

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
им. А.А. Борисяка

на правах рукописи

Храмов Александр Валерьевич

ЮРСКИЕ СЕТЧАТОКРЫЛЫЕ (INSECTA:
NEUROPTERA) ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

25.00.02 Палеонтология и стратиграфия

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук

Пономаренко Александр Георгиевич

Москва - 2014

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	стр. 4
Глава 1. История изучения юрских Neuroptera.....	стр.7
Глава 2. Отряд Neuroptera.....	стр. 11
2.1. Система и биология современных Neuroptera.....	стр. 11
2.2. Строение крыльев и номенклатура жилкования Neuroptera.....	стр. 14
2.3. Палеонтологическая летопись Neuroptera.....	стр. 17
Глава 3. Материалы и методы.....	стр. 31
3.1. Коллекции юрских Neuroptera и их обработка.....	стр. 31
3.2. Описание местонахождений юрских Neuroptera Центральной Азии.....	стр. 32
Глава 4. Обзор фаун юрских Neuroptera Центральной Азии.....	стр. 42
4.1. Согюты (Киргизия).....	стр. 42
4.2. Сай-Сагул (Киргизия).....	стр. 43
4.3. Саук-Таньга (Киргизия).....	стр. 48
4.4. Ошин-Боро-Удзюр-Ула (Монголия).....	стр. 50
4.5. Баян-Тэг (Монголия).....	стр. 50
4.6. Бахар (Монголия)	стр. 51
4.7. Хоутийн-Хотгор (Монголия).....	стр. 52
4.8. Шар-Тэг (Монголия).....	стр. 53
4.9. Каратау (Казахстан).....	стр. 54
Глава 5. Систематическая часть.....	стр. 79
Глава 6. Сравнительный анализ фаун юрских Neuroptera Центральной Азии....	стр. 137
6.1. Neuroptera средней-верхней юры Центральной Азии и Китая.....	стр. 137

6.1.1. Количественный состав фаун Даохугоу и Каратау.....	стр. 137
6.1.2. Фауны Каратау, Даохугоу и монгольских местонахождений (Бахар, Хоутийн-Хотгор, Шар-Тэг).....	стр. 140
6.2. Юрская и среднеюрская-нижнемеловая когорты Neuroptera.....	стр. 141
6.3. Фауны юрских-нижнемеловых Neuroptera и климатический фактор.....	стр. 144
6.4. Список видов юрских Neuroptera Центральной Азии.....	стр. 147
6.5. Распространение родов Neuroptera, найденных в юре Центральной Азии....	стр. 152
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	стр. 154
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	стр. 155

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Сетчатокрылые (Neuroptera) - это небольшой отряд насекомых с полным превращением, насчитывающий в настоящее время около 5 750 видов (Winterton et al., 2010) в составе 16 рецентных семейств, причем три из них, Chrysopidae, Hemerobiidae и Coniopterygidae, имеют хозяйственное значение как естественные враги сельскохозяйственных вредителей, таких как тли и червецы. До сих пор специалистам не удалось выработать консенсуса касательно филогении и системы данного отряда, первые находки которого приходятся на раннюю пермь. Для решения этой проблемы важно привлекать не только молекулярные данные и сведения по морфологии современных сетчатокрылых, но и ископаемый материал. Изучение юрских сетчатокрылых для этой цели представляется необходимым, поскольку в юре впервые начинают появляться представители рецентных семейств Neuroptera, а также возникают многие вымершие семейства, имевшие широкое распространение, например, Kalligrammatidae.

Центральная Азия (в настоящей работе мы понимаем под Центральной Азией среднеазиатские республики бывшего СССР и Монголию) особенно богата местонахождениями юрских сетчатокрылых - по совокупному числу находок Neuroptera юрского возраста (около 900 экз.) Центральная Азия уступает лишь Китаю (более 2000 экз.) и значительно превосходит Европу (около 260 экз.) и Сибирь (около 20 экз.), из других регионов юрские сетчатокрылые неизвестны. До сих пор юрские сетчатокрылые Центральной Азии изучались лишь выборочно, а из целого ряда местонахождений сборы сетчатокрылых не были изучены вовсе. Тем не менее, максимально полный список найденных таксонов и данные о количественном составе фаун юрских сетчатокрылых Центральной Азии необходимы для сопоставления их с юрскими и меловыми фаунами сетчатокрылых из других регионов.

Особенно важно такое сопоставление в свете изучения двух крупнейших мезозойских лагерштеттов, открытых в Китае в 1990-е годы - Даохугоу (бат-келовой) и Исяня (апт). В данных лагерштеттах обнаружена богатейшая фауна насекомых, птерозавров, динозавров и млекопитающих. Сделанные там находки имеют ключевое значение для понимания эволюции целого ряда макротаксонов: например, из Даохугоу известны древнейшие плацентарные млекопитающие, из Исяня - древнейшие птицы и покрытосеменные растения. Поскольку в Даохугоу и Исяне найдены и активно изучаются богатые фауны сетчатокрылых, то их сравнение с юрскими сетчатокрылыми из местонахождений

Центральной Азии становится весьма актуальной задачей. Учитывая географическую близость Центральной Азии и Китая, такое сравнение имеет особый смысл для уточнения характеристик Даохугоу и Исяня, таких как возраст, тафономия и палеоклимат.

Географически центральноазиатские местонахождения занимают промежуточное положение между китайскими и европейскими, причем для последних, поскольку они образованы морскими отложениями, известен точный возраст. Изучение сетчатокрылых наряду с другими насекомыми юры Центральной Азии помогло бы сопоставить верхнеюрское местонахождение Зольнгофен (Германия) с Даохугоу и Исянем и тем самым уточнить возраст и другие особенности китайских лагерштеттов. Анализ фауны юрских Neuroptera Центральной Азии может многое сказать и о самих центральноазиатских местонахождениях. Для этого необходимо принять во внимание все известные комплексы сетчатокрылых из юры и мела (их обзор приводится в разделе 1.3). Особый интерес представляет сравнение близковозрастных местонахождений Каратау и Даохугоу, откуда собраны самые обильные из имеющихся юрские фауны сетчатокрылых.

Степень разработанности темы исследования. До сих пор из юрских местонахождений Центральной Азии было известно 44 рода и 54 вида сетчатокрылых, включая 7 видов, описанных по крайне фрагментарному материалу. Данных о количественном составе фаун юрских Neuroptera не существовало.

Цель и задачи работы. Целью работы было изучение юрских сетчатокрылых, найденных на территории Центральной Азии. Для ее достижения были поставлены следующие задачи:

- Охарактеризовать фауны сетчатокрылых из всех известных на сегодня юрских местонахождений Центральной Азии, их таксономическое разнообразие и количественный состав
- Сопоставить юрские фауны сетчатокрылых Центральной Азии с юрскими и нижнемеловыми фаунами из других регионов Евразии
- Выявить основные этапы изменений таксономического состава сетчатокрылых Центральной Азии в юрское время

Научная новизна. Определен таксономический и количественный состав фаун сетчатокрылых из девяти центральноазиатских местонахождений, причем сетчатокрылые из пяти местонахождений (Сай-Сагул, Саук-Таньга, Шар-Тэг, Бахар и Хоутийн-Хотгор) изучены впервые. Также впервые предварительно охарактеризован количественный

состав крупнейшей фауны юрских Neuroptera из местонахождения Даохугоу (Китай). В ходе работы описано 16 родов и 33 вида юрских сетчатокрылых Центральной Азии, тем самым число видов юрских сетчатокрылых, известных из данного региона, увеличено в 1,5 раза. Ископаемое семейство Mesithonidae сининомизировано с рецентным Mantispidae. Представители семейств Grammolingiidae и Saucrosmylidae впервые найдены за пределами типового местонахождения Даохугоу, что в совокупности с другими находками помогло связать его с монгольскими местонахождениями Бахар, Шар-Тэг и Хоутийн-Хотгор. Ряд таксонов юрских сетчатокрылых Центральной Азии исходя из возраста их первых и последних находок были сгруппированы в две когорты - юрскую и среднеюрскую-нижнемеловую.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты могут быть использованы при реконструкции филогении отряда сетчатокрылых в целом и эволюции отдельных семейств. Данные о сетчатокрылых, найденных в центральноазиатских юрских местонахождениях, важны для корреляции континентальных отложений Евразии, в том числе тех, чьи выходы образуют важные мезозойские лагерштетты Даохугоу и Исянь. Отдельные таксоны юрских сетчатокрылых (например, семейство Grammolingiidae) могут иметь стратиграфическое значение в пределах Центральной Азии. Кроме того, выявленные когорты юрских сетчатокрылых и характер их смены позволяют сделать выводы о климате и экосистемах мезозоя.

Методология и методы исследования. Были использованы стандартные методики препаровки палеонтологических образцов, при осмотре материала использовались методы бинокулярной микроскопии, на основе изученных образцов выполнялись рисунки, на которых нашли отражение все различимые диагностические признаки Neuroptera.

Положения, выносимые на защиту.

1. Средне-верхнеюрские местонахождения Каратау (Казахстан), Даохугоу (Китай), Шар-Тэг, Бахар и Хоутийн-Хотгор (Монголия) очень близки по таксономическому составу фауны сетчатокрылых, причем монгольские местонахождения имеют больше сходства с Даохугоу, чем с Каратау.
2. По времени существования среди юрских сетчатокрылых Центральной Азии выделяются две когорты: юрская и среднеюрская-нижнемеловая.
3. Таксоны, относящиеся к юрской когорте, существовали на протяжении большей части юрского периода и вымерли к началу мела; за исключением семейства Panfiloviidae,

они имели ограниченное распространение и встречаются лишь в континентальных отложениях Центральной Азии и северо-восточного Китая.

4. Таксоны, относящиеся к среднеюрской-нижнемеловой когорте (СНК), появляются, начиная с верхов средней юры и исчезают к концу нижнего мела. Большая часть сетчатокрылых СНК имела протяженные ареалы и известна из местонахождений Европы и Азии.

5. В средней юре происходят значительные изменения в разнообразии сетчатокрылых, в это время в палеонтологической летописи впервые появляются представители СНК, а также ряд рецентных семейств (Berolithidae, Chrysopidae, Nymphidae) и подсемейств (осмилиды Kempyninae и Gumillinae).

Степень достоверности и апробация результатов. Материалы диссертации были опубликованы в семи статьях (шесть - в журналах из перечня ВАК, одна - в соавторстве). Предварительные результаты исследований докладывались на Девятой всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2012) и Шестом международном конгрессе по ископаемым насекомым (Ливан, Библос, 2013).

Благодарности. Работа выполнена в Лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А.Борисяка под руководством д.б.н. А.Г. Пономаренко, которому автор глубоко признателен за помощь и ценные советы. Особое значение для автора играли консультации к.б.н. В.Н. Макаркина (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) и д.б.н., проф. А.П. Расницына (ПИН РАН). Автор выражает благодарность проф. Чжану Хайчуну (Нанкинский институт геологии и палеонтологии, Китай) за предоставленную возможность ознакомиться с коллекцией сетчатокрылых из Даохугоу, а также всему коллективу Лаборатории артропод за поддержку во время проведения исследования.

Глава 1. История изучения юрских Neuroptera

Первым полноценно описанным видом юрских сетчатокрылых можно считать *Mesotermes heros* (Hagen, 1862). Его описание и схематичный рисунок появились в работе немецкого энтомолога Германа Хагена (1817-1893), посвященной ископаемым насекомым из литографских сланцев Зольнгофена (южная Германия). В этой работе Хаген привел названия еще двух видов сетчатокрылых из данного местонахождения, *Gigantotermes excelsus* (Hagen, 1862) и *Osmylites protogaea* (Hagen, 1862), но без какого-либо описания и иллюстраций. Примечательно, что Хаген принял *M. heros* за гигантского термита и даже указал на его сходство с современным африканским термитом *Macrotermes bellicosus* (Smethman, 1781), самым крупным представителем Isoptera. В настоящее время *M. heros*, близкий к другому сетчатокрылому из Зольнгофена, *Mesochrysopa zitelli* (Meunier, 1898), переописан (Nel, Henrotay, 1994) и сближается с ископаемым семейством *Mesochrysopidae* (Nel et al., 2005).

Начиная с *M. heros*, юрские сетчатокрылые с территории Германии время от времени описывались наряду с другими ископаемыми насекомыми. Их разрозненные описания переработал и свел воедино «отец-основатель» палеоэнтомологии Антон Гандлирш (1865-1935) в своей фундаментальной сводке по ископаемым насекомым (Handlirsch, 1906-1908). На ее страницах он также описал семь новых видов рода *Prohemerobius* Handlirsch, 1906 из верхнего лейаса Доббертина (северо-восточная Германия). Ранее, в XIX веке, из Доббертина (Германия) и из лейаса Глостершира (Англия) отдельные сетчатокрылые описывались в работах Г. Гейница и С. Скаддера. После Гандлирша описанием Neuroptera из европейского лейаса занимался еще целый ряд исследователей (Tillyard, 1933, Bode, 1953, Whalley, 1988, Ansorge, Schlüter, 1990, Ponomarenko, 1995, Ansorge, 1996).

Сетчатокрылые из сланцев Зольнгофена и европейского лейаса более полувека оставались единственными известными Neuroptera юрского возраста, пока в двух монографиях отечественного палеоэнтомолога А.В.Мартынова (1879-1938) не появились описания пяти новых видов и родов сетчатокрылых (Martynov, 1925, 1927) из открытого в 1921 году юрского местонахождения близ деревни Галкино (Туркестанская АССР, ныне - Казахстан). После войны О.М. Мартынова (1947) описала оттуда же двух каллиграмматид, представителей одного из самых впечатляющих семейств мезозойских Neuroptera, которое до этого были известны лишь из Зольнгофена. Позже энтомолог Д.В.Панфилов, изучив новые сборы, опубликовал две работы, посвященные каллиграмматидам (Панфилов, 1968)

и остальным сетчатокрылым Каратау (Панфилов, 1980). Всего Панфилов описал 34 новых вида и 19 родов, в результате чего Neuroptera из Каратау оказались самой изученной юрской фауной отряда, «обогнав» Зольгофен и Доббертин, большинство сетчатокрылых из которых на тот момент нуждались в переописании, поскольку рисунки Гандлирша и его предшественников отличались низким качеством (позже многие таксоны были переописаны: см. Nel, Henrotay, 1994, Ponomarenko, 2003, Shi et al., 2013). Отдельные сетчатокрылые из Каратау описывались также зарубежными специалистами (Cockerell, 1928, Meinander, 1975, Nel et al., 2005, Engel, 2005).

Сетчатокрылые из других юрских местонахождений Центральной Азии (в настоящей работе мы понимаем под Центральной Азией среднеазиатские республики бывшего СССР и Монголию) были изучены хуже и по совокупному числу находок почти в 2 раза уступают Каратау. В 1937 году Мартынов по фрагменту дистальной половины крыла описал новый вид и род *Mesopolystoechus apicalis* из киргизского местонахождения Шураб I (нижняя юра). Позже О.В.Мартынова (1949) привела изображение фрагмента крыла, найденного в Согютах (Киргизия, нижняя юра), который, по ее мнению, относится к этому же виду. Из Согютов она описала также два новых вида осмилид (Мартынова, 1958). Изучением Neuroptera из других юрских местонахождений Центральной Азии занимался А.Г. Пономаренко: он описал 4 новых вида и рода из Баян-Тэга и Ошин-Боро-Удзюр-Улы, Монголия (Пономаренко, 1984, 1992). Также в его работах (Пономаренко, 1984, 1985) приводятся описания нескольких юрских сетчатокрылых из Прибайкалья, Забайкалья и Восточной Сибири (Кубеково).

В целом юрские сетчатокрылые Центральной Азии (все они найдены в континентальных отложениях) остаются недостаточно изученными. Это справедливо и для Neuroptera из Каратау. Несмотря на работы Панфилова и других исследователей, фауна сетчатокрылых Каратау описана лишь частично. Поскольку все описания были выборочными, не существует каких-либо данных относительно частоты встречаемости различных групп Neuroptera в ориктоценозе, хотя Каратау, учитывая обилие собранных там сетчатокрылых, является одним из немногих мезозойских местонахождений, для которого такая статистика представляется осмысленной. Neuroptera из ряда других центральноазиатских местонахождений (Киргизия: Сай-Сагул, Саук-Таньга, Монголия: Бахар, Шар-Тэг, Хоутийн-Хотгор) не были обработаны вовсе.

Изучение юрских сетчатокрылых Центральной Азии стало особенно актуальным в свете возросшего числа публикаций о мезозойских Neuroptera. Этот рост был связан с обработкой китайского материала из средней юры Даохугоу (рядом с одноименной

деревней, Внутренняя Монголия) и нижнего мела Исяня (несколько точек на территории китайской провинции Ляонин, где обнажается одноименная формация). До середины 1990-х единственными известными китайскими Neuroptera юрского возраста были 4 вида сетчатокрылых, описанные палеоэтнологом Хун Ю-Цун (Hong, 1982, 1983) из отложений формации Хайфангтоу (провинция Ляонин), причем качество этих описаний было невысоким. Однако к настоящему моменту из Даохугоу описано более 70 новых видов Neuroptera, из Исяня - более 20, в последние несколько лет ежегодно публикуется не менее 3-4 статей, посвященных сетчатокрылым из этих двух местонахождений. Многие Neuroptera, представленные в юре Центральной Азии, встречаются также в Даохугоу и Исяне, причем там они нередко отличаются лучшей сохранностью. Поэтому их описания нередко помогают в работе с центральноазиатскими коллекциями.

Глава 2. Отряд Neuroptera

2.1. Система и биология современных Neuroptera.

Современные представители отряда Neuroptera распространены всеветно и относятся к 16 семействам, самыми крупными из которых являются Мугмеонтиды (2000 видов), Хризопиды (1200 видов), Немеробииды (550 видов), Конюптеригиды (500 видов), Аскалaphиды (450 видов) и Мантиспиды (400 видов). Остальные семейства - Беротиды, Итониды, Дилариды, Немоптериды, Неврортиды, Нимфиды, Сисуриды, Осмилиды, Полистоэчотиды, Психопсиды - значительно уступают им по числу видов. Стоит отметить, что некоторые исследователи (Aspöck, Mansell, 1994) выделяют также семейство Рхачиберотиды (в настоящей работе мы рассматриваем его как подсемейство Беротиды). Недавно было предложено объединить Полистоэчотиды с семейством Итониды (Winterton, Makarkin, 2010), в настоящей работе они рассматриваются как два отдельных семейства. Различные специалисты, описывая ископаемых сетчатокрылых, относили их к многочисленным вымершим семействам, однако в настоящее время общепринятыми можно считать лишь 14 из них: Пермитониды, Археосмилиды, Саукросмилиды, Панфиловииды, Каллиграмматиды, Бронгниртиеллиды, Граммолингиды, Аетхограмматиды, Параксенеуриды, Прохемеробииды, Осмилопсихопиды, Месохризопиды, Палаеолеонтиды, Диптеромантиспиды. По мере дальнейшего изучения ископаемого материала их число, вероятно, возрастет.

Представители Neuroptera отличаются крайне разнообразным строением и жилкованием крыльев. Например, сетчатокрылые из семейства Конюптеригиды обладают крыльями длиной 2-3 мм с крайне редуцированным жилкованием (они утратили субкостальные жилки и концевые развилки, характерные для Neuroptera). Напротив, сетчатокрылые из ископаемого семейства Каллиграмматиды, чей внешний облик напоминает современных дневных бабочек, обладают крупными крыльями длиной до 12 см с очень обильным жилкованием. Несмотря на то, что для большинства Neuroptera характерна четырехкрылость, в различных группах наблюдаются переходы к двукрылости (например, ископаемое семейство Диптеромантиспиды (см. Makarkin et al., 2013a) и рецентный вид *Psectra diptera* (Burmeister 1839), Немеробииды) или сильная редукция задних крыльев (семейство Немоптериды).

Несмотря на разнообразный внешний облик сетчатокрылых, монофилия отряда не вызывает сомнений, поскольку для ротового аппарата всех личинок Neuroptera характерна

уникальная особенность - наличие пары сосательных трубочек. Они представляют собой вытянутые полые образования, каждое из которых образовано двумя створками: одна из створок является видоизмененной мандибулой, а другая - максиллой. Сосательные трубочки отличают сетчатокрылых от двух других отрядов, входящих в состав надотряда Neuropterida - вислоккрылок Megaloptera и верблюдонок Raphidoptera. Личинки двух этих отрядов обладают грызущим ротовым аппаратом и мандибулами и максиллами стандартного строения, переходные формы между строением ротового аппарата личинок сетчатокрылых и остальных Neuropterida неизвестны (Withycombe, 1925). Как отмечают исследователи, «сосательные трубочки личинок [сетчатокрылых] - это не только самая впечатляющая аутапоморфия, но и магическая формула, определившая их многообразие в водной и наземной среде» (Aspöck et al., 2001). Эту особенность Neuroptera также необходимо принимать во внимание и при анализе их палеонтологической летописи, хотя в ней сетчатокрылые представлены почти исключительно имаго (личинки Neuroptera известны только из янтарей).

Строение ротового аппарата личинок Neuroptera позволяет им питаться исключительно жидкой пищей. Поскольку другой их особенностью является замкнутая средняя кишка, то личинки сетчатокрылых не могут выделять экскрементов. Следовательно, их пища должна отличаться высокой питательностью (Withycombe, 1925) и не содержать много воды и трудно перевариваемых веществ, имеющих в растительных тканях. Поэтому практически все личинки Neuroptera - хищники, за исключением двух небольших семейств Ithonidae и Polystoechotidae, чьи личинки обитают в почве и питаются, прокалывая корни растений (Aspöck et al., 2001). От формы сосательных трубочек зависит характер добычи сетчатокрылых - личинки с прямыми трубочками могут питаться только малоподвижной добычей (так, Sisyridae высасывают содержимое губок, Osmylidae преимущественно питаются личинками Chironomidae и Tipulidae, а Ithonidae и Polystoechotidae растительноядны). В то же время личинки с загнутыми сосательными трубочками (например, Myrmeleontidae) могут охотиться и на более подвижных беспозвоночных (Withycombe, 1925). Хищниками являются также и подавляющее большинство взрослых сетчатокрылых: они поедают беспозвоночных с мягкими покровами, таких, как тли и листоблошки. Рацион имаго Neuroptera может дополнять медвяная роса и пыльца (Devetak, Duelli, 2007), Nemopteridae, по-видимому, питаются исключительно пыльцой: по наблюдениям Тьедера (Tjeder, 1967) кишечники южноафриканских немоптерид набиты исключительно пыльцой и не содержат остатков каких-либо артропод. В то же время личинки Nemopteridae, как и у всех остальных

Мурмеонтиформия, хищные, и питаются преимущественно сеноедами и личинками жуков-кожеедов.

Третьей отличительной особенностью личинок Neuroptera, помимо сосательных трубочек и замкнутой средней кишки, является наличие мальпигиевых сосудов, впадающих в заднюю кишку и вырабатывающих шелк. Он выделяется через анальное отверстие и служит при постройке кокона при окукливании.

Личинки всех Neuroptera наземные, за исключением Nevrothidae (обитают на дне быстрых рек) и Sisyridae (обитают на пресноводных губках). Кроме того, личинки двух подсемейств Osmylidae, Osmylinae и Kempyninae, приурочены к берегам водоемов. В то же, например, осмилиды из подсемейств Porisminae and Eidoporisminaе (Австралия) живут на коре эвкалиптов, растущих далеко от воды (Cover, Resh, 2008). Наличие водных личинок может указывать на примитивность Nevrothidae и Sisyridae в том случае, если вислокрылки, имеющие водных личинок, являются сестринской группой Neuroptera. Однако согласно альтернативной гипотезе Megaloptera являются сестринской группой Raphidoptera (личинки верблюдонок наземные), и, следовательно, Neuropterida переходили к водным личинкам дважды. Поэтому наличие водных личинок у Nevrothidae и Sisyridae может быть апоморфией, а не предковым признаком.

Филогения Neuroptera является спорным вопросом и активно обсуждается в литературе последних лет. Гримальди и Энгель (Grimaldi, Engel, 2005), вслед за Аспёк (Aspöck et al., 2001), выделяют три подотряда сетчатокрылых - Nevrothiformia, Мурмеонтиформия и Немеобииформия. Однако монофилия только одного из этих подотрядов, Мурмеонтиформия, который включает пять семейств (Ascalaphidae, Мурмеонтиде, Немоптериде, Нимфиде и Психопсиде) не вызывает сомнений у других исследователей (Winterton et al., 2010). Близость семейств, входящих в этот подотряд, отмечалась и ранее - в частности, их сближали, исходя из наличия зубчатых мандибул у личинок (Withycombe, 1925). Подотряд Немеобииформия, в который объединяются все остальные семейства сетчатокрылых, за исключением Nevrothidae (Aspöck et al., 2001), крайне гетерогенен и по-видимому, является сборной группой. Не вызывает особых сомнений (Aspöck et al., 2001, Winterton et al., 2010) только существование двух пар близких семейств в рамках Немеобииформия - Веротиде и Мантиспиде (особенно близки они были на юрском этапе эволюции) и Итониде и Полистоэчотиде.

Семейство Nevrothidae, на основании морфологии личинок и имаго (Aspöck et al., 2001, Beutel et al., 2010), а также молекулярного анализа (Haring, Aspöck, 2004) выделяется

в отдельный подотряд *Nevrorthiformia*, сестринский по отношению ко всем остальным *Neuroptera*. Согласно альтернативной гипотезе (Winterton et al., 2010), которая также строится на молекулярных и морфологических данных, сестринской группой по отношению к остальным сетчатокрылым являются не *Nevrorthidae*, а *Coniopterigidae*, причем последние, согласно расчетам авторов данной гипотезы, существовали с ранней перми. С палеонтологической точки зрения данная версия выглядит сомнительно: первые *Coniopterigidae* достоверно известны лишь из нижнемелового ливанского янтаря (Azar et al., 2000), насекомое, описанное как кониоптеригида из верхней юры Каратау (Meinander, 1975), возможно, не относится к этому семейству. *Coniopterigidae* обладают крайне видоизмененным жилкованием, которые неизвестно среди пермских сетчатокрылых. *Nevrorthidae* в качестве сестринской группы остальных *Neuroptera* смотрятся более убедительно, хотя самые древние из известных представителей семейства происходят из балтийского янтаря, поздний эоцен (Nel et al., 1997). Тем не менее, *Nevrorthidae* по жилкованию ближе к пермским сетчатокрылым, хотя сходство жилкования, в особенности такого генерализованного, как у *Nevrorthidae* (и внешне похожих на них *Sisyridae*) еще не говорит о реальном родстве. В этой связи стоит отметить, что при реконструировании филогении современных *Neuroptera* жилкование крыльев практически не принимается во внимание, тогда как при изучении ископаемых сетчатокрылых (не считая найденных в янтарях) жилкование часто является практически единственным ориентиром. Поэтому использование палеонтологических данных при обсуждении системы современных *Neuroptera* в ряде случаев представляется затруднительным.

2.2. Строение крыльев и номенклатура жилкования *Neuroptera*.

Работа с ископаемыми *Neuroptera* в большинстве случаев ведется по их крыльям. Даже в тех случаях, когда вместе с крыльями сохраняется тело, его строение бывает малоинформативно (за исключением насекомых, сохранившихся в янтарях) и всё равно приходится главным образом ориентироваться на жилкование крыла, работу с которым, однако, затрудняет его сильная изменчивость, особенно по сравнению с другими отрядами, такими как *Diptera* или *Hymenoptera*.

В работе используются следующие сокращения номенклатуры жилкования: h – humeralis (плечевая жилка), C – costa (костальная жилка), Sc – subcosta (субкостальная жилка), R1 – radius (радиальная жилка), Rs – radial sector (радиус-сектор), MA – anterior media (медиальная жилка антериор), MP – posterior media (медиальная жилка постериор), CuA – anterior cubitus (кубитальная жилка антериор), CuP – posterior cubitus (кубитальная жилка постериор), A – anal (анальная жилка).

Среди исследователей существуют различные точки зрения на жилкование Neuroptera, прежде всего это касается строения медиальной жилки и первого ответвления Rs. В работе мы следовали взглядам Мартынова (Martynov, 1928). Он впервые высказал гипотезу, согласно которой медиальная жилка у всех сетчатокрылых имеет две ветви МА и МР, причем МА у самого основания впадает в ствол Rs и, соответственно, первая ветвь Rs должна считаться МА, а вторая ветвь медиальной жилки, МР, остается свободной. Исходное состояние, когда и МА и МР свободны, утрачено уже у большинства пермских представителей отряда (Новокшенов, 1996), но его, тем не менее, изредка можно наблюдать в задних крыльях некоторых таксонов (например, *Sauktangida aenigmatica* Khramov, 2014, нижняя-средняя юра Киргизии).

У многих ископаемых и современных Neuroptera в заднем крыле между основаниями МР и Rs можно наблюдать небольшую продольную или косую жилку (иногда обозначаемую буквой x, иногда b, см. рис. 2). Она, согласно концепции Мартынова, является основанием МА, остальная часть которой слилась с Rs. В переднем крыле такой структуры не наблюдается, впрочем, и в задних крыльях она также может отсутствовать (Carpenter, 1943).

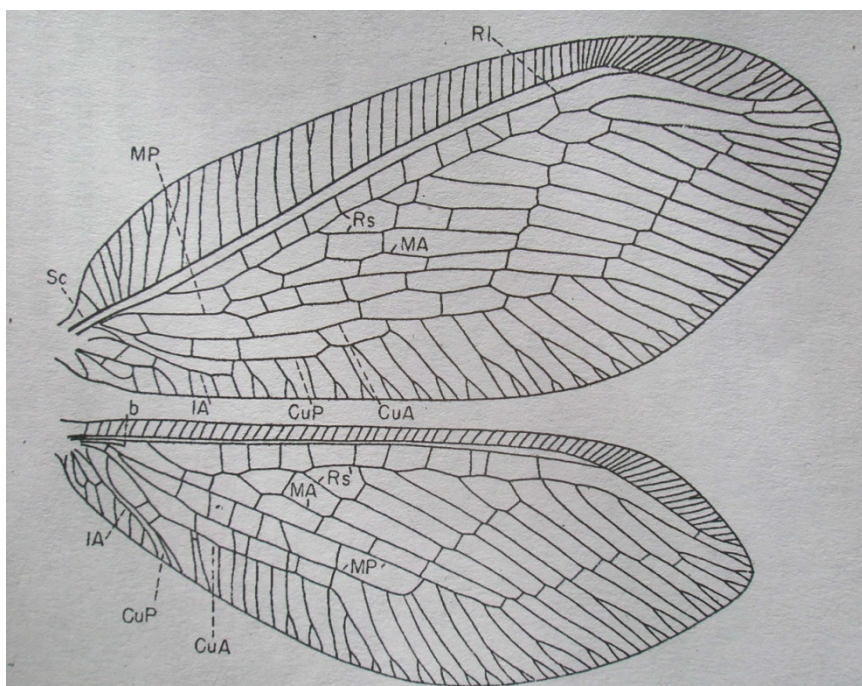


Рис.1 Переднее и заднее крыло *Gryposmylus pubicosta* (Walker, 1860), сем. Osmylidae. b – базальная часть МА. По Carpenter, 1943.

Концепция Мартынова постепенно возобладала, хотя и в прошлом, и в настоящем у нее остаются противники. Так, Б. Тьёдер (Tjeder, 1957) отмечал, что, как показывает исследование куколок Coniopterygidae и Chrysopidae, медиальная жилка закладывается как единая ветвь трахеи, которая не сливается с R или Rs, а ветвится уже ближе к середине, следовательно, MP по терминологии Мартынова есть на самом деле не задняя ветвь медиальной жилки, а вся эта жилка, а косая жилка в заднем крыле, соединяющая MP (по терминологии Мартынова) и Rs – не остаток MA, а просто поперечная жилка r-m. Тилльярд же (Tillyard, 1916) считал эту жилку остатком первого ответвления Rs, которое впало в медиальную жилку.

Освальд указывал, что поскольку развитие и строение переднего и заднего крыльев у Neuroptera (Oswald, 1993) часто существенно отличаются, то нельзя на основании впадения MA в Rs в заднем крыле делать аналогичное утверждение о переднем крыле. Данная проблема носит во многом методологический характер, в нашей работе мы следуем концепции Мартынова, так как в современной литературе, особенно касающейся ископаемых Neuroptera, она преобладает.

Крылья многих Neuroptera опушены. Волоски обычно располагаются в один или несколько рядов вдоль основных жилок, в некоторых случаях также имеются и на поперечных жилках. На ископаемых образцах обычно видны основания волосков – темные точки, в некоторых случаях – и сами волоски, особенно на крае крыла, если крылья были обильно опушены (напр., у Kalligrammatidae).

Также по переднему и по заднему краю крыла иногда могут иметься трихозории, короткие вставочные жилки, расположенные между концевыми развилками продольных жилок. На крыльях некоторых Neuroptera (например, Osmylidae) присутствуют нигматы – небольшие округлые выпуклые железистые образования. Степень сохранности не всегда позволяет выявить такую микроструктуру крыльев, как трихозории и нигматы. У некоторых сетчатокрылых также имеется птеростигма, кутикулярное утолщение у переднего края крыла, обычно в районе впадения в него Sc. На наличие птеростигмы указывает затемнение соответствующего участка. Поперечные жилки у Neuroptera могут быть разбросаны хаотически, однако часто они выстроены в линии, так называемые ступенчатые ряды поперечных жилок (в англоязычной литературе - gradate series of crossveins). Например, на рис. 1 можно видеть два таких ряда - внешний и внутренний.

Основные продольные жилки у Neuroptera по характеру ветвления подразделяются на два типа - гребенчатые и дихотомически ветвящиеся (см. рис. 2). В первом случае ствол

основной жилки идет параллельно или под небольшим наклоном, и от него последовательно отходят концевые жилки, образуя подобие гребенки. Во втором случае жилка идет под сильным наклоном и распадается на два ответвления, которые, в свою очередь, продолжают дихотомировать, поэтому ни ствола жилки, ни самой гребенки здесь выделить невозможно.

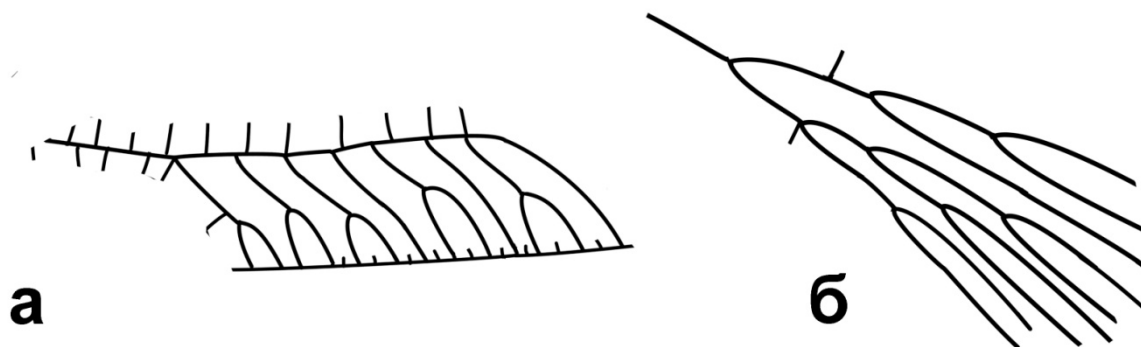


Рис. 2. Жилка A1. а - гребенчатый тип ветвления, *Arbusella bella* Khranov, 2014 (Osmylidae), б - дихотомический тип ветвления, *Osmylopsychoides* sp., ПИН № 2554/760 (Osmylopsychopidae). Не в масштабе.

Крыло Neuroptera рельефно, часть жилок лежит вне плоскости крыловой лопасти. По отношению к дорсальной стороне крыла отчетливо вогнута вниз Sc, выпуклы R1, CuA и A1 (на противоположной стороне крыла ситуация противоположна). В некоторых случаях рельеф крыла помогает идентифицировать жилки.

2.3. Палеонтологическая летопись Neuroptera.

Пермь. Древнейшие сетчатокрылые были описаны из двух нижнепермских местонахождений - Чекарда (Пермская область) и Эльмо (Канзас, США). Из Эльмо известен только один вид сетчатокрылых, *Elmothone martynovae* Carpenter, 1979 (насекомые, описывавшиеся из Эльмо Тилльярдом (Tillyard, 1932, 1937) в качестве сетчатокрылых Permoberothidae, скорее всего, не относятся к Neuroptera). Из Чекарды же описана достаточно богатая фауна Neuroptera, 7 родов и 9 видов (Вилесов, 1995). Это небольшие насекомые (длина переднего крыла 6-8 мм, у самого крупного, *Okolpania captiosa* Vilesov, 1995 она достигала 13,5 мм), для большинства из них характерна сильно разветвленная MP в переднем крыле и неветвящаяся (или с небольшим развилком у самого края крыла) CuP. Верхнепермские Neuroptera найдены в большом числе местонахождений, расположенных в Австралии (Бельмонт; Tillyard, 1922, 1926, Riek, 1953), России (Сояна,

Тихие горы, Каргала; см. Мартынова, 1952, Новокшенов, 1996), Казахстане (Караунгир; Вилесов, Новокшенов, 1994) и Монголии. По жилкованию описанные верхнепермские сетчатокрылые (*Neuroptera* достаточно обильны в местонахождениях этого возраста) существенно не отличаются от нижнепермских, за исключением двух австралийских видов рода *Permorapisma* Tillyard, 1926, выделяющихся обилием поперечных жилок. Пермские сетчатокрылые напоминают некоторых современных некрупных *Neuroptera* с генерализованным жилкованием, таких как *Dilaridae*, *Nevorthidae* и *Sisyridae*, отличаясь от них, как правило, большим количеством ветвей *Rs* и обильно ветвящимися жилками в костальном поле. Новокшенов (1996) поместил большинство пермских сетчатокрылых, которые ранее описывались в разных семействах, в единое семейство *Permithonidae*, поскольку признаки, по которым эти семейства различались (положение дистальных участков *Sc* и *R1*) оказались неработающими.

Триас. Семейство *Archeosmylidae*, типичное для триаса, известно, начиная с верхней перми (Бельмонт; Riek, 1955, Бабий камень, Пономаренко, Щербаков, 2004). Макаркин с соавторами (Makarkin et al., 2014) относят к нему, помимо типового вида, три вида *Lithosmylidia* Riek 1955, найденных в среднем и верхнем триасе Австралии (Lambkin, 1988), а также неописанных сетчатокрылых со сходным жилкованием из средне-верхнетриасового местонахождения Мадыген (Киргизия). Возможно, триасовые археосмилиды являются предками *Osmylidae* (Makarkin et al., 2014), которые достигают расцвета в юре. *Archeosmylidae*, так же, как и *Osmylidae*, обладают гребенчатой *CuA* и *A1* в переднем крыле и отличаются от них простой *CuP* в переднем крыле, не ветвящейся гребенчато, и более косо идущими ветвями *CuA* и *A1*. Из верхнего триаса, согласно предположению Макаркина и др. (Makarkin et al., 2011), происходят вероятные предки и другого рецентного семейства, *Berothidae*. Они описаны (Riek, 1955) из Квинсленда (Австралия) и относятся к малоизученному семейству *Mesoberothidae*.

В среднем и верхнем триасе впервые появляются крупные ширококрылые многожилковые формы сетчатокрылых, совершенно отсутствовавшие в перми и которые затем будут очень широко представлены в юрских и меловых местонахождениях. Все они описаны из Австралии: *Petropsychops* Riek, 1956, *Gayndahpsychops* Lambkin, 2014, *Protopsychoptis* Tillyard 1917, *Osmylopsychoptis* Tillyard 1923 (типовой род ископаемого семейства *Osmylopsychoptidae*), *Triassopsychoptis* Tillyard, 1922 и *Archeopsychoptis* Tillyard 1919. Два последние рода некоторые авторы (Peng et al. (2011)) относят к рецентному семейству *Psychoptidae*, однако жилкованием эти рода сильно отличаются от современных психопсид. Семейственная принадлежность многих таких форм остается под вопросом, поэтому в

дальнейшем мы будем называть их психопсидообразными сетчатокрылыми (такие Neuroptera описывались в семействах Brongniartiellidae, Osmylopsychopidae, Psychopsidae и иногда в Prohemerobiidae и Polystoechotidae). Неописанные психопсидообразные имеются также в среднем-верхнем триасе Мадыгена (Shcherbakov, 2008).

Юра. Древнейшим юрским местонахождением ископаемых сетчатокрылых можно считать Согюты (Киргизия), датируемое нижним лейасом. Сетчатокрылые из Согютов вместе с другими юрскими сетчатокрылыми Центральной Азии будут рассмотрены в главе 3.

Нижнеюрские сетчатокрылые, известные из Европы, происходят из близковозрастных морских отложений (низы тоарского яруса), которые обнажаются в Германии (Гриммен, Доббертин, Брауншвейг), Люксембурге (Башараж) и Англии (Глостершир). Фауны насекомых, известные из этих местонахождений, очень похожи (Ansonge, 2002). Эти насекомые обитали по берегам островов, входивших в состав архипелага, который в тот период существовал на месте современной Европы. Различия между энтомофаунами из различных лейасовых местонахождений обусловлены главным образом различной удаленностью от берега тех точек, где формировались отложения - в Брауншвейге, где расстояние от берега было больше, в захоронении возрастал процент хороших летунов, например стрекоз. Согласно Анзорге (2002), в Брауншвейге также выше доля двукрылых и сетчатокрылых, чем в Гриммене и Доббертине (доля Neuroptera соответственно 9,6%, 3,3% и 4,3%). В дальнейшем мы будем рассматривать сетчатокрылых из верхнего лейаса Европы как один комплекс. Наиболее типичными компонентами этого комплекса являются: (1) представители рода *Prohemerobius* Handlirsch, 1906 с небольшими (5-8 мм) овальными крыльями, 5-10 ветвями Rs, не сливающимися Sc и R1, CuA и CuP, заканчивающимися несколькими гребенчато отходящими жилками; Пономаренко (1995) относит к этому роду также сетчатокрылых, описанных в составе рода *Archeosmylus* из верхнего лейаса Англии (Whalley, 1988). (2) Небольшие (до 16 мм) психопсидообразные *Actinophlebia* Handlirsch 1906 и *Parhemerobius* Bode, 1953 с субтреугольными крыльями.

Также в это комплекс входят одни из первых Osmylidae, относящиеся к роду *Mesosmylina* Bode, 1953, и древнейшие представители юрского семейства Panfiloviidae (*Eripanfilovia fasciata* (Ponomarenko, 1995)). В верхнем лейасе существовали сетчатокрылые с достаточно специализированным жилкованием, такие как *Protoaristenymphes bascharagensis* Nel and Henrotay, 1994 и *Liassochrysa stigmatica* Ansonge et Schlüter, 1990 с выраженной птеростигмой. Относительно таксономического статуса *L. stigmatica* существуют разные мнения: одни относят *Liassochrysa* к предкам Chrysopidae (Nel et al.,

2005), другие - к предкам *Berothidae* и *Mantispidae* (Wedmann, Makarkin, 2007). Интересно, что вся эта верхнелейасовая фауна сетчаткорылых, как и других ископаемых насекомых данного возраста, существовала в период резкого потепления климата, произошедшего в начале тоара, возможно, вследствие эпизодов вулканизма (Suan et al., 2008). Тоарское климатическое событие сопровождалось подъемом уровня моря, повышением температуры поверхностных слоев океана на 7-13 градусов, увеличением содержания CO₂ в атмосфере и аноксией в океане (благодаря бескислородным условиям сформировались посидониевые и зеленые сланцы, богатые ископаемыми насекомыми и позвоночными).

Следующими по возрасту (не считая немногочисленных *Neuroptera* в юре Сибири и Забайкалья) являются сетчатокрылые из местонахождения близ деревни Даохугоу, которая расположена в китайской провинции Внутренняя Монголия, на границе с провинцией Ляонин. Сетчатокрылые найдены и по ту сторону этой границы, на территории провинции Ляонин, в отложениях формации Хайфаньгоу (Haifanggou). По мнению ряда исследователей, в Даохугоу обнажается формация Джулиньшан (Jiulongshan), причем она тождественна формации Хайфаньгоу, чьи выходы расположены в провинции Ляонин (Hou et al., 2012, Huang et al., 2006). Согласно другой точке зрения, слои Даохугоу (Daohugou Beds) следует считать выходами формации Тяоджишан (Tiaojishan), покрывающей формацию Джулиньшан (Liu et al., 2012).

Помимо насекомых, в Даохугоу очень обильны конхостраки, устилающие поверхность напластования, позвоночные представлены саламандрами, динозаврами, птерозаврами и млекопитающими. Особый комплекс позвоночных, найденный в Даохугоу и соседних местонахождениях на территории провинций Ляонин и Хэбэй, получил название биоты Даохугоу (Sullivan et al., 2014). Для вулканических пород, перекрывающих озерные отложения в районе Даохугоу, было выполнено несколько радиоизотопных датировок - исходя из них, возраст данного местонахождения традиционно оценивается как бат-келовой (Yang et al., 2012), или, согласно последним исследованиям, как келловой-оксфорд (Liu et al., 2012). В Даохугоу найдено более 2000 *Neuroptera* (Yang et al., 2012) - по этому показателю оно является наиболее богатым мезозойским местонахождением.

В 5.1.1 будут приведены данные по количественному составу сетчатокрылых Даохугоу, хранящихся в коллекции Нанкинского института геологии и палеонтологии. Однако большая часть сборов из данного местонахождения хранится в коллекции Педагогического столичного университета (Пекин) - количественный состав *Neuroptera* из пекинской коллекции остается точно неустановленным. Согласно наблюдениям Владимира Макаркина и Кван Яна (Yang et al., 2012), работавшим с данной коллекцией, больше всего в

Даохугоу представителей *Osmylidae*, часто встречаются *Chrysopidae*, *Grammolingiidae*, *Saucrosmylidae*, *Ithonidae*, *Kalligrammatidae*, *Psychopsidae*, *Osmylopsychopidae* и *Parakseneuridae*. Представители *Berothidae*, *Mantispidae*, *Panfiloviidae*, *Nymphidae*, *Brongniartiellidae* попадаются редко. Эти выводы в целом подтвердились при работе с нанкинской коллекцией - поскольку она как минимум в 10 раз меньше пекинской, автору настоящей работы не удалось обнаружить в ней представителей вышеперечисленных редких семейств (практически каждое из них, насколько можно судить по опубликованным данным, в пекинской коллекции представлено менее чем десятью экземплярами).

Уникальной особенностью фауны сетчатокрылых Даохугоу является наличие *Saucrosmylidae*, ископаемого семейства крупнокрылых *Neuroptera*, которое неизвестно из других местонахождений, за исключением фрагментарных находок в юре Бахара и Хоутийн-Хотгора. Для этого семейства характерно большое количество ячеек между *R1* и *Rs* - данный признак не встречается ни у каких других *Neuroptera*. Строением анальных и кубитальных жилок (в особенности наличием ячеек между анальными жилками) *Saucrosmylidae* напоминают представителей двух других юрских семейств, *Panfiloviidae* и *Grammolingiidae*. Большая часть *Osmylidae*, которые доминируют в Даохугоу, остаются неизученными. Пока отсюда были описаны представители лишь трех подсемейств: *Protosmylinae*, *Gumillinae* и *Kempyninae*. Все эти три подсемейства достаточно типичны для юры. Кроме того, из Даохугоу в составе *Spilosmylinae* был описан *Palaeothyridosmylus septemaculatus* Wang et al, 2009 (его отнесение к данному подсемейству вызывает вопросы) и осмилоид *Archaeosmylidia fusca* Makarkin et al., 2014, близкий к пермо-триасовым *Archeosmylidae*.

Из восьми родов каллиграмматид, представители которых описаны из Даохугоу, четыре встречаются за его пределами (в Каратау, Зольнгофене и Исяне, см. ниже), еще четыре, возможно, эндемичны для данного местонахождения: *Sinokalligramma*, *Protokalligramma*, *Kallihemerobius* и *Apochrysogramma*. Также из Даохугоу описывались представители *Psychopsidae*, *Aetheogrammatidae*, *Grammolingiidae*, *Panfiloviidae*, *Berothidae*, *Mantispidae*, *Polystoechotidae*, *Nymphidae*, *Psychopsidae* и *Parakseneuridae* - они будут обсуждены ниже при анализе юрских сетчатокрылых Центральной Азии. Стоит подчеркнуть, что в Даохугоу впервые появляются *Chrysopidae*, одно из самых распространенных и хозяйственно-значимых семейств *Neuroptera* в наши дни. Хризопиды представлены в Даохугоу неописанными видами рода *Mesurochrysa* Martynov, 1927 (подсемейство *Limaiinae*). Начиная с Даохугоу и вплоть до конца нижнего мела

Mesurochrysa будет одним из самых распространенных родов Neuroptera. Представители подсемейства *Limaiinae* просуществовали вплоть до кайнозоя.

Из отложений Хайфаньгоу было описано всего пять видов: *Sinopsychops chengdeensis* Hong, 1982, *Veipiaopsychops triangulata* Hong, 1983, *Mesopolystoechus wangyingziensis* Hong, 1983, *Sinosmylites pectinatus* Hong, 1983 и *Kalligramma jurarchegonium* Zhang, Zhang, 2003. Первые три вида описаны по фрагментарному материалу, качество самих описаний низкое, так что в настоящей работе они рассматриваться не будут. Представители родов *Sinosmylites* и *Kalligramma* известны также и из Даохугоу.

Из среднеюрского местонахождения Кубеково (Красноярский край) по фрагментарному материалу было описано всего три вида сетчатокрылых (Пономаренко, 1985), один из которых, *Sibosmylina libelluloides* Ponomarenko, 1985, по-видимому, вообще не относится к Neuroptera. Если говорить о неописанном материале, то в сборах из Кубеково, как и в Даохугоу, преобладают представители *Osmylidae*, в частности, осмилиды подсемейства *Gumillinae* - одна из них, ПИН № 1255/1100, очень напоминает *Epiosmylus panfilovi* Ren et Yin, 2002 из Даохугоу и, возможно, относится к тому же виду. Возможно, это указывает на близкий возраст данных местонахождений.

Единственным видом юрских сетчатокрылых, описанным из Прибайкалья, является *Liassopsychops sibirica* Ponomarenko, 1984 (нижняя-средняя юра, р.Ия, Иркутская область), известный по фрагменту достаточно крупного крыла. Из Забайкалья известны три вида Neuroptera. Из них *Sibithone dichotoma* Ponomarenko, 1984 (нижняя-средняя юра Новоспасское, Бурятия) относится к предковому стволу беротид и мантиспид. Не считая разветвленных жилок в костальном поле и наличия возвратной жилки, он напоминает примитивных юрских беротид из рода *Sinosmylites*, также *S. dichotoma* близок к юрским-нижнемеловым мантиспидам из рода *Mesithone*. Два других сетчатокрылых, *Angarogramma incerta* Ponomarenko, 1984 и *Osmylites udensis* (Ponomarenko, 1984), описаны по материалу плохой сохранности - последний вид, возможно, не относится к роду *Osmylites*, известному из Каратау и Зольнгофена.

Литографские сланцы Зольнгофена (Бавария, нижний титон), откуда происходит знаменитый археоптерикс, формировались в условиях морских лагун, так что оттуда известны в основном крупные летающие насекомые, включая сетчатокрылых. Помимо калиграмматид, в Зольнгофене хорошо представлены *Nymphidae* (*Mesonymphes hageni* Carpenter, 1929, *N. priscus* (Weyenbergh, 1869), *N. braueri* Haase, 1890, *N. lithographicus* Handlirsch, 1906) и психопсидообразные (*Mesopsychopsis hospes* (Germar 1839),

Brongniartiella inconditissimi Handlirsch 1906 и *B. gigas* (Weyenbergh 1869)). Из этого местонахождения описано также несколько сетчатокрылых, которых сложно с уверенностью отнести к какому-либо известному хорошо очерченному (а не формальному) семейству: *Creagroptera schwertschlagerei* Handlirsch, 1906, *Gigantotermes excelsus* (Hagen, 1862) *Osmylites excelsa* (Oppenheim, 1888), *Archegetes neuropterorum* Handlirsch, 1906 и др. В этом отношении Зольнгофен напоминает Каратау, откуда описано несколько сетчатокрылых неясного таксономического положения (например, *Pronymphytes elegans* Panfilov, 1980 и *Osmyloides distinctus* Panfilov, 1980). Хотя Панфилов поместил их в семейство *Osmylidae*, к настоящим осмилидам они отношения не имеют. Нельзя исключать, что они, как и некоторые вышеперечисленные рода из Зольнгофена, ближе к *Polystoechotidae* и *Ithonidae*. Так или иначе, эти находки свидетельствуют о существовании своеобразной верхнеюрской фауны сетчатокрылых, которая пока не укладывается в рамки уже известных семейств.

В Зольнгофене впервые появляются представители семейства *Mesochrysopidae* (*Mesochrysopa zitteli* (Meunier, 1896) и, возможно, *Mesotermes heros* (Hagen, 1862)). Это семейство очень характерно для нижнего мела. Крылья мезохризопид легко узнаваемы по «треугольнику», образованному MP , слившейся с CuA (у *M. zitteli* процесс их слияния только начался), мезохризопиды обладают многочисленными поперечными жилками и, как правило, так называемыми бенксовыми линиями (Banksian lines), продольными складками, в количестве одной-двух пересекающими крыло. Сетчатокрылые таких юрских родов, как *Protoaristenymphes*, *Macronympha* и *Aristenymphes*, вопреки мнению ряда исследователей (Nel et al., 2005, Makarkin, Menon, 2005), едва ли могут быть помещены в *Mesochrysopidae* - никакого «треугольника» в их крыльях нет (MP и CuA полностью отделены друг от друга), поперечных жилок в радиальном секторе мало и они организованы в два ряда. Скорее всего, это отдельная группа сетчатокрылых. В настоящей работе с точки зрения семейственной принадлежности они рассматриваются как *incertae sedis*.

Мел. Самые древние меловые сетчатокрылые происходят из слоев группы Пурбек в Южной Англии (берриас), отложения которой, так же, как и в Зольнгофене, сформировались в условиях морских лагун. Среди сетчатокрылых Пурбека доминируют небольшие психопсидообразные (*Pterinoblattina* Scudder, 1885, *Purbepsychoopsis* Jepson et al., 2012 и *Ovalorobius* Jepson et al., 2012), найдены также представители *Osmylidae*, *Nymphidae* и *Kalligrammatidae* (род *Sophogramma* Ren et Guo, 1996, найденный также в Исяне и Байсе). *Erimesoberothesa* Jepson et al., 2012 очень похожа на примитивных юрских беротид. Находка заднего крыла *Mesurochrysa* в Пурбеке доказывает, что этот род, крайне характерный для

азиатских местонахождений средней юры-нижнего мела, присутствовал в это же время и на территории современной Европы.

Среди сетчатокрылых из слоев группы Вельд (средний валанжин - верхний баррем), перекрывающей Пурбек и образованной континентальными отложениями, психопсидообразные также доминируют (например, род *Valdipsychops* Jepson et. al., 2009). Интересно, что психопсидообразные рода *Cretapsychops* Jepson et. al., 2009 известны как из Вельда (*C. sorami* Jepson et. al., 2009), так и из Даохугоу (*C. decipiens* Peng et al., 2010). Такое распространение (Азия-Европа) в интервале средней юры-нижнего мела характерно для целого ряда сетчатокрылых: в частности, из Вельда был описан представитель рода *Kalligramma* (*K. gouscrowsoni* Jarzembowski, 2001), который впервые появляется в Даохугоу (правда, стоит отметить фрагментарность голотипа). Также в Вельде представлены *Osmylidae* (Jepson et. al., 2009).

Третьим известным комплексом нижнемеловых сетчатокрылых Европы является фауна из континентальных отложений испанского местонахождения Лас-Ойес (баррем). В ней преобладают представители *Mesochrysoptera* (см. Nel et al., 2005), относящиеся в основном к роду *Tachinymphes* Ponomarenko, 1992, известному также из Байсы и Исяня. Этот род также служит одной из иллюстраций широты ареалов нижнемеловых *Neuroptera*. В Лас-Ойесе имеются неописанные каллиграмматиды. Рода сетчатокрылых, известные из юры, здесь не представлены, тогда как в других нижнемеловых местонахождениях они довольно обычны.

Все остальные нижнемеловые сетчатокрылые (за исключением южноамериканских из формации Крато) происходят из Азии. Некоторые из них представляют собой единичные находки: например, психопсидообразные *Angaropsychops turgensis* Martynova, 1949 (Турга, Читинская область), *Kagapsychops aranea* Fujiyama, 1978 (Япония) и др. Мы охарактеризуем лишь крупные комплексы азиатских *Neuroptera*, описанные из Исяня, Бон-Цагана и Байсы.

Самой обильной и хорошо изученной фауной нижнемеловых *Neuroptera* Азии является комплекс сетчатокрылых из континентальных отложений формации Исянь (китайская провинция Ляонин) аптского возраста. Эта формация, как и формация Джилоншань, сформировалась в условиях повышенного вулканизма. Несмотря на схожую тафономию и географическую близость Исяня и Даохугоу, комплексы *Neuroptera* из этих местонахождений резко различаются. Во-первых, находки сетчатокрылых в Исяне гораздо менее многочисленны (менее 200 экземпляров), во-вторых, в Исяне полностью отсутствуют представители семейств *Grammolingiidae*, *Saucrosmylidae* и *Parakseneuridae*, очень

характерных для Даохугоу. Тем не менее, и в Исяне, и в Даохугоу присутствуют представители одних и тех же родов, например *Mesurochrysa* (из Исяня он описывался как *Lembochrysa* Ren et Guo, 1996) и некоторых каллиграмматид. Что характерно, сетчатокрылые, общие для Исяня и Даохугоу, не специфичны для Азии, а относятся к родам, очень широко распространенным в средней юре-нижнем мелу.

Chrysopidae, представленные в основном родом *Mesurochrysa*, доминируют в Исяне (почти треть находок от общего числа Neuroptera, см. Makarkin et al., 2012). Также в Исяне много Ithonidae, по-большой части неописанных (за исключением *Lasiosmylus newi* Ren et Guo, 1996). Присутствуют представители типично нижнемеловых Mesochrysopidae и близких к ним сетчатокрылых, по жилкованию напоминающих муравьиных львов (иногда их описывают в составе рецентных Murgmeleontidae, ископаемых Palaeoleontidae или без указания семейственной принадлежности (Ren, Engel, 2008, Shi et al., 2012)). В Даохугоу и те, и другие отсутствуют. Стоит отметить, что мезохризопиды появляются лишь в самом конце юры (Зольнгофен) и получают широкое распространение в нижнем мелу, мирмелеонтоиды в юре вообще не встречаются. Это одни из немногих сетчатокрылых, по которым нижнемеловые местонахождения хорошо отличимы от юрских. В то же время другие Neuroptera, относительно хорошо представленные в Исяне (Kalligrammatidae, Psychopsidae, Mantispidae) близки к тем, что известны из юры Даохугоу и Каратау.

Возраст местонахождения Байса (Бурятия, зазинская свита) точно не установлен и оценивается по палеоботаническим данным как апт, а по палеозоологическим - как валанжин-готерив (Zherikhin et al., 1999). По количеству найденных сетчатокрылых (почти 140 находок) Байса сравнима с Исянем. Chrysopidae, представленные двумя родами (*Mesurochrysa* и *Baissochrysa* Makarkin, 1997), так же, как и в Исяне, многочисленны (11,5% от общего числа ископаемых сетчатокрылых, Makarkin et al., 2012), однако доминируют в этом комплексе не Ithonidae, как в Исяне, а психопсидообразные (*Baisopsychops* Makarkin, 1997, *Pseudopsychopsis* Makarkin, 2010 и *Eripsychopsis* Makarkin, 2010). Имеются каллиграмматиды (*Sophogramma*). Из осмилид Байсы описаны два вида, *Cretosmylus sibiricus* Makarkin, 1990 и *Kempynosmylus zherikhini* Makarkin, 2014, относящихся к *Kempyninae*, имеются также неописанные кемпинины с рядом поперечных жилок в костальном поле, что характерно для юрского рода *Arbusella*. Nymphidae в Байсе представлены родами *Cretonympes* Ponomarenko, 1992 и *Mesonymphes* (*M. sibiricus* Ponomarenko, 1992), известным также из верхней юры. Макаркин и др. (2012) относят к нимфидам и *Baissoleon cretaceous* Makarkin, 1990 - он напоминает представителей рода *Chrysoleonites* Martynov, 1925, известного из Каратау (отличается от *Baissoleon* гребенчатой

A1) и неописанное сетчатокрылое ПИН № 3002/5 из местонахождения Романовка (Бурятия, зазинская свита, данный экземпляр имеет гребенчатую CuP, анальные жилки устроены также, как у *Baissoleon*). По-видимому, *Chrysoleonites* и *Baissoleon* принадлежали к группе, имевшей среднеюрское-нижнемеловое распространение. Из Байсы описаны мантиспиды рода *Mesomantispa* Makarkin 1996 и *Mesithone*, известного из Каратау. Похожие мантиспиды имеются также в Даохугоу и Исяне. Из местонахождения происходит и одна из древнейших беротид, *Pseudosisyga minima* Makarkin, 1999. В Байсе имеются также типично меловые группы - *Mesochrysopidae* (род *Tachinymphes*) и муравьиные львы, описанные в составе семейств *Babinskaiidae* и *Palaeoleontidae* (мирмелеонтоид *Baisopardus* Ponomarenko, 1992 известен также из формации Крато, см. Heads et al., 2005).

В местонахождении Бон-Цаган (Монголия), чей возраст трактуется как баррем-апт, найдено около 170 Neuroptera, большая часть из которых остается неизученными. Из Бон-Цагана описаны представители 5 родов - общераспространенного в средней юре-нижнем мелу рода *Mesurochrysa*, двух мирмелеонтоидных родов неясной семейственной принадлежности, *Cretoleon* Ponomarenko, 1992 и *Paracroce* Ponomarenko, 1992, а также *Tachumerobius* Ponomarenko, 1992, чье необычное жилкование не позволяет сблизить его с какой-либо известной группой Neuroptera. В Бон-Цагане найден один из самых древних представителей широко распространенного ныне семейства *Neomerobiidae* - *Cretomerobius disjunctus* Ponomarenko, 1992. Самая древняя бесспорная находка хемеробиид происходит из Каратау (см. Oswald, 1993). Второй вид рода, *C. wehri* Makarkin et al., 2003, известен из эоцена Северной Америки. Если говорить о неописанном материале, то обильнее всего в Бон-Цагане представлены психопсидообразные, имеются фрагменты крыльев калиграмматид и единичные небольшие *Berthidae*, чье жилкование напоминает представителей рода *Mesithone*.

Самый молодой комплекс нижнемеловых Neuroptera происходит из отложений формации Крато (поздний апт- ранний альб), расположенной на северо-востоке Бразилии. Ранее она считалась базальной частью формации Сантана, однако сейчас ее принято рассматривать отдельно. Отложения формации Крато образовывались на глубинах в несколько десятков метров, в условиях повышенной солености и засушливого климата. Сетчатокрылые, как и другие ископаемые насекомые, происходят в основном из нижней части формации, известной как Нова Олинда (*Nova Olinda*) и составляют около 5% от всей ископаемой энтомофауны (Menon, Martill, 2007). К настоящему моменту их Крато описано более 60 видов сетчатокрылых, в основном палеонтологом Р.Мартинс-Нето (Martins-Neto, 2000, 2003, 2005, Martins-Neto, Rodrigues, 2009, 2010), а также другими

исследователями (Rumbucher, 1995, Makarkin, Menon, 2005, 2007, Nel et al., 2005, Menon, Makarkin, 2008, Menon et al., 2005, Heads et al., 2005). Среди сетчатокрылых Крато доминируют типичные для нижнего мела крупнокрылые Mesochrysopidae и муравьиные львы (Palaeleontidae, Babinskaiidae и мирмелеонтоиды с засотренными крыльями, расширенными базально, такие как Cratoneura Martins-Neto, 1992, Cratoalloneura Martins-Neto, 1992). Из Крато известен древнейшие представители Nemopteridae (Cratonemopteryx Martins-Neto, 1992) и Ascalaphidae (Cratoscalapha Martins-Neto et Vulcano, 1997), самых молодых семейств из всего подотряда Murgmeleontiformia, если судить по палеонтологическим находкам.

Из Крато также описаны психопсидообразные (Pulchroptilonia espatifata Martins-Neto 1997, Putzneura parcimoniosa Martins-Neto 2010), Berothidae, Osmylidae (подсемейство Gumillinae, распространенное в юре Кубеково, Даохугоу и Каратау), Nymphidae. Нимфидообразный род Olindanymphes Martins-Neto строением МР и CuP, не ветвящейся гребенчато, напоминает азиатских Chrysoleonites и Baissoleon из Каратау и Байсы соответственно, отличаясь от них большим количеством поперечных жилок. Для формации Крато характерна относительно высокая доля эндемичных Neuroptera с необычным жилкованием или формой крыла, которых сложно отнести к уже установленным семействам, например, Araripenymphes seldeni Menon et al., 2005, Blittersdorffia pulcherrina Martins-Neto, Vulcano, 1997 и вышеупомянутые мирмелеонтоиды Cratoalloneura и Cratoneura. Это говорит о том, что в мезозое в Южном полушарии существовала достаточно своеобразная фауна Neuroptera - к сожалению, за исключением находок из Крато, гондванские сетчатокрылые юры и мела неизвестны, так что выводы об эволюции этой группы приходится строить практически исключительно на основании находок из Северного полушария.

Семейство Chrysopidae представлено в Крато тремя родами: Mesypochrysa, Limaia Martins-Neto et Vulcano, 1989 (возможно, синоним Mesypochrysa) и Araripechrysa Martins-Neto et Vulcano, 1989 (согласно Makarkin, 1997, относится к рецентному подсемейству Nothochrysiniae). Присутствие представителей Mesypochrysa (Limaiainae) в Крато особенно интересно тем, что этот род был широко распространен в средней юре-нижнем мелу Европы и Азии. Из Крато известны самые молодые по возрасту представители рода Mesypochrysa, а также семейств Mesochrysopidae и Kalligrammatidae. Вероятно, их исчезновение в середине мела связано с меловым биоценоотическим кризисом, вызванным распространением покрытосеменных растений (Расницын, 1988) или же климатическими

изменениями. В Крато, хотя оттуда известен ряд покрытосеменных растений, голосеменные продолжали доминировать (Mohr et al., 2007).

Богатые фауны верхнемеловых Neuroptera, сравнимые с сетчатокрылыми из Исяня или Крато, неизвестны. Судя по находкам из верхнего мела, психопсидообразные с крупными субтреугольными крыльями и плотно расположенными жилками, характерные для юры-нижнего мела, существовали практически до конца мезозоя: к ним относятся *Embaneura vachrameevi* G. Zalessky, 1953 (сеноман, Казахстан), *Grammapsychops lebedevi* Martynova, 1954 (сеноман, Красноярский край), *Arctopsychops zherikhini* Makarkin, 1994 (турон, Магаданская область) и *Kagarsychops continentalis* Makarkin, 1994 (турон, Казахстан). Другой вид *Kagarsychops* известен из валаннжина-баррема Японии. Можно предположить, что этих сетчатокрылых, в отличие от каллиграмматид и других представителей юрской-нижнемеловой когорты Neuroptera, не затронул кризис середины мела. Это же можно сказать и про подсемейство *Limaiinae* (Chrysopidae), широко распространенное в средней юре-нижнем мелу: хотя род *Mesurochrysa* вымер, другие представители *Limaiinae* продолжали существовать. Так хризопида *Cretachrysa martynovi* Makarkin, 1994 (*Limaiinae*) обнаружена в сеномане Магаданской области (Обещающий). Стоит отметить, что в туроне уже существовали представители некоторых современных родов Neuroptera, например, мантиспида *Gerstaeckerella asiatica* Makarkin, 1990 (местонахождение Кзыл-Джар, Казахстан), относящаяся к подсемейству *Drepanicinae*, известному с конца нижнего мела (Poinar, Buckley, 2010). В сеномане Магаданской области (Аркагала) также найден представитель рецентного подсемейства нимфид *Myiodactylinae* (*Dactylomyius septentrionalis* Makarkin, 1990). Таким образом, в верхнем мелу «сосуществовали» как архаичные мезозойские, так и уже вполне современные формы сетчатокрылых, причем первые, судя по относительному обилию находок верхнемеловых психопсидообразных, были весьма многочисленны. На турон приходятся самые молодые находки вымерших семейств (Makarkin, Khramov, 2014), следовательно, на уровне семейств мировая фауна приобретает современный облик примерно к началу кайнозоя.

Особняком от вышеописанных комплексов Neuroptera, происходящих из осадочных пород, стоят сетчатокрылые из многочисленных меловых янтарей. Сравнить комплексы Neuroptera из янтарей и осадочных пород практически невозможно из-за сильных различий в тафономии. В янтарях сохраняются преимущественно имаго мелких сетчатокрылых, таких как *Coniopterygidae* и *Berothidae*, вероятность обнаружения там форм среднего размера низка, имаго крупных Neuroptera (таких как *Kalligrammatidae* и большекрылые психопсидообразные), по-видимому, не попадают в янтари в принципе. Например, на 40 с

лишним имаго беротид и кониоптеригид (Engel, 2004) в бирманском янтаре (альб-сеноман) приходится всего три более крупных имаго сетчатокрылых из семейств Nymphidae, Psychopsidae (Engel, Grimaldi, 2008) и Mantispidae (Poinar, Buckley, 2010). Осадочные породы в этом смысле более репрезентативны, особенно если говорить о континентальных отложениях: например, в Каратау сохранились и мелкие Berothidae (длина крыло около 3 мм) и крупные Kalligrammatidae (длина крыла 100 мм). Представленность мелких форм в коллекциях зависит и от человеческого фактора: например, можно предположить, что среди сетчатокрылых Даохугоу мелкие формы практически неизвестны из-за того, что сборщики не уделяют их поиску должного внимания.

Древнейшим меловым янтарем является ливанский, который содержится в отложениях, относимых к верхнему неокому-нижнему апту (Penney, Selden, 2002, Veltz et al., 2013). Оттуда описаны Coniopterygidae (Azar et al., 2000, Whalley, 1980) и Berothidae (Whalley, 1980, Nel et al., 2005b, Petrolevičius et al., 2010, Azar, Nel, 2013). Эти же семейства (около 30 экз.) доминируют и в янтаре Нью-Джерси (турон, Grimaldi, 2000), также там обнаружены не крупное имаго Psychopsidae (1 экз.) и Dipteromantispidae (3 экз.). Последнее семейство известно также из Исяня (Makarkin et al., 2013a). Отдельные кониоптеригиды и беротиды описывались также из канадского (сеноман, Klimaszewski, Kevan, 1986), таймырского (сантон, Meinander, 1975, Makarkin, 1994) и французского (альб, Nel et al., 2005a) меловых янтарей. В испанском янтаре (альб), опять же, преобладают имаго Berothidae и Coniopterygidae, отмечено по одному экземпляру мелких психопсидообразных и Nymphidae (Pérez-de la Fuentea et al., 2013). Однако на настоящий момент описана из испанского янтара пока лишь единственная личинка Chrysopidae (Pérez-de la Fuentea et al., 2012). Стоит отметить, что из меловых янтарей происходят древнейшие из известных личинок Neuroptera, в осадочных отложениях они не сохраняются из-за наземного образа жизни. Интересно, что сетчатокрылые в меловых янтарах из разных регионов Земли нередко очень близки: так, кониоптеригиды рода Glaesoconis Meinander, 1975 встречаются в янтаре Нью-Джерси, а также в бирманском, таймырском (см. Engel, 2004) и испанском (Pérez-de la Fuentea et al., 2013) янтарах, беротиды Plesiorobius Klimaszewski et Kevan, 1986 - в канадском и таймырском (см. Makarkin, 1994).

Кайнозой. Из палеоцена сетчатокрылые не описывались: в палеоценовых отложениях насекомые вообще представлены плохо (тадушинская свита, где найдено несколько сетчатокрылых, чей возраст оценивался как поздний палеоцен, в реальности может относиться к раннему эоцену, см. Makarkin, 2014b). Начиная с раннего эоцена (формация Фур, Дания), сетчатокрылые представлены в палеонтологической летописи достаточно

обильно (в формации Фур их доля составляет 3,8-5,0 % от общего числа насекомых, Archibald, Makarkin, 2006). В первой половине эоцена среди сетчатокрылых еще встречаются мезозойские группы - например, хризопиды из подсемейства *Limaiinae* (род *Protochrysa* Willmann and Brooks, 1991) известны из формации Фур (граница эоцена и палеоэоцена) и из эоценовых отложений нагорья Окананган (Британская Колумбия, конец раннего эоцена, Makarkin et al., 2013). В этих же местонахождениях обильны *Polystoechotidae* психопсидоподобного облика с большим количеством ветвей *Rs* (Archibald, Makarkin, 2006), сильно отличающиеся от современных представителей семейства. Такие формы также являются мезозойскими реликтами - *Polystoechotidae* с похожим жилкованием встречались еще в верхней юре (*Frustumopsychops pectinatus* Khramov, 2014, Шар-Тэг).

Позднеэоценовые сетчатокрылые описывались главным образом из балтийского янтаря и местонахождения Флориссант (штат Колорадо, граница эоцена и олигоэоцена). В это время мировая фауна сетчатокрылых в целом приобрела современный облик на уровне подсемейств и групп родов: все мезозойские *Neuroptera*, не существующие в наши дни, по-видимому, окончательно вымерли к середине-концу эоцена. Стоит оговориться, что отдельные группы *Neuroptera*, типичные для юры-нижнего мела, смогли в виде реликтов дожить до наших дней. Это относится, например, к осмилидам из подсемейства *Kempurinae*: будучи обильными в юрских и нижнемеловых (Makarkin, 2014) отложениях, они вновь возникают в палеонтологической летописи в самом конце эоцена (Флориссант, Carpenter, 1943), чтобы затем стать частью современной фауны, исчезнув при этом из Северной Америки и Евразии.

На уровне родового состава *Neuroptera* становятся современными к миоцену: так, подавляющее число сетчатокрылых из миоценового доминиканского янтаря (единственный янтарь, откуда известны имаго муравьиных львов) относятся к рецентным родам (Poinar, Stange, 1996, Oswald, 1999, Engel, Grimaldi, 2007). Однако в ряде случаев представители современных родов *Neuroptera* известны уже из балтийского янтаря (Makarkin, Wedmann, 2009).

Глава 3. Материалы и методы

3.1. Коллекции юрских Neuroptera и их обработка.

Нами были изучены все коллекции юрских сетчатокрылых Центральной Азии, хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН. В общей сложности было просмотрено более 900 экземпляров Neuroptera из 9 центральноазиатских местонахождений, в том числе: из Каратау - 543 экз., из Сай-Сагула - 259 экз., из Шар-Тэга - 35 экз., из Бахара - 34 экз., из Согюты - 30 экз., из Хоуйтин-Хотгора - 18 экз., из Баян-Тэга - 10 экз., из Саук-Танги - 5 экз., из Ошин-Боро-Удзюр-Улы - 3 экз. Также была изучена коллекция сетчатокрылых из юрского местонахождения Даохугоу, хранящаяся в Нанкинском институте геологии и палеонтологии Китайской академии наук (237 экземпляров).

Все отпечатки коллекции просматривались под бинокулярными микроскопами (Leica MZ 9.5 и МПС-2). Отпечатки, которые частично были закрыты породой, аккуратно освобождались от нее при помощи препаровальных игл. При изучении экземпляров, чтобы выявить микроструктуру крыла и неясные детали жилкования, использовался спирт, который наносился на поверхность образца, что позволяло лучше рассмотреть хитинизированные структуры крыла (жилки).

После предварительного просмотра отпечатки фотографировались при помощи установки Leica M165c, представляющей собой бинокулярный микроскоп, ассоциированный с компьютером. Далее изображения обрабатывались в программе Adobe Photoshop CS. Рисунки, выполненные с фотографий в этой программе, сохраняют все пропорции крыла, что труднодостижимо при других способах рисования, особенно учитывая обилие жилок у Neuroptera.

Полученные рисунки под бинокулярном еще раз сверялись с соответствующими отпечатками, что позволяло избежать возможных неточностей.

3.2. Описание местонахождений юрских Neuroptera Центральной Азии.



Рис. 3. Юрские местонахождения Центральной Азии и Китая, откуда происходят изученные Neuroptera. В скобках приводится общее число находок Neuroptera и доля сетчатокрылых среди найденных насекомых. 1 - Каратау (543, 3%), Казахстан, 2 - Сай-Сагул (259, 7,7 %) и Саук-Таньга (5, неизв.), Киргизия, 3 - Согюты (30, □1%), Киргизия, 4 - Ошин-Боро-Удзюр-Ула (3, □2%), Монголия, 5 - Шар-Тэг (35, 1%), Монголия, 6 - Бахар (34, □ 0,5%), Монголия, 7 - Баян-Тэг (10, 1%), Монголия, 8 - Хоутийн-Хотгор, Монголия (12, □1%), 9 - Даохугоу, Китай (□2000 экз., неизв.).

3.2.1. Согюты (Киргизия). Местонахождение Согюты расположено в Иссyk-Кульской котловине, у южного берега озера Иссyk-Куль (Киргизия, Иссyk-Кульская область, Тонский район). Насекомые происходят из верхней безугольной пачки джильской свиты, сложенной тонкослоистыми глинами розовато-желтого и табачно-зеленого цвета (так называемые «зеленые сланцы»). Нижняя пачка джильской свиты угленосная. В местонахождении собрано около 3800 насекомых (из них 30 Neuroptera, менее 1%), преобладают мелкие формы, такие как Номoptera, отсутствуют водные клопы и водные личинки. По предположению Мартыновой (1948, стр. 39), захоронение насекомых происходило в глубоководной озерной котловине. С ней солидарна и Генкина (1966, стр.

17), которая указывает, что породы нижней пачки свиты «начинаются русловыми образованиями, затем сменяются отложениями болот и речных стариц, а породы верхней пачки - типично озерные образования». В обнажении, откуда происходят насекомые, растительные остатки представлены слабо (в основном детрит и семена), однако в целом отложения джилльской свиты богато охарактеризованы листовой флорой: там представлены хвощи *Neocalamites*, обилен папоротник *Todites* и гинкговое *Sphenobaiera* (Алиев и др., 1981, стр. 50-57). В базальных угленосных слоях свиты найдены пресноводные двустворки, отнесенные к *Tutuella* sp. триасового облика (Алиев и др., 1981, стр.44) На основании анализа споро-пыльцевого комплекса (Алиев и др., 1981, стр.44) и листовой флоры (Генкина, 1966, стр. 17) джилскую свиту относят к нижнему лейасу (геттанг-синемюр).

3.2.2. Сай-Сагул (Киргизия). Местонахождение Сай-Сагул (также известное как Шураб III) расположено в Баткенском районе Баткенской области Киргизстана, на границе с Исфаринским районом Согдийской области Таджикистана, в окрестностях шахтерского города Шураб. Насекомые Сай-Сагула происходят из верхней части согульской свиты. В основании согульской свиты выделяется пачка пестроокрашенных глин и гравелитов с прослойками песчаников, в верхней части она сложена алевролитами с редкими прослоями коричневато-серых глин, иногда углистых (Алиев и др., 1981, стр. 29). В верхах согульской свиты встречаются хвощи *Neocalamites*, иголки хвойного *Pityophyllum*, а также листья папоротника *Coniopteris*, количество которых постепенно возрастает в вышележащих отложениях, относимых к средней юре (Кузичкина, 1972, стр. 219-220). По характеру комплексов листовой флоры, а также спор и пыльцы согульскую свиту относят к нижней юре (Алиев и др., 1981, стр. 30). Ее перекрывает самаркандекская свита, выделяемая в объеме аалена и байоса и включающая в себя пласты угля рабочей мощности. Самаркандекская свита имеет такое же площадное распространение, что и подстилающая согульская свита, и замещает ее по разрезу без ярко выраженного контраста (Алиев и др., 1981, стр. 30). Поэтому точный возраст местонахождения Сай-Сагул не установлен - Сукачева и Расницын (2004), основываясь на характере энтомафауны, определяют его как верхи нижней - низы средней юры.

Всего из Сай-Сагула известно около 3350 насекомых, из которых представителей Neuroptera 229 экз. (7,7 %). По относительной доле этого отряда Сай-Сагул стоит на одном из первых мест среди юрских местонахождений. Водная энтомофауна Сай-Сагула представлена практически исключительно клопом *Shurabella* (*Shurabellidae*), личинки веснянок единичны. Похожая картина наблюдается и в местонахождении Каратау, где преобладает клоп-гребляк *Karataviella brachyptera* из близкого к *Shurabellidae* семейства

Cotixidae. Вообще массовость клопов-гребляков и отсутствие прочих представителей водной энтомофауны характерны для солоноватых водоемов, приуроченных к аридным областям (Жерихин, 1987). Однако Расницын и Сукачева (2004) объясняют эту особенность Сай-Сагула исключительно высокой температурой воды в Сагульском озере и дефицитом кислорода, из-за которого водоем был непригоден для обитания личинок поденок и веснянок. По их мнению, климат в период формирования захоронения был влажным, о чем свидетельствует угленосность ниже- и вышележащих отложений. Не считая клопов, наиболее многочисленны в местонахождении Homoptera (27,7%), с большим отрывом за ними идут Coleoptera (10,6%) и Blattodea (9,5%).

Помимо Сай-Сагула, ископаемые насекомые собирались в угленосных юрских отложениях Шураба в точках, известных как Шураб I и Шураб II. Эти насекомые были описаны главным образом в монографии Мартынова (1937). В отличие от Сай-Сагула, где сетчатокрылые очень обильны, в сборах из Шураба I и Шураба II они крайне немногочисленны. Оттуда известны лишь два фрагмента крыльев Neuroptera, один из которых Мартынов описал как новый вид и род *Mesopolystoechus apicalis* Martynov, 1937, а другой отнес к семейству Prohemerobiidae. В силу фрагментарности эти находки в дальнейшем обсуждаться не будут.

3.2.3. Саук-Таньга (Киргизия). Местонахождение Саук-Таньга (Киргизия, Ошская область, урочище Мадыген) расположено рядом с одноименной сухой долиной, где мадыгенская свита (средний-верхний триас) перекрывается юрскими отложениями (Dobruskina, 1995). В этом местонахождении были собраны нимфы веснянки *Mesoleuctra*, типичной для нижней и средней юры (Синиченкова, 1987), и водные клопы *Shurabella* - изначально их смешали с насекомыми триасового возраста, найденными в других точках в районе урочища Мадыген (Shcherbakov, 2008). Веснянки *Mesoleuctra* и клопы *Shurabella* присутствуют (последние - в большом количестве) также в местонахождении Сай-Сагул (верхи нижней - низы средней юры), расположенном примерно в 15 километрах к востоку от Саук-Таньги. Вероятно, возраст этих двух местонахождений примерно одинаков. В Саук-Таньге найдено 5 сетчатокрылых.

3.2.4. Ошин-Боро-Удзюр-Ула (Монголия). Местонахождение Ошин-Боро-Удзюр-Ула расположено на территории Кобдосского аймака (Монголия), на северо-западных бортах Дзэрэгского прогиба (хребет Ошин-Боро-Удзюр-Ула). Ископаемые насекомые, собранные из нескольких точек в количестве 160 экземпляров (из них 3 - Neuroptera, почти 2%), происходят из отложений жаргалантской свиты. Сетчатокрылые собраны на границе серых и желтых алевролитистых песчаников, в желтом печанике найдены отпечатки

папоротников *Coniopteris*, плаунов *Lycopodites*, *Czekanowskia*, хвойных *Pityophyllum* и *Podozamites* и др. Из другого обнажения известны преимущественно личинки поденок. Отложения, по-видимому, формировались в условиях заболоченной дельты, в мелких озерных водоемах (Синица, 1985). Количественно в отложениях свиты преобладают *Coniopteris* и *Pityophyllum*, образующие напластования. Состав флоры позволяет отнести ее к умеренной зоне (близко к границе с субтропической). По мнению Красилова (1985), сопоставление с другими флорами умеренной зоны указывает на среднеюрский возраст местонахождения (предположительно батский ярус). Энтомофауна позволяет оценить возраст как верхи нижней юры: например, род *Asianisca* (Homoptera), собранный в местонахождении, известен также из нижней юры Средней Азии (Попов, 1985). Жерихин (1985) отмечал, что местонахождение относится к комплексу *Mesoleuctra-Mesoneta*, который имеет наибольшее сходство с энтомофауной согульской свиты (местонахождение Сай-Сагул). По его мнению, определенным сходством с фаунами *Mesoleuctra-Mesoneta* обладают также тоарские (датированные по аммонитам) фауны Германии (в частности, Брауншвейг).

3.2.5. Баян-Тэг (Монголия). Местонахождение Баян-Тэг расположено в одноименном промышленном угольном карьере на территории Увэр-Хангайского аймака (Монголия), южнее хребта Ушугийн. Там было собрано около 950 ископаемых насекомых, из них 10 сетчатокрылых (1%). Среди наземных насекомых преобладают Homoptera, Coleoptera и Blattodea. Среди водных насекомых абсолютно доминируют веснянки *Plutopteryx beata* Sinitchenkova, 1985 (Sinitchenkova, 2002), в основном имаго. Другой вид этого рода известен из среднеюрского местонахождения Кубеково (Красноярский край), где он представлен несколькими находками. Также в Баян-Тэге собраны водные клопы *Shuragobia frater* Yu. Popov (Shurabellidae), встречающиеся в верхней части орцагской толщи Бахара. Среди растений преобладают *Ginkgo*, *Czekanowskia ex gr. rigida*, *Pityophyllum* в ассоциации с *Cladophlebis*, *Raphaelia*, *Klukia*. На основании присутствия папоротников *Cladophlebis*, *Klukia exilis*, *Raphaelia diamensis*, обилия чекановскиевых, гинкговых и древних сосновых (*Pityophyllum*) и почти полного отсутствия беннеттитовых и цикадовых, а также сходства с флорой эрбекской свиты Тувы, Ж.Содов (1990) относит местонахождение к средней юре. Присутствие хвощей *Phyllothesa sibirica* и *Neocalamites pinitoides*, согласно Содову, позволяет отнести Баян-Тэг скорее к низам средней юры (предположительно байос).

3.2.6. Бахар (Монголия). Местонахождение Бахар расположено на территории Баян-Хонгорского аймака (Монголия), в 12 километрах к северу от горы Цэцэн-Ула (Гобийский

Алтай). В разрезе местонахождения выделяется три толщи, разделенные значительными перерывами и сформировавшиеся в различных условиях: базальная того-худукская, средняя орцагская и верхняя баян-улская. Насекомые общим числом около 5400 известны из всех трех толщ, однако сетчатокрылые (всего 34 экземпляра) найдены только в первых двух (обнажения 208/3 и 275/1). Таким образом, доля Neuroptera незначительна (чуть более 0,5%), среди собранных насекомых преобладают жуки (около 36%), тараканы (22%) и полужесткокрылые (15%).

Того-худукская толща, сложенная желтыми алевролитами и пелитами, образовалась в озере, куда впадала крупная река (о ее деятельности свидетельствуют валуны и галька в базальных слоях толщи). Присутствуют листья гинкговых и подозамитесов, обильны оогонии харовых водорослей, встречаются остатки рыб, в средней части толщи, образовавшейся в приустьевой части озера, имеются толстостенные раковины двустворчатых моллюсков и гастропод. Из водных насекомых доминируют поденки Leptophlebiidae. Орцагская толща сформировалась, когда озеро стало изолированным. В это время в водной энтомофауне доминируют личинки ручейников (домики), флора представлена папоротниками Coniopteris, а также Ginkgo, Chekanowskia, хвойными Rodozamites. Указанные виды папоротников характерны для отложений нижней-средней юры Евразии, но особенно часты в среднеюрских отложениях Казахстана и Средней Азии (Синица, 1993, стр. 43). К концу орцагского времени появляются угольные слои. Различия между комплексами насекомых обеих толщ нельзя назвать принципиальными, и там и там встречаются наиболее массовые формы, такие как клопы-кориксиды *Bakharia gibbera*, стрекозы *Cyclothemis*, веснянки *Perlariopsis caudata*. Судя по частичной эрозии верхних слоев орцагской толщи, баян-улская толща начала формироваться по прошествии значительного промежутка времени. Этот процесс происходил в мелководном озере, в котором чередовались стадии минерализации и опреснения. Его энтомофауна резко отличается от энтомофауны двух нижележащих толщ, в ней преобладают клопы-кориксиды *Naenbea badamgaravae* - по характеру осадконакопления (тонкослоистые аргиллиты - "бумажные сланцы") и энтомофауне она напоминает верхнеюрское местонахождение Хоутийн-Хотгор (Sinitshenkova, 2002). Флора бедна и представлен отдельными иголками хвойных - по-видимому, озеро располагалось вдали от леса, тогда как обилие растительных останков в двух более древних толщах свидетельствует о существовании леса на берегах водоема.

Из сказанного можно заключить, что комплекс сетчатокрылых, который происходит из местонахождения Бахар, древнее, чем Neuroptera из Хоутийн-Хотгора, и, как и другие

насекомые их того-худукской и орцагской толщ, относится к верхам средней или самым низам верхней юры (Синица, 1993, стр. 42).

3.2.7. Хоутийн-Хотгор (Монголия). Местонахождение Хоутийн-Хотгор располагается на территории Средне-Гобийского аймака (Монголия), в 23 километрах к юго-западу от сомона Баян-Жаргалан, в Хоутийн-Хотгорской впадине. Насекомые (всего собрано около 2400 экз., из них Neuroptera 18 экз., менее 1%) происходят из уланэрэгской свиты, которая сложена тонкослоистыми "бумажными сланцами", алевролитами и аржиллитами с прослоями доломитов. Среди водных насекомых в Хоутийн-Хотгоре многочисленны клопы *Haenbea badamgaravae* (Corixidae) - в отличие от других местонахождений, где обилие кориксид сочетается с очень низким разнообразием других водных насекомых (например, Каратау и Сай-Сагуле), в Хоутийн-Хотгоре в одних слоях с *H. badamgaravae* найдены довольно многочисленные личинки комаров Chaoboridae, веснянок, поденок и стрекоз Isophlebiidae, а также водные жуки (Sinitshenkova, 2002). Клоп *H. badamgaravae* встречается также в верхней баянульской толще монгольского местонахождения Бахар в составе такого же комплекса водных насекомых, за исключением поденок и веснянок (Sinitshenkova, 2002). Как и в баянульской толще Бахара, в Хоутийн-Хотгоре абсолютно доминируют стрекозы Isophlebiidae, которые также встречаются в Зольнгофене и Каратау, хотя там они имеют второстепенное значение - их присутствие говорит о позднеюрском возрасте местонахождения (Притыкина, 2006). В целом энтомофауна Хоутийн-Хотгора схожа с водной энтомофауной нижнемеловых озер, однако отличается от них обилием кориксид и более редкими хаоборидами и ручейниками, что свидетельствует о его позднеюрском возрасте (Sinitshenkova, 2002).

Помимо насекомых, в отложениях найдены рыбы и конхостраки. Наличие рыб и крупных личинок Isophlebiidae говорит о высокой продуктивности водоема и развитых трофических цепях (Sinitshenkova, 2002). Среди растительных остатков доминируют хвойные, папоротники, хвощевидные плауновидные редки. Присутствуют древние сосновые *Pseudolarix* и *Schizolepis*, которые широко представлены в раннемеловых отложениях Монголии. Гинкговое *Pseudotorellia crassifolia* (Heer) Dolud, найденное в Хоутийн-Хотгоре, известно в отложениях талынжанской свиты Буреинского бассейна, относимой к верхней юре. Достаточно высокое содержание пыльцы Classopolis (16%), наблюдаемое в местонахождении, характерно для нижней части разреза нижнемеловых отложений. Как считает Содов (1990), по палеоботаническим данным местонахождение тяготеет к нижнему мелу. Однако, учитывая данные по насекомым, можно оценить его как самые верхи верхней юры.

3.2.8. Шар-Тэг (Монголия). Местонахождение Шар-Тэг расположено в районе юго-восточной оконечности хребта Адж-Богдо, юго-восточная часть Гоби-Алтайского аймака Монголии. Оно образовано двумя толщами - нижней шар-тэгской, которая обнажается по центру местонахождения, и более молодой улан-малгайтской, которая выходит по его краям (Gubin, Sinitza, 1996). Эти толщи разделены каличе, известковой корой выветривания. Насекомые, самая обильная и разнообразная группа в местонахождении (собрано около 2800 экз., из них Neuroptera 35 экз., 1%) обнаружены только в шар-тэгской толще, сложенной серыми, зелеными и желтыми песчаниками и алевролитами. Также в ней многочисленны конхостраки, остракоды, присутствуют рыба чешуя и зубы двоякодышащих рыб. В отложения шар-тэгской толщи найдена темноспондильная амфибия *Gobiops*. Сосудистые растения представлены хвойными *Pityophyllum* и *Podozamites*, беннеттитовыми *Anomozamites*, папоротниками *Sphenopteris* и *Coniopteris*, чекановскиевыми *Czekanowskia*, хвощами *Neocalamites* и *Klukia*.

По мнению Губина и Синицы (1996), шар-тэгское озеро было крупным (шириной 20-40 километров) и глубоким. В шар-тэгской толще встречаются отложения, образовавшиеся как в глубоководных его участках, так и в прибрежной зоне. Затем озеро на длительное время пересохло, и в условиях аридного климата образовалось каличе. После этого на месте прежнего озера возник новый водоем, сформировавший улан-малгайтскую толщу. Большая мощность каличе свидетельствует о довольно длительном перерыве озерного осадконакопления. В улан-малгайтской толще, состоящей из красных и пестроокрашенных песчаников и алевролитов, обильны моллюски, остракоды и позвоночные: динозавры (позвонки и зубы зауроподы *Mamenchisaurus*), черепахи и крокодилы. Последние в Шар-Тэге особенно разнообразны - среди них есть трехметровый пресноводный *Sunosuchus shartogensis* и несколько видов некрупных длинноногих сухопутных крокодилов (Ефимов, 1988, Efimov, 1996). Крокодилы рода *Sunosuchus* встречались исключительно в Азии с ранней юры до раннего мела (Schellhorn et al., 2009).

Среди наземных насекомых доминируют жуки, также многочисленны Hemiptera и тараканы. Комплекс водных насекомых Шар-Тэга, в отличие от Каратау и Сай-Сагула, весьма разнообразен. Помимо клопов-кориксид *Naenbea badamgaravae*, доминирующих в грубозернистых мелководных отложениях, в состав фауны водных насекомых Шар-Тэга входят личинки веснянок, поденок, ручейников, вислоккрылок (Пономаренко, 2012), а также мелкие жуки-коптоклавиды. За исключением кориксид и водных жуков, водные насекомые приурочены к мелкозернистым глубоководным отложениям. Тем не менее, вероятно, они

обитали не на самом дне озера, а на агрегатах из водных растений, плававших на его поверхности.

Исходя из состава энтомофауны, возраст Шар-Тэга оценивается как верхнеюрский: например, большинство перепончатокрылых, найденных там, относятся к исключительно юрским таксонам (Rasnitsyn, 2008). Согласно, Вршанскому, по составу фауны тараканов Шар-Тэг занимает промежуточное положение между верхнеюрскими и нижнемеловыми местонахождениями (Vršanský, 2004).

3.2.9. Каратау (Казахстан). Каратау - это общее название для четырех точек, расположенных в районе Леонтьевской депрессии в южной части хребта Большой Каратау (Южный Казахстан), где обнажается карабастауская свита,. Первые образцы фауны и флоры из отложений свиты были собраны недалеко от деревни Галкино. Затем было открыты обнажения свиты в урочище Чугурчак, к западу от поселка Актас, в урочище Карабастау, недалеко от поселка Китаевка, и в урочище Аулие, в нескольких километрах от деревни Михайловка, над рекой Кашкарата. В Аулие найдено большинство насекомых, известных из Каратау (Пономаренко и др., 2005).

Карабастауская свита содержит светлые тонкослоистые карбонатные породы, получившие название «бумажных» сланцев. Они представляют собой тонкое ритмичное переслаивание более светлого доломитового и более темного пелит-кальцитового материала, содержащего углистый детрит, обильные остатки растений, насекомых и позвоночных. Это переслаивание отражает накопление осадков в условиях чередующихся летних и более влажных зимних сезонов (Полянский, Долуденко, 1978). В целом климат в период формирования карабастауской свиты был аридным. Отложения свиты образовывались в Каратауском озере с очень жесткой водой, обогащенной солями Са и Mg. По-видимому, из-за незначительной глубины озера соленость в нем колебалась в зависимости от сезона (Полянский, Долуденко, 1978). В периоды резкого увеличения сухости климата концентрация Са и Mg значительно повышалась, что приводило в изолированных озерных лагунах к заморам рыбы, массовые захоронения которой встречаются в местонахождении. В общей сложности озеро просуществовало около 150 тысяч лет (Долуденко и др., 1990), периодически распадаясь на более мелкие бассейны.

В Каратау найдено более 18 тысяч насекомых, принадлежащих к 19 отрядам и 150 семействам. По обилию насекомых Каратау занимает одно из первых мест среди местонахождений юрского возраста. Среди насекомых там преобладают жуки (55%), двукрылые (14%) и тараканы (10%). Доля сетчатокрылых составляет около 3% (543

находки). Стоит отметить, что в отличие от Сай-Сагула, другого крупнейшего центральноазиатского местонахождения юрских Neuroptera, в Каратау, во-первых, обнаружено множество целых Neuroptera (в Сай-Сагуле они представлены исключительно отдельными крыльями) и, во-вторых, много некрупных Neuroptera (длина крыла менее 10 мм), главным образом Berothidae - в Сай-Сагуле же мелкие сетчатокрылые единичны. Вероятно, эти различия связаны с особенностями тафономии данных местонахождений.

Насекомые, жившие в самом Каратауском озере, представлены в отложениях водными жуками Coptoclavidae и клопами-гребляками *Karataviella brachyptera* (Corixidae). Высокая численность этого клопа при низком разнообразии водных насекомых также свидетельствует о солености озера и аридном климате (Жерихин, 1987). Водные личинки многочисленных стрекоз и двукрылых, найденных в отложениях Каратау, жили, по всей видимости, не в самом озере, а окрестных водоемах. Находки ручейников и веснянок немногочисленны. В Каратау обнаружена всего одна взрослая поденка, что очень нетипично для мезозоя, поскольку в остальных местонахождениях этого возраста поденки всегда представлены обильно (Пономаренко и др., 2005).

В местонахождении многочисленны рыбы, представленные в основном хрящевыми ганоидами Palaeonisciformes - на протяжении триаса эта группа доминировала в пресноводных водоемах, однако в континентальных отложениях юры эта группа встречается достаточно редко (Skrzycka, 2014). Таким образом, каратауская ихтиофауна является реликтовой. Палеонискообразные Каратау относятся к двум видам - *Pteroniscus turkestanensis* (fam. i. sed.) и *Morrolepis aniscowitchi* (Coccolepididae). В отдельных местонахождениях соотношение видов рыб сильно варьирует: в Галкине преобладает *Morrolepis* в Михайловке – *Pteroniscus*, что объясняется различными условиями существования на отдельных участках бассейна. Вид *M. schaefferi*, наиболее близкий к *M. aniscowitchi*, известен из формации Моррисона, США (киммеридж) (Skrzycka, 2014). В Каратау также имеются конхостраки, моллюски (пресноводные гастроподы) редки.

Наземные позвоночные немногочисленны. Они представлены ящерицами, крокодилами, саламандрами (каждая из перечисленных групп известна по одной находке), черепаха и двумя видами птерозавров: *Sordes pilosus* Sharov, 1971 (Ramphorhynchidae) и *Batrachognathus volans* Riabinin, 1948 (Anurognathidae). Интересно, что представители Anurognathidae охотились на летающих насекомых, о чем свидетельствует их широкая морда и предполагаемая способность к маневренному полету (Bennett, 2007). Помимо Каратау, Anurognathidae известны из Даохуоу, Исяня и Зольнгофена - все эти

местонахождения отличаются обилием насекомых, и, в частности, крупных сетчатокрылых *Kalligrammatidae*, которые могли входить в рацион этих птерозавров.

По данным споро-пыльцевого анализа, возраст карабастауской свиты оценивается как верхний келловей – кимеридж (Долуденко, Орловская, 1976). Долуденко и др. (1990) со ссылкой на состав палинокомплексов относят отложения свиты к верхней юре (оксфорд-кимеридж). В споро-пыльцевых спектрах повсеместно доминирует пыльца *Classopolis* (*Cheirolepidiaceae*), она составляет до 95-100%. Это согласуется с большим количеством веток и мужских шишек хвойных *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*. Их побеги покрыты чешуевидными листьями с толстой кутикулой, что является адаптацией к засушливым условиям (Вахрамеев, 1988). Помимо хейролипидиевых *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*, среди отпечатков листовой флоры доминируют беннеттитовые *Ptilophyllum* и *Otozamites*, хотя находки пыльцы беннеттитовых единичны, найден всего один микростробил беннеттитовых *Weltrichia*. И для беннеттитовых, и для *Cheirolepidiaceae* различными исследователями допускается энтомофилия (см. Красилов, 1973, Alvin, 1982), хотя обилие пыльцы *Classopolis* может свидетельствовать и об анемофилии продуцирующих ее растений (Долуденко, Орловская, 1976). Папоротники, цикадовые и гинкговые в отложениях карабастауской свиты представлены хуже, хвои единичны. Макрофлора, попавшая в отложения, дает возможность судить о характере прибрежной растительности (Полянский, Долуденко, 1978), которая была редколесной и напоминала чапараль западных районов США. В Каратау найдены многочисленные насекомые, пищеварительный тракт которых заполнен пыльцой *Classopollis*, описаны также единичные насекомые, пищеварительный тракт которых содержит обрывки листьев *Brachyphyllum* или *Pagiophyllum* (Расницын, Красилов, 2000).

Глава 4. Обзор фаун юрских Neuroptera Центральной Азии

4.1. Согюты (Киргизия).

Всего в Согютах, которое является древнейшим местонахождением юрских Neuroptera, собрано 30 сетчатокрылых. Среди них доминируют осмилиды (10 находок). Несмотря на относительно высокую численность, осмилиды из Согютов не отличаются разнообразием: большинство принадлежит к роду *Petrushevskia*, род *Sogjuta* представлен 1-2 находками. Род *Petrushevskia* не известен за пределами типового местонахождения. Другой вид рода *Sogjuta*, *S. shartegica* Khramov, 2011, обнаружен в верхнеюрском местонахождении Шар-Тэг, Монголия (Храмов, 2011). Следовательно, этот род просуществовал большую часть юры. *Sogjuta speciosa* Martynova, 1958 и *Petrushevskia borisi* Martynova, 1958 являются древнейшими известными представителями *Osmyliidae*.

Фрагмент переднего (?) крыла ПИН № 2903/298 по жилкованию напоминает представителей *Lithosmylidia* Riek 1955 (относится к семейству *Archeosmyliidae*, согласно Makarkin et al., 2014), однако с уверенностью об этом говорить нельзя. Фрагмент ПИН № 2903/300 с поперечными жилками и ветвями *Rs*, расположенными более плотно в дистальной части крыла, похож на некоторых Neuroptera из Сай-Сагула. Фрагмент ПИН № 371/323, отнесенный О. Мартыновой к виду *Mesopolystoechus apicalis* Martynov, 1937 (Мартынова, 1949), описанному из Шураба I, по всей видимости к нему не относится: ветви *Rs* у ПИН № 371/323 существенно менее многочисленны и расположены менее сближенно, чем у *M. apicalis*, голотип которого, впрочем, крайне фрагментарен. Наконец, экземпляр ПИН № 2903/293 (длина 35 мм) - это фрагмент крыла крупного сетчатокрылого, напоминающий сетчатокрылое *Megarolystoechus magnificus* Tillyard 1933, описанное из лейаса Англии, однако с уверенностью его таксономическую принадлежность установить нельзя.

Психопсидообразные в Согютах, в отличие от других юрских местонахождений, немногочисленны - фактически к ним относится только один экземпляр *Oligophlebiopsis biramosa* Makarkin et Khramov, in press. Это небольшое психопсидообразное (полная длина крыла 8-9 мм) размерами, формой крыла (широкое субтреугольное) и жилкованием (гребенчатая *CuP*) напоминает *Parhemerobius* Bode, 1953 из лейаса Германии (Ponomarenko, 1995), отличаясь от представителей данного рода ветвистой *MA* и *Rs1*.

4.2. Сай-Сагул (Киргизия)

Общая характеристика. Сай-Сагул стоит на втором месте (после Каратау) среди центральноазиатских юрских местонахождений по числу найденных Neuroptera. В Сай-Сагуле обнаружены представители шести семейств (приведены в порядке убывания числа находок): Grammolingiidae, Osmylopsychopidae, Osmylidae, Parakseneuridae, Panfiloviidae, Permithonidae. Доминируют психопсидообразные (вместе с Osmylopsychopidae 81 экз., 31,2% от всех Neuroptera) и Grammolingiidae (32 экз., 12,3%), последние представлены как формами с типичным для семейства жилкованием, так и формами со сливающимися Sc и R1 (Protolingia Khramov, 2012). Единственный экземпляр Permithonidae из Сай-Сагула - самая поздняя находка данного семейства, характерного для перми.

Osmylidae

В ископаемой летописи осмилиды появляются, начиная с нижней юры. Однако уже из триаса известны формы, близкие к осмилидам и, возможно, являющиеся их предками. Макаркин и др. (2014) относят такие формы к семейству Archeosmylidae Riek, 1953. Помимо типового вида Archeosmylus pectinatus Riek, 1953, описанного из верхней перми Бельмонта (Австралия), Макаркин и др. 2014 включают в состав этого ископаемого семейства Babykamenia eskovi Ponomarenko et Shcherbakov, 2004 из верхнепермского местонахождения Бабий Камень (Россия) и три вида Lithosmylidia Riek 1955, описанные из среднего и верхнего триаса Австралии (Lambkin, 1988). К Archeosmylidae Макаркин и др. (2014) относят также неописанные сетчатокрылые со сходным жилкованием из средне-верхнетриасового местонахождения Мадыген. Archeosmylidae отличаются от Osmylidae главным образом простой CuP в переднем крыле, не ветвящейся гребенчато, и более косо идущими ветвями CuA и A1.

Из нижней юры известны три рода осмилид: Sogjuta Martynova 1958, Petrushevskia Martynova 1958 и Mesosmylina Bode, 1953. Нижнеюрские Sogjuta Martynova 1958 и Petrushevskia Martynova происходят из местонахождения Согюты. Род Mesosmylina насчитывает четыре вида. В верхнем лейасе Брауншвейга и Гриммена соответственно были найдены M. exornata Bode, 1953 и M. falciferum Ansoerge, 1996, M. mongolica Ponomarenko, 1984 происходит из монгольского местонахождения Ошин-Боро-Ула (верхи нижней-низы средней юры), а M. sibirica Ponomarenko, 1985 из среднеюрского местонахождения Кубеково (Красноярский край, Россия). M. sibirica описана по фрагментарному материалу, так что принадлежность этого вида к Mesosmylina находится под вопросом.

Следующими по возрасту после нижнеюрских осмилид являются многочисленные среднеюрские (бат) *Osmylidae*, описанные из местонахождения Даохугоу (Китай). В Даохугоу осмилиды преобладают среди остальных сетчатокрылых, причем около половины из них относится к современному подсемейству *Kempyninae*. В верхнеюрском местонахождении Каратау (келловей-киммеридж, согласно Долуденко, Орловская, 1976) часть осмилид относится к тем же родам, что и в Даохугоу (Храмов, 2014), среди них также преобладают представители *Kempyninae*.

Таким образом, в ископаемой летописи семейства *Osmylidae* существует пробел между древнейшими нижнеюрскими формами (Макаркин и др. (2014) относят всех их к ископаемому подсемейству *Mesosmylinae*) и более молодыми и весьма разнообразными фаунами из Даохугоу и Каратау, среди которых нередки представители рецентных подсемейств. Осмилиды из Сай-Сагула (и Саук-Таньги) отчасти заполняют этот пробел.

В Сай-Сагуле осмилиды относительно немногочисленны: к ним можно отнести 16 экземпляров (6% от общего числа найденных сетчатокрылых). В то же время осмилиды из Сай-Сагула отличаются высоким разнообразием - несмотря на фрагментарность большинства находок, можно сказать, что среди них почти нет представителей одних и тех же таксонов. Среди осмилид из Сай-Сагула имеются крупные особи (такие как *Tengriosmylus in press*, длины крыла 34 мм), тогда как все нижнеюрские представители семейства, подобно триасовым *Archeosmylidae*, отличаются небольшими размерами (длина крыла 16 мм и меньше). Скорее всего, *Tengriosmylus* относится не к *Mesosmylinae*, а к отдельному подсемейству, но пока мы считаем преждевременным устанавливать подсемейственную принадлежность описываемых нами сетчатокрылых (диагноз *Mesosmylinae* также пока неясен).

Grammolingiidae

Grammolingiidae, найденные в Сай-Сагуле – древнейшие из известных на сегодняшний день. Для *Grammolingiidae* из Сай-Сагула характерен ряд особенностей, отличающих их от более поздних находок семейства. Наряду с грамолингидами со стандартным устройством Sc и R1 (у *Grammolingiidae*, в отличие от остальных *Neuroptera*, эти жилки, не сливаясь, доходят параллельно до края крыла) в Сай-Сагуле встречаются грамолингииды со сливающимися Sc и R1 (род *Protolingia*). Кроме того, для грамолингиид из Сай-Сагула характерно гребенчатое ветвление CuP в передних и задних крыльях. По мнению Yang et al., 2012, сливающиеся Sc и R1 у древнейших грамолингиид

свидетельствуют о близости клады Saucrosmylidae, Panfiloviidae и Grammolingiidae к Osmylidae.

Граммолингииды в Сай-Сагуле - это одна из самых обильных групп сетчатокрылых, к ним можно отнести 32 находки (12,3% от всех Neuroptera и почти 1% от всех найденных в Сай-Сагуле насекомых), большая часть из которых фрагментарна. Помимо *Protolingia*, в Сай-Сагуле найдены представители рода *Litholingia*, известного из Даохуугоу.

Panfiloviidae

Панфилофииды - это редкое семейство юрских сетчатокрылых, крылья которых хорошо узнаваемы благодаря обилию поперечных жилок на всей площади крыла (в том числе в костальном поле) и хорошо развитой гребенчатой CuA. Конфигурацией CuA и CuP (последняя, как правило, занимает существенно меньшую площадь чем CuA и ветвится дихотомически), обилием поперечных жилок и наличием ячеек между A1 и A2 они близки к двум другим юрским семействам - Grammolingiidae и Saucrosmylidae. Древнейшая панфиловида *Panfilovia fasciata* Ponomarenko, 1995 (Yang et al., 2012 относят этот вид к *Eripanfilovia* Yang et al., 2012) происходит из верхнего лейаса Брауншвейга, представители данного семейства имеются в Даохуугоу (*Eripanfilovia oviformis* Yang et al., 2012) и Каратау (*Panfilovia acuminata* (Panfilov, 1980)), причем известны они всего по шести и одному экземпляру соответственно. *Osmylogramma martinsoni* Ponomarenko, 1992 (нижний мел, Цаган-Цаб, Монголия) мы, вслед за Yang et al., 2012, не относим к Panfiloviidae из-за присутствия у нее возвратной жилки и относительно слабо ветвистой CuA.

В Сай-Сагуле к Panfiloviidae можно отнести четыре экземпляра, из них один (ПИН № 3073/849) по строению костального поля не отличим от панфиловиид из Даохуугоу и Каратау (субкостальные жилки с развилками на конце, соединены между собой минимум 6-7 поперечными жилками). Экземпляр ПИН №3073/440 имеет более узкое костальное поле с меньшим количеством поперечных жилок по сравнению с остальными панфиловидами: вероятно, это заднее крыло, хотя у остальных панфиловиид задние и передние крылья по строению костального поля, как и по другим параметрам, практически не различаются (Yang et al., 2012). CuA у ПИН №3073/440 очень длинная и развитая (напоминает CuA лейасовой *P. fasciata*), CuP ветвится гребенчато, а не дихотомически, и развита сильнее, чем у остальных панфиловиид. Поперечные жилки между Sc и R1 неразличимы, однако это связано, скорее всего, с замятием крыла в этом участке. Скорее всего, ПИН №3073/440 следует отнести к новому роду.

Parakseneuridae

Представители семейства Parakseneuridae обычны для Сай-Сагула - всего в местонахождении найдено 17 экземпляров, большая часть из которых фрагментарна, так что их родовую и видовую принадлежность определить не представляется возможным, за исключением двух сетчатокрылых, относящихся к роду *Shuraboneura* Khranov et Makarkin, 2012. Также Parakseneuridae характерны для Даохугоу и, возможно, имеются и в Хоутийн-Хотгоре. Представители семейства отличаются крупными крыльями (длина 50 мм и более), хаотично расположенными поперечными жилками и дихотомически ветвящимися MP, CuA, CuP и A1, что сближает их с *Osmylpsychopidae* и некоторыми *Kalligrammatidae*, такими, как *Protokalligramma* Yang et al., 2011 из Даохугоу и *Huiyingogramma* Liu et al., 2014 из Даохугоу и Каратау (Yang et al., 2012). По-видимому, Parakseneuridae, подобно *Grammolingiidae*, встречается лишь в юрских отложениях Азии.

Permithonidae

Семейство Permithonidae представлено в Сай-Сагуле одной находкой - изолированным передним крылом, ПИН № 3073/455. Типично «пермский облик» данному экземпляру придают небольшие размеры (длина крыла менее 9 мм), беспорядочно расположенные поперечные жилки, простая неветвящаяся CuP и анальные жилки с простыми развилками, наклонные субкостальные жилки, некоторые из которых ветвятся, MP, чьи ответвления занимают значительную площадь крыла (последние у ПИН № 3073/455 не сохранились, однако о них можно судить по размерам участка между гребенкой CuA и MA). По жилкованию ПИН № 3073/455 принципиально ничем не отличается от древнейших Neuroptera, например, от *Tshekardithonopsis zaleskyi* Vilesov, 1995 из местонахождения Чекарда (нижняя пермь, кунгурский ярус). Так, у *T. zaleskyi* и ПИН № 3073/455 одинаково ветвятся анальные, кубитальные жилки и MP, ПИН № 3073/455 отличается лишь более узким костальным полем и строением MA, которая впадает не в Rs, а в R1, также к MA у ПИН № 3073/455 присоединились первая и вторая ветви Rs.

В настоящее время все пермские сетчатокрылые, за исключением археосмилид, объединяются в одно семейство Permithonidae (Новокшенов, 1996), поэтому из-за сходства ПИН № 3073/455 с пермскими Neuroptera мы отнесли его к данному семейству. Тем не менее, ряд некрупных рецентных Neuroptera (прежде всего Sisyridae и Nevrothidae) с генерализованным жилкованием также напоминают ПИН № 3073/455. Два эти семейства крайне редки в палеонтологической летописи, их первые достоверные находки относятся к

эоцену (Nel et al., 2003). До этого крылья с похожим жилкованием встречаются лишь в перми, для мезозоя они нехарактерны. Поэтому пермские сетчатокрылые, такие как *T. zaleskyi*, описываются в составе отдельного семейства, поскольку есть основания считать, что близость жилкования в данном случае не говорит о близости этих групп (так, *Sisyridae* и *Nevrorthidae*, объединявшиеся ранее в состав одного семейства, несмотря на схожее жилкование, имеют сильно различающихся личинок). Находка ПИН № 3073/455 в нижней-средней юре говорит о том, что сетчатокрылые с жилкованием типа *Permithonidae* и *Sisyridae-Nevrorthidae* присутствовали и в мезозое. Возможно, сетчатокрылое ПИН № 3073/455 является связующим звеном между пермскими *Permithonidae* и рецентными *Sisyridae-Nevrorthidae*.

Интересно, что в Сай-Сагуле в последний раз встречаются представители отряда *Miomoptera*, характерного в основном для карбона и перми. Данный отряд в Сай-Сагуле представлен пермо-триасовым родом *Permonka Riek, 1973*, относящимся к семейству *Permosialidae*, согласно *Storozhenko et Novokshonov, 1999*. Также в данном местонахождении сделаны одни из последних находок отряда *Jurinida*, распространенного в перми - средней юре (*Rasnitsyn, 2002*, последние находки *Jurinida* происходят из Бахара). Если говорить о *Neuroptera*, то формы, близкие к пермо-триасовым *Archeosmylidae*, отмечаются в Даохугоу (*Makarkin et al., 2014*). Поэтому присутствие в Сай-Сагуле реликтовых *Permithonidae*, как и их немногочисленность (всего одна находка) выглядит вполне закономерным: пермитониды, как и ряд других палеозойских групп, смогли дожить до нижней-средней юры, демонстрируя низкое разнообразие и численность, после чего окончательно вымерли.

Психопсидообразные

Представители психопсидообразных в Сай-Сагуле многочисленны и составляют 31,2% от числа всех найденных *Neuroptera* (81 экз.), при этом больше половины из них представлена лишь небольшими крыловыми фрагментами. По сравнению с Каратау, в Сай-Сагуле психопсидообразные менее разнообразны. Во-первых, практически отсутствуют сетчатокрылые с сильным ветвлением в *Rs*, встречающиеся на протяжении большей части мезозоя - к ним относится только *Osmylopsychoides anteromedialis Khranov et Makarkin, in press* и еще 2-3 фрагментарных экземпляра неясной родовой принадлежности. Во-вторых, низка доля небольших психопсидообразных (длина переднего крыла 10 мм и менее) - к ним можно отнести 8-9 находок - некоторые из них по жилкованию напоминают род *Parhemerobius* из европейского лейаса. Все остальные психопсидообразные относятся к среднему размерному классу (длина крыла 15-25 мм), крупных экземпляров среди них нет.

Доминирует среди психопсидообразных местонахождения род *Osmylopsychostoechus* Khramov et Makarkin, in press - к нему можно отнести до 15 экземпляров. Род *Psychostoechotes* Khramov et Makarkin, in press представлен 3-4 находками. В целом по жилкованию все три рода (*Osmylopsychoides*, *Osmylopsychostoechus* и *Psychostoechotes*), описанные из Сай-Сагула, близки к *Osmylopsychops spillerae* Tillyard, 1923, доминирующему в верхнем триасе Австралии (Lambkin, 1914), хотя все они, за исключением *Osmylopsychoides*, лишены разветвленной MA. На этом основании мы относим данные рода к семейству *Osmylopsychopidae*.

Neuroptera incertae sedis

Среди сетчатокрылых Сай-Сагула выделяется большая группа фрагментов крыльев средней величины (20-40 мм), несущая большое количество поперечных жилок (35 экземпляров). По характеру их расположения эти крылья отличаются от *Grammolingiidae*, в ряде случаев (в зависимости от сохранности фрагмента) можно увидеть, что жилки исчезают в районе дистальных ветвей Rs, как это происходит, например, у *Osmylidae*. У некоторых фрагментов ответвления Rs присоединены к стволу Rs достаточно полого, как у *Sauktangida*. У нескольких таких сетчатокрылых (8 экз.) в костальном поле имеется ряд поперечных жилок, подобный тому, что характерен для современных *Rapisma* (*Ithonidae*): ряд поперечных жилок разделяет костальное поле на два яруса, субкостальные жилки ветвятся в верхнем ярусе. Похожее строение костального поля, вероятно, характерно также для *Sauktangida* (описана по проксимальному фрагменту заднего крыла) и некоторых других осмилид (*Arbusella* и некоторые неописанные экземпляры из Даохугоу).

В силу фрагментарности семейственную принадлежность данных экземпляров установить нельзя. Возможно, что они принадлежат не к одной, а к разным группам сетчатокрылых. Тем не менее, данные фрагменты важно иметь в виду, анализируя разнообразие *Neuroptera* Сай-Сагула - оно заметно выше, чем следует из анализа описанного и определенного материала. Кроме того, в Сай-Сагуле имеется 5-6 фрагментов вытянутых крыльев с острой вершиной, не сливающимися Sc и R1 и ветвями Rs, идущими параллельно верхнему краю крыла. Больше всего эти сетчатокрылые напоминают *Pseudorapisma* из Даохугоу (*Parakseneuridae*).

4.3. Саук-Таньга (Киргизия).

Единственная осмилида, найденная в Саук-Таньге (всего там собрано 5 сетчатокрылых, остальные представляют собой психопсидообразных плохой сохранности), *Sauktangida aenigmatica* Khramov, 2014, отличается очень крупными размерами даже по

меркам современных осмилид (длина крыла более 40 мм) и близка к представителям подсемейства Кемрупи́нае, которые будут доминировать в средней юре - нижнем мелу. Неописанные ширококрылые осмилиды, напоминающие *Sauktangida*, есть также в среднеюрском местонахождении Даохугоу. Обрывки крыльев, которые могут принадлежать представителям *Sauktangida*, имеются в сборах из Сай-Сагула, однако из-за фрагментарности их таксономическую принадлежность установить невозможно.

Sauktangida описана по проксимальному фрагменту заднего крыла. Примечательно, что МА у *Sauktangida* сохраняет строение, характерное, по-видимому, для предков всех *Osmylidae*, сохраняя свою обособленность от Rs, тогда как у большинства осмилид она сливается с Rs. В результате этого слияния основание МА в заднем крыле становится короткой жилкой *b*, впадающей в ствол Rs (Carpenter, 1943). Жилкование *Sauktangida* дает возможность реконструировать фазы этого процесса (рис. 4). Сначала, как видно у *Sauktangida*, сильно утолщается длинная поперечная жилка *r-m*, связывающая МА и Rs. Затем она «подтягивает» МА к Rs и укорачивается - остатки *r-m* можно увидеть у среднеюрских Кемрупи́нае из Даохугоу. Наконец, у современных осмилид поперечная жилка *r-m* исчезает, и именно в той точке, где она располагалась, МА впадает в ствол Rs.

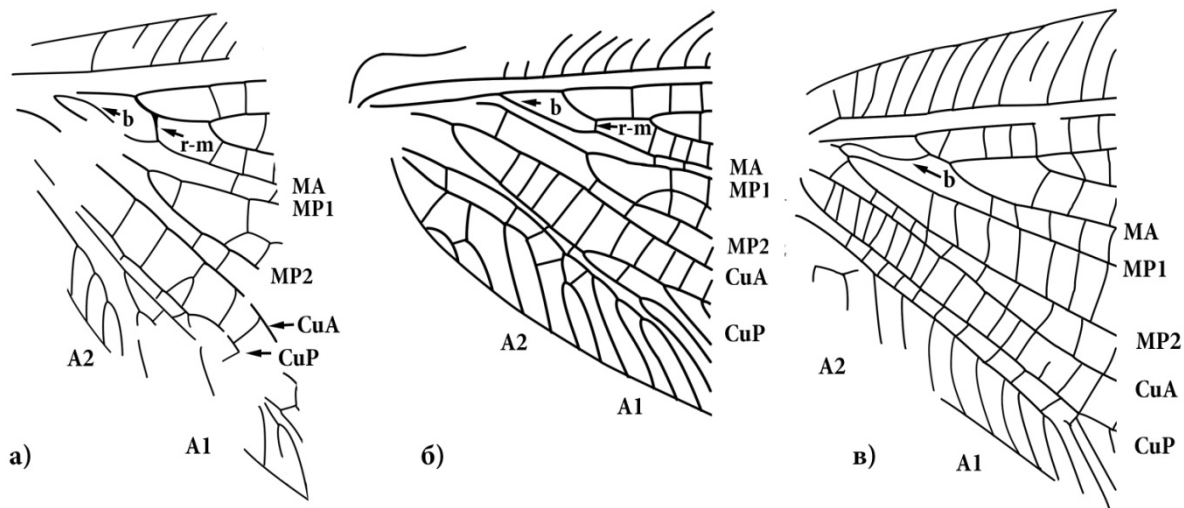


Рис. 4. МА в задних крыльях осмилид: а - *Sauktangida aenigmatica* Khranov, 2014, голотип; б - *Jurakempynus bellatulus* Wang et al. 2011 (Кемрупи́нае), средняя юра Даохугоу (Китай), голотип (из [Wang et al., 2011]); в - *Euporismites balli* Tillyard, 1916 (Кемрупи́нае), палеоцен Квинсленда (Австралия) (из [Lambkin, 1987]); б - основание МА. Не в масштабе.

4.4. Ошин-Боро-Удзюр-Ула (Монголия).

Из Ошин-Боро-Удзюр-Улы известно всего три сетчатокрылых, являющиеся представителями трех видов - *Mesosmylina mongolica* Ponomarenko, 1984, *Oshinopsychops oshinensis* (Ponomarenko, 1984) и "*Liassopsychops*" *altaica* Ponomarenko, 1984. Род *Mesosmylina* Bode, 1953 относится к семейству *Osmylidae* и встречается лишь в нижней и средней юре - в лейасе Брауншвейга и Гриммена соответственно были найдены *M. exornata* Bode, 1953 и *M. falciferum* Ansoerge, 1996, в нижней-средней юре Сай-Сагула - *M. shurabica* Khramov, 2014 и *M. angusta* Khramov, 2014. Соответственно, данный род можно отнести к юрскому комплексу сетчатокрылых.

Семейственная принадлежность *Oshinopsychops oshinensis* неизвестна - Пономаренко (1992) относит его к семейству *Prohemerobiidae*, куда раньше помещали самых разных ископаемых сетчатокрылых. Отнесение "*Liassopsychops*" *altaica* Ponomarenko, 1984 к роду *Liassopsychops* достаточно сомнительно (см. ниже, раздел "Баян-Тэг"). Два этих сетчатокрылых имеют весьма специфическое жилкование, так что их сложно сопоставить с другими известными ископаемыми *Neuroptera*.

4.5. Баян-Тэг (Монголия).

Всего в местонахождении Баян-Тэг было найдено 10 сетчатокрылых, большая часть из которых представляет собой обрывки крыльев плохой сохранности, принадлежащие, по видимому, психопсидообразным. Среди них имеется отпечаток проксимальной части переднего крыла небольшого психопсида (ПИН № 4023/681, длина целого крыла около 13 мм) с ветвящейся МА, которая характерна для ряда триасовых и юрских форм. Единственный вид, описанный из Баян-Тэга, "*Liassopsychops*" *makulbekovi* Ponomarenko, 1992, найден там в одном экземпляре. Он представляет собой крупное сетчатокрылое (полная длина крыла около 60 мм) с обильными поперечными жилками в проксимальной части крыла. К этому роду, помимо *L. makulbekovi* и типового вида *L. curvata* Bode, 1953, описанного из лейаса Брауншвейга, относятся *L. altaica* Ponomarenko, 1984 из средней юры Ошин-Боро-Удзюр-Улы и *L. sibirica* Ponomarenko, 1984 из нижней-средней юры местонахождения Ия (Иркутская область). Фактически, кроме крупных размеров, этих сетчатокрылых ничто не объединяет: например, *L. makulbekovi* имеет гребенчато ветвящиеся CuP и A1, у *L. altaica* CuP не разветвлена, а A1 ветвится дихотомически. Вероятнее всего, эти сетчатокрылые принадлежат не только к разным родам, но и к разным семействам. Два другие вида рода, *L. curvata* и *L. sibirica*, известны по фрагментарным находкам, причем первый из них нуждается в переописании. Поэтому мы считаем

разумным исключить *L. makulbekovi* вместе с *L. sibirica* и *L. altaica* из рода *Liassopsychops* и трактовать их как *gen. indet.* Возможно, что "*L.* *makulbekovi*" близок к архаичным крупнокрылым осмилидам, таким как *Sauktangida*. Строение его костального поля, *CuP* и *A1* согласуется с этой гипотезой. Интересно, что "*L.* *makulbekovi*" обладает дополнительным рядом ячеек между *MP2* и *MP1* - эта же особенность характерна для крыльев австралийского рода *Clydosmylus* New, 1983 из подсемейства *Kemryninae*, близкого к *Sauktangida*.

4.6. Бахар (Монголия).

Всего в Бахаре было найдено 35 сетчатокрылых, больше половины из которых (19 экз.) представлены неидентифицируемыми до семейства крыловыми фрагментами. Тем не менее, можно с уверенностью сказать, что в местонахождении присутствуют, не считая психопсидаобразных, как минимум пять семейств *Neuroptera*, все из которых характерны для средней-верхней юры Азии: *Kalligrammatidae*, *Grammolingiidae*, *Saucrosmylidae*, *Osmylidae* и *Berothidae*.

Граммолингииды представлены двумя экземплярами, причем один из них (ПИН № 3791/1595) является отпечатком переднего крыла с хорошо сохранившейся проксимальной частью, жилкование которой типично для семейства. Судя по короткой *A1*, заканчивающейся до ответвления *Rs1* от *Rs*, эта граммолингиида относится к роду *Leptolingia* Ren, 2002, известному также из Даохугоу, Шар-Тэга и Хоутийн-Хотгора (Ren, 2002; Храмов, 2010; Khranov, 2012).

Присутствие в Бахаре представителей *Saucrosmylidae* (ПИН № 3791/17, переднее крыло) особенно примечательно, поскольку до настоящего времени эти сетчатокрылые были известны лишь из Даохугоу, где они достаточно многочисленны (около 6% всех находок). Несмотря на фрагментарность экземпляра, на его принадлежность к данному семейству бесспорно указывают субкостальные жилки, каждая из которых соединена с соседней несколькими поперечными жилками (помимо *Saucrosmylidae*, это характерно для близких к ним *Panfiloviidae* и некоторых *Kalligrammatidae*) и два ряда ячеек между *R1* и *Rs* (наличие двух и более рядов ячеек между данными жилками является уникальной особенностью *Saucrosmylidae*). Также на отпечатке видна дихотомически ветвящаяся узкая *CuP*, а также часть *CuA* и *A1*, проходящие так же, как у прочих представителей семейства. Сильнее всего экземпляр напоминает *Saucrosmylus* Ren et Yin, 2003, однако определить его родовую принадлежность с уверенностью невозможно.

К семейству *Osmylidae* в Бахаре относится отпечаток проксимальной половины заднего крыла (ПИН № 3791/1564). Несмотря на плохую сохранность, его можно отнести к подсемейству *Кемруниае* и роду *Arbusella* Khramov, 2014, о чем свидетельствует наличие дополнительного ряда ячеек между MP_1 и MP_2 (непосредственно его не видно, но пространство между MP_1 и MP_2 в соответствующем месте расширяется примерно в 1,5 раза) и пятнистый рисунок (видно одно крупное темное пятно и одно небольшое). Также в некоторых участках костального поля можно различить поперечные жилки, характерные для *Arbusella*.

Беротиды в Бахаре довольно многочисленны (4 экз.), так что по этому параметру местонахождение напоминает Каратау. Две из беротид (ПИН № 3791/1589, 3791/1591) с широким костальным полем и ветвящимися жилками в нем могут относиться к родам *Berothone* Khramov, in press или *Pseudosisyga* Makarkin, 1999, которые известны из Каратау и Байсы соответственно. Тем не менее, в отличие от остальных представителей *Berothone*, CuP у ПИН № 3791/1589 ветвится дважды, а не однократно. Тем не менее, здесь мы имеем дело с беротидами вполне современного облика (их отличает, например, MP , разветвленная очень базально, на уровне отхождения MA от Rs), в отличие от архаичных *Sinosmylites*, которым представлены *Berothidae* в Даохугоу.

К *Kalligrammatidae* в Бахаре относится лишь небольшой фрагмент (ПИН № 3791/1567), на его семейственную принадлежность очень плотное расположение поперечных жилок. Психопсидообразные в Бахаре представлены 5 экземплярами плохой сохранности разного размерного класса.

4.7. Хоутийн-Хотгор (Монголия).

Всего в Хоутийн-Хотгоре найдено 12 сетчатокрылых. Из местонахождения описано два вида, *Leptolingia oblonga* Khramov, 2012 (*Grammolingiidae*) и *Sinosmylites hotgorus* Khramov, in press (*Berothidae*), каждый из которых представлен одной находкой. Экземпляр ПИН № 3668/1075, представляющий собой фрагмент дистальной части переднего крыла (длина 20 мм, полная длина крыла - около 60-70 мм), можно отнести к семейству *Saucrosmylidae*. Об этом говорит расширенная область крыла между R_1 и Rs с несколькими рядами ячеек (на отпечатке они плохо различимы), которая затем резко сужается, так что R_1 сближается с R_1 . На этом уровне обильные поперечные жилки между ветвями Rs исчезают, что также характерно *Saucrosmylidae*. Помимо Бахара, это вторая находка семейства за пределами типового местонахождения Даохугоу. Еще два экземпляра, ПИН № 3688/1073 и №3688/1071, длина 35 мм и 24 мм соответственно, скорее всего, являются фрагментами

крыльев представителей семейства Parakseneuridae, известного из юры Сай-Сагула и Даохугоу. Об этом говорят крупные размеры крыльев (судя по фрагментам, их полная длина у данных сетчатокрылых составляет около 60 мм), редкие хаотично разбросанные поперечные жилки и относительно компактный пучок жилок, идущий от места слияния Sc и R1 (похожая картина наблюдается у Parakseneura Yang et al., 2012 из Даохугоу). Наконец, экземпляры ПИН № 3688/1086 и ПИН № 3688/1077 - это крылья небольших психопсидообразных с разветвленной МА (длина 12 мм). Остальные сетчатокрылые из Хоутийн-Хотгора отличаются плохой сохранностью.

Следует отметить (с поправкой на небольшой объем выборки), что треть сетчатокрылых из Хоутийн-Хотгора составляют представители семейств, типичных для Даохугоу - Grammolingiidae, Saucrosmylidae и Parakseneuridae. Это самая большая относительная доля данных семейств среди всех местонахождений Центральной Азии. Род Sinosmylites, найденный в Хоутийн-Хотгоре, также присутствует в Даохугоу (Makarkin et al., 2011). Тем не менее, несмотря на большую степень сходства Neuroptera из Даохугоу и Хоутийн-Хотгора, возраст последнего оценивается как верхи верхней юры (см. раздел 2.2) - следовательно, или это оценка неверна и данное местонахождение является более древним, или в верхней юре фауна сетчатокрылых на территории современной Монголии не претерпела существенных изменений по сравнению со средней юрой.

4.8. Шар-Тэг (Монголия).

Всего в Шар-Тэге обнаружено 35 экземпляров Neuroptera, из них до семейства определяются лишь 11. Все остальные находки представляют собой фрагменты крыльев разных размерных категорий - от мелких (предположительная полная длина 6-7 мм, размерный класс *Prohemerobius minor* Khramov, 2011) до крупных (предположительная полная длина 20 и более мм). Некоторые фрагменты крупных крыльев с широким костальным полем и ветвящимися жилками в нем, вероятно, относятся к *Osmylpsychopidae* или к семействам со схожим жилкованием.

Из местонахождения известно шесть родов (Храмов 2010, 2011, 2014). Из них только два, *Dimidiosmylus* in press и *Frustumopsychops* in press, могут считаться эндемичными для Шар-Тэга, с поправкой на современный уровень изученности ископаемых сетчатокрылых. Еще два рода можно отнести к типичным для средней и верхней юры азиатского региона: так, помимо Шар-Тэга, род *Leptolingia* Ren, 2002 (*Grammolingiidae*) найден также в Даохугоу (Китай, средняя юра, Ren, 2002) и в двух других монгольских местонахождениях - Бахаре (средняя-верхняя юра) и Хоутийн-Хотгоре (верхняя юра, Khramov 2012), а

Jurakempynus Wang et al., 2011 (Osmylidae) - в Даохугоу и Каратау (Казахстан, верхняя юра). Наконец, еще два рода связывают Шар-Тэг с более древними, нижнеюрскими местонахождениями: Prohemerobius Handlirsch, 1906 (Prohemerobiidae) представлен в верхнем лейасе Германии и Англии, а Sogjuta O. Martynova, 1958 (Osmylidae) помимо Шар-Тэга обнаружена в Согютах (Киргизия, нижняя юра).

Следует оговориться, что Prohemerobius minor Khramov, 2011, описанный из Шар-Тэга, всё же может не иметь отношения к европейским прохемеробидам. Есть вероятность, что он относится к примитивным Berothidae с гребенчатой CuA в переднем крыле, появившимся во второй половине юры. Такие беротиды имеются в Даохугоу (род Sinosmylites Makarkin et al., 2011), а также в Каратау и Хоутийн-Хотгоре. Если это верно, то в Шар-Тэге вообще не найдено родов Neuroptera, представленных в европейских местонахождениях.

Семейство Kalligrammatidae характерно для среднеюрских-нижнемеловых местонахождений Азии и Европы: Шар-Тэг, где обнаружено три небольших фрагмента крыльев каллиграмматид, не является здесь исключением. Находка представителя семейства Grammolingiidae (Leptolingia shartegica Khramov, 2010, рис. 3), которое встречается лишь в юре Азии, ставит Шар-Тэг в один ряд с такими азиатскими местонахождениями, как Сай-Сагул (Киргизия, верхи нижней-низы средней юры), Хоутийн-Хотгор и Каратау (Khramov, 2012), Даохугоу (Ren, 2002, Liu et al., 2011, Shi et al., 2011, 2012, 2013), Бахар (личн. набл.), откуда также известны граммолингииды.

4.9. Каратау (Казахстан).

Общая характеристика.

Каратау - первое среди центральноазиатских юрских местонахождений по числу находок Neuroptera. Здесь обнаружены представители десяти семейств (приведены в порядке убывания числа находок): Berothidae, Chrysopidae, Kalligrammatidae, Osmylidae, Polystoechotidae, Nymphidae, Mantispidae, Grammolingiidae, Hemerobiidae и Panfiloviidae. Отличительной особенностью местонахождения является доминирование мелких Berothidae (13,8% от всех Neuroptera), которые обильны также в меловых янтарях, и Chrysopidae (11,4%), представленных в основном среднеюрским-нижнемеловым родом Mesypochrysa Martynov, 1927. Психопсидообразные также обильны (20,8%), в отличие от Сай-Сагула, среди них многочисленны формы среднего и крупного размера с обильно дихотомирующими ветвями Rs.

Osmylidae

Семейство Osmylidae (Neuroptera) в настоящее время распространено всемирно, за исключением Северной Америки, откуда оно известно лишь в ископаемом состоянии (Carpenter, 1943). В наши дни семейство насчитывает около 150 видов в составе восьми подсемейств: Protosmylinae, Gumillinae, Spilosmylinae, Kempyninae, Porisminae, Osmylinae, Eidoporisminae и Stenosmylinae. Древнейшие осмилиды, описанные из европейского лейаса и нижнеюрского местонахождения Согюты в Киргизии (Bode, 1953; Ansorge, 1996; Мартынова, 1958), вероятно, относятся к вымершему подсемейству Mesosmylininae (Makarkin et al., 2014). Древнейшие представители рецентных подсемейств Osmylidae найдены в среднеюрских местонахождениях Даохугоу (Китай) (Ren, Yin, 2002; Ren, Engel, 2007; Wang et al., 2009a, b, 2010, 2011; Yang et al., 2010) и Кубеково (Красноярский край).

В Каратау осмилиды составляют 7% от общего числа сетчатокрылых, они представлены 38 экземплярами, из них 37 определяются до подсемейства. По численности осмилид Каратау существенно уступает местонахождению Даохугоу, где это семейство является наиболее многочисленной группой Neuroptera: из 2000 найденных в Даохугоу сетчатокрылых (Yang et al., 2012) более 1000 относятся к Osmylidae (Makarkin et al., 2014), причем среди них преобладают представители подсемейства Kempyninae. В Каратау Kempyninae также представлены лучше всего. По подсемействам осмилиды из Каратау распределяются следующим образом: Kempyninae – 17 (*Jurakempynus arcanus* Khramov, 2014 - 3, *Arbusella bella* Khramov, 2014 - 1, *Arbusella* sp. - 2, родовая принадлежность остальных 11 экземпляров неясна в силу их фрагментарности), Protosmylinae – 9 (*Jurosmylus atalantus* (Panfilov, 1980) – 5 и *J. parvulus* Khramov, 2014 - 4, 1 - gen. indet.), Gumillinae – 7 (*Epiosmylus longicornis* – 5, *Epiosmylus* sp. - 1, *Kolbasinella elongata* Khramov, 2014 - 1 и 1 gen. indet.), Spilosmylinae - 1 (*Ensiosmylus acutus* Khramov, 2014).

Вкратце охарактеризуем подсемейства осмилид, чьи представители найдены в Каратау и Шар-Тэге.

Protosmylinae в настоящее время насчитывает 3 рода, обитающих в Восточной Азии (*Heterosmylus* Krüger, 1913 и *Paraphosmylus* Krüger, 1913) и Южной Америке (*Gryposmylus* Krüger, 1913). Помимо Каратау (*Jurosmylus*), в ископаемом состоянии Protosmylinae известны из Даохугоу (*Juraheterosmylus* Wang et al., 2010), из нижнего мела южной Англии (*Protosmylina* Jepson et al., 2009), из балтийского янтаря (*Protosmylus* Krüger, 1913) и из эоценовых отложений американского местонахождения Флориссант (*Osmylidia* Carpenter, 1943). Немногочисленными поперечными жилками и укороченной CuP в передних и задних

крыльях Protosmylinae напоминают более древних осмилид из подсемейства Mesosmylinae.

Spilosmylinae – это крупнейшее подсемейство Osmylidae, включающее в себя более половины всего видового состава семейства. Самый крупный род подсемейства, *Spilosmylus* Kolbe, 1897, распространен в Азии, Африке, Австралии (New 1986a) и Новой Гвинее (New 1986b), остальные 5 родов обитают в Восточной Азии (Tjeder, 1957). Несмотря на многочисленность современных Spilosmylinae, в палеонтологической летописи подсемейство практически не представлено. Единственный его представитель был указан из Даохугоу (*Palaeothyridosmylus septemaculatus* Wang et al., 2009), однако его принадлежность к Spilosmylinae сомнительна из-за хорошо развитой гребенчатой A2 в переднем крыле и отсутствия ступенчатых рядов поперечных жилок, что не характерно для подсемейства. Следовательно, *Ensiosmylus acutus* Khramov, 2014 из Каратау является первой находкой ископаемых Spilosmylinae.

Единственный рецентный представитель реликтового подсемейства Gumillinae (*Gumilla* Navás, 1912) обитает в Бразилии. В ископаемом состоянии Gumillinae впервые были обнаружены Панфиловым (1980) в Каратау, описавшим их в составе отдельного семейства Eriosmylidae. Наиболее обильно Gumillinae представлены в Даохугоу. Оттуда описаны: *Eriosmylus panfilovi* Ren et Yin, 2002, *Enodinympa* Ren et Engel, 2007, *Nilionympha* Ren et Engel, 2007, *Tenuosmylus* Wang et al., 2009, *Allotriosmylus* Yang et al., 2010. Также ископаемые Gumillinae найдены и в пределах их нынешнего ареала, в Бразилии: из нижнемеловых формаций Крато и Сантана были описаны соответственно *Nuddsia longiantennata* Menon et Makarkin, 2008 и *N. repatriata* Martins-Neto, 2010. Кроме того, к Gumillinae можно отнести *Stenosmylina* Jepson et al., 2009 и *Mesosmylidus* Jepson et al., 2012, которые происходят из нижнемеловых отложений Вельда и Пурбека в Южной Англии. Отнесение *Mesosmylidus* к Gumillinae находится под вопросом из-за фрагментарности экземпляра и очень развитой CuP, не характерной для передних крыльев представителей этого подсемейства. Неописанные Gumillinae имеются также в сборах из Кубеково (средняя юра, Красноярский край).

Подсемейство Kempyninae, насчитывающее 4 рецентных рода (*Australysmus* Kimmins, 1940, *Clydosmylus* New, 1983, *Euosmylus* Krüger, 1913 и *Kempynus* Navás, 1912), имеет типичный гондванский ареал и распространено в Австралии, Новой Зеландии и Южной Америке (Kimmins, 1940; New, 1983). В ископаемом виде оно достоверно известно из палеоцена Австралии (*Euporismites* Tillyard, 1916, см. Lambkin, 1987), Байсы (*Kempynosmylus zherikhini* Makarkin, 2014) и из Даохугоу (*Jurakempynus* Wang et al., 2011).

Род *Arbusella* Khranov, 2014, чье описание приводится по материалу из Каратау, также представлен в Даохугоу. Представители *Arbusella* из Даохугоу, которые пока остаются неописанными, крупнее, чем *Arbusella bella* Khranov, 2014 из Каратау: длина их крыльев составляет более 30 мм, помимо пятнистого рисунка орнамент крыльев этих сетчатокрылых включает также продольные полосы.

Находки *Kemrulinae* в Шар-Тэге, Каратау и Даохугоу доказывают, что на протяжении средней и верхней юры ареал подсемейства существенно отличался от нынешнего. Это служит еще одним подтверждением того, что гондванский ареал целого ряда групп насекомых возник из-за их вымирания в Северном полушарии (Eskov, 2002; Grimaldi, Engel, 2005). Следовательно, *Kemrulinae*, как и *Gumillinae*, являются реликтами, которые в прошлом имели гораздо более широкое распространение. Про *Protosmylinae* и *Spilosmylinae* так сказать нельзя, потому что, как и в юрское время, они продолжают существовать в Евразии.

Grammolingiidae

Семейство представлено в местонахождении единственной находкой - фрагментом заднего крыла (рис. 11). Sc и R1, которые доходят до края крыла параллельно другу другу, не сливаясь, показывают, что данный экземпляр может принадлежать лишь *Grammolingiidae*.

Kalligrammatidae

Из Каратау были описаны представители 5 родов каллиграмматид: *Kalligramma* Walther, 1904, *Lithogramma* Panfilov 1968, *Kalligrammina* Panfilov 1980, *Meioneurites* Handlirsch 1906 и *Kalligrammula* Handlirsch 1919. Среди них своими небольшими размерами (длина заднего крыла 30 мм) и необычным строением R1, которая образует три ответвления, подобные ветвям Rs, резко выделяется род *Kalligrammina*, известный по единственной находке. В остальном его жилкование достаточно типично для каллиграмматид. Строение R1, миниатюрность и общий каллиграммоподобный облик сближают *Kalligrammina* с родом *Ectopogramma* Engel et al, 2011 (также монотипическим), описанным из Даохугоу (длина переднего крыла 43 мм). Этот род был отнесен к семейству *Aetheogrammatidae*. Энгель и др. (Engel et al., 2011) отмечают, что *Kalligrammina* также может относиться к *Aetheogrammatidae*, хотя и не утверждают этого с определенностью, поскольку передние крылья *Kalligrammina* не найдены. Однако *Kalligrammina* и *Ectopogramma*, очевидно близкие друг другу, существенно отличаются от типового рода семейства *Aetheogramma* Ren et Engel, 2008 (нижний мел, Исянь), у которого число ветвей

Rs сильно редуцировано (см. Ren, Engel, 2008). Кроме того, по размерам Aetheogramma (длина переднего крыла 90 мм) превосходит Kalligrammina и Ectogramma. Возможно, два этих рода не относятся к Aetheogrammatidae, а образуют особую группу миниатюрных каллиграмматид или близких к ним сетчатокрылых.

За исключением рода Lithogramma, остальные рода каллиграмматид представлены в местонахождениях за пределами Каратау. Kalligramma, по-видимому, имел достаточно широкий ареал в второй половине юры - нижнем мелу: он известен из одновозрастных среднеюрских местонахождений Бэйпяо (*K. jurarchegonium* Zhang et Zhang, 2003) и Даохугоу (*K. paradoxum* Liu et al., 2014), из верхней юры Зольнгофена (*K. haeckeli* Walther, 1904), из нижнемеловых слоев Вельд (*K. rouscowsoni* Jarzembowski, 2001, валанжин, Южная Англия, фрагменты каллиграмматид найдены и в более поздних вельдских слоях, датируемых барремом - см. Jepson et al., 2009) и из нижнего мела Исяня (*K. liaoningensis* Ren et Guo, 1996). Стоит отметить, что *K. rouscowsoni* описан по небольшому фрагменту крыла (Jarzembowski, 2001), так что его родовая принадлежность остается под вопросом.

Meioneurites, представленный в Каратау двумя видами - *M. villosus* Panfilov, 1968 и *M. spectabilis* 2005 (Энгель относит его к отдельному подроду *Parameioneurites*), помимо Каратау, известен лишь из Зольнгофена (*M. schlosseri* Handlirsch 1906). Помимо Kalligramma и Meioneurites, с Зольнгофеном Каратау связывают и представители Kalligrammula, как показало исследование, также очень распространенный. Изначально этот род был описан Гандлиршем по отпечатку, содержащему одно заднее крыло и два передних (одно из них Гандлирш не изобразил, см. Handlirsch, 1919). Поскольку исходное описание содержало неточности, было принято решение заново изучить голотип *K. senckenbergiana* Handlirsch 1919 по фотографиям, которые предоставил Музей естественной истории им. Зенкенберга во Франкфурте-на-Майне. Изучение показало, что CuP в заднем крыле этой каллиграмматиды раздвоено у самого основания, чуть дистальнее точки соединения с CuP. Такое строение CuP является отличительным признаком рода *Limnogramma* Ren 2003, известного исключительно по задним крыльям из Даохугоу (*L. hani* Makarkin et al., 2009 и *L. mongolicum* Makarkin et al., 2009) и Исяня (*L. mirum* Ren, 2003). Поскольку в остальном жилкование всех трех видов *Limnogramma* практически не отличается от жилкования заднего крыла *K. senckenbergiana*, мы считаем *Limnogramma* субъективным синонимом *Kalligrammula*.

Заднее крыло с характерной «двойной» CuP имеется и в Каратау и было описано нами как *K. karatense* Liu et al. in press Следовательно, род *Kalligrammula*, представленный в Даохугоу, Каратау, Зольнгофене и Исяне был широко распространен в средней юре-

нижнем мелу на территории современных Европы и Азии. Также ранее из Каратау был описан еще один представитель рода, *K. karatavica* Martynova, 1947 (известно только плохо сохранившееся заднее крыло), однако, по-видимому, к *Kalligrammula* его отнести нельзя. *CuA*, судя по рисунку Панфилова (1968), внесшему исправления в исходное описание О. Мартыновой, у *K. karatavica* дистально сильно ветвятся, а *CuP*, напротив, разветвляется лишь в середине своей длины, что не характерно для *K. senckenbergiana* и других представителей рода. В настоящее время голотип *K. karatavica* переизучить еще сложнее, чем во времена Панфилова, так как эпоксидная смола, которой он покрыт, потемнела и растрескалась. Также из нижнего мела Монголии (местонахождение Анда-Худук) была описана *Kalligrammula atra* Ponomarenko, 1992, однако, на наш взгляд, из-за фрагментарности находки родовая принадлежность этого экземпляра с уверенностью не может быть установлена. Кроме *Kalligrammula*, разветвленной *CuP* в задних крыльях обладает монотипичный род *Abrigramma* Yang et al., 2014, описанный из отложений формации Исянь, однако ствол *Rs* в его задних крыльях отходит от *R1* очень дистально, тогда как у *Kalligrammula*, подобно большинству остальных осмилид, ствол *Ry* ответвляется от *R1* практически у самого основания крыла.

Также в сборах из Каратау имеется неописанное переднее крыло ПИН № 2784/1070, принадлежащее каллиграмматиде из рода *Huiyingogramma* Liu et al, 2013, единственный вид которого известен из Даохугоу. В целом *Huiyingogramma* из Каратау очень похожа на *H. formosum* Liu et al, 2013, не считая более крупных размеров (длина переднего крыла 98 мм и 75 мм соответственно), чуть более разветвленной *A3* и наличия вставочных рядов поперечных жилок в пространстве между *Rs1* и *CuP* в дистальной части крыла. *Kalligramma turutanovae* Martynova, 1947 также должна быть отнесена к роду *Huiyingogramma* (см. Makarkin et al., 2014a), о чем свидетельствует наличие у нее возвратной жилки и строение медиальных и кубитальных жилок.

Всего в Каратау найдено 42 каллиграмматиды. Большая часть находок фрагментарна, что затрудняет определение. Не считая уже описанных, а также выше обсужденного неописанного экземпляра *Huiyingogramma*, в сборах из Каратау присутствуют еще три передних крыла хорошей сохранности. Судя по их жилкованию, они относятся к роду *Kalligramma*.

Биология и распространение. Ротовой аппарат у каллиграмматид отличается высокой степенью специализации: у них имелся хоботок, образованный парой удлиненных максиллярных галеа, а также два сравнимых с ним по длине максиллярных щупика (Yang et al., 2014). Сходным образом устроен ротовой аппарат современных чешуекрылых, за

исключением того, что у многих *Lepidoptera* наблюдается сильная редукция макиллярных щупиков. Ротовой аппарат всех современных имаго *Neuroptera* относится к ортоптероидному типу. Все каллиграмматиды с длинными хоботками известны по находкам из Даохугоу (Yang et al., 2014), также целая каллиграмматиды (голотип *M. spectabilis*) с сохранившимся ротовым аппаратом найдена в Каратау, однако на этом экземпляре можно различить лишь длинные максиллярные щупики.

Лабандейра и др. (Labandeira et al., 2007) выделяет два типа ассоциации мезозойских голосеменных и насекомых-нектарофагов. Во-первых, насекомые с грызущим ротовым аппаратом (прежде всего, жуки) опыляли представителей отделов *Cycadophyta* и *Bennettitales*, живя в их фруктификациях и проделывая там ходы (особенно это касается закрытых обополюх стробилов беннеттитовых). Во-вторых, некоторые представители отдела хвойных (*Pinophyta*), прежде всего хейролепидиевые, опылялись насекомыми с сосущим ротовым аппаратом, позволявшим высасывать опылительную жидкость из семязачатков с помощью длинных хоботков. Скорее всего, что в случае каллиграмматид следует говорить об ассоциации второго типа. Поскольку *Kalligrammatidae* питались пыльцой и сладковатыми выделениями генеративных органов некоторых *Gymnospermae*, то упадок ассоциированных с ними таксонов в середине мелового периода мог стать главной причиной их вымирания. Так, Лабандейра (2010) отмечает, что вымирание каллиграмматид совпало с экспансией покрытосеменных.

Древнейшие описанные каллиграмматиды происходят из Даохугоу, в последний раз это семейство встречается в отложениях бразильской формации Крато (поздний апт), откуда по фрагменту крыла описано сетчатокрылое *Makarkinia adamsi* Martins-Neto, 1992. Несмотря на фрагментарность находки, данный вид можно отнести к каллиграмматидам на основании обилия поперечных жилок. Таким образом, *Kalligrammatidae* существовали начиная со средней юры и вплоть до конца раннего мела. Интересно, что в конце раннего мела (поздний альб) также вымирают три семейства *Mecoptera*, обладавших длинными хоботками (*Mesopsychidae*, *Aneuretopsychidae*, *Pseudopolycentropodidae*) и, вероятно, являвшихся опылителями голосеменных растений (Ren et al., 2009). Длинные хоботки у этой группы скорпионниц появились в средней юре (Shih et al., 2011), что совпадает с возникновением *Kalligrammatidae*; также, как и каллиграмматиды, представители скорпионниц с длинными хоботками встречаются в Даохугоу, Каратау и Исяне.

Вероятно, имаго *Kalligrammatidae* могли занимать примерно такую же экологическую нишу, что и скорпионницы из трех вышеназванных семейств. Длина хоботков некоторых каллиграмматид составляла 14 и более мм (Labandeira, 2010). Такие сетчатокрылые,

подобно скорпионницам Mesopsychidae со сравнимыми по длине хоботками (до 10 мм), могли питаться выделениями семязачатков некоторых Gnetales и других хвойных, таких как вымершие Cheirolepidiaceae (Ren et al., 2009). Очень широкий ареал некоторых родов каллиграмматид (например, Kalligramma и Kalligrammula, найденные в Даохугоу, Каратау, Зольгофене и Исяне), говорит о существовании на обширных пространствах Лавразии во второй половине юры - нижнем мелу более-менее однородного флористического комплекса. Действительно, Вахрамеев (1970, 1988) относит палеофлоры этого времени, известные из Европы и Центральной и Восточной Азии, к единой Евро-Синийской области. Ориктоценозы, относящиеся к Евро-Синийской области, характеризуются высоким содержанием пыльцы хейролепидиевых Classopollis и их побегов - Brachyphyllum, Ragiophyllum и др (Вахрамеев, 1988). Все три эти компонента присутствуют в Каратау (Долуденко, Орловская, 1976), побеги хейролепидиевых типичны для Зольгофена (Вахрамеев, 1988), пыльца Classopollis обычна для Даохугоу (Yuling et al., 2014). Побеги Brachyphyllum присутствуют также в отложениях формации Исянь, хотя содержание Classopollis там низкое (Liu, Batten, 2007), что в целом характерно для всего северного Китая в нижнем мелу (Wenben, Zhaosheng, 1994). Примечательно, что пыльца Classopollis и мелколистные побеги Brachyphyllum obesum доминирует и в отложениях формации Крато (Бразилия), откуда происходят гондванские каллиграмматиды (Batten, 2007, Mohr et al., 2007).

В целом распространение каллиграмматид хронологически и территориально хорошо коррелирует со встречаемостью хейролепидиевого комплекса (Classopollis - Brachyphyllum - Ragiophyllum). Хотя содержание пыльцы Classopollis, впервые появляющейся в позднем триасе, резко возрастает в отложениях внутренних областей Пангеи на рубеже триаса и юры (Bonis, Kürschner, 2012), а отдельные пики Classopollis наблюдаются в нижней юре Европы (Schootbrugge et al., 2005), наиболее резкий и устойчивый рост концентрации Classopollis в отложениях Средней Азии (Vakhrameev, 1981) начался примерно с келловоя, когда появляются первые каллиграмматиды. На протяжении альба-апта в Евро-Синийской области содержание пыльцы Classopollis резко снижается (Вахрамеев, 1988), вероятно, в связи с увлажнением климата, что совпадает с вымиранием каллиграмматид.

Обилие хейролепидиевых, продуцировавших пыльцу Classopollis, говорит о субтропическом аридном климате: в Сибирско-Канадской области, лежащей в более северных широтах, в зоне умеренного климата, они практически не представлены. В верхней юре граница Евро-Синийской области, которая проводится Вахрамеевым (1988) по содержанию Classopollis, смещается на 15-20° к северу, так что в ее пределах

оказываются территории нынешнего Забайкалья. Поэтому в это время каллиграмматиды встречаются и там: например, фрагмент крыла, принадлежащий роду *Sophogramma*, обильному в Исяня, найден также в нижнемеловом местонахождении Байса (Makarkin, 2010). Если наблюдение о связи хейролепидиевых и каллиграмматид верно, то представители последних не должны присутствовать в юрских отложениях Сибири и Дальнего Востока. Юрская каллиграмматиды, описанная из Забайкалья, *Angarogramma incerta* Ponomarenko, 1984 (средняя-верхняя юра, удинская свита), возможно, не относится к этому семейству.

В случае, если хейролепидиевые были насекомопопыляемыми, о чем свидетельствует строение некоторых относимых к ним фруктификаций (Kvaček, 2000) и образование тетрад пыльцевыми зернами *Classopolis* (Alvin, 1982) то они могли служить непосредственной пищевой базой для *Kalligrammatidae* и других нектарофагов (Ren et al., 2009). Если же хейролепидиевые были ветроопыляемыми, о чем говорит обилие их пыльцы, характерное скорее для анемофильных растений (Alvin, 1982), то связь этого семейства с каллиграмматидами, как и с другими мезозойскими сетчатокрылыми, носит косвенный характер: хейролепидиевые в данном случае служат индикаторами жаркого засушливого климата, к экосистемам которого были перинурочены среднеюрские -нижнемеловые Neuroptera Европы и Азии.

Chrysopidae

Хризопиды в Каратау являются одной из самой многочисленных групп и составляют 11,4% от всех сетчатокрылых (62 находки). Большая часть (54 экз.) из них относится к роду *Mesurochrysa* Martynov, 1927, еще 8 хризопид являются представителями рода *Baisochrysa* Makarkin, 1997, который отличается от *Mesurochrysa* наличием дополнительного ряда поперечных жилок в костальном поле. Род *Baisochrysa* представлен в Каратау одним новым видом (неописан), который отличается от *B. multinevris* Makarkin 1997 (нижний мел, Байса) меньшими размерами и меньшим числом ветвей *Rs* (длина переднего крыла *B. multinevris* - 19 мм, имеется не менее 9 ветвей *Rs*, а у вида из Каратау - 11,5 мм и 5 ветвей *Rs*). Виды близкого рода *Mesurochrysa* также сильно варьируют по размерам - например, длина переднего крыла *M. latipennis* Martynov, 1927 из Каратау составляет 12 мм, длина переднего крыла *M. magna* Makarkin, 1997 из Байсы - 26 мм.

Представители *Mesurochrysa* из Каратау были отнесены к 5 видам: *M. latipennis* Martynov, 1927, *M. intermedia* Panfilov, 1980, *M. polyclada* Panfilov, 1980, *M. reducta* Panfilov, 1980, *M. makarkini* Nel et al., 2005. Обоснованность выделения двух последних видов

вызывает вопросы - *M. reducta*, в отличие от остальных видов, был описан по заднему крылу, которое, судя по небольшим размерам, может принадлежать *M. latipennis*, *M. makarkinii* же жилкованием же практически не отличается от *M. intermedia*.

Род *Baisochrysa* помимо Каратау найден только в Байсе, представители же *Mesochrysa* были типичны для средней юры и особенно для нижнего мела. Древнейшие находки (неописанные) этого рода происходят из Даохугоу, они же являются и древнейшими хризопидами. Шесть видов рода были описаны из Байсы (Makarkin, 1997), один - из Бон-Цагана (Ponomarenko, 1992), один - из Пурбека (Jepson et al., 2012, описан по заднему крылу). Представители рода также описаны из Исяня (как *Mesochrysa* cf. *chrysopoides*, см. Net et al., 2005) - отсюда же происходит род *Lembochrysa* Ren et Guo, 1996, очень близкий по жилкованию к *Mesochrysa*, и, возможно, являющийся его синонимом. Из близковозрастной формации Лайян (Laiyang) описан род *Drakochrysa* Yang et Hong, 1990, также возможный синоним *Mesochrysa* - судя по исходному описанию (Yang et Hong, 1990) он имеет более разветвленную CuA и большее количество анальных жилок, чем *Mesochrysa*, однако, вероятно, в реальности этих жилок нет: рисунок выполнен неточно из-за того, что крылья на отпечатке перекрываются. Наконец, последние по времени находки *Mesochrysa* известны из формации Крато (см. Martins-Neto, 2000) - жилкование рода *Limaia* Martins-Neto et Vulcano 1989, описанного отсюда, очень близко к *Mesochrysa*, так что два эти рода также, вероятно, являются синонимами (Makarkin, 1997).

Все вышеперечисленные рода (*Baisochrysa*, *Mesochrysa* и его возможные синонимы, *Lembochrysa*, *Drakochrysa* и *Limaia*) относятся к подсемейству *Limaiinae* Martins-Neto et Vulcan 1989 (см. список в Archibald et al., 2014). В отличие от большинства рецентных хризопид, относящихся к подсемействам *Apochrysinae* и *Chrysopinae*, у *Limaiinae* в передних и задних крыльях не выражена *pseudomedia* (Psm) - эта жилка образуется за счет слияния MP с MA+Rs, первыми поперечными жилками внутреннего ряда и частично с зизгагообразно изломанными ветвями Rs (в том месте, где они соединены поперечными жилками внутреннего ряда). Фактически Psm представляет собой дополнительное ребро жесткости, параллельное заднему краю крыла (особенно это выражено у ряда *Apochrysinae*, см. Winterton, Brooks, 2002), вдоль которого проходит продольная складка (Adams, 1967). Psm продолжается во внутренний ряд поперечных жилок, а внешний ряд поперечных жилок часто продолжается в *pseudocubitus* (Psc), которая образуется также, как Psm и примыкает к CuA. У *Limaiinae* нет признаков образования Psm и Psc, MP у них еще полностью независима от Rs и хорошо прослеживается. Неразвитая Psm характерна также

для некоторых рецентных Nothochrysinæ (см. Adams, 1967). Тем не менее, представители Limaiinæ отличаются от Nothochrysinæ, лишенных Psm, следующими признаками: (1) форма ячейки im (самая базальная ячейка между MP1 и MP2) - у Limaiinæ она всегда вытянутая и сужается к дистальному концу, а у Nothochrysinæ она в большинстве случаев более широкая, треугольная, (2) поперечная жилка 2 m-cu у Limaiinæ всегда впадает в дистальную часть im (см. об отличиях жилкования двух этих подсемейств в Makarkin et Archibald, 2014).

Фактически, к Limaiinæ принадлежат все мезозойские хризопиды, за исключением родов *Arairpechrysa* Martins-Neto et Vulcano 1989 и *Paralembochrysa* Nel et al. 2005. Возможно, два данных относятся к еще менее продвинутым хризопидам, чем Limaiinæ, о чем свидетельствует их хорошо развитая MP. В Каратау также имеется две неописанных хризопиды, возможно, близкие к этим двум родам. Еще один род мезозойских хризопид, *Cretachrysa* Makarkin 1994, описанный их верхнего мела местонахождения Обещающий (Магаданская область), известен лишь по фрагментарному материалу, хотя высказывалось предположение, что он также может относиться к Limaiinæ (Makarkin, 1994). Самые поздние находки были сделаны в раннем эоцене Дании (формация Фур) и Британской Колумбии (Канада) - отсюда происходит род *Protochrysa* Willmann and Brooks, 1991 (см. Makarkin et Archibald, 2014). В этих же отложениях впервые появляются Nothochrysinæ, которые, судя по палеонтологической летописи, господствовали на протяжении всего эоцена, а затем в олигоцене были вытеснены *Apochrysinæ* и *Chrysopinæ* (см. Archibald et al., 2014).

Таким образом, на протяжении эволюционной истории хризопид произошло как можно говорить как минимум о трех переломных моментах. Во-первых, в конце нижнего мела вымирает ранее доминирующий род *Mesurochrysa* (Limaiinæ), что совпадает с исчезновением целого ряда среднеюрских-нижнемеловых сетчатокрылых. Во-вторых, в раннем эоцене вымирают последние представители Limaiinæ и начинают доминировать Nothochrysinæ. В-третьих, в олигоцене-миоцене на смену Nothochrysinæ приходят *Apochrysinæ* и *Chrysopinæ* (в настоящее время к ним относятся около 97% всех видов). Первое из этих событий, вероятно, связано с климатическими событиями, сказавшимися на всей среднеюрской-нижнемеловой когорте Neuroptera (см. разделы 5.2-5.3). Третье событие, упадок Nothochrysinæ, возможно, было связано с экспансией летучих мышей в конце эоцена (Archibald et al., 2014): в отличие от *Apochrysinæ* и *Chrysopinæ*, у представителей Nothochrysinæ отсутствуют тимпанальные органы в основании R переднего

крыла, из-за чего они не могут воспринимать ультразвуковые сигналы летучих мышей и становятся для них легкой добычей.

Что касается вымирания *Limaiinae* в первой половине эоцена, то оно могло быть связано с резко возросшей ролью муравьев в экосистемах. Муравьи появились еще в меловой периоде, однако в мезозойских отложениях их находки единичны, по-настоящему многочисленными они становятся лишь в эоцене (LaPolla et al., 2013). Известно, что личинки хризопид питаются в основном представителями *Sternorrhyncha*, такими как тли и червецы. Поскольку во многих случаях тлей защищают муравьи, то личинкам хризопид приходится прибегать к специальным приспособлениям, чтобы защитить себя от их атак. Главным образом, хризопиды выкладывают себе на спину растительный мусор или остатки поедаемых ими *Sternorrhyncha*, что делает их недоступными для укусов муравьев (см. Eisner et al., 1978, Hayashi et Nomura, 2011).

Такое поведение свойственно для личинок всех трех рецентных подсемейств (Tauber et al., 2014), однако можно предположить, что для *Limaiinae*, появившихся задолго до муравьев еще в юрском периоде, оно было нехарактерно. Если говорить о морфологии, то помещать мусор на спину личинки хризопид могут благодаря длинным загнутым щетинкам, которые расположены на парных бугорках вдоль сегментов брюшка. За счет них материал, используемый для камуфлирования, фиксируется на спине, у современных хризопид, не покрывающих себя растительными и животными остатками, данные щетинки отсутствуют (Tauber et al., 2014). Если предположение относительно причин вымирания *Limaiinae* верно, то их личинки также были лишены приспособлений для камуфлирования. Тем не менее, стоит отметить, что две известные на сегодня меловые личинки хризопид (*Hallucinochrysa* Pérez-de la Fuente et al., 2012 из испанского янтаря, альб, и личинка первого возраста из канадского янтаря, кампан, см. Engel, Grimaldi, 2008), такими приспособлениями обладали. *Hallucinochrysa* несла на спине длинные выросты, не имеющие аналог среди современных хризопид, и покрывала себя волосками папоротников (Pérez-de la Fuente et al., 2012). Личинка же из канадского янтаря несла на спине длинные загнутые щетинки.

Тем не менее, эти личинки не обязательно принадлежат *Limaiinae*, а, возможно, относятся к другим подсемействам хризопид, например, *Nothochrysininae* (очевидно, прежде чем стать доминирующей группой в эоцене, *Nothochrysininae* появились существенно раньше). Поэтому для проверки выдвинутой гипотезы требуется изучить личинок хризопид из других меловых янтарей, прежде всего из ливанского, наиболее древнего из них.

Mantispidae

Мантиспиды в Каратау представлены 25 находками, среди которых есть и практически целые экземпляры с хватательными конечностями (6 экз.), однако большая часть находок - это отдельные крылья. В качестве мантиспиды из Каратау по изолированному крылу был описан род и вид *Promantispa similis* Panfilov, 1980, долгое время считавшийся древнейшим известным представителем семейства. Также Панфиловым, опять же по отдельным крыльям, из Каратау был описан род *Mesithone* Panfilov, 1980 в составе семейства *Mesithonidae* Panfilov, 1980. Три вида этого рода известны из нижнемелового местонахождения Байса (Makarkin, 1997).

Долгое время статус семейства *Mesithonidae* оставался неясным. Гримальди и Энгель (2005, р. 349) предполагали, что «*Mesithonidae* является или предковой группой для *Berothidae* (или даже синонимом *Berothidae*), или же предковой группой *Berothidae-Rhachiberothidae*». Makarkin et al. (2012) относили *Mesithone* вместе с беротидой *Oloberotha Ren et Guo, 1996* из Исяня к подсемейству *Mesithoninae* в составе *Berothidae*. Нами были описаны целые экземпляры с хватательными конечностями и «мезитонидными» крыльями - *Mesithone carnaria* Khramov, 2013 и *M. monstruosa* Khramov, 2013. Их изучение доказывает, что *Mesithonidae*, по-видимому, является синонимом семейства *Mantispidae*.

Хватательные конечности, которыми обладают два описанных нами вида, являются отличительной особенностью двух близких семейств - *Rhachiberothidae* и *Mantispidae*. Отношение двух этих семейств является спорным вопросом - одни считают, что *Mantispidae* и *Rhachiberothidae* приобрели хватательные ноги независимо друг от друга (Aspöck, Mansell, 1994), по мнению других, это признак является их синапоморфией. Филогенетический анализ, проведенной на основе молекулярных данных, также не позволяет решить, может ли *Rhachiberothidae* считаться отдельным семейством. Тем не менее, очевидно, что жилкование *Mesithone* существенно богаче, чем у *Rhachiberothidae* (у мезитонид имеется 7 или более ветвей *Rs*, у ископаемых и рецентных рхахиберотид - только 3-4, (Aspöck, Aspöck 1997; Nel et al. 2005b; Makarkin, Kupryjanowicz 2010)), поэтому разумнее поместить этот род в семейство *Mantispidae*.

Рецентные мантиспиды относятся к четырем подсемействам: *Symphrasinae*, *Drepanicinae*, *Calomantispinae* и *Mantispinae*. Также для монотипического рода *Mesomantispa* Makarkin, 1996, описанного по неполному крылу из нижнего мела Байсы, было создано подсемейство *Mesomantispinae* Makarkin, 1996. Мы объединяем *Mesomantispa* и *Mesithone* в одно подсемейство *Mesithoninae* (соответственно, *Mesomantispinae* - его младший

субъективный синоним). Можно выделить следующие общие признаки для этих двух родов: (1) хорошо развитая ветвящаяся плечевая жилка, (2) отсутствие птеростигмы, (3) в проксимальной части костального поля переднего крыла присутствуют многократно дихотомически ветвящиеся субкостальные жилки, (4) слияние Sc и R1.

Эти же особенности жилкования характерны и для мантиспид *Sinomesomantispa* Jepson et al., 2013, *Archaeodrepanicus* Jepson et al., 2013 из Исяня и *Clavifemora* Jepson et al., 2013 из Даохугоу (Джепсон с соавторами включили их в состав *Mesomantispa*, Jepson et al., 2013). Скорее всего, они также относятся к подсемейству *Mesithoninae*. Таким образом, мантиспиды подсемейства *Mesithoninae* известны как минимум из четырех местонахождений средней юры-нижнего мела Азии: Даохугоу, Каратау, Исянь и Байса и включают в себя древнейших представителей семейства. Помимо четырех вышеперечисленных признаков, *Mesithoninae* отличается от остальных подсемейств следующими признаками: (5) отсутствие крупных шипов на базальной стороне передних бедер (у *Trichoscelia* Westwood, 1852 (*Symphrasinae*) таких шипов также нет (см. Reynoso-Velasco & Contreras-Ramos 2008)), (6) M не сливается с R (за исключением *M. grandis*). Представляется, что все эти признаки, возможно, не считая 4-го (заметим, что слияние Sc и R1 характерно также для некоторых *Drepanicinae*, таких как *Gerstaeckerella gigantea* Enderlein, 1910 (Poivre 1978) и *Theristria discolor* (Westwood, 1852) (см., Lambkin, 1986a)) плезиоморфны. В особенности это относится к признаку 3 - такие же ветвящиеся жилки в костальном поле, как у *Mesithoninae*, имеются у некоторых беротид (например, у рецентного рода *Nosybus* Navás, 1910 (см. Monserrat, 2006)), что говорит о близости *Mesithoninae* к общему предку *Mantispidae* и *Berothidae*. Стоит отметить, что для большинства представителей подсемейства характерна гребенчатая CuA.

В семейство *Mesithonidae*, помимо *Mesithone*, также были включены два монотипических рода *Pseudosisyga* Makarkin, 1999 and *Sibithone* Ponomarenko, 1984. *Pseudosisyga minima* из нижнего мела Байсы напоминает некоторых современных беротид (*Cyrenoberotha* MacLeod & Adams, 1967 and *Nosybus*) и, по нашему мнению, относится, наряду с *M. protea* и *M. gracilis* из Каратау, к *Berothidae*. Таксономический статус *Sibithone dichotoma* из нижней-средней юры местонахождения Новоспасское неясен, поскольку R1 и Rs в крыле этого насекомого соединены четырьмя поперечными жилками (у всех остальных мантиспид таких жилок 3 или меньше) - возможно, этот род относится к одним из первых *Berothidae*.

Мезитонины ближе всего к двум наименее продвинутым подсемействам рецентных мантиспид, *Symphrasinae* и *Drepanicinae*. Об близости всех трех подсемейств говорит

наличие у их представителей трихозорий и плечевой жилки, ветвление жилок в дистальной части крыла (между R1 и верхнем краем крыла, после окончания Sc), лапка и голень в передних конечностях, по длине сравнимые с бедром (у Calomantispinae и Mantispinae они значительно короче бедра, (Lambkin 1986a, 1986b)). Mesithone maculata и M. magna, так же как и представители Symphrasinae, обладают хорошо развитыми трихозориями по всей длине края крыла (не отмечены в работе Панфилова). Трихозории у других видов Mesithone более редки (возможно, их не удастся разглядеть из-за плохой сохранности), так же как у рода Gerstaeckerella (Lambkin 1986a). Mesithoninae, так же как и Symphrasinae, обладают лишь слегка удлинённой переднеспинкой, тогда как у остальных мантиспид (в особенности у Mantispinae) она сильно удлинена.

Таким образом, в семействе Mantispidae можно выделить две клады: с одной стороны, это Symphrasinae, Drepanicinae и Mesithoninae (последнее подсемейство, судя по жилкованию, наиболее примитивное), с другой стороны - это Calomantispinae и Mantispinae. В литературе отмечается (Wedmann, Makarkin, 2007), что подсемейство Drepanicinae нельзя считать более продвинутым по сравнению с Symphrasinae, поскольку Symphrasinae обладают некоторыми апоморфиями, в том числе 4-члениковой передней лапкой, тогда как Drepanicinae, как и все остальные мантиспиды (включая Mesithoninae) обладают 5-члениковой передней лапкой. Symphrasinae, Drepanicinae and Mesithoninae отличаются от других мантиспид более генерализованным жилкованием, наличием трихозорий, возвратной жилкой и присутствием ветвящихся субкостальных жилок (отметим, что такие признаки характерны лишь для наиболее базальных Drepanicinae).

Находки, сделанные в Каратау, доказывают, что уже в верхней юре существовали представители обеих групп. С одной стороны, там представлены достаточно примитивные Mesithoninae, к которым относится большинство найденных мантиспид (23 экз.), с другой стороны, в Каратау имеются представители рода Promantispa (3 экз.). Этот род Promantispa отличается очень продвинутым жилкованием, близким к Calomantispinae-Mantispinae (редкие короткие субкостальные жилки, хорошо развитая птеростигма, слабо ветвящиеся CuA и CuP). К сожалению, найдены только крылья Promantispa, так что строение его хватательных конечностей и переднеспинки неизвестно. Можно предположить, что, как и у Calomantispinae и Mantispinae, лапка и голень у Promantispa укорочены, а переднеспинка - удлинена.

Биология. Разнообразие и относительное обилие мантиспид в Каратау особенно примечательны, если учесть, что богомолы (Mantodea), которые ведут схожий образ жизни, охотясь на беспозвоночных при помощи хватательных передних конечностей, появились

значительно позже. Первые достоверные находки богомолов (включая экземпляры с хватательными конечностями) происходят из нижнего мела Байсы, причем там они единичны (Gratshev, Zherikhin, 1993). Юркие богомолы неизвестны - *Juramantis initialis* Vrskansky 2002, описанный в качестве богомола из верхней юры Шар-Тэга, известен по обрывку крыла, в жилковании которого нет ничего специфичного для Mantodea (Grimaldi, 2003). В Даохугоу и Каратау найдены лишь гипотетические предки богомолов, тараканы *Liberiblattinidae* (Vrskansky, 2002, Vrskansky et al., 2012). Принимая во внимание обилие мантиспид в этих местонахождениях, нельзя согласиться с утверждением Вршанского (Vrskansky, 2002), что к концу юры - началу мела экологическая ниша, которую сейчас занимают богомолы, была свободна (если не считать хищных тараканов *Raphidiomimidae*).

Тем не менее, Mantodea, появившиеся примерно на 25-30 млн лет позже Mantispidae (приблизительная разница в возрасте между отложениями Байсы и Даохугоу), в настоящее время являются более разнообразной группой (2300 видов против 400) и существенно обильнее представлены в экосистемах. Возможно, мантиспиды не смогли в полной мере «воспользоваться» таким эволюционным новшеством, как хватательные конечности, из-за особенностей своего оттогенеза. Личинки всех мантиспид являются паразитами, причем представители самого крупного и распространенного подсемейства, *Mantispiniae*, паразитируют на пауках, а личинки реликтового южноамериканского подсемейства *Symphrasinae* - на личинках перепончатокрылых, жуков и чешуекрылых (Buys, 2008, Werner, Butler, 1965). Вероятно, личинки юрских и нижнемеловых мантиспид *Mesithoninae* также паразитировали на широком спектре личинок насекомых.

Можно предположить, что размеры взрослых мантиспид лимитированы количеством питательных веществ в телах жертв, на которых паразитируют их личинки. Поэтому мантиспиды были не способны переходить в крупный размерный класс, в отличие от богомолов, не зависящих от данного фактора и являющихся свободноживущими хищниками с первого личиночного возраста. Большинство современных мантиспид по размерам сопоставимы с самыми крупными мезозойскими *Mesithoninae*, размах крыльев которых составлял около 30 мм. Размах крыльев крупнейших современных мантиспид равняется 60-65 мм (например, *Gerstaeckerella gigantea* Enderlein, 1910, *Drepanicinae*, см. Poivre, 1978). Многие же современные крупные богомолы, такие как широко распространенный *Mantis religiosa*, в размахе крыльев превышают 100 мм. Нельзя исключать, что преобладание в среднем и крупном размерном классе, открывшее богомолам доступ к более широкому спектру добычи, и позволило добиться им большего эволюционного успеха по сравнению с мантиспидами.

Наконец, стоит отметить, что параллельно с мантиспидами, опять же задолго до богомоллов, хватательные ноги приобрели тараканы из семейства Raphidiomimidae, известные из Даохугоу, Каратау и мелового бирманского янтаря (см. Grimaldi, Ross, 2004, Liang et al., 2009). Однако, в отличие от мантиспид, эта группа вымерла, возможно, не сумев выдержать конкуренции с богомолами.

Berothidae

Беротиды - это небольшое семейство сетчатокрылых насекомых, в настоящее время насчитывающее около ста видов в составе четырех подсемейств (Winterton, 2010), из которых одно, Rhachiberothinae, чьи представители обладают хватательными передними конечностями, иногда трактуется как отдельное семейство (Aspöck, Mansell, 1994). В настоящей работе рахиберотины учитываются наряду с беротидами как члены одного семейства и не обсуждаются в качестве отдельной группы.

В ископаемом состоянии беротиды особенно хорошо представлены в меловых янтарях, главным образом в ливанском (Whalley, 1980, Nel et al, 2005, Petrolevičius et al, 2010, Azar, Nel, 2013), бирманском (Engel, 2004, Engel, Grimaldi, 2008) и янтаре из Нью-Джерси (Grimaldi, 2000, Engel, Grimaldi, 2008,). Напротив, из осадочных пород до настоящего времени были известны лишь единичные беротиды, причем именно к их числу принадлежат древнейшие известные представители семейства.

Древнейшими нижнемеловыми беротидами являются монотипичные рода *Epimesoberotha* Jepson et al., 2012, *Pseudosisyra* Makarkin, 1999 и *Oloberotha* Ren et Guo, 1996. Первый из них по жилкованию близок к юрским *Sinosmylites* и происходит из английского Пурбека (берриас, Jepson et al., 2012). Род *Pseudosisyra* описан из зазинской свиты местонахождения Байса (Бурятия, Россия), чей возраст оценивается палеоэнтомологами как валанжин-готерив (Zherikhin et al., 1999). Изначально он был помещен в состав семейства *Mesithonidae*, однако по жилкованию, как и близкий к нему *Berothone* in press из Каратау, *Pseudosisyra* принципиально ничем не отличается от ряда современных беротид. Род *Oloberotha* Ren et Guo, 1996 описан из отложений нижнемеловой формации Исянь (Ляонин, Китай, Ren, Guo, 1996), чей возраст оценивается как баррем-нижний апт (Zhou et al., 2003). *Oloberotha* многократно ветвящимися жилками в костальном поле и крупными размерами (длина переднего крыла 15 мм) напоминает юрских и нижнемеловых *Mantispidae* (Khramov, 2013).

Юрские беротиды обнаружены по меньшей мере в шести местонахождениях - Даохугоу, Бэйпяо, Новоспасском, Хоутийн-Хотгоре, Бахаре и Каратау, а также, возможно,

в Шар-Тэге. Из одновозрастных юрских отложений Бэйпяо, Ляонин и Даохугоу, Внутренняя Монголия (Makarkin et al, 2011) описано три вида *Sinosmylites* Hong, 1983. Изначально этот род был включен в состав семейства *Osmylitidae*, однако Макаркин и др. (2011) отнесли его к *Berothidae* на основании особенностей жилкования заднего крыла. Для *Sinosmylites* (и близкого рода *Epimesoberotha* из нижнего мела) характерно большое число плезиоморфных признаков: гребенчатая CuA ; многочисленность ветвей Rs ; MP , ветвящаяся дистально, а не на уровне ответвления MA от Rs ; широкое костальное поле с неветвящимися жилками, отсутствие возвратной жилки (первичное, а не в результате редукции). Такими же признаками обладает род *Mesoberotha* Carpenter, 1991 (*Mesoberothidae*), описанный из позднего триаса Австралии (Riek, 1955). Согласно предположению Макаркина и др. (Makarkin et al., 2011), *Mesoberothidae* могут представлять собой ранних беротид.

Нельзя исключать принадлежности к *Berothidae* и *Sibithone dichotoma* Ponomarenko, 1984 из нижней-средней юры местонахождения Новоспасское (Бурятия, Россия). Дистально ветвящаяся MP и гребенчатая CuA позволяют отнести *Sibithone* (изначально описан в составе *Mesithonidae*), наряду с *Sinosmylites*, к примитивным беротидам, хотя многократно ветвящиеся жилки в костальном поле сближают его с архаичными *Mantispidae* (Khramov, 2013). По жилкованию к примитивным беротидам *Sinosmylites* и *Epimesoberotha* также близки сетчатокрылые *Prohemerobius minor* Khramov, 2011, описанные из верхней юры Шар-Тэга (Монголия) и помещенные в семейство *Prohemerobiidae* (Храмов, 2011). Тем не менее, в их передних крыльях различимы нигмы, отсутствующие у остальных беротид. В Хоутийн-Хотгоре найдена беротида *Sinosmylites hotgorus* in press В монгольском местонахождении Бахар, чей возраст оценивается как верхи средней - низы верхней юры (Синица, 1993), были собраны четыре беротиды плохой сохранности. Два экземпляра, изолированные передние крыла, судя по широкому костальному полю с ветвящимися жилками, MP , разветвленной на уровне отхождения MA от Rs , и одноветвистым CuA и CuP , могут относиться к *Berothone* или *Pseudosisyga*.

В местонахождении Каратау (карабастауская свита, хребет Большой Каратау, Южный Казахстан) обнаружена самая многочисленная и разнообразная юрская фауна беротид. Согласно данным споро-пыльцевого анализа, возраст карабастауской свиты оценивается как верхний келловей – киммеридж (Долуденко, Орловская, 1976). По обилию беротид карабастауская свита превосходят все остальные местонахождения, откуда известны сетчатокрылые, и не уступает меловым янтарям. Вероятно, отчасти это объясняется особыми тафономическими условиями, благоприятствовавшими захоронению мелких

насекомых. Беротиды являются одним из основных компонентов фауны сетчатокрылых Каратау - из 543 найденных там Neuroptera к Berothidae можно отнести 75 (примерно 13,8%). Для сравнения, в бирманском янтаре, который, по словам Энгеля и Гримальди (Engel, Grimaldi, 2008), отличается «поистине примечательным и неожиданным разнообразием беротид», найдены всего 40 их имаго и одна личинка (они составляют более 90% от всех сетчатокрылых из бирманского янтара). Находки беротид в осадочных породах еще менее многочисленны. Например, несмотря на обилие сетчатокрылых из Даохугоу (более 2000 находок), беротиды среди них единичны (Yang et al, 2012). Среди хорошо изученных меловых насекомых Пурбека идентифицировано лишь две беротиды (обе относятся к роду *Erimesobero*, Makarkin et al., 2011), лишь три беротиды приходится на 167 ископаемых Neuroptera из формации Исянь (одна из них относится к *Olobero*, Makarkin et al., 2012).

Из каратаусских беротид вплоть до недавнего времени было описано только два вида - *Berothone gracilis* (Panfilov, 1980) и *B. protea* (Panfilov, 1980). Изначально они были помещены в род *Mesithone* Panfilov, 1980 и семейство *Mesithonidae*. После изучения нового материала было высказано предположение (Khramov, 2013), что *Mesithonidae* является синонимом современного семейства *Mantispidae*, близкого к *Berothidae*. *B. gracilis* и *B. protea* резко отличаются от остальных восьми видов рода *Mesithone*, найденных в Каратау (Панфилов, 1980, Khramov, 2013) и в нижнемеловом местонахождении Байса, Забайкалье (Makarkin, 1999). Все сетчатокрылые из каратаусской коллекции, которых можно отнести к *B. gracilis* и *B. protea*, как минимум в полтора раза меньше, чем другие виды рода: длина переднего крыла самого крупного целого их представителя (ПИН № 2904/761) не превышает 5,8 мм (переднее крыло ПИН № 2554/807 чуть больше, но сохранилось лишь частично), тогда как длина передних крыльев остальных восьми видов составляет в среднем 9 мм (минимум - 8,2 мм у *M. maculata* Panfilov, 1980, максимум - 15-16 мм у *M. monstruosa* Khramov, 2013). У *B. gracilis* и *B. protea* CuA, CuP и MP2 однократно дихотомируют и никогда не ветвятся так обильно, как у остальных представителей *Mesithone*. Поэтому мы выделили *B. gracilis* и *B. protea* в новый род *Berothone* Khramov, 2015. Его следует отнести к семейству *Berothidae*. Жилкованием передних крыльев род *Berothone* сходен с некоторыми современными родами беротид с широким костальным полем, например *Nosybus* Navas, 1926. Экземпляр ПИН № 2554/807 (голотип *M. gracilis*), обладает протяженной гребенчатой CuA в задних крыльях, что является отличительной особенностью беротид.

Другой род *Krokhathone* Khranov, 2015 из Каратау также выглядит на удивление современно и практически не отличается рецентных *Berothidae* с обедненным жилкованием. В качестве архаичных среди беротид из Каратау следует рассматривать лишь немногочисленных представителей рода *Sinosmylites* триасового облика.

Каратаусских *Berothidae* условно можно поделить на три группы: (1) беротиды с широким костальным полем и ветвящимися в нем жилками, хорошо выраженной возвратной жилкой, рисунком на передних крыльях и нередко с хватательными передними конечностями, длина переднего крыла в среднем 5,5-6,5 мм. Часть из них, вероятно, относится к различным видам *Berothone* и к близким к нему родам. 16 экземпляров. (2) Небольшие беротиды, передние крылья 3-4,5 мм, лишенные выраженной окраски, с небогатым жилкованием, узким костальным полем с не ветвящимися жилками и слабо развитой возвратной жилкой. Часть из них относится к роду *Krokhathone*, почти все представлены целыми насекомыми (видимо, из-за небольших размеров отдельные крылья захоранивались плохо). 23 экземпляра. (3) Представители рода *Sinosmylites*. 5 экземпляров. Остальные находки беротид характеризуются плохой сохранностью или же представляют собой изолированные задние крылья, таксономическую принадлежность которых нельзя установить с уверенностью.

Существование в верхней юре богатой фауны *Berothidae* подтверждает гипотезу Wedmann et al. (2013) о том, что в ходе своего развития семейство достаточно существенно поменяло свою экологическую нишу. В настоящее время те личинки беротид, чью биологию удалось изучить, питаются термитами и живут в их гнездах. Однако в юре беротиды не могли вести такой специализированный образ жизни, поскольку первые термиты появились лишь в нижнем мелу, юрские термиты неизвестны (Engel et al., 2011). Тем не менее, перестройка образа жизни личинок и соответствующие изменения в их морфологии (в частности, редукция стемм в связи с обитанием в неосвещенных ходах термитов, Wedmann et al., 2013), произошедшие в меловом периоде, не нашли никакого отражения в жилковании имаго, поскольку по этому показателю *Krokhathone* и *Berothone* не отличаются от современных беротид. Из этого следует вывод, важный в методологическом отношении: на ископаемых представителях современных групп, которые чаще всего (не только в случае *Neuroptera*) идентифицируемы лишь по крыльям, нельзя с уверенностью проецировать биологию рецентных таксонов.

Психопсидообразные.

Всего к психопсидообразным можно отнести 113 сетчатокрылых, найденных в Каратау (20,8% от всех находок). Стоит оговориться, что под психопсидообразными в настоящей работе мы понимаем Neuroptera с плотно расположенными субкостальными жилками (костальное поле чаще всего широкое) и обильными ветвями Rs, которые отделены друг от друга небольшими промежутками, причем ветви Rs расположены одинаково плотно как в проксимальной, так и в дистальной части крыла (в отличие, например, от некоторых Osmylidae, у которых промежутки между ветвями Rs сокращаются в дистальной части крыла). Психопсидообразные - это достаточно разнородная группа, которая, вероятно, включает в себя представителей нескольких различных семейств. Внести ясность в вопрос их семейственной принадлежности поможет как переизучение типового материала из других местонахождений, так и описание новых таксонов из местонахождений, где сохранность материала лучше (прежде всего, из юры Китая, откуда к настоящему моменту было описано всего два психопсидообразных, *Cretapsychops decipiens* Peng et al, 2010 и *Weipiaopsychops triangulata* Hong, 1983, причем последний нуждается в переописании). Стоит отметить, что почти половина психопсидообразных Каратау (49 экз.) - это небольшие крыловые фрагменты.

Среди психопсидообразных Каратау выделяется группа Neuroptera (22 экз.) с крыльями среднего и крупного размера, с обильно дихотомирующими ветвями Rs (не только у края крыла, но и по всей длине) и во многих случаях с обильно разветвленной MA. Психопсидообразные с таким жилкованием, например, *Triassopsychops superba* Tillyard, 1922, впервые появляются в верхнем триасе Австралии (см. Lambkin, 2014), присутствуют они в юре Зольнгофена (*Mesopsychopsis hospes* (Germar 1839)), имеются в нижнем мелу (например, *Eripsychopsis fusca* Makarkin, 2010 из Байсы и *Undulopsychopsis alexi* Peng et al., 2010 из Исяня), а также в верхнем мелу Азии (например, *Kagapsychops continentalis* Makarkin, 1994 из Кызыл-Джара и *Embaneura vachrameevi* G. Zalessky, 1953, Эмба). Являются ли все эти Neuroptera представителями одной и той же группы, или же они независимо приобретали похожее жилкование, а также к кому из них ближе схожие психопсидообразные из Каратау - пока остается неясным. Сетчатокрылые с таким жилкованием вымерли в конце мезозоя, у всех же современных Psychopsidae ветви Rs ветвятся только у края крыла, поэтому едва ли оправдано относить обсуждаемые мезозойские формы к данному рецентному семейству, как это предлагается в Peng et al., 2010.

Стоит отметить, что в Сай-Сагуле, в отличие от Каратау, среди психопсидообразных, которые там не менее обильны, крупных экземпляров с дихотомирующими ответвлениями Rs практически нет. На сегодня из Каратау описан только один вид психопсидообразных с обильным ветвлением Rs - крупнокрылый *Calopsychops extinctus* Panfilov, 1980 (длина переднего крыла 72-74 мм), Кроме того, в местонахождении присутствуют представители рода *Osmylopsychoides* Khramov et Makarkin, in press (длина переднего крыла 35-38 мм), относящегося к семейству *Osmylopsychoidea*. *Osmylopsychoides* представлен также в Сай-Сагуле (фактически, там это единственное психопсидообразное с обильным ветвлением Rs и MA) и в Даохугоу (неописанный материал). Представители *Osmylopsychoidea* из Каратау и Даохугоу ближе к друг другу, чем к *O. anteromedialis* Khramov et Makarkin, in press из Сай-Сагула - в частности, их объединяет MP, ветвящаяся более дистально, а также менее развитая гребенка CuA.

Другой многочисленной группой психопсидообразных (29 экз.) Каратау являются сетчатокрылые с небольшими (длиной 10-11 мм) продолговатыми крыльями и плотно расположенными однократно (а не многократно, как у других психопсидов) ветвящимися субкостальными жилками; для многих из них характерна разветвленная MA. Похожие психопсидообразные имеются в Хоутийн-Хотгоре и Даохугоу. К этой же группе примыкает *Propsychoops karatavicus* Panfilov, 1980 (заднее крыло длиной около 9 мм, MA не ветвится).

По крайнем мере 4-5 психопсидообразных Каратау близки к *Eraetinaephlebia karabasis* Martynov, 1927 - их отличает гребенчатая CuP, которая по количеству ответвлений почти не уступает CuA (у других психопсидообразных она ветвится гораздо слабее), небольшое количество субкостальных жилок и недихотомирующие ветви Rs. Похожие неописанные психопсидообразные имеются в юре Даохугоу и мелу Байсы. Еще четырех психопсидообразных с характерным рисунком крыльев в виде поперечных полос, найденных в Каратау, можно отнести к роду *Cretapsychoops* Jepson et al., 2009, известному из Даохугоу (Peng et al., 2010) и из английского вельда (Jepson et al., 2009). Таким образом, *Cretapsychoops* - это типичный среднеюрский-нижнемеловой род.

Polystoechotidae

К полистоехотидам в Каратау можно отнести 33 экземпляра, большая часть их которых (21 экз.) отличается темными поперечными полосами на крыльях и, вероятно, относится к роду *Kirgisella* Martynov, 1925. Судя по окраске крыла, к *Kirgisella* близок род *Besobrasovia* Cockerell, 1928 (возможно, он является его синонимом). Однако из-за отсутствия голотипа и низкого качества исходного описания удостовериться в этом нельзя.

Примечательно, что ширина и расположение полосок на крыльях соответствует пластинкам перистых листьев *Ptilophyllum* (беннеттитовые), которые обильно в Каратау. Возможно, в данном случае можно говорить о маскирующей окраске - в Даохуугоу отмечались сетчатокрылые *Saucrosmylidae*, также мимикрирующие под листья цикадофитов (Wang et al., 2010).

Также к *Polystoechotidae* относятся три монотипичных рода, которые описаны из Каратау: *Panfilovdvia Özdikmen*, 2009, *Paleopterocalla Oswald*, 2007 и *Osmyloides Panfilov*, 1980 (Makarkin, Archibald, 2005). Изначально они были описаны Панфиловым в составе семейства *Osmylidae*, однако дихотомирующая CuP легко отличает их от осмилид. В отличие от *Kirgisella*, их крылья не имеют выраженной поперечно-полосатой окраски. Переднее крыло *Paleopterocalla* несет рисунок в виде отдельных вытянутых колец, представитель этого рода с похожим жилкованием и рисунком был найден и в Даохуугоу (нанкинская коллекция). Стоит отметить, что среди экземпляров, лишенных окраски и относимых нами к *Polystoechotidae*, возможно, имеются близкие к полистоехотидам представители *Ithonidae*. Помимо голотипа, найдено два экземпляра *Osmyloides*, ПИН № 2239/1735 и ПИН № 2997/2723.

Nymphidae

Представители семейства *Nymphidae* в Каратау относительно многочисленны (25 экземпляров, 4,6%). К настоящему моменту из местонахождения по отпечатку заднего крыла описан только один вид нимфид - *Mesonymphes rohdendorfi Panfilov*, 1980. Изолированное переднее крыло (ПИН № 2384/843) также относится к роду *Mesonymphes*, о чем свидетельствует однократно разветвленная A1, присоединяющаяся к CuP, и плотно расположенные жилки CuP с небольшими концевыми развилками. Очень похожее жилкование переднего крыла наблюдается у *M. hageni Carpenter*, 1929 из Зольнгофена, тем не менее экземпляр ПИН № 2384/843 логично отнести к *M. rohdendorfi Panfilov*, 1980, так как он соответствует ему по размеру и происходит из этого же местонахождения.

Изучение остального материала показывает, что видом *M. rohdendorfi* разнообразие *Nymphidae* в Каратау не ограничивается. Так, фрагмент дистальной половины крыла ПИН № 2239/1724, вероятно, относится к роду *Nymphites Haase*, 1890. На это указывает наличие ряда поперечных жилок между гребенчатыми ответвлениями CuP (CuA по терминологии Shi et al., 2013), длинными и косо идущими. В задних крыльях *Mesonymphes Carpenter*, 1929 таких поперечных жилок нет, у *Sialium sipylus Westwood*, 1854 из Пурбека, у которого они также есть, ветви CuA в два раза многочисленнее, чем у ПИН № 2239/1724.

Два передних крыла, ПИН № 2239/1705 и № 2997/722, вероятно, относятся к одному виду и роду. Они отличаются от остальных мезозойских нимфид двуветвистой А1 (ее ветви отходят на одном и том же уровне, а не последовательно, как у *Nymphites* и *Daonymphes* Makarkin et al., 2013), не присоединенной к CuP. Такое же строение А1 характерно для переднего крыла ПИН № 2554/774 (от двух других оно отличается меньшими размерами).

В целом нимфиды из Каратау жилкованием похожи на юрских-нижнемеловых представителей семейства из Европы и Азии - *Mesonymphes*, помимо Каратау, известен из Зольнгофена и Байсы, *Nymphites* - из Байсы и Даохугоу.

Hemerobiidae

Хемеробииды в местонахождении крайне редки и представлены всего одной находкой - голотипом *Promegalomus anomalus* Panfilov, 1980. Тем не менее, нельзя исключать, что некоторые небольшие сетчатокрылые плохой сохранности с ветвящейся МА, отнесенные нами к психопсидообразным, в действительности могут быть близки к *Hemerobiidae*.

Panfiloviidae

Семейство представлено в Каратау единственной находкой - *Panfilovia acuminata* (Panfilov, 1980). Других панфиловиид в коллекции обнаружить не удалось.

Neuroptera incertae sedis

Утверждалось (Meinander, 1975), что в Каратау найдены древнейшие представители семейства *Coniopterygidae*, однако единственный представитель семейства, *Juraconiopteryx zherichini* Meinander, 1975, был описан из данного местонахождения по экземпляру очень плохой сохранности. В ходе его изучения не удалось обнаружить каких-либо признаков принадлежности данного насекомого к *Coniopterygidae*, хотя нельзя исключать, что оно действительно является каким-либо мелким сетчатокрылым. Среди почти сотни мелких *Neuroptera*, найденных в Каратау, нет ни одного сколько-нибудь близкого к *Coniopterygidae*, поэтому мы считаем, что данное семейство в Каратау отсутствует, а *Juraconiopteryx zherichini* трактуем как *Neuroptera Familia Incertae Sedis*.

Nymphoides latus Panfilov, 1980 был описан по отпечатку переднего крыла - позднее Пономаренко (2003) переизучил сетчатокрылое *Osmylites protogaea* (Hagen, 1862), описанное из Зольнгофена, и на основании сходства жилкования синонимизировал *Nymphoides* с *Osmylites*. Семейственная принадлежность *Osmylites* неясна. Пономаренко (Ponomarenko, 2003) относит его вслед за Панфиловым к *Mesochrysopidae*, однако по жилкованию *Osmylites* существенно отличается от типового рода *Mesochrysopa* и

нижнемеловых представителей этого семейства. Третий вид рода, *O. udensis* (Ponomarenko, 1984) происходит из средней-верхней юры удинской свиты (Бурятия). В Даохугоу также имеются неописанные представители *Osmylites*, по жилкованию практически не отличающиеся от тех, что были найдены в Каратау и Зольнгофене.

В Каратау найдено 8 представителей близких родов *Macronympha* и *Aristenymphes*, по большей части крупные (длина крыла 40-45 мм). Различия между ними и родом *Protoaristenymphes*, описанным из верхнего лейаса Люксембурга (*P. bascharagensis* Nel, Henrotay, 1994) и юры Даохугоу (*P. daohugouensis* Yang et al., 2012), минимальны (Yang et al., 2012). Данные рода считаются древнейшими *Mesochrysopidae*, однако, на наш взгляд, их отнесение к данному семейству неоправдано (см. раздел 1.3). По-видимому, представители *Protoaristenymphes* в Даохугоу более редки (известен один экземпляр на 2000 *Neuroptera*), чем *Macronympha* и *Aristenymphes* в Каратау, хотя и там они немногочисленны (около 1,5% из всех сетчатокрылых).

Род *Chrysoleonites* представлен в Каратау 3 видами и шестью находками. Он близок к меловому роду *Baissoleon* (см. Makarkin, 1990) из Байсы, который ряд исследователей относят к *Nymphidae* (см. Shi et al., 2013). Похожее сетчатокрылое было найдено в нижнемеловом местонахождении Романовка. Поэтому *Chrysoleonites* можно отнести к среднеюрской-нижнемеловой когорте *Neuroptera*.

Монотипичные рода *Microsmylus* и *Scaroptera* были описаны Панфиловым по весьма фрагментарным экземплярам, так что среди других находок опознать их представителей было бы достаточно сложно, если даже они имеются. Также не удалось найти в Каратау представителей монотипичного рода *Pronymphites*, помимо голотипа - его семейственная принадлежность неясна, хотя гребенчатые A1, A2 и CuA в заднем (?) крыле предает ему некоторое сходство с *Osmylidae*.

Глава 5. Систематическая часть

Семейство *Grammolingiidae* Ren, 2002

Род *Protolingia* Khramov, 2012

Название рода от *protos* греч. - первый и китайского *ling* - сетчатокрылое. Род женский.

Типовой вид – *P. mira* Khramov, 2012

Диагноз. Sc и R1 сливаются в дистальной части крыла и впадают в край крыла как единая жилка.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. По всем параметрам – профилю крыла с отчетливой вершиной, обилию поперечных жилок, строению костального поля, Rs, MP, *Protolingia* ничем не отличается от остальных *Grammolingiidae*, за исключением Sc и R1, сливающихся на последнем участке. Эта особенность отличает *Protolingia* от остальных четырех родов в составе *Grammolingiidae*: *Leptolingia* Ren, 2002, *Grammolingia* Ren, 2002, *Litholingia*, Ren, 2002 и *Chorilingia* Shi et al, 2012. Так как подобное слияние Sc и R1 не характерно для описанных к настоящему времени *Grammolingiidae*, возможно, открытие *Protolingia* заставляет пересмотреть диагноз семейства в целом, поскольку до настоящего времени считалось что все граммолингииды обладают параллельно идущими не сливающимися Sc и R1.

***Protolingia mira* Khramov, 2012**

Название вида от *mira* лат. – необычный.

Голотип – ПИН, № 2389/195, отпечаток дистальной половины заднего крыла; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

Описание (рис. 5). Заднее крыло: имеются трихозории, ближе к вершине крыла жилки в костальном поле начинают ветвиться, Sc и R1 сливаются на уровне отхождения предпоследней ветви Rs.

Р а з м е р ы в мм: длина фрагмента крыла – 29 (полная длина - около 50), ширина – 14,5.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, имеется отпечаток дистальной половины переднего крыла (ПИН № 3073/491), который должен быть отнесен к роду *Protolingia* из-за сливающихся Sc и R1. Длина фрагмента - 35 мм, предполагаемая полная длина - около 50 мм, ширина - 14 мм. По размерам фрагмент соответствует заднему крылу *P. mira* и, возможно, относится к этому же виду. Подобно передним крыльям других граммолингиидов, в костальном поле ПИН № 3073/491 имеется два ряда ячеек, они заканчиваются на уровне 7-8 ответвления Rs с конца (практически в районе середины крыла). МР сильно ветвится.

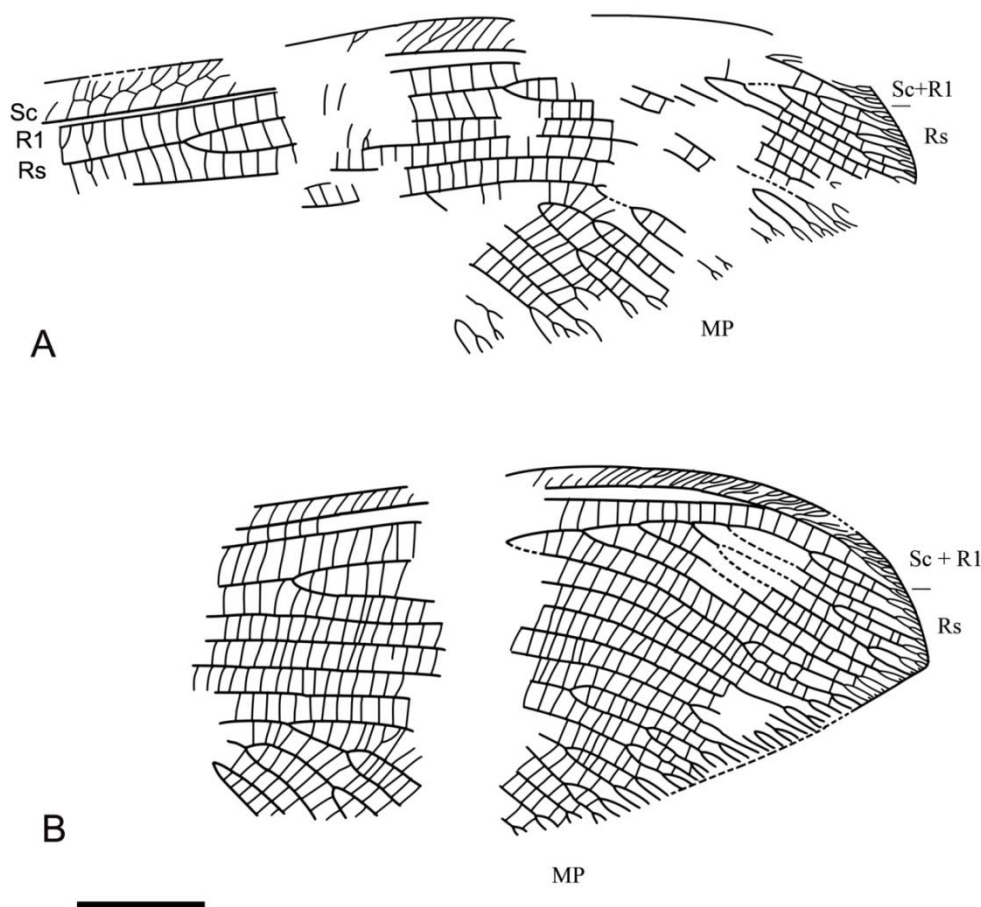


Рис 5. *Protolingia* Khrakov, 2012, Киргизия, Сай-Сагул, нижняя-средняя юра. А - *Protolingia* sp., дистальная половина переднего крыла, ПИН № 3073/491, В - *P. mira* Khrakov, 2012, голотип ПИН № № 2389/195, дистальная половина заднего крыла. Длина масштабной линейки 5 мм.

Род *Litholingia* Ren, 2002

Litholingia longa Khramov, 2012

Н а з в а н и е в и д а от *longus* *лат.* - удлиненный.

Г о л о т и п – ПИН, № 1526/1, отпечаток переднего крыла; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

О п и с а н и е (рис. 6). В костальном поле два правильных ряда ячеек. Близко к основанию крыла между *MP* и основанием *Rs* имеется продольная жилка *b*, которая впадает в *Rs* районе точки ответвления от нее *MA*, за этой точкой или чуть после. *CuA* несколько раз дихотомически ветвится. *CuP* слабо гребенчато ветвится.

MP ветвится за точкой отхождения *MA* от *Rs*. *MP2* на конце глубоко дихотомически разветвлена. *CuA* дважды дихотомически разветвлена, первые ее ветви также дихотомически ветвятся. *CuP* гребенчато ответвляет 4 жилки, первая из которых глубоко раздвоена. Ответвления *A1* соединены поперечными жилками, заканчиваются вильчато на крае крыла.

Р а з м е р ы в мм: длина фрагмента – 35, предполагаемая полная длина крыла около 40, ширина – 11, предполагаемая полная ширина 12-13.

С р а в н е н и е. *L. longa* может быть отнесена к *Litholingia*, поскольку *A1* в переднем крыле данного вида заканчивается дистальнее точки отхождения *Rs1* от *Rs*, а *CuA* ветвится дистальнее точки разветвления *CuP*. *L. longa* отличается от четырех других видов в составе рода, *L. rhora* Ren, 2002, *L. eumorpha* Ren, 2002, *L. polychotoma* Ren, 2002 и *L. ptesa* Shi, Yang & Ren, 2011 гребенчатой *CuP*. Похожее строение *CuP* имеется также в переднем крыле *Leptolingia calonervis* Shi et al., 2011 (*CuP* этого вида также имеет 4 ветви). Это подтверждает гипотезу Shi et al., 2011, что для представителей семейства характерна не только дихотомически ветвящаяся, но и слегка гребенчатая *CuP*.

М а т е р и а л. Также к *L. longa* могут быть отнесены еще 7 отпечатков дистальной половины крыла, найденных в Сай-Сагуле (рис. 7). Слегка варьируя по размерам, они являются фрагментами крыльев средней величины (примерно 35-45 мм длиной). В костальном поле этих образцов имеется два ряда ячеек правильной формы, которые расположены чуть более хаотично у самого основания крыла. У всех крыльев хорошо выражена косая продольная жилка (на рисунках обозначена как *b*), впадающая в *Rs*. Ее можно интерпретировать как базальную часть медиальной жилки, которая у *Neuroptera*

сливается своей верхней ветвью МА с Rs (Martynov, 1928). Обычно остаток основания (b) виден лишь в задних крыльях и к тому же слабо выражен (Carpenter, 1943). Поэтому наличие этой сильно развитой жилки в передних крыльях граммолингиид Сай-Сагула является их примечательной особенностью. У большинства экземпляров жилка b, изгибаясь, впадает примерно в место отхождения МА от Rs, но может соединяться с ней и раньше, как у фрагмента ПИН № 3073/453. МР в основаниях передних крыльев разветвляется чуть дальше точки отхождения МА от Rs или примерно на этом уровне (как у ПИН 3073/448). У отпечатка ПИН № 2389/526 также видно строение анальной области: простой ряд ячеек по нижнему краю крыла, представляет собой жилку А3, которая имеет аналогичное строение у других *Grammolingiidae*, а жилка над этим рядом – А2, впадающая в нижний край крыла тремя ответвлениями. При условии, что эти отпечатки действительно принадлежат к одному виду, на основании их анализа материала можно сделать выводы об индивидуальной изменчивости крыльев *Grammolingiidae*.

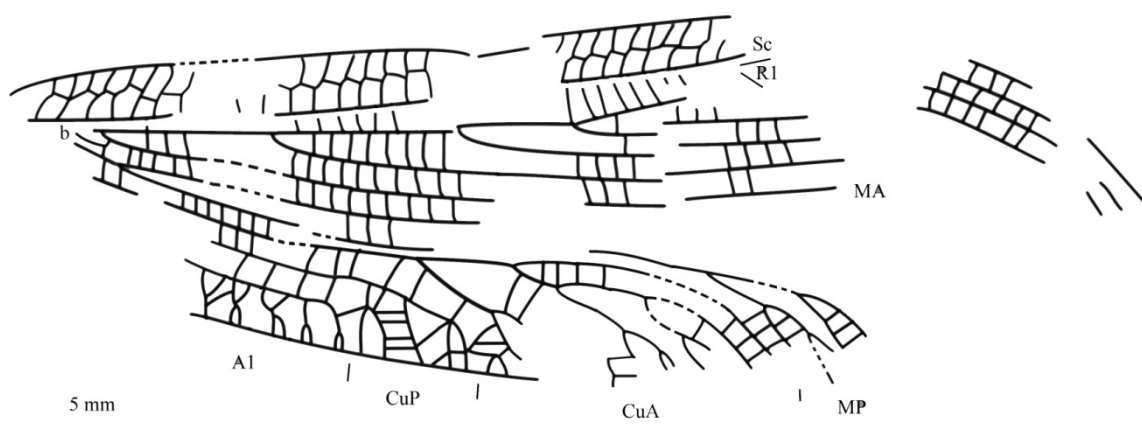


Рис. 6. *Litholingia longa* Khranov, 2012, голотип ПИН № 1526/1, Киргизия, Сай-Сагул, нижняя-средняя юра. Переднее крыло. Длина масштабной линейки 5 мм.

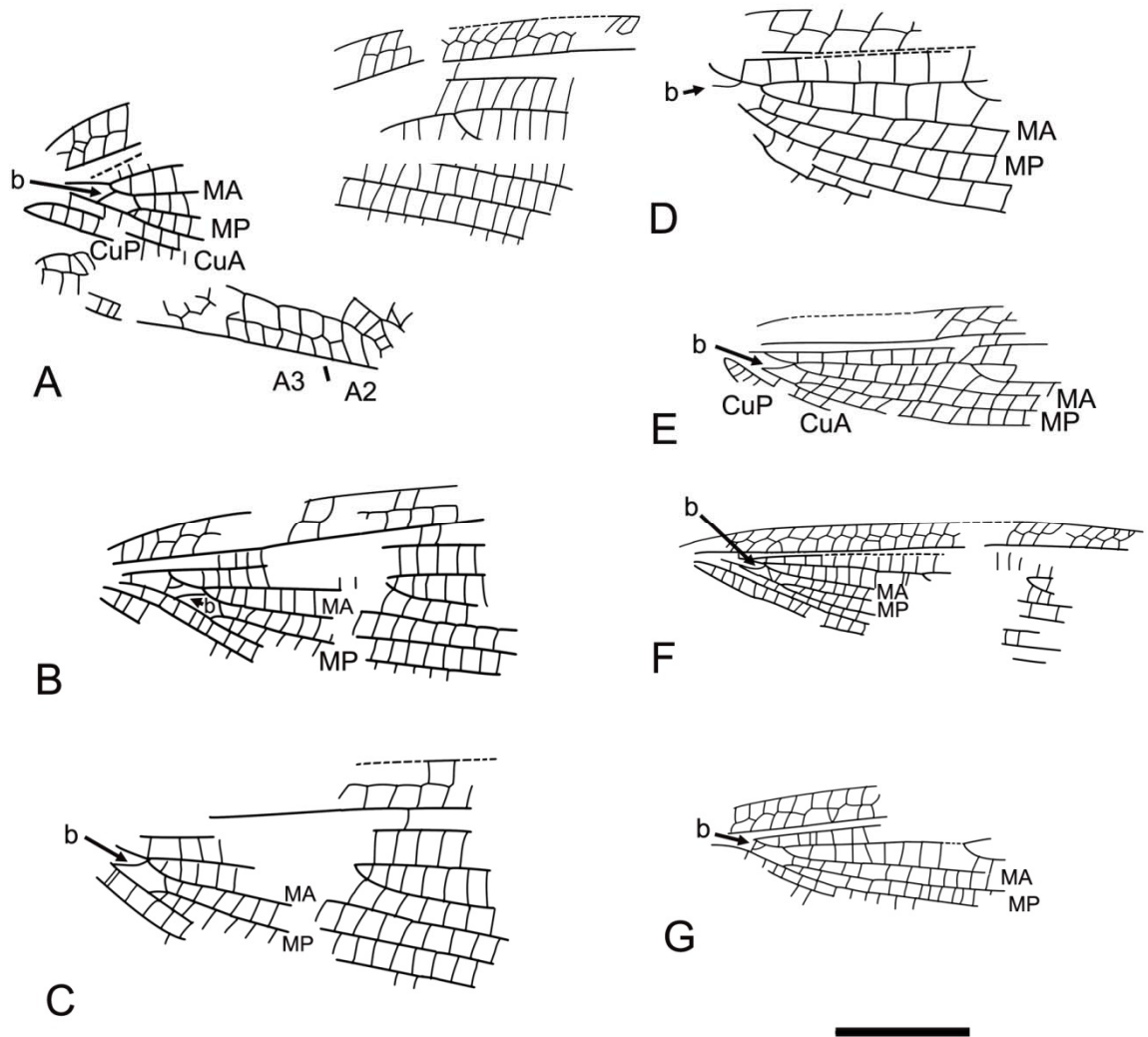


Рис. 7. *Litholingia longa* Khramov, 2012, Киргизия, Сай-Сагул, нижняя-средняя юра, фрагменты передних крыльев. А - ПИН № 2389/526; В - ПИН № 3073/840; С - ПИН № 3073/842; D - ПИН № 3073/453; E - ПИН № 3073/447; F - ПИН 3073/446; G - ПИН № 3073/448. Длина Масштабной линейки 5 мм.

Grammolingiidae gen. et sp. indet.

Помимо прочих экземпляров Grammolingiidae в Сай-Сагуле были найдены 4 фрагмента задних крыльев (рис. 8): вершина крыла (ПИН № 2389/523) и три хорошо сохранившихся проксимальных участка (ПИН № 3073/838, ПИН № 3073/443 и ПИН № 3073/839). Из-за их фрагментарности данные экземпляры нельзя связать с уже описанными таксонами из Сай-Сагула (возможно, часть из них относится к виду *Litholingia longa*, известному по передним крыльям).

Вершина крыла PIN № 2389/523 демонстрирует строение, стандартное для Grammolingiidae, в силу чего ее можно отнести к любому из трех родов с Sc и R1, параллельно идущими до самого края крыла: к *Grammolingia*, *Leptolingia* или *Litholingia*.

Находка такой вершины доказывает, что в Сай-Сагуле встречались не только Grammolingiidae со сливающимися Sc и R1 (как у Protolingia), но и с обычным для семейства строением.

Фрагменты ПИН № 3073/838, ПИН № 3073/443 схожи по своему строению и размерам (длина фрагментов в мм – 27 и 28 соответственно, ширина 13, длина целого крыла – около 45) и, скорее всего, принадлежали насекомым одного вида. Основной особенностью экземпляра ПИН № 3073/443 (тоже, по-видимому, можно и сказать про другой фрагмент) является гребенчато ветвящаяся CuP, что нетипично для граммолингиид Даохугоу и Шар-Тэга, в задних крыльях которых CuP ветвится дихотомически. A1 имеет стандартное строение.

Экземпляр ПИН № 3073/839, по-видимому, принадлежал Grammolingiidae другого вида. Фрагмент отличается от первых двух меньшими размерами (длина фрагмента в мм – 25, ширина – 11, длина целого крыла около 35-40) и строением анальной и кубитальной области. CuP также гребенчато ветвится, но ветви гребенки менее длинные, соединены между собой в среднем одним рядом поперечных жилок, а не четырьмя, как у двух выше описанных фрагментов. A1 у ПИН № 3073/839 не такая длинная, более высокая, не так «вжата» в край крыла.

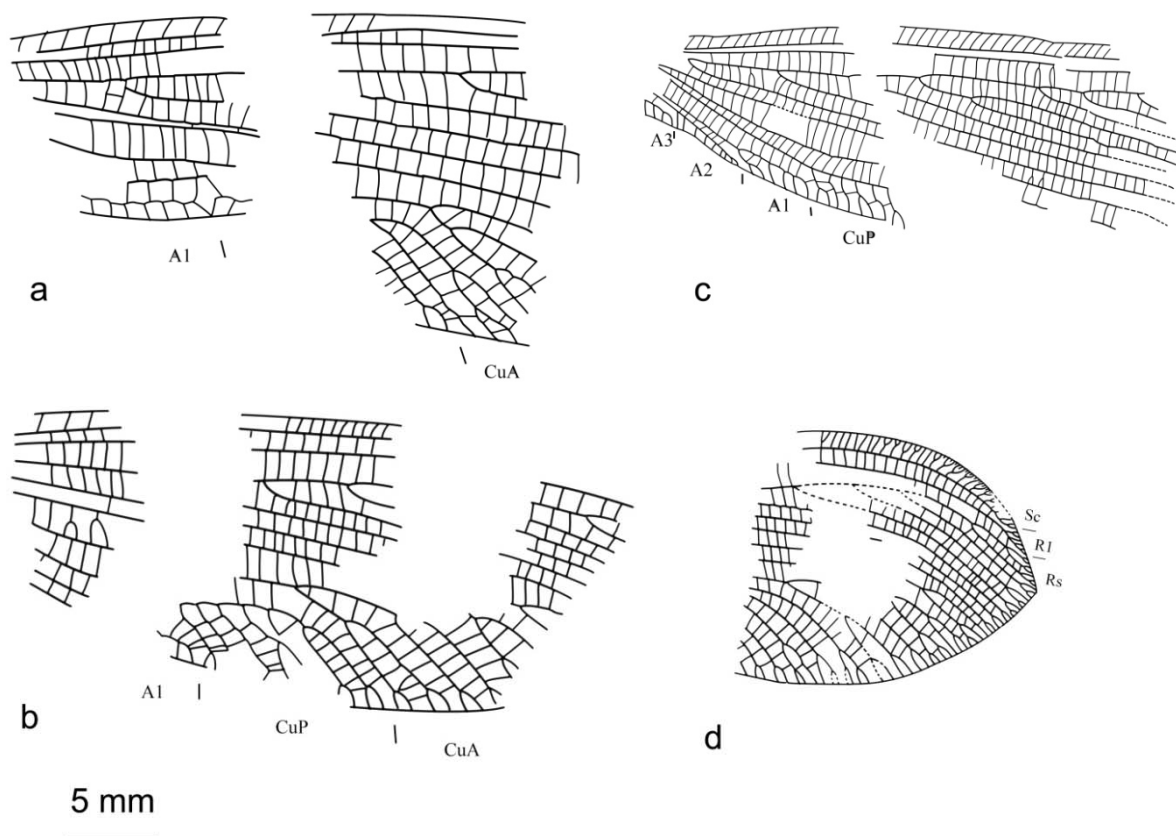


Рис. 8. Grammolingiidae gen. et sp. indet., Киргизия, Сай-Сагул, нижняя-средняя юра. а- ПИН № № 3073/838, б- ПИН № № 3073/443, с- ПИН № 3073/839, д- ПИН № 2389/523. Длина масштабной линейки 5 мм.

Род *Leptolingia* Ren, 2002

Leptolingia shartegica Khramov, 2010

На з в а н и е в и д а от местонахождения Шар-Тэг.

Г о л о т и п – ПИН, № 4270/5001, почти полное переднее левое крыло; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, юго-восточная оконечность хребта Адж-Богдо, местонахождение Шар-Тэг; верхняя юра, шартэгская толща.

О п и с а н и е (рис. 9). Крупное сетчатокрылое. Крылья обильно опушены (на крупных продольных жилках следы от прикрепления волосков расположены несколькими рядами, на поперечных жилках – в один ряд). Нигм нет. Имеются трихозории. Край переднего крыла в базальной части выгнут, в средней части – несколько вогнут, ближе к вершине опять становится выгнутым. Вершина приострена, торнус посередине заднего края крыла. Отношение длины крыла к ширине – 2.6. В костальном поле два ряда ячеек. Близко к

основанию различима плечевая жилка (*humeralis*). Sc и R1 параллельны на протяжении всей длины крыла и сближаются лишь у его вершины, распадаясь на несколько коротких веточек. Sc и R1 соединены обильными поперечными жилками. Обильное поперечное жилкование выражено и в остальных участках крыла. Rs имеет семь ответвлений. MA слита с Rs у основания крыла и практически сразу от нее ответвляется. MP разделяется на две ветви за местом отхождения MA от Rs. CuA ветвится после разветвления CuP, напротив места первого ветвления Rs. CuP разделяется на две ветви за местом отхождения MA от Rs и перед первым ответвлением от Rs. За точкой ветвления CuA верхняя ветвь CuP также дихотомически ветвится. A1 длинная, заканчивается сразу перед отхождением первой ветви от Rs. Между A1 и A2 ближе к основанию различимы три ряда ячеек. A3 выражена слабо. Ближе к основанию дистальный край крыла покрыт рядом небольших XII зубчиков. Передний край заднего крыла, в отличие от переднего, выгнут более равномерно, заднее крыло более продолговатое, чем переднее (отношение длины к ширине 3.1), торнус смещен к основанию. В костальной зоне один ряд ячеек. Как и в переднем крыле, Sc и R1 параллельны и сближаются лишь у самой вершины. SiP не ветвится, A1 и A2 укорочены, между ними располагается один ряд ячеек, A3 не выражена.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла – 54, ширина – 21; длина заднего крыла – 56, ширина – 18.

И з м е н ч и в о с т ь. Между левыми и правыми передними и задними крыльями выявляется ряд незначительных различий в конечных ответвлениях жилок. Так, например, в правом заднем крыле R5 раздваивается недалеко от места отхождения от RS, а в левом заднем R5 не раздвоена, во фрагменте переднего правого крыла предпоследнее ответвление RS (предположительно, R6) раздвоено близко к началу, а в переднем левом крыле последние ответвления RS раздваиваются ближе к краю крыла.

С р а в н е н и е. *L. shartegica* легко отличается от *L. jurassica* Ren, 2002 следующей комбинацией признаков: в переднем крыле MP ветвится за местом отхождения MA от Rs, A1 заканчивается практически напротив места отхождения первой ветви Rs (у *L. jurassica* MP ветвится напротив отхождения MA от Rs, а A1 заканчивается заметно раньше начала первой ветви Rs). От *L. tianensis* Ren, 2002 новый вид отличается наличием в переднем крыле трех рядов ячеек между A1 и A2, наличием двух рядов ячеек на протяжении всей костальной зоны, а также более удлиненными A1 и A2 в заднем крыле. Кроме того, от упомянутых двух видов *L. shartegica* отличается серповидно расширенным задним краем переднего крыла. М а т е р и а л. Кроме голотипа, сохранилось практически полностью правое заднее крыло, а

также фрагменты еще одного переднего и заднего крыльев. Предположительно, все они принадлежат одному экземпляру.

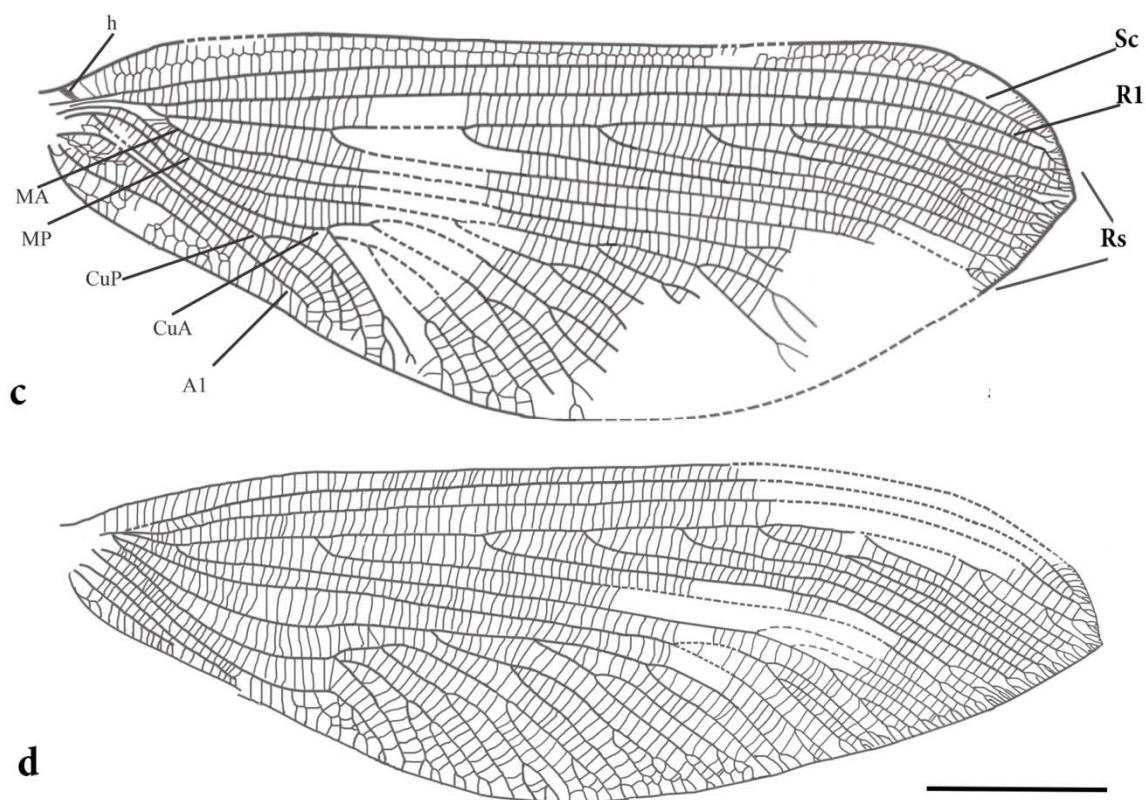


Рис.9. *Leptolingia shartegica* Khramov, 2010, Монголия, Шар-Тэг, верхняя юра. Голотип ПИН № № 4270/5001. c - переднее крыло; d - заднее крыло. Длина масштабной линейки - 10 мм.

***Leptolingia oblonga* Khramov, 2012**

Н а з в а н и е в и д а от *oblongus* *лат.* - удлиненный.

Г о л о т и п – ПИН, № 3688/1072, отпечаток переднего крыла; Монголия, Средне-Гобийский аймак, Хоутийн-Хотгорская впадина, местонахождение Хоутийн-Хотгор; верхняя юра, уланэрэгская свита.

О п и с а н и е (рис. 10). Поперечные жилки расположены по всей площади крыла, костальное поле с двумя рядами ячеек базально и дистально и с одним рядом ячеек в середине, причем на этом участке костальное поле сужается. Трихозории не различимы, возможно, из-за плохой сохранности экземпляра, Sc и R1 впадают в край крыла, не сливаясь. Ветви Rs ветвятся близко к краю крыла, первая ветвь Rs отделяется от Rs дистальнее разветвления CuP. CuP однократно дихотомически ветвится. Два ряда ячеек присутствуют между A1 и A2.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла – 51, ширина – 16,5.

М а т е р и а л. Голотип.

С р а в н е н и е. Данный вид относится к роду *Leptolingia*, поскольку в его переднем крыле CuA начинает ветвиться дистальнее разветвления CuP и A1 впадает в нижний край крыла до ответвления первой ветви Rs. К настоящему времени описано пять видов *Leptolingia*: из Даохугоу *L. jurassica* Ren, 2002, *L. tianyiensis* Ren, 2002, *L. calonervis* и *L. imminuta* Liu et al., 2011 и из Шар-Тэга - *L. shartegica* Khramov, 2010. По строению костального поля эти виды можно разделить на две группы: (1) с двумя рядами ячеей по всей длине костального поля (*L. jurassica*, *L. shartegica* and *L. calonervis*) и (2) с одним рядом ячеей в середине костального поля (*L. imminuta* and *L. tianyiensis*). *L. oblonga* относится ко второй группе и отличается от двух других видов размерами (длина переднего крыла у *L. oblonga* 51 мм, 41 и 30 мм у *L. tianyiensis* и *L. imminuta* соответственно). В целом *L. oblonga* очень схож с *L. tianyiensis*. Так, участок переднего крыла между A1 и A2 у *L. oblonga* и *L. tianyiensis* содержит два ряда ячеей и является более узким, чем у остальных *Grammolingiidae*, у которых между A1 и A2 расположено 3-4 ряда ячеей. *L. oblonga* отличается от *L. tianyiensis* большей длиной A1.

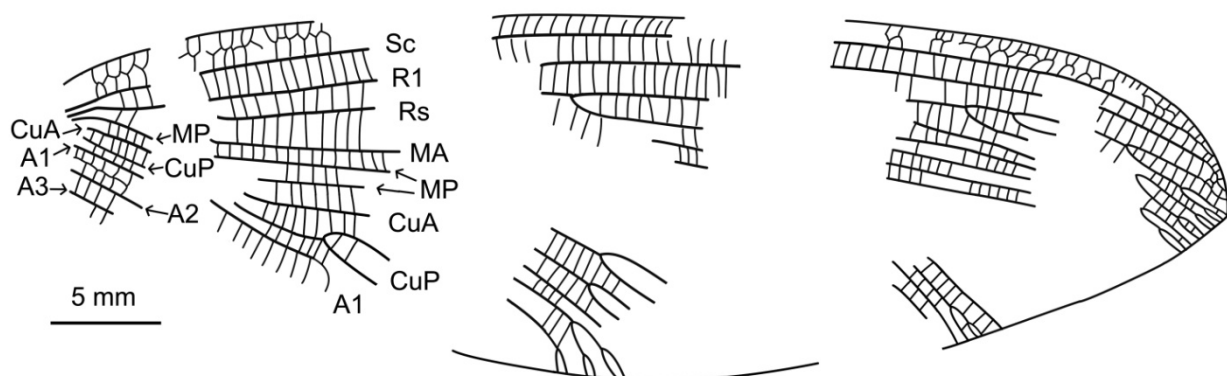


Рис. 10. *Leptolingia oblonga* Khramov, 2012, верхняя юра, Хоутийн-Хотгор, Монголия, голотип ПИН, № 3688/1072, переднее крыло. Длина масштабной линейки 5 мм.

Grammolingiidae gen. et sp. indet.

О п и с а н и е. ПИН № 2554/166 (рис. 11). Длина фрагмента 22 мм, ширина 11 мм. Имеются трихозории, Sc и R1, не сливаясь, идут параллельно до края крыла.

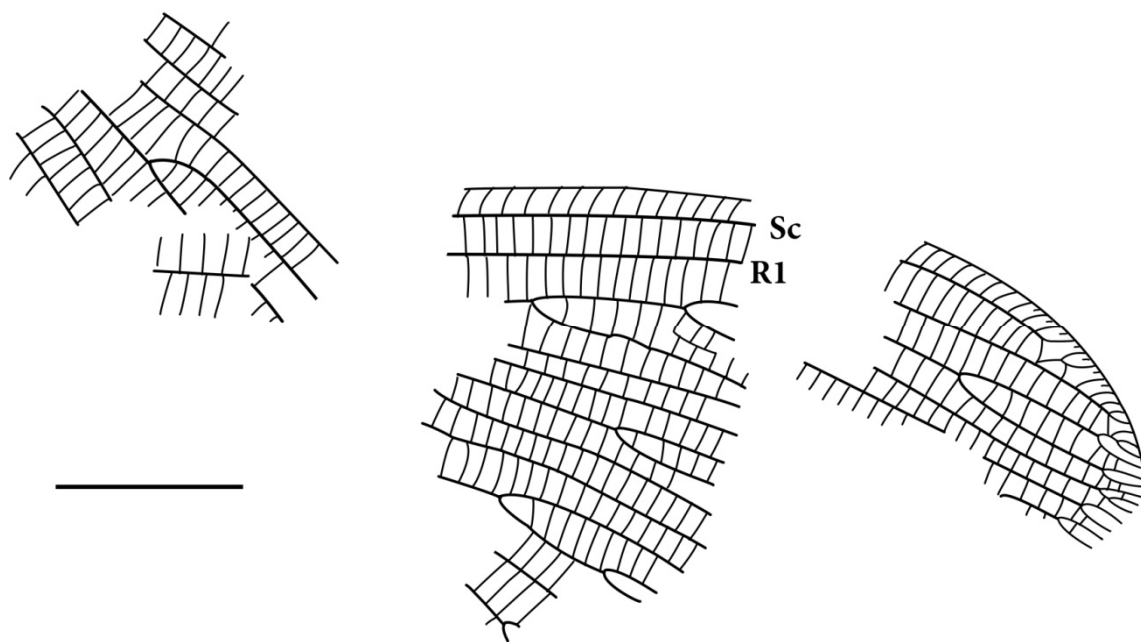


Рис. 11. Grammolingiidae gen. et sp. indet. верхняя юра, Каратау, Казахстан, ПИН, № 2554/166, дистальная половина заднего крыла. Длина масштабной линейки 5 мм.

Parakseneuridae Yang et al., 2012

Shuraboneura Khramov et Makarkin, 2012

Название рода от местонахождения Шураб и Neuroptera.

Типовой вид – *S. ovata* Khramov et Makarkin, 2012

Диагноз. Крылья широкие, овальные, с ровным задним краем, Sc и R1 не слиты, ветви MP2 и CuA идут под углом по отношению к заднему краю крыла.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. *Shuraboneura* отличается от *Parakseneura* ровным задним краем крыла и отдельными Sc и R1 (у *Parakseneura* задний край крыла волнистый, Sc и R1 сливаются), от *Pseudorapisma* - широкой формой крыльев и ветвями MP2 и CuA, идущими под углом (у *Pseudorapisma* крылья узкие, ветви MP2 и CuA идут параллельно заднему краю крыла).

Shuraboneura ovata Khramov et Makarkin, 2012

Название вида от *ovatus* лат. – овальный.

Голотип – ПИН, № 2389/509, переднее крыло; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

О п и с а н и е (рис. 12). Костальное поле расширено проксимально, постепенно сужается в направлении вершины крыла. Трихозории не различимы. Все жилки в костальном поле дихтомически ветвятся, в дистальной части крыла располагаются очень плотно, в проксимальной части крыла соединены 1-2 поперечными жилками. Плечевая жилка хорошо развита. Sc и R1 не сливаются, R1 с 4 ответвлениями на конце, Rs с 12 ветвями, некоторые из которых глубоко дихтомически разветвлены, поперечные жилки в Rs немногочисленны, расположены нерегулярно, MA ветвится только у края крыла, MP2 глубоко дихтомически разветвлена, CuA по меньшей мере с тремя дихтомирующими ветвями, CuP дихтомически разветвлена.

Р а з м е р ы в мм: длина сохранившейся части крыла – 44 (полная длина - около 50), ширина – 21,5.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, в этом же местонахождении найден отпечаток проксимальной половины переднего крыла (ПИН № 2345/334, рис. 13), относящийся к *Shuraboneura* и, возможно, к *S. ovata*. Длина фрагмента - 27 мм (полная длина крыла около 50 мм), ширина 18,5 мм (полная ширина 21 мм). Плечевая жилка хорошо развита. В проксимальной части крыла субкостальные жилки соединены 3-4 поперечными жилками. MP ветвится чуть дистальнее точки отхождения MA от Rs, CuP разветвлена проксимальнее точки отхождения R1 от Rs, A1 глубоко дихтомически разветвлена.

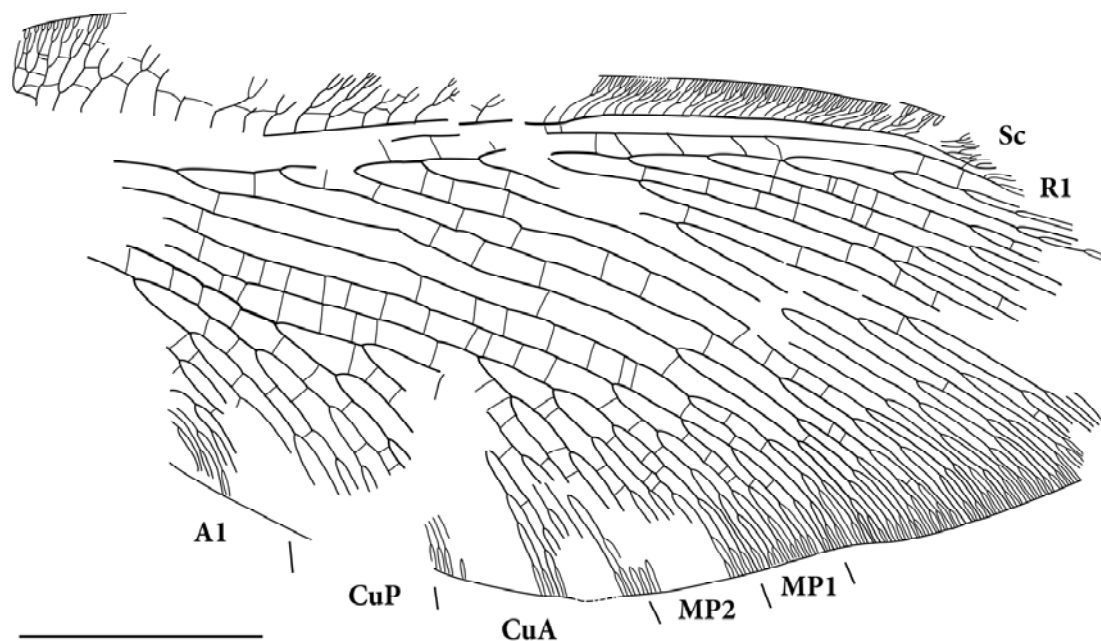


Рис. 12. *Shuraboneura ovata* Khramov et Makarkin, 2012, голотип ПИН № 2389/509, переднее крыло. Киргизия, Сай-Сагул, нижняя-средняя юра. Длина масштабной линейки 10 мм.

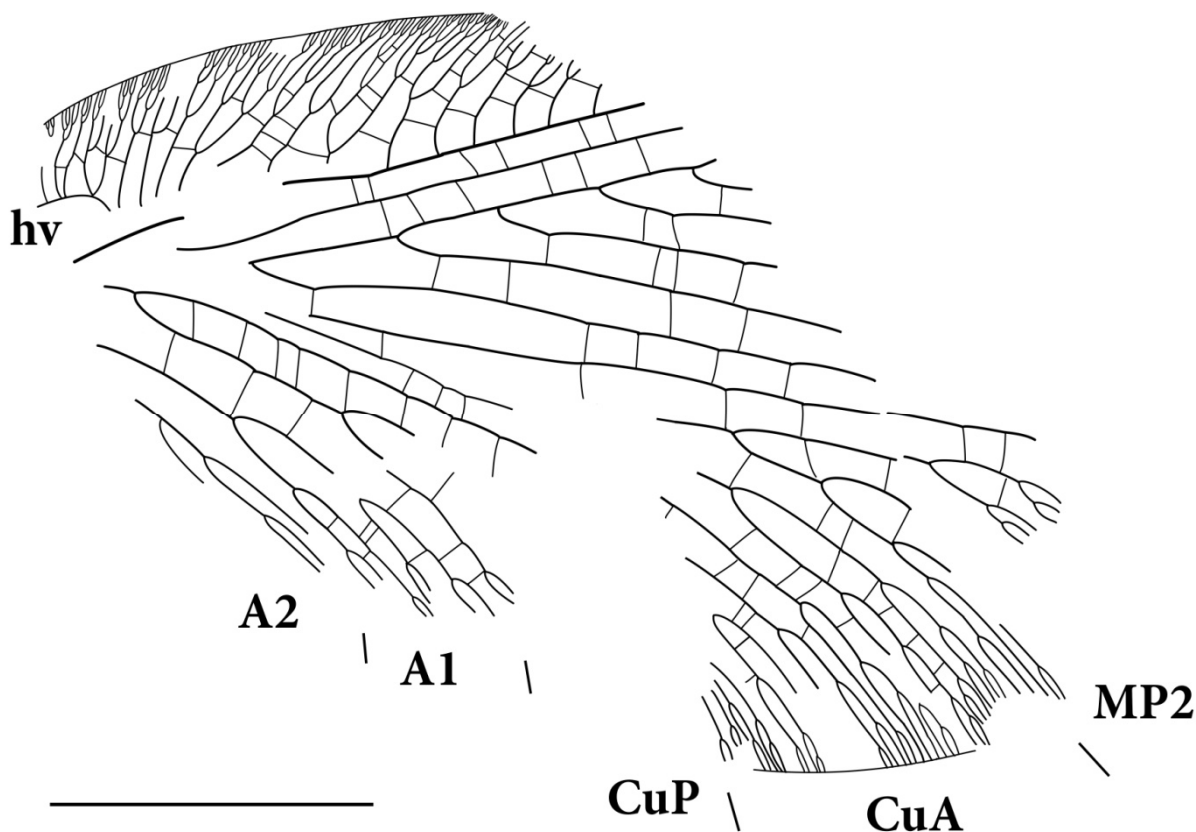


Рис. 13. *Shuraboneura* sp., ПИН № 2345/334, проксимальный фрагмент переднего крыла. Киргизия, Сай-Сагул, нижняя-средняя юра. Длина масштабной линейки 10 мм.

Семейство Osmylidae Leach, 1815

Подсемейство Kempyninae Krüger, 2013

Род *Jurakempynus* Wang et al., 2011

***Jurakempynus arcanus* Khramov, 2014**

Название вида *arcanus* *лат.* – тайный.

Голотип – ПИН, № 2554/775, неполные отпечатки двух передних и одного заднего крыла; Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра.

Описание (рис. 14, а, б, в). Трихозории и нигмы не различимы, в переднем крыле A2 гребенчатая, имеет 6 ответвлений, первое из которых также ответвляет 3-4 жилки, в заднем крыле поле MP содержит на протяжении большей части своей длины два ряда ячеек неправильной формы, CuP имеет не менее 11 ответвлений.

Размеры в мм: длина фрагмента переднего крыла – 16, полная длина переднего крыла – 22-23.

М а т е р и а л. Г о л о т и п.

С р а в н е н и е. От *J. erunctatus* Wang et al., 2011 и *J. sublimis* in press отличается тем, что в заднем крыле два ряда ячеек занимают почти всю длину MP, от *J. bellatulus* Wang et al., 2011 – тем, что ячейки в поле MP имеют неправильную форму, от *J. sinensis* Wang et al., 2011 – более разветвленной A2 в переднем крыле.

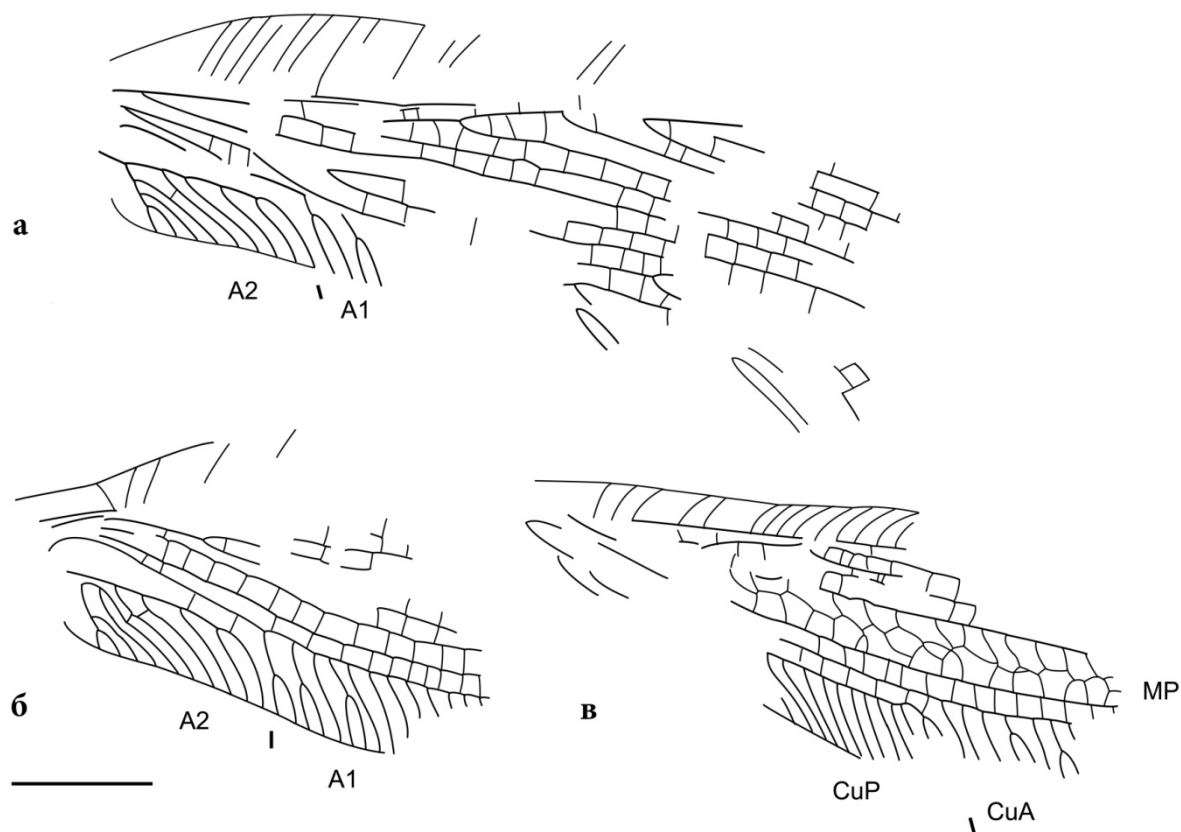


Рис. 14. *Jurakempynus arcanus* Khramov, 2012, верхняя юра, Каратау, Казахстан, голотип ПИН, № 2554/775: а, б – передние крылья, в – заднее крыло. Длина масштабной линейки – 3 мм.

***Jurakempynus sublimis* Khramov, 2014**

Н а з в а н и е в и д а *sublimis* лат. – возвышенный.

Г о л о т и п – ПИН, № 4270/1522, отпечаток заднего крыла; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, местонахождение Шар-Тэг, верхняя юра, шартэгская толща.

О п и с а н и е (рис. 15). Трихозории присутствуют на дистальном участке переднего края и на заднем крае крыла, нигмы не видны, жилки в козальном поле не ветвятся, Rs имеет 24 ветви, точка ветвления MP равноудалена от переднего и заднего края крыла, первая четверть поля MP лишена поперечных жилок, вторая четверть содержит короткий

узкий вставочный ряд из 4-х ячеек, который прилегает к MP2, CuA хорошо развита, имеет 17 ответвлений, CuP имеет 9 ответвлений.

Р а з м е р ы в мм: длина – 24, ширина – 9.

М а т е р и а л. Голотип.

С р а в н е н и е. От остальных представителей *Jurakempynus* отличается строением MP. Точка ветвления MP расположена не так базально, как у других видов, и смещена ближе к заднему краю крыла, поле MP более узкое, дополнительный ряд ячеек короткий и узкий.

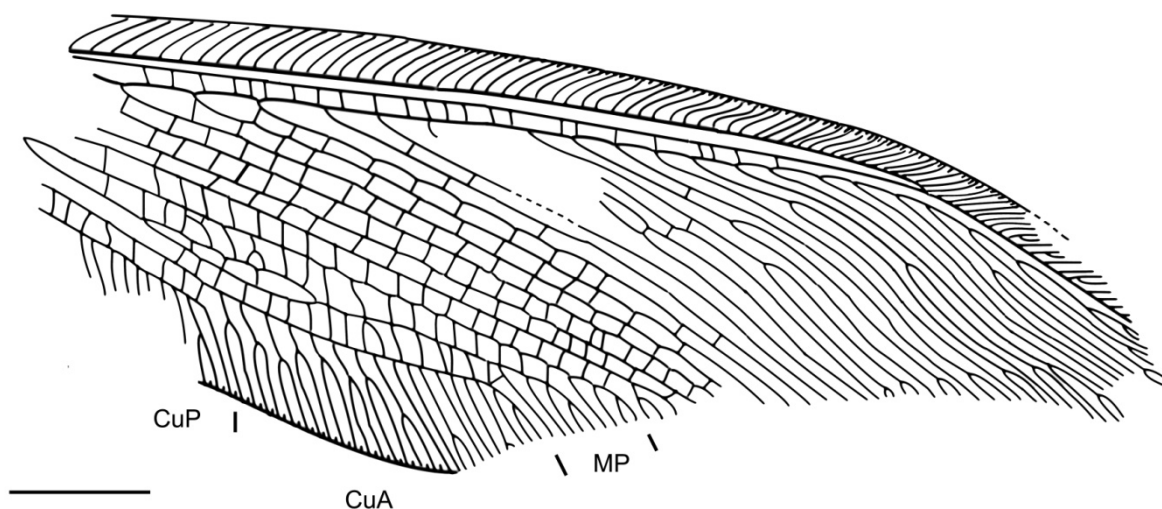


Рис. 15. *Jurakempynus sublimis* Khramov, 2014, верхняя юра, Шар-Тэг, Монголия, голотип ПИН, № 4270/1522, заднее крыло. Длина масштабной линейки 3 мм.

Род *Arbusella* Khramov, 2014

Н а з в а н и е р о д а от арбуз *рус.* – плод бахчевого растения из семейства тыквенных. Род женский.

Т и п о в о й в и д – *A. bella* Khramov, 2014

Д и а г н о з. В костальном поле переднего и заднего крыльев расположен ряд поперечных жилок, окраска крыльев пятнистая.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От всех остальных родов *Osmylidae* отличается присутствием ряда поперечных жилок в костальном поле переднего и заднего крыльев, а также их пятнистым

рисунком. У некоторых осмилид (например, у *Osmylus hyalinatus* McLachlan, 1875) в костальном поле переднего крыла может встречаться несколько поперечных жилок, однако ни у одного известного представителя семейства, за исключением *Arbusella*, они не организованы в правильный ряд, а разбросаны хаотично. Ряд поперечных жилок в костальном поле заднего крыла, характерный для *Arbusella*, также не имеет аналогов среди остальных осмилид. О принадлежности *Arbusella* к *Kempyninae* свидетельствует плотное расположение поперечных жилок в проксимальной половине крыльев, хорошо развитая *CuA* в заднем крыле и два ряда ячеек между *MP1* и *MP2*, что также типично для задних крыльев *Jurakempynus*.

***Arbusella bella* Khramov, 2014**

Н а з в а н и е в и д а от *bellus* *лат.* – великолепный.

Г о л о т и п – ПИН, № 2997/768, отпечаток переднего крыла; Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра.

О п и с а н и е (рис. 16 а). В проксимальной части костального поля переднего крыла присутствуют дополнительные поперечные жилки. Имеются трихозории. Ветвей *Rs* 18, начиная с 10-й ветви поперечные жилки между ними единичны. Последние ветви *Rs* сильно изогнуты и впадают в задний край крыла практически под прямым углом. *MP2* гребенчато ветвится и несет 4 ответвления, *CuA* имеет 5 ответвлений, *CuP* - 10, *A1* - 8, *A2* - 6. В заднем крыле между *MP1* и *MP2* располагается два ряда ячеек. Окраска крыльев складывается из пятен двух типов - многочисленных небольших округлых пятен с просветом посередине и единичных крупных пятен с несколькими просветами.

Р а з м е р ы в мм: длина крыла – 22,5, ширина – 8.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, род *Arbusella* также представлен в Каратау хорошо сохранившейся дистальной половиной заднего крыла (ПИН, № 2904/770, рис. 31б) и небольшим крыловым фрагментом (ПИН, № 2554/798). Эти находки нельзя с уверенностью отнести к *A. bella*, однако по окраске и размерам заднее крыло ПИН, № 2904/770 соответствует голотипу: длина фрагмента составляет 15 мм, ширина - 7 мм, длина целого крыла - 22-23 мм.

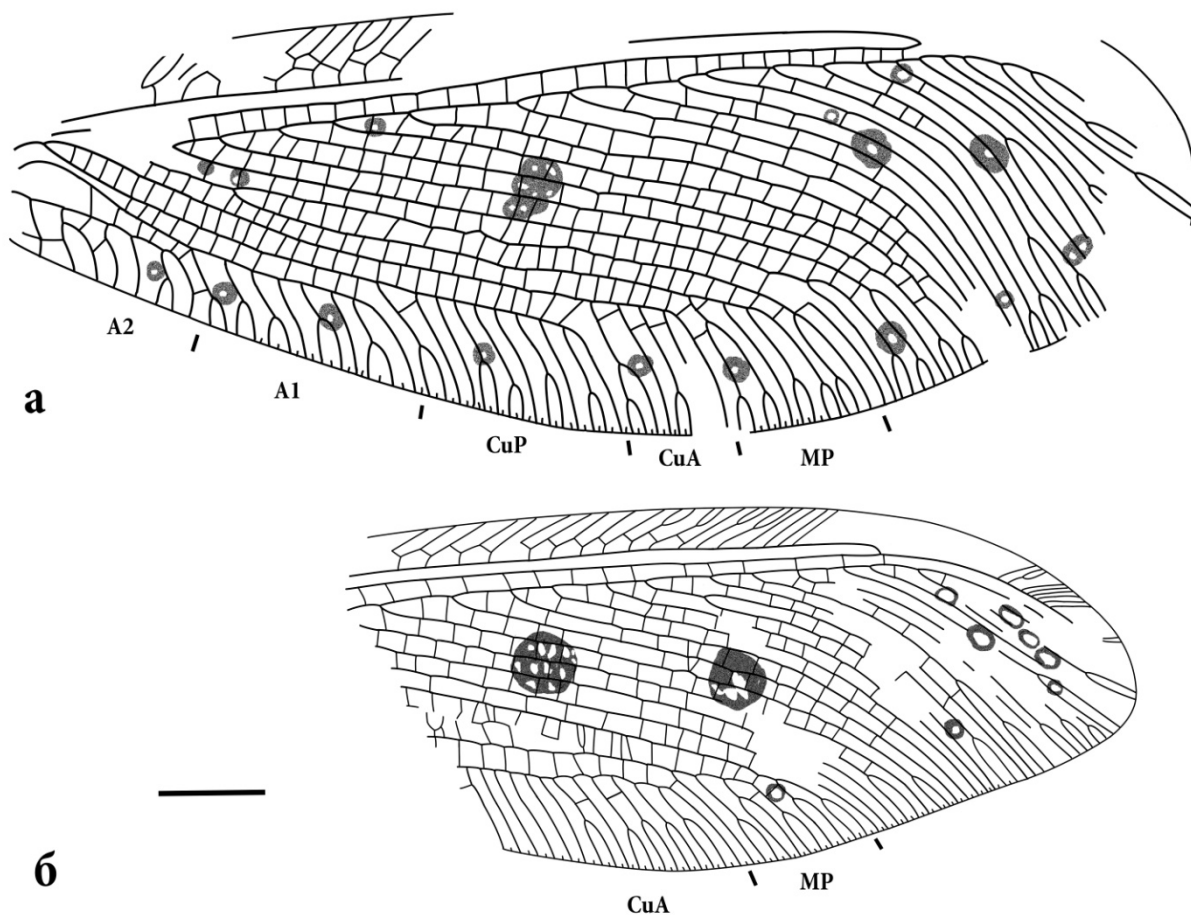


Рис. 16. *a* - переднее крыло *Arbusella bella* Khranov, 2014, верхняя юра, Каратау, Казахстан, голотип ПИН, № 2997/768, *б* - заднее крыло *Arbusella* sp., ПИН, № 2904/770. Длина масштабной линейки – 2 мм.

Подсемейство *Protosmylinae* Krüger, 2013

Род *Jurosmylus* Makarkin et Archibald, 2005

Jurosmylus parvulus Khranov, 2014

Название вида *parvulus* лат. – маленький.

Голотип – ПИН, № 2554/765, отпечатки передних крыльев, головы и фрагментов груди; Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра.

Описание (рис. 17, *a*, *б*). Проксимальная и дистальная нигмы хорошо развиты, трихозории плохо различимы, жилки в костальном поле не ветвятся, ближе к основанию крыла расположены редко, 8 ветвей *Rs*, имеется два длинных параллельных ряда ступенчатых жилок и один короткий, проходящий чуть проксимальнее дистальной нигмы,

MP ветвится на уровне отхождения МА от Rs, CuA с 4-5 ответвлениями, разветвлена сильнее, чем CuP, A1 и A2 гребенчатые.

Р а з м е р ы в мм: длина крыла – 14, ширина – 5.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, имеется еще 3 экземпляра (ПИН, №№ 2997/4951, 2384/849 и 2997/2756), которые, по-видимому, относятся к этому виду.

С р а в н е н и е. Отличается от *J. atalantus* (длина крыла – 28 мм) меньшими размерами, в 2 раза меньшим числом ветвей Rs, короткими ячейками между 2 и 3 рядами поперечных жилок в дистальной половине крыла. В остальном эти два вида очень близки.

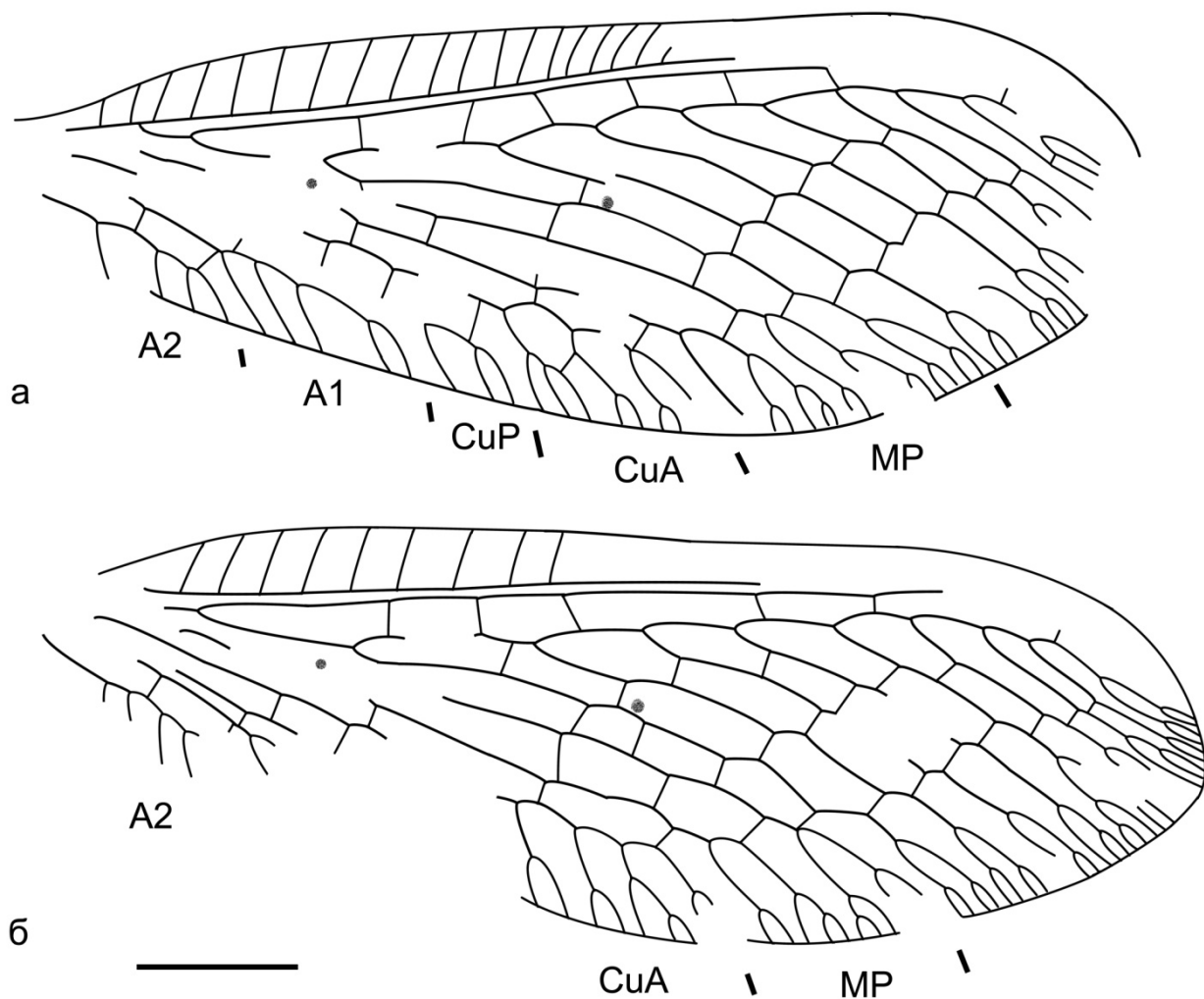


Рис. 17. а, б – передние крылья *Jurosmylus parvulus* Khranov, 2014, верхняя юра, Каратау, Казахстан, голотип ПИН, № 2554/765. Длина масштабной линейки – 2 мм.

Подсемейство *Spilosmylinae* Krüger, 2013

Род *Ensiosmylus* Khramov, 2014.

Название рода от *ensis* *лат.* – меч и родового названия *Osmylus*. Род мужской.

Типовой вид – *E. acutus* *in press*

Диагноз. Вытянутые крылья с вогнутым задним краем на дистальном конце, ответвления *CuA* и *CuP* простые, без концевых развилки, *A1* однократно дихотомически ветвится у края крыла, *A2* гребенчатая.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. О принадлежности *Ensiosmylus* к *Spilosmylinae* говорит строение анальных жилок, очень схожее с современными представителями подсемейства. Так, *A1* (*CuP* по терминологии Tjeder, 1957) в задних крыльях *Spilosmylinae* представляет собой или простую неветвящуюся жилку, или же, как у *Spilosmylus majalis* Navás, 1924, заканчивается однократным развилком, что и наблюдается у *Ensiosmylus*. *A2* или имеет 1-2 ответвления, или же слабо гребенчато ветвится, как у *S. leletensis* New, 1986 и *Thyridosmylus perspicillaris* (Gerstaecker, 1885), что характерно и для *Ensiosmylus*. Также *Ensiosmylus* напоминает представителей *Spilosmylinae* расположением поперечных жилок, которые сосредоточены в проксимальной части крыла более редко по сравнению с *Kempyninae* и *Gumillinae*, и образуют один хорошо выраженный ступенчатый ряд на конце крыла. От остальных родов подсемейства *Ensiosmylus* отличается отсутствием развилки на конце ответвлений *CuA* и *CuP*.

Ensiosmylus acutus Khramov, 2014.

Название вида от *acutus* *лат.* – заостренный.

Голотип – ПИН, № 2784/1020, отпечатки задних крыльев; Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра.

Описание (рис. 18, *а*, *б*). Нигмы и трихозории не различимы, 16 ветвей *Rs*, в основании *Rs* впадает хорошо различимая косая жилка *b* (= основание жилки *MA*, слившейся с *Rs*, по терминологии Мартынова (Martynov, 1928)), имеется один ступенчатый ряд поперечных жилок, параллельный заднему краю крыла. Гребенчатые *CuA*, *CuP* и *A2* несут 6, 11 и 4 ветви соответственно. *A3* с развилкой на конце.

Размеры в мм: длина крыла – 20,5, ширина – 4,3.

М а т е р и а л. Голотип.

Подсемейство Gumillinae Navás, 1912

Род Kolbasinella Khramov, 2014

Н а з в а н и е р о д а от колбаса *рус.* – мясной фарш в оболочке из кишки или искусственной пленки. Род женский.

Т и п о в о й в и д – *K. elongata* in press

Д и а г н о з. Удлиненные узкие крылья (соотношение длины и ширины 1:5), в заднем крыле ответвления CuA и MP простые, короткие, прижаты к краю крыла, не заканчиваются развилками и не соединены поперечными жилками, MP гребенчато ветвится, имеет больше ответвлений, чем CuP.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. О принадлежности Kolbasinella к Gumillinae говорят частые поперечные жилки, занимающие почти всё крыло, и отсутствие трихозорий. Вытянутыми крыльями, близкими по форме к Kolbasinella, обладают только два представителя подсемейства – *Eriosmylus panfilovi* Ren, Yin, 2002 (он сильно отличается от типового вида *E. longicornis*) и *Enodinympha translucida* Ren, Engel, 2007. Как и у Kolbasinella, жилки CuA в задних крыльях *E. panfilovi* короткие и не ветвятся, однако MP у этого вида по количеству жилок уступает CuA, ветвей Rs в два раза меньше, чем у Kolbasinella, и они начинают отходить от ствола лишь в дистальной половине крыла. В задних крыльях *Enodinympha translucida*, в отличие от Kolbasinella, ответвления CuA имеют большую длину и ветвятся. Задние крылья остальных Gumillinae имеют более округлую форму, ответвления CuA в них длиннее и ветвятся (за исключением *Allotriosmylus uniramosus* Yang et al., 2010 с сильно редуцированным жилкованием).

Kolbasinella elongata Khramov, 2014

Н а з в а н и е в и д а *elongatus* *лат.* – удлиненный.

Г о л о т и п – ПИН, № 2997/746, отпечаток заднего крыла; Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра.

О п и с а н и е (рис. 18, *в*). На уровне вершины крыла имеется продольная темная полоса. Трихозории отсутствуют почти по всей длине крыла, нигмы не различимы, ветвей Rs 12, поперечные жилки, густо расположенные в проксимальной части крыла,

заканчиваются между 6 и 7 ветвями Rs, там же начинается единственный ступенчатый ряд поперечных жилок, MP имеет 8 ответвлений, CuA – 5.

Р а з м е р ы в мм: длина крыла – 21,5, ширина – 4,3.

М а т е р и а л. Голотип.

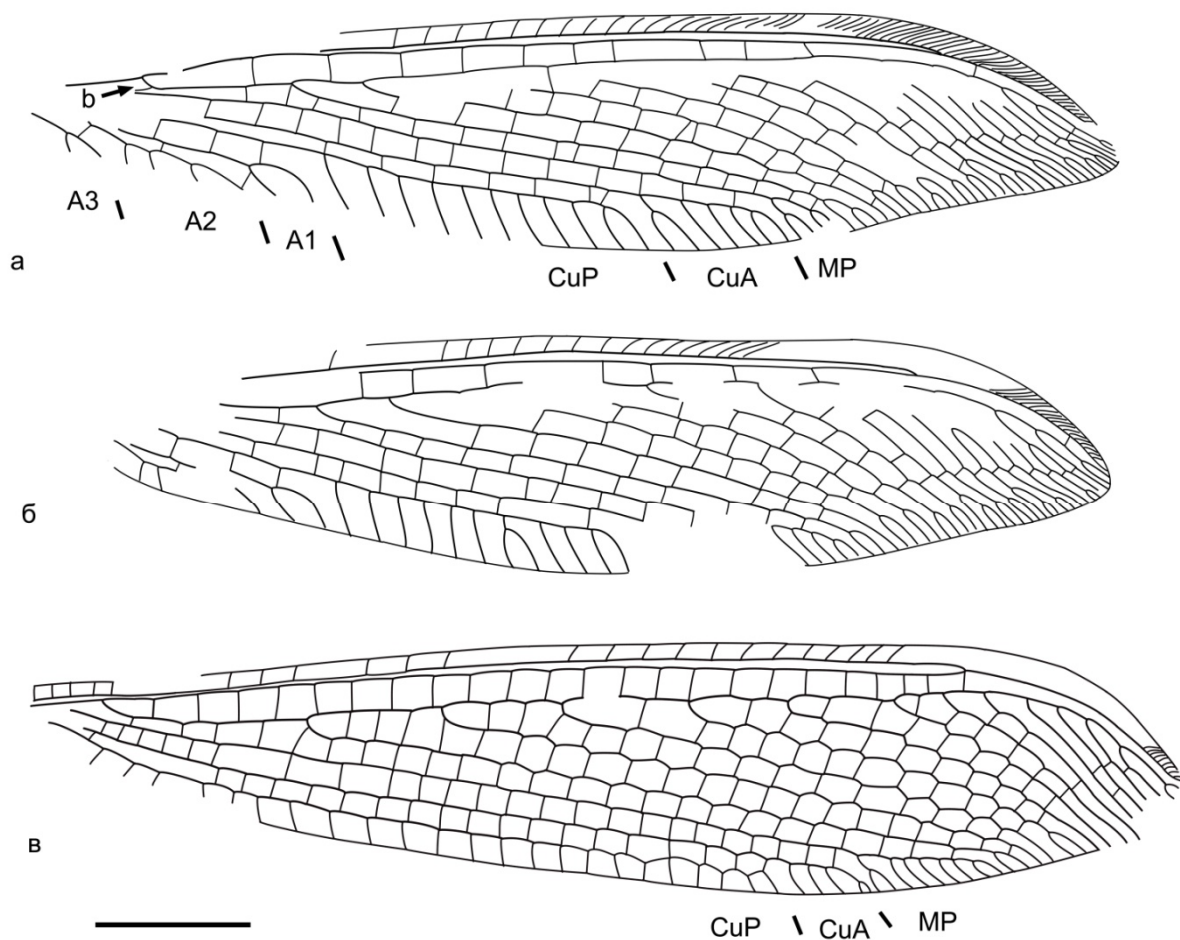


Рис. 18. а, б – задние крылья *Ensiosmylus acutus* Khramov, 2014, голотип ПИН, № 2784/1020; в – заднее крыло *Kolbasinella elongata* Khramov, 2014, голотип ПИН, № 2997/746. Длина масштабной линейки – 3 мм.

Подсемейство *inc. sedis*.

Род *Sauktangida* Khramov, 2014

Н а з в а н и е р о д а от местонахождения Саук-Таньга. Род женский.

Т и п о в о й в и д – *S. aenigmatica* in press

Д и а г н о з. Крупные широкие крылья (длиной более 30 мм), с обильными поперечными жилками в проксимальной половине, на некоторых участках субкостальные жилки могут оканчиваться простыми развилками и соединяться одним рядом поперечных жилок, ветви CuA и CuP длинные, могут многократно ветвиться, в некоторых местах соединены поперечными жилками, в задних крыльях между MP1 и MP2 располагаются 2-3 ряда ячеек, MP2 в дистальной части многократно ветвится, A2 гребенчатая.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Из-за расширенных крыльев *Sauktangida* выглядит необычно по сравнению с остальными осмилидами, для которых в основном характерны вытянутые крылья. Однако на принадлежность *Sauktangida* к этому семейству указывают гребенчатые CuA, CuP, A1 и A2. Соотношение размеров гребенки CuA и CuP в заднем крыле *Umaelia*, такое же, как у остальных осмилид. Ближе всего *Sauktangida* к представителям подсемейства *Кемпунин*: у современных кемпинин и ряда ископаемых (*Euporismites balli* Tillyard, 1916 из палеоцена Австралии и *Jurakempynus bellatulus* Wang et al., 2011 из Даохуогу (средняя юра, Китай)) MP2 в задних крыльях в дистальной части сильно разветвлена, как и у *Sauktangida*. Рецентный австралийский род *Clydosmylus* New, 1983, а также *Arbusella* Khramov, 2014 их верхней юры Казахстана (Khramov, 2014) и *Jurakempynus* Wang et al., 2011 из средней юры Китая (Wang et al., 2011) и верхней юры Казахстана и Монголии (Khramov, 2014), подобно *Sauktangida*, имеют 2-3 ряда ячеек между MP1 и MP2 в заднем крыле. Вероятно, *Sauktangida* можно считать сестринской группой по отношению к остальным кемпининам.

***Sauktangida aenigmatica* Khramov, 2014**

Н а з в а н и е в и д а от *aenigmaticus* *лат.* – загадочный.

Г о л о т и п – ПИН, № 5346/71, отпечаток проксимальной части заднего крыла; Киргизия, Ошская область, урочище Мадыген, местонахождение Саук-Таньга.

О п и с а н и е (рис. 19). Заднее крыло: MA не соединена с R, ответвления MP2 занимают такой же по длине участок края крыла, что и ответвления CuA, между MP1 и MP2, вплоть до разветвления последней, расположены три ряда ячеек, стволы CuP и A1 сближены, A2 гребенчатая, имеет не менее 4 ветвей.

Р а з м е р ы в мм: длина фрагмента – 32, ширина – 18, длина целого крыла - 40-42.

М а т е р и а л. Голотип.

Примечания. В отличие от большинства сетчатокрылых, в заднем крыле *Sauktangida* MA еще не срослась с R и сохраняет связь с MP.

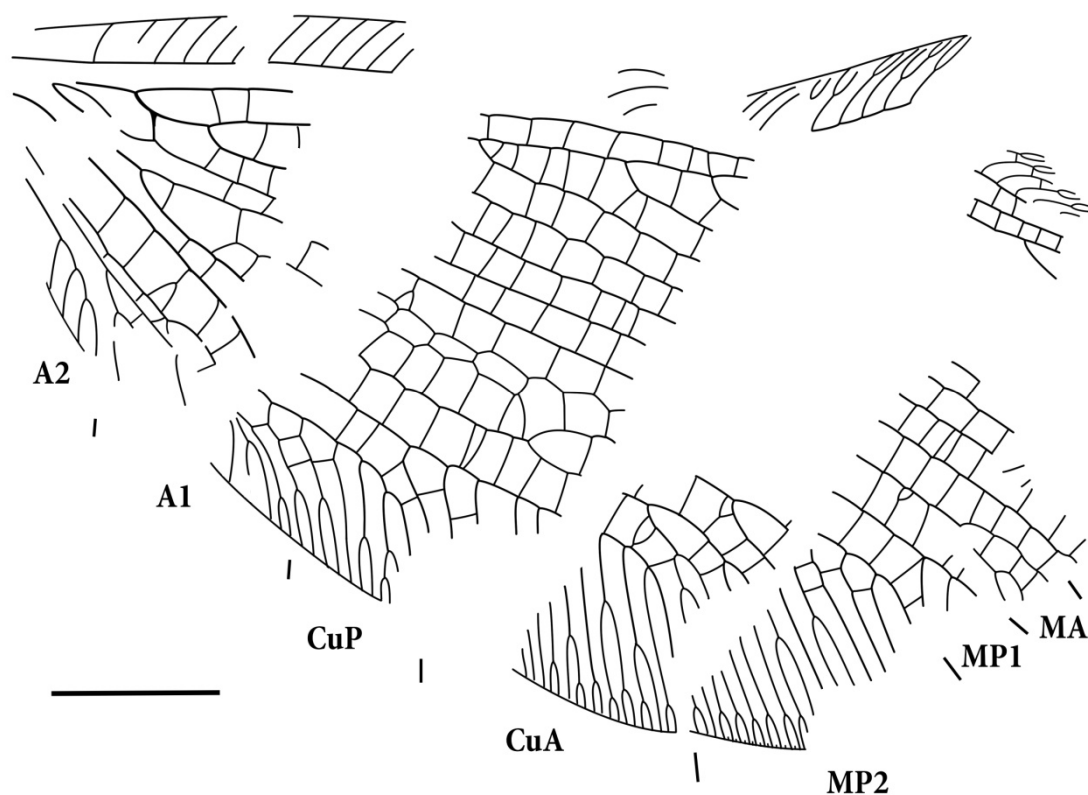


Рис. 19. *Sauktangida aenigmatica* Khramov, 2014, Киргизия, Саук-Таньга, нижняя-средняя юра, голотип ПИН № 5346/71, заднее крыло. Длина масштабной линейки 5 мм.

Род *Tengriosmylus* Khramov, 2014

Название рода от Тенгри *тюрк.*, верховное божество в тюркской мифологии, и родового названия *Osmylus*. Род мужской.

Типовой вид – *T. magnificus* sp.nov.

Диагноз. Вытянутое переднее крыло (отношение длины к ширине 3:1). Поперечные жилки обильны в проксимальной половине крыла и между R1 и Rs по всей длине крыла, в дистальной половине расположены три ступенчатых ряда поперечных жилок, CuA практически не разветвлена, A1 ветвится дихотомически, A2 - гребенчато.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От других родов семейства отличается дихотомически ветвящейся А1, заходящей под ответвления CuP. У всех остальных осмилид А1 в передних крыльях ветвится гребенчато.

Tengriosmylus magnificus Khramov, 2014

Н а з в а н и е в и д а от *magnificus* *лат.* – величественный.

Г о л о т и п – ПИН, № 2389/513, отпечаток переднего крыла; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

О п и с а н и е (рис. 20, *а*, *б*). Костальное поле узкое, МР ветвится почти на уровне отхождения первой ветви Rs, поперечные жилки часто расположены между CuA и CuP, CuA ответвляет 3 жилки, как и МР2, CuP имеет не менее 8 ответвлений, первые ветви CuP отходят от нее под острым углом, последние - почти под углом в 90 градусов, А1 начинает ветвится под первым ответвлением CuP.

Р а з м е р ы в мм: длина крыла – 34, ширина – 11.

М а т е р и а л. Голотип.

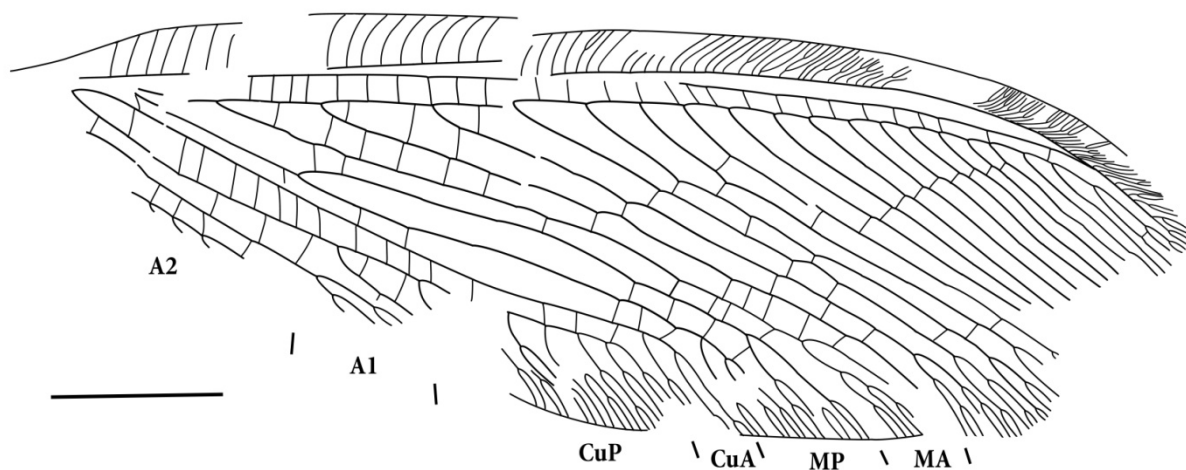


Рис. 20. *Tengriosmylus magnificus* Khramov, 2014, Сай-Сагул, голотип ПИН № 2389/513, переднее крыло. Длина масштабной линейки 5 мм.

Род *Erlikosmylus* Khramov, 2014

Название рода от Эрлик *тюрк.*, божество подземного мира в тюркской мифологии, и родового названия *Osmylus*. Род мужской.

Типовой вид – *E. obscurus* sp.nov.

Диагноз. Поперечные жилки немногочисленны, большинство их них собрано в три ступенчатых ряда - один расположен почти вертикально в проксимальной половине крыла, два других расположены в дистальной части крыла и параллельны друг другу и заднему краю крыла, Sc и R1 соединяются в начале последней трети длины крыла, MP ветвится дистальнее точки отхождения MA от Rs,

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. *Erlikosmylus* немногочисленностью поперечных жилок напоминает представителей подсемейства *Protosmylinae*, отличается от них развитой CuP в переднем крыле, которая разветвлена значительно сильнее, чем CuA.

Erlikosmylus obscurus Khramov, 2014

Название вида от *obscurus* *лат.* – темный.

Голотип – ПИН, № 1724/325, отпечаток переднего крыла; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

Описание (рис. 21, *а, б*). Костальное поле в 1,5 раза сужается к середине своей длины, MP2 ветвится сильнее (4 ответвления), чем CuA (3 ответвления), у CuP имеется 6 ответвлений, у A1 не менее 4 ответвлений.

Размеры в мм: длина крыла – 24, ширина – 9.

Материал. Голотип.

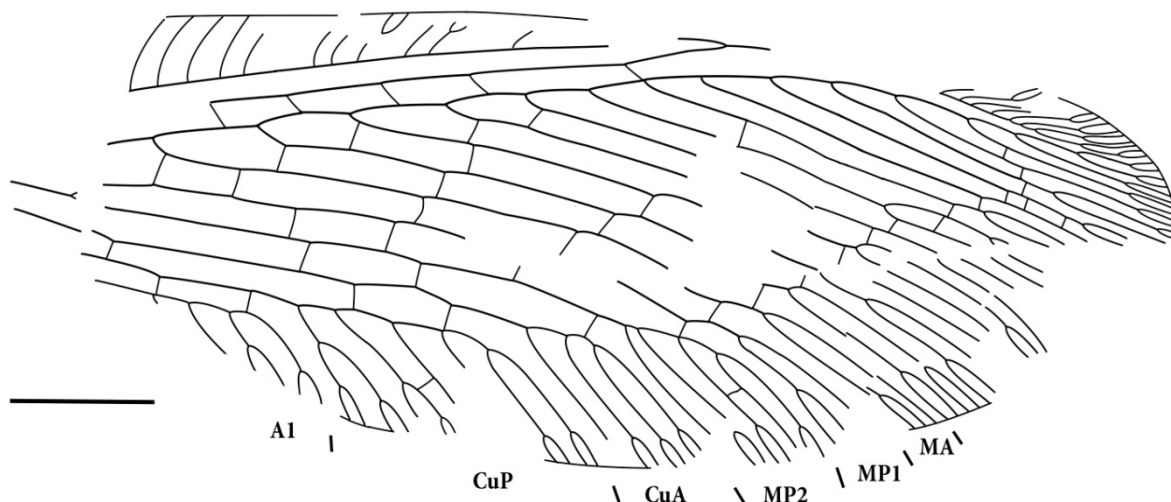


Рис. 21. *Erlikosmylus obscurus* Khramov, 2014, Сай-Сагул, ПИН № 1724/325, переднее крыло. Длина масштабной линейки 3 мм.

Род *Mesosmylina* Bode, 1953

Mesosmylina shurabica Khramov, 2014

Название вида от местонахождения Шураб III.

Голотип – ПИН, № 3073/460, отпечаток переднего крыла; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

Описание (рис. 22). Переднее крыло: 16 ветвей Rs, в дистальной части крыла имеется три длинных ступенчатых ряда поперечных жилок, MP ветвится дистальнее точки отхождения MA от Rs, ветви CuA в количестве 4-5, соединены одним рядом поперечных жилок, ответвления CuA занимают такую же площадь, что и ветви CuP. A1 гребенчатая, A2 дает 2-3 ветви.

Размеры в мм: длина крыла – 22, ширина – 7.

Сравнение. *M. shurabica* крупнее остальных представителей рода (длина переднего крыла самого крупного из них, *M. exornata*, составляет 17 мм). От *M. mongolica* и *M. exornata* отличается MP, ветвящейся дистальнее точки отхождения MA от Rs, а от *M. falciferum* - наличием поперечных жилок между ветвями CuA и в два раза большей длиной переднего крыла.

Mesosmylina angusta Khramov, 2014

Название вида от *angustus* *лат.* - узкий.

Г о л о т и п – ПИН, № 2389/480, отпечаток фрагмента переднего крыла; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

О п и с а н и е (рис. 22). Переднее крыло: в дистальной части крыла имеется три длинных ступенчатых ряда поперечных жилок, МР не ветвится, ветвей CuA 4, они соединены одним рядом поперечных жилок, ответвления CuA занимают такую же площадь, что и ветви CuP (в количестве 5). A1 гребенчатая, A2 дает 3 ветви.

Р а з м е р ы в мм: длина фрагмента крыла – 16, длина целого крыла 19-20.

М а т е р и а л. Голотип ПИН, № 2389/480.

С р а в н е н и е. Вид *M. angusta* очень похож на *M. shurabica* из этого же местонахождения, отличается от него меньшими размерами и неразветвленной МР в переднем крыле. Одинарная МР отличает *M. angusta* также от остальных представителей рода. Среди современных осмилид подобное строение МР в переднем крыле свойственно представителям семейства *Stenosmylinae*, однако у них развилки МР всё же сохранились, сместившись к краю крыла, у *M. angusta* он полностью исчез.

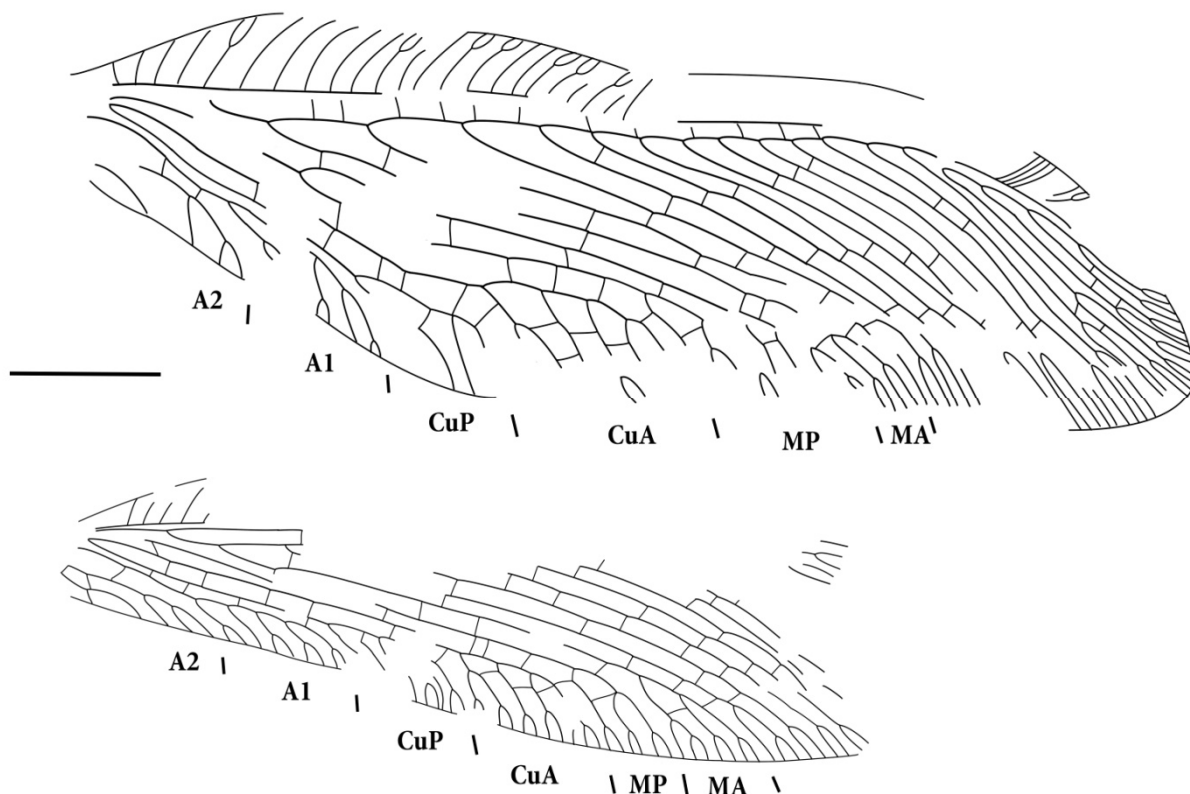


Рис. 22. *Mesosmylina*, Сай-Сагул, передние крылья. Вверху *M. shurabica* Khramov, 2014, голотип ПИН № 3073/460; внизу *M. angusta* Khramov, 2014, голотип ПИН № 2389/480. Длина масштабной линейки 3 мм.

Род *Sogjuta* O. Martynova, 1958

***Sogjuta shartegica* Khramov, 2011**

Н а з в а н и е в и д а от местонахождения Шар-Тэг.

Г о л о т и п – ПИН, 4270/5010, переднее левое крыло, Монголия, местонахождение Шар-Тэг, верхняя юра, обнажение 443/1.

О п и с а н и е (рис. 23). Костальное поле достаточно широкое (1:7 к максимальной ширине крыла), по-видимому, сильно сужающееся к основанию крыла, с простыми неветвящимися жилками, расположенными более часто в месте слияния Sc и R1 и за ним. Трихозории и нигмы не выявлены. Радиальное поле широкое, с 6 нерегулярно расположенными поперечными жилками. MA ответвляется от Rs лишь в начале второй трети длины крыла. Ветвей Rs 7, их соединяют три ступенчатых ряда поперечных жилок, проксимальный ряд укорочен. Несколько поперечных жилок также находится между MA, MP, CuA и CuP. Точка разветвления MP расположена значительно ближе к основанию крыла, чем точка отхождения MA от Rs. MP1 сразу за местом разветвления MP соединена с Rs короткой поперечной жилкой. CuA и CuP слабо гребенчато ветвятся, ответвляя 4 и 5 жилок соответственно. A1 также слабо гребенчато ветвится, A2 развита.

Р а з м е р ы в м м. Длина – 11 мм, ширина – 4 мм.

С р а в н е н и е. *Sogjuta shartegica* отличается от *Sogjuta speciosa* строением MA, точка отхождения которой от Rs расположена значительно дистальнее точки разветвления MP, в то время как у *Sogjuta speciosa* эти две точки располагаются практически на одном уровне.

М а т е р и а л. Голотип.

З а м е ч а н и я. О принадлежности данного экземпляра (рис. 3) к роду *Sogjuta*, описанному из нижнеюрских отложений Иссык-Куля (Martynova, 1958), свидетельствуют общая округленно-укороченная форма крыла, 6 поперечных жилок в радиальном поле, немногочисленные ветви Rs (у крыла, найденного в Шар-Тэге их 7, у *Sogjuta speciosa* O. Martynova, 1958 из Иссык-Куля их 8), три ступенчатых ряда поперечных жилок, из которых первый укорочен, размеры (длина крыла из Шар-Тэга – 11 мм, длина крыла *Sogjuta speciosa* O. Martynova, 1958 – 12 мм, ширина одинакова – 4 мм). Строением MA, которая ответвляется от Rs существенно дистальнее разветвления MP, экземпляр схож с *Mesosmylina exornata* Vode, 1953, которая была описана из верхнего лейаса Германии, однако для рода *Mesosmylina* (также по фрагментам были описаны из ниже-средней юры

Монголии и средней юры Сибири соответственно *M. mongolica* Ponomarenko, 1984 и *M. sibirica* Ponomarenko, 1985) характерно значительно более удлиненное крыло с более богатым жилкованием, чем у *Sogjuta*.

Род *Sogjuta* был описан в составе семейства Nymphitidae Handlirsh, 1906. Потом род был включен (Lambkin, 1988) в семейство Osmylidae, в пользу принадлежности к которому говорят простые жилки в костальном поле, сливающиеся Sc и R1, впадающие в край крыла до его вершины, разветвленная MP, гребенчато ветвящаяся CuA и CuP.

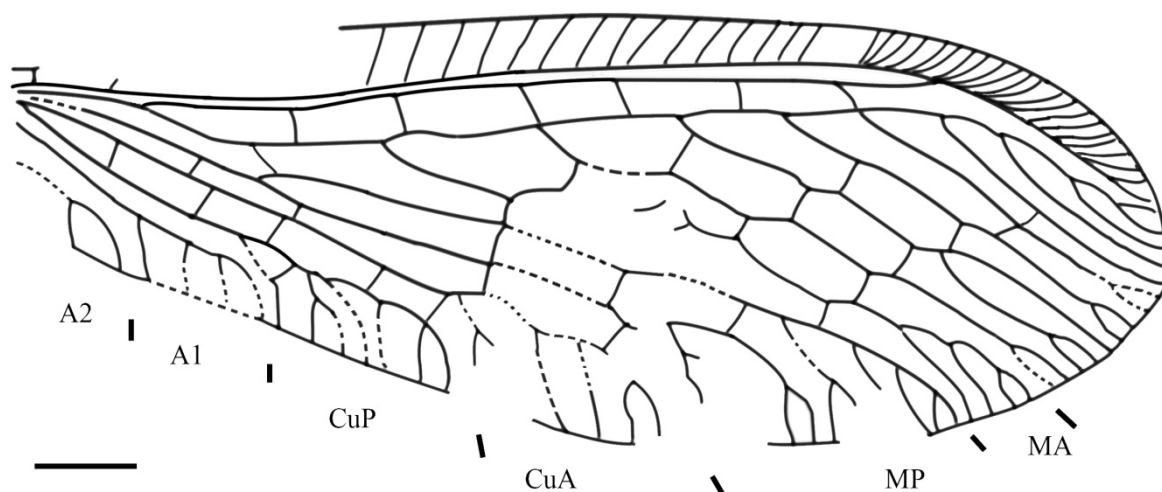


Рис. 23. *Sogjuta shartegica* Khranov 2011, верхняя юра, Шар-Тэг, Монголия, голотип ПИН, № 4270/5010, переднее крыло. Длина масштабной линейки 1 мм.

Семейство Kalligrammatidae Handlirsch, 1906

Род Kalligrammula Handlirsch, 1919

= *Limnogramma* Ren, 2003; *syn. nov.*

Т и п о в о й в и д. *Kalligrammula senckenbergiana* Handlirsch, 1919 из верхней юры (нижний титон) Зольнгофена (Германия).

Д и а г н о з. Отличается от остальных родов, за исключением *Abriagramma* Yang et al., 2014, строением CuP в заднем крыле, которая разветвляется сразу же после отхождения от CuA, от *Abriagramma* отличается стволом Rs, который отходит от R1 рядом с основанием крыла.

В и д о в о й с о с т а в. *K. mira* (Ren, 2003) из нижнего мела формации Исянь (Китай); *K. hani* (Makarkin et al., 2009), *K. mongolica* (Makarkin et al., 2009) и *K. lata* in press из средней юры Даохугоу (Китай); *K. karatensis* in press из верхней юры Каратау.

***Kalligrammula karatensis* Liu, Khramov, Zhang et Jarzembowski, in. press.**

Н а з в а н и е в и д а от местонахождения Каратау.

Г о л о т и п – ПИН, № 2784/1032, отпечаток заднего крыла; Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра, карабастауская свита.

О п и с а н и е (рис. 24). 6 ветвей Rs. MA двуветвистая, разветвляется на уровне отхождения второй ветви Rs, темное пятно расположено между MA и Rs1 в дистальной половине крыла, оно окружено светлыми небольшими пятнами, которые идут также по дистальному краю крыла. 4 ветви MP, CuA хорошо развита, с 5 ответвлениями, CuP1 с 3 ответвления, ветвится сильнее, чем CuP2, CuP2 и A1 сближены, A1 с 4 ответвлениями, A2 с 17 ответвлениями.

Р а з м е р ы в мм: длина заднего крыла – 48, ширина – 30.

М а т е р и а л. Голотип.

С р а в н е н и е. Отличается от остальных видов рода глубоко разветвленной MA.

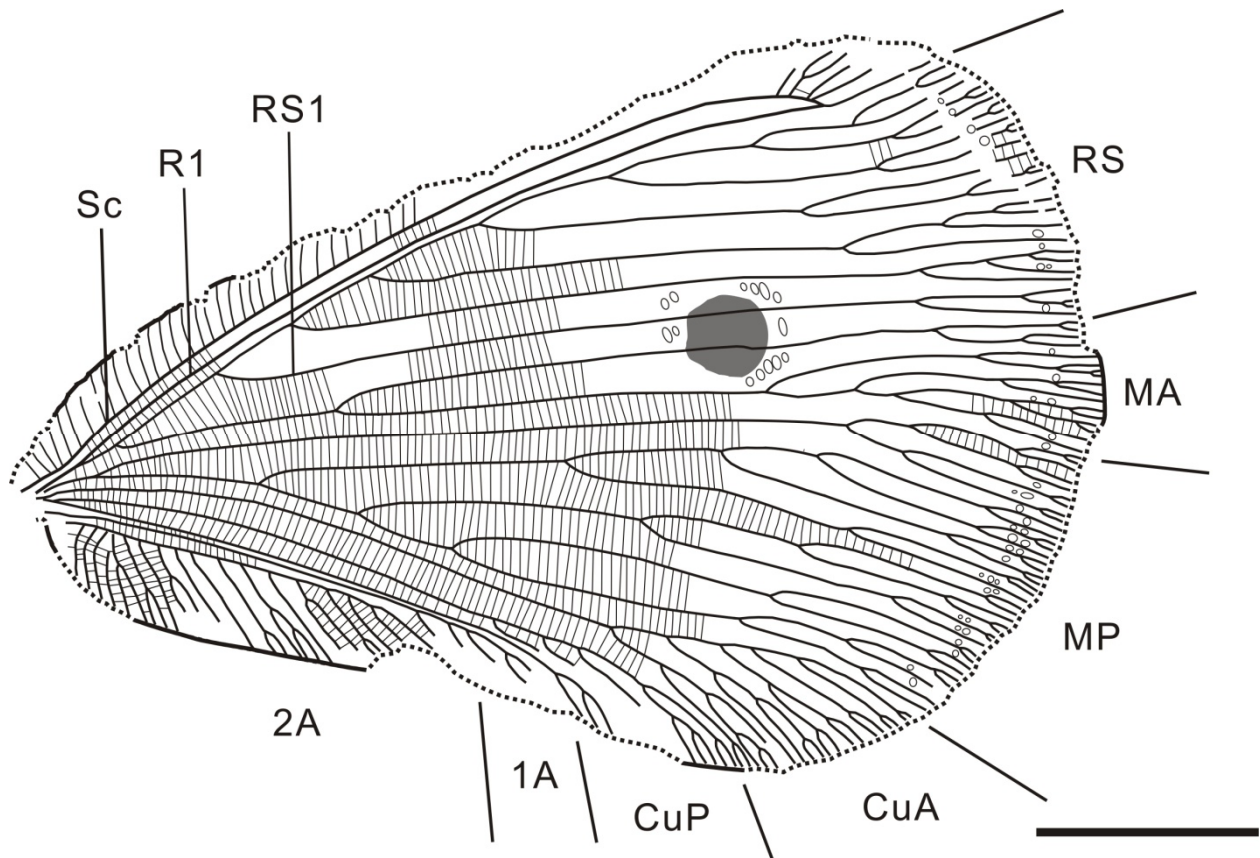


Рис. 24. *Kalligrammula karatensis* Liu, Khramov, Zhang et Jarzembowski, in press, верхняя юра, Каратау, Казахстан. Отпечаток заднего крыла, голотип ПИН, № 2784/1032. Длина масштабной линейки 10 мм.

Семейство Mantispidae Leach, 1815

Подсемейство Mesithoninae Panfilov, 1980

Mesithone Panfilov, 1980

***Mesithone monstruosa* Khramov, 2013**

Название вида от *monstruosus* лат. – монструозный.

Голотип – ПИН, № 2066/1119, отпечаток целого насекомого, Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра, карабастауская свита.

Описание (рис. 25). Переднегрудь удлинена незначительно (длина переднегруды 2,5 мм, ширина 2 мм в латеральной проекции), передняя голень длиной 3,6 мм, с одним (?) рядом длинных шипиков на внутренней стороне и параллельно идущим коротким рядом небольших шипиков у дистального конца, длинные шипики слегка варьируют по размерам и по длине превосходят шипики на голени, голень передней конечности длиной 2,7 мм, с рядом крючковатых шипиков на внутренней стороне, на

дистальном конце глени располагается пара утолщенных шипиков, лапка пятичлениковая, первый и пятый членики лапки длиннее остальных, второй, третий и четвертый членики несут по паре шипиков с внутренней стороны, первый членик несет две таких пары, пятый членик с небольшим коготком.

Переднее крыло: различимы отдельные трихозории, плечевая жилка хорошо развита, сильно ветвится, жилки в костальном поле дихотомически ветвятся в проксимальной половине крыла, поперечная жилка 1(?)sc-r присоединяется к R1 вскоре после отхождения ствола Rs, Sc и R1 сливаются, поперечная жилка 2r1-rs расположена рядом с местом их слияния, птеростигма не различима, MP ветвится дистальнее уровня отхождения MA от Rs, имеется поперечная жилка 1m-cu, CuA дихотомически ветвится, CuP глубоко разветвлена, A1 длинная, ее ответвления оканчиваются гребенками на крае крыла. Заднее крыло: Sc и R1 сливаются, имеются поперечные жилки 2r1-rs и 3r1-rs, 2r1-rs расположена недалеко от места слияния Sc и R1, 3r1-rs выражена слабо, жилки в костальном поле дихотомически ветвятся дистальнее места слияния Sc и R1, птеростигма не различима.

Р а з м е р ы в мм: длина фрагмента переднего правого крыла – 7,7, предполагаемая полная длина - 15-16, ширина – 8, длина дистальной части заднего крыла 10,5, предполагаемая полная длина - 14-15.

М а т е р и а л. Голотип.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов наличием жилки 3r1-rs.

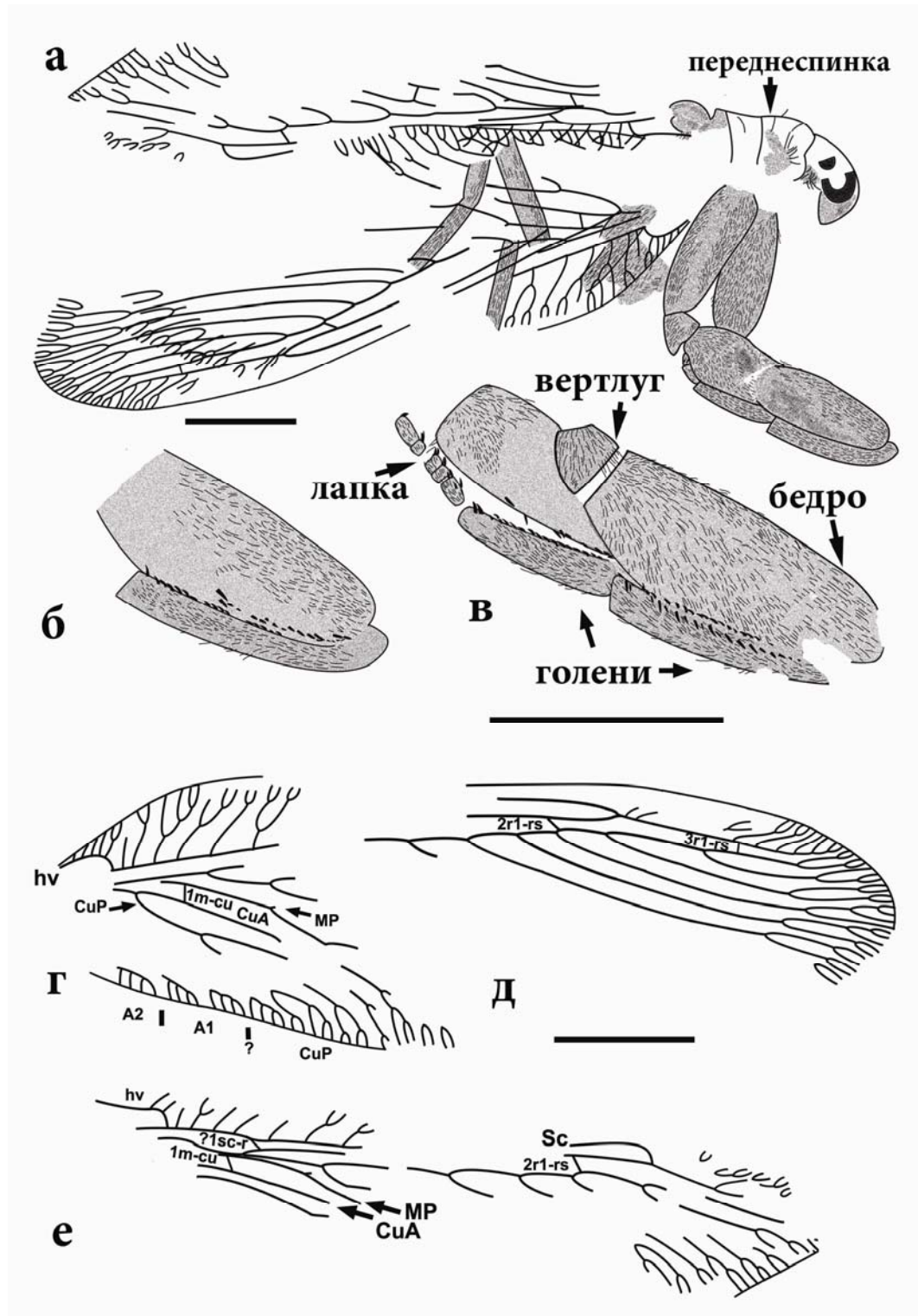


Рис. 25. *Mesithone monstruosa* Khranov Khranov, 2013, верхняя юра, Каратау, Казахстан, голотип ПИН № 2066/1119. а - внешний вид экземпляра, на основе прямого и обратного отпечатков, б - бедро и голень передней левой конечности, на основе прямого отпечатка, в - вертлуг, бедро и голень левой передней конечности, бедро, голень и лапка правой передней конечности, на основе обратного отпечатка, г - проксимальный фрагмент правого переднего крыла, д - дистальная часть заднего крыла, е - фрагмент левого переднего крыла. Длина масштабной линейки везде - 3 мм.

Mesithone carnaria Khramov, 2013

Название вида от *carnarius* *лат.* – плотоядный.

Голотип – ПИН, № 2239/1725, отпечаток целого насекомого, Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра, карабастауская свита.

Описание (рис. 26). Длина переднегруди в латеральной проекции 3,2 мм, ширина 2,3 мм, передняя половина переднегруди расширена, бедро передней конечности длиной 4 мм, несет на внутренней стороне один ряд длинных и один ряд коротких шипиков, четыре утолщенных шипика расположены у проксимального конца бедра, передняя голень длиной 3,5 мм, слегка изогнута, несет на внутренней стороне ряд крючковатых шипиков, шипики на голени короче, чем длинные шипики на бедре, лапка несет шипики. Трихозории различимы вдоль заднего края крыла, переднее крыло вытянутое, плечевая жилка хорошо развита, жилки в костальном поле дихотомически ветвятся в проксимальной половине крыла, птеростигма неразличима, МА соединены со стволом Rs косой поперечной жилкой 1r-m, MP ветвится за местом соединения 1r-m и МА, различима поперечная жилка 1m-cu, CuA и CuP соединены по меньшей мере двумя поперечными жилками; CuA гребенчато ветвится; CuP дихотомически ветвится; в Rs имеются ступенчатые ряда поперечных жилок.

Размеры в мм: длина переднего крыла 13, ширина 5.

Материал. Голотип.

Сравнение. В составе рода *Mesithone* насчитывается 8 видов: *M. maculata* Panfilov, 1980, *M. magna* Panfilov, 1980, *M. grandis* Panfilov, 1980, *M. carnaria* Khramov, 2013 и *M. monstrosa* Khramov, 2013 из Каратау и *M. maculosa* Makarkin, 1999, *M. proberotha* Makarkin, 1999,

M. angusta Makarkin, 1999 из нижнего мела Байсы (за исключением *M. carnaria* и *M. monstrosa*, все они известны только по изолированным крыльям). Интересно, что *M. carnaria* по жилкованию больше напоминает мезитонид из Байсы, чем из Каратау. В частности, вытянутое переднее крыло, гребенчатая CuA и косо идущая 1r-m, которая связывает МА со стволом Rs, сближают *M. carnaria* с *M. proberotha* и *M. angusta*. *M. carnaria* отличается от них MP, которая ветвится дистальнее соединения 1r-m и МА.

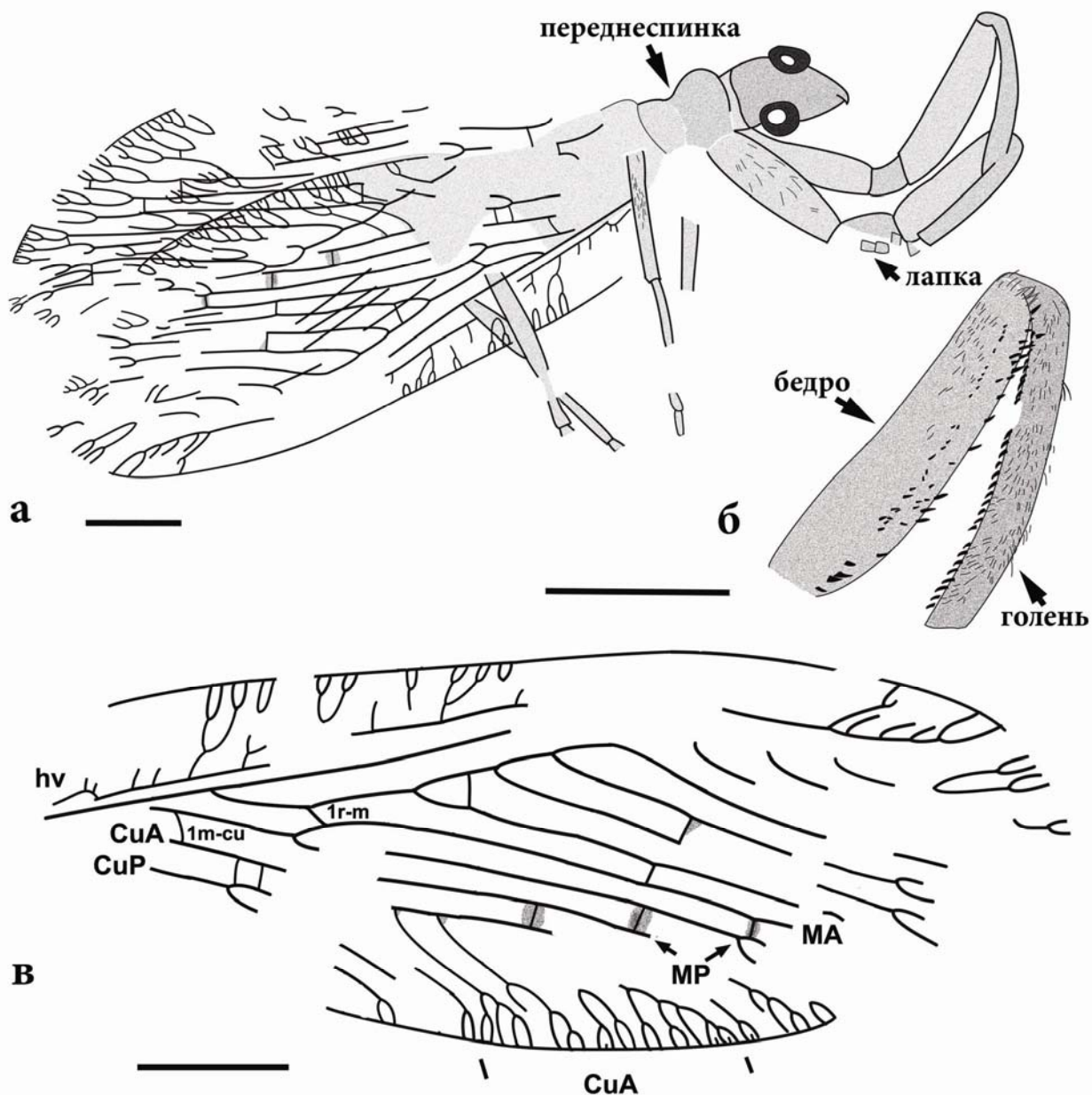


Рис. 26. *Mesithone carnaria* Khranov 2013, верхняя юра, Каратау, Казахстан, голотип ПИН № 2239/1725. а - внешний вид экземпляра, б - бедро и голень левой передней конечности, в - переднее крыло. Длина масштабной линейки везде 3 мм.

Семейство Berothidae Handlirsch, 1906

Род *Berothone* Khranov, in press

Название рода от родов *Berotha* и *Mesithone*. Род женский.

Типовой вид - *Mesithone protea* Panfilov, 1980.

Диагноз. Передние конечности хватательные (с удлинёнными коксами). Переднее крыло: длина 5,4-6,5 мм, ширина 2,2- 2,7 мм, возвратная жилка хорошо развита,

практически все жилки в костальном поле однократно разветвлены, но не ветвятся многократно, имеется рисунок, приуроченный к поперечным жилкам и концевым развилкам продольных жилок. Ветвей Rs 4-5. МР у основания сближена с R, однако непосредственно не впадает в нее. МР и CuP ветвятся на одном уровне. МР₂, CuA и CuP однократно ветвятся и впадают в край крыла гребенкой коротких жилок, A1 и A2 оканчиваются развилками в виде гребенок. Заднее крыло: длина 5 мм, ширина 2,7 мм МР ветвится однократно, без выраженного рисунка.

В и д о в о й с о с т а в. *V. protea* (Panfilov, 1980), comb. nov. и *V. gracilis* (Panfilov, 1980), comb. nov.

С р а в н е н и е. По жилкованию *Berothone* ближе всего к нижнемеловому роду *Pseudosisyga* из местонахождения Байса, отличается от него большим числом ветвей Rs (4-5 у *Berothone* и 2 у *Pseudosisyga*) и большим числом поперечных жилок. Ветвящимися жилками в костальном поле, развитой возвратной жилкой и строением анальных жилок *Berothone* также напоминает *Oloberotha* (*Berothidae*) и *Mesithone* (*Mantispidae*). Отличается от них меньшими размерами (длина переднего крыла *Oloberotha* 15 мм, *Mesithone* - до 15-16) и строением МР₂, CuA и CuP, которые всегда ветвятся однократно и никогда не ветвятся несколько раз, не считая концевых жилок, прилегающих в виде гребенки к краю крыла.

З а м е ч а н и я. Экземпляры ПИН № 2904/761 и 2784/1061, которых можно отнести к *M. protea*, дают представление о внутривидовой изменчивости передних крыльев, если сравнить их с голотипом этого вида ПИН № 2066/1152 (см. рис. 27, а, б, в). У особей одного вида поперечные жилки практически идентичны по расположению и количеству, хотя 1-2 жилки могут исчезать или прибавляться. Значительно варьирует ширина костального поля (оно почти в 1,5 раза уже у ПИН № 2904/761, чем у 2066/1152). Форма и размеры крыла также варьируют: передние крылья ПИН № 2784/1061 уже и короче (на 0,5 и 0,4 мм соответственно), чем у ПИН № 2904/761. Кроме того, CuA может приобретать дополнительный развилочек за счет МР₂ (ПИН № 2784/1061, рис. 27 б). *V. gracilis* (голотип ПИН № 2554/807, рис. 27 г) очень похож на *V. protea*, за исключением несколько больших размеров и более короткого ствола Rs, из-за чего МР кажется ветвящейся дистальнее (хотя относительно других жилок ее положение такое же, как у *V. protea*). Возможно, *V. protea* и *V. gracilis* являются синонимами.

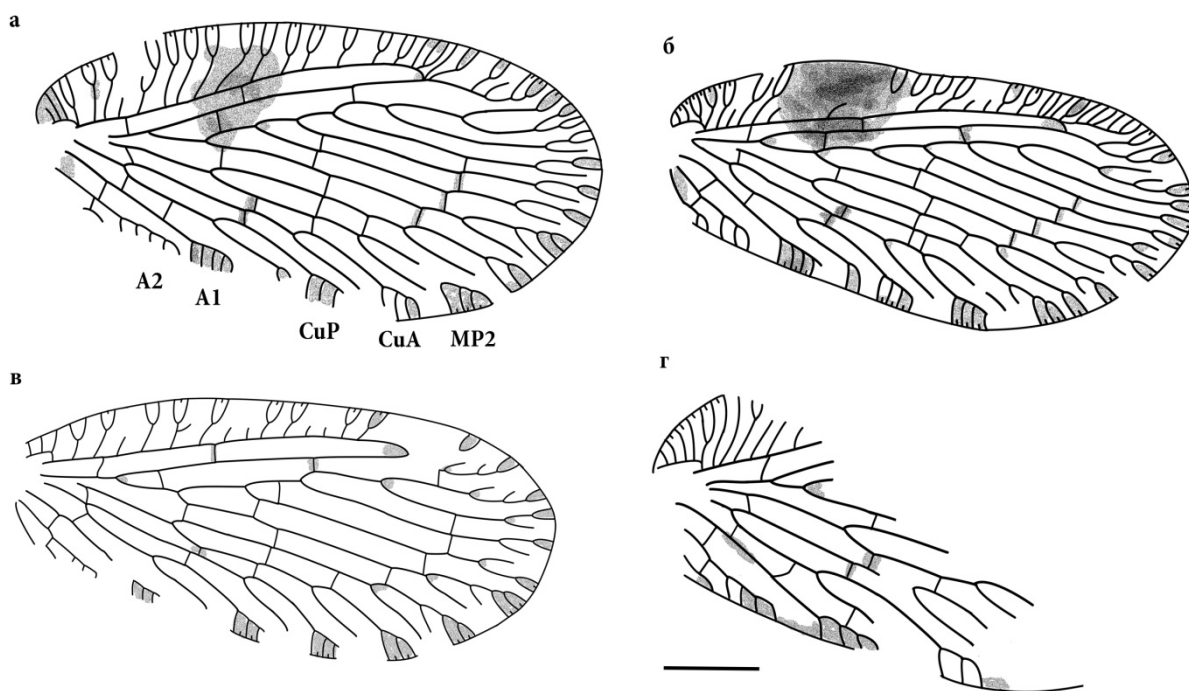


Рис. 27. Передние крылья *Berothone* in press, верхняя юра, Каратау, Казахстан. *а* - *B. protea*, ПИН № 2904/761, *б* - *B. protea*, ПИН № 2784/1061, *в* - голотип *B. protea*, ПИН № 2066/1152, *г* - голотип *B. gracilis*, ПИН № 2554/807. Длина масштабной линейки 1 мм.

Род *Krokhathone* Khramov, in press.

Н а з в а н и е р о д а от кроха *рус.* и рода *Ithone*. Род женский.

Т и п о в о й в и д - *Krokhathone parvus*, in press.

Д и а г н о з. Небольшие крылья с практически не ветвящимися жилками в костальном поле, возвратная жилка выражена слабо, костальное поле переднего крыла вначале сужено, затем расширяется на протяжении первой трети своей длины, после чего вновь сужается, вторая ветвь MP примыкает к CuA и соединена с ней короткой поперечной жилкой m-cu, так что MP кажется одноветвистой, а CuA двуветвистой, короткие участки MP1 и MP2, примыкающие к месту их соединения, идут прямо, наподобие поперечных жилок, на уровне соединения двух ветвей MP в MP1 впадает поперечная жилка r-m. CuP двураздельна.

В и д о в о й с о с т а в. *K. parvus*, in press и *K. tristis*, in press

С р а в н е н и е. Жилкованием переднего крыла *Krokhathone* напоминает некоторых ископаемых и современных беротид небольшого размера, например рецентный род *Manselliberotha* Aspöck & Aspöck, 1988 (Намибия, длина переднего крыла 3,6-6 мм) и

меловой род *Harloberotha* Engel & Grimaldi, 2008 (альб, бирманский янтарь, длина переднего крыла 2,1 мм). Скорее всего, сходство вызвано упрощением жилкования, связанным с уменьшением размеров крыла, и не говорит о родстве этих родов. Сближением MP2 и CuA в переднем крыле *Krokhathone* отличается от большинства беротид со схожим жилкованием, за исключением *Rhachibermissa splendida* Grimaldi, 2002 (турон, янтарь Нью-Джерси, длина переднего крыла 2,8-2,9 мм), у которой они также сближены. В отличие от *Krokhathone*, передние крылья у *Rhachibermissa* более вытянутые. Переднее крыло *R.splendida* Grimaldi, 2002 очень похоже на *K. parvus*, отличаясь лишь формой и расположением некоторых поперечных жилок. У другого вида, *R. plena* Engel et Grimaldi, 2008 (также найден в янтаре Нью-Джерси, длина переднего крыла 3,2 мм), отсутствует жилка r-m, MP2 и CuP не сближены. В остальном его жилкование также имеет сильное сходство с *K. parvus*. Изучение дополнительного материала (задних крыльев и морфологии тела *Krokhathone*) прояснит, можно ли говорить здесь о прямом родстве или же о параллелизме.

***Krokhathone parvus* Khramov, in press**

Н а з в а н и е в и д а от *parvus* *лат.* - маленький.

Г о л о т и п – ПИН № 2066/1158, отпечаток переднего крыла; Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра, карабастауская свита.

О п и с а н и е (рис. 28, *a*). Переднее крыло: отрезок MP2, расположенный проксимальнее поперечной жилки m-cu, прямой, стыкуется с m-cu под тупым углом, между MA, MP и MP2 расположены две поперечные жилки, имеется 3 ветви Rs, CuP однократно ветвится примерно в середине, концевые развилки A1 образуют гребенку, A2 с двумя концевыми развилками.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла – 3,8, ширина – 1,6.

М а т е р и а л. Голотип.

С р а в н е н и е. Отличается от *K.tristis* более дистально ветвящейся CuP, менее обильными разветвлениями MP1, MP2 и CuA, а также более острым углом, под которым стыкуется проксимальный участок MP2 с m-cu.

***Krokhathone tristis* Khramov, in press**

Н а з в а н и е в и д а от *tristis* *лат.* - печальный.

Г о л о т и п – ПИН, № 2239/1667, отпечаток переднего крыла; Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра, карабастауская свита.

О п и с а н и е (рис. 28, б). Переднее крыло: отрезок MP2, расположенный проксимальнее поперечной жилки m-cu2, прямой, стыкуется с m-cu2 под углом 180 градусов, MP1, MP2 и CuA на конце сильно ветвятся, имеется 4 ветви Rs, CuP однократно ветвится вскоре после расхождения с CuA.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла – 4,2, ширина – 1,7.

М а т е р и а л. Голотип.

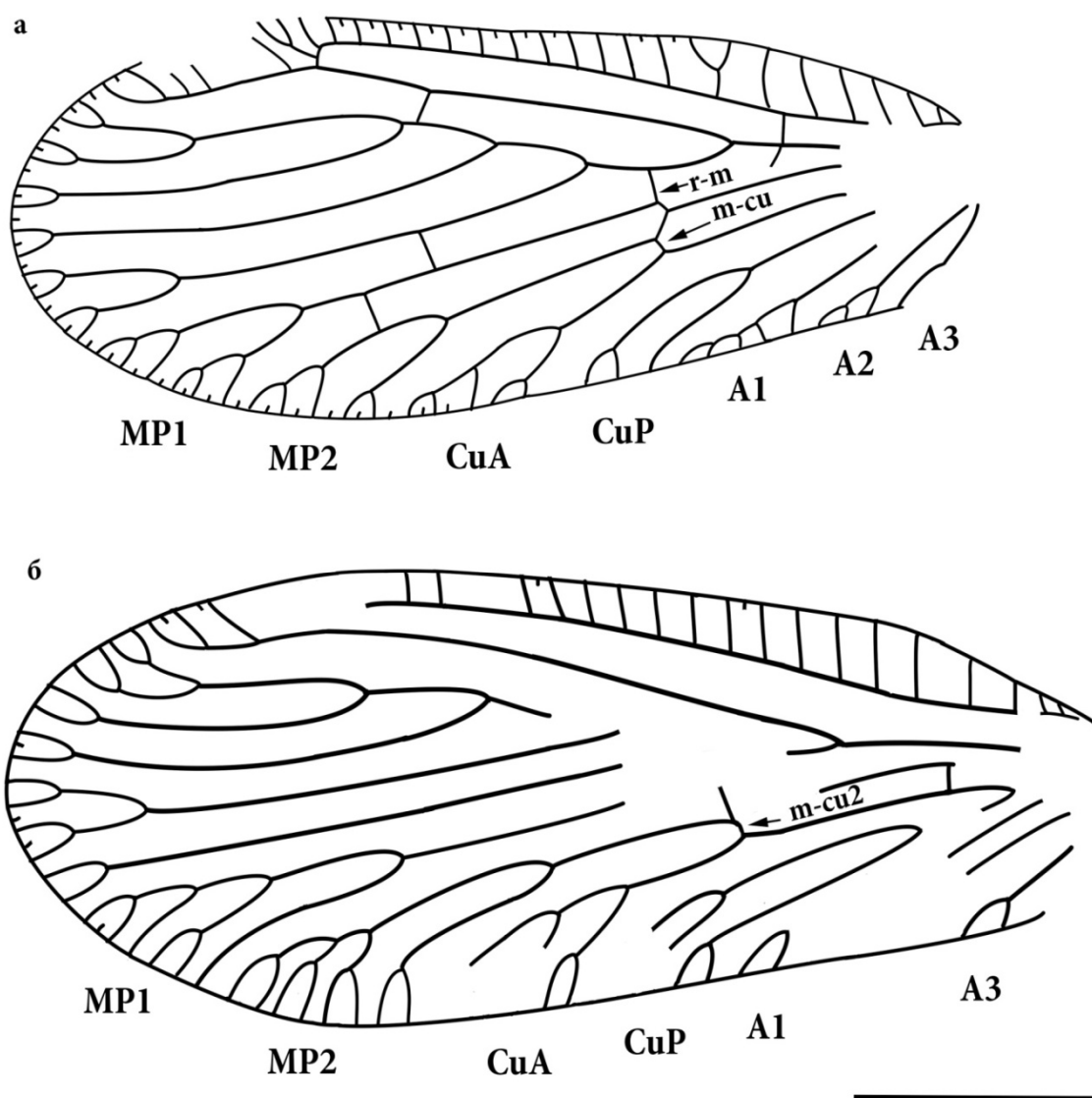


Рис. 28. Передние крылья Krokhatone Khramov, in press, верхняя юра, Каратау, Казахстан. а - *K. parvus* sp. nov, голотип ПИН № 2066/1158, б - *K. tristis*, голотип ПИН № 2239/1667. Длина масштабной линейки 1 мм.

Род *Sinosmylites* Hong, 1983

Sinosmylites karatavicus Khramov, in press.

Название вида от местонахождения Каратау.

Голотип – ПИН, № 2997/4950, отпечаток переднего крыла; Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра, карабастауская свита.

Описание (рис. 29). Переднее крыло: МА дважды разветвляется близко к основанию; единственный ступенчатый ряд поперечных жилок расположен в дистальной половине крыла; имеется 5 ветвей CuA, последняя ветвь в 1,5 длиннее первой, так что ветвящийся участок CuA наклонен кпереди и не параллелен заднему краю крыла; CuP однократно разветвлена почти у основания, на уровне соединения R1 и ствола Rs; A1 дважды разветвлена на конце.

Размеры в мм: длина крыла – 5,5, ширина – 2,5.

Материал. Помимо голотипа, имеется паратип (ПИН, № 2997/4950, табл. II, фиг. 3) из этого же местонахождения.

Сравнение. От остальных видов рода отличается ветвящейся МА.

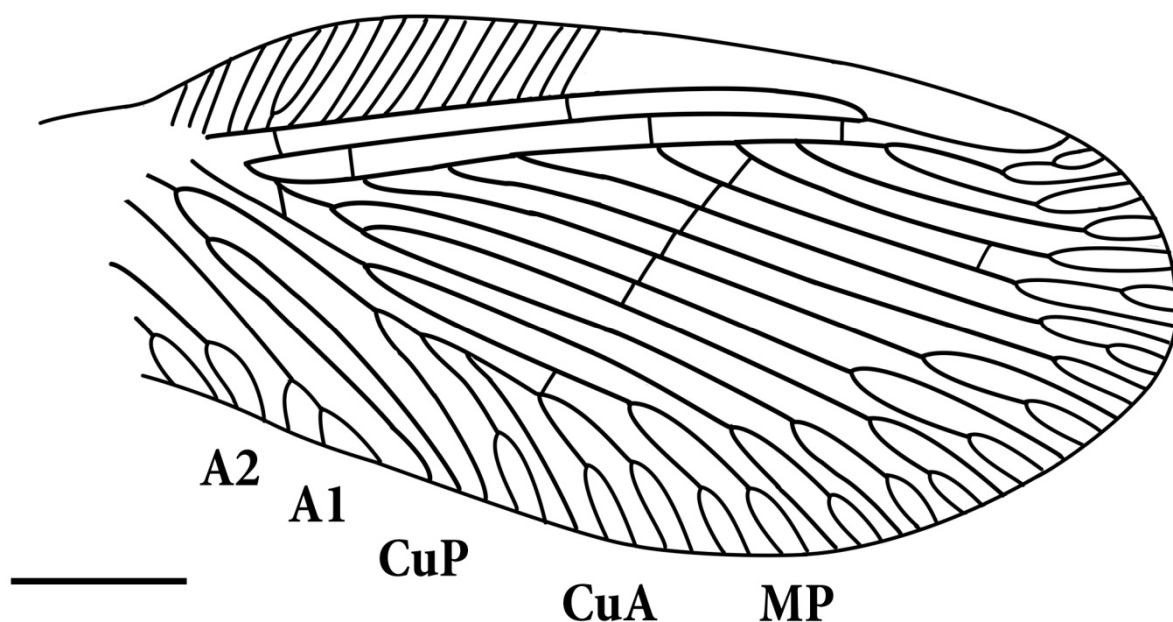


Рис. 29. *Sinosmylites karatavicus* in press, верхняя юра, Каратау, Казахстан. Переднее крыло, голотип ПИН № 2997/4950. Длина масштабной линейки 1 мм.

Sinosmylites auliensis Khramov, in press

Название вида от урочища Аулие, основной точки сборов юрских насекомых Каратау.

Голотип – ПИН, № 2066/1155, отпечаток целого насекомого; Казахстан, Южно-Казахстанская область, местонахождение Каратау, верхняя юра, карабастауская свита.

Описание (рис. 30). Первая ветвь Rs впадает в Rs почти в той же точке, что и MA; единственный ступенчатый ряд поперечных жилок расположен в проксимальной половине крыла, 7 ветвей CuA, CuP однократно ветвится примерно в середине, чуть проксимальнее точки отхождения MA от Rs, A1 однократно разветвлена на конце.

Размеры в мм: длина крыла – 6,2, ширина – 2,5.

Материал. Голотип.

Сравнение. По жилкованию переднего крыла *S. auliensis* очень похож на *S. fumosus* Makarkin et al., 2011 из Дахугоу. У этих видов совпадает строение CuA, CuP, A1, A2, почти идентично расположены поперечные жилки (у *S. fumosus* их больше между R1 и Rs, однако меньшее их количество у *S. auliensis*, возможно, объясняется недостаточной сохранностью экземпляра). Единственное, что позволяет отличить *S. auliensis* от *S. fumosus* – MA и Rs1, сближенные у основания, и меньшее количество ветвей Rs (6 у *S. auliensis*, 8 у *S. fumosus*). Если с поступлением нового материала будет доказано, что эти различия являются индивидуальными aberrациями, то *S. auliensis* следует считать синонимом *S. fumosus*.

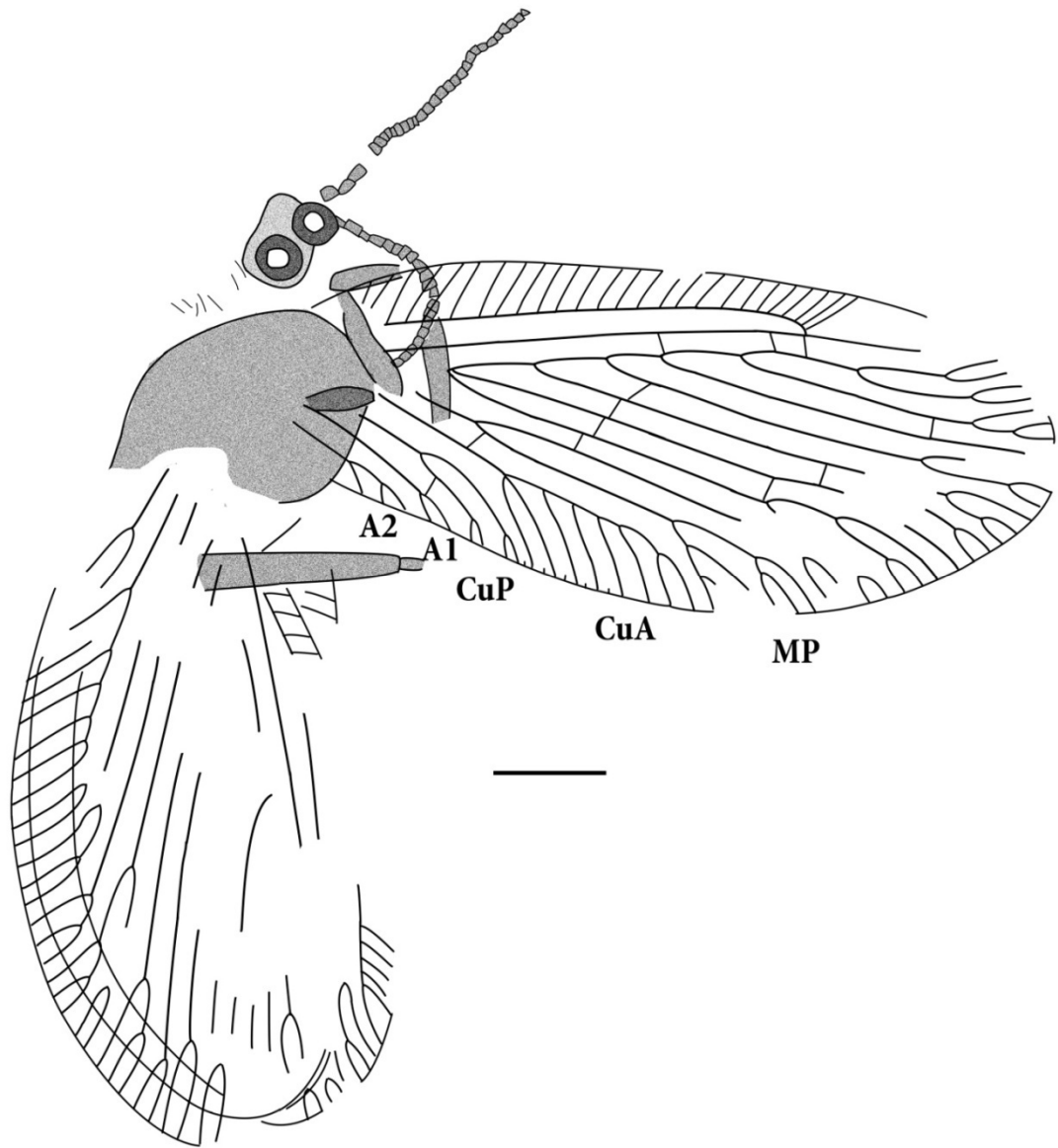


Рис. 30. *Sinosmylites auliensis* in press., верхняя юра, Каратау, Казахстан. Отпечаток целого насекомого, голотип ПИН, № 2066/1155. Длина масштабной линейки 1 мм.

***Sinosmylites hotgorus* Khramov, in press.**

На з в а н и е в и д а от местонахождения Хоутийн-Хотгор.

Г о л о т и п – ПИН, № 3688/1084, отпечаток переднего и заднего крыльев; Монголия, Средне-Гобийский аймак, Хоутийн-Хотгорская впадина, местонахождение Хоутийн-Хотгор; верхняя юра, уланэрэгская свита.

О п и с а н и е (рис. 31, а, б). Переднее крыло: единственный ступенчатый ряд поперечных жилок расположен в проксимальной половине крыла; MP2 вскоре после расхождения с MP1 ответвляет короткую продольную жилку, которая обрывается, не

доходя до края крыла; CuP однократно разветвлена чуть проксимальнее середины своей длины, на уровне отхождения MA от Rs; 6 ветвей CuA; A1 на конце разветвлена однократно, A2 - трижды. Заднее крыло: единственный ступенчатый ряд поперечных жилок расположен в дистальной половине крыла, ближе к его заднему краю; как и в переднем крыле, MP2 ответвляет короткую продольную жилку, вскоре обрывающуюся, имеется 7 ветвей CuA.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла – 7,3, ширина – 3,2, длина заднего крыла 5,2, ширина - 2,9.

М а т е р и а л. Голотип.

С р а в н е н и е. Ближе всего к *S. fumosus*, отличается от него более частым расположением субкостальных жилок, а также наличием слепо заканчивающегося ответвления MP. Если это ответвление не является артефактом, связанным с деформацией крыла в захоронении, то оно может расцениваться как рудимент, свидетельствующий о том, что MP в предковом состоянии многократно ветвилась. Это же можно сказать и про MP в заднем крыле: у большинства современных беротид она однократно ветвится, однако, например, у рода *Nosybus* MP ветвится двукратно. Возможно, слепо заканчивающееся ответвление MP2 в заднем крыле *S. hotgorus* является иллюстрацией переходного состояния между двукратно и однократно ветвящейся MP.

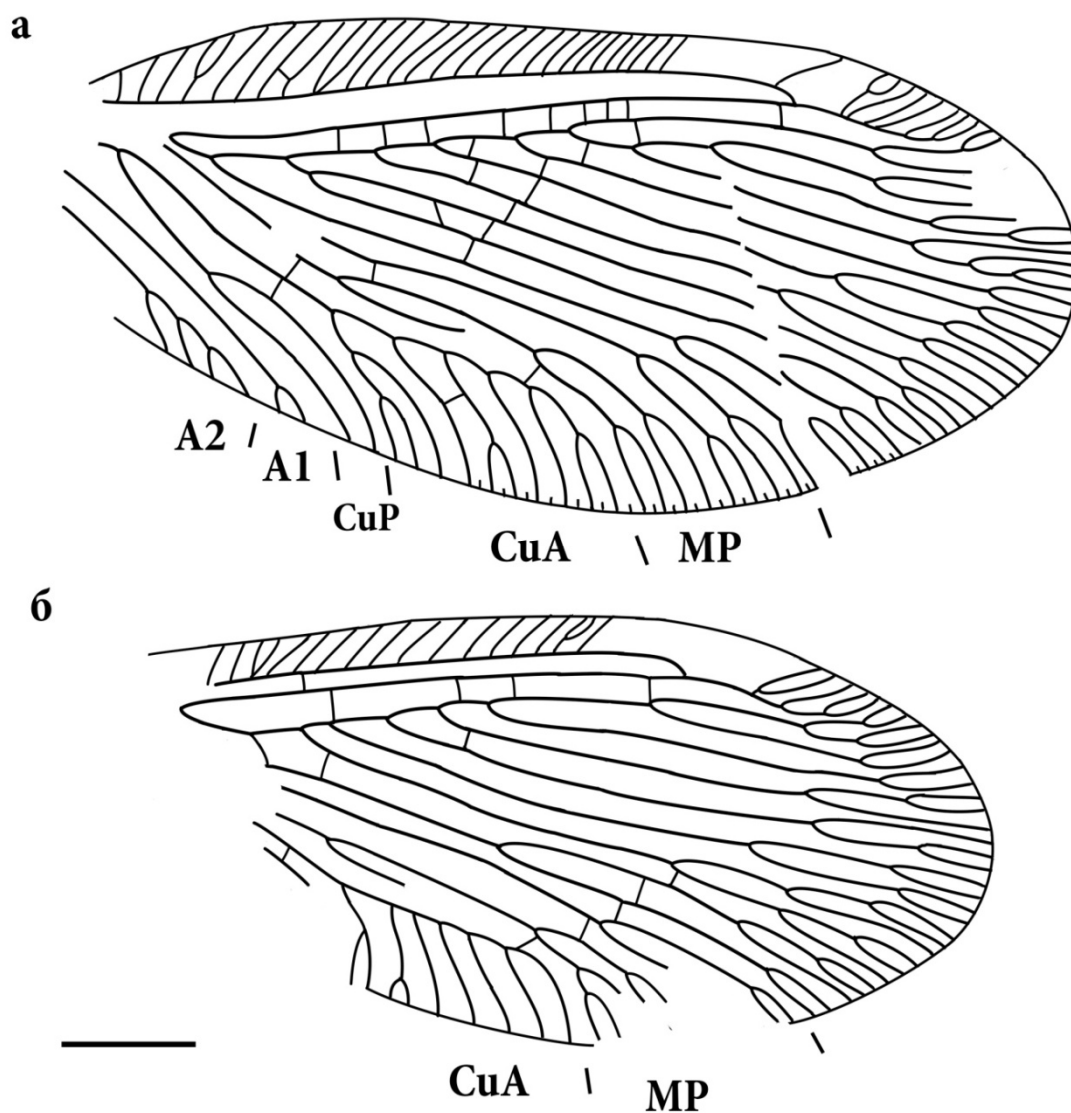


Рис 31. *Sinosmylites hotgorus* sp. nov, верхняя юра, Хоутийн-Хотгор, Монголия, голотип ПИН, № 3688/1084. а - переднее крыло, б - заднее крыло. Длина масштабной линейки 1 мм.

Семейство Prohemerobiidae Handlirsch, 1906

Род Prohemerobius Handlirsch, 1906

***Prohemerobius minor* Khramov, 2011**

Название вида *minor* лат. – малый.

Голотип – ПИН № 4270/1509, переднее крыло; Монголия, местонахождение Шар-Тэг, верхняя юра, обнажение 443/1.

Описание (рис. 32). Небольшое крыло с округлым передним краем. На верхнем и нижнем крае крыла хорошо выражены трихозории. Жилки в костальном поле простые,

ближе к месту впадения Sc в край крыла расположены более плотно. R1 впадает в край крыла самостоятельно, при этом чуть изгибаясь вниз и ответвляя 5-6 простых жилок. Rs имеет 4 ветви, которые на конце дихотомически ветвятся. MA раздвоена у основания, ближе к краю крыла дихотомически ветвится. MP раздвоена, впадает в край крыла жилками, вильчато раздвоенными на конце. CuA гребенчато ветвится и впадает в край крыла не менее чем 5 жилками, часть из которых также вильчатые на конце. CuP, по-видимому, развита слабо, и если ветвится, то не гребенчато, а дихотомически. Анальные жилки простые, с небольшим дихотомическим разветвлением на конце.

Р а з м е р ы в м м. Длина – 5.7, ширина – 2.7.

С р а в н е н и е. *P. minor* отличается наименьшим в роду числом ветвей Rs – их у него всего 4 (у *P. persimilis*, *P. sexfasciatus* и *P. aldertonensis* их 5, у остальных – от 6 до 10). У *P. minor* R1 ветвится слабо, в то время как у большинства других представителей рода R1 хорошо разветвлена, отделяет от себя ряд вильчато разветвленных жилок и занимает большую площадь, загибаясь вниз (в этом отношении *P. minor* сходен с *P. dilaroides*, у которого R1 ответвляет всего 4 жилки). Характерная черта *P. minor* – MA, ветвящаяся у самого основания. Это свойственно лишь *P. sexfasciatus* и *P. prodromus*.

P. minor отличается также гребенчато ветвящейся CuA, в то время как у остальных видов (за исключением *P. liasinus*, *P. mediolatus* и *Sinosmylites pectinatus*) она глубоко дихотомически разветвлена.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, имеется сохранившейся рядом небольшой фрагмент заднего крыла (рис. 27б), скорее всего, от той же особи. Кроме того, в этом же местонахождении обнаружена проксимальная половина переднего крыла (рис. 27в, ПИН № 4270/1512, обнажение 443/1) таких же размеров (длина фрагмента 4 мм, ширина 2.8 мм) и со сходным жилкованием, которую следует отнести к *P. minor*. На этом образце заметна дистальная нигма (расположена между ветвями MA) и, кроме того, возможно наличие отдельных поперечных жилок (в радиальном поле и между жилками Rs), однако с достоверностью утверждать это не позволяет сохранность крыла.

З а м е ч а н и я. Небольшие размеры крыла, округлый край крыла без выраженной вершины, Sc, по-видимому, не сливающаяся с R1, простые жилки в костальном поле, разветвленная MP и относительно обедненное жилкование, лишенное поперечных жилок, свидетельствуют о принадлежности данного сетчатокрылого (рис. 27) к семейству Prohemerobiidae и роду Prohemerobius. Мартынова (Мартынова, 1949) предлагала относить к Prohemerobiidae только род Prohemerobius, Пономаренко (Ponomarenko, 1995) включает в

него еще *Liassopsychops* Bode, 1953 и *Stenoleuta* Bode, 1953. Однако их крылья, описанные по небольшим фрагментам, заметно крупнее и, по-видимому, имеют существенно больше жилок Rs, чем данное крыло.

Согласно Пономаренко (Ponomarenko, 1995), к роду *Prohemerobius* относятся *P. dilaroides* Handlirsch, 1906, *P. geinitzianum* Handlirsch, 1906, *P. prodromus* Handlirsch, 1906, *P. persimilis* Handlirsch, 1939, *P. latus* Handlirsch, 1906, *P. parvulus* Handlirsch, 1906, *P. liasinus* Handlirsch, 1906, *P. ovatus* Handlirsch, 1906, *P. chryseus* (Geinitz, 1880) из верхнего лейаса Доббертина (Германия); *P. septemvirgatus* Bode, 1953, *P. mediolatus* Bode, 1953, *P. sexfasciatus* Bode, 1953, *P. quatuorpicatus* Bode, 1953 из верхнего лейаса Нижней Саксонии (Германия) и *P. aldertonensis* Whalley, 1988 из нижнего лейаса Англии. Также, по его мнению, к этому роду необходимо отнести *Archeosmylus complexus* Whalley, 1988 и *Archeosmylus alysius* Whalley, 1988, схожих по жилкованию с прохемеробидами, и описанных, как и *P. aldertonensis*, из нижнего лейаса Англии. Единственное, что, согласно описанию Whalley, отличает *Archeosmylus* Whalley, 1988 от прохемеробиид – это слияние Sc и R1. Однако это кажущееся слияние может быть вызвано небольшим замятием апикальной части крыла, приводящим к тому, что в действительности свободные Sc и R1 выглядят слившимися. Требуется внимательное изучение, чтобы отличить постмортально сближенные жилки от действительно сливающихся. У экземпляра, найденного в Шар-Тэге, строение дистального участка Sc и R1 также неясно, что не позволяет с полной уверенностью решить, слиты ли Sc и R1 или просто сильно сближены.

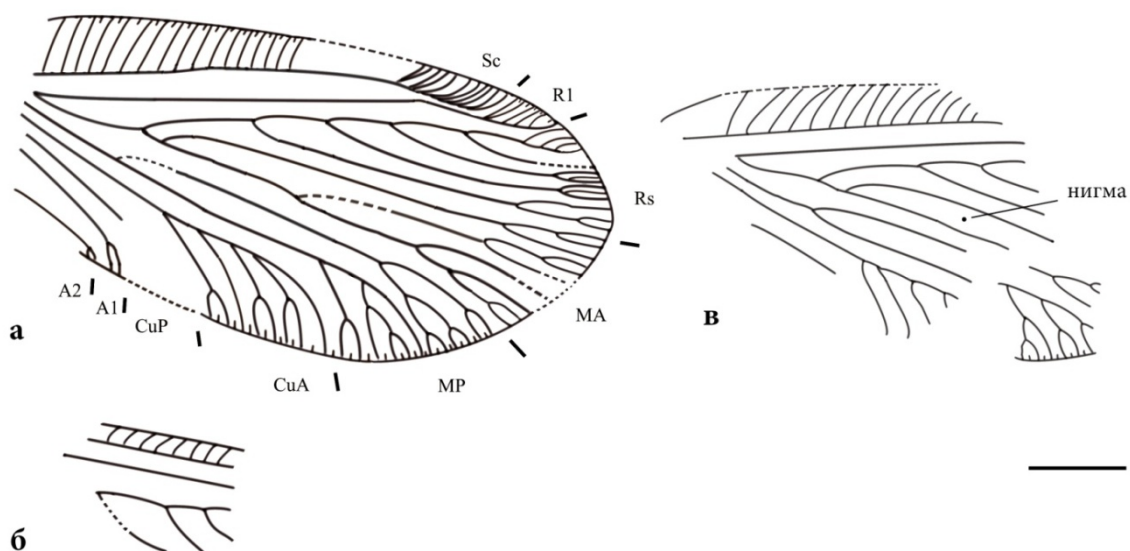


Рис. 32. *Prohemerobius minor* Khramov, 2011, верхняя юра, Шар-Тэг, Монголия, а,б - голотип ПИН, № 4270/1509, а - переднее крыло, б - фрагмент заднего крыла, в - паратип ПИН, № 4270/1512. Длина масштабной линейки 1 мм.

Osmylopsychopidae Martynova, 1949

Род Osmylopsychostoechus Khramov et Makarkin, in press

Н а з в а н и е р о д а от рода *Osmylopsychops* и семейства *Polystoechotidae*. Род мужской.

Т и п о в о й в и д - *Osmylopsychostoechus sogulensis* Khramov et Makarkin, in press

Д и а г н о з. Сетчатокрылые средней величины (длина крыльев 18-23 мм). Переднее крыло: хорошо развита возвратная жилка, костальное поле широкое с многократно разветвленными субкостальными жилками, поперечные жилки в костальном поле отсутствуют, различимы отдельные трихозории по заднему краю крыла. Имеется нигма, расположенная между MA и Rs1. Внешний ступенчатый ряд поперечных жилок тянется вдоль заднего края крыла, чуть выше концевых развилок ветвей Rs. Внутренний ступенчатый ряд поперечных жилок более короткий, расположен примерно посередине длины крыла, в проксимальной части крыла есть немногочисленные хаотично разбросанные поперечные жилки. Ветвей Rs более 20, изредка они однократно дихотомируют близко к основанию, но в большинстве случаев ветвятся лишь у края крыла. MA может однократно дихотомировать, но не разветвлена сильно. MP двуветвистая. CuA гребенчатая, CuP дихотомирует, имеет 2-3 ответвления. A1, A2 и A3 хорошо развиты, дихотомируют. Заднее крыло: в проксимальной половине крыла сосредоточено большое количество хаотично расположенных поперечных жилок, ступенчатые ряды поперечных жилок выражены не всегда, MP двуветвистая, разделяется на две ветви на уровне первых ответвлений CuP, CuA и A2 гребенчатые, CuP и A1 ветвятся дихотомически.

В и д о в о й с о с т а в. *O. sogulensis* Khramov et Makarkin, in press и *O. kirgizicus* Khramov et Makarkin, in press

С р а в н е н и е. Ближе всего к *Osmylopsychops* Tillyard, 1923 из верхнего триаса Австралии, отличается от него отсутствием разветвленной MP и наличием ступенчатых рядов поперечных жилок.

Osmylopsychostoechus sogulensis Khramov et Makarkin, in press

Н а з в а н и е в и д а от местонахождения Сай-Сагул.

Г о л о т и п – ПИН № 2032/510, отпечаток целого переднего крыла; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

О п и с а н и е (рис. 33). Прямой участок заднего края крыльев от их основания до ответвлений CuA длинный, восходящий участок заднего края крыла, куда впадают ветви Rs, короткий. Переднее крыло: MP распадается на две ветви в районе 3-4 ветви Rs, дистальнее точки ветвления CuP. CuA с 5-6 ответвлениями, A1 разветвлена сильнее, чем CuP. Заднее крыло: CuA с 9 ответвлениями, CuP и A1 дихотомируют многократно, их ответвления занимают примерно одинаковую площадь крыла, внешний ступенчатый ряд поперечных жилок не выражен.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла – 23, ширина – 11.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, в местонахождении найдено еще несколько представителей данного вида хорошей сохранности, в частности, переднее крыло ПИН № 1526/116 (рис. 33б), длина 23 мм, ширина 11 мм, и заднее крыло ПИН № 1526/118 (рис. 33в), длина 18 мм, ширина 9 мм.

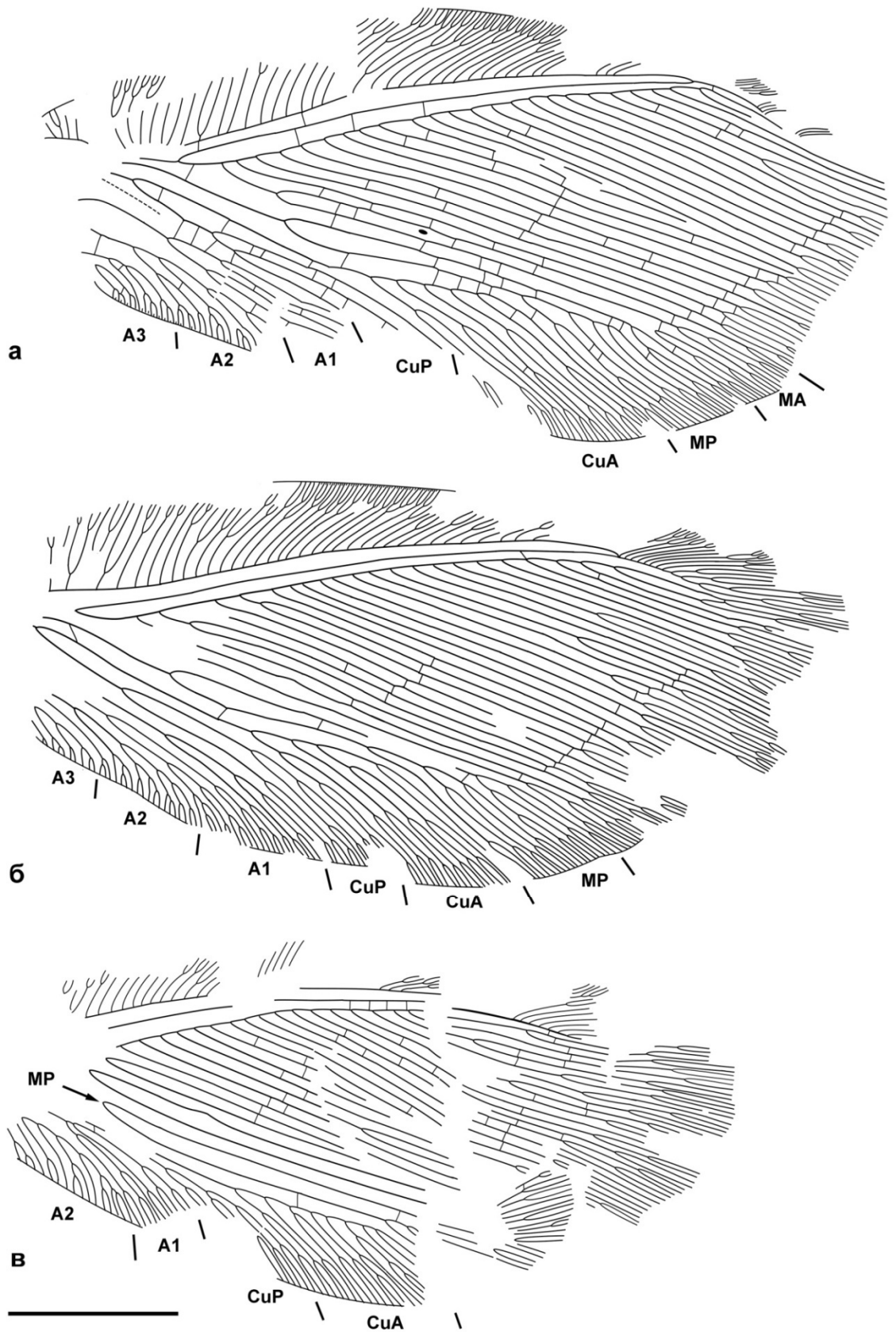


Рис. 33. *Osmylpsychostoechus sogulensis* Khranov et Makarkin, in press a - ПИН № 2032/510, переднее крыло, б - ПИН № 1526/116, переднее крыло, в - ПИН № 1526/118, заднее крыло. Киргизия, Сай-Сагул, нижняя-средняя юра Длина масштабной линейки 5 мм.

***Osmylopsychoechus kirgizicus* Khramov et Makarkin, in press**

Название вида от названия страны, где расположено местонахождение.

Голотип – ПИН № 1724/323, отпечаток заднего крыла; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

Описание (рис. 34). Прямой участок заднего края крыльев от их основания до ответвлений CuA короткий, восходящий участок заднего края крыла, куда впадают ветви Rs, длинный. CuA с 9 ответвлениями, имеется длинный внешний ступенчатый ряд поперечных жилок и более короткий ступенчатый ряд, расположенный близко к стволу Rs в дистальной части крыла. CuP и A1 сильно разветвлены.

Размеры в мм: длина заднего крыла – 19, ширина – 9.

Сравнение. Отличается от *O. sogulensis* формой заднего края крыльев и наличием внешнего ступенчатого ряда поперечных жилок в заднем крыле.

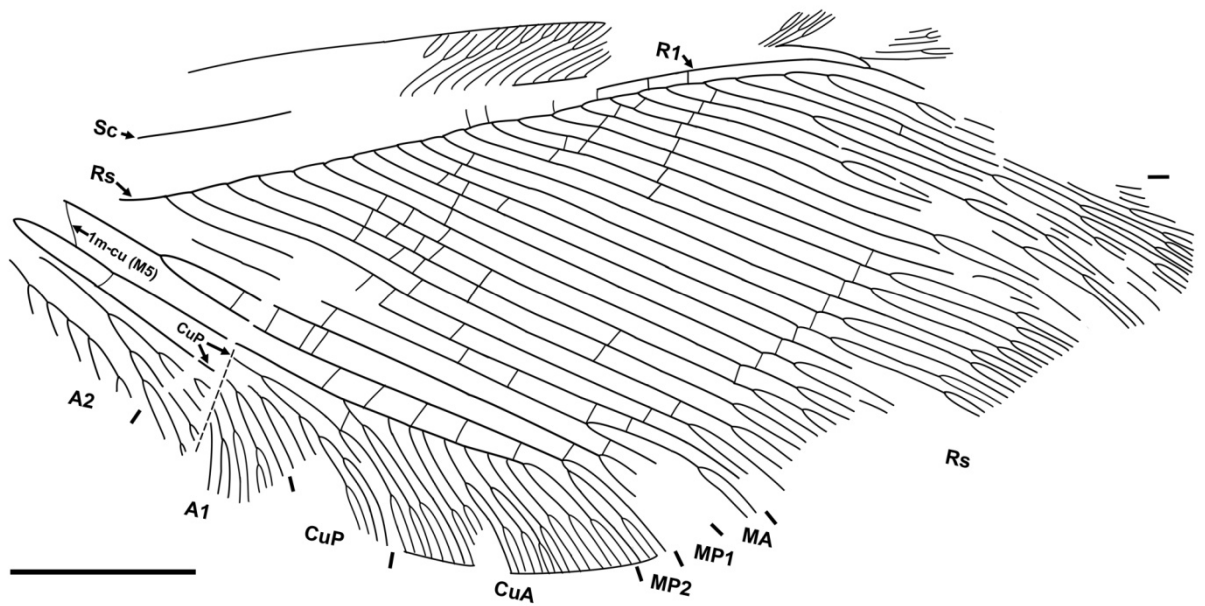


Рис. 34. *Osmylopsychoechus kirgizicus* Khramov et Makarkin, in press, Киргизия, Сай-Сагул, нижняя-средняя юра. ПИН № 1724/323. Длина масштабной линейки 3 мм.

Род *Osmylopsychoides* Khramov et Makarkin, in press

Название рода от рода *Osmylopsychois* и *-oides* лат. - схожий.

Т и п о в о й в и д - *Osmylopsychoides anteromedialis* Khramov et Makarkin, in press

Д и а г н о з. В переднем крыле МА многократно ветвится, костальное поле широкое, без поперечных жилок, значительная часть ветвей Rs дихотомирует близко к основанию, ступенчатых рядов поперечных жилок нет, CuA гребенчатая.

В и д о в о й с о с т а в. *O. anteromedialis* Khramov et Makarkin, in press

С р а в н е н и е. По жилкованию очень близок к *Osmylopsychops* Tillyard, 1923 из верхнего триаса Австралии, отличается от него менее продолговатой формой крыла, отсутствием поперечных жилок в костальном поле и менее разветвленной МА (у *Osmylopsychoides* она имеет 4 ответвления, у *Osmylopsychops* - до 7, см. Lambkin, 2014).

***Osmylopsychoides anteromedialis* Khramov et Makarkin, in press**

Н а з в а н и е в и д а от anterior *лат.* - передний и medius *лат.* - средний.

Г о л о т и п – ПИН № 2389/512, отпечаток переднего крыла; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

О п и с а н и е (рис. 35). CuA с 6 ветвями, CuP с 2 основными ветвями, в проксимальной части крыла сосредоточены отдельные поперечные жилки, MP1 и MP2 у края крыла гребенчато распадаются на несколько жилок, MP разветвлена примерно на уровне точки ветвления CuP.

Р а з м е р ы в мм: длина сохранившейся части переднего крыла - 23.

М а т е р и а л. Голотип.

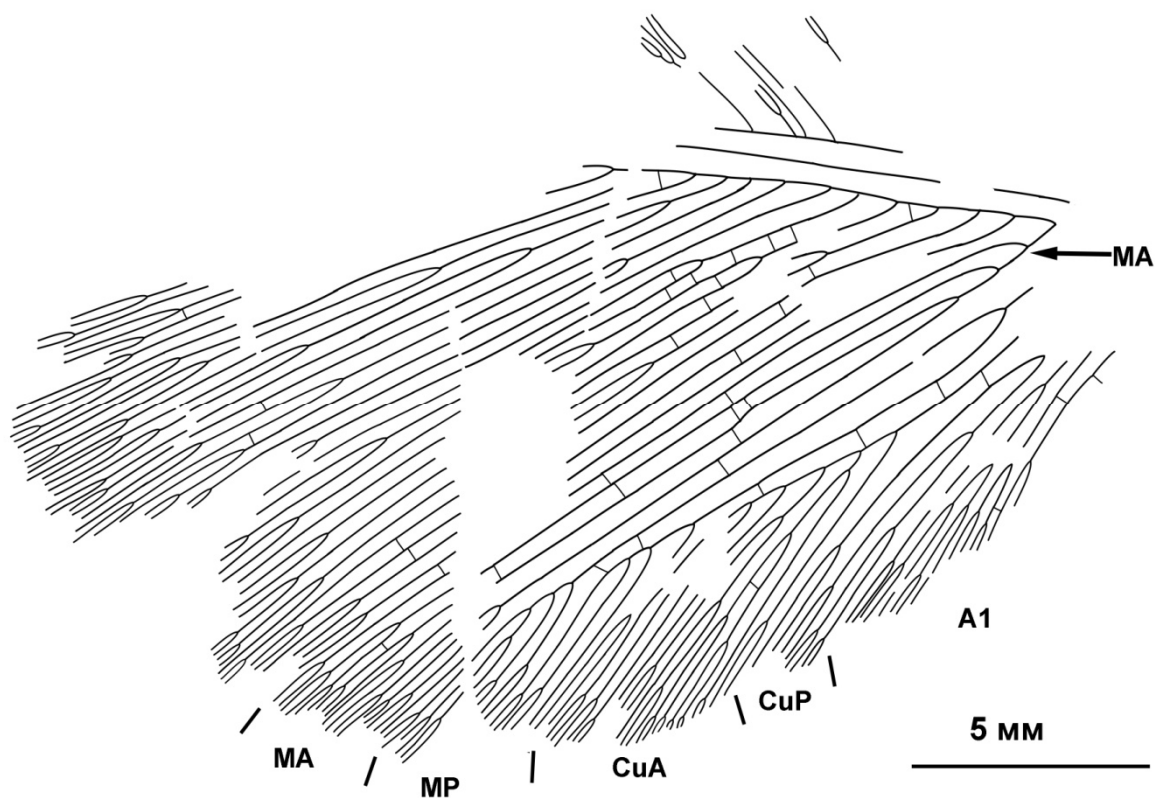


Рис. 35. *Osmylpsychooides anteromedialis* Khramov et Makarkin, in press, переднее крыло, голотип ПИН № 2389/512, Киргизия, Сай-Сагул, нижняя-средняя юра.

Род *Psychostoechotes* Khramov et Makarkin, in press

Название рода от рода *Psychopsis* и семейства .

Типовой вид - *Psychostoechotes undulatus*, in press

Диагноз. Задний край крыльев волнистый, ступенчатые ряды поперечных жилок не выражены, MP двуветвистая, гребенчатые ответвления CuA впадают в край крыла практически под прямым углом, CuP с 5 ветвями.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От близких родов отличается волнистым задним краем крыла и ответвлениями CuA, которые впадают в край крыла не наклонно, а под прямым углом.

Psychostoechotes undulatus Khramov et Makarkin, in press

Название вида от *undulatus* лат. - волнистый.

Голотип – ПИН № 2345/335, отпечаток переднего крыла; Киргизия, Баткенская область, местонахождение Сай-Сагул, верхи нижней - низы средней юры.

О п и с а н и е (рис. 36). Не менее 30 ветвей Rs, MP1 и MP2 гребенчато распадаются на несколько жилок у заднего края крыла, CuA с 8 ответвлениями.

Р а з м е р ы в мм: длина сохранившейся части переднего крыла - 18.

М а т е р и а л. Голотип.

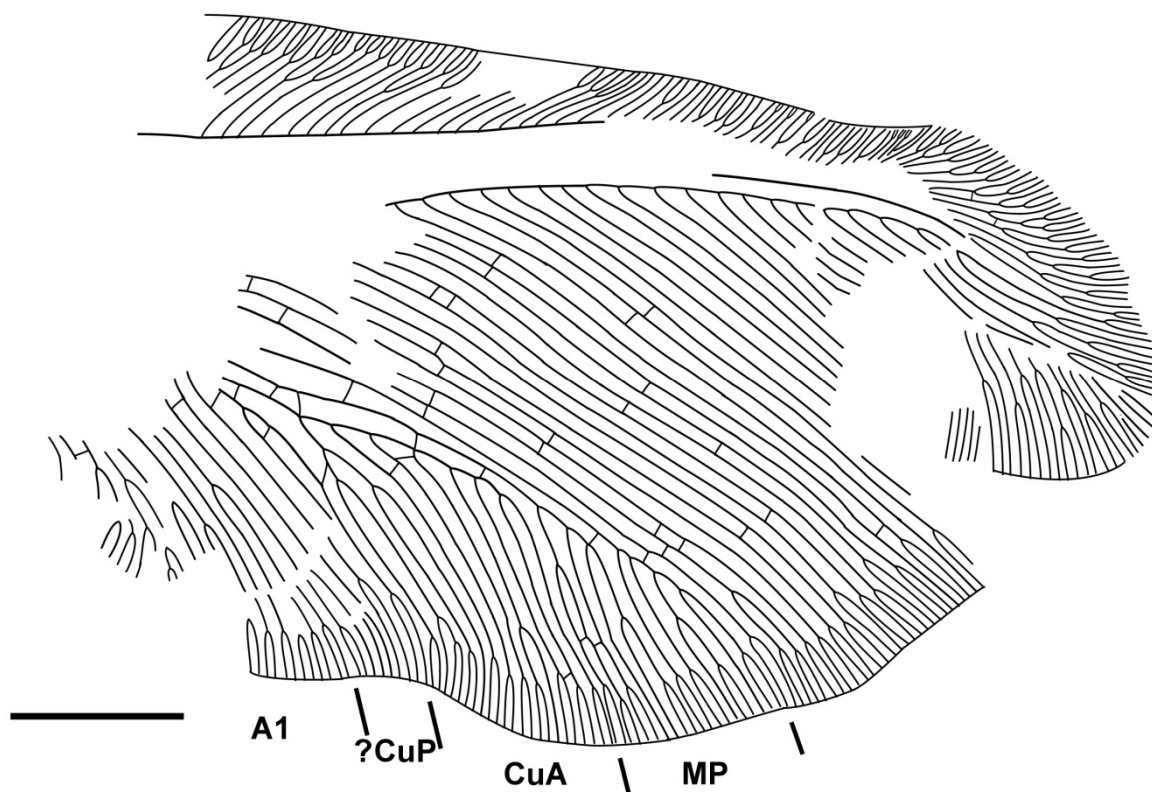


Рис. 36. *Psychostoechotes undulatus* Khranov et Makarkin, in press, голотип ПИН № 2345/335, длина масштабной линейки 3 мм.

Семейство *Polystoechotidae* Handlirsch, 1906

Род *Frustumopsychops* Khranov, in press

Н а з в а н и е р о д а от *frustum* лат. – обломок и родового названия *Psychopsis*. Род мужской.

Т и п о в о й в и д – *F. pectinatus* in press

Д и а г н о з. Костальное поле широкое, в нем имеется короткий ряд поперечных жилок, примыкающий к развитой плечевой жилке (hv), MP двураздельна, MP2, CuA, CuP и A1 гребенчато разветвлены.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. *Frustumopsychops* общим планом жилкования и формой крыльев напоминает представителей семейства *Osmyllopsychopidae*, *Brongniartiellidae* и *Psychopsidae*, однако ближе всего он к *Palaeopsychops* Andersen, 2001, десять видов которого известны из эоцена Дании, Канады и США (Archibald, Makarkin, 2006). На основании гребенчатого характера ветвления одинарной МР Макаркин и Арчибальд (2003) предлагают относить *Palaeopsychops* не к перечисленным семействам, а к *Polystoechotidae*. Учитывая близость *Frustumopsychops* к *Palaeopsychops*, мы описываем его в этом же семействе, хотя нельзя исключать, что в дальнейшем семейственная принадлежность двух этих родов будет пересмотрена. *Frustumopsychops* легко отличается от *Palaeopsychops* двураздельной МР, а также меньшими размерами (длина крыльев представителей последнего составляет 40 мм и более, за исключением *Palaeopsychops angustifasciatus* Andersen, 2001) и гребенчатыми CuP и A1.

***Frustumopsychops pectinatus* Khramov, in press**

Н а з в а н и е в и д а от *pectinatus* *lat.* – гребенчатый.

Г о л о т и п – ПИН, № 4270/1503, отпечаток проксимальной половины переднего крыла; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, местонахождение Шар-Тэг, верхняя юра, шартэгская толща.

О п и с а н и е (рис. 37). Жилки в костальном поле переднего крыла обильно ветвятся, ряд поперечных жилок в костальном поле короткий, приближенный к Sc (на высоте плечевой жилки). Отдельные поперечные жилки имеются в секторе радиуса, плотнее они расположены между МР2, CuA и CuP, в проксимальной части крыла поперечные жилки не организованы в правильные ряды. МР2 имеет не менее 5 ветвей, CuA - 10, CuP - 7, A1 - 6. A2 гребенчато ответвляет 4 жилки.

Р а з м е р ы в мм: длина фрагмента – 14, ширина – 8, длина целого крыла - 27-28.

М а т е р и а л. Голотип.

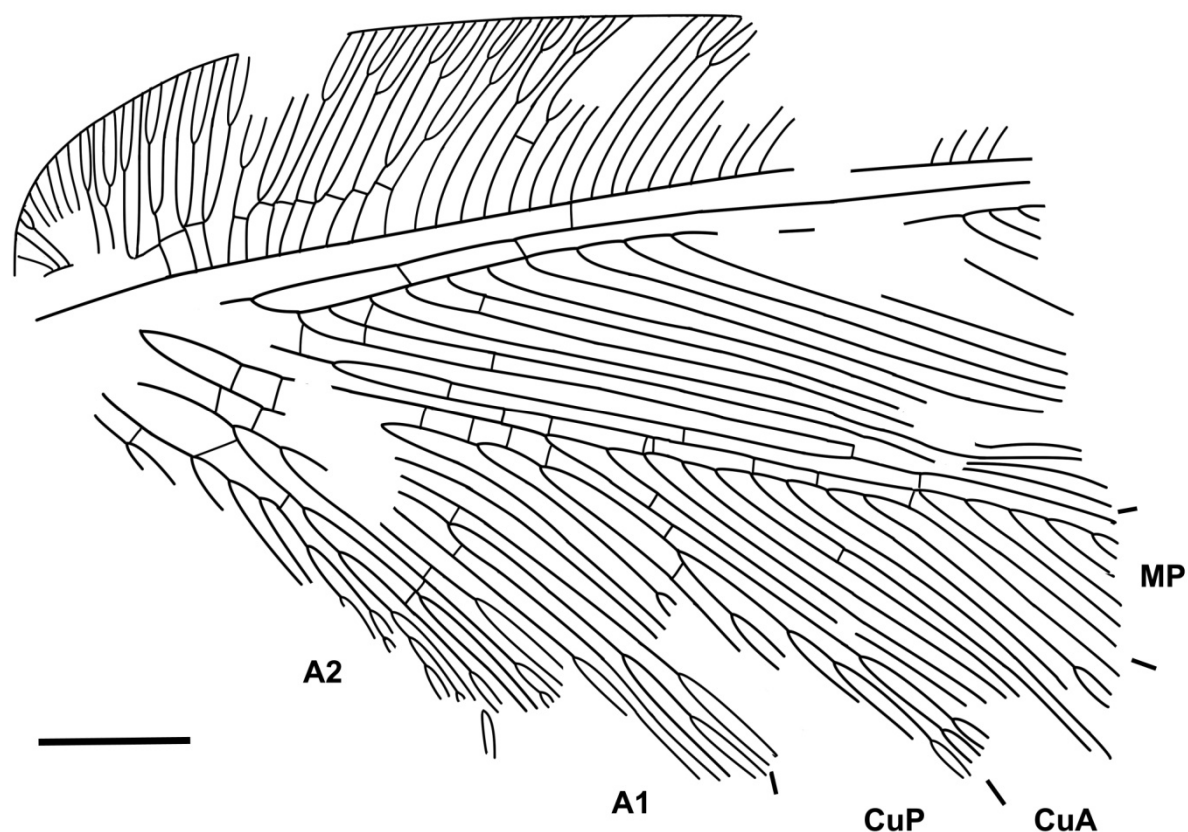


Рис. 37. Переднее крыло *Frustumopsychops pectinatus* Khranov, in press, голотип ПИН, № 4270/1503, верхняя юра, Шар-Тэг, Монголия. Длина масштабной линейки – 2 мм.

Psychopsoid Familia Incertae Sedis

Род *Oligophlebiopsis* Khranov et Makarkin, in press.

Н а з в а н и е р о д а *oligo* греч. - мало и *phlebo* греч. - вены. Род женский.

Т и п о в о й в и д - *Oligophlebiopsis biramosa* Khranov et Makarkin, in press

Д и а г н о з. Небольшие насекомые, МА и первые ветви Rs дихотомируют близко к основанию, ветви Rs расположены неплотно, их число не превышает 10, МР двуветвистая, CuA гребенчатая.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отличается от других небольших психопсидообразных, таких как *Parhemerobius* Vode, 1953 из лейаса Европы, ветвистой МА и немногочисленными ветвями Rs.

Oligophlebiopsis biramosa Khrarov et Makarkin, in press.

Название вида от *bi-* лат. двойной и *ramosus* лат. - ветвистый.

Голотип – ПИН № 2903/295, отпечаток переднего крыла; Киргизия, Иссык-Кульская область, местонахождение Согюты, джилльская свита, нижняя юра.

Описание (рис. 38). MA и Rs1 дважды ветвятся близко к основанию на одном и том же уровне, Rs2 однократно разветвлена чуть дистальнее, 8 ветвей Rs, между R1 и Rs расположено не менее трех поперечных жилок, CuA с 8 ответвлениями.

Размеры в мм: длина переднего крыла 7 мм, полная длина - 8-9.

Материал. Голотип.

Замечания. Вероятно, крыло несет больше поперечных жилок, чем изображено на рисунке, однако не все они различимы из-за плохой сохранности экземпляра.

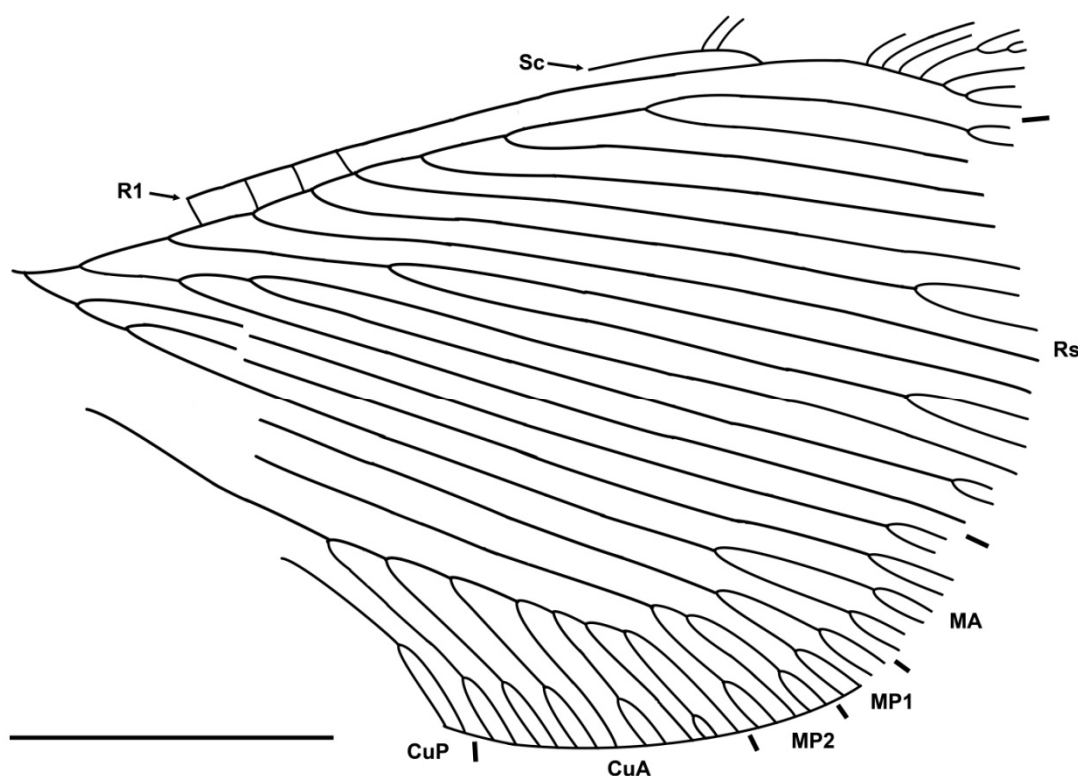


Рис. 38. *Oligophlebiopsis biramosa* Khrarov et Makarkin, in press. Голотип ПИН № 2903 / 295, Киргизия, Согюты, нижняя юра. Длина масштабной линейки 2 мм.

Familia Incertae Sedis

Род *Dimidiosmylus* Khrarov, in press

Н а з в а н и е р о д а от *dimidium* *лат.* – половина и родового названия *Osmylus*. Род мужской.

Т и п о в о й в и д – *D. ramosus* *in press*

Д и а г н о з. Жилки в костальном поле переднего крыла простые, практически не ветвятся, поперечные жилки в проксимальной половине крыла обильны, расположены хаотично, ветви *Rs* начинают дихотомировать близко к основанию, *MP2* глубоко дихотомически разветвлена, кубитальные и анальные жилки ветвятся гребенчато, *CuP* ветвится существенно сильнее, чем *CuA*.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Простые жилки в костальном поле, а также гребенчатый характер ветвления кубитальных и анальных жилок в переднем крыле сближают *Dimidiosmylus* с представителями семейства *Osmylidae*. Строением *MP* *Dimidiosmylus* отличается от подавляющего большинства осмилид, у которых в переднем крыле она или двураздельная (у большинства), или же вообще одинарная (*Stenosmylinae*), или разветвляется близко у краю крыла (*Pogisminae* и *Eidopogisminae*). Однако увеличенное число ветвей *MP* всё же изредка встречается у осмилид - как и у *Dimidiosmylus*, у некоторых неописанных представителей *Kemrulinae* в Даоугоу *MP2* в переднем крыле глубоко разветвлена. Поэтому строение *MP* также не противоречит возможному отнесению *Dimidiosmylus* к *Osmylidae*. Тем не менее, для *Osmylidae* не характерны дихотомирующие близко к основанию ветви *Rs*, как у *Dimidiosmylus*. Поэтому, учитывая фрагментарность экземпляра, семейственную принадлежность *Dimidiosmylus* пока с достоверностью установить нельзя. От всех остальных родов сетчатокрылых *Dimidiosmylus* отличается двураздельной *MP2* и интенсивно ветвящимся сектором радиуса в сочетании с признаками осмилид.

Dimidiosmylus ramosus* Khramov, *in press

Н а з в а н и е в и д а от *ramosus* *лат.* – ветвистый.

Г о л о т и п – ПИН, № 4270/1494, отпечаток проксимальной половины переднего крыла; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, местонахождение Шар-Тэг, верхняя юра, шартэгская толща.

О п и с а н и е (рис. 29). Первая и вторая ветви *Rs* дважды разветвлены близко к основанию, *MP* дихотомирует на уровне основания первой ветви *Rs*, *MP2* дихотомирует на

уровне основания второй ветви Rs, CuA имеет 5 ветвей, CuP - 15, A1 и A2 занимают примерно равную площадь и имеют по 5 ответвлений, A3 имеет 3 ветви.

Р а з м е р ы в мм: длина фрагмента – 12, ширина – 7, длина целого крыла - 20-21.

М а т е р и а л. Голотип.

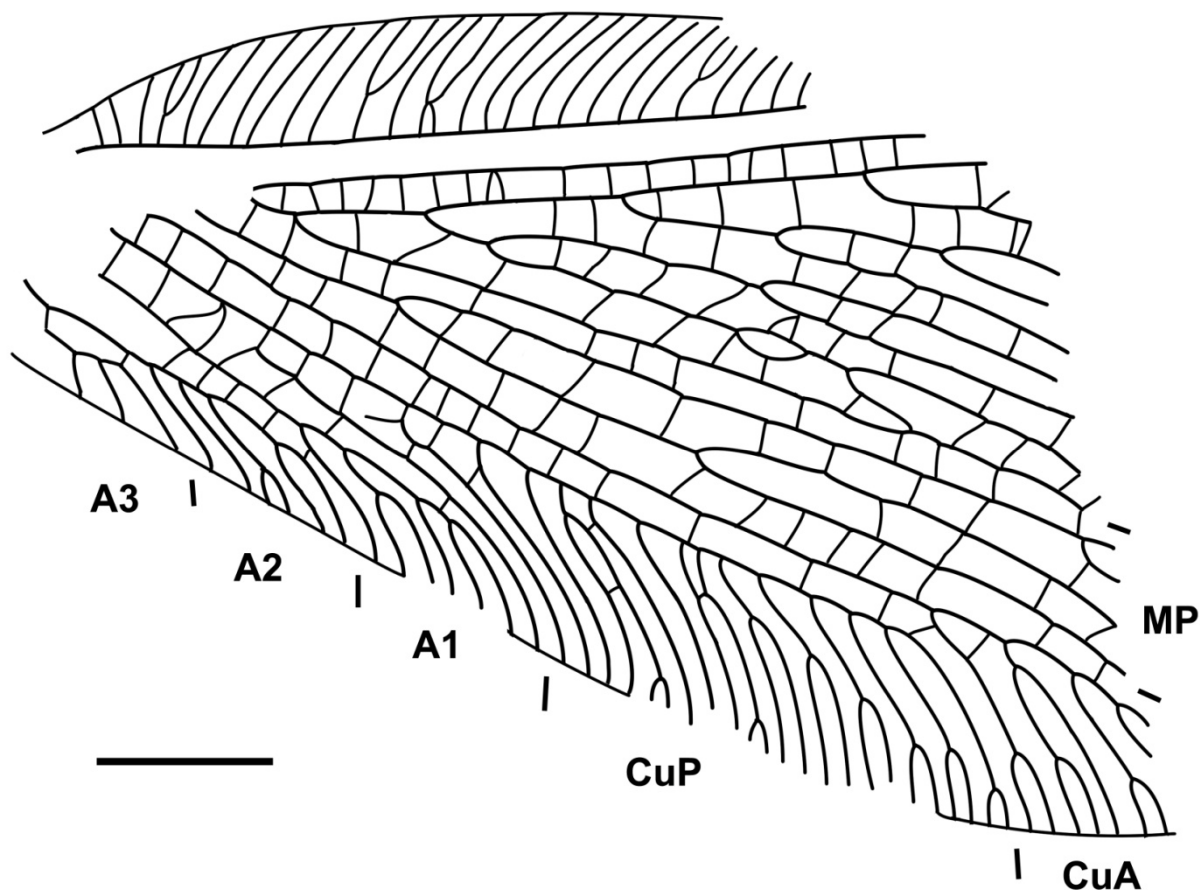


Рис. 39. Переднее крыло *Dimidiosmylus ramosus* Khranov, in press, голотип ПИН, № 4270/1494, верхняя юра, Шар-Тэг, Монголия. Длина масштабной линейки – 2 мм.

Глава 6. Сравнительный анализ фаун юрских Neuroptera Центральной Азии

К настоящему моменту из юрских местонахождений Центральной Азии указаны представители 15 семейств Neuroptera и описано 60 родов и 87 видов сетчатокрылых (см. раздел 5.4). В их числе - 16 родов и 33 вида, чье описание было опубликовано и сдано в печать автором настоящей работы, а также 6 родов и 7 видов, которые были описаны по экземплярам крайне плохой сохранности, поэтому при сравнительном анализе юрских Neuroptera Центральной Азии мы не будем принимать их во внимание.

При сравнении ископаемых сетчатокрылых из различных местонахождений имеет смысл ориентироваться главным образом на таксоны родового уровня. Жилкование, на которое приходится полагаться при работе с ископаемыми Neuroptera, достаточно изменчиво, поэтому виды, описанные из разных местонахождений по единичным находкам (как это бывает в подавляющем большинстве случаев), не всегда можно с уверенностью отличить друг от друга. Что касается ископаемых семейств Neuroptera, то их границы не всегда четко очерчены, поэтому наличие тех или иных общих родов в местонахождениях в ряде случаев может служить более надежным критерием, чем наличие одних и тех же семейств.

По количеству родов, найденных за пределами Центральной Азии, из всех центральноазиатских юрских местонахождений лидирует Каратау. Сразу 12 общих родов объединяют Каратау и китайское местонахождение Даохугоу, еще 5 общих родов связывают Каратау и европейское местонахождение Зольнгофен, причем 4 из 5 родов сетчатокрылых, общих для Каратау и Зольнгофена, присутствуют также и в Даохугоу. Большое количество общих родов Neuroptera из трех этих местонахождений во многом связано с многочисленностью найденных там представителей данного отряда и их хорошей изученностью. Поэтому для получения более объективной картины при сравнительном анализе юрских Neuroptera Центральной Азии необходимо принять во внимание и менее крупные местонахождения.

6. 1. Neuroptera средней-верхней юры Центральной Азии и Китая

6.1.1. Количественный состав фаун Даохугоу и Каратау

Фауны ископаемых Neuroptera Даохугоу и Каратау, близкие по таксономическому составу (12 общих родов), существенно различаются в количественном отношении. Поскольку точных данных о количественном составе сетчатокрылых Даохугоу, хранящихся в крупнейшей коллекции Пекинского педагогического института (более 2 000 экз.), не существует, приведенные процентные доли семейств из этого местонахождения вычислены на основе просмотренной мной коллекции Нанкинского института геологии и палеонтологии (237 экз.).

Можно выделить семь наиболее принципиальных различий в количественном составе сетчатокрылых Каратау и Даохугоу:

1) Отличительной особенностью фауны сетчатокрылых Каратау является обилие мелких *Berothidae* (длина крыла 7-8 мм и меньше) - к ним относится 13,8% всех найденных Neuroptera. Напротив, в Даохугоу беротиды единичны - в нанкинской коллекции их нет ни одной. Отчасти это может быть связано с особенностями сбора ископаемого материала в Китае, когда сборщики обращают внимание преимущественно на крупные формы: среди просмотренных сетчатокрылых Даохугоу лишь два экземпляра были относительно некрупными (длина крыла менее 15 мм), остальные находки относятся к среднему и крупному размерному классу (от 20-30 до 100 мм и более). В то же время мелкие насекомые (например, двукрылые) периодически присутствуют на фрагментах породы, так что теоретически беротиды из Даохугоу могли бы также попасть в захоронение.

2) Все рода Neuroptera представлены в Каратау немногочисленными находками (10 и менее экземпляров на каждый род), за исключением *Mesurochrysa* (*Chrysopidae*). К этому космополитичному роду, особенно характерному для нижнего мела, в Каратау относятся 10% всех находок. Напротив, в Даохугоу представители *Mesurochrysa* немногочисленны (1%).

3) Абсолютно доминирует среди сетчатокрылых Даохугоу семейство *Osmylidae* (45% от всех находок Neuroptera), тогда как в Каратау осмилид всего 7%. Примечательно, что среди осмилид Даохугоу и Каратау преобладает подсемейство *Kempyninae* (43% и 45% от всех найденных осмилид соответственно). Подсемейства *Protosmylinae* и *Gumillinae*, к которым относятся почти все остальные осмилиды в Каратау, в Даохугоу, если судить по нанкинской коллекции, достаточно немногочисленны.

4) Вторыми по встречаемости среди сетчатокрылых Даохугоу после осмилид являются крупнокрылые *Grammolingiidae* (20% всех находок). В пекинской коллекции хранится более 700 экземпляров граммолингиид (Shi et al., 2012). Это семейство представляет собой фоновый материал - обрывки крыльев граммолингиид можно наблюдать на крупных плитках породы с отпечатками других сетчатокрылых. Поэтому обилие граммолингиид нельзя объяснить лишь особенностями работы сборщиков, обращающих внимание на крупные крылья. Скорее всего, такое обилие указывает на какие-либо неизвестные особенности этой юрской экосистемы. По сравнению с Даохугоу и монгольскими местонахождениями средней-верхней юры Каратау выделяется практически полным отсутствием *Grammolingiidae* - там найден лишь один фрагмент граммолингиидного крыла (см. рис. 11).

5) Семейства *Nymphidae* и *Mantispidae*, хорошо представленные в Каратау (оба по 4,6% от всех находок), в Даохугоу единичны, в нанкинской коллекции их нет. Стоит отметить, что сопоставление данных о нанкинской и пекинской коллекциях говорит о необходимости как можно более массовых сборов ископаемого материала из одного и того же местонахождения: в случае увеличения выборки в несколько раз выявляется целый ряд редких групп (например, в нанкинской коллекции ископаемых *Neuroptera* из Даохугоу нет как минимум 4 семейств, чьи представители уже описаны на основе пекинской коллекции).

6) Психопсидообразные, являющиеся важным элементом фауны *Neuroptera* Каратау (20,8% всех находок), в Даохугоу существенно менее многочисленны (6,7%). Возможно, это можно объяснить различиями в техниках сбора: обилие психопсидообразных в Каратау складывается в основном за счет их фрагментов, тогда как в коллекции из Даохугоу имеются лишь практически целые экземпляры. Возможно, китайские сборщики просто пренебрегают небольшими фрагментами крыльев. Этим же фактором можно объяснить и большую долю *Kalligrammatidae* в Каратау по сравнению с Даохугоу (8% и 3,8% соответственно), при том, что в коллекции из Каратау значительная часть каллиграмматид представлена обрывками крыльев, тогда как в нанкинской коллекции все каллиграмматиды - это целые экземпляры.

7) Два семейства сетчатокрылых, крупнокрылые *Parakseneuridae* и *Saucrosmylidae*, обильные в Даохугоу (8% и 6,3% находок соответственно), в Каратау полностью отсутствуют.

6. 1.2. Фауны Каратау, Даохугоу и монгольских местонахождений (Бахар, Хоутийн-Хотгор, Шар-Тэг)

По числу находок сетчатокрылые из монгольских местонахождений средней-верхней юры (Бахар, Хоутийн-Хотгор, Шар-Тэг) в десятки раз уступают сетчатокрылым из Даохугоу и Каратау. Тем не менее, среди небольшого числа имеющихся юрских Neuroptera Монголии, многие из которых к тому же отличаются плохой сохранностью, относительно часто встречаются представители родов, обнаруженных в Даохугоу и Каратау. Это говорит о большой степени сходства фаун сетчатокрылых, которые в средне-верхнеюрское время обитали на территории современных Монголии, Южного Казахстана и Северо-Восточного Китая.

Для данного региона можно выделить единый фаунистический комплекс ископаемых Neuroptera, отличающийся следующими особенностями:

1) *Наличие представителей семейства Grammolingiidae (под Leptolingia)*. За исключением Каратау, в Даохугоу, Бахаре, Хоутийн-Хотгоре и Шар-Тэге граммолингииды встречаются в значительных количествах. В частности, в каждом из трех упомянутых монгольских местонахождений, несмотря на немногочисленность известных оттуда Neuroptera, был найден как минимум один представитель граммолингиид (в Бахаре - два). Также граммолингииды обильны в Сай-Сагуле, однако многие из них относятся к примитивным формам со сливающимися Sc и R1 и гребенчатой CuP в задних крыльях, тем самым сильно отличаясь от граммолингиид из остальных местонахождений Азии, которые, напротив, весьма единообразны по своему жилкованию.

Скорее всего, граммолингииды (а также Saucrosmylidae и Parakseneuridae) были эндемичны для азиатского региона, причем срок существования данной группы ограничивался юрским периодом. Граммолингиид нет ни в юре Зольнгофена, ни в богатых на Neuroptera меловых местонахождениях Азии, таких как Исянь, Байса и Бон-Цаган. Их отсутствие едва ли можно объяснить недостаточной изученностью ископаемых сетчатокрылых, поскольку крупнокрылые граммолингииды в случае их наличия с большой вероятностью бы привлекли внимание как сборщиков, так и исследователей. Особенно примечательно отсутствие граммолингиид в Исяне - несмотря на географическую близость к Даохугоу, в отличие от последнего, где найдены сотни граммолингиид, в Исяне не обнаружено ни одного представителя семейства (Makarkin et al., 2012). При этом в обоих местонахождениях встречаются общие рода Neuroptera, относящиеся к другим семействам (например, Mesypochrysa, Kalligrammula, Nyphites).

Учитывая относительную многочисленность *Grammolingiidae*, их широкую распространенность и исключительную приуроченность к юрским местонахождениям, это семейство может иметь определенное стратиграфическое значение при определении возраста континентальных отложений Азии. Среди насекомых схожее распространение, ограниченное юрой Азии, имеют двукрылые семейства *Archisargidae* (*Brachycera*), встречающееся в Каратау, Даохугоу и Шар-Тэге (Zhang, 2010). Хотя представитель *Archisargidae* был найден в верхней юре Австралии (Oberprieler, Yeates, 2012), ни в юре Европы, ни в мелу Азии этого семейства, по-видимому, нет.

2) *Наличие представителей Jurakempynus Wang et al., 2011, Arbusella Khramov, 2014 (Osmylidae) и Sinosmylites Hong, 1983 (Berthidae)*. Каждый из этих родов представлен как минимум в трех из пяти обсуждаемых местонахождений, но не известен за их пределами. Так, *Jurakempynus* найден в Даохугоу, Каратау и Шар-Тэге, *Arbusella* - в Каратау, Даохугоу и Бахаре, *Sinosmylites* найден в Даохугоу, Каратау и Хоутийн-Хотгоре.

В количественном отношении фауны *Neuroptera* из Даохугоу, Каратау, Бахара, Хоутийн-Хотгора и Шар-Тэга сложно сравнивать из-за немногочисленности материала из последних трех местонахождений. Тем не менее, если ориентироваться на соотношение *Chrysopidae* и *Grammolingiidae*, то монгольские местонахождения ближе к Даохугоу, чем к Каратау (см. рис. 40). *Chrysopidae* преобладают в Каратау (10% от всех сетчатокрылых), тогда как *Grammolingiidae* там очень редки (менее 0,5%). В Даохугоу, напротив, *Chrysopidae* редки (1%), а *Grammolingiidae* доминируют (20%). Ни в одном монгольском местонахождении *Chrysopidae* найдены не были, тогда как *Grammolingiidae* найдены в каждом из них. Следовательно, можно предположить, что в Бахаре, Хоутийн-Хотгоре и Шар-Тэге доля *Grammolingiidae* была, как в Даохугоу, высока, а доля *Chrysopidae* - низка, поэтому хризопиды, учитывая немногочисленность сборов, в средней-верхней юре Монголии вообще не были найдены.

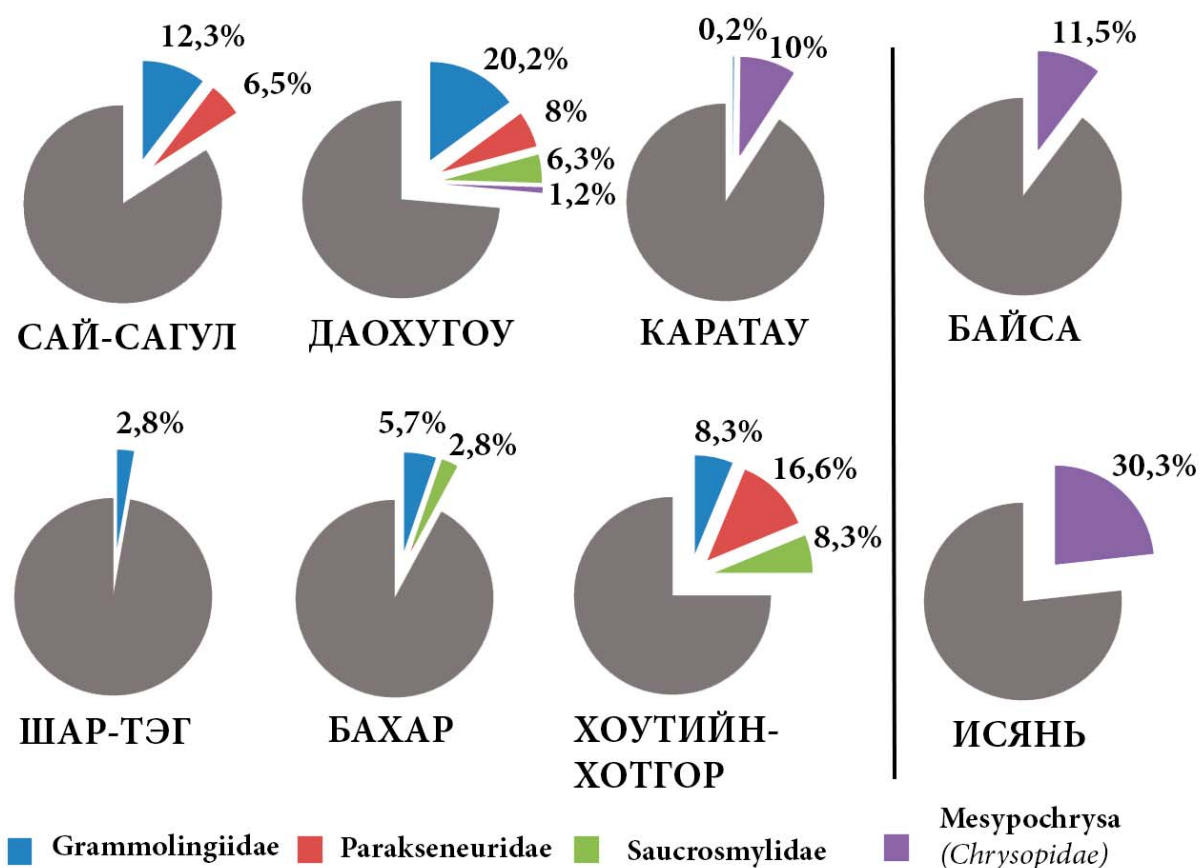


Рис. 40. Данные по Исяню и Байсе приводятся по Makarkin et al., 2012. Для этих двух местонахождений указана доля всех Chrysopidae (представители рода *Mesypochrysa* среди них доминируют).

Кроме того, в монгольских местонахождения встречаются представители семейств, типичных для Даохугоу - в Бахаре и Хоутийн-Хотгоре, найдены *Saucrosmylidae*, ранее известные только из Даохугоу, а в Хоутийн-Хотгоре - *Parakseneuridae*, описанные лишь из Даохугоу и Сай-Сагула. В Каратау, несмотря на большое количество собранных оттуда *Neuroptera*, не найдено ни одного представителя двух этих семейств.

Если судить по обилию *Chrysopidae* и исчезающе малому числу *Grammolingiidae*, то сетчатокрылые Каратау ближе к нижнемеловым фаунам *Neuroptera*, известным из Исяня и Байсы (см. рис. 40). Возможно, данный факт указывает на более молодой возраст Каратау - однако это противоречит другим имеющимся данным (см. раздел 2.2), согласно которым Шар-Тэг и Хоутийн-Хотгор едва ли могут быть древнее Каратау. Можно предположить, что отличие Каратау от Шар-Тэга, Хоутийн-Хотгора, Бахара и Доухугоу обусловлены биогеографическими причинами. Согласно палеомагнитным реконструкциям, в юрское время территории современных Монголии и Китая были отделены от остальной Евразии Монголо-Охотским морем, которое закрылось к началу мелового периода (Kravchinsky et

al., 2002). Соответственно, Каратау располагалось по одну сторону этого моря, а Даохугоу и юрские местонахождения Монголии - по другую (см. расположение данных местонахождений на мобилистской карте средней юры показано в Eskov, 2002). Не исключено, что именно этот фактор повлиял на состав в целом очень похожих друг на друга средне-верхнеюрских фаун сетчатокрылых Центральной Азии и Китая .

6.2. Юрская и среднеюрский-нижнемеловая когорты сетчатокрылых

Среди центральноазиатских юрских местонахождений вторым после Каратау по обилию находок Neuroptera и их изученности является Сай-Сагул. Несмотря на это, известен только один род сетчатокрылых, общий для Каратау и Сай-Сагула. В каждом из средне-верхнеюрских местонахождений Монголии (Шар-Тэг, Хоутийн-Хотгор, Бахар) тоже найдено только по одному роду, общему с Каратау, однако надо учитывать, что сетчатокрылых в них было собрано на порядок меньше, чем в Сай-Сагуле. Следовательно, уровень сходства фаун сетчатокрылых Сай-Сагула и Каратау существенно меньше, чем можно было бы ожидать от местонахождений с таким обилием находок (543 и 259 экз. соответственно). Если говорить о таксонах на уровне семейств и подсемейств, то между Сай-Сагулом и Каратау наблюдаются резкие отличия: например, в Сай-Сагуле не найдено ни одного (!) представителя Kalligrammatidae, Nymphidae, Berothidae, Chrysopidae и Mantispidae, которые обильны в Каратау (все вместе они составляют около 40% от всех находок), состав Osmylidae из этих двух местонахождений также не имеет между собой ничего общего: в Каратау осмилиды представлены в основном рецентными подсемействами, такими как Kempyninae и Gumillinae, в Сай-Сагуле осмилиды относятся к вымершим подсемействам (возможно, Mesosmylinae).

Между Сай-Сагулом и Даохугоу сходство чуть выше: в их фаунах имеются как минимум два общих рода сетчатокрылых, кроме того, и в Сай-Сагуле и в Даохугоу присутствуют Parakseneuridae, отсутствующие в Каратау, также в этих двух местонахождениях одинаково обильны Grammolingiidae (12,3% и 20,2% соответственно), единичные в Каратау. Тем не менее, в Даохугоу уже есть семейства Kalligrammatidae, Nymphidae, Berothidae, Chrysopidae и Mantispidae, типичные для Каратау, но отсутствующие в Сай-Сагуле. Некоторые из этих семейств имеются также в монгольских местонахождениях средней-верхней юры: Kalligrammatidae найдены в Шар-Тэге и Бахаре, Berothidae - в Хоутийн-Хотгоре. Представители подсемейства Kempyninae (Osmylidae), очень типичные для Даохугоу и Каратау и отсутствующие в Сай-Сагуле, имеются в Шар-Тэге и Бахаре.

В целом можно говорить о достаточно резком изменении в фаунах сетчатокрылых, которое случилось во временном промежутке, разделяющем Сай-Сагул и достаточно близкие по возрасту Даохугоу, Каратау, Шар-Тэг, Хоутийн-Хотгор и Бахар. Из-за небольшого числа находок сложнее делать выводы о других центральноазиатских местонахождениях, которые очевидно древнее Даохугоу и Каратау. К ним относятся Баян-Тэг, Ошин-Боро-Удзюр-Ула, Согюты, Саук-Таньга. Тем не менее, ни в одном из них не встречаются вышеупомянутые семейства и подсемейства, типичные для Даохугоу и близких к нему местонахождений и отсутствующие в Сай-Сагуле. В то же время осмилиды рода *Sogjuta* встречается как в Согютах, так и в Шар-Тэге, а осмилиды *Mesosmylina* - в Ошин-Боро-Удзюр-Уле и Сай-Сагуле.

Если взглянуть на таксоны, присутствие которых отличает Даохугоу, Каратау, Шар-Тэг, Хоутийн-Хотгор и Бахар от более древних местонахождений, к числу которых относятся Сай-Сагул, Саук-Таньга, Баян-Тэг, Ошин-Боро-Удзюр-Ула, Согюты, то мы увидим, что многие из них имели достаточно широкий ареал и были распространены не только в юре, но и в нижнем мелу. Например, *Kalligrammatidae*, древнейшие находки которых известны из Даохугоу, встречаются в большинстве нижнемеловых местонахождений *Neuroptera* (в последний раз - в формации Крато). Отдельные рода данного семейства, такие как *Kalligrammula* и *Kalligramma*, также были широко распространены во второй половине юры - нижнем мелу. Род *Mesypochrysa* (*Chrysopidae*), найденный в Даохугоу и Каратау, обнаружен также в мелу Байсы, Бон-Цагана, Исяня, Вельда, Крато - это значит, что он был распространен практически всесветно. Очень похожие представители подсемейства *Mesithoninae* (*Mantispidae*) найдены в Даохугоу, Каратау, Исяне и Байсе. Психопсид *Cretapsychops* с характерной окраской крыльев обнаружен в Даохугоу, Каратау и Пурбеке. Рецентное семейство *Kemruninae*, типичное для Даохугоу и Каратау, достаточно обычно и в Байсе.

Напротив, таксоны, связующие две упомянутые группы юрских местонахождений, такие как *Parakseneuridae*, *Grammolingiidae* и *Panfiloviidae*, хронологически ограничены исключительно юрским периодом, а многие эндемичны для азиатского региона (*Parakseneuridae*, *Grammolingiidae*). Следуя терминологии Раупа (Raup, 1978), предложившего использовать демографический термин «когорты» при анализе палеоразнообразия, мы можем сгруппировать таксоны сетчатокрылых, совпадающие по времени возникновения и продолжительности существования, в две когорты — юрскую и среднеюрскую-нижнемеловую. Отметим, что обсуждая когорты сетчатокрылых, мы

говорим только о родах, подсемействах и семействах сетчатокрылых, которые известны не менее чем из двух местонахождений.

К среднеюрской-нижнемеловой когорте (СНК) автоматически относятся таксоны, найденные как в юре, так и в мелу. К юрской когорте (ЮК) же, чтобы заведомо отличить ее от СНК, разумно отнести таксоны, которые удовлетворяют следующим условиям: (1) встречаются в местонахождениях заведомо более древних, чем Даохугоу и Каратау - например, в Сай-Сагуле, Согютах или европейском лейасе, (2) имеются в средней или верхней юре, (3) отсутствуют в нижнем мелу. Если мы уберем второй критерий, то в состав ЮК попадет достаточно много таксонов, известных только из средней-верхней юры (например, только из Каратау и Даохугоу). Однако, учитывая, что перелом в составе фаун Neuroptera, по-видимому, произошел *до* этого времени, а многие нижнемеловые Neuroptera изучены недостаточно хорошо, то такие сетчатокрылые на самом деле вполне могут принадлежать к СНК, но просто пока не найдены в мелу.

Итак, в состав ЮК, согласно данным критериям, входят семейства Parakseneuridae, Grammolingiidae, Panfiloviidae, а также рода Sogjuta (Osmylidae), Osmylopsychoides (Osmylopsychopidae), Aristenymphes и Macronympha (fam. i.s.) (последние два рода формально известны только из Каратау, но практически не отличимый от них Protoaristenymphes был описан из Даохугоу и европейского лейаса). Актуальность выделения ЮК во многом связана с тем, что ни один таксон Neuroptera, за исключением рецентных семейств (например, Osmylidae), появившийся в нижней юре или низах средней юры (то есть древнее Каратау и Даохугоу), не встречается в мелу. К СНК же можно отнести семейства Kalligrammatidae, подсемейство Mesithoninae (Mantispidae) и такие рода, как Mesypochrysa и Vaisochrysa (Chrysopidae), Nymphites и Mesonymphes (Nymphidae), Cretapsychops (Psychopsidae) — все они возникают в средней юре и отсутствуют в отложениях более древнего возраста. Одновременно с СНК в палеонтологической летописи впервые появляется целый ряд рецентных семейств, таких как (Berothidae, Chrysopidae, Nymphidae) и подсемейств (Kemrpninae, Gumillinae (Osmylidae)).

6.3. Фауны юрских-нижнемеловых Neuroptera и климатический фактор

Как можно объяснить перестройку фауны мезозойских Neuroptera, которая произошла в интервале между Сай-Сагулом и Даохугоу и Каратау? По времени она могла случиться примерно между ааленом и батом: возраст Сай-Сагула оценивается как верхи нижней-низы средней юры (напомним, что Neuroptera из данного местонахождения происходят из верхов согульской свиты, которая перекрывается самаркандекской свитой, относимой к аалену-

байосу), возраст Даохугоу определяется как бат-келловой или келловой-оксфорд, возраст Каратау - как верхний келловой-киммеридж или оксфорд-киммеридж.

Одной из причин данного явления могла стать резкая аридизация климата Центральной Азии в батский век, индикатором которой служит рост концентрации пыльцы *Classopollis* в отложениях данного возраста (Вахрамеев, 1988). Пыльца *Classopollis* продуцировалась хвойными семейства *Cheirolepidiaceae*, чьи побеги, относимые к формальным родам *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*, обладают целым рядом адаптаций к аридному климату (утолщенная кутикула, погруженные устьица, чешуевидные листья) (Alvin, 1982). Поэтому колебания концентрации *Classopollis* может указывать на климатические изменения (Vakhrameev, 1981).

В нижнем и среднем лейасе юга европейской части СССР встречаются лишь отдельные зерна данной пыльцы, однако в отложениях тоара по всей Евразии содержание *Classopollis* резко возрастает (Вахрамеев, 1988), что совпадает с тоарским термальным максимумом (Suan et al., 2008). При переходе к аалену в Среднеазиатской провинции Евро-Синийской палеофлористической области доля пыльцы *Classopollis* значительно уменьшается, падает разнообразие теплолюбивых беннеттитовых, становятся обильнее папоротники *Coniopteris*, начинается углеобразование. Всё это говорит о похолодании и увлажнении климата в аалене-байосе (Вахрамеев, 1988).

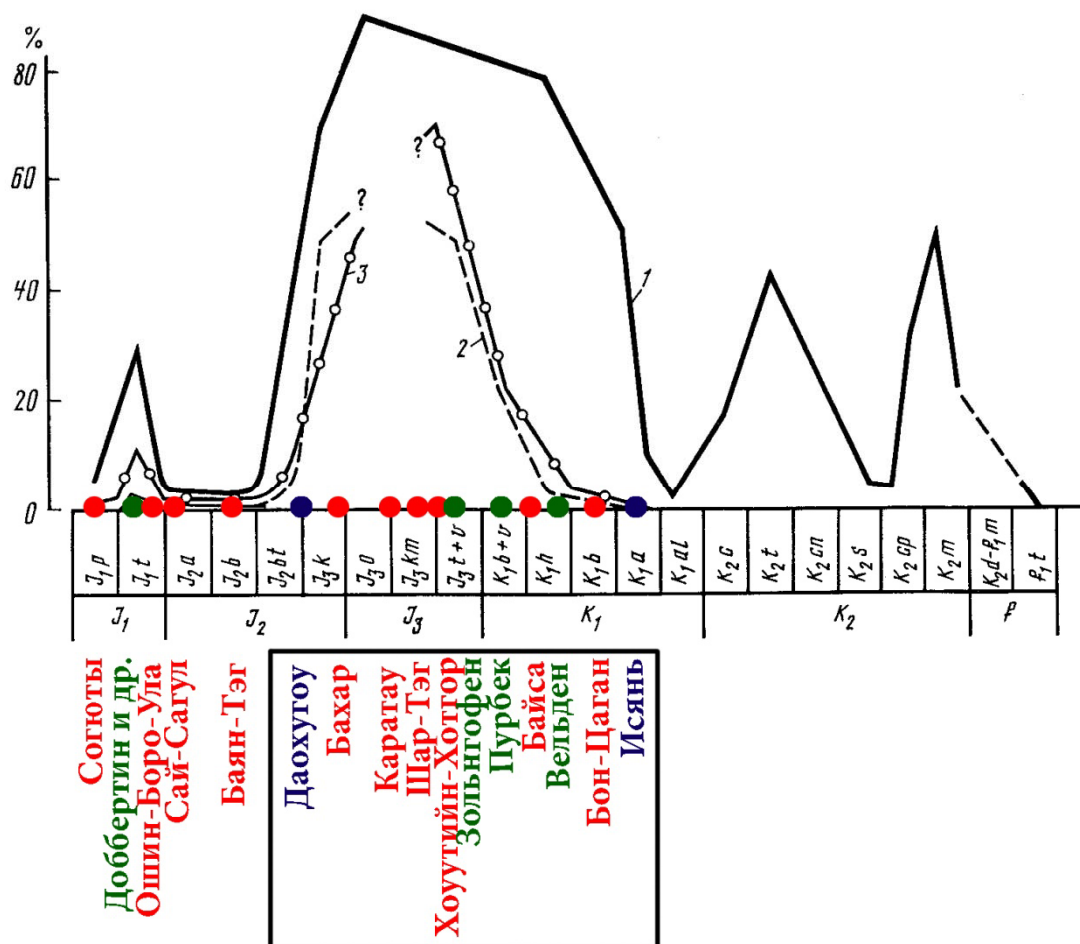


Рис. 41. Кривые содержания пыльцы Classopollis в юрских и меловых отложениях (Вахрамеев, 1988): 1 - южные районы бывшего СССР - Молдавия, Крым, Кавказ, Южный Казахстан, Средняя Азия, 2 - центральная часть Русской платформы - Подмосковный бассейн, Вятско-Камская впадина, 3 - Западная и Средняя Сибирь. Отмечены основные местонахождения Neuroptera: красные - Центральная Азия, синие - Китай, зеленые - Европа. Рамкой обведены местонахождения, в которых представлены сетчатокрылые среднеюрской-нижнемеловой когорты.

Наконец, начиная с бата в пределах Евро-Синийской области углеобразование заканчивается, а содержание Classopollis вновь возрастает, причем северная граница данной области смещается на 15-20° вверх. К позднеюрской эпохе формируется широкий пояс аридного субтропического климата, который протягивался от Южной Англии через Кавказ в Среднюю Азию и Западный Китай (Вахрамеев, 1988). Больше всего доля Classopollis была в отложениях верхней юры (в карабастауской свите, откуда происходят сетчатокрылые Каратау, доля Classopollis в пробах составляет 90% и более), однако она остается значительной и в нижнем мелу. В это время в южных районах Европейской провинции Евро-Синийской области содержание Classopollis составляет 10-20%, а в Среднеазиатской провинции - 80-90%. К концу нижнего мела, во второй половине апта и в

альбе, доля *Classopollis* вновь существенно падает (в Среднеазиатской провинции - до 1-10%) (Вахрамеев, 1988).

Можно заметить, что появление СНК и ряда рецентных таксонов сетчатокрылых примерно совпало с аридизацией климата, начавшейся в батский век. Фауны Neuroptera из местонахождений Сай-Сагул, Саук-Таньга, Баян-Тэг, Ошин-Боро-Удзюр-Ула, Согюты, для которых характерно отсутствие сетчатокрылых из СНК, существовали до этого климатического сдвига, по-видимому, в условиях более влажного и прохладного климата (см. рис. 41). Возможно, схожим засушливым климатом, который, судя по содержанию *Classopollis*, с бата по альб установился на значительных территориях Евро-Синийской области, можно объяснить, почему многие таксоны, относящиеся к СНК, имели широкие ареалы и существовали как в Европе, так и в Азии, а также почему их существование пришлось именно на среднюю-верхнюю юру - нижний мел.

Связь СНК с аридным климатом и возросшей долей пыльцы *Classopollis* не всегда прямолинейна. Например, в Исяне, где представлены многие сетчатокрылые СНК, процент *Classopollis* незначителен (Liu, Batten, 2007), что, возможно, связано с более влажным климатом, характерным для побережья Тетиса (как указывает Вахрамеев (1988), в прибрежно-морских отложениях доля *Classopollis* ниже, чем отложениях, сформировавшихся вдали от береговой линии). Очевидно, что климат в разных районах Евро-Синийской области не мог не варьировать, поэтому имеет смысл говорить скорее об общем тренде, связанном с аридизацией, и о его влиянии на экосистемы. Именно потому, что этот тренд был достаточно общим, он в равной мере затрагивал сетчатокрылых с разной биологией, входящих в СНК, например, представителей рода *Mesurochrysa*, *Chrysopidae* (личинки и имаго хищники) и *Kalligrammatidae* (имаго, по-видимому, питались выделениями генеративных органов голосеменных). Несмотря на эти различия, и *Mesurochrysa*, и каллиграмматиды появились и вымерли примерно в одно и то же время. Скорее всего, климатическая перестройка в середине юры повлияла на многих насекомых, так что анализ их фаун, если данная гипотеза верна, позволит выявить аналоги СНК и у других отрядов.

Также было бы интересно проанализировать фауны Neuroptera с территории Сибирской палеофлористической области - в отличие от Евро-Синийской области, пыльца *Classopollis* там крайне редка (Вахрамеев, 1988), а вместо беннеттитовых и цикадовых здесь доминировали чекановские и гинкговые. Поэтому в юре - нижнем мелу в данном регионе очевидно работали другие закономерности. К сожалению, находки Neuroptera в этих широтах редки и несопоставимы со сборами из Центральной Азии, Китая и Европы.

Фактически известно только два местонахождения сетчатокрылых, относящихся к Сибирской области - Кубеково (средняя юра) и Ия (нижняя-средняя юра, Иркутская область). Примечательно, что в Кубеково найдены осмилиды *Eriosmylus*, известные из Даохугоу и Каратау - однако строить какие-либо выводы на основании этой находки было бы преждевременно.

Аридизация, пришедшаяся на середину средней юры, отразилась только на части таксонов Neuroptera - другие, входящие в ЮК, просуществовали большую часть юрского периода, то есть они были одинаково приспособлены как к засушливым, так и более влажным условиям. Причины исчезновения сетчатокрылых ЮК в конце юрского периода сложно объяснить, как и то, почему существовавшие в тех же экосистемах сетчатокрылые СНК смогли без проблем преодолеть границу юры и мела. Похожие проблемы возникают, например, при анализе разнообразия динозавров - многие зауроподы на рубеже юры и мела вымерли, тогда как остальных динозавров вымирание в этот момент практически не коснулось (Barrett et al., 2009).

Стоит отметить, что вымирание представителей СНК в конце нижнего мела могло быть связано не только с климатическими изменениями, выразившимися в повсеместном падении содержания Classopollis в отложениях, но и с меловым биоценотическим кризисом, который затронул множество групп насекомых (Расницын, 1988). В особенности это касается сетчатокрылых, напрямую ассоциированных с голосеменными растениями, таких как Kalligrammatidae - экспансия покрытосеменных в середине мела могла стать непосредственной причиной их исчезновения.

6. 4. Список видов Neuroptera, описанных из юрских местонахождений Центральной Азии

Согюты

Osmylidae

Petrushevskia borisi Martynova, 1958

Sogjuta speciosa Martynova 1958

Psychopsoid Familia Incertae Sedis

Oligophlebiopsis biramosa Khramov et Makarkin, in press

? Polystoechotidae

"*Mesopolystoechus apicalis*" Martynov, 1937 [Мартынова, 1949]

Шураб I

Familia Incertae Sedis

* *Mesopolystoechus apicalis* Martynov, 1937

Сай-Сагул

Osmylopsychopidae

Osmylopsychoides anteromedialis Khramov et Makarkin, in press

Psychostoechotes undulatus Khramov et Makarkin, in press

Osmylopsychostoechus sogulensis Khramov et Makarkin, in press

O. kirgizicus Khramov et Makarkin, in press

Parakseneuridae

Shuraboneura ovata Khramov et Makarkin, 2012

Grammolingiidae

Protolingia mira Khramov, 2012

Litholingia longa Khramov, 2012

Osmylidae

Tengriosmylus magnificus Khramov, 2014

Erlikosmylus obscurus Khramov, 2014

Mesosmylina shurabica Khramov, 2014

M. angusta Khramov, 2014

Саук-Таньга

Osmylidae

Sauktangida aenigmatica Khramov, 2014

Баян-Тэг

Familia Incertae Sedis

"*Liassopsychops*" *makulbekovi* Ponomarenko, 1992

Ошин-Боро-Удзюр-Ула

Osmylidae

Mesosmylina mongolica Ponomarenko, 1984

Familia Incertae Sedis

Oshinopsychops oshinensis (Ponomarenko, 1984)

"Liassopsychops" altaica Ponomarenko, 1984

Шар-Тэр

Grammolingiidae

Leptolingia shartegica Khramov, 2010

Osmylidae

Jurakempynus sublimis Khramov, 2014

Sogjuta shartegica Khramov, 2010

Prohemerobiidae

Prohemerobius minor Khramov, 2010

Polystoechotidae

Frustumopsychops pectinatus Khramov, in press

Familia Incertae Sedis

Dimidiosmylus ramosus Khramov, in press

Хоугийн-Хотгор

Grammolingiidae

Leptolingia oblonga Khramov, 2012

Berothidae

Sinosmylites hotgorus Khramov, in press

Каратау

Chrysopidae

Mesypochrysa latipennis Martynov, 1927

M. intermedia Panfilov, 1980

M. polyclada Panfilov, 1980

M. reducta Panfilov, 1980

M. makarkini Nel et al., 2005

Panfiloviidae

Panfilovia acuminata (Panfilov, 1980)

Nymphidae

Mesonymphes rohdendorfi Panfilov, 1980

Polystoechotidae

Kigrisella ornata Martynov, 1925

* *Besobrasovia latissima* Cockerell, 1928

Panfilovdvia fasciata (Panfilov, 1980)

Paleopterocalla superba (Panfilov, 1980)

Osmyloides distinctus Panfilov, 1980

Berothidae

Berothone protea (Panfilov, 1980)

B. gracilis (Panfilov, 1980)

Krokhathone parvus Khramov, in press

K. tristis Khramov, in press

Sinosmylites karatavicus Khramov, in press

S. auliensis Khramov, in press

Mantispidae

Promantispa similis Panfilov, 1980

Mesithone maculata Panfilov, 1980

M. magna Panfilov, 1980

M. grandis Panfilov, 1980

M. carnaria Khramov, 2013

M. monstrosa Khramov, 2013

Osmylidae

Jurosmylus atalantus (Panfilov, 1980)

J. parvulus Khramov, 2014

Epiosmylus longicornis Panfilov, 1980

Kolbasinella elongata Khramov, 2014

Ensiosmylus acutus Khramov, 2014

Jurakempynus arcanus Khramov, 2014

Arbusella bella Khramov, 2014

Hemerobiidae

Promegalomus anomalus Panfilov, 1980

Kalligrammatidae

Huiyingogramma turutanovae (Martynova, 1947)

Kalligramma multinerve Panfilov, 1968

K. flexuosum Panfilov, 1968

K. sharovi Panfilov, 1968

Kalligrammina areolata Panfilov, 1980

Meioneurites villosus Panfilov, 1968

M. spectabilis Engel, 2005

Lithogramma oculatum Panfilov, 1968

Kalligrammula karatensis Liu, Khramov, Zhang et Jarzembowski, in press

* "Kalligrammula" karatavica Martynova, 1947

Psychopoid Familia Incertae Sedis

Propsyrops karatavicus Panfilov, 1980

Calopsyrops extinctus Panfilov, 1980

Epactinophlebia karabasicsa Martynov, 1927

Familia Incertae Sedis

Aristenymphes perfectus Panfilov, 1980

Macronympha elegans Panfilov, 1980

Osmylites latus (Panfilov, 1980)

Chrysoleonites ocellatus Martynov, 1925

C. intactus Panfilov, 1980

C. plexus Panfilov, 1980

Microsmylus foliformis Panfilov, 1980

Scapoptera recta Panfilov, 1980

Pronymphites elegans Panfilov, 1980

* Dilarites incertus Martynov, 1925

* Solenoptilon martynovi Martynova, 1949

* Juraconiopteryx zherichini Meinander, 1975

* *Parosmylus latus* Panfilov, 1980

Знаком * отмечены виды, голотип которых отличается плохой сохранностью или же утрачен, при том что первоначальное описание выполнено неточно.

6.5. Распространение родов Neuroptera, найденных в юре Центральной Азии.

	J1		J1-2				J2			J3				K1					
	Согуаты	Евр. лейас	Сай-Сагул	Саук-Таньга	Ошин-Боро-Ула	Баян-Тэг	Кубеково	Даохугоу	Бахар	Каратау	Хоутийн-Хотгор	Шар-Тэг	Зольнгофен	Пурбек	Вельд	Байса	Бон-Цаган	Исянь	Крато
<i>Grammolingiidae</i>			+					+	+	+	+	+							
<i>Protolingia</i>			+																
<i>Leptolingia</i>								+	+		+	+							
<i>Litholingia</i>			+					+											
<i>Saucrosmylidae</i>								+	+		+								
<i>Panfiloviidae</i>		+	+					+		+									
<i>Panfilovia</i>		+								+									
<i>Kalligrammatidae</i>								+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Kalligramma</i>								+		+		+		?				+	+
<i>Lithogramma</i>										+									
<i>Meioneurites</i>										+		+							
<i>Kalligrammula</i>								+		+		+						+	
<i>Huiyingogramma</i>								+		+									
<i>Kalligrammina</i>								Б		+									
<i>Osmyliidae</i>	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+	+	+	+		+	
<i>Sogjuta</i>	+											+							
<i>Petrushevskia</i>	+																		
<i>Mesosmylina</i>		+	+		+														
<i>Erlikosmylus</i>			+																
<i>Tengriosmylus</i>			+																
<i>Sauktangida</i>			?	+				?											
<i>Jurosmylus</i>								Б		+									
<i>Epiosmylus</i>							+	+		+									
<i>Kolbasinella</i>										+									
<i>Ensiosmylus</i>										+									
<i>Jurakempynus</i>								+		+		+							
<i>Arbusella</i>								+	+	+									
<i>Chrysopidae</i>								+		+			+		+	+	+	+	+
<i>Mesypochrysa</i>								+		+			+		+	+	+	+	+
<i>Baisochrysa</i>										+					+				
<i>Berothidae</i>								+	+	+	+	?	+		+	+	+	+	+
<i>Sinosmylites</i>								+		+	+		Б						
<i>Berothone</i>									?	+					Б				
<i>Krokhathone</i>										+									
<i>Mantispidae</i>								+		+					+		+		
<i>Mesithone</i>								Б		+					+		Б		
<i>Promantispa</i>										+									

	J1		J1-2				J2			J3				K1					
	Согюгы	Евр. лейас	Сай-Сагул	Саук-Танга	Ошин-Боро-Ула	Баян-Тэг	Кубеково	Даохутоу	Бахар	Каратау	Хоугийн-Хоггор	Шар-Тэг	Зольгофен	Пурбек	Вельд	Байса	Бон-Цаган	Исянь	Краго
<i>Polystoechotidae</i>	?						+		+		+							+	
<i>Kigrisella</i>									+										
<i>Panfilovdvia</i>									+										
<i>Paleopterochalla</i>							+		+										
<i>Osmyloides</i>									+										
<i>Frustumpsychops</i>											+								
<i>Parakseneuridae</i>			+				+			+									
<i>Shuraboneura</i>			+																
<i>Hemerobiidae</i>									+								+		
<i>Promegalomus</i>									+										
<i>Osmylopsychopidae</i>			+				+		+										
<i>Osmylopsychoides</i>			+				+		+										
<i>Psychostoechotes</i>			+																
<i>Osmylopsychostoechus</i>			+																
<i>Psychopsoid</i> i.s.	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cretapsychops</i>							+		+						+				
<i>Oligophlebiopsis</i>	+								+										
<i>Proppsychops</i>									+										
<i>Calopsychops</i>									+										
<i>Epactinophlebia</i>									+										
<i>Permithonidae</i>			+																
<i>Prohemerobiidae</i>	+										+								
<i>Prohemerobius</i>	+										+								
Familia in.sed.																			
<i>Dimidiosmylus</i>											+								
<i>Chrysoleonites</i>									+							Б			
<i>Parosmylus</i>									+										
<i>Pronymphytes</i>									+										
<i>Scapoptera</i>									+										
<i>Microsmylus</i>									+										
<i>Oshinopsychops</i>					+														
<i>Osmylites</i>							+		+			+							
<i>Macronympha</i>		Б					Б		+										
<i>Aristenymphes</i>		Б					Б		+										
<i>Nymphidae</i>							+		+			+	+		+		+	+	
<i>Mesonymphes</i>									+			+			+				
<i>Nymphites</i>							+		+			+						+	

Табл. 1. В таблице не указаны рода, описанные по крайне фрагментарным голотипам, а также "Liassopsychops" altaica Ponomarenko, 1984 из Ошин-Боро-Удзор-Улы и "Liassopsychops" makulbekovi Ponomarenko, 1992 из Баян-Тэга, которые, по-видимому, относятся к разным неописанным родам. ± - неописанный материал, Б - в местонахождении найдены близкие рода. Красным цветом выделены таксоны, относящиеся к юрской когорте, голубым - к среднеюрской-нижнемеловой, зеленым - эндемичные для средней-верхней юры Азии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выводы:

1) Из юрских местонахождений Центральной Азии описано 16 новых родов и 33 вида сетчатокрылых, впервые за пределами типового местонахождения Даохугоу обнаружены представители семейств *Grammolingiidae* и *Saucrosmylidae*.

2) Каратау, Даохугоу и три монгольских местонахождения - Шар-Тэг, Бахар и Хоутийн-Хотгор очень близки по составу фауны сетчатокрылых. Об этом свидетельствуют находки родов *Leptolingia* (*Grammolingiidae*), *Sinosmylites* (*Berothidae*), *Jurakempynus* и *Arbusella* (*Osmylidae*) в большинстве этих местонахождений. Судя по количественному составу *Neuroptera* и присутствию *Parakseneuridae* и *Saucrosmylidae*, монгольские местонахождения имеют больше сходства с Даохугоу, чем с Каратау.

3) По времени существования среди юрских сетчатокрылых Центральной Азии выделяются две когорты: юрская и среднеюрская-нижнемеловая.

а) К юрской когорте можно отнести семейства *Grammolingiidae*, *Parakseneuridae*, *Panfiloviidae* и некоторые отдельные рода, такие как *Osmylopsychoides* (*Osmylopsychopidae*) и *Sogjuta* (*Osmylidae*). Все эти таксоны существовали на протяжении большей части юрского периода и вымерли к началу мела; за исключением *Panfiloviidae*, они имели ограниченное распространение и встречаются лишь в континентальных отложениях Центральной Азии и северо-восточного Китая.

б) К среднеюрской-нижнемеловой когорте (СНК) относятся семейство *Kalligrammatidae*, подсемейство *Mesithoninae* (*Mantispidae*) и такие рода, как *Mesypochrysa* и *Baisochrysa* (*Chrysopidae*), *Nymphites* и *Mesonymphes* (*Nymphidae*), *Cretapsychops* (*Psychopsidae*). Представители СНК появляются, начиная с верхов средней юры Даохугоу (Китай) и исчезают к концу нижнего мела. Большая часть сетчатокрылых, относящихся к СНК, имела протяженные ареалы и известна из местонахождений Европы и Азии.

4) Одновременно с СНК в палеонтологической летописи возникает ряд рецентных семейств (*Berothidae*, *Chrysopidae*, *Nymphidae*) и подсемейств (*Kempyninae*, *Gumillinae* (*Osmylidae*)), которые отсутствуют в нижней юре и низах средней юры. Следовательно, в средней юре происходят существенные изменения в разнообразии сетчатокрылых.

Рекомендации.

Наименее изученной группой среди юрских сетчатокрылых остаются психопсидообразные, сетчатокрылые неясной семейственной принадлежности, для которых характерно большое число ветвей Rs и широкое костальное поле с частыми субкостальными жилками, нередко ветвящимися. Путем ревизии типового материала и описания новых находок необходимо уточнить диагноз ископаемых семейств, к которым традиционно относят мезозойских психопсидообразных (*Brongniartiellidae*, *Osmylopsychopidae* и *Prohemerobiidae*), и, возможно, выделять ряд новых семейств.

Перспективы дальнейшей разработки темы.

Темой дальнейших исследований может стать изучение триасовых и нижнемеловых фаун сетчатокрылых, что позволило бы реконструировать филогению целого ряда семейств, появляющихся в юре, а также проследить за изменением фаун ископаемых сетчатокрылых на большем временном отрезке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вахрамеев, В.А. Пыльца *Classopollis* как индикатор климата юры и мела // Советская геология. - 1980. - № 8. - С. 48-56.
2. Генкина, Р. З. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений Иссыккульской впадины (Северная Киргизия) / Р. З. Генкина. - М.: Наука, 1966. - 147 с.
3. Долуденко, М.П., Орловская Э.Р. Юрская флора Каратау / М.П. Долуденко, Э.Р. Орловская. - М.: Наука, 1976. - 264 с.
4. Долуденко, М.П., Сакулина, Г.В., Пономаренко, А.Г. Геологическое строение района уникального местонахождения позднеюрской фауны и флоры Аулие (Каратау, Южный Казахстан) / М.П. Долуденко, Г.В. Сакулина, А.Г. Пономаренко. - М.: Ротапринт ГИН АН СССР, 1990. - 38 с.
5. Ефимов, М.Б. Ископаемые крокодилы и хампсозавры Монголии и СССР / М.Б. Ефимов. — М.: Наука, 1988.-108 с.
6. Жерихин, В.В. Насекомые / В.В. Жерихин; под ред. А.П. Расницына. // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. Труды ПИН АН СССР. Т.213. - М.: Наука, 1985. - С. 100-131.
7. Залесский, Ю.М. Новые местонахождения меловых насекомых в Поволжье, Казахстане и Забайкалье // Доклады Академии наук СССР. - 1953. - Т.84, №1. - С. 1163—1166.
8. Красилов, В.А. О способах опыления у древних растений // В.А. Красилов; под ред. Болховитиновой Н.А. / Морфология и систематика ископаемых спор и пыльцы. - М.: Наука, 1973. - С. 6-9.
9. Красилов, В.А. Юрская флора Ошин-Боро-Удзюр-Улы и Джаргаланта / В.А. Красилов; под ред. А.П. Расницына. // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. Труды ПИН АН СССР. Т.213. - М.: Наука, 1985.- С. 80-85.
10. Кузичкина, Ю.М. Юрская система / Ю.М. Кузичкина; под ред. К.Д. Помазкова и др. // Геология СССР. Том XXV. Киргизская ССР. Книга 1. - М.: Недра, 1972. - С. 208-224.
11. Мартынов, А.В. Лиасовые насекомые Шураба и Кизил-Кии / Мартынов А.В. // Труды ПИН АН СССР. - 1937. - Т.7. - С. 1-232.
12. Мартынова, О.М. *Kalligrammatidae* (сетчатокрылые) из юрских сланцев Кара-Тау (Казахская ССР) // Доклады АН СССР. - 1947. - Т. 58, № 9. - С. 2055-2058.
13. Мартынова, О.М. Материалы по эволюции *Mecoptera* / О.М. Мартынова // Труды ПИН АН СССР. - 1948. -Т.14. - С. 1-76.
14. Мартынова, О.М. Мезозойские сетчатокрылые (*Neuroptera*) и их значение для понимания филогении и систематики отряда / О.М. Мартынова // Труды ПИН АН СССР. - 1949. - Т. 20. - С. 150-170.

15. Мартынова, О.М. Пермские сетчатокрылые СССР / О.М. Мартынова // Труды ПИН АН СССР. - 1952. - Т. 40. - С. 197-237.
16. Мартынова, О.М. Новые насекомые из пермских и мезозойских отложений СССР / О.М. Мартынова // Материалы к "Основам палеонтологии". -1958. - Т.2. - С. 69–94.
17. Панфилов, Д.В. Каллиграмматиды (Neuroptera, Kalligrammatidae) из юрских отложений Каратау/ Д.В. Панфилов; под ред Б.Б. Родендорфа // Юрские насекомые Каратау. – М.: Наука, 1968. - С. 166-174.
18. Панфилов, Д.В. Новые представители сетчатокрылых (Neuroptera) из юры Каратау / Панфилов Д.В.; под ред. В.А. Топачевского // Ископаемые насекомые мезозоя . – Киев: Наукова думка, 1980. - С. 82 – 111.
19. Полянский, Б.В., Долуденко, М.П. О седиментогенезе верхнеюрских карбонатных флишоидных отложений хр. Каратау (Южный Казахстан) // Литология и полезные ископаемые. - 1978. - № 3. - С. 78-88.
20. Пономаренко, А.Г. Сетчатокрылые из юры Восточной Азии // Палеонтологический журнал. - 1984. - №3. - С.64-73.
21. Пономаренко, А.Г. Сетчатокрылые из юры Сибири и Западной Монголии А.Г. Пономаренко; под ред. А.П. Расницына //Юрские насекомые Сибири и Монголии. - М.: Наука, 1985. - С. 91–96.
22. Пономаренко, А.Г. Сетчатокрылые (Insecta, Neuroptera) из нижнего мела Забайкалья // Палеонтологический журнал. - 1992. - №3. - С. 43-50.
23. Пономаренко, А.Г. Новые сетчатокрылые (Insecta, Neuroptera) из мезозоя Монголии / А.Г. Пономаренко, под ред. Т.А. Грунта// Новые таксоны ископаемых беспозвоночных Монголии. - М.: Наука, 1992. - С. 101-111.
24. Пономаренко, А.Г., Сукачева И.Д., Башкуев А.С. Особенности фауны верхнеюрского местонахождения Каратау (Казахстан) // Материалы Первого всерос. совещания «Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии». - М.: ГИН РАН, 2005. - С. 195-197.
25. Пономаренко, А. Г. Предполагаемая личинка вислокрылки (Insecta, Megaloptera) из юрского местонахождения Шар-Тэг, Юго-Западная Монголия // Палеонтологический журнал. - 2012. - № 4. - С. 48-51.
26. Попов, Ю.А. Юрские клопы и пелоридииновые Южной Сибири и Западной Монголии /Ю.А. Попов; под ред. А.П. Расницына // Юрские насекомые Сибири и Монголии . - М.: Наука, 1985. - С.28-47.
27. Притыкина, Л.Н. Стрекозы-изофлебииды позднего мезозоя Восточного Забайкалья (Odonata: Isophlebiidae) // Палеонтологический журнал. - 2006. - № 6. - С. 52–59.
28. Расницын, А.П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых / А.П.

Расницын, под ред. А.Г. Пономаренко. - М.: Наука, 1988. - С. 191-207.

29. Расницын, А.П., Красилов, В.А. Первое подтверждение филлофагии домеловых насекомых: листовые ткани в кишечнике верхнеюрских насекомых из Южного Казахстана // Палеонтологический журнал. - 2000. - №3. - С.73-81.

30. Сеница, С.М. Местонахождение Ошин-Боро-Удзюр-Ула // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. Труды ПИН АН СССР. Т.213 / С.М. Сеница; под ред. А.П. Расницына. - М.: Наука, 1985. - С. 36-41.

31. Сеница, С.М. Юра и нижний мел Центральной Монголии / С.М. Сеница. - М.: Наука, 1993. - 239 с.

32. Синиченкова, Н.Д. Историческое развитие веснянок. / Н.Д. Синиченкова. //Труды ПИН АН СССР. Т.221. - М.: Наука, 1987. - 143 с.

33. Содов, Ж. К. стратиграфии и палеоботанической характеристике юрских отложений Монголии // Ж.К. Содов; под ред. Н.А. Маринова и др. Геология и полезные ископаемые МНР. Вып. III. - М., Недра, 1990. - С. 163-167.

34. Сукачева, И.Д., Расницын А.П. 2004. Юрские насекомые (Insecta) местонахождения Сай-Сагул (Киргизия, Южная Фергана) // Палеонтологический журнал. - N 2. - С. 64-68.

35. Храмов, А.В. Новое сетчатокрылое (Insecta: Neuroptera: Grammolingiidae) из верхней юры Монголии // Палеонтологический журнал. - 2010. - № 2. - С. 64–66.

36. Храмов, А. В. Два новых сетчатокрылых (Insecta: Neuroptera) из верхнеюрского местонахождения Шар-Тэг (Монголия) // Палеонтологический журнал. - 2011. - № 2. - С. 52-56.

37. Храмов, А.В. Сетчатокрылые семейства Osmylidae (Insecta: Neuroptera) из верхней юры Азии // Палеонтологический журнал. - 2014. - № 3. - С. - 77-86.

38. Юрские континентальные отложения востока Средней Азии (Датировка, расчленение, корреляция) / Под ред. М.М. Алиева и др. - М.: Наука, 1981. - 187 с.

39. Adams, P. A. A review of the Mesochrysinæ and Nothochrysinæ (Neuroptera: Chrysopidae) // Bulletin of The Museum of Comparative Zoology. - 1967. - Vol. 135. - P. 215-238.

40. Alvin, K. L. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology // Review of Palaeobotany and Palynology. - 1982. - V. 37. - P. 71-98.

41. Ansorge, J. Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland) // Neue Paläontologische Abhandlungen. - 1996. - Bd. 2. - S. 1-132 S.

42. Ansorge, J. Insects from the Lower Toarcian of middle Europe and England // Acta Zoologica Cracoviensia. - 2003. - Vol. 46 (Supplement). - P. 291—310.

43. Ansorge, J., Schlüter, T. The earliest chrysopid: Liasso-chrysa stigmatica n. g., n.sp. from the Lower Jurassic of Dobbertin, Germany // Neuroptera International. - 1990. - V. 6. - P. 87–93.

44. Archibald, S.B., Makarkin, V.N. Tertiary Giant Lacewings (Neuroptera: Polystoechotidae):

- revision and description of new taxa from western North America and Denmark // *Journal of Systematic Palaeontology*. - 2006. - Vol. 4, №2. - P. 119–155.
45. Archibald, S.B., Makarkin, V.N., Greenwood, D.R. et al. The red queen and court jester in green lacewing evolution: bat predation and global climate change // *Palaios*. - 2014. - Vol. 29, №5. - P. 185–191.
46. Aspöck, U., Aspöck, H. Studies on new and poorly-known Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) from subsaharan Africa // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. - 1997. - Vol. 99(B). - P. 1–20.
47. Aspöck, U., Mansell, M. W. A revision of the family Rhachiberothidae Tjeder, 1959, stat.n. (Neuroptera) // *Systematic Entomology*. - 1994. - Vol. 19, № 3. - P. 181-206.
48. Aspöck, U., Plant, J.D., Nemeschkal, H. L. Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera) // *Systematic Entomology*. - 2001. - Vol. 26. - P. 73-86.
49. Azar, D., Nel, A., Solignac, M. A new Coniopterygidae from Lebanese amber *Acta geologica Hispanica*. - 2000. - Vol. 35. - P. 31-36.
50. Barrett, P.M., McGowan, A. J., Page V. Dinosaur diversity and the rock record // *Proceedings of the Royal Society B*. - 2009. - Vol. 276, № 1667. - P. 2667–2674.
51. Batten, D. J. Spores and pollen from the Crato Formation: biostratigraphic and palaeoenvironmental implications /D.J. Batten; ed. Martill D.M., Bechly G., Loveridge R.F. // *The Crato fossil beds of Brazil: window into an ancient world*. - Cambridge: Cambridge University Press, 2007. - P. 566-573.
52. Bennett, S. C. A second specimen of the pterosaur *Anurognathus ammoni* // *Palaontologische Zeitschrift*. - 2007. - Vol. 81.- P. 376–398.
53. Beutel, R.G., Zimmermann, D., Krauß, M. et al. Head morphology of *Osmylus fulvicephalus* (Osmylidae, Neuroptera) and its phylogenetic implications // *Organisms Diversity & Evolution*. - 2010. - Vol. 10. - P. 311-329.
54. Bode, A. Die Insektenfauna des Ostniedersächsischen oberen Lias // *Palaeontographica*. - 1953. - Bd. 103. - S. 1-375.
55. Bonis, N. R., Kürschner, W. M. Vegetation history, diversity patterns, and climate change across the Triassic/Jurassic boundary // *Paleobiology*. - 2012. - Vol. 38. - P. 240-264.
56. Buys, S. C. Observations on the biology of *Anchieta fumosella* (Westwood 1867) (Neuroptera Mantispidae) from Brazil // *Tropical Zoology*. - 2008. - Vol. 21. - P. 91-95.
57. Carpenter, F. M. A Jurassic neuropteran from the lithographic limestone of Bavaria // *Psyche*. - 1929. - Vol. 36. - P. 190-194.
58. Carpenter, F.M. Osmylidae of the Florissant shales, Colorado (Insecta- Neuroptera) // *American Journal of Science*. - 1943. - Vol. 241. - P. 753–760.

59. Cockerell, T.D.A. The Jurassic insects of Turkestan // *Psyche*. - 1928. - Vol. 35. - P. 126–130.
60. Cover, R. M., Resh, V. H. Global diversity of dobsonflies, fishflies, and alderflies (Megaloptera; Insecta) and spongillaflies, nevrorthids, and osmylids (Neuroptera; Insecta) in freshwater // *Hydrobiologia*. - 2008. - Vol. 595. - P. 409-417.
61. Devetak, D., Duelli, P. Intestinal contents of adult *Osmylus fulvicephalus* (Scop.) (Neuroptera, Osmylidae) // *Annales Series Historia Naturalis*. - 2007. - Vol. 17, №1. - P. 93-97.
62. Dobruskina, I.A. Keuper (Triassic) Flora from Middle Asia (Madygen, Southern Fergana) // *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*. - 1995. - Vol. 5. - P. 1-49.
63. Efimov, M. B. The Jurassic crocodylomorphs of inner Asia // *Museum of Northern Arizona Bulletin*. - 1996. - Vol. 60. - P. 305-310.
64. Eisner, T., Hicks, K., Eisner, M. et al. "Wolf-in-Sheep's-Clothing" Strategy of a Predaceous Insect Larva // *Science*. - 1978. - Vol. 199. - P. 790-794.
65. Engel, M.S. The dustywings in Cretaceous Burmese amber (Insecta: Neuroptera: Coniopterygidae) // *Journal of Systematic Palaeontology*. - 2004. - Vol. 2. - P. 133–136.
66. Engel, M.S. A remarkable kalligrammatid lacewing from the Upper Jurassic of Kazakhstan (Neuroptera: Kalligrammatidae) // *Transactions of the Kansas Academy of Science*. - 2005. - Vol. 108. - P. 59–62.
67. Engel, M.S., Huang, D., Lin, Q. A New Genus and Species of Aetheogrammatidae from the Jurassic of Inner Mongolia, China (Neuroptera) // *Journal of the Kansas Entomological Society*. — 2011. — Vol. 84, № 4. — P. 315–319.
68. Engel, M.S., Nel, A., Azar, D. et al. New, primitive termites (Isoptera) from Early Cretaceous ambers of France and Lebanon // *Palaeodiversity*. - 2011. - Vol. 4. - P. 39-49.
69. Engel, M. S., Grimaldi, D. A. The neuropterid fauna of Dominican and Mexican amber (Neuropterida, Megaloptera, Neuroptera) // *American Museum Novitates*. - 2007. - № 3587. - P. 1-58.
70. Eskov, K. Yu. Geographical history of insects / K. Yu. Eskov; ed. Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. // *History of Insects*. - Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. - P. 427–435.
71. Gratshev, V.G., Zherikhin, V.V. New fossil mantids (Insecta, Mantida [sic]) // *Paleontological Journal*. - 1993. - Vol. 27. - P. 148-165.
72. Grimaldi, D. A Revision of Cretaceous Mantises and Their Relationships, Including New Taxa (Insecta: Dictyoptera: Mantodea) // *American Museum Novitates*. - 2003. - № 3412. - P. 1-47.
73. Grimaldi, D. A., Engel, M. S. *Evolution of the Insects*. – Cambridge: Cambridge University Press, 2005. – 755 P.
74. Grimaldi, D.A., Ross, A. J. *Raphidiomimula*, a new genus of enigmatic roach in

- Cretaceous amber from Myanmar (Burma) (Insecta: Blattodea: Raphidiomimidae) // *Journal of Systematic Palaeontology*. - Vol. 2. - P. 101–104.
75. Gubin, Yu.M., Sinitza, S.M. Shar Teg: A Unique Mesozoic Locality of Asia // *Museum of Northern Arizona Bulletin*. - 1996. - Vol. 60.- P. 311–318.
76. Hagen, H. A. Ueber die Neuroptern aus dem lithographischen Schiefer in Bayern // *Palaeontographica*. - 1862. - Vol.10. - S. 96-145.
77. Handlirsch, A. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Palaeontologen und Zoologen. Bd. 1-3. / A. Handlirsch. – Leipzig: Engelmann, 1906-1908. - 1430 S.
78. Handlirsch, A. Eine neue Kalligrammide (Neuroptera) aus dem Solnhofener Plattenkalke // *Senckenbergiana*. - 1919. - Vol. 1. - P. 61–63.
79. Haring, E., Aspöck, U. Phylogeny of the Neuropterida: a first molecular approach // *Systematic Entomology*. - 2004. - Vol. 29. - P. 415-430.
80. Hayashi, M., Nomura, M. Larvae of the green lacewing *Mallada desjardinsi* (Neuroptera: Chrysopidae) protect themselves against aphid-tending ants by carrying dead aphids on their backs // *Applied Entomology and Zoology*. - 2011. - Vol. 46, №3. - P. 407-413.
81. Heads, S. W., Martill, D. M., Loveridge, R. F. An exceptionally preserved antlion (Insecta, Neuroptera) with colour pattern preservation from the Cretaceous of Brazil // *Palaeontology*. - 2005. - Vol. 48. - P. 1409–1417.
82. Hong, Y. Mesozoic fossil insects of Jiuquan Basin in Gansu Province / Y. Hong. - Beijing: Geological Publishing House, 1982. - 187 P. [На китайском, с английской аннотацией].
83. Hong, Y. Middle Jurassic fossil insects in North China / Y. Hong. - Beijing: Geological Publishing House, 1983. - 233 P. [На китайском, с английской аннотацией].
84. Hou, W. J., Yao, Y. Z., Zhang, W. T. et al. The earliest fossil flower bugs (Heteroptera: Cimicomorpha: Cimicoidea: Vetanthororidae) from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China // *European Journal of Entomology*. - 2012. - Vol. 109. - P. 281-288.
85. Huang, D. Y., Nel, A., Shen, Y. B. et al. Discussions on the age of the Daohugou fauna — evidence from invertebrates // *Progress in Natural Science*. - 2006. - Special Issue. - P. 308–312.
86. Jarzembowski, E. A. A new Wealden fossil lacewing // *Tunbridge Wells and Rusthall Commons. A History and Natural History* / Ed. M. L. J. Rowlands. - Tunbridge Wells: Tunbridge Wells Museum and Art Gallery, 2001. - P. 56–58.
87. Jepson, J.E., Makarkin, V.N., Jarzembowski E.A. New lacewings (Insecta: Neuroptera) from the Lower Cretaceous Wealden supergroup of Southern England // *Cretaceous Research*. - 2009. - Vol. 30. - P. 1325–1338.
88. Jepson, J. E., Makarkin, V. N., Coram, R. A. Lacewings (Insecta: Neuroptera) from the Lower Cretaceous Purbeck Limestone Group of southern England // *Cretaceous Research*. - 2012. - Vol. 34. - P. 31-47.

89. Jepson, J.E., Heads, S.W., Makarkin, V.N. et al. New fossil mantidflies (Insecta: Neuroptera: Mantispidae) from the Mesozoic of north-eastern China // *Palaeontology*. - 2013. - Vol. 56. - P. 603–613.
90. Khramov, A. V. New mantidflies (Neuroptera: Mantispidae) from the Upper Jurassic of Kazakhstan / *Insect Systematics and Evolution*. - 2013. - Vol.44. - P.221-230.
91. Khramov, A. V. Early osmylids (Neuroptera: Osmylidae) from the Lower-Middle Jurassic of Kyrgyzstan // *Russian Entomological Journal*. - 2014. - Vol. 23. - P. 53-60.
92. Kimmins, D.E. A revision of the osmylid subfamilies Stenosmylinae and Kalosmylinae // *Novitates Zoologicae*. - 1940. - Vol. 42. - P. 165–201.
93. Klimaszewski, J., Kevan, D.K. A new lacewing-fly (Neuroptera: Planipennia) from Canadian Cretaceous Amber, with an analysis of its fore wing characters // *Entomological News*. - 1986. - Vol. 97. - P. 124–132.
94. Kravchinsky, V.A., Cogné, J.-P., Harbert W. P. et al. Evolution of the Mongol–Okhotsk Ocean as constrained by new palaeomagnetic data from the Mongol–Okhotsk suture zone, Siberia // *Geophysical Journal International*. - 2002. - Vol. 148, №1. - P. 34-57.
95. Kvaček, J. *Frenelopsis alata* and its microsporangiate and ovuliferous reproductive structures from the Cenomanian of Bohemia (Czech Republic, Central Europe) // *Review of Palaeobotany and Palynology*. - 2000. - Vol.112. - P. 51-78.
96. Labandeira, C. C. The Pollination of Mid-Mesozoic Seed Plants and the Early History of Long-proboscid Insects // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. - 2010. - Vol. 97, №4. - P. 469-513.
97. Labandeira, C.C., Kvaček, J., Mostovski, M.B. Pollination drops, pollen, and insect pollination of Mesozoic gymnosperms // *Taxon*. - 2007. - Vol. 56, №3. - P. 663-695.
98. Lambkin, K.J. A revision of the Australian Mantispidae (Insecta: Neuroptera) with a contribution to the classification of the family. I. General and Drepanicinae. *Australian Journal of Zoology Supplementary Series*. - 1986a. - Vol. 116. - P. 1–142.
99. Lambkin, K.J. A revision of the Australian Mantispidae (Insecta: Neuroptera) with a contribution to the classification of the family. II.* Calomantispinae and Mantispinae // *Australian Journal of Zoology Supplementary Series*. - 1986b. - Vol. 117. - P. 1–113.
100. Lambkin, K. J. A re-examination of *Euporismites balli* Tillyard from the Palaeocene of Queensland (Neuroptera: Osmylidae: Kempyninae) // *Neuroptera International*. - 1987. - Vol. 4, № 4. - P. 295-300.
101. Lambkin, K. J. A re-examination of *Lithosmylidia Riek* from the Triassic of Queensland with notes on Mesozoic 'osmylid-like' fossil Neuroptera (Insecta: Neuroptera) // *Memoirs of the Queensland Museum*. - 1988. - Vol. 25. - P. 445-458.
102. Lambkin, K.J. Re-examination of the venation of *Osmylopsychops spillerae* Tillyard from the Triassic of Queensland // *Memoirs of the Queensland Museum*. - 1992. - Vol.32, №1. - P.183-

188.

103. Lambkin, K. J. Psychopoid Neuroptera (Psychopsidae, Osmylopsycoptidae) from the Queensland Triassic // *Australian Entomologist*. - 2014. - Vol. 41, №1. - P. 57-76.

104. LaPolla, J. S., Dlussky, G.M., Perrichot, V. Ants and the Fossil Record // *Annual Review of Entomology*. - 2013. - Vol. 58. - P. 609-630.

105. Li, J., Batten, D. J. Palynological evidence of an Early Cretaceous age for the Yixian Formation at Sihetun, western Liaoning, China // *Cretaceous Research*. - 2007. - Vol. 28. - P. 333-338.

106. Li, W., Liu, Z. The Cretaceous palynofloras and their bearing on stratigraphic correlation in China // *Cretaceous Research*. - 1994. - Vol. 15. - P. 333-365.

107. Liang, J.-H., Vršansky, P., Ren, D. et al. A new Jurassic carnivorous cockroach (Insecta, Blattaria, Raphidiomimidae) from the Inner Mongolia in China // *Zootaxa*. - 2009. - Vol. 1974. - P. 17-30.

108. Liu, Y., Shi, C., Ren, D. A new lacewing (Insecta: Neuroptera: Grammolingiidae) from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China // *Zootaxa*. - 2011. - Vol. 2897. - P. 51–56.

109. Liu, Y.-Q., Kuang, H.-W., Jiang, X.-J. et al. Timing of the earliest known feathered dinosaurs and transitional pterosaurs older than the Jehol Biota // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. - 2012. - Vol. 323-325. - P. 1-12.

110. Makarkin, V.N. *Baissoleon cretaceus* gen. and in press Fossil Neuroptera from the Lower Cretaceous of Baisa, East Siberia. 2. Nymphitidae. *Annales de la Société Entomologique de France*. - 1990. - Vol. 26. - P. 125–126.

111. Makarkin, V. N. Upper Cretaceous Neuroptera from Russia and Kazakhstan // *Annales de la Société entomologique de France*. - 1994. - Vol. 30. - P. 283–292.

112. Makarkin, V.N. Fossil Neuroptera of the Lower Cretaceous of Baisa, East Siberia. Part 5. Mantispidae // *Russian Entomological Journal*. - 1996. - Vol. 5. - P. 91–93.

113. Makarkin, V. N. 1997. Fossil Neuroptera of the Lower Cretaceous of Baisa, East Siberia. Part 3. Chrysopidae // *Spixiana*. - 1997. - Vol. 20. - P. 107–118.

114. Makarkin, V.N. Fossil Neuroptera of the Lower Cretaceous of Baisa, East Siberia. Part 6. Mesithonidae (Insecta) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. - 1999. - Vol. 12. - P. 705–712.

115. Makarkin, V.N. New psychopoid Neuroptera from the Early Cretaceous of Baissa, Transbaikalia // *Annales de la Société entomologique de France*. - 2010. - Vol. 46. - P. 256-261.

116. Makarkin, V.N. A new fossil genus of Osmylidae (Neuroptera) from the Early Cretaceous of Baissa, Transbaikalia // *Far Eastern Entomologist*. - 2014. - № 278. - P. 8-12.

117. Makarkin, V.N. A new fossil green lacewing (Neuroptera: Chrysopidae) from the Eocene

Tadushi Formation, eastern Sikhote-Alin // *Far Eastern Entomologist*. - 2014b. - Vol. 272. - P. 1-7.

118. Makarkin, V.N., Archibald, S.B. Substitute names for three genera of fossil Neuroptera, with taxonomic notes // *Zootaxa*. – 2005. – Vol. 1054. - P. 15-23.

119. Makarkin, V. N., Archibald, S. B. A Diverse New Assemblage of Green Lacewings (Insecta, Neuroptera, Chrysopidae) from the Early Eocene Okanagan Highlands, Western North America // *Journal of Paleontology*. - 2013. - Vol. 87. - P. 123–146.

120. Makarkin, V.N. , Kupryjanowicz, J. A new mantispid-like species of Rhachiberothinae from Baltic amber (Neuroptera, Berothidae), with a critical review of the fossil record of the subfamily // *Acta Geologica Sinica*. - 2010. - Vol. 84. - P. 655–664.

121. Makarkin, V.N., Menon, F. New species of the Mesochrysopidae (Insecta, Neuroptera) from the Crato Formation of Brazil (Lower Cretaceous), with taxonomic treatment of the family // *Cretaceous Research*. - 2005. - Vol. 26. - P. 801-812.

122. Makarkin, V. N., Menon, F. First record of fossil ‘rapismatid-like’ Ithonidae (Insecta, Neuroptera) from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil // *Cretaceous Research*. - 2007. - Vol. 28. - P. 743-753.

123. Makarkin, V.N., Ren, D., Yang, Q. Two New Species of Kalligrammatidae (Neuroptera) From the Jurassic of China, With Comments on Venational Homologies // *Annals of the Entomological Society of America*. – 2009. – Vol.102, №6. – P. 964-969.

124. Makarkin, V.N., Yang, Q., Peng, Y.Y. et al. A comparative overview of the neuropteran assemblage of the Early Cretaceous Yixian Formation (China), with description of a new genus of Psychopsidae (Insecta: Neuroptera) // *Cretaceous Research*. - 2012. - Vol. 35. - P. 57–68.

125. Makarkin, V.N., Yang, Q., Ren, D. Two new species of Sinosmylites Hong (Neuroptera, Berothidae) from the Middle Jurassic of China, with notes on Mesoberothidae // *ZooKeys*. - 2011. - Vol. 130. - P. 199–215.

126. Makarkin, V.N., Yang, Q., Shi, C. et al. The presence of the recurrent veinlet in the Middle Jurassic Nymphidae (Neuroptera): a unique character condition in Myrmeleontoidea // *ZooKeys*. - 2013. - Vol. 325. - P. 1–20.

127. Makarkin, V. N., Yang, Q., Ren, D. A new Cretaceous family of enigmatic two-winged lacewings (Neuroptera) // *Fossil Record*. - 2013a. - Vol. 16, № 1. - P. 67-75.

128. Makarkin, V.N., Yang, Q., Ren, D. 2014. A new basal osmylid neuropteran insect from the Middle Jurassic of China linking Osmylidae to the Permian-Triassic Archeosmylidae // *Acta Palaeontologica Polonica*. - 2014. - Vol.59, №1. - P.209–214.

129. Makarkin, V.N., Wedmann, S. First record of the genus Sympherobius (Neuroptera: Hemerobiidae) from Baltic amber // *Zootaxa*. - 2009. - Vol. 2078. - P. 55-62.

130. Martins-Neto, R. G. Remarks on the neuropterofauna (Insecta, Neuroptera) from the Brazilian Cretaceous, with keys for the identification of the known taxa // *Acta Geologica Hispanica*. - 2000. - Vol. 35. - P. 97-118.

131. Martins-Neto, R. G. The Santana Formation paleoentomofauna reviewed. Part I. Neuropteroida (Neuroptera and Raphidioptera): systematic and phylogeny, with descriptions of new taxa // *Acta Geologica Leopoldensia*. - 2002. - Vol. 25. - P. 35–66.
132. Martins-Neto, R. G. New Neuroptera (Nymphidae and Araripeneuridae) from Santana Formation (Lower Cretaceous, Araripe basin, northeast Brasil) // *Gaea - Journal of Geoscience*. - 2005. - Vol. 1. - P. 5-10.
133. Martins-Neto, R. G., Rodrigues, V. Z. New Neuroptera (Insecta, Osmylidae and Mesochrysopidae) from the Santana Formation, Lower Cretaceous of northeast Brazil // *Gaea - Journal of Geoscience*. - 2009. - Vol. 5. - P. 15-20.
134. Martins-Neto, R. G., Rodrigues, V. Z. New neuropteran insects (Osmylidae, Palaeoleontidae, Araripeneuridae and Psychopsidae) from the Santana Formation, Early Cretaceous NE Brazil // *Gaea – Journal of Geoscience*. - 2010. - Vol. 6. - P. 1-8.
135. Martynov, A.V. To the knowledge of fossil insects from Jurassic beds in Turkestan. Order Neuroptera. *Известия АН СССР*. - 1925. - Т. 19. - С. 590–598.
136. Martynov, A.V. Jurassic fossil insects from Turkestan. Order Neuroptera. *Известия АН СССР*. - 1927. - Т. 21. - С. 764–768.
137. Martynov, A. V. Permian fossil insects of north-east Europe. *Труды Геологического Музея, Т. IV*. – Л.: Издательство Академии Наук СССР, 1928. - 118 с.
138. Meinander, M. Fossil Coniopterygidae (Neuroptera) // *Notulae Entomologica*. - 1975. - Vol. - 55. - P. 53–57.
139. Menon, F., Makarkin, V. N. New fossil lacewings and antlions (Insecta, Neuroptera) from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil // *Palaeontology*. - 2008. - Vol. 51. - P. 149-162.
140. Menon, F., Martill, D. M. Taphonomy and preservation of Crato Formation arthropods // *The Crato fossil beds of Brazil: window into an ancient world* / Ed. Martill D.M., Bechly G., Loveridge R.F. - Cambridge: Cambridge University Press, 2007. - P. 79-96.
141. Menon, F., Martins-Neto, R. G., Martill, D. A new Lower Cretaceous Nymphid (Insecta, Neuroptera, Nymphidae) from the Crato Formation of Brazil // *Gaea - Journal of Geoscience*. - 2005. - Vol. 1. - P. 11-15.
142. Mohr, B. A. R., Bernardes-de-Oliveira, M. E. C., Loveridge, R. F. The macrophyte flora of the Crato Formation // *The Crato fossil beds of Brazil: window into an ancient world* / Ed. Martill D.M., Bechly G., Loveridge R.F. - Cambridge: Cambridge University Press, 2007. - P. 537-565.
143. Monserrat, V.J. Nuevos datos sobre algunas especies de la familia Berothidae (Insecta: Neuroptera) // *Heteropterus Revista de Entomología*. - 2006. - Vol. 6. - P. 173–207.
144. Na, Y., Manchester, S., Sun, C. Middle Jurassic palynology of the Daohugou area, Inner Mongolia, China, with palaeogeographical, paleoecological and paleoclimatic implications. 2014. URL: <http://www.2014.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=3> (дата обращения: 20.11.2014)

145. Nel, A., Delclos, X., Hutin, A. Mesozoic chrysopid-like Planipennia: a phylogenetic approach (Insecta: Neuroptera) // *Bulletin de la Société Entomologique de France*. - 2005. - Vol. 41. - P. 29-69.
146. Nel, A., Henrotay, M. Les Chrysopidae mésozoïques. État actuel des connaissances. Description d'un nouveau genre et nouvelle espèce dans le Jurassique inférieur (Lias) (Insecta: Neuroptera) // *Annales de la Société Entomologique de France*. - 1994. - Vol. 30. - P. 293–318.
147. Nel, A., Jarzembowski, E. New fossil Sisyridae and Nevrothidae Insecta Neuroptera from Eocene Baltic amber and Upper Miocene of France // *European Journal of Entomology*. -1997. - Vol. 94. - P. 287-294.
148. Nel, A., Menier, J. J., Waller, A. et al. New fossil spongilla-flies from the lowermost Eocene amber of France (Insecta, Neuroptera, Sisyridae) // *Geodiversitas*. - 2003. - Vol. 25. - P. 109-117.
149. Nel, A., Perrichot, V., Azar, D. New and poorly known fossil Coniopterygidae in Cretaceous and Cenozoic ambers (Insecta: Neuroptera) // *Annales Zoologici*. - 2005a. - Vol.55. - P. 1-7.
150. Nel, A., Perrichot, V., Azar, D., Néraudeau, D. New Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) in early Cretaceous and early Eocene ambers from France and Lebanon // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. - 2005b. - Vol. 235, № 1. - P. 51-85.
151. New, T. R. A revision of the Australian Osmylidae: Kempyninae (Insecta: Neuroptera) // *Australian Journal of Zoology*. – 1983. – Vol.31. – P. 393-420.
152. Oberprieler, S.K., Yeates, D.K. Calosargus talbragarensis New Species: the First Brachyceran Fly from the Jurassic of Australia (Diptera, Archisargidae) // *Journal of Paleontology*. -2012. - Vol. 86, № 4. - P. 641-645.
153. Oswald, J. D. The Brown Lacewing Genus Notiobiella (Neuroptera: Hemerobiidae) from Dominican Amber // *Journal of the New York Entomological Society*. - 1999. - Vol. 107, №4. - P. 297-303.
154. Oswald, J. D. Revision and Cladistic Analysis of the World Genera of the Family Hemerobiidae (Insecta: Neuroptera) // *Journal of the New York Entomological Society*. - 1993. - Vol. 101. - P. 143-299.
155. Peng, Y., Makarkin, V.N., Wang, X. et al. A new fossil silky lacewing genus (Neuroptera, Psychopsidae) from the Early Cretaceous Yixian Formation of China // *ZooKeys*. - 2011. - Vol. 130. - P. 217–228.
156. Peng, Y., Makarkin, V.N., Yang, Q. et al. A new silky lacewing (Neuroptera: Psychopsidae) from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China // *Zootaxa*. - 2010. - Vol. 2663. - P.59-67.
157. Penney, D., Selden, P.A. The oldest linyphiid spider, in Lower Cretaceous Lebanese amber (Araneae, Linyphiidae, Linyphiinae) // *Journal of Arachnology*. - 2002. - Vol. 30. - P. 487-493.
158. Pérez-de la Fuentea, R., Delclòs, X., Peñalver, E. Early evolution and ecology of

- camouflage in insects // Proceedings of the National Academy of Sciences. - 2012. - Vol. 109. - P. 21414–21419.
159. Pérez-de la Fuentea, R., Delclòs, X., Peñalver, E. et al. Neuroptera from Early Cretaceous Spanish amber. The 6th International Congress on Fossil Insects, Arthropods and Amber. Abstract Book. - 2013. - P. 56-57.
160. Poinar, G. J., Buckley, R. *Doratomantispa burmanica* n. gen., n. sp. (Neuroptera: Mantispidae), a new genus of mantidflies in Burmese amber // Historical Biology. - 2011. - Vol. 23. - P. 169-176.
161. Poinar, G. O., Stange, L. A. A new antlion from Dominican amber (Neuroptera: Myrmeleontidae) // Experientia. - 1996. - Vol.52. - P. 383-386.
162. Poivre, C. Morphologie externe comparée de *Gerstaeckerella gigantea* Enderlein (Plannipenia, Mantispidae) // Annales de la Société Entomologique de France. - 1978. - Vol. 14. - P. 191–206.
163. Ponomarenko, A. G. Upper Liassic neuropterans (Insecta) from Lower Saxony, Germany // Russian Entomological Journal. - 1995. - Vol. 4. - P. 73-89
164. Ponomarenko, A. G. On some Neuroptera (Insecta) from Upper Jurassic Solnhofen Limestone // Annals of the Upper Silesian Museum. - 2003. - Vol. 12. - P. 87-100.
165. Rasnitsyn, A.P. Order Jurinida M. Zalesky, 1928 (= Glosselytrodea Martynov, 1938) History of Insects / Ed. Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. - Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. - P. 189–192.
166. Rasnitsyn, A.P. Hymenopterous insects (Insecta: Vespida) in the Upper Jurassic deposits of Shar Teg, SW Mongolia // Russian Entomological Journal. - 2008. - Vol. 17, № 3. - P. 299—310.
167. Raup, D. M. 1978. Cohort analysis of generic survivorship. Paleobiology. - 1978. - № 4. - P. 1-15.
168. Ren, D. A new lacewing family (Neuroptera) from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China // Entomologia Sinica. - 2002. - Vol. 9. - P. 53–67.
169. Ren, D. 2003. Two new Late Jurassic genera of kalligrammatids from Beipiao, Liaoning (Neuroptera: Kalligrammatidae) // Acta Zootaxonomica Sinica. - 2003. - Vol. 28. - P. 105–109.
170. Ren, D., Engel, M. S. A split-footed lacewing and two epiosmylines from the Jurassic of China (Neuroptera) // Annales Zoologici. – 2007. – Vol. 57. – P. 211-219.
171. Ren, D., Engel, M.S. A second antlion from the Mesozoic of northeastern China (Neuroptera: Myrmeleontidae) // Alavesia. – 2008a. - №2. – P. 183-186.
172. Ren, D., Engel, M.S. Aetheogrammatidae, A New Family of Lacewings from the Mesozoic of China (Neuroptera: Myrmeleontiformia) // Journal of the Kansas Entomological Society. – 2008b. – Vol. 81, №3. – P. 161-167.
173. Ren, D., Guo, Z.G. On the new fossil genera and species of Neuroptera (Insecta) from the

Late Jurassic of northeast China // *Acta Zootaxonomica Sinica*. - 1996. - Vol. 21. - P. 461–479.

174. Ren, D., Labandeira, C.C., Santiago-Blay J.A. et al. Before Angiosperms: Eurasian, Long-Proboscid Scorpionflies // *Science*. - 2009. - Vol. 326. - P.840-847.

175. Ren, D., Yin, J.-C. A new Middle Jurassic species of *Epismylus* from Inner Mongolia, China (Neuroptera: Osmylidae) // *Acta Zootaxonomica Sinica*. - 2002. - Vol. 27. - P. 274-277.

176. Reynoso-Velasco, D., Contreras-Ramos, A. Mantispidae (Neuroptera) of Mexico: Distribution and Key to Genera // *Annals of the Entomological Society of America*. - 2008. - Vol. 101. - P. 703–712.

177. Rumbucher, K. Hemerobiidae (Insecta, Planipennia), eine bisher noch nicht entdeckte Familie der Santana Formation aus der brasilianischen Unterkreid // *Bericht der Naturforschenden Gesellschaft Augsburg*. - 1995. - Vol. 55. - S. 46–61.

178. Schellhorn, R., Schwarz-Wings, D., Maisch, M. W. et al. Late Jurassic *Sunosuchus* (Crocodylomorpha, Neosuchia) from the Qigu Formation in the Junggar Basin (Xinjiang, China) // *Fossil Record*. - 2009. - Vol. 12, № 1. - P. 59-69.

179. Schootbrugge, B., Bailey, T. R., Rosenthal, Y. et al. Early Jurassic climate change and the radiation of organic-walled phytoplankton in the Tethys Ocean // *Paleobiology*. - 2005. - Vol. 31. - P. 73–97.

180. Shcherbakov, D.E. Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // *Alavesia*. - 2008. - Vol. 2. - P. 113–124.

181. Shi, C. F., Béthoux, O., Shih, C. K. et. al. *Guyiling jianboni* gen. et sp.n., an antlion-like lacewing, illuminating homologies and transformations in Neuroptera wing venation // *Systematic Entomology*. - 2012. - Vol. 37. - P. 617-631.

182. Shi, C., Makarkin, V.N., Yang Q. et al. New species of *Nymphites* Haase (Neuroptera: Nymphidae) from the Middle Jurassic of China, with a redescription of the type species of the genus // *Zootaxa*. - 2013. - Vol. 3700. - P. 393–410.

183. Shi, C., Wang, Y.-J., Yang, Q., Ren, D. *Chorilingia* (Neuroptera: Grammolingiidae): a new genus of lacewings with four species from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China // *Alcheringa*. - 2012. - Vol. 36, №. 3. - P. 1–10.

184. Shi, C., Wang, Y.-J., Ren, D. New species of *Grammolingia* Ren, 2002 from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China (Neuroptera: Grammolingiidae) // *Fossil Record*. - 2013. - Vol. 16, № 2. - P. 171–178.

185. Shi, C., Yang, Q., Ren, D. Two New Fossil Lacewing Species from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China (Neuroptera: Grammolingiidae) // *Acta Geologica Sinica (English Edition)*. - 2011. - Vol. 85. - P. 482–489.

186. Shih, C. K., Yang, X. G., Labandeira, C.C. et al. A new long-proboscid genus of *Pseudopolycentropodidae* (Mecoptera) from the Middle Jurassic of China and its plant-host specializations // *ZooKeys*. - 2011. - Vol. 130. - P. 281-297.

187. Sinitshenkova, N. D. Ecological history of the aquatic insects / Sinitshenkova N. D.; ed. Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. // *History of Insects*. - Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. - P. 388-426.
188. Skrzycka, R. Revision of two relic actinopterygians from the Middle or Upper Jurassic Karabastau Formation, Karatau Range, Kazakhstan // *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. - 2014. - Vol. 38. - P. 364-390.
189. Storozhenko, S. Yu., Novokshonov, V. G. To the knowledge of the fossil family Permosialidae (Insecta: Miomoptera) // *Far Eastern entomologist*. -1999. - Vol. 76. - P. 1-5.
190. Suan, G., Mattioli, E., Pittet, B. et al. Evidence for major environmental perturbation prior to and during the Toarcian (Early Jurassic) oceanic anoxic event from the Lusitanian Basin, Portugal // *Paleoceanography*. - 2008. - Vol. 23. - P. 1-14.
191. Sullivan, C., Wang, Y., Hone, D. W. E. The vertebrates of the Jurassic Daohugou Biota of northeastern China // *Journal of Vertebrate Paleontology*. - 2014. - Vol. 34. - P. 243-280.
192. Tauber, C. A., Tauber, M. J., Albuquerque G. S. Debris-Carrying in Larval Chrysopidae: Unraveling Its Evolutionary History // *Annals of the Entomological Society of America*. - 2014. - Vol. 107. - P. 295-314.
193. Tillyard, R. J. Studies in Australian Neuroptera. №. IV. The families Ithonidae, Hemerobiidae, Sisyridae, Berothidae, and the new family Trichomatidae; with a discussion of their characters and relationships, and descriptions of new and little-known genera and species // *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*. - 1916. - Vol. 41. - P. 269-332.
194. Tillyard, R.J. The panorpoid complex in the British Rhaetic and Lias // *British Museum (Natural History), Fossil Insects*. - 1933. - №3. - 1-79.
195. Tjeder, B. Neuroptera-Planipennia. The Lacewings of Southern Africa. 1. Introduction and families Coniopterygidae, Sisyridae, and Osmylidae // *South African Animal Life*. - 1957. - Vol. 4. - P. 95-188.
196. Tjeder, B. Neuroptera-Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 6. Family Nemopteridae // *South African Animal Life*. - 1967. - Vol. 13. - P. 290-501.
197. Vršanský, P. Origin and the Early Evolution of Mantises // *AMBA projekty*. - 2002. - Vol. 6. - P. 1-16.
198. Vršanský, P. Transitional Jurassic/Cretaceous cockroach assemblage (Insecta, Blattaria) from the Shar-Teg in Mongolia // *Geologica Carpathica*. - 2004. - Vol. 55, № 6. - P. 457-468.
199. Vršanský, P., Liang J.-H., Ren, D. Malformed cockroach (Blattida: Liberiblattinidae) in the Middle Jurassic sediments from China // *Oriental Insects*. - 2012. - Vol. 46, № 1. - P. 12-18.
200. Wang, Y.J., Liu, Z.Q., Ren, D. A new fossil lacewing genus from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China (Neuroptera: Osmylidae) // *Zootaxa*. - 2009a. - Vol. 2034. - P. 65-68.
201. Wang, Y.J., Liu, Z.Q., Ren, D. A new fossil lacewing genus and species from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China // *Acta Palaeontologica Polonica*. - 2009b. - Vol. 54. - P. 557-

560.

202. Wang, Y.J., Liu, Z.Q., Ren, D. et al. A new genus of Protosmylinae from the Middle Jurassic of China (Neuroptera: Osmylidae) // *Zootaxa*. - 2010. - Vol. 2480. - P. 45-53.
203. Wang, Y., Liu, Z., Ren, D. et al. New Middle Jurassic kempynin osmylid lacewings from China // *Acta Palaeontologica Polonica*. - 2011. - Vol. 56, № 4. - P. 865-869.
204. Wang, J., Liu, Z., Wang, X. et al. Ancient pinnate leaf mimesis among lacewings // *Proceedings of The National Academy of Sciences*. - 2010. - Vol. 107, № 37. - P. 16212-16215.
205. Wedmann, S., Makarkin, V.N. A new genus of Mantispidae (Insecta: Neuroptera) from the Eocene of Germany, with a review of the fossil record and palaeobiogeography of the family // *Zoological Journal of the Linnean Society*. - 2007. - Vol. 149. - P. 701–716.
206. Wedmann, S., Makarkin, V. N., Weiterschan T. et al. First fossil larvae of Berothidae (Neuroptera) from Baltic amber, with notes on the biology and termitophily of the family // *Zootaxa*. - 2013. - Vol. 3716. - P. 236–258.
207. Werner, F.G., Butler, G.D. Some Notes on the Life History of *Plega banksi* (Neuroptera: Mantispidae) // *Annals of the Entomological Society of America*. - 1965. - Vol. 58, № 1. - P. 66-68.
208. Whalley, P. E. S. Neuroptera (Insecta) in amber from the Lower Cretaceous of Lebanon // *Bulletin of The British Museum (Natural History) Geology*. - 1980. - Vol. 33. - P. 157-164.
209. Whalley, P. E. S. Mesozoic Neuroptera and Raphidioptera (Insecta) in Britain // *Bulletin of The British Museum Natural History (Geology)*. - 1988. - Vol. 44. - P. 45-63.
210. Winterton, S.L., Brooks, S. J. Phylogeny of the Apochrysin green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: Apochrysinae) // *Annals of the Entomological Society of America*. -2002. - Vol. 95. - P. 16–28.
211. Winterton, S. L., Hardy, N. B., Wiegmann, B. M. On wings of lace: phylogeny and Bayesian divergence time estimates of Neuropterida (Insecta) based on morphological and molecular data // *Systematic Entomology*. - 2010. - Vol. 35, № 3. - P. 349-378.
212. Winterton, S.L., Makarkin, V.N. Phylogeny of moth lacewings and giant lacewings (Neuroptera: Ithonidae, Polystoechotidae) using DNA sequence data, morphology and fossils // *Annals of the Entomological Society of America*. - 2010. - Vol. 103. - P. 511–522.
213. Withycombe, C.L. Some aspects of the biology and morphology of the Neuroptera. With special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance // *Transactions of the Entomological Society of London*. - 1925. - Vol. 15. - P. 303-411.
214. Yang, C.K., Hong, Y.C. *Drakochrysa*, an Early Cretaceous new genus of Chrysopidae (Insecta: Neuroptera) from Laiyang Basin, Shandong province // *Geoscience*. - 1990. - Vol. 4. - P. 15–26.
215. Yang, Q., Makarkin, V.N., Ren, D. Remarkable New Genus of Gumillinae (Neuroptera: Osmylidae) from the Jurassic of China // *Annals of the Entomological Society of America*. - 2010.

- Vol.103, № 6. - P. 855-859.

216. Yang, Q., Makarkin, V. N., Ren, D. New fossil Mesochrysopidae Neuroptera from the Mesozoic of China // *Zootaxa*. - 2012. - Vol. 3597. - P. 1-14.

217. Yang, Q., Makarkin, V.N., Ren, D. Two New Species of *Kalligramma* Walther (Neuroptera: Kalligrammatidae) From the Middle Jurassic of China // *Annals of the Entomological Society of America*. - 2014a. - Vol.107, №5. - P. 917-925.

218. Yang, Q., Makarkin, V.N., Winteron, S.L. et al. A Remarkable New Family of Jurassic Insects (Neuroptera) with Primitive Wing Venation and Its Phylogenetic Position in Neuropterida // *PLOS ONE*. - 2012. - Vol.7, № 9. - P. 1-37.

219. Yang, Q., Wang, Y., Labandeira, C. C. et al. Mesozoic lacewings from China provide phylogenetic insight into evolution of the Kalligrammatidae (Neuroptera) // *BMC Evolutionary Biology*. - 2014. - In print.

220. Zhang, J.F. Records of bizarre Jurassic brachycerans in the Daohugou biota, China (Diptera, Brachycera, Archisargidae and Rhagionemestriidae) // *Palaeontology*. - 2010. - Vol.53. - P. 307-317.

221. Zhang, J.-F., Zhang, H.C. *Kalligramma Jurarchegonium*, in press (Neuroptera: Kalligrammatidae) from the middle Jurassic of northeastern China // *Oriental Insects*. - 2003. - Vol.37. - P. 301-308.

222. Zherikhin, V.V. 2002. Ecological history of the terrestrial insects / V.V. Zherikhin; ed. Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. // *History of Insects*. - Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. - P. 331– 388.

223. Zherikhin, V. V., Mostovski, M. B., Vršanský, P. et al. The unique Lower Cretaceous locality Baissa and other contemporaneous fossil insect sites in North and West Transbaikalia / V. V. Zherikhin, M. B. Mostovski, P. Vršanský et al.; ed. by P. Vršanský // *Proceedings of the First International Palaeontomological Conference, Moscow 1998*. - Bratislava: AMBA projects International, 1999. - P. 185–191.