

0 - 785929



*На правах рукописи*

Соловьев Алексей Вячеславович

**ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ  
ВЗАИМООТНОШЕНИЯ СЛИЗНЕВИДОК РОДА *PARASA* AUCT.  
(LEPIDOPTERA, LIMACODIDAE)**

**03.02.05 – энтомология**

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2010

Работа выполнена на кафедре зоологии естественно-географического  
факультета ГОУ «Ульяновский государственный педагогический  
университет имени И.Н. Ульянова»

**Научный руководитель:** кандидат биологических наук  
Вадим Викторович Золотухин

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор  
Анатолий Александрович Стекольников

кандидат биологических наук  
Игорь Васильевич Шамшев

**Ведущая организация:** Саратовский государственный университет  
им. Н.Г. Чернышевского

Защита состоится 03 февраля 2011 г. в 16 час. на заседании совета  
Д 212.232.08 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Санкт-  
Петербургском государственном университете по адресу: 199034, Санкт-  
Петербург, Университетская наб., д. 7/9, ауд. 133.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке им. А.М. Горького  
Санкт-Петербургского государственного университета.

Автореферат разослан 07 декабря 2010 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук  
e-mail: [katrin.home@mail.ru](mailto:katrin.home@mail.ru)



  
Е.Б. Ягунова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Род *Parasa* auct. является одной из наиболее крупных таксономических группировок слизневидок (сем. Limacodidae), включающей около 10% видов семейства, встречающихся в Северной и Южной Америке, Африке и Юго-Восточной Азии. К настоящему времени он исследован очень слабо, не выявлены его диагностические признаки и состав. Традиционно в него включаются виды на основании наличия зелёного пигмента на груди или крыльях, однако этот признак не может рассматриваться в качестве уникального и определяющего его объём, поскольку характерен и для некоторых других родов слизневидок (*Pantoctenia* Felder, 1874, *Coenobasis* Felder, 1874, *Euclea* Hübner, 1819 и др.).

Неизвестными остаются родственные связи рода с *Latoia* Guérin-Ménéville, 1844, *Lemuriostroter* Hering, 1957, *Somara* Walker, 1855, *Delorhachis* Karsch, 1896, *Stroter* Karsch, 1899, *Callochloa* Packard, 1864 и *Letois* Felder, 1874, некоторыми исследователями рассматривающимися в качестве синонимов к *Parasa*. Это связано с недостатком морфологических и молекулярных исследований, а также с отсутствием попыток структуризации всего семейства слизневидок и реконструкции его филогении. Все эти роды, наряду с *Parasa*, были включены в исследование для комплексного и достоверного филогенетического анализа. До настоящего времени у половины видов комплекса неизвестными оставались данные по морфологии их генитального аппарата, наиболее важного в диагностических целях. Все работы последних лет по изучению рода – это описания новых для науки видов, основанные лишь на поверхностном и неполном исследовании их морфологии, и публикации данных по биологии отдельных, часто неверно определённых, представителей комплекса. Такой подход, естественно, не может дать представление о структуре рода и его филогенетических связях.

Изучение представителей рода актуально и в свете их экономической важности, поскольку некоторые виды (*bicolor* Walker, *lepida* Cramer, *virescens* Matsumura, *darma* Moore, *pastoralis* Butler и др.) являются первостепенными

вредителями сельскохозяйственных культур Юго-Восточной Азии и Африки – различных пальм, риса, банана, чая, кофе и т.д.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы – выявление монофилетических групп видов рода *Parasa* auct. для разработки системы рода. Для её достижения были поставлены следующие задачи:

1. Ознакомиться с видовым составом слизневидок рода *Parasa* auct. мировой фауны и комплекса близких родов в результате работы с коллекционным, в том числе типовым, материалом.

2. Исследовать особенности морфологии имаго и преимагинальных стадий развития для выявления признаков, пригодных для построения системы рода и последующего филогенетического анализа.

3. Провести филогенетический анализ на основе морфологических признаков с использованием кладистических методов и молекулярно-генетических данных для выявления родственных отношений между видами и группами видов, вовлечённых в исследование.

4. Рассмотреть систематическое положение всех видов, прежде относимых к *Parasa* auct.

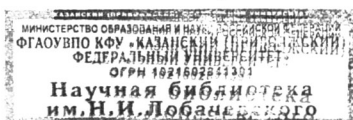
5. Предложить систему рода *Parasa* auct. и установить его структуру, определить объём всех родов, прежде ассоциированных с ним.

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

1. Род *Parasa* auct. в традиционном понимании признается полифилетическим и разделяется на 43 четко очерченные монофилетические линии родового ранга.

2. Распространение рода *Parasa* s. str. ограничено американским континентом, и в его состав входят лишь 7 видов. В широком смысле в состав *Parasa* s. lat. следует включить 12 видов, также известных лишь из Нового Света.

3. Роды *Stroter* Karsch, 1899, *Letois* Felder, 1874, *Somara* Walker, 1855, *Delorhachis* Karsch, 1896 и *Latoia* Guérin-Ménéville, 1844, ранее включаемые в *Parasa*, являются монофилетическими, ясно очерченными и не близко



родственными роду *Parasa* s. str. группами.

**Научная новизна.** Ревизован род *Parasa* s. str. и установлено систематическое положение всех вовлечённых в исследование видов. Впервые для выявления филогенетических отношений между представителями комплекса *Parasa* auct. и вычленения естественных группировок был использован комплексный анализ морфологических и молекулярно-генетических признаков. Помимо *Parasa* auct., в исследование были вовлечены представители родов *Stroter* Karsch, 1899, *Callochloa* Packard, 1864, *Letois* Felder, 1874, *Somara* Walker, 1855, *Delorhachis* Karsch, 1896 и *Latoia* Guérin-Ménéville, 1844, часто рассматривающиеся в составе *Parasa*. Впервые показана полифилия комплекса *Parasa* auct. в традиционном понимании его объёма. Уточнён видовой состав и выявлены диагнозы всех вовлечённых в исследование родов, выделены 37 ясно очерченных групп видов, которые предложено рассматривать в ранге самостоятельных родов; установлено 10 новых родовых эпитетов. В ходе исследования для 77 видов изменена родовая комбинация, 107 видов предложено рассматривать в составе новых, ещё не описанных родов. Описано 27 новых для науки видов, обозначены лектотипы для 21 таксона, установлена синонимия 10 видовых названий, два вида восстановлены из некорректной синонимии. Род *Letois*, прежде традиционно рассматривающийся в качестве синонима к *Parasa*, восстановлен в статусе.

**Теоретическая и практическая значимость.** Работа значительно дополняет имеющиеся данные о таксономической структуре семейства Limacodidae, рассматривая наиболее проблематичный в плане систематики род *Parasa* и комплекс смежных родов. Видовой состав изучаемого комплекса *Parasa* auct. был увеличен на 27 новых для науки видов, установлена синонимия 10 видовых названий, два вида восстановлены из некорректной синонимии.

В результате исследования выявлены 43 монофилетические ветви внутри семейства слизневидок, которые предложено рассматривать в качестве самостоятельных таксонов родового ранга. Даны обоснованные диагнозы и

уточнён объём уже описанных родов *Parasa*, *Latoia*, *Stroter*, *Lemuriostroter*, *Letois*, *Delorhachis* и *Somara*. Все выявленные монофилетические группы, включая *Parasa*, снабжены чёткими диагнозами, основанными на филогенетическом анализе, а их видовой состав ревизован. Последнее является необходимым условием видового и родового определения, и что особенно актуально в связи с экономической важностью их гусениц – первостепенных вредителей многих сельскохозяйственных и садово-парковых культур. По изучаемой группе составлен список вредителей Вьетнама (Solovyev et al., 2009) и передан Вьетнамской стороне.

**Апробация работы и публикации.** Результаты работы были доложены на XIII съезде Русского энтомологического общества в Краснодаре в 2007 г., на научно-практических конференциях “День Науки” в Ульяновском государственном педагогическом университете им. И.Н. Ульянова в 2008 и 2010 г., на III национальной научной конференции по экологии и биоресурсам в Ханое (Вьетнам) в 2009 г., на региональной научной конференции “Исследования молодых учёных в биологии и экологии” в Саратовском государственном университете им. Н.Г. Чернышевского в 2010 г.

Основные положения диссертации опубликованы в восьми статьях, две из которых в журналах, включённых в список изданий, рекомендованных ВАК, и в двух тезисах.

**Структура и объём работы.** Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка цитируемой литературы (141 наименование, в том числе 126 работ на иностранных языках и 3 Интернет-ссылки) и 8 приложений. Основная часть содержит 137 страниц текста и сопровождается 36 рисунками. Восемь приложений на 81 странице включают кодирование морфологических признаков и их матрицу для кладистического анализа, информацию по материалу, вовлечённому в молекулярно-генетический анализ, последовательности нуклеотидов, аннотированный список родовых групп и видов, исторический обзор родовой принадлежности всех вовлечённых в исследование видов, таблицу с трофическими связями представителей изучаемой

группы, а также изображения генитальных аппаратов обоих полов.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность своему научному руководителю В.В. Золотухину (УлГПУ) за курирование научной деятельности и советы, а также многим другим энтомологам, без которых выполнение этой работы оказалось бы невозможным. Автор особенно благодарен своим родным и друзьям за моральную поддержку.

Работа выполнена при поддержке Thomas Witt Stiftung (Мюнхен) в 2005–2010 гг., гранта Федеральной программы поддержки ведущих научных школ, проекта НШ-7130.2006.4 и гранта РФФИ № 08-04-90300-Вьет\_а.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Материал и методы**

Основой для написания работы послужили типовые и нетиповые экземпляры коллекций 35 крупнейших музеев и институтов России, Западной Европы, Японии, Китая и США, а также 10 частных коллекций. Проведены экспедиционные выезды на Дальний Восток России (2005 и 2006 гг.), в Малайзию (2006 г.) и во Вьетнам (2008 и 2009 гг.). Изучено 312 типовых экземпляров представителей изучаемого комплекса, просмотрено и обработано порядка 10000 экз. имаго, около 100 экз. гусениц, изготовлено более 2000 постоянных препаратов различных морфологических структур.

Исследованием были охвачены все представители изучаемого комплекса (230 видов, около 10% всех видов слизневидок), 27 из которых описаны как новые для науки. В морфологических и молекулярно-генетических исследованиях в качестве внешней группы взяты представители 13 родов слизневидок, занимающих разное систематическое положение.

Работа предполагает стандартные методы сбора, фиксации и препарирования материала. Особого внимания заслуживают методы анализов морфологических и молекулярно-генетических признаков.

Кладистический анализ проводился с использованием программы Nona 2.0 (для Windows) с интерфейсом Winclada 1.00.08 и Paup 4.0 с интерфейсом

PaupUp 1.0.3.1 Beta. Исходная матрица получена в программе Microsoft Excel 2002 и далее, посредством программы Mesquite 2.6, экспортирована в формат Nexus, совместимый для обеих Nona и Paup. Принцип парсимонии был выбран в качестве оптимального. В программе Nona использовался алгоритм “Ratchet (Island Hopper)” для поиска наиболее экономных кладограмм (критерии поиска: 20000 итераций, 5 деревьев удерживаются после каждой итерации, 10% признаков в выборке), далее все узлы без поддержки были элиминированы (операция “hard collapsing”), а на основе полученных кладограмм была получена консенсусная кладограмма (строгий консенсус). Для подтверждения полученных топологий проводился дополнительный анализ со взвешиванием признаков – “последовательное приближённое взвешивание” (“successive approximation weighting”), с использованием программы Paup, на основе “эвристического поиска” (“heuristic search”) со следующими критериями: алгоритм TBR (“tree bisection and reconnection”), 1000 итераций, 10 деревьев удерживаются при каждой итерации. Взвешивание признаков осуществлено на основе индекса RC (“rescaled consistency index”). Консенсусные кладограммы (строгий консенсус) обоих анализов построены в программе Winclada и подготовлены для публикации в программе Corel Draw 13.

Выделение, амплификация, секвенирование и выравнивание ДНК проведено в Университете Гуэлфа (Canadian Centre for DNA Barcoding, University of Guelph) в рамках самостоятельного проекта BOLD: LIMBC по стандартным методикам (<http://www.boldsystems.org>). Молекулярным маркером служил фрагмент гена цитохромоксидазы I (*COI*, 5'). Дополнительные последовательности нуклеотидов для 7 видов были заимствованы из GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>).

Реконструкция филогенетических отношений на основе молекулярных данных производилась в программе Mega 4.1 с использованием метода объединения ближайших соседей (“Neighbor-Joining”), модель “Maximum composite Likelihood”. Для кластеров находилась бутстреп-поддержка (с 3000 итераций).

## Глава 2. История изучения рода *Parasa* auct.

До выхода в свет серии Die Groß-Schmetterlinge der Erde (Hering, 1928; 1931; 1933; Dyar, 1935) род *Parasa* объединял разнообразных бабочек из более 20 родов семейств Limacodidae и Chrysopolomidae. В настоящее время большинство этих родов рассматривается в качестве самостоятельных, ясно обособленных и неродственных *Parasa*. Однако статус и филогенетические связи с *Parasa* родов *Latoia* Guérin-Ménéville, 1844, *Lemuriostroter* Hering, 1957, *Somara* Walker, 1855, *Delorhachis* Karsch, 1896, *Stroter* Karsch, 1899, *Callochloa* Packard, 1864 и *Letois* Felder, 1874 остаются неизвестными и дискуссионными до настоящего времени. Они могут рассматриваться в роли синонимов или приводятся как самостоятельные, но без подкрепления их статуса чёткими и достоверными диагнозами, а конспецифичные таксоны могут включаться в различные роды одним и тем же исследователем. Наибольшие трудности возникают с пониманием объёма наиболее крупных из перечисленных родов – *Parasa* auct. и *Latoia*; их синонимия не была активно поддержана научным сообществом (Epstein, Corrales, 2004; Solovyev, Witt, 2009; Соловьев, 2010), однако их объём и диагнозы оставались неустановленными.

Работы последних десятилетий по изучению рода *Parasa* auct. преимущественно посвящены описаниям новых для науки видов или биологии отдельных, часто неверно определённых, представителей – вредителей сельскохозяйственных и садово-парковых культур, а филогенетические и комплексные морфологические исследования полностью отсутствуют.

Таким образом, достоверный диагноз рода *Parasa* до настоящего времени отсутствует, а его объём по-разному понимается разными исследователями.

## Глава 3. Морфологический обзор семейства Limacodidae и его структура

Рассмотрены признаки имаго и преимагинальных стадий развития слизневидок. Особое внимание уделено филогенетически значимым признакам, пригодным для построения родовой системы семейства.

Обсуждена система родов слизневидок, предложенная Холловеем (Holloway, 1986) и дополненная оригинальными исследованиями (Соловьев, 2009; Solovyev, 2009). На основании признаков формы антенн самцов, особенностей жилкования переднего крыла, модификаций генитальных аппаратов самцов и самок и морфологического типа гусениц эта система разделяет семейство на 5 линий. К двум таким линиям принадлежат представители *Parasa* auct., что однозначно свидетельствует о полифилии всего изучаемого комплекса или о недостатках самой системы.

#### Глава 4. Морфологический обзор комплекса *Parasa* auct. и ассоциированных с ним родов

В главе рассмотрены морфологические признаки имаго и преимагинальных стадий комплекса *Parasa* auct., в котором на основе генерализованного плана строения, характерного для всего семейства слизневидок, встречается множество модификаций, затрагивающих рисунок переднего крыла и груди, жилкование обеих пар крыльев, генитальные аппараты самцов (рис. 2) и самок, особенности строения гусениц. Отмечается отсутствие единого плана строения у представителей *Parasa* auct. Подробно рассмотрена морфология типового вида рода *Parasa*, *P. chloris* (рис. 1), а также типовых видов всех ассоциированных с *Parasa* родов. Произведена оценка признаков в свете их филогенетической значимости для построения системы рода. Признаки, определяющие объём рода в традиционном своём понимании, априорно не были выявлены. Ранее рассматривающиеся в качестве возможных апоморфий рода *Parasa* признаки наличия зелёного пигмента на крыльях или груди имаго и наличия чёрных пятен у гусениц на сегментах А8 и А9 также не являются уникальными.

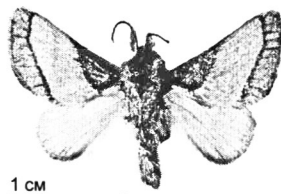


Рис. 1. Типовой вид рода *Parasa*, *P. chloris*

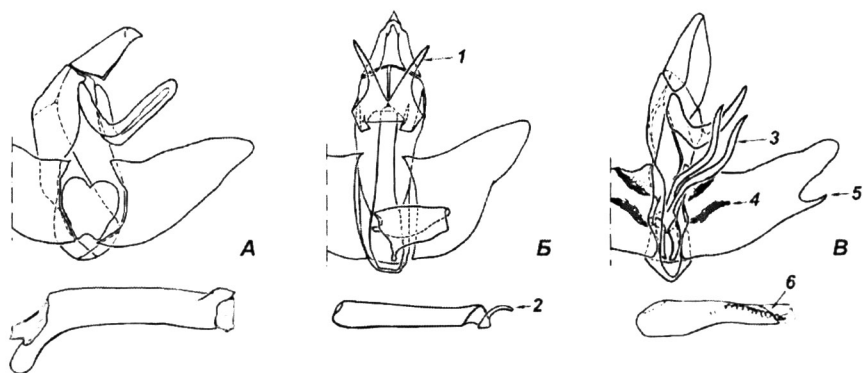


Рис. 2. Примеры модификаций генитальных аппаратов самцов на основе генерализованного плана строения (А): А – *lepida* Cramer; Б – *francesca* Swinhoe; В – *bicolor* Walker. Обозначения модификаций: 1 – расщеплённый гнатос; 2 – спиралевидный отросток эдеагуса; 3 – дорсальные отростки юксты; 4 – щетинконосные базальные выросты вальв; 5 – саккулярные отростки вальв; 6 – корнутусы везики эдеагуса.

## Глава 5. Анализ филогенетических связей между представителями *Parasa* auct.

**5.1. Анализ морфологических признаков.** На основании проведённого морфологического обзора исследуемой группы была составлена матрица, включающая 130 признаков для 126 видов. Из этих признаков 107 – бинарные, остальные имеют более двух состояний; 47 отражают особенности переднекрылового рисунка, 5 – жилкования крыльев, 57 – генитального аппарата самцов и 12 – самок, остальные 9 признаков характеризуют другие морфологические структуры. Для признаков выбрана оптимизация Фитча. Признаки преимагинальных стадий развития не использовались из-за их слабой изученности и отсутствия достаточного количества репрезентативного материала, необходимого для исследования.

В качестве видов внешней группы были взяты *Pantoctenia gemmans* Felder, 1874, *Altha nivea* Walker, 1862 и *Austrapoda hepatica* Inoue, 1987, относящиеся к разным морфологическим линиям внутри семейства, среди которых род *Pantoctenia* является носителем большинства плезиоморфий.

В результате анализа без взвешивания признаков на основе алгоритма

“Ratchet” было получено 34656 деревьев длиной 381 шаг (индексы  $C_i = 45$ ,  $R_i = 79$ ). Консенсусная кладограмма имела длину 404 шага ( $C_i = 42$ ;  $R_i = 77$ ). Укоренение произведено с использованием таксона *Pantoctenia gemmans*.

Анализ со взвешиванием признаков, проведённый для подтверждения топологий предыдущего анализа, дал 15482 дерева длиной 452 шага (“tree best score” = 140,40075). Консенсусная кладограмма имела длину 462 шага ( $C_i = 37$ ;  $R_i = 77$ ). Во всех случаях неподдержанные узлы были элиминированы. Основные клады были подтверждены обоими анализами, со взвешиванием признаков и без.

**5.2. Анализ молекулярно-генетических данных.** В анализ был включен 71 вид, в том числе 42 вида из комплекса *Parasa* auct. Длина изучаемой последовательности гена *COI* составляла от 598 до 658 п.н., включая 279 переменных и 243 парсимониально информативных сайтов. В качестве внешней группы были отобраны виды родов, принадлежащих к разным надродовым группам слизневидок (Holloway, 1986; Solovyev, Witt, 2009): *Pantoctenia* Felder, 1874, *Altha* Walker, 1862, *Barabashka* Solovyev et Witt, 2009, *Belippa* Walker, 1865, *Caissa* Hering, 1931, *Cania* Walker, 1855, *Coenobasis* Felder, 1874, *Mahanta* Moore, 1879, *Miresa* Walker, 1855, *Orthocraspeda* Hampson, 1893, *Phlossa* Walker, 1858 и *Scopelodes* Westwood, 1841.

Филогенетические деревья, полученные как в результате анализа морфологических, так и молекулярно-генетических признаков, в целом соответствуют друг другу (например, рис. 3), но многие узлы дерева, построенного на основе анализа молекулярно-генетических признаков, характеризуются слабой бутстреп-поддержкой. Подобная слабая статистическая поддержка была ожидаемой, поскольку была изначально предопределена выбором короткой последовательности нуклеотидов для филогенетического анализа и включением в исследование видов, принадлежащих разным монофилетическим линиям семейства слизневидок. Это позволяет рассматривать полученные результаты анализа молекулярно-генетических признаков только в качестве дополнительных.

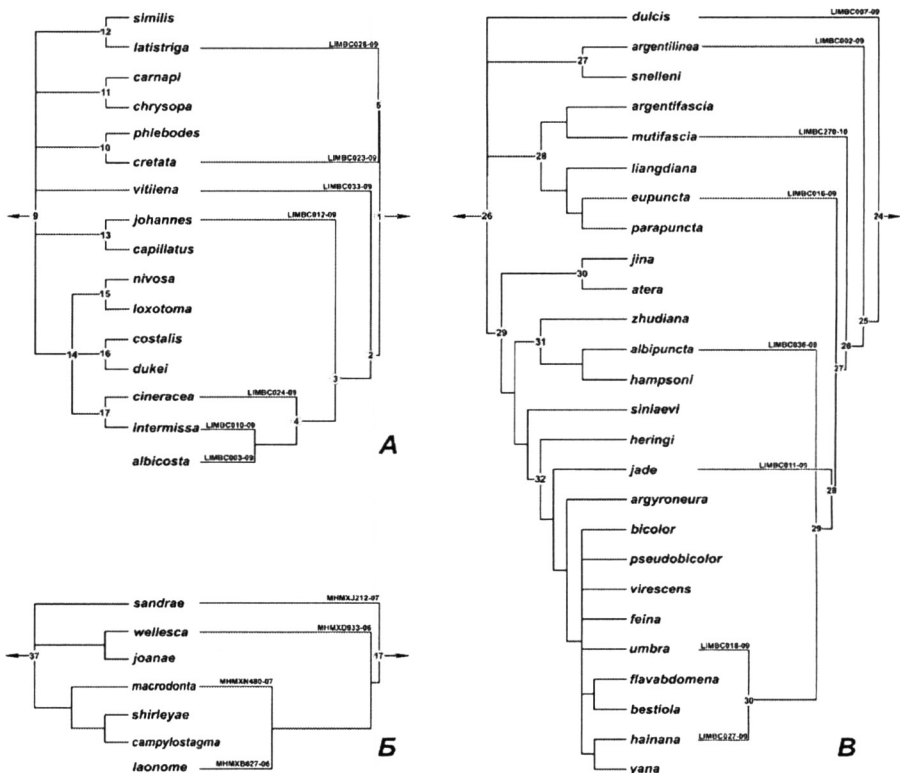


Рис. 3. Соответствие отдельных клад филогенетических деревьев, полученных в результате анализа морфологических признаков на основе алгоритма Ratchet (слева) и молекулярно-генетических данных (справа): *A* – кланды 9 (слева) и 1 (справа); *B* – кланды 37 (слева) и 17 (справа); *B* – кланды 26 (слева) и 24 (справа). Обозначения: код на ветвях филогенетического дерева указывает номер образца в проекте BOLD; номер, заключённый в серый круг, соответствует номеру кланды.

**5.3. Результаты филогенетического анализа.** Рассмотрена и диагностирована 51 кланды, полученная в результате анализа морфологических и молекулярно-генетических признаков. Проанализировано соответствие кланды всех филогенетических деревьев по числу включаемых таксонов, а также их поддержка. При этом монофилия рода *Parasa* aust. в традиционном понимании объёма, с включением видов мировой фауны, оказалась опровергнутой.

Выявлены 43 монофилетические группы видов, которые предложено рассматривать в ранге самостоятельных родов, при этом описания 10 родов уже находятся в печати. Из них только 26 групп (42 вида) были вовлечены в

молекулярно-генетические исследования. В результате 16 видов, каждый из которых является представителем отдельной группы, образовали преимущественно статистически слабо поддерживаемые клады; их филогенетические отношения с другими группами видов остаются из-за этого недостоверными. Представители остальных 10 групп образовали соответствующие 10 самостоятельных кластеров, 7 из которых обладают бутстреп-поддержкой более 65%, но 3 – менее 50%. При этом кластер, определяющий объём рода *Parasa* s. str., имеет бутстреп-поддержку 99%, а *Parasa* s. lat. – 97%, что свидетельствует о высоком уровне достоверности топологий. Подтверждён самостоятельный статус родов *Somara*, *Stroter*, *Letois*, *Delorhachis* (рис. 3, А) и *Latoia*. В результате всех анализов доказана синонимия родовых названий *Parasa* Moore, 1859 s. str. и *Callochlora* Packard, 1864, а также *Latoia* Guérin-Ménéville, 1844 и *Lemuriostroter* Hering, 1957.

#### **Глава 6. Монофилетические группы видов комплекса *Parasa* auct. и ассоциированных с ним родов**

Таким образом, род *Parasa* auct. в традиционном понимании объёма, с включением видов мировой фауны, представляет собой искусственный комплекс, объединяющий виды с зелёным рисунком на груди и крыльях. При этом гетерогенность этого комплекса была продемонстрирована намного раньше и выражалась, прежде всего, в отсутствии его достоверного диагноза. На основании проведённого филогенетического анализа и в результате выявленных филогенетических связей между вовлечёнными в исследование видами, было установлено, что распространение рода *Parasa* s. str. ограничено американским континентом, а в его состав следует включить только 7 видов. Остальные виды изучаемого комплекса принадлежат другим самостоятельным родам и монофилетическим родовым группам (в скобках указано количество включённых видов): *Latoia* Guérin-Ménéville (15), *Somara* Walker (6), *Delorhachis* Karsch (10), *Stroter* Karsch (7), *Letois* Felder (4), *Thespea* Solovyev (24), *Polyphena* Solovyev (11), *Circeida* Solovyev (5), *Nephelmorpha* Solovyev (2),

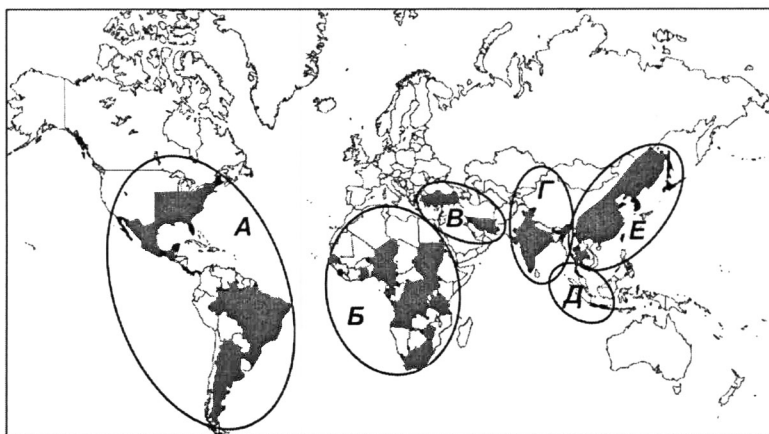


Рис. 4. Распространение групп изучаемого комплекса: А – *Parasa* s. lat., Б – *Somara* s. lat., В – группа “*inexpectata*”, Г – *Canon*, Д – *Laphridia*, Е – группа “*sinica*”.

*Melinaria* Solovyev (3), *Soteira* Solovyev (6), *Canon* Solovyev (2), *Thronia* Solovyev (4), *Laphridia* Solovyev (1), *Aergina* Solovyev (8), группы “*wellesca*” (17), “*cebrenis*” (5), “*lepida*” (19), “*consocia*” (7), “*sinica*” (3), “*darma*” (2), “*undulata*” (3), “*sagittata*” (1), “*inexpectata*” (2), “*dulcis*” (1), “*metaphaea*” (1), “*affinis*” (11), “*marginata*” (8), “*urda*” (4), “*viridissima*” (3), “*vivida*” (2), “*hexamitabola*” (2), “*trapezoidea*” (1), “*viridifascia*” (1), “*nana*” (1), “*irrationalis*” (1), “*tamara*” (1), “*chapmani*” (2), “*carapi*” (2), “*costalis*” (2), “*intermissa*” (4), “*nivosa*” (3). Статус 6 видов остаётся неизвестным по причине отсутствия материала. Все перечисленные таксоны морфологически ясно обособлены друг от друга и преимущественно географически разобщены (рис. 4).

Филогенетические связи между выделенными группами видов прослеживаются очень слабо. Однако для 21 родовой группы было выделено 5 надродовых комплексов. Для выявления степени родства всех групп и установления их положения внутри семейства слизневинок необходимо включение в анализ большинства родов семейства. Однако род *Parasa* s. str. (*s. nova*) и группа “*cebrenis*” могут быть объединены в надродовой комплекс, который определяет объём *Parasa* s. lat. (*s. nova*) и включает 12 видов. Обе группы известны только из американского континента и обнаруживают схожие моди-

фикации генитальных аппаратов самцов, в частности, образование сильно склеротизированных лопастей анеллусом. Роды *Thespea* s. str., *Nephelimorpha*, *Circeida*, группа “dulcis” образовали надродовую группу *Thespea* s. lat. на основе анализов морфологических и молекулярно-генетических признаков. Роды *Somara* s. str., *Delorhachis*, *Letois*, *Stroter* и группы “carnapi”, “costalis”, “nivosa”, “chapmani” и “intermissa” были включены в надрод *Somara* s. lat. Группы “tamara” и “affinis” s. str. вошли в состав “affinis” s. lat.; *Polyphena* s. str. и группа “lepida” – в *Polyphena* s. lat., группы “darma” s. str. и “undulata” – в “darma” s. lat. на основе только морфологических признаков, поскольку не все они представлены в молекулярно-генетических исследованиях.

Большинство из выделенных групп характеризуется наличием специфического зелёного рисунка на передних крыльях. Очевидно, что зелёный рисунок груди и передних крыльев, характерный для большинства выделенных групп и ранее рассматривающийся в качестве апоморфии комплекса *Parasa* auct., возникал внутри семейства слизневидок конвергентно в разных линиях. Химическая формула и состав зелёного пигмента у представителей выделенных групп не установлены, однако на основании предварительных исследований можно говорить как минимум о двух его типах. У представителей групп “intermissa” и “affinis” зелёный пигмент способен замещаться коричневым или жёлтым, вероятно, вследствие воздействия экологических факторов; такая особенность пигмента не отмечена для остальных групп.

Пищевые связи известны только для 47 видов из 25 групп. Большинство видов – широкие полифаги на разных семействах покрытосеменных растений; только для группы “lepida” отмечены в качестве кормовых представители 35 семейств и 25 – для “cebrensis”. Однако в некоторых группах наблюдается пищевая специализация – только однодольные растения отмечены как кормовые для *Thespea* (Poaceae), *Somara* (Arecaceae) и “viridifascia” (Arecaceae). Некоторые другие группы, наоборот, при достаточно высоком уровне изученности биологии их представителей не были отмечены на однодольных – *Parasa* s. str., *Polyphena* s. str., *Stroter*, *Letois*, “sinica” и др.

## Выводы

1. Комплекс слизневидок, ассоциированных с *Parasa auct.*, насчитывает 230 видов, из которых 27 описаны как новые для науки. Обозначены лектотипы для 21 таксона видовой группы; установлена синонимия 10 видовых названий, 2 вида восстановлены из синонимии.

2. Морфология видов, прежде объединяемых в *Parasa auct.*, характеризуется большим разнообразием признаков и соответствует разным группам родов слизневидок по принятой в настоящее время системе Холловея. К таким признакам, прежде всего, относятся форма антенн самцов, форма жилки R1 и ветвление медиального ствола в переднем крыле, модификации вальв и юксты генитальных аппаратов самцов, форма анальных сосочков, форма дуктуса копулятивной сумки самок, морфологический тип сигнума копулятивной сумки самок.

3. Род *Parasa auct.* в традиционном понимании его объёма является полифилетическим таксоном, представители которого принадлежат к различным ветвям внутри семейства слизневидок.

4. Виды, прежде ассоциированные с *Parasa auct.*, образуют 43 ясно очерченные монофилетические группы, которые предложено рассматривать в ранге самостоятельных родов. 15 из них уже были выделены: *Aergina* Solovyev, *Canon* Solovyev, *Circeida* Solovyev, *Delorhachis* Karsch, *Laphridia* Solovyev, *Latoia* Guérin-Ménéville, *Letois* Felder, *Melinaria* Solovyev, *Nephelomorpha* Solovyev, *Polyphena* Solovyev, *Somara* Walker, *Soteira* Solovyev, *Stroter* Karsch, *Thespea* Solovyev и *Thronia* Solovyev.

5. Распространение рода *Parasa s. str.* ограничено Американским континентом, и в его состав включается лишь 7 видов. Признаны самостоятельными роды *Stroter* Karsch, 1899 (Африка, 7 видов), *Letois* Felder, 1874 (Африка, 4 вида), *Somara* Walker, 1855 (Африка, 6 видов), *Delorhachis* Karsch, 1896 (Африка, 10 видов) и *Latoia* Guérin-Ménéville, 1844 (Африка и Мадагаскар, 15 видов).

## Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

### Статьи в журналах из перечня ВАК

1. **Соловьев А.В.** Новые виды рода *Parasa* (Lepidoptera, Limacodidae) Юго-Восточной Азии // Зоологический Журнал. – **2010**. – Т. 89 (11). – С. 1354–1360.
2. **Соловьев А.В.** Обзор таксономического состава слизневидок рода *Phrixolepia* (Lepidoptera, Limacodidae) // Зоологический Журнал. – **2009**. – Т. 88 (9). – С. 1064–1078.

### Статьи в других периодических изданиях

3. **Соловьев А.В.** Слизневидки (Lepidoptera: Limacodidae) России // Эверсманния. – **2008**. – Вып. 15–16. – С. 17–43.
4. **Solovyev A.V.** Brief review of the genus *Mahanta* Moore, 1879 (Lepidoptera, Limacodidae) // Tinea (Japan). – **2005**. – Vol. 18 (4). – P. 261–269.
5. **Solovyev A.V.** Review of the genus *Phocoderma* Butler, 1886 (Zygaenoidea: Limacodidae) // Nota lepidopterologica. – **2008**. – Vol. 31 (1). – P. 53–63.
6. **Solovyev A.V.** Notes on South-East Asian Limacodidae (Lepidoptera, Zygaenoidea) with one new genus and eleven new species // Tijdschrift voor Entomologie. – **2009**. – Vol. 152 (1). – P. 167–183.
7. **Solovyev A.V., Witt Th.J.** The Limacodidae of Vietnam // Entomofauna. – **2009**. – Vol. 16, Supplement. – P. 33–229.
8. **Solovyev A.V., Saldaitis A.** A new species of the genus *Parasa* Moore (Limacodidae) from Yemen // Journal of Insect Science. – **2010**. – Vol. 10. – Article 190. – P. 1–7.

### Тезисы

9. **Соловьев А.В.** Слизневидки (Lepidoptera, Limacodidae) России: таксономические проблемы группы *Parasa sinica* // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества. – **2007**. – С. 346–347.
10. **Solovyev A.V., Та H.Th., Tran Th.D.** Pest status of the Limacodidae (Lepidoptera: Zygaenoidea) of Vietnam // Proceedings of the 3<sup>rd</sup> National Scientific Conference on Ecology and Biological Resources, Hanoi, 22 October 2009. – Hanoi, **2009**. – P. 12–20.

Подписано в печать 03.12.2010 г.  
Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Усл. печ. л. 1,0. Тираж 100 экз.  
Заказ № 1830.

Отпечатано в ООО «Издательство "ЛЕМА"»  
199004, Россия, Санкт-Петербург, В.О., Средний пр., д. 24  
тел.: 323-30-50, тел./факс: 323-67-74  
e-mail: [izd\\_lemma@mail.ru](mailto:izd_lemma@mail.ru)  
<http://www.lemmaprint.ru>

10~