus* Goux, 1941 (France: Basses Alpes). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Pseudococcus ferganensis* Borchsenius, 1949: 155 (Kirghizia). Ter-Grigorian, 1973: 62 (*Trionymus*). Danzig, 1997: 105 (lectotype designation). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Trionymus singularis* Schmutterer, 1952: 560. Danzig, 1998: 154 (*Balanococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Pseudococcus latvicus* Rasiņa, 1966: 10 (Latvia). Kozár & Walter, 1985: 68 (*Trionymus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Trionymus insularis* Danzig, 1983: 520 (non *T. insularis* Ehrhorn, 1916. Russia: Kuril Islands). Danzig, 1986: 75 (*T. kurilensis*, replacement name for *Trionymus insularis* Danzig). Danzig, 1997: 105. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 3.5 мм длиной. Усики 6-7 члениковые. Ноги нормально развиты; тазики задних ног с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшное устье обычно одно, очень маленькое, овальное, реже имеется 2 маленьких устьица. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на V-VIII стернитах брюшка, в большем или меньшем количестве встречаются вдоль края вентральной поверхности тела и очень редко на дорсальной поверхности брюшка. Трехячеистые железы и простые дисковидные поры разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим чуть менее половины длины протока, двух размеров: крупные железы образуют поперечные ряды или полосы на тергитах тела (от переднего к заднему концу тела количество трубочатых желез увеличивается); на вентральной поверхности тела они собраны в группы вдоль края и единично встречаются в средней части IV-VII стернитов брюшка; мелкие трубочатые железы расположены главным образом в средней части брюшных стернитов. Церариев 1-2 пары:  $C_{18}$  с 2 тонкими шипами, 1 волоском и несколькими трехячеистыми железами;  $C_{17}$  с 2 тонкими шипами и несколькими железами или без скопления желез. Количество и размеры щетинок тела сильно варьируют у насекомых из разных регионов.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Изученные нами синтип *Ripersia cinti* Balachowsky, 1933 и голотип *Trionymus pilosus* Goux, 1941 (коллекция MNHN) отличаются от самок *T. radicum* из Англии меньшим количеством многоячеистых желез и более многочисленными толстыми щетинками на обеих сторонах тела. Такой же облик имеют и самки, собранные в Швейцарии (коллекция ЗИН РАН). Все три сбора были сделаны высоко в горах, на высоте более 2000 м. Мы рассматриваем указанные количественные различия как результат проявления экологической изменчивости и считаем *R. cinti* и *T. pilosus* высокогорной формой *T. radicum*.

*Pseudococcus ferganensis* Borchsenius, 1949, *Trionymus singularis* Schmutterer, 1952 и *T. kurilensis* Danzig, 1986 (= *T. insularis* Danzig, 1983) отличается от самок *T. radicum* из Англии лишь меньшим количеством дорсальных трубочатых желез и большим количеством многоячеистых желез вдоль вентрального края тела, что не считается нами достаточным для признания видовой самостоятельности.

Судя по оригинальному описанию и рисунку, *Pseudococcus latvicus* Rasiņa, 1966 ничем не отличается от *T. radicum*. В первоописании вид сравнивался лишь с морфологически и географически далеким *T. multisetiger* (Borchsenius). Типовой материал *P. latvicus* утерян (Артур Сталаз, персональное указание).

Указание *T. radicum* для Болгарии (Gavrilov & Trapeznikova, 2010) было основано на неправильном определении *T. hamberdi*.

**Материал.** Типовая серия *Pseudococcus ferganensis*, две типовые серии *T. kurilensis*, 1 самка из Англии, 1 самка из Польши, 6 самок из Швейцарии, 2 самки из Карелии (Картеш), 3 самки из Кавказского заповедника (ЗИН РАН). Синтип *Ripersia cinti* и голотип *Trionymus pilosus* из коллекции MNHN.

**Распространение.** Англия, Франция (Корсика), Нидерланды, Латвия, Германия, Польша, Венгрия, Югославия, Россия (Карелия, Северный Кавказ, Курильские о-ва), Киргизия, Таджикистан. Один из самых распространенных и холодоустойчивых Палеарктических видов. На севере граница ареала проходит по побережью Белого моря, а в южной Европе обитает высоко в горах.

**Образ жизни.** Живет у основания стеблей и на корнях злаков и осок, в Англии отмечен также в гнездах муравьев. В Швейцарии, Франции (Альпы Верхнего Прованса, Корсика) был собран на высоте более 2000 м.

***Trionymus santilongi* (Mazzeo, 1995)**

Mazzeo, 1995: 177 (*Balanococcus*, Italy: Sicilia). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному рисунку и описанию это вид близок к *T. hamberdi* (Borchsenius, 1949) и отличается наличием трех типов трубчатых желез вместо двух.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Италия (Сицилия), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет на корнях и в пазухах листьев *Festuca* sp. (Poaceae).

***Trionymus sternlichti* (Williams, 1958) (Рис. 2.2.2-21)**

Williams, 1958: 22 (*Eurycoccus*, Israel: Tivon). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 2 мм длиной, розовое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги с укороченными и утолщенными члениками; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат усложненный, с внутренним рядом пор, двумя наружными рядами микрошипиков и 6 короткими щетинками, длина которых примерно равна диаметру анального кольца. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устьеце крупное, широкоовальное или почти квадратное. Многоячеистые железы малочисленны, образуют короткие поперечные ряды на трех последних стернитах брюшка и единично встречаются на V брюшном стерните. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы одного размера, расположены только на четырех последних брюшных стернитах. Церариев 1 пара,  $C_{18}$  с 2 тонкими конусовидными шипами и группой трехячеистых желез; шипы церариев окружены многочисленными дорсальными щетинками. Вся поверхность тела покрыта очень многочисленными, плотно расположенными щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Мы не видим принципиальных отличий между родами *Trionymus* Berg, 1899 и *Eurycoccus* Ferris, 1950, на что ранее уже указывал Вильямс (Williams, 2004), и не принимаем последний в палеарктической фауне. Признаки *Eurycoccus sternlichti* Williams, 1958 вполне соответствуют диагнозу рода *Trionymus*, куда мы его и переносим.

**Распространение.** Израиль, только типовое местонахождение.

**Материал.** Голотип и паратип из коллекции Британского Музея Естественной Истории.

**Образ жизни.** Живет небольшими колониями на ветвях *Quercus ithuburensis* (Fagaceae), вызывая образование галлов размером до 8 см длиной и 2-3 мм толщиной.

***Trionymus thulensis* Green, 1931 (Рис. 2.2.2-22)**

Green, 1931: 267 (Iceland: Varmahljo). Lindinger, 1935a: 122 (*Erium*). Ossiannilsson, 1955: 6 (*Pseudococcus*). Williams, 1962: 69 (*Trionymus*). Kozár & Kosztarab, 1988: 158. Hodgson, 2005: 29. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 4 мм длиной. Усики 7-8-члениковые. Ноги нормально развиты; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц слабо развиты. Брюшное устьеце очень маленькое, круглое. Многоячеистые железы расположены на пяти задних стернитах брюшка и единично встречаются на вентральной поверхности головы. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы с узким воротничком, закрывающим около четверти длины протока, двух размеров: крупные железы образуют поперечные полосы на тергитах тела, за исключением последнего брюшного тергита, поперечные ряды на стернитах брюшка и группы вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев две пары – на двух последних сегментах брюшка; каждый церарий с 2 тонкими шипами и группой трехячеистых желез.

Самцы описаны Ходсоном (Hodgson, 2005).

**Материал.** Пять синтипов из коллекции Музея Естественной Истории в Лондоне и одна самка из Англии (коллекция ЗИН РАН).

**Распространение.** Исландия, Англия, Швеция, Франция, Польша, Венгрия. Указание для Китая (Tang, 1992) нуждается в проверке.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев различных злаков: *Agropyron*, *Agrostis*, *Calamagrostis*, *Festuca* и др.

***Trionymus tumidus* (Newstead, 1897) (Рис. 2.2.2-23)**

Newstead, 1897: 168 (*Ripersia*, Algeria: Flemcen [Тлемцен?]). Kozár & Walter, 1985: 70 (*Misericoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 3 мм длиной. Усики 6-7-члениковые. Ноги короткие; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы и простые дисковидные поры равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы простого типа, одного размера, плохо заметны на единственном имеющемся препарате, но кажется, что они малочисленны и встречаются только на последних стернитах брюшка. Церариев 2-3 пары; у лектотипа шипы всех церариев обломаны.

Самцы неизвестны. Личинки самки второго возраста очень кратко описаны Ньюстедом (Newstead, 1897).

**Замечания.** Вид по своим признакам соответствует диагнозу рода *Trionymus*, куда нами и переносится. Причины помещения вида в американский род *Misericoccus* Ferris, 1953 (Kozár & Walter, 1985) нам не ясны.

**Материал.** Лектотип *Ripersia tumida* из коллекции Британского Музея Естественной Истории.

**Распространение.** Алжир (?Тлемсен).

**Образ жизни.** Описан без указания кормового растения и даты сбора.

***Trionymus vaginatus* Matesova, 1968**

Matesova, 1968: 151 (Eastern Kazakhstan: Kalbinskii Range). Danzig, 1997: 103. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённое, с почти параллельными боковыми краями, до 4 мм длиной, розовое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы расположены только на последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим около трети длины протока, двух размеров, многочисленны на обеих сторонах тела; их количество увеличивается к заднему концу тела, мелких желез значительно меньше, чем крупных. Церариев 4-5 пар:  $C_{18}$  с 2 толстыми шипами, 9-11 волосками и многочисленными трехячеистыми железами на широкой склеротизированной пластинке;  $C_{17}$  с более тонкими шипами, 5-7 волосками и меньшей группой желез;  $C_{14}$  -  $C_{16}$  с 2 короткими шипами, 1-3 волосками и несколькими трехячеистыми железами; на месте  $C_{13}$  иногда расположено 2 щетинки, 1 волосок и 2-3 железы.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Пять паратипов и одна дополнительная самка из Казахстана.

**Распространение.** Восточный Казахстан.

**Образ жизни.** Собран во влагище листьев на *Tragopogon* sp. и *Arctium tomentosum* (Asteraceae). Молодые самки наблюдались в конце июня.

***Trionymus williamsi* Ezzat, 1959**

Ezzat, 1959: 406 (Egypt: Cairo). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка и первоописания: Ezzat, 1959). Тело удлинённо-овальное, до 3.5 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги хорошо развиты; задние тазики и вершины задних голеней с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы разреженно разбросаны по всей поверхности тела; на сегментах брюшка они более многочисленны и формируют отчетливые поперечные ряды. Трубочатые железы двух размеров; крупные железы с особыми порами ("cells"), примыкающими к отверстию протока, образуют группы из 1-3 желез вдоль края вентральной и дорсальной поверхности тела; мелкие железы без дополнительных пор,



более многочисленны, образуют поперечные ряды и полосы на всех сегментах тела с обеих сторон. Имеется одна (анальная) пара церариев, каждый церарий с 2 шипами, 27 трехячеистыми железами и 4 волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Египет (Каир), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Imperata cylindrica* (Poaceae).

***Trionymus zhejiangensis* (Li et Wu, 2014), comb. nov.**

Li & Wu, 2014: 272 (*Balanococcus*, China: Zhejiang Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Trionymus*).

**Замечания.** Вид близок к *T. cannicola* (Borchsenius, 1960) от которого отличается наличием трубчатых желез двух размеров. При этом более широкие железы расположены вдоль края вентральной поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Чжэцзян), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Phyllostachys praecox* (Poaceae).

***Crisicoccus* Ferris, 1950**

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

Tinsley, 1898: 319 (*Dactylopius*, USA: California, in Japanese nursery). Ferris, 1953: 305. McKenzie, 1967: 125. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Pseudococcus taxi* Kanda, 1943: 51 (Japan). Kawai, 1980: 109 (synonymy).

**Замечания.** Вид очень близок, возможно, конспецифичен *C. pini* (Kuwana, 1902), от которого отличается лишь наличием брюшного устьяца.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** США (Калифорния, очевидно, завезен из Азии) и Япония. **Образ жизни.** В США был собран с *Azalea* (Ericaceae), в Японии – с *Taxus* и *Cephalotaxus* (Cupressaceae).

***Crisicoccus mangrovicus* Ben-Dov, 1975**

Ben-Dov, 1975: 452 (Egypt: Sinai). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка и оригинального описания: Ben-Dov, 1975). Тело широкоовальное, до 2 мм длиной, розовое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устьеце крупное, широкоовальное. Многоячеистые железы разбросаны по стернитам брюшка. Трубчатые железы двух размеров: крупные расположены попарно на брюшных тергитах рядом с церариями; мелкие железы многочисленны на стернитах брюшка и единично встречаются на стернитах головогруды. Церариев 17 пар (отсутствует преокулярная пара); все церарии с 2 шипами и 3-7 трехячеистыми железами. Дорсальная поверхность тела покрыта редкими короткими щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Египет (Синай), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Avicennia marina* (Verbenaceae). [The species was collected from *Avicennia marina* (Verbenaceae).]

***Crisicoccus matsumotoi* (Siraiwa, 1935)**

Siraiwa, 1935: 66 (*Pseudococcus*, Japan: Hokkaido). Ezzat & McConnell, 1956: 25 (*Crisicoccus*). Cox, 1989: 40. Williams, 2004: 144. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Pseudococcus seruratus* Kanda, 1933: 133 (Japan: Honshu). Paik, 1978: 186 (*Crisicoccus*). Kawai, 1980: 107 (synonymy).

*Pseudococcus astericola* Shinji, 1936: 49 (Japan: Honshu). Kanda, 1941: 24 (synonymy).

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка и оригинального описания: Williams, 2004). Тело широкоовальное. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики и голени с просвечивающими порами. Брюшное устьеце крупное, с перетяжкой. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы в медиальной зоне пяти последних стернитов брюшка и

единично встречаются на стернитах головогруды. Трубочатые железы двух размеров: крупные образуют группы вдоль края вентральной поверхности груди брюшка; мелкие железы образуют поперечные ряды на шести последних брюшных стернитах и единично встречаются на вентральной поверхности груди. Церариев до 16 пар; заднебрюшные церарии с шипами, остальные церарии (псевдоцерарии) с тонкими щетинками. Дорсальная поверхность тела покрыта волосковидными щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Корея, Япония, Индия, Филиппины.

**Образ жизни.** Полифаг, живет на различных древесно-кустарниковых растениях.

#### *Crisicoccus moricola* Tang, 1988

Tang ex Tang & Li, 1988 (China: Inner Mongolia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному рисунку и диагнозу вид близок к *C. azaleae* (Tinsley, 1898), от которого отличается лишь наличием дорсальных трубчатых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Внутренняя Монголия), только типовое местонахождение).

**Образ жизни.** Собран с *Morus alba* (Moraceae).

#### *Crisicoccus myrmecophilus* Wu, 1999

Wu, 1999: 19 (China: Henan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Согласно оригинальному диагнозу вид очень близок к *C. azaleae* (Tinsley, 1898), от которого отличается наличием группы трубчатых и многоячеистых желез возле каждого переднего тазика.

Самцы неизвестны. Личинка самки третьего возраста описана Ву (Wu, 1999).

**Распространение.** Китай (провинция Хэнань), только типовое местонахождение. **Образ жизни.** Собран со стебля *Cudrania tricuspidata* (Moraceae) в муравейнике.

#### *Crisicoccus pini* (Kuwana, 1902)

Kuwana, 1902: 54 (*Dactylopius*, Japan: Kyushu). Ferris, 1950: 46. Ezzat & McConell, 1956: 29. McKenzie, 1967: 127. Danzig & Gavrilov, 2010: 45; 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3.5 мм длиной. Усики 8-члениковые. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы собраны медиальной зоне пяти последних стернитов брюшка. Трубочатые железы двух размеров: крупные образуют группы вдоль края стернитов брюшка, за исключением последнего брюшного стернита; мелкие железы встречаются в медиальной зоне задних стернитов брюшка. Церариев 6-7 пар; шипы церариев тонкие.  $S_{18}$  с двумя дополнительными щетинками и группой трехячеистых пор. Тело покрыто тонкими щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Серия самок из России (Приморский край) и серия из Китая (Циндао).

**Распространение [Distribution].** Россия (Приморский край), Корея, Китай (широко), Япония; завезен во Францию и США (Калифорния). [Russia (Primorsk Terr.), Korea, China (widely), Japan; introduced to France and USA (California).]

**Образ жизни [Mode of life].** Живет на хвое различных видов рода *Pinus* (Pinaceae).

#### *Planococcus* Ferris, 1950

Ferris, 1950: 164 (type species *Pseudococcus citri* Risso, 1813, by original designation). Ezzat & McConnell, 1956: 60. McKenzie, 1967: 280. Danzig, 1980: 168. Cox, 1989: 1-78. Williams, 2004: 619. Danzig & Gavrilov, 2010: 39; 2015.

*Allococcus* Ezzat et McConnell, 1956: 13 (type species *Pseudococcus inamabilis* Hambleton, 1935, by original designation, junior synonym of *Planococcus vovae* (Nasonov, 1908)). Cox & Ben-Dov, 1986: 481 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипиков и 6 длинными щетинками. Многоячеистые железы многочисленны на вентральной поверхности брюшка, а иногда встречаются и на стернитах головогруды, очень редко имеются также на дорсальной

поверхности тела. Трубочатые железы обычно имеются на обеих сторонах тела; часто дорсальные железы крупнее вентральных и иногда с маленьким кутикулярным воротничком. Церариев обычно 18 пар; иногда грудные церарии могут отсутствовать, но  $C_2$  всегда имеется. Большинство церариев с двумя шипами (иногда головные церарии с 3 шипами); дополнительные щетинки имеются в  $C_{18}$ , расположенных на склеротизированных пластинках.

**Замечания.** *Planococcus lindingeri* (Bodenheimer, 1924) и *P. mumensis* Tang, 1977 были, на наш взгляд, ошибочно отнесены к роду *Formicococcus* Takahashi, 1928 (через перенос в синонимичный род *Planococcoides* Ezzat et McConell, 1956 в работах Cox & Ben-Dov, 1986 и Cox, 1989), так как не имеют множественных шипов церариев и множественных щетинок анального кольца. Мы рассматриваем эти виды в роде *Planococcus* Ferris, 1950, то есть там, где они находились до указанных перестановок.

*Pedronia planococcoides* Borchsenius, 1962 рассматривался Таном (Tang, 1992) в роде *Planococcus*, что на наш взгляд, ошибочно, так как вид обладает расположенными по всей дорсальной поверхности тела рядами шипов с трехячеистыми железами при основании и дополнительным рядом церариев вдоль средней линии тела. Что же касается тропического рода *Pedronia* Green, 1922, то его представители (и особенно типовой вид) характеризуются рядами дорсальных церариев с крупными толстыми шипами, расположенными на сильно склеротизированных бугорках, тогда как у *P. planococcoides* шипы (в том числе в церариях) тонкие, а склеротизированных бугорков нет вовсе. В палеарктической фауне признаки обсуждаемого вида соответствуют только диагнозу рода *Nipaecoccus* Šulc, 1945, куда мы его и переносим – *Nipaecoccus planococcoides*, **comb. nov.**

Большинство номинальных видов (около 40 в мировой фауне) рода *Planococcus* чрезвычайно сходны морфологически и при этом демонстрируют очень существенную индивидуальную и географическую изменчивость. Самостоятельность многих видов рода вызывает у нас большие сомнения и мы не считаем возможным предлагать для них какой-либо определительный ключ и отдельные описания. В частности, такие виды как *Planococcus minor* (Maskell, 1897), *P. lilacinus* (Cockerell, 1905), *P. kraunhiaie* (Kuwana, 1902), *P. lindingeri* (Bodenheimer, 1924), *P. japonicus* Cox, 1989 часто указываются в фаунистических сводках для различных тропических и субтропических регионов мира, в том числе и для ряда южных стран палеарктического региона. Читатель, желающий идентифицировать эти виды, может обратиться, например, к определительной таблице Вильямса (Williams, 2004). Мы ниже даем описания и рисунки 3 палеарктических видов, морфологические и экологические различия между которыми представляются нам относительно четкими.

### ***Planococcus citri* (Risso, 1813) (Рис. 2.2.2-24)**

Risso, 1813: 416 (*Dorthisia*, France). Borchsenius, 1949: 131. Ezzat & McConnell, 1956: 79. McKenzie, 1967: 280. Ter-Grigorian, 1973: 82. Tereznikova, 1975: 226. Danzig, 1977: 99. Hadzibejli, 1985: 67. Cox & Ben-Dov, 1986: 483. Cox, 1989: 25. Williams & Moghaddam, 2000: 34. Danzig & Gavrillov, 2010: 42; 2015.

*Coccus tuliparum* Bouché, 1844: 301 (England). Lindinger, 1932: 201 (synonymy).

*Dactylopius alaterni* Signoret, 1875: 309 (France). Balachowsky, 1928: 143 (synonymy). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995: 246.

*Dactylopius ficus* Signoret, 1875: 315 (France). Borchsenius, 1949: 132 (synonymy).

*Dactylopius ceratoniae* Signoret, 1875: 311 (France). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995: 246 (synonymy).

*Dactylopius cyperi* Signoret, 1875: 314 (France). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995: 246 (synonymy).

*Dactylopius robiniae* Signoret, 1875: 322 (France). Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995: 246 (synonymy).

*Lecanium phyllococcus* Ashmead, 1879: 160 (USA: Florida). Fernald, 1903: 99 (synonymy).

*Dactylopius brevispinus* Targioni Tozzetti, 1881: 137 (Italy). Fernald, 1903: 99 (synonymy).

*Dactylopius destructor* Comstock, 1881: 342 (USA, in greenhouses). Fernald, 1903: 99 (synonymy).

*Dactylopius secretus* Hempel, 1900: 387 (Brazil). Williams & Granara de Willink, 1992: 394 (synonymy).

*Phenacoccus spiriferus* Hempel, 1900: 389 (Brazil). Cox, 1989: 16 (synonymy).

*Pseudococcus citri coleorum* Marchal, 1908: 236 (France). Borchsenius, 1949: 132 (synonymy).

*Pseudococcus citri phenacocciformis* Brain, 1915: 116 (South Africa). Ezzat & McConnell, 1956: 65 (synonymy).

*Planococcoides cubanensis* Ezzat et McConnell, 1956: 53 (Cuba). Cox, 1989: 16 (synonymy).

*Planococcus citricus* Ezzat et McConnell, 1956: 69 (Italy). Cox, 1981: 48 (synonymy).

*Planococcus cucurbitae* Ezzat et McConnell, 1956: 71 (Grenada). Cox, 1989: 16 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги хорошо развиты; задние тазики, а иногда и голени с просвечивающими порами. Брюшное устье имеет. Многоячеистые железы образуют поперечные полосы и ряды на стернитах брюшка и единично встречаются на вентральной поверхности головогруды. Трубочатые железы образуют поперечные полосы на стернитах брюшка, группы вдоль края вентральной поверхности тела и единично встречаются возле церариев и в медиальной зоне вентральной поверхности тела; число и расположение трубочатых желез подвержены значительной индивидуальной изменчивости. Церариев 18 пар; некоторые шипы церариев с оттянутой вершиной.

Самцы описаны в работах Beardsley (1960) и Afifi (1968). Описаний личинок нам неизвестно.

**Замечания.** Синонимия двух номинальных видов *P. ficus* и *P. citri* обсуждается в кокцидологической литературе многие годы. Одни авторы (Борхсениус, 1949; Ferris, 1950; McKenzie, 1967; Тер-Григорян, 1973; Терезникова, 1975; Хаджибейли, 1985) считали их единым видом. Другие специалисты (например, Cox, 1989; Williams, 2004) рассматривали *P. ficus* и *P. citri* как самостоятельные виды. Диагностические признаки, обычно используемые для идентификации *P. ficus* (отсутствие трубочатых желез на голове и наличие просвечивающих пор на задних голених) варьируют между популяциями и даже индивидуально. Кроме того, экспериментально была показана зависимость в появлении просвечивающих пор на голених от температуры окружающей среды (Cox, 1989). Серологические методы анализа также не выявили каких-либо дискретных отличий, а эксперименты по скрещиванию дали положительный результат (Rotundo & Tremblay, 1980, 1982; Tranfaglia & Tremblay, 1982). Возможность свободного скрещивания между рассматриваемыми номинальными «видами» является для нас окончательным аргументом в пользу синонимизации *P. ficus*.

**Материал.** Тридцать препаратов самок из теплиц Главного ботанического сада РАН; более ста препаратов самок из Испании, Франции, Украины, Абхазии, Грузии, Армении, Азербайджана, Турции, Туркмении, Узбекистана, Египта, Израиля, Ирана, Ирака, Афганистана, Китая, Индии, Вьетнама, США.

**Распространение.** Вид, вероятно, происходит из Средиземноморья, но к настоящему времени повсеместно распространен в странах тропического и субтропического климата, а также в закрытом грунте стран умеренного климата.

**Образ жизни [Mode of life].** Широкий полифаг, живущий на надземных частях различных дикорастущих, сельскохозяйственных и декоративных растений; наиболее обычен на *Citrus*, *Vitis*, *Ficus*, *Punica granatum*, *Platanus*, *Morus*.

#### *Planococcus matesovae* Danzig, 1986

Danzig, 1986: 21 (Kazakhstan: Kalbinskii mountain ridge). Cox, 1989: 70 (*Crisicoccus*). Danzig & Gavrillov, 2010: 45 (*Planococcus*); 2015.

**Замечания.** Вид близок к *P. vovae* и отличается присутствием двух типов трубочатых желез и отдельных многоячеистых желез на дорсальной поверхности тела. Число церариев варьирует географически: самки с Калбинского хребта имеют 5-10 пар церариев (грудные и передние брюшные пары отсутствуют); самки из Заилийского Алатау имеют 18 пар церариев. Шипы церариев, за исключением  $S_{18}$ , тонкие, щетинковидные.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия и серия самок из Заилийского Алатау (Казахстан).

**Распространение.** Казахстан (Калбинский и Заилийский хребты).

**Образ жизни.** Собран с *Juniperus sabina* в июне.

#### *Planococcus tumensis* Tang, 1977

Tang, 1977: 34 (China: Zhejiang Prov.). Cox, 1989 (*Planococcoides*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по рисунку в книге Тана (Tang, 1992) этот номинальный вид, вероятно, конспецифичен с полиморфным *Planococcus citri* (Risso, 1813).

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Чжэцзян), только типовое местонахождение.

**Образ жизни [Mode of life].** Собран с *Prunus mume* (Rosaceae).

***Planococcus vovae*** (Nasonov, 1908)

Nasonov, 1908: 484 (*Pseudococcus (Dactylopius)*, Poland). Borchsenius, 1949: 134.

Ezzat & McConnell, 1956: 15 (*Allococcus*). Ter-Grigorian, 1973: 81. Tereznikova, 1975: 229. Danzig, 1980: 168 (*Planococcus*). Kosztarab & Kozár, 1988: 64. Williams & Moghaddam, 2000: 35. Danzig & Gavrilo, 2010: 42; 2015.

*Coccus gossipifera* Rondani, 1874: 43 (Italy), nomen oblitum.

*Pseudococcus junipericola* Borchsenius, 1949: 116 (Tajikistan). Danzig, 1986: 18 (synonymy, lectotype designation).

*Pseudococcus inamabilis* Hambleton, 1935: 112 (Brazil). Ezzat & McConnell, 1956: 15 (*Allococcus*). Cox & Ben-Dov, 1986: 485 (synonymy).

*Planococcus taigae* Danzig, 1980: 168 (Russia: Sakhalin Is.); 1986: 19. Cox, 1989: 68. Danzig & Gavrilo, 2010: 42 (synonymy).

*Planococcus juniperus* Tang ex Tang & Li, 1988: 42 (China: Inner Mongolia). Tang, 1992: 352. Danzig & Gavrilo, 2010: 42 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной, коричневое при жизни. Ноги нормально развиты; задние тазики с просвечивающими порами. Брюшное устье обычно имеется (иногда отсутствует у самок из горных районов Центральной Азии). Многочаеистые железы расположены на пяти задних стернитах брюшка. Трубочатые железы имеются на обеих сторонах тела; число дорсальных трубочатых желез варьирует географически (см. Комментарии); иногда некоторые из них выглядят как грибовидные; вентральные трубочатые железы всегда многочисленны на всех стернитах тела и образуют группы вдоль края тела; краевые железы слегка шире медиальных. Церариев 18 пар, но иногда одна-две грудных пары могут отсутствовать. Щетинки церариев (за исключением  $C_{18}$ ) у самок из западной части ареала тонкие и длинные, иногда даже волосковидные (самки из Испании, Франции, Грузии и Крыма, собранные на *Cupressus* and *Juniperus*). У самок из восточной части ареала щетинки церариев конические, толстые и относительно короткие, хотя щетинки головных церариев могут быть длиннее и тоньше, чем у грудных и брюшных церариев.

Морфология самцов и личинок специально не изучалась.

**Замечания.** Типовой материал *Planococcus taigae* отличается от лектотипа *P. vovae* более многочисленными дорсальными трубочатыми железами и более толстыми шипами церариев. Однако оба эти признака варьируют географически, а иногда и индивидуально. Так, самки из Средиземноморья имеют относительно небольшое количество этих желез, локализованных на задних тергитах брюшка; самки из Центральной Европы обладают значительно более многочисленными железами, которые формируют поперечные ряды по всей дорсальной поверхности тела (Cox, 1989; Williams & Moghaddam, 2000; Marotta, 1990), а у самок с Северо-Запада России, Сибири и Дальнего Востока (типы *P. taigae*) число дорсальных желез достигает наибольшей численности. Что касается толщины шипов церариев, то изменчивость этого признака была рассмотрена выше.

Лектотип *P. junipericola* отличается от лектотипа *P. vovae* отсутствием у первого брюшного устья. Основываясь на материалах нашей коллекции, мы установили, что этот признак варьирует индивидуально: самки без устья редки и встречаются только в горных районах Центральной Азии. С другой стороны, среди самок из Восточной Турции встречаются экземпляры с 2 устьями (материал Бору Кайдана).

*P. juniperus*, судя по рисунку в работе Tang & Li, 1988, не имеет отличий от *P. vovae* (= *P. taigae*), собранного в том же регионе с того же вида рода *Juniperus*.

**Материал.** Шестьдесят четыре препарата самок из Испании, Франции, Чехии, Польши, Украины, России (Ленинградская обл., Карелия, Северный Кавказ, Сибирь, Приморский край, Сахалин и Курилы), Армении, Турции, гор Центральной Азии, включая типовой материал *P. vovae*, *P. taigae* и *P. junipericola*.

**Распространение.** Транспалеарктический вид; завезен в Бразилию и Аргентину.

**Образ жизни.** Олигофаг семейства Cupressaceae; живет на ветвях и хвое, иногда вредит.

### 2.2.3. Группа рода (г/р) *Pseudococcus* Westwood, 1840

#### *Atrococcus* Goux, 1941

##### *Atrococcus achilleae* (Kiritshenko, 1936)

Kiritshenko, 1936: 146 (*Pseudococcus*, Crimea). Borchsenius, 1949: 127 (*Pseudococcus*). Danzig, 1972: 329 (*Atrococcus*); 1980: 162 (lectotype designation); 1998: 110. Ter-Grigorian, 1973: 60. Tereznikova, 1975: 164. Kosztarab & Kozár, 1988: 71. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Atrococcus melanovirens* Goux, 1941: 69 (France: Marseille). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Atrococcus labiatarum* Goux, 1941: 76 (France: Rhone). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Atrococcus suaedae* Goux, 1941: 74 (France: Marseille). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Pseudococcus parvulus* Borchsenius, 1949: 122 (Kazakhstan: Bostandykski distr). Matesova, 1968: 106 (*Atrococcus*). Danzig, 1998: 110 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Pseudococcus intutus* Borchsenius, 1949: 123 (Tajikistan). Danzig, 1998: 110 (lectotype designation and synonymisation with *A. parvulus*).

*Pseudococcus moricola* Borchsenius, 1949: 128 (Kazakhstan and Uzbekistan). Danzig, 1998: 110 (lectotype designation and synonymisation with *A. parvulus*).

*Pseudococcus centaureae* Borchsenius, 1949: 129 (Kirgizia). Kozár & Walter, 1985: 67. Danzig, 1998: 114 (lectotype designation and synonymisation with *A. parvulus*).

*Pseudococcus fuscus* Borchsenius, 1949: 125 (Turkmenia). Danzig, 1998: 108 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Pseudococcus arakeliana* Ter-Grigorian, 1964: 184 (Armenia); 1973: 56 (*Atrococcus*). Danzig, 1998: 115. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Pseudococcus saxatilis* Ter-Grigorian, 1964: 181 (Armenia); 1966: 84 (*Atrococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Atrococcus altaicus* Matesova, 1968: 153 (Eastern Kazakhstan). Danzig, 1998: 108. Tang & Li, 1988: 29. Kwon et al., 2003: 394. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Chorizococcus artemisiphilus* Tang ex Tang & Li, 1988: 33 (China: Inner Mongolia). Tang, 1992: 263 (*Spilococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Atrococcus innermongolicus* Tang ex Tang & Li, 1988: 30 (China: Inner Mongolia). Tang, 1992: 227. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Atrococcus stellarocheae* Goux, 1988: 68 (France: Corsica). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами, иногда поры плохо заметны. Брюшного устья нет. Многоячейстые железы образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка, группы вдоль края вентральной поверхности (в том числе переднегрудную группу), в большем или меньшем количестве присутствуют на дорсальной поверхности тела. Грибовидные железы собраны в поперечные ряды на всех тергитах тела, кроме последнего брюшного тергита и встречаются вдоль края вентральной поверхности тела. Простые трубчатые железы двух размеров, образуют поперечные ряды на тергитах тела (как минимум на брюшных), на стернитах брюшка и вместе с многоячейстыми железами формируют группы вдоль края вентральной поверхности тела, в том числе переднегрудную группу. Церариев 1-5 пар; все церарии с 2 тонкими шипами и группой трехячейстых желез; по направлению к переднему концу тела толщина шипов церариев уменьшается, они становятся щетинковидными.

Самцы неизвестны. Личинки первого возраста описаны Goux (1941).

**Замечания.** Огромный материал по *A. achilleae*, накопленный к настоящему времени в коллекции ЗИН РАН из разных регионов Палеарктики, демонстрирует значительную географическую и индивидуальную изменчивость по числу всех типов восковых желез, характерных для этого вида. Эта изменчивость в течение многих лет служила основанием для описания многочисленных номинальных видов, рассматриваемых нами здесь в качестве младших синонимов *A. achilleae*. Четкие границы между этими «видами» отсутствуют и все они вместе образуют непрерывный ряд морфологической изменчивости тех признаков, которые использовались для обоснования их самостоятельности. Так, по числу дорсальных трубчатых желез краевыми членами ряда морфологической изменчивости являются *A. fuscus* (с многочисленными дорсальными трубчатыми железами, собранными в поперечные полосы) и *A. intutus* (малочисленные железы, собранные в поперечные ряды на последних тергитах брюшка).

По числу дорсальных многоячеистых желез краевыми членами ряда изменчивости являются типовые серии *A. achilleae* (многочисленные железы, собранные в поперечные ряды) и *A. melanovirens* (единичные железы или полное их отсутствие на дорсальной стороне тела). Прочие номинальные «виды», синонимизированные здесь занимают промежуточное и перекрывающееся положение в рядах изменчивости. Число церариев и желез в переднегрудной группе варьирует индивидуально почти во всех больших сериях самок. *A. suaetae*, *A. arakeliana* и *A. artemisiphilus* обладают только трубчатыми железами в переднегрудной группе; остальные номинальные «виды» демонстрируют от 1 до 40 многоячеистых желез в переднегрудной группе в дополнение к трубчатым железам. В некоторых случаях значительная вариация наблюдается даже в небольших сериях. Так, например, из двух типовых экземпляров *A. intutus*, лектотип имеет 18 трубчатых и 2 многоячеистые железы в переднегрудной группе, а у паралектотипа имеется только 5 трубчатых желез, тогда как многоячеистые отсутствуют вовсе.

**Материал.** Коллекция ЗИН РАН: в дополнение к типам *A. achilleae*, *A. parvulus*, *A. intutus*, *A. moricola*, *A. centaurea*, *A. arakeliana*, *A. saxatilis* и *A. altaicus* более 50 серий самок из Марокко, Италии, Украины, России, Армении, Казахстана и Таджикистана. Коллекция MNHN: паратипы *A. melanovirens*, *A. labiatarum*, *A. suaetae*, *A. stellarocoeae*.

**Распространение.** Транспалеарктический вид, широко распространен по всей южной Палеарктике от Канарских островов (Тенерифе) и Средиземноморья до Кореи и северного Китая.

**Образ жизни.** Полифаг, живет на корнях, реже на надземных частях различных двудольных трав и кустарничков. При массовом размножении самки для откладки яиц могут также заходить на древесные растения. По всему ареалу основными кормовыми растениями являются виды полыни *Artemisia* spp. (Asteraceae).

#### ***Atrococcus alhagii* (Hall, 1926)**

Hall, 1926: 7 (*Pseudococcus*, Egypt). Ezzat, 1960: 43 (*Spilococcus*). Matile-Ferrero, 1988: 28. Williams & Moghaddam, 2007: 40 (lectotype designation). Moghaddam, 2013: 81. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Atrococcus bartangica* Bazarov, 1975: 52 (Tajikistan). Danzig, 1988: 119 (*Spilococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Chorizococcus viticola* Kaydan et Kozár, 2010 in Fallahzadeh, Kaydan & Kozár, 2010: 158 (Iran: Fars prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Задние тазики без просвечивающих пор; задние голени с многочисленными крупными, сильно склеротизованными порами. Брюшное устье крупное, овальное. Многоячеистые железы имеются только на последних стернитах брюшка. Грибовидные железы разбросаны по всей дорсальной поверхности тела, в краевой и подкраевой зоне вентральной поверхности. Простые трубчатые железы примерно одного размера, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и группу на переднегруди. Нормально развитых церариев обычно 2 пары. Последняя (анальная) пара всегда с толстыми шипами, несколькими волосками и большой группой желез. Иногда (в Иране, Египте, Саудовской Аравии) число церариев сильно варьирует (даже внутривидово) и может достигать 15 пар; при этом шипы большинства передних церариев слабо отличимы от дорсальных щетинок.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Для вида характерна сильная изменчивость числа многоячеистых, грибовидных и простых трубчатых желез, а также церариев (Williams & Moghaddam, 2007). При этом *A. alhagii* хорошо отличается от всех остальных представителей рода крупными, сильно склеротизованными порами на задних голених. Точно такие же поры имеются у типовых самок *A. bartangica* и *Chorizococcus viticola*. У обоих этих номинальных видов хорошо развиты только 2 последних пары церариев, однако у отдельных экземпляров число псевдоцерариев (с щетинками вместо шипов) может доходить до 9 (Fallahzadeh et al., 2010), что перекрывается с интервалом изменчивости *A. alhagii*.

**Материал.** Голотип *A. bartangica* и серия самок из Ирана (Фарс), в том числе из типового местонахождения *Ch. viticola*.

**Распространение.** Египет, Иран, Саудовская Аравия, Таджикистан, Афганистан.

**Образ жизни.** Полифаг, ксерофит, живет преимущественно на различных пустынных и полупустынных растениях: *Nitraria*, *Cissus*, *Zygophyllum*, *Ziziphus*, *Artemisia*, и др. Иногда (в Иране) вредит, поселяясь на виноградной лозе (*Vitis vinifera*) и гранате (*Punica granatum*).

***Atrococcus ater* Goux, 1941**

Goux, 1941: 77 (France: Corsica). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами; голени без пор. Брюшного устья нет. Переднегрудной группы желез нет. Многоячеистые железы расположены только на пяти последних стернитах брюшка. Грибовидные железы разбросаны по всей дорсальной поверхности тела, кроме последнего брюшного стернита и образуют полосу вдоль вентрального края тела. Простые трубчатые железы одного размера, малочисленны: образуют группу по краю VII тергита брюшка и поперечные ряды на пяти последних стернитах брюшка. Церариев 4-5 пар.  $S_{16}$ - $S_{18}$  с 2 длинными конусовидными шипами и несколькими ассоциированными трехячеистыми железами, остальные церарии с 1 шипом и 1 щетинкой.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Все препараты экземпляров типовой серии очень слабо окрашены и установить точное расположение простых трубчатых желез затруднительно.

**Материал.** Голотип и 18 паратипов из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Корсика). Указание для Турции (Kaydan et al., 2005) нуждается в дополнительной проверке, так как не было основано на изучении типового материала, а идентифицировать вид на основании исходного рисунка и описания Goux (1941) не представляется возможным.

**Образ жизни.** Собран на стеблях *Statice* sp. (Plumbaginaceae). Турецкий материал собран со злака *Setaria*.

***Atrococcus calamagrostis* (Wu, 1999)**

Wu, 1999: 18 (*Allotrionymus*, China: Henan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (по рисунку: Wu, 1999). Усики 7-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами. Брюшное устье маленькое, округлое. Группы желез на передне- и заднегруды нет. Многоячеистые железы расположены только на пяти последних стернитах брюшка. Грибовидные железы малочисленны, встречаются только на тергитах брюшка. Трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на последних стернитах брюшка и группы вдоль всего края вентральной поверхности брюшка. Церариев 4 пары.  $S_{18}$  с 2 шипами, 3 волосками и группой трехячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Хэнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Calamagrostis* sp. (Poaceae).

***Atrococcus elongatus* (Takahashi, 1958)**

Takahashi, 1958: 4 (*Allotrionymus*, Japan: Honshu). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

*Atrococcus mongolicus* Danzig, 1982: 145 (Mongolia); 1998: 120. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Chorizococcus scorzonerae* Tang, 1992: 593 (China: Inner Mongolia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 7-8-члениковые. Тазики и голени задних ног с просвечивающими порами. Брюшного устья нет. Группы желез на передне- и заднегруды нет, на среднегруды иногда имеется у отдельных экземпляров. Многоячеистые железы расположены только на пяти последних стернитах брюшка. Грибовидные железы многочисленны, собраны в полосу вдоль края тела (с дорсальной и вентральной сторон), образуют поперечные ряды на всех тергитах тела, встречаются в средней части средне- и заднегруды и первого или трех первых стернитов брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров, малочисленны: крупные расположены на четырех последних стернитах брюшка; мелкие - образуют поперечные ряды на V-VII тергитах и II-VII стернитах брюшка, единичны в средней части стернитов головы, груди и на VII стерните брюшка. Церариев 3-5 пар.  $S_{18}$  с 2 толстыми конусовидными шипами, 2 волосками и



группой желез, расположены на склеротизованной пластинке, прочие церарии с 2 более короткими тонкими шипами и 4-5 железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** В двух из трех серий из Казахстана у двух из 10 экземпляров обнаружено по краю стернитов среднегруди с одной стороны тела по группе желез, состоящих из трех многоячеистых и одной трубчатой. Одна из серий собрана с *Astragalus*, другая с *Artemisia*.

Приведенная выше синонимия установлена при сравнении типов *A. mongolicus* с описаниями и рисунками *A. elongatus* и *Chorizococcus scorzonerae*. Имеющиеся незначительные количественные отличия лежат в пределах обычной индивидуальной изменчивости мучнистых червецов.

**Материал.** Кроме типов *A. mongolicus* 3 серии самок из Казахстана.

**Распространение.** Казахстан, Монголия, Китай (Внутренняя Монголия), Япония.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Artemisia*, *Heteropappus* (Asteraceae), *Stipa* (Poaceae). Обитает на степных и опустыненных песчаных и солончаковых участках.

#### *Atrococcus erianthi* (Kiritshenko, 1932)

Kiritshenko, 1932: 140 (*Ripersia*, Uzbekistan). Borchsenius, 1949: 130 (*Pseudococcus*). Kozár & Walter, 1985: 67 (*Atrococcus*). Tang, 1992: 265 (*Spilococcus*). Danzig, 1998: 126 (*Spilococcus*, lectotype designation). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Ноги с тонкими члениками, без просвечивающих пор. Брюшное устье маленькое. Многоячеистые железы единичны на VI и VII тергитах брюшка, образуют полосу вдоль края вентральной поверхности тела и поперечные ряды и полосы на четырех последних стернитах брюшка. Грибовидные железы малочисленны, образуют поперечные ряды из редко расположенных желез на дорсальной поверхности тела. Простые трубчатые железы двух размеров, расположены вдоль края вентральной поверхности тела и образуют поперечные ряды на последних стернитах брюшка. Церариев 1 пара, C<sub>18</sub> с 2 тонкими шипами, 1 волоском и 5-6 железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип и паралектотипы (в плохом состоянии).

**Распространение.** Туркмения и Узбекистан.

**Образ жизни.** Живет под загнутыми краями листьев *Erianthus* (Poaceae).

#### *Atrococcus expressus* (Borchsenius, 1949)

Borchsenius, 1949: 115 (*Pseudococcus*, Tajikistan). Kozár et Walter, 1985: 72 (*Spilococcus*). Danzig, 1998: 126 (lectotype designation). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2014: 84 (*Atrococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Задние тазики с мелкими, малочисленными и плохо заметными порами. Брюшное устье нет. Многоячеистые железы расположены на 5 последних стернитах брюшка. Грибовидные железы образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности тела, единичны вдоль края вентральной поверхности груди и II стернита брюшка. Трубчатые железы с воротничком, закрывающим менее ¼ длины протока, двух размеров; на дорсальной поверхности тела собраны вдоль края последних сегментов брюшка; на вентральной - образуют продольную краевую полосу и поперечные ряды на сегментах брюшка. Церариев 16 пар: C<sub>1</sub> и C<sub>4</sub>-C<sub>18</sub>. C<sub>18</sub> с 2 конусовидными шипами, 7-8 волосками и большой группой желез, C<sub>17</sub> с 2 шипами, 2-3 волосками и небольшой группой желез. Остальные церарии с 2 более тонкими шипами и несколькими железами. C<sub>18</sub> и C<sub>17</sub> расположены на склеротизованных пластинках.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Наряду с типами, серия из Туркмении (Копетдаг: Кара-Кала).

**Распространение.** Туркмения, Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Sorgum halepense*, *Cynodon dactylon*, *Imperata cylindrica* (Poaceae).

#### *Atrococcus flavidus* (Kanda, 1935)

Kanda, 1935: 83 (*Pseudococcus*, Japan: Honshu). Kawai, 1980: 111 (*Spilococcus*). Trjapitzin, 1989: 137 (*Paracoccus*). Ben-Dov, 1994: 486 (*Spilococcus*). Kwon et al., 2003: 410. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*). *Pseudococcus hibae* Shinji, 1935: 773 (Japan: Honshu). Kanda, 1941: 24 (synonymy).

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Kwon et al., 2003). Усики 8-члениковые. Задние тазики и вершины задних голеней с просвечивающими порами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы расположены только на стернитах брюшка. Грибовидные железы разбросаны по дорсальной поверхности и образуют полосу вдоль края вентральной поверхности. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды и краевые группы на 5 последних стернитах брюшка. Церариев две пары, на двух последних брюшных сегментах.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Южная Корея и Япония.

**Образ жизни.** Живет на *Chamaecyparis pisifera* (Cupressaceae) и *Cryptomeria japonica* (Taxodiaceae).

#### ***Atrococcus flavus* (Borchsenius, 1949)**

Borchsenius, 1949: 117 (*Pseudococcus*, Kazakhstan). Kozár & Walter, 1985: 72 (*Spilococcus*). Danzig, 1998: 122 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело оранжевое или розовое при жизни. Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с мелкими просвечивающими порами. Брюшное устье небольшое, овальное. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела вместе с трубчатыми расположены по краю последнего тергита брюшка; на вентральной поверхности они образуют группы на переднем конце тела и по краю переднегруди, встречаются в средней части груди, на брюшке они собраны в полосу по краю тела и в поперечные ряды и полосы на всех стернитах. Грибовидные железы немногочисленны, образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности тела, единичны по краю вентральной поверхности груди и II стернита брюшка. Трубчатые железы трех размеров: широкие, с небольшим воротничком, узкие, крупные и мелкие, без воротничков, расположены по краю последнего тергита брюшка, на вентральной поверхности железы единичны в средней части груди, образуют вместе с многоячеистыми полосу по краю и поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Церариев 14-15 пар:  $C_1$  и  $C_5(C_6)$ - $C_{18}$ .  $C_{18}$  с 2 конусовидными шипами, 2-4 волосками и группой желез,  $C_{17}$  с 2 конусовидными шипами и несколькими железами. Остальные церарии с 2 (некоторые грудные с 1) тонкими шипами и 3-8 железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Кроме типового материала, 14 самок из Таджикистана, Туркмении и Афганистана (Баглан).

**Распространение.** Южный Казахстан, Туркмения, Таджикистан, Иран, Афганистан.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев и на корневой шейке *Erianthus* и *Phragmites* (Poaceae), часто образуя большие колонии.

#### ***Atrococcus furcatispinus* (Borchsenius, 1937)**

Borchsenius, 1937: 48 (*Ripersia*, Georgia). Ter-Grigorian, 1973: 53 (*Pseudococcus*). Danzig, 1998: 122. Gavrilov, 2003: 111. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

*Pseudococcus furcatispinus* Borchsenius, 1939: 48 (Russia: North Caucasus); 1949: 118 (synonymy). Danzig, 1998: 122 (lectotype designation).

**Диагноз.** Самка. Усики 6-7-члениковые. Задние тазики с просвечивающими порами. Брюшное устье небольшое овальное. Многоячеистые железы встречаются вдоль края дорсальной поверхности брюшка, на вентральной поверхности они собраны в полосу вдоль края тела, единичны в средней части груди и образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Грибовидные железы более мелкие, чем у других видов, расположены только на дорсальной поверхности тела, немногочисленны. Простые трубчатые железы двух размеров, на дорсальной поверхности встречаются вдоль края брюшка, на вентральной образуют полосу вдоль края тела, в средней части единичны на груди и образуют поперечные полосы на брюшке. На месте

церариев  $C_2$ - $C_{18}$  расположены длинные, иногда раздвоенные щетинки; на анальных дольках эти щетинки сопровождаются группой трехячеистых желез и несколькими волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид был описан Борхсениусом (1937, 1939) дважды. Материала, указанного в первом описании не сохранилось и лектотип был выделен из материала, приведенного во втором описании.

**Материал.** Кроме типов, 2 самки из Грузии, 3 из Армении и 1 самка из Воронежской области России.

**Распространение.** Россия (Воронежская область и Северный Кавказ). Грузия, Армения, Казахстан.

**Образ жизни.** Живет на корнях и подземных частях стеблей *Agropyron* и др. злаков.

#### *Atrococcus gouxi* Matile-Ferrero, 1983

Matile-Ferrero, 1983: 630 (Switzerland). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-8-члениковые. Задние тазики и вершины задних голеней с просвечивающими порами. Устье крупное, почти квадратной формы. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на 5 последних стернитах брюшка. Грибовидные железы разбросаны по тергитам тела (кроме последнего брюшного тергита) и встречаются вдоль края вентральной поверхности тела. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим около  $\frac{1}{4}$  длины протока, двух размеров образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и единично встречаются на вентральной поверхности головогруды. Церариев 5 пар на 5 последних брюшных сегментах. Две последние пары церариев представлены 2 толстыми шипами со скоплением трехячеистых желез; передние пары церариев – одним тонким шипом и 1 щетинкой с несколькими трехячеистыми железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Швейцария, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран с *Dryas octopetala* (Rosaceae).

#### *Atrococcus halli* (McKenzie et Williams, 1965)

McKenzie & Williams, 1965: 3 (*Chorizococcus*, replacement name for *Ch. indecisus* Hall, 1923, junior homonym of *Chorizococcus indecisus* (Cockerell, 1901)). Danzig, 1998: 126 (*Spilococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

*Trionymus indecisus* Hall, 1923: 12 (Egypt). Ezzat, 1962: 61 (*Chorizococcus*).

*Pseudococcus erianticola* Hadzibejli, 1960: 56 (Georgia). Danzig, 1998: 126 (synonymy and lectotype designation).

*Chorizococcus victorina* Kozár, 1983: 90 (Hungary). Danzig, 1998: 126 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Тазики и голени задних ног с мелкими, плохо заметными просвечивающими порами. Брюшное устье большое. Многоячеистые железы расположены только на трех последних сегментах брюшка. Грибовидные железы немногочисленны, собраны в поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и единичны вдоль края вентральной поверхности. Трубочатые железы с коротким узким воротничком, закрывающим около  $\frac{1}{5}$  длины протока, двух основных размеров; на дорсальной поверхности образуют группу из 3-5 желез по краю последнего брюшного тергита; на вентральной поверхности тела они единичны на груди, образуют поперечные ряды и полосу вдоль края на стернитах брюшка. Церариев две пары.  $C_{18}$  с 2 конусовидными шипами, 4 волосками и группой желез, часть из которых сконцентрирована вокруг шипов.  $C_{17}$  с 2 тонкими шипами и 4-5 железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип и паралектотип *S. erianthicola*, паратип *Ch. victorina*, 2 самки из Венгрии, серия из России (Черноморское побережье Кавказа).

**Распространение.** Франция, Венгрия, Болгария, Греция, Крит, Россия (Черноморское побережье Кавказа), Грузия, Египет.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев злаков и осоковых: *Erianthus*, *Cynodon*, *Imperata*, *Andropogon*, *Phragmites*, *Zea*, *Chrysopogon*, *Eriophorum*.

***Atrococcus herbaceus* Danzig, 1978**

Danzig, 1978: 132 (*Spilococcus*, Russia: Sakhalin); 1980: 160. Tang, 1992: 225 (*Atrococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 7-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами. Брюшное устье маленькое, округлое. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности образуют группу на переднем конце тела, единичны на последних тергитах брюшка, на вентральной образуют группы на голове и переднегруди, а также поперечные ряды и полосы на III-VIII сегментах брюшка. Грибовидные железы имеются только на дорсальной поверхности тела, малочисленны. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим около 1/3 длины протока, примерно одного размера, крупные; на дорсальной поверхности они встречаются на переднем конце тела и по краю брюшка, на вентральной единичны у переднего края тела, образуют группу по краю переднегруди, полосу вдоль края брюшка и поперечные ряды и полосы на III-VIII брюшных стернитах. Церариев 3-4 пары.  $S_{18}$  с 2 шипами, 4-7 щетинками и группой желез. Остальные церарии с 2 шипами или толстыми, иногда далеко расставленными щетинками и несколькими железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия (Сахалин).

**Образ жизни.** Собран на *Calamagrotis langsdorfii* и других злаках в конце мая.

***Atrococcus indigenus* (Borchsenius, 1949)**

Borchsenius, 1949: 126 (*Pseudococcus*, Russia: Bashkiria). Danzig, 1998: 115 (*Atrococcus*, lectotype designation).

*Atrococcus bejbienkoi* Kozár et Danzig, 1976: 65 (Hungary). Danzig, 1998: 115. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Atrococcus pauperculus* Danzig, 1998: 115 (Russia: Yakutia and Primorsk Terr.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами. Брюшное устье овальное, более или менее крупное. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела вместе с трубчатymi образуют группы по краю брюшка, отдельные железы встречаются в средней части VI-VII тергитов брюшка; на вентральной – вместе с трубчатymi образуют группы по краю переднегруди и заднегруди (не всегда) и стернитов брюшка, а также поперечные ряды или полосы на IV-VII стернитах брюшка, отдельные железы встречаются в средней части стернитов груди. Грибовидные железы собраны вдоль края тела и образуют поперечные ряды на всех тергитах тела. Простые трубчатые железы двух основных размеров; крупные железы на дорсальной поверхности тела образуют вместе с многоячеистыми железами группы по краю брюшка, на вентральной - группы по краю передне- и заднегруди и стернитов брюшка, а также поперечные ряды на III-VI стернитах брюшка; мелкие железы расположены вдоль края стернитов брюшка и в небольшом количестве встречаются в средней части брюшных стернитов. Церариев 3-5 пар.  $S_{18}$  с 2 конусовидными шипами, несколькими волосками и группой трехячеистых желез; остальные церарии с 2 более или менее толстыми шипами и несколькими ассоциированными железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Самки номинальных видов *A. bejbienkoi* и *A. pauperculus*, отличаются от типов *A. indigenus*, лишь незначительными количественными признаками (см. рисунки). После проведенной работы по ревизии Палеарктической фауны псевдококцид и накопления обширного материала по внутривидовой изменчивости червецов мы не считаем эти признаки достаточными для доказательства видовой самостоятельности, тем более что и *A. indigenus* отличается от широко распространенного и полиморфного вида *A. paludinus* (Green) лишь наличием брюшного устья.

**Материал.** Лектотип *Pseudococcus indigenus*, 3 паратипа *A. bejbienkoi*, типовая серия *A. pauperculus*, 3 серии самок из Теберды (Россия).

**Распространение.** Венгрия, Россия (Северный Кавказ, Якутия, Приморский Край).

**Образ жизни.** Полифаг, живет на подземных и надземных частях различных кустричников: *Rubus*, *Vaccinium*, *Arctostaphylos*, *Pedicularis*, *Astragalus*; типовой материал *A. indigenus* был собран с корней неопределенного злака.

***Atrococcus jailaensis*** (Kiritshenko, 1940) (Рис. 2.2.3-1)

Kiritshenko, 1940: 121 (*Trionymus*, Crimea). Borchsenius, 1949: 121 (*Pseudococcus*). Danzig, 1998: 130 (*Spilococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка. Единственный известный экземпляр (голотип) лишен части VIII сегмента брюшка, поэтому описание неполно. Усики 7-члениковые. Тазики задних ног сильно расширены, с многочисленными просвечивающими порами. Брюшное устье маленькое, круглое. Многоячеистые железы расположены только на четырех последних стернитах брюшка: единичны по краю V и образуют поперечные полосы на VI-VII (и очевидно VIII) стернитах. Грибовидные железы очень мелкие в сравнении с другими видами рода, сходны по размеру с обычными трубчатыми железами, образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности брюшка. Трубчатые железы с глубоким воротничком, закрывающим более половины длины протока, двух размеров; крупные железы образуют поперечные ряды на тергитах головогруды и первого сегмента брюшка, а также группу на вентральной поверхности переднегруды и кроме того встречаются небольшими группами вдоль края вентральной поверхности заднегруды и брюшка; мелкие железы встречаются в медиальной зоне последних стернитов брюшка. Церариев одна пара: C<sub>18</sub>, с 2 тонкими конусовидными шипами и несколькими железами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Крым, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на стеблях у основания листьев *Cerastium bibersteinii* (Caryophyllaceae).

***Atrococcus jejuensis*** (Kwon, Danzig et Park, 2003)

Kwon, Danzig & Park, 2003a: 412 (*Spilococcus*, South Korea). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Задние тазики с просвечивающими порами. Брюшное устье маленькое, овальное. Многоячеистые железы единично встречаются вдоль края дорсальной поверхности тела, образуют группы вдоль всего края вентральной поверхности тела и поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Грибовидные железы малочисленны, единичны на дорсальной поверхности тела. Простые трубчатые железы одного размера, малочисленны, встречаются только на последних стернитах брюшка. Церариев две пары на последних сегментах брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Южная Корея.

**Образ жизни.** Собран с *Miscanthus sinensis* (Poaceae).

***Atrococcus luffi*** (Newstead, 1901)

Newstead, 1901: 85 (*Dactylopius*, England). Fernald, 1903: 106 (*Pseudococcus*). Williams, 1962: 11 (*Atrococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Замечания.** Вид очень близок и, возможно, конспецифичен *A. paludinus* (Green, 1921), от которого отличается лишь малым числом церариев – всего одна (анальная) пара.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Англия, Италия.

**Образ жизни.** Живет на корнях и надземных частях различных двудольных трав: *Silene*, *Spergularia*, *Helianthemum*, *Armeria*.

***Atrococcus madraguensis*** Goux, 1988

Goux, 1988: 70 (France: Marseille). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с мелкими просвечивающими порами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные полосы и ряды на стернитах брюшка и группу на переднегруди (вместе с трубчатыми железами). Грибовидные железы собраны в поперечные ряды на тергитах тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности. Простые трубчатые железы двух размеров, образуют группы вдоль края вентральной поверхности брюшка и вместе с многоячеистыми образуют переднегрудную группу. Церариев одна пара,  $C_{18}$  с двумя тонкими шипами, несколькими трехячеистыми железами, без склеротизации.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Марсель), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с неопределенного растения.

#### *Atrococcus mameti* Goux, 1988

Goux, 1988: 69 (France: Rhone). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с мелкими просвечивающими порами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные полосы и ряды на стернитах брюшка и группу на переднегруди (вместе с трубчатыми железами). Грибовидные железы собраны в поперечные ряды на тергитах тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности. Простые трубчатые железы двух размеров, образуют группы вдоль края вентральной поверхности брюшка и вместе с многоячеистыми образуют переднегрудную группу. Нормально развитых церариев 5-6 пар.  $C_{18}$  с двумя тонкими шипами, несколькими волосками и группой трехячеистых желез на склеротизированой пластинке. Остальные церарии без склеротизации; толщина шипов церариев кпереди заметно уменьшается. На вентральной поверхности анальных долек более или менее выражена анальная полоска.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Два паратипа из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Рона), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с неопределенного растения.

#### *Atrococcus multipori* (Kawai, 1973)

Kawai, 1973: 316 (*Allotrionymus*, Japan: Chichi-jima Island). Tang, 1992: 125, 690. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Kawai, 1973). Тело удлиненоовальное, с почти параллельными боковыми краями. Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с многочисленными просвечивающими порами. Устья маленькие, овальные. Грибовидные железы расположены на всех тергитах тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности тела. Трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев одна пара,  $C_{18}$ , с 2 тонкими шипами и группой трехячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай и Япония (включая острова, попадающие в Австралозийскую зону).

**Образ жизни.** Собран на злаках *Chloris radiata* и *Pennisetum sordidum* (Poaceae).

#### *Atrococcus nanae* (Schmutterer, 1957)

Schmutterer, 1957: 70 (*Spilococcus*, Germany). Kosztarab & Kozár, 1988: 153. Danzig, 1998: 130. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело красно-фиолетовое при жизни. Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами. Брюшное устье имеется или отсутствует. Многоячеистые железы расположены только на пяти последних стернитах брюшка, немногочисленны. Грибовидные железы образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и собраны в полосу вдоль края вентральной поверхности. Трубчатые железы с коротким воротничком, закрывающим около 1/6 длины протока, двух размеров, расположены только на вентральной поверхности тела: единичны на груди, образуют поперечные ряды и краевые группы на III-VII

стернитах брюшка. Церариев 4 пары:  $C_{18}$  с 2 конусовидными шипами, 2 щетинками и группой трехячеистых желез. Остальные церарии с 2 более тонкими шипами и 3-4 железами. Анальная щетинка расположена на более или менее выраженной склеротизованной пластинке.

Морфология самцов неизвестна. Личинка 1 возраста описана Шмуттерером (Schmutterer, 1957).

**Замечания.** Из двух самок из Карелии, одна, найденная на прошлогоднем листе морошки, обладала всеми признаками *S. nanae*, с нее и сделан рисунок. У другой, с *Betula nana*, отмечена сильная редукция числа многоячеистых, трубчатых и грибовидных желез, и не обнаружено брюшного устьяца.

**Материал.** 2 самки из Карелии.

**Распространение.** Австрия, Германия, Румыния, Россия (Карелия).

**Образ жизни.** Живет под почечными чешуйками *Betula nana*, в Карелии одна самка найдена на прошлогоднем листе *Rubus chamaemorus*.

### *Atrococcus pacificus* (Borchsenius, 1949)

Borchsenius, 1949: 119 (*Pseudococcus*, Russian Far East). Danzig, 1980: 158 (*Spilococcus*, lectotype designation). Tang, 1992: 228 (*Atrococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Paracoccus betulae* Borchsenius et Kosarzevskaya, 1966: 36 (Russian Far East). Danzig, 1980: 158 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело оранжевое при жизни. Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами; поры на вершинах задних бедер и голеней заметны не у всех экземпляров. Брюшное устьеце большое, почти квадратное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка и единично встречаются на вентральной поверхности головогруды. Грибовидные железы имеются только на дорсальной поверхности тела, преимущественно вдоль края. Трубчатые железы с маленьким воротничком, закрывающим менее четверти длины протока, двух размеров; крупные железы образуют группы по краю вентральной поверхности переднегруди и брюшка и поперечные ряды на III-VII стернитах брюшка; мелкие железы встречаются в медиальной зоне стернитов брюшка. Церариев от 2 до 6 пар.  $C_{18}$  с 2 конусовидными шипами, 6-7 щетинками и группой желез, расположен на склеротизованной пластинке.  $C_{17}$  с 2 шипами, остальные церарии с 2 шипами или толстыми щетинками, расположенными далеко друг от друга, и несколькими железами. Вершинная щетинка расположена на более или менее выраженной склеротизованной анальной пластинке. У некоторых самок анальная пластинка не заметна вовсе.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Десять серий из Приморского края России, включая типы *S. pacificus* и *S. betulae*.

**Распространение.** Россия (Приморский край), Китай, Корея.

**Образ жизни.** Многоядный вид, живет под корой различных древесных растений: *Malus*, *Prunus*, *Fraxinus*, *Betula*, *Morus*, *Acer*.

### *Atrococcus paludinus* (Green, 1921)

Green, 1921: 191 (*Pseudococcus*, England). Williams, 1962: 11. Danzig, 1978: 7; 1980: 164; 1998: 115. Kosztarab & Kozár, 1988: 74. Gavrilov, 2003: 111. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

*Pseudococcus impeditus* Borchsenius, 1949: 124 (Abhazia). Matesova, 1968: 106. Danzig, 1980: 164 (lectotype designation and synonymy with *A. paludinus*).

*Atrococcus cracens* Williams, 1962: 9 (England). Danzig, 1978: 7; 1980: 167. Kosztarab & Kozár, 1988: 73. Tang, 1992: 224. Gavrilov, 2003: 111. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Pseudococcus borchsenii* Rasiņa, 1966: 24 (Latvia). Danzig, 1978: 7 (synonymy with *A. cracens*).

*Pseudococcus alfredi* Rasiņa, 1966: 25 (Latvia). Danzig, 1978: 7 (synonymy with *A. paludinus*).

**Диагноз.** Самка. Тело зеленоватое или белое при жизни. Усики 8-члениковые. Тазики задних ног с просвечивающими порами. Брюшного устьяца нет. Многоячеистые железы на дорсальной поверхности тела образуют группы по краю брюшка, в большем или меньшем количестве встречаются в средней части тергитов брюшка и головогруды; на вентральной поверхности они собраны в группы по краю переднегруди и брюшка, образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Грибовидные железы образуют полосу вдоль края тела и поперечные ряды на тергитах тела. Простые трубчатые железы двух размеров; крупные трубчатые железы собраны в группы с многоячеистыми железами по краю тела и образуют поперечные ряды на

III-V стернитах брюшка; мелкие железы встречаются по краю брюшка, образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и единично встречаются на вентральной поверхности груди. Церариев 3-6 пар.  $S_{18}$  с 2 шипами, несколькими волосками и группой редко расположенных желез. Остальные церарии с 2 шипами и группой желез; шипы церариев по направлению кпереди становятся тоньше.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Типовые экземпляры *A. cracens* (Англия) отличаются от типов *A. paludinus* наличием на дорсальной поверхности тела более или менее выраженных рядов многоячеистых желез, а также групп этих желез в средней части вентральной поверхности груди, то есть исключительно количественными признаками. На протяжении обширного транспалеарктического ареала вида эти различия полностью стираются, особенно в популяциях с Дальнего Востока России. Число церариев 3-6 пар подвержено внутривидовой изменчивости по всему ареалу.

Самки из Южной Кореи, изображенные в работе Kwon et al. (2003), имеют необычную для *A. paludinus* группу трубчатых желез на переднем крае тела.

**Материал.** 68 серий самок *A. paludinus* и 70 серий, ранее определенных как *A. cracens*, из всех перечисленных ниже районов России и бывших советских республик. [68 female series of *A. paludinus* and 70 female series, earlier identified as *A. cracens* from Russia and neighbouring countries, listed below.]

**Распространение.** Европа (широко), Россия (Мурманская, Ленинградская, Калининградская, Липецкая, Воронежская и Иркутская обл., Сев. Кавказ, Приморский край, о. Сахалин, Курильские о-ва), Закавказье, Турция, Казахстан, Китай, Корея.

**Образ жизни.** Многоядный вид. Живет на листьях и стеблях (реже на подземных частях) различных травянистых двудольных растений, редко на злаках. В Казахстане собран с хвоща, *Dodartia orientalis* (Матесова, 1968). Один из самых холодоустойчивых видов кокцид. На литорали Белого моря близ Северного полярного круга собран на участках, которые могут затопляться до двух раз в сутки частично или полностью (до верхушек растений). Время затопления может превышать 2 часа за один прилив. Насекомые обитали на корнях *Platago maritima* на глубине 5 см (Данциг, Пржиборо, 1995).

#### ***Atrococcus parietaricola* (Bodenheimer, 1943)**

Bodenheimer, 1943: 14 (*Pseudococcus*, Iraq: Ruwanduz gorge). Kozár & Walter, 1985: 73 (*Trionymus*). Ben-Dov, 1991: 6 (*Chorizococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка (на основе описаний: Bodenheimer, 1943 и Ben-Dov, 1991). Тело при жизни желтоватое. Усики 8-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Брюшное устье овальное. Многоячеистые железы имеются только вокруг вагинального отверстия. Грибовидные железы разбросаны по всем тергитам тела, кроме последнего брюшного тергита. Простых трубчатых желез нет. Церариев 2 пары на двух последних сегментах брюшка; каждый церарий с 2 толстыми шипами и скоплением трехячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Ирак, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с надземных частей *Parietaria judaica* (Urticaceae).

#### ***Atrococcus plurostiolatus* (Borchsenius, 1962)**

Borchsenius, 1962: 230 (*Trionymus*, China: Yunnan). Tang, 1992: 125 (*Allotrionymus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, с почти параллельными боковыми краями. Усики 7-члениковые. Задние тазики с многочисленными просвечивающими порами. Брюшных устьиц от 2 до 5, округлые, варьируют в размере. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на 5 последних стернитах брюшка и вместе с трубчатыми железами образуют переднегрудную группу. Грибовидные железы мелкие (их проток такого же размера, как и у трубчатых желез) образуют поперечные ряды на тергитах груди и брюшка (за исключением последнего брюшного тергита) и встречаются вдоль края вентральной поверхности тела.



Трубчатые железы с воротничком, закрывающим около 1/3 длины протока, примерно одного размера, образуют поперечные полосы на 5 последних стернитах брюшка, небольшую группу по краю VII тергита брюшка и входят в состав переднегрудной группы желез. Церариев 2 пары, на последних сегментах брюшка; каждый церарий с 2 шипами и группой трехячеистых желез. Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал [Material].** Паратип и серия самок из Китая (Юньнань), в том числе из типовой местности. [Paratype and series of females from China (Yunnan), including type locality.]

**Распространение [Distribution].** Китай (Юньнань). [China (Yunnan).]

**Образ жизни [Mode of life].** Собран со стебля неопределенного злака. [The species was collected from undetermined Poaceae grasses.]

***Atrococcus rostellum*** (Lobdell, 1930)

Lobdell, 1930: 219 (*Trionymus*, USA: Mississippi). Ferris, 1950: 275. McKenzie, 1960: 694 (*Chorizococcus*); 1967: 113. Williams, 1985: 84. Kosztarab & Kozár, 1988: 87. Williams & Granara de Willink, 1992: 108. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

*Trionymus vallis* Ferris, 1950: 275 (USA: California). Ferris, 1953: 490 (synonymy). *Trionymus angustus* Cockerell et Bueker, 1930: 6 (Australia: New South Wales). Williams, 1985: 84 (synonymy).

**Диагноз.** Американский вид, завезенный вместе с кормовыми растениями в разные регионы мира. Отмечался несколько раз в Южной Европе (Tranfaglia, 1981, Marotta, 1990 и др.), что, однако, требует проверки, так как вид легко спутать с многочисленными сходными видами Палеарктической фауны.

Самцы описаны Beardsley (1960).

**Распространение.** Северная и Южная Америка (широко), Южная Африка (завезен?), Австралия (завезен?).

**Образ жизни.** Многоядный вид. Живет главным образом на корнях и стеблях различных злаков, реже на других растениях.

***Atrococcus salviae*** (Tranfaglia, 1981)

Tranfaglia, 1981: 13 (*Spilococcus*, Italy: near Napoli). Tang, 1992: 230 (*Atrococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка и описания: Tranfaglia, 1981). Тело удлинено-овальное. Усики 8-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на 5 последних стернитах брюшка, группы (вместе с трубчатыми железами) вдоль края вентральной поверхности брюшка и заднегруды, а также переднегрудную группу. Грибовидные железы расположены поперечными рядами на всех тергитах тела, за исключением последнего. Простые трубчатые железы примерно одного размера, расположены также, как и многоячеистые железы. Церариев 5-6 пар, на последних брюшных сегментах; все церарии с 2 тонкими шипами и группой трехячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Италия (Неаполь), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Salvia glutinosa* (Lamiaceae).

***Atrococcus tuaregensis*** (Balachowsky, 1951)

Balachowsky, 1951: 199 (*Planococcus*, Algeria: Tassili N'Ajjer). Ezzat & McConnell, 1956: 52 (*Paracoccus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка. Усики 8-члениковые. Задние тазики без просвечивающих пор; задние голени с просвечивающими порами (они крупнее, чем у других видов рода, но не такие крупные и не так сильно склеротизованы как у *A. alhagi*). Брюшное устье крупное, овальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на 5 последних стернитах брюшка. Грибовидные железы расположены поперечными рядами на всех тергитах тела, за исключением последнего. Простые трубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды и краевые группы на 4 последних стернитах брюшка. Церариев 17 пар; каждый церарий образован 2 шипами и несколькими трехячеистыми железами. Шипы последней (анальной) пары церариев более толстые и окружены 8-10 трехячеистыми порами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Все 6 препаратов самок типовой серии очень плохо окрашены. Самка, с которой был сделан рисунок Балашовского (1951), не имеет пор на задних тазиках и обладает «грибовидными» железами с очень узким воротничком. Остальные 5 самок типовой серии имеют многочисленные поры на задних тазиках, обычные для рода грибовидные железы и менее крупные поры на задних голених. Вероятно в типовой серии смешаны два разных вида, однако идентифицировать второй из них не представляется возможным в связи с плохим качеством препаратов.

**Материал.** Типовая серия из коллекции MNHN.

**Распространение.** Алжир (Центральная Сахара), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Ficus salicifolia* (Moraceae).

#### *Atrococcus vashlovanicus* (Danzig, 1998)

Danzig, 1998: 122 (*Spilococcus*, Georgia). Kaydan & Kozár, 2010: 38. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Atrococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело розовое в спирту. Усики 7-8-члениковые. Тазики задних ног без просвечивающих пор; задние голени с многочисленными просвечивающими порами. Брюшное устье большое. Многоячеистые железы имеются только на трех последних стернитах брюшка. Грибовидные железы многочисленны на обеих сторонах тела. Простые трубчатые железы одного размера, крупные, образуют небольшую группу по краю VII тергита брюшка и поперечные ряды на стернитах брюшка. Церариев одна пара,  $C_{18}$  с 2 конусовидными шипами, 5 волосками и группой желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратипы.

**Распространение.** Грузия и Турция.

**Образ жизни.** Живет на стеблях многолетних двудольных трав: *Kochia* (Chenopodiaceae), *Centaurea* (Asteraceae).

#### *Maconellicoccus* Ezzat, 1958

##### *Maconellicoccus hirsutus* (Green, 1908)

Green, 1908: 25 (*Phenacoccus*, India). Morrison, 1920: 169. Ezzat, 1958: 379 (*Maconellicoccus*). Williams, 1985: 190; 1986: 352; 1996: 627; 2004: 405. Williams & Watson, 1988: 100. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Phenacoccus glomeratus* Green, 1922: 389 (Sri Lanka). Williams, 1985: 194 (synonymy and lectotype designation).

*Spilococcus perforatus* De Lotto, 1954: 114 (Kenya). Williams, 1986: 352 (synonymy).

*Paracoccus pasaniae* Borchsenius, 1962: 590 (China: Yunnan Prov.). Williams, 1996: 621 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3 мм длиной. Усики 9-члениковые. Ноги нормально развиты; задние бедра и голени с просвечивающими порами. Брюшное устье крупное, широкоовальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на пяти последних стернитах брюшка. Грибовидные железы одного размера, многочисленны, разбросаны по всей дорсальной поверхности тела и формируют краевую полосу на вентральной поверхности. Трубчатые железы с коротким узким воротничком, двух размеров, образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка; мелкие железы кроме того разбросаны по всей дорсальной поверхности тела и по вентральной поверхности головогруды. Церариев 4-6 пар; большинство церариев с 2 широко расставленными шипами; в некоторых церариях один из шипов может быть заменен щетинкой.  $C_{18}$  с несколькими трехячеистыми железами, без склеротизации.

Самцы описаны в работах Афифи, Миллера и Ходсона (Afifi, 1968, Miller, 1999, Hodgson, 2012). Описание личиночных стадий имеется, например, у Миллера (Miller, 1999).

**Материал.** Четыре серии самок из Китая, по одной серии из Вьетнама и Новой Гвинеи.

**Распространение.** Широко распространен в тропической и субтропической зонах земного шара. В Палеарктике отмечен в Египте, Ливане, Иордании, Иране, Саудовской Аравии, Китае, Японии.

**Образ жизни.** Широкий полифаг, живущий на широком круге травянистых и древесных растений из разных семейств; обычно сильно вредит.

*Pseudococcus* Westwood, 1840*Pseudococcus calceolariae* (Maskell, 1897) (Рис. 2.2.3-2)

Maskell, 1879: 218 (*Dactylopius*, New Zealand). Fernald, 1903: 98 (*Pseudococcus*). Williams & Granara de Willink, 1992: 432. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело до 4.5 мм длиной, розовое. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние бедра и голени с многочисленными просвечивающими порами. Брюшное устье крупное, широкоовальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на всех стернитах брюшка. Грибовидные железы образуют ряд вдоль края дорсальной поверхности тела и единично встречаются в медиальной и субмедиальной зоне тергитов брюшка и вдоль края брюшных и грудных стернитов. Трубочатые железы с коротким узким воротничком, двух размеров, образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка, группы вдоль края брюшных стернитов и единично встречаются на вентральной поверхности головогруды. Церариев 17 пар; большинство церариев с 2 шипами; головные церарии могут иметь по 3 шипа.  $S_{18}$  расположены на широкой склеротизированной пластинке, которая может быть крупнее, чем анальное кольцо.

Самцы описаны Гильоме (Gillioime, 1961) и Бедслей (Beardsley, 1962).

**Материал.** Более 30 серий самок из Абхазии (открытый грунт) и оранжерей Москвы, Санкт-Петербурга и Киева.

**Распространение.** Широко распространен по всей тропической и субтропической зоне земного шара. В Палеарктике в открытом грунте обычен в Гесперийской (Макаронезийско-Средиземноморской), на Черноморском побережье, в Южном Китае. В более умеренных широтах часто встречается в закрытом грунте.

**Образ жизни.** Широкий полифаг, сильно вредит различным плодовым деревьям, особенно цитрусовым.

*Pseudococcus comstocki* (Kuwana, 1902) (Рис. 2.2.3-3)

Kuwana, 1902: 52 (*Dactylopius*, Japan: Tokyo). Fernald, 1903: 100 (*Pseudococcus*). Borchsenius, 1949: 107. Ferris, 1950: 177. Ter-Grigorian, 1973: 50. Danzig, 1980: 156. Hadzibejli, 1983: 64. Williams & Granara de Willink, 1992: 435. Williams, 2004: 680. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело до 5 мм длиной, розовое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики, бедра и голени с многочисленными просвечивающими порами. Брюшное устье крупное, широкоовальное. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на всех стернитах брюшка и единично встречаются на стернитах головогруды. Грибовидные железы единично встречаются на дорсальной поверхности тела и вдоль края вентральной поверхности головогруды. Трубочатые железы с коротким узким воротничком, двух основных размеров: крупные железы встречаются группами на дорсальной поверхности вблизи церариев и единично в медиальной зоне тергитов и образуют полосу вдоль края вентральной поверхности тела; мелкие железы единичны в медиальной зоне головогруды и образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка. Церариев 17 пар; большинство церариев с 2 шипами; головные церарии с 3 шипами.  $S_{18}$  с 5-7 дополнительными щетинками и плотной группой трехячеистых желез, расположены на широкой склеротизированной пластинке, сходной по размеру с анальным кольцом.

Самцы описаны Бедслей (Beardsley, 1962), личинки – Борхсениусом (1949).

**Материал.** Более 100 самок с Черноморского побережья Кавказа, Закавказья, Средней Азии, Приморского края России, Израиля, Северной Кореи, Китая и США.

**Распространение.** Родиной вида является Юго-Восточная Азия, однако в настоящее время он широко распространился по всей Южной Палеарктике (примерно до 45 градуса северной широты), а также в странах Северной и Южной Америки.

**Образ жизни.** Широкий полифаг, часто сильно вредит, особенно на шелковице, различных плодовых деревьях и овощных культурах.

***Pseudococcus longispinus*** (Targioni Tozzetti, 1867)

Targioni Tozzetti, 1867: 75 (*Dactylopius*, Italy: Florence, In greenhouse). Cockerell, 1902: 252 (*Pseudococcus*). Williams, 1985: 317 and numerous other authors. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело до 3.5 мм длиной, зеленоватое при жизни, с двумя длинными (равными или превышающими длину тела) восковыми нитями, отходящими от заднего края брюшка. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние бедра и голени с просвечивающими порами. Брюшное устье крупное, широкоовальное. Многочастистые железы имеются только вокруг вагинального отверстия. Грибовидные железы двух размеров, образуют группы (1 крупная железа + 1-2 мелких) вдоль края дорсальной поверхности тела; крупные грибовидные железы кроме того единично встречаются и на остальной дорсальной поверхности тела, а также на вентральной поверхности головогруды. Трубочатые железы с небольшим узким воротничком, двух размеров, малочисленны на последних сегментах брюшка. Церариев 17 пар; большинство церариев с 2 шипами; головные церарии с 3 шипами.  $S_{18}$  с группой плотно расположенных трехчастистых желез на очень широкой склеротизированной пластинке, которая превышает по размеру анальное кольцо.

Самцы описаны Бедслей (Beardsley, 1962), личинки – Тер-Григорян (1973).

**Материал.** Более 60 самок из оранжерей России (Москва и Санкт-Петербург), Украины, Грузии, Армении, Таджикистана, 10 самок из открытого грунта Португалии (о. Мадейра), Мексики и США.

**Распространение.** Всесветно распространен в открытом грунте тропических и субтропических стран и в оранжереях стран умеренного климата.

**Образ жизни.** Широкий полифаг, живущий на различных древесных и травянистых растениях, вредит. Яйцеживородящий вид; яйцевого мешка не строит.

***Pseudococcus viburni*** (Signoret, 1875) (Рис. 2.2.3-4)

Signoret, 1875: 323 (*Dactylopius*, France: Var: Hyeres). Fernald, 1903: 111 (*Pseudococcus*).

Ben-Dov & Matile-Ferrero, 1995: 252 (lectotype designation). Miller et al., 1984: 707. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 5 мм длиной, розовое при жизни. Возле каждого глаза располагается две или более простых пор. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние бедра и голени с просвечивающими порами. Брюшное устье крупное, широкоовальное. Многочастистые железы образуют поперечные ряды на пяти задних стернитах брюшка. Простые дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела, в том числе в ассоциации с глазами и грибовидными железами. Грибовидные железы одного размера, с ассоциированными простыми порами, встречаются вдоль края брюшных тергитов, в медиальной зоне тергитов груди и брюшка и единично вдоль края вентральной поверхности тела. Трубочатые железы с небольшим узким воротничком, двух размеров, образуют поперечные полосы на стернитах брюшка и встречаются группами и единично на головогруды; отдельные крупные железы встречаются также по краю последних тергитов брюшка. Церариев 17 пар; большинство церариев с 2 шипами; головные церарии с 3 шипами.  $S_{18}$  с группой трехчастистых желез на широкой склеротизированной пластинке, которая слегка превышает по размеру анальное кольцо.

Самцы описаны Бедслей (Beardsley, 1962) и Афифи (Afifi, 1968), личинки – Борхсениусом (1949) и Тер-Григорян (1973).

**Материал.** Более 200 самок с Черноморского побережья Крыма и Кавказа, Израиля и Ирана, а также оранжерей Западной Европы и России.

**Распространение.** Всесветно распространен в открытом грунте тропических и субтропических стран и в оранжереях стран умеренного климата.

**Образ жизни.** Широкий полифаг, живущий на различных древесных и травянистых растениях, сильно вредит.

### 2.2.4. Группа рода (г/р) *Neotrionymus* Borchsenius, 1948

#### *Miscanthicoccus* Takahashi, 1958

##### *Miscanthicoccus miscanthi* (Takahashi, 1928)

Takahashi, 1928: 333 (*Trionymus*, Taiwan); 1958: 6 (*Miscanthicoccus*). Borchsenius, 1960: 929. Danzig, 1980: 191; 1998: 158. Tang, 1992: 140. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Pseudantonina ostiolata* Borchsenius, 1958: 160 (China: Zhejiang prov., Hangchow). Tang, 1992: 138 (*Cannococcus*). Danzig, 1998: 158 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 4 мм длиной. Усики 6-члениковые. Усики и ноги маленькие в сравнении с телом, с тонкими члениками. Тазики задних ног значительно крупнее остальных, с большим числом просвечивающих пор; коготок без зубчика; коготковые пальчики с булавовидной вершиной. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипикиков и 6 щетинками, каждая из которых слегка превышает по длине диаметр анального кольца. Имеется только задняя пара спинных устьиц. Брюшных устьиц 3-5; они крупные, овальные, с двойной окантовкой. Многоячеистые железы беспорядочно разбросаны по обеим сторонам тела, сгущены в краевой зоне, на последних стернитах брюшка и возле дыхалец. Простые поры разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы очень короткие, с воротничком, закрывающим более половины длины протока, собраны вдоль края тела. Церариев 1-2 пары, на последних сегментах брюшка; каждый с 2 толстыми шипами. На обеих сторонах тела располагаются шагреневые участки кутикулы (см. рисунок). Редкие, различной длины щетинки и волоски присутствуют на обеих сторонах тела.

Авторам книги не известна какая-либо информация о самцах и морфологии личинок этого вида.

**Материал.** Две серии из России (Приморский край) и 2 – из Японии.

**Распространение.** Россия (юг Приморского края), Китай, включая о. Тайвань, Япония, США.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Miscanthus*, реже *Phragmites* и *Bambusa* (Poaceae). В Приморском крае (Россия) молодые самки были отмечены в конце июня.

#### *Neoripersia* Kanda, 1943

##### *Neoripersia ogasawarensis* Kuwana, 1909

Kuwana, 1909: 161 (*Ripersia*, Japan: Bonin Islands). Kanda, 1943: 50 (*Neoripersia*). Beardsley, 1966: 418. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Beardsley, 1966). Тело удлинено-овальное, до 5 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги очень маленькие; задние тазики с многочисленными просвечивающими порами. Брюшное устье имеется. Многоячеистые железы и трубчатые железы с глубоким воротничком, закрывающим около половины длины протока, разбросаны по всей поверхности тела. Трехячеистые железы имеются только в составе церариев. Церариев две пары на последних сегментах брюшка; на месте  $S_{16}$  имеется один шип, без трехячеистых желез. Волосковидные щетинки имеются на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Япония (Бонинские о-ва).

**Образ жизни.** Живет на *Miscanthus* и *Saccharum* (Poaceae).

#### *Neotrionymus* Borchsenius, 1948

##### *Neotrionymus cynodontis* (Kiritshenko, 1932)

Kiritshenko, 1932: 139 (*Ripersia*, Uzbekistan: Samarkand). Borchsenius, 1949: 163 (*Neotrionymus*). Danzig, 1998: 156 (lectotype designation). Williams, 2004: 827 (*Trionymus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Balanococcus mediterraneus* Kozár, 1983: 140 (Slovenia: Portoros). Danzig, 1998: 156 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 3 мм, розовое при жизни. Усики 7-члениковые. Тазики задних ног незначительно крупнее остальных, с просвечивающими порами, иногда выходящими на поверхность заднегруди. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц 2, они почти круглые. Многоячеистые железы беспорядочно разбросаны по всему телу, их количество

увеличивается к заднему концу. Трехъязычистые железы имеются возле дыхалец, по краям спинных устьиц и иногда в церариях. Трубочатые железы короткие, с воротничком, закрывающим меньше половины длины протока, двух размеров. Крупные трубочатые железы образуют полосу вдоль края тела, разбросаны по всей дорсальной поверхности тела и вентральной поверхности брюшка; мелкие железы крайне малочисленны и встречаются только на последних сегментах брюшка. Имеется только последняя пара церариев,  $C_{18}$ , они образованы 2 толстыми шипами, иногда имеются 1-2 трехъязычистые железы. Дорсальные и вентральные щетинки тонкие, волосковидные.

Самцы неизвестны. Личинки первого возраста описаны Борхсениусом (Borchsenius, 1949). В отличие от взрослой самки, их трехъязычистые железы (хотя и малочисленные) беспорядочно разбросаны по обеим сторонам тела, а брюшные устьица отсутствуют.

**Замечания.** Материал из Индии, описанный и проиллюстрированный Вильямсом (Williams, 2004), отличается от экземпляров из Палеарктики (включая типы) значительно бóльшим размахом изменчивости: церариев до 3 пар, спинных устьиц 1-2 пары, трехъязычистые железы могут единично присутствовать на поверхности тергитов и вокруг брюшных устьиц.

**Материал.** Типы *N. cynodonthis* и *N. mediterraneus*, 1 самка из Туркмении (Кара-Кала), 3 самки из Узбекистана (Андижан, Дейнау), 10 серий из разных районов Таджикистана, 3 самки из Египта.

**Распространение.** Греция, Словения, Египет, Туркмения, Узбекистан, Таджикистан, Индия и Шри-Ланка.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Cynodon dactylon*. Сообщение Козара (Kozár, 1983) о нахождении этого вида на *Poa pratensis* основано на недоразумении: на имеющемся в коллекции ЗИН препарате в качестве кормового растения указан *Cynodon dactylon*, а вид (*Balanococcus mediterraneus* Kozár) описан по одному сбору.

*Neotrionymus guandunensis* (Borchsenius, 1958) (Рис. 2.2.4-1)

Borchsenius, 1958: 159 (*Pseudantonina*, China: Guangdong Prov.) Yang, 1982: 57 (*Kiritshenkella*). Tang, 1992: 138 (*Cannococcus*). Danzig, 1998: 156 (*Neotrionymus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, около 3.5 мм длиной. Усики у имеющегося паратипа повреждены, имеются только первые 5 члеников. Тазики задних ног с просвечивающими порами; кутикула в месте прикрепления задних тазиков сильно склеротизована и несет многочисленные просвечивающие поры; коготковые пальчики у имеющегося паратипа обломаны. Анальный аппарат с уменьшенным числом пор и микрошипов (см. рисунок). Передних спинных устьиц нет, задние слабо развиты. Брюшное устьице одно, почти квадратной формы. Многоячейчатые железы собраны в полосу вдоль всего края тела, образуют разреженные поперечные ряды на тергитах брюшка, ряды и полосы на стернитах брюшка и беспорядочно разбросаны на дорсальной и вентральной поверхностях головогруды. Трехъязычистых желез и простых пор нет. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим чуть меньше половины длины протока, примерно одного размера, образуют полосу вдоль всего края тела и поперечные ряды на тергитах и стернитах последних сегментов брюшка. Имеется только последняя пара церариев,  $C_{18}$ , они образованы 2 толстыми шипами без скопления желез. Дорсальные и вентральные щетинки тонкие, волосковидные.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Китай (провинция Гуандунь), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на неопределенном злаке (Poaceae).

*Neotrionymus imperatae* (Hall, 1923)

Hall, 1923: 8 (*Ripersia*, Egypt: Heliopolis). Ezzat, 1961: 68 (*Misericoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Neotrionymus*).

**Замечания.** *Ripersia imperatae* Hall, 1923 был ошибочно перенесен в род *Misericoccus* Эззатом (Ezzat, 1961). Судя по оригинальному описанию и рисункам, а также по переописанию и рисунку самого Эззата, этот вид относится к роду *Neotrionymus*, причем вероятно

конспецифичен типовому виду, *Neotrionymus monstata* Borchsenius, 1948 от которого отличается лишь переменными признаками – числом брюшных устьиц и числом члеников усиков (см. определительную таблицу). Мы, однако, избегаем формальной синонимизации в связи с отсутствием у нас материала по *Ripersia imperatae*.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Франция, Израиль, Египет, Ирак.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев различных злаков: *Cynodon*, *Festuca*, *Imperata*, *Phragmites*, *Polypogon* (Poaceae).

#### *Neotrionymus kerzhneri* Danzig, 1972

Danzig, 1972: 327 (Mongolia: Gobi-Altai Aimag); 1998: 156. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, 4-6 мм длиной. Усики 7-члениковые. Тазики задних ног незначительно крупнее остальных, с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Спинных устьиц две пары, плохо заметны. Брюшное устьице одно, маленькое, почти круглое. Многоячеистые железы разбросаны беспорядочно по всему телу, несколько сгущены на заднем конце. Трехъячеистые железы имеются только в церариях. Трубочатые железы только простого типа, одного размера, расположены вдоль края тела и образуют поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка. Церариев 1 пара,  $C_{18}$ , с 2 тонкими шипами и 2 трехъячеистыми железами. Дорсальные и вентральные щетинки короткие, тонкие, волосковидные.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** 2 типовые серии из Монголии и 2 самки из Казахстана.

**Распространение.** Казахстан (Кзыл-Ординская и Алма-Атинская обл.) и Монголия (Гоби-Алтайский и Южно-Гобийский аймаки).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Achnatherum splendens* (Poaceae).

#### *Neotrionymus monstata* Borchsenius, 1948

Borchsenius, 1948: 582 (Tajikistan: near Pyandzh); 1949: 162. Ter-Grigorian, 1973: 76. Danzig 1980: 189 (lectotype designation); 1998: 156. Tang & Li, 1988: 26. Tang, 1992: 144. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Neotrionymus ibericus* Hadzibejli, 1960: 302 (Georgia). Danzig 1980: 189 (synonymy).

*Neotrionymus maritimus* Borchsenius et Kozarzhevskaya, 1966: 40 (Russia: Primorsk Terr.). Danzig 1980: 189 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 6 мм, розовое при жизни. Усики 7-члениковые. Тазики задних ног расширены, с многочисленными просвечивающими порами, выходящими на поверхность головогруды. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц 3-4, овальные. Многоячеистые железы многочисленны по всему телу, несколько сгущены вдоль края и на последних сегментах брюшка. Трехъячеистые железы крайне малочисленны, встречаются на обеих сторонах тела, сгущены возле дыхалец и в церариях. Трубочатые железы простые, двух размеров, расположены полосой вдоль края тела и прерывающимися поперечными рядами на всех тергитах и стернитах тела; общее количество трубочатых желез варьирует в разных географических регионах. Церариев 1 пара,  $C_{18}$ , с 2 конусовидными шипами, 2-3 волосками и несколькими трехъячеистыми железами. Дорсальные и вентральные щетинки тонкие, волосковидные.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Мы изучили типовой материал *Neotrionymus monstata* subsp. *periolanus* Goux, 1953 в коллекции MNHN и выяснили, что этот «подвид» не имеет никакого отношения к *Neotrionymus monstata* и вообще к роду *Neotrionymus*, а представляет собой самостоятельный вид рода *Trionymus* – *Trionymus periolanus* Goux, 1953.

**Материал.** Типы *N. monstata*, *N. maritimus*, *N. ibericus* и более 20 серий из России и сопредельных стран.

**Распространение.** Италия, Украина (Одесская обл.), Россия (Волгоградская и Иркутская обл., Приморский край), Грузия, Армения, Турция, Туркмения, Казахстан, Узбекистан, Таджикистан, Монголия, Китай (Внутренняя Монголия).

**Образ жизни.** Обычно живет на *Phragmites australis*, редко на других злаках (Poaceae): *Digraphis arundinacea*, *Erianthus purpurascens*.

*Neotrionymus swetlanae* Bazarov, 1981

Bazarov, 1981: 262 (Kirgizia: Terskey Alatau, Tugry-Su Nature Reserve). Danzig, 1998: 158. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основании описания Базарова, 1981). Тело удлинено-овальное, 3.3 мм длиной. Усики 7-члениковые. Тазики задних ног с большой группой просвечивающих пор, небольшая группа пор имеется на вершине голени. Анальный аппарат с чертами упрощения: с несколькими порами и наружным рядом микрошипикиков. Спинных устьиц две пары, хорошо развиты. Брюшное устье одно, маленькое, круглое. Многоячеистые железы расположены на обеих сторонах тела, немногочисленны. Трехъячеистые железы имеются по краю спинных устьиц и в церариях. Трубочатые железы короткие, одного размера, немногочисленны, единично встречаются по краю тела и на IV-VIII сегментах брюшка.  $S_{18}$  с 2 тонкими шипами, 3-4 трехъячеистыми железами и одной многоячеистой. На обеих сторонах тела расположены редкие волоски.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Указание Базарова (1981) на то, что голотип вида хранится в Зоологическом и-те в Санкт-Петербурге не соответствует действительности.

**Распространение.** Киргизия, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на скалистых склонах и осыпях на высоте около 2000 м в пазухах листьев *Calamagrostis* sp. В начале августа встречались молодые самки, не приступившие к яйцекладке.

*Neotrionymus yunnanensis* (Borchsenius, 1960)

Borchsenius, 1960: 932 (*Kiritshenkella*, China: Yunnan prov.). Tang, 1992: 143 (*Neoripersia*). Danzig, 1998: 156 (*Neotrionymus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено овальное, до 4 мм длиной, желтое или розовато-желтое при жизни. Усики 6-7-члениковые. Тазики задних ног расширены, с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный, с внутренним рядом пор и наружным рядом микрошипикиков. Спинных устьиц две пары. Брюшное устье одно, округлое. Многоячеистые железы более или менее равномерно разбросаны по всей поверхности тела; на последних брюшных сегментах они более многочисленны. Трехъячеистые железы имеются только в церариях и возле дыхалец. Трубочатые железы с широким воротничком, закрывающим более половины длины протока, двух размеров; крупные железы расположены вдоль края тела и образуют поперечные ряды на 4-6 последних тергитах и стернитах брюшка; мелкие трубочатые железы образуют поперечные ряды на последних стернитах брюшка. Церариев две пары (на двух последних брюшных сегментах). Шипы церариев толстые, окружены 5-10 трехъячеистыми железами. Дорсальные и вентральные щетинки длинные, тонкие, волосковидные.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Двадцать паратипов.

**Распространение.** Китай (провинция Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на неопределенном злаке (Poaceae).



### 2.2.5. Группа рода (г/р) *Metadenopus* Šulc, 1933

#### *Archanginella* Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013

##### *Archanginella kyzylkumica* Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013

Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 563 (Uzbekistan: Kyzyl Kum Desert). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, 4 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги нормально развиты; задние голени с просвечивающими порами. Брюшного устья нет. Пяточейные железы многочисленны по всему телу, но вдоль края тела формируют широкую полосу из более тесно расположенных желез. Трубочатые железы образуют ряды на трех последних тергитах брюшка, рыхлые группы на досальной поверхности головогруды, ряды на четырех последних стернитах брюшка и полосу вдоль всего вентрального края тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Узбекистан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Голотип был собран в пазухах листьев *Poa* sp. в начале мая.

#### *Kalaginella* Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013

##### *Kalaginella intermedia* Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013

Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 560 (Turkmenia: near Ashgabat). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено овальное, 2 мм длиной. Усики голотипа обломаны, присутствуют лишь 6 первых члеников. Ноги со слегка укороченными, но не утолщенными члениками, без просвечивающих пор. Пяточейные железы образуют поперечные ряды на обеих сторонах тела. Трубочатые железы двух размеров; дорсальные крупнее вентральных; и те и другие единичны на брюшке.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Туркмения, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с неопределенного злака.

### *Metadenopus* Šulc, 1933

##### *Metadenopus caudatus* (Borchsenius, 1958) (Рис. 2.2.5-1)

Borchsenius, 1958: 157 (*Pseudantonina*, China: Guangdong Prov.). Borchsenius, 1960: 932 (*Kiritshenkella*). Danzig, 1998: 156 (*Neotrionymus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Metadenopus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги и усики в сравнении с телом маленькие; тазики задних ног расширены, с крупными просвечивающими порами, выходящими на поверхность заднегруды и образующими вокруг таза своеобразный шагреневый участок кутикулы. Анальный аппарат с чертами редукции: микрошипики отсутствуют, а число пор уменьшено (см. рисунок). Имеются только задние спинные устья; они хорошо развиты, но без желез и щетинок по краям. Брюшных устьиц 5, округлые, с двойной окантовкой. Многочейные железы образуют полосу вдоль всего края тела, ряды и полосы на последних тергитах и стернитах брюшка, многочисленны на остальной дорсальной поверхности и в подкраевой зоне вентральной поверхности тела. Простые дисковидные поры разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы с воротничком, закрывающим среднюю часть протока, одного размера, образуют группы вдоль края вентральной поверхности тела (на трех последних брюшных сегментах эти группы заходят также и на дорсальную поверхность) и поперечные ряды на V-VII стернитах брюшка. Щетинки тела толстые; их длина резко увеличивается на последних брюшных сегментах.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Два паратипа.

**Распространение.** Китай, провинция Гуандунь, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с неопределенного злака (Poaceae).

***Metadenopus connectens* Bazarov, 1973 (Рис. 2.2.5-2)**

Bazarov, 1973: 79 (Tadjikistan: East Pamir). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2013: 563. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 2 мм длиной, бордового цвета при жизни. Усики 6-члениковые. Членики ног не утолщены; тазики задних ног с просвечивающими порами. Анальное кольцо с одним рядом пор и одним рядом микрошипиков. Брюшных устьиц 4, круглые, примерно одинакового размера, с двойной окантовкой. Многоячеистые железы образуют на дорсальной поверхности тела 1-2 поперечных ряда на каждом сегменте, кроме последнего, где встречаются только по краю. На вентральной поверхности многоячеистые железы формируют прерванные ряды на всех стернитах брюшка и группы возле дыхалец; единично встречаются или отсутствуют на остальной поверхности тела. Трубочатые железы, в отличие от типового вида, имеют более узкий и короткий воротничок, собраны в поперечные ряды на обеих сторонах тела, но отсутствуют на последнем тергите брюшка и в средней части грудных стернитов. Волосковидные щетинки на обеих сторонах тела тонкие и короткие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратип.

**Распространение.** Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет на корнях злаков. В июле-августе Б. Базаров собирал яйцекладущих самок и личинок первого возраста.

***Metadenopus festucae* Šulc, 1933**

Šulc, 1933: 2 (Czechia). Tereznikova, 1975: 193. Kosztarab & Kozár, 1988: 110. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2013: 560. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело вытянутое, с почти параллельными краями, до 2 мм длиной, светло-розовое при жизни. Усики 6-члениковые. Задние бедра расширены; бедра и голени задних ног с просвечивающими порами. Дыхальца необычной колоколообразной формы (см. рисунок), сходной с таковой у *Miscanthicoccus miscanthi* Takahashi, 1928. Анальный аппарат упрощенный, с единичными порами на анальном кольце. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют полосу вдоль всего края тела и поперечные ряды на сегментах тела. Трубочатые железы с широким и глубоким воротничком, вместе с многоячеистыми железами образуют полосу вдоль края тела и единичны в медиальной зоне двух-трех последних тергитов и стернитов брюшка. Редкие, очень мелкие и тонкие волоски встречаются на обеих сторонах тела.

Самцы и личинки подробно описаны Шульцем (Šulc, 1933).

**Замечания.** На рисунке в книге Kosztarab & Kozár (1988) трубочатые железы у этого вида изображены неправильно (Ференц Козар, персональное сообщение).

**Материал.** Серии самок из Швейцарии, России (Кавказский заповедник, Иркутская Обл., Якутия), Украины (Крым), Грузии, Монголии.

**Распространение.** Южная Франция, Швейцария, Чехия, Россия (Сев. Кавказ, Якутия, Иркутская область), Молдова, Украина (Одесса и Крым), Монголия, Северный Китай.

**Образ жизни.** Живет на корнях и в пазухах листьев злаков. [The species lives on roots and under the leaf sheathes of different grasses (Poaceae).]

***Paratrionymus* Borchsenius, 1948*****Paratrionymus ceratocarpi* (Matesova, 1974) (Рис. 2.2.5-3)**

Matesova, 1974: 56 (*Metadenopsis*, Russia: steppe zone of Volga Area; Western and Southern Kazakhstan). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2013: 558 (*Metadenopsis*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 2 мм длиной, белое при жизни. Усики 8-члениковые. Ноги без просвечивающих пор. Анальное кольцо с единичными порами. Многоячеистые железы (с 10-12 ячейками) образуют поперечные ряды и полосы на всех сегментах тела (см. рисунок). Единичные простые поры встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатых желез и шипов нет.

Самцы неизвестны. Личинки первого и второго возрастов описаны и проиллюстрированы Матесовой (1974). Личинка первого возраста имеет многочисленные трехячеистые железы и шипы.

**Материал.** Голотип и паратипы.

**Распространение.** Приволжские степи России, Западный и Южный Казахстан, широко. **Образ жизни.** Живет на различных видах *Ceratocarpus* (Chenopodiaceae) в сухих степях и пустынях. Самки, яйца и бродяжки встречались со второй половины мая до середины июля (Матесова, 1966).

***Paratrionymus halocharis*** (Kiritshenko, 1932)

Kiritshenko, 1932: 141 (*Ripersia*, Uzbekistan: near Samarkand). Borchsenius, 1948: 582 (*Paratrionymus*); 1949: 165. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Metadenopsis halogetonis* Matesova, 1966: 98 (Kazakhstan: Karaganda Prov.). Danzig et Gavrilov-Zimin, 2013: 558. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено овальное, до 2.5 мм длиной, бледно-розовое при жизни. Усики 8-члениковые. Голени задних ног с многочисленными просвечивающими порами. Анальное кольцо круглое, с единичными порами, расположенными, главным образом, возле щетинок анального кольца. Многоячеистые железы (с 9-10 ячейками) образуют поперечные ряды на всех сегментах тела. Трубочатые железы простые, единично встречаются вдоль края вентральной поверхности тела; их число может варьировать от 1-2 железы на каждом сегменте до 3-4 желез на всем теле или они полностью отсутствуют. Дорсальные и вентральные щетинки тонкие, волосковидные. На дорсальной поверхности последнего брюшного сегмента имеются два тонких шипа.

На препарате с типовыми самками *Ripersia halocharis* имеется один взрослый самец в плохом состоянии.

Личинки первого и второго возрастов описаны и проиллюстрированы Матесовой (1966). Личинка первого возраста имеет многочисленные четырехячеистые железы и шипы.

**Материал.** Типовые серии *Ripersia halocharis* и *Metadenopsis halogetonis*.

**Распространение.** Казахстан и Узбекистан.

**Образ жизни.** Живет на корнях солянок *Halocharis*, *Halogeton*, *Salsola*, *Frankenia*. В начале сентября в колониях встречались самки и личинки двух первых возрастов (Матесова, 1966).

***Rhodania*** Goux, 1935

***Rhodania aeluropi*** Williams et Moghaddam, 2007 (Рис. 2.2.5-4)

Williams & Moghaddam, 2007: 38 (Iran). Moghaddam, 2013: 77. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело округлое. Усики 6-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики с просвечивающими порами; коготковые пальчики с заостренной вершиной. Брюшного устья нет. Анальное кольцо узкое, редуцированное, без пор и микрошипикиков, с 6 короткими щетинками. Дисковидные железы одного типа, пятаячеистые, образуют более или менее четкие поперечные ряды на всех сегментах тела. Трубочатые железы с широким кутикулярным воротничком, закрывающим примерно треть трубочатого протока, образуют полосу вдоль края тела и прерывающиеся поперечные ряды на брюшных тергитах и стернитах. Короткие щетинки многочисленны на всех сегментах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Два паратипа из коллекции Музея Естественной Истории в Лондоне.

**Распространение.** Иран, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран со злака *Aeluropus* sp. Яйцеживородящий вид; оба изученных паратипа содержат внутри тела полностью развитых личинок.

***Rhodania flava*** Goux, 1936 (Рис. 2.2.5-5)

Goux, 1936: 35 (France: Var). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 2 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие; задние голени расширены и несут многочисленны просвечивающие поры; зубчика на коготке нет; коготковые пальшикки с булавовидной вершиной. Спинных устьиц нет (в том числе у личинки первого возраста). Брюшного устьяца нет. Анальный аппарат такого же строения, как и у *Rh. porifera* с 6 короткими щетинками и 25-35 мелкими порами на расширенном анальном кольце. Пятыячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела; присутствуют также в числе 2-6 штук в перитреме каждого дыхальца; диаметр пятыячеистых желез меньше диаметра воротничка трубчатой железы. Трубчатые железы с глубоким воротничком, закрывающим примерно две трети длины протока, одного размера, расположены по всему телу. На месте последней пары церариев имеется по две коротких щетинки. Редкие волосковидные щетинки имеются на обеих сторонах тела.

Морфология взрослых самцов неизвестна. Личинки 1 и 2 возрастов обоих полов описаны Гу (Goux, 1936).

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN (14850-16).

**Распространение.** Франция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид был собран в пазухах листьев *Festuca ovina* (Poaceae). Вероятно два поколения в году.

### ***Rhodania occulta* Schmutterer, 1952**

Schmutterer, 1952: 555 (Germany: Neuendettelsau). Kosztarab & Kozár, 1988: 146. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основании рисунка и описания: Schmutterer, 1952). Тело удлиненоовальное, около 2 мм длиной, светло-желтое при жизни. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие, с тонкими члениками, без просвечивающих пор. Анальный аппарат такого же строения, как и у *Rh. porifera* и *Rh. flava*, с 6 короткими щетинками и примерно 36 порами на расширенном анальном кольце. Спинных устьиц нет (в том числе у личинки первого возраста). Брюшного устьяца нет. Пятыячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела; присутствуют также в числе 4-8 штук в перитреме каждого дыхальца. Трубчатые железы с глубоким воротничком, одного размера, расположены по всему телу. На месте последней пары церариев имеется по одной короткой щетинке. Редкие волосковидные щетинки имеются на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок не известны, за исключением личинки первого возраста, описанной Шмуттерером (Schmutterer, 1952).

**Распространение.** Нидерланды, Германия, Польша, Греция.

**Образ жизни.** Собран у основания стебля *Agrostis vulgaris*, в дальнейшем собирался и с других злаков (Poaceae).

### ***Rhodania porifera* Goux, 1935**

Goux, 1935: 291 (France: Rhône). Borchsenius, 1949: 187. Tereznikova, 1975: 254. Ter-Grigorian, 1973: 113. Kosztarab & Kozár, 1988: 147. Gavrillov, 2003: 109. Gavrillov-Zimin, 2011: 41. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Fonscolombia radicolica* Kiritschenko, 1931: 312. Nomen nudum.

*Rhodania festucae* Hadzibejli, 1959: 65 (Georgia). Gavrillov-Zimin, 2011: 43. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело округлое или широкоовальное, 1.5-2.5 мм длиной, розоватое при жизни. Усики 7-члениковые. Ноги нормально развиты, но задние голени расширены, с многочисленными просвечивающими порами. Коготок обычно без зубчика, однако, 2 самки из Казахстана (Джаныбек) имеют на коготках маленькие зубчики, в отличие от остальных самок, собранных в том же самом месте; небольшой зубчик имеется также на коготках самок из Волгоградской области России. Брюшного устьяца нет. Число пор анального кольца варьирует от 0 до 30; диаметр этих пор также подвержен вариации (см. рисунок). Пяти-шестиячеистые железы образуют поперечные ряды на всех сегментах тела и группы возле дыхалец; диаметр 5-6-ячеистых желез слегка больше диаметра воротничка трубчатой железы. Трубчатые железы с глубоким воротничком, закрывающим примерно половину длины протока, одного размера,

расположены поперечными рядами на всех сегментах тела. Короткие и тонкие щетинки присутствуют на теле повсеместно.

Самцы и личинки обоих полов подробно описаны Гу (Goux, 1935).

**Замечания.** При первоописании и в последующей статье Гу (Goux, 1935, 1936) указывал на отсутствие пятиячеистых желез возле дыхалец *Rh. porifera* как на диагностический признак. В этой связи Борхсениус (1949), основываясь на статьях Гу (Goux, 1935, 1936), предполагал даже, что его собственный материал, собранный в СССР, может быть отдельным видом. Однако во всех последующих переопианиях этого вида европейских авторов и у всех экземпляров изученных нами (см. ниже) имеется по несколько 5-ячеистых желез возле дыхальцевых отверстий. Таким образом, Гу (Goux, 1935) вероятно не заметил данный признак в своем материале.

Первоописание *Rhodania festucae* было опубликовано на грузинском языке и в течение многих лет было недоступно для большинства кокцидологов. Однако в нашем распоряжении имеется рукописный перевод этого описания на русский язык, сделанный самой З.К. Хаджибейли. Один из имеющийся в нашем распоряжении синтипов (подписано рукой З.К. – «½ самки»), собранный в Грузии, в действительности является линияющей на имаго личинкой последнего возраста и имеет 6-члениковые усики и пятиячеистые железы двух размеров, мелкие – как у *Rh. flava* и крупные – как у *Rh. porifera*. Другой синтип, подписанный как «паратип» рукой Хаджибейли, а также самки сбора А.Н. Кириченко из Крыма, отмеченные Хаджибейли как синтипы, ничем не отличаются от обычных самок *Rh. porifera*.

**Материал.** 12 серий (около 100 самок) из России (Воронежская область, Нижнее Поволжье, Северный Кавказ, Якутия), Закавказья, Украины, Казахстана и Монголии; синтипы *Rhodania festucae*.

**Распространение.** Широко распространен по всей степной зоне Палеарктики от Франции до Монголии.

**Образ жизни.** Живет на тонких корнях различных злаков и осок. Зимует, вероятно, на стадии имаго.

## 2.2.6. Группа рода (г/р) *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948

### *Antoninella* Kiritchenko, 1937

#### *Antoninella parkeri* (Balachowsky, 1936)

Balachowsky, 1936: 215 (*Ripersia*, France). Matile-Ferrero & Pellizzari, 2002: 350 (*Antoninella*).

*Antoninella inaudita* Kiritschenko, 1937: 233 (Ukraine: Odessa). Borchsenius, 1949: 173. Matile-Ferrero & Pellizzari, 2002: 350 (synonymy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело взрослой самки сильно выпуклое, округлое, до 4 мм длиной. Усики маленькие, 6-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор. Спинные устья представлены одной (задней) парой. Брюшного устья нет. Анальный аппарат усложненный, с одним рядом мелких пор и 3 рядами округлых микрошипигов. Многоячеистые железы на имеющихся плохо окрашенных препаратах самок заметны плохо; они встречаются на тергитах и стернитах брюшка и единично возле дыхалец. Пятиячеистые железы встречаются в медиальной зоне вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы разбросаны по всей дорсальной поверхности тела, встречаются вдоль края вентральной поверхности тела и образуют поперечные ряды на стернитах брюшка. Трубочатые железы простые, примерно одного размера, встречаются вдоль края дорсальной поверхности тела, разреженно разбросаны по всей вентральной поверхности и необычно многочисленны вокруг ротового аппарата.

Самцы неизвестны. Личинки последнего возраста описаны Кириченко (Kiritschenko, 1937).

**Замечания.** Типовая серия *A. inaudita* представлена исключительно личинками старшего возраста, как было отмечено еще Борхсениусом (1949).

**Материал.** Типовая серия *A. inaudita* (личинки), серия самок из Крыма и одна самка из Италии.

**Распространение.** Франция, Германия, Италия, Южная Украина.

**Образ жизни.** Живет на корнях злаков: *Festuca*, *Koeleria*. Яйцеживородящий вид; самки содержат внутри тела полностью развитых личинок (коллекция ЗИН).

### *Bimillenia* Matile-Ferrero et Ben-Dov, 1999

#### *Bimillenia plagiolpicola* (Balachowsky, 1930)

Balachowsky, 1930: 123 (*Ripersia*, Algeria). Matile-Ferrero & Ben-Dov, 1999: 109 (*Bimillenia*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 1.7 мм длиной, красно-коричневое при жизни. Усики 5-6-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Имеются обе пары спинных устьиц с несколькими щетинками и трехячеистыми железами по краям. Брюшных устьиц нет. Трехячеистые железы и простые поры многочисленны на всех сегментах тела. Щетинки тела тонкие; на дорсальной стороне большинство щетинок резко изогнуты; вентральные щетинки чуть более толстые и равномерно изогнуты.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип и два паралектотипа из коллекции MNHN.

**Распространение.** Северный Алжир, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Кормовые растения не известны; собран под камнями в гнездах муравьев из рода *Plagiolepis*.

### *Coleococcus* Borchsenius, 1962

#### *Coleococcus scotophilus* Borchsenius, 1962

Borchsenius, 1962: 240 (China: Yunnan Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 4 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги тонкие, без просвечивающих пор; коготок без зубчика; коготковые пальчики булабовидно расширены на вершине. Брюшное устье одно, маленькое, овальное. Многоячеистые железы образуют полосу вдоль края тела и поперечные ряды на 6 последних стернитах брюшка; отдельные многоячеистые железы имеются также в средней части дорсальной поверхности брюшка. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Пятиячеистые железы встречаются на IV-VIII стернитах брюшка. Трубочатые железы с небольшим узким воротничком, двух размеров: крупные железы расположены вдоль края тела среди

многоячеистых желез; мелкие трубчатые железы собраны в поперечные ряды на V-VII стернитах брюшка. На месте C<sub>18</sub> расположены две толстых щетинки, один волосок и несколько трехячеистых желез. На обеих сторонах тела имеются волоски различной длины.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Китай (Юньнань).

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев неопределенного злака.

#### *Glycocyza* Danzig, 1974

##### *Glycocyza turangicola* Danzig, 1974

Danzig, 1974: 291 (Uzbekistan: Urgench). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 566; 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело яйцевидное, до 3 мм длиной. Усики 8-члениковые. Голени задних ног с просвечивающими порами. Многоячеистые железы (с 10 ячейками) имеются только на 5 последних брюшных стернитах, формируя поперечные ряды и полосы. Трехячеистые железы многочисленны на всей поверхности тела. Простые поры отсутствуют. Трубчатые железы двух размеров: крупные железы (около 10 μm длиной и 3 μm шириной в проксимальной части) образуют поперечные полосы по всей дорсальной поверхности тела и полосу вдоль вентрального края тела; мелкие трубчатые железы (около 7 μm длиной и 2 μm шириной в проксимальной части) формируют поперечные ряды на вентральной поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Узбекистан, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Вид обитает на ветвях *Populus diversifolia*, образуя плотные колонии, покрытые твердыми восковыми выделениями. Каждая самка полностью покрыта таким плотным покровом, за исключением области анального отверстия.

#### *Gomezmenoricoccus* Kozár et Walter, 1985

##### *Gomezmenoricoccus hispanicus* (Gómez-Menor Ortega, 1956)

Gómez-Menor Ortega, 1956: 616 (*Balachowskyia*, Spain). Kozár & Walter, 1985: 68 (*Gomezmenoricoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунков: Gómez-Menor Ortega, 1956). Тело широкоовальное, сильновыпуклое, около 1.7 мм длиной, желтовато-розовое при жизни, покрытое слоем белого воска. Усики 7-члениковые. Ноги нормально развитые, бедра и голени задних ног с многочисленными просвечивающими порами. Коготок без зубчика. Дыхальца расположены в своеобразных камерах (“cripta”), на дне которых имеются восковые поры (“discos ceriparos”) (рисунок). Брюшных устьиц нет. Анальный аппарат представлен анальной трубкой и широким анальным кольцом с несколькими порами и 8 короткими щетинками (рисунок). Наличие многоячеистых желез и их расположение не явственны из оригинального описания. Имеется лишь указание на некие многочисленные “discos grandes”, расположенные близ анального кольца (непонятно дорсально или вентрально). Пятиячеистые железы имеются только возле дыхалец. Трехячеистые железы многочисленны на обеих сторонах тела. Трубчатые железы с широким плоским кольцом образуют прерывистые поперечные ряды на дорсальной поверхности тела. На обеих сторонах тела расположены щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Испания.

**Образ жизни.** Вид был собран с корней *Stipa* sp.

#### *Iberococcus* Gómez-Menor Ortega, 1928

##### *Iberococcus andalusicus* Gómez-Menor Ortega, 1928

Gómez-Menor Ortega, 1928: 357 (Spain). Matile-Ferrero, 1984: 292. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги короткие и толстые; задние тазик, бедро и голень с многочисленными просвечивающими порами. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на стернитах

брюшка и единично встречаются на вентральной поверхности головогруды. Обычные трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Крупные трехячеистые железы образуют группы вдоль края дорсальной поверхности тела. Грибовидные железы разбросаны по всей дорсальной поверхности тела. Простые трубчатые железы примерно одного размера, разбросаны по вентральной поверхности тела.

Самцы описаны Гомец-Менором (Gómez-Menor Ortega, 1928). Для личиночных стадий имеется лишь указание (Matile-Ferrero, 1984) о наличии крупных трехячеистых желез.

**Материал.** Одна самка из Испании (Алмерия).

**Распространение.** Испания.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев разных видов рода *Limonium* (Plumbaginaceae).

***Iberococcus gomezmenori*** Matile-Ferrero, 1984

Matile-Ferrero, 1984: 295 (Tunisia: Chott El Djerid). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Вид очень близок к типовому, от которого отличается присутствием многоячеистых и простых трубчатых желез на дорсальной поверхности тела, а также более многочисленными порами на задних голенях и бедрах. У изученной популяции Митиль-Ферреро (Matile-Ferrero, 1984) отмечает существенную индивидуальную изменчивость по числу крупных трехячеистых желез, вплоть до полного их отсутствия у некоторых особей.

Самцы неизвестны. Для личиночных стадий имеется лишь указание (Matile-Ferrero, 1984) о наличии крупных трехячеистых желез.

**Материал.** Два паратипа.

**Распространение.** Тунис, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Limonium guyonianum* (Plumbaginaceae).

***Inopicoccus*** Danzig, 1971

***Inopicoccus setariae*** Danzig, 1971

Danzig, 1971: 371 (Russia: Primorsk Terr.); 1980: 193. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 570; 2015.

**Диагноз.** Личинка старшего возраста самки. Тело овальное, до 1 мм длиной. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на обеих сторонах тела. Трехячеистые железы единично встречаются вдоль края тела. Трубчатые железы образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности.

Морфология взрослых самок и самцов неизвестна.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия: Приморский край.

**Образ жизни.** Вид был собран в пазухах листьев *Setaria* sp. (Poaceae). В конце августа встречались личинки двух старших возрастов и самцы.

***Lacombia*** Goux, 1940

***Lacombia bouhelieri*** (Goux, 1938)

Goux, 1938: 199 (*Ripersia*, Morocco: Casablanca region); 1940: 62 (*Ripersia* subgen. *Lacombia*). Ben-Dov, 1994: 209 (*Lacombia*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 2 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги с утолщенными члениками, без просвечивающих пор; коготок без зубчика; коготковые пальчики у всех имеющихся экземпляров заметны плохо, но кажется, что они с булавовидной вершиной. Брюшное устье одно, выглядит как широкое склеротизованное кольцо. Пятиячеистые железы на дорсальной поверхности имеются только по краям спинных устьиц, а на вентральной поверхности они разбросаны по всей медиальной и субмедиальной зоне и образуют группы возле дыхальцевых отверстий. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по дорсальной поверхности тела и в краевой зоне вентральной поверхности; в медиальной зоне вентральной поверхности они крайне малочисленны. Простые дисковидные поры встречаются по всей поверхности тела. Трубчатые железы примерно одного размера, с маленьким воротничком, не многочисленны, разбросаны по вентральной поверхности тела. Вся вентральная поверхность



тела покрыта толстыми и очень многочисленными щетинками; дорсальные щетинки менее толстые и относительно малочисленны.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Вся типовая серия (голотип и 6 паратипов) из коллекции MNHN.

**Распространение.** Марокко, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Lupinus luteus* (Fabaceae).

***Lacombia dactyloni*** (Bodenheimer, 1943)

Bodenheimer, 1943: 31 (*Rhizoecus*, Israel). Ben-Dov, 1991: 8 (*Lacombia*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Lacombia urbanii* Boratynski, 1968: 403 (Malta: Comino Island). Ben-Dov, 1991: 8 (synonymy).

**Диагноз.** Самка (на основе рисунков и описаний: Boratynski, 1968; Ben-Dov, 1991). Тело широкоовальное, выпуклое, до 3.3 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги нормально развиты, без просвечивающих пор. Брюшное устье одно, округлое. Пятиячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела за исключением 2-3 последних тергитов брюшка. Трехячеистые железы и простые поры многочисленны на всех сегментах тела. Трубочатые железы с небольшим воротничком встречаются на всех сегментах тела. Вся поверхность тела покрыта тонкими волосками различной длины.

Самцы неизвестны. Описание и рисунок личинки первого возраста дает Боратынский (Boratynski, 1968). В отличие от взрослой самки, у личинки отсутствует брюшное устье и имеются многочисленные ланцетовидные шипы на обеих сторонах тела.

**Распространение.** Мальта, Тунис, Израиль.

**Образ жизни.** Живет на корнях многолетних трав: *Anacyclus*, *Artemisia*, *Cynodon*. Облигатно связан с муравьями *Tapinoma erraticum* (Boratynski, 1968; Ben-Dov, 1991).

***Mirococcopsis*** Borchsenius, 1948

Подрод ***Mirococcopsis*** Borchsenius, 1948

***Mirococcopsis ammophila*** Bazarov et Nurmatov, 1975 (Рис. 2.2.6-1)

Bazarov & Nurmatov, 1975: 94 (Tajikistan). Gavrilov, 2007a: 6. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Mirococcopsis brevopilosa* Matesova, 1982: 59 (Kazakhstan). Gavrilov, 2007a: 6 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, сильно выпуклое, до 2.5 мм длиной, лимонно-желтое при жизни. Усики 6-члениковые. Ноги крупные, без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный. Спинные устья представлены двумя парами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы единичны на дорсальной поверхности, малочисленны на вентральной поверхности головогруды и первых сегментах брюшка; на пяти последних стернитах брюшка образуют широкие полосы из редко расположенных желез; общее число многоячеистых желез варьирует географически и внутри популяций. Трехячеистые железы и простые поры примерно одинакового размера многочисленны по всей поверхности тела. Трубочатые железы двух размеров, широкие и узкие, образуют на дорсальной и вентральной поверхностях тела ряды и полосы, расширяющиеся к краю тела. Церарии полностью утрачены. Щетинки и волоски тела короткие и тонкие. Вдоль края тела проходит ряд более крупных щетинок с широким (примерно равным многоячеистой железе в диаметре) склеротизированным кольцом при основании.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Отличия между *M. ammophila* и близким номинальным видом *M. brevopilosa* основывались главным образом на разных размерах волосков и трубочатых желез, указанных авторами в первоописаниях. Однако изучение типовых экземпляров этих видов с применением современной оптики показало, что указанные первоначально размеры желез не соответствуют действительности и на самом деле одинаковы у обоих рассматриваемых видов.

**Материал.** Голотип *M. ammophila*, голотип и 5 паратипов *M. brevopilosa*, 1 самка из Молдавии, 2 самки из России (Астрахань).

**Распространение.** Молдавия, Украина, Россия (Астрахань), Казахстан (Джунгарский Алатау), Таджикистан.

**Образ жизни.** Живет на корнях и в пазухах нижних листьев степных и полупустынных многолетних двудольных трав (*Erysimum*, *Alyssum*, *Eremostachys*, *Minuartia*, *Prangos*, *Scutellaria*, *Cousinia*, *Silene*). В Астрахани (Россия) 17 мая И. Гаврилов-Зимин собрал самок до начала яйцекладки. В Таджикистане Б. Базаров и А. Нурмаматов в середине июня собирали самок и личинок разных возрастов.

***Mirococcopsis avetianae*** Ter-Grigorian, 1964 (Рис. 2.2.6-2)

Ter-Grigorian, 1964: 245 (Armenia); 1973: 88. Gavrilov, 2007a: 9. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело живой самки желтое, до 3.4 мм длиной. Усики 6-, редко 7-члениковые. Ноги толстые; задние тазики с группой микротрубчатых желез. Анальный аппарат полноценный. Спинные устья представлены двумя парами. Брюшное устье овальное. Многоячеистые железы (с 10-14 ячейками) образуют поперечные ряды и полосы на последних стернитах брюшка, рыхлые поперечные ряды на последних тергитах брюшка; единичные железы встречаются на остальной поверхности тела. Трехячеистые железы и простые поры сходны по размеру и разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы одного размера, с широким воротничком, образуют поперечные ряды на всех сегментах тела. Церарии отсутствуют, но на месте  $C_{18}$  имеется две утолщенных щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип и паралектотипы.

**Распространение.** Армения.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Agropyron*, *Festuca*, *Zerna*, *Thymus*, *Veronica* в альпийской, субальпийской и горно-степной зонах на высоте до 2000 м. Все сборы взрослых самок сделаны в конце июня.

***Mirococcopsis borchsenii*** Ter-Grigorian, 1964 (Рис. 2.2.6-3)

Ter-Grigorian, 1964: 858 (*Eumirococcus*, Armenia); 1973: 107. Gavrilov, 2007a: 9 (*Mirococcopsis*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело округлое или широкоовальное, до 1.8 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги толстые, без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный. Спинные устья представлены двумя парами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы (с 10, редко меньшим числом ячеек) образуют ряды на четырех последних стернитах брюшка; единичные железы встречаются на остальной части вентральной и дорсальной поверхности брюшка. Простые поры с неясной структурой около 4.5 мкм диаметром и трехячеистые железы около 3 мкм диаметром, многочисленны по всему телу. Простые трубчатые железы одного размера, многочисленны на всех сегментах тела. Тело с обеих сторон покрыто короткими волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип.

**Распространение.** Армения.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Artemisia* sp. (Asteraceae).

***Mirococcopsis cantonensis*** (Ferris, 1954)

Ferris, 1954: 52 (*Trionymus*, China: Guangshou=Canton). Tang, 1992: 108 (*Mirococcopsis*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Ferris, 1954). Тело удлинено-овальное, до 3 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики с просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьев две пары. Брюшное устье маленькое, округлое (иногда устьев 2). Многоячеистые железы на дорсальной стороне тела встречаются на голове и тергитах брюшка, на вентральной стороне образуют краевую полосу и поперечные полосы на стернитах брюшка. Грибовидные железы мелкие (диаметр их протока меньше диаметра трехячейковой железы) разбросаны по дорсальной поверхности тела. Трубчатые железы с маленьким, плохо заметным воротничком образуют полосу вдоль края стернитов брюшка. На месте последней пары церариев расположены две тонкие длинные щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Гуанчжоу = Кантон).

**Образ жизни.** Собран с неопределенного злака.

***Mirococcopsis innermongolica*** (Tang, 1992)

Tang, 1992: 601 (*Spilococcus*, China: Inner Mongolia). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015 (*Mirococcopsis*).

**Диагноз.** Самка (по рисунку: Tang, 1992). Тело широкоовальное, около 2 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный, с длинными щетинками анального кольца. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и единично встречаются в медиальной зоне стернитов головогруды. Грибовидные железы многочисленны, разбросаны по всей дорсальной поверхности тела и образуют краевую полосу на вентральной поверхности. Простые трубчатые железы образуют поперечные ряды на стернитах брюшка и единично встречаются на стернитах груди. Тело с обеих сторон покрыто короткими волосковидными щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Внутренняя Монголия).

**Образ жизни.** Собран с *Heteropappus altaicus* (Asteraceae).

***Mirococcopsis kalaginae*** Gavrilo, 2007 (Рис. 2.2.6-4)

Gavrilo, 2007a: 11 (Turkmenia: Kara-Kala). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело округлое, 2.8 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги в сравнении с телом, маленькие, без просвечивающих пор. Анальный аппарат своеобразного строения: передняя и средняя пара щетинок анального кольца сильно сближены, расположены почти вплотную друг к другу; число микрошипиков уменьшено (всего 7-8 с каждой стороны). Спинные устьица представлены только задней парой. Брюшное устьице отсутствует. Многоячеистые железы (число ячеек сильно варьирует от 6 до 10) образуют поперечные ряды на последних стернитах брюшка; единичные железы встречаются на остальной поверхности тела (см. рисунок). Трехячеистые железы и простые поры сходны по размеру, разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы разбросаны по всей поверхности тела; их количество возрастает на брюшных сегментах. Церарии отсутствуют, на месте  $C_{18}$  расположено три длинных тонких щетинки, одна из которых заметно крупнее других.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Этот вид отличается от других видов рода прежде всего своеобразным строением анального кольца со сближенными передней и средней парой щетинок и необычно тонкими трубчатыми железами (всего 2 мкм шириной).

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Туркмения, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Голотип был собран с *Artemisia* sp. (Asteraceae).

***Mirococcopsis longipilosa*** Matesova, 1982 (Рис. 2.2.6-5)

Matesova, 1982: 60 (Kazakhstan: Kzyl-Ordinskaya Prov.). Gavrilo, 2007a: 12. Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3.5 мм длиной. Усики 6-члениковые. Глаза отсутствуют. Ноги без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный. Спинные устьица представлены двумя парами. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы (с 10 ячейками) единичны на дорсальной поверхности брюшка и вентральной поверхности головогруды; на четырех последних стернитах брюшка образуют широкие полосы из редко расположенных желез. Трехячеистые железы и сходные по размеру простые поры разбросаны по всей поверхности тела. Трубчатые железы с небольшим воротничком, двух размеров, образуют на дорсальной и вентральной поверхностях тела ряды и полосы, причем на тергитах число желез увеличивается от анального конца тела к головному. Волоски тела двух размеров; короткие волоски (10-17 мкм длиной) расположены по всей поверхности тела; длинные волоски

(160-200 мкм длиной) образуют широкую полосу вдоль края тела и поперечные ряды на всех сегментах.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратип.

**Распространение.** Казахстан.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Kochia* и *Salsola* (Chenopodiaceae).

***Mirococcopsis mamaevi* Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (Рис. 2.2.6-6)**

Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, около 3 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги хорошо развиты, с необычно длинными коготками, которые длиннее коготковых пальчиков. Анальный аппарат полноценный, но с короткими щетинками (короче диаметра анального кольца). Обе пары спинных устьиц сильно развиты. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на стернитах брюшка и единично встречаются на вентральной поверхности головогруды. Трубочатые железы с воротничком, двух размеров, многочисленны, разбросаны по всей поверхности тела. Вдоль края тела расположены необычно длинные щетинки. Дорсальная поверхность тела покрыта короткими тонкими щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид отличается от всех остальных представителей г/р *Mirococcopsis* сильно развитыми ногами с удлинёнными коготками, которые длиннее коготковых пальчиков, а также длинными щетинками, расположенными вдоль края тела.

**Материал.** Голотип и 2 паратипа.

**Распространение.** Туркмения (Донгусбурум), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Salsola richteri* (Chenopodiaceae).

***Mirococcopsis multicircularia* Kaydan et Gavrilov, 2010 (Рис. 2.2.6-7)**

Kaydan & Gavrilov, 2010: 50 (Turkey: Eastern Anatolia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённо-овальное, 3 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги хорошо развиты, с микротрубочатыми просвечивающими железами на обеих сторонах задних тазиков. Анальный аппарат полноценный. Имеются обе пары спинных устьиц. Три брюшных устьица присутствуют соответственно на третьем, четвертом и пятом брюшных сегментах. Многоячеистые железы образуют ряды и полосы на 5 последних стернитах брюшка и единично встречаются вдоль края дорсальной поверхности брюшка. Единичные грибовидные железы встречаются на дорсальной поверхности брюшка. Простые трубочатые железы одного размера, образуют ряды на всех сегментах тела, за исключением средней части 5 последних тергитов брюшка. Церарии отсутствуют, но на месте  $C_{18}$  имеется 2 щетинки, окруженные трехячеистыми порами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид близок к *M. teberdae* (Danzig, 1985), от которого отличается тремя брюшными устьицами (вместо одного), небольшим числом многоячеистых желез, одноразмерными трубочатыми железами и наличием нескольких грибовидных желез на дорсальной поверхности тела. По расположению трубочатых желез, которые отсутствуют в медиальной части 5 последних тергитов брюшка, этот вид сходен с видами рода *Nudicauda* Gavrilov, 2006.

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Турция, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Голотип был собран с неопределённого злака (Poaceae).

***Mirococcopsis nagyi* Kozár, 1981 (Рис. 2.2.6-8)**

Kozár, 1981: 315 (Hungary); Kosztarab & Kozár, 1988: 112. Gavrilov, 2007a: 15. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённо-овальное, до 6 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги в сравнении с телом, маленькие, без просвечивающих пор. Анальный аппарат подковообразной формы, с неполным рядом микрошипиков и внутренним рядом овальных пор. Спинные устьица

представлены только задней парой. Брюшного устья нет. Дыхальца, особенно задние с необычно крупной перитремой (до 50 мкм диаметром). Многоячеистые железы (с 10 ячейками и часто несимметрично расположенной центральной ячейкой) образуют ряды на четырех последних стернитах брюшка и единично встречаются на последних тергитах брюшка. Простых пор нет. Трубочатые железы с воротничком, двух размеров: широкие и узкие. О расположении трубочатых желез по имеющемуся в нашем распоряжении материалу судить трудно. Создается впечатление, что они располагаются главным образом на вентральной поверхности и по краю тела. На месте  $C_{18}$  расположены две тонкие щетинки, слабо отличимые от щетинок тела и пара трехячеистых желез. Щетинки тела короткие и тонкие.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип и одна самка из Восточной Грузии.

**Распространение [Distribution].** Швейцария, Италия, Венгрия, Грузия. [Switzerland, Italy, Hungary, Georgia.]

**Образ жизни [Mode of life].** Живет в пазухах листьев ковыля (Poaceae). [The species lives under the leaf sheaths of *Stipa* (Poaceae).]

### *Mirococcopsis orientalis* (Maskell, 1898)

Maskell, 1898: 245 (*Dactylopius graminis orientalis*, China: Hong Kong). Ferris, 1954: 53 (*Trionymus*). Tang, 1992: 110 (*Mirococcopsis*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по переописанию и рисунку Ферриса (Ferris, 1954), этот вид очень близок к широкораспространенному *M. subterranea* (Newstead, 1893) от которого отличается удлинённой формой тела, тонкими щетинками на месте последней пары церариев и наличием брюшного устья. Указание *M. orientalis* из Кореи (Kwon et al., 2003) относится, вероятно, к какому-то виду из рода *Trionymus*, так как на рисунке в указанной работе изображена последняя пара церариев с толстыми шипами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Гонконг).

**Образ жизни.** Собран на стеблях злака.

### *Mirococcopsis rubida* Borchsenius, 1948

Borchsenius, 1948: 582 (Tajikistan); 1949: 169. Gavrilov, 2007a: 15. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Mirococcopsis elongata* Borchsenius, 1948: 583 (Russia: Orenburg Prov. and Kazakhstan); 1949: 171. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённое, до 3 мм длиной, темно-малиновое при жизни. Усики 6-7-члениковые (индивидуальная и мозаичная изменчивость). Ноги тонкие; задние тазики с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат упрощенный, с небольшим числом пор и 6 короткими щетинками; микрошипики отсутствуют. Спинные устья представлены двумя парами. Брюшного устья обычно нет, реже имеется маленькое устье (синтипы *M. elongata*). Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на сегментах брюшка и рыхлую полосу вдоль края головогруды. Простые трубочатые железы двух размеров, образуют полосу вдоль края брюшка и поперечные ряды на обеих сторонах абдоминальных сегментов; отдельные трубочатые железы встречаются на остальной поверхности тела. На месте  $C_{18}$  имеются две удлинённые щетинки. Редкие тонкие волоски имеются на всей поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** *M. elongata* не имеет дискретных отличий от *M. rubida*; оба вида были описаны в одной работе по препаратам плохого качества. Отличия, указанные Борхсениусом (количество многоячеистых желез и наличие/отсутствие маленького брюшного устья) лежат в пределах обычной индивидуальной и популяционной изменчивости.

**Материал.** Типовая серия *M. rubida* и 2 самки из Узбекистана (пустыня Кызылкум); два синтипа *M. elongata* и одна самка из Казахстана.

**Распространение.** Россия (Оренбургская обл.), Казахстан (Актюбинск), Таджикистан и Узбекистан.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Aeluropus littoralis*, *Stipa capillata* и, вероятно, некоторых других злаков. Вид яйцеживородящий, внутри препарированных самок имеются эмбрионы с хорошо развитыми конечностями.

***Mirococcopsis salsolae*** (Vayssière, 1933) (Рис. 2.2.6-9)

Vayssière, 1933: 57 (*Ripersia*, Tunisia). Kozár & Walter, 1985: 70 (*Misericoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Mirococcopsis*).

**Диагноз.** Самка. Тело круглое, около 2 мм в диаметре. Усики 6-члениковые. Ноги с укороченными и утолщенными члениками; задние тазики с многочисленными просвечивающими порами; коготковые пальчики с заостренной вершиной. Анальный аппарат отодвинут от края тела, упрощенный, с одним рядом пор и 6 укороченными щетинками, длина которых слегка превышает диаметр анального кольца. Спинные устья представлены задней парой. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы малочисленны и имеются только на последних стернитах брюшка. Простые трубчатые железы двух размеров; их точное расположение на имеющихся плохо окрашенных препаратах самок оценить сложно, но, кажется, что они встречаются по всей поверхности тела. Тонкие волосковинные щетинки имеются на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Один из паралектотипов (препарат № 5257-8) имеет необычный анальный аппарат, с 10 щетинками (см. рисунок), увеличенным количеством пор и несколькими микрошипиками. У этого же экземпляра полностью отсутствуют многоячеистые железы. Не исключено, что эта самка может быть отнесена к новому виду, для выделения которого недостаточно, однако, материала.

**Материал.** Лектотип и серия паралектотипов из коллекции MNHN.

**Распространение.** Тунис, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Salsola vermiculata* (Chenopodiaceae). Яйцеживородящий вид; внутри тела одной препарированных самок имеется полностью развитая личинка.

***Mirococcopsis sphaerica*** (Balachowsky, 1930) (Рис. 2.2.6-10)

Balachowsky, 1930: 122 (*Ripersia*, North of Algeria: 8 km North-West of Biskra). Kozár & Walter, 1985: 70 (*Misericoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Mirococcopsis*).

**Диагноз.** Самка. Тело на препарате почти круглое, около 3.5 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор. Анальный аппарат сильно упрощенный, без пор и микрошипиков, с 6 очень короткими щетинками, расположенными на тонком склеротизованном полукольце. Обе пары спинных устьев имеются, слабо развиты. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка. Грибовидные железы мелкие, сходны по размеру с обычными трубчатыми железами, имеются в количестве нескольких штук на вентральной поверхности головы. Простые трубчатые железы двух размеров; их точное расположение у имеющегося плохо окрашенного препарата голотипа оценить сложно, но, кажется, что железы встречаются по всей поверхности тела. Тонкие волосковинные щетинки имеются на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Алжир, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Limoniastrum guyonianum* (Plumbaginaceae) на дюнах.

***Mirococcopsis subalpina*** (Danzig, 1985) (Рис. 2.2.6-11)

Danzig, 1985: 116 (*Trionymus*, Russia: North Caucasus); 1997: 95 (*Mirococcopsis*). Gavrilov, 2007a: 18 (*Mirococcopsis*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 4 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги тонкие; задние бедра расширены; задние тазики с многочисленными микротрубчатыми железами. Анальный аппарат полноценный. Спинные устья представлены двумя парами, плохо заметны. Брюшное устье маленькое, округлое. Многоячеистые железы (с 10 ячейками)

образуют полосу вдоль вентрального края тела; на сегментах брюшка эта полоса заходит на дорсальную поверхность. Простых пор нет. Трубоччатые железы с небольшим воротничком, примерно одного размера, образуют полосу вдоль края тела и поперечные ряды на 4-5 последних сегментах брюшка. На месте  $C_{18}$  имеется две щетинки и 3-5 трехячеистых железы. Редкие тонкие волоски имеются на всей поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия: Северный Кавказ, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Bromus* и других злаков.

***Mirococcopsis subterranea* (Newstead, 1893) (Рис. 2.2.6-12)**

Newstead, 1893: 79 (*Ripersia*, England). Williams, 1962: 17 (*Chnaurococcus*). Kosztarab & Kozár, 1988: 86 (*Chnaurococcus*). Danzig, 1997: 112 (*Trionymus*). Gavrilo, 2003: 109 (*Mirococcopsis* sp.). Gavrilo, 2007a: 18 (*Mirococcopsis*). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

*Ripersia formicarii* Newstead, 1907: 5 (England). Williams, 1962: 17 (synonymy).

*Ripersia cribrata* Menozzi, 1933: 45 (Itali: Chiavari). Kozár & Walter, 1985: 68 (*Euripersia*). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015 (synonymy).

*Pseudococcus parvus* Borchsenius, 1949: 158 (Ukraine and Georgia). Ter-Grigorian, 1973: 77 (*Chnaurococcus*). Tereznikova, 1975: 173 (*Chnaurococcus*). Matesova, 1968: 105 (*Chnaurococcus*). Danzig, 1997: 112 (synonymy).

*Pseudococcus zirnitsi* Rasiņa, 1966: 16 (Latvia). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015 (synonymy).

*Mirococcopsis chinensis* Tang, 1992: 595 (China: Inner Mongolia). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело округлое или широкоовальное, 1.5-2 мм. Усики 6-, редко 7-члениковые. Ноги толстые; просвечивающие поры на тазаках задних ног отсутствуют или имеются в небольшом количестве, что подвержено сильной внутривидовой изменчивости (Danzig, 1997). Анальный аппарат полноценный. Спинные устья представлены двумя парами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы (с 10 ячейками) образуют ряды на четырех последних стернитах брюшка; единичные поры встречаются на остальной части вентральной поверхности брюшка. Имеются простые поры с неясной структурой; их количество и расположение подвержены внутривидовой вариации. Простые трубоччатые железы одного размера, имеются только на вентральной поверхности брюшка. На месте  $C_{18}$  расположены две-три утолщенных щетинки, окруженных трехячеистыми железами. Внешний вид этих щетинок сильно варьирует в разных популяциях, от толстых шиповидных (обычно искривленных или с волосковидной вершиной) до тонких волосковидных. Однако во всех случаях эти щетинки нельзя назвать истинными шипами, аналогичными шипам в нормальных церариях, например, у видов рода *Trionymus*. Короткие и толстые волоски имеются на обеих сторонах тела.

Самцы неизвестны. Описание личинки первого возраста дает Тер-Григорян (1973).

**Замечания.** Большинство изученных самок из Европы и Кавказа имеют плохо заметные просвечивающие поры на тазаках задних ног и небольшое количество трубоччатых желез на вентральной поверхности брюшка, однако у некоторых самок просвечивающие поры хорошо заметны, а трубоччатые железы более многочисленны. Особенно много таких самок в сериях из Казахстана (18 самок из 24). Вид также отличается высокой изменчивостью по количеству простых пор и толщине щетинок на месте  $C_{18}$ . Последний признак особенно важен, так как позволяет рассматривать данный вид в роде *Mirococcopsis*, все виды которого характеризуются редуцированными церариями, либо полным их отсутствием.

Изученный нами голотип *Ripersia cribrata* Menozzi, 1933 (MNHN 5246) обладает толстыми, шиповидными щетинками  $C_{18}$ , что, однако, укладывается в рамки указанной выше изменчивости *M. subterranea* по этому признаку. Никаких иных отличий нами не обнаружено.

*Pseudococcus zirnitsi* Rasiņa, 1966 произвольно перенесенный Козаром и Вальтером (Kozár & Walter, 1985) в род *Atrococcus*, судя по оригинальному описанию и рисунку ничем не отличается от *Mirococcopsis subterranea*. Указанные в оригинальном описании незначительные количественные отличия лежат в рамках обычной индивидуальной изменчивости мучнистых червецов. Типовой материал *P. zirnitsi* утерян (Артур Сталаз, персональное сообщение).

*Mirococcopsis chinensis* Tang, 1992, судя по рисунку Тана (Tang, 1992) никаких отличий от полиморфного *M. subterranea* не имеет. Ранее эти виды не сравнивались.

**Материал.** Пять серий самок: из Польши, России (Северный Кавказ, Воронежская обл.), Армении и Казахстана (коллекция ЗИН РАН) и голотип *Ripersia cribrata* (коллекция MNHN 5246).

**Распространение.** Европа (широко), Кавказ, Казахстан, Китай (Внутренняя Монголия).

**Образ жизни.** Живет на тонких корнях *Festuca*, *Koeleria*, *Phragmites*, *Poa*, *Stipa* и других злаков, а также различных степных многолетних трав (*Centaurea*, *Trifolium*, *Filipendula* и др.).

***Mirococcopsis teberdae* subsp. *teberdae*** (Danzig, 1985) (Рис. 2.2.6-13)

Danzig, 1985: 116 (*Trionymus*, Russia: North Caucasus); 1997: 95 (*Mirococcopsis*). Gavrilov, 2007a: 20. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги в сравнении с телом, маленькие; задние тазики с многочисленными просвечивающими порами. Анальный аппарат полноценный. Спинные устья представлены двумя парами. Брюшное устье маленькое, округлое. Многоячеистые железы (с 10-11 ячейками) образуют поперечные ряды на обеих сторонах сегментов брюшка и единично встречаются вдоль всего края тела. Простые поры встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатые железы с маленьким воротничком, двух размеров: широкие и узкие; широкие железы расположены вдоль вентрального и дорсального краев тела и образуют поперечные ряды на всех тергитах; узкие железы образуют поперечные ряды и полосы на стернитах груди и брюшка. На месте  $S_{18}$  имеются две тонкие и длинные щетинки и 3-4 трехячеистые железы или эти щетинки и железы отсутствуют.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия: Северный Кавказ, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Типовая серия была собрана с корней неопределенного злака.

***Mirococcopsis (Mirococcopsis) teberdae* subsp. *dingriensis*** (Tang, 1987)

Tang, 1987: 183 (*Kiritshenkella*, China: Tibet: Dingri County), 1992: 604 (*Tibetococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Mirococcopsis*).

*Kiritshenkella triticola* Tang, 1987: 183 (China: Tibet: Dingri County; 1992: 605 (*Tibetococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

*Kiritshenkella nyalamiensis* Tang, 1987: 184 (China: Tibet: Nyalam County); 1992: 605 (*Tibetococcus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Замечания.** Три эндемичных китайских вида *M. dingriensis*, *M. triticola* и *M. nyalamiensis* были описаны в одной работе, по материалам собранным в одном и том же месте, примерно в одно время, с корней хлебных злаков (*Triticum* sp., *Triticum aestivum* и *Hordeum vulgare*). Морфологически эти виды, по утверждению Танга (1992), отличаются лишь числом брюшных устьиц: у первого вида их два, у второго одно, а у третьего нет вообще. Примеры межпопуляционного и внутривидового варьирования числа брюшных устьиц широко известны у мучнистых червецов и многократно приведены в настоящей книге. Отсутствие каких-либо других морфологических или экологических отличий несомненно указывает на то, что в данном случае речь идет о варьировании признака в одной и той же популяции, поэтому мы считаем *M. triticola* и *M. nyalamiensis* младшими синонимами *M. dingriensis*. Кроме того, отличие всех трех номинальных китайских видов от ранее описанного *Mirococcopsis teberdae* (Danzig, 1985) заключается лишь в большем количестве члеников усиков (7-8 вместо 6) и дорсальных многоячеистых желез, которые у китайского материала расположены не только на сегментах брюшка и вдоль края тела, но и на головогрудь. Эти признаки, носящие исключительно количественный, подверженный географической изменчивости характер, недостаточны, на наш взгляд, для признания самостоятельности китайского вида, который мы рассматриваем здесь как подвид.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (Тибет), только типовое местонахождение.



**Образ жизни.** Живет на корнях *Triticum* и *Hordeum* (Poaceae).

Подрод *Liucoccus* Borchsenius, 1960

Borchsenius, 1960: 930 (type species *Liucoccus ehrhornioides* Borchsenius, 1960, by original designation). Gavrilov, 2007a: 4 (*Mirococcopsis* subgen. *Liucoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Трехячеистые железы с ободком. Просвечивающие поры на тазиках задних ног очень многочисленны и выходят на поверхность заднегруди.

*Mirococcopsis ehrhornioidea* (Borchsenius), 1960 (Рис. 2.2.6-14)

Borchsenius, 1960: 930 (*Liucoccus*). Gavrilov, 2007a: 4 (*Mirococcopsis* subgen. *Liucoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, розовое, до 4.5 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги в сравнении с телом маленькие; задние тазики несколько крупнее передних и средних, с многочисленными просвечивающими порами, частично выходящими на поверхность заднегруди. Анальный аппарат упрощенный, без микрошипикиков, с одним неполным рядом очень мелких, плохо заметных пор и с 6 очень короткими щетинками. Спинные устья представлены двумя парами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы (с 10-12 ячейками) образуют полосу вдоль вентрального края тела, плотные группы возле дыхалец и в дыхальцевых воронках и поперечные ряды на трех последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы с необычным для г/р *Mirococcopsis* широким ободком; многочисленны на всей поверхности тела и вместе с многоячеистыми железами образуют группы в дыхальцевых воронках. Простых пор нет. Трубочатые железы с небольшим воротничком, очень широкие (около 6 мкм шириной и 9 мкм длиной), образуют узкую полосу вдоль всего края тела. Короткие и тонкие волоски располагаются на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Серия самок (в том числе паратипы) из Китая (Юньнань).

**Распространение.** Китай, провинция Юньнань.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Phragmites* sp.

*Mirococcopsis magnotubulata* (Borchsenius, 1960)

Borchsenius, 1960: 930 (China: Guangdong Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Mirococcopsis*).

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка и первоописания Бохсениуса, 1960). Тело удлиненное, с почти параллельными боковыми краями, 2.6 мм длиной; передний конец тела сильно склеротизирован. Усики 6-члениковые. Ноги очень маленькие; задние тазики с крупными просвечивающими порами, переходящими на кутикулу заднегруди. Анальный аппарат полноценный. Спинные устья представлены только задней парой. Брюшное устье маленькое, овальное. Многоячеистые железы расположены только вокруг вагинального отверстия. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы простого строения, расположены вдоль всего края вентральной поверхности тела и единично встречаются в медиальной зоне последних стернитов брюшка. Поверхность тела с обеих сторон покрыта короткими щетинками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Вид был описан по голотипу, отправленному на хранение в Китай, где в настоящее время, вероятно, утерян.

**Распространение.** Китай, провинция Гуандун.

**Образ жизни.** Собран на стебле неопределенного бамбука.

*Nudicauda* Gavrilov, 2006

*Nudicauda andreui* (Gómez-Menor Ortega, 1948) (Рис. 2.2.6-15)

Gómez-Menor Ortega, 1948: 110 (*Trabutina*, Spain). Danzig & Miller, 1996: 41. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Mirococcopsis*).

*Mirococcopsis salina* Matesova, 1982: 57 (Kazakhstan). Gavrillov, 2006: 785 (*Nudicauda*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, около 1.4 мм длины. Усики 6-7-члениковые. Ноги, по сравнению с двумя другими видами, более тонкие. На тазаках задних ног в небольшом количестве имеются очень мелкие просвечивающие поры. Спинные устья представлены передней и задней парами. Брюшного устья нет. Анальное кольцо с плотным, местами удваивающимся, рядом пор. Многоячеистые железы (с 10 ячейками) образуют рыхлые ряды на стернитах брюшка, единичные железы встречаются на вентральной поверхности груди. Трехъячеистые железы и простые поры разбросаны по всей поверхности тела. Простые трубчатые железы единично встречаются на всей поверхности тела. Трубчатые железы с широким плоским кольцом и с таким же размером протока, как и простые трубчатые образуют ряды на сегментах брюшка и многочисленны на остальной поверхности тела. Оба типа цилиндрических желез отсутствуют в средней части VI-VIII тергитов брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Мы изучили типы *Trabutina andreui* и *Mirococcopsis salina* и не нашли между ними никаких существенных различий. Экологические различия также отсутствуют – оба сбора сделаны с корней солончаковых растений.

**Материал.** Лектотип и паралектотип *Trabutina andreui* (из коллекции Мадридского Музея Естественной Истории); голотип и паратипы *Mirococcopsis salina* (коллекция ЗИН РАН).

**Распространение.** Испания и Казахстан.

**Образ жизни.** Живет на солончаках на корнях *Salicornia* sp. (Chenopodiaceae) и *Kochia prostrata* (Chenopodiaceae).

#### *Nudicauda nigra* (Matesova, 1957)

Matesova, 1957: 164 (*Ehrornia*, Eastern Kazakhstan). Danzig, 1980: 194 (*Ehrornia*). Gavrillov, 2006: 782 (*Nudicauda*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.4 мм длиной, бордово-красное при жизни. Усики 6-члениковые; иногда третий членик имеет посередине более или менее заметную перетяжку. Ноги с утолщенными члениками, без просвечивающих пор. Спинные устья представлены только задней парой. Брюшного устья нет. Анальное кольцо тонкое, замкнутое, без пор. Многоячеистые железы (с 10, редко с 5-9 ячейками) образуют ряды на стернитах брюшка и единично встречаются на остальной вентральной поверхности тела, образуя группы возле дыхалец. Трехъячеистые железы и простые поры разбросаны на обеих сторонах тела. На анальном сегменте встречаются единичные двойные и тройные поры. Простых трубчатых желез нет. Трубчатые железы с широким плоским кольцом многочисленны по всему телу за исключением последних 5 тергитов брюшка. Волоски и щетинки имеются на обеих сторонах тела; особенно многочисленны на анальном сегменте.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия и дополнительно 9 самок из Восточного Казахстана, 3 самки из России (Астрахань), 3 самки из Монголии.

**Распространение.** Россия (Астрахань), Восточный Казахстан, Монголия.

**Образ жизни.** Живет на корнях полыни. В Восточном Казахстане Г.Я. Матесова наблюдала начало яйцекладки в середине июня; плодовитость самок при этом составляла от 184 до 406 яиц. В Астрахани, самки с сильно развитыми эмбрионами внутри собирались И.А. Гавриловым-Зиминим в середине мая.

#### *Nudicauda orientalis* (Borchsenius, 1949) (Рис. 2.2.6-16)

Borchsenius, 1949: 178 (*Ehrornia*, Russia: Primorsk Terr.). Danzig, 1974: 68; 1975: 52; 1980: 194 (*Humococcus*). Gavrillov, 2006: 784 (*Nudicauda*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Mirococcopsis artomisiphilis* Tang ex Tang & Li, 1988: 17 (China: Inner Mongolia); 1992: 95 (synonymy).

*Mirococcopsis artemisiphilis* Tang ex Tang & Li, 1988: 217 (misprint).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2.5 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги с утолщенными члениками; тазики задних ног с многочисленными просвечивающими порами.

Спинные устья представлены только задней парой. Брюшные устья нет. Анальное кольцо тонкое, без пор. Многоячеистые железы (с 10 ячейками) имеются только на вентральной стороне тела, образуя поперечные ряды на стернитах брюшка, группы возле дыхалец и единично встречаются на вентральной поверхности груди. Трехячеистые железы более или менее равномерно расположены на обеих сторонах тела, образуя группы возле дыхалец. Простые поры многочисленны на обеих сторонах тела. Двойных и тройных пор нет. Простых трубчатых желез нет. Трубчатые железы с широким плоским кольцом образуют рыхлые поперечные ряды на дорсальной и вентральной поверхностях тела, за исключением трех последних тергитов брюшка. Волоски и щетинки многочисленны на обеих сторонах тела, особенно на последних сегментах брюшка. Длина волосков и щетинок сильно варьирует у особей из разных географических точек. Особенно длинными и толстыми волосками, концентрирующимися на конце брюшка и по краю тела отличаются особи из Приморья. Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** *Mirococcopsis artomisiphilis* был описан Тангом в книге Li & Tang, 1988 на странице 17 на китайском языке. В конце этой книги были также даны краткие диагнозы новых видов на английском языке, причем рассматриваемый вид был написан через букву «e» – «*artemisiphilis*», а первым автором книги был указан Танг. В каталоге мировой фауны мучнистых червецов (Ben-Dov, 1994) был принят второй вариант написания видового названия, взятый из английского текста книги, а название «*artomisiphilis*» было отвергнуто, как «misspelling». Такое действие Бен-Дова (1994) противоречит Международному кодексу номенклатуры, так как в данном случае «первым ревизирующим» считается Танг, повторно употребивший название «*artomisiphilis*» в своей монографии (Tang, 1992).

Указание Е.М. Данциг (1975: 52) не относится к данному виду, так как помимо упомянутых ранее отличий (Данциг, 1975) рассматриваемые насекомые не имеют желез с плоским кольцом у отверстия протока.

**Материал.** Лектотип и паралектотип; более 40 самок из Восточной Сибири, Приморского Края, Монголии, Кореи.

**Распространение.** Россия (Восточная Сибирь, Приморский край), Монголия, Китай, Корея.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Artemisia* (Asteraceae). Судя по имеющемуся в коллекции ЗИН РАН спитовому материалу, по крайней мере, начальные этапы развития эмбриона проходят внутри тела самки.

#### *Volvicoccus* Goux, 1945

(?) *Volvicoccus alpinus* Matile-Ferrero, 1983

Matile-Ferrero, 1983: 635 (Switzerland: Parc National des Grisons). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Личинка последнего возраста самки (на основе рисунка и описания: Matile-Ferrero, 1983). Тело удлинено-овальное, 1.6 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие, без просвечивающих пор. Анальный аппарат полноценный. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц пять. Несколько многоячеистых желез имеется на последних стернитах брюшка. Трубчатые железы с глубоким, широким воротничком многочисленны на дорсальной поверхности груди и брюшка и образуют полосу вдоль края вентральной поверхности тела. Имеется последняя пара церариев с двумя тонкими шипами и одной трехячеистой железой.

Самцы и морфология взрослых самок неизвестны.

**Распространение.** Швейцария, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран высоко в горах (2500 м) на *Sesleria coerulans* (Poaceae).

#### *Volvicoccus volvifer* Goux, 1945

Goux, 1945: 30 (France). Matile-Ferrero, 1983: 637. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 566; 2015.

*Mirococcopsis stipae* Borchsenius, 1949: 170. Gavrilov, 2007: 2 (*Volvicoccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2013: 566 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело сильно вытянутое, с почти параллельными боковыми краями, до 4.5 мм длины. Усики 7-члениковые. Ноги тонкие и в сравнении с телом маленькие; задние тазики расширены, с многочисленными микротрубчатыми железами. Анальный аппарат полноценный

или с редуцированным числом микрошипиков. Спинные устьяца представлены только задней парой, плохо заметны. Брюшное устьеце одно, небольшое, округлое или овальное. Многоячеистые железы (с 10, реже с 8-13 ячейками) образуют поперечные полосы на трех последних стернитах брюшка и небольшие группы вдоль вентрального края тела; единичные многоячеистые железы имеются также на последних тергитах брюшка. Простых пор нет. Трубочатые железы образуют широкую полосу вдоль края вентральной поверхности тела и поперечные ряды и полосы на сегментах брюшка. На месте последней пары церариев имеется две длинных щетинки без скоплений трехячеистых желез вокруг. На всей поверхности тела имеются редкие тонкие щетинки.

Самцы неизвестны. Личинка первого возраста описана Гу (Goux, 1945).

**Замечания.** Самки из Крыма обладают полноценным анальным аппаратом (см. рисунок).

**Материал.** Голотип *V. volvifer*; типовая серия *Mirococcopsis stipae*, три самки из Дагестана (10 км восточнее Ахты), две из Казахстана (Западно-Казахстанская обл.) и три из Крыма.

**Распространение.** Франция, Италия, Венгрия, Болгария, Украина (Крым), Россия (Дагестан), Армения, Турция, Казахстан.

**Образ жизни.** Живет на корнях и в пазухах листьев различных злаков, особенно часто на *Stipa* spp.

## 2.2.7. Группа рода (г/р) *Rhizococcus* Künkel d'Herculais, 1878

### *Geococcus* Green, 1902

#### *Geococcus citrinus* Kuwana, 1923

Kuwana, 1923: 51 (Japan). Williams, 1969: 507; 2004: 323. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 50. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 3 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие. Анальные дольки сильно склеротизированы и оканчиваются каждая толстым шипом. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц два, плоские. Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы трех размеров: обычные, средние (сходные по размеру с многоячеистой железой) и крупные (превышающие по размеру многоячеистую железу в 1.5-2 раза). Обычные трехячеистые железы равномерно распределены по всей поверхности тела; железы среднего размера встречаются только в медиальной зоне вентральной поверхности; крупные трехячеистые железы образуют поперечные ряды на тергитах тела и встречаются в краевой зоне вентральной поверхности тела. Цилиндрические железы отсутствуют.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Четыре самки из Японии (о. Кюсю).

**Распространение.** Китай и Япония.

**Образ жизни.** Собран с корней *Citrus aurantium* (Rutaceae).

#### *Geococcus oryzae* (Kuwana, 1907) (Рис. 2.2.7-1)

Kuwana, 1907: 186 (*Ripersia*, Japan). Kuwana, 1923: 52 (*Geococcus*). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 74.

*Geococcus unimaculatus* Borchsenius, 1956: 671 (North Korea). Williams, 1969: 513 (synonymy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело овальное, до 2 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие. Анальные дольки сильно склеротизированы, покрыты многочисленными волосками и оканчиваются каждая толстым шипом. Спинных устьиц две пары. Брюшных устьиц два, плоские. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды в медиальной зоне стернитов брюшка. Пятиячеистых желез нет. Трехячеистые железы двух размеров: обычные мелкие и крупные. Обычные трехячеистые железы равномерно распределены по всей поверхности тела; крупные трехячеистые железы встречаются вдоль края тела на обеих сторонах и в медиальной зоне стернитов брюшка. Цилиндрические железы отсутствуют.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Синтипы *G. unimaculatus*.

**Распространение.** Северная Корея и Япония.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Oryza sativa* (Poaceae).

### *Kissrhizococcus* Kozár et Konczné Benedicty, 2005

#### *Kissrhizococcus hungaricus* Kozár et Konczné Benedicty, 2005

Kozár & Konczné Benedicty, 2005: 142 (Hungary). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, около 0.5 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие. Спинных устьиц у имеющегося паратипа не обнаружено. Брюшных устьиц два, воронковидные. Многоячеистых желез нет. Пятиячеистые и трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела.

Цилиндрические железы отсутствуют.

Самцы неизвестны.

**Замечания.** У изученного нами паратипа не удалось обнаружить вагинального отверстия. Этот факт в сочетании с полным отсутствием многоячеистых желез и крайне мелким размером тела наводит на мысль о том, что *K. hungaricus* может быть в действительности личиночной стадией какого-то иного вида из родов *Rhizococcus* или *Ripersiella*.

**Материал.** Паратип из коллекции Института защиты растений Венгерской Академии наук.

**Распространение.** Венгрия.

**Образ жизни.** Собран с корней *Festuca* sp. (Poaceae) и между корней *Thymus* sp. (Lamiaceae).

### *Rhizoecus* Künkel d'Herculais, 1878

#### *Rhizoecus advenoides* Takagi et Kawai, 1971

Takagi et Kawai, 1971: 374 (Japan). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 138. Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку, этот номинальный вид не имеет существенных отличий от *Rh. inconspicuus* Danzig, 1971. В связи с отсутствием у нас типового материала по японскому виду, мы избегаем формальной синонимии, тем более, что оба обсуждаемых вида были описаны в один год и вопрос приоритета остается открытым.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Япония (Токио).

**Образ жизни.** Собран на корнях *Artemisia lavandulaefolia* (Asteraceae).

#### *Rhizoecus albidus* Goux, 1942

Goux, 1942: 40 (*Rhizoecus* (*Pararhizoecus*), France: Rhone). Schmutterer, 1952: 394. Williams, 1962: 41. Tereznikova, 1975: 248. Danzig, 1980: 196. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 140. Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

*Rhizoecus uniporus* Borchsenius & Tereznikova, 1959: 323 (Ukraine). Ter-Grigorian, 1973: 92. Tereznikova, 1975: 248 (synonymy).

*Rhizoecus gentianae* Panis, 1968 (France and Italy). Danzig & Gavrilo, 2009: 232 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Спинные устья хорошо развиты. Брюшное устье конусовидное. Многоячеистых желез нет. Трехтрубчатые железы обычного размера, на дорсальной поверхности образуют ряд вдоль края тела и вдоль средней его линии, отдельные железы встречаются в средней части тела; на вентральной поверхности эти железы собраны только вдоль края тела. Трубчатые железы узкие, короткие с параллельными краями, малочисленны на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип и 19 самок из России (Иркутская обл., Приморский край), Украины, Армении, Швейцарии, Англии и Ирана.

**Распространение.** Западная Европа: широко, Украина, Россия (Иркутская обл. и юг Приморского края), Армения, Иран.

**Образ жизни.** Живет в основном на злаках, на Дальнем Востоке самки собраны в конце августа.

#### *Rhizoecus inconspicuus* Danzig, 1971

Danzig, 1971: 372 (Russian Primorsk Terr.); 1980: 196. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 230. Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Спинные устья хорошо развиты. Брюшное устье конусовидное. Анальные дольки со склеротизированной пластинкой, на которой расположено 3 длинных и 1-2 более коротких щетинки. Многоячеистые железы малочисленны, расположены на трех последних стернитах брюшка. Трехтрубчатые железы обычного размера, образуют поперечные ряды на дорсальной поверхности тела, встречаются вдоль края вентральной поверхности. Трубчатые железы узкие и короткие с параллельными краями, многочисленны на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Из Японии (Хонсю) описан близкий вид *Rh. advenoides* Takagi et Kawai, 1971, также связанный с полынью. Он отличается отсутствием склеротизированной пластинки на анальных дольках и меньшим числом трубчатых желез. Оба эти признака могут определяться внутривидовой или географической изменчивостью, возможно, эти виды конспецифичны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия (юг Приморского края).

**Образ жизни.** 22 июля откладывающие яйца самки были собраны на корнях *Artemisia* sp.

***Rhizoecus kazachstanus* Matesova, 1980**

Matesova, 1980: 110 (Kazakhstan). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 240. Danzig & Gavrilov, 2009: 228. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Спинные устья слабо развиты. Брюшное устье конусовидное. Анальные дольки у голотипа со склеротизованной пластинкой, у паратипа и в материале из Венгрии склеротизованная пластинка не развита. Многоячеистые железы расположены на трех последних стернитах брюшка. Трехтрубчатые железы обычного размера, многочисленны на обеих сторонах тела. Простые трубчатые железы расположены на обеих сторонах тела, их проток расширен дистально.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Рисунок, основанный на материале из Венгрии (Kozár & Konczné Benedicty, 2007) отличается от типового материала значительно бóльшим числом трубчатых желез.

**Материал.** Голотип и паратип.

**Распространение.** Венгрия и Казахстан.

**Образ жизни.** Собран с *Tanacetum vulgare* (Asteraceae) и *Festuca* sp. (Poaceae).

***Rhizoecus martini* Kozár et Konczné Benedicty, 2007**

Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 258 (Madeira). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Этот номинальный вид, вероятно, конспецифичен широко распространенному *Rh. albidus* Goux, 1942. Изученные нами препараты трех паратипов очень слабо окрашены, а диагностические признаки, приведенные в работе Kozár & Konczné Benedicty (2007), представляются нам недостаточными для обоснования видовой самостоятельности *Rh. martini*.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Три паратипа из коллекции Института защиты растений Венгерской Академии наук.

**Распространение.** Остров Мадейра (Португалия).

**Образ жизни.** Собран под камнем с корней неопределенного злака (Poaceae).

***Rhizoecus szarukani* Kozár et Konczné Benedicty, 2007**

Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 338 (North Korea: Okundong valley). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Спинные устья хорошо развиты. Брюшное устье конусовидное. Анальные дольки без склеротизации. Многоячеистые и трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Трехтрубчатые железы сходны по размеру с многоячеистыми, разбросаны по дорсальной поверхности тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности. Мелкие трубчатые железы с небольшим воротничком расположены на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип из коллекции Института защиты растений Венгерской Академии наук.

**Распространение.** Северная Корея, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в листовом опаде в дубовом лесу.

***Rhizoecus vitis* Borchsenius, 1949 (Рис. 2.2.7-2)**

Borchsenius, 1949: 175 (Crimea). Tereznikova, 1975: 246. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 252. Danzig & Gavrilov, 2009: 232. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики, в отличие от большинства других видов рода, 5-члениковые. Спинные устья хорошо развиты. Брюшных устьев 3, они крупные плоские. Анальные дольки с большой выпуклой склеротизованной пластинкой, на которой расположено 11-15 длинных щетинок. Многоячеистые железы многочисленны на двух последних стернитах брюшка. Трехтрубчатые железы очень крупные, примерно в два раза крупнее многоячеистых желез, расположены на обеих сторонах тела. Простые трубчатые железы широкие, единичны на тергитах брюшка и разбросаны на стернитах брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип и 12 паралектотипов.

**Распространение.** Крым (Балаклава).

**Образ жизни.** Собран на корнях винограда.

*Ripersiella* Tinsley, 1899

*Ripersiella brevipes* (Goux, 1943) (Рис. 2.2.7-3)

Goux, 1943: 41 (*Pararhizoecus*, France: Marseille). Ben-Dov, 1994: 446 (*Rhizoecus*). Kozár & Konczné Benedicty, 2003: 235 (*Ripersiella*). Danzig & Gavrilov, 2009: 236 (*Rhizoecus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное. Усики 6-члениковые. Лобная пластинка имеется. Анальный аппарат с 4 узкими микрошипиками в каждом внешнем ряду, двойным внутренним рядом широких неправильных пор и 6 длинными щетинками. Имеются только задние спинные устьяца, плохо заметны. Брюшное устьеце очень маленькое, слабо выпуклое. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на 4 последних тергитах и стернитах брюшка, встречаются вдоль всего края вентральной поверхности тела и единично присутствуют в медиальной части головогруды и передних сегментов брюшка с обеих сторон. Трехячеистые железы относительно малочисленны, но разбросаны всей по поверхности тела. Простые трубчатые железы мелкие, их длина меньше диаметра многоячеистой железы. У имеющихся плохо окрашенных препаратов типовых самок мы обнаружили лишь по несколько таких желез на вентральной поверхности последних сегментов брюшка, тогда как Goux (1943) указывает на наличие нескольких десятков желез с каждой стороны тела. Двухтрубчатых желез нет.

Самцы неизвестны. Личинки первого возраста описаны Goux (1943).

**Материал.** Голотип и три паратипа из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Марсель), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Santolina chamaecyparissus* (Asteraceae).

*Ripersiella brussieui* Goux, 1985

Goux, 1985: 115 (France: Rhone). Ben-Dov, 1994: 446 (*Rhizoecus*). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 412 (*Ripersiella*). Danzig & Gavrilov, 2009: 225 (*Rhizoecus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное. Усики 6-члениковые. Лобная пластинка отсутствует. Анальный аппарат с 5 узкими микрошипиками в каждом внешнем ряду, 6 широкими порами в каждом внутреннем ряду и 6 длинными щетинками. Две пары спинных устьиц имеются, плохо заметны. Брюшное устьеце слабо выпуклое и слабо склеротизированное. Многоячеистые железы малочисленны, имеются на двух последних сегментах брюшка и на голове. Простых трубчатых желез нет. Двухтрубчатые железы примерно одного размера; длина их трубчатого протока чуть больше диаметра многоячеистой железы; присутствуют по несколько штук на каждом тергите тела и встречаются вдоль всего края вентральной поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Рона), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней неопределенного злака (Poaceae).

*Ripersiella halophila* (Hardy, 1868) (Рис. 2.2.7-4)

Hardy, 1868: 136 (*Coccus*, Scotland). Williams, 1962: 47. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 458 (*Ripersiella*). Danzig & Gavrilov, 2009: 238 (*Rhizoecus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Лобная пластинка имеется. Спинные устьяца хорошо развиты. Брюшное устьеце конусовидное. Многоячеистые железы расположены на трех последних стернитах брюшка. Двухтрубчатые железы такого же размера как многоячеистые, малочисленны, расположены только на дорсальной поверхности тела. Простые трубчатые железы мелкие, с параллельными краями, многочисленны на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** 14 самок из России (Карелия), 2 из Италии, по одной серии из Ирландии и Болгарии (Рильские горы).

**Распространение.** Западная Европа: широко, Россия (Карелия).



**Образ жизни.** Многоядный вид. В Карелии собран на литорали Белого моря на различных травянистых растениях (Данциг, Пржиборо, 1995).

***Ripersiella hibisci*** (Kawai et Takagi, 1971)

Kawai & Takagi, 1971 (*Rhizoecus*, Japan: Tokyo). Matile-Ferrero, 1976: 303 (*Ripersiella*). Williams & Granara de Willink, 1992: 537. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 458. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз [Diagnosis].** Самка (на основе рисунка и описания: Kawai & Takagi, 1971). Усики 5-члениковые. Лобная пластинка имеется. Спинные устья хорошо развиты. Брюшное устье обычно отсутствует, реже имеются 1-2 мелких устья. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка и единично встречаются на сегментах головогруды. Двухтрубчатые железы двух размеров: крупные железы расположены вдоль края дорсальной поверхности тела и единично на дорсальной поверхности головогруды; мелкие двухтрубчатые железы образуют поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка. Простые трубчатые железы отсутствуют.

Самцы описаны Ходсоном (Hodgson, 2005). Морфология личинок неизвестна.

**Распространение.** В Палеарктике вид известен из Японии и Китая. Кроме того отмечен (вероятно завезен) в США (Флорида и Гавайские о-ва).

**Образ жизни.** Полифаг, живет на корнях растений из разных семейств.

***Ripersiella kaydani*** Kozár et Konczné Benedicty, 2004

Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 307 (East Turkey). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Этот вид (также как и *R. vidanoi* Marotta et Tranfaglia, 1995) близок, возможно, конспецифичен *R. petiti* (Goux, 1941) от которого отличается лишь меньшим числом микрошипииков анального кольца (см. определительную таблицу).

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Четыре паратипа из коллекции Института защиты растений Венгерской Академии наук.

**Распространение.** Турция.

**Образ жизни.** Собран с корней *Narcissus* sp. [Amaryllidaceae].

***Ripersiella kondonis*** (Kuwana, 1923)

Kuwana, 1923: 55 (*Rhizoecus*, Japan). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 480. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка и описания: Kuwana, 1923). Усики 5-члениковые. Лобная пластинка не заметна. Спинных устьиц 1-2 (индивидуальная изменчивость), одно из которых более крупное и выпуклое. Многоячеистые железы образуют поперечные полосы на трех задних стернитах брюшка. Двухтрубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на большинстве тергитов тела и встречаются на вентральной поверхности брюшка. Трубчатые железы с воротничком, закрывающим около половины длины протока, образуют поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай, Япония, США, Гватемала.

**Образ жизни.** Полифаг, живет на корнях растений из разных семейств.

***Ripersiella maasbachi*** (Jansen, 2003)

Jansen, 2003: 297 (China). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 488. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка и описания: Jansen, 2003). Усики 6-члениковые. Лобная пластинка имеется. Спинных устьиц две пары. Брюшное устье сильно выпуклое, коническое. Многоячеистые железы малочисленны, имеются лишь на трех последних стернитах брюшка. Двухтрубчатые железы одного размера; длина их протока примерно равна диаметру многоячеистой железы; присутствуют по несколько штук на каждом тергите тела и встречаются вдоль всего края вентральной поверхности тела. Простых трубчатых желез нет.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (без конкретного местонахождения).

**Образ жизни.** Вид был описан с корней различных деревьев бонсай, импортированных из Китая в Нидерланды.

***Ripersiella microtubulata*** (Gavrilov et Danzig, 2009) (Рис. 2.2.7-5)

Gavrilov & Danzig, 2009: 238 (*Rhizoecus*, Russia: Astrakhan). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Ripersiella*).

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Спинные устья слабо развиты. Брюшное устье конусовидное. Многоячеистые железы расположены на трех последних стернитах брюшка. Двухтрубчатые железы очень мелкие, сопоставимы по размеру с трехячеистыми железами. Простые трубчатые железы широкие, расширены к сильно склеротизированной вершине. По имеющемуся в нашем распоряжении материалу, трудно судить о расположении двухтрубчатых и трубчатых желез. Представляется, что они образуют поперечные ряды на вентральной поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и паратип.

**Распространение.** Россия (Астрахань).

**Образ жизни.** Собран на тонких корнях *Artemisia vulgaris* (Asteraceae) 13 мая в период начала откладки яиц.

***Ripersiella ornata*** (Borchsenius, 1949) (Рис. 2.2.7-6)

Borchsenius, 1949: 176 (*Rhizoecus*, Armenia). Ter-Grigorian, 1973: 90. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 288 (as *Ripersiella periolana*, misidentification). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Rhizoecus ornatooides* Tang, 1992: 62 (a substitute name erected in connection with the considering of the name of Borchsenius as a homonym of *Rh. ornatus* Hambleton, 1976. However, subsequently the species of Hambleton was used as a type species of a separate genus *Benedictycoccina* Kozár et Foldi, 2004, consequently the name of Borchsenius is valid).

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Спинные устья хорошо развиты. Брюшное устье выпуклое, конусовидное. Анальные дольки с большой плоской склеротизированной пластинкой, на которой расположены 3 длинных и 1 короткая щетинка. Многоячеистые железы расположены на двух-трех последних стернитах брюшка. Двухтрубчатые железы (ошибочно указаны как трехячеистые в описаниях Борхсениуса и Тер-Григорян и как трехтрубчатые у Kozár & Konczné Benedicty) по размеру равны многоячеистым железам, образуют поперечные ряды на дорсальной стороне тела и разреженно встречаются на вентральной. Трубчатые железы мелкие, с параллельными краями и сильно склеротизированным дистальным участком протока, имеются на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** В описании *R. periolana* Goux, 1985, выполненном в работе Kozár & Konczné Benedicty (2007) по самкам из Венгрии и Турции указаны многочисленные трубчатые железы на обеих сторонах тела, что свидетельствует о принадлежности венгерского и турецкого материала к *R. ornata* (Borchsenius, 1949).

**Материал.** Голотип.

**Распространение.** Венгрия, Армения, Турция.

**Образ жизни.** Единственная собранная самка (голотип) была найдена под камнем.

***Ripersiella ovooides*** (Goux, 1943) (Рис. 2.2.7-7)

Goux, 1943: 47 (*Pararhizoecus*, France: Marseilles). Kozár & Konczné Benedicty, 2003: 236 (*Ripersiella*); 2007: 508. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые, сильно укороченные, даже в сравнении с другими палеарктическими видами рода. Лобная пластинка отсутствует. Анальный аппарат с 5 узкими микрошипиками в каждом внешнем ряду, 5 широкими порами в каждом внутреннем ряду и 6 щетинками. Обе пары спинных устьиц имеются. Брюшное устье маленькое, округлое, слабо выпуклое. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды на двух предпоследних тергитах и 3 последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы малочисленны, разбросаны по всей поверхности тела. Двухтрубчатых желез нет. Трубчатые железы двух размеров: крупные, с небольшим воротничком, примерно равны по длине диаметру многоячеистых желез,

равномерно разбросаны по всей поверхности тела; очень мелкие трубчатые железы уникальной структуры (см. рисунок) встречаются на двух последних сегментах брюшка и вдоль края тела на обеих его сторонах. Щетинки тела короткие и тонкие. На вершине анальных долек расположено 3 более длинных щетинки.

Самцы неизвестны. Личинки первого возраста описаны Goux (1943).

**Материал.** Голотип и паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция (Марсель), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Artemisia campestris* (Asteraceae).

***Ripersiella parva*** (Danzig, 1985) (Рис. 2.2.7-8)

Danzig, 1985: 121 (*Rhizoecus*, Russia: North Caucasus). Tang, 1992: 69 (*Ripersiella*). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 511. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Лобная пластинка имеется. Спинные устья слабо развиты. Брюшное устье плоское. Многоячеистые железы расположены на V-VII тергитах и IV-VIII стернитах брюшка. Двухтрубчатых желез не обнаружено, но имеются сильно склеротизированные поры с неясной структурой. Трубчатые железы с воротничком, многочисленны на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Типовая серия.

**Распространение.** Россия (Северный Кавказ), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Sempervivum caucasicus* (Crassulaceae) и *Artemisia vulgaris* (Asteraceae).

***Ripersiella periolana*** Goux, 1985 (Рис. 2.2.7-9)

Goux, 1985: 119 (Northern Italy: Cannobio and Periole). Ben-Dov, 1994: 466 (*Rhizoecus*). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 514 (*Ripersiella*). Danzig & Gavrilov, 2009: 225 (*Rhizoecus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Лобная пластинка имеется. Спинных устьев две пары. Брюшное устье сильно выпуклое, в форме усеченного конуса. Многоячеистые железы малочисленны, имеются только на трех последних стернитах брюшка. Мелкие дисковидные поры (примерно в 3 раза меньше по диаметру, чем трехячеистые железы) равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Двухтрубчатые железы примерно одного размера, длина их трубчатого протока примерно равна диаметру многоячеистой железы; образуют поперечные ряды на всех тергитах и стернитах тела, кроме последнего сегмента брюшка, где имеется лишь по одной железе на вентральной стороне каждой анальной дольки. Трубчатых желез нет. Дорсальная поверхность анальных долек с большой склеротизированной пластинкой, на которой расположены 3 длинных и несколько коротких щетинок. Жесткие щетинки различной длины многочисленны на обеих сторонах тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** В описании *R. periolana* Goux, 1985, выполненном в работе Kozár & Konczné Benedicty (2007) по самкам из Венгрии и Турции указаны многочисленные трубчатые железы на обеих сторонах тела, что свидетельствует о принадлежности Венгерского и Турецкого материала к *R. ornata* (Borchsenius, 1949).

**Материал.** Голотип и 3 паратипа из коллекции MNHN.

**Распространение.** Италия.

**Образ жизни.** Живет на корнях злаков (Poaceae).

***Ripersiella petiti*** (Goux, 1941) (Рис. 2.2.7-10)

Goux, 1941: 197 (*Rhizoecus* (*Pararhizoecus*), France: Camargue). Matile-Ferrero, 1976: 303 (*Ripersiella*). Ben-Dov, 1994: 466 (*Rhizoecus*). Kozár & Konczné Benedicty, 2003: 236 (*Ripersiella*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Лобная пластинка плохо заметна. Анальный аппарат с 9 узкими микрошипиками в каждом внешнем ряду, двойным внутренним рядом широких неправильных пор и 6 длинными щетинками. Имеется только задняя пара спинных устьев, плохо заметны. Брюшное устье выпуклое, в форме усеченного конуса. Многоячеистые железы малочисленны, имеются только на трех последних стернитах брюшка и единично

встречаются на последних тергитах брюшка. Двухтрубчатые железы примерно одного размера, при взгляде анфас они слегка крупнее трехячеистых желез, а длина трубчатого протока примерно равна диаметру многоячеистых желез; образуют поперечные ряды из 4-5 желез на большинстве тергитов тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности брюшка и заднегруди. Трубчатые железы с узким и коротким воротничком, одного размера, мелкие, их длина примерно в два раза меньше диаметра многоячеистой железы, разбросаны по обеим сторонам тела. Длинные толстые щетинки многочисленны на обеих сторонах тела.

Самцы неизвестны. Личинки первого возраста описаны Goux (1941).

**Материал.** Паратип из коллекции MNHN.

**Распространение.** Франция, Турция.

**Образ жизни.** Собран с неопределенного растения.

***Ripersiella poltavae*** (Laing, 1929) (Рис. 2.2.7-11)

Laing, 1929: 469 (*Rhizoecus*, Ukraine: Poltava). Borchsenius, 1949: 177. Hambelton, 1946: 50. Tereznikova, 1975: 251. Kozár & Konczné Benedicty, 2003: 236 (*Ripersiella*); 2007: 524. Danzig & Gavrilov, 2009: 232 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Rhizoecus desertus* Ter-Grigorian, 1967: 93 (Armenia). Danzig & Gavrilov, 2009: 232 (synonymy).

*Rhizoecus pallidus* Tereznikova, 1968: 377 (Ukraine). Danzig & Gavrilov, 2009: 232 (synonymy).

*Ripersiella lelloi* Mazzeo, 1995: 181 (Italy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Спинных устьиц две пары. Брюшное устье слабовыпуклое. Многоячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Двухтрубчатые железы мельче многоячеистых желез, встречаются на дорсальной стороне тела и по краю вентральной. Трубчатые железы с маленьким воротничком, встречаются на обеих сторонах тела, малочисленны.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** В описании и на рисунке Терезниковой (1975) двухтрубчатые железы пропущены.

*Ripersiella lelloi* Mazzeo, 1995, судя по подробному оригинальному описанию и рисунку никаких отличий от *R. poltavae* не имеет.

*R. caesii* Schmutterer, 1956, описанный из Германии, вероятно конспецифичен *R. poltavae*. К сожалению, мы не смогли ознакомиться с типом данного вида, а тотальный рисунок в оригинальном описании отсутствует.

**Материал.** Лектотип и паралектотипы *Rh. poltavae*, голотип *Rh. desertus*, паратип *Rh. pallidus* и большая серия самок и личинок из Казахстана, 1 самка из Киргизии.

**Распространение.** Италия, Украина, Россия (Краснодарский край), Армения, Казахстан, Киргизия.

**Образ жизни.** Кормовые растения типовой серии *R. poltavae* неизвестны, *R. desertus* был описан с *Veronica armena*, *R. pallidus* – со злака.

***Ripersiella sasae*** (Takagi et Kawai, 1971)

Takagi & Kawai, 1971: 377 (*Rhizoecus*, Japan: Hokkaido). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 542. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Takagi & Kawai, 1971). Усики 6-члениковые. Лобная пластинка отсутствует. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устье выпуклое, в форме усеченного конуса. Многоячеистые желез нет. Двухтрубчатые железы одного размера, образуют поперечные ряды на большинстве тергитов тела и встречаются вдоль края вентральной поверхности брюшка. Трубчатые железы с коротким воротничком, одного размера, мелкие, образуют поперечные ряды на тергитах и стернитах брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Япония, завезен на Мадейру (Franco et al., 2011).

**Образ жизни.** Собран с корней *Sasa* sp. (Poaceae).

***Ripersiella theae*** (Kawai et Takagi, 1971)

Kawai et Takagi, 1971: 175 (*Rhizoecus*, Japan: Honshu Is.). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 556. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид, вероятно, конспецифичен *R. kondonis* (Kuwana, 1923). Приведенные отличия (меньшее число многоячеистых желез и наличие только одного брюшного устья лежат в пределах обычной индивидуальной изменчивости мучнистых червецов.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Япония (Хонсю), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с корней *Thea sinensis* (Theaceae).

***Ripersiella tritici*** (Borchsenius, 1949) (Рис. 2.2.7-12)

Borchsenius, 1949: 177 (*Rhizoecus*, Russia: Orenburg Prov.). Tereznikova, 1975: 251. Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 564 (*Ripersiella*). Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

*Rhizoecus pratensis* Borchsenius et Tereznikova, 1959: 322 (Ukraine: Transcarpathia). Kozár, Benedicty, 2007: 526 (*Ripersiella*). Danzig & Gavrilo, 2009: 236 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Лобная пластинка имеется. Обе пары спинных устьиц хорошо развиты. Брюшное устье слабовыпуклое. Многоячеистые железы имеются на трех последних тергитах и стернитах брюшка. Двухтрубчатые железы мельче многоячеистых желез, малочисленны на обеих сторонах тела. Трубчатые железы широкие, с параллельными краями, с широким воротничком, разбросаны по всей поверхности тела.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотипы *R. tritici* и *R. pratensis* и серия самок из Казахстана.

**Распространение.** Италия, Украина, Россия (Оренбургская обл.), Западный Казахстан.

**Образ жизни.** Собран на *Festuca sulcata* и *Koeleria gracilis* (Poaceae).

***Ripersiella vidanoi*** Marotta et Tranfaglia, 1995

Marotta & Tranfaglia, 1995: 271 (Italy: Sicily). Kozár & Konczné Benedicty, 2007: 565. Danzig & Gavrilo-Zimin, 2015.

**Замечания.** Этот вид (также как и *R. kaydani* Kozár et Konczné Benedicty, 2004) близок, возможно, конспецифичен *R. petiti* (Goux, 1941) от которого отличается лишь меньшим числом микрошипиков анального кольца (см. определительную таблицу).

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Италия (Сицилия).

**Образ жизни.** Собран в муравейнике.

## 2.2.8. Группа рода (г/р) *Nipaecoccus* Šulc, 1945

### *Adelosoma* Borchsenius, 1948

#### *Adelosoma phragmitidis* Borchsenius, 1948

Borchsenius, 1948: 584 (Tajikistan); 1949: 198. Williams, 1970: 116; 2004: 45. Tang, 1992: 321. Danzig, 1998: 158 (lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённое или широкоовальное, до 6 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги в сравнении с телом маленькие; тазики задних ног расширены, с большим числом просвечивающих пор, переходящих на поверхность заднегруди. Брюшное устье 1, большое, со срединной перетяжкой. Многоячеистые железы образуют широкую полосу вдоль края тела и ряды или полосы на II-VII тергитах и VI-VIII стернитах брюшка. Трубочатые железы с небольшим, плохо заметным воротничком, двух размеров, расположены вдоль края брюшных сегментов на обеих сторонах тела; мелкие железы кроме того образуют поперечные ряды на трех последних стернитах брюшка. Многочисленные тонкие шипы и толстые щетинки образуют широкую полосу вдоль всего края тела, как с дорсальной, так и с вентральной стороны. Отдельные шипы встречаются также в средней части тергитов брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Три серии из Таджикистана, в том числе типовая, 1 самка из Туркмении, 2 серии из Афганистана.

**Распространение.** Туркмения, Таджикистан, Афганистан, Пакистан, Непал, Индия. **Образ жизни.** Живет в пазухах листьев крупных злаков: *Phragmites australis*, *Arundo donax*, *Saccharum bengalense*.

### *Nipaecoccus* Šulc, 1945

#### *Nipaecoccus delassusi* (Balachowsky, 1925) (Рис. 2.2.8-1)

Balachowsky, 1925: 317 (*Ripersia*, Algeria: Massif de l'Edough); 1969: 148 (*Amonostherium*). Marotta, 1992: 79 (*Nipaecoccus*, lectotype designation). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело полушаровидное, до 3 мм длиной, фиолетово-черное. Усики 7-члениковые. Ноги малы в сравнении с телом; задние тазики слегка расширены, с просвечивающими порами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы малочисленны, образуют поперечные ряды на пяти последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы разного размера; дорсальные примерно в 1.5 раза крупнее вентральных. Трубочатые железы с небольшим воротничком, двух размеров. У имеющихся плохо отпрепарированных самок оценить точное расположение трубочатых желез затруднительно, но кажется, что железы обоих размеров единично встречаются на дорсальной поверхности тела, а на вентральной они многочисленны в краевой зоне брюшка и единично встречаются на груди. Церариев 4-5 пар, на последних брюшных сегментах; каждый церарий с 2 широко расставленными шипами и несколькими трехячеистыми железами. Крупные шипы, аналогичные шипам церариев расположены вдоль всего края тела. Толстые, шиповидные щетинки образуют поперечные ряды на тергитах тела.

**Материал.** Серия самок из Франции (Вар).

**Распространение.** Испания, Франция, Италия, Алжир.

**Образ жизни.** Живет на *Erica arborea* и *E. tetralix* (Ericaceae). Яйцеживородящий вид; внутри тела препарированных самок имеются многочисленные полностью развитые личинки.

#### *Nipaecoccus lycii* Tang, 1992

Tang, 1992: 597 (China: Ningxia). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному рисунку в книге Тана (Tang, 1992) этот вид отличается от обычных самок широко распространенного и вариативного *Nipaecoccus viridis* (Newstead, 1894) лишь менее многочисленными многоячеистыми и трубочатыми железами на вентральной поверхности тела, что вероятно лежит в пределах внутривидовой изменчивости *N. viridis*.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран с *Lycium chinense* (Solanaceae).

***Nipaeococcus nipae*** (Maskell, 1893)

Maskell, 1893: 232 (*Dactylopius*, Guyana: Demerara). Cockerell, 1902: 252 (*Pseudococcus*). Lindinger, 1924: 179 (*Ceroputo*). Gómez-Menor Ortega, 1937: 366 (*Ripersia*). Šulc, 1945: 1 (*Nipaeococcus*). Borchsenius, 1949: 260. Ferris, 1950: 109. Williams & Granara de Willink, 1992: 277. Williams, 2004: 442. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной, желтое при жизни и чернеющее после обработки спиртом или щелочью, покрытое характерным восковым покровом (см. рисунок). Усики 6-8-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики слегка расширены, с просвечивающими порами. Брюшное устье маленькое, овальное. Многоячеистые железы малочисленны, образуют поперечные ряды на пяти последних стернитах брюшка. Простые трубчатые железы одного размера, мелкие, примерно равны по длине диаметру многоячеистой железы, встречаются в медиальной зоне вентральной поверхности брюшка и многочисленны в медиальной зоне вентральной поверхности груди. Церарии развиты только на сегментах брюшка; каждый церарий с 1-2 короткими толстыми, широко расставленными шипами и несколькими трехячеистыми железами. Крупные шипы, аналогичные шипам церариев и мелкие шипики разбросаны по всей дорсальной поверхности тела.

Самцы и личинки обоих полов описаны Шульцем (Šulc, 1944), самцы – описаны Бедслей (Beardsley, 1960) и Афифи (Afifi, 1968).

**Материал.** Пять самок из Грузии (Батуми).

**Распространение.** Широко распространен во всех тропических и субтропических регионах мира. Родиной, вероятно, являются тропики Южной Америки. На территории Палеарктики в открытом грунте обычен в странах Южной Европы, Северной Африки, Малой Азии, Китае; в более северных широтах обычен в теплицах.

**Образ жизни.** Широкий полифаг, живет на листьях и тонких ветвях различных двудольных древесных и кустарниковых растений, в Палеарктике – главным образом на листьях различных пальм.

***Nipaeococcus planococcoides*** (Borchsenius, 1962)

Borchsenius, 1962: 235 (*Pedronia*, China: Yunnan Prov.). Tang, 1992: 377 (*Planococcus*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Nipaeococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики, бедра и голени с просвечивающими порами. Брюшное устье крупное, со серединой перетяжкой. Многоячеистые железы образуют ряды и полосы на пяти задних стернитах брюшка и встречаются на вентральной поверхности головогруды. Трубчатые железы с небольшим кутикулярным воротничком, двух размеров: крупные железы образуют группы вдоль всего края вентральной поверхности тела и встречаются в медиальной зоне стернитов брюшка; мелкие железы образуют поперечные ряды на шести задних стернитах брюшка. Церариев 18 краевых пар и 7-8 пар в медиальной и субмедиальной зонах дорсальной поверхности тела; медиальные церарии вместе с отдельными шипами, сопровождающимися 3-4 трехячеистыми железами образуют поперечные ряды на всех тергитах тела. Помимо шипов на дорсальной поверхности тела встречаются различной толщины короткие щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Шесть паратипов и две дополнительных самки из Китая.

**Распространение.** Китай (Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет на листьях в веточках различных деревьев и кустарников: *Buddleia officinalis* (Loganiaceae), *Schima wallichii* (Ternstroemiaceae), *Eurya* (Theaceae).

***Nipaeococcus rorismarinis*** (Boyer de Fonscolombe, 1834) (Рис. 2.2.8-2)

Boyer de Fonscolombe, 1834: 217 (*Coccus*, France: Provence). Targioni Tozzetti, 1868: 726 (*Eriococcus*). Balachowsky, 1969: 149 (*Amonostherium*). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015 (*Nipaeococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной. Усики 7-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики с просвечивающими порами. Брюшного устья нет. Многоячеистые железы образуют поперечные ряды в медиальной зоне стернитов брюшка и единично встречаются на вентральной поверхности головогруды. Трубочатые железы трех типов: простые (крупные и мелкие) и грибовидные (средние по размеру); кажется, что все трубочатые железы разбросаны по дорсальной поверхности тела, но точное расположение по имеющимся препаратам оценить сложно. Церариев 1-2 пары на последних сегментах брюшка;  $S_{18}$  с тремя длинными шипами и группой трехячеистых желез,  $S_{17}$  – с двумя шипами и одной трехячеистой железой. Дорсальная поверхность тела на голове и груди покрыта щетинками различной величины, а на брюшке – тонкими шипами.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Четыре самки из Франции (коллекция ЗИН РАН), 27 серий самок из Франции, 2 серии из Испании и одна самка из Алжира (коллекция MNHN).

**Распространение [Distribution].** Испания, Франция, Алжир.

**Образ жизни.** Живет на стеблях *Rosmarinus officinalis* (Lamiaceae).

***Nipaeococcus tremae*** (Borchsenius, 1962)

Borchsenius, 1962: 235 (*Pedronia*, China: Yunnan Prov.). Tang, 1992: 316. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (*Nipaeococcus*).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2 мм длиной. Усики 8-члениковые. Ноги нормально развиты; задние тазики с просвечивающими порами. Брюшное устье маленькое или отсутствует. Многоячеистые железы образуют ряды на стернитах брюшка. Трубочатые железы с небольшим кутикулярным воротничком, примерно одного размера, образуют группы вдоль всего края вентральной поверхности груди и брюшка. Церариев 15-17 краевых пар, 7-9 пар в субмедиальной зоне дорсальной поверхности тела и 11 пар вдоль средней линии тела; большинство церариев с 2 шипами, но некоторые церарии вдоль средней линии тела с 3 шипами. Помимо шипов на дорсальной поверхности тела встречаются различной длины щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Два паратипа и дополнительная серия самок из Китая.

**Распространение.** Китай (Юньнань), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран со стеблей *Trema* sp. (Urticaceae).

***Nipaeococcus viridis*** (Newstead, 1894)

Newstead, 1894: 25 (*Dactylopius*, India: Madras). Fernald, 1903: 112 (*Pseudococcus*). Ali, 1970: 113 (*Nipaeococcus*). Williams, 1985: 244 (lectotype designation). Williams & Watson, 1988: 124. Williams, 2004: 448. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Dactylopius vastator* Maskell, 1895: 65 (Hawaii: Honolulu). Ali, 1970: 113 (synonymy).

*Dactylopius perniciosus* Newstead et Willcocks, 1910: 138 (Egypt: Cairo). Zimmerman, 1948: 245 (synonymy).

*Pseudococcus solitarius* Brain, 1915: 104 (South Africa: Pretoria). De Lotto, 1958: 110 (synonymy).

*Ripersia theae* Rutherford, 1915: 111 (Sri Lanka). Williams, 1999: 91 (synonymy).

*Pseudococcus perniciosus* Newstead, 1920: 179 (Uganda: Kabete). Williams, 1958: 220 (synonymy).

*Pseudococcus filamentosus corymbatus* Green, 1922: 379 (Sri Lanka). Williams, 1958: 212 (synonymy).

*Trionymus sericeus* James, 1936: 203 (Kenia: Kitale). Williams, 1958: 212 (synonymy); 1985: 244.

**Замечания.** Преимущественно тропический вид, близкий к *N. nipaе* и отличающийся более многочисленными многоячеистыми и трубочатыми железами. Подробные описания и рисунки этого вида см. в перечисленных выше работах по тропической фауне.

Самцы описаны в следующих работах: Afifi (1968), Ghosh & Ghose (1989), Beardsley (1960), личинки – в статье: Ghosh & Ghose (1989).

**Материал.** Две серии самок из Ирака, 1 серия из Ирана, 4 серии из Китая, по одной серии из Непала, Индии и Вьетнама; 3 самца из Китая.

**Распространение.** Широко распространен во всех тропических регионах мира. Родиной, вероятно, являются тропики Южной Америки. В Палеарктике отмечен в Алжире, Египте, Сирии, Израиле, Иордании, Саудовской Аравии, Иране, Ираке, Китае, Японии.



**Образ жизни.** Широкий полифаг, живет на всех частях различных двудольных и однодольных растений.

*Trabutina* Marchal, 1904

*Trabutina crassispinosa* Borchsenius, 1941

Borchsenius, 1941: 133 (Turkmenia); 1949: 193. Ter-Grigorian, 1973: 118. Tang, 1992: 338. Danzig & Miller, 1996: 28. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4 мм длиной. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики расширены, с просвечивающими порами. Анальный аппарат подковообразной формы, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипикиков и 8 щетинками разной длины (см. рисунок). Многоячеистые железы встречаются на двух-трех последних тергитах брюшка и многочисленны в медиальной зоне вентральной поверхности груди и брюшка. Трехячеистые железы малочисленны: на дорсальной поверхности они разбросаны на четырех последних сегментах брюшка и единичны на остальной поверхности тела; на вентральной поверхности они сконцентрированы вблизи дыхалец, рыхло расположены на голове и груди. Простые дисковидные поры единично встречаются на дорсальной поверхности тела и по краю вентральной. Трубочатые железы простые, примерно одного размера, разбросаны по всей поверхности тела. Шипы толстые, заметно суженные у основания, расположены на 6-7 задних тергитах брюшка; их число и величина возрастают по направлению к заднему концу тела. На тергитах передней части тела и по краю стернитов их замещают тонкие шипики или короткие шиповидные волоски.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип, паралектотипы и дополнительные серии самок из России (Дагестан), Грузии, Туркмении, Таджикистана, Турции, Ирана, и Северного Афганистана.

**Распространение.** Россия (Дагестан), Грузия, Азербайджан, Туркмения, Таджикистан, Турция, Израиль, Иран, Афганистан, Монголия, Китай.

**Образ жизни.** Живет на веточках *Tamarix laxa* и *T. arceuthoides*. Экология и фенология вида изучены Базаровым (1968).

*Trabutina elastica* Marchal, 1904

Marchal, 1904: 449 (South Algeria). Danzig & Miller, 1996: 38. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики расширены, с просвечивающими порами. Анальный аппарат округлой формы, без пор и микрошипикиков, но с многочисленными щетинками разной длины (см. рисунок). Многоячеистые железы встречаются на двух-трех последних тергитах брюшка и многочисленны в медиальной зоне вентральной поверхности груди и брюшка. Трехячеистые железы малочисленны, встречаются на тергитах и стернитах брюшка, на вентральной поверхности головы, образуют группы возле дыхалец. Простые дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела. Простые трубочатые железы двух размеров, разбросаны по всей поверхности тела. Шипы обычно полностью отсутствуют, реже единично встречаются на последнем тергите брюшка. Тело с обеих сторон покрыто тонкими щетинками и волосками различной длины.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Два паралектотипа и серия самок из Алжира.

**Распространение.** Испания, Алжир, Марокко.

**Образ жизни.** Живет на веточках *Tamarix aphylla*, *T. articulata*, *T. gallica*, *T. pauciovulata*.

*Trabutina manipara* (Hemprich et Ehrenberg, 1829)

Hemprich & Ehrenberg ex Ehrenberg, 1829: 1 (*Coccus*, Egypt: Sinai). Bodenheimer, 1929: 64. Archangelskaya, 1937: 133. Borchsenius, 1941: 128; 1949: 189. Ben-Dov, 1988: 389 (neotype designation). Tang, 1992: 337. Danzig & Miller, 1996: 12. Williams, 2004: 811. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Trabutina leonardi* Silvestri ex Leonardi, 1920: 451 (Italy: Calabria). Danzig & Miller, 1996: 12 (synonymy).

*Trabutina palestina* Bodenheimer, 1927: 179 (Israel). Ben-Dov, 1988: 389 (synonymy).

*Trabutina bogdanovikatjkovi* Borchsenius, 1941: 131 (Uzbekistan). Danzig & Miller, 1996: 12 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 6-7-члениковые. Ноги маленькие; задние тазики расширены, с просвечивающими порами. Анальный аппарат подковообразной формы, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипики и 8 щетинками разной длины (см. рисунок). Многоячеистые железы расположены только на вентральной поверхности тела; особенно многочисленны на брюшке. Трехячеистые железы разбросаны по всему телу, концентрируясь вокруг дыхалец, устьиц и на задних тергитах брюшка. Простые дисковидные поры собраны возле анального отверстия. Простые трубчатые железы трех размеров: самые крупные расположены в средней части вентральной поверхности головогруды; на остальной поверхности тела расположены железы среднего размера; среди них на дорсальной поверхности встречаются мелкие железы. Шипы тонкие, конусовидные (иногда утолщенные и короткие, но без заметного сужения к основанию), расположены на трех-пяти задних тергитах брюшка. Далее кпереди их замещают тонкие шипики и щетинки.

Личинки обоих полов и взрослый самец описаны в статье Данциг и Миллера (Danzig & Miller, 1996).

**Материал.** Неотип *T. mannipara*, лектотипы *T. leonardi* и *T. palestina*, типовая серия *T. bogdanovikatjkovi* и многочисленные серии самок из Грузии, Казахстана, Средней Азии, Италии, Ирана, Израиля, Египта, Туниса.

**Распространение.** Франция, Италия, Алжир, Египет, Тунис, Израиль, Иран, Казахстан, Туркмения, Узбекистан, Таджикистан, Пакистан, Китай.

**Образ жизни.** Живет на разных видах рода *Tamarix*.

#### *Trabutina serpentina* (Green, 1919)

Green, 1919: 117 (*Naiacoccus*, Pakistan: Lahore). Bodenheimer, 1929: 117. Archangelskaya, 1937: 33. Borchsenius, 1949: 195. Ter-Grigorian, 1973: 123. Danzig & Miller, 1996: 31 (*Trabutina*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Naiacoccus serpentinus minor* Green, 1919: 118 (Pakistan). Borchsenius, 1949: 196 (as separate species). Tang, 1992: 330. Danzig & Miller, 1996: 31 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Усики 6-8(редко 9)-члениковые. Ноги с сильно утолщенными члениками, крупнее, чем у других видов рода. Анальный аппарат подковообразной формы, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипики и 6-8 щетинками (см. рисунок). Многоячеистые железы образуют поперечные ряды и полосы на тергитах и стернитах брюшка; число желез на дорсальной поверхности тела сильно варьирует; обычно их значительно меньше, чем изображено на нашем рисунке. Простые трубчатые железы на задних тергитах брюшка более короткие и широкие, чем на остальной поверхности тела; в передней части тела железы расположены более рыхло, чем в задней. Трехячеистые железы многочисленны по всей дорсальной поверхности тела и в передней части вентральной; на стернитах брюшка их нет. Шипы толстые, слегка суженные у основания, расположены на всех тергитах брюшка; их число и величина возрастают по направлению к задней части тела; в передней части дорсальной поверхности тела и по краю вентральной их замещают короткие волоски.

Молодая самка заключена в войлокообразный сероватый покров. В дальнейшем самка строит очень длинный (до 25 см) белый, довольно плотный, трубковидный яйцевой мешок, часто свернутый в петлю; самка в своем войлочном покрове остается на переднем конце мешка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Серии самок из Армении, Казахстана, Средней Азии, Алжира, Израиля, Ирана, Саудовской Аравии, Афганистана и Монголии.

**Распространение.** Алжир, Египет, Израиль, Армения, Казахстан и Средняя Азия (широко), Саудовская Аравия, Иран, Афганистан, Монголия, Китай (Внутренняя Монголия), Индия, Пакистан.

**Образ жизни.** Живет на тонких ветвях, реже корнях (Green, 1919) разных видов рода *Tamarix*. Фенология вида обсуждается Матесовой (1958).

#### *Trabutina tenax* (Borchsenius, 1949)

Borchsenius, 1948: 584; 1949: 194 (*Trabutinella*). Danzig & Miller, 1996: 36 (*Trabutina*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Усики 6-члениковые; 3-й членик иногда не полностью разделен и усики выглядят 5-члениковыми. Тазики задних ног, в отличие от других видов рода, такой же величины, как и тазики передних и средних ног. Анальный аппарат округлый, с внутренним рядом пор, наружным рядом микрошипиков и 8 короткими щетинками. Многочленистые железы многочисленны на обеих сторонах тела; на дорсальной стороне они образуют широкую медиальную продольную полосу. Трехчленистые железы имеются только возле дыхалец и в церариях. Простые трубчатые железы двух размеров: узкие и вдвое более широкие; широкие железы располагаются на шести задних тергитах брюшка, узкие – на остальной поверхности тела. Шипы имеются только в составе  $C_{18}$ ; они тонкие, конусовидные, расположены по три в каждой церарии и сопровождаются 3-4 трехчленистыми железами. Поверхность тела с обеих сторон покрыта редкими волосками.

Яйцевые мешки коричневые, обильно покрытые медвяной росой, в связи с чем сильно затвердевают.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Две серии самок, включая типовую.

**Распространение.** Таджикистан.

**Образ жизни.** Собран на *Tamarix* sp.

### 2.2.9. Группа рода (г/р) *Antonina Signoret*, 1872

#### *Antonina Signoret*, 1875

##### *Antonina crawi* Cockerell, 1900

Cockerell, 1900: 70 (Japan). Borchsenius, 1949: 313. Beardsley, 1965: 47. Afifi & Kosztarab 1967: 15. Yang & Kosztarab, 1967: 18. Danzig, 1980: 201. Williams et Miller, 2002: 897. Wu et al., 2012: 28. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Antonina socialis* Newstead, 1901: 85 (England, under glass). Williams, 1962: 8 (synonymy). Williams & Miller, 2002 (disputing of synonymy).

*Antonina nakaharai* Williams et Miller, 2002: 903 (USA: Maryland). Wu et al., 2012: 32. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 4.5 мм длиной, темно-коричневое при жизни. Усики 2-3-члениковые. Анальный аппарат расположен в глубине анальной трубки. Спинные устьяца представлены задней парой. Брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют полосу вдоль всего края тела на обеих сторонах, а также кольцо желез внутри анальной трубки. Трехячеистые железы равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Неправильные дисковидные поры разного размера образуют две симметричные группы позади задних дыхалец на заднегруди и 4-5 передних стернитах брюшка. Трубочатые железы одного размера, многочисленны на всех сегментах тела. Щетинки тела мелкие, тонкие, малочисленные. На последнем сегменте брюшка расположены многочисленные шипы.

Самцы описаны в работах Beardsley (1965) и Afifi & Kosztarab (1967). Личинки описаны в работе Yang & Kosztarab (1967).

**Замечания.** *A. socialis* и *A. nakaharai* отличаются от *A. crawi* лишь незначительными вариациями в количестве многоячеистых желез и дисковидных пор на стернитах брюшка. Мы рассматриваем подобные вариации как результат проявления обычной индивидуальной и географической изменчивости мучнистых червецов и не считаем их достаточными для доказательства самостоятельности упомянутых видов.

**Материал.** Десять серий из России (Сахалин и Курильские острова), Грузии, Азербайджана и Китая.

**Распространение.** Вид широко распространен в тропических и субтропических регионах мира. В Палеарктике отмечен в Испании, Франции, странах Закавказья, Иране, Афганистане, на Дальнем Востоке России, в Китае, Корее и Японии.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев различных бамбукоидных злаков.

##### *Antonina evelynae* Gavrilov, 2003 (Рис. 2.2.9-1)

Gavrilov, 2003: 206 (Black Sea coast of Russian Caucasus: Sochi). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное (голотип) или грушевидное (некоторые паратипы), до 2.5 мм длиной. Усики 2-члениковые. На месте ног имеются плохо заметные кутикулярные бугорки с мелкими щетинками. Анальный аппарат расположен у основания длинной анальной трубки, близ отверстия которой имеется кольцо из многоячеистых и трубочатых желез. Спинных и брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют рыхлую краевую полосу, имеются в небольшом количестве на последнем стерните брюшка и внутри анальной трубки. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела и образуют скопления перед отверстиями дыхалец. Неправильные дисковидные поры отсутствуют. Трубочатые железы варьируют по длине от 7 до 12  $\mu\text{m}$ , разбросаны по всей поверхности тела, становясь толще и длиннее к заднему концу тела. Поверхность тела покрыта различной величины щетинками, которые становятся длиннее и толще по направлению к заднему концу тела; на последнем сегменте брюшка имеются многочисленные шипы.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Голотип и 9 паратипов.

**Распространение.** Черноморское побережье Кавказа (Сочи), вероятно завезен с кормовым растением из Восточной Азии.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Phyllostachys* sp. (Poaceae). Яйцеживородящий вид с полностью развитыми эмбрионами внутри тела самок.

***Antonina graminis*** (Maskell, 1897) (Рис. 2.2.9-2)

Maskell, 1897: 244 (*Sphaerococcus*, China: Hong Kong). Ferris, 1953: 294. McKenzie, 1967: 76. Williams & Watson, 1988: 20. Williams & Granara de Willink, 1992: 55. Williams, 2004: 59. Wu et al., 2012: 28. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Antonina indica* Green, 1908: 27 (India: Bengal). Zimmerman, 1948: 156 (synonymy).

*Antonina littoralis* Cockerell et Bueker, 1930: 1 (New Caledonia). Williams & Watson, 1988: 20 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное или грушевидное, до 3 мм длиной. Усики 2-члениковые. Анальный аппарат расположен в глубине анальной трубки. Спинных и брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют скопления вокруг дыхалец и поперечные полосы в медиальной части стернитов брюшка. Трехячеистые железы и мелкие дисковидные поры равномерно разбросаны по всей поверхности тела. Неправильные дисковидные поры образуют две обширные группы в субмаргинальной зоне брюшных стернитов. Трубочатые железы одного размера, многочисленны на всей поверхности тела. Большая часть поверхности тела покрыта редкими короткими щетинками; на последнем сегменте брюшка щетинки более толстые и длинные, отчасти шиповидные.

Самцы неизвестны. Личинки описывались Яном и Костарабом (Yang & Kosztarab, 1967) и некоторыми последующими авторами.

**Материал.** Шесть серий самок из Китая, Ирака, Малайзии (Борнео) и Индонезии (Новая Гвинея).

**Распространение.** Повсеместно распространен в тропических и субтропических регионах мира. В Палеарктике северная граница ареала проходит примерно по 40-му градусу северной широты.

**Образ жизни.** Живет на поземных стеблях и в пазухах нижних листьев различных, в том числе хлебных злаков, иногда вредит. Партеногенетический, яйцеживородящий вид. Жизненный цикл завершается в течение 60-70 дней, в результате чего вид может иметь до 5 поколений в году (Chada & Wood, 1960).

***Antonina hubeiana*** Wu, 2001

Wu, 2001: 44 (China: Hubei Prov.). Wu et al., 2012: 31. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основании описания и рисунков: Wu, 2001; Wu et al., 2012). Тело грушевидное, до 5 мм длиной. Усики 2-3 члениковые. Анальный аппарат расположен на поверхности последнего тергита брюшка и представлен анальным кольцом с одним рядом пор, одним рядом микрошипикиков и 6 короткими щетинками (примерно равными по длине диаметру анального кольца). Спинные устьица представлены задней парой. Брюшное устьице имеется или отсутствует. Многоячеистые железы образуют полосу вдоль всего края тела на обеих сторонах и широкие поперечные полосы на тергитах и стернитах брюшка. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Неправильные дисковидные поры образуют две компактных группы позади задних дыхалец на заднегруди и первом брюшном стерните. Трубочатых желез нет. Щетинки тела тонкие и длинные.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Хубэй).

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Indocalamus longiauritus* (Poaceae).

***Antonina milleri*** Williams, 2004

Williams, 2004: 66 (China: Canton=Guangzhou). Wu et al., 2012: 31. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Преимущественно тропический вид, распространенный также в субтропических районах Китая. Детальное описание и рисунки (в том числе личиночных стадий) см. у Вильямса (Williams, 2004).

Самцы неизвестны.

**Материал.** Одна самка из Вьетнама.

**Распространение.** Китай (широко), Вьетнам, Индонезия, Малайзия, Филиппины.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Bambusa*, *Dendrocalamus*, *Inarundinaria*, *Indocalamus*, *Neosinocalamus*, *Phyllostachys*, *Pleioblastus*, *Sasa* (Poaceae).

***Antonina nanlingensis*** Wu et al., 2012

Wu et al., 2012: 32 (China: Guangdong Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию, рисунку и диагнозу вид очень близок, вероятно, конспецифичен *A. milleri* Williams, 2004, от которого отличается лишь наличием небольшого количества многоячеистых желез на голове.

Самцы неизвестны. Личинки описаны в работе Wu et al., 2012.

**Распространение.** Китай (провинция Гуандун), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Indocalamus longiauritus* (Poaceae).

***Antonina panica*** Hall, 1925

Hall, 1925: 6 (*A. indica panica*, Egypt). De Lotto, 1958: 80 (synonymy with *A. natalensis* Brain, 1915). Williams, 2001: 840 (disputing of synonymy). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Williams, 2001). Тело грушевидное, до 3.5 мм длиной. Усики 3-4-члениковые. Рудименты ног представлены кутикулярными бугорками, каждый с несколькими мелким щетинками. Анальный аппарат расположен в глубине анальной трубки. Спинных и брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы расположены в небольшом количестве на двух последних тритах брюшка (в том числе вокруг отверстия анальной трубки), образуют группы возле отверстий дыхалец, разбросаны в медиальной зоне стернитов брюшка и многочисленны по всей поверхности последнего брюшного стернита. Трехячеистые железы малочисленны, образуют поперечные ряды на большинстве тергитов и стернитов. Мелкие дисковидные поры встречаются по всей поверхности тела. Неправильные дисковидные поры разного размера образуют подкраевую полосу от заднегруди до шестого стернита брюшка. Трубочатые железы двух размеров; крупные железы образуют краевую полосу на сегментах груди и брюшка, но на двух последних брюшных сегментах эта полоса смещается в подкраевую зону; мелкие железы многочисленны по всей поверхности тела, за исключением последнего брюшного сегмента. Щетинки тела короткие и тонкие; по краю трех последних сегментов брюшка расположены существенно более длинные щетинки.

Самцы неизвестны. Личинки первого возраста были описаны в работе Yang & Kosztarab (1967) под видовым названием *A. natalensis*.

**Распространение.** Алжир, Египет, Израиль, Иордания.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Panicum turgidum* (Poaceae).

***Antonina pretiosa*** Ferris, 1953

Ferris, 1953: 298 (USA: California). McKenzie, 1967: 78. Tang, 1992: 24. Williams, 2004: 74. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Преимущественно тропический вид, подробные описания и рисунки которого см. в цитированных выше работах. Самцы неизвестны. Личинки описаны в работе: Yang & Kosztarab (1967).

**Материал.** Три самки из Индонезии (Новая Гвинея).

**Распространение.** США, Куба, Китай, Малайзия, Сингапур, Индонезия (Новая Гвинея).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев различных бамбукоидных злаков.

***Antonina purpurea*** Signoret, 1875

Signoret, 1875: 24 (France: Cannes). Kosztarab & Kozár, 1988: 67. Hendricks & Kosztarab, 1999: 117. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное или широкоовальное, до 5 мм длиной. Усики 3-члениковые. Анальный аппарат расположен внутри анальной трубки. Спинные устьица представлены задней парой. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы образуют скопления возле дыхальцевых отверстий и разбросаны в медиальной и субмедиальной зонах стернитов брюшка. Трехячеистые железы разбросаны по всей поверхности тела. Мелкие

дисковидные поры встречаются по всей поверхности тела. Неправильные дисковидные поры разного размера образуют две симметричные компактные группы на груди и нескольких передних стернитах брюшка. Трубочатые железы примерно одного размера, разбросаны по всей поверхности тела. Большая часть поверхности тела покрыта редкими короткими щетинками; на последнем сегменте брюшка щетинки более толстые и длинные, отчасти шиповидные.

Самцы описаны в работе: Afifi & Kosztarab (1967), личинки – в работе: Yang & Kosztarab (1967).

**Материал.** Шесть самок из Франции и Италии.

**Распространение.** Испания, Франция, Италия, Словения.

**Образ жизни.** Живет на корнях и в пазухах нижних листьев различных травянистых злаков.

***Antonina tesquorum*** Danzig, 1971

Danzig, 1971: 390 (Russian Far East: Primorsk Terr.). Tang, 1992: 25. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 3 мм длиной, бордовое при жизни. Усики 2-члениковые. Анальный аппарат расположен внутри короткой анальной трубки. Спинных и брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы многочисленны вокруг дыхалец и образуют поперечные полосы и ряды на стернитах брюшка. Трехячеистые железы двух размеров, разбросаны по всей поверхности тела; крупные трехячеистые железы кроме того образуют очень плотные группы внутри дыхальцевых перитрем. Неправильные дисковидные поры различного размера образуют (вместе с многоячеистыми и трехячеистыми железами) две симметричные группы на заднегруди и нескольких передних стернитах брюшка. Трубочатые железы двух размеров: крупные расположены на 2-3 последних сегментах брюшка, а мелкие в большом количестве разбросаны на всей остальной поверхности тела. Тело покрыто редкими щетинками различной величины; на последних сегментах брюшка щетинки существенно длиннее.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Девять серий самок из России (включая типы) и Монголии.

**Распространение.** Россия (Приморский край и Иркутская обл.), Монголия, Китай.

**Образ жизни.** Живет на корнях и в пазухах нижних листьев различных травянистых злаков.

***Antonina transcaucasica*** (Borchsenius, 1949) (Рис. 2.2.9-3)

Borchsenius, 1949: 318 (*Chaetococcus*, Azerbaijan). Ter-Grigoryan, 1973: 229. Hendricks & Kosztarab, 1999: 125. Gavrilov, 2003: 205. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, 2-3 мм длиной. Усики 2-члениковые. На месте утраченных ног сохраняются кутикулярные бугорки с мелкими щетинками. Анальный аппарат расположен внутри анальной трубки. Спинных и брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы образуют (вместе с трубчатými и трехячеистыми железами) заметную полосу вдоль всего края тела, а также разбросаны по вентральной поверхности тела. Трехячеистые железы и мелкие дисковидные поры разбросаны по всей поверхности тела. Неправильные дисковидные поры образуют две симметричные компактные группы позади дыхалец, на поверхности заднегруди и первого стернита брюшка. Трубочатые железы одного размера, многочисленны на всех сегментах тела, особенно в краевой полосе. Поверхность тела покрыта редкими мелкими щетинками, которые становятся заметно толще и длиннее на последних сегментах брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип, 3 паралектотипа и серия самок из Армении.

**Распространение.** Армения и Азербайджан.

**Образ жизни.** Живет на корнях и подземных стеблях *Agropyrum* и, вероятно, других травянистых злаков.

***Antonina vera*** Borchsenius, 1956 (Fig. 2.2.9-4)

Borchsenius, 1956: 675 (North Korea). Tang, 1992: 26. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 1.5 мм длиной. Усики 2-члениковые. На месте утраченных ног сохраняются кутикулярные бугорки с мелкими щетинками. Анальный аппарат расположен внутри анальной трубки. Спинных и брюшных устьиц нет. Многоячеистые железы

двух размеров, образуют краевую полосу, прерванную на последних сегментах брюшка. Трехячеистые железы и мелкие дисковидные поры разбросаны по всей поверхности тела. Неправильных дисковидных пор нет. Трубочатые железы одного размера, многочисленны на всех сегментах тела. Поверхность тела покрыта редкими мелкими щетинками, которые становятся заметно толще и длиннее на последних сегментах брюшка.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Летотип, паралетотип и 3 самки из Монголии.

**Распространение.** Монголия, Китай, Корея.

**Образ жизни.** Живет на корнях *Cleistogenes* и, вероятно, других злаков.

### *Chaetococcus* Maskell, 1893

#### *Chaetococcus bambusae* (Maskell, 1893)

Maskell, 1893: 237 (*Sphaerococcus*, Hawaii Islands); 1898: 249 (*Chaetococcus*). Williams, 1985: 71; 2004: 99. Williams & Watson, 1988: 29. Tang, 1992: 28. Hendricks & Kosztarab, 1999: 30. Wu & Lu, 2012: 32. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 6 мм длиной. Усики 2-члениковые. Группы микротрубочатых желез на месте задней пары ног расположены в углублениях кутикулы. Анальный аппарат расположен в глубине короткой анальной трубки и представлен анальным кольцом с многочисленными порами и микрошипиками и 6 длинными щетинками. Многоячеистые железы расположены на двух последних стернитах брюшка. Трехячеистые железы, расположенные в небольшом бокальчике и простые дисковидные поры разбросаны по всей поверхности тела. Трубочатые железы очень широкие (диаметр воротничка примерно равен длине протока), единично встречаются вдоль края головы. Тело с обеих сторон покрыто толстыми шиповидными щетинками, особенно многочисленными вдоль края тела и на последних сегментах брюшка.

Самцы неизвестны. Личиночные стадии описаны в работе Yang & Kosztarab, 1967.

**Материал.** Две самки с Гавайских островов (Гонолулу).

**Распространение.** Широко распространен в тропических и субтропических регионах мира. В Палеарктике был отмечен в Италии, Турции, Китае и Японии.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев различных бамбукоидных злаков.

#### *Chaetococcus phragmitis* (Marchal, 1909) (Рис. 2.2.9-5)

Marchal, 1909: 872 (France: Var Prov.). Borchsenius, 1949: 318. Hendricks & Kosztarab, 1999: 35. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Antonina waterstoni* Newstead, 1920: 182 (Greece: Macedonia). Kosztarab & Kozár, 1988: 80 (synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное или удлинено-овальное, до 7 мм длиной. Усики 1-2-члениковые. Анальный аппарат представлен анальным кольцом с многочисленными порами и микрошипиками и 6 длинными щетинками, превышающими по длине диаметр анального кольца. Многоячеистые и трехячеистые железы, а также короткие шиповидные щетинки образуют широкую полосу вдоль всего края тела на обеих его сторонах; редкие трехячеистые железы встречаются также в субмедиальной зоне тела. Простые поры встречаются на всей поверхности тела. Трубочатые железы образуют группы по краям брюшных сегментов; на головогрудь эти группы сливаются в сплошную краевую линию.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** 25 серий самок из Италии, Украины, России, Грузии, Армении и Азербайджана.

**Распространение.** Страны Средиземноморья, Центральная и Восточная Европа, Крым, Россия (Краснодарский край), Закавказье, Турция, Ирак.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Phragmites* и *Arundo* (Poaceae).

#### *Chaetococcus sulcii* (Green, 1934) (Рис. 2.2.9-6)

Green, 1934: 510 (*Antonina*, Czechia). Šulc, 1944: 150 (*Antoninella*). Borchsenius, 1949: 316 (*Chaetococcus*). Hendricks & Kosztarab, 1999: 40. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.



**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное, до 2 мм длиной. Усики 1-члениковые. Анальный аппарат представлен анальным кольцом с многочисленными порами и микрошипиками и 6 длинными щетинками. Многоячеистые железы отсутствуют. Трехячеистые железы и простые поры встречаются на всей поверхности тела. Трубочатые железы очень широкие, образуют поперечные ряды на большей части дорсальной поверхности тела и на стернитах брюшка, а также встречаются вдоль края стернитов головы и груди. Щетинки различной толщины встречаются по всей поверхности тела.

Самцы неизвестны. Морфология личиночных стадий изучена Шульцем (Šulc, 1944).

**Материал.** 32 серии самок из России и сопредельных стран.

**Распространение.** Франция, Италия, Германия, Чехия, Венгрия, Украина, Молдавия, Россия (Волгоградская обл., Краснодарский край, Татарстан, Дагестан), Грузия, Казахстан.

**Образ жизни.** Живет на подземных стеблях различных злаков: *Festuca*, *Koeleria*, *Atropis*, *Stipa*, *Poa*, *Puccinellia* и других.

#### *Chaetococcus turanicus* Borchsenius, 1949 (Рис. 2.2.9-7)

Borchsenius, 1949: 317 (Tadjikistan and Uzbekistan). Hendricks & Kosztarab, 1999: 44. Williams, 2004: 104. Wu & Lu, 2012: 32. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное или удлинено-овальное, до 5 мм длиной. Усики 1-члениковые. Анальный аппарат представлен анальным кольцом с многочисленными порами и микрошипиками и 6 очень короткими щетинками, которые существенно короче диаметра кольца. Многоячеистые и трехячеистые железы, а также короткие шиповидные щетинки образуют широкую полосу вдоль всего края тела на обеих его сторонах. Простые поры встречаются на всей поверхности тела. Трубочатые железы очень широкие, малочисленны, имеются только на двух последних сегментах брюшка; число желез варьирует индивидуально, вплоть до полного их отсутствия (как, например, у паралектотипов из Узбекистана).

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Лектотип, паралектотипы (Таджикистан и Узбекистан) и серии самок из Казахстана, Узбекистана, Таджикистана и Монголии.

**Распространение.** Казахстан, Узбекистан, Таджикистан, Монголия, Китай (Внутренняя Монголия и Нинся), Пакистан.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Phragmites*, *Calamagrostis*, *Saccharum* (Poaceae).

#### *Idiococcus* Takahashi et Kanda, 1939

##### *Idiococcus bambusae* Takahashi et Kanda, 1939

Takahashi & Kanda, 1939: 52 (Japan: Yokohama). Hendricks & Kosztarab, 1999: 49. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*I. maanshaensis* Tang et Wu in Tang, 1984: 395 (China: Anhui Prov.). Hendricks & Kosztarab, 1999: 49 (synonymy). Wu & Lu, 2012: 30 (disputing of synonymy).

**Диагноз.** Самка. Тело сильно вытянутое, червеобразное, до 10 мм длиной. Усики очень короткие, 1-2-члениковые. Дыхальца расположены в чашеобразных, сильно склеротизированных углублениях. Брюшного устья нет. Многоячеистых желез нет (см. комментарии ниже). Трехячеистые железы образуют полосу вдоль всего края тела на обеих сторонах, за исключением последних сегментов брюшка. Простые дисковидные поры встречаются на всей поверхности тела. Вдоль края стернитов брюшка располагаются группы ячеистых структур неясной природы. Последний стернит брюшка покрыт щетинками с необычно широким склеротизированным основанием.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Замечания.** Хендрикс и Костараб (Hendricks & Kosztarab, 1999) отмечали у самок из Японии многоячеистые железы, расположенные вдоль края стернитов брюшка. У всех изученных самок из Китая (Wu & Lu, 2012), в том числе у трех, имевшихся в нашем распоряжении, такие железы полностью отсутствуют.

**Материал.** Пять самок из Китая (провинция Аньхой), включая паратип *I. maanshaensis*.

**Распространение.** Китай и Япония.

**Образ жизни.** Живет на бамбуках *Arundinaria*, *Bambusa*, *Indocalamus*, *Pleioblastus*, *Sasa* (Poaceae).

*Nesticoccus* Tang, 1977

*Nesticoccus fanjingensis* Wu, 2001 (Рис. 2.2.9-8)

Wu, 2001: 46 (China: Guizhou Prov.). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело округлое, до 2.6 мм длиной. Брюшное устье крупное, с перетяжкой, смещено к заднему концу тела. Многоячеистые железы образуют широкую полосу в подкраевой зоне стернитов головогруди и передних стернитов брюшка и разбросаны в медиальной зоне грудных стернитов. Трехячеистые железы образуют плотные группы возле дыхалец и единично встречаются вокруг ротового аппарата. Поры неясной структуры различного диаметра образуют подкраевую полосу на задних стернитах брюшка. Трубочатые железы отсутствуют. Тело с обеих сторон покрыто редкими короткими волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Три паратипа.

**Распространение.** Китай (провинция Гуйчжоу).

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев неопределенного бамбука (Poaceae).

*Nesticoccus sinensis* Tang, 1977

Tang, 1977: 28 (China: Zhejiang Prov.). Hendricks & Kosztarab, 1999: 144. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело округлое, до 2.5 мм длиной. Брюшное устье крупное, с перетяжкой, смещено к заднему концу тела. Многоячеистые и трубчатые (с глубоким воротничком) железы образуют широкую полосу в подкраевой зоне стернитов головогруди и передних стернитов брюшка и разбросаны в медиальной зоне грудных стернитов. Трехячеистые железы образуют плотные группы возле дыхалец и единично встречаются вокруг ротового аппарата. Поры неясной структуры различного диаметра образуют подкраевую полосу на задних стернитах брюшка. Трубочатые железы отсутствуют. Тело с обеих сторон покрыто редкими короткими волосками.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Пять самок из Китая (Пекин).

**Распространение.** Китай, широко.

**Образ жизни.** Живет на бамбуках родов *Arundinaria* *Bambusa* (Poaceae).

*Paraporisaccus* Lu et Wu, 2011

*Paraporisaccus guizhouensis* Lu et Wu, 2011

Lu & Wu, 2011: 395 (China: Guizhou Prov.: Kuankuoshui Nature Reserve). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинённое, с параллельными боковыми краями, около 3 мм длиной, у старых самок сильно склеротизированное. Усики 2-3-члениковые. Брюшных устьиц нет. Трехячеистые железы и простые поры разбросаны по всей поверхности тела за исключением медиальной зоны головогруди. Трубочатые железы малочисленны, встречаются на переднем конце тела и вдоль края последних брюшных сегментов. Поверхность тела с обеих сторон покрыта редкими очень маленькими волосками. Короткие и толстые шиповидные щетинки встречаются по краю последних сегментов брюшка.

Самцы неизвестны. Личинки разного возраста описаны Лу и Ву (Lu & Wu, 2011). У личинок первых двух возрастов ноги нормально развиты, а у третьей личиночной стадии происходит уменьшение размеров ног и частичное слияние члеников.

**Материал.** Паратип.

**Распространение.** Китай (провинция Гуйчжоу), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Yushania* sp. (Poaceae).

*Paraserrolecanium* Wu, 2010

*Paraserrolecanium fargesii* Wu, 2010

Wu, 2010: 902 (China: Shaanxi Prov.). Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

*Paraserrolecanium fagesii* Wu, 2010: 902 (misprint).

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, с почти параллельными боковыми краями, около 2 мм длиной. Брюшных устьиц нет. Трехячеистые железы и мелкие дисковидные поры равномерно разбросаны по дорсальной поверхности тела, образуют полосу вдоль края вентральной поверхности и имеются вокруг ротового аппарата. Трубочатые железы крайне малочисленны: несколько желез расположено на вентральной поверхности головы и 1-2 в краевой зоне стернитов брюшка. Толстые шиповидные щетинки образуют широкую полосу вдоль всего края вентральной поверхности тела. На остальной поверхности расположены тонкие волосковидные щетинки.

Самцы неизвестны. Личинки разного возраста описаны Ву (Wu, 2010); от взрослой самки они отличаются слабо расширенными задними тазиками и многочисленными трубочатыми железами, расположенными вдоль всего края вентральной поверхности тела.

**Материал.** Голотип и 4 паратипа (самка и 3 личинки последнего возраста) из коллекции Лесного университета в Пекине.

**Распространение.** Китай (провинция Шэньси), только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран в пазухах листьев *Fargesia* sp. (Poaceae).

#### *Porisaccus* Hendricks et Kosztarab, 1999

##### *Porisaccus jiuhuaensis* (Wu, 1984)

Wu, 1984: 226 (*Serrolecanium*, China: Anhui Prov.). Hendricks & Kosztarab, 1999: 58 (*Porisaccus*). Wu, 2005: 89. Wu & Lu, 2012: 35. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело удлинено-овальное, до 8 мм длиной, сильно склеротизированное у взрослых самок. Усики 1-члениковые. Брюшного устьица нет. Многоячеистые железы имеются только на последнем стерните брюшка. Трехячеистые железы и простые поры разбросаны по всей поверхности тела за исключением медиальной зоны стернитов головогруды. Толстые, шиповидные щетинки расположены вдоль края тела, особенно на последних брюшных сегментах. Остальная поверхность тела покрыта редкими тонкими щетинками.

Самцы неизвестны. Личинки самки разных возрастов описаны Wu, 2005.

**Замечания.** Описание этого вида у Hendricks & Kosztarab, 1999: 56 отличается от оригинального описания и последующего переописания у Wu & Lu, 2012 – см. комментарии во второй статье.

**Материал.** Четыре самки из Китая (провинция Аньхой).

**Распространение.** Китай, широко.

**Образ жизни.** Живет на бамбуках *Fargesia*, *Indocalamus*, *Pleioblastus* (Poaceae). Яйцеживородящий вид, внутри тела препарированных самок имеются полностью развитые личинки.

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

Siraiwa, 1939: 68 (*Antonina*, Russia: Sakhalin Is.) Kawai, 1972: 9 (*Serrolecanium*). Danzig, 1980: 203. Hendricks & Kosztarab, 1999: 61 (*Porisaccus*). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Вид очень близок, возможно, конспецифичен типовому виду и отличается лишь полным отсутствием многоячеистых желез.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Две серии самок с Сахалина (Дальний Восток России) и Японии.

**Распространение.** Дальний Восток России (Сахалин) и Япония.

**Образ жизни.** Живет на бамбуках *Pleioblastus* и *Sasa* (Poaceae). Яйцеживородящий вид, внутри тела препарированных самок имеются полностью развитые личинки.

#### *Serrolecanium* Shinji, 1935

##### *Serrolecanium ferrisi* Wu et Lu, 2012

Wu & Lu, 2012: 38 (China: Guizhou Prov.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка (на основе рисунка и описания: Wu & Lu, 2012). Тело удлинено-овальное, до 4 мм длиной. Четыре-пять задних сегмента брюшка образуют боковые лопасти. Усики 2-члениковые. Брюшного устьица нет. Трехячеистые железы образуют широкую полосу вдоль края тела, разреженно разбросаны по дорсальной поверхности брюшка и отсутствуют в медиальной и субмедиальной зонах тергитов головогруды и вентральной поверхности. Простые дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатые железы с глубоким воротничком единично встречаются вдоль края головы и стернитов брюшка. На обеих сторонах тела расположены жесткие, шиповидные щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинции Гуйчжоу, Хубэй и Юньнань).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Fargesia* sp. (Poaceae).

***Serrolecanium indocalamus* Wu, 1988**

Wu, 1988: 77 (China: Anhui). Hendricks & Kosztarab, 1999: 69. Wu & Lu, 2012: 40. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело широкоовальное или удлинено-овальное, до 5.5 мм длиной. Четыре-пять задних сегмента брюшка образуют боковые лопасти. Усики 1-2-члениковые. Брюшного устьица нет. Трехячеистые железы образуют широкую полосу вдоль края тела, разреженно разбросаны на остальной части дорсальной поверхности тела, отсутствуют в медиальной и субмедиальной зонах вентральной поверхности и образуют группы впереди дыхалец. Простые дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела. Трубочатых желез нет. Вдоль всего края тела проходит ряд жестких, шиповидных щетинок.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Четыре самки из Китая (провинция Аньхой).

**Распространение.** Китай, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Indocalamus migoii* (Poaceae). Яйцеживородящий вид, внутри тела препарированных самок имеются полностью развитые личинки.

***Serrolecanium kawaii* Hendricks et Kosztarab, 1999**

Hendricks & Kosztarab, 1999: 73 (Japan: Ryukyu Islands). Wu & Lu, 2012: 40. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку вид очень близок *S. Indocalamus* Wu, 1988 от которого отличается отсутствием групп трехячеистых желез кпереди от дыхалец.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинция Аньхой) и Япония (архипелаг Рюкю).

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев *Indocalamus* и *Pleioblastus* (Poaceae).

***Serrolecanium takagii* Hendricks et Kosztarab, 1999**

Hendricks & Kosztarab, 1999: 77 (Japan: Honshu Is.: Nakusan Mt.). Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

**Замечания.** Судя по оригинальному описанию и рисунку, вид очень близок к типовому, *S. tobai* (Kuwana, 1932), от которого отличается более многочисленными трубочатыми железами и своеобразным строением анального кольца (с впячиваниями внутри которых расположены поры и щетинки).

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Япония, только типовое местонахождение.

**Образ жизни.** Собран на *Sasa palmata* (Poaceae).

***Serrolecanium tobai* (Kuwana, 1932)**

Kuwana, 1932: 216 (*Antonina*, Japan: Honshu Is.). Ferris, 1950: 83. Hendricks & Kosztarab, 1999: 80. Danzig & Gavrilov-Zimin, 2015.

*Serrolecanium bambusae* Shinji, 1935: 107 (Japan). Kanda, 1936: 5 (synonymy).

**Диагноз.** Самка (на основе описания и рисунка: Hendricks & Kosztarab, 1999). Тело удлинено-овальное, до 6 мм длиной. Четыре-пять задних сегмента брюшка образуют боковые лопасти. Усики 1-2-члениковые. Брюшного устьица нет. Трехячеистые железы образуют широкую полосу вдоль края тела, разреженно разбросаны по остальной дорсальной поверхности тела и

отсутствуют в медиальной и субмедиальной зонах вентральной поверхности. Простые дисковидные поры встречаются на обеих сторонах тела. Трубчатые железы с глубоким воротничком малочисленны, встречаются вдоль края тела на обеих сторонах и в медиальной-субмедиальной зонах задних тергитов брюшка. На обеих сторонах тела расположены жесткие, шиповидные щетинки.

Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Распространение.** Китай (провинции Хубэй и Юньнань) и Япония.

**Образ жизни.** Живет в пазухах листьев бамбуков *Arundinaria*, *Pleioblastus*, *Sasa* (Poaceae).

### *Tangicoccus* Kozár et Walter, 1985

#### *Tangicoccus elongatus* (Tang, 1977)

Tang, 1977: 26 (*Longicoccus*, China: Hangzhou City). Hendricks & Kosztarab, 1999: 85. Wu & Lu, 2012: 43. Danzig & Gavrillov-Zimin, 2015.

**Диагноз.** Самка. Тело сильно вытянутое, червеобразное, до 9 мм длиной. Усики очень короткие, 1-2-члениковые. Дыхальца расположены в чашеобразных, сильно склеротизированных углублениях. Брюшного устья нет. Трехячеистые железы разбросаны по всей дорсальной поверхности тела, за исключением последнего тергита брюшка, менее многочисленны в медиальной зоне тергитов груди, сконцентрированы в краевой зоне вентральной поверхности тела и редки в медиальной и субмедиальной зонах вентральной поверхности. Мелкие дисковидные поры встречаются по всей поверхности тела. Трубчатые железы образуют подкраевую полосу на стернитах брюшка. Короткие волоски и щетинки встречаются на обеих сторонах тела.

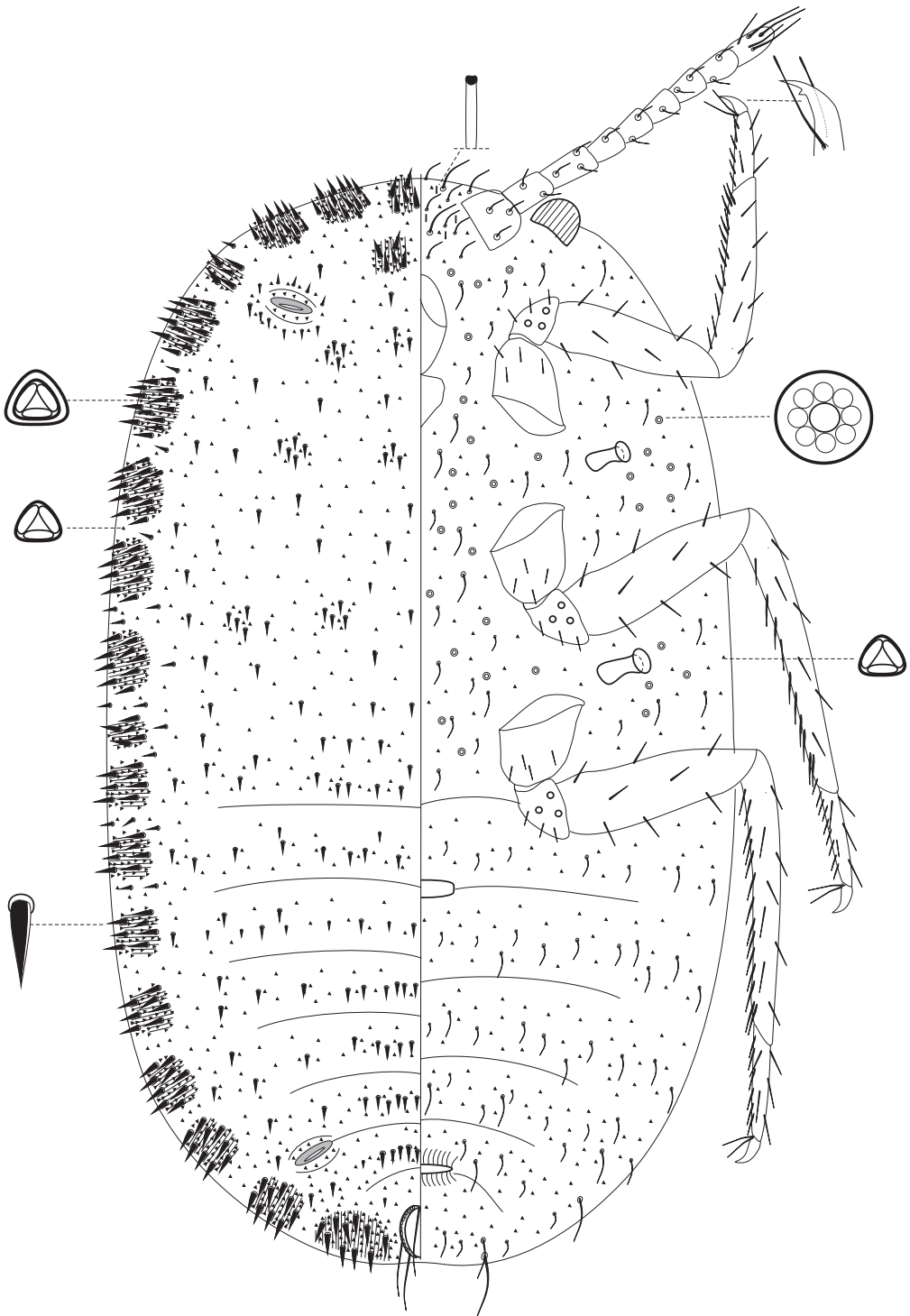
Самцы и морфология личинок неизвестны.

**Материал.** Две самки из Китая (провинция Аньхой).

**Распространение.** Китай, широко.

**Образ жизни.** Живет на бамбуках *Bambusa*, *Dendrocalamus*, *Indocalamus*, *Phyllostachys*, *Pleioblastus amarus*, *Sasa* (Poaceae).

## ПРИЛОЖЕНИЕ 3. ТОТАЛЬНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ РИСУНКИ ВИДОВ

Рисунок 2.1.1-1. *Puto peyerimhoffi*, Алжир.

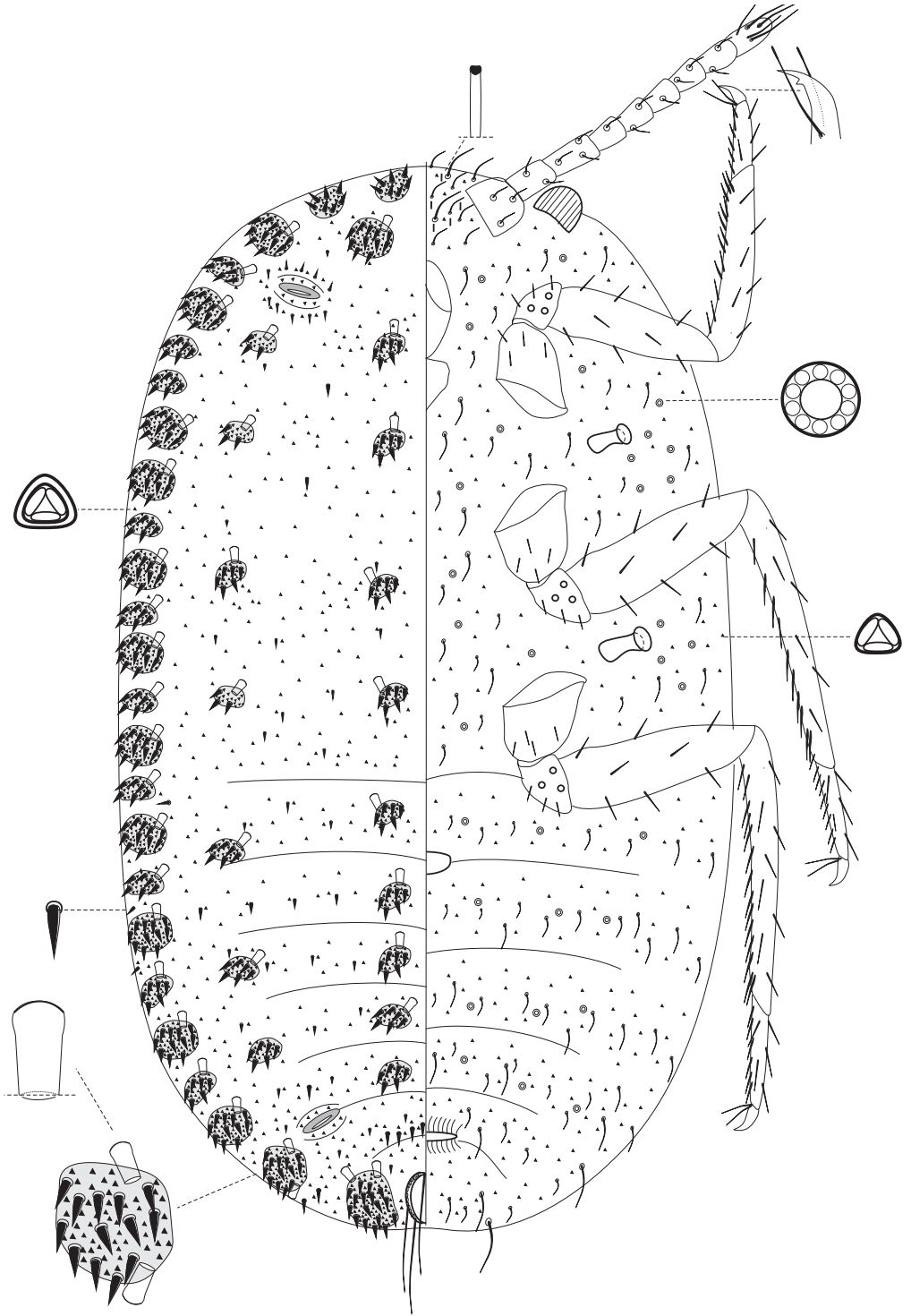


Рисунок 2.1.1-2. *Puto subericola*, Марокко.

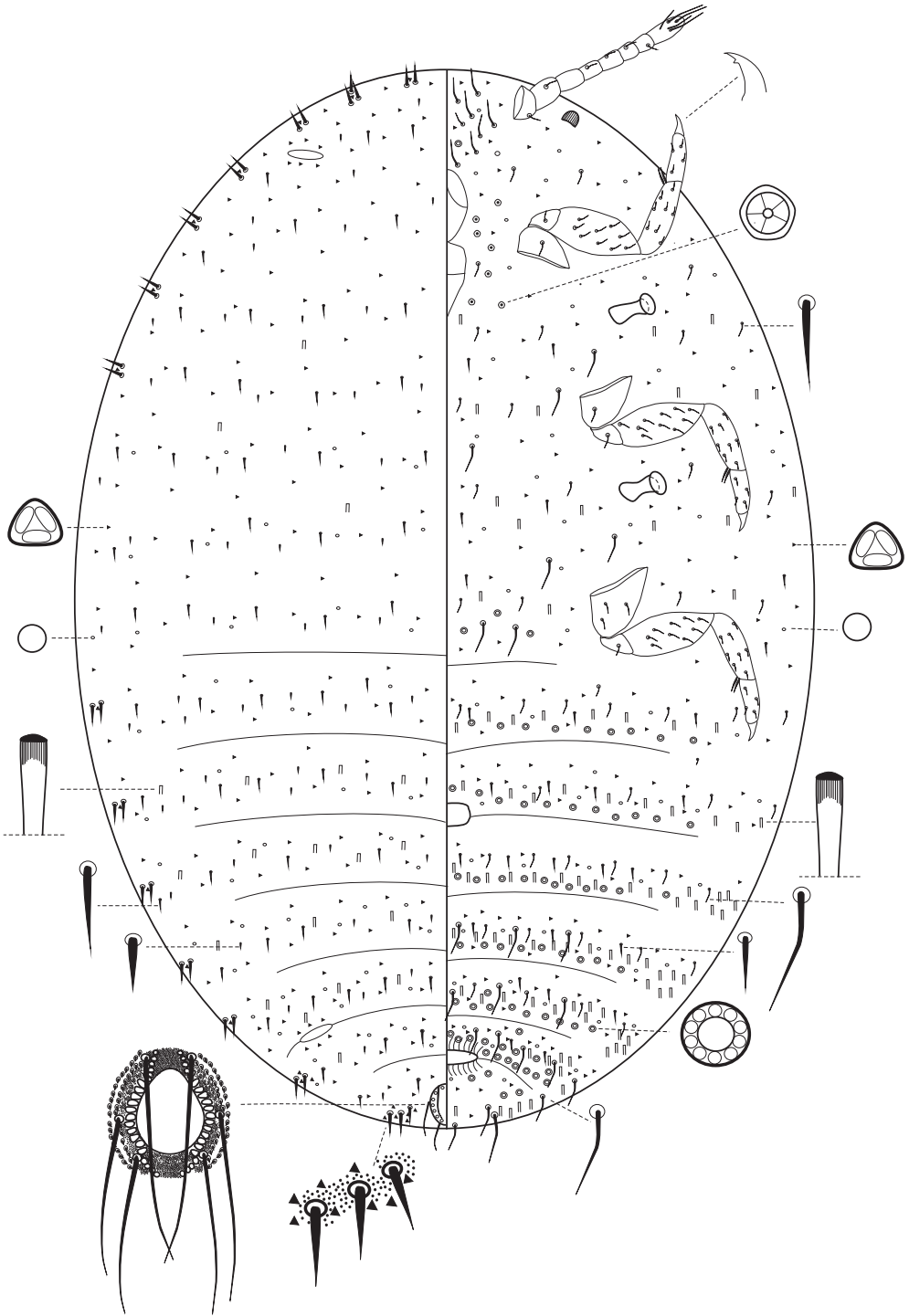


Рисунок 2.1.2-1. *Fonscolombia alibotush*, голотип.





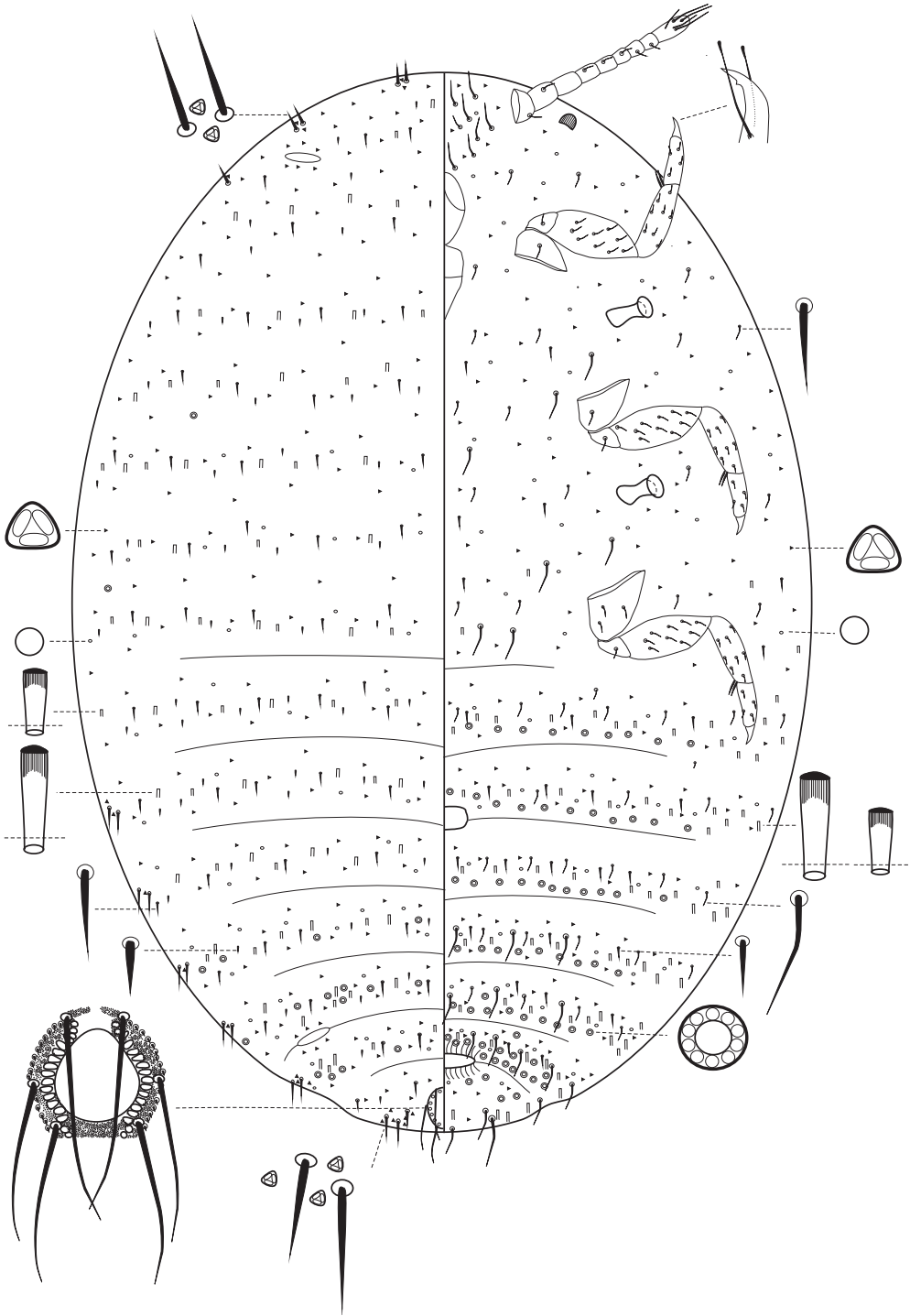


Рисунок 2.1.2-3. *Perystrix monieri*, синтип.

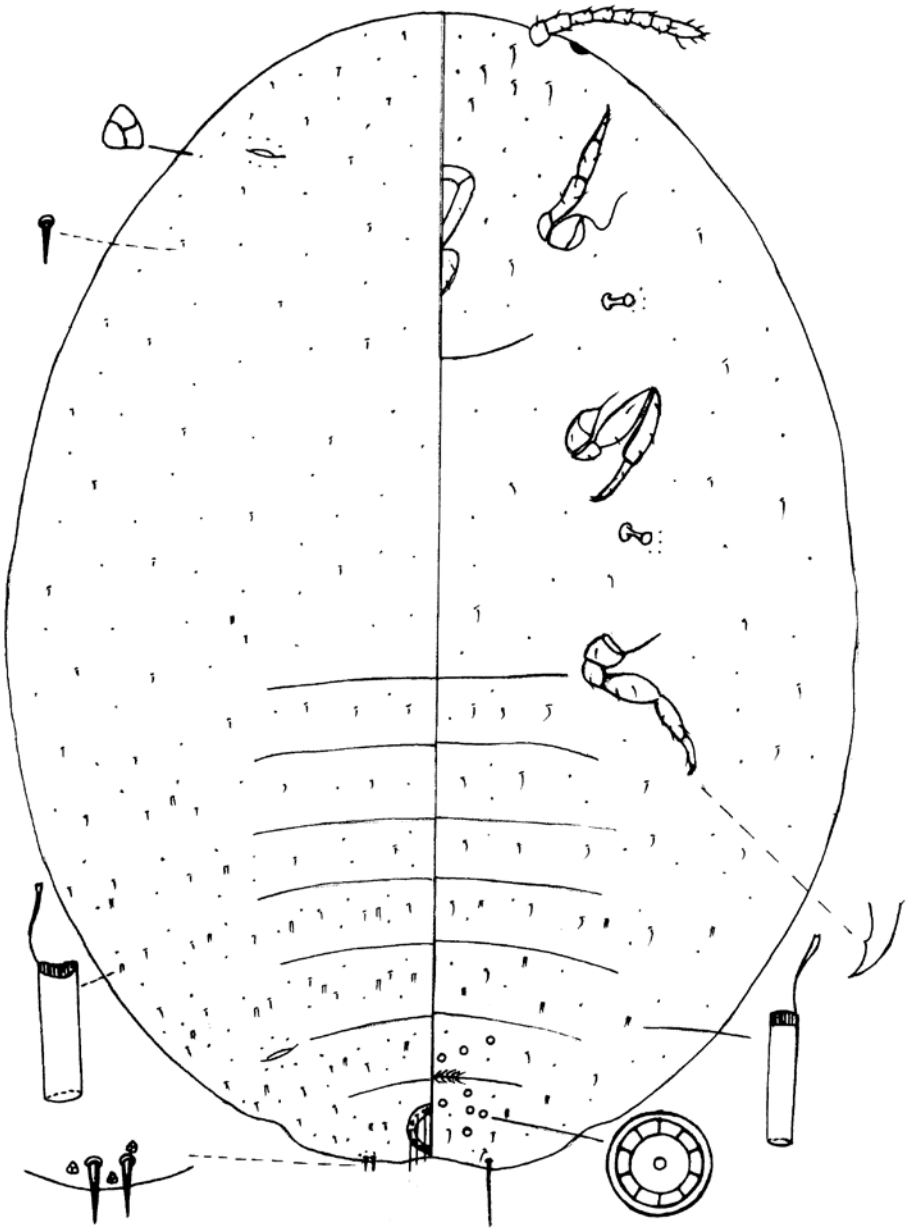


Рисунок 2.1.2-4. *Phenacoccus butorinae*, ГОЛОТИП.

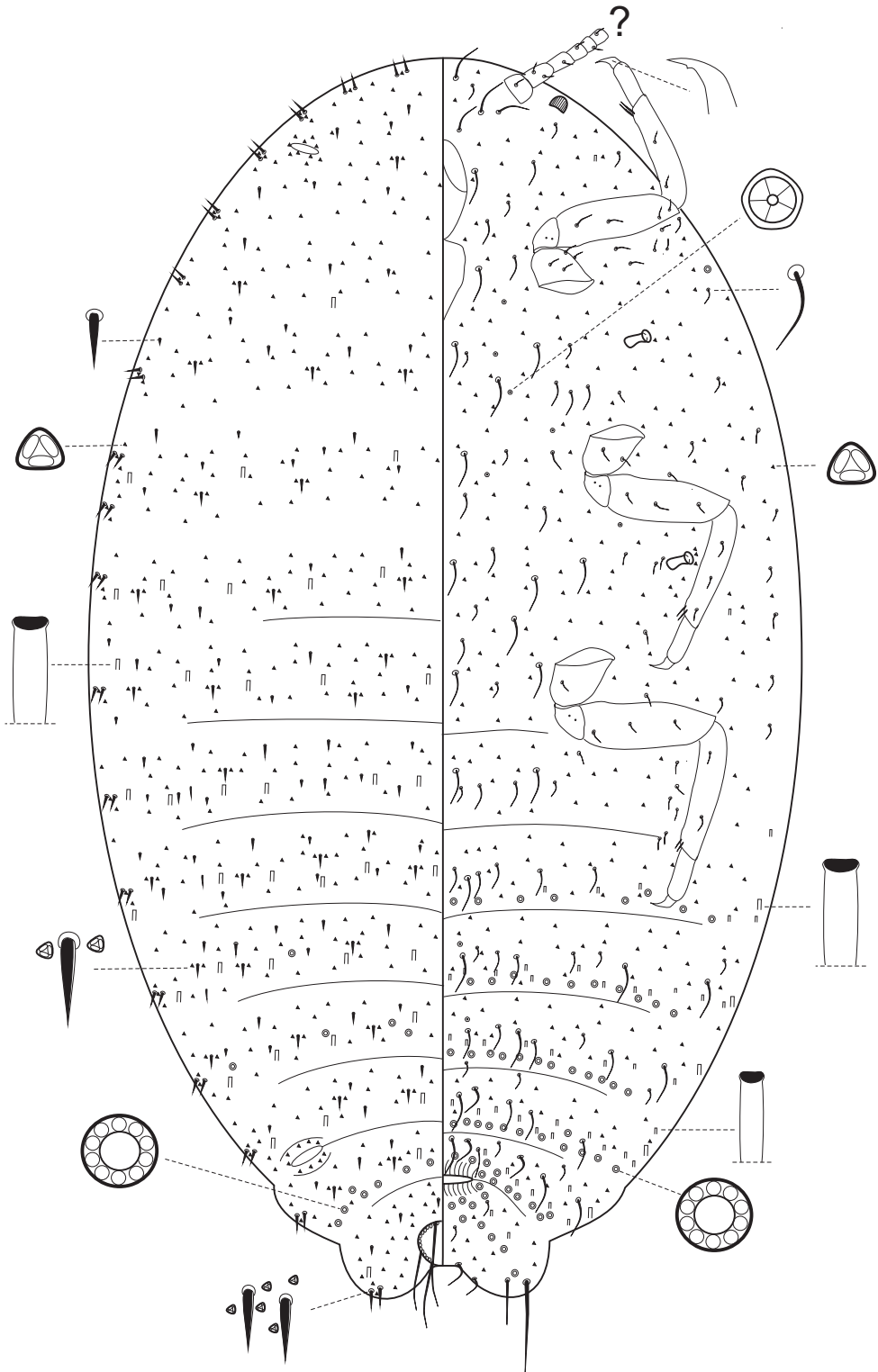


Рисунок 2.1.2-5. *Phenacoccus danielaferroae*, голотип.

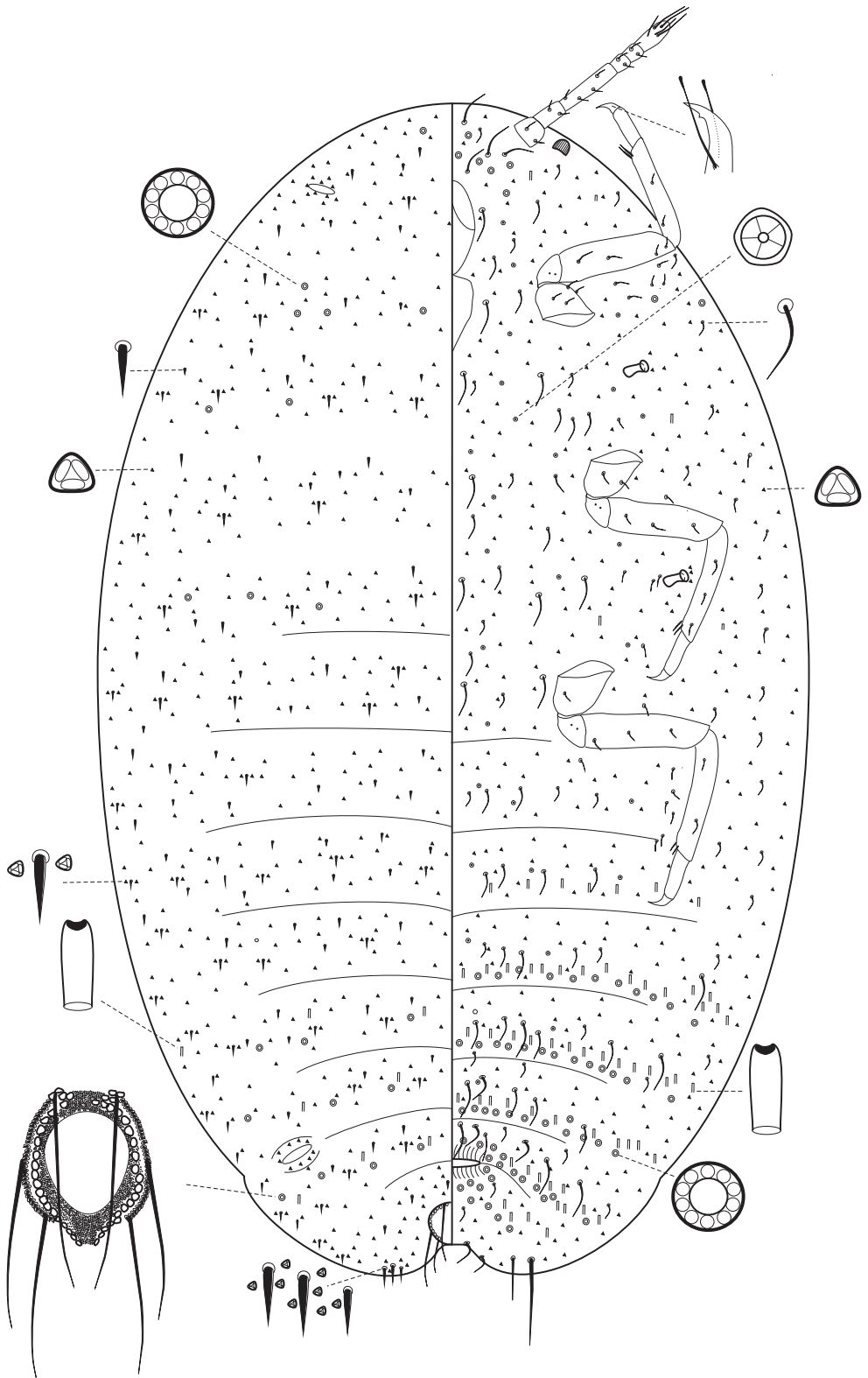


Figure 2.1.2-6. *Phenacoccus maroccanus*, паралектотип.

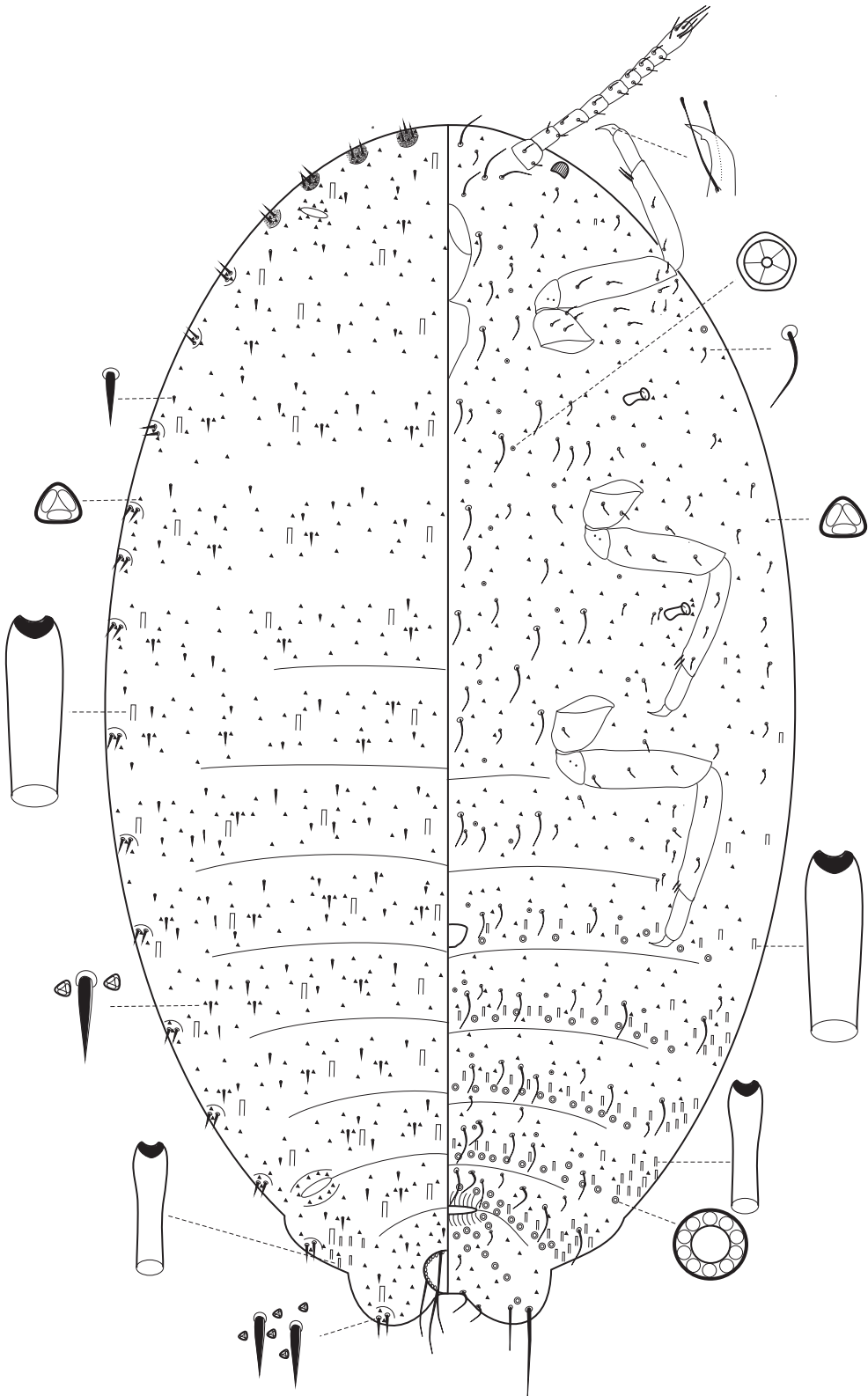


Рисунок 2.1.2-7. *Phenacoccus parietaricola*, паратип.

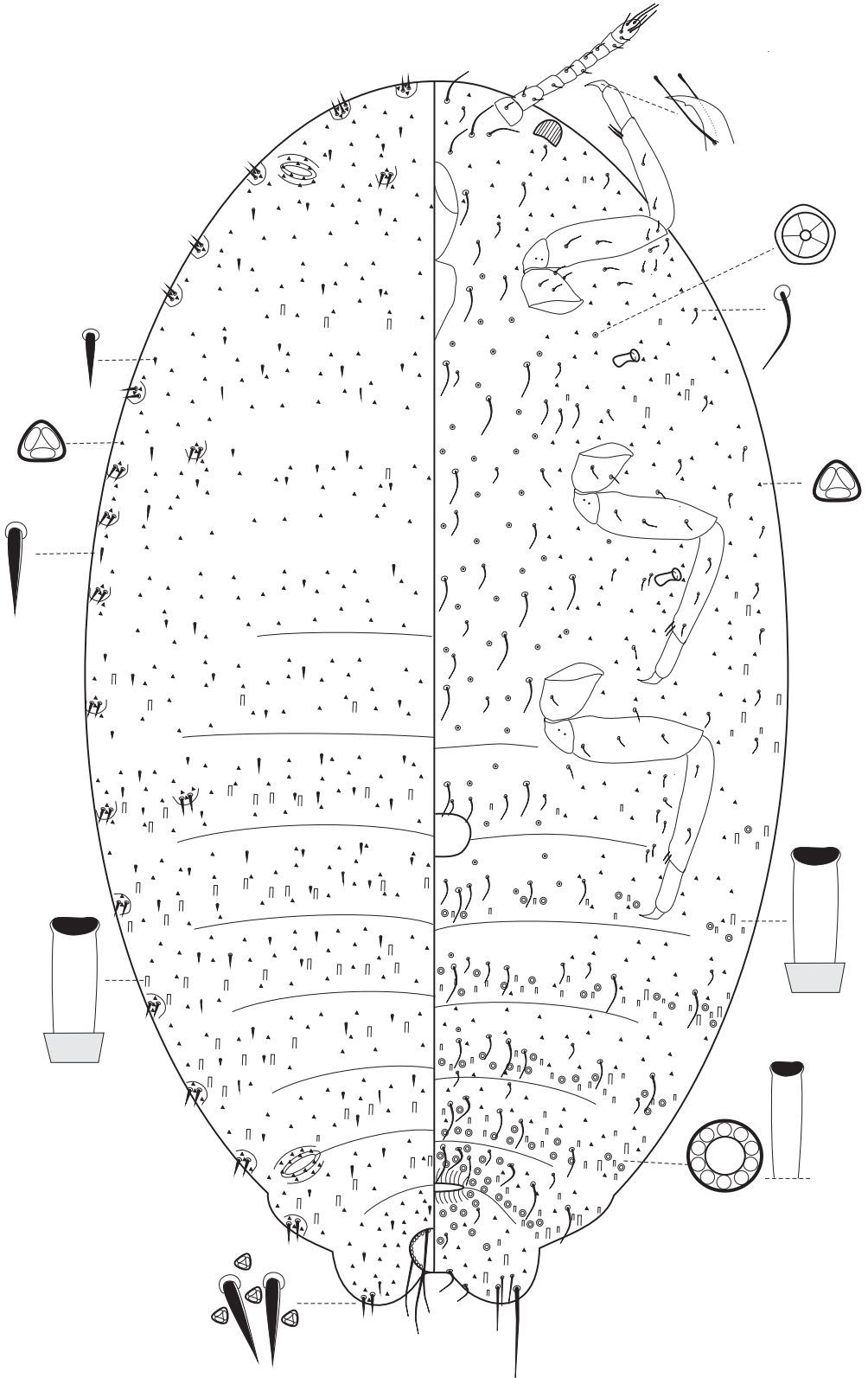


Рисунок 2.1.3-1. *Seyneria gabrielis*, паратип.





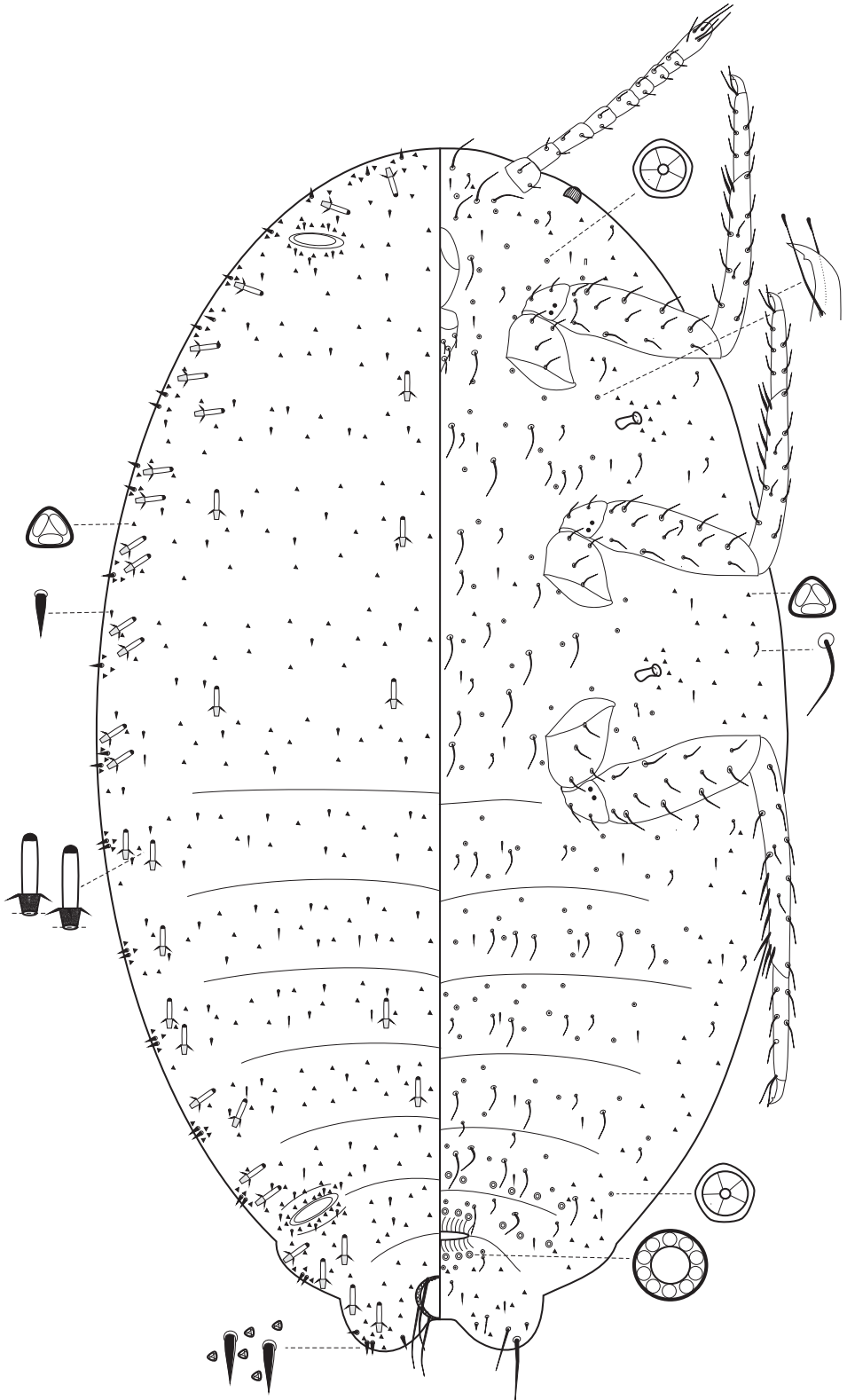


Рисунок 2.1.4-1. *Heliococcus nivearum*, паратип.

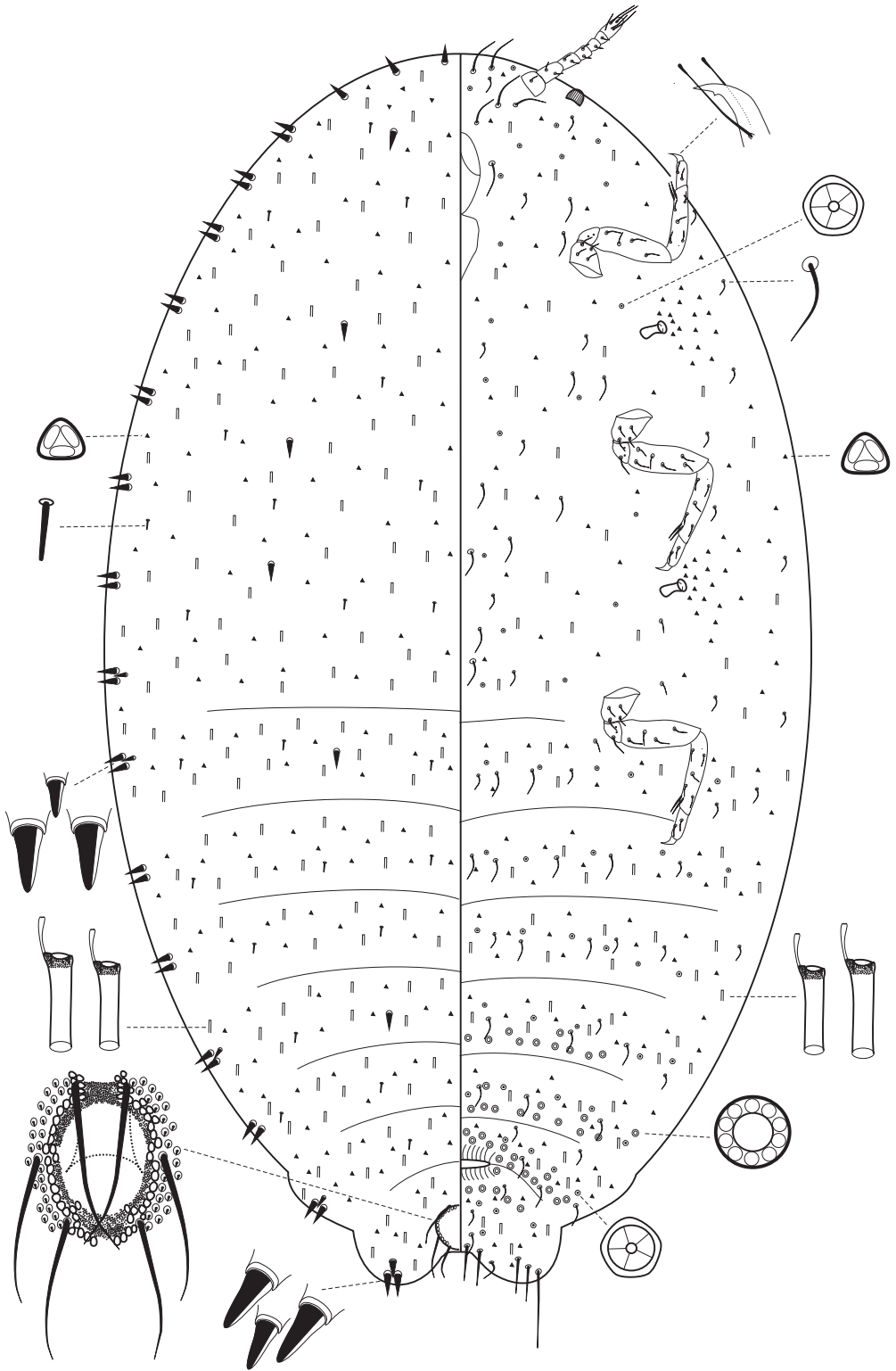


Рисунок 2.1.5-1. *Coccidohistrix echinata*, синтип.

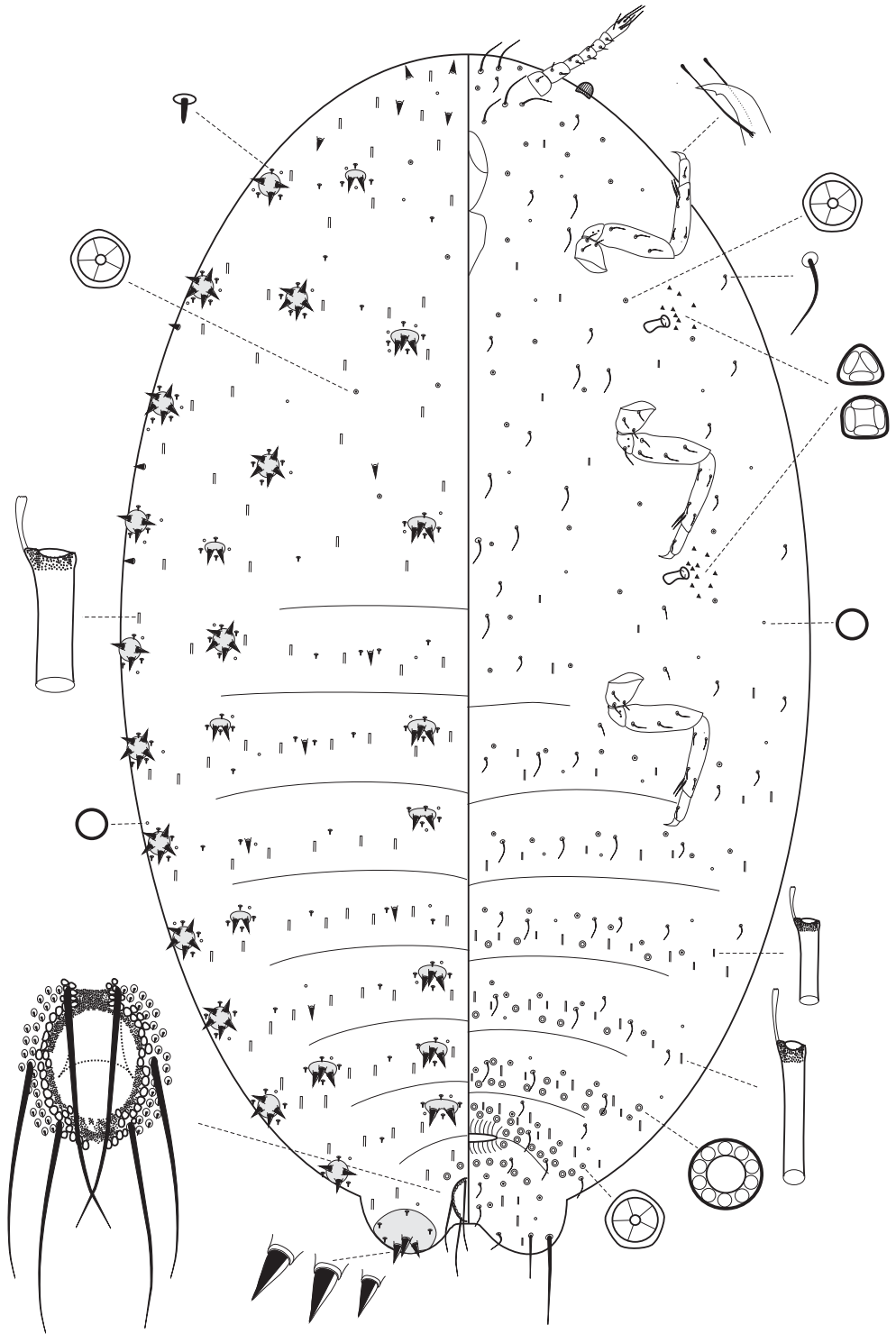


Рисунок 2.1.5-2. *Coccidohistrix magribiensis*, голотип.

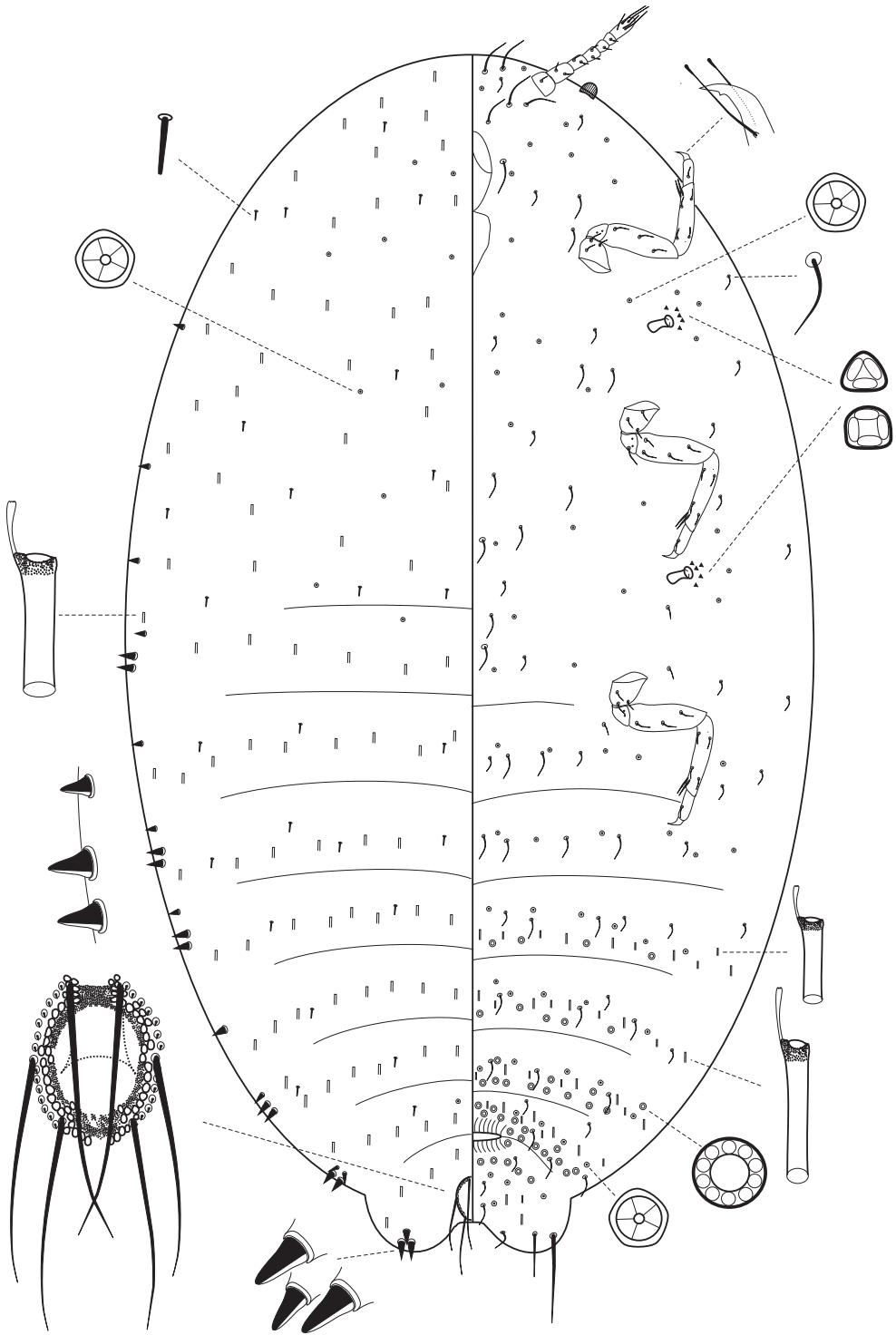


Рисунок 2.1.5-3. *Coccidohistrix tonicae*, голотип.

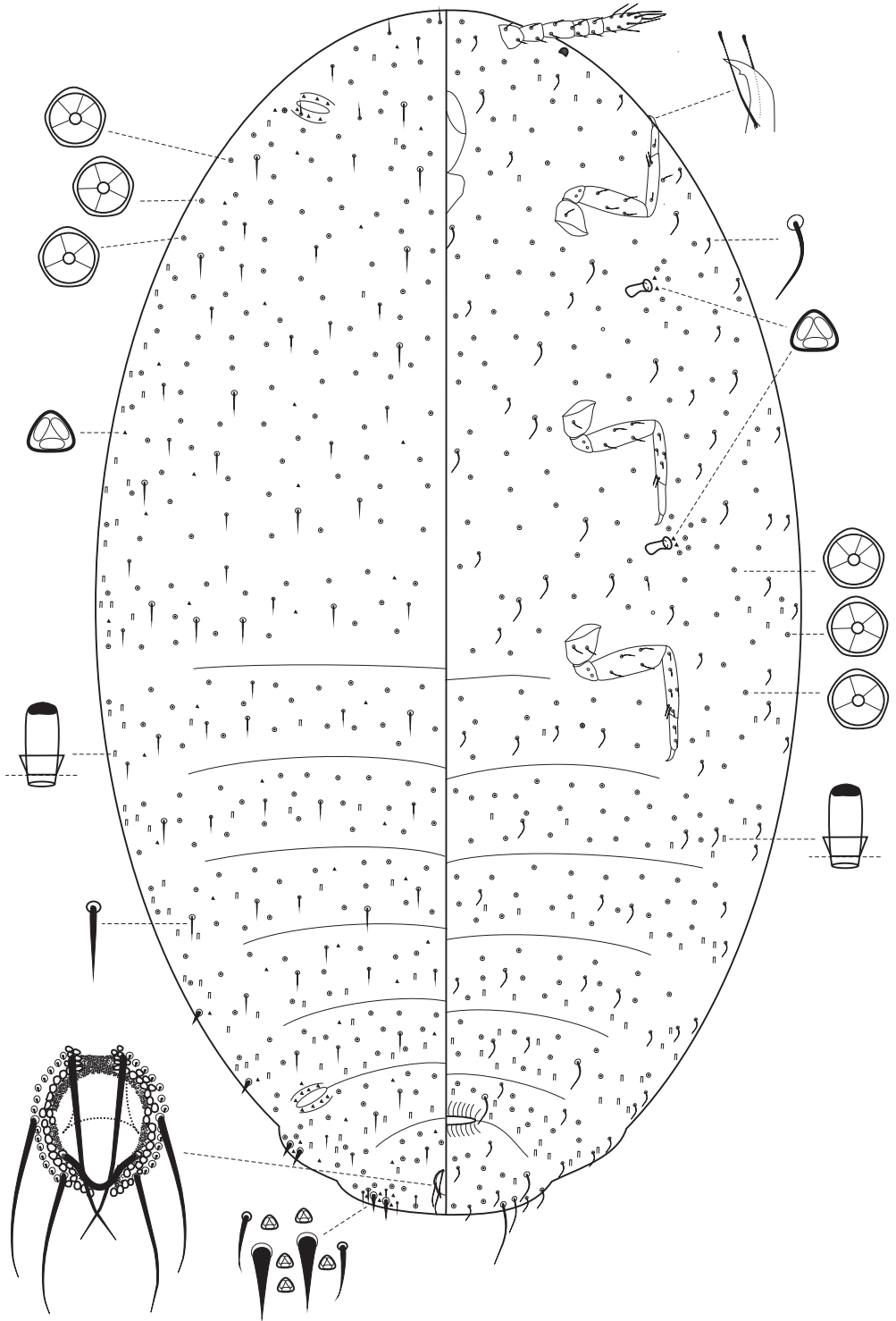


Рисунок 2.1.6-1. *Brevennia asphodeli*, Израиль.



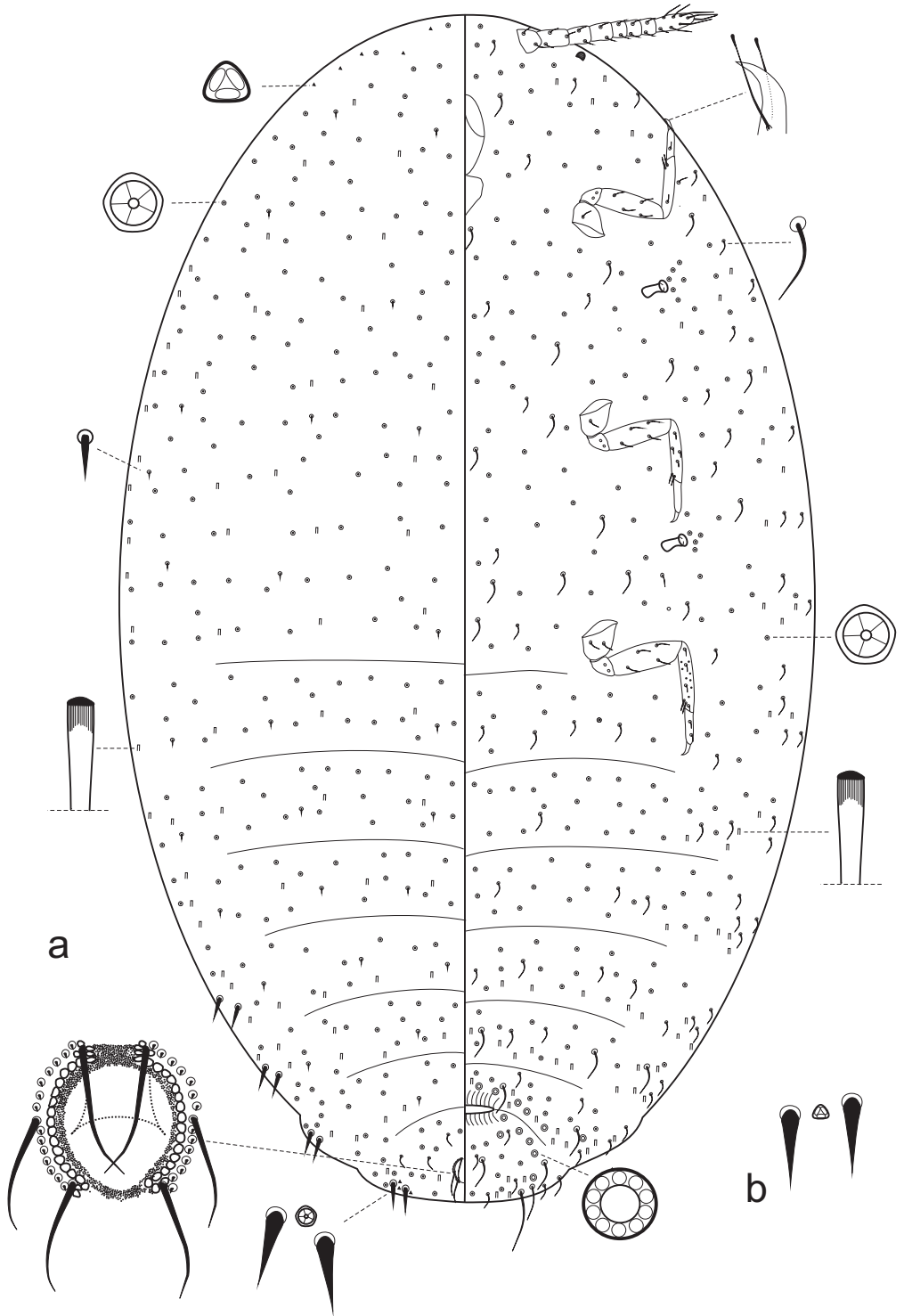


Рисунок 2.1.6-3. *Brevennia dasiforae* (а – голотип, б – С<sub>18</sub>, паратип).

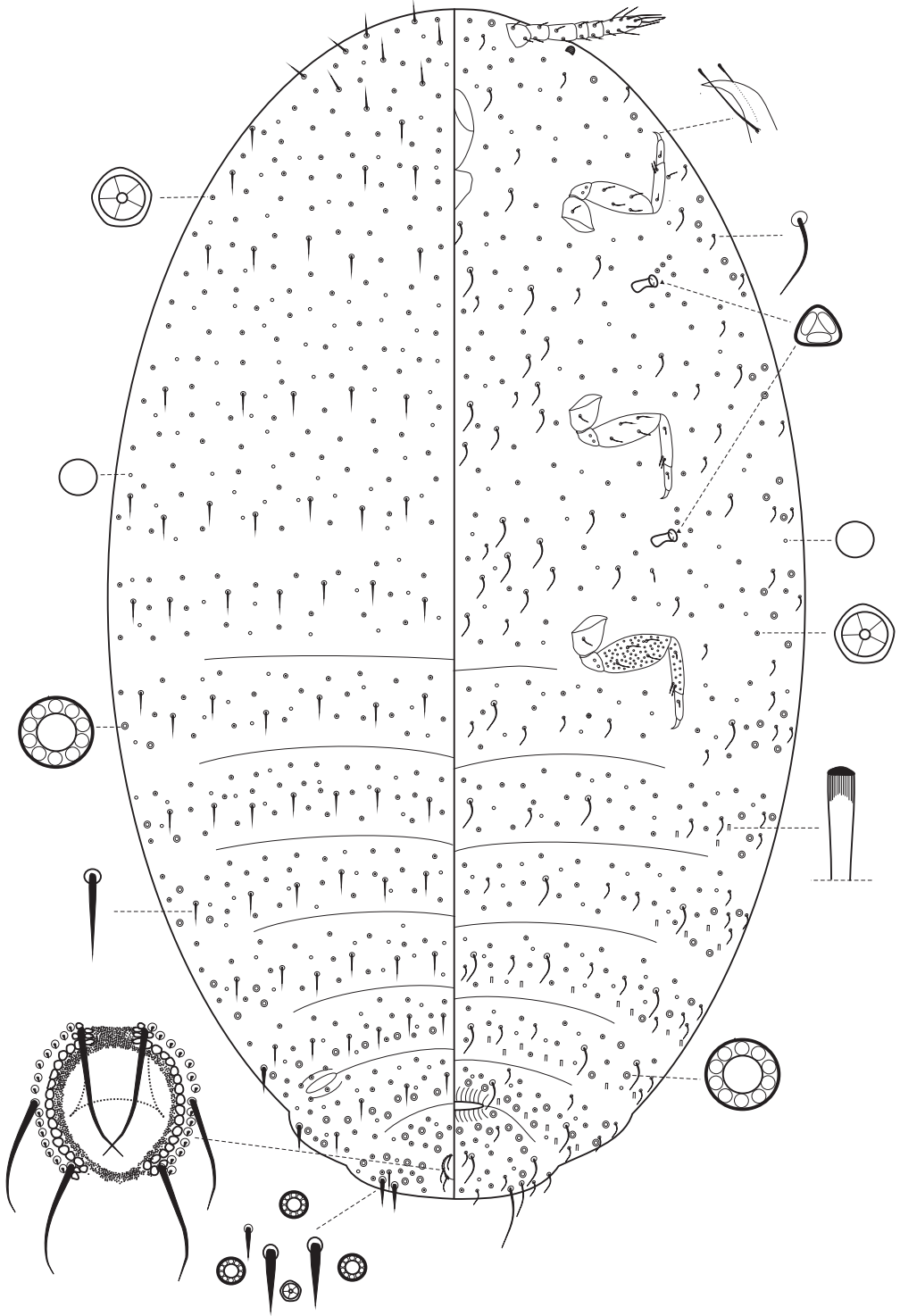


Рисунок 2.1.6-4. *Brevennia rehi*, паралектотип *B. femoralis*.



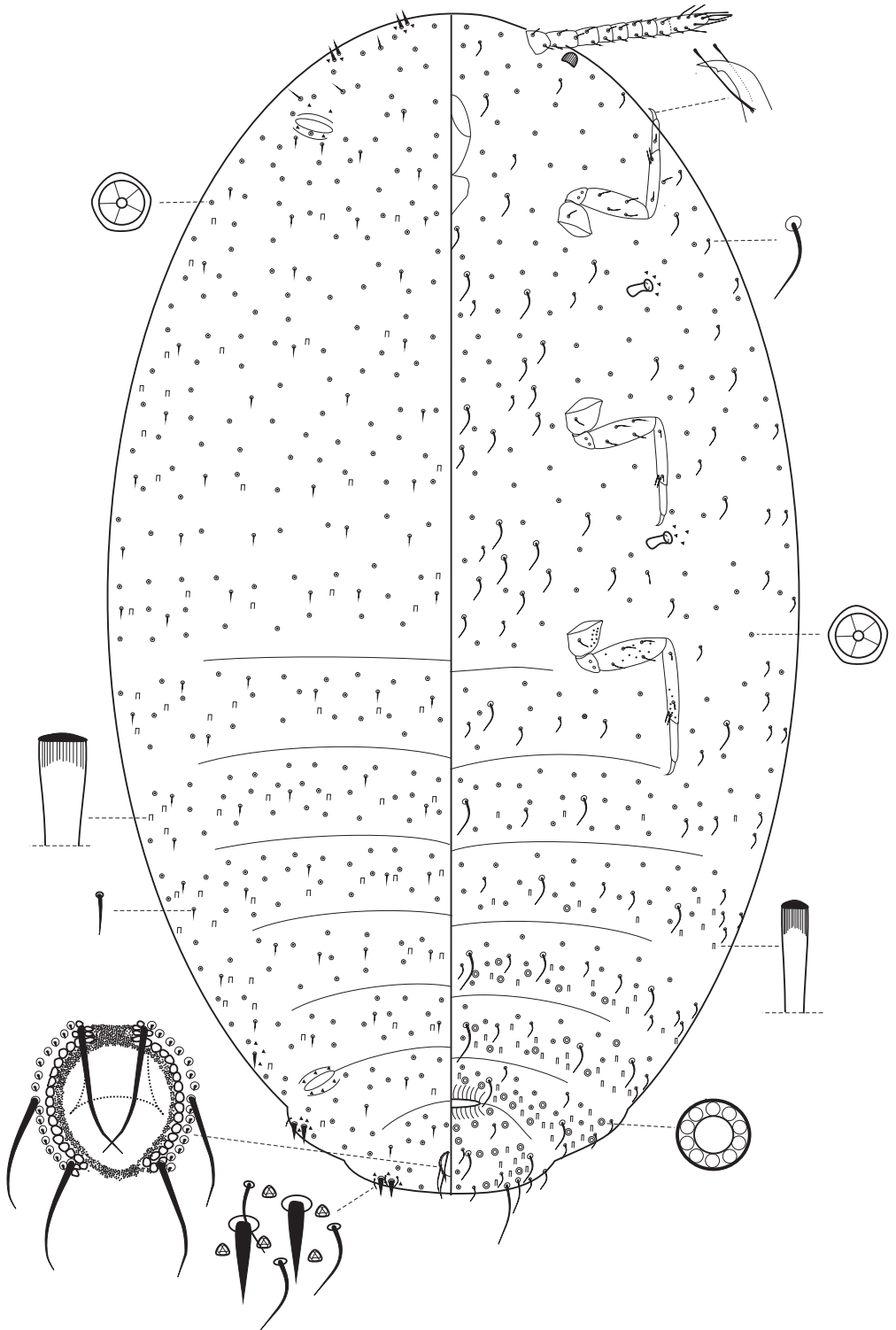


Рисунок 2.1.6-5. *Brevennia ferenci*, голотип.

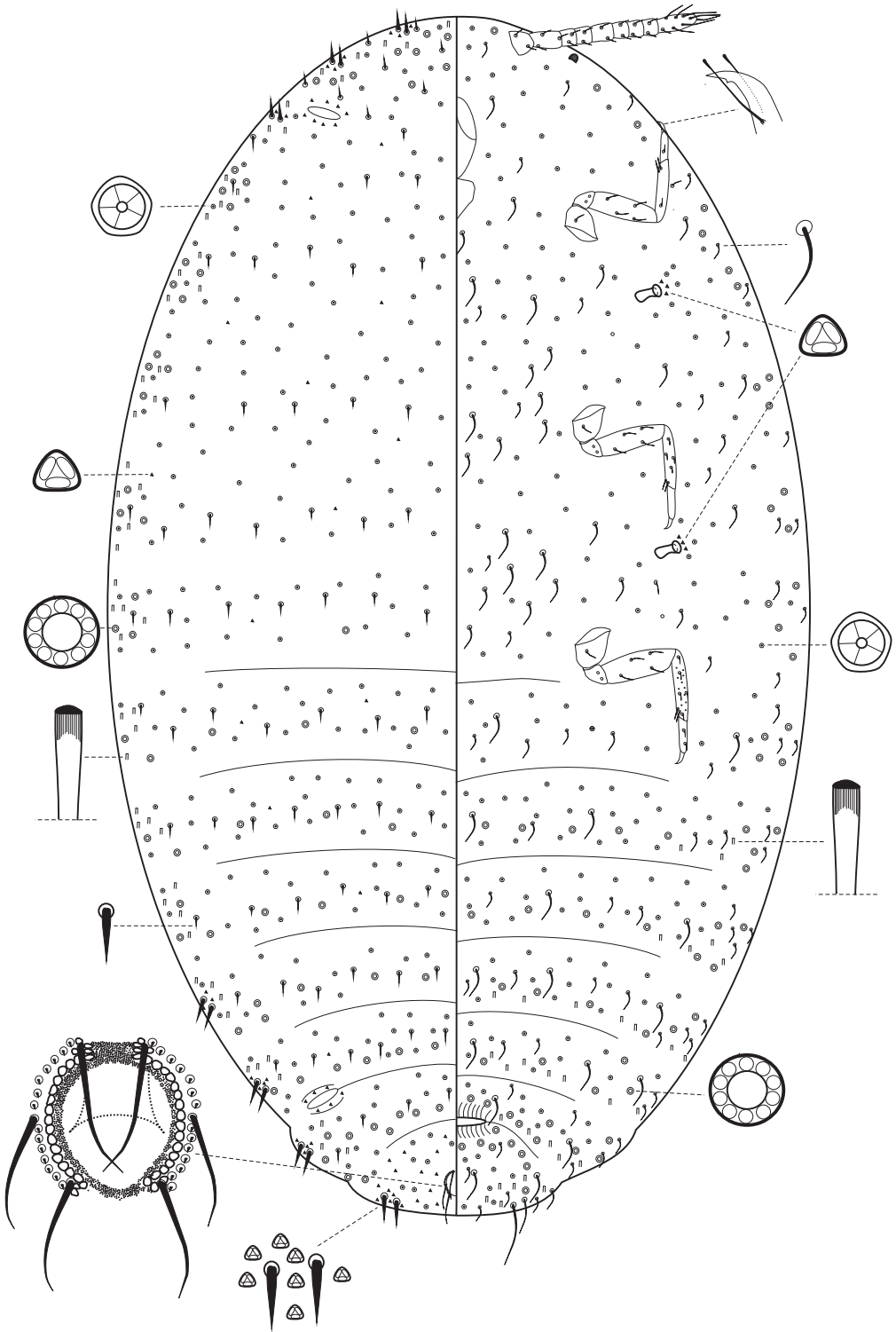


Рисунок 2.1.6-6. *Brevennia operata*, паралектотип.

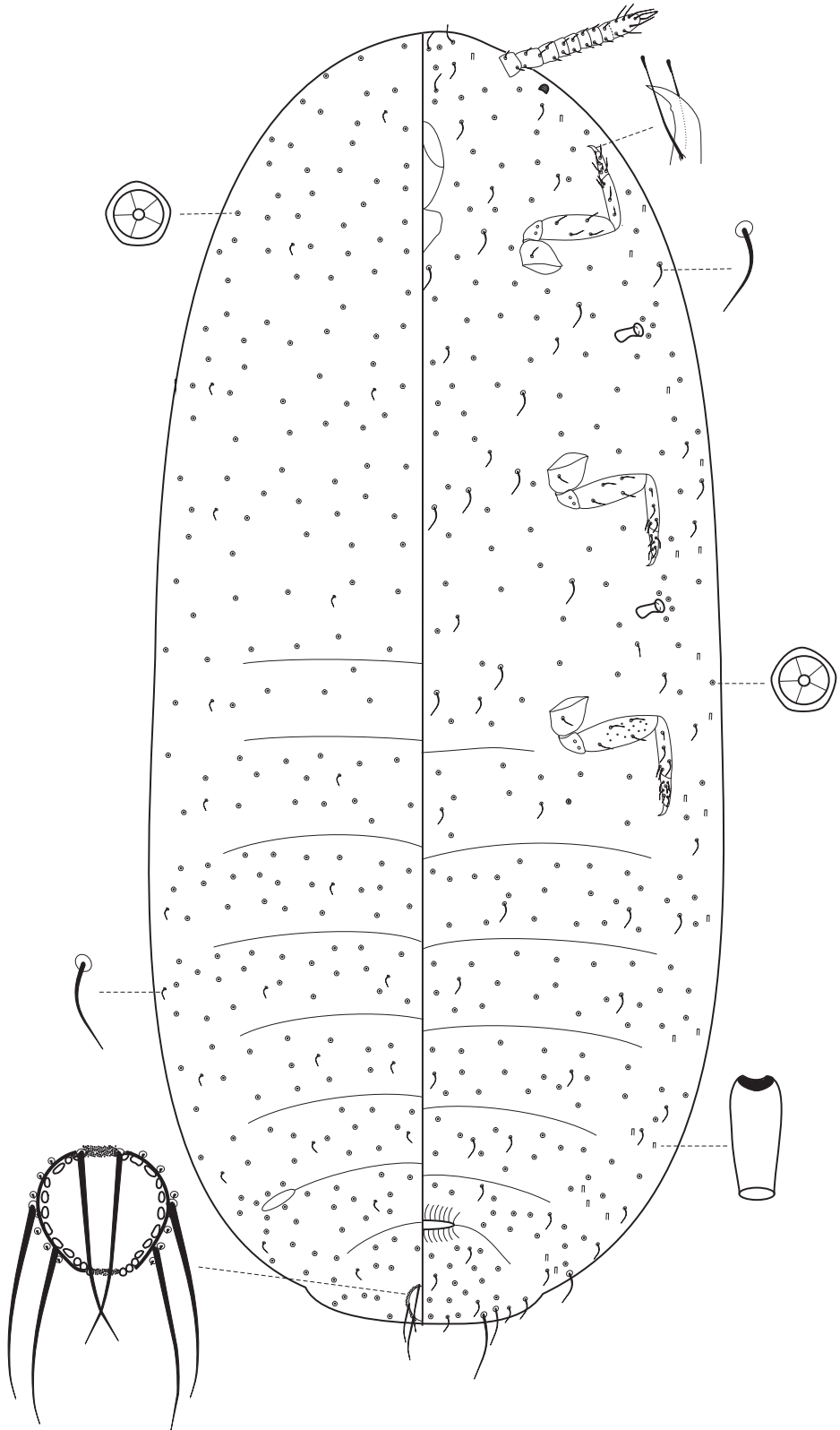


Рисунок 2.1.6-7. *Heterococcus biporus*, paratype.

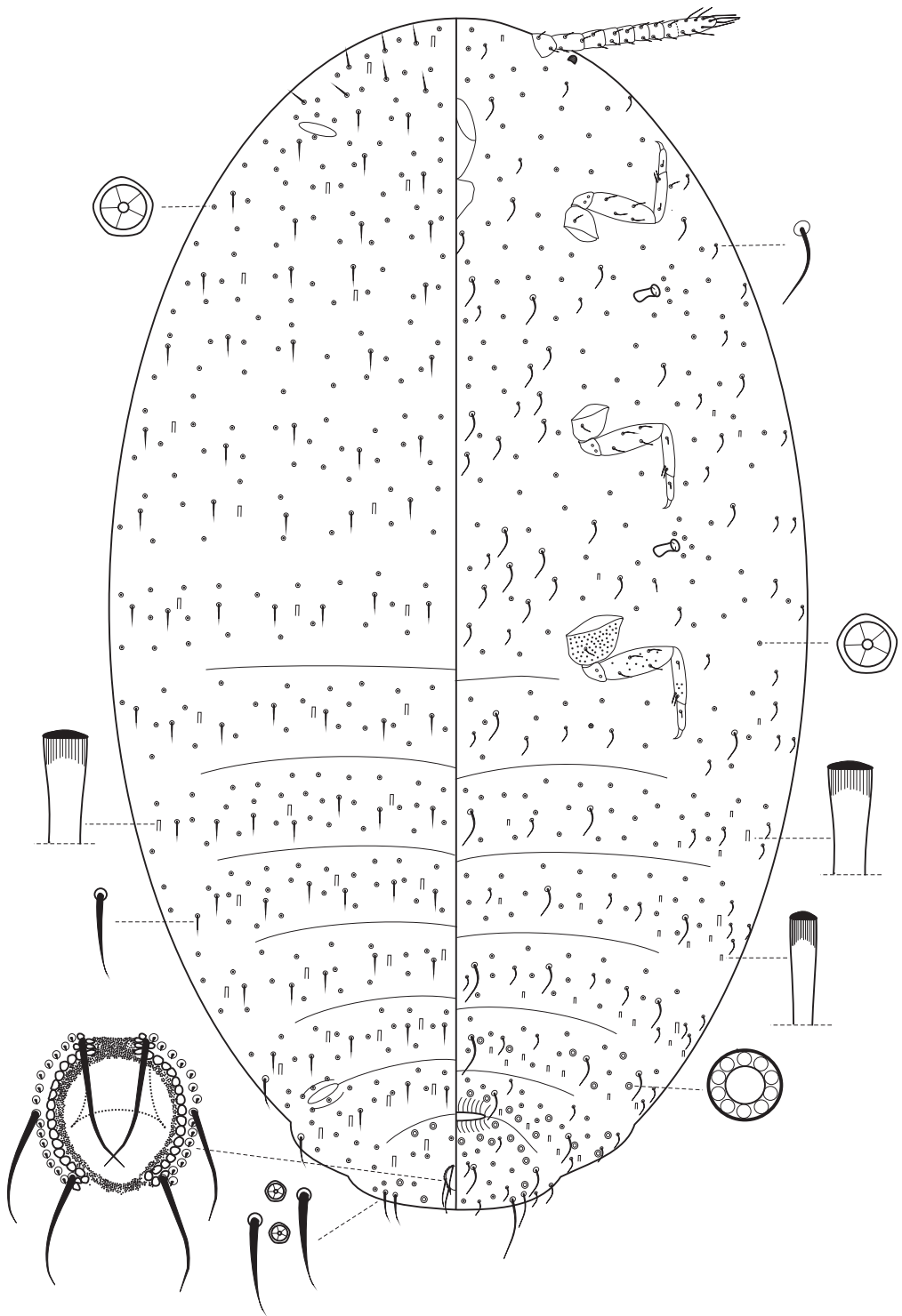


Рисунок 2.1.6-8. *Heterococcus tritici*, самка, Украина.

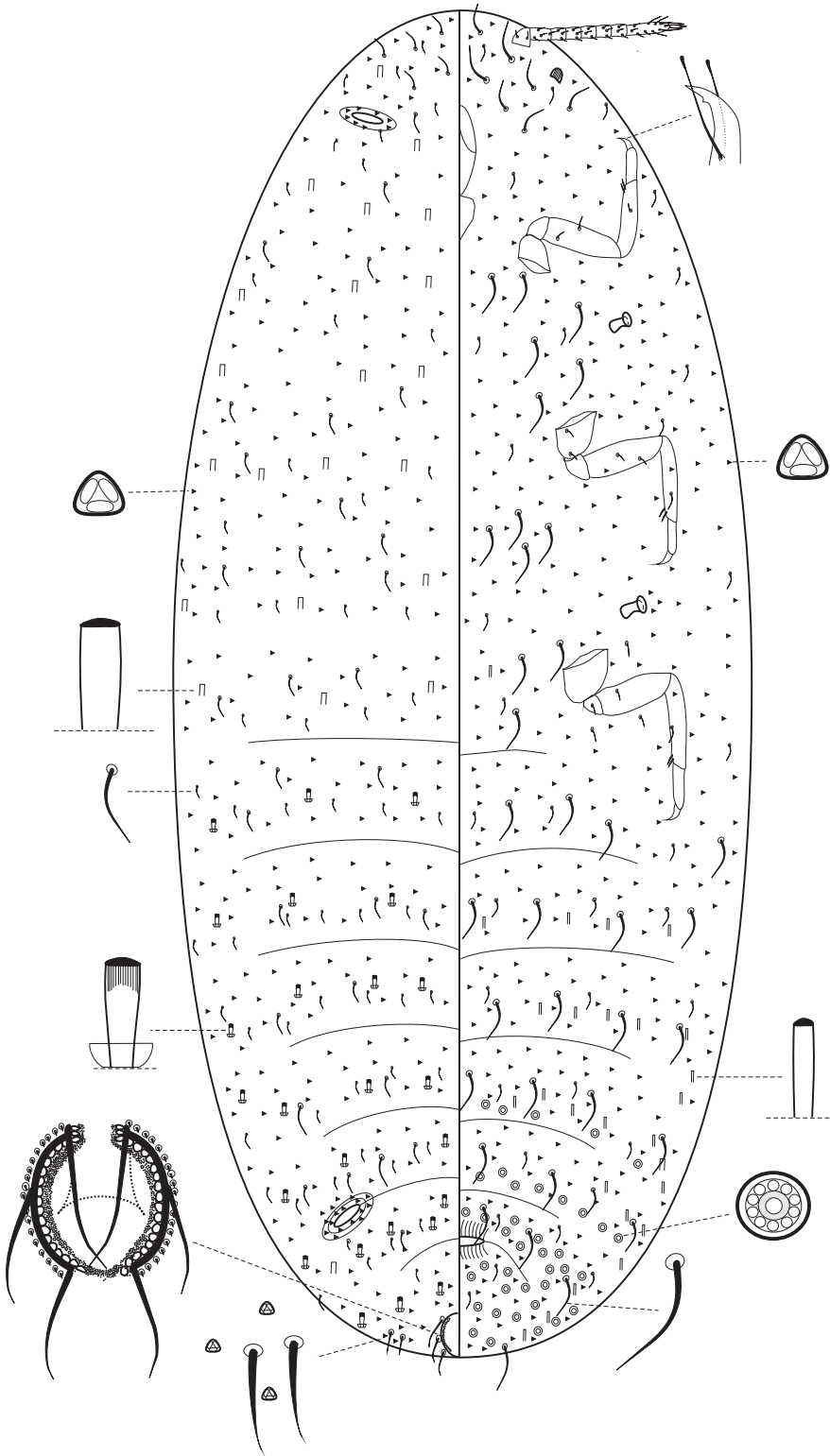


Рисунок 2.1.8-1. *Mirococcus balagnus*, голотп.

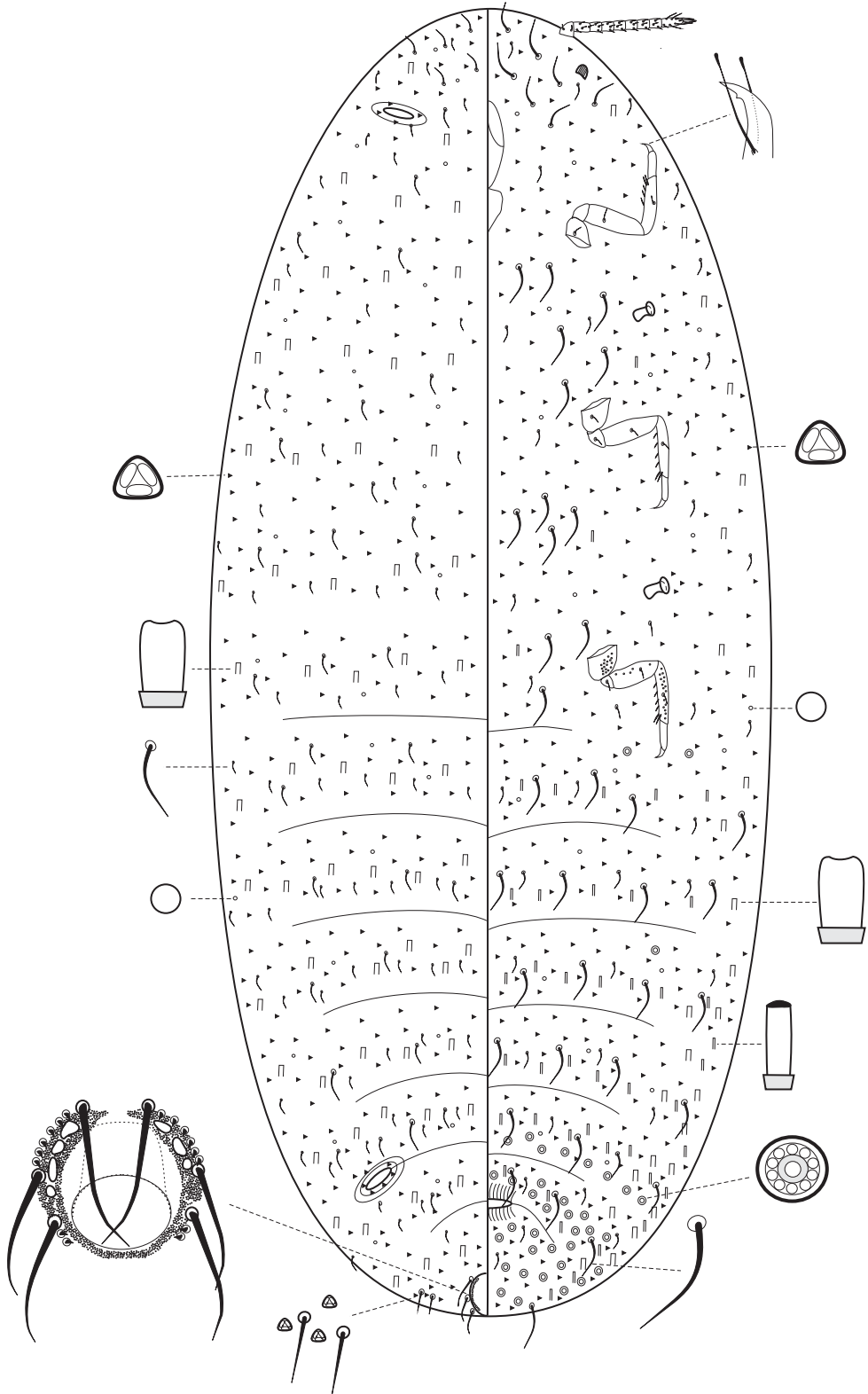


Рисунок 2.1.8-2. *Mirococcus clarus*, Россия (Дагестан).

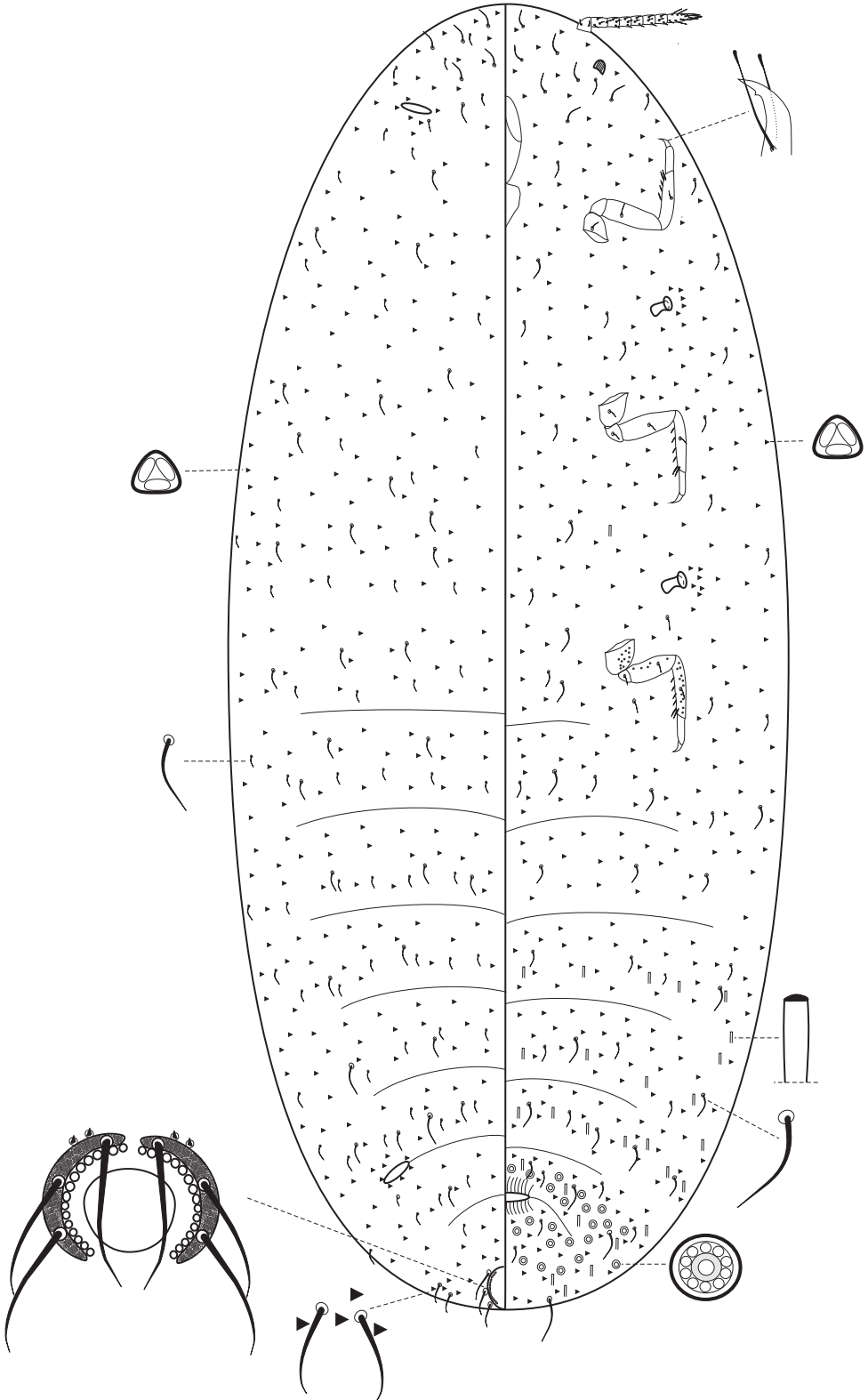


Рисунок 2.1.8-3. *Mirococcus longiventris*, Узбекистан.

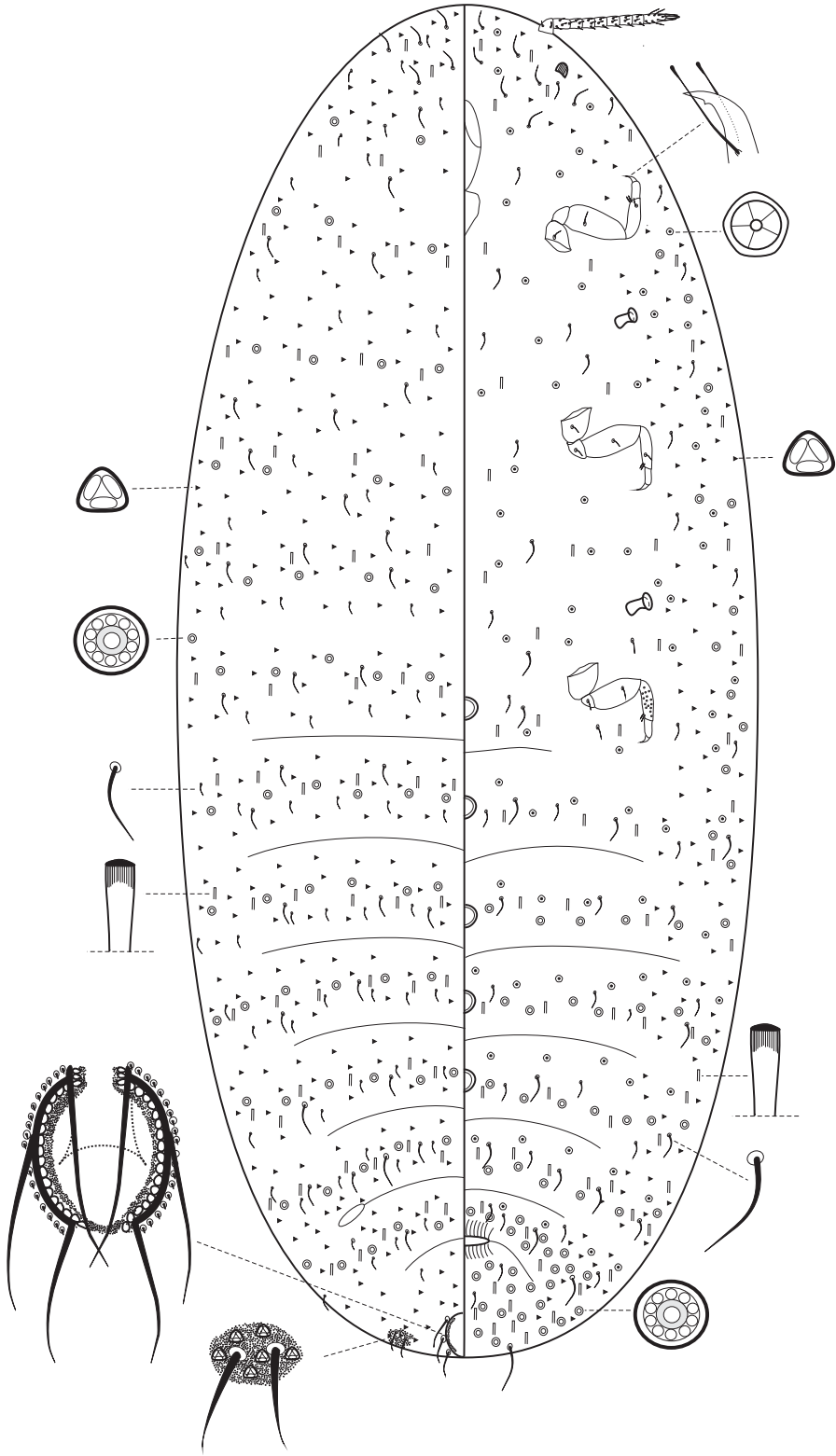


Рисунок 2.1.8-4. *Mirococcus ostiaplurimus*, Украина (Киев).



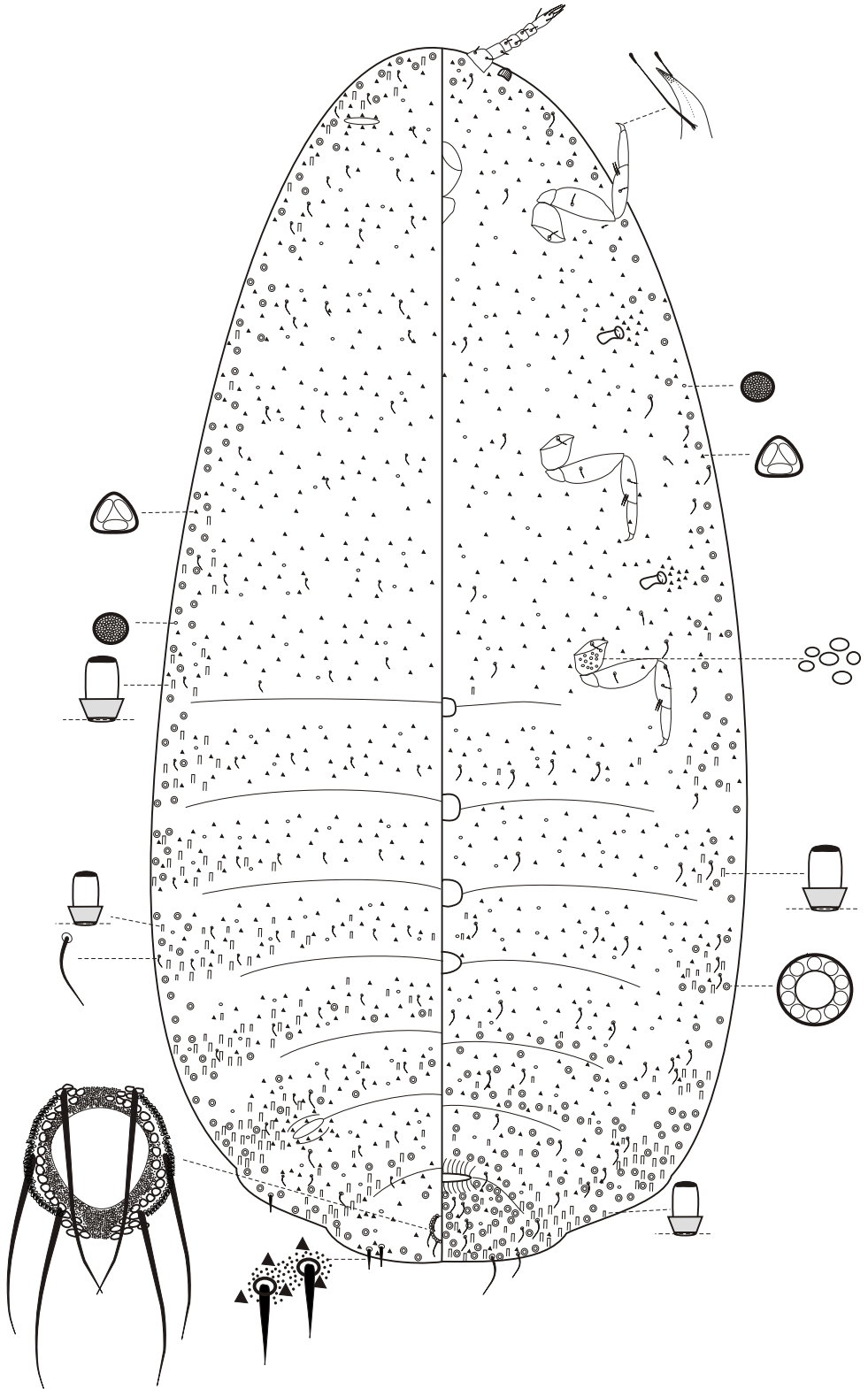


Рисунок 2.2.2-1. *Balanococcus balkanicus*, голотип.

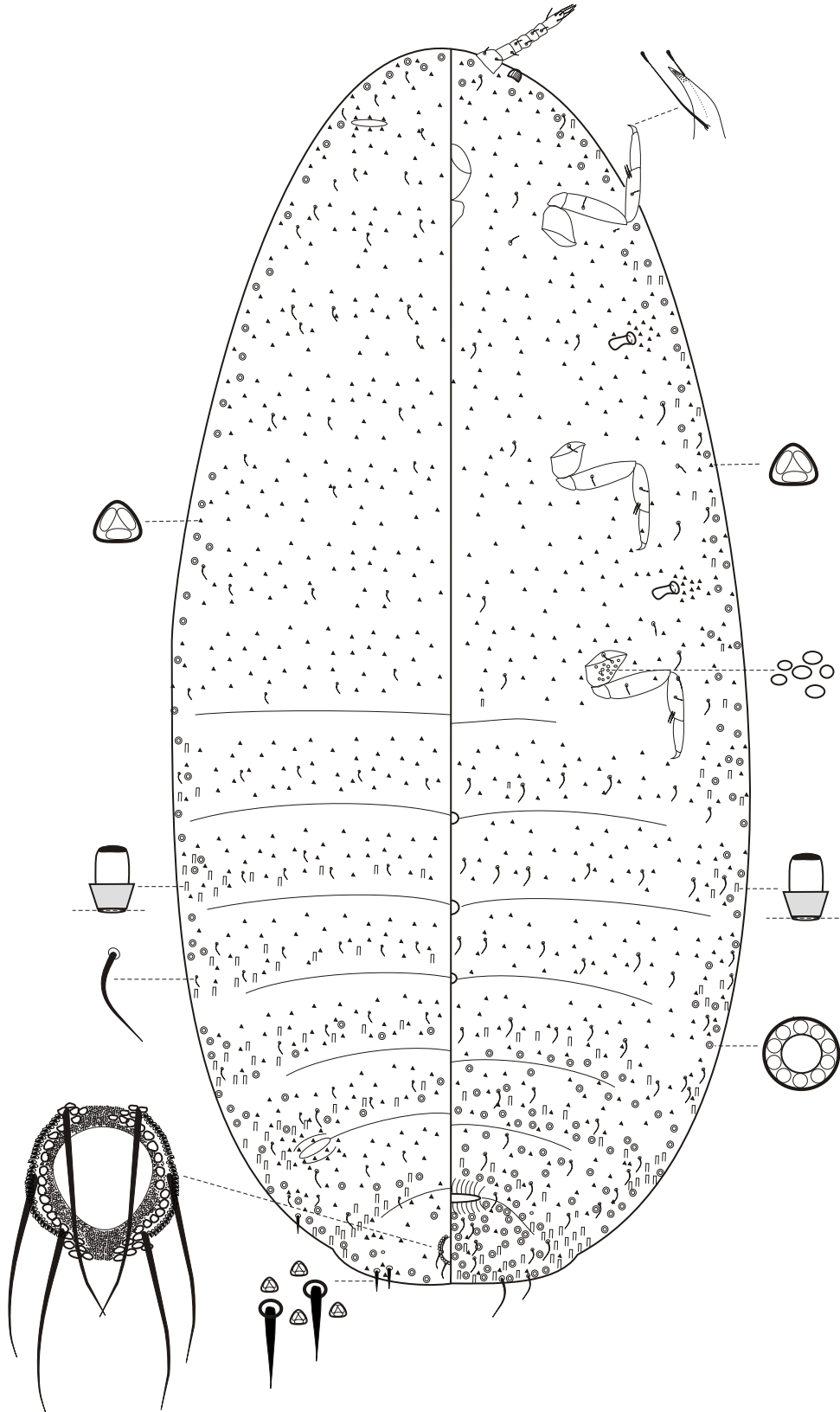


Рисунок 2.2.2-2. *Balanococcus boratynskii*, паратип.

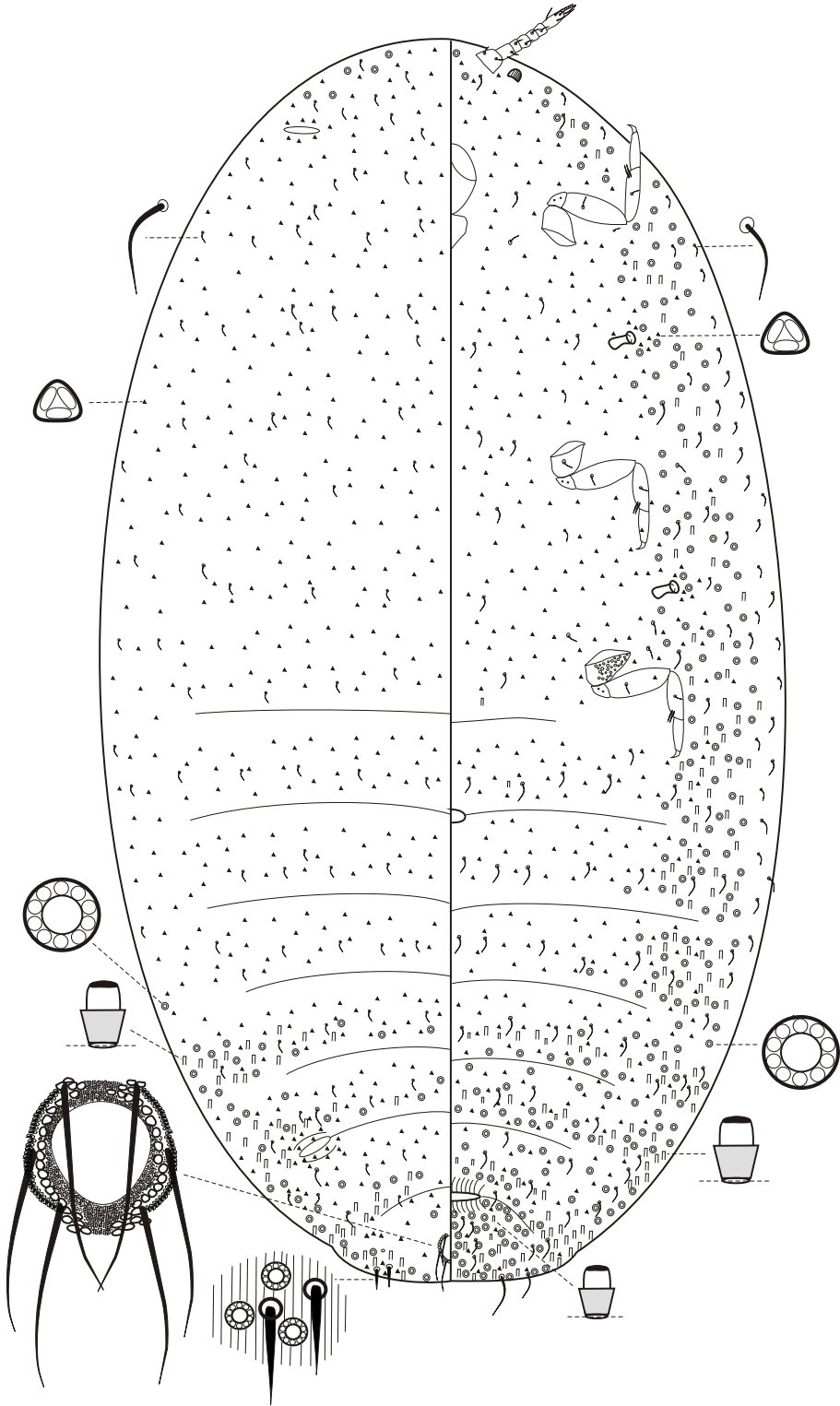


Рисунок 2.2.2-3. *Balanococcus takahashii*, паратип.

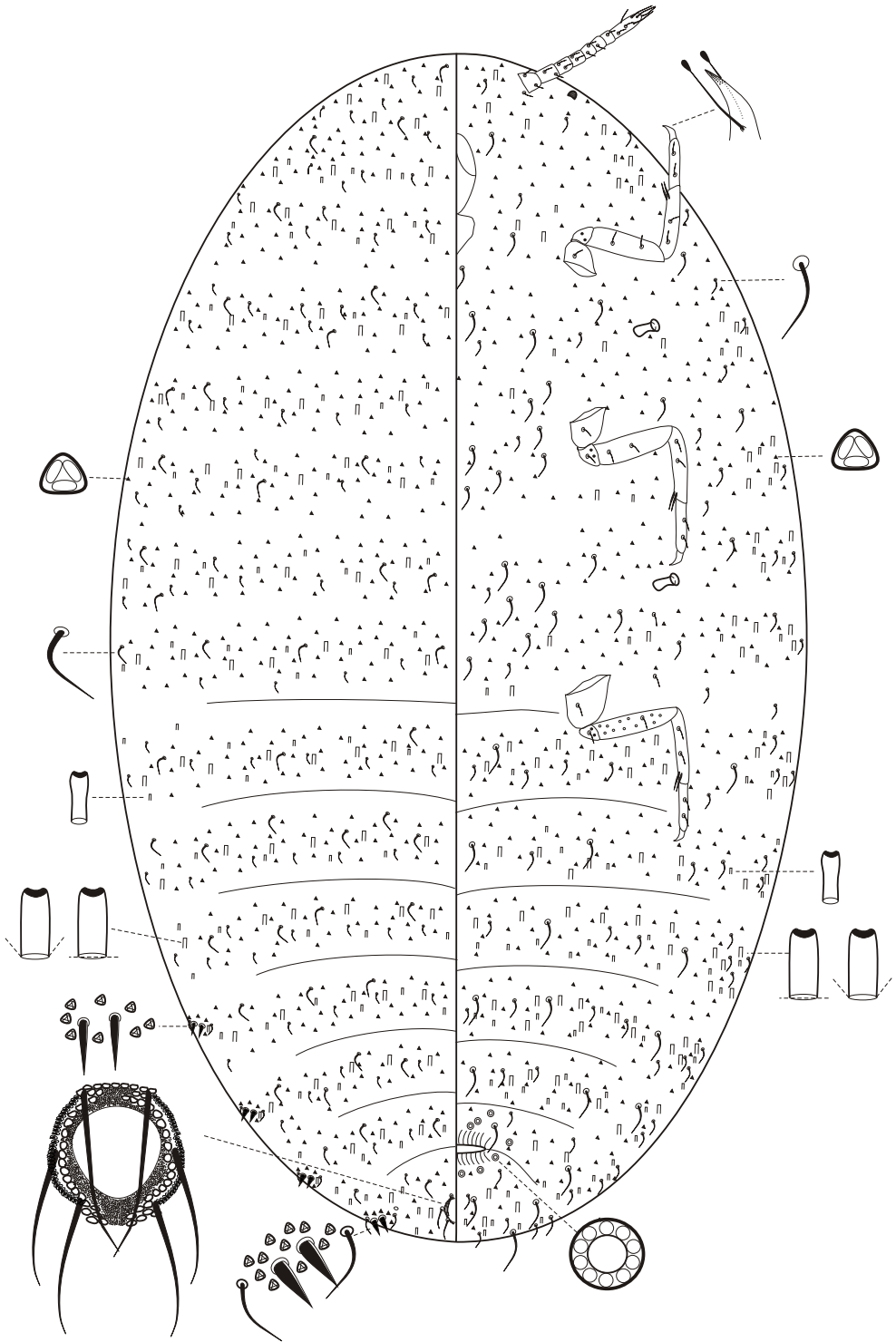


Рисунок 2.2.2-4. *Dysmicoccus angustifrons*, синтип *Trionymus lanatus*.

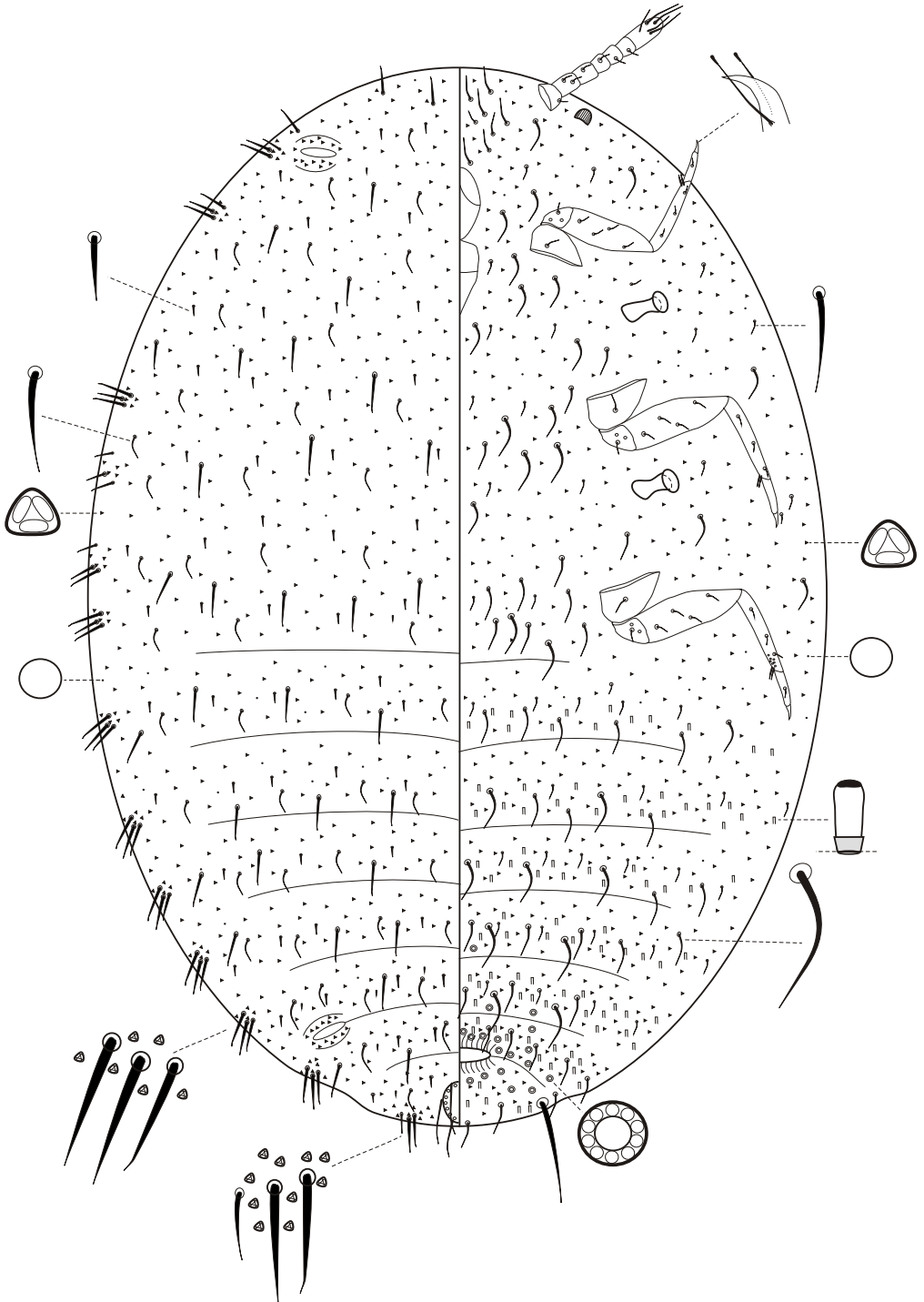


Рисунок 2.2.2-5. *Dysmicoccus trispinosus*, синтип.

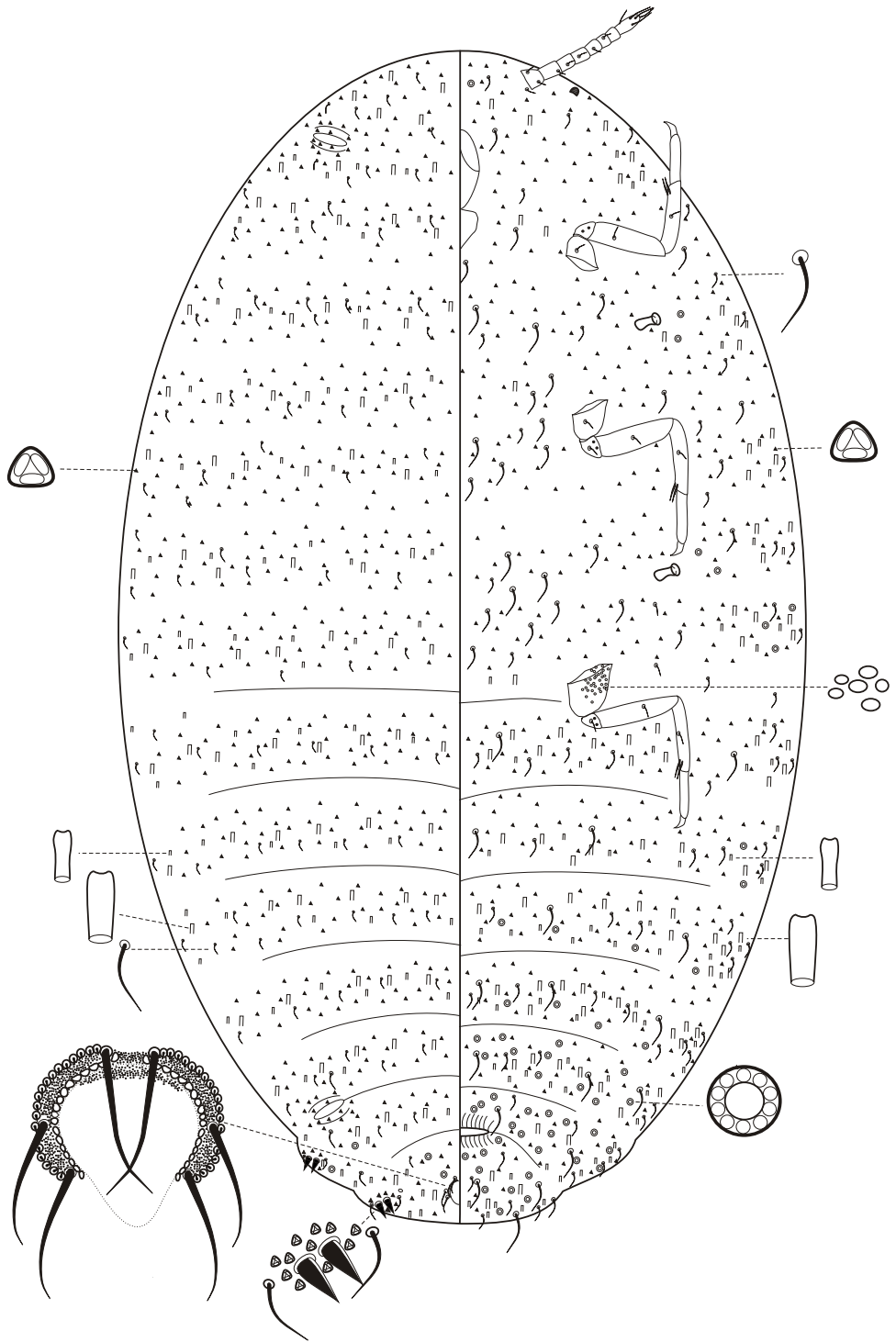


Рисунок 2.2.2-6. *Trionymus aberrans*, Россия (Воронеж).

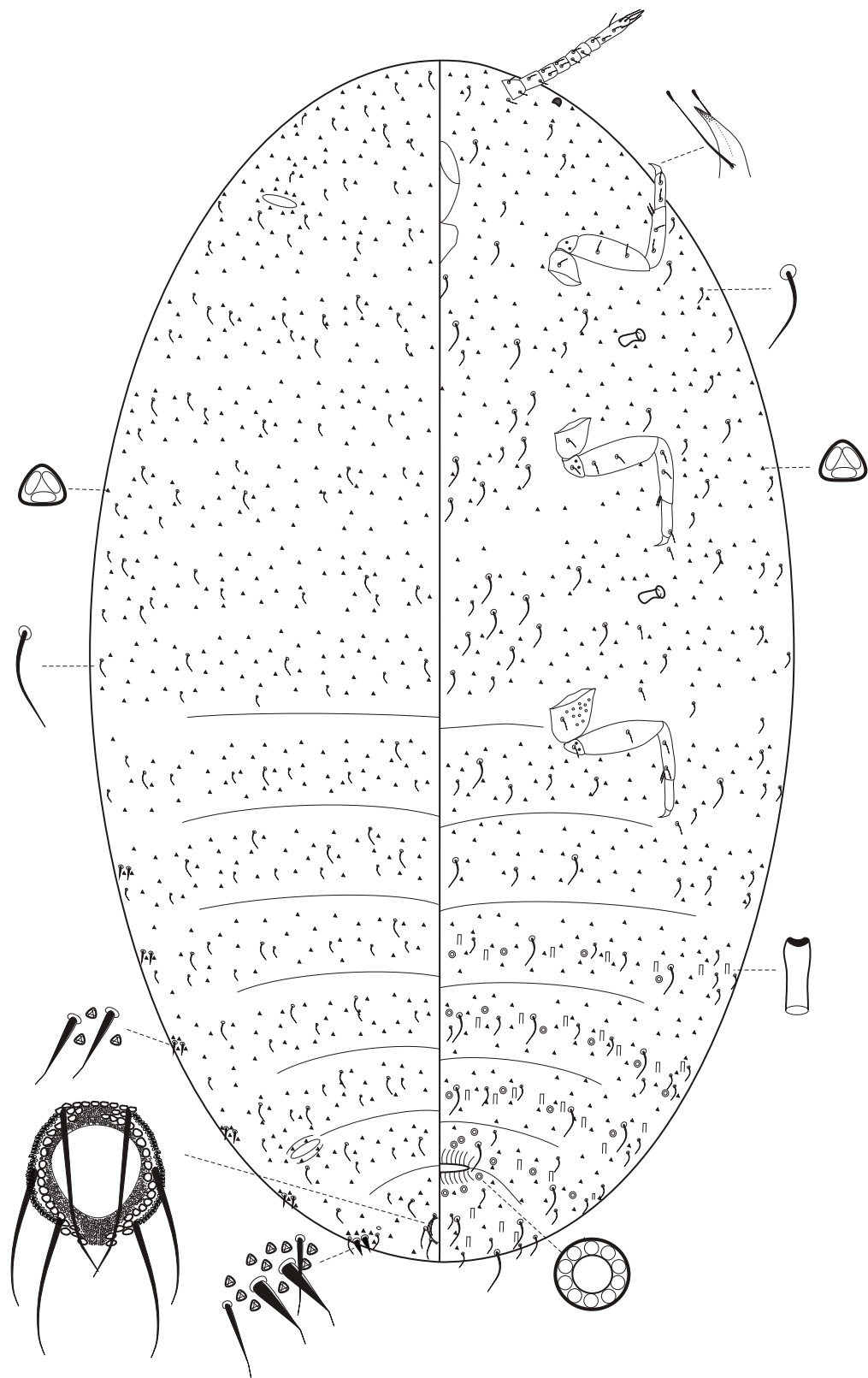


Рисунок 2.2.2-7. *Trionymus corsicus*, лектотип.

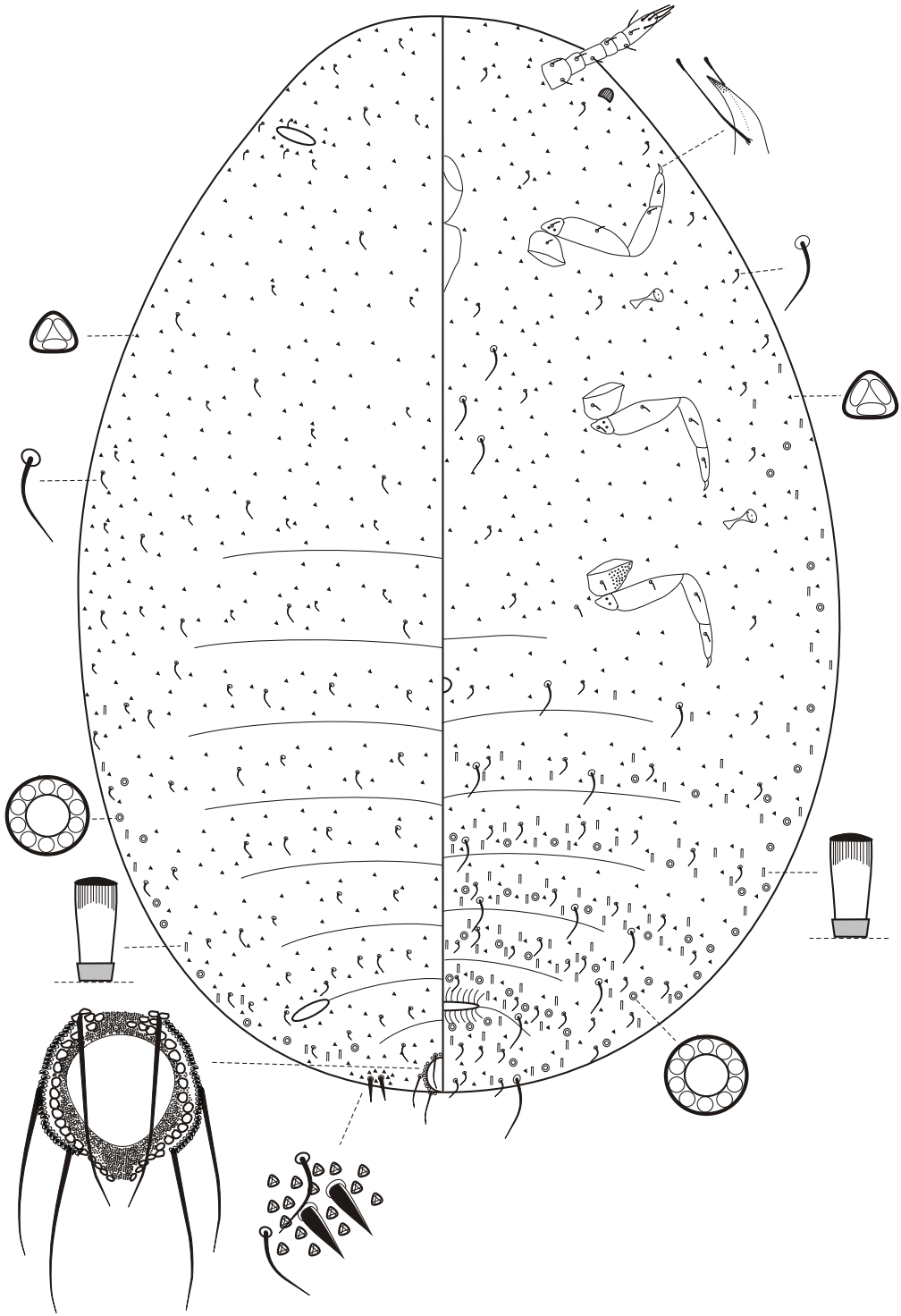


Рисунок 2.2.2-8. *Trionymus danzigae*, паратип.



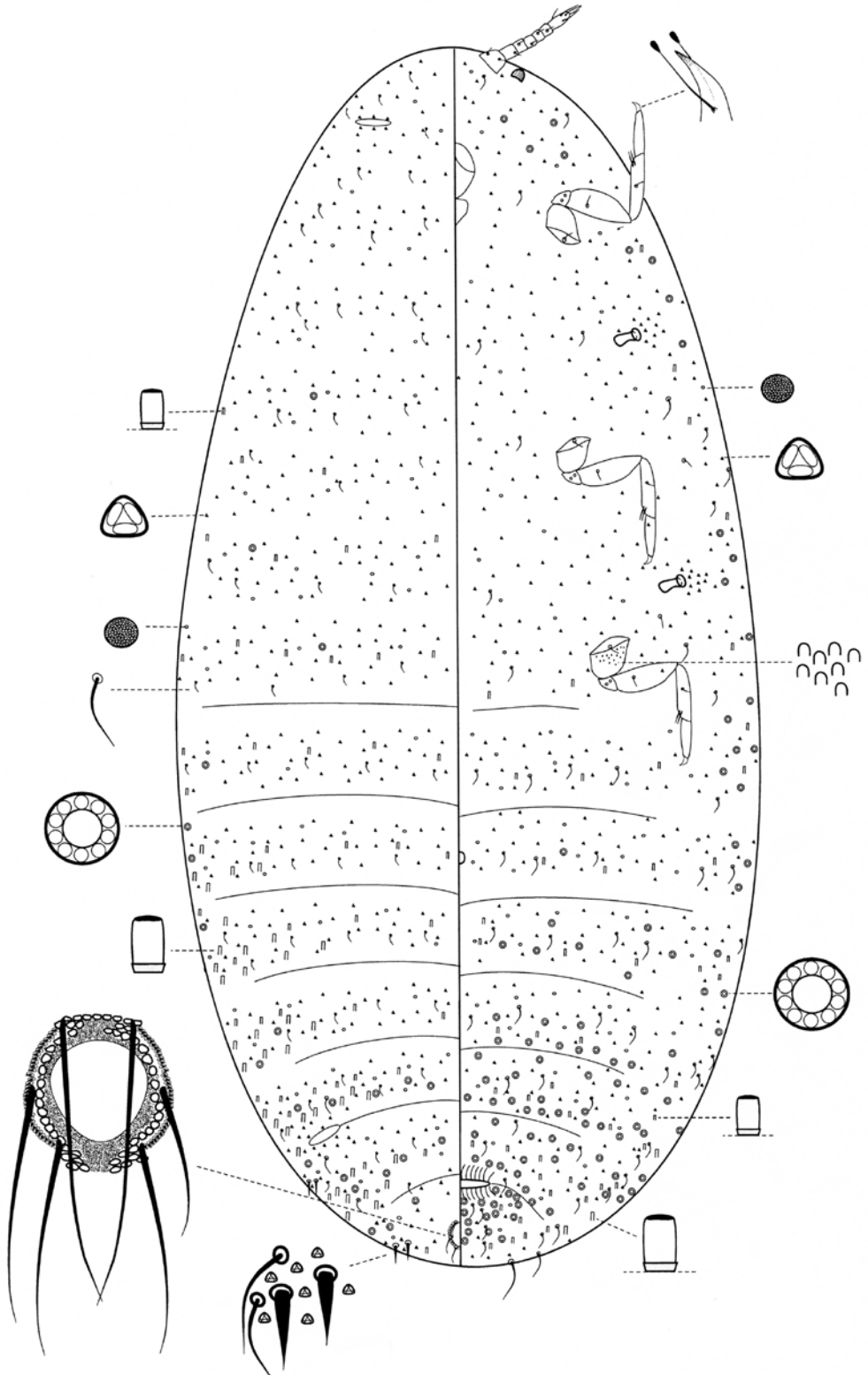


Рисунок 2.2.2-9. *Trionymus hamberdi*, паратип *Balanococcus kwoni* из Италии.

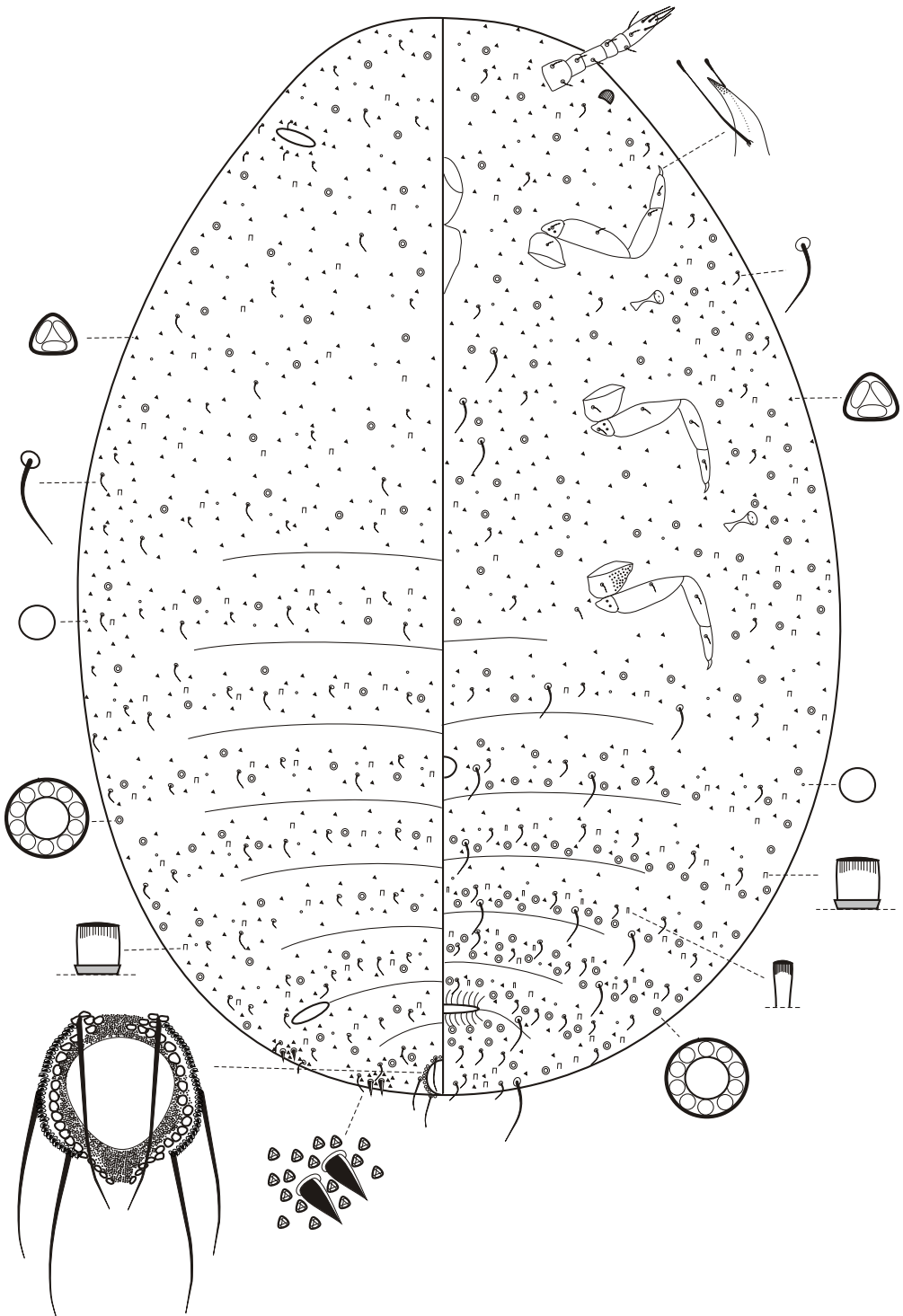


Рисунок 2.2.2-10. *Trionymus internodii*, Сенегал.

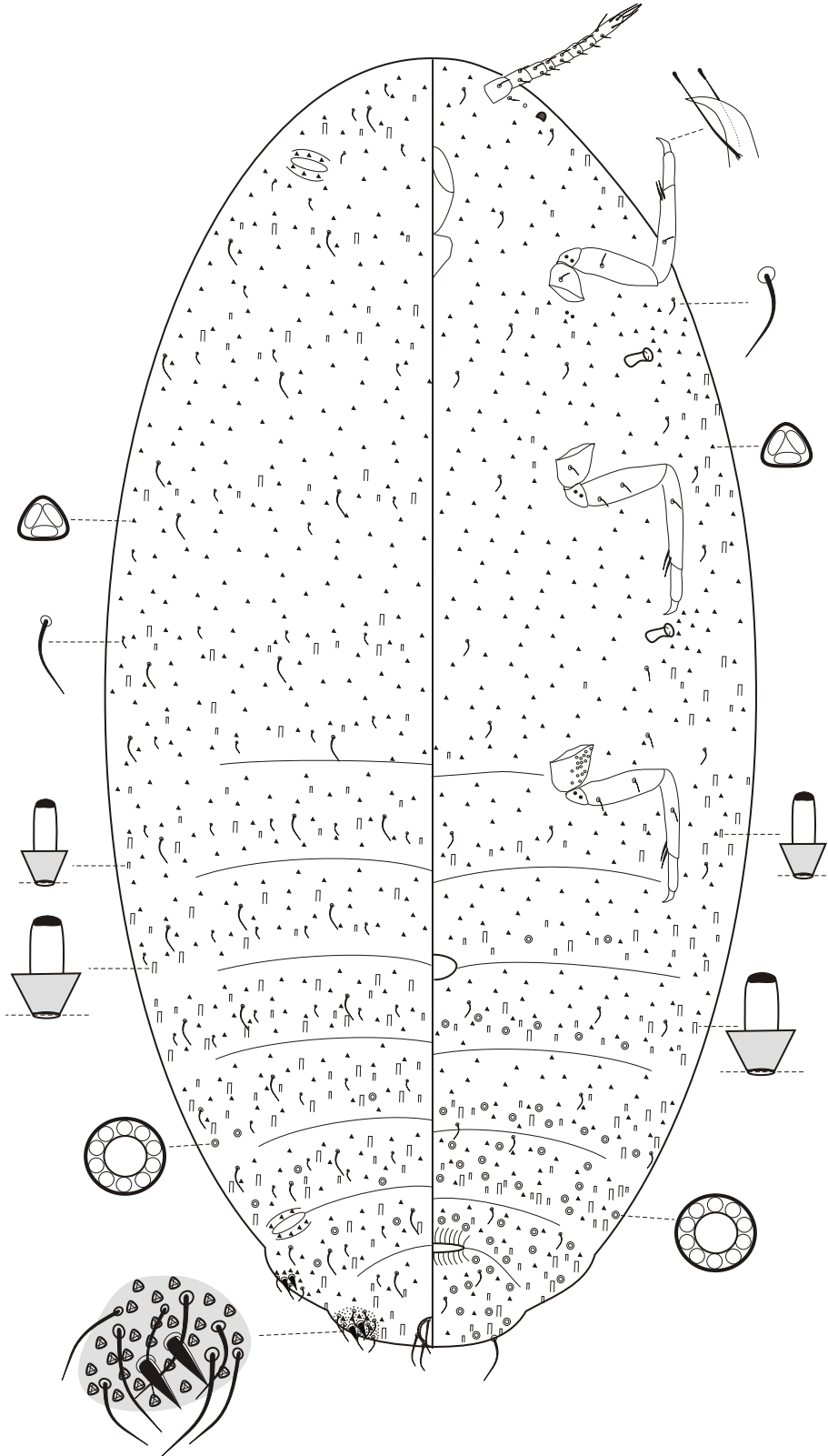


Рисунок 2.2.2-11. *Trionymus kirgicus*, лектотип.

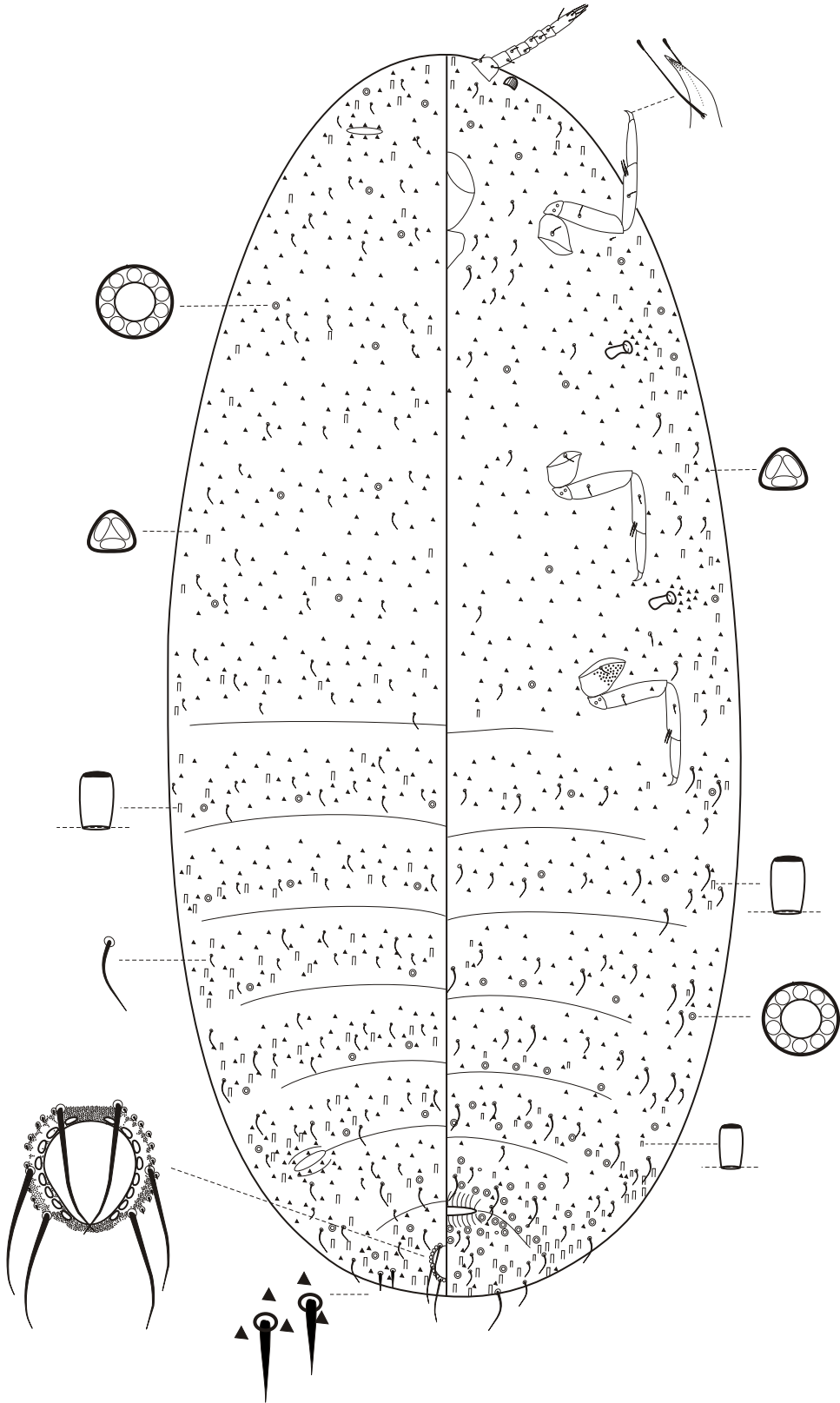


Рисунок 2.2.2-12. *Trionymus masrensis*, синтип.

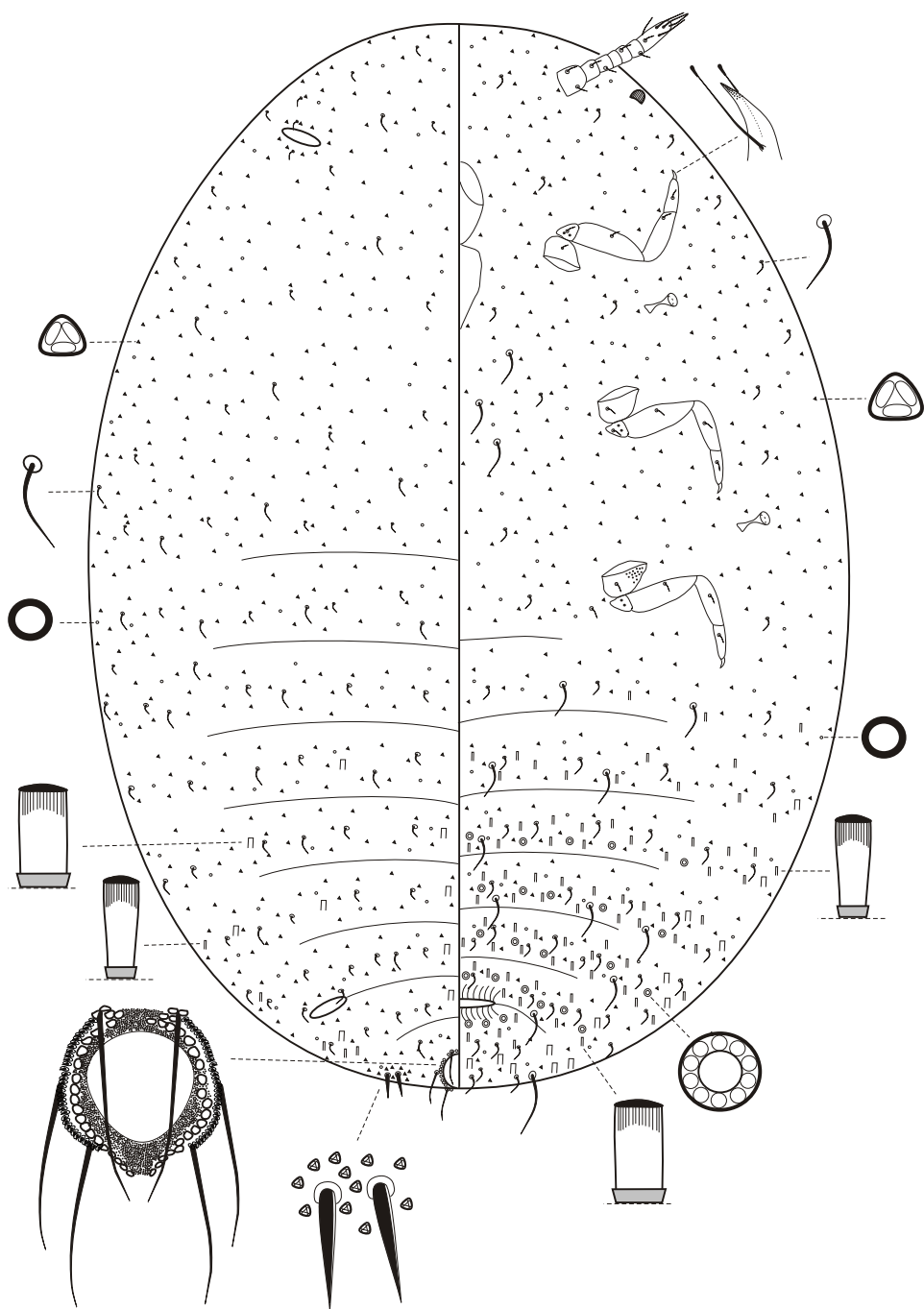


Рисунок 2.2.2-13 *Trionymus massiliensis*, голотип.

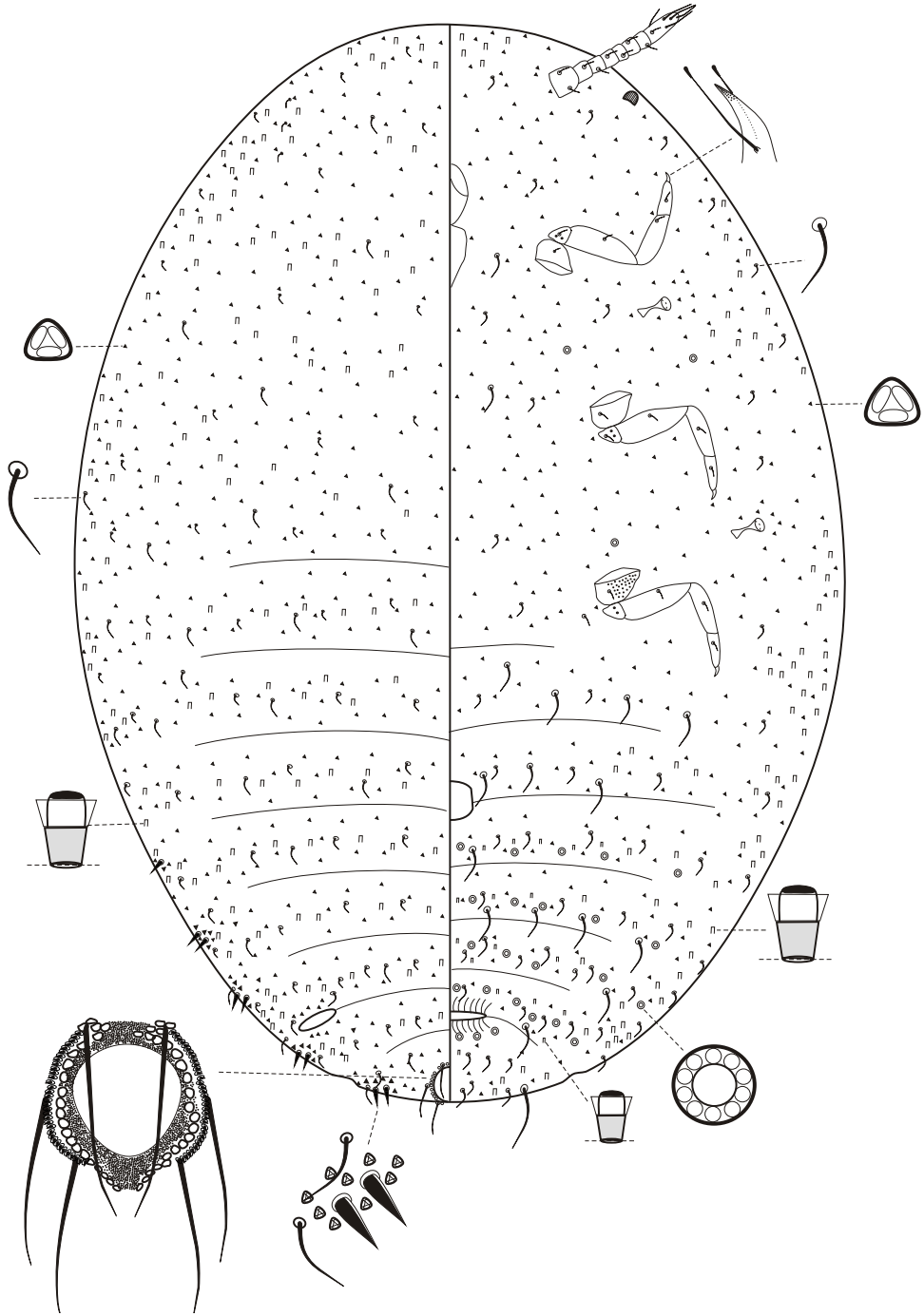


Рисунок 2.2.2-14. *Trionymus newsteadi*, Северный Кавказ (Теберда).

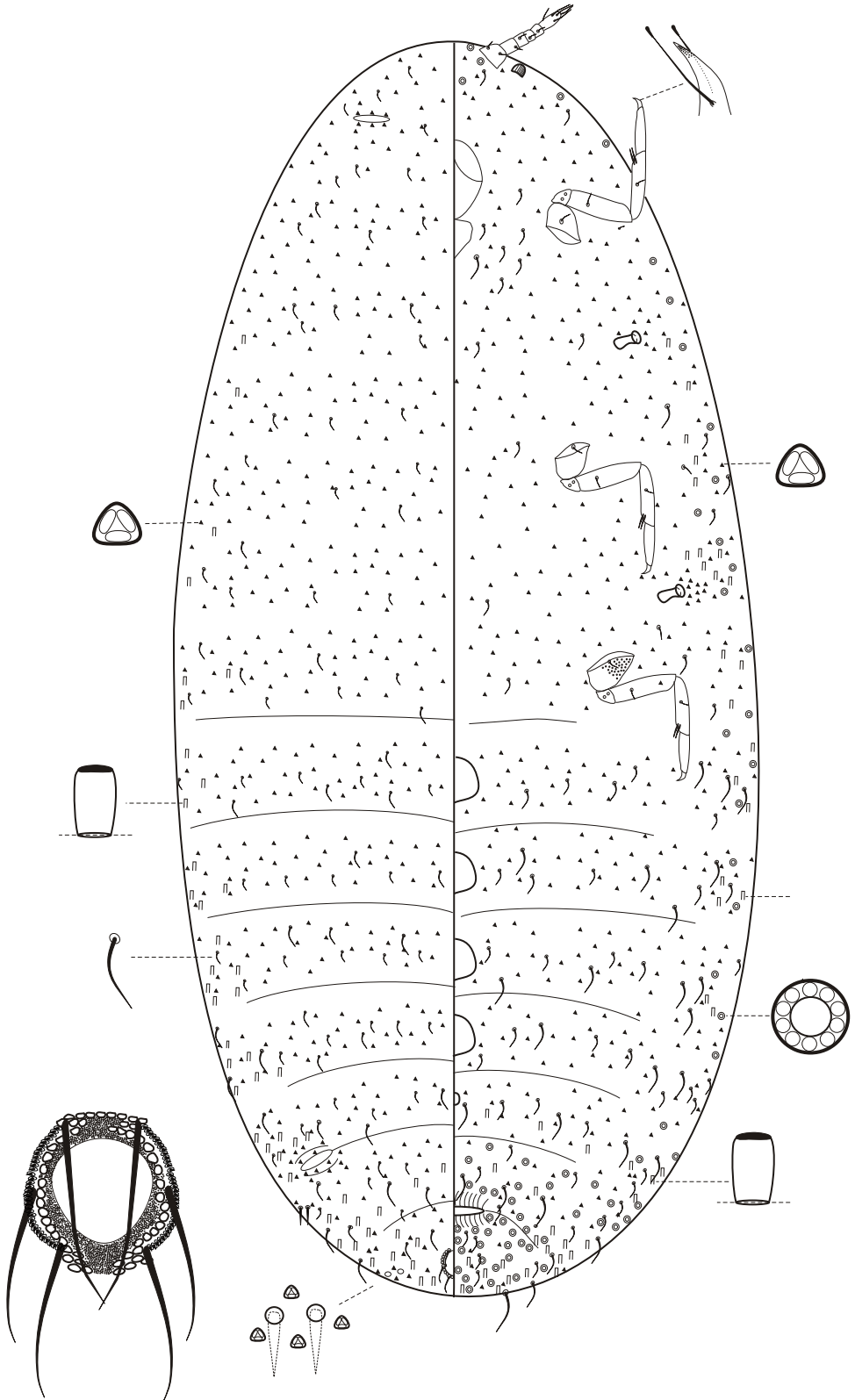


Рисунок 2.2.2-15. *Trionymus periolanus*, голотип.

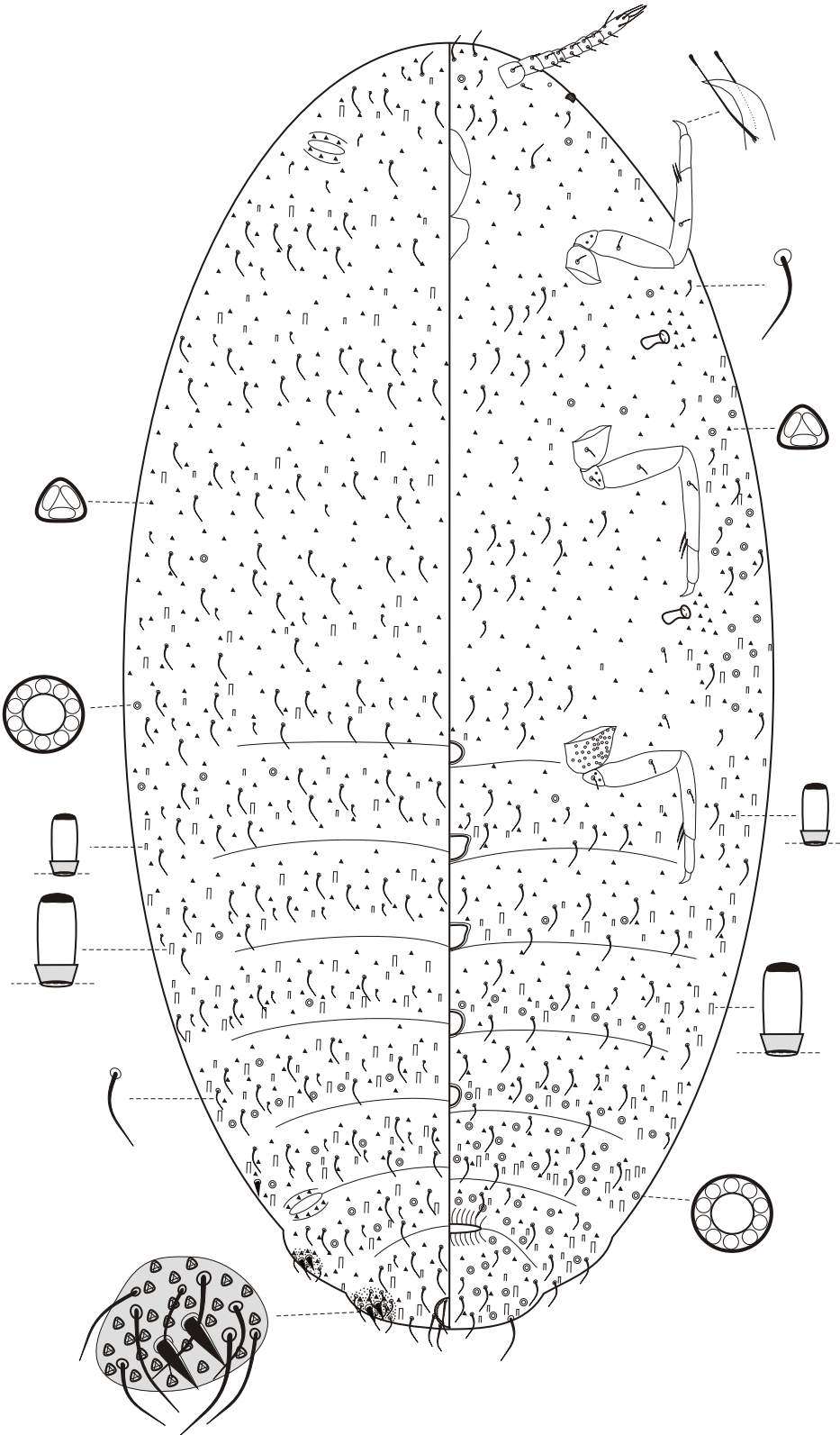


Рисунок 2.2.2-16. *Trionymus perrisii*, Россия (Марий-Эл).



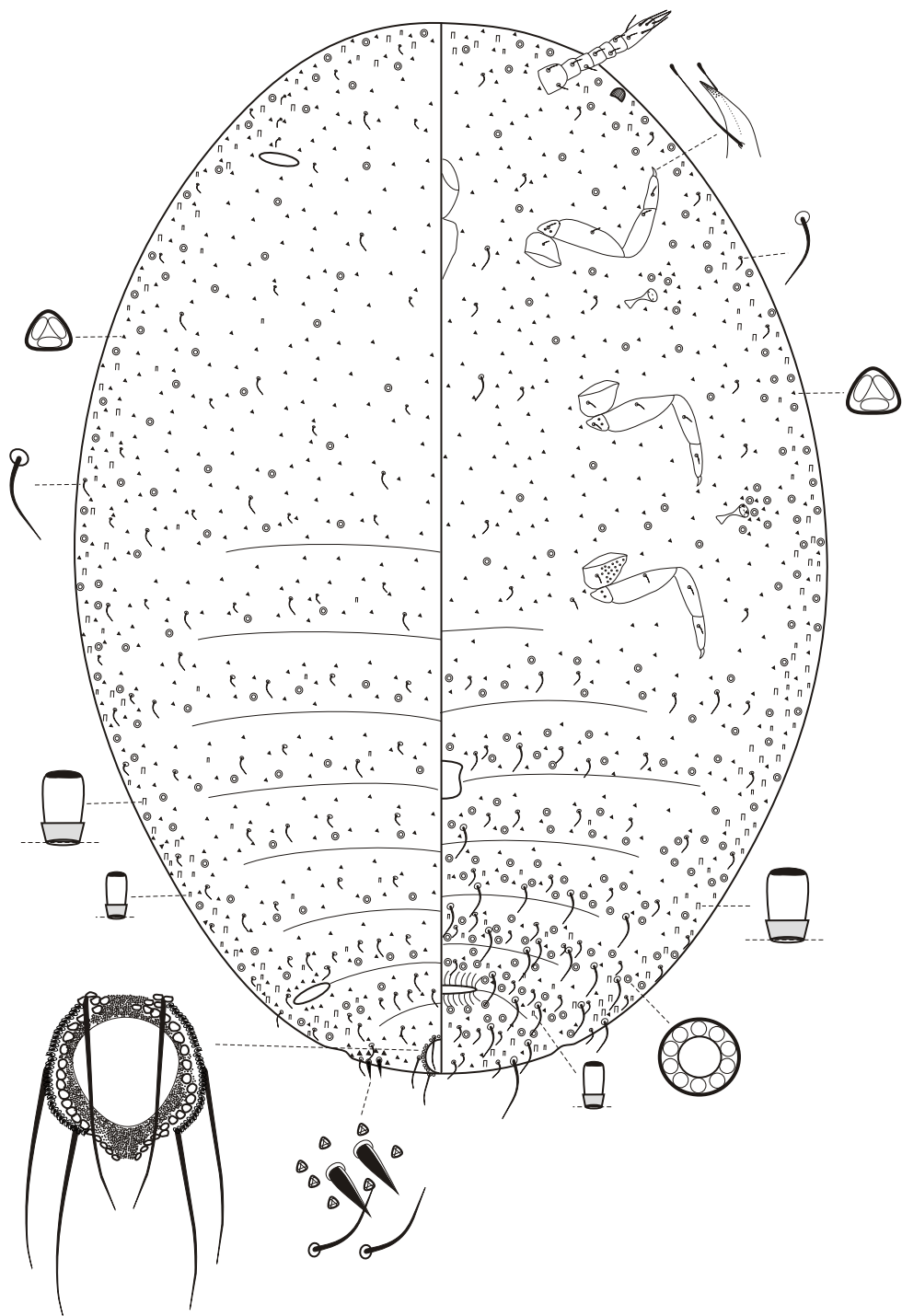


Рисунок 2.2.2-17. *Trionymus phragmitis*, синтип.

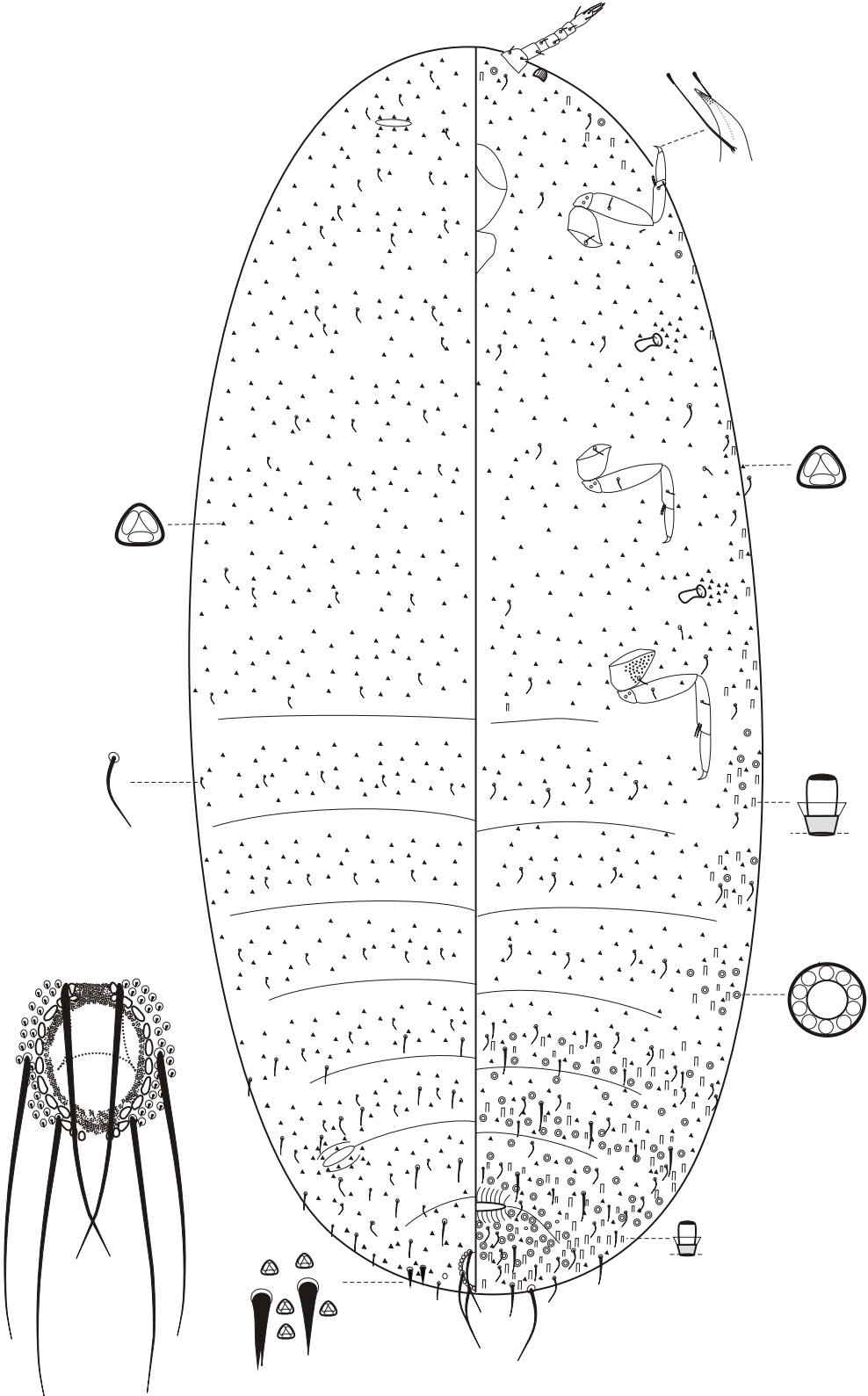


Рисунок 2.2.2-18. *Trionymus pietranerae*, паратип.

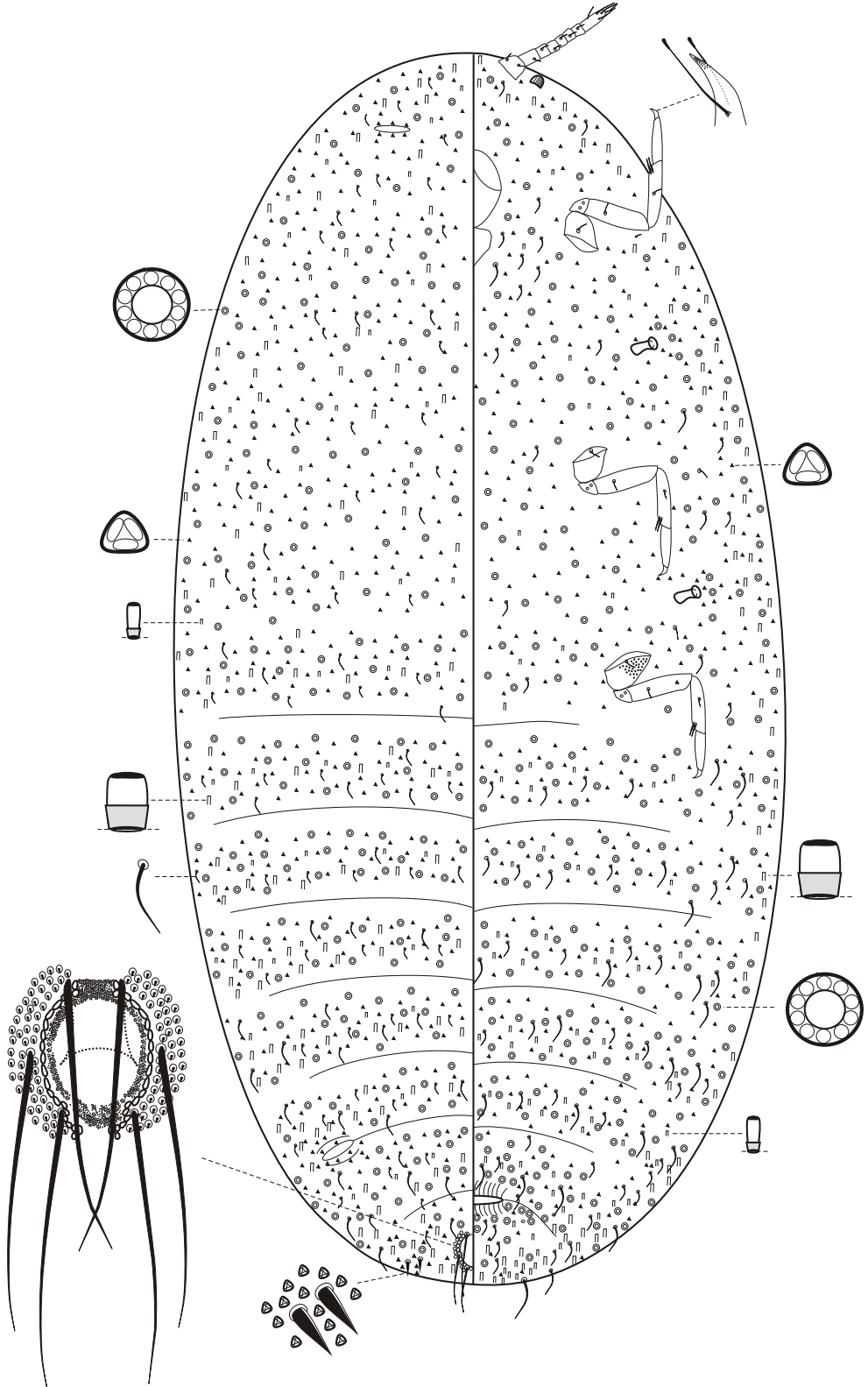


Рисунок 2.2.2-19. *Trionymus polyporus*, Египет.

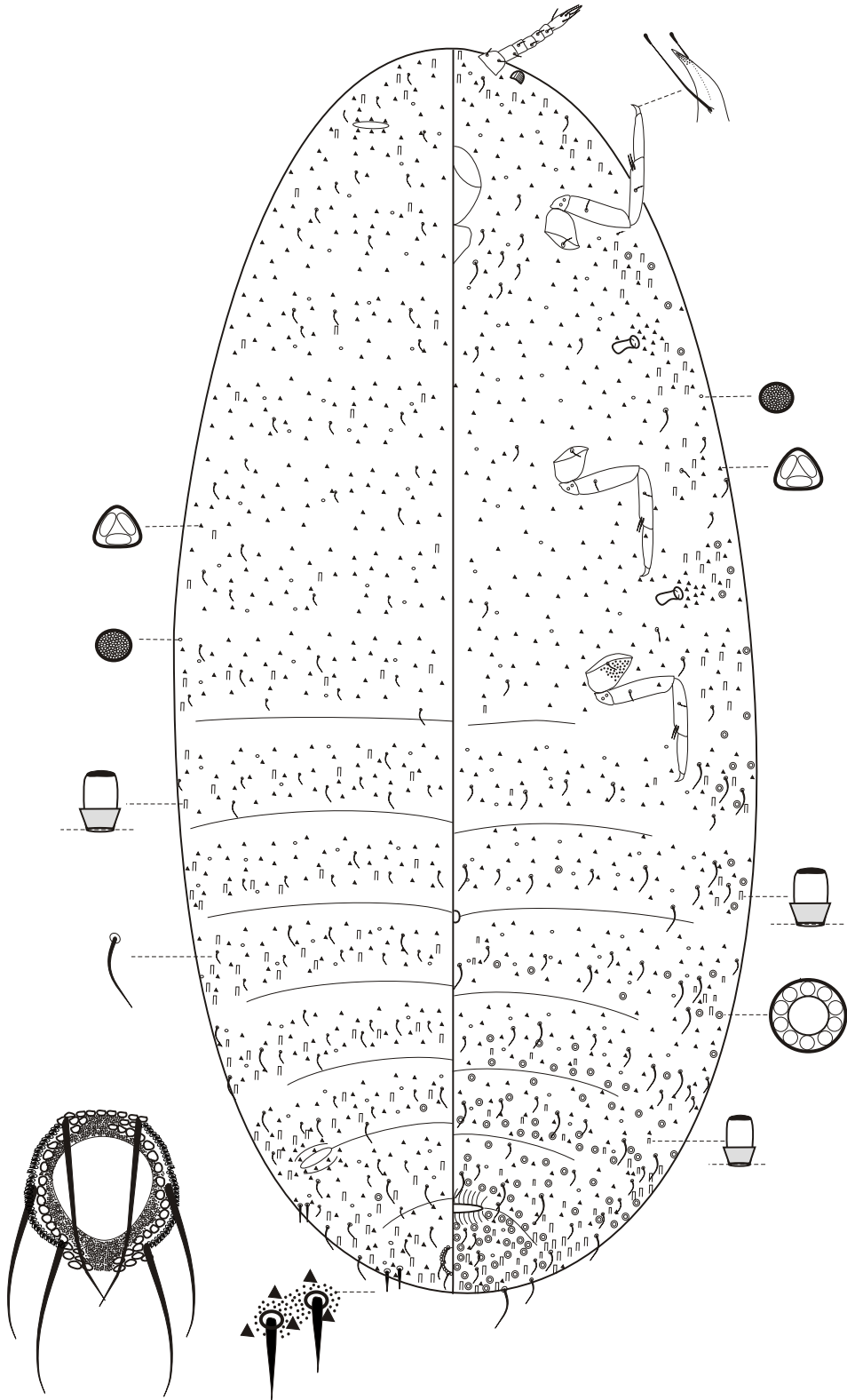


Рисунок 2.2.2-20. *Trionymus radicum*, Англия.



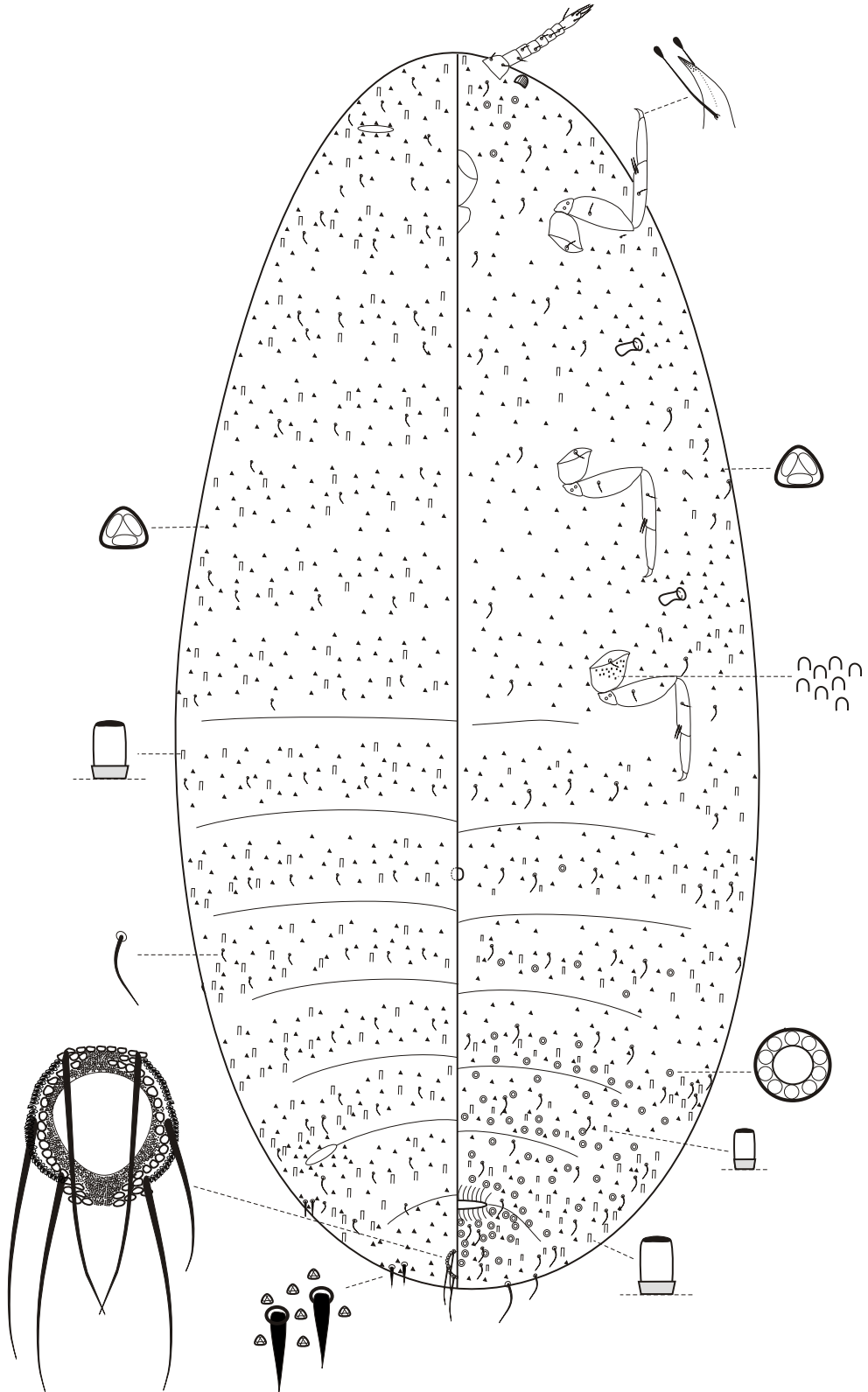


Рисунок 2.2.2-22. *Trionymus thulensis*, синтип.

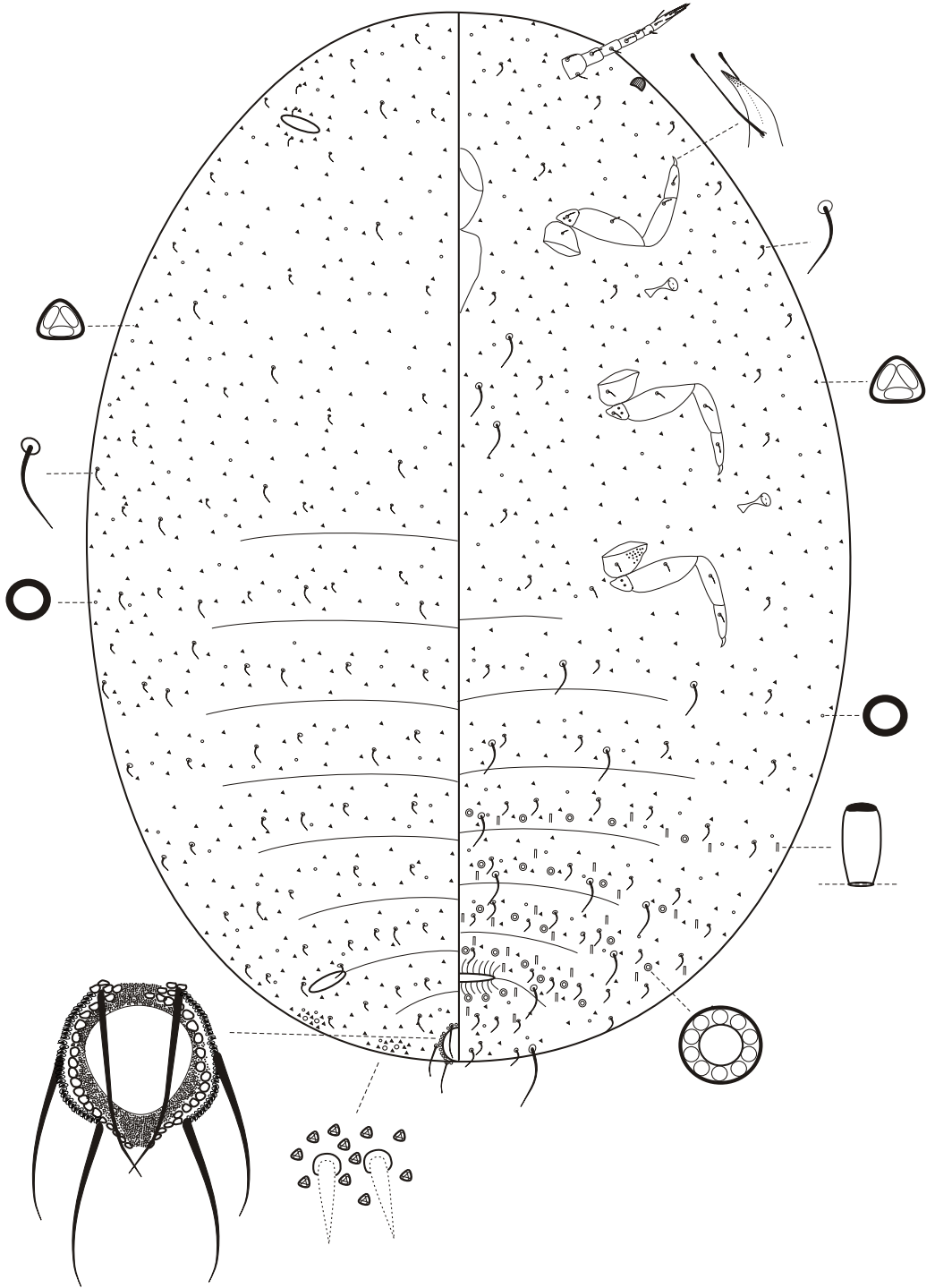


Рисунок 2.2.2-23. *Trionymus tumidus*, лектотип.

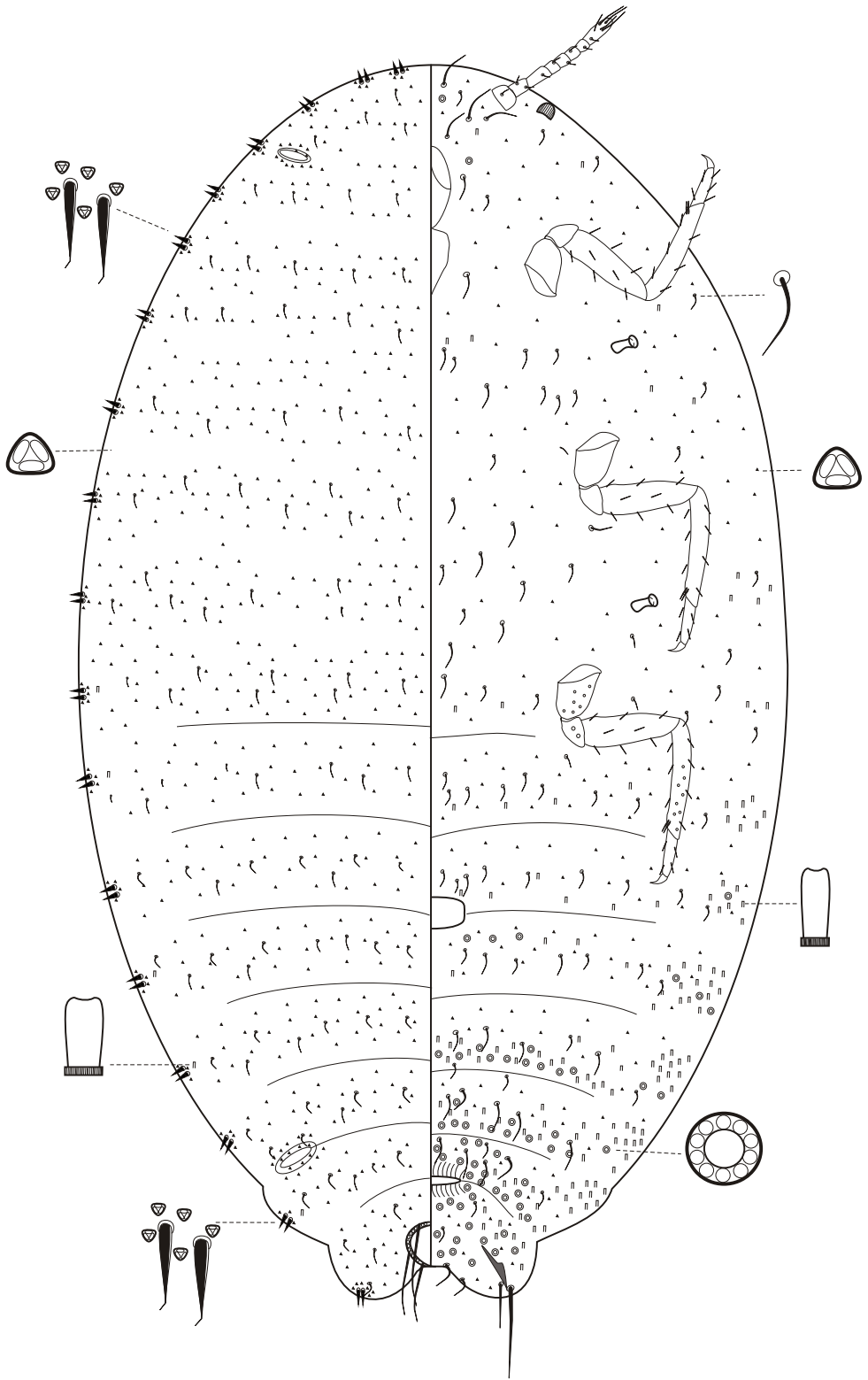


Рисунок 2.2.2-24. *Planococcus citri*, Россия (Москва, теплица).



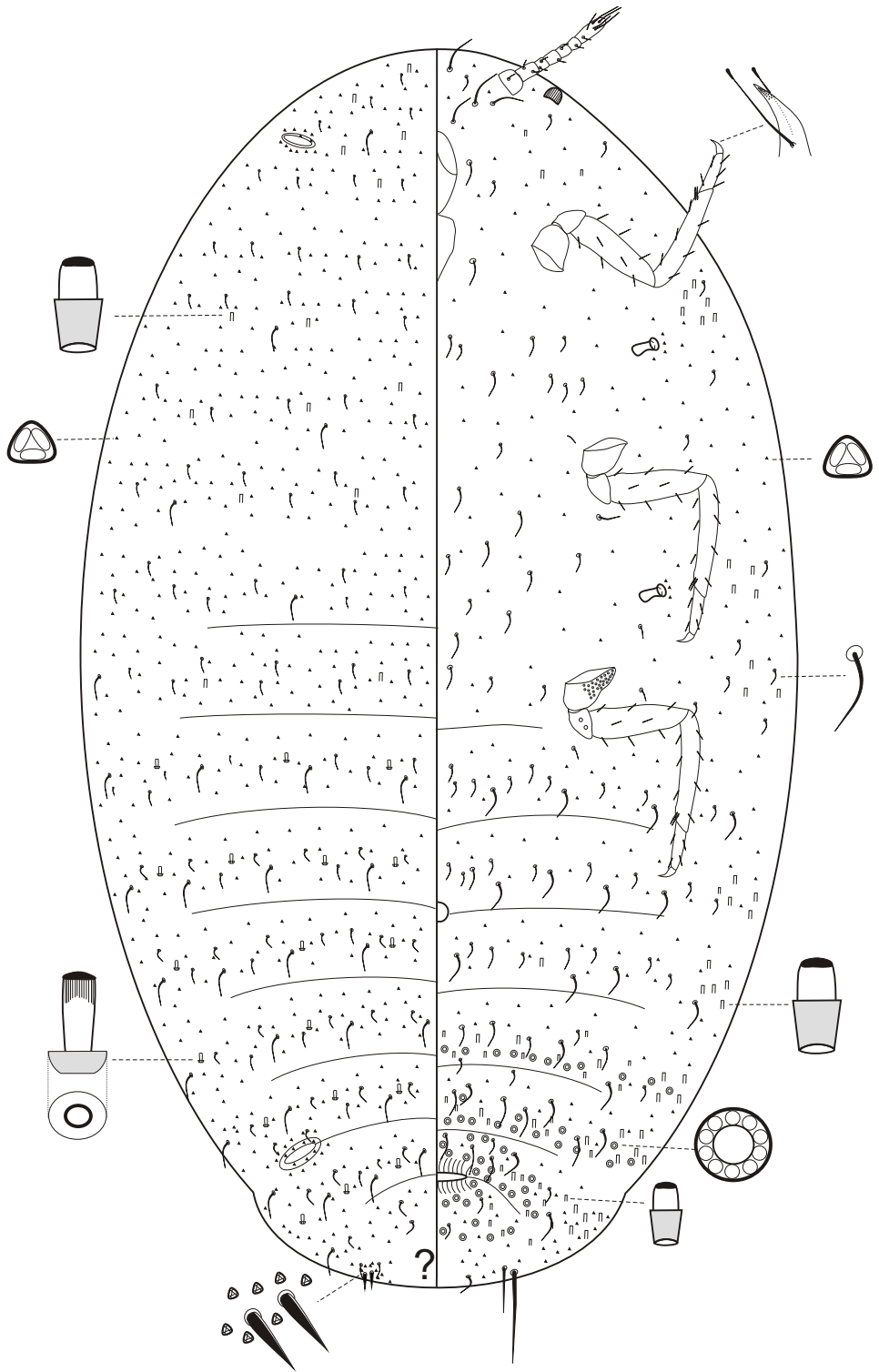


Рисунок 2.2.3-1. *Atrococcus jailaensis*, голотип.



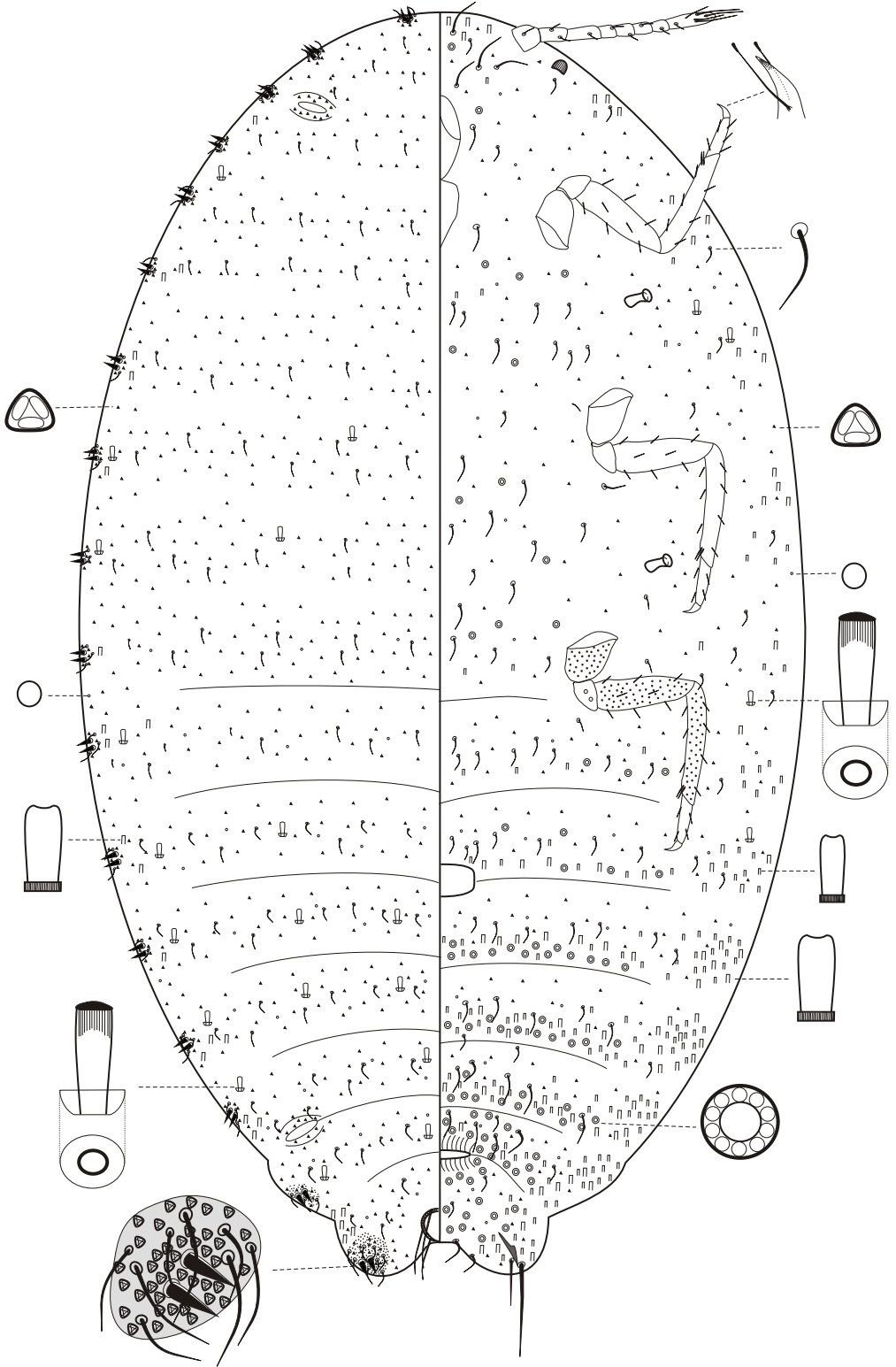


Рисунок 2.2.3-3. *Pseudococcus comstocki*, Россия (Сочи).

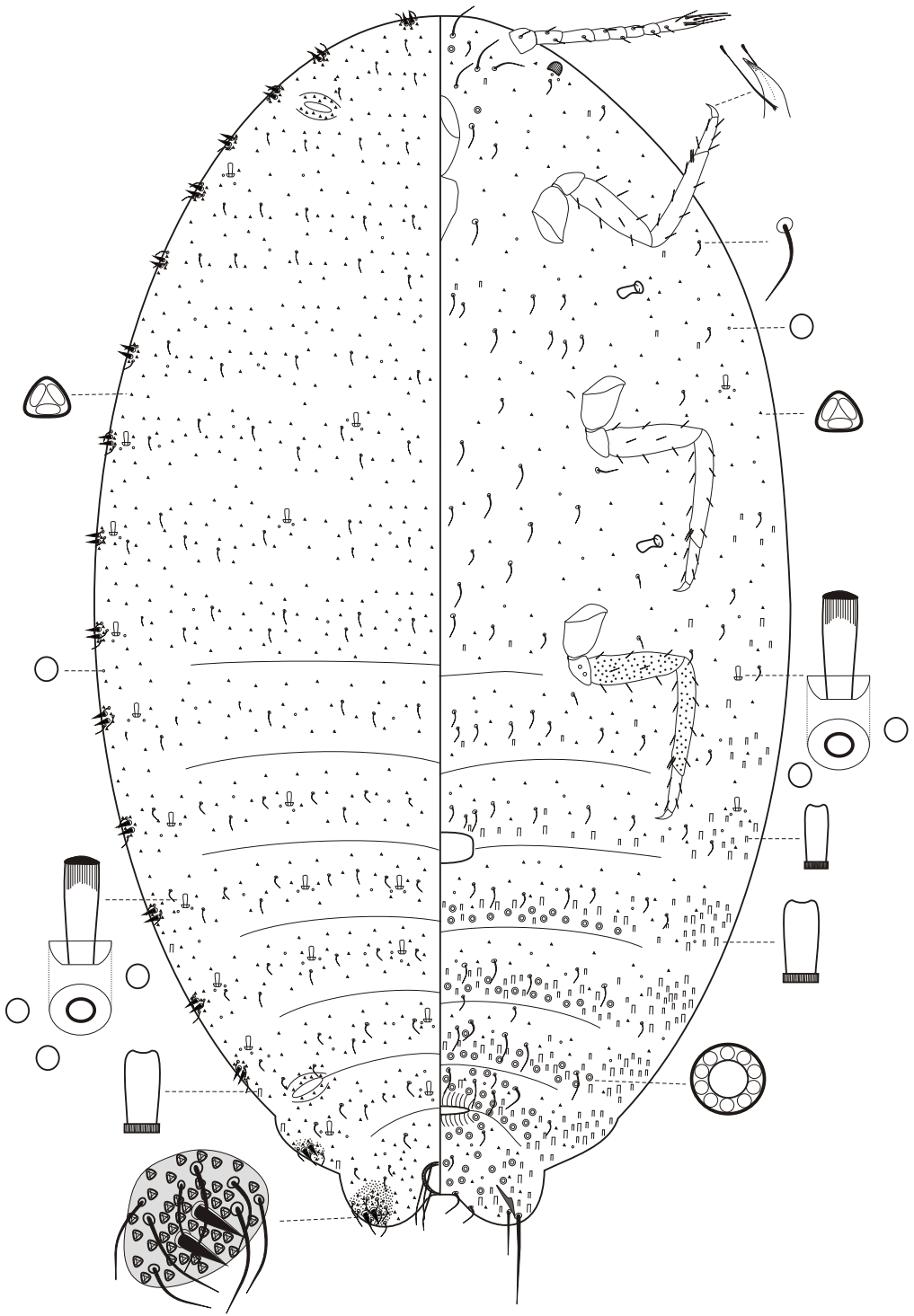


Рисунок 2.2.3-4. *Pseudococcus viburni*, Болгария.

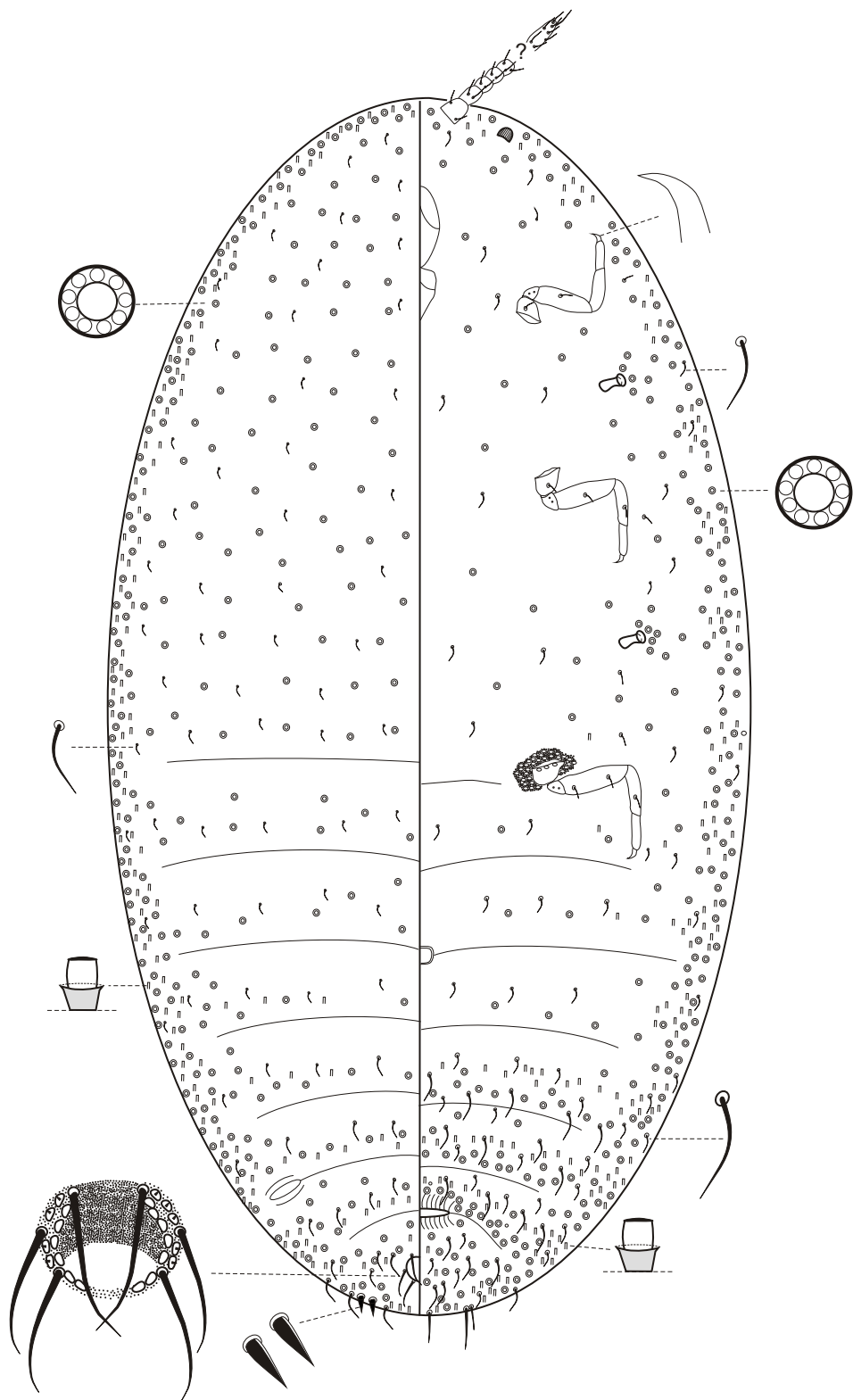


Рисунок 2.2.4-1. *Neotrionymus guandunensis*, паратип.

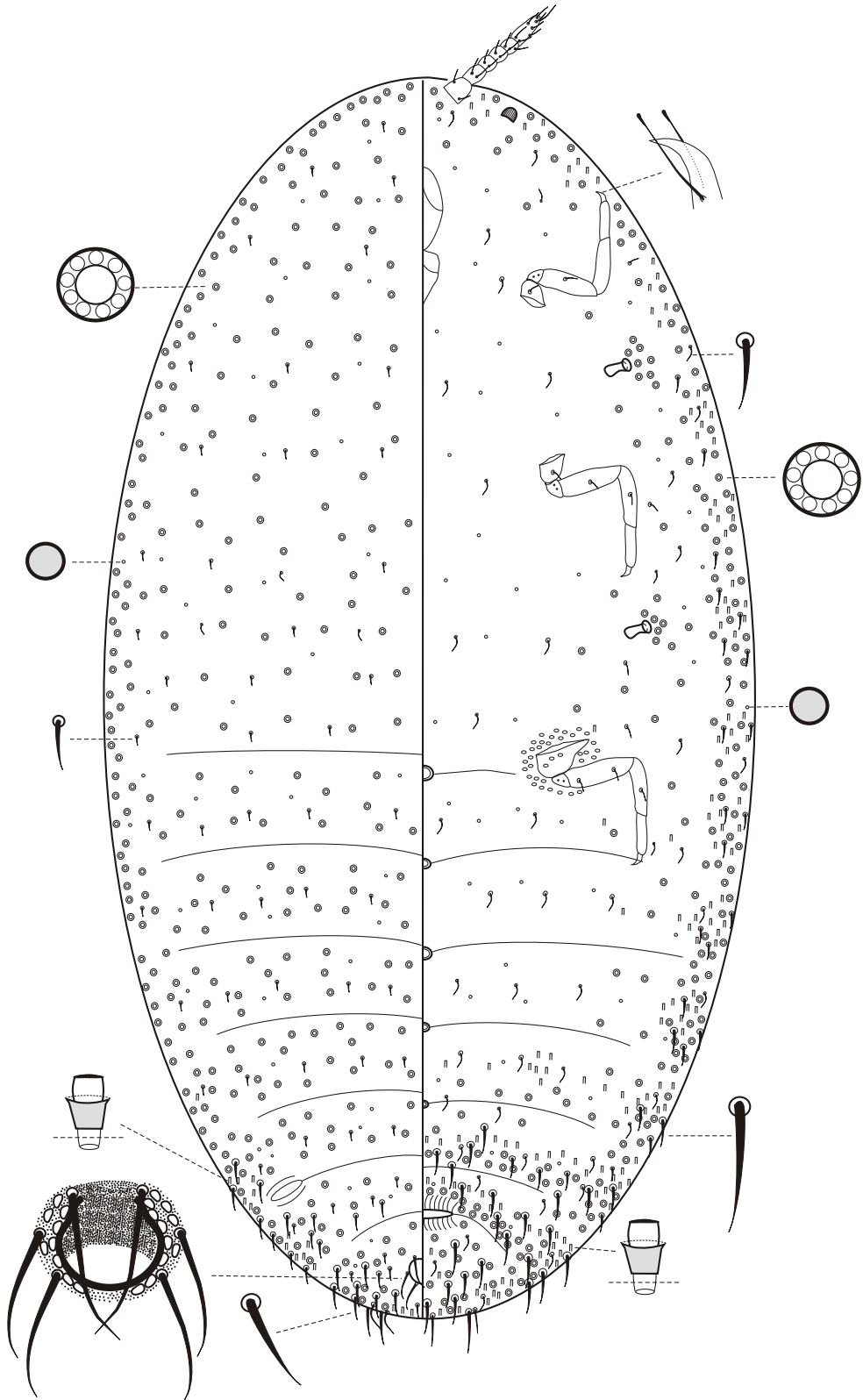


Рисунок 2.2.5-1. *Metadenopus caudatus*, паратип.

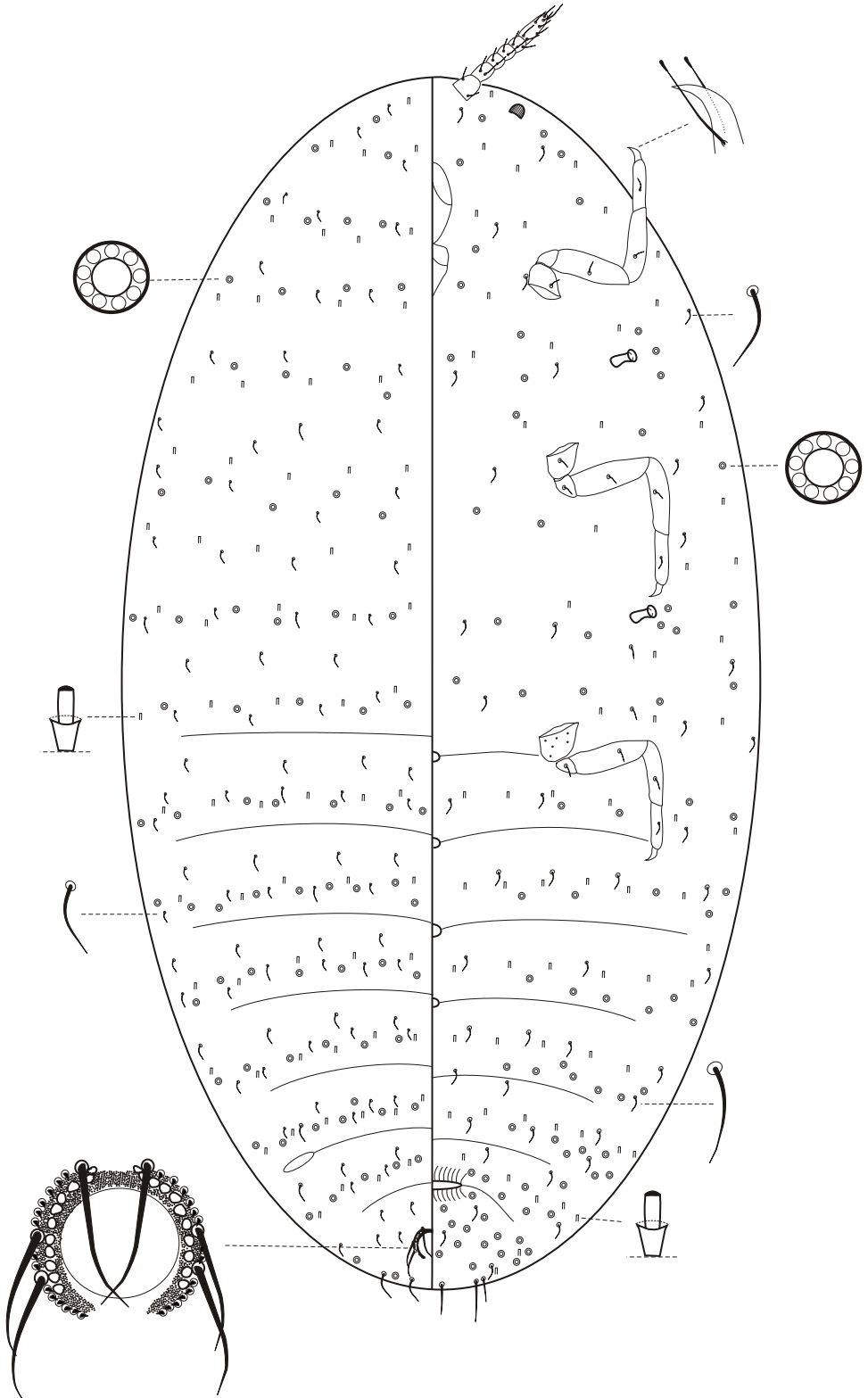


Рисунок 2.2.5-2. *Metadenopus connectens*, голотип.

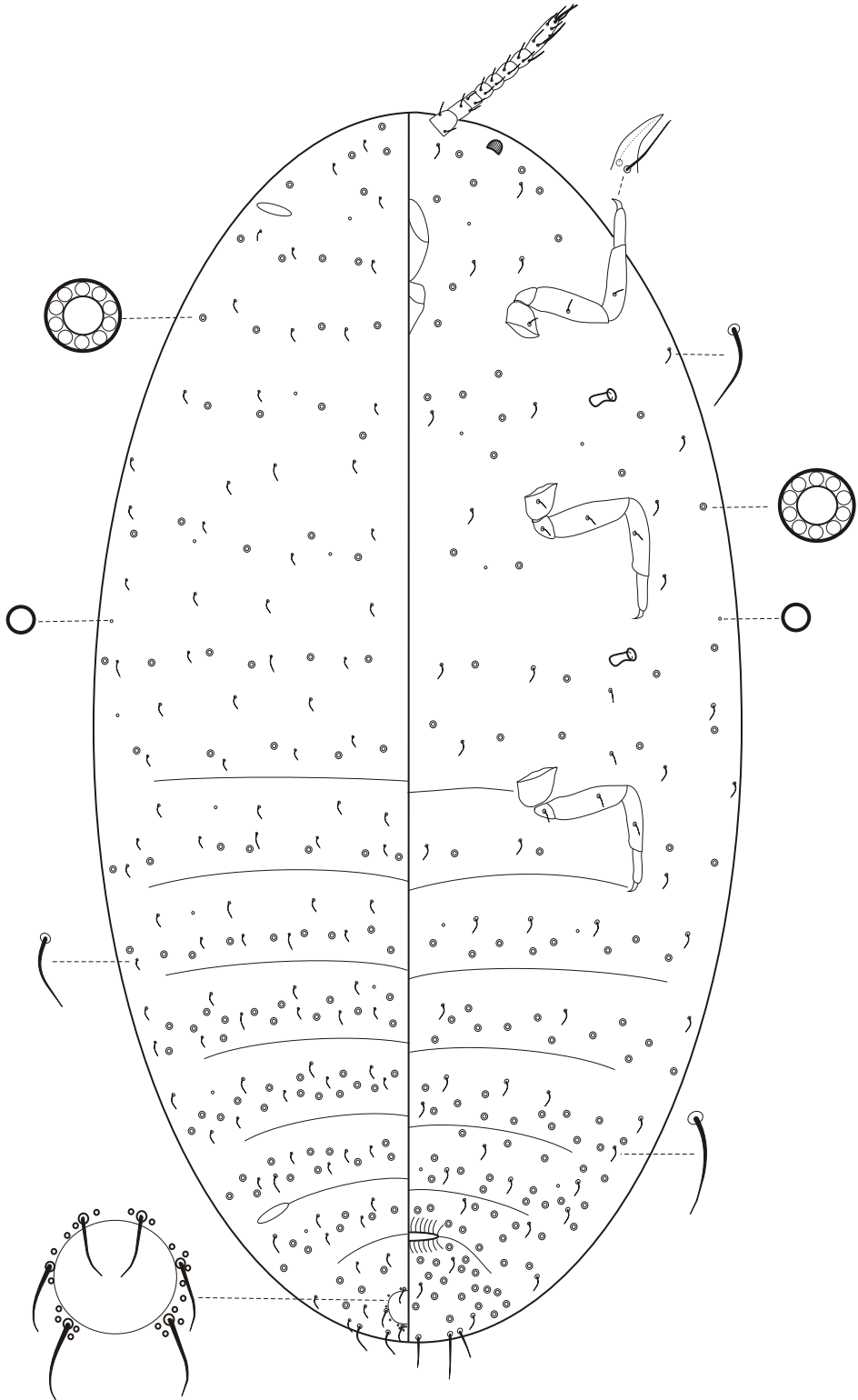


Рисунок 2.2.5-3. *Paratrionymus ceratocarpi*, голотип.



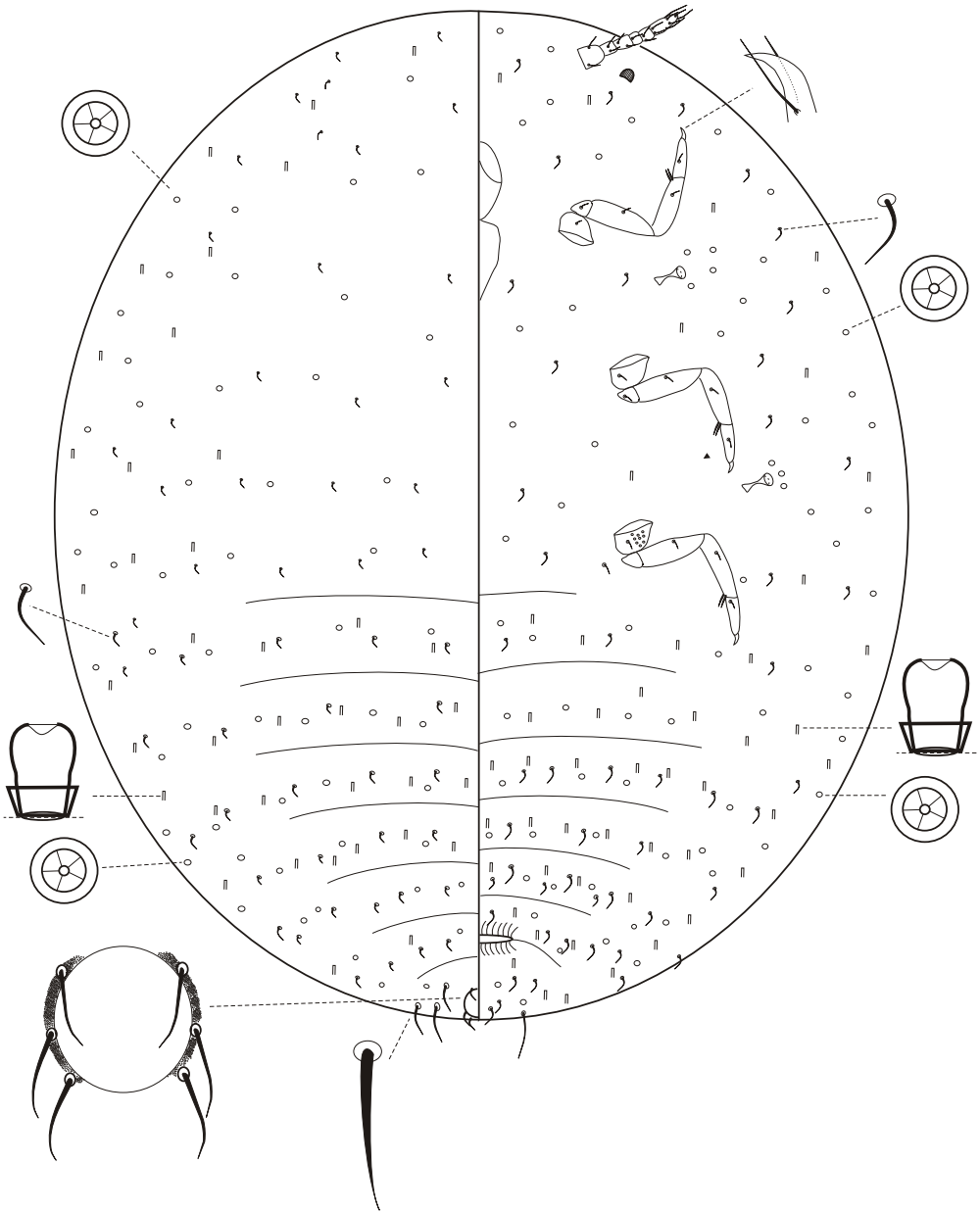


Рисунок 2.2.5-4. *Rhodania aeluropi*, паратип.

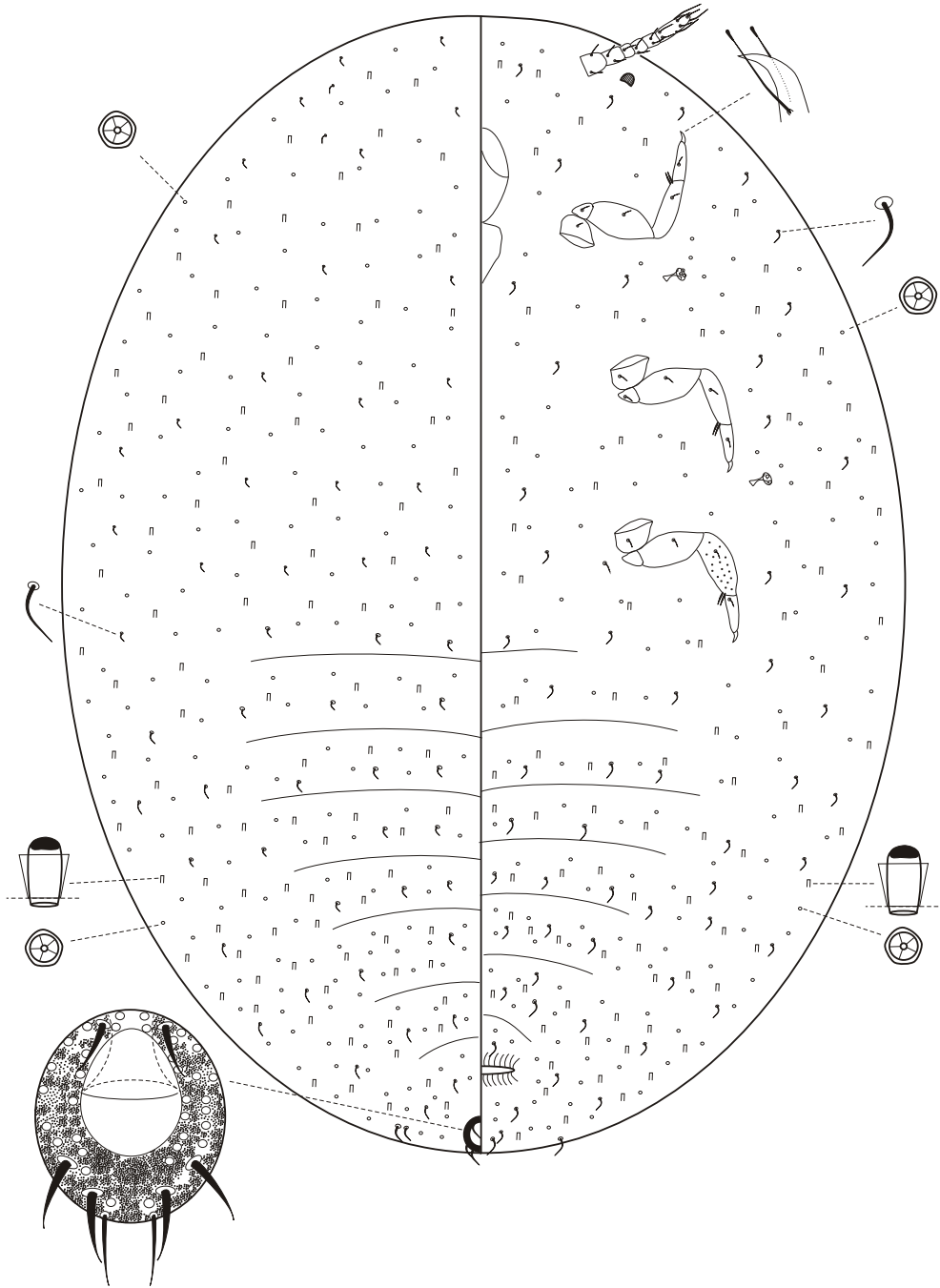


Рисунок 2.2.5-5. *Rhodania flava*, паратип.

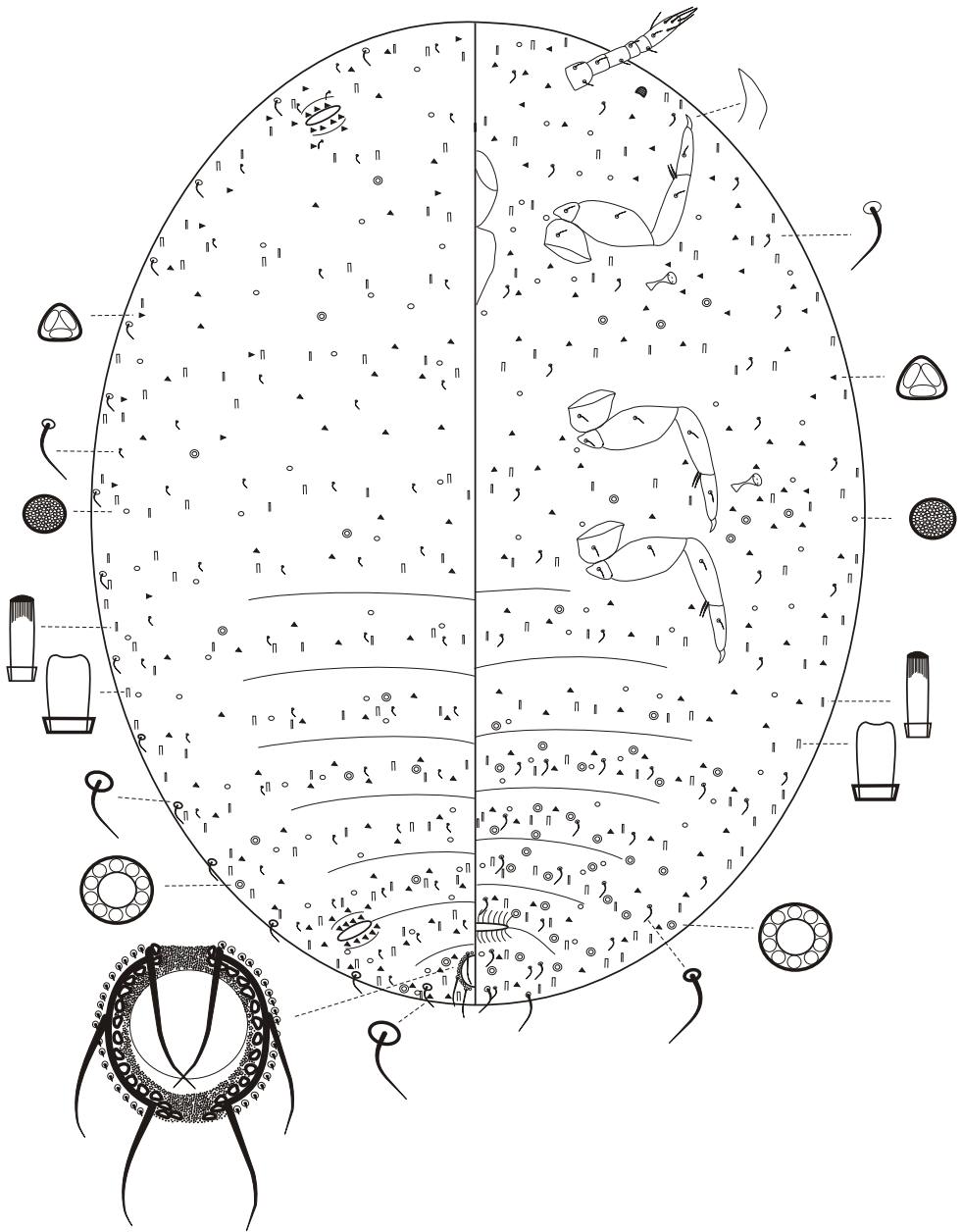


Рисунок 2.2.6-1. *Mirococcopsis ammophila* (паратип *M. brevipilosa* Matesova).

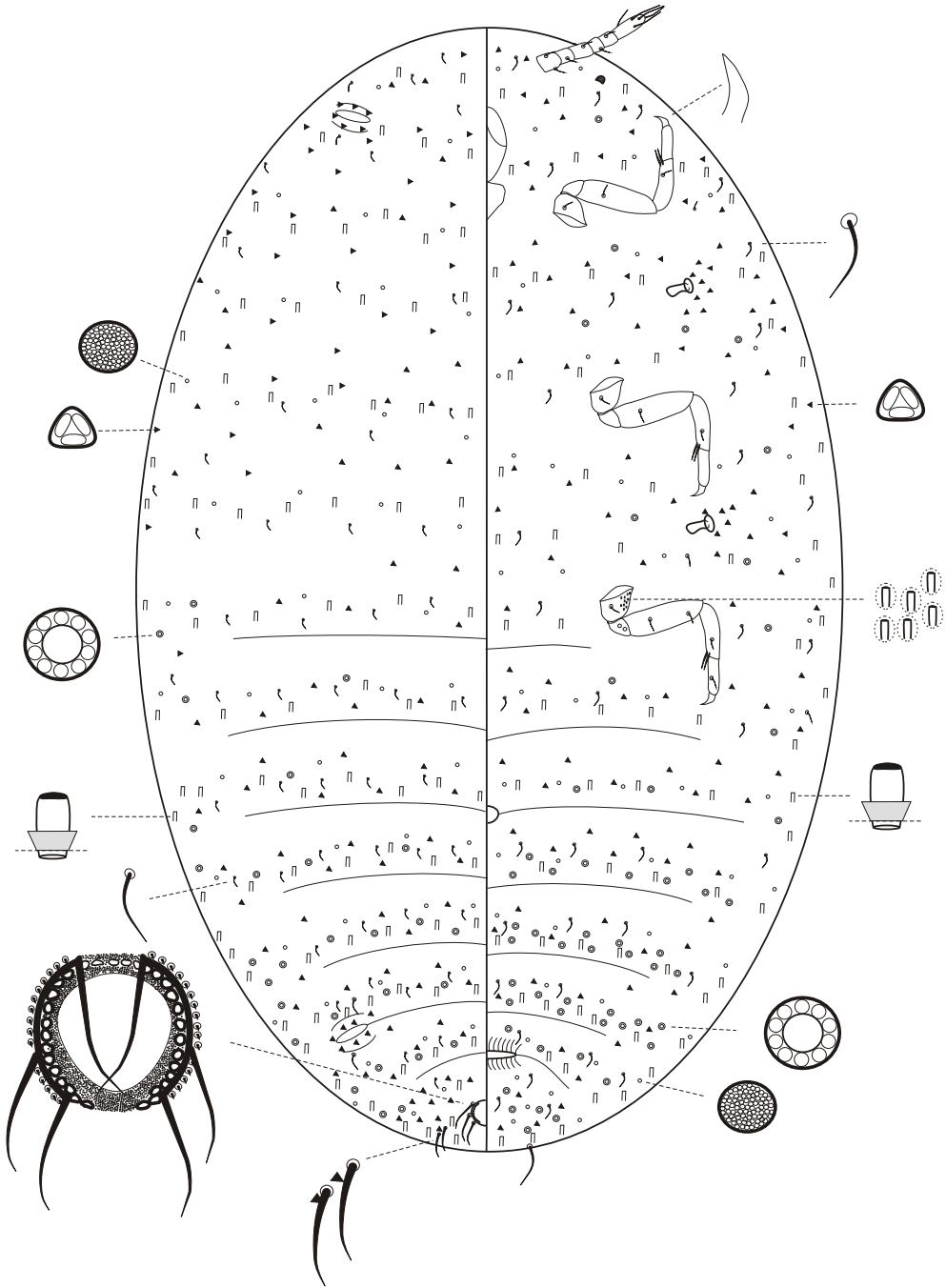


Рисунок 2.2.6-2. *Mirococcopsis avetianae*, лектотип.

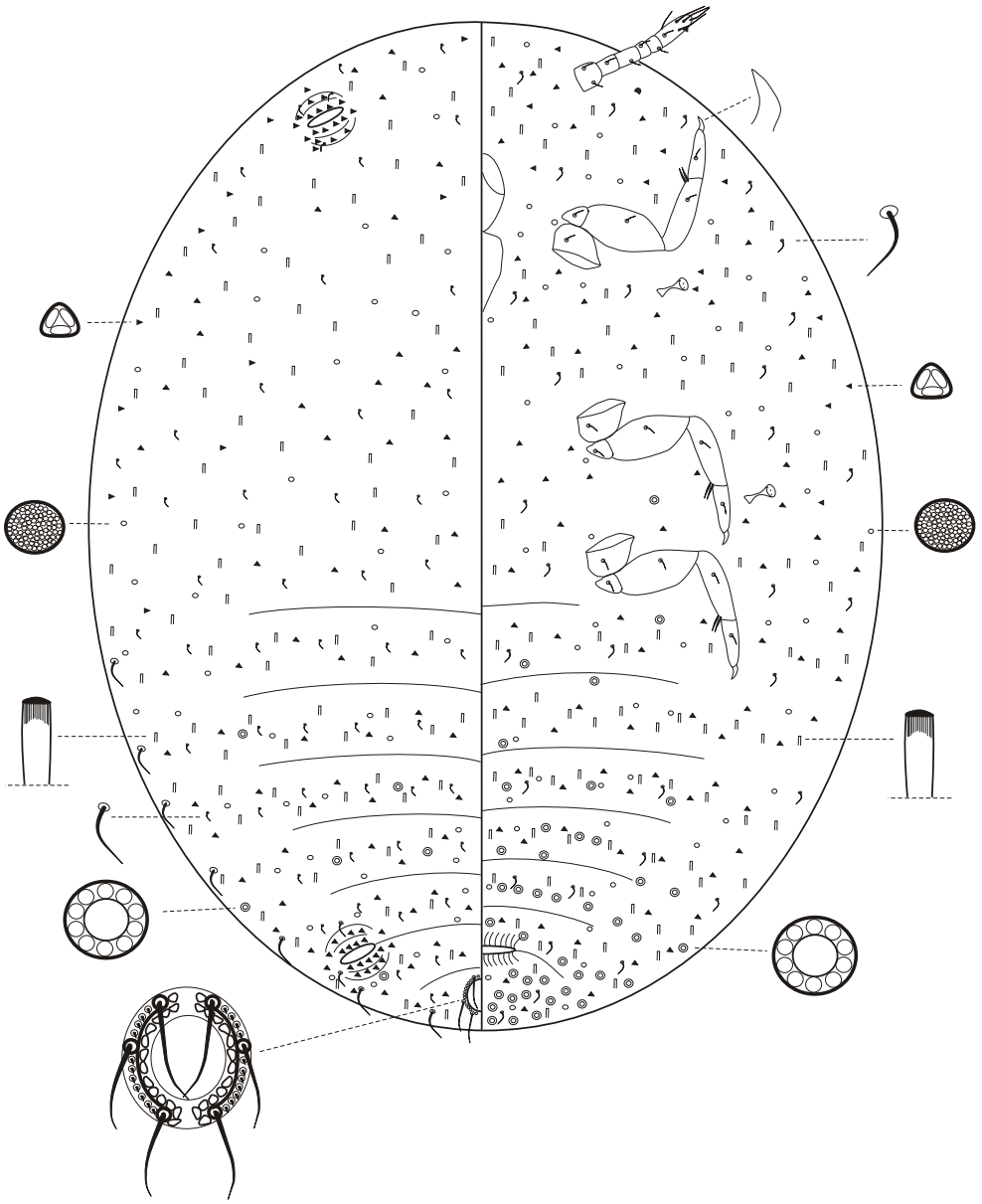


Рисунок 2.2.6-3. *Mirococcopsis borchsenii*, лектотип.

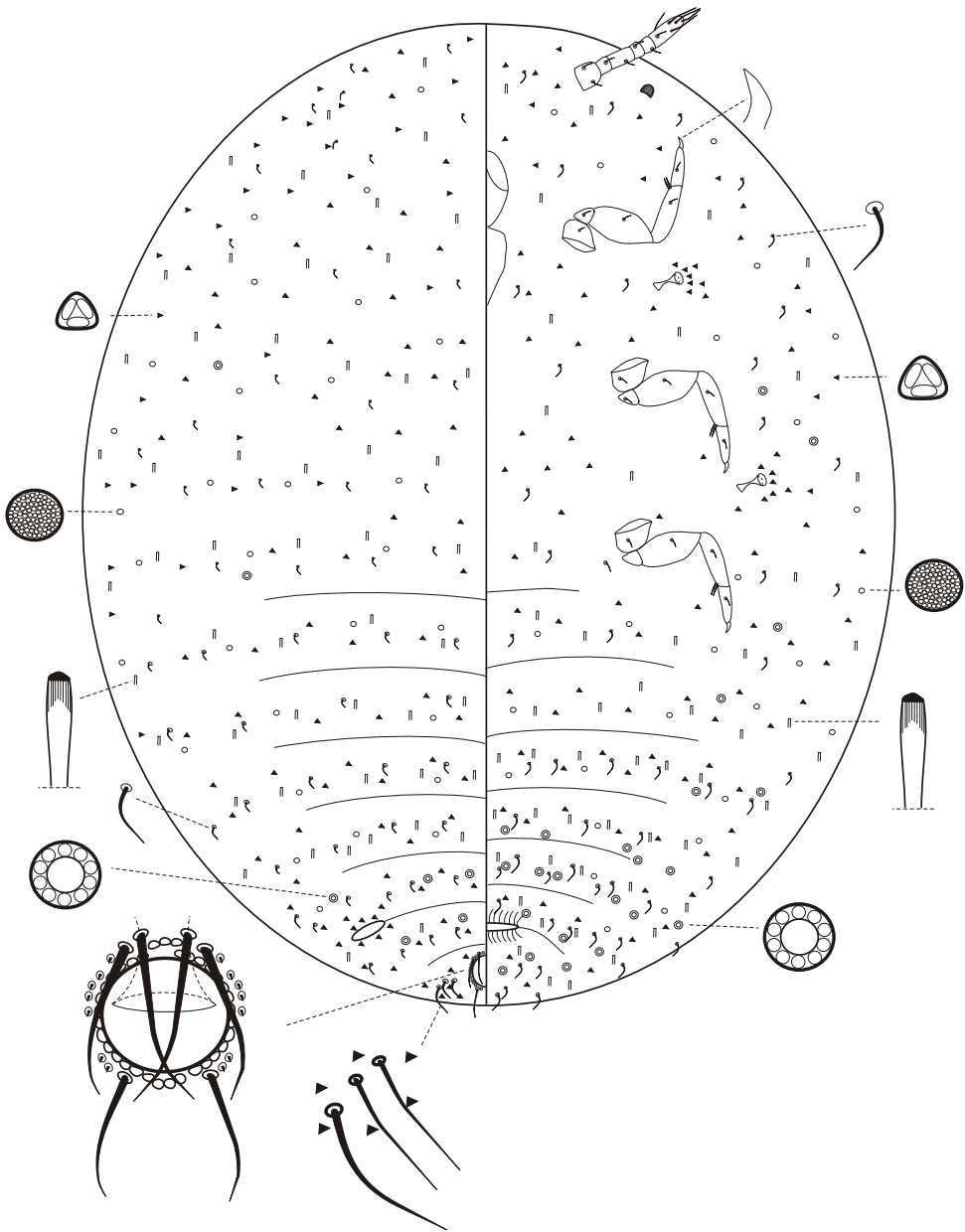


Рисунок 2.2.6-4. *Mirococcopsis kalaginae*, голотип.

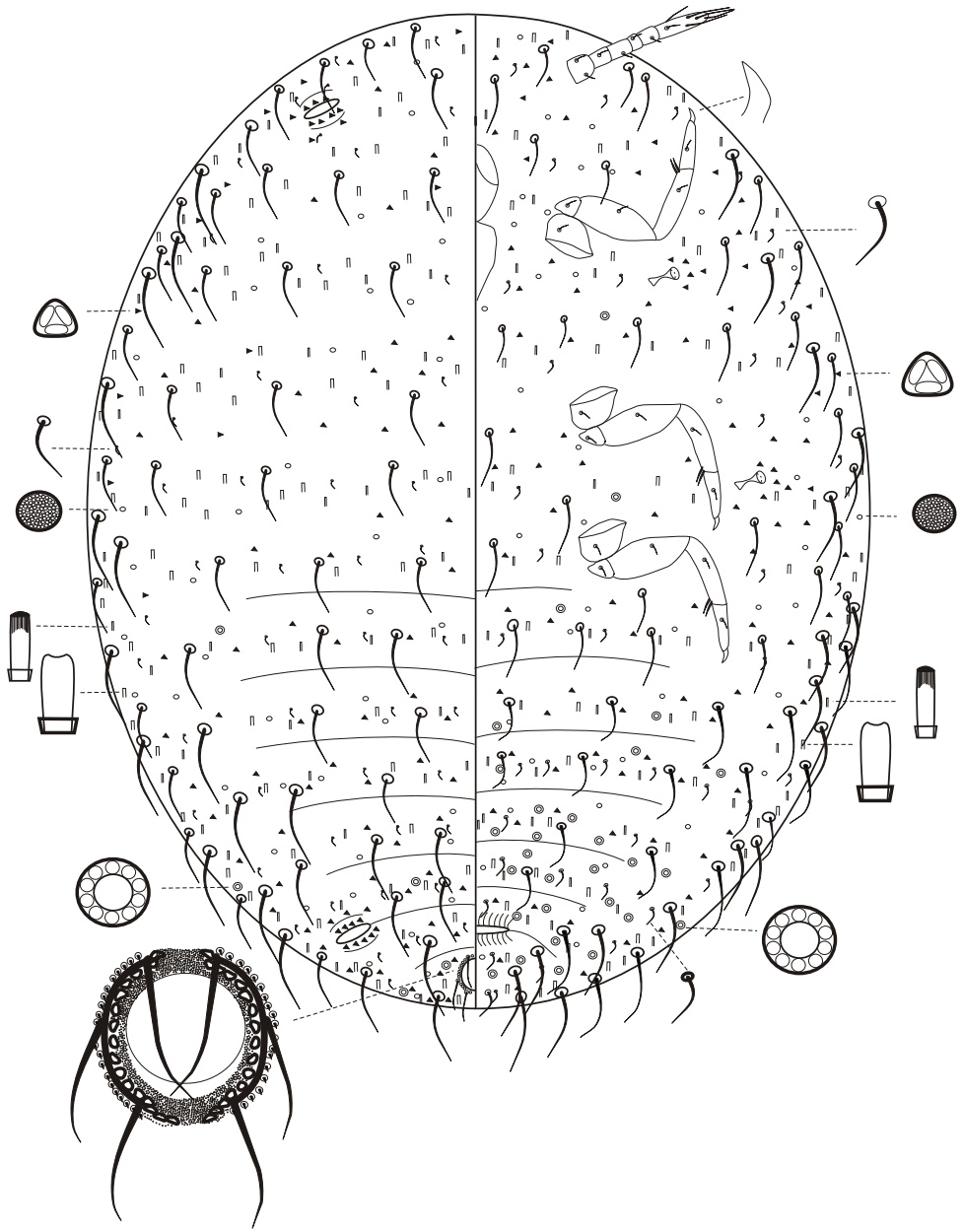


Рисунок 2.2.6-5. *Mirococcopsis longipilosa*, голотип.

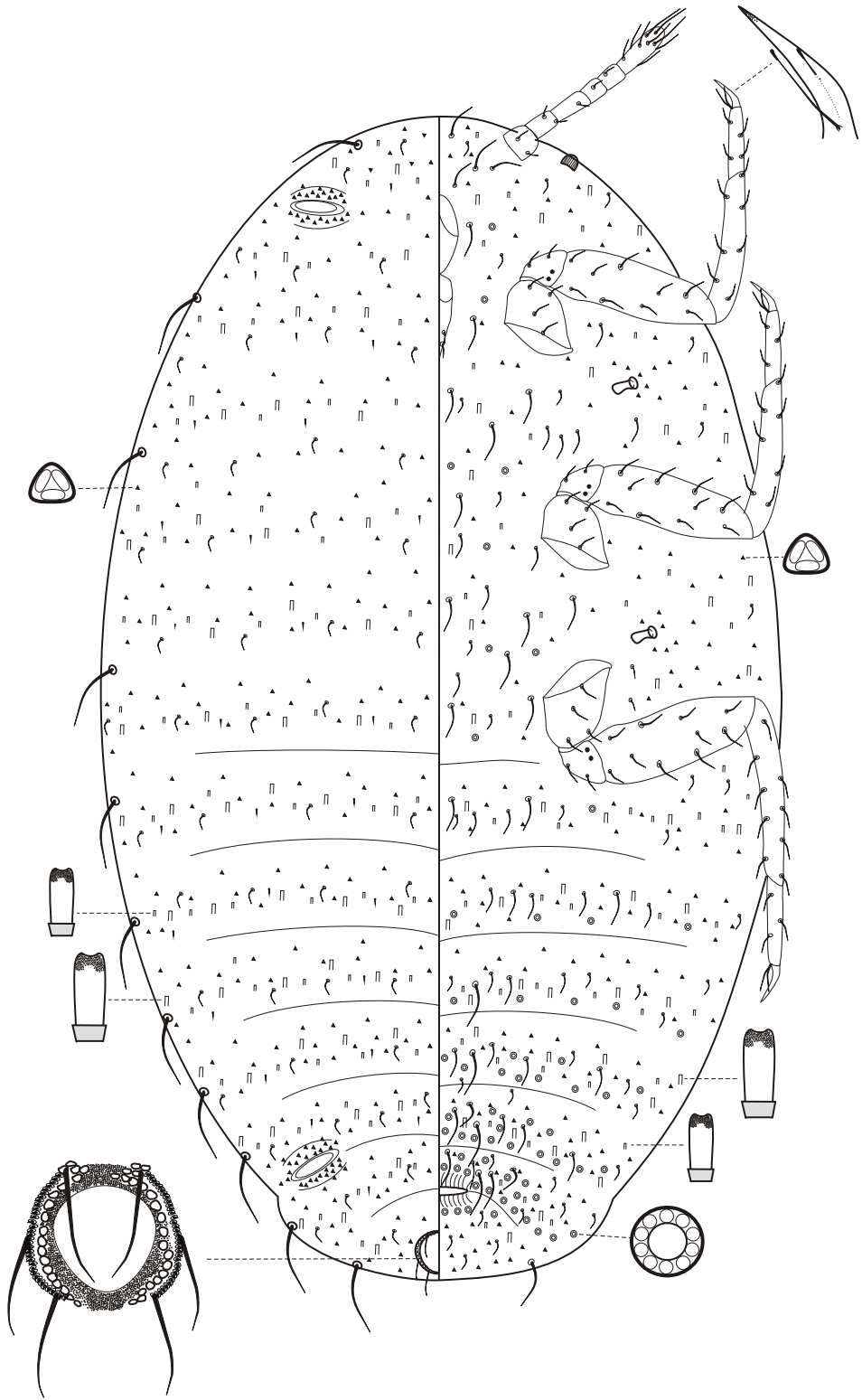


Рисунок 2.2.6-6. *Mirococcopsis tataevi*, голотип.



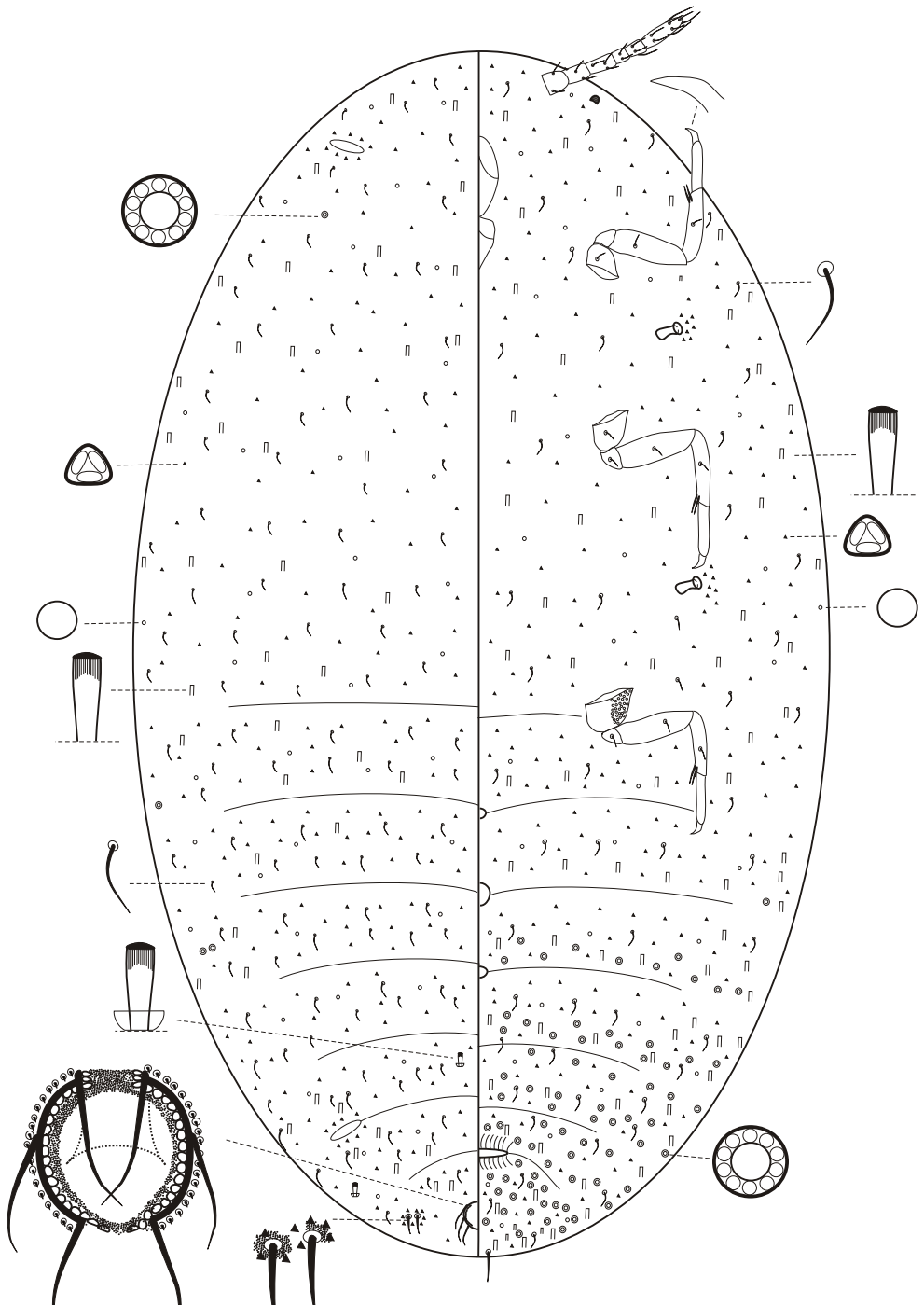


Рисунок 2.2.6-7. *Mirococcopsis multicircularia*, ГОЛОТИП.

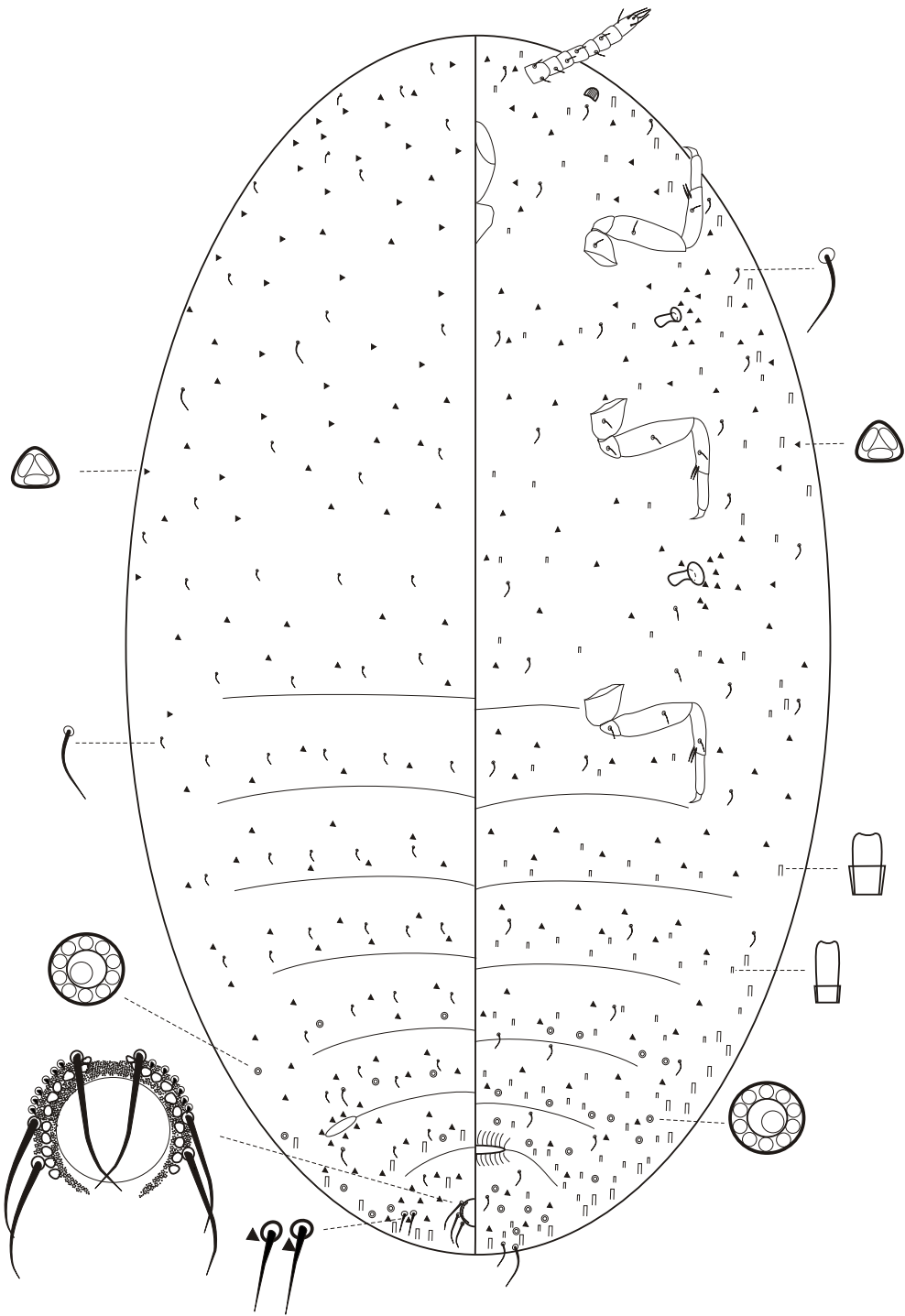


Рисунок 2.2.6-8. *Mirococcopsi nagyi*, паратип.

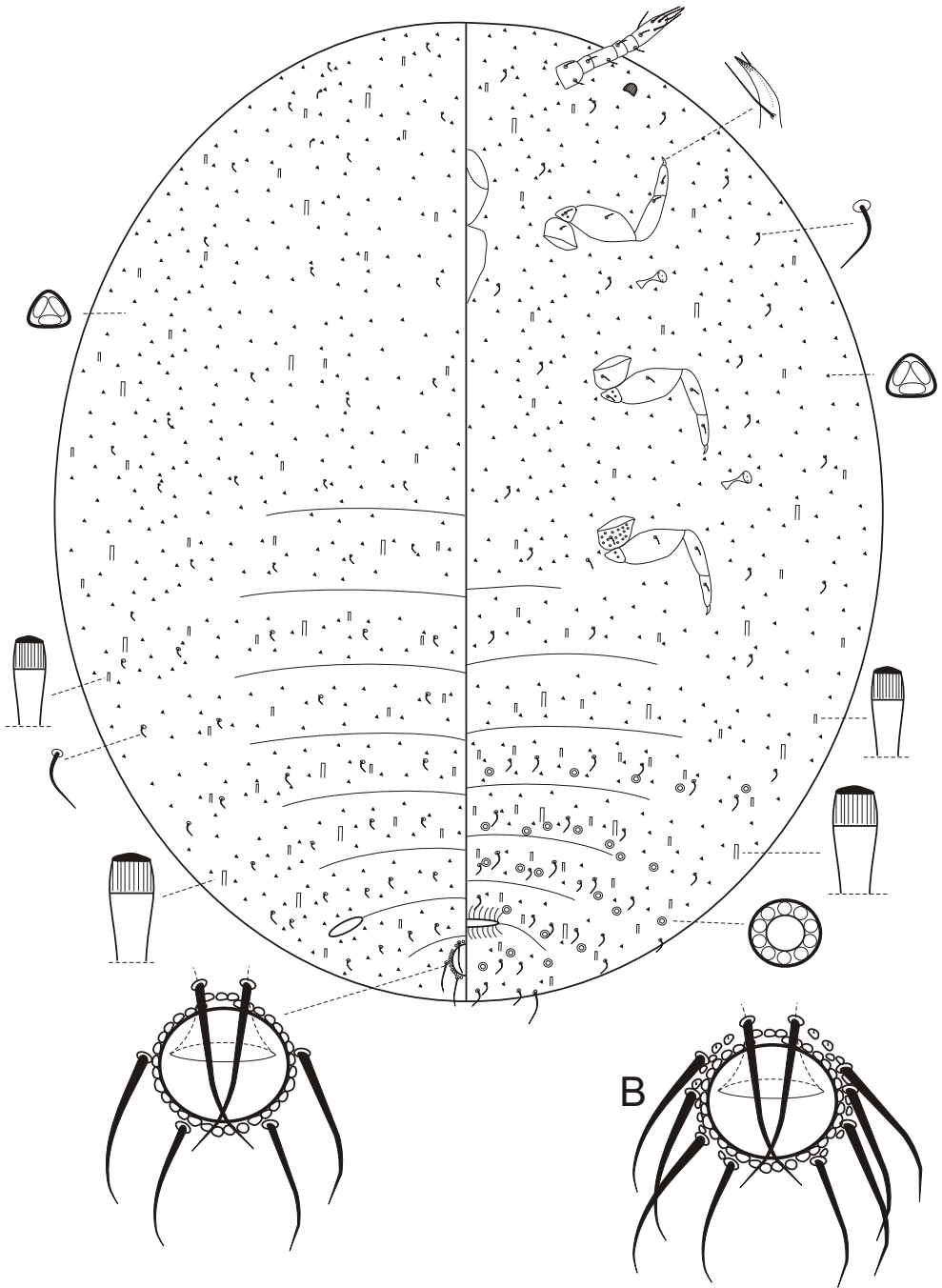


Рисунок 2.2.6-9. *Mirococcopsis salsolae*, лектотип.

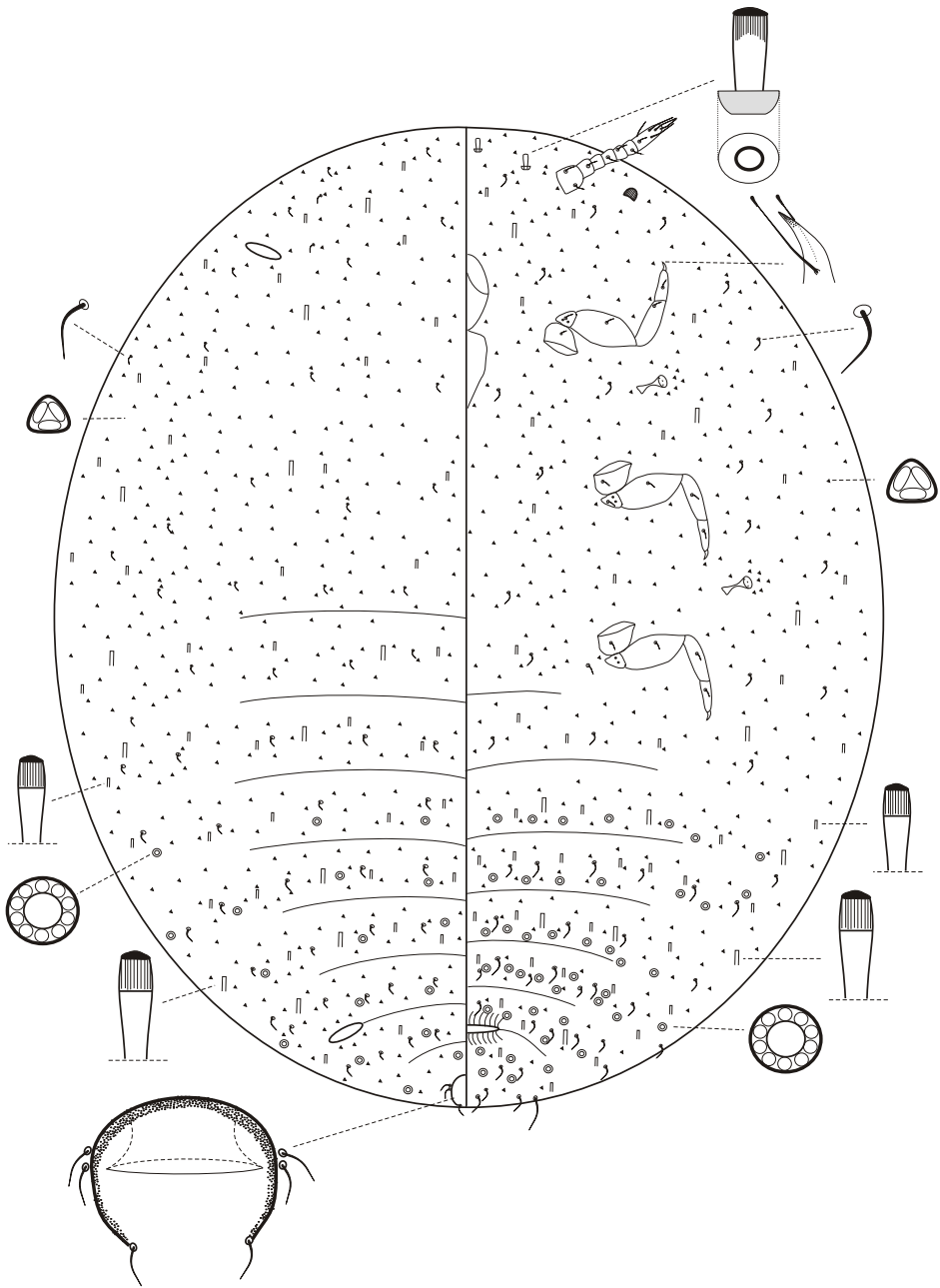


Рисунок 2.2.6-10. *Mirococcopsis spherica*, лектотип.

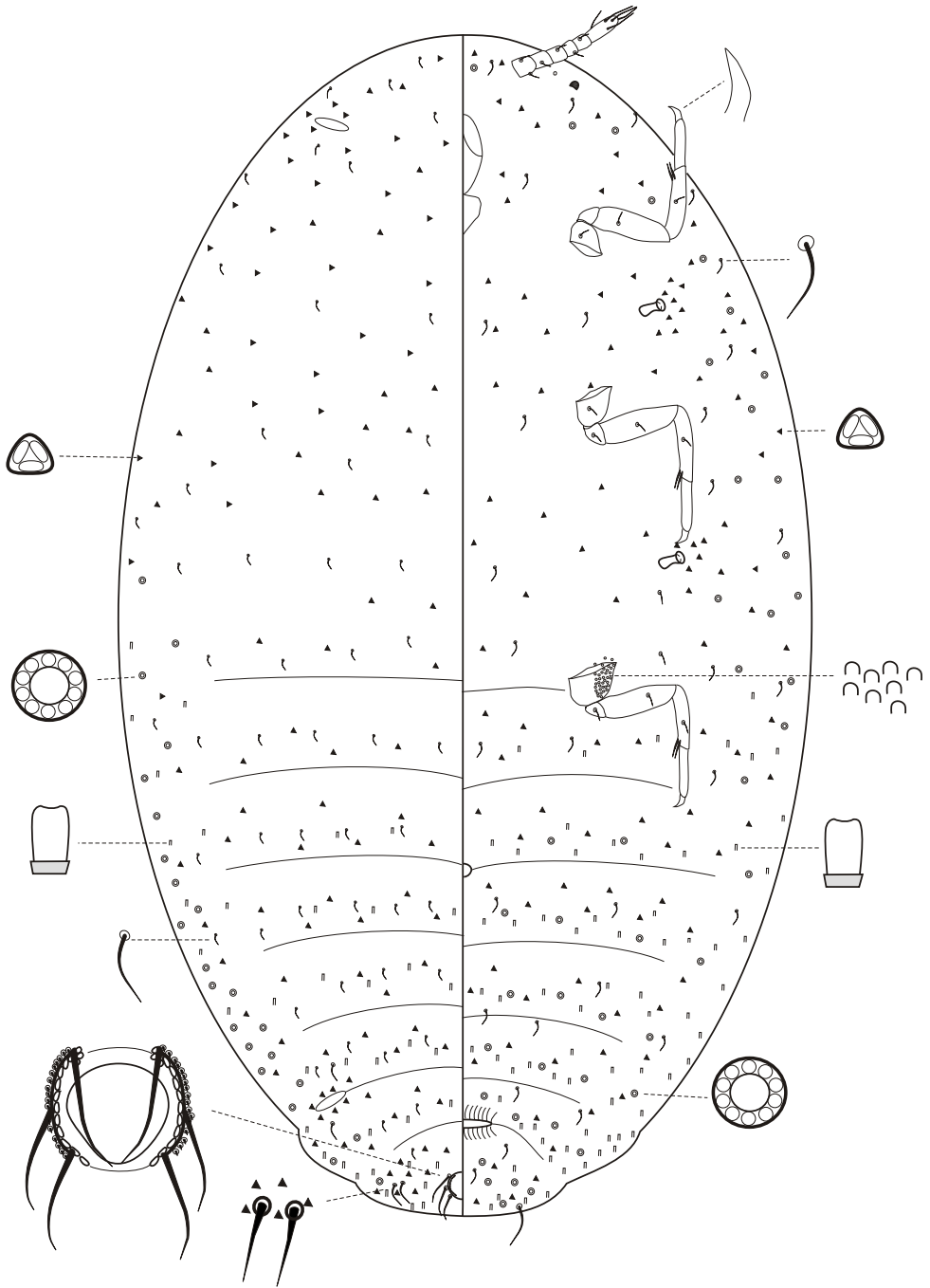


Рисунок 2.2.6-11. *Mirococcopsis subalpina*, паратип.

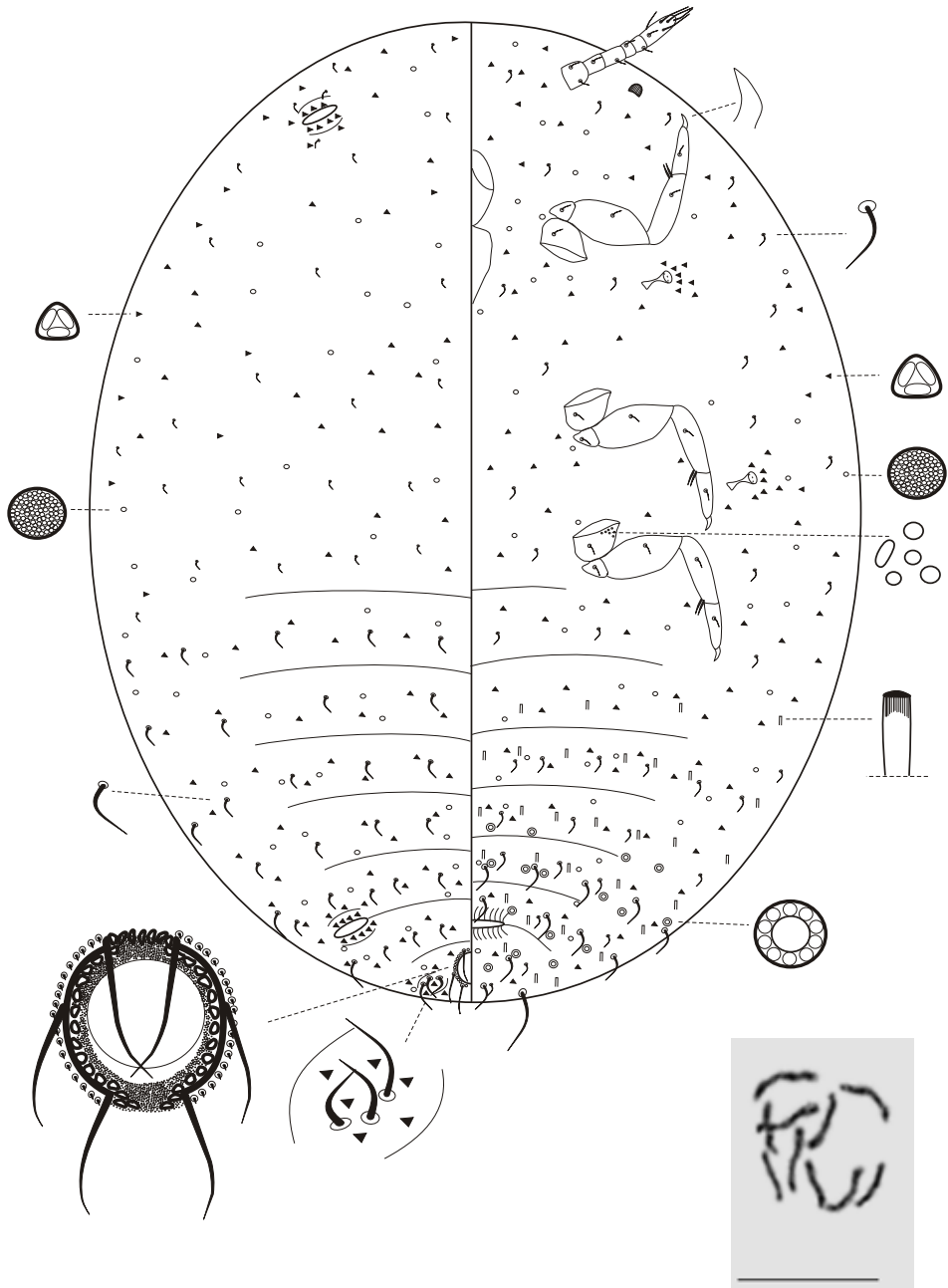


Рисунок 2.2.6-12. *Mirococcopsis subterranea*, самка из России (Воронеж) и ее кариотип ( $2n=10$ ).

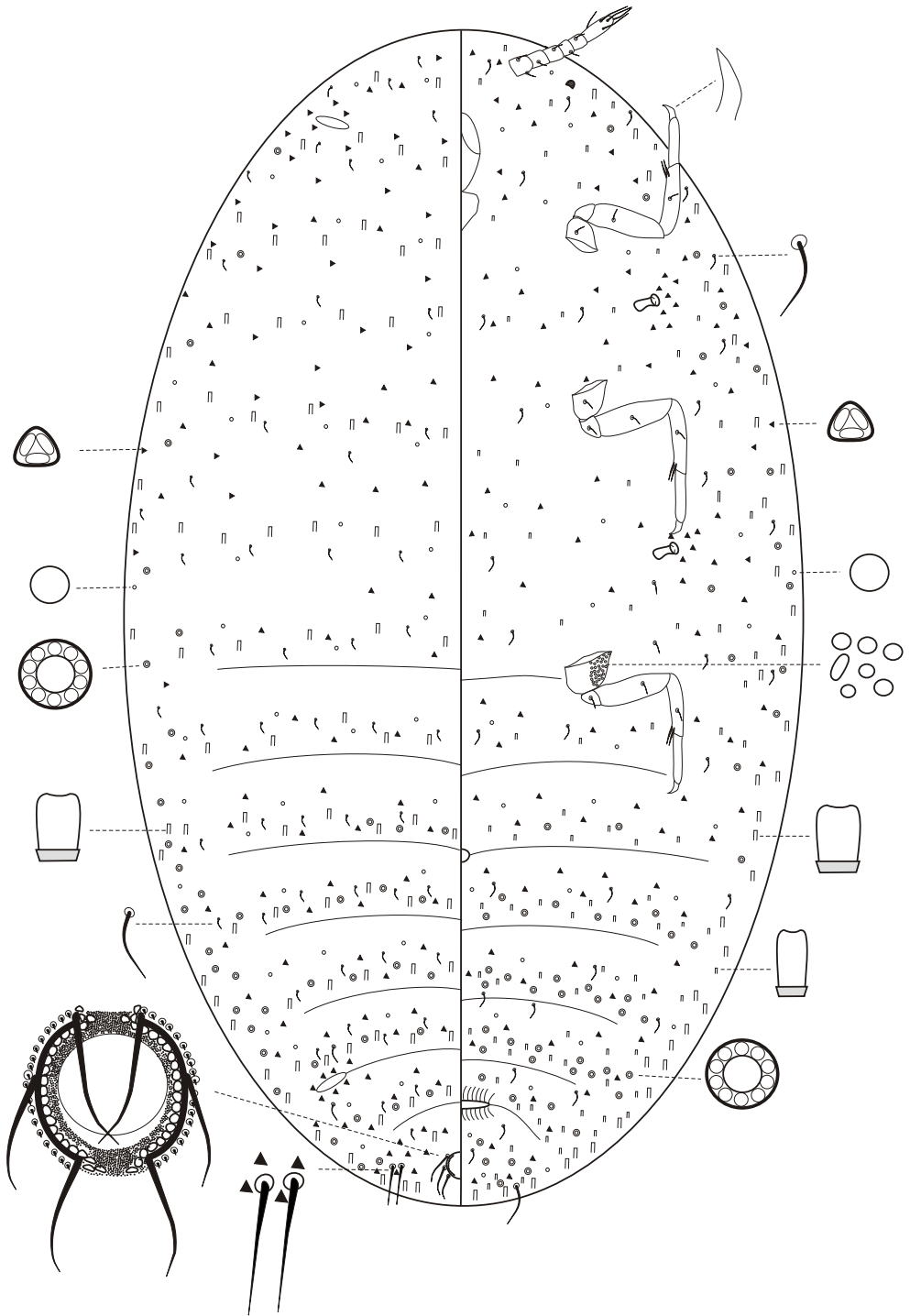


Рисунок 2.2.6-13. *Mirococcopsis teberdae*, паратип.

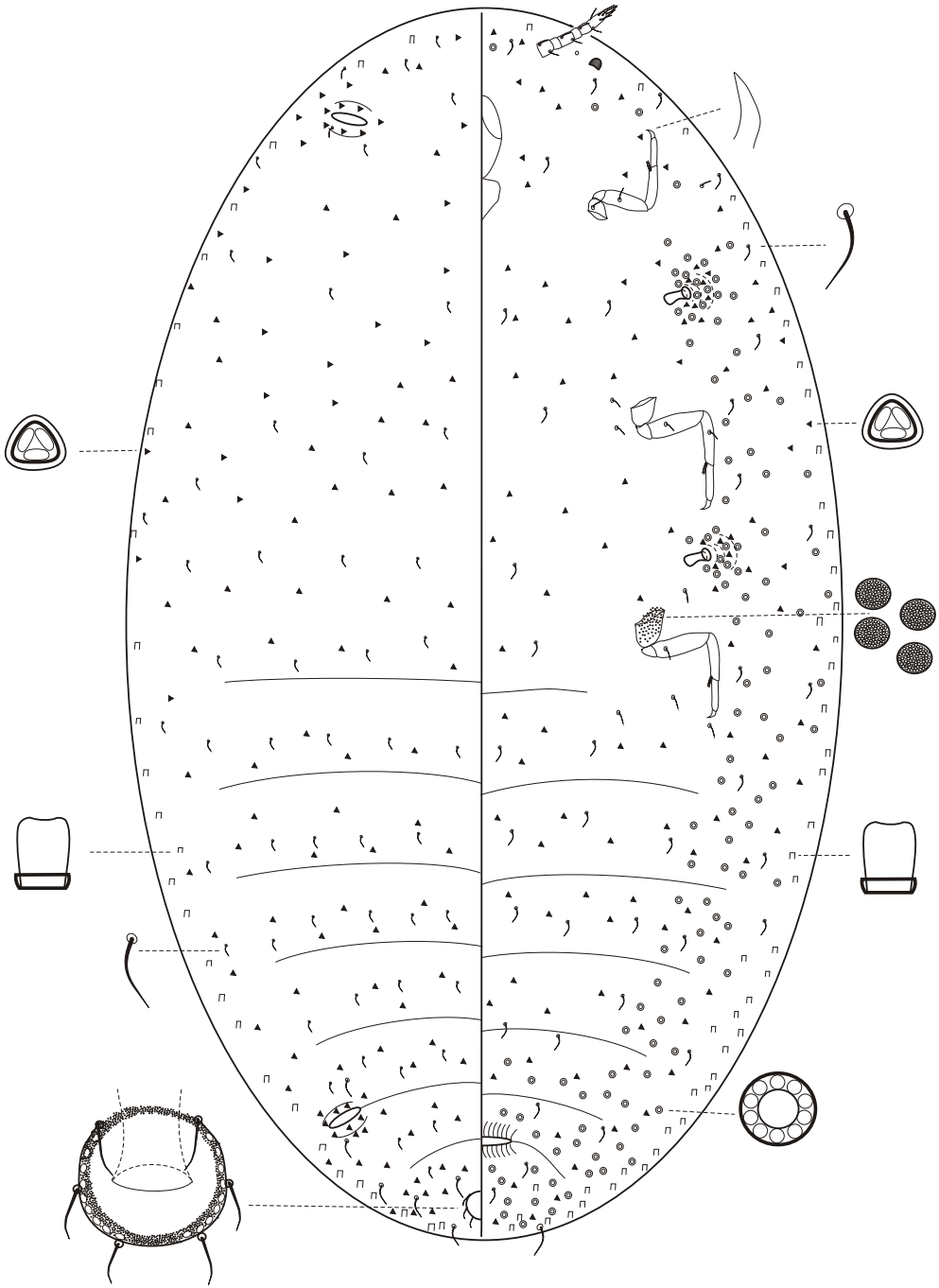


Рисунок 2.2.6-14. *Mirocopsis ehrhornioidea*, Китай (Юньнань).



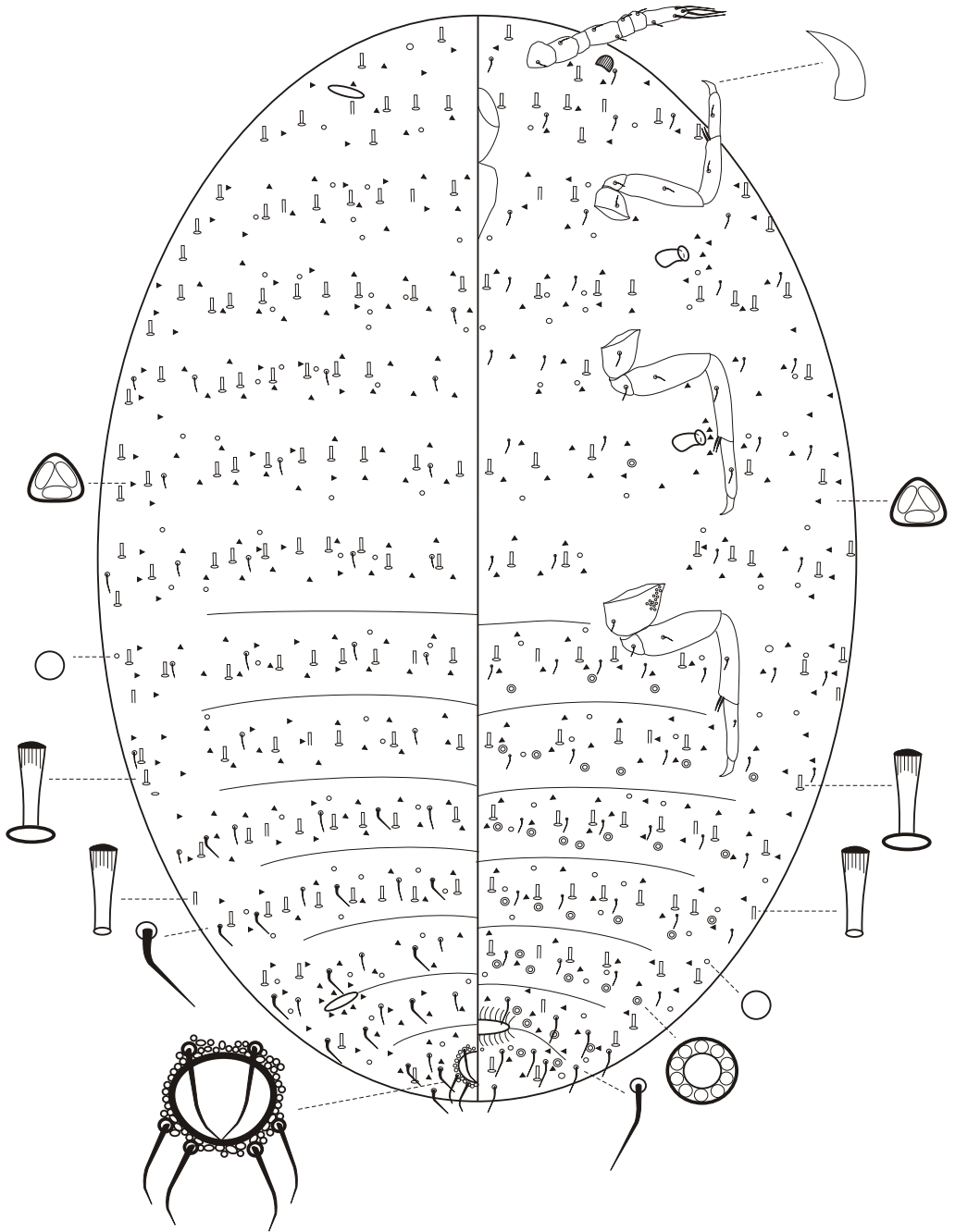


Рисунок 2.2.6-15. *Nudicauda andreui*, голотип *Mirococcopsis salina*.

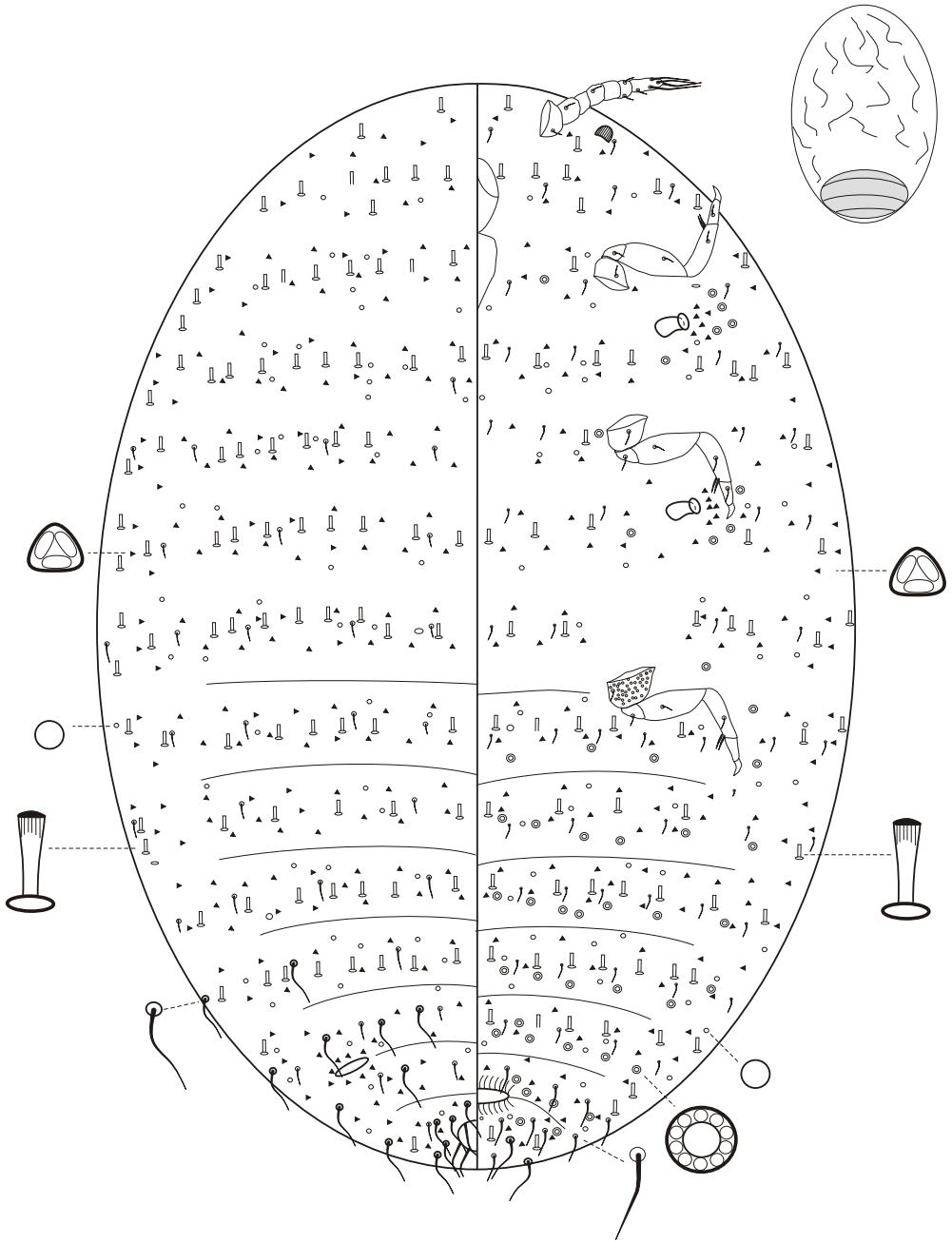


Рисунок 2.2.6-16. *Nudicauda orientalis*, Монголия, общий вид самки и яйцевой мешок.

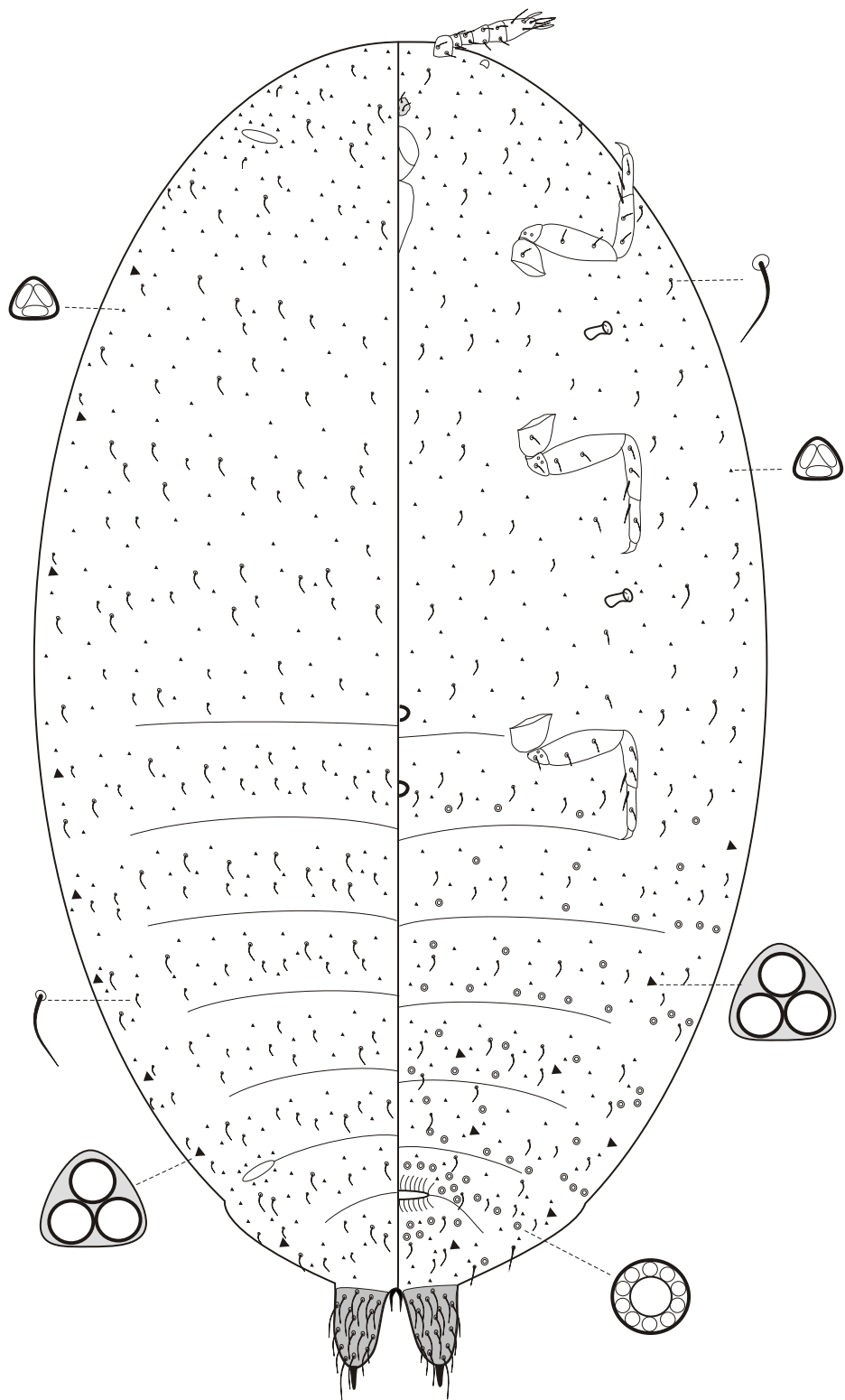


Рисунок 2.2.7-1. *Geococcus oryzae*, синтип *G. unimaculatus*.

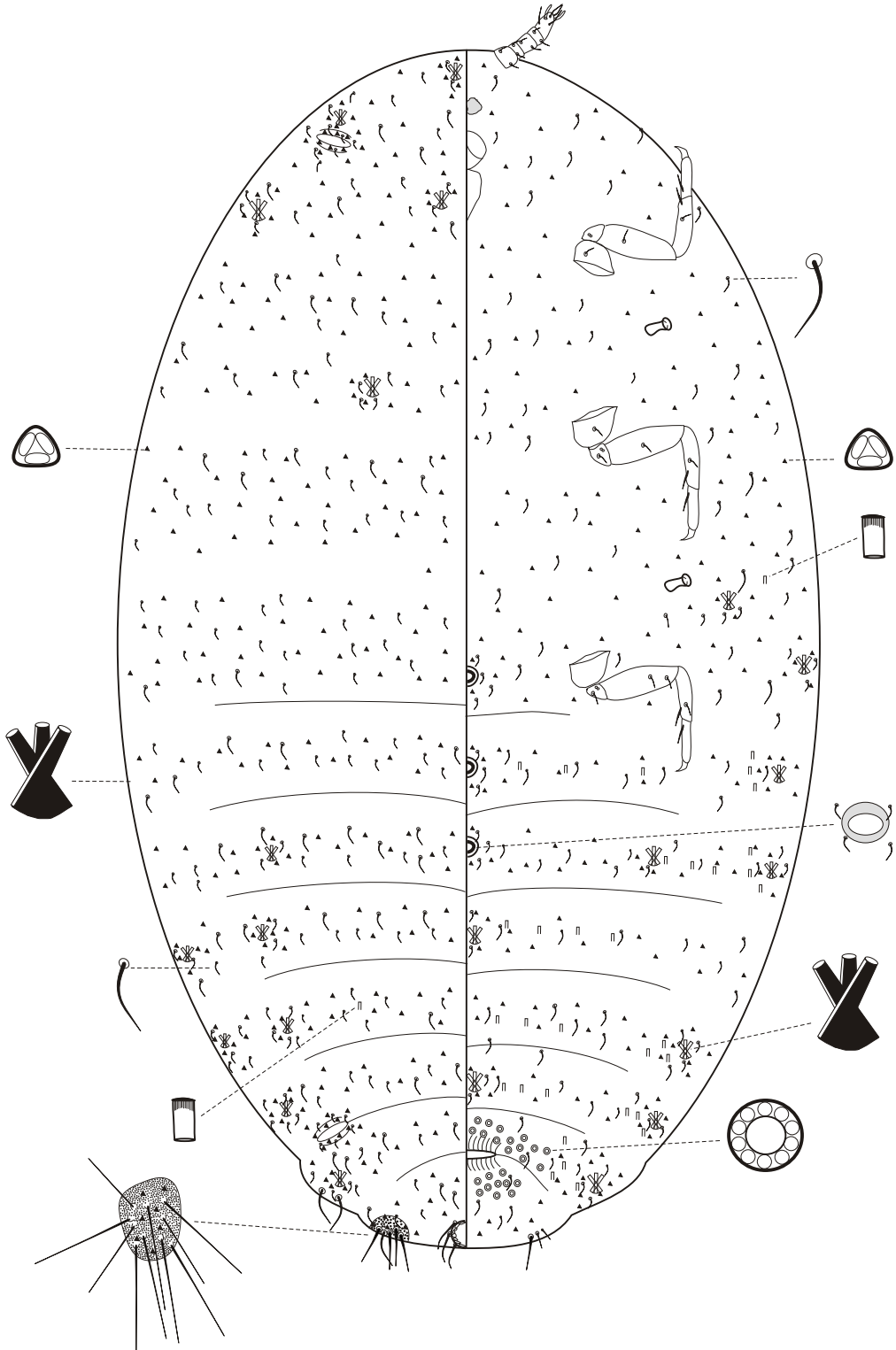


Рисунок 2.2.7-2. *Rhizoesus vitis*, лектотип.

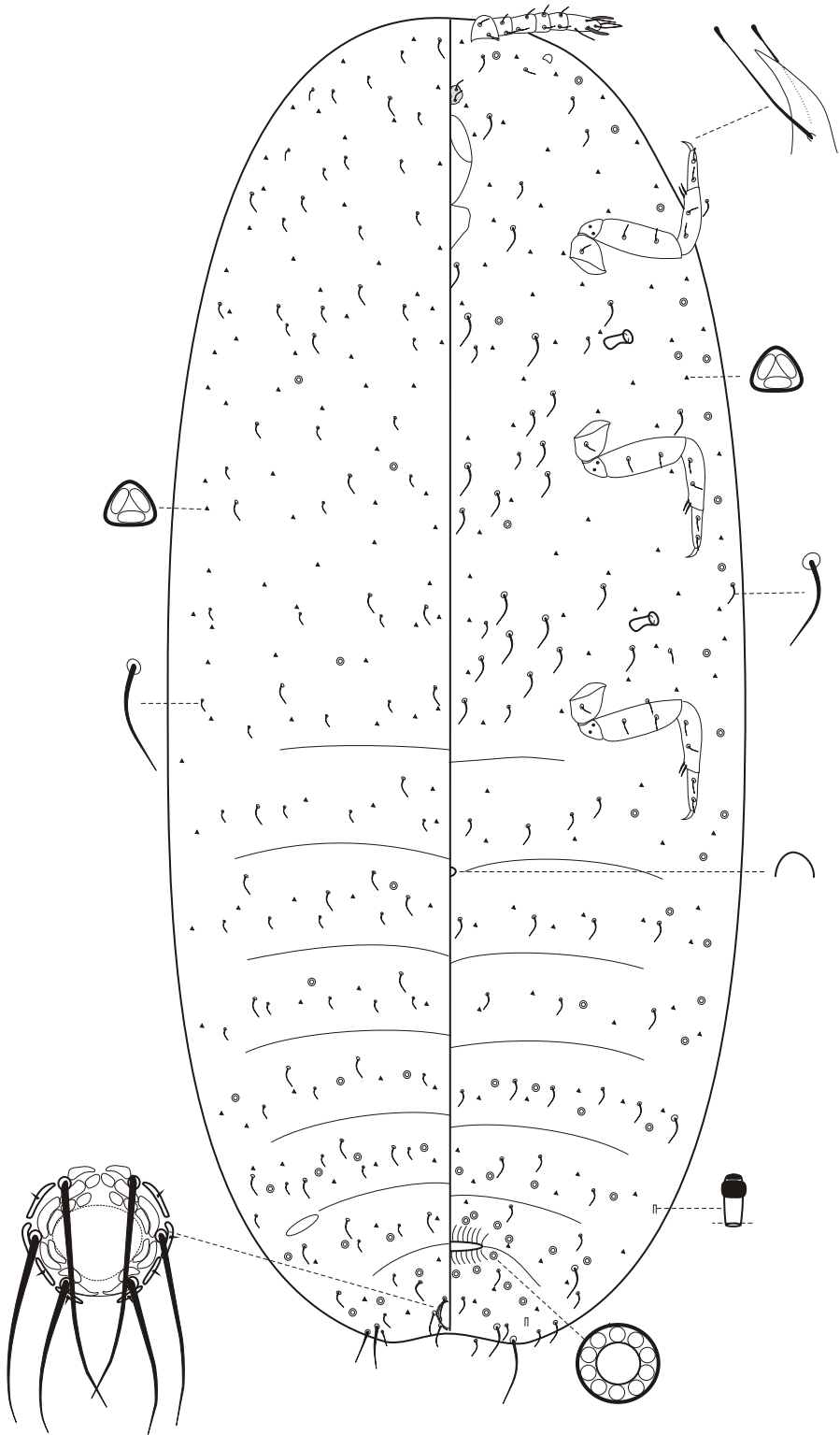


Рисунок 2.2.7-3. *Ripersiella brevipes*, паратип.

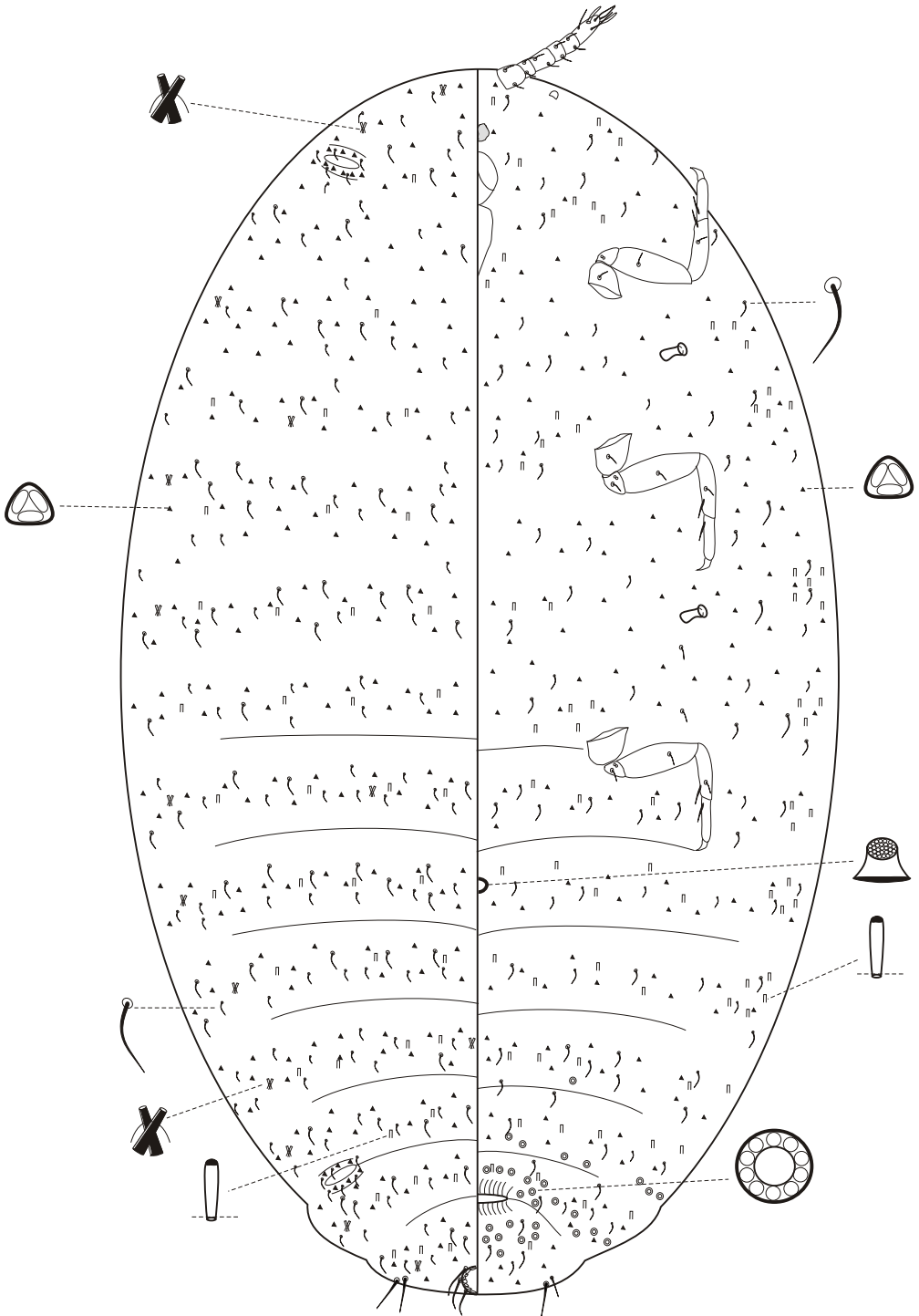


Рисунок 2.2.7-4. *Ripersiella halophila*, Россия (Карелия).

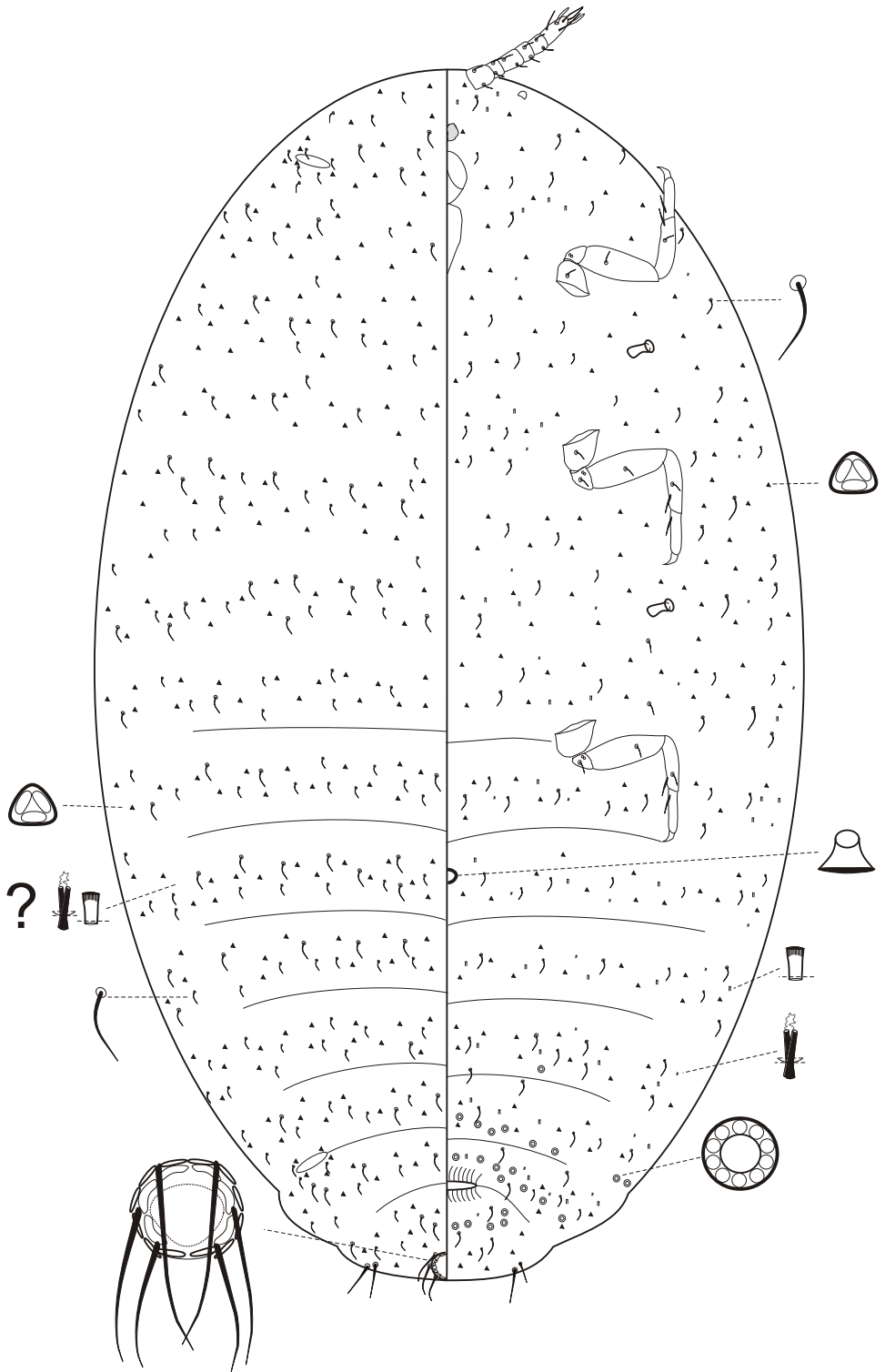


Рисунок 2.2.7-5. *Ripersiella microtubulata*, голотип.

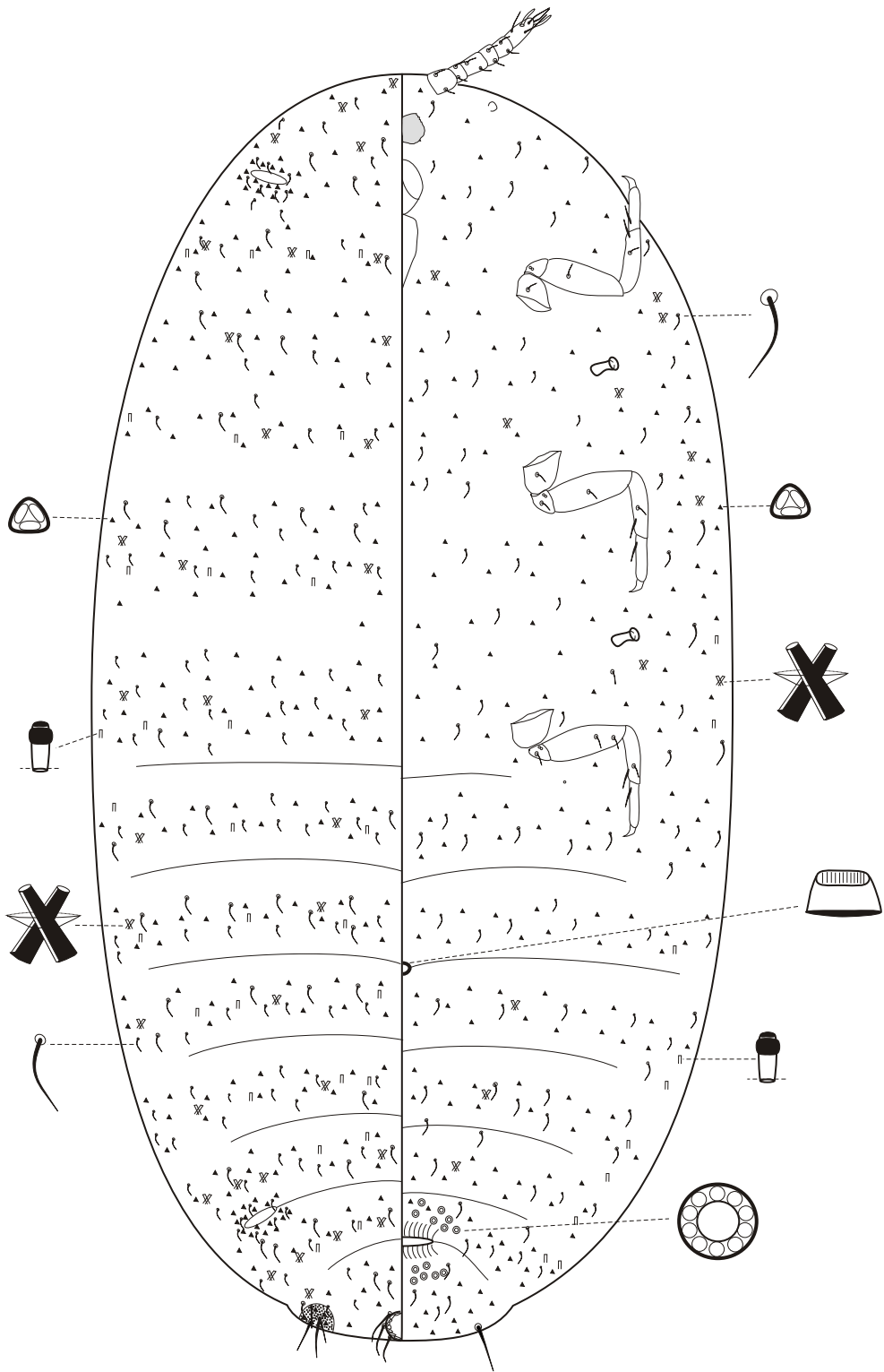


Рисунок 2.2.7-6. *Ripersiella ornata*, голотип.



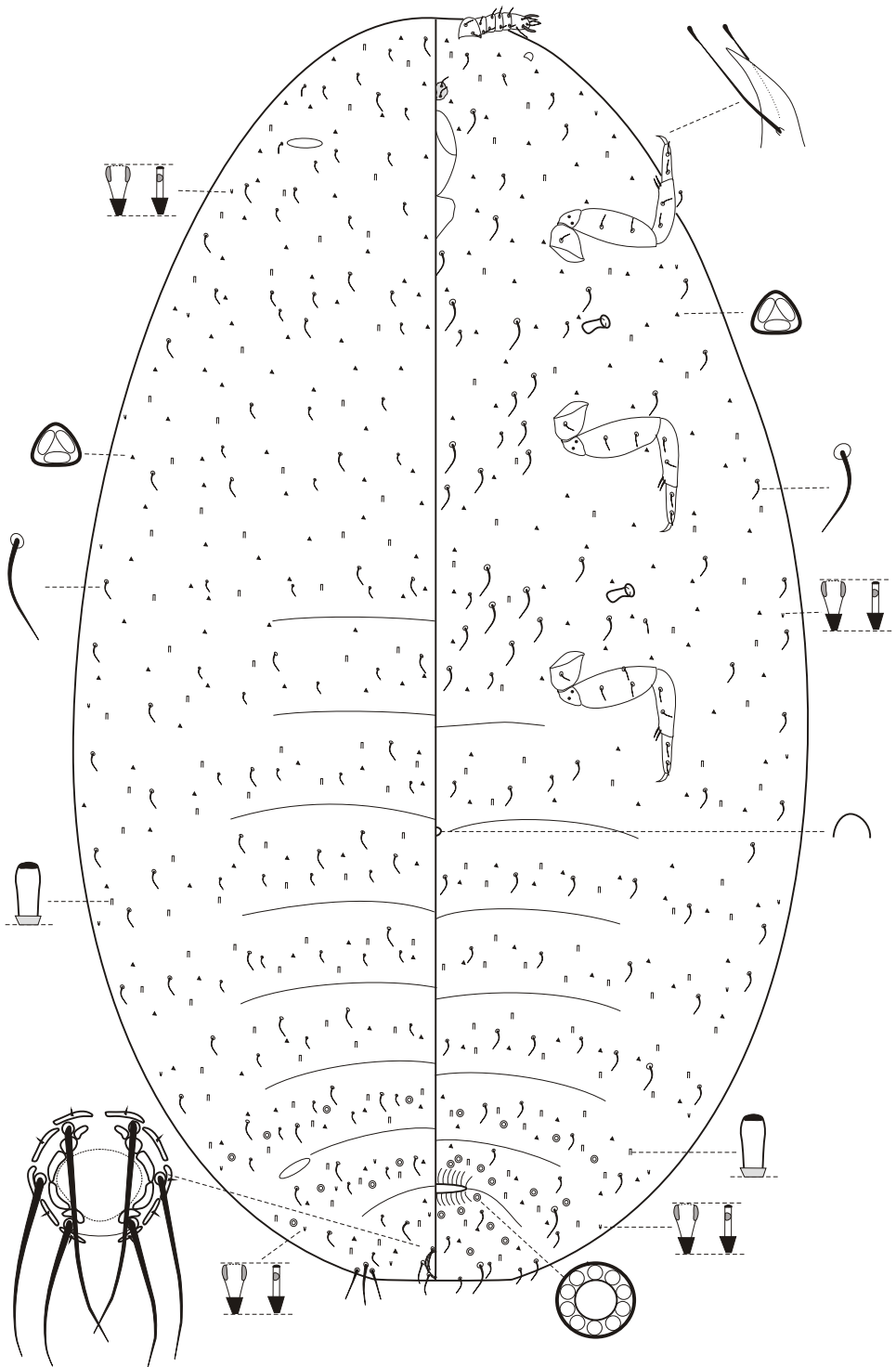


Рисунок 2.2.7-7. *Ripersiella ovoides*, голотип.

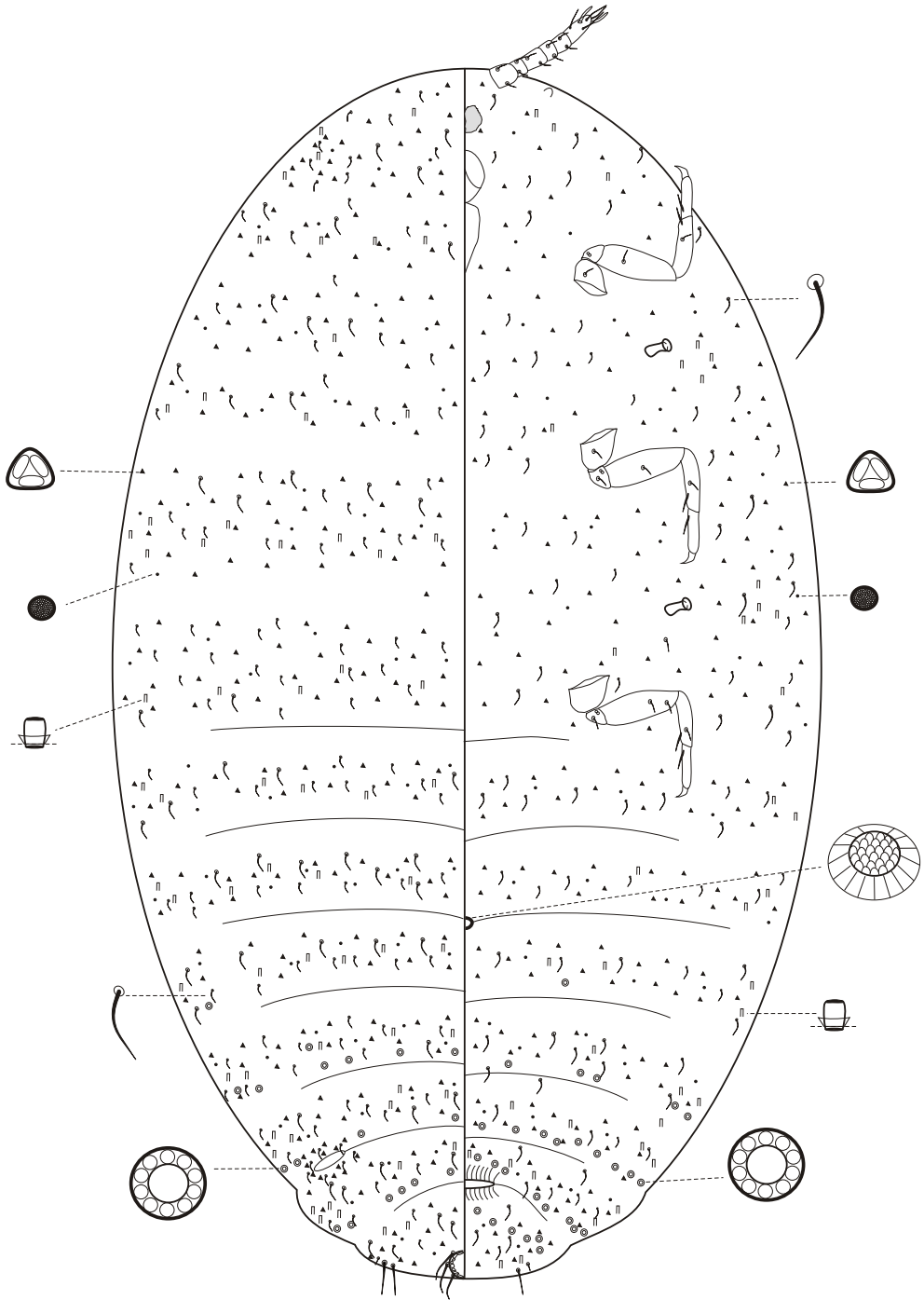


Рисунок 2.2.7-8. *Ripersiella parva*, голотип.

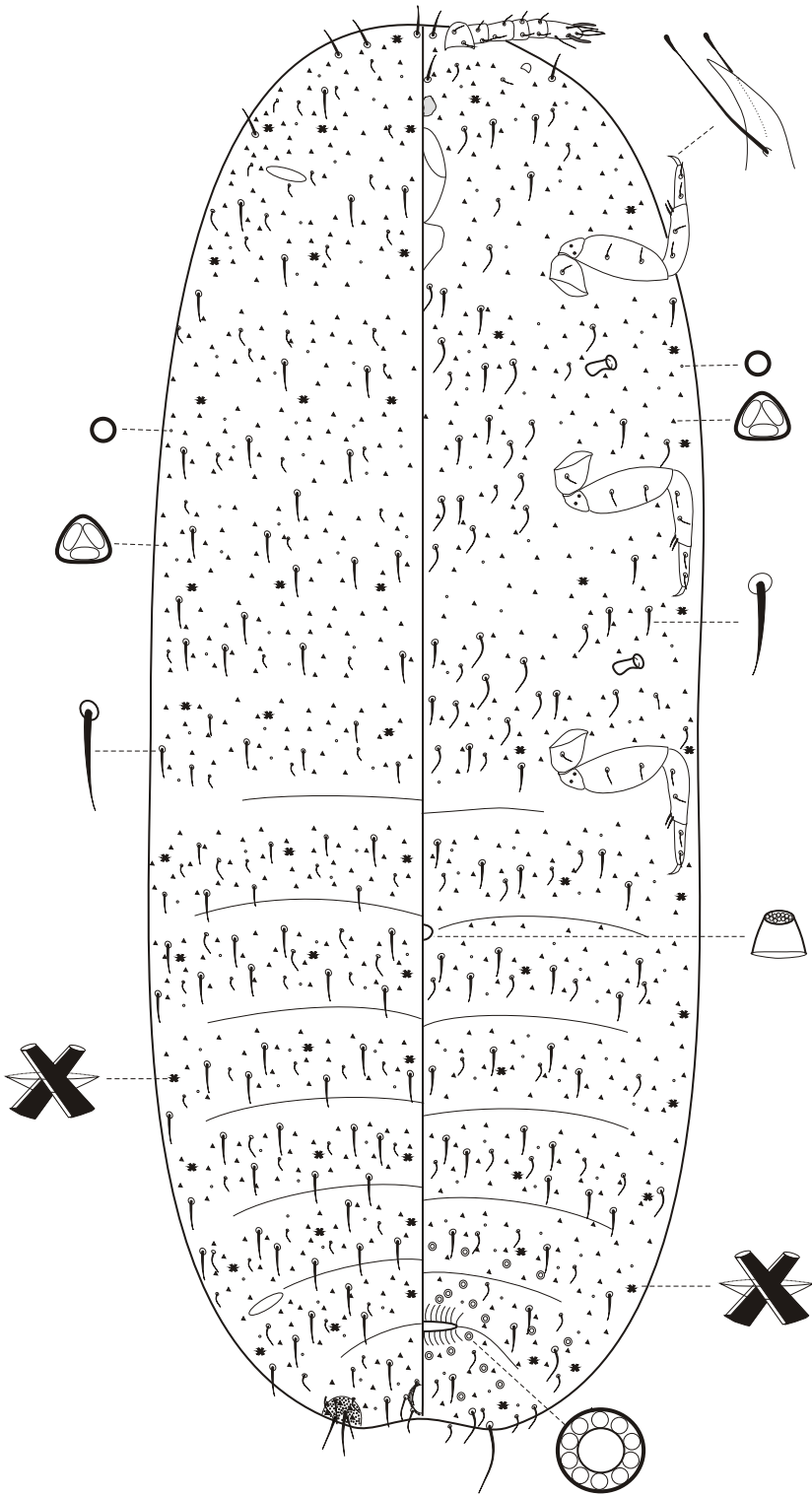


Рисунок 2.2.7-9. *Ripersiella periolana*, паратип.

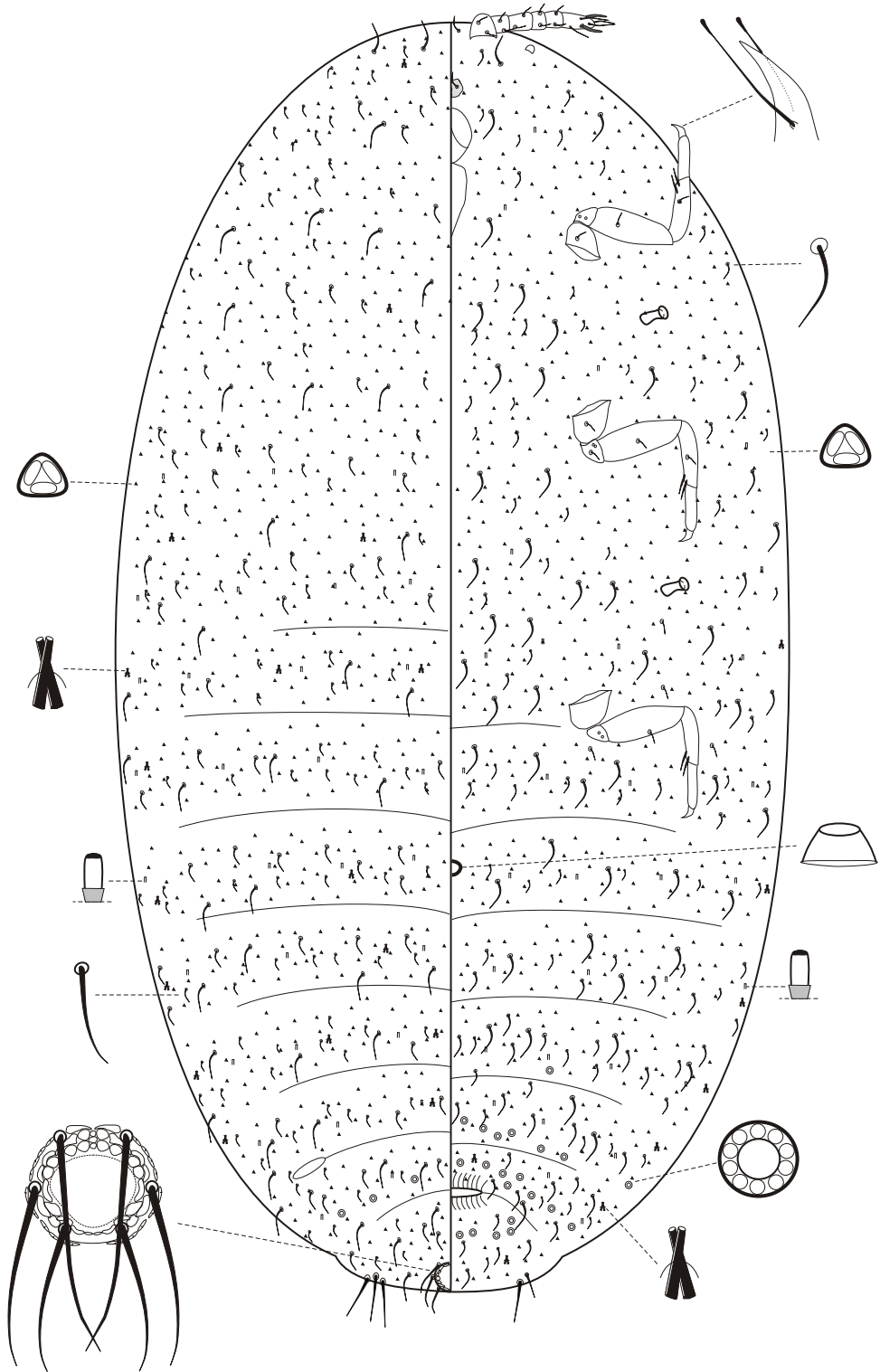


Рисунок 2.2.7-10. *Ripersiella petiti*, паратип.

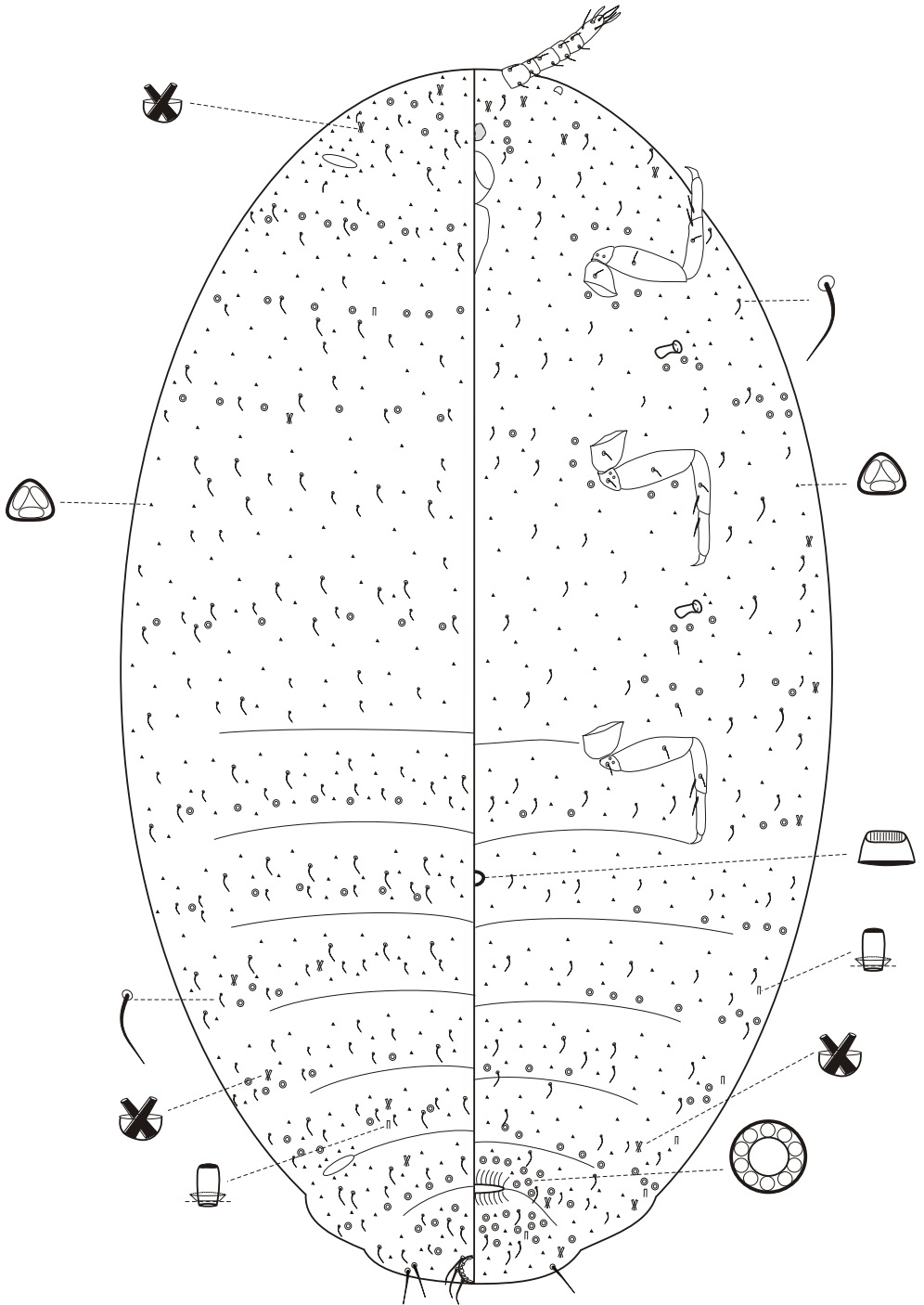


Рисунок 2.2.7-11. *Ripersiella poltavae*, лектотип.

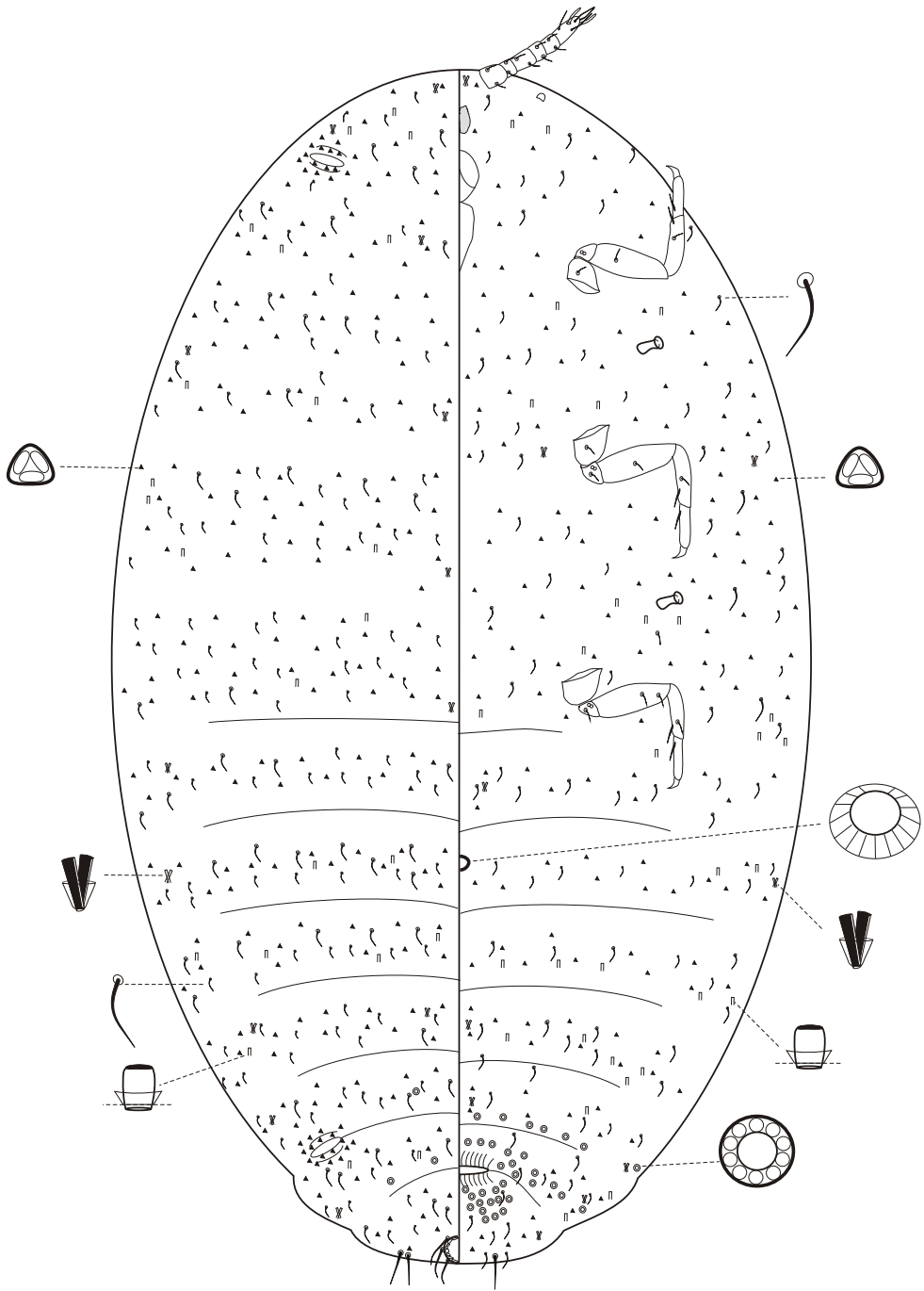


Рисунок 2.2.7-12. *Ripersiella tritici*, голотип.

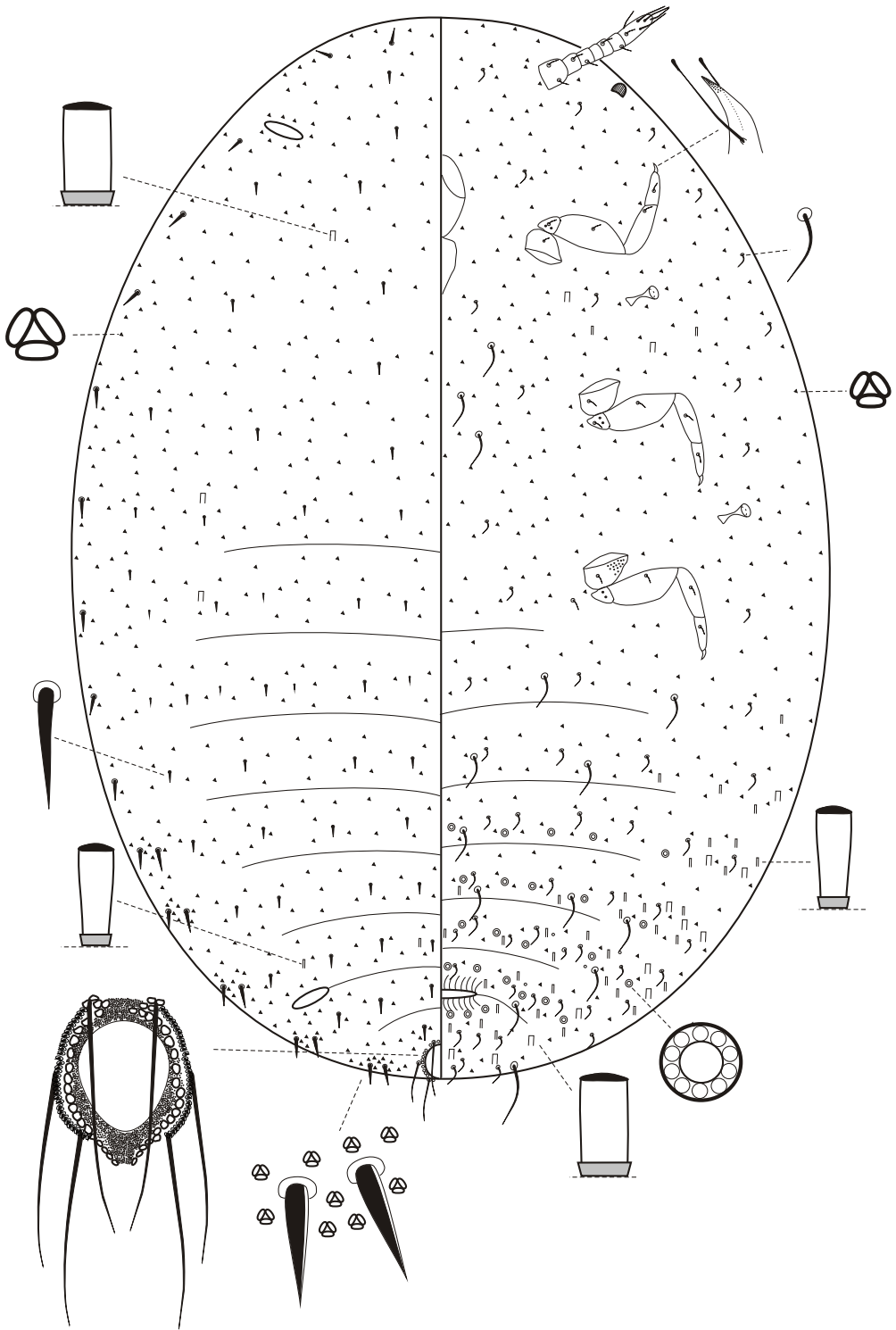


Рисунок 2.2.8-1. *Nipaeococcus delassusi*, Франция.

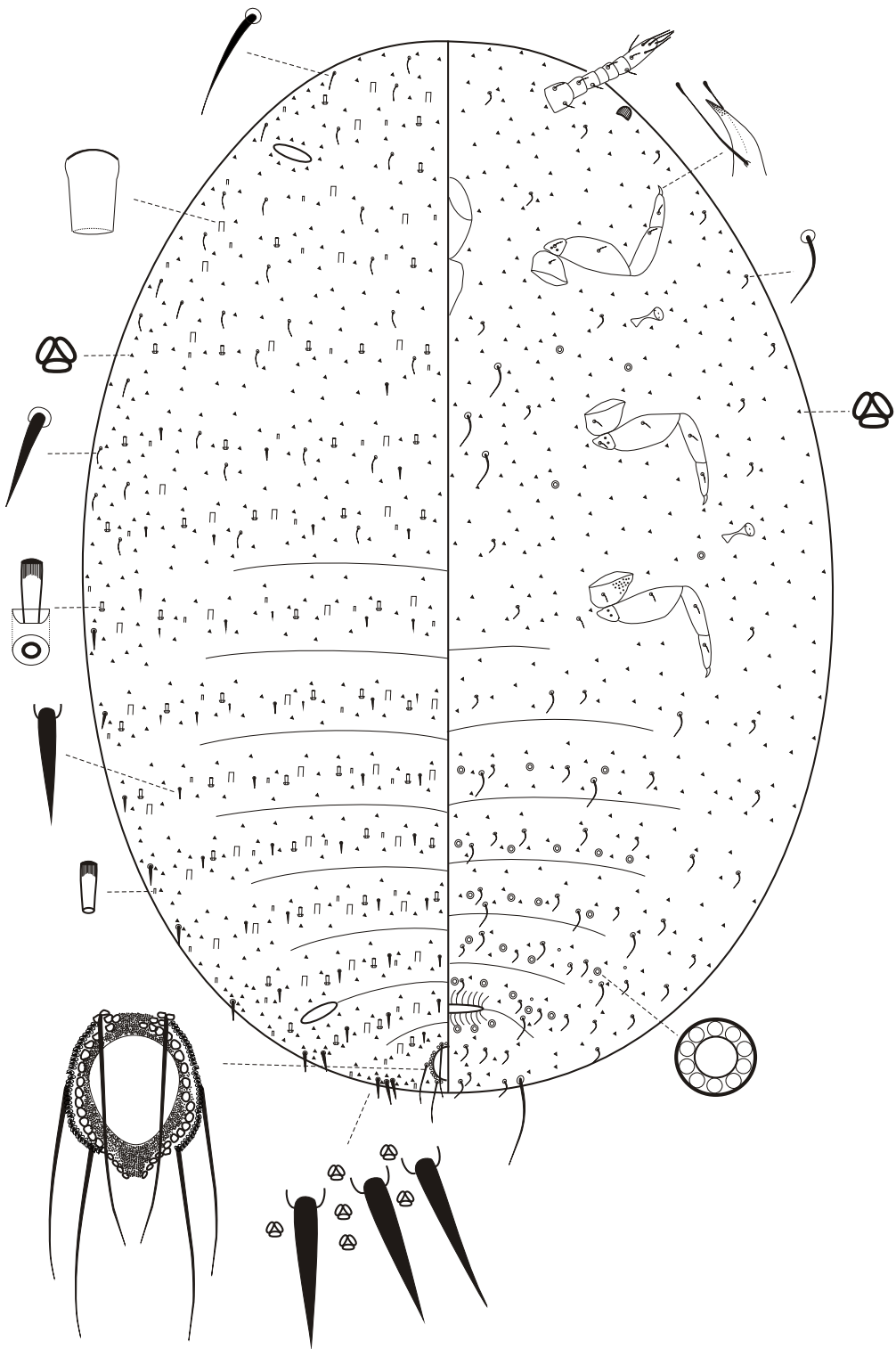


Рисунок 2.2.8-2. *Nireococcus rorismarinis*, Франция.



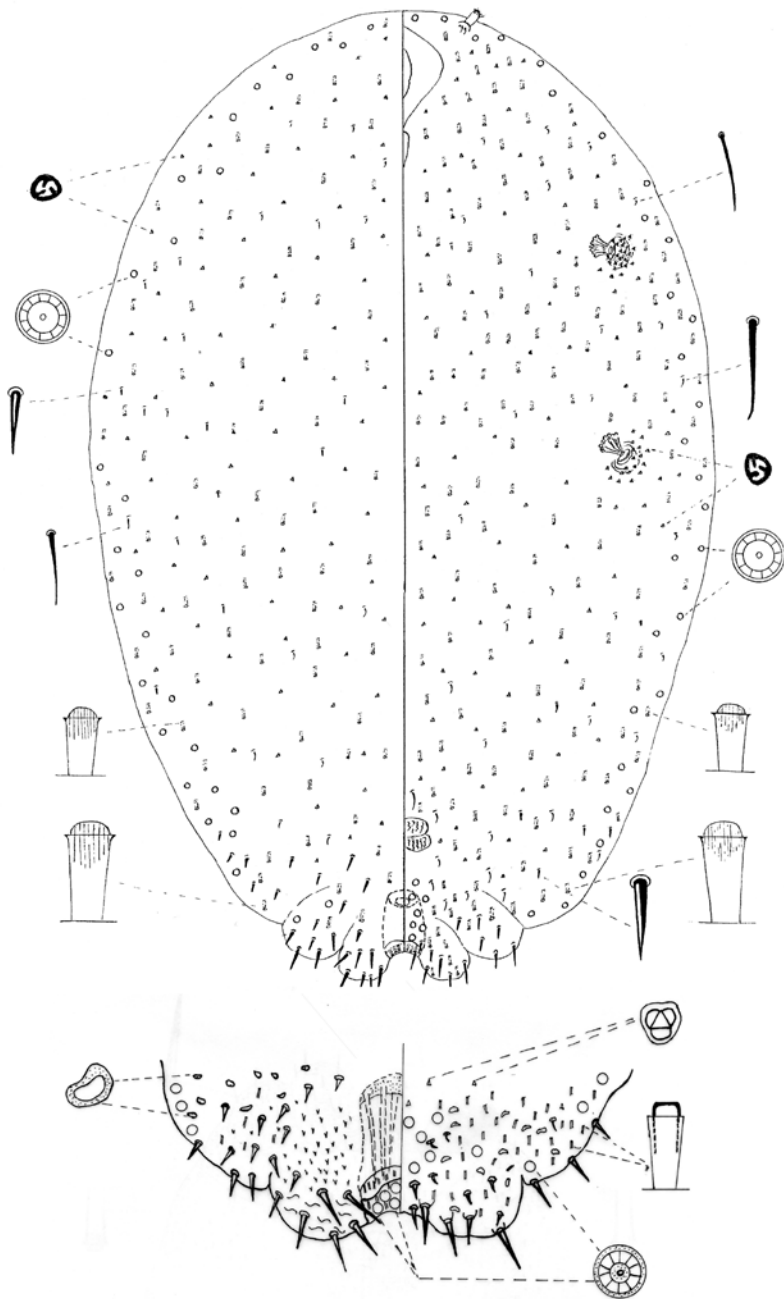


Рисунок 2.2.9-1. *Antonina evelynae*, голотип.

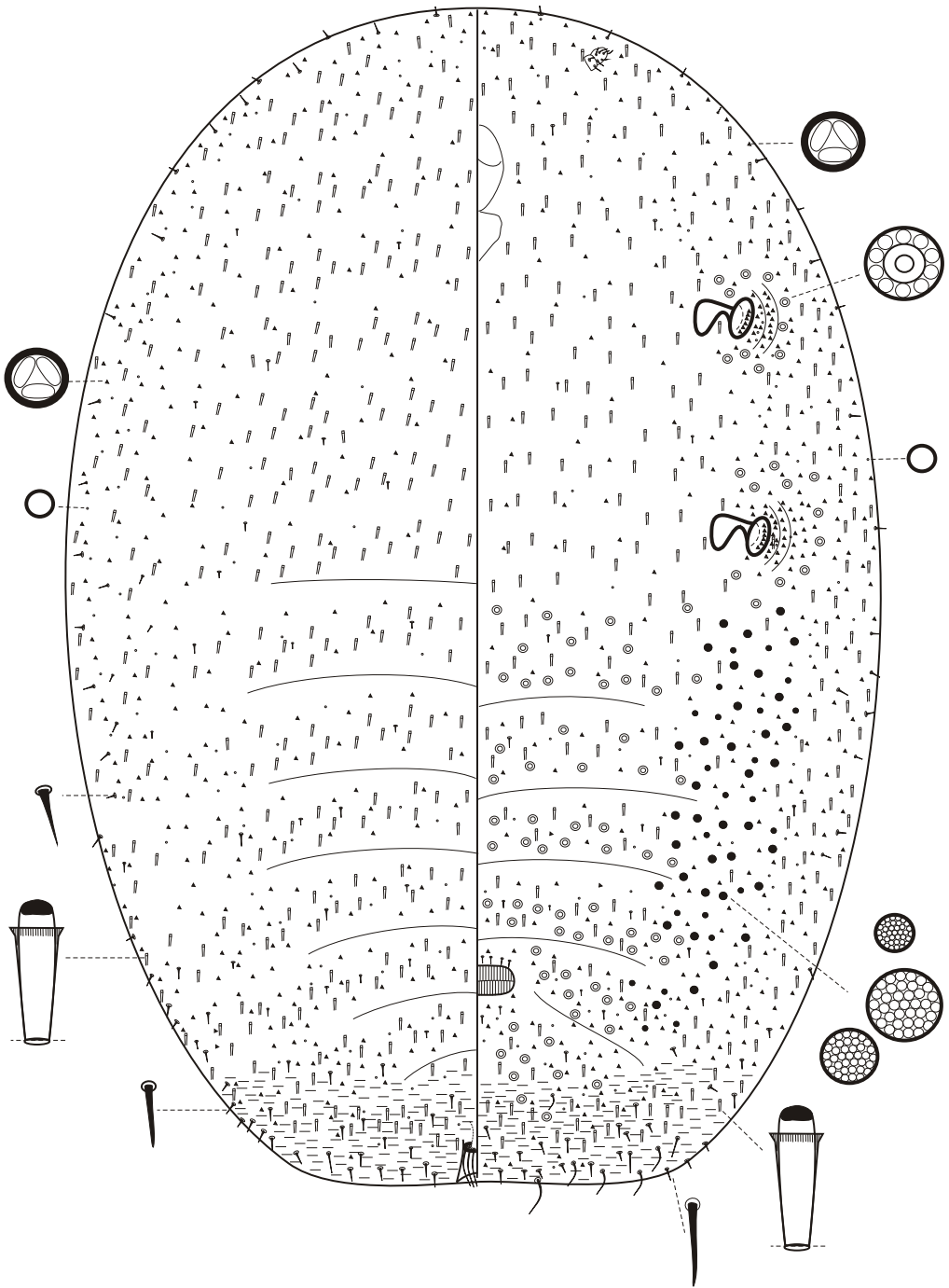


Рисунок 2.2.9-2. *Antonina graminis*, Китай (Кантон).



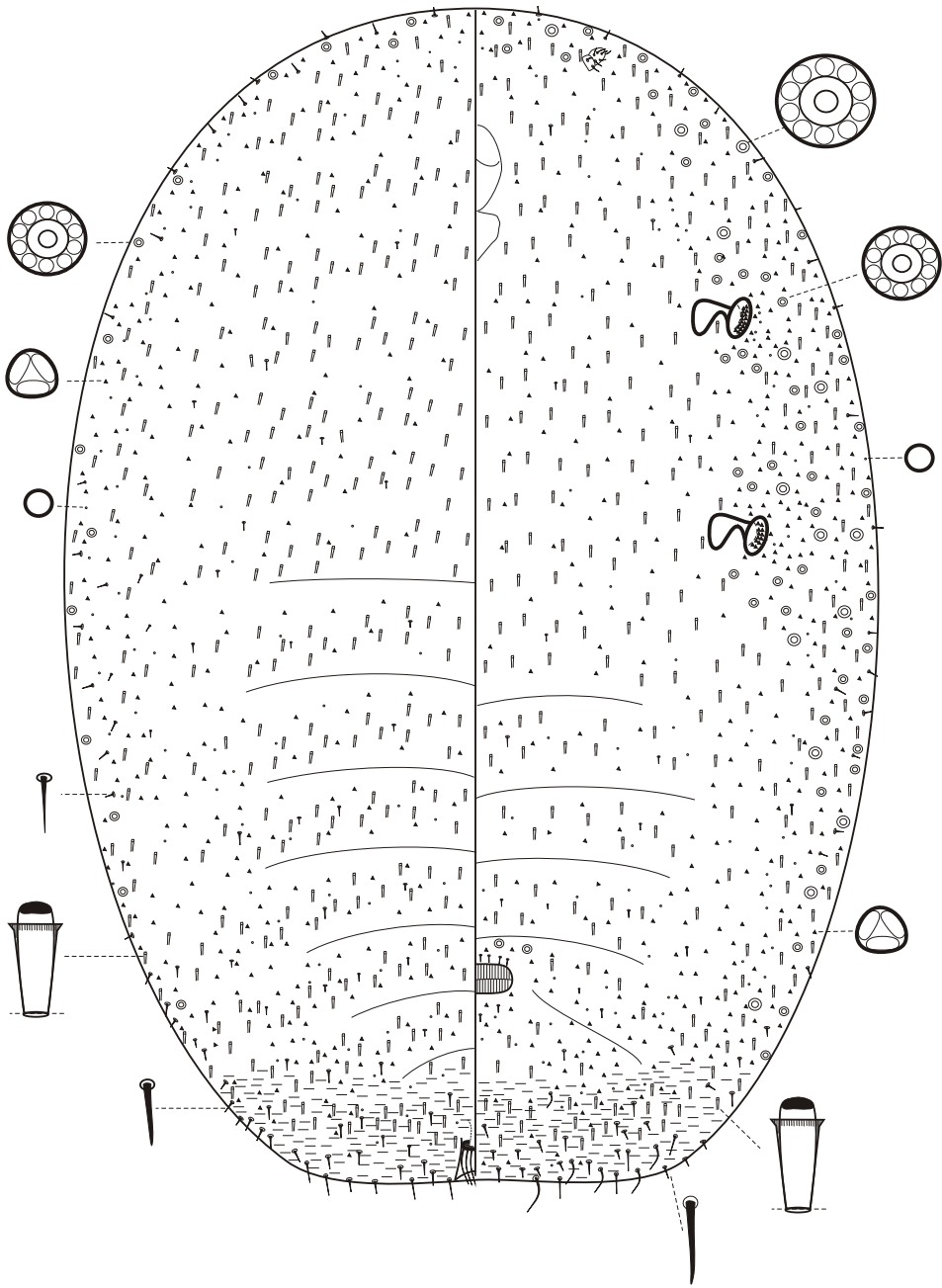


Рисунок 2.2.9-4. *Antonina vera*, Монголия.

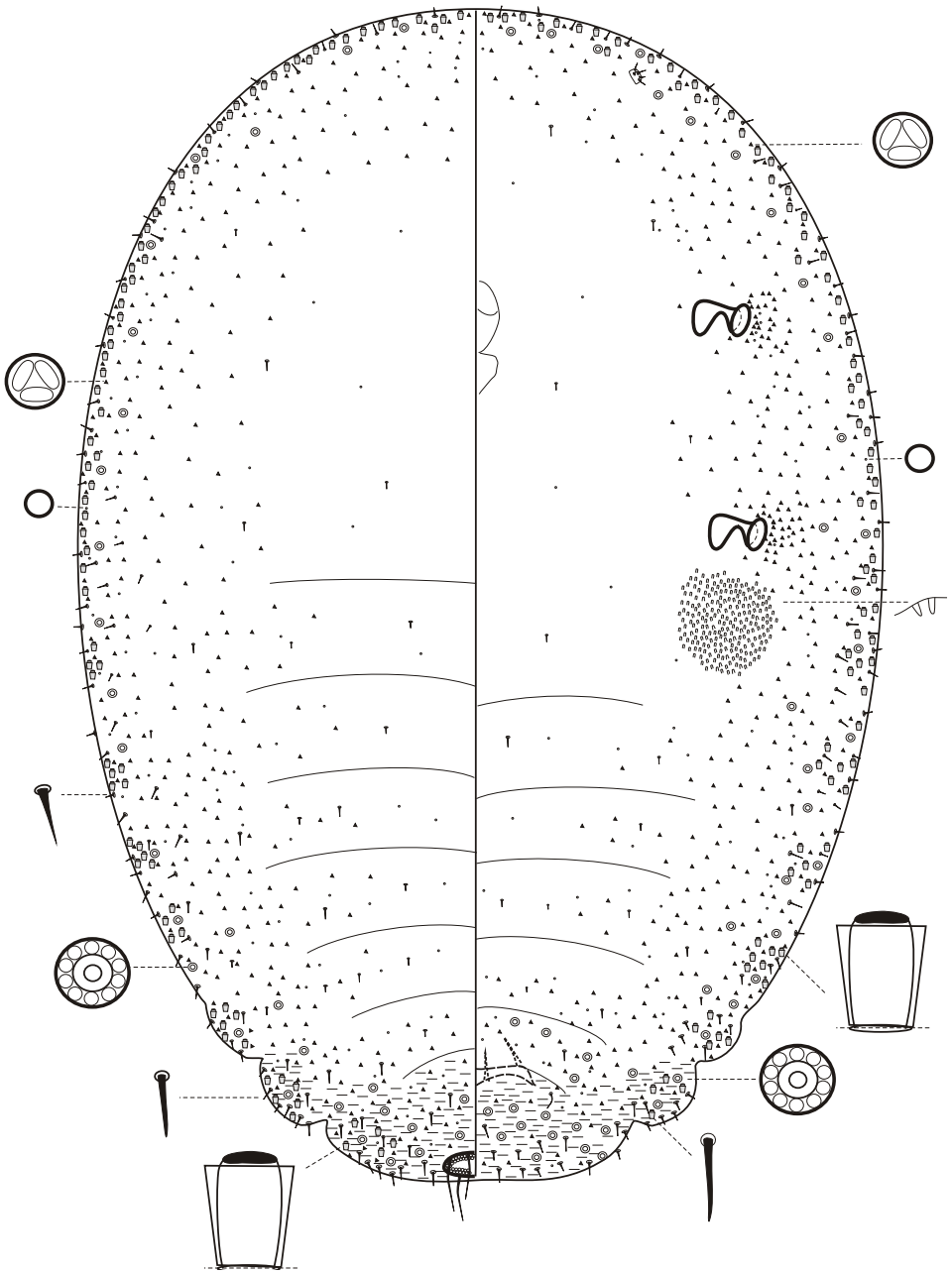


Рисунок 2.2.9-5. *Chaetococcus phragmitis*, Россия (Дагестан).

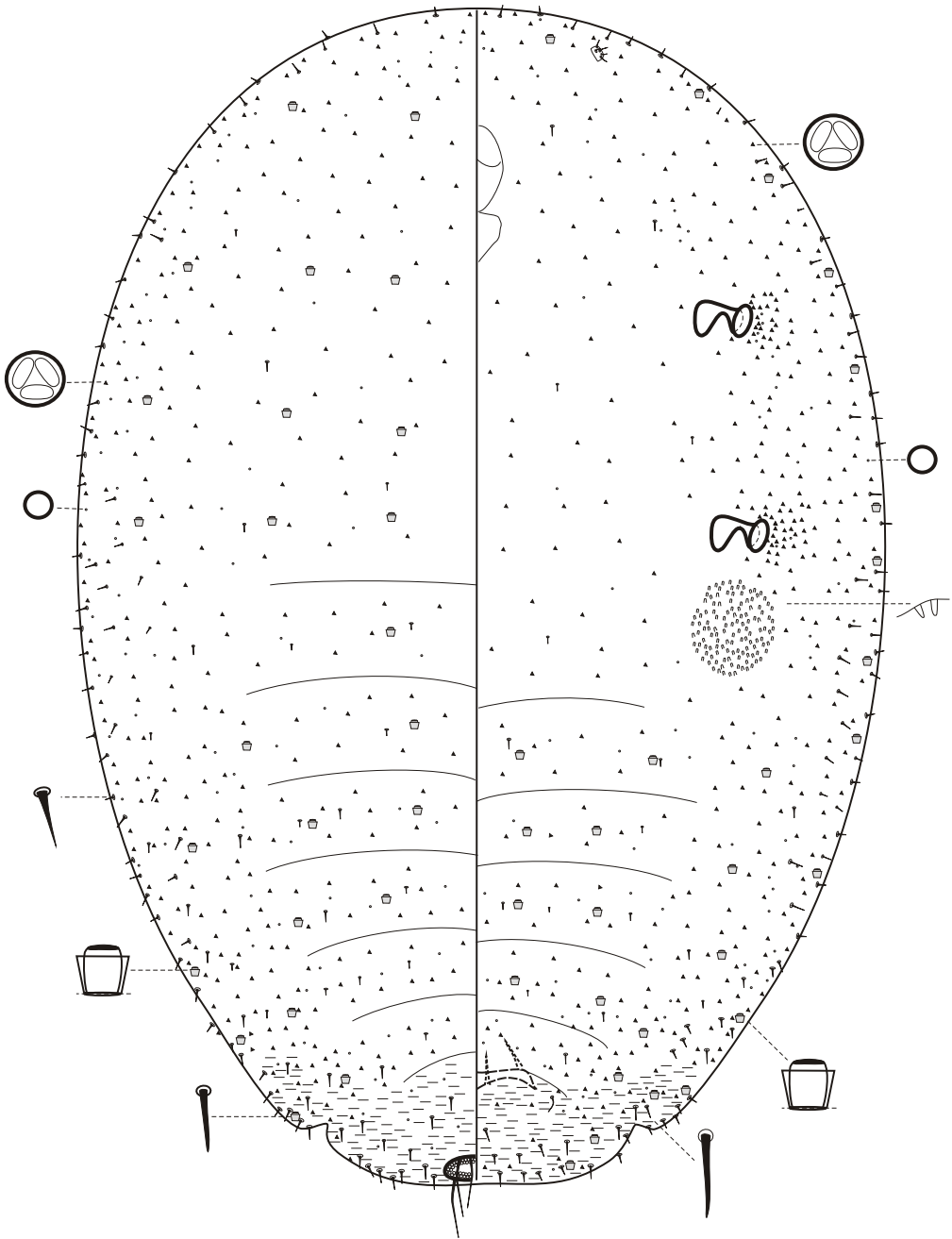


Рисунок 2.2.9-6. *Chaetococcus sulcii*, Россия (Краснодарский Край).

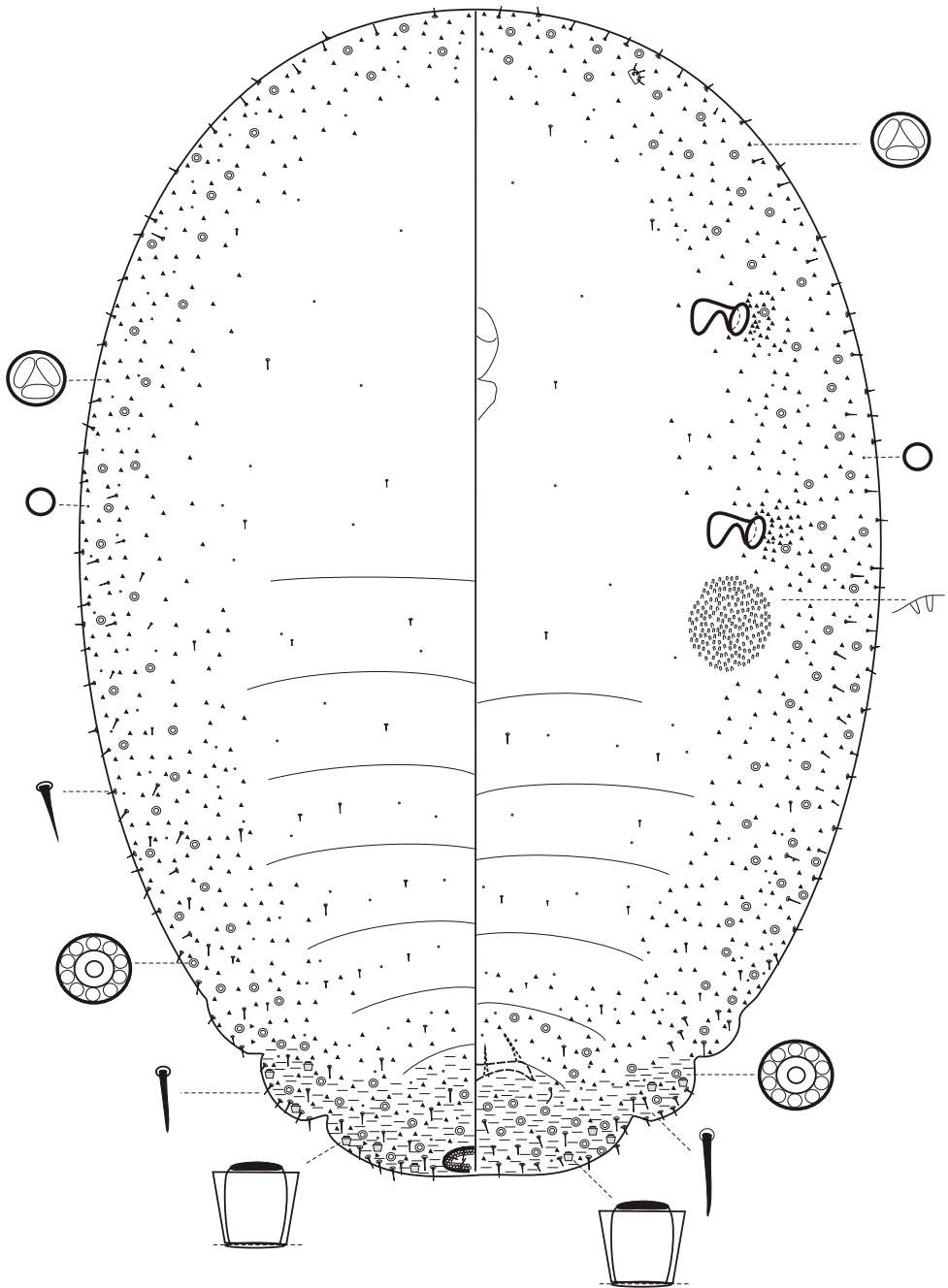


Рисунок 2.2.9-7. *Chaetococcus turanicus*, Монголия.

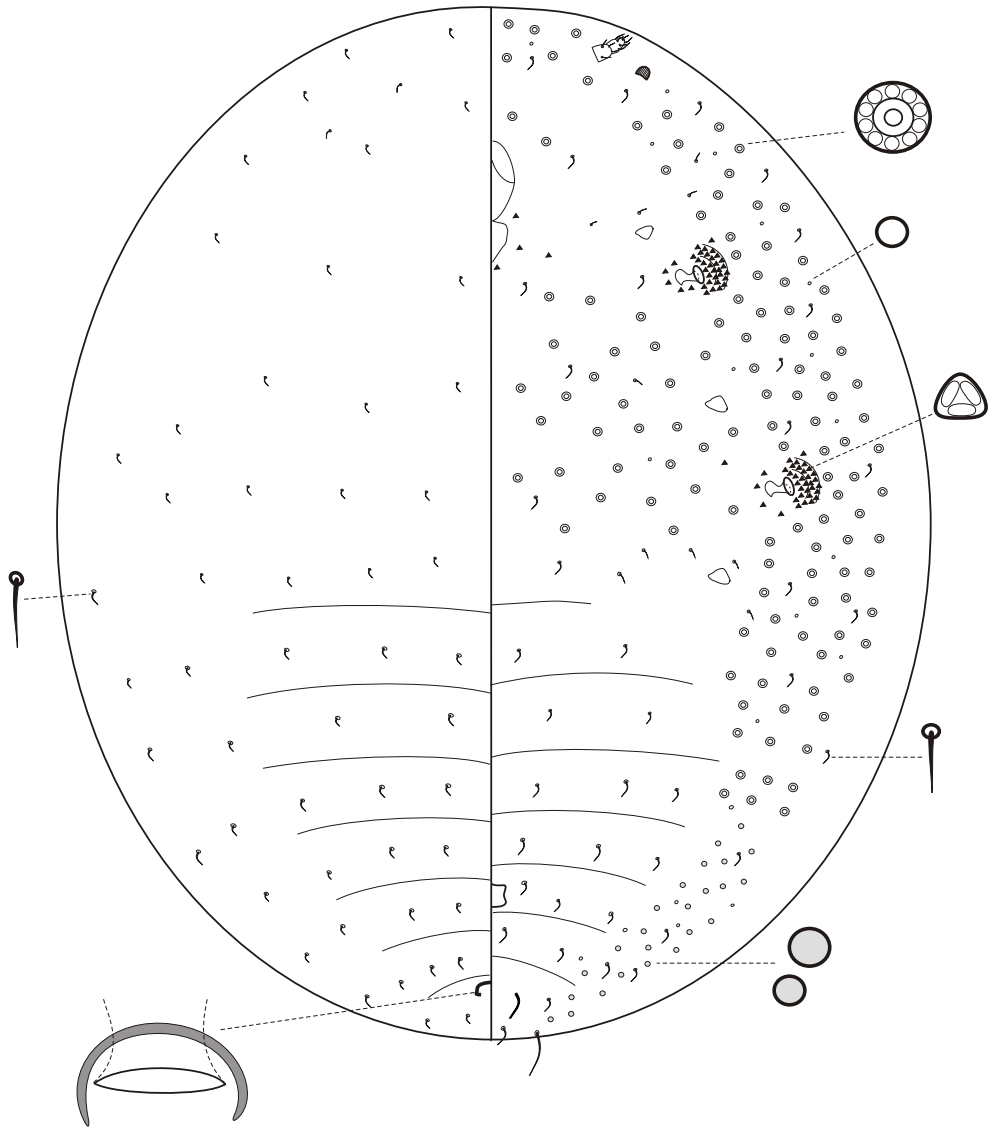


Рисунок 2.2.9-8. *Nesticoccus fanjingensis*, паратип.



## ПРИЛОЖЕНИЕ 4

### ЭКОЛОГИЯ И ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПСЕВДОКОКЦИД

Экологическим особенностям псевдококцид палеарктического региона и мировой фауны посвящены многочисленные специальные исследования, выходящие за рамки темы и задач настоящей диссертации. Здесь я укажу лишь на основные закономерности, представляющие интерес в плане общей характеристики группы. За более подробной информацией можно обратиться, например, к книге Н.С. Борхсениуса (1949) или к соответствующим главам первого тома нашей монографии по палеарктическим псевдококцидам (Данциг, Гаврилов-Зимин, 2014), а также к Приложению 2 диссертации, где для каждого вида указаны кормовые растения, ареал и особенности образа жизни. Обширный справочный материал по экологии кокцид, особенно хозяйственно значимых видов, предоставляют также и международные электронные базы данных, например, ScaleNet (<http://scalenet.info/associates>) и CABI Crop Protection Compendium (<http://www.cabi.org/crc/>).

Мучнистые червецы, как и кокциды в целом, характеризуются незначительной подвижностью, а в некоторых случаях и полной утратой конечностей у взрослых самок и личинок (за исключением личинки первого возраста). Эта особенность группы обуславливает приуроченность кокцид в основном к многолетним кормовым растениям, в частности для Палеарктических мучнистых червецов – преимущественно к двудольным и однодольным многолетним травам. На деревьях и кустарниках мучнистые червецы относительно редки и поселяются обычно на надземных скелетных частях растений; на травах же, наоборот, связаны главным образом с корнями и пазухами нижних листьев. Открытое развитие на плодах и листьях, характерное для червецов тропической и субтропической зон, в бореальных широтах наблюдается крайне редко.

Большинство мучнистых червецов, как и кокцид вообще, имеют широкую пищевую специализацию. Так в рассматриваемой фауне Палеарктики более половины видов – олигофаги, питающиеся на растениях одного или нескольких родов, принадлежащих к одному семейству. Наибольшее число олигофагов связано со злаками и среди них имеется много узких олигофагов, в частности связанных с бамбуками. Примерно треть злаковых видов живет на корнях, несколько видов встречаются открыто на листьях, большинство же обитает в пазухах листьев. Немало видов приурочено также к полыням и различным солянкам. Многие виды являются полифагами на разнотравье и ксерофитных кустарничках. Узкая пищевая специализация на родовом и более высоких таксономических уровнях для червецов не характерна. Лишь представители г/р *Antonina* связаны главным образом с бамбукоидными злаками. Специализированный род *Trabutina* обитает на различных видах *Tamarix* и *Myricaria*. Целый ряд мелких и монотипных родов, таких как *Inopicoccus*, *Antoninella*, *Pararhodania*, *Volvicoccus*, *Metadenopus*, *Kiritchenkella*, *Miscanthicoccus* и др. связаны исключительно со злаками, *Boreococcus* – с осоками, *Glycicniza* – с тополем, *Perystrix*, *Ritsemia* и *Sinococcus* – с вязами, *Paratrionymus* – с солянками. Все вышесказанное относится к пищевой специализации аборигенных видов. Адвентивные же червецы представлены исключительно полифагами. Это обычные обитатели оранжерей *Pseudococcus viburni*, *P. longispinus*, *P. calceolariae*, *Planococcus citri*, *Atrococcus mammillariae*, *Ferrisia virgata*, *F. malvastra*, *Rhizoecus dianthi* и др., число кормовых растений которых насчитывает сотни видов из разных неродственных семейств. Большинство вредящих в теплицах видов живет на надземных частях растений и лишь виды родов *Rhizoecus*, *Ripersiella* и *Trochiscococcus* обитают на корнях.

Галлообразующих червецов в Палеарктической фауне не известно, однако, в тропиках, например, на Гавайях, в Перу и Аргентине некоторые виды формируют галлы, как на листьях, так и на ветвях кормовых растений. К настоящему времени известно более 20 таких видов (Williams & Miller, 1999), не родственных между собой, но имеющих сходные модификации ряда морфологических структур.

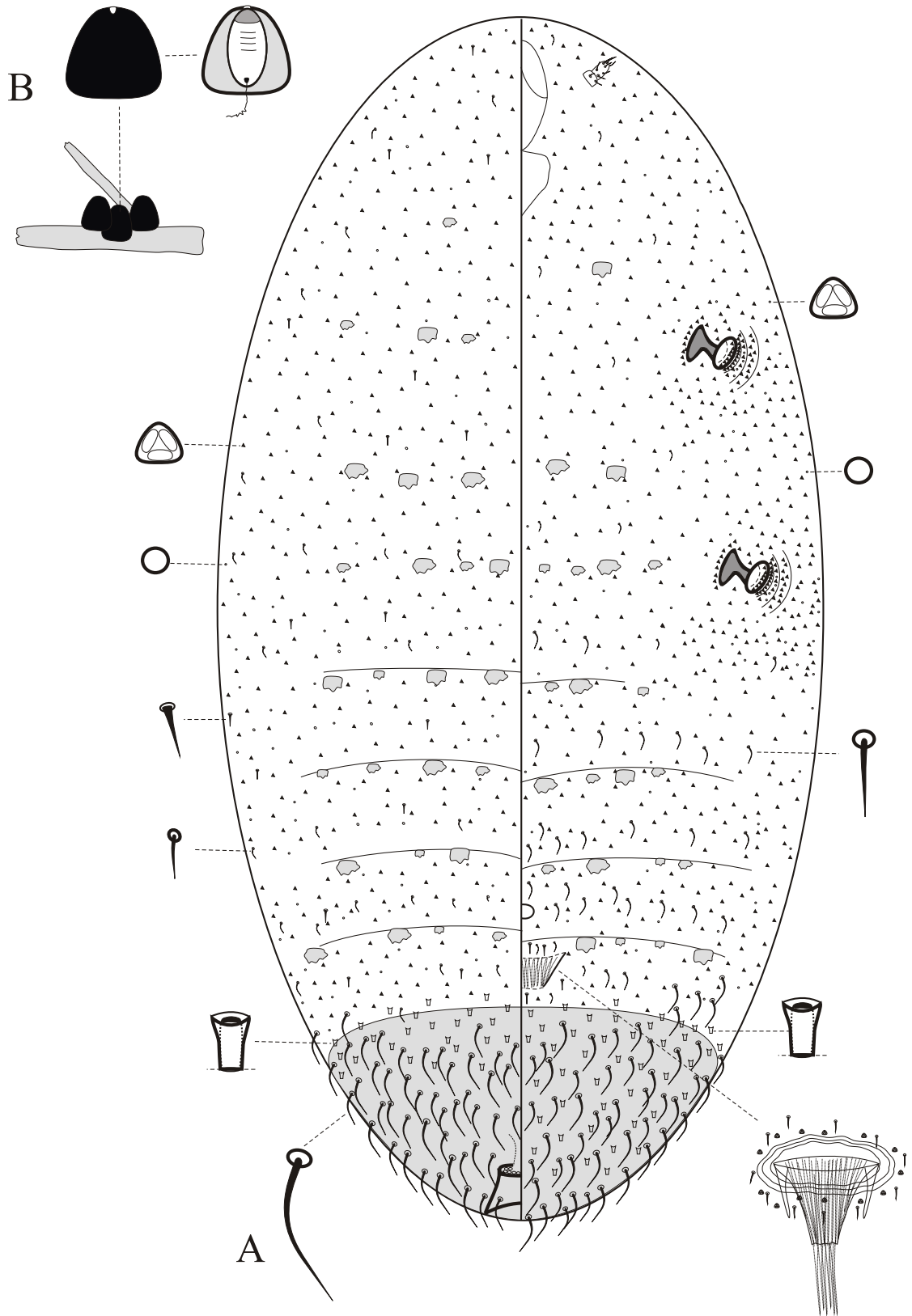
Некоторые пустынные виды переходят от открытого образа жизни к обитанию в специализированных укрытиях. Так, *Phenacoccus arthropityi* поселяется иногда в галлах псиллид рода

*Caillardia* Bergevin, 1931 (Данциг, 1968; Данциг, Сугоняев, 1969; Базаров, Нурмаматов, 1975), а *Fonscolombia halimiphylli* – в плодах парнолистника, проникая туда через отверстия, проделанные гусеницами бабочки *Aristotelia zygophyllivorella* Kuznetsov, 1960 (Gelechiidae).

Мучнистые червецы, как и многие другие виды равнокрылых хоботных насекомых, в изобилии выделяют медвяную росу, которая привлекает к ним муравьев. Питаясь сладкими выделениями червецов муравьи, в свою очередь, защищают их, отпугивая энтомофагов. С этой целью муравьи нередко строят над червецами специальные укрытия из пережеванной древесины. Такие укрытия наблюдаются над червецами, открыто живущими на деревьях и кустарниках, например, *Phenacoccus aceris*, *Coccurea comari*, *Fonscolombia rotunda* и др. Корневые червецы разных видов часто встречаются в гнездах муравьев *Lasius* Fabricius, 1804, *Formica* Linnaeus, 1758, *Ponera* Latreille, 1804. В умеренных широтах связь червецов с муравьями носит факультативный характер. В субтропиках и особенно в тропиках эти трофические связи постоянны. Особенно тесные связи с муравьями наблюдаются у червецов г/р *Rhizoecus* и г/р *Allomyrmococcus* Takahashi, 1941, обитающих в муравейниках. Рабочие муравьи переносят самок и личинок из одних гнезд в другие, с использованных растений на новые (Williams, 1998, 2002 и др.).

Помимо перепончатокрылых насекомых медвяная роса кокцид потребляется также различными видами «сажистых грибов» (sooty moulds), объединяющей представителей семейств Antennulariaceae, Capnodiaceae, Chaetothyriaceae, Coccodiniaceae, Euantennariaceae, Metacapnodiaceae, Trichomeriaceae, Schifferulaceae и некоторых других (Chomnunti et al., 2014). Так, в ходе экспедиционных поездок в южный Индокитай (Малаккский полуостров) в 2010 и 2013 годах мною был впервые открыт чрезвычайно любопытный и уникальный случай симбиоза между новым видом (и новым монотипным родом) мучнистых червецов, *Orbuspedum machinator* Gavrilov-Zimin, 2017, и грибом из рода *Capnodium* (Capnodiaceae). Личинки и самки нового вида живут на тонких веточках бамбука внутри своеобразных конических «домиков», около 7 мм шириной и 8 мм высотой, образованных плотно упакованными живыми гифами гриба и небольшим количеством воска, выделяемым самими насекомыми. Положение тела червеца внутри домика вертикальное – голова с ротовыми органами обращена вниз к поверхности кормового растения (бамбука), а анальное отверстие расположено у вершины (см. рисунок 4-1). Каждый конический «домик» имеет на вершине отверстие, через которое, заключенное в домике насекомое, выделяет наружу «медвяную росу» – продукт переработки растительных соков, содержащий растворенные в воде сахара и небольшое количество белков. Эта медвяная роса используется гифами гриба *Capnodium* sp. для питания. В результате возникает уникальный облигатный мутуалистический симбиоз, при котором сапрофитный гриб получает питание от насекомого, а насекомое оказывается заключенным в грибной домик, защищающий его (червеца) от хищников и паразитов, а также предоставляющий опору его мягкому, лишенному конечностей телу (Рис. 4-2). Обнаруженный симбиотический гриботносится к экологической группе сажистых грибов. Такие грибы обычно развиваются на поверхности растений, там, куда попадает выделяемая хоботными насекомыми медвяная роса, и потребляют сахара, протеины, минералы и некоторые другие компоненты этих выделений. Однако примеров какой-либо мутуалистической связи между этими грибами и насекомыми ранее обнаружено не было. С другой стороны, хорошо известно, что различные беспозвоночные животные часто используют грибной мицелий в качестве укрытий; известны такие случаи и у некоторых червецов (Watson & Cox, 1990; Williams, 2004), которых находили на корнях кормовых растений под мицелием высших базидиальных грибов (Basidiomycota). Во всех известных случаях такие экологические отношения носят факультативный характер, не связаны с какими-либо специализированными адаптациями и бесполезны для грибного организма, получающего питание посредством микоризной связи с высшими растениями. В отличие от этих примеров *Orbuspedum machinator* и его симбиотический гриб имеют глубокие структурные адаптации к совместной жизни и не встречаются в природе отдельно друг от друга.

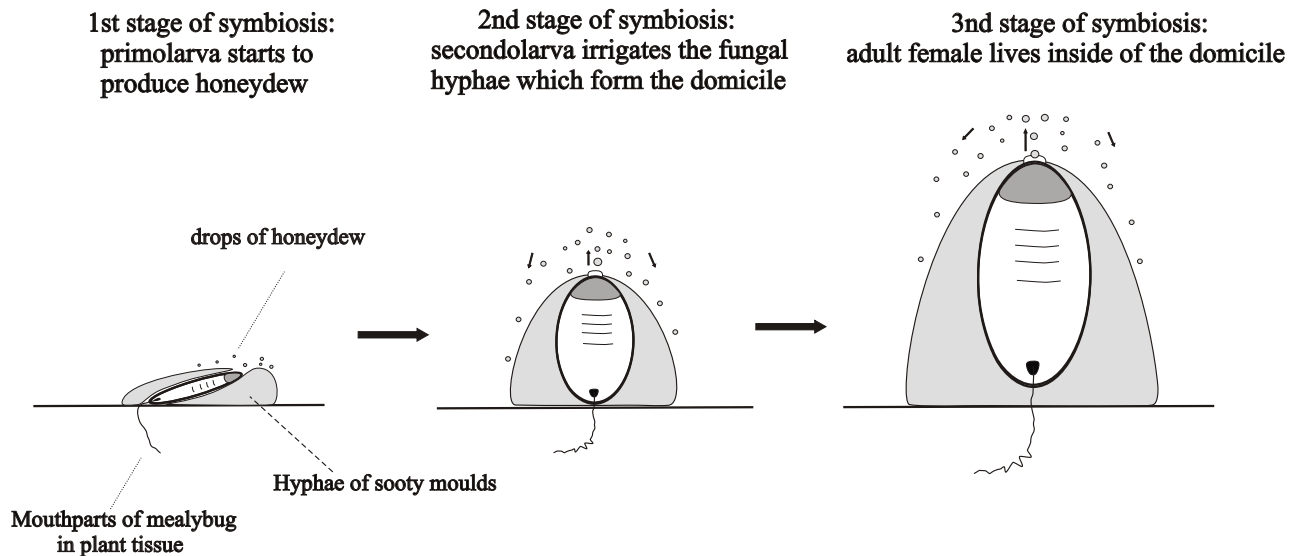
Виды рода *Trabutina* выделяют прозрачную медвяную росу, которая затем твердеет и покрывает растения и почву под ними белыми сладкими кристаллами. Медвяная роса видов *T. mannipara* и *T. serpentina* особенно обильна на гребенщике *Tamarix nilotica* var. *mannifera*, благодаря особым физиологическим свойствам этого вида и известна с древних времен под назва-



**Рисунок 4-1.** *Orbuspedum machinator*; а - морфология самки, б - самки в грибных «домиках».

нием «манна». Считается, что этой «манной» питались израильтяне во время их странствий по пустыне (Bodenheimer, 1929). Однако, в настоящее время колонии червецов в Израиле свободны от медвяной росы, которая полностью поедается муравьями из рода *Crematogaster* Lund, 1831 (Ben-Dov, 1988).

Основными естественными врагами мучнистых червецов являются перепончатокры-



**Рисунок 4-2** Стадии формирования симбиоза между *Orbuspedum machinator* и *Capnodium* sp. (по Gavrilov-Zimin, 2017a).

лые паразиты из семейства Encyrtidae (иногда и Proctotrupidae) и хищные жуки из семейства Coccinellidae. Именно они определяют низкую численность червецов в естественных биоценозах. В антропогенных биотопах, декоративных насаждениях, садах, теплицах, где энтомофаги угнетены или отсутствуют, наблюдается подъем численности кокцид и их существенное влияние на рост и развитие кормовых растений. Так, например, кленовый червец *Phenacoccus aceris*, относительно редок в естественных биоценозах умеренных широт, где он полностью подавляется паразитами из рода *Anagyrus* Howard, 1896. В нарушенных биоценозах (в парках на татарской жимолости и кленах, а также в садах на яблонях) численность червеца существенно возрастает. Численность *Phenacoccus transcaucasicus* в Закавказье в значительной степени лимитируется паразитом *Pseudaphycus phenacocci* Yasnosh, 1957. Наряду с паразитами червецы подвергаются нападению хищников, которые питаются яйцами. Это, прежде всего, кокциннелиды рода *Scymnus* Kugelann, 1794, личинки мух-серебрянок рода *Leucopis* Meigen, 1830 и златогазки рода *Chrysopa* Leach, 1815; деятельность последних менее значительна.

Многие виды мучнистых червецов серьезно вредят плодовым и декоративным деревьям и кустарникам, а также оранжерейным растениям (см., например, обзор у Козаржевской, 1992). Поселяясь на стволах и ветках, личинки и самки нарушают сокодвижение. Происходит уменьшение прироста, растрескивание и отмирание коры, усыхание отдельных ветвей и гибель молодых растений, опадение листьев и плодов вечнозеленых растений, особенно цитрусовых. На сладких выделениях червецов поселяются различные сажистые грибы (*Cladosporium*, *Torula*, *Triposporium*), что нарушает фотосинтез и портит декоративные качества растений. Мучнистые червецы, как и другие кокциды, особенно опасны тем, что благодаря малой величине и ограниченной подвижности они остаются незамеченными и переносятся с посадочным и прививочным материалом на большие расстояния. Многоядность, высокая плодовитость, а также отсутствие специфичных энтомофагов позволяют им легко прижиться в новых условиях. Поэтому большинство вредных червецов Палеарктики представляют собой завезенные виды. Так, *Pseudococcus comstocki* имеет восточно-азиатское происхождение и северная граница его естественного ареала проходит близ границы РФ. На своей родине этот вид не достигает высокой численности, однако во многих южно-европейских странах, в Закавказье и Средней Азии, куда он был завезен, вид размножился в массе. Основные его кормовые растения – шелковица и катальпа; иногда образует плотные колонии на яблоне, персике, винограде, грецком орехе, а также на корнеплодах: свекле и картофеле. Листья шелковицы, загрязненные медвяной росой и сажистыми грибами становятся непригодными для разведения на них тутового шелкопряда.

Широко распространенные вредители *Pseudococcus viburni* и *P. calceolariae* наносят существенный вред цитрусовым культурам по всей субтропической зоне Средиземноморья и в Закавказье. Помимо цитрусовых, они могут вредить также инжиру, винограду, лавру, другим плодовым и декоративным растениям. Например, список кормовых растений *P. calceolaria* насчитывает свыше 250 видов (Борхсениус, 1949). *Planococcus citri* повреждает инжир, виноград, платан, а также шелковицу, катальпу, айву, абрикос и ряд лесных деревьев и кустарников.

В последние годы в странах западного Средиземноморья (особенно в Португалии) широко распространился и стал причинять вред различным субтропическим растениям американский вид *Phenacoccus peruvianus* Granara de Willink, 2007.

Кроме многоядных видов в субтропики Черноморского побережья Кавказа с бамбуком завезены *Antonina nakaharai* и *A. evelynae*. Первый вид завезен также в Крым. Граница его естественного ареала проходит через Сахалин и Курильские острова, где численность его обычно не велика, тогда как в Закавказье он вредит, вызывая отставание в росте и загрязнение кормовых растений.

В умеренных широтах Палеарктики иногда вредят также и аборигенные виды. На декоративных и плодовых деревьях и кустарниках постоянно встречаются такие многоядные виды, как транспалеарктический *Phenacoccus aceris*, распространенный в южной России, на Украине и в Средней Азии *Ph. transcaucasicus*, а также дальневосточные *Fonscolombia rotunda*, *Coccura shuwakoensis* и *Dysmicoccus wistariae*. В лесах эти виды обычно малочисленны, но в антропогенных ландшафтах, где энтомофаги и кормовые растения угнетены червецы местами достигают высокой численности и вредят.

В пустынных и полупустынных районах Сахаро-Гобийской зоогеографической области специализированные виды рода *Trabutina* сильно угнетают тамариски.

В оранжереях и на комнатных растениях вредят в основном те же виды, что и в субтропиках Палеарктики: *Pseudococcus viburni*, *P. calceolariae*, *Planococcus citri*, *Ferrisia virgata*, *F. malvastra* и др. Все эти виды живут на надземных частях растений. Кроме того, в оранжереях обитают и многочисленные корневые виды из большого и широко распространенного рода *Rhizoecus*; особенно часто они встречаются на корнях кактусов. В последние десятилетия в связи с бурным ростом рынка тепличных и комнатных растений завоз посадочного и «срезанного» материала многократно увеличился по сравнению с советским периодом, в том числе и напрямую (минуя карантинный контроль Евросоюза) из тропических регионов Америки, Африки и особенно Юго-Восточной Азии. Вместе с этим материалом на территорию РФ проникают целые группы близких видов-вредителей из родов *Pseudococcus*, *Planococcus*, *Phenacoccus*, *Rhizoecus*, *Ripersiella*, *Antonina*, *Trochiscococcus* и др. Причем, крупные озеленительные и цветочные фирмы осуществляют массовый завоз зараженных кокцидами растений, зачастую минуя также и обязательный внутрироссийский карантинный контроль (персональные сообщения сотрудников). Ярким примером такой ситуации стал обнаруженный мною в одной из теплиц Санкт-Петербурга и сильно вредящий мучнистый червец – *Rhizoecus mexicanus*, известный ранее только на юге США и в Мексике (Gavrilov, 2004). В 2007 нами (Данциг, Гаврилов, Трапезникова, 2008) был отмечен массовый завоз другого вредного вида из этого же рода – *Rh. dianthi*. В 2016 г. на корнях гастерий нами были впервые найдены два афротропических вида мучнистых червцов – *Trochiscococcus speciosus* и *Ripersiella aloes*, раеe никогда не отмечавшихся ни в России, ни в сопредельных странах (Gavrilov-Zimin & Garon, 2016), но отмечавшиеся с конца 20 века как новые вредители в оранжереях Западной Европы.