

УДК 595.752

Дополнено  
Александр Васильевич  
от автора не забыть  
28 мая 2008 г. Яценко

На правах рукописи

**ЯЩЕНКО РОМАН ВАСИЛЬЕВИЧ**

**Червецы  
семейств Ortheziidae и Margarodidae  
Палеарктики**

03.00.09 - энтомология

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук**

Яценко

Республика Казахстан  
Алматы, 2008

Работа выполнена в Дочернем государственном предприятии «Институт зоологии» Республиканского государственного предприятия «Центр биологических исследований» Министерства образования и науки Республики Казахстан

Научный консультант: доктор биологических наук,  
профессор Митяев И.Д.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор,  
академик НАН РК Досжанов Т.Н.

доктор биологических наук,  
Савойская Г.И.

доктор биологических наук,  
профессор Федотова З.А.

Ведущая организация: Казахский национальный  
университет им. аль-Фараби

Защита состоится «30» июня 2008 г. в 12 часов на заседании диссертационного совета Д 55.36.01 при Институте зоологии МОН РК по адресу: 050060, Алматы, Академгородок, пр. аль-Фараби, 93.

Факс (+7 727) 269-48-70

E-mail: instzoo@nursat.kz

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии МОН РК

Авторизован разослан «    »

2008 г.

Удостоверенный секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Жатканбаева Д.М.

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы.** Несмотря на отдельные проведенные в прошлом региональные исследования, фауна двух наиболее древних семейств кокцид Палеарктики (*Ortheziidae* и *Margarodidae*) остается все еще слабо изученной. К настоящему времени относительно слабо исследованы Ирак, Иран, Афганистан, арабские страны, север Индии и Пакистана, а также западные районы Китая. Единственные попытки обобщающих работ по *Orthezioidea* были сделаны в начале и середине прошлого века и с тех пор значительно устарели. Наша работа по этой теме была связана со сбором и обработкой информации по этой группе кокцид во многих музеях мира и полевыми исследованиями в Казахстане и Средней Азии.

**Цель и задачи исследования.** Целью диссертации является исследование систематики, филогении, эволюции, а также особенностей образа жизни, распространения и хозяйственного значения *Orthezioidea* Палеарктического региона. Для этого были поставлены следующие задачи:

- 1) разработка систематики для выявленного в Палеарктике видового состава надсемейства *Orthezioidea*,
- 2) изучение их родственных отношений с общей реконструкцией филогении,
- 3) выяснение палеогеографических основ филогении и эволюции палеарктических *Orthezioidea*,
- 4) изучение биологических, экологических особенностей и географического распространения палеарктических *Orthezioidea*,
- 5) оценка хозяйственного значения *Orthezioidea* с обзором исторических сведений по древнему карминному промыслу.

**Научная новизна.** Впервые было проведено всестороннее обобщающее изучение червецов семейств *Ortheziidae* и *Margarodidae* Палеарктики. В ходе научных исследований были получены следующие новые результаты:

1 Выявлен видовой состав надсемейства *Orthezioidea* (семейство *Ortheziidae* и семейство *Margarodidae*) Палеарктики, который состоит из рецентных 138 видов из 28 родов, а также 15 ископаемых видов из 8 родов. Впервые обобщены все сведения по географическому распространению семейств, родов и видов ортезиид и маргародид Палеарктики, а также проанализировано распределение видов по зоогеографическим типам ареалов.

2 Впервые приводится систематика палеарктических *Orthezioidea* с обобщением сведений по морфологии всех таксонов, а также распространению, образу жизни и типовому материалу по каждому виду.

3 Впервые построены гомологические ряды изменчивости морфологических признаков у видов двух близких родов *Neomargarodes* и *Porphyrophora*. Были спрогнозированы морфологические признаки, которыми теоретически обладают виды этих родов, а также уточнены родственные отношения между родами, входящими в трибу *Margarodini*.

4 Впервые проведен морфолого-эволюционный анализ родовых и видовых таксонов маргародид для оценки их родственных отношений и проведена общая реконструкция филогении внутри *Orthezioidea*.



## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы.** Несмотря на отдельные проведенные в прошлом региональные исследования, фауна двух наиболее древних семейств кокцид Палеарктики (*Ortheziidae* и *Margarodidae*) остается все еще слабо изученной. К настоящему времени относительно слабо исследованы Ирак, Иран, Афганистан, арабские страны, север Индии и Пакистана, а также западные районы Китая. Единственные попытки обобщающих работ по *Orthezioidea* были сделаны в начале и середине прошлого века и с тех пор значительно устарели. Наша работа по этой теме была связана со сбором и обработкой информации по этой группе кокцид во многих музеях мира и полевыми исследованиями в Казахстане и Средней Азии.

**Цель и задачи исследования.** Целью диссертации является исследование систематики, филогении, эволюции, а также особенностей образа жизни, распространения и хозяйственного значения *Orthezioidea* Палеарктического региона. Для этого были поставлены следующие задачи:

- 1) разработка систематики для выявленного в Палеарктике видового состава надсемейства *Orthezioidea*,
- 2) изучение их родственных отношений с общей реконструкцией филогении,
- 3) выяснение палеогеографических основ филогении и эволюции палеарктических *Orthezioidea*,
- 4) изучение биологических, экологических особенностей и географического распространения палеарктических *Orthezioidea*,
- 5) оценка хозяйственного значения *Orthezioidea* с обзором исторических сведений по древнему карминному промыслу.

**Научная новизна.** Впервые было проведено всестороннее обобщающее изучение червецов семейств *Ortheziidae* и *Margarodidae* Палеарктики. В ходе научных исследований были получены следующие новые результаты:

1 Выявлен видовой состав надсемейства *Orthezioidea* (семейство *Ortheziidae* и семейство *Margarodidae*) Палеарктики, который состоит из рецентных 138 видов из 28 родов, а также 15 ископаемых видов из 8 родов. Впервые обобщены все сведения по географическому распространению семейств, родов и видов ортезиид и маргародид Палеарктики, а также проанализировано распределение видов по зоогеографическим типам ареалов.

2 Впервые приводится систематика палеарктических *Orthezioidea* с обобщением сведений по морфологии всех таксонов, а также распространению, образу жизни и типовому материалу по каждому виду.

3 Впервые построены гомологические ряды изменчивости морфологических признаков у видов двух близких родов *Neomargarodes* и *Porphyrophora*. Были спрогнозированы морфологические признаки, которыми теоретически обладают виды этих родов, а также уточнены родственные отношения между родами, входящими в трибу *Margarodini*.

4 Впервые проведен морфолого-эволюционный анализ родовых и видовых таксонов маргародид для оценки их родственных отношений и проведена общая реконструкция филогении внутри *Orthezioidea*.

5 Впервые проанализированы палеогеографические основы филогении и эволюции *Orthezioidea* и эволюционные процессы, проходящие на популяционном уровне.

6 Впервые проведен анализ биологических и экологических особенностей палеарктических *Orthezioidea*.

7 Впервые оценено хозяйственное значение *Orthezioidea* Палеарктики, проведен обзор исторических сведений об использовании с древнейших времен видов рода *Porphyrophora* и выдвинута гипотеза о древнейшем среднеазиатском происхождении карминного промысла. Кроме этого, впервые рассмотрены вопросы использования энтомологических сведений о карминоносных червцах в этнографических исследованиях и в поиске новых красильных растений.

#### **Основные положения, выносимые на защиту.**

1 Состав фауны *Orthezioidea* Палеарктики включает рецентные 138 видов из 28 родов, а также 15 ископаемых видов из 8 родов.

2 Фауна *Orthezioidea* Палеарктики складывается из мощного ядра эндемиков видового и родового уровня и широко распространенных палеарктических видов, а также элементов голарктической и тропической фаун.

3 Древнейшие формы *Orthezioidea* сосредоточены в трибе *Monophlebini* (*Monophlebinae*, *Margarodidae*) и трибе *Arctortheziini* (*Ortheziinae*, *Ortheziidae*), а самые специализированные и эволюционно продвинутые оказались подсемейства *Xylococcinae* (*Margarodidae*) и *Ortheziolinae* (*Ortheziidae*).

4 *Porphyrophora* и *Neomargarodes* (*Margarodinae*, *Margarodini*) южноафриканского происхождения, обособившиеся от остальных кокцид в конце верхнего мела – эоцене; их рецентные реликты попали в Ирано-Туран в конце миоцена – начале неогена по восточно-африканскому миграционному мосту после отступления древнего океана.

5 *Orthezioidea* Палеарктики трофически связаны с кормовыми растениями из 145 семейств, причем *Ortheziidae* питаются на 221 виде кормовых растений из 68 семейств, а *Margarodidae* на 677 видах из 126 семейств.

6 Большинство видов *Orthezioidea* сосредоточено в степной и пустынной зонах, в лесной и лесостепной зонах их видовое разнообразие невелико.

7 Среди палеарктических *Orthezioidea* выявлены 51 вид паразитоидов и 87 видов хищных беспозвоночных, а также 3 вида ортезиид и 14 видов маргародид серьезных вредителей сельскохозяйственных растений, включая 3 карантинных вида. Полезными для человека оказались 47 видов, среди которых источник “падиевого” меда *Marchalina helenica* и все виды карминоносных червцов рода *Porphyrophora*.

8 Анализ распространения карминоносных червцов и исторических сведений о древнем карминном промысле показывает, что центр происхождения карминного промысла находится в Средней Азии.

**Практическая значимость работы.** Среди представителей *Orthezioidea* Палеарктики существуют виды, являющиеся серьезными сельскохозяйственными и лесными вредителями. В то же время среди маргародид имеются полезные виды, служащие источником “падиевого” меда и очень ценного

естественного красителя кармина, который широко применяется человеком в косметике, кулинарии, медицине и окрашивании текстиля с древнейших времен. Информация по систематике, распространению, экологическим и биологическим особенностям этих двух семейств червецов, а также по возможностям промышленного использования полезных видов создает прочную основу для рационального использования насекомых этой группы, так же как и для разработки мер защиты от вредителей сельскохозяйственных растений.

**Связь с другими научно-исследовательскими работами.** Тема диссертационной работы тесно связана с зарубежными энтомологическими исследованиями по программе ГЭФ “Оценка и сохранение регионального и глобального биоразнообразия” и программе МСОП “Countdown 2010” по учету биоразнообразия пан-европейского региона. Исследования по естественным красителям проводились в тесном контакте с археологами, этнографами, лингвистами и химиками из России, Франции и Японии. Наши исследования осуществлялись в рамках 5-летних программ лаборатории энтомологии Института зоологии МОН РК с 1984 года.

**Апробация результатов диссертационных исследований.** Основные результаты диссертационной работы доложены и обсуждены на следующих конференциях, совещаниях и семинарах:

1. Международная конференция “Проблемы охраны и устойчивого использования биоразнообразия животного мира Казахстана” (Алматы, 6-8 апреля 1999 г.).

2. Совещание по заслушиванию результатов исследований маргародид Палеарктики (грант JSPS) на факультете сельского хозяйства Киотского университета (Япония, июль 1997 г.).

3. Семинар кафедры энтомологии университета Кюсю, доклад об исторических сведениях по древнему карминному промыслу (г. Фукуока, Япония, 12 октября 2004 г.).

4. Семинар кафедры энтомологии университета г. Кагошима, доклад о палеарктических *Orthezioidea* (Япония, 18 октября 2004 г.).

5. Семинар центра экологических исследований Киотского университета, доклад о внутривидовой изменчивости маргародид (Япония, 26 октября 2004 г.).

6. Международная конференция Общества Природоохранной Биологии (Society for Conservation Biology) в г. Бразилиа (Бразилия, 17 июля 2005 г.).

7. Многочисленные производственные совещания лаборатории энтомологии Института зоологии МОН РК (1984-2007 гг.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 40 научных статей.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, списка использованных источников и приложения и содержит 290 страницы текста основной части и 52 страницы приложения (Times New Roman, кегель 14). Текст диссертации иллюстрирован 12 таблицами и 11 оригинальными рисунками. Список использованной литературы включает 437 источников, в том числе 247 работ авторов из дальнего зарубежья.

# 1 БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Приводится биогеографическая характеристика района исследований. Палеарктический регион географически принимается в рамках классических представлений с уточненными границами области Древнего Средиземья и Восточно-Азиатской области, предложенными О.Л. Крыжановским.

## 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

### 2.1 Материал

Материалом диссертации послужили личные наблюдения и многочисленные сборы червецов в Казахстане и Средней Азии (полевые сезоны 1983-2007 гг.), Западном Китае (конец мая-июнь 1993 г.), Японии (март-июнь 1996 г.; февраль-сентябрь 1997 г., октябрь-декабрь 2001 г.; октябрь 2004 г.), а также некоторые наблюдения и сборы в Западной Азии (Иордания, сентябрь 2000 г. и апрель 2004 г.; Кувейт, октябрь 2002 г.), Северной Африки (Тунис, апрель 2000 г.) и Южной Франции (апрель 2007 г.). На основе собственных сборов было изготовлено и исследовано более 5 тысяч тотальных постоянных микроскопических препаратов червецов. Кроме наблюдений и сборов в диссертации использованы результаты собственной работы в нескольких крупнейших зоологических и исторических музеях мира: *Россия* - Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург), Государственный Эрмитаж РФ (Санкт-Петербург), Меншиковский Музей, (Санкт-Петербург). *США* - 4) Смитсоновский Институт (Белствил и Вашингтон), Калифорнийский Университет (Девис), коллекция червецов университетов штатов Техас (Остин) и Нью-Мексико (Альбукерка), *Таджикистан*: Институт зоологии и паразитологии Таджикистана (Душанбе). Также были изучены коллекционные препараты червецов, присланные из различных зоологических коллекций мира: Британский музей естественной истории (Лондон), Французский музей естественной истории (Париж), Институт защиты растений АН Венгрии (Будапешт), Институт зоологии АН Украины (Киев), Институт зоологии АН Армении (Ереван), Институт зоологии АН Грузии (Тбилиси), Институт зоологии АН Узбекистана (Ташкент), Институт пустынь, флоры и фауны Туркменистана (Ашхабад), Сельскохозяйственный институт (Шанхай, КНР), Институт зоологии АН КНР (Пекин, КНР), Лаборатория систематики насекомых Хоккайдского университета (Япония, Саппоро), Сельскохозяйственный институт (Краков, Польша).

В целом, с учетом всех собранных лично, полученных для изучения и исследованных в зарубежных коллекциях материалов было обследовано около 10 тысяч тотальных микроскопических препаратов червецов. Личные сборы автора проводились в 11 странах Палеарктического региона в течение последних 24 лет, причем, основные наблюдения и сборы червецов были проведены в Казахстане. Изучены кокцидологические материалы 18 зоологических коллекций из 15 стран мира; в 6 крупнейших музейных коллекциях автору удалось поработать продолжительное время (от 10 дней до 6 месяцев). Кроме того, материалом диссертации послужили результаты исследований по истории использования карминоносных червецов с древнейших времен в двух крупных историко-культурных музеях России.

## 2.2 Методики обнаружения, сбора и хранения червецов

Подробно рассмотрены методики обнаружения, сбора и хранения червецов, которые применялись во время исследований, в том числе и оригинальные. Приводится сравнительный анализ способов хранения червецов в музейных коллекциях бывшего СССР и странах дальнего зарубежья.

## 2.3. Методики приготовления постоянных микроскопических препаратов червецов

Описаны современные методики приготовления постоянных микроскопических препаратов червецов, применявшиеся в исследованиях, включая и оригинальные способы приготовления препаратов самцов и личиночных стадий.

## 2 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Приводится исторический обзор развития систематики маргародид и ортезиид, а также обзор многочисленной литературы, касающейся исследований по биологии, экологии, распространения и хозяйственному значению исследуемых групп червецов.

## 4 ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕАРКТИЧЕСКОЙ ФАУНЫ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

### 4.1 Место палеарктической фауны в мировой фауне

Палеарктическая фауна надсемейства Orthezioidea (семейство Ortheziidae и семейство Margarodidae) состоит из рецентных 138 видов 28 родов, а также 15 ископаемых видов 8 родов. По отношению к общей рецентной мировой фауне этих двух семейств (633 вида из 94 родов) палеарктическая фауна составляет 21.8 % видов и 29.7 % родов. Семейство Ortheziidae представлено в Палеарктике 28 видами из 11 родов, из них рецентных 24 вида 8 родов и ископаемых 4 вида 4 родов. Сравнительная характеристика объема мировой и палеарктической фауны Ortheziidae представлена в таблице 1.

Таблица 1 - Сравнительная характеристика мировой и палеарктической фауны Ortheziidae по подсемействам (вместе с ископаемыми видами и родами)

Подсемейство	Количество (% соотношение к фауне)			
	родовых таксонов в фауне		видовых таксонов в фауне	
	мира	Палеарктики	мира	Палеарктики
Newsteadinae	2 (10.0%)	1 (12.5%)	58 (29.1%)	5 (17.8%)
Niponortheziinae	7 (35.0%)	2 (25.0%)	34 (17.1%)	3 (10.7%)
Ortheziinae	7 (35.0%)	4 (50.0%)	76 (38.2%)	16 (57.2%)
Ortheziolinae	4 (20.0%)	1 (12.5%)	30 (15.6%)	4 (14.3%)
Всего	20 (100.0%)	8 (100.0%)	198 (100.0%)	28 (100.0%)

Наиболее крупным подсемейством в мире и Палеарктике по количеству видов и родов является *Ortheziinae* – в Палеарктике 16 видов (21.0% от мировой фауны) из 4 родов, из них половину видового разнообразия составляют виды рода *Orthezia* – 8 видов (33.3% от мировой фауны этого рода). Вместе с тем *Ortheziinae* и остальные представители родов семейства ортезиид довольно бедно представлены в Палеарктике по сравнению с мировой фауной: *Newsteadinae* (главным образом, *Newsteadia*) – 8.6%; *Niponortheziinae* – 8.8%; *Ortheziolinae* – 13.3%. Наибольшее разнообразие видов этого семейства представлено в тропическом поясе. Палеарктическая фауна семейства *Margarodidae* состоит из 125 видов 22 родов, из них рецентных 114 видов 20 родов и ископаемых 11 видов 4 родов. Сравнительная характеристика объема мировой и палеарктической фауны *Margarodidae* представлена в таблице 2.

Таблица 2 - Сравнительная характеристика мировой и палеарктической фауны *Margarodidae* по подсемействам (вместе с ископаемыми видами и родами)

Подсемейство	Количество (% соотношение к фауне)			
	родовых таксонов в фауне		видовых таксонов в фауне	
	мира	Палеарктики	мира	Палеарктики
<i>Monophlebinae</i>	45 (57.7%)	9 (40.9%)	242 (54.7%)	29 (23.2%)
<i>Coelostomidiinae</i>	11 (14.1%)	2 ( 9.0%)	25 ( 5.6%)	2 ( 1.6%)
<i>Margarodinae</i>	13 (17.8%)	7 (31.9%)	118 (26.7%)	71 (56.8%)
<i>Matsucoccinae</i>	2 ( 2.6%)	2 ( 9.0%)	44 (10.0%)	19 (15.2%)
<i>Steingeliinae</i>	2 ( 2.6%)	1 ( 4.6%)	4 ( 1.0%)	1 ( 0.8%)
<i>Xylococcinae</i>	4 ( 5.2%)	1 ( 4.6%)	9 ( 2.0%)	3 ( 2.4%)
<i>Cycero</i>	77 (100.0%)	22 (100.0%)	442 (100.0%)	125 (100.0%)

Как видно из таблицы 2 подсемейства маргародид представлены в палеарктической фауне неоднородно. Если наиболее эволюционно продвинутые и специализированные *Margarodinae*, представители которых успешно приспособились к жизни в умеренных и субтропических широтах Палеарктики, составляют более половины видового и родового разнообразия мировой фауны (60.2% видового и 53.8% родового разнообразия), то древние *Monophlebinae* (11.9% видового и 20.0% родового разнообразия) и *Coelostomidiinae* (8.0% видового и 18.2% родового разнообразия), живущие, главным образом, в тропиках, в Палеарктике представлены слабо. Голарктические подсемейства *Matsucoccinae* (43.2% видового и 100% родового разнообразия) и *Steingeliinae* (25.0% видового и 50.0% родового разнообразия) в Палеарктике представлены довольно хорошо, также как и *Xylococcinae* (33.3% видового и 25.0% родового разнообразия). Из наиболее широко представленного в палеарктической фауне маргародид подсемейства *Margarodinae* самым массовыми оказались род *Porphyrophora* (46 видов из 51 вида мировой фауны) и род *Neomargarodes* (14 видов из 16 видов мировой фауны). Сравнительная характеристика объема

мировой и палеарктической фауны наиболее крупных семейств кокцид приводится в таблице 3 ниже.

Таблица 3 - Сравнительная характеристика мировой и палеарктической фауны наиболее крупных семейств кокцид (вместе с ископаемыми видами и родами)

Семейство	Количество видов		% видов палеарктической к мировой фауне	Количество родов		% родов палеарктической к мировой фауне
	в мире	в Палеарктике		в мире	в Палеарктике	
Coccidae	1098	319	25.0	152	68	44.7
Diaspididae	2362	641	27.1	383	121	31.5
Eriococcidae	551	175	31.7	67	13	19.4
Pseudococcidae	1923	717	37.2	268	112	41.7
Ortheziidae	198	28	14.1	20	12	60.0
Margarodidae	442	125	28.2	77	22	28.5

Как видно из таблицы, видовое разнообразие палеарктической фауны составляет примерно от четверти до трети мировой фауны видов у наиболее крупных семейств кокцид. Исключение составляет только *Ortheziidae* (14.1 %), хотя в Палеарктике представлено 60 % всех родовых таксонов этого семейства. По родовому разнообразию явной закономерности не прослеживается, хотя большинство семейств на родовом уровне представлены в Палеарктике более чем на треть. Несмотря на гигантскую территорию, которую занимает Палеарктика, и сравнительно хорошую изученность палеарктической фауны кокцид, такое распределение видовых и родовых таксонов объясняется, прежде всего, тропическим происхождением группы, где и сосредоточено основное разнообразие червецов и щитовок.

#### 4.2 Распространение семейств, подсемейств, родов и видов в Палеарктике и мире

Семейства *Ortheziidae* и *Margarodidae* распространены всемирно, вместе с тем, распространение таксонов *Orthezioidea* различного ранга в мире и Палеарктике неоднородно. Из 4 подсемейств ортезиид только представители *Ortheziolinae* обнаружены в Палеарктике, а также в Эфиопской и Индо-Малайской областях, остальные подсемейства имеют всемирное распространение. Вместе с тем, в этом подсемействе единственный и известный в Палеарктике род *Ortheziola* имеет дизъюнктивный ареал (Европа, Северная Африка и Дальний Восток, а также северная часть Индо-Малайской области), причем все 4 известных в Палеарктике вида этого рода обитают исключительно в Палеарктическом регионе. В целом фауна ортезиид Палеарктики складывается из 24 рецентных видов 8 родов, из которых внутри региона в разной степени эндемичными являются 1

монотипический род и более половины видов (15 видов): европейские *Newsteadia floccosa*, *Ortheziola britannica* и *O. vej dovskyi*, корсиканский *Newsteadia susannaе*, южно-корейские *N. vasarhelyii* и *Ortheziola peregovitsi*, северо-корейский *Nipponorthezia koreana*, испанский *Orthezinella hispanica*, кавказские *Archortezia vardsiae* и *Orthezia shirakensis*, японские *Orthezia argrimoniae* и *O. japonica*, марокканский *O. maroccana*, пиренейский *O. marteli* и тунисский *Ortheziola szelenyii*. Остальные таксоны на уровне рода и вида показывают связи палеарктических ортезиид с элементами неарктической, индо-малайской, а также австралийской и эфиопской фаун.

Во всеветно распространенном семействе Margarodidae среди таксонов различного ранга также наблюдается неоднородность в географическом распространении. Если подсемейства Monophlebinae и Margarodinae распространены всеветно, то подсемейства Matsucoccinae и Steingeliinae известны из Голарктики, подсемейства Kuwaniinae и Xylococcinae помимо Палеарктики (дизъюнкция Европа – Дальний Восток) отмечены также в Неарктической, Индо-Малайской и даже Неотропической (Xylococcinae) областях, также как и подсемейство Coelostomidiinae, отмеченное в юго-западной Палеарктике, представлено, главным образом, в Австралийской, Неотропической и Неарктической областях. В целом, фауна маргародид Палеарктики складывается из мощного ядра эндемиков разного видового (76 видов, 66,6 % всех видов) и родового (*Matesovia*, *Promargarodes*, *Gueriniella*, 15 % родов) уровня, широко распространенных палеарктических видов (18 видов, 15,8 %), а также элементов голарктической (2 вида, 1,8 %) и тропической фаун (18 видов, 15,8 %).

#### 4.3 Распределение видов червецов по зоогеографическим типам ареалов

Для ареалогической характеристики видов принимается зоогеографическая номенклатура типов ареалов, предложенная А.Ф. Емельяновым (1974). Для видов палеарктической фауны *Orthezioides* выделено 45 типов ареалов. Все типы ареалов сгруппированы в 2 группы: А) палеарктические и Б) межрегиональные (ареал вида выходит за пределы Палеарктики). Все выделенные типы палеарктических ареалов подразделяются на 2 группы: широкие палеарктические и узкие палеарктические. К широким относятся типы ареалов, захватывающих две и более областей Палеарктики, а к узким относятся типы ареалов, лежащие в пределах одной из областей Палеарктики.

А) Палеарктическая группа типов ареалов. К широким типам ареалов относятся: 1. Европейско-стенопейский – *Matsucoccus matsumurae*, 2. Западно-тетийский – *Pseudaspidopectus hyphaenicus*, *Gueriniella serratulae*, *Marchalina hellenica*, *Kuwania minuta*, *Dimargarodes mediterraneus*, *Porphyrophora tritici*, 3. Евксинско-северо-туркестано-гарба-гатайский горный *Neomargarodes setosus*, 4. Куроараксинско-южнотурано-джунгарский *Porphyrophora nuda*, 5. Северотурано-западно-монгольский – *P. gigantea*.

Узкие типы ареалов подразделяются на 5 зоогеографических частей:

I – европейская (неморальная): 6. Европейский – *Newsteadia floccosa*, *Ortheziola britannica*, *O. vej dovskyi*, *Matsucoccus boratynskii*, *M. mugo*, *Xylococcus filiferus*.

II – средиземноморская: – 7. Средиземноморский – *Newstaedia susannae*, *Orthezinella hispanica*, *Orthezia arenariae*, *O. marteli*, *Palaeococcus fuscipennis*, *P. tabaybae*, *Margarodes gallicus*, *M. perrisi*, *Neomargarodes europaeus*, *Porphyrophora bolivari*, *P. crithmi*, *P. italica*, *P. jaapi*, *P. madraguensis*, *Matsucoccus feytaudi*, *M. josephi*, *M. pini*,

III – стенопейская (Маньчжуро-северокитайская-северояпонская неморальная): – 8. Восточностенопейский (японский) – *Orthezia argrimoniae*, *O. japonica*, *Drosicha maskelli*, 9. Стенопейский – *Drosicha corpulenta*, *D. howardii*, *D. pinicola* 10. Корейский – *Newstaedia vasarhelyii*, *Nipponorthezia koreana*, *Ortheziola peregovitsi*, *D. koreiensis*, 11. Западно-стенопейский *Neomargarodes cucurbitae*, *N. gossypii*, *Porphyrophora villosa*, *P. ningxiana*, *P. ussuriensis*, *Promargarodes sinensis*, *Neogreenia zizyphi*, *N. sophorica*, *Matsucoccus dahuriensis*, *M. koraiensis*, *M. liaoningensis*, *M. sinensis*, *Xylococcus japonicus*, *X. quercicola*.

IV – скифская (Степная): – 12. Скифский *Porphyrophora polonica*, 13. Западно-скифский *Neomargarodes festucae*, 14. Западно-монгольский – *Porphyrophora mongolica*, 15. Русско-алтайский *Porphyrophora altaiensis*, 16. западно-причерноморский – *Porphyrophora minuta*, *P. kiritshenkoi*.

V – сепийская (Сахаро-Гобийская) – 17. Сахарский – *Orthezia maroccana*, *Ortheziola szelenyii*, *Monophleboides gymnocarpi*, *M. halocnemaе*, *M. suaede*, *Monophlebus dumonti*, *M. hoggarensis*, *Neomargarodes trabuti*, *Porphyrophora buxtoni*, *P. hirsutissima*, *P. libica*, *P. parieli*, 18. Куроараксинский *Arctorthezia vardziae*, *Orthezia shirakensis*, *Gueriniella decorata*, *Porphyrophora hamelii*, *P. monticola*, *P. jakubski*, 19. Афганский – *Drosicha afganica*, 20. Туранский – *Drosicha turkestanica*, *N. rutae*, *Porphyrophora sophorae*, *P. odorata*, 21. Южно-туранский *Porphyrophora arnebiae*, 22. Северо-туранский – *Porphyrophora violaceae*, *P. matesovae*, *P. embiensis*, *Neomargarodes ramosus*, 23. Ирано-туранский – *Neomargarodes chondrillaе*, *Porphyrophora cynodontis*, 24. Кумистанский – *Matesovia turkmenica*, *Porphyrophora epigaea*, *P. turkmenica*, 25. Приаральский – *Porphyrophora eremospartonae*, *Neomargarodes triodontus*, *N. polygonis*, 26. Прибалхашский – *Porphyrophora iliensis*, *P. kazakhstanica*, *P. salsa*, *P. akirtobiensis*, *P. victoriae*, *P. elinae*, *P. medicaginis*, 27. Зайсанский – *Porphyrophora ivorontzovi*, 28. Алатавский – *Porphyrophora lappulae*, *P. turai-giriensis*, *P. ketmeniensis*, 29. Сахаро-туранский – *Neomargarodes aristidae*, 30. Иракский – *Margarodes basrahensis*, 31. Иранский – *Porphyrophora chelodonta*, *P. jashenkoi*.

Б) Межрегиональная группа ареалов.

32. Циркумтропический-субтропический – *Icerya purchasi*, *I. aegyptiaca*, *I. seychellarum*, *Crypticerya jacobsoni*, 33. Западностенопейский-юнь-наньский – *Kuwanina pasaniae*, 34. Восточноазиатско-вьетнамский – *Newsteadia kanayana*, 35. Восточноазиатско-тайваньский – *Nipponorthezia ardisiae*, *Orthezia yasushii*, 36. Циркумбореальный – *Arctorthezia cataphracta*, *Matsucoccus matsumurae*, *Steingelia gorodetskia*, 37. Южноевропейско-сонорский – *Arctorthezia occidentalis*, 38. Циркумбореально-тропический – *Insignorthezia insignis*, 39. Австралийско-капско-западнопалеарктический – *Orthezia urticae*, 40. Южнотурано-южноаравийский – *Pseudaspidopectus gramineus*, 41. Средиземноморско-индийский – *Pseudaspidopectus hyphaeniacus*, 42. Южностенопейско-юго-восточноазиатский – *Drosicha burmeisteri*, *D. contrahens*, *D. maskelii*, *D. pinicola*,

*Icerya morrisoni*, *I. pulchra*, *Neomargarodes niger*, *Matsucoccus sinensis*, 43. Средиземноморско-юговосточноазиатский – *Icerya formicarum*, 44. Сахаро-восточно-эфиопский – *Neomargarodes erythrocephala*, 45. Южностенопейско-юговосточно-азиатский-сонорский – *Kuwania quercus*.

Фауна ортезиид и маргародид Палеарктики состоит из большой группы собственно палеарктических видов (111, 80,4 %) и широко распространенных тропических и субтропических элементов (27 видов, 19,6 %). В группе собственно палеарктических видов преобладает сетийский (51 вид, 36,9 % от всей фауны), а после него стенопейский (24 видов, 17,4 %) и средиземноморский (17 видов, 12,3 %) комплексы. Вся фауна, в основном, состоит из аридных элементов и характеризуется высокой степенью эндемизма (91 вид, 65,9 % и 3 рода, 10,7 %).

## 5 СИСТЕМАТИКА ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ORTHEZIOIDEA

### 5.1 Обзор морфологических признаков

В систематике кокцид в основном используются морфологические признаки самок, поэтому в этой главе приводятся подробные сравнительные описания качественных признаков самок, а также признаков самцов и личинок, которые были предложены и использованы нами для исследований систематики этих семейств и по которым были разработаны определительные таблицы видов и родов.

### 5.2 Современное положение в системе

В настоящее время большинство кокцидологов рассматривают Ortheziidae и Margarodidae в качестве отдельных семейств, понимая их как 2 близкородственные монофилетические группы, часто объединяемые вместе с Phenacoleachiidae в надсемейство Древних (ортезиондных) кокцид Orthezioidea. Семейство Ortheziidae принимается в диссертации в классификации, разработанной Ф. Козаром (2004), которая рассматривает это семейство в объеме 4 подсемейств и 9 триб. Семейство Margarodidae принимается в объеме 6 подсемейств: Coelostomidiinae, Margarodinae, Matsucoccinae, Monophlebinae, Steingeliinae и Xylococcinae. В систематическом списке видов в главе 5.4 приводится подробное систематическое положение всех рассматриваемых в диссертации таксонов.

### 5.3 Диагноз семейств Ortheziidae и Margarodidae

Семейства Ortheziidae, Margarodidae и новозеландские Phenacoleachiidae (Orthezioidea) характеризуются наличием наиболее примитивных признаков червецов: самки: 1) наличие брюшных дыхалец, 2) наличие шипов без теки, 3) отсутствие цилиндрических желез; самцы: 1) наличие фасеточных глаз, 2) отсутствие цилиндрических желез. Семейство Ortheziidae отличается от Margarodidae наличием анального кольца с полосой пор и 6 щетинками, а также наличием воскового покрова в виде секреторных пластинок.

### 5.4 Систематический список видов

Приводится систематический список ортезиид и маргародид Палеарктики с авторами и годом описания таксонов.

## 5.5 СЕМЕЙСТВО ORTHEZIIDAE Amyot et Serville, 1843

Приводятся морфологические описания всех таксонов, начиная с семейства Ortheziidae, а также определительные таблицы родов и видов этого семейства. При описании видов приводятся также сведения по распространению, местонахождению и этикетке типовых экземпляров, изученному материалу, образу жизни.

## 5.6 СЕМЕЙСТВО MARGARODIDAE Guilding, 1829

Приводятся морфологическая характеристика всех таксонов, начиная с семейства Margarodidae, а также определительные таблицы родов и видов этого семейства. По каждому виду, кроме морфологического описания имаго и часто личинок, дается проанализированная информация по распространению, типовым экземплярам, изученному материалу и образу жизни.

## 5.7 Гомологические ряды морфологических признаков видов родов

### *Porphyrophora* и *Neomargarodes*

Исследования гомологической изменчивости касаются видов из двух многочисленных и близких родов *Porphyrophora* и *Neomargarodes*. Ряды изменчивости построены по 11 признакам. Анализ гомологической изменчивости рядов этих признаков у *Porphyrophora* и *Neomargarodes*, кроме предполагаемых новых морф, позволил уточнить родственные связи внутри трибы Margarodini. На основании проведенного анализа можно утверждать, что предковая форма Margarodini в процессе эволюции разделилась на 5 ветвей, соответствующих рецентным 5 родам: *Margarodes*, *Porphyrophora*, *Dimargarodes*, *Promargarodes* и *Neomargarodes* (оставшиеся роды образуют другую ветвь на других континентах), причем от единой ветви (*Margarodes*, *Porphyrophora*, *Dimargarodes*, у которых коготок постепенно суживается к вершине) отделилась ветвь с “узорным” коготком (*Promargarodes* и *Neomargarodes*). В дальнейшем, *Porphyrophora*, “потеряв” шипы на теле, ответвилась от *Margarodes* и *Dimargarodes*. Среди этих родов наиболее архаичным является *Margarodes*, который “дал” большую дисперсию видов на американском континенте, а наиболее эволюционно продвинутым – *Neomargarodes* и отчасти *Porphyrophora*.

## 5.8 Филогения и эволюция червецов

В диссертации приводится филогенетический анализ более низких, чем подсемейство, таксономических категорий маргародид.

### 5.8.1 Морфолого-эволюционный анализ

Для филогенетических построений маргародид рассмотрено 84 вида из 13 родов 3 подсемейств. Такое количество видов связано с тем, что некоторые виды были описаны только по личинкам или по самцам. Наличие шипов и уменьшенные размеры тела оцениваются в качестве апоморфного состояния признаков. Различные состояния 9 признаков самок в родах подсемейства Monophlebinae представлены в таблице 4. Морфологические признаки, используемые для построения морфоклин, неравноценны по своей эволюционной

значимости и, следовательно, поэтому эти признаки были ранжированы (каждому придан соответствующий "вес"). Выделяются три ранга значимости:

**I ранг** включает следующие признаки: количество члеников лапки, количество члеников хоботка, количество пар брюшных дыхалец. Эти признаки имеют очень большой "вес" и характеризуют обособление насекомых по более крупным таксонометрическим категориям, например, подотрядов равнокрылых (количество члеников лапки), семейств и подсемейств кокцид (количество члеников хоботка, наличие брюшных дыхалец). **II ранг** - количество члеников усика, количество ячеек в железах. **III ранг** - количество брюшных устьиц, наличие шипов, размер тела, соотношение размера ног. II и III ранги соответствуют примерно уровню отношений родов (видов) внутри триб, I ранг - уровню триб.

Таблица 4 - Состояния признаков родов подсемейства Monophlebinae Палеарктики

Признаки	Роды				
	<i>Mate-sovia</i>	<i>Pseudaspidoproctus</i>	<i>Drosicha</i>	<i>Guerini-ella</i>	<i>Icerya</i>
<b>I ранг</b>					
1 количество члеников лапки	2	1-2	1	1	1
2 кол-во члеников хоботка	3	3	3	2	1
3 кол-во пар брюшных дыхалец	7	7	7	4	2-3
<b>II ранг</b>					
4 количество члеников усика	11	8-10	7-9	11	9-11
5 кол-во ячеек в железах:					
центральных	1	1-4	1	1-3	1-5
периферийных	5-7	5-11	14	8-11	5-10
<b>III ранг</b>					
6 количество брюшных устьиц	3	3	3	5	обычно 3 (1-7)
7 размеры тела в мм	6-7	4-6	до 19	до 8	5-7
8 соотношение размеров ног	ноги одинаковые	передние чуть меньше	ноги одинаковые	ноги одинаковые	ноги одинаковые
9 наличие шипов	- нет	есть	- нет	- нет	- нет

Филогенетическое древо подсемейства Monophlebinae показано на рис. 2.

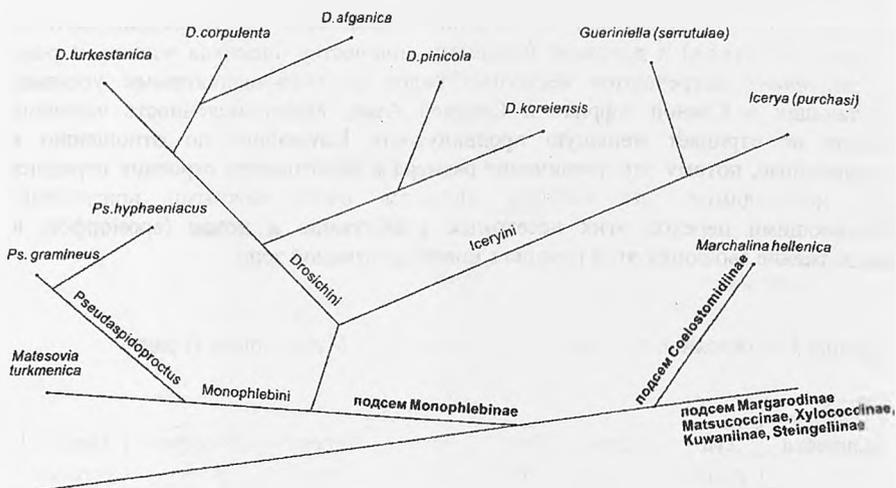


Рисунок 2 - Филогенетические отношения между видами подсемейства Monophlebinae

Для представителей остальных Margarodidae на уровне родов также построены морфоклины по 11 признакам самок, ранжированные на два уровня. **I ранг** включает 5 признаков, показывающих ветвление на уровне триб и, отчасти, родов: 1) количество члеников лапки, 2) количество пар брюшных дыхалец, 3) соотношение размера брюшных дыхалец к грудным (крупнее, мельче), 4) количество члеников усика, 5) соотношение размеров передних ног к средним и задним. **II ранг** составляют 6 признаков, значимых на уровне родов и, отчасти, видов: 1) количество ячеек в центре железы и количество колец периферийных ячеек, 2) наличие шипов (апomorphicное состояние признака), 3) количество коготковых пальчиков, 4) количество желез в грудных дыхальцах, 5) размеры тела, 6) состояние сегментации брюшка (явственная - менее явственная - отсутствует). Крупные передние ноги копательного типа оцениваются как апomorphicное состояние признака. Морфоклины некоторых родов (кроме подсемейства Monophlebinae) представлены в таблице 5. Признаки рода *Xylococcus* представляют собой конгломерат плезиоморфных и апomorphicных состояний признаков. С одной стороны, узкая специализация привела к редукции ног, усиков, отсутствию сегментации, появлению шипиков на конце брюшка, но, с другой стороны, при этом сохранились крайне архаичные черты, такие как 8 пар брюшных дыхалец и их более крупные размеры по сравнению с грудными дыхальцами, 9 члениковые (в норме) усики, относительно крупные размеры тела, а также наличие группы желез в грудных дыхальцах. С этой точки зрения род *Xylococcus* (*Xylococcinae*) оказался более продвинутым по сравнению с остальными родами семейства и представляет собой тупиковую, крайне специализированную ветвь в эволюции Margarodidae. Роды *Matsucoccus* (*Matsucoccinae*), *Steingelia* (*Steingelinae*) и *Kuwania* (*Kuwaniinae*) менее продвинуты, чем *Neomargarodes*, *Porphyrophora* и

*Dimargarodes* (Margarodinae), по наличию одинаковых ног (передние ноги не крупнее остальных) и довольно большому количеству члеников усиков. В роде *Porphrophora* встречаются несколько видов с 10-16-члениковыми усиками, обитающих в Южной Африке и Средней Азии. Многочисленность члеников усиков не отрицает меньшую продвинутость *Kuwaninae* по отношению к *Margarodinae*, потому что увеличение размера и особенности строения передних ног, необходимых для копания, являются очень важными признаками, означающими переход этих насекомых к обитанию в почве (ароморфоз) и продолжение эволюции этой группы в новой адаптивной зоне.

Таблица 5 - Состояние признаков некоторых родов *Margarodidae* (I ранг)

Признаки	Роды						
	<i>Xylococcus</i>	<i>Matsucoccus</i>	<i>Kuwanina</i>	<i>Steingelia</i>	<i>Neomargarodes</i>	<i>Porphrophora</i>	<i>Dimargarodes</i>
1 Кол-во члеников лапки	ноги редуцированы	2	1	1	1	1	1
2 Кол-во пар брюшн. дыхалец	8	6-7, редко 3	4-7	6	8	2	6-7
3 Кол-во члеников усика	1 (в норме 9)	8-9	8-9	8	6	обычно 8-9 (7-16)	7-8
4 соотношение размера брюшн. дыхалец к грудным	крупнее	мельче	мельче	мельче	мельче	мельче	мельче
5 соотношение размера перед. ног к средним и задним	ноги редуцированы	одинаковые	одинаковые	одинаковые	передние крупнее	передние крупнее	передние крупнее

Анализ морфоклин показывает неравномерность эволюции различных морфологических структур в разных группах червецов. Часто это может быть связано с тем, что эти признаки развиваются в разных адаптивных зонах, где скорость эволюции оказывалась различной. В результате более продвинутые группы насекомых несут в себе множество плезиоморфных состояний признаков по сравнению с менее продвинутыми. Такое положение наблюдается у менее продвинутых *Xylococcinae*, которые наряду с плезиоморфиями имеют в других признаках множество апоморфных состояний.

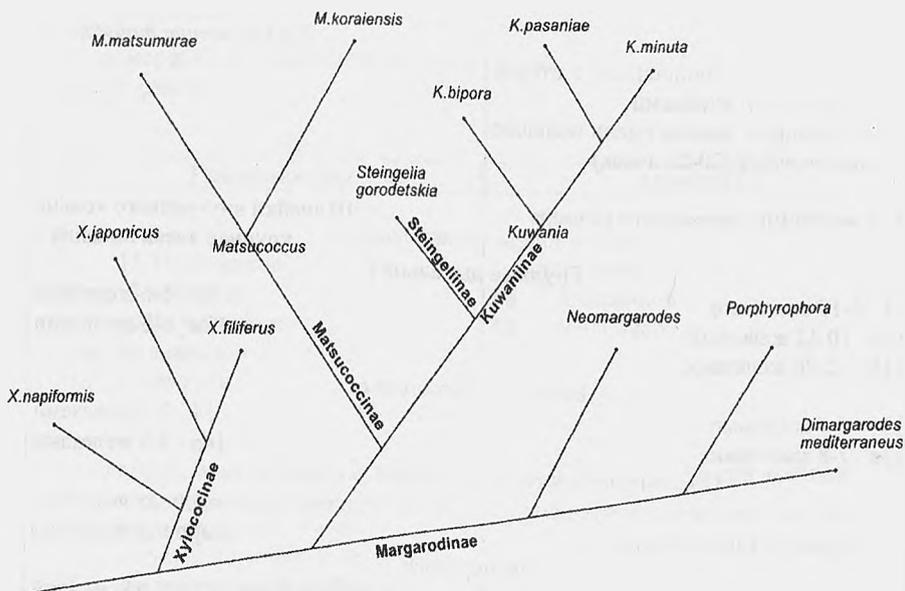


Рисунок 3 - Филогенетические отношения между Xylococcinae, Steingeliinae, Kuwaniinae и Margarodinae

Плезиоморфное и апоморфное состояние морфологических признаков для видов рода *Neomargarodes* показаны в таблице 6, а для видов рода *Porphrophora* - в таблице 7. Филогенетические отношения между видами рода *Neomargarodes* показаны на рисунке 4, а для видов рода *Porphrophora* - на рисунке 5. Номера, согласно таблицам, показывают признаки, по которым происходит ветвление.

Таблица 6 - Плезиоморфное и апоморфное состояние морфологических признаков самок рода *Neomargarodes*

Плезиоморфии	Апоморфии
1 двухзубчатый	2 трехзубчатый
3 базальная часть коготка выделяется вперед	4 базальная часть коготка не выделяется вперед
	Многоячеистые железы:
5 с центральной ячейкой	6 без центральной ячейки
7 с двумя кольцами ячеек	8 с одним кольцом ячеек

7a одно кольцо заполненное, а второе не заполнено ячейками  
 7b во внешнем кольце очень большое кол-во ячеек (20-25 ячеек)

9 с ячейками одинакового размера

10 ячейки внутреннего кольца крупнее ячеек внешнего

Грудные дыхальца с:

11 8-10 железами  
 11a 10-12 железами  
 11b 12-26 железами

12 4-6 железами  
 12a 6-8 железами

Брюшные дыхальца с:

13 6-7 железами  
 13a 7-8 железами

14 2-3 железами  
 14a 3-6 железами

Простые поры в грудных дыхальцах находятся:

15 не на вершине конусовидных выростов (выростов нет)

16 на вершине конусовидных выростов (выросты имеются)

Размер тела:

17 крупный

18 мелкий

Сенсорные щетинки на усиках:

19 одноствольные

20 двуветвистые

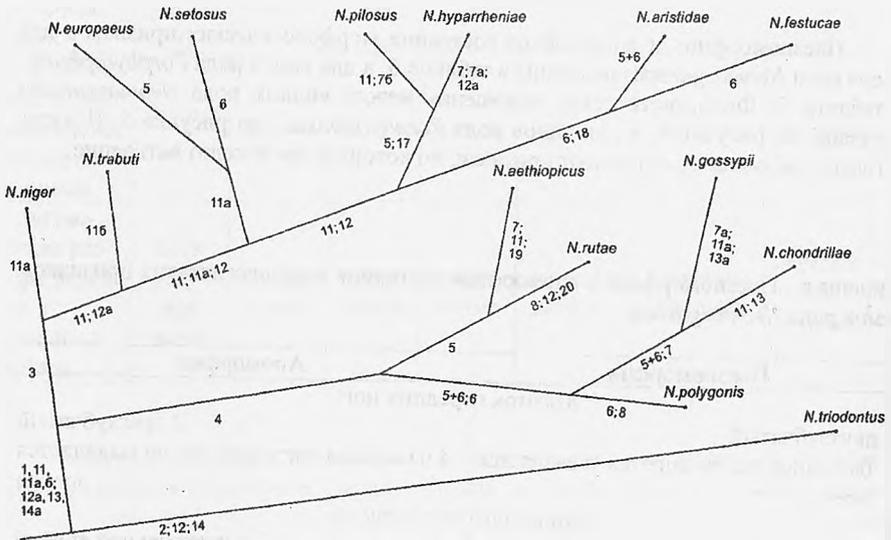


Рисунок 4 - Филогенетические отношения между видами рода *Neomargarodes*

Таблица 7.

Плезиоморфное и апоморфное состояние морфологических признаков самок рода *Porphyrophora*

Плезиоморфии	Апоморфии
Количество члеников усика:	
1 15-16 члеников	2 7 члеников
1 а 13 члеников	2 а 7-8 члеников
1 б 10-12 члеников	2 б 8-9 члеников
1 в 10 члеников	
1 г 9 члеников	
Многоячеистые железы:	
3 на теле, без центральной ячейки:	4 на теле с центральной ячейкой
3 а полностью заполнено ячейками	
3 б без центральной ячейки и 1 кольцом периферийных ячеек	
3 в без центральной ячейки и 2 кольцами периферийных ячеек	
3 г в грудных дыхальцах без центральной ячейки	4 а в грудных дыхальцах с центральной ячейкой
5 с 3 кольцами периферийных ячеек	6 с 1 кольцом периферийных ячеек
5 а внутреннее кольцо ячеек заполнено, а внешнее не заполнено	
5 б в грудных дыхальцах внутреннее кольцо ячеек не заполнено, а внешнее заполнено	
5 в с 2-3 кольцами периферийных ячеек	
5 г с 2 кольцами периферийных ячеек	
7 ячейки одинакового размера	8 ячейки внутреннего кольца крупнее ячеек внешнего
	8а ячейки внешнего кольца крупнее ячеек внутреннего
Количество желез в грудных дыхальцах:	
9 14-18 желез	10 2 железы
9 а 12-14 желез	10 а 3-4 железы
9 б 10-12 желез	10 б - отсутствуют
9 в 8-10 желез	
9 г 6-8 желез	
9 д 4-6 желез	

Размер тела:	
11 крупный	12 мелкий
Сенсорные щетинки на усиках:	
13 одноствольные	14 двухветвистые
Длина щетинок на брюшке:	
15 больше половины длины сегмента	16 меньше половины длины сегмента
15 а равна длине сегмента	16 а в 2 раза больше длины сегмента
Вершинный членик усика с:	
17 более 20 сенсорными щетинками	18 с 3-4 сенсорными щетинками
17 а с 16-20 сенсорными щетинками	18 а с 4-6 сенсорными щетинками
17 б с 15-16 сенсорными щетинками	
17 в с 12-15 сенсорными щетинками	
17 г с 10-12 сенсорными щетинками	
17 д с 8-10 сенсорными щетинками	
17 е с 6-8 сенсорными щетинками	
19 вершинный членик уплощенный	20 вершинный членик округлый
19 а с параллельными боковыми краями	
21 коготок передних ног не усечен в вершинной части	22 коготок передних ног усечен в вершинной части
Количество пор около грудных дыхалец:	
23 более 10 пор	24 2 поры
23 а 8-10 пор	24 а 2-4 поры
23 б 6-8 пор	
23 в 4-6 пор	
Количество длинных щетинок на вершинном членике усика:	
25 13-15 длинных щетинок	26 2-4 длинные щетинки
25 а 12-13 длинных щетинок	26 а 4-6 длинных щетинок
25 б 10-12 длинных щетинок	
25 в 8-10 длинных щетинок	
25 г 6-8 длинных щетинок	

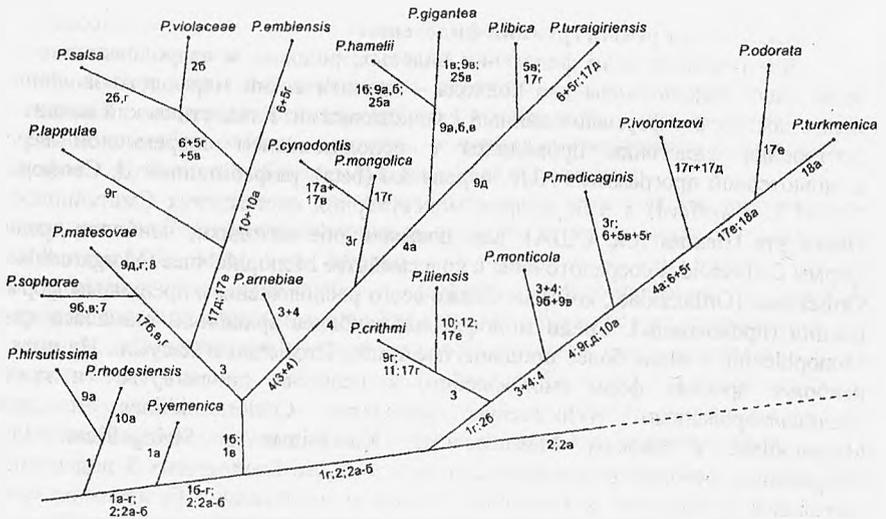


Рисунок 5 (начало) - Филогенетические отношения между видами рода *Porphyrophora*

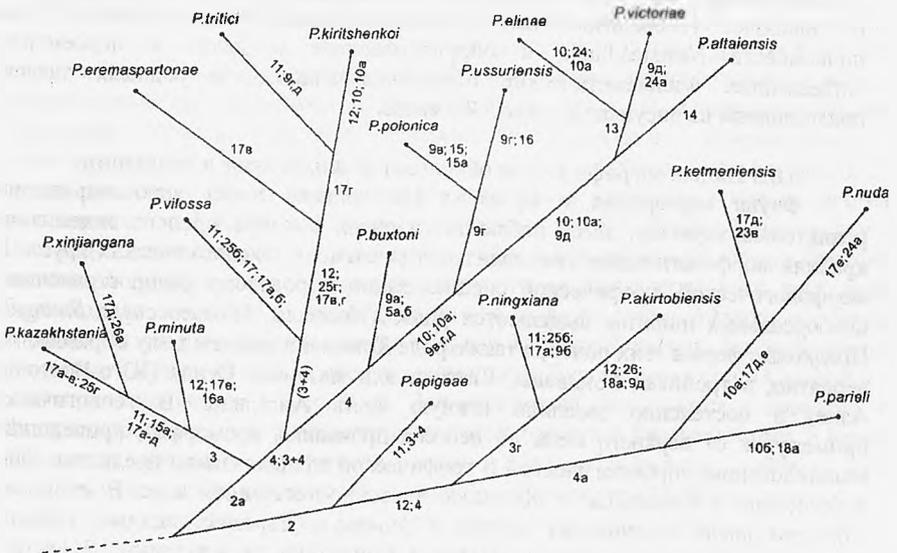


Рисунок 5 (окончание) - Филогенетические отношения между видами рода *Porphyrophora* (продолжение)

### 5.8.2 Общая реконструкция филогении

Для реконструкции филогении видовых, родовых и надродовых таксонов нами были использованы два подхода – аналитический морфолого-эволюционный и достаточно формализованный кладистический. Кладистический анализ для построения филогении проводился с использованием современной версии компьютерной программы PAUP, версия 4.0 (beta), разработанной Д. Сwoffордом (David L. Swofford) в лаборатории молекулярной систематики Смитсоновского Института (Вашингтон, США). Как показали обе методики, наиболее древние формы *Orthezioidea* сосредоточены в подсемействе *Monophlebinae* (*Margarodidae*) и *Ortheziinae* (*Ortheziidae*), которые ближе всего расположены к предковым формам кокцид (прококциды). Среди монофлебин наиболее архаичной оказалась триба *Monophlebini*, а затем более продвинутые трибы *Drosichini* и *Iceryiini*. На пути от наиболее древних форм (монофлебин) к наиболее продвинутым и крайне специализированным *Xylococcinae* находятся *Coelostomidiinae* и далее *Margarodinae* с блоком *Matsucoccinae*, *Kuwaniinae* и *Steingeliinae*. Если *Margarodinae* освоили в основном аридные зоны, то блок других 3 подсемейств расселился в основном в гумидных лесных и лесостепных биоценозах, среди которых наибольшую адаптивную радиацию показали *Margarodinae* и *Matsucoccinae*. Наиболее специализированное и эволюционно продвинутое подсемейство *Xylococcinae* находится на вершине филогенетического древа, оно заселило различного типа лесные биотопы, проникнув даже в южную часть лесной таежной зоны Голарктики. Среди ортезиид филогенетическая линия протянулась от наиболее генерализованных *Ortheziinae* (трибы *Arctortheziini*) к блоку подсемейств *Newsteadinae* и *Nipponortheziinae* и далее к подсемейству *Ortheziolinae*. Филогенетические отношения видовых и родовых таксонов представлены на рисунках в главе 5.8.1 выше.

### 5.8.3 Палеогеографическое обоснование филогении и эволюции

Фауна маргародид и ортезиид Палеарктики носит ярко выраженный реликтовый характер, здесь наблюдается очень высокий процент эндемизма и крайняя морфологическая специализация различных таксономических групп. По морфологической, трофической специализации и родовому распространению в суббореальных широтах выделяются роды *Xylococcus*, *Matsucoccus* и *Steingelia*. Предковые формы этих родов, а также рода *Kuwania* в нижнем мелу образовались, вероятно, в тропиках Гондваны, Катазии или материка Сунда (Юго-Восточная Азия) и постепенно заселили южную часть Ангариды. В геологический промежуток от верхнего мела до неогена произошел ароморфоз, приведший к возникновению морфологической и трофической специализации предковых форм *Xylococcinae* и *Kuwaniinae* к обитанию в хвойно-лиственной зоне. В миоцене и плиоцене после отступления океана в Западную Евразию, видимо, началось заселение представителей *Xylococcinae* и *Kuwaniinae* из Ангариды. В неогене, характеризующимся мощным орогенезом и нарастающим похолоданием климата, *Xylococcinae* и *Kuwaniinae* приобрели близкие к современным морфологические и экологические черты. В этот период происходило более резкое разграничение флор и фаун бореального, аридного и тропического типов. В эволюции *Margarodinae*, *Matsucoccinae* и *Steingeliinae* раньше всех обособился *Matsucoccus*

(Matsucoccinae). Это произошло не позднее олигоцена-миоцена, о чем свидетельствуют находки древних видов этого рода в балтийском янтаре (Koteja, 1984). Затем, вероятно, в плиоцене обособился род *Steingelia* (Steingeliinae), имеющий современный европейско-стенопейский дизъюнктивный ареал. Дизъюнкция образовалась, вероятно, в период четвертичного оледенения. Еще позднее отделился род *Kuwania* (Margarodinae, Kuwaniinae).

Группа тропических, субтропических родов подсемейства Monophlebinae и *Dimargarodes* (Margarodinae) возникла, вероятно, в большинстве случаев в древней юго-восточной Азии или Африке в верхнем мелу или эоцене. Эволюция *Pseudaspidopectus*, *Gueriniella* и *Matesovia* (Monophlebinae) в дальнейшем происходила в аридных областях Евразии, где оформился их современный облик, вероятно, в миоцене или плиоцене после отступления в конце палеогена древнего океана с западных и южно-центральных частей Евразии. Род *Pseudaspidopectus*, вероятнее всего, африканского, в частности, нубийского происхождения. Роды *Drosicha* и *Icerya* являются по происхождению юго-восточноазиатскими.

Морфологический анализ и распространение современных *Porphyrophora* и *Neomargarodes* (Margarodinae, Margarodini) указывает на их южно-африканское, в частности Капское происхождение. Предки *Porphyrophora* и *Neomargarodes* обособились от остальных кокцид, вероятно, в конце верхнего мела - эоцене и становление современного их облика произошло, видимо, в конце палеогена. Реликтов или каких-либо морфологически близких к *Porphyrophora* и *Neomargarodes* форм в восточной Азии обнаружено не было, следовательно, центром происхождения этих родов следует считать юго-западную (тропическую) часть Евразии или Африку. В современных условиях в Ирано-Туранской области обнаружены древние реликтовые формы, характеризующиеся меньшей архаичностью по сравнению с Капскими реликтами. В дальнейшем Ирано-Туранская область оказалась центром видообразования *Porphyrophora* и *Neomargarodes* в Палеарктике. Это согласуется с данными палеоботаники. По флористическому мосту произошло переселение в плиоцене - начало неогена реликтовых *Porphyrophora* и *Neomargarodes* из южной Африки в Палеарктику. В настоящее время оставшиеся реликты могут быть обнаружены в горных биотопах восточной Африки и на Аравийском полуострове. Расселение этих двух родов происходило с одной стороны от Эфиопии на запад по северу Африки, а с другой стороны на северо - восток и север в Ирано-Туранский регион. Из этой области расселение пошло на запад в средиземноморскую Европу через степи Скифии и на восток, северо-восток к Стенопеи. Эти положения согласуются с данными по внутривидовой и родовой изменчивости *Porphyrophora* и *Neomargarodes*. В Ирано-Туранском регионе произошло мощное видообразование, сейчас здесь сосредоточено около половины всех видов *Porphyrophora* (48.9%) и большая часть видов *Neomargarodes* (37.5%). В современную геологическую эпоху идет освоение этими родами пустынной биоты и заселение аридных восточных частей Евразии.

#### 5.8.4 Направления эволюции

Общим направлением морфологической эволюции маргародид и ортезид согласно теории олигомеризации метамерных структур, выдвинутой В. Догелем, является упрощение и уменьшение этих структур. С биологической стороны

эволюция протекает в сторону уменьшения количества личиночных стадий в жизненном цикле и часто упрощению развития, хотя во временном отношении жизненный цикл одного поколения может увеличиваться от нескольких месяцев (*Margarodinae*) до 2-3 лет (*Xylocossinae*), а также возникновению более узкой кормовой специализации. Морфологически это проявляется в уменьшении количества сегментов тела, усиков, члеников лапки, брюшных дыхалец, слиянию различных частей ног (например, голени и лапки, бедра и голени и т.п.) вплоть до редукции усиков, ног, глаз. Эволюция от наиболее генерализованных монофлебин привела через ряд промежуточных форм к появлению узко специализированных *Xylocossinae*, самки которых уже отличаются почти полным отсутствием ног и усиков. Это тенденция является общим направлением эволюции *Orthezioidea*. В тоже время большой теоретический интерес представляют микроэволюционные процессы. Учитывая количество состояний признаков и их распределение, можно констатировать, что процесс разделения этих полиморфных видов на несколько других видов намечается, прежде всего, по: а) количеству, качеству и локализации различных структур на члениках усика, б) количеству сегментов усика, в) количеству и строению простых и многоячеистых желез около и внутри грудных дыхалец, г) строению многоячеистых желез на теле, д) локализации желез и щетинок на теле.

## 6 БИОЛОГИЧЕСКИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

### 6.1 Особенности жизненного цикла

Схема жизненного цикла для семейства *Ortheziidae* и для 2 подсемейств маргародид *Monophlebinae* и *Coelostomidiinae* следующая: **самка:** Яйцо – Личинка<sub>1</sub> – Личинка<sub>2</sub> – Личинка<sub>3</sub> – Имаго самки; **самец:** Яйцо – Личинка<sub>1</sub> – Личинка<sub>2</sub> – Личинка<sub>3</sub> – Нимфа – Имаго самца. Согласно проведенным исследованиям, основанным на наблюдениях в природе и в лабораторных садках, преимагинальные стадии развития *Margarodinae* следующие: **самка:** Яйцо – подвижная Личинка<sub>1</sub> – инцистированная Личинка<sub>2</sub> – Имаго самки; **самец:** Яйцо – подвижная Личинка<sub>1</sub> – инцистированная Личинка<sub>2</sub> – подвижная самкоподобная Личинка<sub>3</sub> – Нимфа – Имаго самца.

### 6.2 Трофические связи

*Orthezioidea* палеарктического региона отмечены на около 800 видах кормовых растений из 145 семейств, причем, *Ortheziidae* питаются на 221 виде кормовых растений из 68 семейств, а *Margarodidae* на 677 видах из 126 семейств. Из них полифагов отмечено 35 вида, монофагов – 44 вида, олигофагов – 32 видов (10 узких, 8 умеренных и 13 широких), остальные 17 видов оказались с невыясненной пищевой специализацией. В семействе *Ortheziidae* зарегистрировано 7 видов полифагов, 5 монофагов, 3 олигофагов и 9 видов неизвестной кормовой специализации. В семействе *Margarodidae* зарегистрировано 28 видов полифагов, 49 монофагов, 29 олигофагов, среди которых олигофагов широких – 11, умеренных – 8 и узких – 10, а также 8 видов неизвестной кормовой специализации. Полифаги составляют 24.6 % от общего количества всех

рецентных маргародид. Доля монофагов от всей рецентной фауны маргародид составляет 42.9 %, а доля олигофагов – 25.5 %. Среди олигофагов наблюдаются примерно равные пропорции (по 1/3 части) узких, умеренных и широких олигофагов. Наибольшая доля полифагов (17 видов) наблюдается в наименее эволюционно продвинутом подсемействе *Monophlebinae* – 60.7 %.

### 6.3 Зонально-биотопическое распределение

В Палеарктике *Orthezioidea* отсутствуют в тундре и тайге, а в остальных зонах представлены неравномерно. В неморальных хвойно-широколиственных лесах Европы и Дальнего Востока обитает 23 вида *Orthezioidea* (11 ортезиид и 12 маргародид). В лесостепи отсутствуют специфические для этой зоны виды. В степной зоне Палеарктики обитает большинство видов этих двух семейств – 14 видов ортезиид и 57 видов маргародид, из которых только в разнотравной степи отмечено – 23 вида; в злаковой степи – 14 видов; в опустыненной степи известно 16 видов. В пустыне полностью отсутствуют представители подсемейств ортезиид *Newsteadinae* и *Nipponortheziinae*, а также маргародид *Kuwaniinae*, *Matsucoccinae*, *Steingeliinae* и *Xylococcinae*. В пустынной зоне обитает 48 видов *Orthezioidea* (*Ortheziinae*, *Monophlebinae*, *Margarodinae*) из 12 родов: *Orthezia*, *Ortheziola*, *Monophleboidea*, *Monophlebus*, *Palaeococcus*, *Pseudaspidopectus*, *Drosicha*, *Matesovia*, *Dimargarodes*, *Neomargarodes*, *Porphyrophora* и *Promargarodes*.

### 6.4 Паразиты и хищники

Для *Orthezioidea* палеарктической фауны известно 51 вид паразитоидов и 87 видов хищных беспозвоночных. В семействе *Ortheziidae* паразитоиды и хищники известны только в трибе *Ortheziini* подсемейства *Ortheziinae*, в других подсемействах ортезиид враги не отмечены. Из 7 видов рода *Orthezia* только для вида *O. urticae* обнаружены 2 вида хищных жуков-кокциниелид (*Hyperaspis campestris*, *H. concolor*) и паразитоид афелинида *Aphytis urticae*. В других родах отмечены только виды хищники: для *Graminorthezia tillandsiae* – жуки-коровки *Cryptolaemus montrouzieri*, *Rhizophagus lophantae* и сетчатокрылый *Chrysoperla carnea*, а для *Insignorthezia insignis* – жуки-коровки *Hyperaspis donzeli*, *H. jocose*, *Melaleucopsis simmondsi*, *Paragus marchalli* и двукрылый *Melaleucopsis orthezivora* (*Chamaemyiidae*). В семействе *Margarodidae* большинство хищников и паразитов обнаружены в подсемействах *Monophlebinae* и *Coelostomidiinae* и полностью отсутствуют у палеарктических видов подсемейств *Steingeliinae* и *Xylococcinae*. Для палеарктических *Margarodinae* и *Matsucoccinae* известны только хищники, а для *Kuwaniinae* – только паразитоиды.

### 6.5 Вредители культурных и дикорастущих растений

Большинство видов ортезиид и маргародид относятся к индифферентным видам. Из рецентных 191 видов (из 17 родов) ортезиид мировой фауны в качестве вредителей отмечено 5 видов, из них в Палеарктике – 3 вида, причем только 1 вид, интродуцированный из американского континента *Graminorthezia tillandsiae*, наносит существенный урон в Ботанических садах Германии, а 2 других, полифаги *Arctorthezia cataphracta* и *Insignorthezia insignis*, способны нанести ущерб только при вспышках численности. Из известных к настоящему времени рецентных 428

видов (из 70 рецентных родов) маргародид мировой фауны только 30 видов (из 12 родов) были отмечены как вредители растений. Из 113 видов (20 родов) палеарктической фауны маргародид таких видов насчитывается только 14 из 7 родов.

## **6.6 Полезные виды**

Если представители семейства ортезиид не используются человеком в его экономической деятельности, то некоторые виды маргародид имеют огромное положительное значение в хозяйственной деятельности человека. В Палеарктике такими полезными видами являются *Marchallina helenica*, продуцирующий медвяную росу, которая используется пчеловодами Турции и Греции для производства меда, и карминоносные червецы (представители рода *Porphyrophora*), которые с древнейших времен использовались человеком как источник природного красителя кармина и антисептического вещества.

### **6.6.1 Использование карминоносных червецов в промышленности**

#### **6.6.1.1 Исторические сведения о карминном промысле**

Приводится обзор исторических сведений о карминном промысле с древнейших времен и до настоящего времени, а также дается краткий историко-лингвистический анализ слов, связанных с карминным производством.

#### **6.6.1.2 Гипотеза о древнейшем азиатском происхождении карминного промысла**

На основе анализа исторических сведений, этимологического анализа и современных энтомологических данных по распространению карминоносных червецов выдвигается гипотеза о среднеазиатском происхождении древнего карминного промысла.

#### **6.6.1.3 Возможности промышленного использования карминоносных червецов**

В главе на основе сведений по биологии, морфологической изменчивости, трофическим связям и распространению червецов намечаются пути создания биотехнологии карминного производства в Казахстане и других странах Палеарктики.

## **6.6.2 Использование карминоносных червецов в медицине и этнографических исследованиях**

Анализ исторических документов показывает, что карминоносные червецы издавна использовались на Востоке и Западе, как антисептическое, заживляющее и болеутоляющее средство, благодаря уникальным свойствам гемолимфы. Предлагается применение карминоносных червецов в этнографических изысканиях: необходимо составить контрольную таблицу “химических паспортов” по всем красильным видам червецов. Взяв окрашенный красителем животного происхождения экспонат, необходимо провести химический анализ красителя на содержание сопутствующих веществ и сравнить полученный результат с контрольной таблицей. Выяснив, таким образом, вид червеца, из которого

изготовлен краситель, и зная распространение этого вида, можно указать место, где было собрано красильное сырье и приготовлен краситель. Затем, можно почти наверняка указать место происхождения самого экспоната.

### 6.6.3 Карминоносные червецы как индикаторы красильных растений

На основе проведенного анализа сформулирована следующая закономерность: *красильные растения из корня, стебля, веточек и листьев которого получают краску красного, желтого и иногда зеленого, коричневого (редко черного) цветов являются потенциальными или действительными кормовыми растениями червецов рода *Porphyrophora**. В главе дается список красильных растений – потенциальных кормовых растений червецов рода *Porphyrophora*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые была проведена работа по изучению систематики палеарктической фауны семейств *Ortheziidae* и *Margarodidae*, их биологических и экологических особенностей, распространения таксонов, родственных отношений, эволюции и хозяйственного значения. Диссертация, отличается полнотой и оригинальностью полученных результатов, которые кроме научного и теоретического значения, имеют и огромный практический потенциал по созданию целой отрасли высокотехнологичной промышленности, связанной с использованием источника естественного красителя кармина, а также разработкой новых видов антисептических лекарств и новых технологий исследования происхождения музейных экспонатов и археологических находок. Результаты исследований опубликованы в 40 научных статьях и обсуждались на 2 конференциях и 4 докладах на семинарах и совещаниях в научных учреждениях дальнего зарубежья.

Исследования проводились с соблюдением всех международных требований, предъявляемых к фаунистико-таксономическим разработкам. Проведенные научные изыскания палеарктической фауны двух древних семейств кокцид являются уникальными в Казахстане и в мире. Большинство полученных сведений, результатов анализов и выводов являются оригинальными и имеют большое научное и практическое значение.

В результате проведенных исследований сделаны следующие выводы:

1 *Orthezioidea* Палеарктики состоят из рецентных 138 видов из 28 родов, а также 15 ископаемых видов из 8 родов, из которых семейство *Ortheziidae* представлено 28 видами из 11 родов (из них рецентных 24 вида из 8 родов и ископаемых 4 вида из 4 родов), а фауна семейства *Margarodidae* состоит из 125 видов 22 родов (из них рецентных 114 видов из 20 родов и ископаемых 11 видов).

2 Распространение таксонов *Orthezioidea* в мире и Палеарктике неоднородно: в фауне ортезид Палеарктики эндемичными являются 1 монотипический род *Orthezinella* и более половины видов (15 видов), а остальные таксоны на уровне рода и вида показывают связи с элементами неарктической, индо-малайской, а также австралийской и эфиопской фаун; тогда как фауна маргародид Палеарктики складывается из мощного ядра энде-микровидового (76 видов, 66,6 % всех видов) и родового (3 рода, 15 % родов) уровня, широко распространенных палеарктических

видов (18 видов, 15,8 %), а также элементов голарктической (2 вида, 1,8 %) и тропической фаун (18 видов, 15,8 %).

3 Распределение палеарктических видов *Orthezioidea* показало, что фауна состоит из большой группы собственно палеарктических видов (111, 80,4 %) и широко распространенных тропических и субтропических элементов (27 видов, 19,6 %), причем, в группе собственно палеарктических видов преобладает сегийский (51 вид, 36,9 % от всей фауны), а после него стенопейский (24 вида, 17,4 %) и средиземноморский (17 видов, 12,3 %) комплексы. Вся фауна в основном состоит из аридных элементов и характеризуется высокой степенью эндемизма (91 вид, 65,9 % и 3 рода, 10,7 %) и почти полным отсутствием червецов этих семейств в евросибирской области.

4 Наиболее древние формы *Orthezioidea* сосредоточены в трибах *Monophlebini* (*Monophlebinae*, *Margarodidae*) и *Arctortheziini* (*Ortheziinae*, *Ortheziidae*). У маргародид на пути от наиболее древних форм (монофлебин) к наиболее продвинутому и крайне специализированному *Xylococcinae* находятся *Coelostomidiinae* и далее *Margarodinae* с блоком *Matsucoccinae*, *Kuwaniinae* и *Steingeliinae*. Если *Margarodinae* освоили в основном аридные зоны, то блок других 3 подсемейств расселился, в основном, в гумидных лесных и лесостепных биоценозах, наибольшую адаптивную радиацию показали *Margarodinae* и *Matsucoccinae*. Наиболее специализированное и эволюционно продвинутое подсемейство *Xylococcinae* находится на вершине филогенетического дерева, оно заселило различного типа лесные биотопы, проникнув даже в южную часть лесной таежной зоны Голарктики. Среди ортезиид филогенетическая линия протянулась от наиболее генерализованных *Ortheziinae* (трибы *Arctortheziini*) к блоку подсемейств *Newsteadinae* и *Nipponortheziinae* и далее к подсемейству *Ortheziolinae*.

5 Предковые формы родов *Xylococcus*, *Matsucoccus*, *Steingelia* и *Kuwania* в нижнем мелу образовались в тропиках Гондваны, Катазии или материка Сунда (Юго-Восточная Азия) и постепенно заселили южную часть Ангариды; в верхнемеловое время произошел ароморфоз, приведший к возникновению морфологической и трофической специализации предковых форм *Xylococcinae* и *Kuwaniinae* к обитанию в хвойнолиственной зоне. Группа тропических, субтропических родов подсемейства *Monophlebinae* и *Dimargarodes* (*Margarodinae*) возникли в древней Юго-Восточной Азии или Африке в верхнем мелу или эоцене, причем эволюция *Pseudaspidopectus*, *Gueriniella* и *Matesovia* (*Monophlebinae*) в дальнейшем происходила в аридных областях Евразии, где оформился их современный облик в миоцене или плиоцене, род *Pseudaspidopectus* африканского происхождения.

6 *Porphyrophora* и *Neomargarodes* (*Margarodinae*, *Margarodini*) южноафриканского (Капского) происхождения, обособившиеся от остальных кокцид в конце верхнего мела – эоцене, становление их современного облика произошло в конце палеогена. Современные ирано-туранские реликты этих родов попали в эту область по восточно-африканскому миграционному мосту в конце миоцена - начале неогена после отступления океана.

7 Направление микроэволюции по расхождению популяций *Orthezioidea* проходит по а) количеству, качеству и локализации различных структур на члениках усика, б) количеству сегментов усика, в) количеству и строению простых

и многоячеистых желез около и внутри грудных дыхалец, г) строению многоячеистых желез на теле, д) локализации желез и щетинок на теле.

8 *Orthezioidea* Палеарктики трофически связаны с кормовыми растениями из 145 семейств, *Ortheziidae* питаются на 221 видах растений из 68 семейств, а *Margarodidae* на 677 видах из 126 семейств; из них полифагов отмечено 35 видов, монофагов – 44 вида, олигофагов – 32 вида (10 узких, 8 умеренных и 13 широких), остальные 17 видов оказались с невыясненной пищевой специализацией.

9 Для *Orthezioidea* палеарктической фауны выявлены 51 вид паразитоидов и 87 видов хищных беспозвоночных, причем в семействе *Ortheziidae* паразитоиды и хищники известны только в трибе *Ortheziini* подсемейства *Ortheziinae*, а в семействе *Margarodidae* большинство хищников и паразитов обнаружены в подсемействах *Monophlebinae* и *Coelostomidiinae* и полностью отсутствуют у палеарктических видов подсемейств *Steingeliinae* и *Xylococcinae*, тогда как для палеарктических *Margarodinae* и *Matsucoccinae* известны только хищники и для *Kuwaniinae* только паразитоиды.

10 В Палеарктике *Orthezioidea* отсутствуют севернее лесного пояса, а в остальных зонах представлены неравномерно: в хвойно-широколиственных лесах Европы и Дальнего Востока обитает 23 вида *Orthezioidea* (11 ортезиид и 12 маргародид), в лесостепи фауна складывается из элементов лесного и степного комплексов, в степной и пустынной зоне обитает большинство видов (в степи - 14 видов ортезиид и 57 видов маргародид; в пустыне - 48 видов из 12 родов) хотя в пустынной зоне обитают только подсемейства *Ortheziinae*, *Monophlebinae* и *Margarodinae* и отсутствуют подсемейства *Newsteadiinae*, *Nipponortheziinae*, *Kuwaniinae*, *Matsucoccinae*, *Steingeliinae*, *Xylococcinae*.

11 Среди палеарктических *Orthezioidea* выявлено 3 вида ортезиид и 14 видов маргародид серьезных вредителей сельскохозяйственных растений, среди которых 3 вида являются карантинными объектами, а также 47 полезных видов, среди которых источник “падиевого” меда *Marchallina helenica* и все 46 палеарктических видов червецов рода *Porphyrophora*.

12 Анализ распространения карминоносных червецов и исторических сведений о древнем карминном промысле показывает, что центр происхождения карминного промысла находится в Средней Азии.

13 Карминоносные червецы могут найти практическое применение в медицине, этнографических исследованиях и поиске красильных растений.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1 Jashenko R.V. Some little known and two new Palearctic species of the genus *Drosicha* Walker (Coccinea, Margarodidae). //Selevinia. – 1994. № 1. - P.26-41.

2 Jashenko R.V. New species of the genus *Porphyrophora* Brandt (Coccinea, Margarodidae) from Kazakhstan, Turkmenistan and Mongolia. //Selevinia. - 1994, № 3. - P.22-38.

3 Яценко Р.В. Ареалы маргародид (Coccinea, Margarodidae) Восточной Европы и Северной Азии. //Selevinia. – 1994. Т. 2, № 4. - С.27-28.

4 Яценко Р.В. Трофические связи маргародид (Coccinea, Margarodidae) Казахстана, России и сопредельных территорий. //Selevinia. – 1995. - Т. 3, № 1. - С.79-85.

- 5 Jashenko R.V. Description of new species *Neomargarodes polygonis* sp. n. (Coccinea, Margarodidae) from Kazakhstan. //Selevinia. - 1996 (1997). – P. 9-11.
- 6 Jashenko R.V. Fauna, natural enemies, agricultural harm and possibility of industrial use of margarodids (Coccinea, Margarodidae) in East Europe and North Asia. //Selevinia. - 1998-1999. – P.43-50.
- 7 Яценко Р.В. Естественные враги маргародид Северной Евразии. //Мат-лы международной научной конференции, 6-8 апреля, 1999. Проблемы охраны и устойчивого сохранения биоразнообразия животных Казахстана. – Алматы. – 1999. – С.160-162.
- 8 Яценко Р.В. Красильные растения как потенциальные кормовые растения маргародид рода *Porphyrophora* (Coccinea, Margarodidae). //Мат-лы международной научной конференции, 6-8 апреля, 1999. Проблемы охраны и устойчивого сохранения биоразнообразия животных Казахстана. – Алматы. – 1999. – С.162-163.
- 9 Яценко Р.В., Амбарцумян А.А. Проблема кармина с точки зрения энтомолога и филолога. //Tethys Entomological Research. – 1999. - С.47-58.
- 10 Яценко Р.В. Внутривидовая изменчивость польского карминоносного червеца *Porphyrophora polonica* (Coccinea, Margarodidae). //Tethys Entomological Research. – 1999. - С.103-132.
- 11 Амбарцумян А.А., Яценко Р.В. К вопросу о терминах, связанных с карминным красителем, с точки зрения энтомолога и филолога. //Вестник Восточного Института. – Санкт-Петербург. – 1999. - Т. 5, № 1(9). – С.55- 77.
- 12 Яценко Р.В. Исторические сведения об использовании червецов рода *Porphyrophora* Brandt (Coccinea, Margarodidae) в карминном промысле и медицине, а также возможности их применения в этнографических исследованиях. //Tethys Entomological Research. – 2000. - Т. 2. - P.8-16.
- 13 Яценко Р.В., Кадырбеков Р.Х. Некоторые данные о влиянии Карачаганакского газоконденсатного промысла на насекомых. //Selevinia. – 2000. - №. 1-4. - С.125-130.
- 14 Яценко Р.В. Отряд равнокрылые хоботные (Homoptera). //Мониторинг биологического разнообразия заповедник Аксу-Джабаглы. Tethys Biodiversity Research. – 2002. - Т. 1. - С.29.
- 15 Яценко Р.В. Список видов кокцид заповедника Аксу-Джабаглы. //Мониторинг биологического разнообразия заповедник Аксу-Джабаглы. Tethys Biodiversity Research. – 2002. - Т. 1. – С.160-161.
- 16 Ковшарь А.Ф., Яценко Р.В. Список видов животных, занесенных в Красную книгу Казахстана, обитающих в заповеднике Аксу-Джабаглы и у его границ. //Мониторинг биологического разнообразия заповедник Аксу-Джабаглы. Tethys Biodiversity Research. – 2002. - Т. 1. – С.164-166.
- 17 Яценко Р.В. Карминоносный червец Виктории *Porphyrophora victoriae* Jashenko, 1994. - Кр. Книга Казахстана. Издание 3-е (государственное). - Алматы: Тетис, 2003. - Т. 1. - С.82-83.
- 18 Яценко Р.В. Карминоносный червец горчачковый *Porphyrophora sophorae* Archangelskaja, 1935. - Кр. Книга Казахстана. Издание 3-е (государственное). - Алматы: Тетис, 2003. - Т. 1. - С.84-85.

19 Яценко Р.В. Карминоносный червец бурачниковый *Porphyrophora arnebiae* Archangelskaja, 1935. - Кр. Книга Казахстана. Издание 3-е (государственное). - Алматы: Тетис, 2003. - Т. 1. - С.86-87.

20 Яценко Р.В. Червец карминоносный польский *Porphyrophora polonica* (Linnaeus, 1758). - Кр. Книга Казахстана. Издание 3-е (государственное). - Алматы: Тетис, 2003. - Т. 1. - С.88-89.

21 Яценко Р.В. Аннотированный список кокцид (Homoptera, Coccinea) Зайлийского Алатау (Северный Тянь-Шань). //Tethys Entomological Research. - 2004. - Т. 10. - С.21-24.

22 Jashenko R.V., Cardon D., Nowik W., 2004. *Porphyrophora* insects, a long history. Part I: from the field to the laboratory. //Proc. International Conf. Montpellier, 4-5 November. Dyes in History and Archaeology. - 2004. - P.19-21.

23 Митяев И.Д., Яценко Р.В., Казенас В.Л. Удивительный мир беспозвоночных. По страницам Красной Книги Казахстана. - Алматы: Алматыкитап, 2005. - 116 с.

24 Яценко Р.В. Польский карминоносный червец. - Удивительный мир беспозвоночных. По страницам Красной Книги Казахстана. - 2005. - С.82-94.

25 Яценко Р.В., Митяев И.Д. Завершена Красная Книга животных Казахстана. //Степной бюллетень, зима. - 2005. № 17. - С.32-33.

26 Jashenko R.V., Jashenko I.V. Intraspecific variability of the Polish Carmine Scale, *Porphyrophora polonica* (L.) (Homoptera, Margarodidae). //Proc. XIX Annual Meeting of the Society for Conservation Biology. "Conservation Biology Capacity Building and Practice in a Globalized World", University of Brasilia, 15-19 July 2005. - 2005. -P.101.

27 Яценко Р.В. Карминоносный червец Виктории *Porphyrophora victoriae* Jashenko, 1994. - Кр. Книга Казахстана. Издание 3-е (тиражирование). - Алматы: Онер, 2006. - Т. 1. - С.82-83.

28 Яценко Р.В. Карминоносный червец горчаковский *Porphyrophora sophorae* Archangelskaja, 1935. - Кр. Книга Казахстана. Издание 3-е (тиражирование). - Алматы: Онер, 2006. - Т. 1. - С.84-85.

29 Яценко Р.В. Карминоносный червец бурачниковый *Porphyrophora arnebiae* Archangelskaja, 1935. - Кр. Книга Казахстана. Издание 3-е (тиражирование). - Алматы: Онер, 2006. - Т. 1. - С.86-87.

30 Яценко Р.В. Червец карминоносный польский *Porphyrophora polonica* (Linnaeus, 1758). - Кр. Книга Казахстана. Издание 3-е (тиражирование). - Алматы: Онер, 2006. - Т. 1. - С.88-89.

31 Яценко Р.В., Казенас В.Л. Кошениль польская *Porphyrophora polonica* (L., 1758). - Кр. Книга Алматинской области. - Алматы, 2006. - Т. 1. Животные. - С.44-45.

32 Яценко Р.В. Приспособления маргародид (Homoptera, Coccinea, Margarodidae) Палеарктики для жизни в аридных условиях. //Вестник КазНУ. Сер. экол. - 2006. № 2(19). - С.26-32.

33 Яценко Р.В. Список видов Ortheziidae и Margarodidae (Homoptera, Coccinea) Палеарктики. //Вестник КазНУ. Сер. биол. - 2007. - № 3(33). - С.89-94.

34 Ященко Р.В. К вопросу о филогении маргародид (Homoptera, Coccinea, Margarodidae) Палеарктики. //Вестник КазНУ. Сер. биол. – 2007. – № 3(33). – С.100-108.

35 Ященко Р.В. О происхождении маргародид (Homoptera, Coccinea, Margarodidae) Палеарктики. //Известия НАН РК. Сер. биол. и мед. - 2007. - № 1. – С.56-59.

36 Ященко Р.В. Аннотированный список видов семейства Margarodidae (Homoptera, Coccinea) Средней Азии и Казахстана. //Известия НАН РК. Сер. биол. и мед. - 2007. - № 2. – С.3-10.

37 Ященко Р.В. Методики приготовления постоянных микроскопических препаратов кокцид (Homoptera, Coccinea). //Исследования. Результаты. – 2007. № 3. – С.188.

38 Ященко Р.В. Общая характеристика палеарктической фауны Orthezioidea и ее место в мировой фауне. //Исследования. Результаты. – 2007. № 3. – С.190.

39 Ященко Р.В. Распределение палеарктических видов червецов надсемейства Orthezioidea (Homoptera, Coccinea: Ortheziidae, Margarodidae) по зоогеографическим типам ареалов. //Исследования. Результаты. – 2007. № 3. – С.192.

40 Ященко Р.В. Распространение семейств, подсемейств, родов и видов Orthezioidea (Homoptera, Coccinea: Ortheziidae, Margarodidae) в Палеарктике и мире. //Известия НАН РК. Сер. биол. и мед. - 2007. - № 5. – С.10-12.

## ЯЩЕНКО РОМАН ВАСИЛЬЕВИЧ

Палеарктиканың *Ortheziidae* және *Margarodidae* тұқымдастарының сымырлары

Биология ғылымдарының докторы ғылыми дәрежесін қорғау

03.00.09 – энтомология

### Түйін

Зерттеу нысаны: Палеарктиканың *Ortheziidae* және *Margarodidae* (Homoptera, Coccinea) тұқымдастарының сымырлары.

Жұмыстың мақсаты - Палеарктика аймағының *Ortheziidae* және *Margarodidae* (тұқымдас үсті *Orthezioidea*) тұқымдастарының систематикасын, филогениясын, эволюциясын, сонымен қатар тіршілік ерекшеліктерін, таралуын және шаруашылық маңызын зерттеу.

Зерттеу әдістері: кокцидологиядағы тиісті бақылау жолдары, жинау, сақтау және тұрақты микроскопиялық препараттарды дайындау, сонымен қатар жүйелеу белгілері мен туыстық қатынастарына талдау жасау әдістері пайдаланылды.

Зерттеу нәтижелері: Палеарктиканың *Ortheziidae* және *Margarodidae* тұқымдастарына жататын сымырлар алғаш рет жан-жақты зерттелді. Зерттеу нәтижесінде Палеарктика сымырлары қазіргі 28 туыстың 138 түрінен, сонымен қатар 8 туыстың 15 қазба түрінен, оның ішінде *Orthezioidea* тұқымдасы 11 туыстың 28 түрінен (оның 8 туыс 24 түрі қазіргі және 4 туыстың 4 түрі қазба), ал *Margarodidae* тұқымдасы фаунасы 22 туыстың 125 түрінен (оның 20 туыс 114 түрі қазіргі және 4 туыс 11 түрі қазба) тұратыны анықталды. Сымырлар фаунасы палеарктика түрінің үлкен тобынан (111, 80,4 %) және кең таралған тропикалық және субтропикалық элементтерден (27 түр, 19,6 %) тұрады. Фаунаның басым көпшілігі қуаң жер элементтерінен тұрады және эндемизмнің жоғарғы дәрежесімен сипатталады (91 түр, 65,9 % және 3 туыс, 10,7 %).

*Orthezioidea*ның ежелгі формалары *Monophlebinae* трибасына (*Monophlebinae*, *Margarodidae*) мен *Arctortheziini* трибасына (*Ortheziinae*, *Ortheziidae*) топталған, ал *Xylococcinae* (*Margarodidae*) және *Ortheziolinae* (*Ortheziidae*) тұқымдас тармақтары қалыптасқан және эволюциялық жолмен жетілген. *Xylococcus*, *Matsucoccus*, *Steingelia* және *Kuwania* туыстарының арғытегенің формалары төменгі бор дәуірінде Гондвана, Катазия тропикалары немесе Сунда материгінде (Оңтүстік Шығыс Азия) пайда болған және Ангариданың оңтүстік бөлігін біртіндеп қоныстанған; жоғарғы бор уақытында араморфоз жүрді, ол *Xylococcinae* және *Kuwaniinae*ның арғытегі формалары қылқан жапырақты аймақта тіршілік етуге морфологиялық бейімделді және қоректік машықтанды.

Ежелгі Оңтүстік Шығыс Азия мен Африкада жоғарғы бор мен эоценде *Monophlebinae* және *Dimargarodes* (*Margarodinae*) тұқымдас тармақтарының тропикалық, субтропикалық туыстары пайда болды, ал *Pseudaspidoproctus*, *Gueriniella* и *Matesovia* (*Monophlebinae*) эволюциясы одан әрі Еуразияның қуаң аймақтарында өтті, олардың қазіргі кескіні, африкандық текті *Pseudaspidoproctus* туысы миоцен немесе плиоценде қалыптасты. Эоценде – жоғарғы бор соңында басқа сымырлардан оқшау қалған, шығу тегі оңтүстік африкалық (Каптық)

*Porphyrophora* және *Neomargarodes* (Margarodinae, Margarodini) қазіргі кескіні палеогеннің соңында қалыптасты. Осы туыстардың қазіргі иран-тұран қалдықтары бұл аймаққа шығыс-африкандық қоныс ауыстыру арқылы мұхиттың кері шегінісінен кейін миоцен соңы – неоген басында пайда болды.

Палеарктика *Orthezioidea*сы өсімдіктің 145 тұқымдасымен қоректік байланыста, сонымен бірге *Ortheziidae* өсімдіктің 68 тұқымдасының 221 түрімен, ал *Margarodidae* 126 тұқымдасының 677 түрімен қоректенеді; олардың ішінде 35 түр - полифаг, 44 түр - монофаг, 32 түр - олигофаг (10 тар, 8 қалыпты және 13 кең), қалған 17 түрдің қоректік байланысы белгісіз.

Палеарктика фаунасындағы *Orthezioidea* үшін паразиттің 51 түрі және жыртқыш омыртқасыздардың 87 түрі анықталды, *Ortheziidae* тұқымдасында паразиттер мен жыртқыштар тек *Ortheziinae* тұқымдас тармағының *Ortheziini* трибасында ғана белгілі, ал *Margarodidae* тұқымдасында паразиттер мен жыртқыштардың басым көпшілігі *Monophlebinae* және *Coelostomidiinae* тұқымдас тармақтарында, *Steingeliinae* және *Xylococcinae* тұқымдас тармақтарының палеарктикалық түрлерінде мүлдем кездеспейді. Палеарктикалық *Margarodinae* мен *Matsucoccinae*да тек жыртқыштар және *Kuwaniinae* үшін тек паразиттер белгілі.

Палеарктикада *Orthezioidea* орман белдеуінің солтүстігінде кездеспейді, ал басқа аймақтарда біркелкі кездеседі: Еуропа мен Киыр Шығыстың қылқан-жалпақжапырақты ормандарында *Orthezioidea*ның 23 түрі (11 ортезиид и 12 маргародид), ал орманды дала фаунасы орман және дала бірлестіктерінен тұрады. Түрлердің басым көпшілігі далалы және шөлді аймақтарда (далада – ортезидтің 14 түрі және маргародидтің 57 түрі; шөлде – 12 туыстың 48 түрі), кездескенмен шөлді аймақта тек *Ortheziinae*, *Monophlebinae* и *Margarodinae* тұқымдас тармақтары ғана тіршілік етеді, ал *Newsteadiinae*, *Nipponortheziinae* және *Kuwaniinae*, *Matsucoccinae*, *Steingeliinae*, *Xylococcinae* тұқымдас тармақтар өкілдері кездеспейді.

Палеарктикалық *Orthezioidea* ішінде ортезиидтің 3 түрі маргародидтің 14 түрі ауыл шаруашылық өсімдіктерінің зиянкестері, олардың ішіндегі 3 түр карантин нысаналары, ал 47 түр пайдалы, олардың ішінде *Marchallina helenica* және *Porphyrophora* туысының 46 палеарктикалық түрі “шырын” балы көзі болып табылады.

Карминді сымырлардың таралуы мен ежелгі карминді өнеркәсіп жайлы тарихи мәліметтерді талдау, карминді кәсіптің шығу тегі және орталығы Орта Азия екенін көрсетеді. Карминді сымырлар медицинада, энтографиялық зерттеулерде және жаңа бояу өсімдіктерін іздеуде практикалық қолдау табады.

# JASHENKO ROMAN VASILIEVITCH

Scale insects of families Ortheziidae and Margarodidae of Palaearctic

Thesis for the Degree of the Doctor of Biological Sciences

03.00.09 – entomology

## Summary

The object of investigation: Scale insects of families Ortheziidae and Margarodidae (Homoptera, Coccinea) of Palaearctic fauna.

The purpose of investigation is systematics, phylogeny, evolutions, and also features of a mode of life, distribution and economic value of families Ortheziidae and Margarodidae (superfamily Orthezioidea) of Palaearctic region.

Material and methods of investigation: material consists of own observation and collecting in field in 1983-2007 as well as studying the scale insects collections of 18 museums from 15 countries, the methods have been used accepted in coccidological techniques of observation, collecting, storage and preparation of constant microscopic slides, and also the analysis of systematic characters and related relations.

Results of investigation: for the first time all-round generalising studying of scale families Ortheziidae and Margarodidae of Palaearctic has been spent. It has been as a result found out, that Palaearctic Orthezioidea consists of recent 138 species from 28 genera, and also 15 fossil species from 8 genera. Among them family Ortheziidae is presented by 28 species from 11 genera (from them recent 24 species from 8 genera and 4 fossil species from 4 genera) Family Margarodidae fauna consists of 125 species from 22 genera (among them - recent 114 species from 20 genera and 11 fossil species from 4 genera). The fauna consists of the big group own Palaearctic species (111 species, 80,4 %) and widespread tropical and subtropical elements (27 species, 19,6 %). All fauna basically consists of aridic elements and it is characterised by high degree of endemism (91 species, 65,9 % and 3 genera, 10,7 %).

The most ancient forms Orthezioidea are concentrated in tribe Monophlebini (Monophlebinae, Margarodidae) and tribe Arctortheziini (Ortheziinae, Ortheziidae), and the most specialised and evolutionary advanced have appeared subfamily Xylococcinae (Margarodidae) and Ortheziolinae (Ortheziidae).

Ancestor forms of genera *Xylococcus*, *Matsucoccus*, *Steingelia* and *Kuwania* in Cretaceous period were formed in tropics of Gondwana, Katasia or continent Sunda (South East Asia) and have gradually occupied southern part of Angarida; in upper cretaceous time has occurred aromorphosis, led to occurrence of morphological and trophic specialisation of ancestor forms Xylococcinae and Kuwaniinae to dwelling in mixed coniferous-broad-leaved forest zone. Group of tropical, subtropical genera of subfamily Monophlebinae and genus *Dimargarodes* (Margarodinae) have arisen in ancient southeast Asia or Africa in top of Cretaceous period or Eocene, and evolution of *Pseudaspidopectus*, *Gueriniella* and *Matesovia* (Monophlebinae) occurred further in aridic areas of Eurasia where their modern character was formed in Miocene or Pliocene; genus *Pseudaspidopectus* has the African origin.

*Porphyrophora* and *Neomargarodes* (Margarodinae, Margarodini) have the South African (Cape) origin, stood apart from the others coccids in the end of the upper Cretaceous – Eocene, formation of their modern character has occurred in the end of Palaeogene. Modern Iran-Turan relicts of these genera have got to this area along the East African migratory bridge in the end of Miocene - the beginning of a Neogene after ocean deviation.

Orthezioidea of Palaearctic are connected trophically with host plants from 145 families. Ortheziidae eat on 221 species of host plants from 68 families, and Margarodidae on 677 species from 126 families; among them there are polyphages 35 species, monophages – 44 species, oligophages – 32 species (10 narrow, 8 moderated and 13 wide oligophages), the host plants for others 17 species are not known.

51 parasitoids and 87 species of predatory invertebrates are revealed for fauna of Palaearctic Orthezioidea. In family Ortheziidae the parasitoids and predators are known only in tribe Ortheziini of subfamily Ortheziinae, and in family Margarodidae the majority of predators and parasites are found out in subfamilies Monophlebinae and Coelostomidiinae, they completely are absent on Palaearctic species of subfamily Steingeliinae and Xylococcinae whereas predators for Palaearctic Margarodinae and Matsucoccinae and only parasitoids for Kuwaniinae are known only.

In Palaearctic region Orthezioidea are absent to the north of a forest zone, and in other zones are presented non-uniformly: East 23 species Orthezioidea (11 ortheziids and 12 margarodids) inhabit mixed coniferous-broad-leaved forest of Europe and the Far, in forest-steppe the fauna consists of elements of forest and steppe complexes. The species majority inhabit steppe and deserted zone (in steppe - 14 species of ortheziids and 57 species of margarodids; - 48 species from 12 genera) though in a deserted zone only subfamilies Ortheziinae, Monophlebinae and Margarodinae live and subfamilies Newsteadinae, Nipponortheziinae and Kuwaniinae, Matsucoccinae, Steingeliinae, Xylococcinae are absent in desert.

Among Palaearctic Orthezioidea 3 species of ortheziids and 14 species of margarodids are serious pests of agricultural plants, among them only 3 species are quarantine objects. Also 47 useful species including a source of honey *Marchallina helenica* and all 46 Palaearctic species of the genus *Porphyrophora* are revealed.

The distribution analysis of carmine scales and historical data about ancient carmine industry shows, that the origin centre of carmine industry is Central Asia.

Carmine scales have a practical significance in medicine, ethnographic researches and search of new dyeing plants.

*Яценко Роман Васильевич*

**Червецы  
семейств *Ortheziidae* и *Margarodidae* Палеарктики**

03.00.09 - энтомология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

ИБ № 3368. Подписано в печать 25.04.2008 г. Формат бумаги 60x84/16.  
Бумага офсетная. Печать – RISO. Объем 2,0 п.л. Тираж 120 экз.  
Заказ № 16

Отпечатано в Научном обществе “Tethys”  
Алматы, пр. аль-Фараби, 93 а, Тетис