

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

на правах рукописи

Виктор Анатольевич КРИВОХАТСКИЙ

МУРАВЬИНЫЕ ЛЬВЫ (Neuroptera, Myrmeleontidae) ПАЛЕАРКТИКИ
(морфология, классификация, зоогеография)
03.00.09 энтомология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук
Санкт-Петербург 1999

Работа выполнена в лаборатории биоинтродукции полезных организмов и в лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН.

Официальные оппоненты:

Ведущая организация:

Защита состоится в .. часов на заседании Специализированного совета Д.002.63.02 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д.1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан

Ученый секретарь Специализированного совета доктор биологических наук
Н.А. Петрова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования.

Муравьиные львы (семейство Myrmeleontidae Latreille, 1802, отряд Neuroptera sensu Handlirsch, 1903) - крупные сетчатокрылые насекомые, широко распространенные в тропических и умеренных широтах. В отряде Neuroptera ряд семейств (Chrysopidae, Nemerobiidae, Coniopterygidae) имеют важное значение в регуляции численности вредителей лесных и сельскохозяйственных культур. Систематическое исследование этих групп в последние годы значительно продвинулось, что активизировало и сравнительное изучение других родственных семейств сетчатокрылых. Ныне на современном уровне, с использованием набора признаков всех стадий развития и с применением методов кладистического анализа, активно изучаются фауны муравьиных львов Неарктического и Неотропического (L. Stange), Афротропического (M. Mansell) и Австралийского (T.R. New) царств. С фауной муравьиных львов Палеарктики активно работают Гельцель (H. Holzelt), Ом (P. Ohm) и целый ряд неуроптерологов широкого профиля.

Вместе с тем как систематика, так и фаунистика муравьиных львов остаются очень слабо разработанными. Несколько существующих классификационных схем семейства, созданных применительно к региональным фаунам муравьиных львов, оказались несовместимыми и малопригодными при исследовании мировой фауны. Значительная часть таксонов, в том числе видовой группы, после описания никем не изучалась. Фауны Ориентального, Афротропического и Неотропического зоогеографических царств изучены фрагментарно и недостаточно. Также недостаточно до сих пор были изучены некоторые региональные фауны Палеарктики, в основном центральной ее части. Мой личный интерес к

систематике муравьиных львов стимулировался очень слабой изученностью фауны Средней Азии, где мне довелось проработать в общей сложности около 10 лет и откуда мной описано большинство новых таксонов.

Цели и задачи работы.

Целью данной работы является комплексное изучение семейства *Mutillidae* в морфологическом, таксономическом и зоогеографическом аспектах. Главное место в этом исследовании отведено палеарктической фауне муравьиных львов, как самостоятельной, но неотъемлемой части фауны мировой. Достижение этой цели было возможно при сопряженном решении ряда частных и главных задач. При этом к решению задач из области систематики привлекались зоогеографические данные, а зоогеографические построения строились на систематической основе.

Главной задачей первого этапа исследований была разработка вопросов систематики муравьиных львов Палеарктики. Для этого было необходимо изучить представителей большинства современных таксонов мировой фауны и разработать единую классификацию всего семейства. При построении этой оригинальной классификации требовалось, чтобы она имела филогенетическую основу. В рамках этой проблемы следовало определить положение семейства *Mutillidae* внутри отряда *Neuroptera*; предложить гипотеза о его происхождении; на основе сравнительного изучения современных и ископаемых таксонов очертить границы семейств мималинтоидных сетчатокрылых; выделить внутрисемейственные монофилетические таксоны и определить их филогенетические отношения.

Главной задачей второго этапа было обобщение данных по распространению всех таксонов фауны Палеарктики и определение их зоогеографических особенностей. Создание частной зоогеографии палеарктических муравьиных львов требовало выбора схемы территориального деления Палеарктики, и наиболее пригодной для этих целей была признана схема общего зоогеографического районирования А.Ф. Емельянова (1974). На ее основе необходимо было составить матрицу распространения видов муравьиных львов по провинциям Палеарктики, описать и сравнить фауны зоогеографических областей методом кластерного анализа с построением дендрограмм; описать элементарные фауны муравьиных львов Палеарктики; очертить на карте соответствующие им фаунистические центры; описать основные этапы формирования палеарктических фаун; построить классификацию видовых ареалов.

На защиту выносятся следующие основные положения:

- оригинальная естественная классификация семейства *Mutillidae*, его положение в подотряде *Mutilliformia* и гипотеза о происхождении муравьиных львов.
- частная зоогеография муравьиных львов Палеарктики с элементами анализа провинциальных фаун и описанием фаун зоогеографических областей; схема деления фауны муравьиных львов Палеарктики на элементарные фауны с выделением центров разнообразия и видообразования; иерархическая классификация ареалов муравьиных львов.

Научная новизна.

В ходе работы были описаны новые для науки 4 рода и 25 видов, 15 таксонов подвидовой и инфраподвидовой групп; более чем для 20 видов предложены новые комбинации; около 50 названий сведены в синонимы. Детально описаны фауны муравьиных львов России и европейской части бывшего СССР, некоторые другие региональные фауны Палеарктики (Нижнее Поволжье, Приаралье, Туркменистан, Монголия) и Ориентального царства (Индокитай). Проведен фаунистический обзор муравьиных львов Палеарктики в целом, составлена матрица распространения 355 видов муравьиных львов в провинциях Палеарктики. Выявлены основные этапы формирования некоторых палеарктических фаун и их антропогенное изменение. Ревизованы коллекции типовых экземпляров, хранящиеся в Зоологическом институте РАН и Зоологическом музее МГУ. Всего, вместе с материалами, любезно присланными зарубежными коллегами, мной изучены типовые серии 95 видов муравьиных львов. Коллекция ЗИН РАН, систематизированная и существенно дополненная, включает в настоящее время 300 видов мировой фауны.

Представители других семейств сетчатокрылых насекомых изучались в качестве внешних групп по отношению к семейству *Mutillidae*. В частности были изучены типовые экземпляры всех видов *Neuroptera*, хранящиеся в коллекции Зоологического института, и составлен их каталог; выполнены фаунистические обзоры всех семейств сетчатокрылых для

европейской части бывшего СССР и, отдельно, для Центральнoчерноземного района (совместно с А.В. Захаренко) и Московской области; составлены определительные таблицы водных личинок сетчатокрылых России (в печати). Совместно с Н.Ю. Клюге было обнаружено несоответствие объемов всех когда-либо описанных таксонов высокого ранга (Neuroptera, Planipennia, Stegoptera, Megaloptera, Hemerobiida, Mymeleontida) ныне признанному объему этого монофилетического отряда сетчатокрылых. Найдено забытое название Euneuropteroidea Krausse et Wolff, 1919, предложенное в оригинальном описании для обозначения таксона, включающего весь перечень семейств сетчатокрылых насекомых и исключающего таксоны, к нему не принадлежащие.

Уточнено положение муравьиных львов семейства Mymeleontidae в системе современных и ископаемых мирмелеонтоидных сетчатокрылых подотряда Mymeleontiformia; построены классификация, филогенетическое древо, определительная таблица для всех современных и ископаемых семейств подотряда. Ряд вымерших таксонов, оригинально описанных в составе современного семейства Mymeleontidae, предложено перенести в другие семейства.

Теоретическая и практическая ценность.

Важнейшим направлением природоохранной деятельности человечества ныне признано изучение и поддержание биоразнообразия дикой живой природы. В рамки этого проекта и вписывается настоящее исследование. Впервые детально описано распределение видового состава целого семейства на территории всей Палеарктики, выделены в натуре фаунистические центры, характеризующие зоогеографические выделы по критериям видового разнообразия и эндемизма. Кластерный анализ фаун и метод построения дендрограмм фаунистического сходства могут быть предложены к использованию при изучении биоразнообразия любых других таксонов животного и растительного мира.

На примере фауны муравьиных львов Турана продемонстрированы основные пути становления и геологическая (палеоген - антропоген) история фаун. Описаны негативные антропогенные изменения в биологическом разнообразии фауны муравьиных львов Приаралья за последние 100 лет. В результате этих исследований выявлены виды муравьиных львов, которые могут быть использованы в качестве индикаторов состояния экосистем.

Создана новая филогенетическая классификация муравьиных львов, определены морфогенетические типы и ряды признаков целого ряда морфологических структур у имаго. Таким образом создана основа для диагностики всех таксонов, для многих из них опубликованы оригинальные определительные таблицы, что безусловно является важным подспорьем в практической деятельности энтомологов широкого профиля.

Автором постоянно пополняются рукописный и компьютерный каталоги муравьиных львов мировой фауны, совмещенные базы данных по систематике, распространению муравьиных львов, по каталогизации всех изученных экземпляров. Коллекция ЗИН РАН, систематизированная и пополненная в результате обмена, включает в настоящее время 300 видов муравьиных львов мировой фауны и является одной из наиболее репрезентативных коллекций мира. Практическое значение этой коллекции в первую очередь определяется тем, что она является доступной информационной основой для дальнейших систематических исследований.

Апробация результатов и публикации.

По систематике, биологии, и зоогеографии муравьиных львов автором опубликовано 33 научные работы общим объемом 25 п.л., в том числе две небольшие монографии (1.25 и 5.6 п.л.) на русском и 13 статей на английском языке.

Основные результаты исследований были доложены на 46-ом (С.-Петербург, 1993) и 51-ом (С.-Петербург, 1998) Чтениях памяти Н.А. Холодковского; на XI съезде Русского энтомологического общества (С.-Петербург, 1997), на V (Каир, Египет, 1994) и VI (Хельсинки, Финляндия, 1997) Международных симпозиумах по неуроптерологии.

Структура и объем работы.

Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, и списка литературы. Список цитированной литературы включает 235 источников; из них 153 иностранных авторов. Текст диссертации изложен на 263 страницах с 7 таблицами и 136 рисунками.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методы исследования

В основу данной работы вошли результаты полной обработки коллекционных материалов Зоологического института РАН, Зоологического музея Московского государственного университета, коллекции Харьковского отделения Украинского Энтомологического Общества, Зоологического музея Новосибирского института систематики и экологии животных, а также материалы (типовые и неопределенные) ряда других российских и зарубежных коллекций, любезно предоставленные на изучение кураторами коллекций. В географическом плане изученные материалы представляют фауны всех зоогеографических царств мировой суши (рис. 1).

Полевые сборы муравьиных львов проводились автором во время частных поездок с 1968 г., в период постоянной работы в Репетекском заповеднике (1979-1983 гг.), во время командировок и экспедиций, организованных заповедником "Лес на Ворскле" (1988-1990 гг.) и ЗИН РАН (1991-1995). Обследованы южная и центральная европейская Россия, южная Украина, западный Казахстан, Узбекистан, Туркменистан и Читинская область азиатской России.

Методики сбора, хранения и обработки материалов универсальны; препараты гениталий изготавливались способом выдерживания в растворе щелочи; морфологические исследования проводились с использованием бинокля МБС-2; для рисования использовались масштабная сетка и линейка.

Зоогеографический анализ основан на схеме общего зоогеографического районирования Палеарктики А.Ф. Емельянова (1974) с некоторыми изменениями и с использованием карты, специально подготовленной вместе с ним в новой, более удобной проекции (Кривохатский, 1998). В зоогеографическом анализе использовался принцип соотношения рангов изучаемых таксонов к рангам зоогеографических выделов. Так, распространение муравьиных львов по царствам анализировалось в основном на уровне подсемейств и триб, по областям – на уровне родов, по провинциям – на уровне видов.

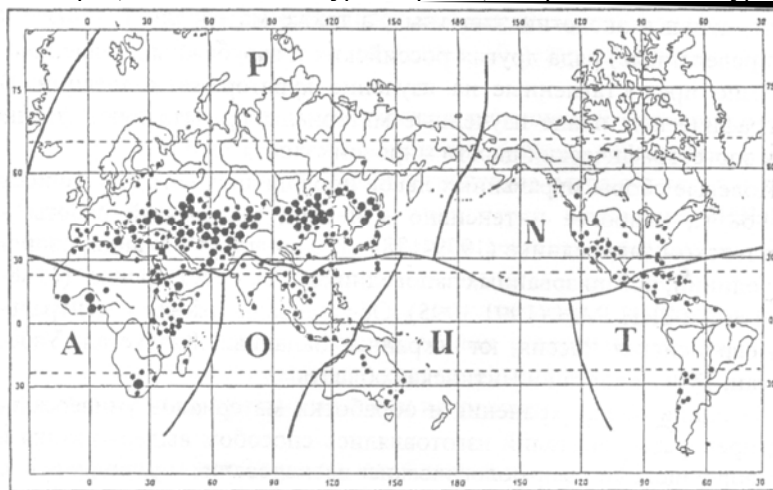


Рис. 1. Локализация изученных коллекционных сборов муравьиных львов. Зоогеографические царства: Т - Неотропическое; N - Неарктическое; P - Палеарктическое; А - Афротропическое; О - Ориентальное; U - Австралийское. Кружки - районы с подробно изученной фауной, точки - фрагментарные сборы.

Компьютерные методики исследования на всех этапах работы значительно облегчили поставленные задачи. У автора имеется практически полный аннотированный список всех таксонов муравьиных львов мировой рецентной фауны в виде текстовых файлов. Значительная часть списка, но без подробных аннотаций, внесена в базу данных syslist.dbf на основе FOX-PRO-2, созданную А.Л. Лобановым (ЗИН РАН). Им же подготовлены программы для создания банка коллекционных данных mygloc.dbf (сегодня она содержит 3000 записей для 10 тыс. экз.), ряда географических баз данных, предназначенных для картирования ареалов. В них, в частности, помещаются коллекционные данные о всех изученных экземплярах монгольской

фауны (400 записей, 1.5 тыс. экз.), компьютерные карты видовых ареалов на территории Монголии частично опубликованы (Krivokhatsky et al., 1996).

Провинциальные фауны палеарктических муравьиных львов сравнивались методом построения дендрограмм сходства на основе попарного расчета коэффициентов Чекановского, Серенсена или Жаккара. Специально созданная матрица распространения 355 видов муравьиных львов по провинциям (Кривохатский, 1998) обрабатывалась с помощью оригинальной компьютерной программы И.С. Плотникова (ЗИН РАН) для WIN-95, группирующей сходные фауны по среднему соседству по качественному ("+", "-" - наличие или отсутствие регистрации каждого вида в каждой провинции, коэффициенты Серенсена и Жаккара) или количественному (по субъективным баллам встречаемости - 0, 1, 2, коэффициент Чекановского) признакам.

Из множества полученных вариантов для анализа были выбраны три дендрограммы, наиболее различающиеся между собой и тем самым более пригодные для обсуждения причин сходства и различия фаун, а в качестве основной выбрана дендрограмма сходства, полученная с использованием коэффициента Чекановского с учетом баллов встречаемости 355 видов, так как при количественном способе расчета, в отличие от качественного, меньшее значение придается единичным и случайным находкам видов на краях их ареалов, и наибольшая роль при кластеризации сходных фаун отводится массовым и обычным видам.

Для сравнения ареалов муравьиных львов впервые для насекомых проведена кластеризация групп видов по сходству их распространения. Кластеризация проводилась на основе той же матрицы распространения муравьиных львов по провинциям Палеарктики, с помощью тех же компьютерных программ методом построения дендрограммы. Этот метод позволил объединить виды со сходными, в том числе идентичными, ареалами в иерархические группировки разных рангов.

Глава 2. История изучения

Очерки по истории развития неуроптерологии в различных регионах мира неоднократно публиковались (Европа - Aspöck et al., 1980; Южная Африка - Mansell, 1985; Австралия - New, 1985; Европейская часть бывшего СССР - Захаренко, Кривохатский, 1993; Палеарктика - Кривохатский, 1998).

Первые три вида муравьиных львов были описаны Линнеем в 1758 г. в роде *Neurobius*. В 1767 г. Линней использовал уже родовое название *Mymecleon*, в котором описал еще два вида. Один из них, *Mymecleon formicarius* Linnaeus, 1767, был фиксирован в качестве типового вида рода *Mymecleon* значительно позже (Latreille, 1809).

Во второй половине XVIII - начале XIX века в период развития классической систематики, муравьиными львами - их определением и описанием новых видов - в основном занимались натуралисты-энциклопедисты - зоологи и ботаники широкого профиля. Во второй половине XIX века преобладали более узкие специалисты - энтомологи, а в начале XX века, когда одному систематиком стало невозможным охватить широкий спектр описанных таксонов, появляются исследователи, ограничивающие себя в своих научных интересах группой "*Neuroptera s.l.*", включающей в себя современных *Odonata*, *Ephemeroptera*, *Coleoptera*, *Thysanoptera*, *Isoptera*, *Plecoptera*, *Mecoptera* и *Neuropteroidea* (*Neuroptera* + *Raphidioptera* + *Megaloptera*). В дальнейшем круг изучаемых таксонов все более сужался, и в настоящее время наиболее активные систематики неуроптерологи обычно не выходят за рамки одного-трех семейств.

Наиболее продуктивными по количеству описанных новых таксонов и сведенных синонимов оказались исследования лишь немногим более десятка систематиков (Rambur, Hagen, Walker, Gerstaecker, McLachlan, Kolbe, Banks, Navas, Weele, Peringuei, Esben-Petersen, Stange, Holzel, New). Около половины всех таксонов муравьиных львов были описаны Лонгиносом Навасом (L. Navas, 1858-1938). Им в 600 публикациях, кроме 1000 таксонов в *Mymecleontidae*, было описано около 2000 видов и родов в других семействах *Neuroptera* и в других отрядах насекомых (в основном "*Neuroptera s.l.*"). Натану Банксу (N. Banks) и Петеру Эсбен-Петерсену (P. Esben-Petersen), современникам Наваса, также принадлежит множество первоописаний и ряд первых классификационных построений.

Всего на сегодняшний день описано 2162 таксона видовой группы относящихся к 371 роду и подроду современных *Mymecleontidae*. Количество "закрытых" названий - младших омонимов, синонимов и названий, отвергнутых Международной комиссией по зоологической номенклатуре (535 видового ранга и 131 родового ранга), субъективно и предварительно, так

как еще около 50 таксонов только родового ранга, описанных Навасом, после первоописаний цитировались только в каталогах, но не изучались. Автору на сегодняшний день известно 1627 пригодных видовых названий, но лишь для 1378 таксонов систематическое положение определено хотя-бы предварительно. По очень умеренным прогнозам действительный объем мировой фауны современных муравьиных львов может быть оценен в 2000 видов.

В мире не было на сегодняшний день коллекции муравьиных львов репрезентативной по видовому составу и, одновременно, приведенной в порядок с точки зрения современной систематики. Типовые материалы разных авторов разбросаны по множеству музеев мира, настоящее местонахождение и сохранность многих типов неизвестны, а значительная часть коллекции Наваса к сожалению в основном погибла (Monserrat, 1986). Работа по систематизации коллекций только началась, и только в последние годы появились специальные каталоги типов, хранящихся в некоторых музеях мира.

Весь объем систематических исследований муравьиных львов мировой фауны разросся к настоящему времени до критического уровня, вряд-ли пригодного для нормального осмысления индивидуальным систематиком без технической помощи. В 90-е годы появилась необходимость в создании компьютерного банка данных, объединяющего все опубликованные исследования по систематике и биологии муравьиных львов. Уже созданные рабочие компьютерные базы данных разных авторов ныне являются важным подспорьем в ежедневной работе систематиков.

Европейская фауна *Mymeleontidae* относительно полно была изучена уже в первой половине XX века. Подробные фаунистические обзоры с определительными таблицами и видовыми очерками были выполнены Навасом (Navas, 1915-1916) и Эспен-Петерсенем (Esben-Petersen, 1919). Наиболее полной сводкой, практически целиком охватывающей все предыдущие и оригинальные исследования с учетом современной систематики, явилась двухтомная монография Хорста и Ульрики Аспокков и Герберта Гельцеля "Сетчатокрылые Европы" (Asrock et al., 1980). В дальнейшем фауне наименее подробно изученных регионов Европы были посвящены еще несколько работ, а для определения муравьиных львов европейской части бывшего СССР опубликованы ныне сильно устаревшие определительные таблицы (Лупшова, 1987).

Все существующие обзоры сделаны только для политикоадминистративных и физико-географических территорий, и до сих пор, кроме некоторых работ автора, не было ни одной публикации, касающейся видового состава муравьиных львов зоогеографических областей и провинций Палеарктики. Первая фундаментальная сводка по зоогеографии муравьиных львов всей Палеарктики (Holzel, 1986) описывает распространение таксонов родового и надродового рангов. Наиболее важным элементом этой работы безусловно является выделение центров разнообразия фаун муравьиных львов в Палеарктике.

Глава 3. Морфология

В морфологической части исследования кроме обзора традиционных систематических признаков описаны признаки и группы признаков, которым важный таксономический вес придается впервые. В частности определены исходный и производные типы строения гениталий самцов (рис. 2).

Исходный тип строения гениталий или близкий к исходному - мирмелеонтиный (рис. 2.1). Для этого типа характерен узкий подковообразный гонаркус и заключенная в нем пара парамер, подвижных относительно друг друга и относительно гонаркуса.

Немоллеонтиный тип строения гениталий (рис. 2.2) характеризуется неподвижным слиянием двух парамер в двузубую вилку, подвижную относительно подковообразного гонаркуса.

У муравьиных львов с мирмецелюрным типом строения гениталий (рис. 2.3) пара парамер сливается в один с апикальной одновершинной пластинкой. При этом гонаркус разрастается в полую трубку, в которой и заключается парамер.

Пальпаринный тип строения гениталий (рис. 2.4) также характеризуется цилиндрической формой гонаркуса, развитого в виде поллой трубки, парные же парамеры в этом случае не погружены в, а практически неподвижно припаяны к вершине гонаркуса.

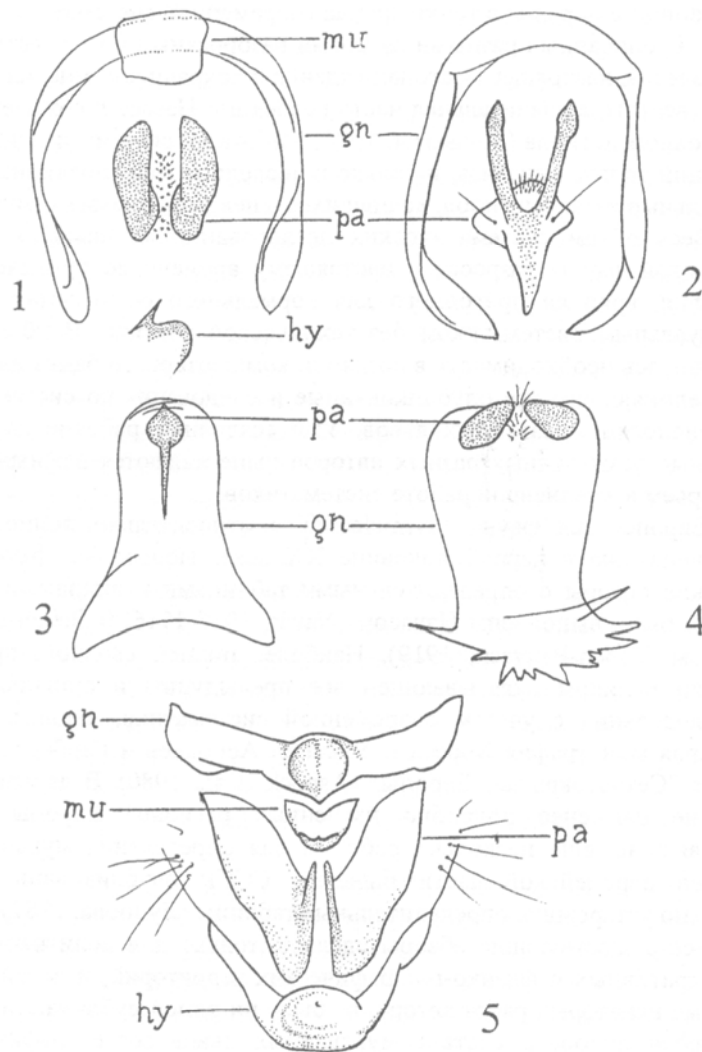


Рис. 2. Типы строения гениталий самцов:

1 - мirmелеонтинный; 2 - немелеонтинный; 3 - мirmецелурный; 4 - пальпаринный; 5 - акантаклизинный; gn - гонаркус; hy - гипандрий; mu - медиункус; pa - парамер.

Наиболее модифицированный тип строения гениталий самца у муравьиных львов - акантаклизинный (рис. 2.5). Его возможно трактовать как производный от мirmелеонтинового типа если вентральный чашеобразный склерит признать как разросшийся гипандрий.

Впервые для характеристики триб и подсемейств используются признаки формы и окраски пронотума. Выделены, в частности, мirmелеонтинный, немелеонтинный и мirmецелурный типы рисунка пронотума.

У ряда видов из триб Mirmecaelurini, Isoleontini, Acanthacelisini, Gepini встречаются особи с линейным затемнением мембраны переднего крыла вдоль MP или других продольных жилок, обычно не имеющие переходных форм. Эти формы, зачастую известные как самостоятельные виды, в работе описываются как инфраподвидовые таксоны - морфы. Предлагается морфо-функциональная трактовка окраски крыльев у муравьиных львов, которой приписывается защитная функция. В большинстве случаев пятна и полосы на крышеобразно сложенных крыльях создают видимость ложного брюшка, отвлекающего внимание хищника от брюшка истинного.

Из необычных придатков головы, не имеющих аналогов у других насекомых, у самцов некоторых видов муравьиных львов снизу головы за нижней губой располагается чашевидный

подвесок неизвестного назначения, наличие которого у ряда систематически близких видов позволило автору описать монофилетический род *Subgulina*.

У самцов ряда видов рода *Erasanthaclisis* обнаружены ранее не известные феромонные железы на 4-м тергите брюшка. Аналогичные железы с кисточками волосков иного происхождения до сих пор были известны только на межсегментных мембранах брюшка у ряда других систематических групп муравьиных львов.

В обзоре морфологических признаков преимагинальных стадий развития особое внимание уделено таксономическому весу количественных признаков. Такие признаки, как, например, соотношение длины мандибул и ширины головы, позволяют без труда различать все виды личинок муравьиных львов рода *Euroleon*.

Глава 4. Биологический обзор

В главе кратко охарактеризованы биологические исследования, результаты которых позволяют считать муравьиных львов всесторонне изученной группой. Особое внимание уделено собственным наблюдениям и исследованиям по экологии, поведению и индивидуальному развитию этих насекомых.

Первичной средой обитания личинок муравьиных львов служил растительный детрит, приспособления же к обитанию в песке, в скалах, в дуплах деревьев, в пещерах, в норах животных и в ряде других специфических биотопов вторичны и могли возникать независимо в разных систематических группах.

Автором в лабораторных условиях выводились из личинок 30 видов палеарктических и ориентальных муравьиных львов. При благоприятном стечении температурных, фотопериодических и кормовых условий личинки всех исследованных видов на 1-5-й год содержания строили коконы, превращались в них в предкуколок сразу после завершения строительства и линяли на куколку через 6-10 дней. Общее развитие в коконе до отрождения имаго у разных видов и в разных популяциях продолжалось от 20 до 40 суток. Для муравьиных львов характерна личиночная зимняя диапауза, выход из которой обеспечивается холодовой реактивацией. Только для одного вида, *Mutemacaelurus trigrammus*, наблюдалась диапауза предкуколки в коконе.

Паразитизм на муравьиных львах - явление достаточно редкое. Среди перепончатокрылых насекомых специфические паразиты муравьиных львов известны среди хальцид, которые имеют ряд оригинальных морфологических приспособлений и поведенческих реакций для заражения хозяина с одновременным избеганием возможности стать его жертвой (Steffan, 1961). Среди двукрылых насекомых специализированными паразитами личинок муравьиных львов являются только немногочисленные представители семейства *Bombiliidae*. На значительном объеме выводного материала (более 1000 особей 30 видов) автору лишь однажды удалось вывести паразитических двукрылых рода *Echoprosopa* из личинок *Euroleon polyspilus*.

Все известные личинки муравьиных львов - неспециализированные хищники, не имеющие предпочтений даже в размерной категории потенциальных жертв. Поэтому содержание личинок в лабораторных условиях не составляет труда. Однако поддержание постоянной лабораторной культуры пока не удавалось никому, что связано с невозможностью добиться от муравьиных львов спаривания и откладки яиц в искусственных условиях.

Полевые наблюдения за поведением имаго при спаривании и кладке единичны. Автором отмечались в природе только отдельные акты предкопулятивного поведения: массовое сумеречное роение обоих полов и залповое выделение полового феромона у самцов муравьиных львов трибы *Mutemacaelurini*. Феромоны видов рода *Mutemacaelurus* имеют видоспецифичные запахи кондитерских оттенков, а самцы *Acanthaclisis pallida* испускают резкий запах розового масла.

Суточная активность имаго муравьиных львов и способность лёта на свет - явления, ранее никем не изучаемые. Оказывается, сроки суточной активности в значительной мере зависят от температурных режимов природных зон. Так, по наблюдениям автора, у *Creoleon plumbeus* в условиях лесостепи и степи пик активности лёта приходится на дневные часы, в полупустынях - на сумерки с заходом в первую половину ночи, в пустынях - на всю темную часть ночи.

Виды с исключительно дневной активностью не известны. Даже для *Macronemigus bilineatus* и *Mutemacaelurus trigrammus*, для которых характерна дневная лётная активность,

автором зафиксирован и лёт на свет в продолжении всей ночи (*M. bilineatus*) и сумеречно-ночное брачное роение (*M. trigrammus*).

Интересная особенность, связанная со строением омматидиев фасеточных глаз, была обнаружена у муравьиного льва *Creoleon plumbeus*. В любом физиологическом состоянии у живых взрослых особей этого вида глаза иризируют зеленым в отраженном свете, как у гекконов и тарантулов, для которых иризация глаз давно известна. Среди муравьиных львов это явление уникально, другие виды этой способностью не обладают.

Глава 5. Система отряда и происхождение семейства.

К специальным задачам исследования относятся выяснение таксономического положения муравьиных львов в отряде сетчатокрылых насекомых, их происхождение и эволюция. На этом поле деятельности в мировой практике существуют нерешенные номенклатурные проблемы, связанные с разногласиями в использовании названий крупных таксонов, в положении внутри современных и вымерших семейств многих таксонов, описанных по ископаемым остаткам.

Среди номенклатурных проблем, решаемых в данном исследовании, является проблема использования объемного либо рангового принципов номенклатуры в употреблении названия отряда сетчатокрылых насекомых. Целый ряд названий, предложенных для отряда (*Neuroptera*, *Stegoptera*, *Planipennia*, *Megaloptera*, *Myrmeleontida*, *Hemerobida*), первоначально использовались для таксонов, отличных по объему от ныне принимаемого объема отряда сетчатокрылых насекомых. Только название *Euneuropteroidea* Krausse & Wolff, 1919, основанное на интенциональном (признаки сходства и монофилия) и экстенциональном (состав отряда и монофилия) описаниях, является наиболее пригодным с точки зрения объемной номенклатуры. В силу недавней (Kluge, Krivokhatsky, 1998) публикации этого предложения, оно еще не прошло апробации среди неуроптерологов мирового сообщества, поэтому в настоящей работе оно используется как объемный синоним для названия *Neuroptera s. str.*

В современной литературе инфраотряд *Myrmeleontiformia* по объему соответствует надсемейству *Myrmeleontoidea*, оба названия одинаково часто используются современными авторами и обычно включают единый перечень современных семейств: *Myrmeleontidae* (включая *Stilbopterygidae*), *Ascalaphidae*, *Nemopteridae* (включая *Crocidae*), *Nymphidae* (включая *Myiodactylidae*), *Psychopsidae*. Однако в ряде публикации, основанных на анализе апоморфных признаков как современных так и ископаемых таксонов, выделяются отдельные монофилетические группы мирмелеонтоидов. С моей точки зрения существует логическая возможность примирения означенных разногласий в следующей "двухэтажной" классификации современных и ископаемых мирмелеонтоидных и родственных им психопсоидных сетчатокрылых:

Subordo *Psychopsiformia*:

Superfamilia *Psychopsoidea* (Families + *Osmylopsychopsidae*,
+ *Panfiloviidae*, + *Brongniartiellidae*, + *Prohemerobiidae*, + *Kalligrammatidae*,
Psychopsidae);

Subordo *Myrmeleontiformia*:

Superfamilia *Nymphidoidea* (Families + *Solenoptilidae*,
+ *Nymphitidae*, + *Babinskaiidae*, *Nymphidae*);
Superfamilia *Myrmeleontoidea* (Families + *Palaeoleontidae*,
+ *Araripenneuridae*, *Myrmeleontidae*, *Ascalaphidae*);
Superfamilia *Nemopteroidea* (Families *Nemopteridae*, *Crocidae*).

До сих пор не существовало единого мнения в отображении филогенетических отношений семейств *Myrmeleontiformia*. В результате ревизии всех ископаемых и современных таксонов оказалось, что каждое из семейств легко поддается диагностике даже по сокращенному набору признаков (жилкование переднего крыла). Несомненное наличие параллелизмов в приобретении апоморфных состояний признаков, таких как возникновение кубитальной развилки, пресекторальных полей, их усиление поперечными жилками, предполагает несколько вариантов графического отображения филогении. Автором выбран тот вариант (рис. 3), в котором прослеживается наиболее вероятный морфогенетический путь происхождения семейства *Myrmeleontidae* с соблюдением последовательности находок

ископаемых форм. При этом положение остальных семейств на дендрограмме уже зависит от выбранного пути, проходящего в 5 фиксированных этапов:

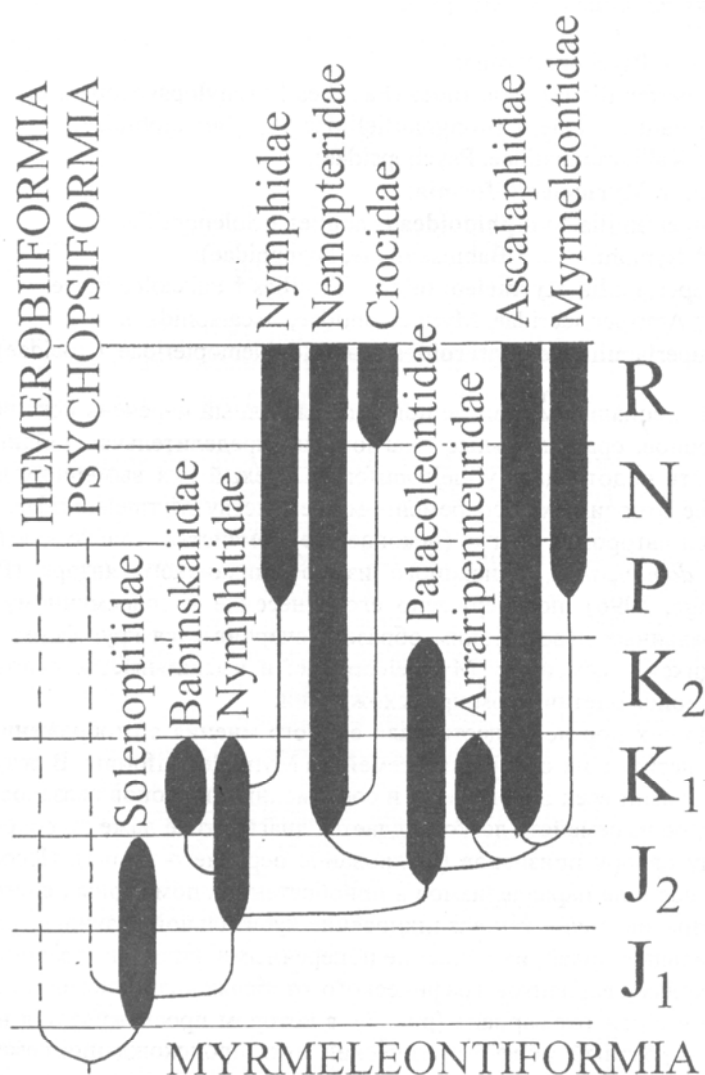


Рис. 3. Филогенетическое древо ископаемых и современных семейств мирме-
леонтоидных сетчатокрылых.

- 1) слияние Sc и R у вершины вытянутого крыла - Solenoptilidae; 2) образование апикального поля за счет ветвей Sc+R - Nymphitidae; 3) появление CuA развилки - Palaeoleontidae; 4) образование замкнутого пресекторального поля и впадение MP-2 в CuA - Arraripenneuridae;
- 5) появление поперечных жилок в пресекторальном поле - Myrmeleontidae.

Таким образом, очерчивается круг форм относящихся к семейству Myrmeleontidae и высказывается гипотеза о его монофилетическом происхождении.

Глава 6. Классификация Myrmeleontidae

В главе подробно описывается история классификации семейства, приведшая в конечном итоге к созданию нескольких региональных систем подсемейств и триб. В результате ныне используемые классификации муравьиных львов Палеарктики (Holzel),

Афротропического царства (Mansell), Неарктики (Stange), и Австралии (New) оказались несовместимыми и противоречащими друг другу.

Предлагаемая новая классификация объединяет все изученные таксоны мировой фауны, и в той ее части, которая осталась недоступной для изучения, использует разработки региональных классификаций. В главе приводится подробная классификация подсемейств и триб мировой фауны с краткими диагнозами таксонов, перечнем включаемых в них родов и аннотированным списком изученных автором видов. В этом смысле глава содержит сокращенный вариант каталога муравьиных львов мировой фауны с включением в обзор всех палеарктических таксонов и со специальными указаниями на вклад автора в систематику каждого таксона. Предлагаемая классификация не является простой таксономической системой, а отражает филогенетические связи выделяемых подсемейств и триб.

Новая система муравьиных львов (рис. 4) строилась с учетом отсутствия в современной фауне непрерывных морфогенетических рядов и с предполагаемым наличием множества параллелизмов как в развитии апоморфных состояний признаков, так и в редукции плезиоморфных.

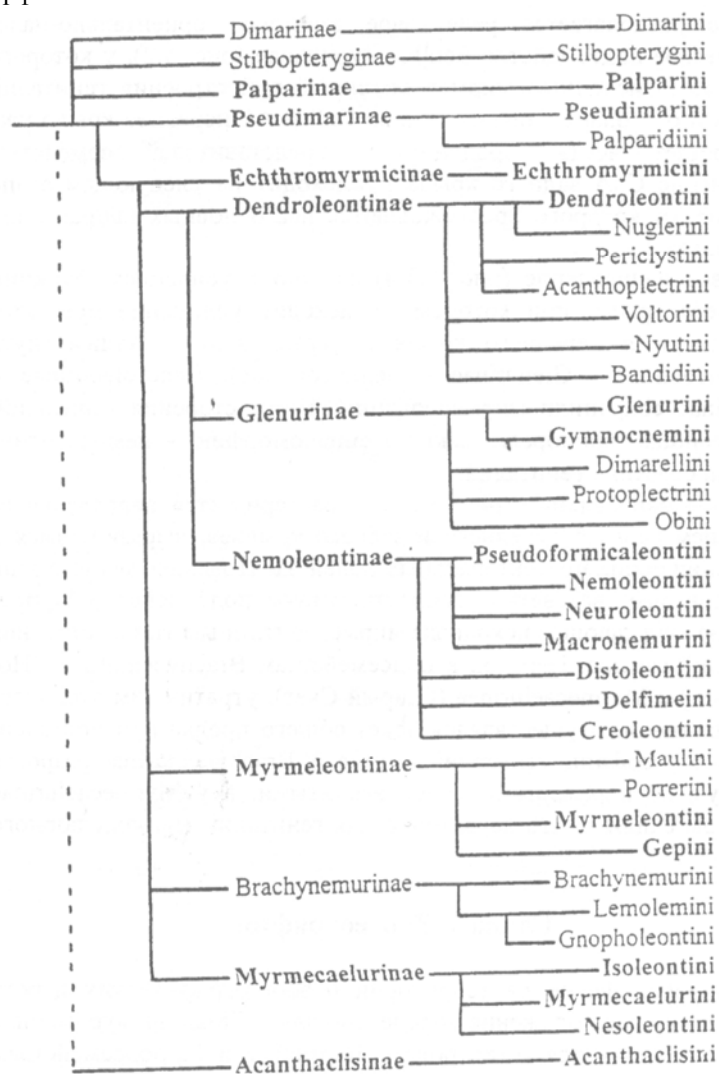


Рис. 4. Система и филогенетические отношения между подсемействами и трибами муравьиных львов.

Представители подсемейства Pseudimarinae с двумя реликтовыми трибами Pseudimarini и Palparidini обладают наибольшим набором плезиоморфных признаков. Пресекторальные поля обеих пар крыльев у представителей этого подсемейства короткие, с 2-3 поперечными жилками, что наиболее сближает их со всеми известными ископаемыми мirmekлеонтоидными

сетчатокрылыми, у которых RS отходит от R еще ближе к основанию крыла, а поперечные жилки, образующие пресекторальное поле отсутствуют. Поперечная форма пронотума, удлиненные нижнегубные щупики и наличие аксиллярных пластинок у самцов расцениваются как плезиоморфные признаки. Эктопрокты самца овальные, простые, гениталии мирмелеонтиного типа, который рассматривается предположительно как исходно-примитивный.

Представители подсемейств Palpinae, Stilbopteryginae и Dimarinae в той или иной мере сохранили примитивное жилкование крыльев, плезиоморфные состояния признаков строения щупиков и груди. Stilbopteryginae выделяются в монофилетическую группу благодаря синапоморфному преобразованию булавки антенн. Palpinae и Dimarinae обособились благодаря преобразованию строения гениталий самца.

Всесветное подсемейство Acanthacalisinae, сохранившее ряд плезиоморфных черт, приобрело прогрессивные параллельные с другими таксонами признаки (удлинение пресекторальных полей, усиление костального поля переднего крыла, слияние жилок в кубито-анальном поле обоих крыльев) и ряд синапоморфий, не имеющих аналогов в других группах семейства и промежуточных состояний (дериваты второй жилки RS в пресекторальном поле заднего крыла; оригинальное строение клещеобразных гениталий акантоклизинного типа. На основании этих признаков положение подсемейства определено у основания филогенетического ствола семейства.

Следующим после Pseudimarinae в направлении прогрессивного развития семейства стоит реликтовое азиатское ориентальнопалеарктическое подсемейство Echthromyrmicinae, у которого сохраняется исходный мирмелеонтиный тип строения гениталий самца и, благодаря слиянию жилок CuP и A1, переднее крыло приобретает черты прогрессивных представителей семейства. Прогрессивное укорочение CuA заднего крыла происходит на следующем этапе развития, от которого прослеживаются два основных направления филогенеза.

Первое направление связано с усилением функции переднего крыла (переднемоторность), при котором происходит удлинение пресекторального поля переднего крыла по сравнению с задним (путь Dendroleontinae - Glenurinae - Nemoleontinae). Dendroleontinae и Glenurinae сохранили мирмелеонтиный тип строения гениталий, Nemoleontinae приобрели важную синапоморфию - немелеонтиный тип строения гениталий.

Второе направление характеризуется параллельным усилением каркаса переднего и заднего крыльев (бимоторность), выразившимся в удлинении обоих пресекторальных полей. Центральное место в этой ветви занимает подсемейство Myrmeleontinae всесветного распространения с исходным мирмелеонтиным типом строения гениталий самцов. Переход к подсемействам Brachynemurinae (Новый Свет) и Myrmecaelurinae (Старый Свет), утратившим аксиллярные пластинки, осуществлялся через общего предка при постепенном преобразовании гениталий. У Brachynemurinae разросся гонаркус, но параметры остались не слитыми, а у Myrmecaelurinae гениталии самцов преобразовались в состояние мирмецелурного типа.

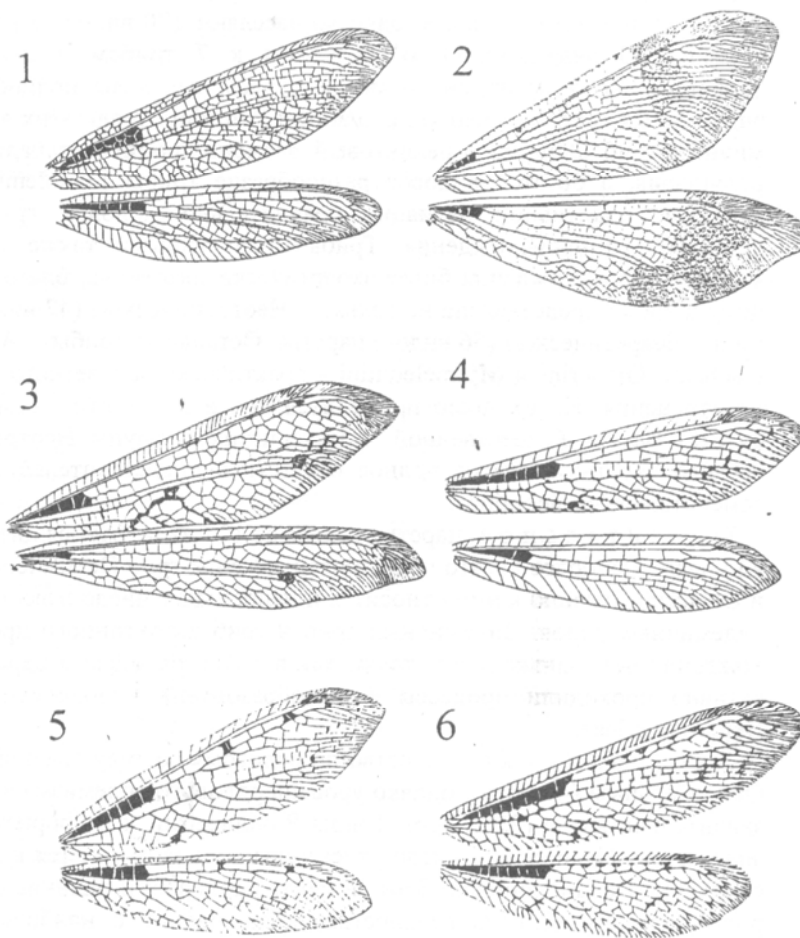


Рис. 5. Относительная длина пресекторальных полей переднего и заднего крыльев (заштрихованы) у представителей разных подсемейств муравьиных львов. 1 - *Acanthaclisis curvispura* Kriv. (Acanthaclisinae); 2 - *Echthromyrmex orientalis* McL. (Echthromyrmicinae); 3 - *Dendroleon caelestis* Kriv. (Dendroleontinae); 4 - *Quinemurus metamerus* Kriv. (Nemoleontinae); 5 - *Kirghizoleon cubitalis* Kriv. et Zakh. (Myrmeleontinae); 6 - *Cueta plexiformia* Kriv. (Myrmecaelurinae).

Глава 7. Зоогеография

В мировой фауне, на территории 6 зоогеографических царств систематическое положение определено для 1378 видов муравьиных львов; они относятся к 186 родам, 36 трибам и 12 подсемействам (табл.).

Распределение таксонов муравьиных львов по зоогеографическим царствам суши (n родов /n видов)

Царства	T	N	P	A	O	U	W
Трибы							
Acanthacalisini	1/6	2/5	6/21	6/42	5/12	4/15	15/96
Acanthoplectrini	-	-	-	-	-	1/2	1/2
Bandidini	-	-	-	-	1/1	7/64	7/65
Brachynemurini	9/47	7/56	-	-	-	-	13/99
Creoleontini	-	-	1/22	1/23	1/5	-	1/45
Delfimeini	-	-	1/8	1/2	1/1	-	1/11
Dendroleontini	-	1/2	6/16	7/31	13/25	12/34	28/108
Dimarellini	1/18	-	-	-	-	-	1/18
Dimarini	2/4	-	-	-	-	-	2/4
Distoleontini	-	-	3/26	2/15	3/13	1/6	5/58
Echtromyrmicini	-	-	1/1	1/2	1/1	-	1/4
Gepini	-	-	3/31	-	-	-	3/31
Glenurini	6/49	3/15	6/16	2/2	6/6	-	18/96
Gymnocnemini	-	-	1/2	-	-	-	2/5
Gnopholeontini	-	4/7	-	-	-	-	4/7
Isoleontini	-	-	4/13	-	-	-	4/13
Lemolemini	7/13	-	-	-	-	-	7/13
Macronemurini	-	-	3/25	2/13	1/4	-	3/42
Maulini	-	-	-	2/2	-	-	2/2
Myrmeleontini	1/31	1/12	4/31	7/40	2/20	3/28	10/153
Myrmecaelurini	-	-	7/71	2/8	-	-	7/79
Nemoleontini	-	-	1/2	1/14	-	-	1/15
Neuroleontini	-	-	4/61	2/39	1/8	-	5/108
Nesoleontini	-	-	1/16	4/38	2/10	-	4/64
Nuglerini	-	-	-	-	1/3	-	1/3
Nyutini	-	-	-	2/3	-	-	2/3
Obini	-	-	-	5/6	-	-	5/6
Palparidini	-	-	-	1/3	-	-	1/3
Palparini	-	-	2/20	11/98	4/10	-	12/126
Periclystini	-	-	-	-	-	7/60	7/60
Porrerini	1/2	-	-	-	-	-	1/2
Protoplectrini	-	-	-	-	-	5/14	5/14
Pseudimarini	-	-	1/1	-	-	-	1/1
Pseudoformicaleontini	-	-	3/5	2/3	1/5	1/1	3/11
Stilbopterigini	-	-	-	-	-	2/10	2/10
Voltorini	-	-	-	-	-	1/1	1/1
Итого	28/170	18/97	58/388	61/384	43/124	44/235	186/1378

Примечание. Обозначения зоогеографических царств как на рис. 1.

Неотропическое царство населяют 170 видов 28 родов (из них 20 эндемичных), относящихся к 7 трибам. Наиболее характерными элементами являются муравьиные львы полностью эндемичных триб Lemolemini, Dimarini и Porrerini. Среди этих эндемичных триб Dimarini - реликтовый элемент тропиков западного полушария, а богатое видовое разнообразие Lemolemini - результат адаптивной радиации сравнительно молодой группы автохтонного происхождения. Триба Brachynemurini также автохтонного происхождения более экологически пластична, благодаря чему широко представлена не только в Неотропическом (47 видов), но и в Таблица

Распространение муравьиных львов по зоогеографическим царствам мировой суши (число видов / число родов; широкораспространенные таксоны сосчитывались для каждого царства). Неарктическом (56 видов) царствах. Остальные трибы Acanthacalisini, Glenurini и Myrmeleontini - практически всемирного распространения. На их долю приходится почти две трети видового состава. Негативной, но очень существенной характеристикой фауны Неотропического царства является полное отсутствие представителей подсемейства Dendroleontinae.

Неарктическое царство - самое бедное по видовому (97 видов), родовому (18) составу и составу триб (6). Одна триба Gnopholeontini эндемична для царства, другая, самая богатая,

Brachynemurini - неотропического происхождения, остальные трибы - практически всесветного распространения. На формирование неарктической фауны огромное влияние явно имели Неотропики, только для двух эндемичных видов рода *Dendroleon* можно предположить палеарктическое происхождение.

Ориентальное царство населяют 124 вида, относящихся к 43 родам. Наиболее богато представлены фауны триб *Dendroleontini* и *Glenurini*. Именно к ним относится и наибольшее число известных эндемичных родов. Эндемичных триб и триб автохтонного происхождения нет, однако здесь также как и в Австралийском царстве активно проходили процессы формообразования в подсемействе *Dendroleontinae*.

Австралийское царство по родовому составу сравнимо с Ориентальным (44 рода), однако уровень родового эндемизма здесь значительно выше (25 родов). Трибы *Protoplectrini* и *Stilbopterigini* эндемичны. Наибольшее число эндемичных родов относится к подсемейству *Dendroleontinae*. Этот момент, также как и наличие ряда родов межцарственного распространения, говорит о наибольшей близости австралийской фауны к фауне ориентальной.

Афротропическое царство характеризуется приблизительно одинаковыми с Палеарктикой характеристиками видового и родового разнообразия (61 род, 384 вида) и эндемизма (35 родов), однако фауна его изучена явно недостаточно. Наибольшее число видов муравьиных львов относится к подсемействам *Acanthacisinae*, *Nemoleontinae* и *Muthecaelurinae*. Из 35 эндемичных известных на сегодняшний день родов 10 относятся к полностью эндемичным трибам (*Obini*, *Nyutini*, *Palparidini* и *Maulini*).

В Палеарктическом царстве зарегистрировано 388 видов муравьиных львов, относящихся к 58 родам, что по богатству сравнимо с афротропической фауной и составляет около трети фауны мировой. 31 род эндемичен для Палеарктики, остальные отмечены за ее пределами хотя бы в одном из соседних царств. Наибольшее число общих родов характерно для фауны Палеарктики и фаун Афротропического и Ориентального царств. Именно для этих трех царств известны и некоторые виды межцарственного распространения. Представители 9 из 12 подсемейств и 19 из 36 триб современных муравьиных львов известны из Палеарктики. Их распространение рассматривается в систематическом порядке и обсуждается в контексте характеристик зоогеографических областей Палеарктики.

Из 355 палеарктических видов, обсуждаемых в зоогеографическом анализе, только 19 распространены и в соседних Афротропическом и Ориентальном Царствах. 95 видов широко распространены в Палеарктике, занимая две и более областей. Остальные 265 видов высокоспецифичны для отдельных областей и являются либо широкими областными либо узкими провинциальными эндемиками. При этом эндемизм присущ не всем областям, а только Стенопейской неморальной (6 видов), Гесперийской (49) и Ортрийской (10) вечнозеленым и Сетийской пустынной (195 видов) областям. В Сетийской же области, с самой высокой степенью видового эндемизма (72 %), известно и 11 эндемичных родов.

Циркумпольная тундровая область характеризуется полным отсутствием муравьиных львов. Северная граница их обитания проходит южнее по Евросибирской таежной области.

Евросибирскую таежную (бореальную) область южнее 65° с.ш., а в континентальных условиях южнее 60°, заселяют два транспалеарктических неморальных по происхождению вида *Muthecaelonus formicarius* и *M. bore*. Еще два вида проникают на территорию области только на северных краях своих ареалов.

Европейская неморальная область равномерно заселена автохтонными транспалеарктиками *M. formicarius* и *M. bore* и западно-скифским по происхождению *Muthecaelonus trigrammus*. Остальные, спорадически встречающиеся в области виды, также скифского (3 вида) или средиземноморского (13 видов) происхождения. Эндемиков в Европейской неморальной области нет.

Стенопейская неморальная область характеризуется значительным (50 %) уровнем эндемизма и имеет особое влияние на формирование фауны соседней Скифской степной области. При этом стенопейская область фаунистически беднее Европейской неморальной области (12 видов).

Гесперийская (Средиземноморско-Макаронезийская) вечнозеленая область четко разделена на две подобласти с полностью самостоятельными фаунами муравьиных львов. Макаронезийская островная подобласть населена только эндемиками (5 видов), имеющими систематически близкие пары в собственно Средиземноморье. Фауна собственно Средиземноморья включает 52 эндемичных и 42 вида более широкого распространения, как автохтонных, так и сетийского древнесредиземноморского происхождения.

Оргрийская вечнозеленая область характеризуется бедной фауной муравьиных львов - 19 видов. Ведущую роль в составе фауны играют эндемики области (10 видов), затем идут ориентальные вселенцы (7 видов), а из широкораспространенных палеарктических видов здесь отмечены только *M. formicarius* и *M. bore*.

Скифская степная область не имеет эндемиков и включает 9 автохтонных видов (*Nohoveus zigan*, *N. atrifrons*, *Myrmecaelurus trigrammus*, *Mongoleon kaszabi*, *M. modestus*, *Myrmeleon immanis*, *Deutoleon lineatus*, *Mesonemurus guenteri*, *M. mongolicus*), широко расселившихся по соседним областям и приспособленным не просто к обитанию в степях, но и к резким сменам ландшафтно-климатических условий, вызванных известной подвижностью границ палеарктической степи. Остальные виды - неморального транспалеарктического (2 вида) неморального степного (3), субтропического гесперийского (10) и северопустынного сетийского (10 видов) происхождения.

Сетийская пустынная область самая дробная по провинциальному составу (3 подобласти, 21 провинция) и в то же время - самая специфичная по фаунистическому. Здесь известно 195 эндемичных видов из общего числа 272. Из этих 195 видов только 2 равномерно распределены по всей области, 26 встречаются в двух из трех подобластей и 168 обитают только в одной подобласти (93 - в Сахаро-Аравийской, 61 - в Ирано-Туранской и 14 - в Центральноазиатской), причем 108 из них являются провинциальными эндемиками. Монотипические роды *Pseudimares*, *Echthromyrmex*, *Kirghizoleon*, *Afghanoleon*, *Gepella*, *Noaleon* и роды *Maracanda*, *Subgulina*, *Iranoleon*, *Holzezus*, *Quinemurus*, включающие по несколько видов, также являются эндемичными для Сетийской области. Неэндемичные 77 видов распространены не только в Сетийской и переходных областях Палеарктики, но известны и из Афротропического (17 видов) и Ориентального (1 вид) царств. Среди широкораспространенных палеарктических видов выделяются 2 группы видов, о которых с определенностью можно сказать, что это либо сетийские виды, заходящие на территории соседних областей, либо виды иного происхождения, проникающие в Сетийскую область по интразональным территориям, чаще всего связанным с вертикальной поясностью горных провинций.

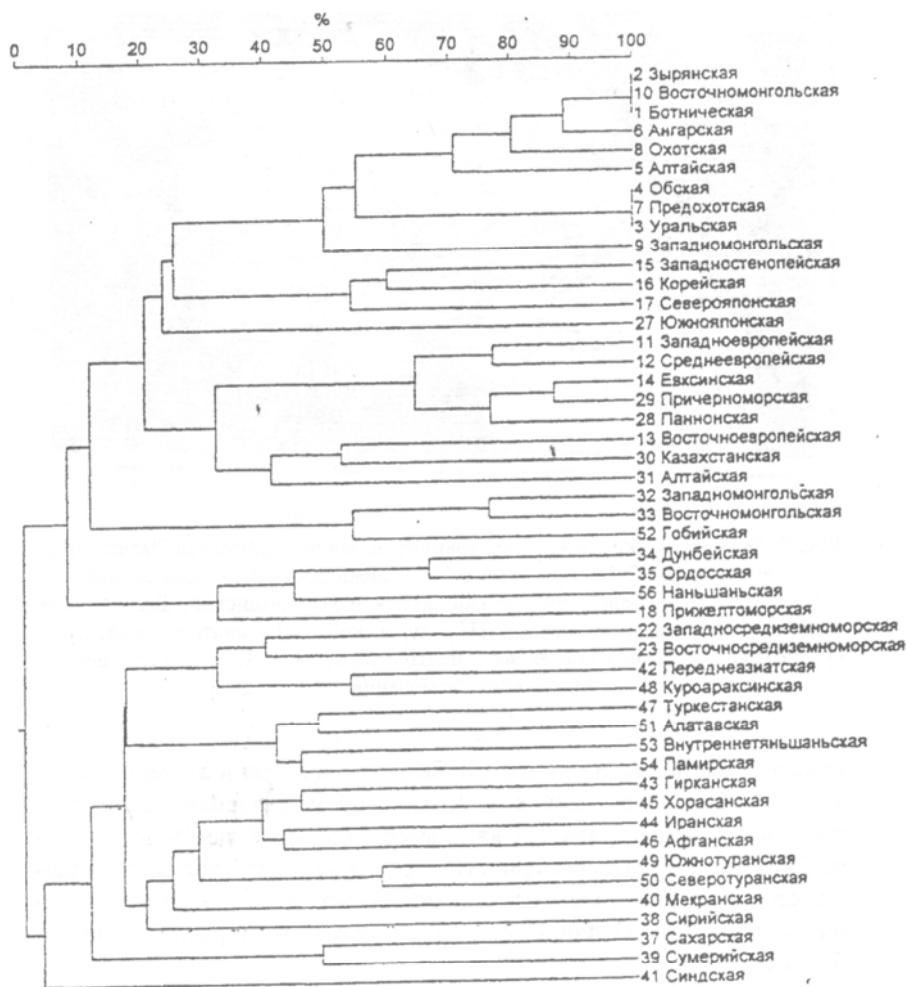


Рис. 6. Дендрограмма фаунистического сходства зоогеографических провинций, рассчитанная с использованием коэффициента Чекановского для 355 видов муравьиных львов в 48 провинциях Палеарктики.

Кластерный анализ фаун провинций Палеарктики, проведенный методом построения дендрограмм (рис. 7) использовался в характеристике фаун зоогеографических областей и позволил выделить на территории Палеарктики 15 элементарных фаун, объединяющих фауны соседствующих провинций по критериям фаунистического сходства, биологического разнообразия и эндемизма. На этой основе были выделены в природе фаунистические центры (рис. 5), охарактеризованные как центры видообразования и/или видообразования.

Методом кластерного анализа были сравнены видовые ареалы палеарктических муравьиных львов, что позволило сгруппировать их с различной степенью дробности - от 4 крупных объединений-кластеров до 58 небольших групп ареалов для 355 видов. По полученной дендрограмме сходства можно предварительно охарактеризовать фауну муравьиных львов любой произвольно выбранной точки на карте Палеарктики.

Прослежены история происхождения фаун на примере фауны Турана и филогенетические пути развития монофилетических таксонов на примере родов *Euroleon* и *Kirghizoleon*. Достаточно подробно филогенетические процессы у муравьиных львов прослеживаются только начиная с палеогена, а наиболее подробные данные по изменению фаун, касаются современных антропогенных процессов.

Выводы

1. Семейство *Mymecleontidae* включает 1378 известных видов, относящихся к 186 родам, 36 трибам и 12 подсемействам; из них в Палеарктике обитает 388 видов из 58 родов, 19 триб и 9 подсемейств.

2. Находка единственного ископаемого муравьиного льва, относящегося к современному роду *Poggerus*, датируется концом палеогена. Предками семейства могли быть юрские мирмелеонтоидные сетчатокрылые ископаемого семейства *Solenoptilidae*. Путь становления *Mymecleontidae* от *Solenoptilidae* через *Nymphitidae* и *Palaeoleontidae* представляется наиболее вероятным.

3. Процесс становления семейства сопровождался рядом последовательных эволюционных преобразований жилкования переднего крыла (слияние жилок Sc и R у вершины крыла, образование апикального поля за счет ветвей жилки Sc+R, появление кубитальной развилки, формирование пресекторального поля и появление в нем поперечных жилок) и антенн (от нитевидных к булавовидным).

4. В ходе эволюции семейства пресекторальные поля видоизменялись от исходно коротких и маложилковых в обеих парах крыльев (*Pseudimarinae*, *Echthromyrmicinae*, *Dimarinae*, *Stilbopteryginae*, *Palparinae*) к удлиненным и многожилковым только в передней паре (*Dendroleontinae*, *Glenurinae*, *Nemoleontinae*) и к удлиненным и многожилковым в обеих парах крыльев (*Mymecleontinae*, *Mymecaelurinae*, *Brachynemurinae* и, независимо, *Acanthaclisinae*).

5. Исходным типом строения гениталий самцов, свойственным как примитивным (*Pseudimarinae*, *Echthromyrmicinae*), так и некоторым продвинутым подсемействам (*Dendroleontinae*, *Glenurinae*, *Mymecleontinae*), является мирмелеонтинный тип с подковообразным гонарксом и заключенной в нем парой подвижных парамер. Среди палеарктических муравьиных львов производными от мирмелеонтинного типа являются: пальпаринный (*Palparinae*), немелеонтинный (*Nemoleontinae*), мирмецелурный (*Mymecaelurinae*) и акантаклизинный (*Acanthaclisinae*) типы.

6. Проведенные морфологические исследования позволили создать оригинальную классификацию семейства *Mymecleontidae*. Выделено 36 триб и 12 подсемейств муравьиных львов мировой фауны, каждый из этих таксонов описан и ревизован, более чем для половины из них изменен статус. Выявлены общие закономерности морфологической эволюции надродовых таксонов и построено филогенетическое древо семейства.

7. Фауны муравьиных львов 6 зоогеографических царств суши высокоспецифичны, и нет видов, обитающих более чем в двух царствах одновременно. Некоторые из изученных 355 палеарктических видов представлены в фаунах Афротропического или Ориентального царств, а 95 видов широко распространены в двух и более областях Палеарктики. Остальные 260 видов специфичны для фаун отдельных областей и являются либо широкими (областными), либо узкими (провинциальными) эндемиками. При этом эндемизм присущ только Стенопейской неморальной (6 видов), Гесперийской (49) и Ортрийской (10) вечнозеленым и Сетийской пустынной (195 видов) областям. В Сетийской области, характеризующейся самой высокой степенью видового эндемизма (80 %), известно и 11 эндемичных родов.

8. Ареалы всех палеарктических муравьиных львов группируются в 58 небольших групп сходных ареалов, из которых складываются 4 крупных объединения-кластера: западнопалеарктические пустынно-полупустынные, средиземноморские неморально-субтропические, южнотетийские пустынные и восточнопалеарктическо-северотетийские.

9. Фауна муравьиных львов Палеарктики разделяется на 15 элементарных фаун; им соответствуют 12 фаунистических центров - стенопейский, гобийский, японский, гималайский, тибетский, средиземноморский, макаронезийский, сахаро-арабский, ирано-афганский, туранский, анатолийский и среднеазиатский. Каждый из этих центров является центром разнообразия и (или) видообразования.

10. Становление элементарных фаун муравьиных львов проходило в палеогене-антропогене под влиянием палеоклиматических и геологических процессов. К этому времени

уже сформировалось большинство современных родов, и дифференциация фаун сопровождалась интенсивными процессами видообразования. К неогену относится появление ряда молодых монотипических родов (*Kirghizoleon*, *Nicarinus*), отделившихся от известных предков из политипических родов в результате сильных морфологических перестроек. Современные изменения некоторых элементарных фаун проходили на территориях, измененных под влиянием хозяйственной деятельности человека, в том числе в результате кризисов природопользования.

Материалы диссертации опубликованы в следующих работах

1. Кривохатский В.А., 1990а. Новый вид муравьиного льва (*Neuroptera*, *Myrmeleonidae*) из Средней Азии // *Новости фаунистики и систематики*. Киев: Наукова Думка : 61-63.
2. Кривохатский В.А., 1990b. Ревизия муравьиных львов рода *Lopezus* Navas, 1913 (*Neuroptera*, *Myrmeleonidae*) // *Энтомологическое обозрение*, 69, 4: 893-904.
3. Кривохатский В.А., 1991. Новый вид муравьиного льва рода *Myrmeleon* (*Neuroptera*, *Myrmeleonidae*) из Туркмении // *Зоологический журнал*, 70, 2: 147-149.
4. Кривохатский В.А., 1992а. Новые таксоны азиатских муравьиных львов (*Neuroptera*, *Myrmeleontidae*) // *Энтомологическое обозрение*, 71, 2: 405-413.
5. Krivokhatsky V.A., 1992b. A new ant-lion from Turkmenia, Middle Asia (*Insecta*, *Neuroptera*, *Myrmeleonidae*) // *Reichenbachia*, 29, 14: 77-80.
6. Захаренко А.В., Кривохатский В.А., 1993а. Сетчатокрылые (*Neuroptera*) европейской части бывшего СССР // *Изв. Харьковского энтомологического общества*, 1, 2: 34-83.
7. Захаренко А.В., Кривохатский В.А., 1993b. К познанию сетчатокрылых (*Insecta*, *Neuroptera*) Центрально-Черноземного заповедника и заповедника "Лес на Ворскле" // *Вестник СПб ун-та. Сер. 3.*, 4 (24): 26-31.
8. Кривохатский В.А., 1993а. Обзор муравьиных львов группы *Myrmecaelurus* (*Nohoveus*) *zigan* (*Neuroptera*, *Myrmeleontidae*) с описанием нового вида из Армении // *Энтомологическое обозрение*, 72, 3: 626-630.
9. Кривохатский В.А., 1993b. О сроках развития некоторых палеарктических муравьиных львов (*Neuroptera*, *Myrmeleontidae*) в лабораторных условиях // *Изв. Харьковского энтомологического общества*, 1, 2: 84-91.
10. Krivokhatsky V.A., 1994а. The ant-lion fauna (*Neuroptera*, *Myrmeleontidae*) of the former Soviet Union // *Fifth International Symposium of Neuropterology. Abstracts*. Cairo-Egypt: 15.
11. Krivokhatsky V.A., 1994b. Ant-lions (*Neuroptera*, *Myrmeleontidae*) in Turkmenistan // in: Fet V., Atamuradov K.I. (Eds). *Biogeography and Ecology of Turkmenistan* (650 pp., bibl.: 545-603). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 495-498.
12. Krivokhatsky V.A., 1994c. Arthropods inhabiting rodent burrows in the Karakum Desert // in: Fet V., Atamuradov K. I. (Eds). *Biogeography and Ecology of Turkmenistan* (650 pp., bibl.: 545-603). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 389-402.
13. Кривохатский В.А., 1994d. Личинки муравьиных львов рода *Euroleon* E.-P. (*Neuroptera*, *Myrmeleontidae*) // *Изв. Харьковского энтомологического общества*, 2, 1: 49-61.
14. Кривохатский В.А., Захаренко А.В., 1994а. Муравьиные львы родов *Euroleon* Esben-Petersen, 1918 и *Kirghizoleon* gen. nov. (*Neuroptera*, *Myrmeleontidae*) Палеарктики // *Энтомологическое обозрение*, 73, 3: 690-699.

15. Кривохатский В.А., Захаренко А.В. 1994б. Список сетчатокрылых (Neuroptera), собранных в Крыму экспедицией Харьковского энтомологического общества // Изв. Харьковского энтомолог. общества, 2, 1 : 168-169.
16. Кривохатский В.А., 1995. Каталог типовых экземпляров коллекции Зоологического института РАН. Насекомые сетчатокрылые (Neuroptera). СПб.: ЗИН РАН: 1-18.
17. Krivokhatsky V.A., 1996a. *Isoleon amseli* (Holzel, 1967), comb. n., with description of the larva (Neuroptera: Myrmeleontidae) // *Zoosystematica Rossica*, 4(1), 1995: 155-158.
18. Кривохатский В.А., 1996б. Два новых вида палеарктических муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) // *Энтомолог. обозрение*, 75, 3: 643-649.
19. Krivokhatsky V.A., 1996с. Antlions of the subgenus *Ganussa* (genus *Neuroleon*) from Middle Asia (Neuroptera: Myrmeleontidae) // *Zoosystematica Rossica*, 4(2), 1996: 301-306.
20. Krivokhatsky V.A., 1996d. *Subgulina kerzhneri*, a new genus and species of antlion from Central Asia (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae) // In: Canard M., Aspöck H., Mansell M.W. (Eds.). *Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology*. Cairo, Egypt, 1994. Toulouse, France: 313-318.
21. Кривохатский В.А., Аникин В.В. 1996. Муравьиные львы (Neuroptera, Myrmeleontidae) Нижнего Поволжья // Изв. Харьковского энтомолог. общества, 3, 1-2 : 52-61.
22. Krivokhatsky V.A., Emeljanov A.F. & Lobanov A. L., 1996. The distribution of antlions in Mongolia (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae) // In: Canard M., Aspöck H., Mansell M.W. (Eds.). *Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology*. Cairo, Egypt, 1994. Toulouse, France: 147-159.
23. Krivokhatsky V.A., Zakharenko A.V., 1996. Notes on the antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae) of the Ryn-Desert, Western Kazakhstan // Изв. Харьковского энтомолог. общества, 3, 1-2: 62.
24. Krivokhatsky V.A. 1997a. New synonyms of Asian antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) // *Zoosystematica Rossica*, 5(2): 289-290.
25. Krivokhatsky V.A., 1997b. On systematics and biogeography of the palaearctic antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) // VI International Symposium on Neuropterology, Helsinki, Finland, July 13-16, 1997. Abstracts. Helsinki, 1997:25.
26. Кривохатский В.А. 1997с. Новый и малоизвестные виды муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) из Индокитая // *Энтомолог. обозрение*, 76, 3 : 661-670.
27. Кривохатский В.А., Пирюлин Д.Д. 1997. Состав, происхождение и современное изменение фауны муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) Приаралья // *Зоол. журн.*, 76, 10: 1150-1159.
28. Kluge N.Yu., Krivokhatsky V.A. 1998. Neuroptera, Megaloptera, Stegoptera, Planipennia, etc. - where is a true name for the lacewings (Insecta) ? // Изв. Харьк. энтомолог. общества, 6, 1 : 3-15.
29. Кривохатский В.А. 1998а. Муравьиные львы (Neuroptera, Myrmeleontidae) России - биоразнообразие и зоогеография // *Проблемы энтомологии в России*. СПб., Т. 1 : 215-216.
30. Кривохатский В.А., 1998б. Зоогеография муравьиных львов Палеарктики (Neuroptera, Myrmeleontidae). В серии: Чтения памяти Н.А. Холодковского. Доклад на пятьдесят первом ежегодном чтении 3 апреля 1998 г., СПб., 90 с.

31. Кривохатский В.А., 1998с. Сетчатокрылые семейств *Myrmeleontidae* и *Ascalaphidae* (Neuroptera) коллекции А.П. Федченко (Зоологический музей Московского государственного университета) в обработке Р. Мак-Лахлана // *Энтомологическое обозрение*, 77, 2: 421-431.

32. Кривохатский В.А., 1998d. [Отряд Сетчатокрылые - Neuroptera] // в кн.: Красная книга Московской области. М.: Аргус: 151-154.

33. Krivokhatsky V.A. 1998e. Addition to the knowledge of the genus *Epacanthaclisis* Okamoto, 1910 (Neuroptera: Myrmeleontidae) // *Journal of Neuropterology*, 1 : 37-54.