



УДК 59 : 575.3/.7

ДИСКРЕТНОСТЬ И СПОРАДИЧНОСТЬ КАК СВОЙСТВА ВИДА

В.А. Кривохатский

Зоологический институт РАН, Университетская наб. 1, 199034 Санкт Петербург, Россия; e-mail: myr@zin.ru

В работе рассматривается пространственно-временная динамика биологических таксонов. Примеры взяты из класса насекомых, в основном среди аридных представителей семейства муравьиных львов (Neuroptera: Myrmeleontidae).

Ключевые слова: муравьиные львы (Neuroptera: Myrmeleontidae), пространственно-временная динамика вида, теория вида, Туран, энтомология

DISCONTINUITY AND SPORADICITY AS SPECIES FEATURES

V.A. Krivokhatsky

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034, St. Petersburg, Russia; e-mail: myr@zin.ru

Space and spatial dynamics of a taxonomic systems are described. Some species of antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) and other taxa of insects are hold up as an examples.

Key words: ant lions (Neuroptera: Myrmeleontidae), entomology, species theory, space-spatial dynamics, Turan

ДИСКРЕТНОСТЬ И СПОРАДИЧНОСТЬ

Мир существует в пространстве и во времени. Факт или степень присутствия объекта в пространстве описывается феноменом «дискретность», во времени – феноменом «спорадичность».

Дискретность существования вида выражается в хорологических (меньший масштаб) и в топических (большой масштаб) характеристиках пространства в фиксированный момент времени, или период. Совокупность этих характеристик (большой масштаб) в их взаимодействии со средой определяет пространственную составляющую экологической ниши вида, популяции, особи. При использовании меньшего масштаба пространство, занимаемое видом, формирует кружево ареала (Арнольди, Арнольди, 1938) и характеризует его биогеографическую обстановку.

Спорадичность существования вида описывается временными, в том числе циклическими, параметрами присутствия или отсутствия вида (популяции, особи) на фиксированном участке пространства. Совокупность этих параметров в их взаимодействии со средой определяет временную составляющую экологической ниши вида. Длительные изменения могут оцениваться как эволюционные.

ВИД КАК СИСТЕМА

Биологические виды и другие таксоны характеризуются и отличаются между собой признаками составляющих их особей. Каждый вид имеет статистически уникальные признаки или уникальное сочетание признаков входящих в него особей, благодаря которым статистически отде-

лен хиатусами от других видов. При этом таким же образом отличаются друг от друга подвидовые, инфраподвидовые таксоны и фены, для определения ранга и статуса которых в каждом случае принимается таксономическое решение.

Совокупность фенотипически сходных особей в ареале в фиксированный отрезок времени с точки зрения систематика представляет собой биологический таксон. В рамках концепции тектологии (Тахтаджян, 1998) вид рассматривается как система подвижного равновесия и может быть частью другой таксономической системы (например, группы видов или гипервида) и включать в себя подчиненные (подвидовые, популяционные) системы.

С точки зрения информатики каждый таксон рассматривается как система родственных особей, интегрированных в общее пространство. Такие особи (или признаки особей) рассматриваются как сигналы информации системы (Винер, 2001). Признаки таксономических систем могут быть морфологическими, генетическими, молекулярными, экологическими и любыми другими; они могут характеризовать вид, подвид, морфу, вариацию, популяцию, либо иную выборку особей.

Дискретность и спорадичность для вида являются внешними феноменами, определяющими саму возможность существования вида в данное время и в данном месте.

Вид дискретен – он складывается из сходных или идентичных по многим параметрам особей; его существование фиксировано на определенном участке пространства в известный промежуток времени. Кроме видов, в природе существует множество иных таксономических систем разных рангов. Собственно, каждый вид как система подвижного равновесия происходит из предкового таксона и является предковой системой для других таксонов разных рангов. Самостоятельные таксономические системы, входящие в вид, могут занимать весь (или почти весь) видовой ареал, либо формировать свои ареалы внутри видowego. К первого типа системам относятся таксоны инфраподвидового ранга (вариации, морфы, фены), для которых обычно характерно сосуществование особей, относящихся к разным (в том числе типическим) формам внутри общего ареала. Подвиды, напротив, формируют собственные системы подвидового ранга с собственными ареалами, включенными в общий ареал вида. Пользуясь этим простым правилом,

можно практически отличать морфы (совместное обитание) от подвидов (раздельное обитание), что проверено автором на многочисленных примерах в таксономии муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) при установлении цветковых морф для ряда видов (Кривохатский, 2005).

ПОНЯТИЕ ВИДА

Следует признать, что биологический вид объективно существует и что он представлен совокупностью живых особей, связанных общностью происхождения, естественно сосуществующих на отрезке единого времени и пространства и потенциально взаимоплодовитых.

Видообразование (или формообразование) как результат микроэволюции осуществляется в пространстве и во времени при прохождении отдельно описываемых процессов: мутагенеза, распространения и изоляции. Множество примеров в теории эволюции (Тимофеев-Ресовский, 1987) взято из класса насекомых (Insecta). Очень хорошо изучены генетически виды двукрылых рода *Drosophila* (обзор: Тимофеев-Ресовский и др., 1977) и фенотипически – божьи коровки рода *Adalia* (Захаров, 2003 и др.). Примеры видообразования в таксономических публикациях по энтомологии не поддаются учету. Процессы эволюции видов некоторых таксонов пустынных энтомофаун описаны в отдельных эволюционных сценариях и касаются ортоптероидов (Правдин, 1978; Сергеев, 1986), цикадовых (Емельянов, 1980) и муравьиных львов (Кривохатский, Пирюлин, 1997; Кривохатский, 1998). Никакими специфическими чертами процессы эволюции у насекомых не отличаются.

ВИД В АРЕАЛЕ

Всякая группа особей (от популяции до видовой группы) населяет определенную территорию, поэтому всегда рассматриваются конкретные ареалы: ареалы популяций фенетических форм или ареалы таксонов от минимальных (инфраподвиды) до максимальных (группы видов или таксонов неопределенного статуса, обозначаемых здесь как гипервид). Ареалы таксонов одного и разных рангов могут перекрываться благодаря явлениям симпатрии и клинальной изменчивости. Различные варианты взаимоположения ареалов приведены на

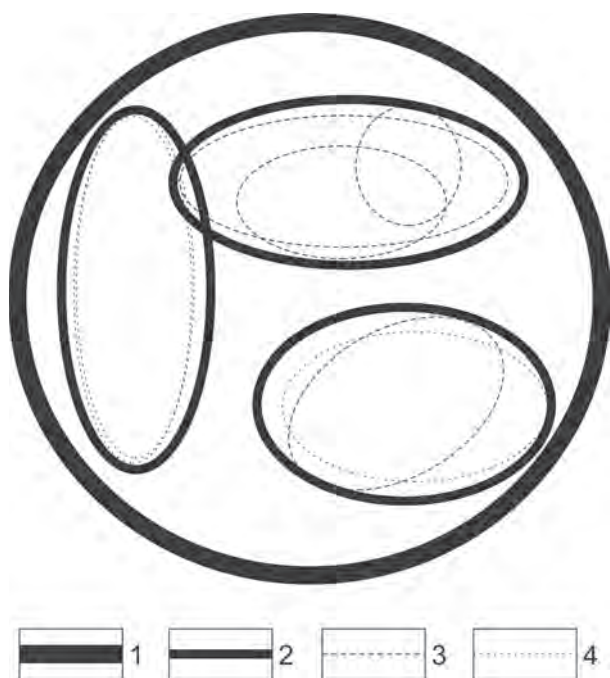


Рис. 1. Схема вариантов взаимоположения ареалов разных таксонов различных рангов в составе группы видов, обозначаемой здесь как гипервид: 1 – ареал гипервида, hyperspecies (hprsp.); 2 – ареалы видов, species (sp.); 3 – ареалы подвидов, subspecies (sbsp.); 4 – ареалы инфраподвидовых таксонов, infrasubspecies (infrsbsp.).

рис. 1. По тем же правилам, что и в пространстве, таксоны и их ранги взаимодействуют и во времени (рис. 2). В процессе эволюции виды могут образовываться из таксонов над- и подвидового ранга и могут формировать гипервиды с последующим расщеплением на дочерние виды, один из которых может быть идентичен предковому (даже с сохранением его названия). На филогенетических реконструкциях (см. рис. 2) исследователь сам определяет идентичность таксонов и их ранги. В этом смысле таксономические границы видов субъективны и могут являться предметом установления традиции или консенсуса.

ПРИМЕРЫ

Коровка *Adalia bipunctata* L.

Имеет несколько цветовых форм, с черными пятнами на красном фоне или с красными на черном, которые рассматриваются феноетиками как цветовые формы, т. е. как инфраподвидовые таксоны. Изучено (Захаров, 2003 и др.) изменение со-

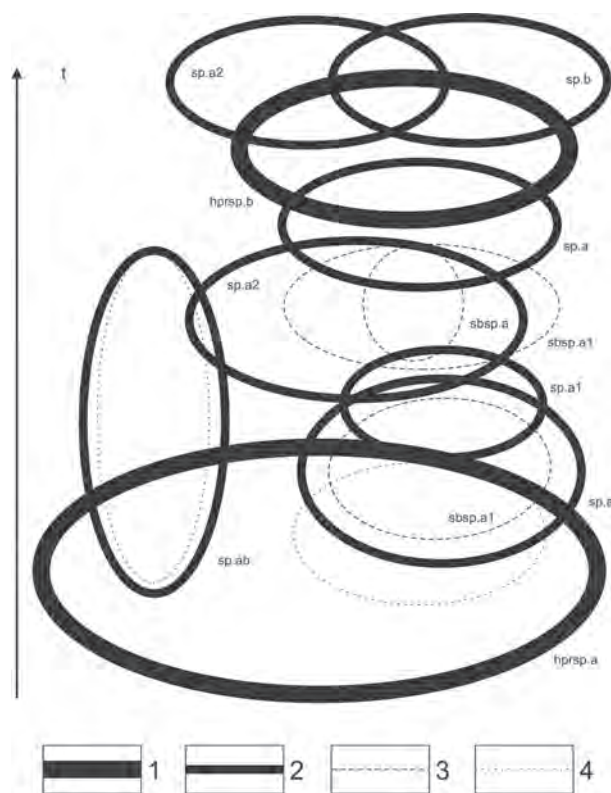


Рис. 2. Схема изменения таксонов и их рангов во времени (ось t). Остальные обозначения как на рис. 1. Индивидуальные отличия таксонов отражены в буквенных и цифровых обозначениях, приписанных в конце сокращений рангов таксонов.

отношения этих форм во времени и пространстве. Формирование популяционных структур со специфическим соотношением фенотипов в разных частях ареала двухточечной коровки приближенно можно считать начальным этапом видообразования. Этот этап соответствует фазе распространения фенотипов, появившихся в результате предшествующей фазы мутагенеза, т.е. фенообразования. На следующем этапе (если он наступит) может подключаться отбор, при котором в разных популяционных структурах преимущество получают только определенные фенотипы, которые могут стать признаками нового таксона. Таким образом, сложная феноетическая структура вида является индикатором потенциально эволюционирующего таксона.

Муравьиные львы. Neuroptera, Myrmeleontidae

Некоторые примеры по структуре видов и уже завершеному видообразованию собраны мной среди муравьиных львов фауны Турана и палеар-

ктической Азии в целом. Этому разделу предшествует необходимый небольшой географический словарь и краткий очерк по палеогеографии и палеоклимату региона, основанный на работе А.Ф. Емельянова (1972) с использованием карт В.М. Сеницына (1965). Географический словарь приводится в связи с тем, что понятия Средней и Центральной Азии в настоящее время перепутаны, да и для других названий существует много трактовок.

СЛОВАРЬ

Джунгария (Dzhungaria) – северопустынная страна, находящаяся на севере Синьцзяна в Китае. В зоогеографии (Емельянов, 1974) рассматривается как Джунгарская подпровинция Гобийской провинции. С точки зрения палеоклиматологии Джунгария является переходной между Гоби и Тураном, т. к. именно над ее территорией образовался первичный миоценовый очаг минимальных осадков (рис. 3), который в плиоцене разошелся на две пустынные зоны – Гоби и Туран. В плиоцене теплоумеренная полоса с севера продвинулась на Среднюю и Центральную Азию, и Джунгария обособилась от остальной Гобийской территории. Одновременно Северный Туран обособился от Южного и, таким образом, образовались пустыни северного типа.

Средняя Азия (Middle Asia) – часть азиатской территории СНГ к востоку от Каспийского моря, включающая Туранскую низменность, пустыни Каракумы и Кызылкумы, Тургайское плато и горные системы Тянь-Шань и Памиро-Алай. Название применяется для территории стран Узбекистан, Туркменистан, Таджикистан, Киргизия, иногда включается южная часть Казахстана.

В настоящей работе название **Туран** (Turan) употребляется в физико-географическом смысле. Туранская низменность (равнина) расположена в Средней Азии на складчатой Туранской плите. На схеме общего зоогеографического районирования Туран занимает территорию двух провинций Сетийской пустынной области Палеарктики – Северо- и Южнотуранской (Емельянов, 1974). Фитогеографы обычно (Тахтаджян, 1978) рассматривают Туран шире и выделяют объединенный Ирано-Туранский фитохорион в ранге флористической области, включающий на юго-западе и часть североафриканских пустынь. Вслед за

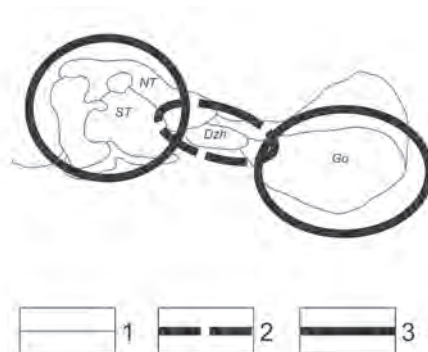


Рис. 3. Разделение одной миоценовой зоны минимальных осадков (200–300 мм в год) над Джунгарией (*Dzh*) на две плиоценовые над Тураном (*NT, ST*) и Гоби (*Go*). Тонкой сплошной линией (1) обозначены контурные границы современных биогеографических провинций и подпровинций. Границы зоны минимальных осадков в миоцене (2) и плиоцене (3) приведены по Сеницыну (1965).

ботаниками некоторые энтомологи, работающие с фитофагами (Правдин, 1978), рассматривали объединенную Туранскую пустынную провинцию. Работая с хищными насекомыми, Г. Гельцель (Hölzel, 1986) выделил Турано-пустынный (Turano-pustynian) центр родового разнообразия муравьиных львов, который впоследствии (Кривохатский, Емельянов, 2000) был охарактеризован как Туранский центр биоразнообразия и видообразования у Myrmeleontidae.

Центральная Азия (Central Asia) – природная страна, охватывающая внутриматериковую Азию, включает Джунгарскую и Таримскую равнины, плоскогорья Гоби, Алашань, Ордос, горы – Монгольский Алтай, Восточный Тянь-Шань, Кунь-Лунь, Нань-Шань, Каракорум, Гандисышань. Климат сухой резко континентальный. Располагается на территориях Китая, Монголии и России. Тем же названием иногда ошибочно называли политическое объединение среднеазиатских государств.

ИСТОРИЯ АРИДИЗАЦИИ СРЕДНЕЙ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

Начиная с миоцена на территории Турана, Гоби и других пустынь Азии климат изменялся синхронно, что привело к формированию целого комплекса турано-гобийских видов растений и животных.

Палеогеновая аридизация климата Центральной и Средней Азии вызвала исчезновение

широколиственных лесов тургайской флоры и образование саванн (верхний олигоцен), при этом по берегам и островам отступающего Тетиса развивалась полуаридная и аридная обстановка с образованием древнепустынных ландшафтов (Крыжановский, 1965). Устойчивая зона минимальных осадков (200–300 мм в год) над этой территорией, не исчезающая с раннего миоцена, способствовала формированию здесь полупустынь (поздний миоцен), а затем и всех типов пустынь (Емельянов, 1972).

На рис. 3 кругами обозначены зоны минимальных осадков; показано, как они расходились от миоцена к плиоцену; из одной экстрааридной зоны в Джунгарии образовались две: одна – в Средней Азии (Туран), другая – в Центральной Азии (Гоби).

Основными факторами становления песчаных ландшафтов Турана в плиоцене явились эрозионные процессы древних рек Палео-Тургая, Пра-Амударьи и Пра-Сырдарьи с последующим отложением и переотложением песков.

В плиоцене территория пустынь расширяется в Аравии, в Средней и Центральной Азии; в Иране, наоборот, восстанавливается полупустыня. Северный Иран, весь Туран и Центральная Азия лежат в полусубтропической полосе; на полупустыни с севера надвигается теплоумеренная полоса, которая в конце плиоцена уже охватывает большие территории полупустынь Южного Казахстана и полупустыни и часть пустынь Центральной Азии. Таким образом, в плиоцене пустыни Турана и Гоби разделились на южные и северные пустыни, что способствовало видообразованию и изоляции таксонов дочерних для ряда насекомых тураногобийских видов.

ФАУНА МУРАВЬИНЫХ ЛЬВОВ ТУРАНА

В Туране отмечены 120 видов муравьиных львов (Кривохатский, 1998), преимущественно относящихся к трибам, распространенным в Палеарктике (Isoleontini и Gerini) или в Палеарктике и в Афротропическом царстве (Myrmecaelurini, Nesoleontini, Creoleontini, Neuroleontini и Macroneurini).

Все туранские виды известны только в пределах Палеарктики и по хорологическим характеристикам легко укладываются в 7 зоогеографических групп:

I – сахарогобийские пустынные: *Lopezus fedtschenkoi* McL., *Cueta lineosa* Rmb., *Creoleon aegyptiacus* Rmb., распространенные от Северной Африки до Монголии;

II – тураногобийские пустынные: *Acanthaclisis pallida* McL., *Aspoeckiana uralensis* Hz., *Holzeus compactus* Kriv., обитающие от Каспия до Монголии;

III – широкие тетийские (древнесредиземноморские) суббореально-субтропические пустынные: *Myrmeleon hyalinus* Ol., *Neuroleon tenellus* (Klug), распространенные от Северной Африки до Тяньшаня;

IV – восточные тетийские (древнесредиземноморские) суббореальные степные, полупустынные: *Myrmecaelurus trigrammus* (Pall.), *Nohoveus zigan* (Asp., Asp., Hz.), *Creoleon plumbeus* (Ol.), распространенные от Адриатики до Тяньшаня;

V – иранотуранские пустынные: *Myrmecaelurus varians* Nav., *Gepella modesta* Hz., *Macroneururus persicus* (Nav.), *Mesonemurus paulus* (McL.), *M. clarus* (McL.), *Neuroleon zakharenkoi* Kriv., известные с равнинных и горных территорий Ирана и Среднеазиатских стран;

VI – туранские пустынные: *Nohoveus crucifer* (Nav.), *Aspoeckiana caudata* (Nav.), *Lopezus karakumicus* Kriv., *Maracanda amoena* McL., *Subgulina talitzkii* (Lupp.), *Quinemurus metamerus* Kriv., обитающие в песчаных пустынях Северного и Южного Турана;

VII – туранские северопустынные: *Myrmecaelurus major* McL., *Cueta plexiformia* Kriv., *Mesonemurus* sp.(n.), *Neuroleon* sp.(n.), распространенные от Каспия до Гоби.

Очевидно отсутствие эндемизма в фауне муравьиных львов обеих провинций Турана. Все специфичные для Турана виды распространены обычно широко, от Прикаспийской подпровинции Северного Турана на западе до Джунгарской подпровинции Гобийской провинции на востоке.

Пустынная фауна Турана в своем развитии связана либо со всей совокупностью сахарогобийских пустынь (*Lopezus fedtschenkoi*, *Cueta lineosa*, *Creoleon aegyptiacus*), либо с меньшими пустынными территориями (*Acanthaclisis pallida*, *Aspoeckiana uralensis*, *Holzeus compactus*, *Myrmecaelurus varians*, *Gepella modesta*, *Macroneururus persicus*, *Mesonemurus paulus*, *M. clarus*, *Neuroleon zakharenkoi*, *Nohoveus crucifer*, *Aspoeckiana caudata*, *Lopezus karakumicus*, *Maracanda amoena*,

Subgulina talitzkii, *Quinemurus metamerus*), при этом центром происхождения половины рецессивной фауны является плиоценовый Ирано-Туран.

ЭВОЛЮЦИЯ CUETA LINEOSA GROUP

Рассмотрим распространение палеарктических муравьиных львов, близких виду *Cueta lineosa* (Rambur, 1842). Виды группы отличаются сходными признаками жилкования крыльев, хетотаксии ног самца и однотипным строением гениталий самца, характеризующимся простой трубкой гонаркуса (Hölzel, 1972). Все виды группы населяют равнинные и горные пустыни, полупустыни и степи Сетийской области Палеарктики; центральный вид группы *Cueta lineosa* является сахаро-туранским, заселившим все пустынные провинции Северной Африки, Аравии, Ирана и Турана. Восточногобийский *C. schamona* Hölzel, 1970 и турано-гобийский *C. plexiformia* Kriv., 1996 являются молодыми потомками *C. lineosa*. *Cueta plexiformia*, викарирующий с предковым видом, описан из Северного Турана, а ныне известен еще из ряда сетийских провинций и достигает границ Центральногогобийской подпровинции, в которой распространен уже другой аллопатричный вид группы *C. schamona*.

Cueta lineosa, сахарогобийский, полусубтропический по происхождению вид, массовый в предгорьях Южного Турана, проникал и ныне проникает на пустынную территорию Северного Турана только по поймам Аму- и Сырдарьи (Krivokhatsky, 1994). Предполагалось, что побережье Аральского моря – вероятное место плейстоценового теплоумеренного происхождения *C. plexiformia* (Кривохатский, Пилюлин, 1997), откуда эта новая форма, приспособившаяся к обитанию в пустынях, широко, но спорадически расселилась по Северному Турану и даже проникла в Южный: заселила Южные Кызылкумы и иногда встречается в Каракумах. На востоке ареала *Cueta plexiformia* спорадически встречается в Джунгарской подпровинции Гобийской равнинной провинции, где вид отмечался во многих локалитетах в 1981 г. и (однажды) в 2005 г. (коллекция Пекинского аграрного университета). Таким образом, можно предположить, что в настоящее время лишь в немногих местах обитают стойкие популяции этого вида, откуда в периоды локальных погодных изменений происходит его периодическое рас-

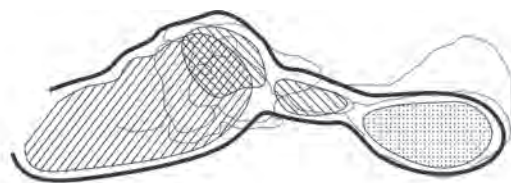


Рис. 4. Восточная часть ареала видовой группы муравьиных львов *Cueta lineosa*. 1 – контурные границы биогеографических провинций и подпровинций; 2 – граница ареала видовой группы; ареалы видов: 3 – *Cueta lineosa* (Rambur, 1842), 4 – *C. plexiformia* Kriv., 1996, 5 – *C. schamona* Hölzel, 1970.

селение на другие участки потенциального ареала вида (рис. 4).

Возникнув первоначально как темнопятнистая фенетическая форма *C. lineosa* этот таксон (*C. plexiformia*), видимо, физиологически и генетически изолировался от предковой формы, но сохранил близкие экологические (фенологические и биотопические) предпочтения, из-за чего сегодня эти оба вида на некоторых общих участках своих симпатричных ареалов успешно сосуществуют. По аналогии восточногобийский родственный вид *C. schamona* на начальных этапах дивергенции от предкового таксона можно обозначить светлой неокрашенной фенетической формой *C. lineosa*, однако ныне дивергенция этих вполне обособившихся видов дошла до их полной алопатрии.

Сходная по распространению пара видов, северотуранский *Myrmecaelurus major* McL. и южнотуранско-хорасанский *M. paghmanus* Hölzel, также принадлежат к одной видовой группе. Видообразование в этом случае шло по принципу ландшафтно-климатического размежевания (теплоумеренные равнины – предковый *M. major*, полусубтропические горы и предгорья – *M. paghmanus*).

Процессы видообразования у муравьиных львов, специфичные для Северного Турана, начавшиеся вместе с его зоогеографическим обособлением в плейстоцене, продолжают до сих пор. Об этом говорит присутствие здесь ряда широко распространенных полиморфных видов. Один из них – *Aspoeckiana uralensis* Hölzel, имеющий не

менее 6 географических форм, только в Приаральской подпровинции представлен 3 подвидами: преимущественно северотуранский *A. uralensis jakushenkoi* Zakh., известный от Мангышлака до Балхаша; северотуранский *A. uralensis uralensis* Hz., распространенный от Калмыкии до Северного Приаралья; преимущественно южнотуранский *A. uralensis longiventris* Zakh. (Кривохатский и Пириулин, 1997). При этом этим и другим подвидам этого полиморфного вида некоторыми систематиками ныне иногда придается видовой ранг (Stange, 2004).

Эти и другие примеры рассматривались автором с коллегами при изучении фаун ряда Туранских и Гобийских провинций и подпровинций (Krivokhatsky et al., 1996; Krivokhatsky et Zakharenko, 1996; Кривохатский и Аникин, 1996; Кривохатский и Пириулин, 1997).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН рег. № 2-2.20), которая поддержана контрактом с Роснаукой № 02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070), при поддержке гранта РФФИ № 06-04-48427-а. Автор признателен А.Ф. Алимову, Ю.В. Мамкаеву и В.В. Хлебовичу за обсуждение темы на разных этапах работы над докладом и рукописью и своим китайским коллегам Ванг Ксинли и Ванг Жильянг (Китай) за предоставление на изучение материала из коллекции Пекинского аграрного университета.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К.В. и Арнольди Л.В. 1938. О некоторых реликтовых элементах в колеоптерофауне области Среднего течения р. Донца. *Доклады АН СССР*, **21**, 7: 354–356.
- Винер Н. 2001. *Человек управляющий. Человеческое использование человеческих существ*. Издательство «Питер», Санкт-Петербург, 288 с.
- Емельянов А.Ф. 1972. Обзор взглядов на историю формирования биоты центральноазиатских пустынь. *Насекомые Монголии*, **1**: 11–49.
- Емельянов А.Ф. 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов *Энтомологическое обозрение*, **53**, 3: 497–522.
- Емельянов А.Ф. 1980. *Филогения и эволюция носаток подсемейства Orgeriinae (Homoptera, Dictyopharidae)*. В серии: *Чтения памяти Н.А. Холодковского*. Доклад на тридцать втором ежегодном чтении 10 апреля 1979 г. Издательство «Наука», Ленинград, 96 с.
- Захаров И.А. 2003. Индустриальный меланизм и его динамика в популяциях двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. *Успехи современной биологии*, **123**, 1: 3–15.
- Кривохатский В.А. 1996. Два новых вида палеарктических муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Энтомологическое обозрение*, **75**, 3: 643–649.
- Кривохатский В.А. 1998. *Зоогеография муравьиных львов Палеарктики (Neuroptera, Myrmeleontidae)*. В серии: *Чтения памяти Н.А. Холодковского*. Доклад на пятьдесят первом ежегодном чтении 3 апреля 1998 г. Издательство «Наука», Санкт-Петербург, 90 с.
- Кривохатский В.А. 2005. Чернополосые морфы муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) *Энтомологическое обозрение*, **84**, 1: 159–163 + 4 табл. с 18 рис.
- Кривохатский В.А. и Аникин В.В. 1996 (на титуле 1995). Муравьиные львы (Neuroptera, Myrmeleontidae) Нижнего Поволжья. *Известия Харьковского энтомологического общества*, **3**, 1–2: 52–61.
- Кривохатский В.А. и Емельянов А.Ф. 2000. Использование выделов общей биогеографии для частных зоогеографических исследований на примере палеарктической фауны муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Энтомологическое обозрение*, **79**, 3: 557–578.
- Кривохатский В.А. и Пириулин Д.Д. 1997. Состав, происхождение и современное изменение фауны муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) Приаралья. *Зоологический журнал*, **76**, 10: 1150–1159.
- Крыжановский О.Л. 1965. *Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии*. Издательство «Наука», Москва – Ленинград, 419 с.
- Правдин Ф.Н. 1978. *Экологическая география насекомых Средней Азии. Оортонтероиды*. Издательство «Наука», Москва, 268 с.
- Сергеев М.Г. 1986. *Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии*. Издательство «Наука», Новосибирск, 236 с.
- Синицын В.М. 1965. *Древние климаты Евразии. Ч. 1. Палеоген и неоген*. Издательство ЛГУ, Ленинград, 167 с.
- Тахтаджян А.Л. 1978. *Флористические области Земли*. Издательство «Наука», Ленинград, 248 с.
- Тахтаджян А.Л. 1998. *Principia tectologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход*. Издательство СПФХА, Санкт-Петербург, 118 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н. и Яблоков А.В. 1977. *Краткий очерк теории эволюции*. Изд. 2-е, переработанное. Издательство «Наука», Москва, 301 с.
- Хлебович В.В. 2004. Особь как квант жизни. С. 144–152. в кн.: Алимов А.Ф., Степаньянц С.Д. (Ред.). *Фундаментальные зоологические исследования. Тео-*

- рия и методы. Издательство КМК. Москва – Санкт-Петербург.
- Hölzel H.** 1970. Beiträge zur Kenntnis der Myrmeleoniden der Mongolei (Neuroptera: Planipennia). *Acta zool. Acad. Sci. Hungaricae*, **16**, 1–2: 115–136.
- Hölzel H.** 1972. Die Neuropteren Vorderasiens. 1Y. Myrmeleonidae. *Beitr. Naturkd. Forsch. Südwestdtsch.*, **37**: 3–103.
- Hölzel H.** 1986. Biogeography of Palearctic Myrmeleonidae (Neuroptera: Planipennia) P. 53–70 in: Jepp J., Aspöck H., and H. Hölzel (Eds.). *Recent Research in Neuropterology*. Graz.
- Krivokhatsky V.A.** 1994. Ant-lions (Neuroptera, Myrmeleontidae) in Turkmenistan P. 495–498 in: Fet V., and K.I. Atamuradov (Eds.). *Biogeography and Ecology of Turkmenistan*. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht. The Netherlands.
- Krivokhatsky V.A., Emeljanov A.F. and Lobanov A.L.** 1996. The distribution of antlions in Mongolia (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). P. 147–159. In: Canard M., Aspöck H. and Mansell M.W. (Eds.). *Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology. Cairo, Egypt, 1994*. Toulouse, France.
- Krivokhatsky V.A. and Zakharenko A.V.** 1996 (на титуле 1995). Notes on the antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae) of the Ryn-Desert, Western Kazakhstan. *Известия Харьковского энтомологического общества*, **3**, 1–2: 62.
- Stange L.** 2004. *A systematic catalog, bibliography and classification of the world antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae)*. Memoirs of the American Entomological Institute. Gainesville, FL, **74**. 565 pp.