

Морфофункциональные особенности копулятивных аппаратов самцов слизневидок (Lepidoptera, Limacodidae) Евразии

Functional morphology of the male copulative apparatus of limacodid moths (Lepidoptera, Limacodidae) of Eurasia

А.В. Соловьёв
A.V. Solovyev

Ульяновский государственный педагогический университет им. И.Н. Ульянова, пл. 100-летия со дня рождения В.И. Ленина 4, Ульяновск 432700 Россия. E-mail: solovyev_alexey@mail.ru.

Ulyanovsk State Pedagogical University named after I.N. Ulyanov, Pl. 100-letiya so Dnya Rozhdeniya V.I. Lenina 4, Ulyanovsk 432700 Russia.

Ключевые слова. Limacodidae, функциональная морфология гениталий самцов, Евразия, система семейства.

Key words. Limacodidae, functional morphology of male genitalia, Eurasia, system of the family.

Резюме. Исследована мускулатура генитальных аппаратов самцов у 22 видов слизневидок (Limacodidae) Евразии, являющихся представителями разных групп внутри семейства (за основу взята система слизневидок Юго-Восточной Азии, предложенная Дж.Д. Холлоуем [1986 (Holloway, 1986)]). У трёх ранее изученных видов уточнён набор мышц. Установлено, что полный набор мышц генитального аппарата слизневидок включает: *m1* — мышцы ункуса, *m2(10)* — мышцы анального конуса, *m20* — внутренняя мышца анального конуса, *m4* — аддукторы вальв, *m5(7)* — интравальварные мышцы, *m6(5)* — протракторы эдеагуса, *m7(6)* — ретракторы эдеагуса и *m8(3)* — вентральные аддукторы вальв. Изучено большое разнообразие признаков, связанных с функциональной морфологией гениталий самцов. Следует отметить, что изученное многообразие признаков функциональной морфологии генитальных аппаратов самцов слизневидок носит, скорее, частный характер и слабо применимо для выявления структуры семейства, но может быть использовано для выявления родственных отношений между таксонами меньшего ранга. Приведена сводная таблица с признаками функциональной морфологии гениталий всех изученных видов слизневидок. Для 6 видов даны рисунки.

Abstract. The musculature of male genitalia is examined for 22 species from different lineages (according to the system of J.D. Holloway [1986] for Southeast Asia) within the family Limacodidae. The arrangement of musculature is specified for three previously studied species. It is shown that the complete arrangement of muscles in Limacodidae includes *m1* («muscles of uncus»), *m2(10)* («muscles of tuba analis»), *m20* («internal muscles of tuba analis»), *m4* («adductor of valva»), *m5(7)* («internal muscle of valva»), *m6(5)* («aedeagus protractor»), *m7(6)* («aedeagus retractor») and *m8(3)* («ventral abductor of valva»).

The characters of male genitalia weakly support the system of Limacodidae for Southeast Asia sensu Holloway. Members of all lineages have almost identical muscles with similar topologies. Asymmetry characterized by displacement of muscle *m6(5)* attachment and position of the ejaculatory duct opening are found in different lineages.

Members of the third lineage of Holloway's system for the genera *Thosea* Walker, 1855, *Praesetora* Hering, 1931, *Setora* Walker, 1855, *Birhamoides* Hering, 1931 and *Iragoides* Hering, 1931 have some similarities in their functional morphology of male genitalia. Muscle *m7(6)* is subapically connected to the aedeagus, while muscle *m6(5)* is connected at the base, therefore attaching points of muscles are situated more distantly from each other than in members of other lineages. Muscles *m6(5)* in this lineage are symmetric or slightly asymmetric.

Using characters of musculature of male genitalia it is possible to determine the close relationships between the genera *Ceratonema* Hampson, 1893, *Caissa* Hering, 1931, *Apoda* Haworth, 1809 and *Austrapoda* Inoue, 1982, and between *Chalcoecelis* Hampson, 1893 and *Chalcoscelides* Hering, 1931. A summary table with characters of the functional morphology of male genitalia, together with illustrations for six species, are provided.

Введение

Исследования мускулатуры генитальных аппаратов у семейства слизневидок (Zygaenoidea, Limacodidae) были начаты Владимиром Ивановичем Кузнецовым и Анатолием Александровичем Стекольниковым [Кузнецов, Стекольников, 1981 (Kuznetsov, Stekolnikov, 1981); 2001 (Kuznetsov, Stekolnikov, 2001)] на примере видов, встречающихся на территории России. Ими были обнаружены следующие группы парных мышц у слизневидок: *m1* — мышцы ункуса, *m4* — аддукторы вальв, *m5(7)* — интравальварные мышцы, *m6(5)* — протракторы эдеагуса, *m7(6)* — ретракторы эдеагуса и *m8(3)* — вентральные аддукторы вальв. При этом отсутствие мышц *m20* постулировалось как признак, общий для всего надсемейства Zygaenoidea, в которое и включается семейство слизневидок. Далее, на основании оригинальных исследований, у отдельных представителей слизневидок были обнаружены также мышцы *m2(10)* — мышцы анального конуса

[Соловьёв, 2010 (Solovyev, 2010)] и *m20* — внутренняя мышца анального конуса [Золотухин и др., 2013 (Zolotuhin et al., 2013)].

До настоящего времени мускулатура генитальных аппаратов самцов была изучена лишь у 13 видов слизневидок [Кузнецов, Стекольников, 1981 (Kuznetsov, Stekolnikov, 1981); 2001 (Kuznetsov, Stekolnikov, 2001); Соловьёв, 2010 (Solovyev, 2010); 2014e (Solovyev, 2014e); Золотухин и др., 2013 (Zolotuhin et al., 2013); Solovyev, 2014a; 2014b]. Но на основании этих данных уже было показано значительное многообразие признаков функциональной мускулатуры, нуждающееся в интерпретации и в оценке её роли для реконструкции филогенетических отношений внутри семейства. И в настоящее время очевидной является необходимость проведения дополнительных исследований и вовлечения в сравнительный анализ большого числа видов — представителей разных линий внутри семейства.

Цель настоящей работы — изучение функциональной морфологии генитальных аппаратов слизневидок Юго-Восточной Азии, являющихся представителями разных монофилетических групп внутри семейства, а также обобщение имеющихся данных и оценка значимости признаков функциональной морфологии для построения системы семейства.

Следует отметить, что к настоящему времени система семейства является слабо проработанной, однако для слизневидок Юго-Восточной Азии была предложена хорошо обоснованная схема деления семейства на отдельные группы на основании признаков жилкования передних крыльев, морфологического типа сигнума копулятивной сумки самок и морфологического типа гусениц [Holloway, 1986]. Эта схема принимается в настоящем исследовании в качестве рабочей.

Согласно схеме Холлоуэя [Holloway, 1986], роды слизневидок Юго-Восточной Азии объединяются в четыре группы («lineages»). В дальнейшем было предложено выделение пятой группы [Solovyev, 2014d]. Первая группа включает роды *Narosa* Walker, 1855, *Belippa* Walker, 1865, *Chalcozelis* Hampson, 1893, *Chalcoscelides* Hering, 1931, *Austrapoda* Inoue, 1982, *Demonarosa* Matsumura, 1931, *Altha* Walker, 1862, *Cania* Walker, 1855, *Cheromettia* Moore, 1883, *Atosia* Snellen, 1900, *Althonarosa* Kawada, 1930 и некоторые другие. Их объединяет наличие обширного поля из звездчатых сигнумов в копулятивной сумке самок, однако размеры этого поля и число сигнумов может быть значительно уменьшено в разных родах. В жилковании передних крыльев жилка *R5* отходит от ствола *R3+R4*. У большинства объединяемых в эту группу родов гусеницы гладкие, то есть сколи (особые выросты, несущие жалящие шипы) на их поверхности отсутствуют. Многие представители характеризуются также половым диморфизмом (роды *Chalcozelis*, *Cheromettia* и нескольких видов рода *Cania*).

Вторая группа включает роды *Miresa* Walker, 1855, *Narosoideus* Matsumura, 1911, *Parasa* Moore, 1859 (часть), *Hyphorma* Walker, 1865, *Mahanta* Moore, 1879,

Phocoderma Butler, 1886, *Scopelodes* Westwood, 1841 и другие. Эта группа характеризуется парным сигнумом в копулятивной сумке самок, в жилковании передних крыльев жилка *R5* отходит от ствола *R3+R4*, а гусеницы несут сколи на своей поверхности.

Третья группа включает роды *Thosea* Walker, 1855, *Praesetora* Hering, 1931, *Setora* Walker, 1855, *Birhamoides* Hering, 1931, *Iragoides* Hering, 1931 и некоторые другие. У представителей этой группы сигнум копулятивной сумки самок серповидный, в жилковании передних крыльев жилка *R5* отходит от ствола *R3+R4*, гусеницы несут сколи на своей поверхности.

Четвертая группа по оригинальной схеме Холлоуэя характеризуется, прежде всего, жилкой *R5*, отходящей не от ствола *R3+R4*, как у всех предыдущих групп, а от поперечной дискальной жилки. Группа в свою очередь состоит из двух подгрупп. Первая подгруппа включает роды *Ceratonema* Hampson, 1893, *Trichogyia* Hampson, 1894, *Caissa* Hering, 1931, *Limacosilla* Hering, 1931, *Euphlyctinides* Hering, 1931 и др., характеризуется нитевидными антеннами у самцов. Вторая подгруппа объединяет роды *Darna* Walker, 1862, *Marsuplectra* Holloway, 1986 и *Limatricodes* Holloway, 1986. Очевидно, что эта группа не является гомономной и нуждается в реорганизации.

Пятая группа включает роды *Olonia* Snellen, 1900 и *Phrixolepia* Butler, 1877 [Соловьёв, 2009 (Solovyev, 2009); Solovyev, 2014d; Solovyev et al., 2012]. Группа выделяется преимущественно на основании крайнего морфологического своеобразие гусениц. Сколи гусениц полупрозрачные, легко отделяются от поверхности гусеницы при легком механическом воздействии; шипы, расположенные на сколи, не жалящие. Дорсальные сколи, как правило, двойные и субдорсальные — одинарные.

В настоящем исследовании предполагается изучение и сравнение признаков мускулатуры генитальных аппаратов представителей всех выше перечисленных групп слизневидок Юго-Восточной Азии и Евразии в целом. В целом слизневидки Евразии характеризуются большим разнообразием признаков имаго и преимагинальных стадий развития, в связи с чем они являются крайне интересными для изучения.

Материал и методы

Основой для изучения послужил спиртовой (70 %) материал, собранный в ходе проведения оригинальных экспедиционных выездов в Приморье (2005 и 2006 гг.), Белгородскую область (2007 г.) и во Вьетнам (2008, 2009 и 2011 гг.), а также собранный в ходе проведения многочисленных экспедиций В.В. Золотухиным (Ульяновск, Россия) во Вьетнам. Помимо этого при проведении исследования были изучены сухие экземпляры слизневидок энтомологической коллекции Музея Витта (Museum Witt München; Мюнхен, Германия).

Скелетные структуры генитального аппарата были изучены по стандартной методике с вывариванием брюшка в 10 % растворе NaOH в течение 10 мин. Далее скелетные структуры прокрашивались последовательно в спиртовом растворе эозина и в водном растворе метиленового синего. На основании изучения вываренных в щёлочи гениталий производилось уточнение особенностей строения скелетных структур, уточнялись границы склеритов и мембран.

Для изучения мускулатуры использовался материал, зафиксированный в 70 % этаноле. Для лучшей различимости мышц брюшко также прокрашивалось последовательно в спиртовом растворе эозина и в водном растворе метиленового синего. Исследования проводились с помощью бинокля МБС-9 и Микромед МС-2 Zoom. Для лучшей различимости мест крепления мышц генитальные аппараты разрезались в разных плоскостях, отдельные структуры могли быть удалены или фрагментированы. В частности, всегда проводился сагиттальный разрез тегумена и ункуса с помощью бытового лезвия. Как правило, для изучения мускулатуры генитального аппарата у одного вида, приходилось подвергать диссекции как минимум три спиртовых экземпляра.

Поскольку методика изучения мускулатуры не предполагает сохранение целостности генитальных структур, структуры на разных этапах анатомирования фотографировались с помощью системы визуализации изображения с микроскопа.

Рисунки подготовлены с использованием графического планшета Wacom Intuos 5M, светового планшета Soligor и пакета компьютерных программ CorelDraw X5.

Видовые определения слизневидок проведены на основании изучения типовых экземпляров.

Номенклатура мышц дана по Стекольникову [2008 (Stekolnikov, 2008)].

Результаты

Althana nivea Walker, 1862

К особенностям генитального аппарата самцов следует отнести асимметричную юксту с очень длинным левым отростком [Solovyev, Witt, 2009], в результате чего ось эдеагуса не совпадает с осью всего генитального комплекса, и апекс эдеагуса направлен вправо. Ункус и гнатос у этого вида небольшие. В основании вальв, на их внутренней поверхности, имеются небольшие бугорки, обильно покрытые щетинками. Вальвы без саккулусных отростков. Эдеагус небольшой, слегка дуговидный. Семязвергательный канал впадает в эдеагус сверху. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мускулатура генитального аппарата характеризуется небольшой степенью асимметрии. Мышцы *m2(10)* типично для слизневидок идут широкими продольными лентами к латеральным областям анального конуса. Мышцы *m4* берут начало от нижней части тегумена и верхней части винкулума и далее крепятся к основанию кости вальвы. Интересным фактом является обнаружение коротких мышечных пучков, идущих от средней части винкулума и внедряющиеся в

область диафрагмы по бокам. Функция этих пучков остается неизвестной, однако можно предположить или их рудиментарную природу, или выполнение функции натяжения мембраны диафрагмы. Мышцы *m5(7)* занимают саккулусную часть, идут от основания вальв и достигают их трети. Мышцы *m6(5)* берут начало от базального выроста эдеагуса и далее внедряются в вальвы, где достигают их трети и крепятся к наружной стенке в нижней трети. Мышцы *m6(5)* — протракторы эдеагуса — слегка асимметричны; так, левый протрактор из-за искривленного положения эдеагуса слегка короче правого. Мышцы *m7(6)* идут от саккуса к медиальной части эдеагуса, где крепятся вентро-латерально, при этом правый пучок слегка крупнее левого. Мышцы *m8(3)* идут от вентральной части винкулума к юксте, однако правая мышца развита сильнее и, более того, вследствие этого заходит на левую часть винкулума. Мышцы *m20* представляют собой слабые продольные пучки, отходящие от субанальной области анального конуса между пучками мышц *m2(10)*.

Althonarosa horisyaensis Kawada, 1930

Генитальный аппарат этого вида соответствует основному плану строения слизневидок [Holloway, 1986; Solovyev, Witt, 2009], без видимых модификаций, за исключением наличия двух крупных, каудально направленных зубцов на апексе эдеагуса, а также уплотненной диафрагмы над эдеагусом. Семязвергательный канал впадает сверху и сзади. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мышцы симметричны. Мышца *m2(10)* крупная, отходит от основания дорсальной части ункуса и прикрепляется к слабосклеротизированной субанальной пластинке. Мышцы *m20* идут от субанальной пластинки. Мышцы *m4* идут от верхней части винкулума к гемитранстилле вальв, при этом гемитранстилла лишь слегка прервана медиально. Мышцы *m5(7)* лежат в саккулусной части вальв, доходят вверх по диагонали до четверти длины вальвы и прикрепляются практически напротив места прикрепления *m6(5)*, но к внутренней стенке вальвы. Мышцы *m7(6)* отходят от саккуса и направляются приблизительно к середине эдеагуса, прикрепляясь к нему сверху. Мышцы *m6(5)* отходят от базального выроста эдеагуса, от его нижней части, и далее внедряются в вальвы, где достигают их трети и прикрепляются к средней части внешней стенки. Мышцы *m8(3)* идут двумя лентами от саккуса к латеральным частям юксты.

Belippa horrida Walker, 1865

Рис. 1, 2.

Скелетные структуры генитальных аппаратов самцов характеризуются наличием субапикального шипа ункуса, развитыми ветвями гемитранстиллы, изогнутым эдеагусом, при этом семязвергательный канал впадает сверху, модифицированной юкстой. Юкста с крупными латеральными лопастями, на каудальном их крае имеются крупные зубцы и на краниальном — аподемальные пальцевидные крупные отростки (см. рис. 1 — «отросток юксты»). Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мускулатура билатерально симметрична. Мышцы *m1* крупные, типично для слизневидок идут от переднего края тегумена к вентральной стенке субапикальной области ункуса. Мышцы *m2(10)* небольшие, берут начало от дорсальной стенки основания ункуса и прикрепляются к субанальной пластинке. Мышцы *m4* прикрепляются к нижней части тегу-

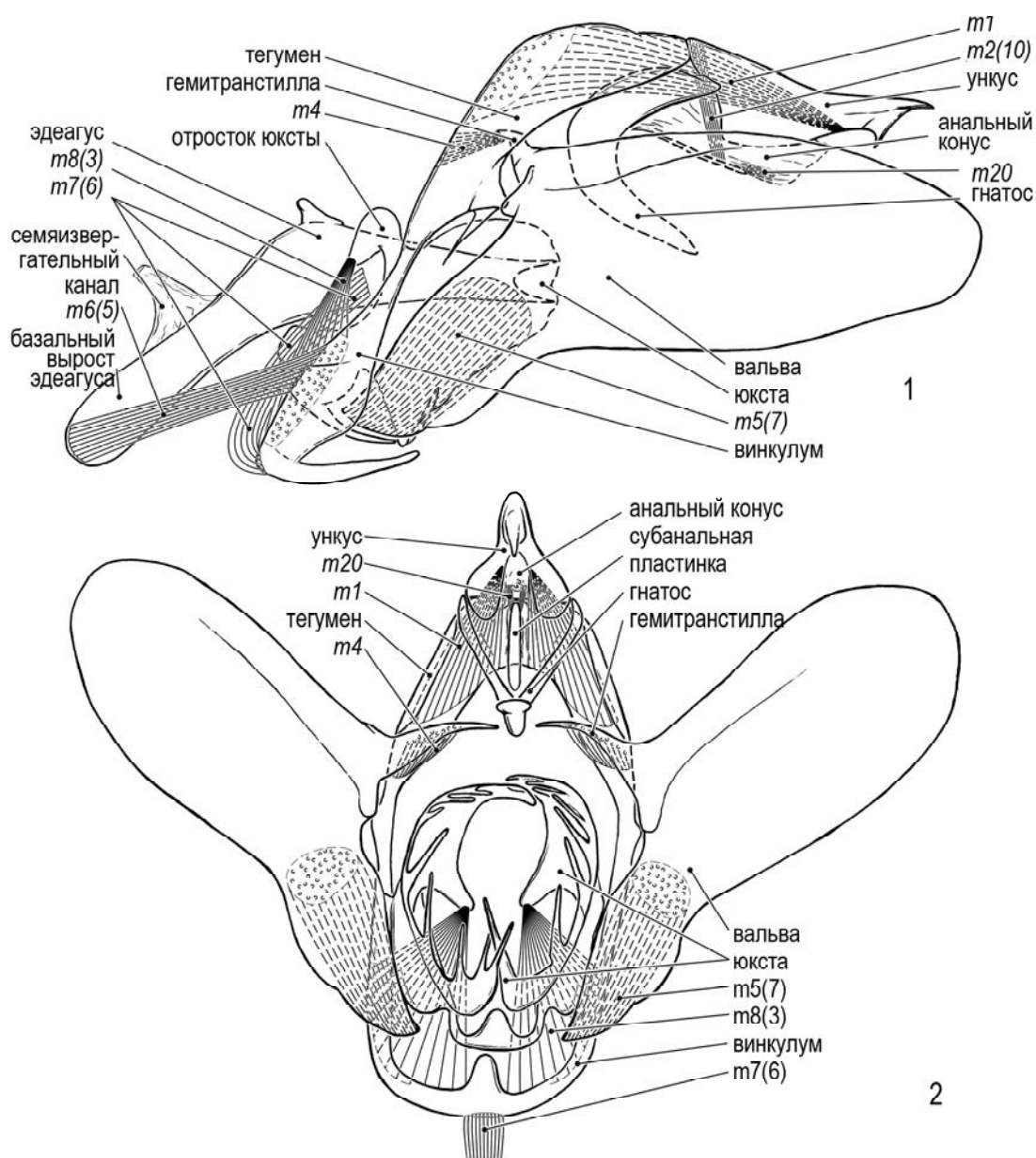


Рис. 1–2. Расположение мышц генитального аппарата самцов *Belippa horrida*: 1 — вид сбоку; 2 — вид сзади, вальвы и ункус слегка разведены в стороны, эдеагус удалён.

Figs 1–2. Musculature of male genitalia of *Belippa horrida*: 1 — lateral view; 2 — back view, the valvae and uncus are somewhat spread; the aedeagus is absent.

мена и к гемитранстилле. Мышцы *m5(7)* занимают саккулусную область вальв, идут от нижней части основания вальв к их трети. Мышцы *m6(5)* идут от базального выроста к винкулуму, при этом прикрепляются к винкулуму рядом с местом крепления *m7(6)*, но занимают торцевую и внешнюю часть винкулума. Мышцы *m7(6)* берут начало от передней нижней части винкулума (при этом саккус, то есть аподемальный вырост винкулума внутрь брюшка, отсутствует) и затем прикрепляются к эдеагусу в его дистальной трети. Мышцы *m8(3)* идут от внутренней стенки средней части винкулума к аподемальным отросткам юксты. Мышцы *m20* очень слабо развиты,

идут от субанальной пластинки (крепятся каудальнее места прикрепления *m2(10)*) и далее внедряются в дистальную область анального конуса.

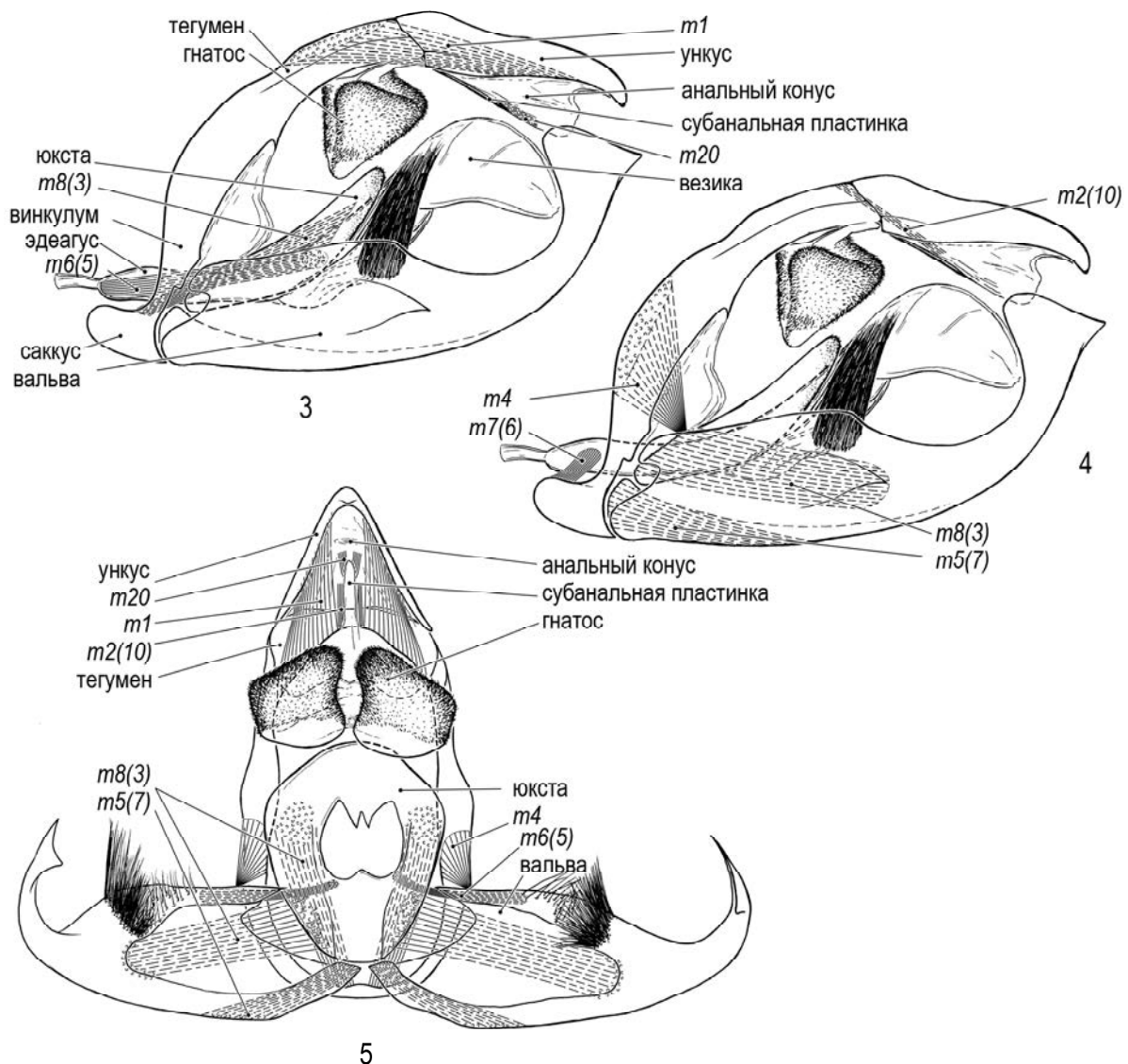
Chalcoceles albor Solovyev et Witt, 2009

Рис. 3, 4, 5.

Генитальный аппарат самцов этого вида достаточно сильно модифицирован. Ункус нормально развит, без апикального или субапикального шипа. Развита небольшая субанальная пластинка. Гнатос значительно видоизменён и представлен двумя латеральными, слабо склеротизованными, крупными подушечками, покрытыми

мелкими шипиками. Тегумен узкий. Юста крупная, имеет вид кольца. Вальвы вытянутые, узкие, с их внутренней стороны имеется крупный пучок волосков. Лопасти геминтранстиллы очень короткие. Саккус крупный. Эдеагус короткий, слегка дуговидный, семязвергательный канал впадает в него сверху и сзади. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Все мышцы располагаются попарно, симметрично. Мышцы *m1* берут начало от переднего края тегумена и прикрепляются к вентральной стенке ункуса. Мышцы *m2(10)* слабо развиты, идут от заднего края дорсальной стенки тегумена к субанальной пластинке, слегка внедряясь в сам анальный конус. Мышцы *m4* широкие, идут от верхней части винкулума и нижней части тегумена к суббазальной части кости вальв, где мышечный пучок заметно сужается. Мышцы *m5(7)* очень

маленькие, занимают саккульную часть вальв. Мышцы *m6(5)* идут от базальной части эдеагуса, далее внедряются в кость вальв на треть длины вальвы и прикрепляются к их внешней стенке. Мышцы *m7(6)* прикрепляются к верхней части саккуса и далее — к основанию эдеагуса, но прикрепляются здесь дистальнее мышц *m6(5)*. Мышцы *m8(3)* расщеплены на два мышечных пучка с различной топологией, однако гомология этих пучков не является абсолютной. Первый пучок идёт от вентральной части винкулума к латеральным областям юксты. Второй пучок *m8(3)* берёт начало от дистальной области вальв, их внутренней стенки, и далее прикрепляется также к латеральным областям юксты, однако ниже, чем первый пучок. Мышцы *m20* обычно очень слабо развиты и плохо различимы, берут начало от дистальной части субанальной пластинки.



3–5. Расположение мышц генитального аппарата самцов *Chalcocelis albor*: 3–4 — вид сбоку. 5 — вид сзади; вальвы и ункус слегка разведены в стороны, эдеагус удалён. 6–7. *Chalcoscelides castaneipars*: 6 — вид сбоку; 7 — вид сзади, вальвы и ункус слегка разведены в стороны, эдеагус удалён.

Figs 3–5. Musculature of male genitalia of *Chalcocelis albor*: 3–4 — lateral view; 5 — back view; the valvae and uncus are somewhat spread, the aedeagus is absent. 6–7 *Chalcoscelides castaneipars*: 6 — lateral view; 7 — back view; the valvae and uncus are somewhat spread; the aedeagus is absent.

Chalcoscelides castaneipars Moore, 1865

Рис. 6, 7.

Этот вид характеризуется сильно модифицированным генитальным аппаратом. Его ункус широкий, при этом он срстается с тегуменом, и их границы неразличимы. Гнатос широкий, с крупной медиальной поперечной перепокой между латеральными ветвями. Вальвы с заострённым апексом и крупными лопастями гемитранстиллы, несущими крупные краниально направленные шипы. Юкста простая, щитовидная, срстается с саккулами вальв. Саккус очень крупный и длинный. Эдегус крупный, длинный, апикально несёт несколько крупных зубцов. Семязвергательный канал впадает в эдегус справа. У этого вида обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мускулатура генитального аппарата характеризуется сильной асимметрией. Мышцы *m1* идут от переднего края тегумена к вентральной апикальной части ункуса. Мышцы *m2(10)* идут от дорсальной стенки ункуса и (или) тегумена (не удаётся точно установить гомологию этой области из-за отсутствия границы между ункусом и тегуменом) к субанальной пластике и частично заходят в сам анальный конус. Мышцы *m4* идут от верхней части винкулума к лопастям гемитранстиллы. Мышцы *m5(7)* небольшие, лежат в саккульной части вальв. Мышцы *m6(5)* асимметричны, берут начало от базального выроста эдегуса и далее глубоко внедряются в вальвы (приблизительно на 2/3 их длины), при этом левый протрактор эдегуса отходит от верхней части эдегуса и идёт в левую вальву, соответственно, а правый — отходит от базального выроста слева, далее проходит под эдегусом и внедряется в правую вальву. Мышцы *m7(6)* также являются асимметричными, с очень нехарактерной для слизневидок топологией. Крупный пучок *m7(6)* берёт начало от апикальной области саккуса, далее проходит под эдегусом направо, совершает оборот вокруг последнего и прикрепляется к нему с вентральной стороны. Также у *Ch. castaneipars* отмечен небольшой пучок *m7(6)*, идущий от дорсальной стенки саккуса медиально; этот пучок проходит слева от эдегуса и крепится к его дорсальной области. Мышцы *m8(3)* у этого вида претерпели сильное расщепление, и представлены двумя парами пучков с различной топологией. Первая пара пучков идёт от вентральной части винкулума к латеральным областям юксты; вторая пара пучков — от 2/3 вальв, их внутренней стенки, также к латеральным областям юксты, но крепится с противоположной стороны к стенке юксты по сравнению с первой парой пучков. Мышцы *m20* берут начало от дистальной части субанальной пластинки и далее заканчиваются в анальном конусе.

Морфология скелетных образований генитального аппарата самцов и его мускулатура у видов *Apoda limacodes* (Hufnagel, 1766) и *Monema flavescens* Walker, 1855 к настоящему времени является хорошо изученными [Кузнецов, Стекольников, 1981 (Kuznetsov, Stekolnikov, 1981); 2001 (Kuznetsov, Stekolnikov, 2001) (вид *Apoda limacodes* в этих работах дан как *Cochlidion limacodes*); Соловьёв, 2008b (Solov'yev, 2008b)]. Однако в ходе проведения оригинальных исследований у этих видов впервые обнаружены мышцы группы *m2(10)*. У *A. limacodes* эти мышцы идут от основания ункуса к слабо выраженной субанальной пластинке. У *M. flavescens* мышцы *m2(10)* идут от основания ункуса, слегка заходя на тегумен, медиально, и затем идут к субанальной пластинке. Таким образом, набор мышц у этих видов включа-

ет *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m7(6)*, *m6(5)* и *m8(3)*. Мышцы *m20* у этих видов не обнаружены.

Phocoderma velutina (Kollar, 1844)

Морфология генитального аппарата этого вида к настоящему времени является хорошо изученной [Solov'yev, 2008a]. Генитальный комплекс в целом не модифицирован и в целом соответствует основному плану строения у слизневидок [Holloway, 1986; Solov'yev, Witt, 2009]. Его ункус несёт апикальный шип, гнатос крупный, вытянутый, вальвы вытянутые, без квиллеров, с хорошо развитыми лопастями гемитранстиллы, юкста пластинчатая, саккус выражен. Эдегус очень длинный, с апикальным дорсально расположенным крупным шипом, при этом семязвергательный канал впадает снизу. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)*. Мускулатура характеризуется сильной асимметрией, связанной с положением мышц *m6(5)*. Так, эти мышцы начинаются от верхней части базального выроста эдегуса, далее обе мышцы идут слева от эдегуса, но мышца, начинающаяся левее на базальном выросте, у юксты резко проходит под эдегусом и внедряется в правую вальву, а, соответственно, мышца, расположенная правее на базальном выросте эдегуса, внедряется в левую вальву. Эти мышцы проникают на половину длины вальв и крепятся к внешней стенке вальв в их нижней части. Мышцы *m2(10)* идут от передней части тегумена к базальной части субанальной пластинки. Мышцы *m4* идут от верхней части винкулума к лопастям гемитранстиллы. Мышцы *m5(7)* занимают небольшой объём вальв, расположены в саккулах. Мышцы *m7(6)* отходят от саккуса и крепятся к эдегусу в дистальной трети. Мышцы *m8(3)* идут от нижней части винкулума к латеральным областям юксты.

Scopelodes sericea Butler, 1880

Подобно предыдущему виду генитальный аппарат самцов практически не модифицирован по сравнению с генерализованным планом строения слизневидок. Ункус и гнатос хорошо развиты. Вальвы вытянутые, без квиллеров, с хорошо развитыми лопастями гемитранстиллы. Юкста значительно увеличена, с лентовидными латеральными частями. Саккус очень короткий. Эдегус короткий, семязвергательный канал впадает в него сверху. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)*. Мускулатура симметрична. Мышцы *m2(10)* идут от передней части тегумена к субанальной пластинке. Мышцы *m4*, типично для большинства изученных слизневидок, направляются от латеральной части винкулума к лопастям гемитранстиллы. Мышцы *m5(7)* небольшие, занимают саккулы вальв, идут от основания вальв и достигают трети вальв по длине и ширине. Мышцы *m7(6)* идут от саккуса к дистальной 1/5 части эдегуса. Под мышцами *m7(6)* расположены пучки мышц *m8(3)*, идущие от нижней части винкулума к латеральным частям юксты. Мышцы *m6(5)* идут от базального выроста эдегуса и далее внедряются в вальву на половину их длины, где крепятся к наружной стенке в нижней, саккульной части.

Miresa fulgida Wileman, 1910

Генитальный аппарат этого вида не модифицирован [Wu, Solov'yev, 2011]. Ункус хорошо развит, несёт апикальный шип. Гнатос крупный. Вальвы вытянутые, без квиллеров, с развитыми лопастями гемитранстиллы. Сак-

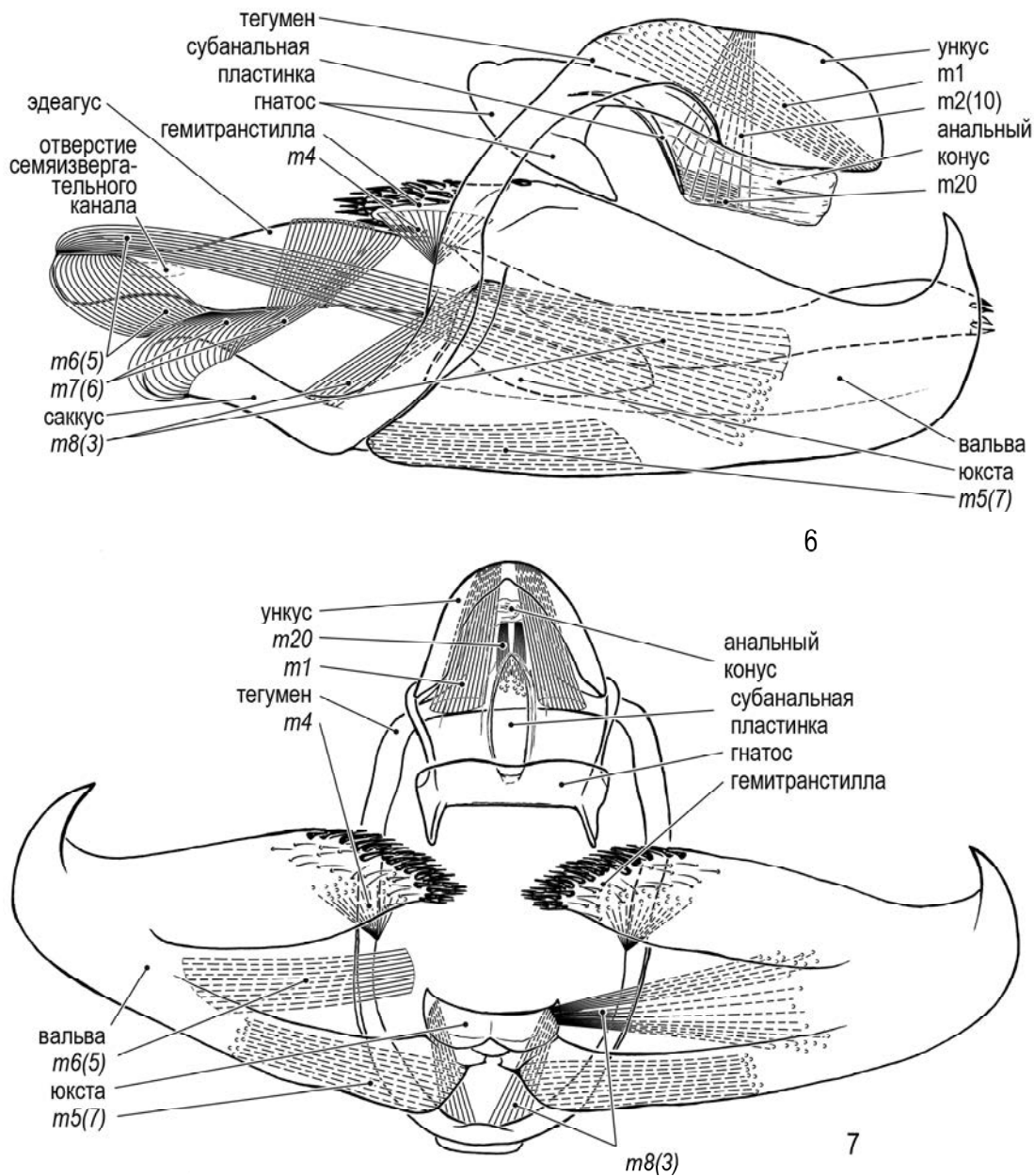


Рис. 6–7. Расположение мышц генитального аппарата *Chalcoscelides castaneipars*: 6 — вид сбоку; 7 — вид сзади, вальвы и ункус слегка разведены в стороны, эдеагус удалён.

Figs 6–7. Scheme of musculature of male genitalia of *Chalcoscelides castaneipars*: 6— lateral view; 7 — back view; the valvae and uncus are somewhat spread; the aedeagus is absent.

кус не выражен. Эдеагус крупный, изогнут в проксимальной части; семяпровод впадает сверху. У этого вида обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)*. Мускулатура симметрична. Мышцы *m2(10)* идут от средней части тегумена к субанальной пластинке. Мышцы *m4* — от верхней части винкулума к гемитранстилле. Мышцы *m5(7)* небольшие, расположены в саккулусной части вальв. Мышцы *m7(6)* идут от передней нижней части винкулума к дистальной пятой части эдеагуса. Мышцы *m6(5)* берут начало от базального выроста эдеагуса и далее внедряются глубоко в вальвы, до

половины их длины. Мышцы *m8(3)* идут от нижней части винкулума к латеральным областям юксты.

Narosoideus vulpina (Wileman, 1911)

Генитальный аппарат в целом не отличается от выше описанного *M. fulgida*. У *N. vulpina* обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мышцы *m2(10)* слабо отличимы от *m1* и идут от тегумена к субанальной пластинке. Мышцы *m4* идут от верхней части винкулума к гемитранстилле. Мышцы *m5(7)* небольшие, занимают саккулусную часть вальв.

Мышцы *m7(6)* идут от нижней передней части винкулума (область саккуса) к дистальной четверти эдеагуса. Под этими мышцами расположены *m8(3)*, идущие от нижней части винкулума к юксте. Мышцы *m6(5)* крепятся к нижней части базального выроста эдеагуса и далее идут к вальвам, внедряются в них почти до их половины и крепятся к внешней стенке, ближе к нижнему краю. Мышцы *m20* слабо развиты, берут начало от субанальной пластинки.

Mahanta yoshimotoi Wang et Huang, 2003

Генитальный аппарат этого вида сильно модифицирован по сравнению с генерализованным типом у слизневидок [Solovyev, 2005]. Ункус небольшой, апикально двуплостной. Гнатос небольшой, плотно примыкает к юксте снизу, образуя подобие вентральной стенки. Тегумен широкий. Вальвы округлые, с заостренными квиллерами. Саккулы вальв сильно срастаются с юкстой. Юкста асимметричная, с непарным, сильно искривленным, суживающимся к апексу отростком. Саккус не выражен. Эдеагус уплощен апикально, с правым вентральным крупным зубцом. Семязвергательный канал впадает в эдеагус дорсо-латерально (справа). У этого вида обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)*. Мышцы полностью симметричны, несмотря на дорсолатеральное положение отверстия семязвергательного канала в эдеагусе и асимметричную юксту. Мышцы *m1* типично для слизневидок отходят от переднего края тегумена и прикрепляются к вентральной части ункуса, доходя практически до его апекса. Мышцы *m2(10)* слабо различимы и могут быть легко приняты за пучки *m1*, однако эти мышцы внедряются непосредственно в стенки анального конуса и отходят от задней части тегумена. Мышцы *m4* слабо развиты, идут от винкулума и тегумена к склеротизированной точечной области диафрагмы, лежащей в районе транстилл. Подобная топология *m4* является нехарактерной для всего семейства слизневидок. Вероятно, функция мышц *m4* в данном случае заключается в натяжении диафрагмы. Мышцы *m5(7)* очень мощные, занимают саккулусную часть (приблизительно пятую часть вальвы). Мышцы *m7(6)* идут от переднего края вентральной части винкулума к базальному выросту эдеагуса, при этом мышцы прикрепляются базальнее, чем *m6(5)*. Такое крепление мышц *m6(5)* прежде не отмечалось для слизневидок. Мышцы *m6(5)* симметричны, отходят от базального выроста эдеагуса и идут к костальной базальной части вальв, лишь слегка внедряясь в них. Мышцы *m8(3)* широкие, идут от вентральной части винкулума к латеральным областям юксты. Несмотря на легкую асимметрию юксты, мышцы полностью симметричны.

Parasa emeralda Solovyev et Witt, 2009

Генитальный аппарат самцов этого вида не модифицирован и вполне соответствует генерализованному плану строения у слизневидок [Holloway, 1986; Solovyev, Witt, 2009]. Ункус хорошо развит, с апикальным шипом. Гнатос крупный, изогнутый в медиальной части. Вальвы вытянутые, без квиллеров, с развитой гемитранстиллою. Юкста пластинчатая. Саккус очень короткий. Эдеагус трубчатый, сильно изогнут в базальной трети, апикально с небольшим шипом, семязвергательный канал впадает в него сверху. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)*. Мышцы полностью симметричны. Мышцы *m2(10)* идут от дорсальной

части тегумена к субанальной пластинке. Мышцы *m(4)* направляются от верхней части винкулума к лопастям гемитранстиллы. Мышцы *m5(7)* небольшие, расположены в саккулусной части. Мышцы *m7(6)* отходят от средней части саккуса к дистальной пятой части эдеагуса. Мышцы *m6(5)* полностью симметричны, внедряются глубоко в вальвы (приблизительно достигая их середины), где занимают значительную их часть, простираясь практически по всей их ширине. Мышцы *m20* не обнаружены.

Parasa hilarula (Staudinger, 1887)

Скелетные структуры генитального аппарата этого вида хорошо изучены к настоящему времени [Кузнецов, Стекольников, 1981 (Kuznetsov, Stekolnikov, 1981); Соловьёв, 2008b (Solovyev, 2008b)]. Также изученной является их мускулатура [Кузнецов, Стекольников, 1981 (Kuznetsov, Stekolnikov, 1981)], однако в ходе проведения оригинальных исследований были обнаружены также мышцы *m2(10)*, идущие от переднего края дорсальной части тегумена к слабо склеротизированной субанальной пластинке. В итоге, для этого вида отмечены следующий группы парных мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)*. Мускулатура у этого вида сильно асимметрична, что связано с положением протракторов эдеагуса *m6(5)*. Правый протрактор, отходя от правой вальвы, проходит под эдеагусом и прикрепляется к базальному выросту эдеагуса вентрально, тогда как левый протрактор, проходя вдоль эдеагуса из левой вальвы, прикрепляется к базальному выросту эдеагуса дорсально.

Thespea hainana (Cai, 1983)

Генитальный аппарат этого вида сильно модифицирован [Cai, 1983; Solovyev, Witt, 2009]. Ункус нормально развит, несёт субапикальный шип. Субанальная пластинка анального конуса слабо выражена, с неясными границами. Гнатос узкий, изогнут в медиальной части. Вальвы несут квиллеры, а также пальцевидные базальные выросты на внутренней стенке, покрытые шипами. Квиллеры крупные, уплощенные, сильно склеротизованные, заостренные апикально, несут крупный зубец на верхнем крае и маленький шип в основании. Развита гемитранстилла. Юкста кольцевидная, представлена двумя латеральными лентами, идущими от саккулусов вальв, обходящими эдеагус с боков и срастающимися над эдеагусом [Solovyev, 2014d]. Апикально юкста несёт пару сильно склеротизованных отростков [Cai, 1983; Solovyev, Witt, 2009]. Саккус не выражен. Эдеагус короткий, базальный вырост не выражен, семязвергательный канал впадает в него справа. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m8(3)* и *m20*. Мышцы симметричны. Мышцы *m1* идут от переднего края тегумена к вентральной части ункуса. Мышцы *m2(10)* идут от апикальной дорсальной части тегумена к субанальной пластинке. Мышцы *m20* очень слабо развиты, идут от субанальной пластинки, рядом с местом прикрепления *m2(10)*, по направлению к апексу анального конуса. Мышцы *m(4)* идут от нижней части тегумена к гемитранстилле. Мышцы *m5(7)* занимают значительный объём вальв, от внешней стенки нижней части основания вальвы подходят к области квиллеров и прикрепляются там ко внутренней стенке. Мышцы *m7(6)* не обнаружены. Их отсутствие, по-видимому, связано с сильной модификацией юксты, которая приобретает форму кольца, обхватывающего эдеагус с боков, при этом подвижность эдеагуса становится крайне небольшой. Ретракция эдеагуса, по-видимому, про-

исходит пассивно или же при участии юксты и мышц *m8(3)*. Мышцы *m6(5)* идут от боковых поверхностей основания эдеагуса и далее прикрепляются к нижней части винкулума, в вальвы эти мышцы не заходят. Мышцы *m8(3)* идут от вентральной части винкулума и далее крепятся к юксте, к верхней части «кольца» по бокам.

Общая морфология скелетных образований генитального аппарата и их мускулатура вида *Thespea umbra* (Solovyev et Witt, 2009) соответствует вышеизложенному описанию для вида *Th. hainana*. Вид *Th. jade* (Solovyev et Witt, 2009) также характеризуется мускулатурой и скелетными структурами, в целом идентичными таковым вида *Th. hainana*, однако семяизвергательный канал впадает в эдеагус сверху, мышцы *m6(5)* также полностью симметричны и крепятся к тегумену и винкулumu, на их границе. Мышцы *m7(6)* также не обнаружены. Мышцы *m5(7)* занимают более половины вальвы по объёму, они двумя пучками — от нижней части внешней стенки вальвы и от основания вальв подходят к области саккулусных отростков, внутренней стенке вальв.

Setora postornata (Hampson, 1900)

Рис. 8, 9.

Генитальный аппарат этого вида слабо модифицирован. Ункус нормально развит, апикально несёт шип. Гнатос массивный, сильно изогнут в срединной части. Тегумен широкий. Вальвы вытянуты, без квиллеров, с крупными лопастями гемитранстильы. Саккус практически не выражен. Юкста несёт пару длинных серповидных отростков. Эдеагус трубчатый, длинный, семяизвергательный канал впадает в него дорсолатерально (слева). У этого вида обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мышцы *m1* идут от переднего края тегумена к вентральной части ункуса. Мышцы *m2(10)* идут от дорсального края тегумена к срединной части субанальной пластинки. Дистальнее на субанальной пластинке расположено место прикрепления мышц *m20*. Мышцы *m4* идут от верхней части винкулума к лопастям гемитранстильы. Мышцы *m5(7)* располагаются в проксимальной части вальв, начинаются от базальной части саккулусов и далее практически достигают кости вальв. Мышцы *m6(5)* расположены слегка асимметрично, правая мышца слегка перемещается на дорсальную часть базального выроста эдеагуса. Мышцы *m7(6)* идут от переднего края саккуса и далее подходят к субапикальной области эдеагуса вентрально. Мышцы *m8(3)* идут от вентролатеральной области винкулума и прикрепляются к латеральным областям юксты.

Praesetora divergens (Moore, 1879)

Генитальный аппарат самцов слабо модифицирован. Ункус нормально развит, несёт сильно склеротизованный апикальный шип. Гнатос мощный, изогнут медиально. Тегумен широкий. Вальвы вытянуты, без квиллеров, с хорошо развитыми лопастями гемитранстильы. Юкста модифицирована, подковообразная, с латерально расположенной парой длинных отростков. Саккус не выражен. Эдеагус слегка искривлён в базальной части, семяизвергательный канал впадает справа. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мышцы *m1* идут от переднего края тегумена к вентральной области ункуса. Мышцы *m2(10)* — от переднего края тегумена к субанальной области анального конуса. Мышцы *m20* очень слабо развиты, отходят от субанальной области анального конуса. Мышцы *m4* на-

правляются от верхней части винкулума к лопастям гемитранстильы. Мышцы *m5(7)* небольшие, занимают саккулусную часть вальв, идут от основания саккулусов вальв, прикрепляясь практически напротив мышц *m6(5)* к внутренней стенке вальв. Мышцы *m7(6)* идут от вентральной части винкулума к субапикальной области эдеагуса. Мышцы *m6(5)* симметричны, проникают в вальвы, заходят приблизительно на их пятую часть, крепятся в нижней трети к наружной стенке. Мышцы *m8(3)* берут начало от вентральной части винкулума, латерально по отношению к *m7(6)*, к латеральным областям юксты.

Thosea sinensis (Walker, 1855)

Рис. 10.

Характеризуется достаточно модифицированными скелетными структурами генитального аппарата. Ункус нормально развит. Субанальная пластинка тонкая и узкая, слабо выражена. Гнатос длинный. Вальвы трапециевидные, с вогнутым внешним краем, в саккулусной части несут очень длинные серповидные отростки, являющиеся, по-видимому, сильно модифицированной юкстой. Саккус не развит. Эдеагус трубчатый, длинный, семяизвергательный канал впадает в него справа. У *Th. sinensis* обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мышцы *m1* берут начало от переднего края тегумена и затем направляются к вентральной части ункуса. Мышцы *m2(10)* идут от дорсальной части тегумена к субанальной пластинке. Мышцы *m20* — от апикальной части субанальной пластинки в анальный конус, при этом занимают поперечное положение. Мышцы *m4* идут от верхней части винкулума к лопастям гемитранстильы. Мышцы *m5(7)*, интравальварные мышцы, лежат в саккулусных частях вальвы и начинаются от базального края вальв, а далее образуют два пучка, верхний пучок из которых заходит глубже в вальвы. Мышцы *m6(5)* слегка перекручены, идут от базального выроста эдеагуса, при этом левая *m6(5)* прикрепляется дорсально-латерально (слева), а правая — вентро-латерально (справа). Мышцы *m7(6)* идут от переднего края срединной части винкулума к субапикальной области эдеагуса, прикрепляясь вентрально. Мышцы *m8(3)* берут начало от нижней части винкулума (латеральнее *m7(6)*) и прикрепляются к серповидным отросткам саккулусов вальв. Мышцы *m8(3)* изначально у чешуекрылых связаны с юкстой, поэтому гомология выростов саккулусов у *Th. sinensis* становится более очевидной исходя из положения этих мышц. Наиболее вероятно, эти выросты являются сильно модифицированной юкстой по происхождению.

Iragoides elongate Hering, 1931

Скелетные структуры этого вида слабо модифицированы. Ункус нормально развит, несёт субапикальный шип. Субанальная пластинка слабо склеротизована. Гнатос крупный, изогнут в медиальной части. Вальвы вытянуты, без квиллеров, с хорошо развитыми лопастями гемитранстильы. Юкста вытянута, пластинчатого типа. Саккус широкий и короткий. Эдеагус длинный, изогнутый, заострён апикально. Семяизвергательный канал впадает в него справа. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мышцы расположены симметрично. Мышцы *m1* идут от переднего края тегумена в ункус, глубоко в него проникая и прикрепляясь к его вентральной поверхности. Мышцы *m2(10)* — от переднего края, срединной части тегумена к

субанальной пластинке. Мышцы *m20* хорошо развиты, идут от субанальной пластинки, дистально по отношению к месту прикрепления *m2(10)*. Мышцы *m4* берут начало от верхней части винкулума и далее прикрепляются к лопастям гемитранстиллы. Мышцы *m5(7)* занимают саккулусную часть вальв, дистальным концом крепятся в проксимальной трети вальв к их внутренней стенке. Эти мышцы по ширине занимают больше половины вальвы. Мышцы *m7(6)* идут от саккуса к дистальной трети эдеагуса. Мышцы *m6(5)* идут от базального выроста эдеагуса, далее внедряются в вальвы, заходят на треть их длины и крепятся к их нижнему краю. Мышцы *m8(3)* идут от вентральной части винкулума, под мышцами *m7(6)*, к латеральным областям юксты.

Phlossa conjuncta (Walker, 1855)

В генитальном аппарате этого вида ункус нормально развит, с субапикальным шипом. В анальном конусе имеется слабо склеротизованная субанальная пластинка. Гнатос крупный, изогнут в проксимальной области. Тегумен широкий. Вальвы вытянутые, с хорошо развитыми лопастями гемитранстиллы. Юкста не модифицирована. Саккус слабо выражен, очень короткий. Эдеагус слегка искривлённый, апикально несёт небольшой пальцевидный отросток, семяизвергательный канал впадает справа. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мышцы *m1* берут начало от переднего края тегумена и далее подходят к вентральной области ункуса. Мышцы *m2(10)* идут от дорсальной области тегумена к субанальной пластинке. Мышцы *m20* слабо развиты, отходят от субанальной пластинки. Мышцы *m4* идут от верхней части винкулума к гемитранстилле. Мышцы *m5(7)* небольшие, занимают саккулусную часть вальв. Мышцы *m7(6)* направляются от саккуса к субапикальной части эдеагуса. Мышцы *m6(5)* берут начало от базального выроста эдеагуса, далее внедряются в вальвы на треть и в нижней части вальв крепятся к их внешней стенке. Мышцы *m6(5)* почти симметричны, несмотря на латеральное положение отверстия семяизвергательного канала. Эти мышцы крепятся вентролатерально к базальному выросту эдеагуса, но левая мышца слегка смещена на латеральную поверхность выроста. Мышцы *m8(3)* берут начало от нижней части винкулума и далее двумя лентами подходят к латеральным областям юксты.

Ceratonema christophi (Graeser, 1888)

Генитальный аппарат этого вида не сильно специализирован и вполне соответствует генерализованному плану строения семейства слизневидок [Соловьёв, 2008b (Solovyev, 2008b)]. Ункус нормально развит, несёт субапикальный шип. Гнатос узкий, длинный, изогнут в проксимальной части. Вальвы вытянутые, с развитыми лопастями гемитранстиллы. Юкста пластинчатого типа. Саккус хорошо развит. Эдеагус длинный, апикально заострён, семяизвергательный канал впадает в него снизу. У этого вида обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)*. Мышцы *m1* идут от переднего края тегумена к вентральной части ункуса, доходя до его середины. Мышцы *m2(10)* имеют вид широкой продольной ленты, идут от дорсальной части тегумена к субанальной пластинке. Мышцы *m20* не обнаружены. Мышцы *m4* идут от верхней части винкулума к лопастям гемитранстиллы. Мышцы *m5(7)* небольшие, занимают саккулусную часть вальв. Мышцы *m7(6)* идут

от саккуса приблизительно к базальным двум пятым длинны эдеагуса. Мышцы *m6(5)* асимметричны. Левая мышца *m6(5)* идёт из левой вальвы над эдеагусом, крепится к базальному выросту дорсально, незначительно справа; правая мышца отходит соответственно от правой вальвы, далее проходит под эдеагусом и крепится к базальному выросту эдеагуса дорсолатерально (слева), рядом с левым протрактором. Протрактеры внедряются в вальвы, где крепятся в основании у нижнего края, к внешней стенке. Мышцы *m8(3)* идут от нижней части винкулума к латеральным областям юксты.

Caissa bezverkhovi Solovyev et Witt, 2009

Генитальный аппарат самцов модифицирован [Solovyev, Witt, 2009]. Ункус нормально развит, несёт субапикальный шип. Гнатос узкий, изогнут в базальной части. Вальвы несут треугольные квиллеры, лопасти гемитранстиллы хорошо развиты. Юкста пластинчатая. Анеллус над эдеагусом имеет медиальную небольшую склеротизованную лентовидную область, несущую поля с шипиками, а также непарный сильно склеротизованный длинный отросток, несущий апикальные мелкие зубцы. Саккус очень короткий. Эдеагус дуговидный, семяизвергательный канал впадает в него снизу. У вида обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мышцы *m1* идут от переднего края тегумена к вентральной области ункуса. Мышцы *m2(10)* берут начало от дорсальной средней части тегумена и далее прикрепляются к субанальной области анального конуса. Мышцы *m20* представлены косыми мышечными пучками, идущими от субанальной области анального конуса, рядом с местом прикрепления *m2(10)*. Мышцы *m4* идут от верхней части винкулума к лопастям гемитранстиллы. Мышцы *m5(7)* занимают саккулусную часть вальв, идут от базальной их части и достигают приблизительно середины вальв. Мышцы *m7(6)* идут от саккуса к дистальным двум пятым эдеагуса. Под этими мышцами расположены мышцы *m8(3)*. Мышцы *m8(3)* берут начало от нижней части винкулума и направляются к латеральным областям юксты. Мышцы *m6(5)*, протрактеры эдеагуса, асимметричны. Левый протрактор отходит от верхней части базального выроста эдеагуса и далее внедряется в левую вальву, а правый протрактор крепится к базальному выросту слева, далее проходит под эдеагусом и внедряется в правую вальву. Протрактеры доходят до середины вальвы и крепятся у нижнего края вальвы, рядом с квиллерами.

Darna sybilla (Swinhoe, 1903)

Рис. 11, 12.

Генитальный аппарат этого вида сильно модифицирован [Solovyev, Witt, 2009]. Ункус представлен двумя латеральными, шаровидными, вытянутыми структурами — как показано на рис. 11 и 12. Гнатос узкий. Вальвы узкие, с развитыми субкостальными отростками, отходящими в дистальной трети вальв. Саккус не выражен. Юкста пластинчатая. Эдеагус небольшой, семяизвергательный канал впадает в него сверху, базальный вырост эдеагуса не выражен. Обнаружены следующие группы мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)*, *m8(3)* и *m20*. Мышцы *m1* идут от переднего края тегумена в ункус, где прикрепляются вентрально. Мышцы *m2(10)* идут от переднего края дорсальной области ункуса и прикрепляются к вентральной стенке анального конуса. Мышцы *m20* слабо развиты, идут от вентральной части анального конуса. Мышцы *m4* идут от области ориенти-

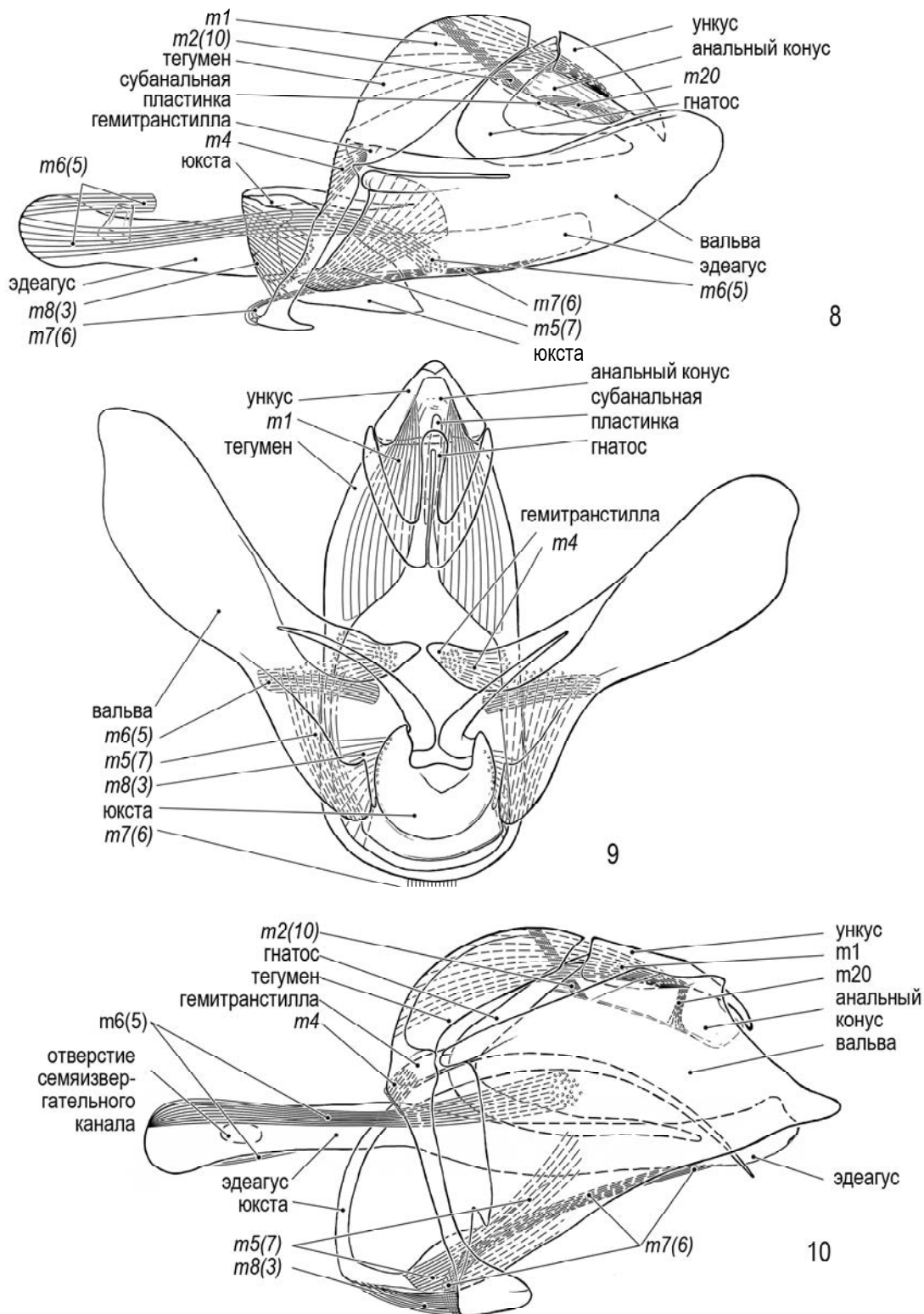


Рис. 8—10. Расположение мышц генитального аппарата. 8—9. *Setora postornata*: 8 — вид сбоку; вид сзади, вальвы и ункус слегка разведены в стороны, эдеагус удалён. 10. *Thosea sinensis*, вид сбоку.

Figs 8—10. Musculature of male genitalia. 8—9. *Setora postornata*: 8 — lateral view; 9 — back view; the valvae and uncus are somewhat spread; the aedeagus is absent. 10. *Thosea sinensis*, lateral view.

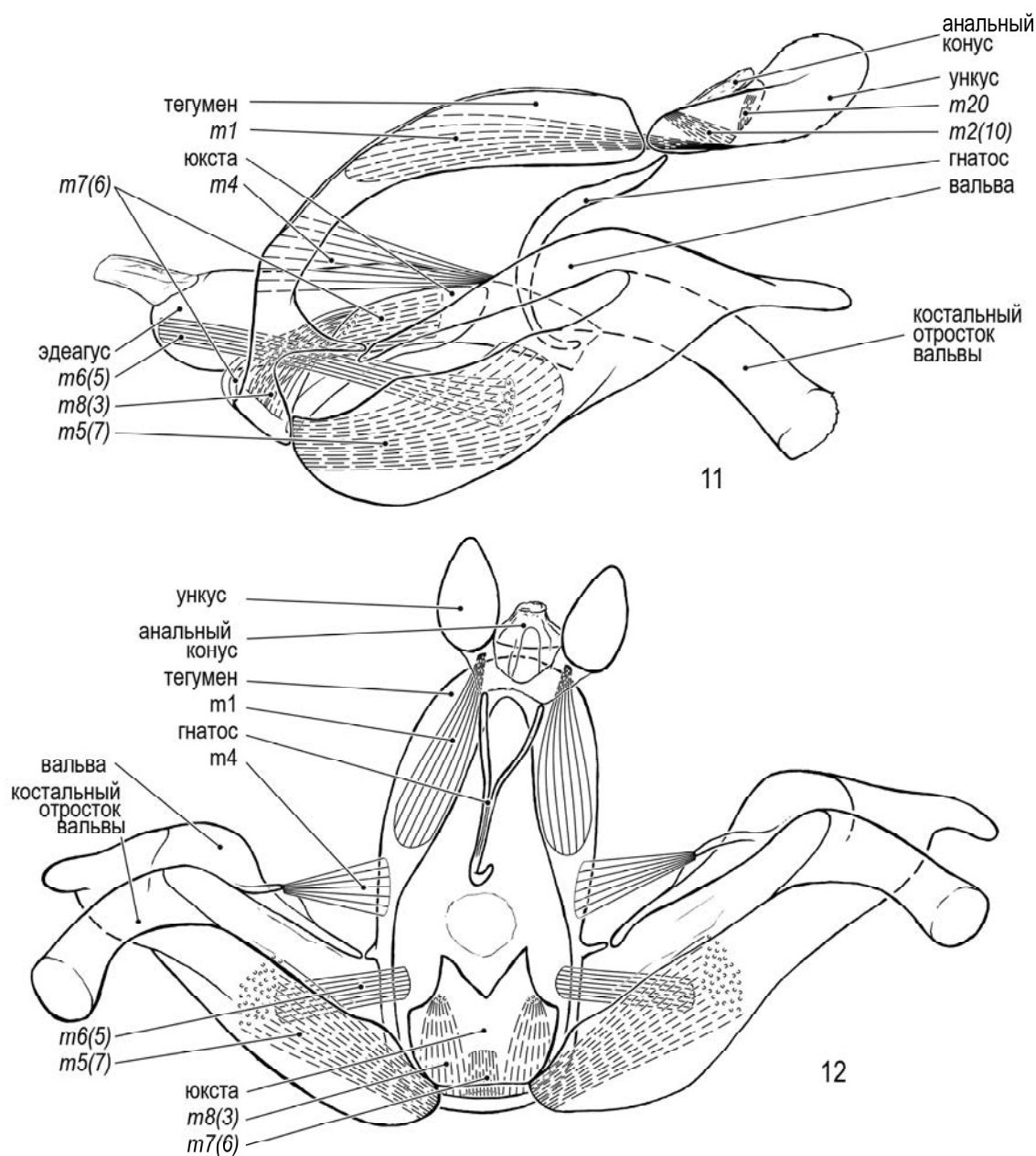


Рис. 11–12. Расположение мышц генитального аппарата самцов *Darna sybilla*: 11 — вид сбоку; 12 — вид сзади, вальвы и ункус слегка разведены в стороны, эдеагус удалён.

Figs 11–12. Musculature of male genitalia of *Darna sybilla*: 11 — lateral view; 12 — back view; the valvae and uncus are somewhat spread; the aedeagus is absent.

ровочной границы между винкулумом и тегуменом (сама граница не выражена) и прикрепляются к кости вальв в проксимальной трети. Мышцы *m5(7)* идут от базальной части саккулусов и далее достигают почти середины вальв, прикрепляясь к их внутренней стенке. Мышцы *m6(5)* полностью симметричны, идут от базальной части эдеагуса и прикрепляются к внешней стенке вальв в их проксимальной трети. Мышцы *m7(6)* берут начало от нижней части переднего края винкулума и подходят к латеральным областям эдеагуса в его дистальной трети.

Мышцы *m8(3)* прикрепляются к нижней части винкулума, латеральнее *m7(6)*, и далее идут к латеральным областям юксты.

Обсуждение

Таким образом, изучена функциональная морфология генитальных аппаратов самцов у 22 видов слизневидок Евразии, являющихся представителями

разных групп внутри семейства согласно системе Холлоуея [Holloway, 1986] (см. табл. 1). К сожалению, неизученной осталась мускулатура генитальных аппаратов самцов родов *Olova* и *Phrixolepia*, представителей недавно выделенной пятой группы [Solovyev, 2014d], в связи с отсутствием материала.

В ходе проведения исследования у слизневидок обнаружены следующие группы мышц: *m1* — мышцы ункуса, *m2(10)* — мышцы анального конуса, *m20* — внутренняя мышца анального конуса, *m4* — аддукторы вальв, *m5(7)* — интравальварные мышцы, *m6(5)* — протракторы эдеагуса, *m7(6)* — ретракторы эдеагуса и *m8(3)* — вентральные абдукторы вальв. Некоторые сведения об особенностях мускулатуры всех изученных к настоящему времени видов приведены в табл. 1.

Мышцы *m1* у всех изученных слизневидок и традиционно у большинства чешуекрылых насекомых идут от переднего края тегумена к вентральной поверхности ункуса. Эти мышцы отсутствуют только у двух видов рода *Cania*: *C. robusta* Hering, 1931 и *C. bilinea* (Walker, 1855) [Соловьёв, 2014е (Solovyev, 2014е); Solovyev, 2014а]. Мышцы *m1* являются депрессорами ункуса, при их сокращении ункус вращается вокруг своего сочленения с тегуменом.

Мышцы *m2(10)* идут косо вниз от дорсальной области переднего края тегумена (у большинства изученных слизневидок) или основания ункуса (*Belippa horrida* — см. рис. 1). Далее мышцы внедряются в анальный конус и прикрепляются к субанальной пластинке. Следует отметить, что обычно у слизневидок анальная пластинка слабо выражена, без резких контуров и со слабой склеротизацией. Сокращение мышц *m2(10)* обеспечивает ретракцию анального конуса. Эти мышцы хорошо развиты практически у всех изученных слизневидок. Более того, они были обнаружены и у ранее изученных слизневидок, для которых эти мышцы прежде не были отмечены (у *Parasa hilarula*, *Apoda limacodes* и *Monema flavescens*). Мышцы *m2(10)* плотно прилегают к мощно развитым мышцам *m1* и поэтому часто маскируются ими и делаются слабо заметными при анатомических исследованиях. Лишь в результате серии сагиттальных разрезов ункуса и тегумена, а также сильного окрашивания мышц эозином и метиленовым синим удается их четко различить.

Мышцы *m20* обнаружены у многих слизневидок (табл. 1). Эти мышцы обычно очень слабо развиты у слизневидок, с чем связана их плохая различимость при анатомических исследованиях. Как правило, мышцы отходят от субанальной пластинки и затем внедряются в стенки анального конуса.

Мышцы *m4* хорошо развиты за редким исключением почти у всех изученных слизневидок (однако отсутствуют у рода *Nirmides* Hering, 1931). Мышцы, функционально являющиеся аддукторами вальв, обычно отходят от верхней части винкулума или нижней части тегумена и далее прикрепляются к лопастям гемитранстилл, транстилле или к кости вальв.

Уникальная топология этих мышц обнаружена у *Mahanta yoshimotoi*; у этого вида мышцы *m4* слабо развиты, идут от винкулума и тегумена к склеротизированной точечной области диафрагмы, лежащей в районе транстилл. У вида *Altha nivea* мышцы *m4* берут начало от нижней части тегумена и верхней части винкулума и далее крепятся к основанию кости вальвы, но при этом были обнаружены короткие мышечные пучки, идущие от средней части винкулума и затем внедряющиеся в область диафрагмы по бокам; предположительно, эти мышечные пучки гомологичны *m4*.

Мышцы *m5(7)*, интравальварные мышцы, развиты у всех слизневидок, за исключением изученных представителей рода *Nirmides* Hering, 1931 [Solovyev, 2014b], у которых вальвы сильно уменьшены. Эти мышцы обычно занимают саккулусную часть вальв, идут от базального края вальв к их срединной области, прикрепляясь дистальным концом к внутренней стенке.

Мышцы *m6(5)*, протракторы эдеагуса, идут от базальной части эдеагуса и далее прикрепляются к винкулуму (у видов *Belippa horrida*, *Thespea hainana*, *Th. umbra* и *Th. jade*) или внедряются в вальвы (у большинства слизневидок, например у *Setora postornata*, *Darna sybilla*, *Chalcoscelides castaneipars*, *Chalcoscelis albor*, *Altha nivea*, *Althonarosa horisyaensis*, *Phocoderma velutina*, *Scopelodes sericea*). При первом варианте прикрепления мышцы выполняют лишь функцию выталкивания эдеагуса, при втором варианте — мышцы при сокращении также сдвигают вальвы.

Часто мышцы *m6(5)* у слизневидок асимметричны. Асимметрия связана с поворотом эдеагуса вокруг своей оси и выражается в том, что протракторы, начинающиеся слева на базальном выростке эдеагуса, проходят под эдеагусом и прикрепляются к правой вальве или к правой части винкулума, а протракторы, берущие начало справа на эдеагусе, внедряются в левую вальву или прикрепляются к левой части винкулума. При подобной топологии мышц *m6(5)* смещается и место впадения семяизвергательного канала в эдеагус — он может впасть сверху, латерально (слева или справа) или вентрально. Асимметрия бывает разной степени выраженности. Сильно асимметричные мышцы отмечены у видов *Chalcoscelides castaneipars* (рис. 6), *Apoda limacodes*, *Austrapoda dentatus*, *Phocoderma velutina*, *Parasa hilarula*, *Ceratonema christophi* и *Caissa bezverkhovi*. У многих этих видов семяизвергательный канал впадает снизу (см. табл. 1). Слабо асимметричные мышцы *m6(5)* обнаружены у видов *Setora postornata* (рис. 8), *Thosea sinensis* (рис. 10). Полностью симметричные мышцы обнаружены у видов *Althonarosa horisyaensis*, *Belippa horrida* (рис. 1), *Chalcoscelis albor* (рис. 3, 4), *Miresa fulgida*, *Narosoideus vulpina*, *Mahanta yoshimotoi*, *Parasa emeralda*, *Thespea hainana*, *Th. umbra*, *Th. jade*, *Praesetora divergens*, *Iragoides elongata*, *Phlossa*

Таблица 1. Обзор признаков функциональной морфологии генитальных аппаратов самцов у отдельных видов слизневидок

Table 1. Characters of the functional morphology of the male genitalia of some Limacodidae

Вид	Мышцы								Место впадения семиэвергательного канала в эдеагус	Асимметрия мышц	Группа в системе Холлоуэя (Holloway, 1986)
	m1	m2(10)	m4	m5(7)	m6(5)	m7(6)	m8(3)	m20			
<i>Altha nivea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	сверху	-	I
<i>Althonarosa horisyaensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	сверху	-	I
<i>Belippa horrida</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	сверху	-	I
<i>Chalcoscelis albor</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	сверху	-	I
<i>Chalcoscelidescastaneipars</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	справа	+	I
<i>Apoda limacodes</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	снизу	+	I
<i>Austrapoda dentatus</i>	+	?	+	+	+	+	+	?	снизу	+	I
<i>Cania siamensis</i>	+	-	+	+	+	+	+	-	сверху	-	I
<i>Cania accea</i>	+	-	+	+	+	+	+	-	сверху	-	I
<i>Cania victori</i>	+	-	+	+	+	+	+	-	сверху	-	I
<i>Cania robusta</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	сверху	-	I
<i>Cania bilinea</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	сверху	+	I
<i>Caissa bezverkhoi</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	снизу	+	I*
<i>Ceratonema christophi</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	снизу	+	I*
<i>Phocoderma velutina</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	снизу	+	II
<i>Scopelodes sericea</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	сверху	-	II
<i>Miresa fulgida</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	сверху	-	II
<i>Narosoideus vulpina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	сверху	-	II
<i>Mahanta yoshimotoi</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	справа	-	II
<i>Monema flavescens</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	сверху	+	II
<i>Narosoideus flavidorsalis</i>	+	?	+	+	+	+	+	?	сверху	-	II
<i>Parasa emeralda</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	сверху	-	II
<i>Parasa hilarula</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	снизу	+	II
<i>Thespea hainana</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	справа	-	III
<i>Thespea umbra</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	справа	-	III
<i>Thespea jade</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	сверху	-	III
<i>Setora postornata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	слева	+	III
<i>Praesetora divergens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	справа	-	III
<i>Thosea sinensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	справа	+	III
<i>Iragoides elongata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	справа	-	III
<i>Phlossa conjuncta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	справа	-	III
<i>Darna sybilla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	сверху	-	IV(2)
<i>Chibaraga banghaasi</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	слева	+	?
<i>Nirmides purpurea</i>	+	-	-	-	+	+	+	-	справа	+	?
<i>Nirmides trani</i>	+	-	-	-	+	+	+	-	сверху	-	?

* Роды *Caissa* и *Ceratonema* изначально, в соответствии с системой Холлоуэя (Holloway, 1986), рассматривались в составе четвертой группы, первой подгруппы, но были перемещены в первую группу на основании проведённых исследований.

* The genera *Caissa* and *Ceratonema* according to the system of the family of Southeast Asia of Holloway (1986) were originally placed in fourth lineage (first subgroup), but now they are moved into first lineage.

conjuncta, *Darna sybilla* (рис. 11). При этом в некоторых случаях мышцы симметричны даже тогда, когда семяизвергательный канал впадает в эдеагус латерально (см. табл. 1).

Мышцы *m7(6)* идут от вентральной части винкулума или саккуса к эдеагусу. Лишь у изученных видов *Thespea hainana*, *Th. umbra* и *Th. jade* эти мышцы не были обнаружены. Мышцы *m7(6)* имеют разные места прикрепления к эдеагусу. Так, обычно они крепятся к медиальной части эдеагуса, дистальнее от *m6(5)*. У вида *Mahanta yoshimotoi* мышцы *m7(6)* идут от переднего края вентральной части винкулума к базальному выросту эдеагуса, при этом мышцы прикрепляются базальнее, чем *m6(5)*. У *Chalcocelis albor* (рис. 4) отмечено прикрепление мышц к базальной области эдеагуса, однако расположенной дистальнее места прикрепления *m6(5)*. Мышцы *m7(6)* у вида *Chalcoscelides castaneipars* (рис. 6) также являются асимметричными, с очень нехарактерной для слизневидок топологией. Крупный пучок *m7(6)* берёт начало от апикальной области саккуса, далее проходит справа под эдеагусом, совершает оборот вокруг эдеагуса и прикрепляется к нему с вентральной стороны, также у этого вида обнаружен небольшой пучок *m7(6)*, идущий от дорсальной стенки саккуса медиально; этот пучок проходит слева от эдеагуса и крепится к его дорсальной области. У видов *Setora postornata* (рис. 8), *Praesetora divergens*, *Thosea sinensis* (рис. 10) и *Phlossa conjuncta* мышцы *m7(6)* прикрепляются к субапикальной части эдеагуса, при этом эти виды характеризуются очень длинным эдеагусом, и места прикрепления мышц *m7(6)* и *m6(5)* оказываются очень сильно удалёнными друг от друга.

Мышцы *m8(3)*, вентральные абдукторы вальв, идут от саккуса или от вентральной области винкулума к латеральным областям юксты. Эти мышцы хорошо развиты почти у всех изученных слизневидок и не обнаружены лишь у видов *Cania robusta* и *C. bilinea*. У видов *Chalcocelis albor* (рис. 3, 4, 5) и *Chalcoscelides castaneipars* (рис. 6, 7) мышцы *m8(3)* претерпели сильное расщепление и представлены двумя парами пучков с различной топологией. Первая пара мышечных пучков идёт от вентральной части винкулума к латеральным областям юксты; вторая пара пучков — от внутренней стенки вальв к также латеральным областям юксты.

Следует отметить, что перечисленное многообразие признаков функциональной морфологии генитальных аппаратов самцов слизневидок носит, скорее, частный характер, но может быть использовано для выявления родственных отношений между таксонами небольшого ранга (родового или подродового).

Так, роды *Chalcocelis* и *Chalcoscelides* характеризуются крайне различными скелетными структурами генитальных аппаратов самцов, однако имеют сходный набор мышц с похожей топологией. Только у этих двух родов из всех изученных обнаружено

глубокое расщепление мышц *m8(3)* (рис. 3–7), такое состояние мышц *m8(3)* прежде не было отмечено для слизневидок и говорит о тесных родственных связях между двумя этими родами.

Внутри рода *Cania*, монофилия которого в настоящее время не вызывает сомнений [Solovyev, 2014a; Соловьёв, 2014e (Solovyev, 2014e)], присутствуют самые разнообразные модификации скелетных структур генитальных аппаратов самцов и связанной с ними мускулатуры. И в ходе проведения недавних исследований удалось выделить 3 группы внутри рода, в том числе на основании сравнительного анализа функциональной морфологии генитального аппарата.

Было также обнаружено, что мускулатура и скелетные структуры генитальных аппаратов самцов родов *Ceratonema* и *Caissa*, относимых к четвёртой группе (первая подгруппа) системы Холлоуэя, а также родов *Apoda* и *Austrapoda*, включаемых в первую группу, характеризуются практически идентичными признаками (табл. 1), что говорит об их филогенетическом родстве. Идея о сближении этих родов уже высказывалась ранее [Solovyev, Saldaitis, 2014]. К этой группе видов следует также отнести род *Euphlyctinides*, однако мускулатура его генитального аппарата не изучена. Эти перечисленные 5 родов следует рассматривать в составе первой группы родов системы Холлоуэя.

В ходе проведения исследований были отмечены некоторые признаки, являющиеся характерными для третьей группы системы Холлоуэя, объединяющей роды *Thosea*, *Praesetora*, *Setora*, *Birhamoides*, *Iragoides* и некоторые другие. У представителей этой группы мышцы *m7(6)* крепятся к эдеагусу субапикально, при этом места крепления мышц *m6(5)* и *m7(6)* (кроме вида *Iragoides elongata*) оказываются сильно удалены друг от друга (рис. 8, 10), что не было обнаружено у остальных изученных слизневидок. Мышцы *m6(5)* у третьей группы симметричны или лишь слабо асимметричны.

Признаки функциональной морфологии гениталий самцов слабо поддерживают группы видов слизневидок Юго-Восточной Азии, выделенных в соответствии с системой Холлоуэя [Holloway, 1986]. Изученные представители всех четырёх групп имеют в целом идентичный набор мышц без ярких различий в их топологии, при этом асимметрия, связанная с перекрещиванием мышц-протракторов эдеагуса и положением места впадения семяизвергательного канала в эдеагус, может встречаться у представителей разных групп независимо (табл. 1). Более того, у многих слизневидок встречается недорсальное положение отверстия семяизвергательного канала в эдеагусе при полностью симметричных мышцах. Возможно, изначально для семейства слизневидок характерна асимметрия мышц *m6(5)*, которая в дальнейшем нивелируется независимо в разных группах. Менее вероятно, что асимметрия возникает независимо в разных группах внутри се-

мейства. В пользу первой точки зрения свидетельствует исследование мускулатуры генитального аппарата самцов африканского рода *Taeda* Wallengren, 1863 (= *Pantoctenia* Felder, 1874) (Solovyev, 2014c). Представители этого рода характеризуются комплексом плезиоморфных признаков имаго и преимагинальных стадий развития и могут быть рассмотрены как наиболее примитивные слизневидки [Epstein, 1996]. В их генитальном аппарате наблюдается легкая асимметрия, связанная с латеральным положением семяизвергательного канала, при этом мышцы т6(5) полностью симметричны.

Благодарности

Автор благодарит Вадима Викторовича Золотухина (Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова; Ульяновск, Россия) за помощь в проведении исследования; Томаса Витта (Dr.h.c. Thomas J. Witt; Мюнхен, Германия) и Вольфганга Шпайдела (Dr. Wolfgang Speidel; Мюнхен, Германия) за поддержку при изучении энтомологической коллекции Museum Witt München.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ № 12-04-32186 мол_а.

Литература

- Cai R.-Q. 1983. A study of the Chinese *Latoia* Guérin-Meneville with descriptions of new species (Lepidoptera: Limacodidae) // Acta Entomologica Sinica. Vol.26. No.4. P.438–451.
- Epstein M.E. 1996. Revision and Phylogeny of the Limacodid-Group Families, with Evolutionary Studies on Slug Caterpillars (Lepidoptera: Zygaenoidea) // Smithsonian Contributions to Zoology. Vol.582. P.1–102.
- Holloway J.D. 1986. The Moths of Borneo: Key to Families; Families Cossidae, Metarbelidae, Ratardidae, Dudgeoneidae, Epipyropidae and Limacodidae // Malayan Nature Journal. Vol.40. 166 p.
- Kuznetsov V.I., Stekolnikov A.A. 1981. [Functional morphology of the male genitalia and phylogenetic relationships of some primitive superfamilies of the infraorder Papilionomorpha (Lepidoptera: Sesioidea, Cossioidea, Zygaenoidea) of the Fauna of the Asiatic part of the USSR] // Trudy Zoologicheskogo Instituta AS USSR. T.92. P.38–72 [In Russian].
- Kuznetsov V.I., Stekolnikov A.A. 2001. [New approaches to the system of Lepidoptera of World fauna (on the base of the functional morphology of abdomen)] // Proceedings of the Zoological Institute RAS. Vol.282. St. Petersburg: Nauka. 462 p. [In Russian].
- Solovyev A.V. 2005. Brief review of the genus *Mahanta* Moore, 1879 (Lepidoptera, Limacodidae) // Tinea. Vol.18. No.4. P.261–269.
- Solovyev A.V. 2008a. Review of the genus *Phocoderma* Butler, 1886 (Zygaenoidea: Limacodidae) // Nota Lepidopterologica. Vol.31. No.1. P.53–63.
- Solovyev A.V. 2008b. [The limacodid moths (Lepidoptera: Limacodidae) of Russia] // Eversmannia. No.15–16. P.17–43 [In Russian].
- Solovyev A.V. 2009. [A taxonomic review of the genus *Phrixolepia* (Lepidoptera, Limacodidae)] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.88. No.9. P.1064–1078 [In Russian].
- Solovyev A.V. 2010. [Musculature of the male genitalia of *Chibaraga banghaasi* (Hering et Hopp) (Lepidoptera, Limacodidae)] // Proceedings of the Russian Entomological Society. SPb. Vol.80. No.2. P.49–55 [In Russian].
- Solovyev A.V. 2014a. A taxonomic and Morphological Review of the Genus *Cania* Walker, 1855 (Lepidoptera, Limacodidae) // Entomological Review. Vol.94. No.5. P.698–711.
- Solovyev A.V. 2014b. Morphological and taxonomical review of the genus *Nirmides* Hering (Lepidoptera, Limacodidae) with description of eight new species // Insect Systematics and Evolution. Vol.45 (DOI: 10.1163/1876312X-45012111).
- Solovyev A.V. 2014c. Musculature of the male genitalia of the genus *Taeda* Wallengren, 1863 (Lepidoptera: Limacodidae) // Shilap Revista de Lepidopterologia. Vol.42. No.165. P.163–167.
- Solovyev A.V. 2014d. *Parasa* Moore (auct.): phylogenetic review of the complex from the Palaearctic and Indomalayan regions (Lepidoptera, Limacodidae) // Proceedings of the Museum Witt Munich. Vol.1. Vilnius: Petro ofsetas. P.1–240.
- Solovyev A.V. 2014e. [A taxonomic and morphological review of the genus *Cania* Walker 1855 (Lepidoptera, Limacodidae)] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.93. No.2. P.228–241 [In Russian].
- Solovyev A., Galsworthy A., Kendrick R. 2012. A new species of the genus *Olonia* Snellen (Lepidoptera: Limacodidae) with notes on immature stages // Lepidoptera Science. Vol.63. No.2. P.70–78.
- Solovyev A.V., Salditis A. 2014. *Pseudohampsonella* — a new genus of Limacodidae (Lepidoptera: Zygaenoidea) from China // Journal of Insect Science. Vol.14. No.46. P.1–14.
- Solovyev A.V., Witt T.J. 2009. The Limacodidae of Vietnam // Entomofauna. Suppl.16. P.33–230.
- Stekolnikov A. A. 2008. [Morphological principles of evolution of musculature of insects]. SPb.: St. Petersburg University. 180 p. [In Russian].
- Wu Ch.-Sh., Solovyev A.V. 2011. A review of the genus *Miresa* Walker in China (Lepidoptera: Limacodidae) // Journal of Insect Science. Vol.11. No.34. DOI.10.1673/031.011.0134
- Zolotuhin V.V., Kurshakov P.A., Solovyev A.V. 2013. [The use of muscle morphology of Chrysopolomidae (Lepidoptera) genitalic appendages in developing a family system] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.92. No.10. P.1222–1230 [In Russian].

Поступила в редакцию 12.8.2013