В.А. Кривохатский

МУРАВЬИНЫЕ ЛЬВЫ (NEUROPTERA: MYRMELEONTIDAE) РОССИИ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Определители по фауне России,
издаваемые Зоологическим институтом
Российской академии наук

Вып. 174

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

Keys to the fauna of Russia
published by the Zoological Institute
of the Russian Academy of Sciences

Issue 1 74

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

V. A. Krivokhatsky

ANTLIONS (Neuroptera: Myrmeleontidae) OF RUSSIAN

KM K Scientific Press Ltd
St. Petersburg - Moscow • 2011

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

В. А. Кривохатский

МУРАВЬИНЫЕ ЛЬВЫ (Neuroptera: Myrmeleontidae) РОССИИ

Товарищество научных издании КМК
Санкт-Петербург - Москва • 2011

УДК 595.741
ББК 28.691.89
К 82

Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом Российской академии наук
Вып. 174

Главный редактор чл.-кор. РАН ***О.И. Пугачев***

Редакционная коллегия:
СЮ. Синев (отв. ред. серии), ***СВ. Барышникова*** (ученый секретарь),
Н.Б. Ананьева, В.Ф. Зайцев, Э.П. Нарчук, А.В. Смирнов, СЯ. Цалолихин

Редактор выпуска: ***Г. С. Медведев***

Рецензенты: ***А.Ф. Емельянов, А.А. Стекольников***

Кривохатский В. А.

К 82 Муравьиные львы (Neuroptera: Myrmeleontidae) России. — СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. — 334 с, ил. + 39 с. цв. вкл. (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом Российской академии наук. Вып. 174.)

Выпуск посвящен небольшой группе насекомых, ранее в России и сопредельных странах не изучавшейся. Благодаря характерным легко запоминающимся личинкам некоторых видов, строящим в песке ловчие воронки для охоты на насекомых, муравьиные львы приобрели широкую известность. Однако они составляют южное, преимущественно пустынное, семейство сетчатокрылых насекомых, поэтому при относительно высоком богатстве мировой фауны (более 1500 видов) в России их насчитывается только 34.

Общая часть включает разделы по морфологии имаго и личинок, экологии, образу жизни и поведению; описываются географическое распространение муравьиных львов, классификация и история изучения. В систематической части приводятся диагнозы подсемейств и триб, представленных в фауне России, даются определительные таблицы родов, видов и подвидовых таксонов по имаго и личинкам, включающие 45 таксонов видовой группы фауны России и сопредельных территорий. Здесь же приводятся описания известных преимагинальных стадий развития видов, достоверно обнаруженных на территории России, приводятся их дифференциальные диагнозы. В видовые очерки включены все имеющиеся данные по местонахождениям муравьиных львов, по их изменчивости и образу жизни, приводится полная библиография и сведения о типовых материалах. Кроме черно-белых морфологических рисунков и карт, в книгу включены цветные фотографии муравьиных львов, снятые как в природе, так и в коллекциях.

Библиогр. 847 назв., ил. 352 и 39 цв. табл.

Книга издана при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 10-04-07056)

РФФИ

© В.А. Кривохатский, 2011
© Зоологический институт РАН, 2011
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2011

ISBN 978-5-87317-747-9

ПРЕДИСЛОВИЕ

Семейство муравьиных львов (Myrmeleontidae) — одна из наиболее подробно изученных групп насекомых в Палеарктике по полноте выявления видового состава. В настоящее время в мировой фауне описано около 4 тысяч видов (более половины видовых названий — синонимы), на территории России (в современных границах) до последнего времени было известно 30 видов (Кривохатский, 1998б); новые фаунистические находки, включенные в настоящую работу, позволяют считать, что 34 вида — это окончательное их число в фауне России. Многие виды муравьиных львов могут использоваться в биоиндикации состояния окружающей среды и в экологическом мониторинге, а некоторые из них подлежат практической охране и включены в списки ряда российских региональных Красных книг (Ленинградской, Московской, Смоленской, Саратовской, Ярославской областей, Санкт-Петербурга, Татарстана, Карелии и Краснодарского края).

Таблиц, пригодных для определения муравьиных львов со всей территории России, не существует. Муравьиные львы фауны европейской части России частично (10 видов) были включены в определительные таблицы сетчатокрылых Европы (Aspock et al., 1980). Следующая таблица для определения взрослых муравьиных львов европейской части СССР (Луппова, 1987) включает уже 33 вида, но содержит около половины некорректно определенных или не встречающихся на этой территории видов (Захаренко, Кривохатский, 1993). С точки зрения систематики группы этот определитель устарел уже к моменту опубликования. Определительные таблицы муравьиных львов Дальнего Востока России (Макаркин, 1984, 1995) включают почти все известные на сегодняшний день с этой территории виды (11 из 12) и в рамках региональной фауны выполнены исчерпывающе и корректно. После опубликования последней ревизии триб и подсемейств, построенной на ранее не используемых признаках (Кривохатский, 1998а) и короткой сводки по фауне муравьиных львов России (Кривохатский, 1998б) назрела необходимость в создании сводных определительных таблиц.

Что касается возможности определения личинок муравьиных львов фауны России, то, кроме определительных таблиц, скомпилированных с различных ев-

ропейских источников и включающих около десятка широко распространенных видов (Гиляров, 1964), русскоязычным читателям не к чему было обратиться при работе с этой группой. Из зарубежной литературы для определения личинок европейских видов можно было использовать лишь определительные таблицы из популярной книжки о муравьиных львах (Gepp, Holzel, 1989).

Исходя из факта принадлежности специалистов-систематиков насекомых одних к группе «типологов», других к трудно совместимых с ними «биологов», также безусловно подчиняющихся требованиям Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры, я отношу себя сегодня к представителям второй группы. При «типологическом» подходе априорным видом считается группа особей, каждая из которых не отличается от типового экземпляра по описанным признакам. В этом случае экземпляры, отличающиеся наборами этих признаков, признаются самостоятельными видами. *«Типологу» для признания идентичности двух видов нужны очень веские доказательства.* В «биологической» концепции вида признается, что для описания вида не достаточно описания типового экземпляра. Здесь к виду относятся все особи совокупности вне зависимости от пространства и времени их обнаружения со всеми их постоянными или изменчивыми признаками. Случаи уродства, например, не рассматриваются как артефакты, но входят в интегральное описание биологического вида. *«Биологу» нужны более чем веские доказательства для того, чтобы признать, что изучаемая совокупность особей относится к двум разным видам.*

В предлагаемой работе приводятся описания биологических таксонов с позиций именно «биологической» концепции, с оценкой пределов изменчивости рассматриваемых признаков на всех известных мне экземплярах и, следовательно, с перевзвешиванием многих признаков, традиционно считавшихся диагностическими.

В книге не используются русские названия муравьиных львов, кроме названия самого семейства, так как известные мне русскоязычные видовые названия не имеют уникальной привязки к научным латинским названиям и в основном не соответствуют переводам латинских названий.

Еще одна «условность», характеризующая настоящую работу, касается перечня видов, включаемых мной в фауну России. Ни один вид, достоверно не известный мне с административной (в границах 1991 г.) территории России, в специальную часть издания не включен. Частный интерес представляет вопрос о включении видов фаун отдельных пограничных географических локалитетов в состав фауны России. При фаунистических сборах в таких местах — в районе ст. Джаныбек или у пос. Ганюшкино на границе России (Волгоградская и Астраханская обл., соответственно) и Казахстана; в Самурском лесу по обоим берегам р. Самур, разделяющей Дагестан и Азербайджан, — иногда трудно было описать с какой стороны от границы был пойман тот или иной вид. Такие находки мной включаются как в состав фауны России, так и в фаунистические списки пограничных стран. В отличие от видовых очерков, которые не включа-

ют таксоны, не зарегистрированные в фауне России, в определительных таблицах приводятся виды из соседних регионов. Такое решение принято не потому, что они, возможно, когда-нибудь будут здесь собраны, а для того, чтобы этими таблицами можно было бы пользоваться при определении пограничных фаун.

Подавляющее большинство изученных экземпляров хранится в коллекции ЗИН (ZIN). В других случаях за ссылками на них указываются аббревиатуры коллекций. При этом имеются в виду перечисленные ниже учреждения, владельцы коллекций, кураторы или сотрудники, способствовавшие мне в изучении материала.

BDE — Deutsches Entomologisches Institute [«Berlin-Dahlem»] Eberswalde, Germany (R. Gaedike)
CAL — Natural History Museum, California Academy of Sciences, San Francisco, USA (N. Penny)
CAU — China Agricultural University, Beijing, China (Wang Xinli)
DGU — Зоологический музей Дагестанского государственного университета, Махачкала, Россия (Т.Х. Спасская, Е.В. Ильина)
FSC — Florida State Collection of Arthropoda, Gainesvill, FL, USA (L. Stange)
FZM — Finnish Museum of Natural History, Helsinki, Finland (L. Hulden)
GDM — Museo Civico di Storia Naturale «Giacomo Doria», Genova, Italy (R. Poggi)
GRI — частная коллекция В.Н Григоренко, Симферополь, Украина
GNU — Gyeongsang National University, Jinju, Korea (Joong-Suk Park)
HNH — Hungarian Museum of Natural History, Budapest, Hungary (Gy. Sziraki)
HUB — Museum fur Naturkunde der Humboldt-Universitat Berlin, Germany (K. Gimther);
KES — коллекция Харьковского энтомологического общества, Украина (А.В. Захаренко)
KZM — Zoological Museum, Kopenhagen, Denmark (N. Kristensen)
LTA — Санкт-Петербургская лесотехническая академия (Б.Г. Поповичев)
MIZ — Institut Zoologii, Polzka Akademia Nauk, Warszawa, Poland (W. Czechowska; W. Tomaszewska)
MWA — Naturhistorisches Museum, Wien, Austria (U. Aspock)
PCD — частная коллекция А. и Р. Дудко, Тюмень, Россия
PCP — частная коллекция А. Присного, Белгород, Россия
PCT — частная коллекция В. Мацука, Тирасполь, Молдавия
PPU — коллекция Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского (Т.Г. Стойко)
PNM — Museum National d'Histoire Naturelle Paris, France (J. Legrand)
RCI — College of Agriculture, Razi University, Kermanshah, Iran (A. Mirmoayedi)
RMS — Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm, Sweden (K. Hippa, B. Gustafsson)
SPU — Санкт-Петербургский университет, кафедра энтомологии (А.А. Стекольников)
SSU — Саратовский государственный университет, Россия (В.В. Аникин)
SUS — Smithsonian Institution National Museum of Natural History, Washington, USA (N. Adams, D. Furth)
TNR — Тебердинский государственный заповедник, Теберда, Россия (Н. Лукашева)
ULY — частная коллекция А.Ю. Исаева, Ульяновск, Россия
USM — Upper Silesian Museum, Bytom, Poland (R. Dobosz)

USU — Ульяновский государственный университет, Ульяновск, Россия (В.В. Золотухин)
UUE — Уральский государственный университет, Екатеринбург, Россия (Ю. Михайлов)
ZIN (ЗИН) — Зоологический институт РАН
ZMM — Зоологический музей Московского государственного университета (Е.М. Антонова)
ZMN — Зоологический музей Института систематики и экологии животных, Новосибирск, Россия (В.В. Дубатолов)

Всем лицам, способствовавшим мне в изучении этих коллекций, а также зоологам, предоставившим свои сборы в мое распоряжение безвозмездно ли или в результате обмена я выражаю искреннюю признательность и подтверждаю, что знакомство с каждым экземпляром муравьиного льва не только приносило мне ценную информацию, но и доставляло огромное эстетическое удовольствие.

На протяжении ряда лет эта работа прямо или косвенно поддерживалась Программой Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», грантами Российского фонда фундаментальных исследований № 05-04-63018-к, 06-04-63009-к и 06-04-48427-а. Коллекция ЗИН РАН (УФК ЗИН per. № 2-2.20), в которой хранятся изученные материалы, поддержана контрактом с Роснаукой № 02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070).

Очень приятно мне было работать с каждым из моих соавторов, которые не просто выполняли определенную часть работы, но и участвовали в живейшем обсуждении всех поставленных проблем. Редкие встречи и почтовое общение с моими коллегами систематиками-мирмелеонтологами зарубежья (H. Holzel M. Mansell, V. Monserrat, N. Penny, A. Prost, L. Stange) помогли оформиться моим взглядам на систематику группы. Многие другие невроптерологи мирового сообщества (В. Макаркин, H. & U. Aspocks, W. Czechowska, R. Dobosz, A. Mirmoayedi, Bao Rong, Gy. Sziraki, Wang Xinli, Wang Zhiliang и др.) обсуждали со мной научные проблемы, делились ценной информацией, участвовали в организации моих полевых и лабораторных исследований.

Отдельную благодарность я выражаю моим коллегам по Зоологическому институту РАН (ZIN), включая администраторский и лаборантский состав, особо А.Ф. Емельянову, Л.А. Жильцовой, В.Ф. Зайцеву, И.М. Кержнеру, А.Л. Лобанову, Г.С. Медведеву и В.Н. Танасийчуку, без чьих помощи и советов просто не смог бы обойтись. Моим лаборанткам, хранительницам коллекции, Наталие Мяэкиви, Елене Голиковой, Валентине Лариной, Надежде Сысуевой и Антонине Курочкиной, за повседневную работу с первичными материалами моя отдельная признательность. От начала и до конца работы самую искреннюю заботу и поддержку во всех мелочах я ощущал со стороны О.Г. Овчинниковой.

Памяти Александра Всеволодовича Захаренко я посвящаю эту книгу. Ближайший коллега, ненавязчивый критик, иногда соавтор, часто спонсор, когда-то сосед, потом подданный другого государства, в чем-то учитель, поздний друг — вот те слова, которые приходят в голову, когда вспоминаю его.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

Семейство **MYRMELEONTIDAE** Latreille, 1802

I. Подсемейство **PALPARINAE** Banks, 1911

1. Род ***Palpares*** Rambur, 1842

1. *P. libelluloides* (Linnaeus, 1764) 93

II. Подсемейство **DENDROLEONTINAE** Banks, 1899

1. Триба **DENDROLEONTINI** Banks, 1899

1. Род ***Dendroleon*** Brauer, 1866

1. *D. jezoensis* Okamoto, 1910 100
2. *D. pantherinus* (Fabricius, 1787) 103
3. *D. similis* Esben-Petersen, 1923 108

III. Подсемейство **GLENURINAE** Banks, 1927

1. Триба **GLENURINI** Banks, 1927

1. Род ***Paraglenurus*** Weele, 1909

1. *P. japonicus* (McLachlan, 1867) 112

2. Род ***Megistopus*** Rambur, 1842

1. *M. flavicornis* (Rossi, 1790) 116

IV. Подсемейство **NEMOLEONTINAE** Banks, 1911

1. Триба **DISTOLEONTINI** Tillyard 1916

1. Род ***Deutoleon*** Navas, 1927

1. *D. lineatus* (Fabricius, 1798) 123

la. *D. I Meatus* (Fabricius, 1798) 124
16. *D. I turanicus* Navas, 1927 127

2. Род ***Distoleon*** Banks, 1910

1. *D. tetragrammicus* (Fabricius, 1798) 134

2. Триба **NEUROLEONTINI** Navas, 1912

1. Род ***Neuroleon*** Navas, 1909

1. *N nemausiensis* (Borkhausen, 1791) 146
la. TV. *nemausiensis piryulini* Krivokhatsky, ssp. n 150
2. *N. microstenus* (McLachlan, 1898) 153

3. Триба **MACRONEMURINI** Esben-Petersen, 1919

1. Род ***Macronemurus*** Costa, 1855

1. *M. bilineatus* Brauer, 1868 159

2. Род ***Mesonemurus*** Navas, 1919

1. M *guenteri* Holzel, 1970 165
la. *M. guenteri olgae* Krivokhatsky, ssp. n 168
2. *M. mongolicus* Holzel, 1970 171

4. Триба **CREOLEONTINI** Markl, 1954

1. Род ***Creoleon*** Tillyard, 1918

1. C. *plumbeus* (Oliver, 1811) 176

V. Подсемейство **MYRMELEONTINAE** Latreille, 1802

1. Триба **MYRMELEONTINI** Latreille, 1802

1. Род ***Myrmeleon*** Linnaeus, 1767

1. *M. bore* (Tjeder, 1940) 188
2. *M. formicarius* Linnaeus, 1767 195
3. M *immanis* Walker, 1853 207
4. *M. inconspicuus* Rambur, 1842 212

2. Род ***Euroleon*** Esben-Petersen, 1918

1. *E. coreanus* Okamoto, 1924 223

2. *E. nostras* (Fourcroy, 1785) 228
3. *E. polyspilus* (Gerstaecker, 1885) 235

VI. Подсемейство **MYRMECAELURINAE** Esben-Petersen, 1919

I. Триба **MYRMECAELURINI** Esben-Petersen, 1919

1. Род ***Aspoeckiana*** Holzel, 1969

1. *A. uralensis* Holzel, 1969 242
la. *A. u. uralensis* Holzel, 1969 242
16. *A. u. jakushenkoi* Zakharenko, 1983 242

2. Род ***Lopezus*** Navas, 1913

1. *L. fedtschenkoi* (McLachlan, 1875) 248
1.1. *L. f.* morpha *maclachlani* Krivokhatsky, 1990 251

3. Род ***Myrmecaelurus*** Costa, 1855

1. *M. major* McLachlan, 1875 256
2. M *trigrammus* (Pallas, 1771) 258

4. Род ***Nohoveus*** Navas, 1918

1. *N. atrifrons* Holzel, 1970 269
2. *N. zigan* (Aspock, Aspock, Holzel, 1980) 271

2. Триба **NESOLEONTINI** Markl, 1954

1. Род ***Cueta*** Navas, 1911

1. *Cueta anomala* Navas, 1915 278

3. Триба **ISOLEONTINI** Holzel, 1969

1. Род ***Mongoleon*** Holzel, 1970

1. *Mongoleon kaszabi* Holzel, 1970 283

VII. Подсемейство **ACANTHACLISINAE** Navas, 1912

1. Род ***Acanthaclisis*** Rambur, 1842

1. *A. occitanica* (Villers, 1789) 287
la. *A. o.* morpha *nigrilenta* Krivokhatsky, 2005 291

2. Род ***Synclisis*** Navas, 1919

1. *S. baetica* (Rambur, 1842) 293
2. *S.japonica* (McLachlan, 1875) 297

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

МОРФОЛОГИЯ ИМАГО

Муравьиные львы — четырехкрылые стрекозообразные насекомые с длинными крыльями с густым жилкованием. Крылья полностью прозрачные или с рисунком на мембране, в покое складываются крышеобразно, полностью или частично прикрывая длинное и тонкое брюшко.

Голова и ее придатки

Гипогнатическая голова муравьиных львов вместе с глазами значительно шире груди, при этом ширина головной капсулы практически равна ширине пронотума (рис. 1, 4). Темя выпуклое, возвышается над глазами (рис. 2, 3, 5). Лицо обычно голое, иногда в тонких торчащих волосках. Лоб и темя обычно в прижатых плоских щетинках, иногда, например у некоторых Myrmecaelurinae, имеются более длинные щетинки, прижатые к глазам (глазные щетинки, ocular rim setae — *o.r.s.,* рис. 4), отходящие от глазного канта лба (ocular rim — *o.к,* рис. 3). Фасеточные глаза (oculus compositus — *o.c.)* крупные полушаровидные, простых глазков нет. Верхняя губа (labium — *Ibr),* а часто и наличник (clipeus — *cl.)* отделены швами от остальной части головы (рис. 3). Имеются также эпикраниальный шов (sutura epicranialis — *s.epcr.)* и бороздки, отделяющие глазной кант (sutura ocularis — *s.o.).* Исходно светлая голова обычно имеет темный рисунок, который часто является диагностическим видовым признаком.

Мандибулы (mandibula — *md.)* мощные, обычно несимметричные, их форма может иметь таксономическое значение. Максиллы (maxilla — *mx.)* сохраняют исходную структуру, характерную для грызущего ротового аппарата (lacinia, galea, digitus, 3-члениковый щупик — palpus maxillaris — *p.mx.).* Нижняя губа (labium— *lb.)* также имеет развитые 3-члениковые щупики (palpus labialis — *p.lb.).*

Антенны (antennae — *an.)* булавовидные (рис. 1-3), скапус (scapus — *sc.)* толще основных члеников жгутика (pedicellus — *pd.),* которые к вершине утолщаются, образуя без видимого перехода уплощенную булаву.

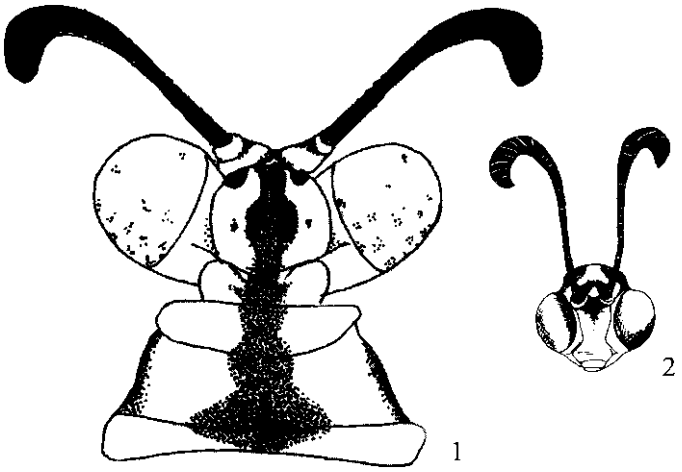


Рис. 1, 2. Строение головы и груди муравьиных львов.

1 — ***Palpares libelluloides*** (L.), голова и пронотум, вид сверху: 2 — ***Mesonemurus mongolicus*** Hz., голова, вид спереди.

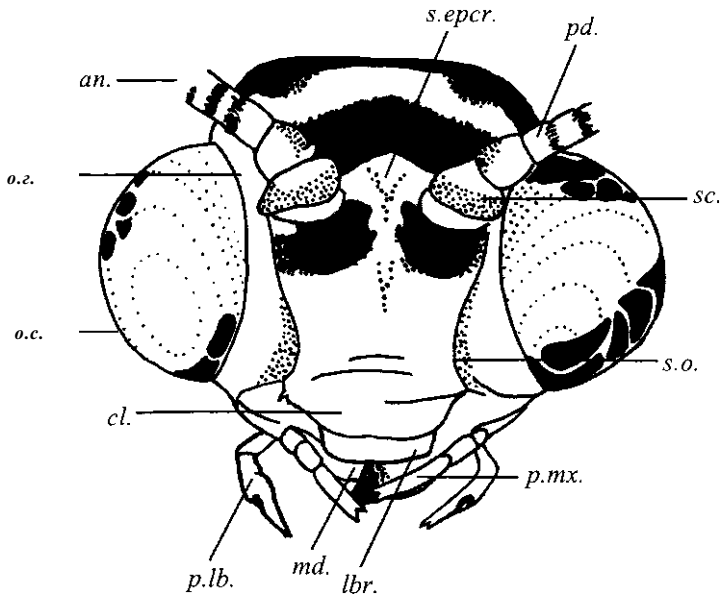


Рис. 3. Строение головы *Neuroleon nemausiensis* (Borkh.), вид спереди, антенны частично удалены.

an. — антенна; с/. — наличник; ***Ibr.*** — верхняя губа; ***ma[1].*** — мандибула; ***o.c.*** — фасеточные глаза; ***o.г.*** — глазной кант; ***p.lb.*** — нижнегубной щупик; ***p.mx.*** — максиллярный щупик; ***pd.*** — жгутик; ***s.epcr.*** — эпикраниальный шов; ***sc.*** — скапус; ***s.o.*** — бороздка глазного канта.

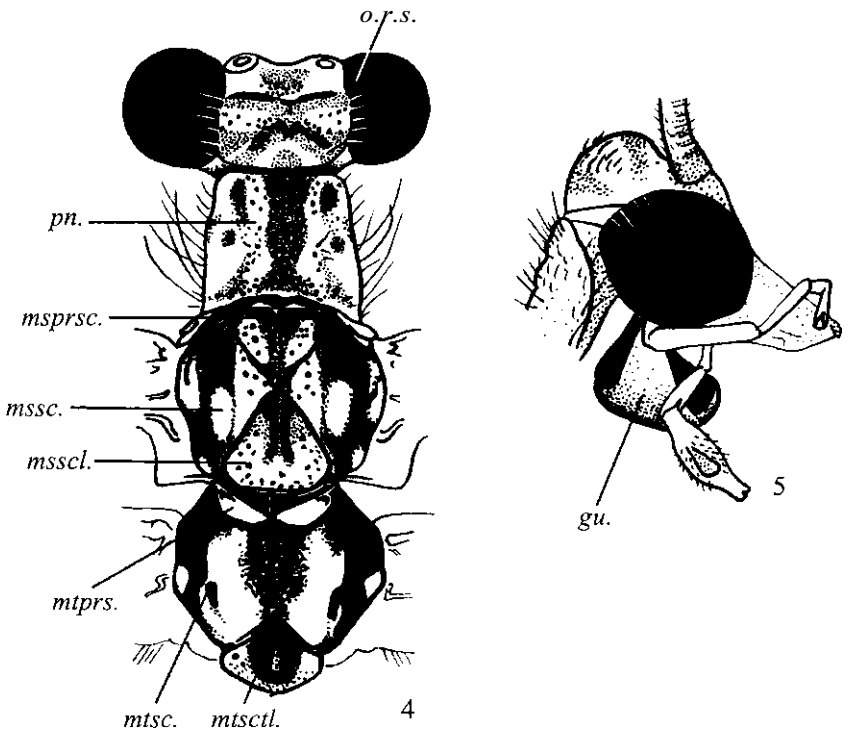


Рис. 4, 5. Строение головы и груди *Subgulina kerzhneri* Kriv. (Монголия).
4 — вид сверху; 5 — голова, вид сбоку, ***gu.*** — гула; ***msprsc.*** — mesopraescutum; ***mssc.*** — mesoscutum; ***msscl.*** — mesoscutellum; ***mtprs.*** — metapraescutum; ***mts.*** — metascutum; ***mtsctl.*** — metascutellum; ***o.r.s.*** — глазные щетинки; ***pn.*** — pronotum.

Терминальный членик челюстных щупиков простой, обычно с косо срезанной вершиной. Последний членик нижнегубных щупиков веретеновидно утолщен, на наружной стороне с сенсорной ямкой (рис. 3, 5). Длина всех члеников, степень вздутия последнего членика и форма сенсорной ямки являются таксономическими признаками. Считается, что особо длинные членики нижнегубных щупиков и вытянутые щелевидные сенсорные ямки характерны для представителей примитивных таксонов.

Из необычных придатков головы, не имеющих аналогов у других насекомых, у самцов некоторых видов (все виды центральноазиатского рода *Subgulina,* и *Chaetoleon pusillus* американской фауны) за нижней губой снизу располагается чашевидный подвесок (gula, pouch, goitre — *gu.)* неизвестного назначения, каким-то образом, возможно, связанный с функцией передачи сперматофора. Наличие этого подвеска (рис. 5) у всех видов рода *Subgulina,* является архаичным признаком, так как ближайший к ним родственный вид из монотипного рода

Maracanda, отличающийся более продвинутыми признаками (модифицированное строение гениталий, редукция шпор), его не имеет. Появление в процессе эволюции сложной кутикулярной структуры — процесс уникальный, и возникновение нового обособленного склерита вряд ли могло произойти дважды. Наличие подвеска у *Ch. pusillus,* относящегося к совершенно обособленной американской фауне, указывает на то, что этот плезиоморфный признак некогда являлся апоморфией в основании ствола Myrmecaelurinae-Brachynemurinae, а затем многократно исчез и у представителей современной фауны проявляется только у перечисленных видов.

Грудь

Грудь состоит из двух подвижных относительно друг друга частей — переднегруди и жестко сцепленных склеритов средне- и заднегруди. Пронотум (pronotum — *p.),* частично прикрывающий втяжную голову за глазами и шейные склериты, четырехугольной формы, с закругленными передними углами (рис. 1, 4). Отношение его длины к ширине является диагностическим признаком. По строению пронотумы можно подразделить на продольные, поперечные, квадратные, трапециевидные. Переднегрудь обычно несет на себе торчащие длинные, часто уплощенные черные или белые щетинки, наиболее длинные и густые по краям пронотума. В некоторых группах (Palparinae, Acanthaclisinae) рисунок переднегруди может быть полностью скрыт под густым волосяным покровом.

Окраска пронотума и его рисунок (рис. 6-16), явно связанный с местами прикрепления поперечных грудных мышц, обычно видоспецифичны. Различные варианты рисунка, состоящего обычно из более темно окрашенных продольных полос и пятен, легко укладываются в выделенные три типа рисунка, которые хорошо коррелируют с надродовыми таксонами: Для **мирмелеонтинного** типа рисунка *(Myrmeleon, Euroleon,* и другие Myrmeleontinae) характерны бурые поля произвольной конфигурации, обычно без выраженных продольных полос (рис. 6-8).

Немолеонтинный тип *(Neuroleon, Creoleon* и другие Nemoleontinae) отличается наличием светлой полной или исчезающей медиальной полоски, разделяющей две темные продольные полосы; на краях пронотума обычно присутствуют и темные латеральные полосы (рис. 9-12).

Для **мирмецелюрного** типа рисунка *(Lopezus, Myrmecaelurus, Nohoveus* и другие Myrmecaelurinae) характерна темная медиальная полоса и две полные или неполные сублатеральные полосы, не выходящие на края пронотума (рис. 13-16).

Средне- и заднегрудь, несущие крылья, шире, мощнее и дифференцированнее переднегруди. В частности, их тергиты состоят из нескольких обособленных склеритов (mesopraescutum — *msprsc,* mesoscutum — *mssc,* mesoscutellum — *msscl.,* metapraescutum — *mtprs.,* metascutum — *mtsc,* metascutellum или postscutellum — *mtsctl),* разделенных выраженными швами (рис. 4). При этом скуто-скутеллярный шов метаторакса гомологичен поперечному шву на нотуме 1-го

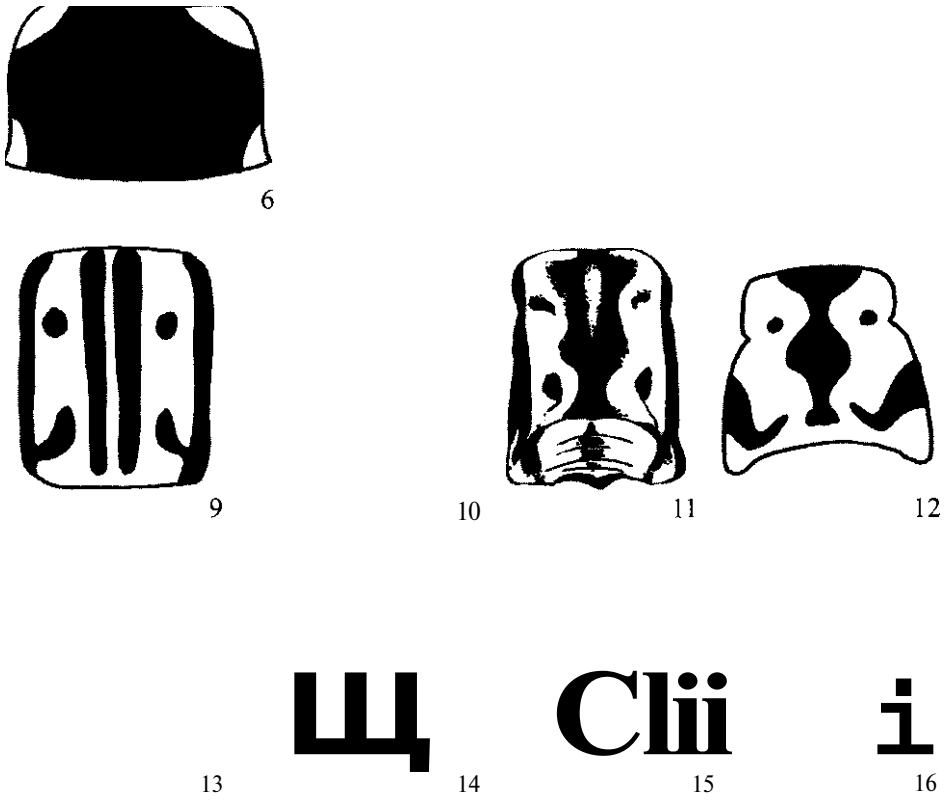


Рис. 6-16. Характер рисунка пронотума палеарктических муравьиных львов.
6-8 — мирмелеонтинный тип: 6 — ***Baliga*** sp.; 7 — ***Kirghizoleon cubitalis*** Kriv. et Zakh.; 8 — ***Myrmeleon semigriseus*** Kriv.; 9-12 — немолеонтинный тип: 9 — ***Neuroleon*** sp.; 10 — ***Quinemurus metamerus*** Kriv.; 11 — ***Neuroleon leptaleus*** (Nav.); 12 — ***Creoleon*** sp.; 13-16 — мирмецелюрный тип: 13 — ***Mongoleon pilosus*** Kriv.; 14 — ***Lopezus nanus*** Kriv.; 15 — ***Myrmecaelurus Solaris*** Kriv.; 16 — ***Nohoveus simplicis*** Kriv.

абдоминального сегмента, что, возможно (Aspock et al., 1980), является синапоморфным признаком для Neuropteroidea (Neuroptera + Megaloptera + Raphidioptera). Признаки латеральных склеритов средне- и заднегруди в систематике пока не используются.

Благодаря наличию мощной крыловой мускулатуры окраска склеритов средне- и заднегруди более темная, чем на пронотуме, хотя и отмечается общая тенденция продолжения продольного рисунка пронотума на средне- и заднегрудь.

У самцов многих Myrmeleontidae над стигмами заднегруди *(sp.* — spiracle, дыхальце, рис. 33) располагаются ямки метаторакальных феромонных желез. Структура этих желез специально изучалась Р. Густеном (Glisten, 1998). Половой

феромон из ямок распыляется аксиллярными пластинками (axillar plates — *a.p.)*— придатками задних крыльев (рис. 219, 264, 274, 282). Механизм этого процесса подробно изучен (Yasseri et al., 1997, 1998).

Ноги

Ноги всегда развиты (рис. 17-20) и состоят из коксы (соха — *ex.),* бедра (femora — /) , голени (tibia — *tb.)* и пятичлениковой лапки (tarsus — *tr.).* Между бедром и коксой всех ног располагается сочленовный сегмент (prefemora — *p.f.).* Относительная длина сегментов ног и их вооружение имеют таксономичес-

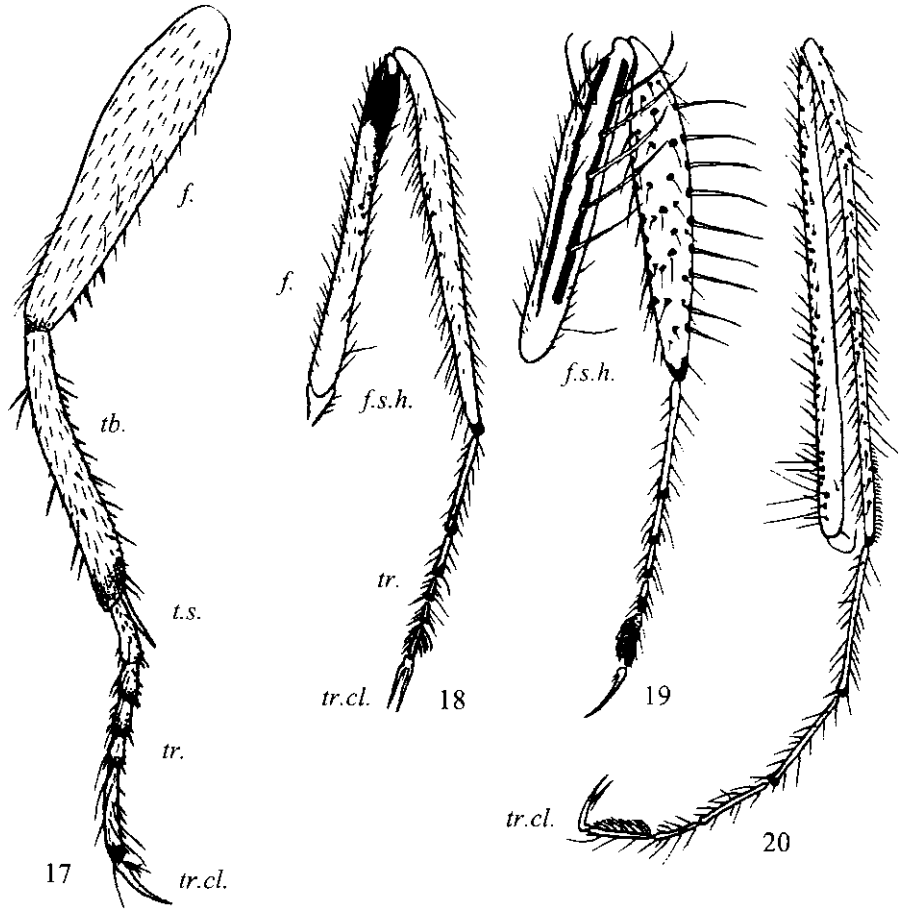


Рис. 17-20. Ноги муравьиных львов.

17 — ***Lopezus karakumicus*** Kriv., задняя нога; 18-20 — ***Gymnocnemia variegata*** Schn., передняя (18), средняя (19) и задняя (20) ноги. ***cx.*** — кокса;/ — бедро;/.?./*. — сенсорный волосок; ***tb.*** — голень; ***tr.*** — лапка; ***tr.cl.*** — коготок; ***t.s.*** — шпора.

кое значение. К вооружению ног относятся торчащие и прижатые волоски и щетинки, торчащие шипы, шпоры и коготки.

Особые длинные тонкие сенсорные волоски — трихоботрии (femoral sense hair —*f.s.h.)* — располагаются по одному или более в основании передних и средних (реже и задних) бедер (рис. 6). Иногда имеются и префеморальные сенсорные волоски *(p.f.s.h.).* Формула сенсорных волосков (пер.-ср.-задн., например 1-1-0) использовалась в систематике лишь отдельных триб, например Acaptaclisini (Stange, Miller, 1985), и только сейчас в качестве признака крупных таксонов распространяется на семейство в целом. Очень длинные волоски на лапках, имеющиеся у некоторых видов родов *Lopezus, Holzezus* и *Isoleon,* вероятно, также выполняют сенсорную функцию.

Шипы, щетинки и волоски располагаются на ногах либо хаотично, либо в определенных рядах и пучках. Для некоторых, систематически далеких родов *(Epacanthaclisis* и *Geyria)* характерны гребни длинных уплощенных щетинок на коксах передних ног. Подобные гребни иногда наблюдаются на передних бедрах и голенях. На передних голенях с наружной стороны у многих групп располагаются длинные густые многорядные щеточки из коротких торчащих волосков.

Некоторые признаки в хетотаксии ног присущи только самцам. Так, например, на бедрах самцов иногих видов в роде *Cueta* имеются гребни длинных, иногда уплощенных щетинок.

Длина, форма, наличие или отсутствие шпор (tibial spur — *t.s.)* на вершине голеней (рис. 6) считаются видо- или родоспецифичными, при этом на задних ногах они часто длиннее, чем на средних и передних. Однако, используя признаки относительных длин шпор и члеников лапок при определении видов, следует проявлять осторожность — очень часто они бывают недоразвитыми в результате травм, перенесенных личинками. Коготки (claw — *cl)* 5-го членика лапок всегда развиты. Признаки, относящиеся к их длине и форме, в систематике муравьиных львов обычно не использовались.

Крылья

Обе пары крыльев хорошо развиты и в покое складываются крышеобразно. У большинства палеарктических видов передние и задние крылья по форме существенно не отличаются, задние крылья обычно незначительно короче передних. Примечательно, что в ориентальной и афротропической фауне виды из общих с Палеарктикой родов (например, *Creoleori)* часто имеют задние крылья более длинные, чем передние. Вообще в мировой фауне у разных родов и видов наблюдаются различные варианты относительной длины, ширины и формы передних и задних крыльев. При этом даже в случаях почти полного совпадения конфигурации и жилкования передних и задних крыльев следует осторожно относиться к их внешнему сходству (рис. 21), так как в задней половине кры-

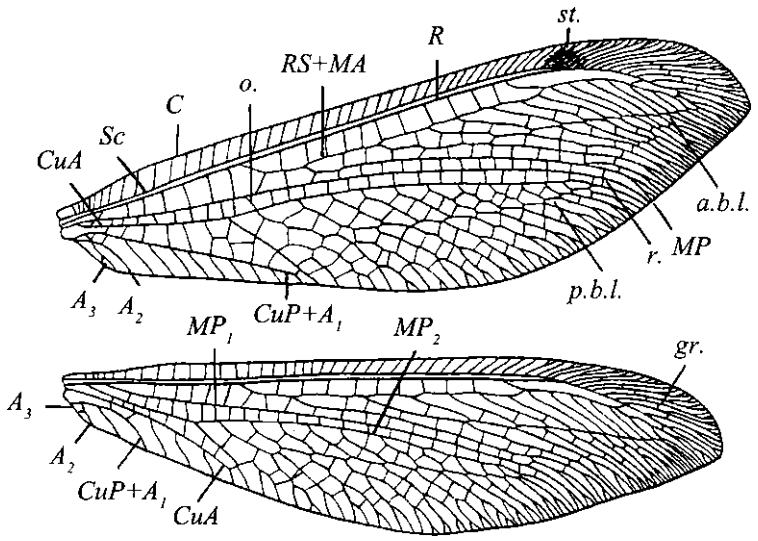


Рис. 21. Номенклатура жилкования крыльев муравьиных львов на примере *Myrmecaelurus trigrammus* (Pall.).

a.b.l. — передняя линия Банкса; ***gr.*** — ступенчатые жилки; ***o.*** — косая жилка; ***p.b.l.*** — задняя линия Банкса; г. — регма; ***st.*** — стигма. Заглавными латинскими буквами обозначены продольные жилки.

льев жилки, выглядящие одинаково, имеют разное происхождение (и названия), что свойственно всем сетчатокрылым насекомым (Adams, 1996).

Признаки жилкования крыльев муравьиных львов традиционно используются в систематике, именно на их основе В. Марклом (Markl, 1954) семейство было поделено на 23 трибы. Более поздние работы Ф. Адамса (Adams, 1996) были посвящены проблемам гомологизации жилок переднего и заднего крыла и разработке номенклатуры жилкования, кардинально отличающейся от номенклатуры В. Маркла. Еще одна, отличающаяся, классификация жилкования крыльев принята палеонтологами (Пономаренко, 1980). Она успешно используется при описании ископаемых таксонов мирмелеонтоидных сетчатокрылых, но никак не соотносится с номенклатурами, используемыми для рецентных форм. В настоящей работе принята номенклатура жилкования крыльев, предложенная Ф. Адамсом (рис. 21).

В передней части обоих крыльев всегда выражены костальная (Costa — Q и субкостальная (Subcosta — *Sc)* жилки, соединенные между собой рядом поперечных жилок, простых или ветвящихся, образующих иногда ровные продольные ряды (2-4) ячеек костального поля. В области изгиба крыла между С и *Sc* имеется стигма (крыловой глазок, pterostigma, stigma — *sL),* обычно выраженная как замутнение мембраны вокруг нескольких поперечных жилок. Между субко-

стой и радиальной жилкой (Radius — *R),* сливающимися перед изгибом крыла в районе стигмы, в отличие от многих других сетчатокрылых, поперечных жилок нет. Исключение составляет реликтовый вид *Pseudimares iris* Kimm., относимый мной к отдельному, самому архаичному, подсемейству Pseudimarinae.

Слившаяся жилка *Sc+R,* иногда раздвоенная на конце, обычно выходит на задний край крыла у его вершины. Кнаружи от стигмы она ограничивает апикальное поле, в котором жилки, идущие от *Sc+R* к костальному краю крыла, удлиняются в продольном направлении. Они могут соединяться между собой короткими поперечными жилками, расположенными обычно ступенеобразно (gradates — *gr),* но промежутки между ними никогда не имеют ячеистой структуры, как это характерно для жилкования апикального поля ряда других сетчатокрылообразных (Raphidioptera, Neuroptera: Mantispidae, Ascalaphidae и др.). Для последнего семейства, наиболее близкого муравьиным львам, этот признак (его можно назвать целлюляризацией мембраны) является зачастую единственным надежным диагностическим признаком жилкования, позволяющим отличать аскалафид от представителей семейства Myrmeleontidae.

Радиальная жилка в обоих крыльях имеет единственную выраженную продольную ветвь — радиальный сектор (Radius sector — *RS* или *RS+MA* в переднем крыле), ответвляющуюся от *R* в базальной части крыла и дающую несколько параллельных собственных ветвей, первая из которых в переднем крыле гомологизируется с *MA.* Обособление пресекторального (внутреннего радиального) поля, усиленного, по крайней мере, тремя поперечными жилками в переднем крыле и хотя бы одной поперечной жилкой в заднем, — отличительный признак Myrmeleontoidea среди всех известных современных Neuroptera. При этом относительная длина пресекторальных полей переднего и заднего крыла является признаком таксонов самого высокого ранга и служит для разделения семейства муравьиных львов на подсемейства. *R* и *RS* соединены поперечными жилками, последняя из которых (в районе стигмы) располагается под углом и может быть гомологизирована со второй жилкой *RS2.*

Во внутреннем радиальном поле заднего крыла у всех представителей подсем. Acanthaclisinae 2-3 базальные поперечные жилки впадают не в *R,* а в дериват *R2* (или *RS1),* выглядящий как жилка, параллельная и прижатая к *R.* У примитивных Acanthaclisinae эта жилка вполне развита (цв. табл. XXXIX, рис. 3), а в прогрессивных таксонах наблюдается два пути ее редукции — путем множественных разрывов или путем сдвига поперечных жилок (цв. табл. XXXIX, рис. 2).

В переднем и заднем крыльях продольная жилка, ограничивающая пресекторальное поле сзади, разного происхождения (Adams, 1996). В переднем крыле это *MP,* за которой располагаются *CuA* с кубитальной развилкой, затем *CuP+1A, 2A* и *3A.* Косая жилка (oblique vein — *o),* соединяющая в переднем крыле *MP* с *CuA,* является производной второй ветви *MP.* В заднем крыле *MP1* ограничивает пресекторальное поле, следующая за ней — *MP2* с медиальной раз-

вилкой, и далее *CuA, CuP+1A, 2A* и *3A.* Таким образом, анальное поле в переднем крыле ограничивается жилкой *2A,* а в заднем — жилкой *CuP+1A.*

Медианы переднего (MP) и заднего *(MP1)* крыльев — ровные жилки, иногда ветвящиеся на конце перед выходом на задний край крыла. На месте соединения медианы с поперечными жилками в апикальной ее четверти располагается регма (rhegma — r), которая выглядит как небольшая структурированная точка и сопровождается точковидным затемнением мембраны. Из-за того, что медианы переднего и заднего крыльев разного происхождения, наличие регмы, являющейся как бы функциональным центром крыла, конвергентно в обоих крыльях. На регме обычно смыкаются крыловые складки, создающие гофрированную структуру крыла. В некоторых группах (Palparinae) аналогичные структурные точки могут формироваться на других участках мембраны, их можно называть псевдорегмами (pseudorhegma — *pr).*

Гофрированная структурированность мембраны крыла обеспечивается продольными жилками и крыловыми складками. Важнейшие из складок — передняя и задняя линии Банкса (banksian lines — *a. Ъ. /; p. Ъ. 1).* Гофрированность мембраны на поперечных срезах крыла разных уровней неодинакова. Существует определенная корреляция между размерами муравьиного льва и степенью гофрированности. Так, у небольших по размеру видов линии Банкса и другие складки часто отсутствуют и крыло выглядит плоским. В крайних случаях дифференциации плоскости мембраны наблюдаются линзовидные изогнутости на отдельных участках, что является систематическим признаком и встречается на видовом уровне у муравьиных львов в самых разных таксонах. Линзовидная изогнутость мембраны в апикальной части крыла характерна хтя многих представителей разных триб тропических, в первую очередь ориентальных, фаун (Кривохатский, 1997b).

Те или иные линии Банкса часто отсутствуют, иногда бывают заметны только у особей с нерасправленными крыльями. Часто они сопряжены с рядами поперечных жилок, в некоторых случаях (некоторые крупные представители Myrmeleontini, Acanthaclisini и др.) поперечные жилки вдоль задней линии Банкса сливаются с участками продольных жилок и образуют одну ровную продольную жилку. Эта жилка не является ветвью других жилок, она свободна и в начале и в конце и полностью замещает мембранную складку линии Банкса (цв. табл. XXXV, рис. 1).

От других семейств мирмелеонтоидных сетчатокрылых муравьиные львы отличаются следующими признаками жилкования:

• Nymphidae имеют две свободные параллельные жилки *MP* в переднем крыле, в то время как Myrmeleontidae — только одну;

• задние крылья Nemopteridae и Crocidae модифицированы в вытянутые крыловые нити, в то время как у Myrmeleontidae они всегда нормально развиты;

• для Ascalaphidae характерна целлюляризация жилкования, при которой ячеистая структура хорошо выражена хотя бы в апикальных полях обоих крыльев,

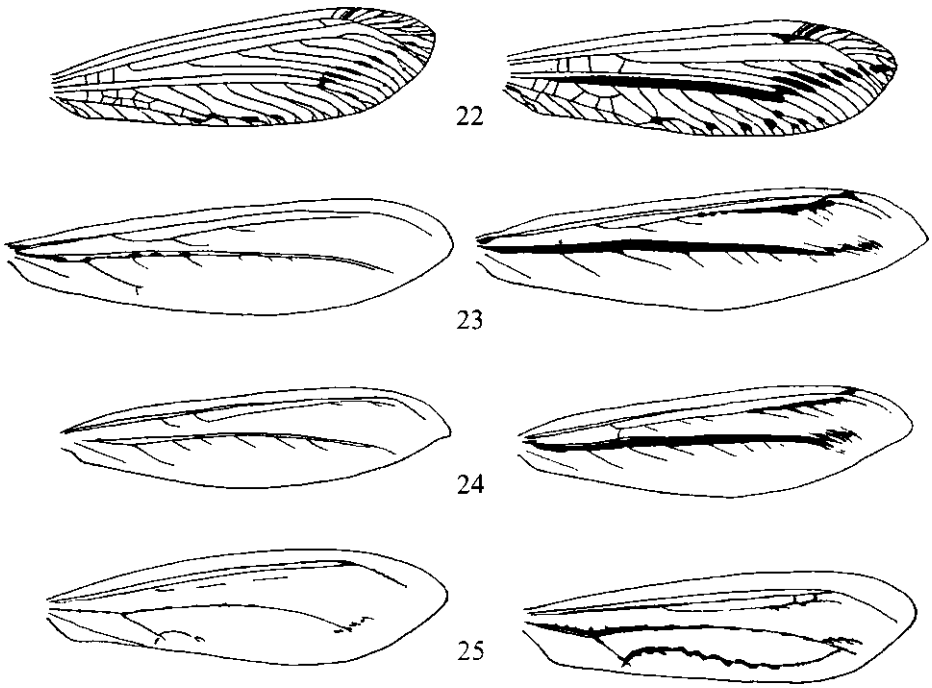


Рис. 22-25. Типичные и чернополосые морфы муравьиных львов.
22 — ***Lopezus fedtschenkoi*** McL. morpha typica и morpha ***maclachlani*** Kriv.; 23 — ***Acanthaclisis occitanica*** Rmb. morpha typica и morpha ***nigrilenta*** Kriv.; 24 — ***A. pallida*** McL. morpha typica и morpha ***luppovae*** Kriv.; 25 — ***Gepus invisus*** Nav. morpha typica и morpha ***curvatus*** Nav.

в то время как у Myrmeleontidae продольные и поперечные жилки хорошо дифференцированы и овальных ячеек не образуют. Кроме того, у аскалафид стигма выражена как дискретная структура, заключенная между поперечными жилками, в то время как у муравьиных львов ее границы определяются не жилками, а достаточно диффузной зоной окрашивания мембраны.

Окраска жилок (одноцветная либо составленная из чередующихся светлых и темных участков) и самой мембраны крыла — хорошие диагностические признаки. В палеарктической фауне обычны муравьиные львы с полностью прозрачной (гиалиновой) мембраной обоих крыльев *(Myrmeleon* spp.), которая может иметь лимонный и желтоватый оттенки *(Myrmecaelurus* spp.). У многих видов подсемейств Nemoleontinae и Myrmecaelurini в зонах некоторых ветвлений и мест соединения продольных и поперечных жилок на мембране располагаются буроватые затемнения, обычно образующие наиболее яркий рисунок в виде полос от регмы к апикальному краю переднего крыла и вдоль анастомоза *CuP+1A.* У видов рода *Lopezus* рисунок из линий и пятен распространяется уже по всему пе-

Таблица 1

Типичные и чернополосые морфы муравьиных львов

Без полосы	С черной полосой
Lopezus fedtschenkoi McL.	morpha ***maclachlani*** Kriv.
Mongoleon modestus Hz.	morpha ***fuscostriatus*** Hz.
Gepus invisus Nav.	morpha ***curvatus*** Nav.
Acanthaclisis occitanica Rmb.	morpha ***nigrilenta*** Kriv.
A. pallida McL.	morpha ***luppovae*** Kriv.
Centroclisis rufescens (Gerst.)	morpha ***infernalis*** (Nav.)
C. brachygaster (Rb.)	morpha ***lineatipennis*** Per.
Phanoclisis longicollis (Rb.)	morpha ***si gnat a*** (Nav.)

реднему крылу. Во всех случаях на задних крыльях рисунок выражен слабее, чем на передних, либо отсутствует вовсе.

У ряда видов из триб Myrmecaelurini, Isoleontini, Acanthaclisini и Gepini встречаются чернополосые особи с линейным затемнением мембраны переднего крыла вдоль *MP* или других продольных жилок, обычно не имеющие переходных форм (рис. 22-25) и первоначально описанные как инфраподвидовые и подвидовые таксоны и даже как самостоятельные виды. Многие из таких чернополосых форм предложено (Кривохатский, 1990b, 2005a) рассматривать как морфы (morpha) (табл. 1).

Окраска крыльев у муравьиных львов обычно выполняет защитную функцию. В большинстве случаев, как у перечисленных выше чернополосых морф, пятна и полосы на крышеобразно сложенных крыльях создают видимость ложного брюшка, которое топографически не совпадает с брюшком истинным. При нападении на сидящего муравьиного льва хищником обкусывается только мембрана крыла, а само брюшко остается неповрежденным. Следует отметить, что наиболее интенсивно окрашенные крылья отмечаются у самых крупных видов (Palparini), которые наиболее заметны для хищников и нуждаются в большей степени защиты. Исключением является грациозный представитель американской трибы Gnopholeontini с красно-синими крыльями *Maracandula apicalis* (Bks), размах крыльев которого не превышает двух сантиметров (рис. 26-28).

В некоторых группах муравьиных львов известны различия в форме и окраске крыльев между полами. Половой диморфизм по этим признакам характерен почти для всех представителей рода *Cueta*. В палеарктической фауне самкам этого рода свойственно широкое симметричное закругление вершины переднего крыла с сопутствующим штриховым затемнением полосы поперечных жилок от регмы к вершине крыла. В то же время у самцов переднее крыло характеризуется несимметрично заостренной вершиной и округлым пятном на регме. В результате пересмотра таксономического веса таких признаков стало возможно синонимизировать несколько названий ориентальных муравьиных львов этого рода (Кривохатский, 1987b): самки, описанные как *C. duplicata* Nav. и самцы —

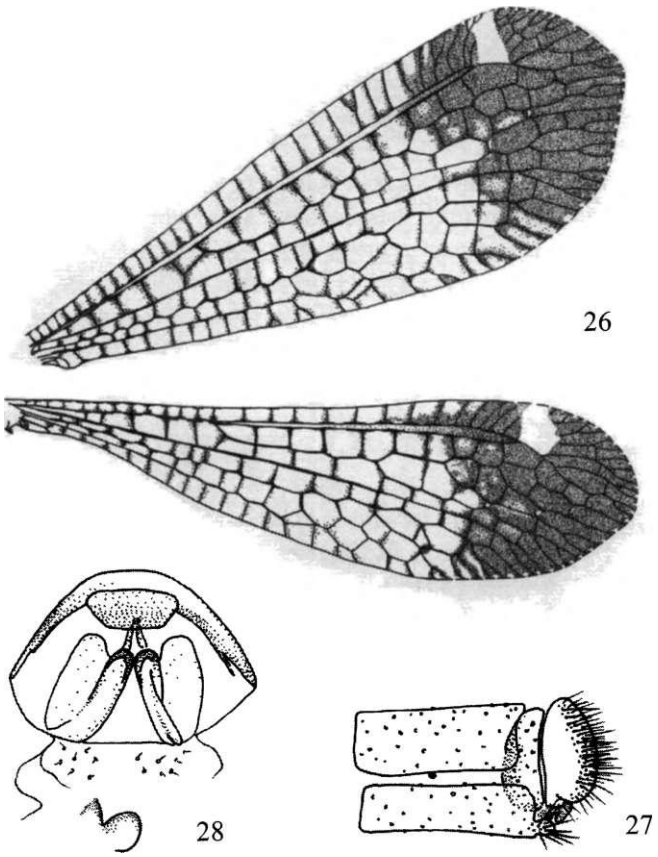


Рис. 26-28. *Maracandula apicalis* (Bks), самец (Мексика).
26 — крылья; 27 — конец брюшка; 28 — гениталии.

как *C. plicata* Nav., относятся к одному виду *C. sauteri* E.-P., описанному по самке.

Ярко выраженный половой диморфизм в окраске крыльев характерен для муравьиных львов подсем. Dimarinae южноамериканской фауны; самки *Dimares elegans* (Petty) имеют яркий рисунок из округлых пятен, полностью отсутствующий у самцов (рис. 29-32). У самок палеарктического вида *Deutoleon lineatus* (F.) также в отличие от самцов, апикальнее регмы хорошо выражен бурый штрих на мембране заднего крыла (цв. табл. VI).

У самцов многих муравьиных львов имеются особые придатки позади задних крыльев, называемые аксиллярными пластинками (axillar plate — *a.p.*; pilula axillaris, pillote, axilular pilaris, Eltringham's organ auct), напоминающие жужжальца у мух (рис. 219, 264, 274, 282; цв. табл. XX, рис. 2) и имеющие функцию рас-

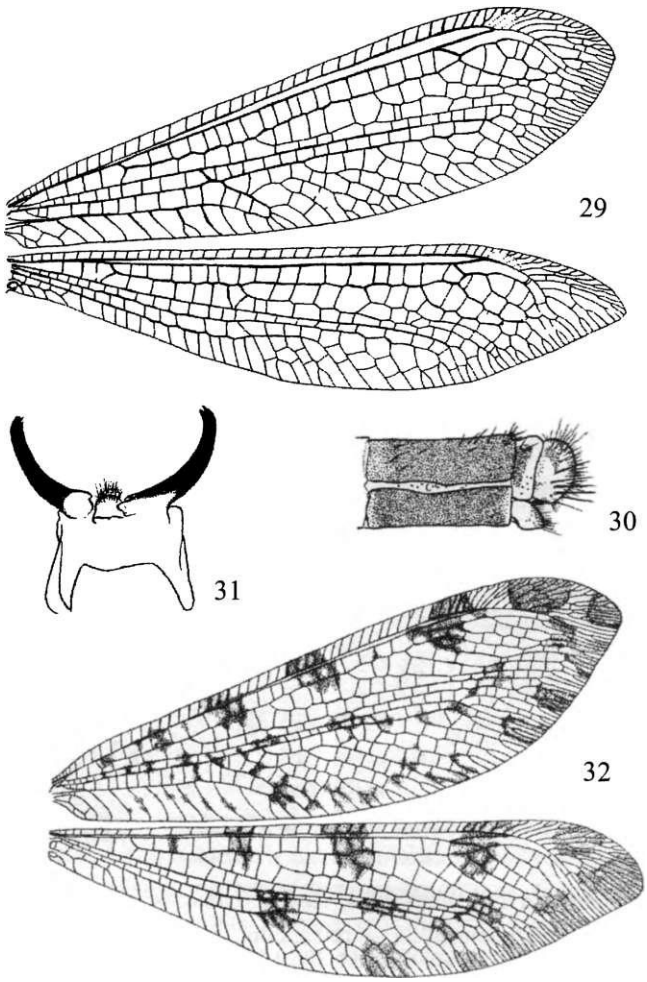


Рис. 29-32. Половой диморфизм. *Dimares elegans* (Perty) (Аргентина).
29 — крылья самца; 30 — конец брюшка самца; 31 — гениталии самца; 32 — крылья самки.

пыления полового феромона из заднегрудных желез (Elofsson, Lofqvist, 1974; Yassery et al., 1996, 1998). Вполне понятно, что ворсистая структура аксиллярных пластинок в сотни раз увеличивает интенсивность испарения феромона в условиях невысокой влажности. Наличие аксиллярных пластинок характерно для всех представителей архаичных подсемейств (Pseudimarinae, Palparinae и Acanthaclisinae) и расценивается мной как плезиоморфное состояние всего семейства, а их отсутствие считается результатом параллельных редукций, произошедших в разное время у прогрессивных таксонов, на уровне отдельных видов, триб и даже

подсемейств, например Glenurinae и Nemoleontinae. Важно отметить, что ни качественной, ни количественной редукции аксиллярных пластинок у разных особей одного вида не отмечалось, и в то же время размеры аксиллярных пластинок часто являются диагностическими признаками при разделении родов и даже близкородственных видов.

На примерах конвергентных редукций аксиллярных пластинок у близкородственных видов рода *Myrmeleon* (Кривохатский, 2002c) было выдвинуто предположение, что пластинки исчезают, когда перестают выполнять свою функцию, то есть в условиях избыточной влажности. В палеарктической фауне известны, по крайней мере, две неродственные пары близкородственных видов, которых ранее относили к разным подродам — *Myrmeleon (Morter)* с аксиллярными пластинками и *Myrmeleon* (s. str.) без них. Эти пары — *M. bore* Tjed. — *M. formicarius* L. и *M. hyalinus* 01. — *M. valentini* Kriv. Пустынный сахаро-туранский *M. hyalinus* распространен и многочисленней в континентальной части ареала как в горах, так и на пустынных равнинах, а *M. valentini* известен только из высокогорных оазисов с крупными реками, то есть встречается локально и в более мезофильных условиях, чем широко распространенный родственник.

В то же время при совместном обитании *M. formicarius* и *M. bore* в Северной Европе и в Приморье, первый распространен более широко и равномерно, а второй (с аксиллярными пластинками) осваивает преимущественно прибрежные полосы морей и больших озер и рек. На основании ошибки, допущенной в цитируемой работе (Кривохатский, 2002c), мной предполагалось такое же, как и у предыдущей пары, обоснование редукции пластинок. Однако в этом случае следует искать не объяснение биологического смысла редукции аксиллярных пластинок у мезофильного *M. formicarius,* а объяснение причин их сохранения у еще более мезофильного *M. bore.* Такое объяснение может быть найдено при анализе биологии развития обоих видов. Первый, *M. formicarius,* живет одиночно в лесах, его личинки не образуют скоплений, а сроки лёта имаго сильно растянуты во времени. Второй, *M. bore,* живет большими группами на дюнах и на открытых прибрежных песках и характеризуется синхронным и очень коротким периодом лёта имаго, сопровождающимся брачным роением. Можно предположить, что распыление полового феромона на небольшое расстояние даже при высокой влажности в случае агрегационного поведения, будет эффективным. Напротив, использование феромонной коммуникации при поиске полового партнера на большом расстоянии является неэффективным.

У самцов ряда видов (например в трибе Acanthaclisini) жилки анального поля с модифицированными микротрихиями противопоставлены структурным полям на заднегруди и на первом тергите брюшка. По мнению Рика (Riek, 1967), эти структуры могут иметь стридуляционную функцию. В фауне России такие виды пока не известны, однако, зеркальные поля на первом тергите брюшка у видов рода *Synclisis,* составленные из микротрихий (цв. табл. XXXIX, рис. 5), еще ждут своего изучения.

Брюшко и его придатки

Определить число сегментов брюшка у муравьиных львов непросто — количество визуально дифференцированных тергитов (для обозначения используются римские цифры) и стернитов (арабские цифры) не совпадает (рис. 33). Это связано с тем, что базальная часть брюшка сильно модифицирована и не отделена видимой морфологической границей от последних склеритов груди. Сегментационное совпадение тергитов и стернитов начинается только с 3-го сегмента. Последний немодифицированный под генитальные функции сегмент — 8-й у самца и 7-й — у самки. При этом вершина 7-го стернита брюшка самок прямая или с фигурной вырезкой, форма которой в некоторых родах (Myrmecaelurinae) имеет таксономическое значение.

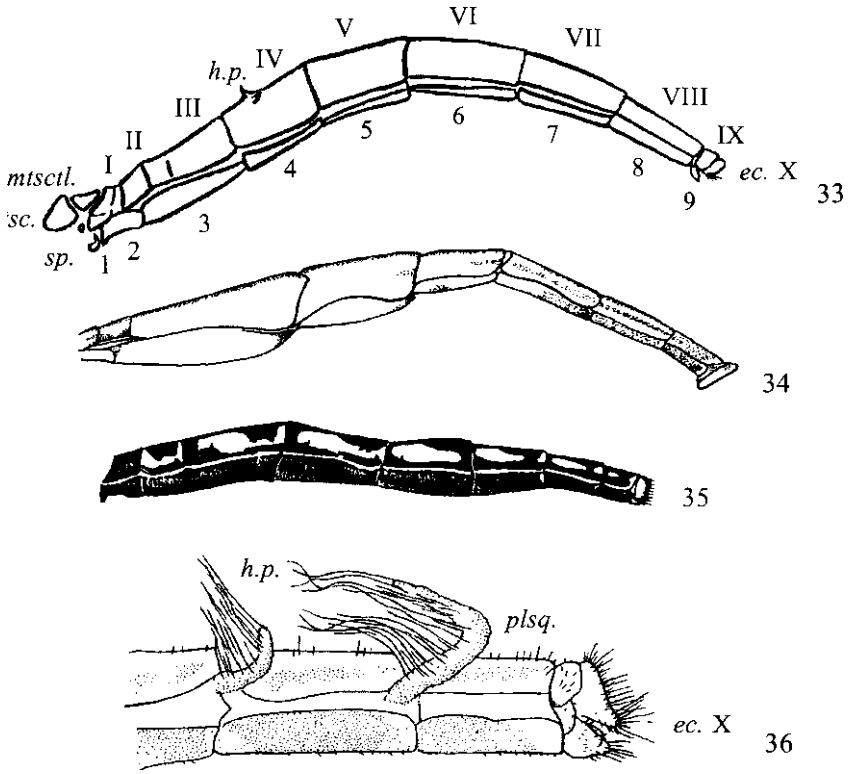


Рис. 33-36. Брюшко самцов муравьиных львов.

33 — ***Epacanthaclisis continentalis*** E.-P. (Таджикистан); 34 — ***Quinemurus metamerus*** Kriv. (Туркменистан, Репетек, голотип); 35 — ***Neuroleon zakharenkoi*** Kriv. (Туркменистан, Репетек, голотип); 36 — ***Myrmecaelurus badkhysi*** Kriv. (Туркменистан, Бадхыз, голотип).
ee. — эктопрокт; ***h.p.*** — волосяная кисточка; *mtsct.* — метаскутум; *mtsctl* — метаскутеллюм; *sp.* — дыхальце; римские цифры — номера тергитов, арабские цифры — номера стернитов.

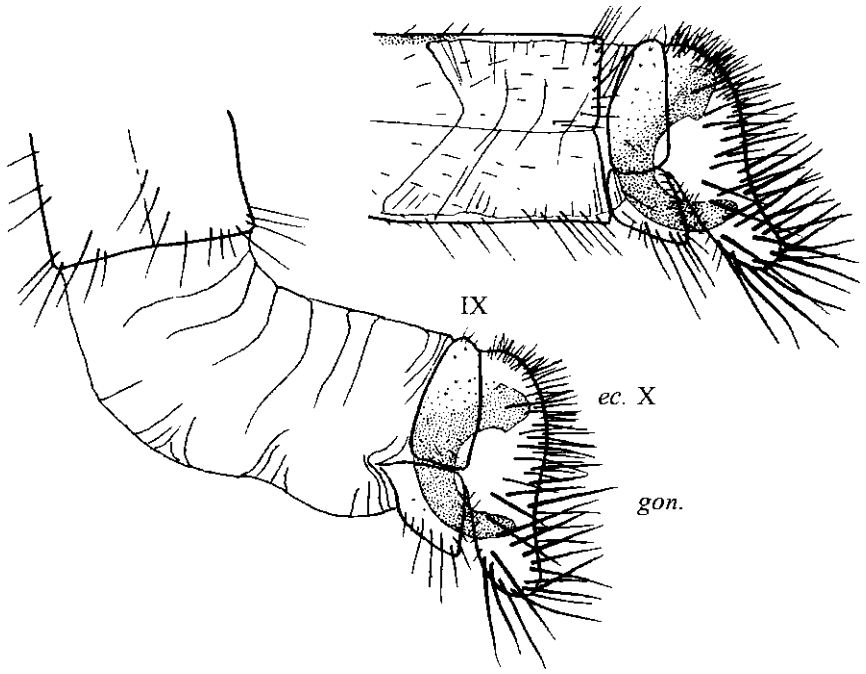


Рис. 37. Брюшко самца *Nohoveus crucifer* (Nav.) (Узбекистан, Аякгужумды, 14 VII 1969, А. Емельянов) в нормальном состоянии и с растянутой межсегментной мембраной.

Длина брюшка обычно не превышает длину задних крыльев, однако у самцов некоторых родов *(Aspoeckiana, Creoleon, Neuroleon, Mesonemurus, Macronemurus* и др.) брюшко выступает далеко из-под сложенных крыльев. Удлинение брюшка достигается за счет равномерного увеличения 3-6-го сегментов (у видов рода *Nophis* с изломом по VI тергиту). У вида *Quinemurus metamerus* Kriv. брюшко самца не только длиннее, чем у самки, но еще и имеет бочковидно вздутые 3-5-й сегменты (рис. 34). Иногда дальнейшее увеличение длины брюшка, необходимое при копуляции (самцы *Nohoveus, Aspoeckiana),* достигается и за счет растяжения межсегментных мембран между 7-м, 8-м и генитальными сегментами (рис. 37). Растяжение межсегментных мембран в природе наблюдалось и у самки *Acanthaclisis pallida* McL. либо в предкопулятивном состоянии, либо в состоянии подготовки к откладке яиц (цв. табл. XXXIV, рис.7).

Самцы муравьиных львов обычно имеют абдоминальные феромонные железы, три типа которых выделены и систематизированы Густеном (Gtisten, 1996). В некоторых группах эти железы внутренние (триба Myrmeleontini) и открываются наружу в межсклеритных мембранах 4-7-го или меньшего числа сегментов (noneversible sacs) и даже способны выворачиваться наружу (eversible sacs).

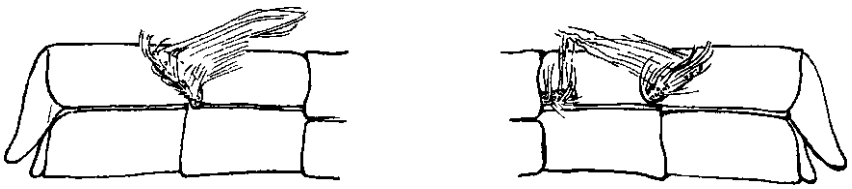


Рис. 38. Брюшко самца *Lopezus fedtschenkoi* (McL.) (Узбекистан, 7 км. С. Тамды-Булака, 6 V 1965, А. Захаренко) — брюшко слева и справа — случай уродства, при котором с левой стороны брюшка развивается вторая атавистическая феромонная железа.

В других случаях железы постоянно выпячиваются из-под мембраны в виде наружных придатков (pleuritosquama) с волосяными кисточками (hair-pencil — *h.p.,* brushes auct.), как у всех представителей трибы Myrmecaelurini (рис. 36-38). Обычно эти кисточки приписывают 6-8-му сегментам, если их три пары, но на самом деле они являются атрибутами предыдущих сегментов, из-под которых накладываются на последующие (рис. 36). Железы еще одного типа (Acanthaclisini) остаются внутри брюшка, а наружу из-под V и VI (или только VI) тергитов выступают только волосяные кисточки. Особые, не гомологичные описанным, феромонные железы обнаружены мной (Кривохатский, 1998е) у всех видов рода *Epacanthaclisis* — 1 пара волосяных кисточек располагается прямо посередине IV тергита брюшка (рис. 33).

В один морфогенетический ряд выстраивать разные типы и наборы абдоминальных желез преждевременно (они изучены очень фрагментарно), однако в трибе Myrmecaelurini благодаря одной случайной находке можно предположить, что исходным для трибы числом желез было 2 пары. У одного уродливого экземпляра *Lopezus fedtschenkoi* в серии совершенно нормальных особей с одной стороны брюшка находится одна волосяная кисточка (признак рода), а с другой — их две (рис. 38). Этот случай уродства можно объяснить реверсией плезиоморфного признака, а признак наличия только 1 пары желез можно расценивать как аутапоморфный признак для рода *Lopezus,* приобретенный в результате олигомеризации.

Гениталии самца

Генитальный аппарат самца представлен у муравьиных львов наружными эктопроктами и внутренними гениталиями, включающими гонаркус-парамерный комплекс и гипандрий.

Общепринятым методом подготовки гениталий сетчатокрылых к их изучению является выварка (вымачивание) конца брюшка в растворе щелочи. При этом все мягкие ткани, включая мышцы и железы, мацерируются, а мембранозные и ела-

босклеротизованные склериты становятся практически невидимыми. Поэтому, в целях избежания ошибок и для детального изучения строения гениталий необходимо и привлечение к изучению материала, фиксированного в спирте в полевых условиях. Именно этим методом мной был подготовлен материал для изучения склеритов и мускулатуры гениталий муравьиных львов, обсуждаемый ниже (Кривохатский, 20006, 2002в).

Функцию захвата гениталий самки выполняет модифицированный в эктопрокты (ectoproct — *ee.)* парный X тергит. Он же выполняет проктальную функцию, связанную как с осуществлением дефекации, так и с ее блокированием во время копуляции (Кривохатский, 2002в). Форма эктопрокта чешуевидная, иногда симметричная (рис. 33-35), иногда с оттянутым нижним концом (рис. 36-38) или базальной вырезкой, иногда с вентральным коротким или длинным отростком, направленным назад (рис. 166, 185). Эктопрокты всегда опушены, вентрально с более густыми и длинными волосками и мощными щетинками. Под их прикрытием находятся анус, половые протоки и разнообразной формы склериты внутренних гениталий. Сверху и сбоку внутренние гениталии прикрываются укороченным IX тергитом; снизу — языкообразным 9-м стернитом (рис. 37).

Обычно внутренние гениталии морфологически объединены в гонаркус-парамерный комплекс (рис. 39—43), образованный из функционально связанных склеритов X сегмента, лишь 10-й стернит представлен отдельным склеритом — гипандрием (hypandrium internum — ***hy,*** рис. 39). Гипандрий в гениталиях муравьиных львов выполняет эякуляторную функцию. Он представляет собой отдельный склерит, иногда мембранозный, из-за чего у многих видов гипандрий до сих пор не обнаружен.

Гомологизация отдельных склеритов гонаркус-парамерного комплекса у разных представителей Neuroptera разрабатывалась Бо Тьедером (Tjeder, 1954), Т. Аккером (Acker, 1960), Х. и У. Аспоками с соавторами (Aspock et al., 1980; Aspock U., 2002) и мной (Кривохатский, 20006, 2002в), однако эта тематика попрежнему нуждается в специальном исследовании, и поэтому здесь приводятся только перечни названий, используемых для обсуждаемых структур.

В гонаркус-парамерном комплексе (рис. 39^3) всегда присутствуют подковообразный (иногда цилиндрообразный) гонаркус (gonarcus; IX coxopodit sensu Acker, 1960 — *gn.)* и парные подвижные относительно друг друга, или слитые парамеры (paramer—*pa.),* обычно подвижные относительно гонаркуса. Иногда имеется каудально причлененный к гонаркусу медиункус (mediuncus; fused styli auct. — *mu.).* У некоторых муравьиных львов с мирмелеонтинным типом строения гениталий между парамерами имеется поле мелких модифицированых щетинок, так называемая пелта (pelta — *pit.),* окружающее половое отверстие. Другие (межсегментные) мембраны внутренних гениталий также могут нести поля коротких или пучки длинных щетинок. В редких случаях (Nemoleontinae) отдельные щетинки могут присутствовать на парамерах; остальные генитальные склериты у муравьиных львов палеарктической фауны всегда голые.

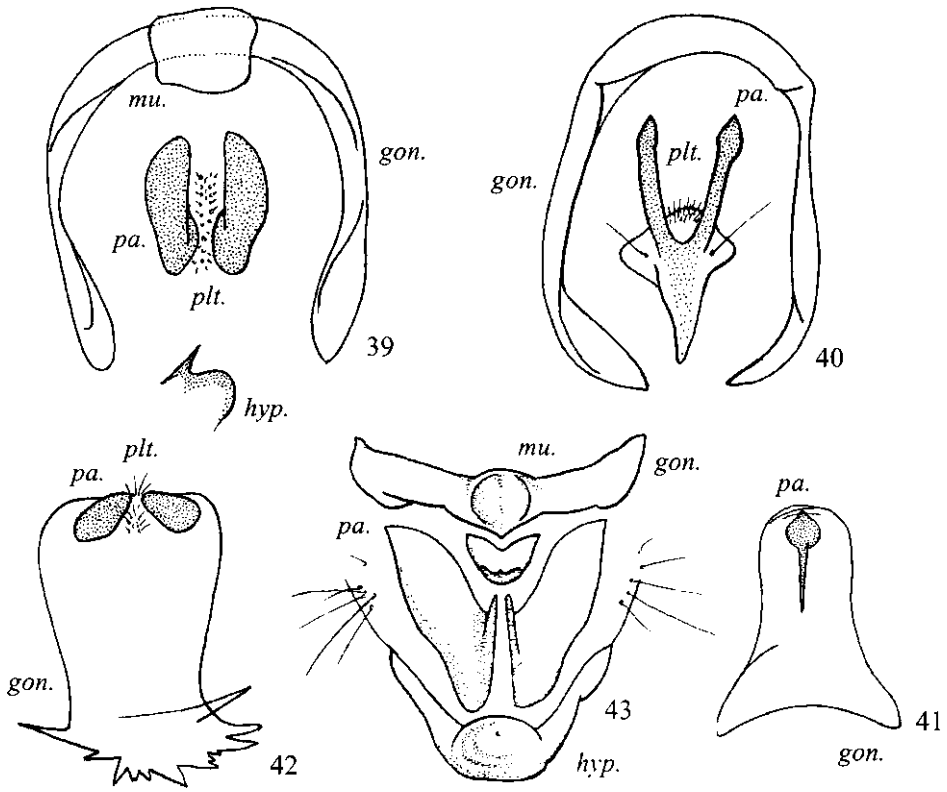


Рис. 39^3. Типы гениталий самцов муравьиных львов.

39 — мирмелеонтоидный ***(Solter);*** 40 — немолеонтинный ***(Creoleon):*** 41 — мирмецелюрный ***(Myrmecaelurus);*** 42 — пальпаринный ***(Palpares):*** 43 — акантаклизинный ***(Acanthaclisis).***

gon. — гонаркус; ***hyp.*** — гипандрий; ***mu.*** — медиункус; ***pa.*** — парамер; ***pit.*** — пелта.

Форма гонаркуса и парамер, а также плоскости их подвижности относительно друг друга чрезвычайно разнообразны внутри семейства Myrmeleontidae, однако их изменчивость в пределах выделяемых надродовых таксонов очень незначительна. В связи с этим мной (Кривохатский, 1998) в палеарктической фауне выделяются пять типов строения гениталий, один из которых по ряду признаков, сближающих его со строением гениталий осмилоидных и других сетчатокрылых, определен как исходный.

Исходный тип строения гениталий самцов или близкий к исходному — **мирмелеонтинный** (рис. 39). Для этого типа характерен узкий подковообразный гонаркус и заключенная в нем пара парамер, подвижных относительно друг друга и относительно гонаркуса.

Немолеонтинный тип строения гениталий (рис. 40) характеризуется слиянием двух парамер в двузубую вилку, подвижную относительно подковообразного гонаркуса.

У муравьиных львов с **мирмецелюрным** типом строения гениталий (рис. 41) пара парамер сливается в один парамер, несущий апикальную одновершинную, часто сердцевидную пластинку. При этом гонаркус разрастается в полую трубку, в которой и заключаются слитые парамеры. У представителей рода *Nohoveus* тонкая трубка гонаркуса дуговидно изогнута (рис. 37). Для этого и трех предыдущих типов строения гениталий характерно наличие обособленного серповидного гипандрия.

Цилиндрический гонаркус в виде полой трубки у муравьиных львов с **пальпаринным** типом строения гениталий (рис. 42) аналогичен предыдущему типу: парные парамеры в этом случае не погружены, а практически неподвижно припаяны к вершине гонаркуса. Гипандрий Palparinae представляет собой не серповидную пластинку, как у предыдущих типов, а полую трехгранную призматическую структуру, находящуюся значительно глубже гонаркус-парамерного комплекса.

Наиболее модифицированный тип строения гениталий самца у муравьиных львов — **акантаклизинный** (рис. 43). Его возможно трактовать, как производный от мирмелеонтинного типа, если вентральный чашеобразный склерит признать за первичный разросшийся гипандрий.

Некоторую ясность на гомологии отдельных склеритов и на их функции проливают результаты изучения мускулатуры гениталий самцов (Krivokhatsky, 2000b, 2002). В этих работах впервые была описана мускулатура гениталий двух видов муравьиных львов *Myrmecaelurus trigrammus* и *Creoleon plumbeus* с мирмецелюрным и немолеонтинным типами строения гениталий, соответственно. Мной использовался метод общего вскрытия конца брюшка без предварительной выварки в растворе щелочи, благодаря чему удалось получить картину расположения различных органов и тканей в гениталиях самцов (рис. 44, 45), многие из которых при обычных методиках изучения мацерируются и становятся невидимыми. Одним из выводов проведенного исследования было признание наличия гипандрия у обоих видов, в том числе у *C. plumbeus,* то есть у вида, относящегося к подсемейству Nemoleontinae, диагностическим признаком которого ранее считалось отсутствие этой структуры.

У обоих изученных видов были выделены четыре функциональных комплекса склеритов и мышц. Это прегенитальный, экуляторный, аедегальный и проктальный комплексы.

Эякуляторный комплекс (рис. 46, 47) состоит из аподемы эякулятора, известной у сетчатокрылых как внутренний гипандрий или 10-й стернит, и мощных мышц *h-h,* широко крепящихся к пластинке гипандрия. Эякуляторный комплекс у изученных видов не имеет мышц, соединяющих его с другими склеритами, функционально он представляет собой насос, качающий сперму в аедеагальный комплекс.

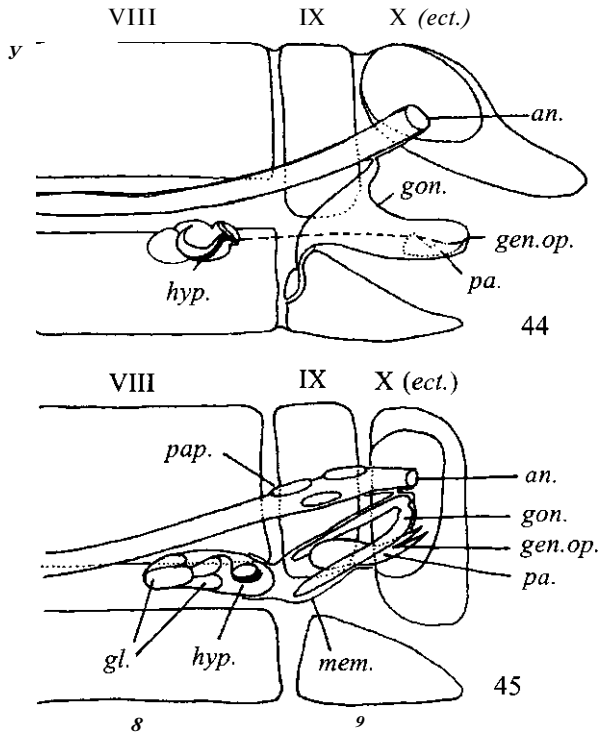


Рис. 44, 45. Строение гениталий самцов муравьиных львов.
44 — ***Myrmecaelurus trigrammus*** (Pall.); 45 — ***Creoleon plumbeus*** (01.).
an. — анус; ***gen.op.*** — половое отверстие; ***gl.*** — железы: ***mem.*** — мембрана; ***pap.*** — сосочки; остальные обозначения — в подписях к рис. 39-43.

Прегенитальный комплекс обеспечивает фиксацию внутренних гениталий (аедегальный комплекс) внутри 8-го стернита брюшка посредством мышц, связывающих тергиты и стерниты между собой и с гипандрием: *s-s, t-t, g-s {Myrmecaelurus)* и *g-t {Creoleon).*

Аедеагальный комплекс, выполняющий собственно копулятивную функцию (введение внутренних гениталий самца в половые протоки самки) и функцию выбрызгивания спермы, состоит из гонаркуса, парамер и мышц, которые связывают их между собой и фиксирующих положение гонаркуса. Мышцы *p-g* обеспечивают выдвижение парамер из гонаркуса и функцию терминального насоса спермы, остальные мышцы *{e-g, g-t* — у *Creoleon, e-g* и *g-s* — у *Myrmecaelurus)* обеспечивают фиксацию и перемещение всего аедеагального (гонаркус-парамерного) комплекса. У *Myrmecaelurus* функцию выдвижения гонаркуса, кроме того, обеспечивает натяжение мембраны интегумента ануса при раскрывании эктопроктов.

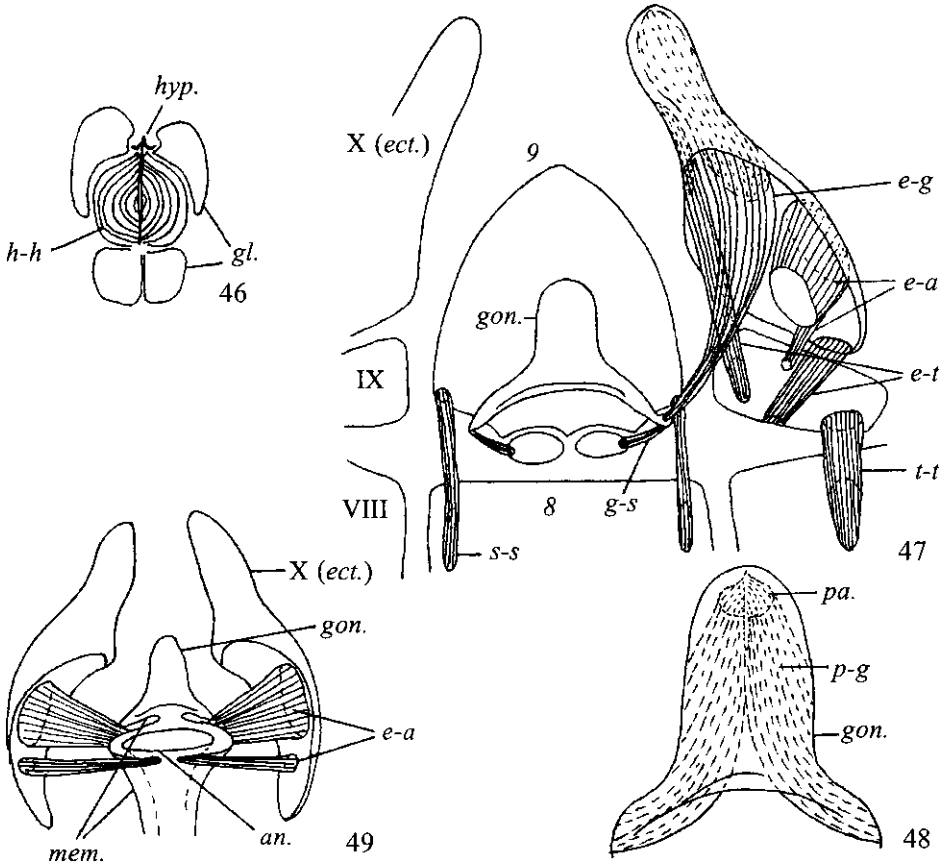


Рис. *A6-A9.* Мускулатура гениталии самцов *Myrmecaelurus trigrammus* (Pall.).
46 — эякуляторный комплекс; 47 — прегенитальный и копулятивный; 48 — аедеагальный; 49 — проктальный комплекс.
Обозначения мышц приведены в тексте, остальные обозначения — в подписях к рис. 39-45.

Особое значение имеет **проктальный** комплекс, осуществляющий блокаду ануса во время копуляции. В него включены эктопрокты, интегумент ануса и мышцы эктопроктов *(e-a, e-s, e-t, e-g).* Весь этот комплекс обеспечивает сжатие интегумента ануса при выдвинутом положении гонаркуса. Аналогичный процесс, кроме как при копуляции, наверняка включается при терминации дефикации.

Гениталии самки

Склериты последних сегментов брюшка самки, начиная с 8-го сегмента, модифицированы для выполнения функций копуляции и откладки яиц. Функции и

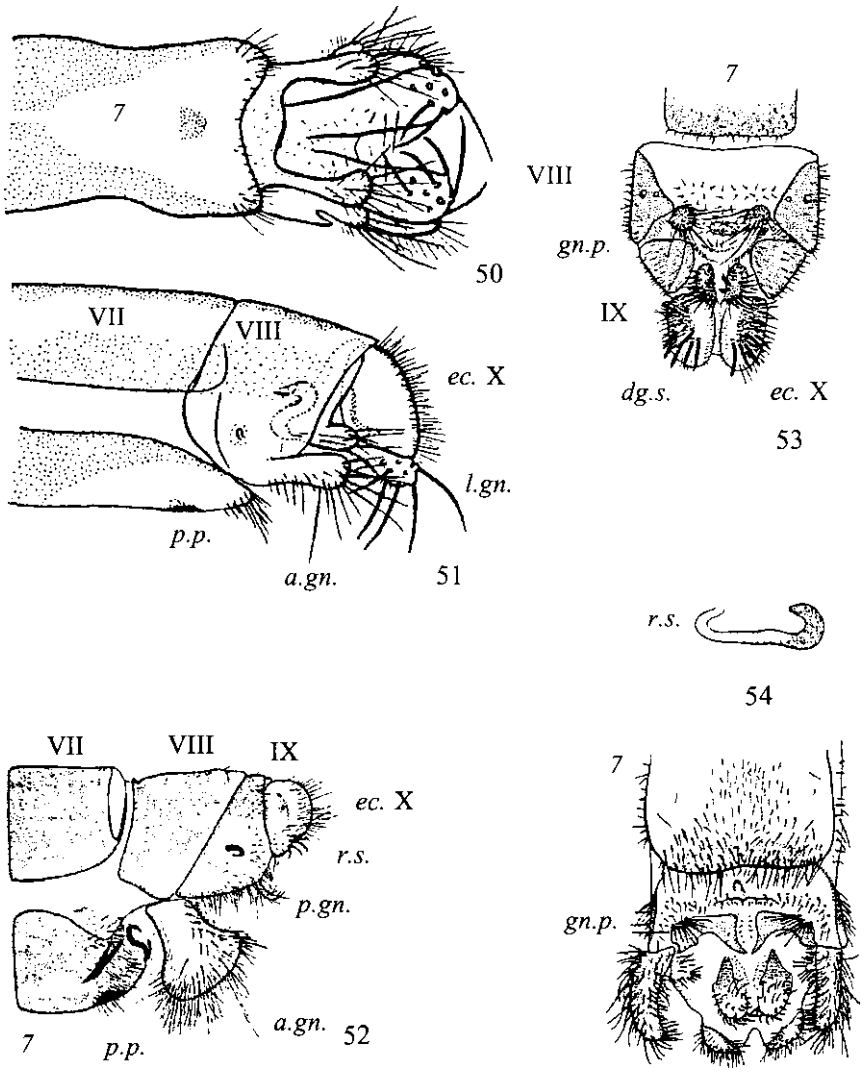


Рис. 50-54. Гениталии самок муравьиных львов.

50, 51 — ***Lopezus nanus*** Kriv. (Туркменистан), конец брюшка снизу (50) и сбоку (51); 52 — ***Austrogymnocnemyia nigrescens*** New (Австралия), конец брюшка сбоку; 53 — ***Obus elizabethae*** (Bks.) (ЮАР), конец брюшка снизу; 54 — ***Epacanthaclisis moivanus*** (Okam.) (Япония), сперматека и конец брюшка снизу.

a.gn. — передние гонапофизы; ***dg.s.*** — копательные хеты; ***ect.*** — эктопрокт; ***gn.p.*** — гонапофизеальная пластинка; ***l.gn.*** — латеральные гонапофизы; ***p.gn.*** — задние гонапофизы; ***p.p.*** — прегенитальная пластинка; ***r.s.*** — сперматека.

гомологизация склеритов гениталий самок муравьиных львов наиболее подробно обсуждались Л. Стэнге (Stange, 1976, 1994). Мной используется терминология, принятая в этих работах.

VI и VII тергиты слабо модифицированы и лишь слегка укорочены по сравнению с предшествующими тергитами брюшка. VIII тергит прикрывает сверху и сбоку конец брюшка, выполняя функцию защиты внутренних генитальных структур (рис. 50-54).

X тергит преобразован в парные эктопрокты (ectoproct — *ee.),* выполняющие, видимо, копательную функцию. Между ними находятся парные же латеральные гонапофизы (lateral gonapophysis — *l-gn.),* прикрывающие анальное (оно же копулятивное) отверстие. Латеральные гонапофизы гомологизируются с 10-м стернитом и, таким образом, анальное отверстие открывается на границе 9-го и 10-го стернитов. Эктопрокты и латеральные гонапофизы, кроме волосков и щетинок, могут нести мощные утолщенные так называемые копательные хеты (digging setae — *dg.s.).*

Непарная или парная гонапофизеальная пластинка (gonapophyseal plate — *gn.p.),* видимо, является дериватом 9-го стернита; к ней прилегают передние (anterior gonapophysis — *a.gn.)* и задние (posterior gonapophysis — *p g n.)* гонапофизы. Их форма, наличие или отсутствие имеют таксономическое значение. 8-й стернит представлен прегенитальной пластинкой (pregenital plate — *P-P-),* которая может быть либо свободной, либо сцепленной с 7-м стернитом брюшка. В районе прегенитальной пластинки внутри брюшка заметен сильно склеротизированный семяприемник, или сперматека (spermatheca, receptaculus seminis — *r.s.,* рис. 54). Внутренние гениталии самок *Palpares libelhdoides* исследовались Г. Сираки (Sziraki, 1994). У них со сперматекой связаны не столь сильно склеротизованные структуры, не заметные при обычных методах исследования — семяпроводящий канал (ductus seminalis) и копулятивная сумка (bursa copulatrix).

Вершина 7-го стернита брюшка обычно немодифицированная, но в отдельных группах (Gepini, Isoleontini, Myrmecaelurini) может быть с вырезкой или с парными и непарными языкообразными выростами.

МОРФОЛОГИЯ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ

Муравьиные львы относятся к Holometabola, то есть к насекомым с выраженным метаморфозом. Примечательно, что некоторые признаки преимагинальных стадий развития уникальны и достаточны для филогенетического обоснования отряда Neuroptera. К этим аутапоморфным признакам сетчатокрылых насекомых в первую очередь относятся признаки строения колюще-сосущего ротового аппарата личинок (Aspock et al., 1980). Специфический образ жизни личинок муравьиных львов, как подстерегающих хищников-засадников, определил у них ряд приспособительных морфофункциональных перестроек в процессе эволюции семейства. Поэтому в реконструкциях филогенетических отношений муравьиных львов и соседних семейств личиночным признакам иногда (Stange, Miller, 1985 и др.) отводится главенствующая роль.

Яйцо

Яйца описаны лишь у 7 видов муравьиных львов (Gepp, 1990). Обычно они крупные (больше миллиметра), светлые, овально-грушевидные, в природе после откладки их оболочка покрывается песком. Микроструктура хориона яйца изучена только у одного вида *Gymnocnemia variegata,* однако по аналогии с другими семействами Neuroptera, именно в микроструктурных признаках в будущем следует ожидать существенные таксономические различия.

Личинка

Личинки муравьиных львов благодаря своеобразному поведению некоторых видов (строительство воронок) заинтересовали еще философов древности. Однако первые действительно научные описания личинок с видовыми названиями и с выделением диагностических признаков принадлежат Редтенбахеру (Redtenbacher, 1884). При этом в его описаниях обычно не приводилось доказательств соответствия личинок к имаго муравьиных львов, которые можно получить только путем выведения. Почти через сто лет Стефан (Steffan, 1965, 1976) описал многих личинок европейских муравьиных львов по одновременным сборам в природе имаго и личинок, также без прямой ассоциации (association) на основании выведения; его подробнейшие описания были в дальнейшем во многих случаях переотнесены к другим видам. Отсутствие видовой диагностики зачастую приводило и к подробнейшим описаниям неизвестно каких личинок «*Myrmeleon* spp.», «gen. spp.» (например, Klapalek, 1913a). Накопление же данных по морфологии личинок с верным определением видов, полученных путем выведения, явление относительно новое и, к сожалению, до сих пор фрагментарное. К концу прошлого века верно или сомнительно были описаны личинки всего 70 видов

муравьиных львов мировой фауны (обзоры: Gepp, 1984; Stange, Miller, 1985, 1990). Сейчас этот список увеличен еще на 40 видов.

Личинки муравьиных львов имеют три возраста, причем личинки разных возрастов морфологически сходны и отличаются обыкновенно лишь количественными признаками и окраской (Lucas, Stange, 1981; Кривохатский, 1994d). Тело личинки, разделенное на три отдела (голова, грудь и брюшко), обычно покрыто волосками и щетинками с относительно стойкими признаками хетотаксии. Наличие особых колбовидных щетинок хотя бы у личинок первого возраста считается аутапоморфией надсемейства Myrmeleontoidea. Личинки часто имеют покровительственную окраску под цвет песка, иногда, кроме того, бывают покрыты маскирующим слоем прилипших песчинок или пыли.

Голова (рис. 55) дорсо-вентрально сплюснутая, прогнатическая, обычно с бурым рисунком и покрыта короткими щетинками и толстыми хетами, часто образующими ровные ряды на наличнике и в основании мандибул. Рисунок у многих видов сильно изменчив, однако общий тип рисунка, свойственный виду, а иногда и роду, сохраняется.

Сложная челюсть (рис. 56) состоит из дистально изогнутой вовнутрь плоской и длинной мандибулы (mandibula — *md.)* с каналом на вентральной стороне и длинного тонкого склерита (галеа или лациния) максиллы (maxilla — *mx.),* прикрывающей канал. У живых личинок мандибулы и максиллы всегда сложе-

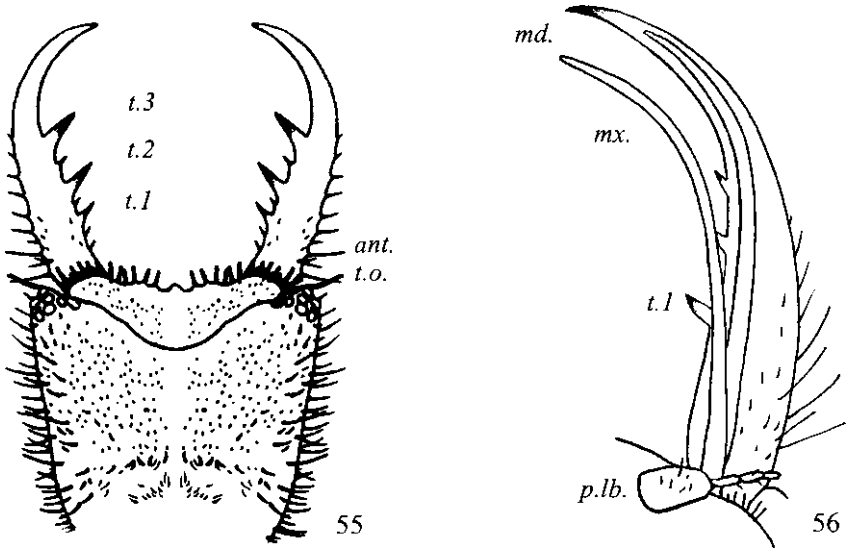


Рис. 55, 56. Личинки муравьиных львов.

55 — ***Creoleon*** sp., голова сверху; 56 — ***Myrmeleon*** sp., отпрепарованная сложная челюсть. ***an.*** — антенна; ***md.*** — мандибула; ***mx.*** — максилла; ***p.lb.*** — нижнегубной щупик; ***t.o.*** — глазной бугорок; ***tl-t3*** — мандибулярные зубцы.

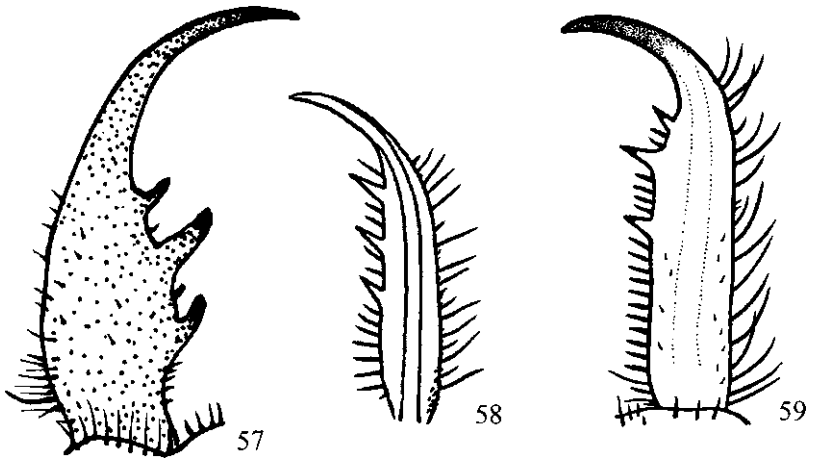


Рис. 57-59. Форма мандибул личинок муравьиных львов.
57 — *Acanthaclisis occitanica* (Vill.) (Украина); 58 — *Euroleon parvus* Hz. (Туркменистан); 59 — *Isoleon amseli* (Hz.) (Таджикистан).

ны. Мандибулы длиннее головы, с 1-3 зубцами (teeth — *t. 1-3);* удаленность зубцов друг от друга, относительная длина и характер изгиба являются систематическими признаками (рис. 57-59). Зубцы на мандибулах направлены внутрь и вперед, с острыми темными наконечниками. От основания мандибул до первого (базального) зубца и между зубцами обычно располагается несколько мощных щетинок, число которых имеет систематическое значение. Хетотаксия коротких щетинок, располагающихся на плоскости мандибулы, также используется в систематике (Lucas, Stange, 1981; Кривохатский, 1994d). Зубцам в целях определения присваиваются порядковые номера. В некоторых пособиях (например, Gepp, Holzel, 1989) их счет начинают от вершины, мной же, в том числе в данной работе, счет ведется от основания мандибулы.

Усики (antenna — *ant.)* нитевидные, по длине составляют обычно (рис. 55) четверть или половину длины мандибул. Губные щупики (palpus labialis — *p.lb.)* короткие, обычно 3^-члениковые; базальный из них очень большой, уплощенный и прижатый (рис. 56). Глазные бугорки (tuberculus oculatus — *to.)* по диаметру равны трети ширины основания мандибул и составлены из 6 простых глазков с редкими щетинками между ними.

Грудь трехсегментная, каждый последующий сегмент шире предыдущего. Переднегрудь отличается более простой хетотаксией (обычно отсутствием пучков волосков). Стигмы переднегруди выпуклые, обычно почковидные, желтые или темноокрашенные. Средне- и заднегрудь по краям тергитов с мощными пучками длинных направленных вперед волосков, которые у палеарктического *Dendroleon jezoensis* и некоторых видов тропических фаун могут сидеть на длинных и

даже ветвящихся выростах (protubercles, scoli auct.), аналогичных брюшным выростам.

Ноги одноцветные, светлые, состоят из бедра, голени и лапки с коготками. Шпоры на голенях отсутствуют. Лапки на передних и средних ногах 2-члениковые, на задних ногах — 1-члениковые. Задние ноги более короткие и мощные — голени в два раза толще, чем на передних и средних ногах. В некоторых группах, в частности в роде *Myrmeleon,* расположение меланистических пятен на задних ногах личинок имеет систематическое значение.

Брюшко толстое, каплевидное. У упомянутого выше *D. jezoensis* и у некоторых внепалеарктических видов развиты брюшные выросты (abdominal scoli). Л. Стэнге (Stange, 1994) считает их наличие в разных таксонах сетчатокрылых параллелизмом, имеющим приспособительный характер к обитанию в скалах и на древесной растительности, что свойственно не только муравьиным львам родов *Gnopholeon, Jaffuelia, Neulatus,* но и всем известным представителям семейства Ascalaphidae мировой фауны.

Брюшко состоит из 9 сегментов. Первые 7 сегментов характеризуются обычно сходной хетотаксией, на 8-м и 9-м (анальном) сегментах обычно имеются поля щетинок и модифицированные хеты (рис. 60). Подобные ряды и поля бывают развиты на 3 терминальных или только на анальном сегменте, при этом они несут таксономически важные признаки.

Анальный стернит, хетотаксия которого обычно является диагностической для рода, покрыт обычными короткими волосками и вооружен разными типами модифицированных щетинок. У видов родов *Euroleon* и *Myrmeleon,* например, в дистальной части субмедиально расположено по длинные толстые щетинки. Субапикально находится длинный изогнутый ряд из 14 модифицированных щетинок, длинных и толстых на внешнем изломе, и коротких, толстых и плоских — на внутреннем. Второй ряд составлен из 2 пар модифицированных щетинок последнего типа. У личинок муравьиных львов из подсемейства Myrmecaelurinae выражена 1 пара гребней из 4-5 слитых копательных лопатковидных щетинок (digging setae) каждый (рис. 60, 61).

Телескопическая трубка, расположенная в мембранозной складке между тергитом и стернитом, заметная как у заспиртованных так и у сухих экземпляров (рис. 61), имеет паутиновыделительную функцию и характерна для предкуколок практически всех известных мне видов, поэтому использование признака ее наличия в качестве диагностического (Гиляров, 1964, Gepp, Holzel, 1989) вряд ли оправдано. Для определения родов по личинкам иногда недостаточно конкретных признаков. Однако комбинации признаков (например, хетотаксия мандибул и анального сегмента брюшка для рода *Euroleon)* характерны для отдельных видов и могут использоваться в диагностике (Кривохатский, 1994а).

Некоторые описания личинок (когда в одном биотопе ловятся взрослые особи и одновременно собираются личинки) содержат прямые ошибки. Стефан (Steffan, 1976) приводит перечень известных ему опубликованных описаний с неверно ас-

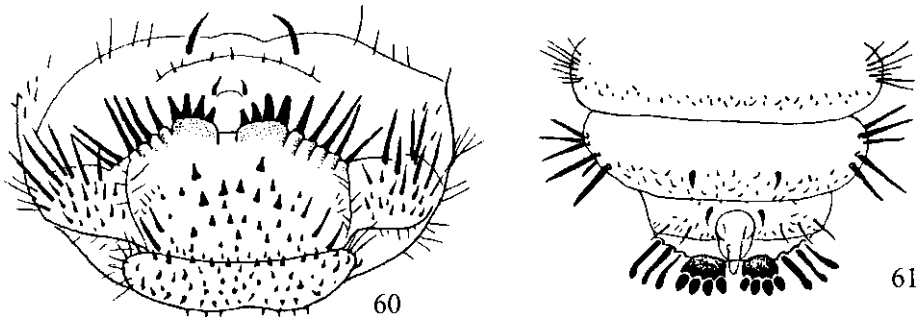


Рис. 60, 61. Хетотаксия терминальных сегментов брюшка личинок.
60 — *Isoleon amseli* (Hz.) (Таджикистан); 61 — *Cueta lineosa* (Rmb.) (Узбекистан).

социированными личинками и имаго. Есть и другие примеры таких ошибок. Так, в описании личинки *Myrmeleon gerlindae* Hz. указан тип строения мандибул, отличный от такового всех известных мне представителей рода. При этом Г. Хёльцель (Holzel, 1974) не приводит данных о выведении имаго описываемого им вида именно из описываемой личинки. Настоящим мифом, имеющим таксономические последствия, я считаю описание личинки *Dendroleon pantherinus* в ряде старых работ (Brauer, 1867; Hagen, 1873; Redtenbacher, 1884). В этих описаниях указывался единственный четкий диагностический признак — удлинение уросегмента с образованием трубки (я считаю этот признак признаком пронимфы, см. выше), а сведений о прямом выведении имаго не приводились. В дальнейшем, после описания аскалафовидной личинки *Dendroleon jezoensis* (Baba, Edashige, 1955), Л. Стэнге (Stange, 2004) и многие другие авторы на основании резкого отличия личинок этих двух видов стали выделять из рода *Dendroleon* род *Gatzara*. Для остальных видов рода *Dendroleon* s.l. личинки пока не известны.

Использование личиночных признаков для характеристики триб и родов муравьиных львов проводилось разными авторами (Stange, Miller, 1985, 1990; Mansell, 1996). Однако выводы этих исследований я считаю предварительными из-за фрагментарности многих данных. В этой области можно ожидать еще много принципиальных открытий. Так, например, мной ассоциированы личинки и имаго южно-палеарктического вида *Creoleon elegans* Hz.; пока неописанная личинка этого вида очень сильно отличается от всех уже известных личинок представителей рода.

Кокон и куколка

Перед окукливанием у личинки муравьиного льва изменяется форма тела и она преобразуется в предкуколку (пронимфу) с подогнутым брюшком. У ряда видов при этом телескопически выдвигается мембрана последнего сегмента

брюшка, образуя паутиноотделительную трубку, с помощью которой строится внутренняя оболочка кокона. У муравьиных львов палеарктической фауны кокон строится внутри сыпучего субстрата (песка), имеет шарообразную форму и цементируется песком, прилипающим к липкой нити. Личинки видов, обитающих в дуплах (например, *Navasoleon boliviano),* имеют плоские коконы, прикрепляющиеся гамакообразно к потолку дупла (Miller, Stange, 1985). Нимфа (предкуколка) линяет на куколку внутри кокона, при этом линочная шкурка личинки III возраста в спрессованном виде остается на дне кокона.

Куколка свободная (цв. табл. XXXI, рис. 3, 4), внешне напоминающая имаго с нерасправленными крыльями и зачаточными антеннами и шпорами, светлая, прозрачная. Перед выходом имаго у нее темнеют глаза, и окраска имаго просвечивает через покровы. Через покровы просвечивают и сформированные склериты и другие структуры взрослого насекомого, благодаря чему уже на этой стадии развития возможно определить пол. Феромонные кисточки самцов, во всяком случае, явственно видны (цв. табл. XXIX, рис. 5, 6). Выход из кокона осуществляется через округлое отверстие, рваное или с откидной крышечкой. Экзувий куколки обычно застревает в этом отверстии (цв. табл. XXI, рис. 7). Имаго отбрасывает длинный овальный, быстро затвердевающий меконий, расправляет крылья в течение первых 5-15 минут после выхода и полностью окрашивается за 1-3 часа.

БИОЛОГИЯ

Образ жизни и трофические связи

Изучению биотопической приуроченности личинок муравьиных львов и их морфо-экологическим характеристикам, связанным с различными стратегиями пищевого поведения и характером использования субстратов, посвящен ряд публикаций (Ковригина, 1986, 1987; Захаренко, 19876; Gepp, Holzel, 1989). Экологические преферендумы личинок обсуждались и в контексте эволюционного приспособления к различным субстратам обитания (Mansell, 1996). М. Манселлом был сделан вывод о том, что первичной средой обитания личинок муравьиных львов служил растительный детрит, приспособления же к обитанию в песке, в трещинах и пустотах среди скал, в дуплах деревьев и в ряде специфических биотопов вторичны и могли возникать независимо в разных систематических группах.

Специфический интерес представляют виды, личинки которых являются трогло- и ботробионтами, то есть обитателями пещер и нор грызунов. Ботробионтность известна исключительно у видов пустынной фауны *(Acanthaclisis pallida, Myrmeleon semigriseus, Eremoleon nigribasis, Millerleon bellulus)* и связана с поиском в песчаных пустынях укрытий с приемлемым температурным режимом. В антропогенных условиях один из этих видов *(M. semigriseus)* становится обычным обитателем подвалов и сараев с песчаным полом (Кривохатский, 1994в). Классическим троглобионтом является *Dendroleon vitripennis,* имаго и личинки которого живут в глубокой пещере Бату в Малайзии (Кривохатский, 1997а). Другие первично ботробионтные виды известны из неглубоких пещер Ближнего Востока (Tjeder, 1963), Африки и Северной Америки (Mansell, 1996).

Личинки муравьиных львов, строящие воронки, — удобный объект для экологических исследований в природе, в том числе по изучению использования ими пространства, по экологическим преферендумам и по использованию территорий разными видами. В природе часто поселения муравьиных львов, строящих воронки, слагаются из личинок двух-трех видов разных возрастов. На песчаных берегах Финского залива (Кривохатский, 20026) в обширных поселениях *Myrmeleon bore* встречаются личинки *M. formicarius,* однако лишь на участках песка, пограничных с лесными биотопами. В норме *M. formicarius* является лесным видом, не образующим широких пространственных агрегаций. В более сложном варианте смешанных поселений, например в поросших лесом песчаных дюнах поймы Вислы (Польша) на одном экотонном участке на стыке открытых песков и лесных ценозов кроме песчаного *M. bore* и лесного *M. formicarius* мной была обнаружена многочисленная популяция экотонного *Euroleon nostras.* Этот вид — типичный обитатель пограничных зон различных по освещенности биотопов, более всего предпочитающий террасы крутых склонов, гроты и полупещеры, навесы оголившихся корней деревьев. В экотонных биотопах южной Ев-

ропы, например в Нижнем Поволжье и на украинском побережье Черного моря мной неоднократно наблюдались смешанные поселения *E. nostras* и *M. formicarius,* а также *M. inconspicuus* и *M. immanis.*

Существует важное препятствие ведению непрерывных лабораторных культур муравьиных львов, поскольку спариваться и откладывать яйца в неволе взрослых муравьиных львов заставить пока никому не удавалось. В лабораторных условиях пока только удается доводить до имаго личинок (даже 1-го возраста), собранных в природе (Кривохатский, 19936). При этом оказалось возможным использование личинок в экспериментах для выяснения фотопериодических условий, необходимых для индукции диапаузы и бездиапаузного развития. Так, фотопериодические кривые получены для японской популяции *Baliga micans* с двухлетним циклом развития (Furunishi, Masaki, 1983). Фотопериодическая реакция длиннодневного типа оказалась свойственной личинкам 1-го и 2-го возрастов. Они впадали в диапаузу после сезонного укорочения длины дня. Личинкам 3-го возраста для завершения развития после реактивации требовался переход из режима короткого в режим длинного дня. При постоянной температуре (+21°) весь цикл развития личинок от 1-го возраста до плетения кокона продолжался 150 дней при длинном дне (16:8 — 24:0) и до 400 дней при коротком (12:12 — 0:24).

Мной в лабораторных условиях выводились из личинок более 30 видов палеарктических (Кривохатский, 19936) и ориентальных муравьиных львов. Поскольку возможности экспериментировать с влиянием температурных и фотопериодических условий на диапаузу у личинок у меня не было, в большинстве случаев после наступления диапаузы или олигопаузы у личинок вывести их из этого состояния не удавалось даже с помощью холодовой реактивации — такие личинки обычно погибали на 2-5-й год содержания. При благоприятном стечении температурных, фотопериодических и кормовых условий личинки всех исследованных видов строили коконы, превращаясь в нимф (предкуколок) при начале 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, кроме случаев наступления диапаузы у нимф или куколок у *Myrmecaelurus trigrammus,* у которых в коконе проходит длительная зимовка.

Пойманные личинки содержались в бюксах емкостью 10 $см^3$, заполненных на треть сыпучим грунтом с места поимки. Личинки всех видов выкармливались разнообразным доступным кормом — живыми насекомыми и их личинками (в основном из родов *Musca, Calliphora, Aedes, Ephestia, Tenebrio, Blattella* и др.) с периодичностью 1 раз в 1-2 дня и с вынужденными перерывами, достигающими иногда 1,5-2 месяца. Обычно активные личинки во время кормления сразу нападали на предложенную жертву; снижение активности питания наблюдалось за 2-5 дней до личиночных линек, после которых личинки вновь становились активными. Закрепление в названии муравьиных львов их специфичности в пищевых предпочтениях оказалось мало обоснованным. Как в природе, так и при

содержании в неволе, кормление даже такими крупными муравьями, как *Formica rufa* L. оказалось энергетически невыгодным. По моим наблюдениям при большой плотности муравьев в местах обитания личинок родов *Myrmeleon* и *Euroleon,* строящих воронки, муравьи включаются в рацион питания, но значительно чаще просто выбрасываются из воронок. Во всяком случае, так поступают личинки 3-го возраста. Е.В. Пузанова-Малышева (1947) ставила специальные эксперименты для выяснения роли муравьев в рационе питания личинок муравьиных львов, но полученные данные не могут трактоваться однозначно. В одних случаях воронки питающихся личинок концентрировались вокруг муравейников, в других — личинки совершенно отказывались от употребления в пищу некоторых видов муравьев.

Длительное прекращение питания некоторых видов было связано с личиночной диапаузой, выход из которой программируется холодовой реактивацией или наступает спонтанно по истечении длительного времени. Так, одна из личинок *Euroleon parvus* Hz., собранных в Центральном Копетдаге и вдруг прекративших питание, была помещена в холодильник на 10 дней, после чего за 2 месяца завершила развитие (Кривохатский, 19936). У второй личинки из этой же серии без холодовой реактивации личиночное развитие удлинилось на 9 месяцев. У личинок *Myrmeleon inconspicuus,* собранных в Ростове-на-Дону, задержка в развитии нереактивированной личинки по сравнению с получившей холодовую реактивацию составила 4 месяца.

Только для одного вида, *Myrmecaelurus trigrammus,* мной была отмечена не личиночная диапауза, а диапауза предкуколки в коконе, из которой она выходила, линяла на куколку и завершала развитие только после холодовой реактивации через 3-5 месяцев после окукления. Часть личинок этого вида, взятых из природных условий на стадии последнего возраста личинки, в нерегулируемых (домашних) условиях содержания демонстрировала бездиапаузное развитие.

В природе мной собирались личинки разных возрастов, в том числе 1-го. Однако полные данные по линькам с 1-го на 2-й и со 2-го на 3-й возраст собрать практически не удалось — во многих случаях экзувии не сохранялись, так как перетирались грунтом активными личинками. По полученным данным (Кривохатский, 19836) сроки развития личинок разных возрастов значительно варьируют. Так, личинки *M. inconspicuus* 2-го возраста развиваются от 2 до 10 месяцев, 3-го возраста — от 1 до 4. У *D. tetragrammicus* продолжительность развития личинки 2-го возраста — 25 дней, 3-го возраста — 8 месяцев. Сроки развития личинок 3-го возраста *M. hyalinus* — 1,5—4 месяца, *E. nostras* — 25 дней, *E. parvus* — 4 месяца.

Сроки развития нимфы и куколки в коконе видоспецифичны (Кривохатский, 19936); наблюдаются те или иные популяционные отклонения, но без заметных различий у разных полов. У муравьиного льва *D. tetragrammicus* развитие в коконе продолжалось 16 дней (кокон строился несколько раз; возможно, нормальное развитие более затянуто); у *Cueta leneosa* — 30; у большинства видов родов

Myrmeleon и *Euroleon* — 30 дней (только у *M. immanis* сроки нормального развития в среднем составляют 41 день). Сроки развития в коконе *Synclisis baetica* составляют 40 дней (Пузанова-Малышева, 1950), из них 10 дней уходит на стадию личинки (пронимфы) и 30 — на стадию куколки.

Интересны популяционные различия в сроках развития в коконе. Так, у западных популяций (Украина) *M. inconspicuus* развитие проходило в среднем за 37 дней (от 32 до 61), а у центральных (Поволжье) и восточных (Казахстан, Узбекистан) — за 28 дней (25-35). Самые короткие сроки развития оказались у дагестанских особей (16, 21 день), Столь большая разница в сроках развития, указанных в скобках, явно неестественна и связана с некомфортными условиями содержания личинок (Кривохатский, 19936).

Так же как и у *M. inconspicuus,* различаются сроки развития в коконах у *E. nostras:* в одной популяции (Крым) развитие продолжалось 31 день (30-32), в других (Северный Кавказ) — 26 (25-28). Сроки развития *M. hyalinus* во всех географических точках в среднем составляло 30 дней (26^1), и только в популяции из поймы Амударьи (Чарджуй) они были стойко увеличены — 51 день (50-53).

Разделение сроков развития в коконе на продолжительность предкуколочной (нимфальной) и куколочной стадий практически затруднено из-за непрозрачности кокона. Достаточно часто в искусственных условиях личинки сплетают кокон не полностью, и тогда видно, что большую часть срока развития в коконе занимает стадия предкуколки. Однако в большинстве случаев особи в неполных коконах нежизнеспособны и не развиваются до взрослой стадии.

Среди личинок муравьиных львов, погибших в процессе выведения, были особи, прожившие в лабораторных условиях *Ъ-А* года и даже 7 лет *(Myrmeleon hyalinus).* У большинства из этих личинок гибель наступала во время линек с предкуколки на куколку или с куколки на имаго, что часто сопровождалось их бактериальным поражением.

В настоящее время фенология и сезонные ритмы развития экспериментально изучены более чем у 30 видов муравьиных львов. Кроме сезонных, изучены и ритмы суточной активности, в том числе солнечные и лунные ритмы у личинок, строящих воронки (Youthed, Moran, 1969b, c). Данные по фенологии муравьиных львов в природных условиях встречаются во многих публикациях, специальное исследование динамики лёта имаго на свет проведено Р. Густеном в Северной Африке (Glisten, 2002). Кроме указанных, имеется множество работ с учетами относительной численности или динамической плотности имаго и личинок муравьиных львов. Очень подробно изучалось изменение плотности распределения воронок в зависимости от сезонов и от изменения целого ряда абиотических, в том числе погодных, условий на примере смешанной популяции двух видов *Myrmeleon immaculatus* и *M. crudelis* в Оклахоме (Gotelli, 1993). Не останавливаясь на подробном обзоре этой работы, укажу лишь, что этим автором описаны особые зоны («ant lion zones»), охватывающие подножья скальных

массивов с постоянно высокой плотностью ловчих воронок — более 50 личинок на $м^2$.

При исследовании экосистем, включающих популяции муравьиных львов, также был затронут целый ряд вопросов, касающихся их трофических взаимоотношений с другими членистоногими, как их жертвами, так и хищниками и паразитами. Все известные личинки муравьиных львов — неспециализированные хищники, не имеющие предпочтений даже в размерной категории потенциальных жертв. В естественных условиях они в состоянии нападать на животных, в сотни раз превосходящих их по весу. Так, в Репетекском заповеднике (Туркмения) мне неоднократно попадались живые ящерицы, на хвостах и лапах которых сохранялись головные капсулы личинок муравьиных львов. Их тела, видимо, были откусаны самими «потенциальными жертвами». Полное отсутствие избирательности в питании имеет свое выражение и в каннибализме, при котором в ёмкости с ограниченным объемом неоднократно наблюдалась гибель обеих личинок, высасывающих друг друга. Д.Д. Пирюлиным (2001) на о-ве Барсакельмес была заснята серия кадров «сражения» личинки *Lopezus fedtschenkoi* McL. со скорпионом *Orthochirus scrobiculosus* (Grube). По всей вероятности стычки неспециализированных хищников одной размерной категории в природе — явление достаточно обычное, в описаном случае (цв. табл. XXVI, рис. 5) личинка муравьиного льва «проиграла».

Паразитизм на муравьиных львах — явление достаточно редкое, все немногочисленные паразиты известны только для личиночных и куколочных стадий. Среди перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) специфические паразиты муравьиных львов известны среди хальцид (Steffan, 1959, 1961; Тряпицын, 1978; Sellenschlo, Troger, 1994) и браконид (Каспарян, 1981).

Некоторые из хальцид имеют ряд оригинальных морфологических приспособлений и поведенческих реакций для заражения хозяина с одновременным избеганием возможности стать его жертвой (Steffan, 1961). Так, самка *Lasiochalcidia igiliensis* Ms., обладающая очень прочной кутикулой, провоцирует нападение на нее личинки муравьиного льва и оказывается зажатой между ее мандибулами невредимой. При попытке перехватить жертву личинка муравьиного льва делает подбрасывающие движения головой и, в конце концов, сама направляет жало хальциды в необходимое для парализации место. Найти личинку муравьиного льва, зараженную этим видом хальциды, в природе практически невозможно — личинка неподвижна и не строит воронок. Зато после заражения другим видом *Hybothorax graffi* Ratz. личинка остается подвижной и может быть найдена в построенной воронке. Все личинки *M. bore* и *E. nostras,* зараженные *H. graffi* (опр. К. Джанокмен), найденные мной в Кампиносской Пуще (Польша), по поведению не отличались от незараженных.

Среди двукрылых насекомых (Diptera) специализированными паразитами личинок муравьиных львов являются только представители семейства Bombiliidae. Для мухи *Villa myrmeleonostena* (Baba), паразитирующей на *M. bore,* поэтапно

прослежено развитие личинки мухи в личинке, а затем и в куколке муравьиного льва (Matsura et al. 1998). Еще для одного вида бомбилиды *Exoprosopa stupida* Rossi известно паразитирование на личинках муравьиных львов разных видов из родов *Euroleon* и *Myrmeleon* во Франции (Steffan, 1967) и в Таджикистане (Зайцев, 1998).

На значительном объеме выводного материала (более 3000 особей 30 видов, взятых из природы) и при гибели более 60% личинок от бактериальных болезней мне самому удалось вывести паразитических двукрылых лишь из личинок одной природной популяции одного вида. 4 взрослые мухи *Exoprosopa* sp.n. были выведены из коконов муравьиных львов *Euroleon polyspilus,* личинки которых были собраны 31 V 1994 в окрестностях Читы в Забайкалье. Личинки содержались в лабораторных условиях с проведением холодовой реактивации с 12 X 1994 по 12 I 1995. Одна из личинок в этот период (10 VII 1994) перелиняла на 3-й возраст, построила кокон 18 I 1995, в котором перелиняла на куколку. Выход мухи произошел 24 II 1995, то есть в срок, необходимый для развития в коконе незараженного муравьиного льва. Примерно те же сроки потребовались для развития и остальных особей паразита. По-видимому, как это известно, для других видов, личинки бомбилиид 1-го возраста ожидали куколочной линьки хозяев, после которой в короткий период (меньше месяца) полностью завершили свое развитие.

Мне известны также хищные личинки мух семейства Therevidae, поедающие личинок муравьиных львов. В экспериментах, проведенных мной в Репетекском заповеднике (Туркмения), при неоднократных попытках накормить личинок муравьиных львов *Myrmeleon hyalinus* (01.), *M. semigriseus* Kriv. и *Creoleon elegans* Hz. личинками теревид *Caenophanomyia insignis* (Lw.) последние поедали первых, пробуравливая их насквозь. Вряд ли здесь наблюдается узкая пищевая специализация, но, учитывая совместное обитание, например, в устьях нор грызунов (Кривохатский, 1994в), такие связи можно признать вполне обычными.

Поведение

Поведению личинок муравьиных львов при строительстве воронок посвящено множество специальных исследований и обзорных работ (Пузанова-Малышева, 1947; Youthed, Moran, 1969a, b, c; Griffiths, 1980, 1986; Lucas, 1982, 1989; Gepp, Holzel, 1989; Gotelli, 1993, 1996, 1997). В частности, описан способ строительства воронок у личинок муравьиных львов родов *Myrmeleon* и *Euroleon* методом выталкивания песка при движении личинок в его толще по спирали. Описаны движения головы личинки при выбрасывании песка из воронки, как на последних этапах строительства воронки, так и при сбивании жертвы, оказавшейся у края воронки. В связи с этим поведенческим актом статистическими методами оценены дальность разброса песчинок разного диаметра и прицельность выбрасывания песка. Изучены формы поведения личинок при выборе термопреферендума и при поиске подходящего субстрата обитания. Изучены формы по-

ведения, связанные с отношениями типа хищник — жертва, паразит — хозяин и взаимоотношения личинок муравьиных львов в перенасыщенных агрегациях. Публикации по этим вопросам настолько многочисленны, что не поддаются анализу и специально не обсуждаются в рамках настоящего исследования.

С давних пор и по настоящее время считается (Mansell, 1999), что строительство воронок является экономически более выгодной и поэтому прогрессивной пищевой стратегией по сравнению с простым подстереганием жертв или с активной охотой. Д. Деветак (Devetak, 2005) даже поставил серию экспериментов по измерению скорости отлова личинками *Euroleon nostras* муравьев *Lasius fuliginosus*. Оказалось, что на поимку муравья личинка, не построившая воронку, тратит времени в 10 раз больше, чем личинка в воронке. Этот результат действительно можно толковать как экономическую выгоду воронки, но, однако, только для вида, характеризующегося этим типом пищевой стратегии. Личинки муравьиных львов, использующие другие стратегии, во всех случаях имеют свою экономическую выгоду, которая, ждет своих исследователей. Пробел в их изучении связан с большими сложностями их обнаружения в природе — любые находки личинок, не строящих воронки, уникальны, и за редкими исключениями (Пузанова-Малышева, 1950) их недостаточно даже для простых биологических наблюдений.

Взаимоотношениям муравьиных львов и муравьев традиционно уделяется много внимания; их связь закреплена даже в научном и нативных названиях этих насекомых. Однако личинки всех муравьиных львов являются хищниками — засадниками, то есть той группой хищников, которые реагируют на любую потенциальную подвижную жертву любой размерной категории. Потенциальной жертвой я называю жертву, подвергаемую нападению со стороны подстерегающего хищника, находящегося в физиологическом состоянии охоты. Реальной жертвой становится только добытая потенциальная жертва, размерно соответствующая потребностям и возможностям хищника, — крупную и сильную не убить, мелкую — не схватить доступными средствами. Муравьи являются реальными жертвами личинок муравьиных львов тогда, когда их размеры вписываются в размерную категорию реальных жертв хищника (мелкие виды муравьев — личинки 1-го и 2-го возрастов; крупные виды — личинки 2-го и 3-го возрастов). Случаев специализации в питании личинок муравьиных львов муравьями мне не известно. Другое дело, у муравьев специалисты по социальному поведению насекомых усматривают этологические приспособления, направленные для защиты от личинок муравьиных львов. Так, В. Чеховским было экспериментально показано (Czechowski, 1997, 2003; Czechowski et al., 2002), что у некоторых видов муравьев, например *Formica sanguinea* Latr. (в отличие от других видов, например *F fusca* L., в тех же условиях эксперимента) резко возрастает агрессивность рабочих особей, если одна из них оказывается схваченной личинкой *M. formicarius*. Личинка муравьиного льва в этом случае сама подвергается нападению, но обычно успешно зарывается в песок вместе со схваченной жертвой.

Поведение взрослых муравьиных львов — предмет еще менее изученный. До недавнего времени случайные наблюдения за спариванием муравьиных львов имелись лишь для лабораторных условий *(Myrmeleon obscurus* Rmb. — Hennig, 1990), а на факты обнаружения спаривающихся особей в природе указаний в литературе вообще не было. Подробные полевые наблюдения за поведением имаго, в том числе при спаривании и откладке яиц у *Euroleon nostras,* проведены недавно А. Яссери с соавторами (Yasseri et al., 1996a,b, 1998, и др.). Имеется также фотография спаривающихся муравьиных львов *Myrmeleon (Morter) sagax* (sic!, имеется в виду *Baliga sagax),* сделанная в природе (Zhang et al., 1994). На ней представлена поза, в которой пара муравьиных львов сцеплена гениталиями, при этом одна особь (видно, что самец) висит вниз головой. В настоящей работе приводится серия фотографий Д.Д. Пирюлина со спаривающимися особями *Acanthaclisis pallida,* снятыми им в разные годы в ночное время на о. Барсакельмес в Аральском море (цв. табл. XXXIV, рис. 2, 6). Как и у *B. sagax* и *E. nostras,* у этого вида самец при копуляции свободно висит под самкой, соединяясь с ней только генитальными сегментами; стерниты самца при этом соприкасаются с тергитами самки.

Важную роль в коммуникации полов имеют феромоны. В отличие от Chrysopidae, обычно хорошо известных по неприятному специфическому запаху полового феромона, самцы некоторых видов муравьиных львов испускают феромоны разнообразных кондитерских оттенков. По моим наблюдениям в разных регионах Палеарктики самцы *Myrmecaelurus atrox* (Мургабский оазис) издают тонкий запах абрикосовых косточек, *M. paghmanus* (Копетдаг, Бадхыз) — приторный запах миндалевых пирожных, *M. trigrammus* (Крым, Поволжье) — песочного ванильного печенья. Самцы *Acanthaclisis pallida* (Каракумы) испускают резкий запах розового масла, однако очень нестойкий — мои попытки сохранить секрет в спиртовой вытяжке и в растительном масле к успеху не привели. По устному сообщению В.А. Лухтанова (наблюдения в Киргизии и Казахстане), самцы другого вида этого же рода, *A. occitanica,* издают резкий запах убежищ хищных млекопитающих, «как в зоопарке». Возможно, однако, что в последнем случае речь идет не о половом феромоне, а о репелленте.

Самцы перечисленных видов имеют на феромонных железах специальные волосяные кисточки, служащие для повышения интенсивности испарения их секрета. К сожалению, никаких поведенческих реакций самцов и самок, связанных с коммуникационной функцией феромонов, никем не отмечалось. Мной замечено лишь, что для всех перечисленных видов характерно залповое выделение феромонов (например, во время брачного роения или при поимке), но только в определенном физиологическом состоянии — отдельные особи совершенно не пахнут даже при специальном интенсивном раздражении их после поимки. Запах феромона *Myrmecaelurus trigrammus* настолько силен, что, ориентируясь по нему, я в ночное время в Крыму без труда выходил на поляну, где происходило массовое роение.

Слабый запах такого же, как у самцов, или сходного феромона можно уловить и у самок. Во время выделения феромона самцы, имеющие феромонные кисточки, растопыривают и распушают их (цв. табл. XXIV, рис. 4, цв. табл. XXIX, рис. 1,), зависая в негустой растительности; у самок же феромон выделяется, видимо, из метаторакальных и брюшных желез. Наличие таких феромонов косвенно подтверждается еще одной поведенческой реакцией, отмеченной Д. Д. Пирюлиным для самки *Acanthaclisis pallida,* которая во время брачной активности телескопически выдвигает яйцеклад, обнажая мембрану, обильно смоченную испаряющейся жидкостью (цв. табл. XXXIV, рис. 7).

Самцы из других таксонов, не имеющие специализированных кисточек, но имеющие аксиллярные пластинки, распыляют феромоны из других желез и другим способом. Обычно феромоны самцов из этих групп (роды *Myrmeleon, Euroleon)* не чувствительны для обоняния человека, но процесс принудительного испарения метатаракального феромона неоднократно мной наблюдался у представителей разных видов указанных родов — самцы в период брачной активности растопыривают крылья и начинают вибрировать аксиллярными пластинками, время от времени прижимая их к устьям метаторакальных желез. Аксиллярные пластинки благодаря шиповатой поверхности имеют огромную площадь испарения, но могут полноценно выполнять свою функцию только в аридных условиях или условиях близких к аридным. При высокой влажности или во время атмосферных осадков промежутки между шипиками на аксиллярных пластинках заполняются влагой, и они перестают испарять феромоны. Этой причиной объяснялась редукция аксиллярных пластинок в процессе эволюции у видов, расселяющихся на север или в высокогорья, то есть осваивающих мезофитные местообитания (Кривохатский, 2002а).

Суточная активность имаго муравьиных львов и способность лёта на свет — особый вопрос, для нашей фауны никем ранее не затрагиваемый. Подробные наблюдения и исследования проводились только применительно к представителям североафриканской фауны (Gusten, 2002). Оказывается, сроки суточной активности в значительной мере зависят от температурных режимов природных зон. Так, по моим наблюдениям, у *Creoleon plumbeus* в условиях лесостепи и степи пик активности лёта приходится на дневные часы, когда отмечается массовое роение этого вида (Крым), в полупустынях — на сумерки с заходом в первую половину ночи (Урда, Северный Прикаспий) и в пустынях — на всю темную часть ночи (окрестности Ашхабада).

В абсолютном своем большинстве муравьиные львы — насекомые сумеречно-ночные, в умеренных широтах начало активности лёта приходится на светлую часть сумерек, в аридных условиях — на период полной темноты. В Каракумах для двух позднеосенних пустынных видов *Lopezus autumnalis* Kriv. и *L. nanus* Kriv. зафиксирован лёт на свет только во вторую половину ночи.

Виды с исключительно дневной активностью мне не известны. Даже для *Macronemurus bilineatus* и *Myrmecaelurus trigrammus,* дневная лётная активность

которых общеизвестна, характерен и лёт на свет в продолжение всей ночи (M *bilineatus)* и сумеречное (в первой половине ночи) брачное роение *(M. trigrammus)*. Муравьиный лев *Aspoeckiana caudata* в песчаных пустынях (Репетек) активен в барханных песках всю вторую половину дня, однако единичные особи ночью прилетают на свет.

Все взрослые муравьиные львы — активные хищники, о чем говорят многочисленные косвенные данные при полном отсутствии прямых полевых наблюдений. При содержании в лабораторных условиях они сами также не едят, хотя некоторым исследователям (Пузанова-Малышева, 1947) удавалось накормить их животной пищей принудительно. При этом в кишечнике у особей, пойманных в природе, практически всегда можно найти кусочки кутикулы различных насекомых. Э.К. Гринфельд (1959) исследовал содержание кишечника имаго более чем 50 экземпляров муравьиных львов трех видов, пойманных в природе. Почти у трети изученных особей *M. formicarius* L. и *M. formicalynx* F. (видимо, имеется в виду *E. nostras* Fourcr.) и у половины *P. libelluloides* Dalm. (видимо, L.) в кишечнике была обнаружена пищевая масса, содержащая остатки от насекомых, а в некоторых случаях и пыльцевые зерна, которые, несомненно, попали туда вместе с насекомыми.

При совместном содержании в небольшом садке особей как одного, так и разных видов имаго в короткий промежуток времени нападают и поедают друг друга. В экспериментах с виргильными особями противоположного пола с целью застать копуляцию во всех случаях *(Myrmeleon hyalinus, M. immanis, M. inconspicuus)* самка убивала самца, обычно начиная поедать его с головы. Если же в банку посадить несколько особей одного вида (такие эксперименты проделывались с *Macronemurus bilineatus, Distoleon tetragrammicus, Creoleon plumbeus, Nohoveus zigan, Myrmecaelurus trigrammus* и *Aspoeckiana uralensis),* то за несколько часов они буквально растерзывали друг друга. В природе случаи каннибализма наблюдались мной неоднократно в периоды массового лёта насекомых на свет в Репетекском заповеднике (Туркмения). В такие дни на освещенной простыне в рое самых разных мельтешащих насекомых муравьиные львы *Nohoveus crucifer* (Nav.) или *Aspoeckiana caudata* (Nav.) легко находят жертву, сцепляются и раздирают друг друга на части. Пол при этом значения не имеет.

Взрослые муравьиные львы большинства видов плохие летуны. Их зигзагообразный полет дал повод замечательному натуралисту Джеральду Даррелу окрестить их «пьяными стрекозами». Однако разные группы муравьиных львов имеют некоторые особенности полета, связанные с поведением. Так, *Distoleon tetragrammicus* с зигзагообразным полетом виртуозно летает в кронах деревьев, не цепляясь за каждый сучек. *Acanthaclisis occitanica* обычно сидит на выступающей ветке и при вспугивании стремительно перелетает на расстояние в 20-100 м практически по кратчайшему пути до следующей видимой торчащей ветки. Сев на новую ветку, муравьиный лев быстро перебирается на ее противоположную сторону, прячась от преследователя. Таким же способом могут прятаться

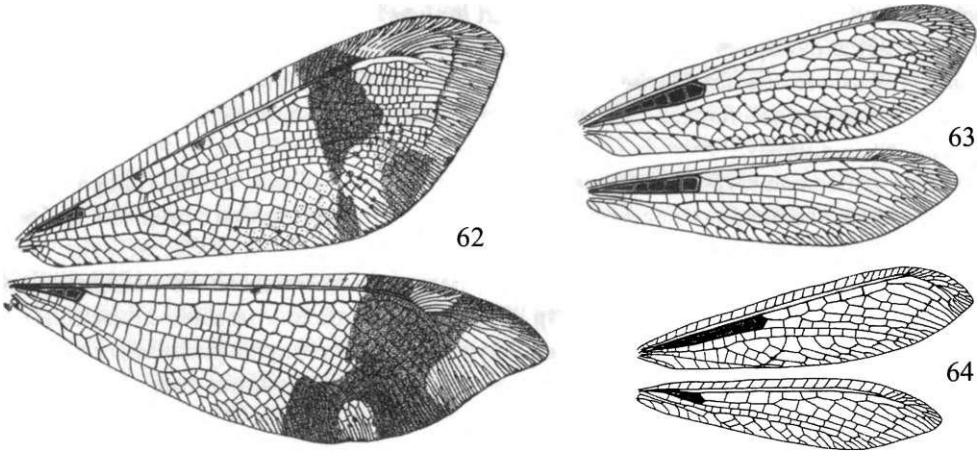


Рис. 62-64. Относительные размеры пресекторальных полей (закрашены) на передних и задних крыльях муравьиных львов.
62 — ***Echthromyrmex orientalis*** McL. (Камбоджа); 63 — ***Myrmecaelurus badkhisi*** Kriv. (Туркмения); 64 — ***Gymnocnemiya variegata*** Schn. (Таджикистан).

от потенциального врага и другие виды муравьиных львов из разных триб и подсемейств (Myrmeleontini, Creoleontini).

Разные формы полета, прямой и зигзагообразный, обеспечиваются, видимо, разными механизмами синхронизации взмахов переднего и заднего крыла. У бимоторных муравьиных львов взмахи передних и задних крыльев находятся в противофазе, как это было показано в аэродинамической трубе для *M. formicarius* (Бродский, Грушанская, 1989). Переднемоторные муравьиные львы имеют лишь незначительное запаздывание взмахов заднего крыла, что хорошо заметно на фотографиях муравьиных львов в полёте (Brackenbury, 1992). Два типа моторности вполне соответствуют двум крупным филетическим ветвям в эволюции муравьиных львов и в значительной мере обеспечиваются различиями в строении пресекторальных полей обеих пар крыльев (Кривохатский, 1999а). У бимоторных муравьиных львов пресекторальные поля могут быть первично короткими (рис. 62) или вторично длинными (рис. 63), но развиты в обоих крыльях одинаково, у переднемоторных — они длиннее и с большим числом поперечных жилок в передних крыльях, чем в задних (рис. 64).

Физиология и генетика

Как и 100 лет назад, сегодня муравьиные львы являются обычным объектом у анатомов и гистологов. В частности, этими специалистами было изучено полное анатомическое строение их личинок (Lozinski, 1908, Matthes, 1982a, b) и на-

писан ряд специальных работ по нервной (Ehnbom, 1948; Eisner, 1953), эндокринной (Panov, Davydova, 1976), выделительной (Lozinski, 1922), пищеварительной (Qvartey, Kumar, 1973), мышечной (Korn, 1943) системам, покровам (Sundermeier, 1940), в том числе с использованием электронной микроскопии (Matthes, 1982a, Ь); по изменениям тканей в процессе метаморфоза (Berlese, 1902; Korn, 1943; Saffre-Gaudin, 1958). В последние десятилетия появились работы по физиологическому действию энзимов личинок муравьиных львов (Hennig, 1990), биохимии феромонов (Bergstrom et al., 1992; Yasseri et al., 1997, 1998).

Интересны работы по выявлению хромосомных наборов у ряда видов муравьиных львов из разных подсемейств (Hirai, 1955). В частности выяснено, что у всех муравьиных львов пол определяется, как и у большинства насекомых **Y** хромосомами: **XY** — у самцов и **XX** у самок. Хромосомные наборы *(2n)* составляют 12 хромосом у видов родов *Myrmeleon* и *Acanthaclisis;* 14 — у *Hageno-myia;* 16 — у *Dendroleon, Epacanthaclisis* и *Glenuroides.* Привлекая к обсуждению данные по кариотипам 16 видов, Хираи делает заключение, что для Dendroleontinae характерный хромосомный набор — *2n*= 16, а для Acanthaclisinae и Myrmeleontinae — *2n* = 12 или *2n* = 14. Все же данные по кариотипам муравьиных львов пока фрагментарны, и их использование наравне с морфологическими признаками в филогенетических построениях преждевременно.

Многие физиологические механизмы процессов жизнедеятельности еще ждут своего исследования. В частности, одна интересная особенность, связанная со строением омматидиев фасеточных глаз, была обнаружена у разных видов муравьиных львов. В любом физиологическом состоянии — ив покое, и в полете, у обоих полов *Creoleon plumbeus* глаза иризируют зеленым в отраженном свете (Кривохатский, Захаренко. 1996). Благодаря этой особенности, с помощью луча фонарика, направленного от глаз экспериментатора, можно без труда ночью собрать массу особей этого вида, который в северных и западных районах своего ареала практически не летит на свет, а на черноморском побережье Украины и в Поволжье даже имеет склонность к дневному образу жизни. Явление отраженной иризации было обнаружено нами у этого вида случайно в Урдинских песках (Казахстан) в 1990 г. при ночном наблюдении за поведением тарантулов и гекконов, для которых оно давно известно. В этих же песках, а в последующие годы и в других местах сбора, для выяснения явления иризации глаз мной было проверено еще несколько видов муравьиных львов из родов *Myrmeleon, Myrmecaelurus, Acanthaclisis, Creoleon, Neuroleon.* У большинства из обследованных видов этой особенности обнаружено не было, только у молодых особей *Acanthaclisis occitanica* Vill. было отмечено светло-розовое свечение глаз в отраженном свете (табл. XXXVII рис. 1), благодаря чему оказалось возможным собрать большую серию этого редкого вида на тамарисках в Бэровских буграх в окрестностях пос. Байбек (Астраханская область) всего за одну ночь 26-27 VI 2005.

СИСТЕМАТИКА

Обзор представлений о системе семейства

На рубеже XIX и XX веков Н. Бэнкс (Banks, 1899) выделил в североамериканской фауне 2 группы муравьиных львов, Myrmeleoni и Dendroleoni. Эти же таксоны рассматривались им (Banks, 1911) и при изучении африканской фауны в качестве подсемейств. В каждое из них он включил по две трибы: Palparini и Myrmeleonini — в Myrmeleoninae, а Dendroleonini и Nemoleonini — в Dendroleoninae. Позднее П. Эсбен-Петерсен (Esben-Petersen, 1919) предложил рассматривать Palparini с близкими им формами в составе отдельного семейства Archeomyrmeleonidae, а в семейство Neomyrmeleonidae поместил два подсемейства Myrmeleoninae (4 трибы) и Dendroleoninae (6 триб).

В фундаментальной сводке триб муравьиных львов мировой фауны (Markl, 1954) были устанавлены 23 трибы без группировки в подсемейства, даны их диагнозы и родовой состав. Только 19 известных к тому времени родов не нашли своего места в этой системе.

К концу XX века на основе изучения региональных фаун муравьиных львов (Banks, 1899-1943; Navas, 1912-1926; Tillyard, 1916; Stange, 1961-1996; Holzel, 1969-1987; New, 1985-1989; Mansell, 1985-1990 и др.) было предложено 44 таксона группы семейства (2 семейства, 7 подсемейств и 35 триб и подтриб), из которых в последние десятилетия обсуждалась валидность 4 подсемейств, 23 триб и ряда подтриб.

Для американской фауны Л. Стэнге (Stange, 1994) провел кладистический анализ надродовых таксонов с использованием морфологических признаков имаго и личинок.

При составлении родового каталога мировой фауны Дж. Освальд и Н. Пенни (Oswald, Penny, 1991) использовали существующие классификации не полностью, видимо, как противоречащие друг другу. При этом уже для более значительного, чем у В. Маркла, числа родов авторы не обозначили их систематическое положение. Все классификации, основанные на изучении региональных фаун, не состыковывались друг с другом при изучении мировой фауны муравьиных львов. Так, например, род *Distoleon* фигурирует в трибе Distoleontini (Holzel, 1972, New, 1985, Oswald, Penny, 1991), Nemoleontini (Mansell, 1985), либо Formicaleonini (Markl, 1954). Кроме того, в австралийской фауне во всей выделяемой Т. Нью обширной трибе Distoleonini только виды рода *Distoleon* имеют тип строения гениталий, характерный для трибы с тем же названием, выделяемой Г. Гельцелем. Этот же тип строения гениталий встречается у вида *Pseudoformicaleon nubecula* (Gerst), помещаемого в ревизии Т. Нью в другую трибу Protoplectrini. Причина здесь в том, что до конца XX века все крупные системы строились исключительно на основании внешних признаков, из-за чего отдельные трибы оказались очень разнородными по признакам строения гениталий.

Современная классификация

На основании изученного материала, в основном палеарктического, мной была предложена (Кривохатский, 1998а) филогенетическая классификация муравьиных львов (рис. 65), составленная на основе «классических» морфологических признаков и с использованием «новых» признаков, которым ранее таксономического значения не придавалось (тип рисунка пронотума, тип строения гениталий самцов).

Подводя итоги обоснования системы муравьиных львов по состоянию на 2000 г., Л. Стэнге (Stange, 2004) опубликовал оригинальную классификацию мировой фауны семейства, включающую как современные, так и ископаемые таксоны. Каталог таксонов в этой действительно выдающейся работе предельно полон, хотя целый ряд таксономических трактовок заслуживает определенной критики (Кривохатский, 20056). По сути высказанные мной замечания являются скорее редакторской правкой, поскольку с субъективными систематическими построениями можно либо соглашаться, либо противопоставлять им иные точки зрения.

В своей работе Стэнге привязал все известные таксоны группы рода к принятым им 14 трибам из 5 подсемейств. Стэнге не обсуждал достоинства предложенной им классификации по сравнению с предложенной мной в 1998 г., хотя и использовал данные этой работы в других разделах. В общих чертах различия двух существующих классификаций сводятся к различиям в рангах принимаемых таксонов: Стэнге выступает здесь в роли «объединителя», а я — «дробителя» (табл. 2).

К настоящему времени предложенная мной в 1998 г. классификация в моих представлениях практически не претерпела изменений, хотя и требует дальнейшей ревизии вместе с ревизией некоторых выделяемых таксонов. В табл. 2 звездочкой (*) обозначены таксоны, включающие виды, известные с территории России.

Зоогеография

Зоогеографический и хорологический анализы палеарктической фауны муравьиных львов (Кривохатский, 19986) проводились на основе схемы общего зоогеографического районирования Палеарктического царства А.Ф. Емельянова (1974) с некоторыми изменениями и с использованием карты, специально подготовленной в новой, более удобной проекции (Кривохатский, Емельянов, 2000). Разделение Палеарктики на зоогеографические области, подобласти, провинции и подпровинции (табл. 3) основаны на явлении климатической зональности в сочетании с ландшафтными характеристиками, географией растительного покрова и животного мира (Емельянов, 1974). Три главных принципа — принципы секторности, зональности и провинциальности были взяты А.Ф. Емельяновым

Рис. 65. Классификация и филогенетические связи таксонов муравьиных львов группы семейства.

Таблица 2

Сопоставление последних классификаций муравьиных львов (Myrmeleontidae Latreille, 1802) мировой фауны

По: Кривохатский, 1998, с изменениями	По: Stange, 2004
Subfamilia: **Stilbopteryginae** Weele, 1908	Subfamilia: **Stilbopteryginae** Weele, 1908
*Subfamilia: **Palparinae** Banks, 1911	Subfamilia: **Palparinae** Banks, 1911
Subfamilia: **Pseudimarinae** Markl, 1954	Tribus: **Palparini** Banks, 1911
Tribus: **Pseudimarini** Markl, 1954	Tribus: **Pseudimarini** Markl, 1954
Tribus: **Palparidiini** Markl, 1954	Tribus: **Palparidiini** Markl, 1954
Subfamilia: **Dimarinae** Navas, 1914	Tribus: **Dimarini** Navas, 1914
Subfamilia: **Echthromyrmicinae** Markl, 1954	(вкл. ***Echthromyrmex*** McL.)
	Subfamilia: **Myrmeleontinae** Latreille, 1802
*Subfamilia: **Dendroleontinae** Banks, 1899	Tribus: **Dendroleontini** Banks, 1899
Tribus: **Dendroleontini** Banks, 1899	Subtribus: **Dendroleontina** Banks, 1899
Tribus: **Acanthoplectrini** Markl, 1954	Subtribus: **Acanthoplectrina** Markl, 1954
Tribus: **Bandidini** Krivokhatsky, 1998	
Tribus: **Nuglerini** Stange, 1976	Subtribus: **Nuglerina** Stange, 1976
Tribus: **Nyutini** Markl, 1954	
Tribus: **Periclystini** Stange, 1976	Subtribus: **Periclystina** Stange, 1976
Tribus: **Voltorini** Stange, 1976	Subtribus: **Voltorina** Stange, 1976
*Subfamilia: **Nemoleontinae** Banks, 1911	Tribus: **Nemoleontini** Banks, 1911
Tribus: **Nemoleontini** Banks, 1911	Subtribus: **Nemoleontina** Banks, 1911
Tribus: **Distoleontini** Tillyard, 1916	
Tribus: **Neuroleontini** Navas, 1912	Subtribus: **Neuroleontina** Navas, 1912
Tribus: **Macronemurini** Esben-Petersen, 1919	
Tribus: **Creoleontini** Markl, 1954	
Tribus: **Pseudoformycaleontini** Holzel, 1987	
Tribus: **Delfimeini** Krivokhatsky, 1998	
*Subfamilia: **Glenurinae** Banks, 1927	
Tribus: **Glenurini** Banks, 1927	
Tribus: **Dimarellini** Markl, 1954	Subtribus: **Dimarellina** Markl, 1954
Tribus: **Gymnocnemini** Navas, 1912	
Tribus: **Obini** Markl, 1954	Subtribus: **Obina** Markl, 1954
Tribus: **Protoplectrini** Tillyard, 1916	
*Subfamilia: **Myrmeleontinae** Latreille, 1802	
Tribus: **Myrmeleontini** Latreille, 1802	Tribus: **Myrmeleontini** Latreille, 1802
Tribus: **Porrerini** Navas, 1913	Tribus: **Porrerini** Navas, 1913
Tribus: **Gepini** Markl, 1954	
Tribus: **Maulini** Markl, 1954	Tribus: **Maulini** Markl, 1954
Subfamilia: **Brachynemurinae** Banks, 1927	
Tribus: **Brachynemurini** Banks, 1927	Tribus: **Brachynemurini** Banks, 1927
Tribus: **Gnopholeontini** Stange, 1994	Tribus: **Gnopholeontini** Stange, 1994
Tribus: **Lemolemini** Stange, 1994	Tribus: **Lemolemini** Stange, 1994
*Subfamilia: **Myrmecaelurinae** Esben-Petersen, 1919	
Tribus: **Myrmecaelurini** Esben-Petersen, 1919	Tribus: **Myrmecaelurini** Esben-Petersen, 1919
Tribus: **Isoleontini** Holzel, 1969	
Tribus: **Nesoleontini** Markl, 1954	Tribus: **Nesoleontini** Markl, 1954
*Subfamilia: **Acanthaclisinae** Navas, 1912	Tribus: **Acanthaclisini** Navas, 1912

за основу при общих биогеографических построениях и в дальнейшем успешно использовались в зоогеографических исследованиях в приложении к насекомым из разных систематических групп (Кривохатский, 19996). Эта же общебиогеографическая схема Палеарктики впервые использовалась нами (Кривохатский, Емельянов, 2000) для выделения территорий частной зоогеографии.

Таблица 3

Зоогеографические выделы Палеарктики

[по: Емельянов, 1974; нумерация по оригиналу, номера в скобках для рис. 3 и табл. 4 в соответствии с нумерацией по Кривохатскому (19986); полужирным отмечены выделы, находящиеся и заходящие на территорию России]

I. Циркумполярная тундровая область (Circumpolar tundra Region)
IA. Гиперборейская тундровая подобласть (Hyperborean tundra Subregion)
1. Западногиперборейская равнинная (Westhyperborean plane)
la. Лапландская (Laplandian)
lb. Ненецкая (Nenets)
lc. Нижнеобская (Lowobean)
2. Восточногиперборейская смешанная (Easthyperborean mixed)
2a. Долганская (Dolganan)
2b. Индигирская (Indigiran)
2c. Чаунская (Chaunian)
2d. Анадырская (Anadyran)
IB. Североатлантическая лугово-пустошная подобласть (Northatlantic subregion)
3. Североатлантическая смешанная (Northatlantic mixed)
3a. Южногренландская (Неарктика) [Southgreenlandian (Nearctic)]
3b. Исландская (Icelandian)
3c. Фареро-Шотландская (Faeroe-Scotlandian)
3d. Норвежская (смешанная с II 1) [Norwegian (mixed with II 1)]
IC. Северопацифическая лугово-пустошная подобласть (Northpacific Subregion)
4. Северопацифическая смешанная (Northpacific mixed)
4a. Курило-Камчатская (смешанная с II 8) [Kurilo-Kamchatkan (mixed with II 8)]
4b. Командоро-Алеутская (Commander-Aleutian)
4c. Аляскинская (Неарктика) [Alaskan (Nearctic)]
II. Евросибирская таежная (бореальная) область [Eurosiberian taiga (boreal) Region]
НА. Западносибирская подобласть (Westeurosiberian Subregion)
(1) 1 Ботническая смешанная (Bothnian mixed)
(2) 2 Зырянская равнинная (Zyrianian plane)
(3) 3 Уральская горная (Uralian mountain)
(4) 4 Обская равнинная (Obean plane)
(5) 5 Алтайская комплексная (с VII 4) [Altaian (complex with VII 4)]
5a. Кузнецкая (смешанная с VII 3) [Kuznetskian (mixed with VII 3)]
5b. Русскоалтайская (смешанная с VII) [Russoaltaian (mixed with VII)]
ИВ. Восточносибирская подобласть (Easteurosiberian Subregion)
(6) 6 Ангарская смешанная (Angaran mixed)
6a. Тунгусская (Tungussian)
6b. Колымская (Kolyman)
6c. Якутская (Yakutian)

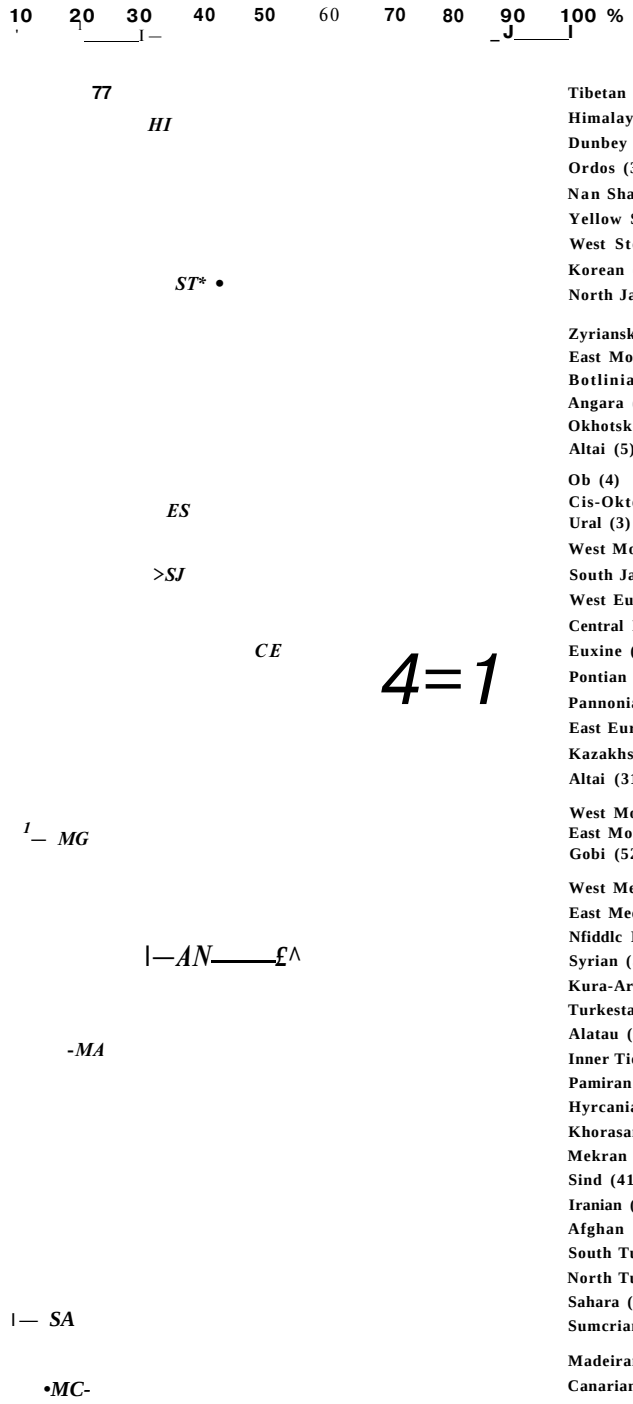
6d. Витимская (Vitiman)
(7) 7 Предохотская горная (Subokhotian mountain)
7a. Северопредохотская (Northsubokhotian)
7b. Майская (Maian)
7c. Зейская (Zean)
(8) 8 Охотская горная (Okhotian mountain)
8a. Западноохотская (Westokhotian)
8b. Восточноохотская (Eastokhotian)
(9) 9 Западномонгольская комплексная (с **VII** 5) (Westmongolian complex)
9a. Предсаянская (смешанная с **VII** 5a) [Subsayanian (mixed with VII 5a)]
9b. Саянская (Sayanian)
9c. Засаянская (смешанная с **VII** 5c) [Transsaynian (mixed with VII 5c)]
(10) 10 Восточномонгольская комплексная (с **VII** 6) [Eastmongolian (complex with VII 6)]
10a. Северозабайкальская (смешанная с **VII** 6a) [Northbaikalan (mixed with VII 6a)]
10b. Хэнтэйская (Henteian)
10c. Прихэнтэйская (смешанная с VII 6c) [Subhenteian (mixed with VII 6c)]
III. Европейская неморальная область (European nemorose Region)
(11) 1. Западноевропейская смешанная (Westeuropean mixed)
(12) 2. Среднеевропейская смешанная (Middleuropean mixed)
(13) 3. Восточноевропейская равнинная (Easteuropean plane)
(14) 4. Евксинская горная (Euxine mountain)
IV. Стенопейская (Маньчжурско-Северокитайско-Северояпонская) неморальная область (Stenopean nemorose Region)
(15) 1. Западностенопейская смешанная (Eaststenopean mixed)
(16) 2. Корейская горная (Korean mountain)
(17) 3. Северояпонская горная (Northjapanese mountain)
(18) 4. Прижелтоморская равнинная (Conyellowsean plane)
V. Гесперийская (Средиземноморско-Макаронезийская) вечнозеленая субтропическая область [Hesperian evergreen forest (subtropic) Region]
VA. Макаронезийская подобласть (Macaronesian Subregion)
(19) 1. Азорская горная (Azorean mountain)
(20) 2. Мадейрская горная (Madeiran mountain)
(21) 3. Канарская горная (Canarian mountain)
VB. Средиземноморская подобласть (Mediterranian Subregion)
(22) 4. Западносредиземноморская смешанная (Westmediterranian mixed)
4a. Лузитанская (Lusitanean)
4b. Марокканская (Moroccan)
4c. Иберийская (Iberian)
4d. Латинская (Latin)
4e. Атласско-Бетийская (Atlaso-Betian)
(23) 5. Восточносредиземноморская горная (Eastmediterranian mountain)
5a. Эгейская (Aegean)
5b. Левантийская (Levantan)
VI. Ортрийская (Гималайско-Южнокитайско-Южнояпонская) вечнозелено-лесная субтропическая область (Orthrian evergreen forest subtropic Region)
VIA. Западногималайская подобласть (Westhymalayan Subregion)
(24) 1. Гималайская горная (Hymalayan mountain)
1a. Западногималайская (Westhymalayan)
1b. Восточногималайская (Easthymalayan)

(25) 2. Юньнаньская смешанная (Yunnanian mixed)
VIB. Восточнооортрийская подобласть (Eastorthrian Subregion)
(26) 3. Южнокитайская смешанная (Southchinese mixed)
(27) 4. Южнояпонская горная (Southjapanese mountain)
VII. Скифская степная область (Scythian steppe Region)
VII A. Западно скифская подобласть (Westscythian Subregion)
(28) 1. Паннонская равнинная (Pannonian plane)
(29) 2. Причерноморская равнинная (Conblacksean plane)
2a. Западнопричерноморская (Westconblacksean)
2b. Восточнопричерноморская (Eastconblacksean)
(30) 3. Казахстанская равнинная (Kazakhstanian plane)
3a. Западноказахстанская (Westkazakhstanian)
3Ь. Восточноказахстанская (Eastkazakhstanian)
(31) 4. Алтайская комплексная (с НА) [Altaian (complex with ПА)]
4a. Кузнецкая (смешанная с VII 3) [Kuznetskian (mixed with ПА, VII 3)]
4b. Русскоалтайская (смешанная с II 5) [Russoaltaian (mixed with II 5)]
4c. Калбинская (Kalbinan)
4d. Тарбагатайская (Tarbagataian)
VIIB. Восточноскифская подобласть (Eastscythian Subregion)
(32) 5. Западномонгольская комплексная (с НВ) (Westmongolian complex)
5a. Предсаянская (смешанная с II 10) [Subsayanian (mixed with II 10)]
5b. (Саянская) (Sayanian)
5c. Засаянская (смешанная с II 9) [Transsaynian (mixed with II 9)]
5d. Монголоалтайская (Mongolaltaian)
5e. Убсинская (смешанная с VIII 17) [Ubsin (mixed with VIII 17)]
5f. Хараусская (смешанная с VIII 17) [Haraussan (mixed with VIII 17)]
(33) 6. **Восточномонгольская комплексная (с НВ)** [Eastmongolian complex (with HB)]
6a. **Северозабайкальская (смешанная с II 10)** [Northtransbaikalan (mixed with II 10)]
6b. (Хэнтэйская) (Henteian)
6c. Прихэнтэйская (смешанная с II 10) [Conhenteian (mixed with II 10)]
6d. Халхасская (Halkhassian)
6e. Баргинская (Bargian)
6f. **Северобайкальская** (смешанная с VIII 17) [Northbaikalan (mixed with VIII 17)]
(34) 7. Дунбейская смешанная [Dunbeian (Tungpeian) mixed]
7a. Западнодунбейская (Westdunbeian)
7b. Восточнодунбейская (Eastdunbeian)
(35) 8. Ордосская равнинная (Ordosian plane)
VIII. Сетийская (Сахаро-Гобийская) пустынная область (Sethian desert Region)
VIIIA. Сахаро-Аравийская подобласть (Saharo-Arabian Subregion)
(36) 1. Текнинская равнинная (Teknan plane)
(37) 2. Сахарская равнинная (Saharan plane)
(38) 3. Сирийская равнинная (Syrian plane)
(39) 4. Сумерийская равнинная (Sumerian plane)
(40) 5. Мекранская смешанная (Mekranian mixed)
(41) 6. Синдская равнинная (Sindian plane)
VIIIB. Ирано-Туранская подобласть (Irano-Turanian Subregion)
(42) 7. Переднеазиатская (смешанная с VB) (Frontasian mixed)
7a. Ангорская (Angorean)
7b. Армянская (Armenian)

7c. Загросская (Zagrossan)
(43) 8. Гирканская горная (Hyrcanian mountain)
(44) 9. Иранская смешанная (Iranian mixed)
(45) 10. Хорасанская горная (Khorasanian mountain)
(46) 11. Афганская горная (Afghanian mountain)
(47) 12. Туркестанская горная (Turkestanian mountain)
12a. Северотуркестанская (Northturkestanian)
12b. Южнотуркестанская (Southturkestanian)
(48) 13. Куроараксинская смешанная (Kuraaraxian mixed)
(49) 14. Южнотуранская равнинная (Southturanian plane)
14a. Кумистанская (Kumistanian)
14b. Ферганская (Ferghanan)
14c. Таджикская (Tadzhikistanian)
(50) 15. Северотуранская равнинная (Northturanian plane)
15a. Прикаспийская (Concaspian)
15b. Приаральская (Conaralan)
15c. Прибалхашская (Conbalkhashan)
15d. Зайсанская (Zaisanan)
(51) 16. Алатавская горная (Alatavian mountain)
16a. Предылийская (Subilian)
16b. Заилийская (Transilian)
VIIIC. Центральноазиатская подобласть (Centralasiatic Subregion)
(52) 17. Гобийская равнинная (Gobian plane)
17a. Джунгарская (Dzhungarian)
17b. Центральногобийская (Centralgobian)
17c. Алашанская (Alashanian)
17d. Кашгарская (Kashgarian)
(53) 18. Внутреннетяньшаньская горная (Innertienshanian mountain)
18a. Центр ал ьнотянынаньская (Centraltienshanian)
18b. Восточнотяныианьская (Easttienshanian)
(54) 19. Памирская высокогорная (Pamiran highmountain)
(55) 20. Тибетская высокогорная (Tibetan highmountain)
20a. Чантанская (Chantanese)
20b. Сиканская (Sikanese)
20c. Трансгималайская (Transhimalayan)
(55) 21. Наньшаньская горная (Nanshanian mountain)
21a. Западнонаныианьская (Westnanshanian)
21b. Восточнонаныианьская (Eastnanshanian)

Зоогеографический анализ

Матрица данных по распространению муравьиных львов в зоогеографических провинциях подготовлена для всей Палеарктики и опубликована ранее (Кривохатский, 19986). Создавать такую же матрицу для анализа территории одной России кажется нецелесообразным, тем более что совершенно ясно, что после распада СССР за границами страны оказались все центры таксономического разнообразия муравьиных львов (Кривохатский, 1998а).


10 20 30 40 50 60 70 80 90 100 %
77
HI
ST* •
ES
>SJ
CE
4=1
1— MG
|—AN——£^
-MA
|— SA
•MC-
Tibetan (55)
Himalayan (24)
Dunbey (34)
Ordos (35)
Nan Shan (56)
Yellow Sea (IS)
West Stenopean(15)
Korean (16)
North Japanese (17)
Zyriansk (2)
East Mongolian (10)
Botlinian(l)
Angara (6)
Okhotsk (8)
Altai (5)
Ob (4)
Cis-Oktotsk (7)
Ural (3)
West Mongolian (9)
South Japanese (27)
West European (11)
Central European (12)
Euxine (14)
Pontian (29)
Pannonian (28)
East European (13)
Kazakhstan (30)
Altai (31)
West Mongolian (32)
East Mongolian (33)
Gobi (52)
West Mediterranean (22)
East Mediterranean (23)
Nfiddlc Eastern (42)
Syrian (38)
Kura-Araks (48)
Turkestan (47)
Alatau (51)
Inner Tien Slian (53)
Pamiran (54)
Hyrcanian (43)
Khorasan (45)
Mekran (40)
Sind (41)
Iranian (44)
Afghan (46)
South Turanian (49)
North Turanian (50)
Sahara (37)
Sumcrian (39)
Madeiran (20)
Canarian (21)

Крайне неравномерная степень изученности муравьиных львов не дала возможности сравнивать между собой фауны локусов и небольших территорий так, чтобы в дальнейшем на основе сравнения точечных выборок предложить особые границы для частного зоогеографического районирования. Однако для наиболее полно изученных территорий анализ распространения видов проводился с учетом границ подпровинций, как это было сделано для Монголии (Кривохатский и др., 1996). Еще большая дробность с выделением под-подпровинциальных выделов, использовалась в анализе распространения видов и подвидов муравьиных львов в Приаралье (Кривохатский, Пирюлин, 1997).

Метод построения дендрограмм (рис. 66) при анализе сходства фаун отдельных зоогеографических провинций Палеарктики (табл. 4) позволил выделить и нанести на карту элементарные фауны муравьиных львов (рис. 67). Те из них, которые хотя бы касаются территории России, характеризуются в этом разделе. Понятие «элементарная фауна» обозначает набор видов изучаемого таксона, распространенный на территории, выделяемой с помощью нумерической классификации, и отличающийся от набора видов соседних территорий полностью или частично (Кривохатский, Емельянов, 2000).

Некоторые из выявленных элементарных фаун оказались связанными с центрами разнообразия (критерий общего видового богатства) и центрами видообразования (критерий эндемизма), то есть с фаунистическими центрами (рис. 68). Количественные значения этих критериев отражены в табл. 4. Названия элементарных фаун и фаунистических центров образованы от названий занимаемых ими основных зоогеографических областей и провинций. На территорию России проникают представители семи элементарных фаун, и ее территорию захватывают два фаунистических центра биоразнообразия и происхождения муравьиных львов.

ЕВРОСИБИРСКАЯ ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ФАУНА занимает самую большую территорию, с самым северным положением (при этом северная граница распространения муравьиных львов располагается южнее северной границы Евросибирской зоогеографической области) и характеризуется самым бедным видовым составом (4 вида, по 1-3 в каждой провинции). Все 4 вида, в том числе индикаторный для северо-восточных палеарктических фаун *Myrmeleon formicarius,* имеют очень широкие межобластные ареалы.

Рис. 66. Генерализованная дендрограмма фаунистического сходства провинций Палеарктики составленная на основе дендрограмм, рассчитанных с использованием коэффициента Чекановского для 355 видов муравьиных львов.

Элементарные фауны: ES — евросибирская; CE — центральноевропейская; EA — восточноевропейско-алтайская; ST — стенопейская; SJ — южнояпонская; HI — гималайская; TI — тибетская; MC — макаронезийская; MT — средиземноморская; TU — туранская; MG — монгологобийская; SA — сахаро-арабская; MA — среднеазиатская; IR — иранская; AN — анатолийская. Номера провинций в скобках как в табл. 3.

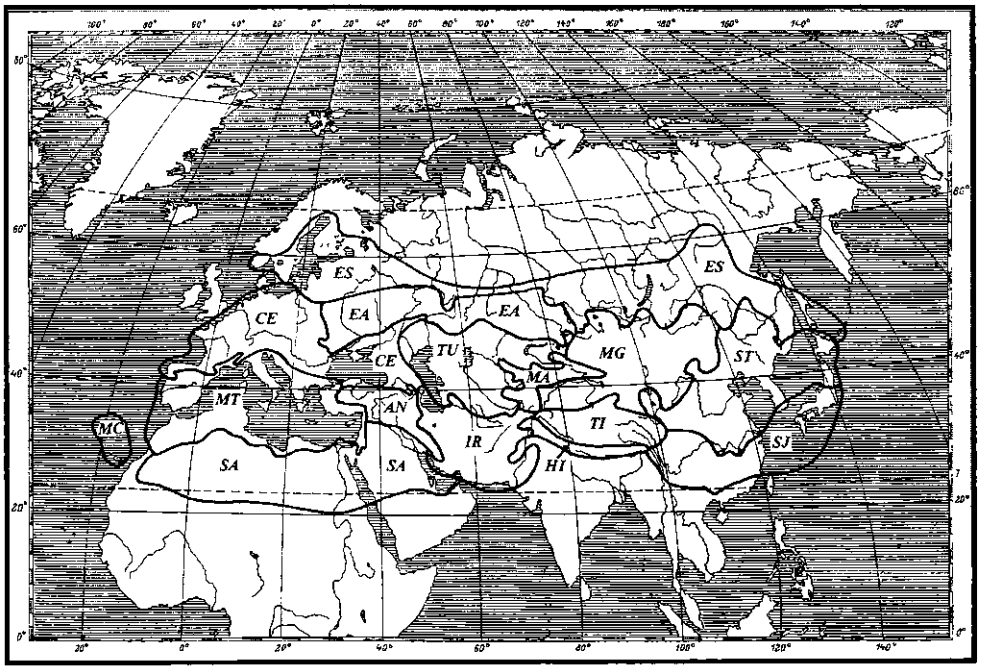


Рис. 67. Элементарные фауны муравьиных львов на территории Палеарктики. Обозначения как на рис. 66.

ЦЕНТРАЛЬНОЕВРОПЕЙСКАЯ ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ФАУНА распределена по 5 среднеевропейским провинциям Европейской неморальной и Скифской степной областей. Она включает 23 более или менее широко распространенных вида; предположение о наличии эндемичных видов было поставлено под сомнение (Кривохатский, 19986), а теперь опровергнуто — все они оказались синонимами или подвидовыми таксонами широко распространенных видов. Практически треть фауны (7 видов) населяет равномерно все пять провинций. Это *Distoleon tetragrammicus* (F.), *Euroleon nostras* (Geoffr.), *Megistopus flavicornis* (Rossi,), *Myrmecaelurus trigrammus* (Pall.), *Myrmeleon inconspicuus* (Rmb.), *M. formicarius, Nohoveus zigan* (Asp. et al.). При качественном сравнении фаун заметно, что центральноевропейская элементарная фауна подвержена влиянию средиземноморской и анатолийской фаун и сформирована в основном за их счет. Некоторые виды *[Acanthaclisis occitanica* (Vill.), *Creoleon plumbeus* (01.), *Synclisis baetica* (Rmb.)], распространенные практически по всем провинциям, занятым центрально-европейской фауной, являются автохтонами других провинций.

ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКО-АЛТАЙСКАЯ ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ФАУНА включает 13 видов; она не имеет эндемиков, является обедненной производной от центрально-европейской фауны и переходной к самой бедной евросибирской

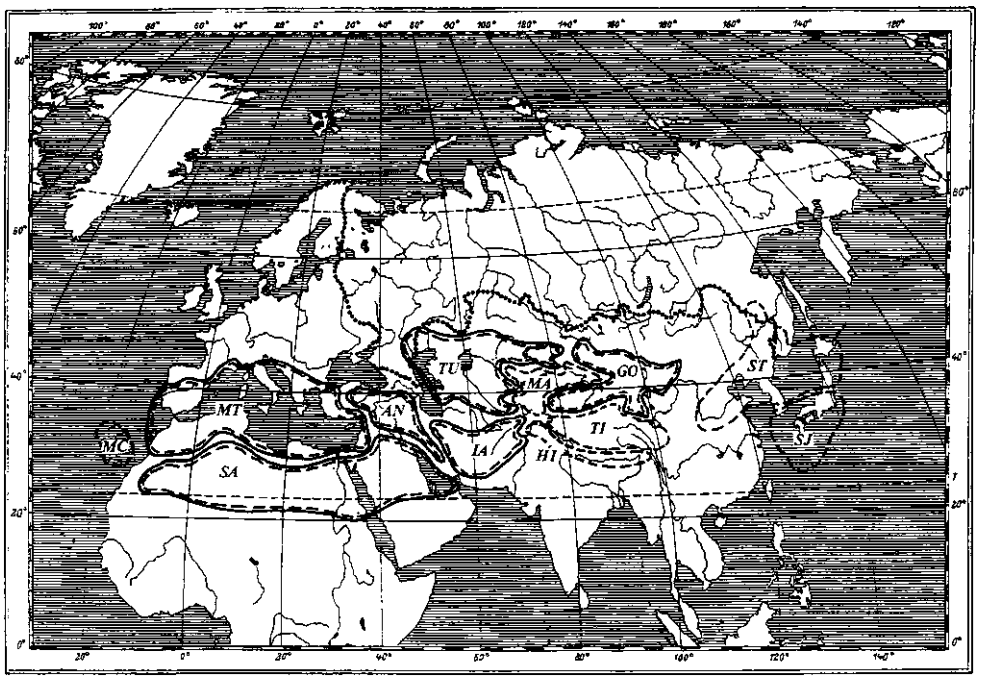


Рис. 68. Фаунистические центры муравьиных в Палеарктике.
Сплошная линия — центры видового разнообразия; пунктир — центры видообразования; точки — граница Российской Федерации. ST — стенопейский; GO — гобийский; SJ — южнояпонский; HI — гималайский; TI — тибетский; MT — средиземноморский; MC — макаронезийский; SA — сахаро-арабский; IA — ирано-афганский; TU — туранский; AN — анатолийский; MA — среднеазиатский.

фауне. Индикатором фауны, населяющим все три занятые ею провинции, является *Deutoleon lineatus* (F.).

СТЕНОПЕЙСКАЯ ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ФАУНА гетерогенна (занимает 7 провинций трех областей, в том числе Стенопейскую область целиком) и оригинальна (5 эндемиков, известных только из Стенопейской области). Индикатором фауны является один вид, *Euroleon coreanus* Okam. На фоне относительной фаунистической бедности (12 видов) территория, занятая Западностенопейской, Корейской и Северояпонской провинциями, рассматривается как самостоятельный ЦЕНТР ВИДООБРАЗОВАНИЯ. Правомерность выделения этого центра подтверждается и присутсвием нескольких автохтонных видов *[Euroleon coreanus, E. polyspilus* (Gerst.), *Dendroleon similis* (E.-Pet.)], которые ныне распространены более широко.

МОНГОЛОГОБИЙСКАЯ ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ФАУНА распространена на резкоконтинентальной территории Азии в Западно- и Восточномонгольской провин-

Таблица 4

Основные параметры элементарных фаун муравьиных львов Палеарктики
(аббревиатуры элементарных фаун, указанные в скобках, соответствуют обозначениям на рис. 67, названия провинций в соответствии с их номерами приведены в табл. 3)

Названия фаун	№ провинций, занятых фауной	Число видов			
		всего	общих для всех провинции	широких эндемиков	узких эндемиков
Евросибирская (ES)	1-10	4	1	0	0
Центральноевропейская (CE)	11, 12, 14,28, 29	23	7	0	(7)2
Восточноевропейско-Алтайская (EA)	13,30,31	13	2	0	0
Стенопейская (ST)	15-18, 34,35,56	12	5	1	4
Южнояпонская (SJ)	25-27	6	0	0	2
Гималайская (HI)	24	11	0	0	9
Тибетская (TI)	55	6	0	0	4
Макаронезийская (MC)	20,21	5	2	2	3
Средиземноморская (MT)	22,23	101	27	4	47
Туранская (TU)	49,50	46	28	4	3
Монголо-Гобийская (MG)	32,33, 52	31	7	6	5
Сахаро-Арабская (SA)	37,39	132	45	21	63
Среднеазиатская (MA)	47,51,53,54	42	5	0	6
Иранская (IR)	40,41,43-46	113	30	10	25
Анатолийская (AN)	38, 42, 48	56	5	3	3
Неясное положение	36				
Отсутствующие данные	19				

циях Скифской степной области и в Гобийской провинции Сетийской пустынной области. Последняя, безусловно, представляет собой самостоятельный ГОБИЙСКИЙ ЦЕНТР РАЗНООБРАЗИЯ, он же ЦЕНТР ВИДООБРАЗОВАНИЯ, для которого известны 11 видов-эндемиков и полностью эндемичный род *Mongoleon*. Очень сильное влияние этой фауны на фауны Западно- и Восточномонгольской провинций явно связано с известной даже в историческое время подвижностью границ пустыни Гоби в сторону Скифской степной области, обусловленной флуктуациями климата. Обратный эффект — проникновение степных элементов фауны (виды родов *Myrmeleon* L., *Nohoveus* Nav.) в северные районы пустыни Гоби — был продемонстрирован нами ранее на примере ряда широко распространенных скифских видов (Кривохатский и др., 1996). Индикаторами монголобийской фауны, кроме рода *Mongoleon* Hz. (4 вида), являются *Aspoeckiana venusta* Hz., *Lopezus fedtschenkoi gobiensis* Hz., *Mesonemurus guentheri* Hz., *M. mongolicus* Hz., *Nohoveus atrifrons* Hz.

СРЕДИЗЕМНОМОРСКАЯ ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ФАУНА объединяет фауны Западно- и Восточносредиземноморской провинций Гесперийской области. На их территории располагается фаунистический центр, ЦЕНТР РАЗНООБРАЗИЯ и ВИДООБРАЗОВАНИЯ, который характеризуется высоким уровнем видового богатства (101 вид) и значительной степенью эндемизма (51 вид). Более половины видов средиземноморской элементарной фауны составляют виды-индикаторы, их полный перечень был опубликован ранее (Кривохатский, 19986). Крайне незначительная часть видов из этого центра просачивается на территорию России. Это представители родов *Palpares, Acanthaclisis, Synclisis, Creoleon, Neuroleon, Euroleon* и *Myrmeleon*. Наиболее тесные связи средиземноморская фауна имеет с анатолийской и с центральноевропейской фаунами.

Близкое фаунистическое сходство показывают провинции Северного и Южного Турана, на территории которых располагается высокоспецифичная песчано-пустынная ТУРАНСКАЯ ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ФАУНА. Ей соответствует ЦЕНТР РАЗНООБРАЗИЯ (46 видов) и ВИДООБРАЗОВАНИЯ (7 эндемиков). Туранская элементарная фауна была описана с большой степенью подробности (Кривохатский, Пирюлин, 1997). Среди ее индикаторов наиболее обычны *Cueta plexiformia* Kriv., *Myrmecaelurus major* McL. и *Aspoeckiana uralensis* Hz.

Хорологический анализ

Использование метода построения дендрограмм сходства в хорологических исследованиях позволяет группировать видовые ареалы по их сходству с различной степенью дробности. Такая работа (Кривохаский, 1998а) была проделана для ареалов 355 видов палеарктических муравьиных львов, которые были объединены в группы от 58 небольших групп ареалов до 4 крупных объединений-кластеров. Стопроцентное сходство некоторых видов по набору населяемых ими провинций еще не говорит о полной идентичности их ареалов — различия могут быть заметны на подпровинциальном уровне. Предполагается и некоторая прогностичность метода — по полученной дендрограмме можно предварительно охарактеризовать фауну муравьиных львов любой произвольно выбранной точки на карте Палеарктики.

В таблице 5 приведены все известные типы ареалов муравьиных львов нашей фауны. Характерно отсутствие эндемиков России — все зарегистрированные здесь виды распространены и за ее пределами. Типология ареалов и названия конкретных ареалов конкретных видов приведены в соответствие с принятыми ранее принципами (Емельянов, 1974; Кривохатский, 19986, 19996), в настоящей работе они воспроизводятся лишь с незначительной корректировкой. Конкретные ареалы традиционно объединяются в группы, все они известны только из Палеарктики, но могут быть объединены в 3 типа по приуроченности к зоогеографическим областям (табл. 5). Названия групп и самих видовых ареалов, сформированы на основе имен собственных, обозначающих выделы общей

Таблица 5

Классификация ареалов муравьиных львов фауны России

Межобластные ареалы	Виды
Транспалеарктический	***M. formicarius***
Амфипалеарктический полизональный	***M. bore***
Неморально-скифско-сетийские	***M. inconspicuus, A. occitanica***
Восточнодревнесредиземноморские	***C. plumbeus, M. bilineatus, M. trigrammus***
Неморально-субтропические средиземноморские	***M. flavicornis, D, pantherinus, N. microstenus, E. nostras, S. baetica***
Европейско-средиземноморско-сетийские	***D. tetragrammicus, N. nemausiensis***
Восточнодревнесредиземноморские	***P. libelluloides, C. anomala***
Восточноскифско-степопейско-ортрийские	***E. polyspilus, E. coreanus***
Степопейско-ортрийские	***D, similes, D. jezoensis, D. pupillaris, P.japonicus, S. japonica***
Монголо-гобийские	***A. venusta, N atrifrons, M. mongolicus, M. kaszabi***
Ареалы Скифской области	
Скифские широкие	***D. lineatus, M. immanis, N. zigan***
Ареалы Сетийской области	
Сахарогобийский	***L. fedtschenkoi***
Иранотуранский	***M. major***
Тураногобийские	***M. guentheri, A. uralensis***

зоогеографии (табл. 3), с разной степенью подробности в зависимости от конкретных задач. Поэтому вполне закономерным является помещение, например, евксинско-восточносредиземноморско-паннонско-причерноморско-переднеазиатского вида *M. bilineatus* в группу с восточнодревнесредиземноморскими ареалами, которые также могут быть отнесены в группу западных сетийско-неморальных видов.

История формирования фауны

История формирования современной фауны муравьиных львов России не может быть описана для всей ее территории единовременно. В фаунистических центрах, влияющих на фауну России, сложились совершенно несхожие фауны, хотя видообразование многих таксонов могло проходить и на территориях значительно булыних, чем территория страны. Отдельные, в основном косвенные, данные были собраны для описания взаимосвязанных процессов (становление фаун — дивиргенция таксонов). В частности, ранее мной подробно обсуждалось становление фауны Северного Турана (Кривохатский, Пирюлин, 1997) и видообразование внутри небольшого палеарктического рода *Euroleon* (Кривохатский,

1994а). Пространственно-временной анализ этих и подобных реконструкций применяется мной здесь для описания предположительного происхождения или появления на ныне обитаемой территории конкретных биологических видов муравьиных львов.

Самыми древними автохтонными представителями фауны России можно признать неморальные виды, связанные с неморальной зоной постольку, поскольку с ней связаны достаточно эфемерные, постоянно двигающиеся биотопы песчаных дюн береговых линий крупных водоемов. Именно с такими интерзональными подвижными биотопами можно связать всесветное палеогеновое распространение муравьиных львов из групп, личинки которых строят ловчие песчаные воронки. Уже в начале неогена на территории современной Палеарктики по береговым линиям морей обитали представители рода *Myrmeleon* и предки сформировавшегося здесь рода *Euroleon*. Из неморальных транспалеарктических видов этой группы ныне сохранился только один *M. formicarius.* Остальные виды рода, связанные с лесными зонами, были разделены и вытеснены из центральных районов Палеарктики сначала морскими преградами, а затем усилившейся континентальностью климата. Некоторые из таких видов до наших дней сохранились либо только в зоне влияния Атлантического океана *(M. inconspicuus, M. noacki* Ohm) либо и в атлантической и в пацифической зонах одновременно *(M. bore)*. Длительные континентальные дизъюнкции в амфипалеарктических ареалах, таких как у последнего вида, привели к появлению пар близкородственных видов из разных неродственных таксонов в зонах влияния обоих океанов, в Европейской и Гесперийской (Атлантика) — Стенопейской и Ортрийской областях (Пацифика), соответственно: *Dendroleon pantherinus — D. similis; Megistopus flavicornis — Paraglenurus japonicus; Euroleon nostras — E. coreanus; Synclisis baetica — S. japonica*.

Личинки и имаго всех видов рода *Euroleon* хорошо изучены морфологически, они являются удобной группой для палеогеографического анализа (рис. 69). Наибольшим морфологическим сходством имаго обладают *E. nostras* и *E. coreanus* (Кривохатский, Захаренко, 1994), однако они относятся к разным группам по строению личинок (Кривохатский, 1994). Следует предположить, что морфологический облик имаго этих видов соответствует исходному облику гипотетического палеогенового предка, обитающего на осыпных песках восточного побережья и островов Тетиса в эоцене-олигоцене. При заселении образующихся аридных горных территорий от предковой группы в миоцене отделилась восточная ветвь *coreanus — polyspilus,* характеризующаяся более более длинными мандибулами с более мощным вооружением у личинок. Симпатрическое видообразование внутри этой группы, видимо в миоцене, привело к более глубоким морфологическим отличиям исходного *E. coreanus* и продвинутого *E. polyspilus,* связанным, видимо, с их репродуктивной изоляцией, проявляющейся в сильных морфологических отличиях аксиллярных пластинок самцов, участвующих в феромонной коммуникации полов.