

**УДИВИТЕЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МЕЛОВЫХ СЕТЧАТОКРЫЛЫХ  
(NEUROPTERA)**

В.Н. Макаркин

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток  
E-mail: vnmakarkin@mail.ru

Разнообразие сетчатокрылых на семейственном уровне в меловом периоде было наивысшим в сравнении с другими геологическими периодами (22 семейства). Это связано с тем, что семейства, возникшие в юре или триасе, какое-то время сосуществовали с семействами, возникшими в мелу. В мелу были представлены подавляющее число современных семейств. В нижнем мелу Psuchopssoidea количественно доминировали среди сетчатокрылых во многих местонахождениях, а Murgmeleontoidea диверсифицировали и дали такие семейства как Nemopteridae, Palaeoleontidae, Agaripeneuridae и Babinskaiidae. Тогда же было представлено много необычных групп (в том числе возникших в нижнем мелу), таких как крупные бабочковидные (Kalligrammatidae, Aetheogrammatidae) и переднемоторные «двукрылые» сетчатокрылые (Dipteromantispidae), а в четырех семействах существовали имаго с сосущими (сифонатными) ротовыми органами. Практически все перечисленные семейства вымерли уже в середине мела.

**Введение**

Сетчатокрылые (Neuroptera) составляют сравнительно небольшой, но филогенетически важный отряд относительно примитивных насекомых с полным превращением, насчитывающий в современной фауне около 6000 видов. Самые древние сетчатокрылые известны из нижней перми, но до середины триаса они были сравнительно однообразными. Диверсификация сетчатокрылых началась в верхнем триасе, но наиболее интенсивно она происходила в юре – первой половине мела. В данном сообщении анализируется разнообразие отряда в мелу.

Регулярное изучение сетчатокрылых мела началось поздно, менее 30 лет назад. До этого были описаны отдельные виды из отдельных местонаждений (в общей сложности 14 видов). Большинство из них были описаны плохо, что

не позволяло выяснить их точное систематическое положение. Так что в целом меловый этап оставался белым пятном для палеонтологической летописи отряда. Начиная с 1989 года, было описано множество новых таксонов сетчатокрылых и ревизованы старые (в том числе при участии автора статьи). Прежде всего, следует отметить «открытие» для палеонтологии в конце 80-х – 90-х годах верхнеаптских местонахождений свиты Крато (Crato Formation; северо-восток Бразилии), баррем–аптских местонахождений свиты Исянь (Yixian Formation; северо-восточный Китай) и туронского янтаря из Нью-Джерси (США). Кроме того, началось изучение большого материала, собранного в предыдущие годы в неокомском (возможно барремском) местонахождении Байса (Бурятия), а в последние годы и богатого нижнесеноманского Бирманского янтаря. К настоящему времени из этих пяти групп местонахождений описано более двух третей из более чем 250 описанных видов меловых сетчатокрылых.

В остальных меловых местонахождениях сетчатокрылые встречаются реже, кроме монгольского Бон-Цагана (предположительно баррем–апт), где собран большой материал, но он пока остается в основном неизученным. Однако и указанные выше основные меловые местонахождения изучены еще очень неполно. Собранные там коллекции значительны и продолжают постоянно расти.

Основной проблемой остается крайне неравномерное распределение местонахождений, как в географическом, так и хронологическом аспектах. Если сетчатокрылые Евразии представлены почти во всех ярусах мела (хотя их обилие и разнообразие очень различаются), то в Северной Америке они известны только из двух местонахождений, в Южной Америке из одного, а из Африки и Австралии меловые сетчатокрылые вообще не известны.

Накопленные к настоящему времени данные позволяют только в первом приближении нарисовать картину эволюции отряда в мелу. Многие вопросы остаются очень плохо изученными или вообще невыясненными. Не установлено даже точное число семейств меловых сетчатокрылых. Так, остаются неописанным, по меньшей мере, одно новое семейство из-за ограниченного материала по нему и неясных филогенетических связей. Статус и положение многих таксонов до конца не выяснен (например, *Araripeneuridae*, *Babinskaiidae*, *Palaeoleontidae*, *Cratosmylinae*, *Mesithoninae*). Особенно запутанная ситуация в надсемействе *Psychopsoidea*, где описано значительное число относительно крупных и разнообразных видов, отнесенных в основном к «*Psychopsidae*», но фактическое систематическое положение большинства из них неясно.

### **Причины большого разнообразия сетчатокрылых в мелу**

«Золотой век» сетчатокрылых пришёлся на середину – конец юрского периода, когда они были наиболее обильны и играли заметную роль в наземных биоценозах. В мелу их роль в биоценозах постепенно уменьшается, однако увеличивается разнообразие: из мела описано 22 семейства, а из юры 18. Разнообразие сетчатокрылых на семейственном уровне в середине мелового

периода (или чуть раньше) было наивысшим в сравнении с другими геологическими периодами. Это определяется, прежде всего, тем, что семейства, возникшие до мелового периода, сосуществовали какое-то время с семействами, возникшими в мелу. Это сосуществование у сетчатокрылых было достаточно длительных. Оно документировано с баррема, когда в палеонтологической летописи появляются несколько новых семейств (*Palaeoleontidae*, *Araripeneuridae*, *Babinskaiidae*, *Ascalochrysidae*, *Dipteromantispidae*) до верхнего турона, откуда известны последние представители юрско-триасового семейства *Osmulopsychoripidae*, т.е. почти весь «средний» мел. На самом деле это сосуществование было чуть более длительным. Видимо оно началось в валанжине–готериве и могло закончиться позднее, хотя фактических данных пока нет.

В целом это подтверждает гипотезу глобального срединно-мелового кризиса наземных биоценозов (Жерихин, 1978, 1980), хотя эти процессы не ограничивались только серединой мела (Расницын, 1988), и, наверное, было бы правильнее называть их «глобальной перестройкой». В результате этой перестройки древние биоценозы, основанные на доминировании вымерших голосеменных, постепенно сменили биоценозы, основанные на доминировании покрытосеменных, сосновых и полиподиевых папоротников. Предполагается, что уже к валанжину сосновые, появившиеся в верхней юре (Rothwell et al., 2012), стали настолько разнообразными, что появились роды, сходные с современными, и даже современные роды (Klymiuk, Stockey, 2012; Ryberg et al., 2012). Диверсификация покрытосеменных началась позже. Постепенное увеличение разнообразия и обилия пыльцы цветковых растений отмечено уже в верхнем барреме, хотя основная их диверсификация началось в позднем апте – альбе (Heimhofer et al., 2005). Еще позже (в среднем – позднем мелу) происходила диверсификация полиподиевых папоротников (Schneider et al., 2004).

Все эти процессы, прямо или косвенно, не могли не отразиться на сетчатокрылых. Основные формообразования на семейственном уровне в этом отряде произошли предположительно ещё до баррема и, следовательно, до диверсификации покрытосеменных. За время этой диверсификации вымерло больше семейств сетчатокрылых, включая все семейства, возникшие в неокоме, чем возникло новых. Но появление цветковых растений все-таки отразилось на сетчатокрылых. В апте–альбе возникли три таксона, которые стали специализированными нектарофагами и пыльцеедами, питавшимися на цветах покрытосеменных. Это современные *Nemopteridae* и два вскоре вымерших подсемейства *Sisyridae* и *Dilaridae* (см. ниже). Однако состав существовавших семейств (большая часть которых дожили до сегодняшнего дня) изменился зачастую кардинально; в них образовались новые надродовые таксоны и вымерли старые (особенно ярко это проявилось в семействе *Mantispidae*). В середине мела возникли первые современные роды, такие, например, как род мантисп *Gerstaeckerella* Enderlein, распространенный сейчас в Южной Америке, а в туроне встречавшийся в Казахстане.

Этот сценарий вполне применим ко всем насекомым в целом. Недавно Клэпхем с соавторами (Clapham et al., 2016) показали, что пик разнообразия

насекомых на семейственном уровне был 125 миллионов лет назад, т.е., на границе баррема и апта, еще до вымирания базальных групп насекомых. Это вымирание авторы тоже связывают со срединно-меловой сменой флоры, которую повлекла за собой диверсификация цветковых растений.

### Современные семейства в мелу

В современной фауне представлено 15–16 семейств сетчатокрылых (статус *Polystoechotidae* пока точно не определен, но здесь оно рассматривается в ранге семейства). Из них только два семейства пока не найдены в мелу, а именно *Ascalaphidae* и *Mutmeleontidae* (муравьиные львы) (рис. 1). Самые ранние несомненные представители этих семейств известны из североамериканской свиты Грин Ривер (ранний или начало среднего эоцена), но они пока не описаны. Иногда, впрочем, меловые семейства *Palaeoleontidae* и *Araripeneuridae* рассматриваются как подсемейства муравьиных львов (см. ниже).

Семейство *Nevrorthidae*, в настоящее время малочисленное и реликтовое (18 видов), в ископаемом состоянии до последнего времени было известно только из верхнеэоценового Балтийского янтаря. Но оно было там настолько обильным (больше половины всех известных находок сетчатокрылых) и разнообразным (описано 6 видов), что было совершенно непонятно, почему оно отсутствует в более древних отложениях. И совсем недавно семейство было действительно обнаружено в средне-меловом Бирманском янтаре (неописанный материал).

Десять современных семейств (включая *Polystoechotidae*) в мел переходят из юры. Еще два современных семейства предположительно возникли тоже, по крайней мере, в юре (*Dilaridae* и *Sisyridae*, см. ниже). То есть, значительно больше половины ныне существующих семейств возникли еще в юре или раньше. Семейство *Dilaridae*, формально не известное ранее среднего мела (Бирманский янтарь), несомненно, гораздо древнее. Возможно, что некоторые раннеюрские виды, которых в настоящее время рассматриваются в семействе *Prohemerobiidae*, относятся к диларидам. В нижнем мелу возникло только одно семейство, представленное в современной фауне, а именно *Nemopteridae*.

Своеобразные пылюкры (Coniopterygidae) в течение всего мела внешне оставались такими же, как и современные виды, отличаясь от них только мелкими деталями строения, главным образом жилкования. Их находят только в «янтарях» из-за мелкого размера (рис. 2А). Из мела описано 12 видов двух современных подсемейств *Aleuropteryginae* и *Coniopteryginae*. Большинство из них относятся к современной трибе *Fontenelleini* (*Aleuropteryginae*) и один (из Ливанского янтаря) к современной трибе *Coniopterygini*. Один вид (из Бирманского янтаря) отнесен к вымершей трибе *Phthanoconini* (*Coniopteryginae*). Несомненно, это семейство возникло задолго до мела, где-то в триасе или даже перми, но их самые древние ископаемые остатки (плохого качества) пока известны лишь из верхней юры Каратау.

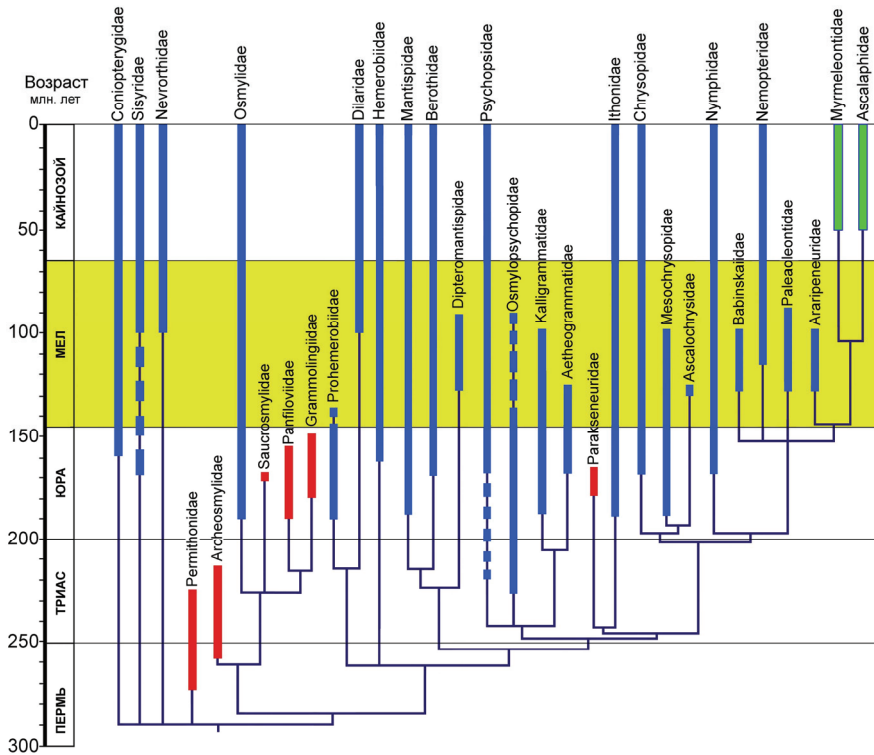


Рис. 1. Филогенетические взаимоотношения семейств сетчатокрылых (Neuroptera) и палеонтологически подтвержденные интервалы их существования (толстые линии). Интервалы, из которых происходят плохо сохранившиеся или недостаточно изученные остатки, показаны пунктирными линиями. По: Makarkin et al. (2013b), с изменением статуса Brongniartiellidae как синонима Osmylopsychoptidae согласно Peng et al. (2016) и с добавлением новых палеонтологических данных.

Имаго Sisyridae мелкие и невзрачные, но их пресноводные личинки специализированные; они питаются на губках и мшанках, высасывая содержимое их клеток. Долгое время это семейство в мелу было известно именно по личинкам из сантонского Таймырского янтаря (местонахождение Янтардах) (Жерихин, 1978). Эти личинки остались неописанными и в настоящее время они утеряны, но позднее в том же и соседнем (Уголяк) местонахождениях были найдены три имаго, несомненно, относящиеся к этому семейству (Perkovsky, Makarkin, 2015; Makarkin, Perkovsky, 2016). Эти сизириды принципиально не отличаются от современных таксонов. Недавно в более древнем Бирманском янтаре были найдены два совершенно удивительных вида, которые были выделены в особое подсемейство Paradoxosisyrginae (Makarkin, 2016). Они отличаются от остальных сизирид многими признаками, но особенно длинными сосущими (сифонатными) ротовыми органами (см. ниже).

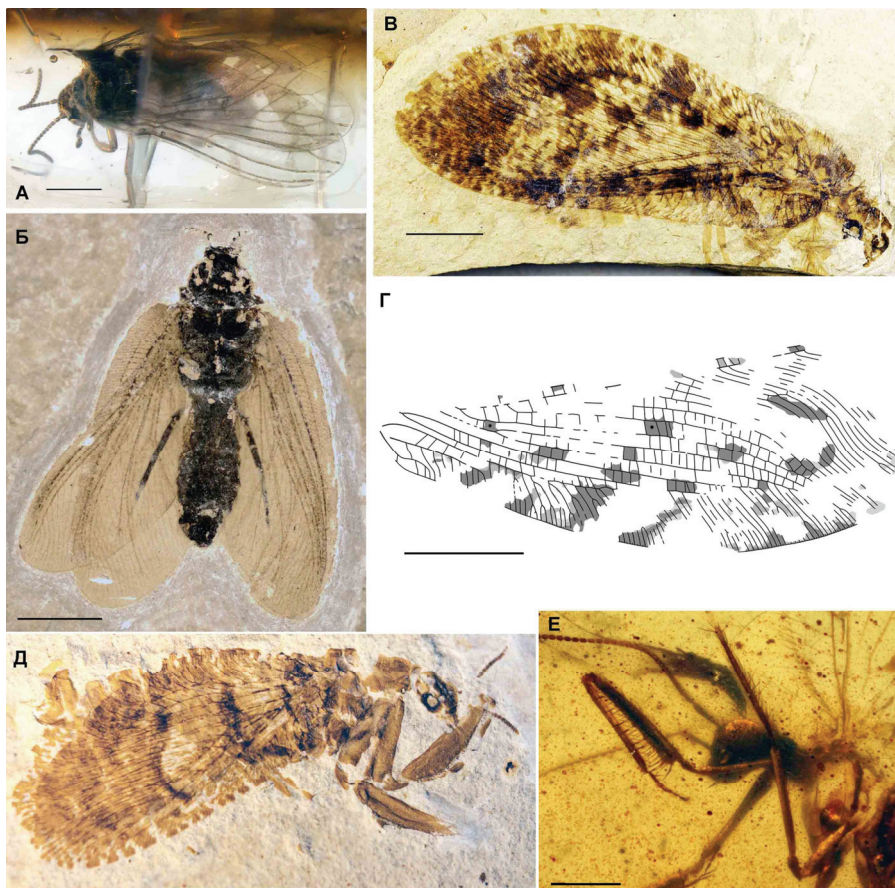


Рис. 2. Меловые представители современных семейств сетчатокрылых: А – неописанный вид Coniopterygidae, Таймырский янтарь; Б – *Principiala incerta* Makarkin et Menon (Ithonidae), свита Крато; В – неописанный вид Polystoechotidae, свита Исянь; Г – *Kempynomylus zherikhini* Makarkin (Osmylidae: Kempyninae), Байса; Д – *Archaeodrepanicus nudssii* Jepson et al. (Mantispidae: Mesomantispinae), свита Исянь; Е – передняя часть тела *Creagroparaberotha groehni* Makarkin (Berothidae: Paraberothinae), Бирманский янтарь. Масштабные линейки 0.5 мм (А, Е), 5 мм (Б–Д).

Семейство Ithonidae в узком значении (без Polystoechotidae) долгое время было единственным семейством сетчатокрылых, которое не было известно в ископаемом состоянии. Но в последние годы были описаны (или идентифицированы как итониды) три меловых вида из свит Исянь и Крато и английского Вельда (рис. 2Б) (Makarkin, Menon, 2007; Jepson et al., 2009; Makarkin et al., 2012) и стали известны много неописанных итонид, как из мела, так и из юры. Но особенно удивительно, что в свите Исянь представители этого семейства количественно доминирует среди остатков сетчатокрылых.

Неописанные *Polystoechotidae* известны из Байсы и свиты Исянь (рис. 2В). Они внешне очень похожи на современных представителей семейства, особенно рода *Polystoechotes* Burmeister, распространенного в Северной Америке и Чили.

Семейство *Osmylidae* в мелу изучено плохо, даже по сравнению с юрой: из мела описано 10 видов, а из юры – 32. Большинство меловых осмилид отнесено к современным подсемействам, которые в настоящее время распространены локально. Например, подсемейство *Кемрупиinae* ныне распространено в Южной Америке, Новой Зеландии и Австралии, а в мелу известно из Бурятии (Байса) (рис. 2Г) и, по-видимому, свиты Исянь (неописанный материал) (Makarkin, 2014). В целом, меловые осмилиды продолжают линии юрских осмилид и пока не зарегистрировано появление подсемейств, свойственных в основном современной фауне (прежде всего *Osmylinae* и *Spilosmylinae*).

Семейство *Немеробиidae*, ныне довольно большое и очень разнообразное, в мелу встречается очень редко. Пока описано лишь два нижнемеловых вида, из монгольского Бон-Цагана и из английского Пурбека (Пономаренко, 1992a; Jersson et al., 2012). Неописанный своеобразный вид известен из туронского янтаря Нью-Джерси. Род *Plesiomerobius* Klimaszewski et Kevan, до этого рассматривавшийся в семействе *Berothidae*, на самом деле относится к *Немеробиidae*. Он известен из верхнего мела Канадского (кампан) и Таймырского янтарей (сантон) и возможно из сеномана Магаданской области (ольская свита) (Makarkin, 1994). Этот род больше всего похож на единственного представителя современного подсемейства *Adelphohemerobiinae* из Чили, которое рассматривается как сестринская группа остальных современных гемеробиид (Oswald, 1994). У обеих родов сохранился примитивный характер ветвления радиуса, а именно единый ствол  $RP (=Rs)$ , а не две (или больше) ветви, отходящие от радиуса, как у остальных родов, и дистально сливающиеся  $RA$  и  $ScP$ . Очень сходный неописанный вид обнаружен в Бирманском янтаре. Однако составить представление о меловой фауне на основании этих единичных находок трудно, но, по крайней мере, все меловые гемеробииды достаточно примитивны.

Семейство *Mantispidae* представлено в мелу в основном вымершим подсемейством *Mesomantispidinae* (4 вида из нижнего мела Байсы и свиты Исянь) (рис. 2Д), которое известно также из средней и верхней юры (Jersson et al., 2013). Кроме этого из Бирманского янтаря описан довольно странный вид *Doratomantispa burmanica* Poinar et Buckley, систематическое положение которого неясно, а из турона Казахстана – *Gerstaeckerella asiatica* Makarkin, относящийся к современному подсемейству *Drepanicinae*. Жилкование крыльев у обоих подсемейств (*Mesomantispidinae* и *Drepanicinae*) сходное, поэтому вероятно их близкое филогенетическое родство. Примечательно, что они последовательно замещают друг друга в палеонтологической летописи.

Близкое к мантиспам семейство сравнительно мелких сетчатокрылых *Berothidae* в мелу было обильным и разнообразным. Особенно это касается Бирманского янтаря, где беротиды явно доминируют по числу находок среди сетчатокрылых. К настоящему времени из мела описано 34 вида из Байсы,

свит Исянь и Крато и почти всех крупных янтарных местонахождений. Большинство меловых беротид пока не классифицированы, но, по крайней мере, они видимо не относятся к современным подсемействам. Выделены два вымерших подсемейства с хватательными передними ногами, которые хорошо диагностируются, *Mesithoninae* и *Paraberothinae*.

Жилкование *Mesithoninae* близко к жилкованию *Mesomantispaenae* и их иногда действительно относят к мантиспам, при этом рассматривая как старший синоним *Mesomantispaenae* (например, Khranov, 2013). Однако, у *Mesomantispaenae* (как и всех мантисп) передние ноги прицеляются к телу в передней части переднегруди, а у *Mesithoninae* (как у всех беротид и остальных сетчатокрылых) в задней. Всего описано 5 меловых видов мезитонин из Байсы и свиты Исянь (Makarkin, 1999; Makarkin et al., 2012); подсемейство известно также из верхней и средней юры.

Подсемейство *Paraberothinae* с 13 описанными видами распространено только в мелу. Их находят только в «янтарях» (см. список в статье Makarkin, 2015). Это были очень мелкие формы, с длиной передних крыльев от 2.9 до 4.2 мм (рис. 2Е). Это подсемейство иногда рассматривается в составе семейства *Rhachiberothidae*, которое здесь рассматривается в качестве подсемейства беротид, представленного только в современной фауне и в кайнозое.

### Психопсоиды

Наиболее характерная черта мезозойских (в том числе и нижнемеловых) сетчатокрылых – обилие и разнообразие ширококрылых форм, так называемых психопсоидов, которых объединяют в надсемейство *Psychopsoidea*. Сейчас в эту группу входят четыре семейства: *Psychopsidae*, *Osmylopsychopidae*, *Kalligrammatidae* и *Aetheogrammatidae*. Психопсоиды доминируют среди сетчатокрылых во многих нижнемеловых местонахождениях. Так, в Байсе 53% собранных экземпляров сетчатокрылых приходится на психопсоидов. Эта группа также явно доминирует по числу экземпляров в нижнемеловом английском Пурбеке и Вельде (Jepson et al., 2009, 2012; Makarkin et al., 2012). До сегодняшнего дня дожило лишь малочисленное (27 видов) семейство *Psychopsidae*, распространенное в южной и центральной Африке, южной материковой Азии и Австралии.

Семейственная принадлежность большинства меловых психопсоидов пока до конца не выяснена, главным образом из-за неполноты, фрагментарности или плохой сохранности материала. В настоящее время рассматриваются два семейства как кандидаты для многих экземпляров, *Psychopsidae* и *Osmylopsychopidae*, но не исключено, что семейств окажется больше, т.к. меловые остатки достаточно разнообразны. Изредка встречаются виды, более или менее похожие на современных представителей семейства *Psychopsidae*, как например *Baisopsychops lambkini* Makarkin из Байсы (рис. 3Б). В Бирманском янтаре встречаются неописанные личинки нескольких видов, которые могут быть достаточно уверенно отнесены к этому семейству. С другой стороны, некоторые психопсоиды

имеют явные признаки Osmylopsychopidae, как например *Undulopsychopsis alexi* Peng et al. из свиты Исянь (рис. 3А). Но большинство остатков даже внешне очень не похожи как на современных психопсид, так на типичных триасовых Osmylopsychopidae (как, например, *Eripsychopsis fusca* Makarkin из Байсы). Описано много видов меловых психопсоидов (33 вида), но имеется много и неописанных, особенно из Байсы. Вполне очевидно необходимость их ревизии, но эта работа будет очень сложной и долгой.

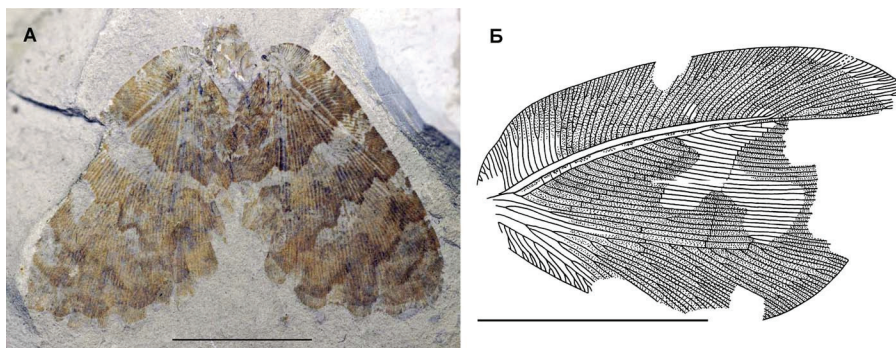


Рис. 3. Меловые психопсидные сетчатокрылые: А – *Undulopsychopsis alexi* Peng et al. (вероятно Osmylopsychopidae), свита Исянь; Б – *Baisopsychops lambkini* Makarkin (вероятно Psychopsidae), Байса. Масштабные линейки 10 мм.

В верхнем мелу психопсоиды становятся редкими. Два семейства вымерли: последние находки Kalligrammatidae происходят из Бирманского янтаря, а Aetheogrammatidae – из китайской свиты Исянь. Немногие верхнемеловые психопсоиды были очень крупными и ширококрылыми формами. Самый поздний представитель Osmylopsychopidae (предположительно) известен из верхнего турона аркаалинской свиты в Магаданской области (местонахождение Тал-Юрях).

### Сетчатокрылые, похожие на бабочек

Представители вымерших семейств Kalligrammatidae и Aetheogrammatidae имели очень большие, яркие крылья, внешне напоминающие крылья современных бабочек (рис. 4). У большинства каллиграмматид были развиты крупные глазчатые пятна, обычно на обоих крыльях, как у большинства современных бабочек семейства Saturniidae (рис. 4Б). У других каллиграмматид и этеограмматид имелись светлые перевязи на крыльях, иногда напоминающие перевязи современных нимфалид (рис. 4В). Довершает сходство с бабочками наличие в этих двух семействах сетчатокрылых длинного хоботка длиной до 20 мм, которым они собирали нектароподобные выделения (так называемые опылительные капли) репродуктивных органов древних голосеменных (особенно беннеттитов

и кейтониевых) и их пыльцу (Labandeira et al., 2016). Не удивительно поэтому, что каллиграмматид часто называют «юрскими бабочками», хотя в последние годы описано много сходных видов и из нижнего мела.



Рис. 4. Меловые бабочковидные сетчатокрылые: А – *Sophogramma lii* Yang et al. (Kalligrammatidae); Б – *Oregamma illecebrosum* Yang et al. (Kalligrammatidae); Б' – заднее крыло *Cyclicogramma rotundum* Yang et al. (Aetheogrammatidae), все из свиты Исянь. Масштабные линейки 10 мм.

Ротовые органы в семействе Kalligrammatidae прошли эволюцию от грызущих (род *Sophogramma* Ren et Guo) до образования «щупикового» хоботка, т.е. образованного удлинёнными нижнечелюстными и нижнегубными щупиками (род *Meioneurites* Handlirsch), и настоящего хоботка, по-видимому, состоящего из удлинённых галей и лациний (большинство родов). Другой особенностью этого семейства является наличие длинного саблевидного яйцеклада; он отмечен, по крайней мере, в одном роде (рис. 4Б).

Самые ранние (неописанные) представители этого семейства найдены в нижней юре Германии, а наиболее поздние – в раннем сеномане Бирманского янтара. Всего в семействе Kalligrammatidae описано 16 меловых видов, подавляющее большинство из свиты Исянь и немногие из других местонахождений (Байса, английский Пурбек и Вельд и свита Крато) (см. Yang et al., 2014).

Два вида рода *Makarkinia* Martins-Neto, распространенного в верхнем апте Бразилии (свита Крато), являются самыми крупными сетчатокрылыми. Длина их передних крыльев достигала 16 см или более 32 см в размахе (Bechly, Makarkin, 2016). Такие размеры соизмеримы с размерами крупнейших современных бабочек, например, таких как *Thysania agrippina* (Cramer) или *Attacus atlas* (Linnaeus). Характерно, что этот род тоже обитал в экваториальном поясе, как и эти современные бабочки.

Семейство Aetheogrammatidae очень близко к каллиграмматидам и не исключено, что оно является только специализированной ветвью последних. Это малочисленное семейство известно главным образом их мезозоя Китая: один вид из средней юры и 4 вида из мела (свита Исянь) (рис. 4B); кроме того один вид описан из верхней юры Казахстана (Yang et al., 2015). Их ротовые органы представлены «щупиковым» хоботком.

#### Мирмелеонтоидная ветвь

В мелу новые семейства сетчатокрылых возникали в основном в мирмелеонтоидной ветви (Mymmeleontiformia, как Mymmeleontoidea + Chrysopoidea). В этой ветви представлены наиболее биологически успешные семейства сетчатокрылых, которые доминируют по числу видов в современной фауне, муравьиные львы (Mymmeleontidae) и златоглазки (Chrysopidae).

Хризопиды включают три семейства, и все они представлены в мелу: Chrysopidae, Mesochrysopidae и Ascalochrysidae (Makarkin et al., 2013b).

Меловые златоглазки в целом не слишком отличаются от юрских, а внешне и от современных. Более того, 11 меловых видов из 20 описанных отнесены к юрскому роду *Mesypochrysa* Мартынов. Ряд других родов мало чем отличаются по жилкованию от этого рода. Вообще разнообразие жилкования у меловых златоглазок было меньшим, чем разнообразие в размерах. Лишь некоторые роды (например, *Araripechrysa* Martins-Neto et Vulcano из свиты Крато и *Paraltembochrysa* Nel et al. из свиты Исянь) имели своеобразное (специализированное) жилкование. Златоглазки, по крайней мере в нижнем мелу, видимо были так же широко распространены, как в современной фауне. Нижнемеловые златоглазки известны из английского Пурбека, азиатских местонахождений Байса, Бон-Цаган, свиты Исянь и Лайян, и южноамериканской свиты Крато, а верхнемеловые пока найдены только в сеномане Магаданской области (ольская свита).

Загадочное семейство крупных сетчатокрылых Ascalochrysidae (рис. 5A) известно только по одному описанному виду из свиты Исянь (Ren, Makarkin, 2009). Оно наиболее близко к семейству Mesochrysopidae, хотя еще плохо изучено.

Семейство Mesochrysoptidae существовало от средней юры до границы нижнего и верхнего мела (Бирманский янтарь). Из нижнего мела описано 19 видов из Байсы, свит Исянь, Лайян и Крато и испанского местонахождения Лас Ойяс (Las Hoyas) (см. Yang et al., 2012). Мезохризопиды в мелу были достаточно разнообразными (рис. 5Б). В частности, задние крылья в некоторых родах нижнемеловых мезохризопид были укороченными, иногда очень сильно (например, в роде *Allopterus* Zhang и особенно у неопisanного вида из Бирманского янтаря). Тем не менее, особенности их передних крыльев позволяют предполагать, что большинство из них были хорошими летунами. Недаром некоторые роды первоначально сближались с муравьиными львами и аскалафами.

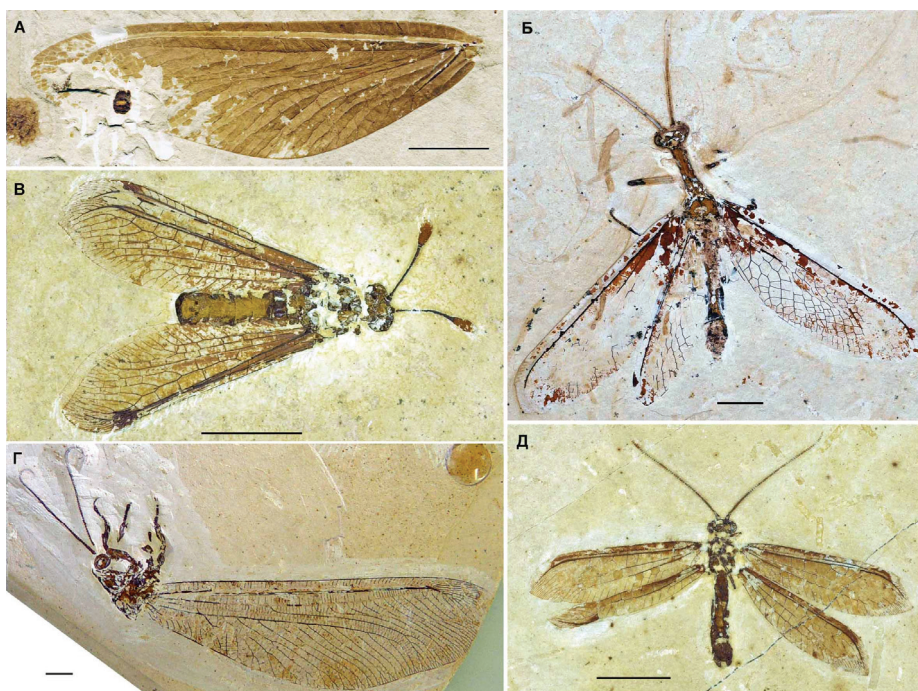


Рис. 5. Представители вымерших в мелу семейств мирмелентоидной ветви: А – *Ascalochrysa megaloptera* Ren et Makarkin (Ascalochrysoptidae), свита Исянь; Б – *Karenina longicornis* Makarkin et Menon (Mesochrysoptidae); В – неопределенный вид рода *Blittersdorffia* (Aragipeneuridae); Г – *Parapalaeoleon magnus* Menon et Makarkin (Palaeoleontidae); Д – неописанный вид Babinskaiidae, все из свиты Крато. Масштабные линейки 5 мм.

Самые глубокие процессы формообразования в мелу происходили в надсемействе Мурмелентоидеа, которое включает 7 семейств: Nymphidae, Nemopteridae (нитекрылки), Babinskaiidae, Palaeoleontidae, Aragipeneuridae, Ascalaphidae и Мурмелентидеа. Из них только нимфиды были широко распро-

странены как в юре, так и у мелу, остальные семейства появились значительно позже. Описано 15 видов меловых нимфид, из английского Пурбека, Байсы, свит Исянь и Крато, Бирманского янтаря и аркагалинской свиты Магаданской области. Нимфиды в мелу были очень разнообразными.

Самые древние мирмелеонтоиды, не относящиеся к Nymphidae, известны из трех примерно одновозрастных восточноазиатских местонахождений (баррем – ранний апт) – Байса, Бон-Цаган и свита Исянь (Пономаренко, 1992а,б; Ren, Engel, 2008). Они относятся к трем очень разным семействам, Palaeoleontidae, Agaripeneuridae и Babinskaiidae, тем самым показывая, что диверсификация мирмелеонтоидов началась ещё раньше, видимо в середине неокоме (валанжин – готерив). Представителей Palaeoleontidae и Agaripeneuridae многие относят к семейству муравьиных львов, в ранге подсемейств (например, Ren, Engel, 2008). Однако ни у Palaeoleontidae, ни у Agaripeneuridae пока не обнаружена важная апоморфия Mymeleontidae, а именно аксиллярная пластинка (орган Эльтрингема) в основании задних крыльев, которая имеется у самцов всех базальных подсемейств муравьиных львов, а также у Stilbopteryginae, базального подсемейства Ascalaphidae. На сегодняшний день наиболее вероятен следующий сценарий взаимоотношений среди семейств этой группы. Какой-то род, близкий к Palaeoleontidae, является предком линии, которая потом дала Ascalaphidae и Mymeleontidae, а семейство Agaripeneuridae является боковой вымершей ветвью этой группы. Задние крылья базальных Mymeleontidae и Ascalaphidae наиболее сходны именно с крыльями Palaeoleontidae. С другой стороны, такие роды Agaripeneuridae с наиболее примитивным жилкованием как *Choromyrmeleon* Ren et Gu или *Blittersdorffia* Martins-Neto et Vulcano тоже могли дать линию, которая потом привела к Ascalaphidae и Mymeleontidae. В любой случае пока нет достаточных оснований рассматривать Palaeoleontidae и Agaripeneuridae в составе семейства Mymeleontidae.

В семействе Palaeoleontidae описано 16 видов. Это семейство было широко распространено в мелу. В нижнем мелу оно было представлено в Азии (Байса, Бон-Цаган, свита Исянь) и Южной Америки (свита Крато) (Пономаренко, 1992а,б; Menon, Makarkin, 2008; Myskowiak, Nel, 2016) (Рис. 5Г). Типовой род описан из альб–сеноманских отложений Канады. До верхнего мела дожили только специализированные роды, известные из турона Израиля и коньяка Сибири.

В семействе Agaripeneuridae описано 30 видов. Оно известно в основном из бразильской свиты Крато, а также по одному роду из трёх азиатских местонахождений: монгольского Бон-Цагана (*Paracroce* Ponomarenko), свиты Исянь (*Choromyrmeleon*) и Бирманского янтаря (*Burmanaura* Huang et al.) (Martins-Neto, Vulcano, 1989; Пономаренко, 1992б; Ren, Engel, 2008; Huang et al., 2016). В полуаридных биоценозах экваториальной свиты Крато эти виды были очень обильными и разнообразными, как внешне, так и по размеру. Некоторые из них были очень похожи на некоторых современных муравьиных львов (рис. 5В), другие нет (как, например, *Pseudonymphes* Martins-Meto et Vulcano). Уже в барреме семейство было достаточно диверсифицировано, о чем говорят находки

в этом ярусе морфологически очень разных родов, *Choromyrmeleon* и *Paracroce*. В апте (и возможно альбе, откуда пока данных нет) семейство *Agaripeneuridae* видимо достигло пика своего разнообразия.

Небольшое семейство *Babinskaiidae* (пять описанных видов) известно из Байсы, свиты Крато и Бирманского янтаря (неописанный материал) (Martins-Neto, Vulcano, 1989; Пономаренко, 1992а). Это были мелкие мирмелеонтоиды с длиной переднего крыла 11–13 мм (рис. 5Д). Их филогенетические связи с остальными семействами *Mymecoleontoidea* пока совершенно неясны.

### «Двукрылые» сетчатокрылые

Известны два семейства сетчатокрылых, все виды которых обладают функциональной двукрылостью, нитекрылки (*Nemopteridae*) и *Dipteromantispidae*. Оба семейства возникли в раннем мелу, но если нитекрылки дожили до сегодняшнего дня, то *Dipteromantispidae* вымерли. Эти группы филогенетически очень далеки друг от друга, и их двукрылость, несомненно, возникла независимо. Нитекрылки отнесены мной к переднемоторным «двукрылым» из-за того, что в полете машут только передние крылья, а задние остаются неподвижными. Кроме того в мезозойском семействе *Mesochrysoptera* в мелу отмечены два близких рода, виды которых были тоже переднемоторными «двукрылыми», поскольку у них задние крылья очень укорочены или редуцированы (барремский род *Allopterus* и неописанный род из Бирманского янтаря).

Нитекрылки внешне удивительно похожи на современных бабочек семейства *Himantopteridae*, которые обитают в тропической Азии и Африке. У них такие же размеры, как и у нитекрылок, такие же овальные передние крылья и длинные, лентообразные задние крылья, часто расширенные на вершине, как у современных видов подсемейства *Nemopterinae*. У меловых нитекрылок задние крылья были очень узкими, сужающимися к вершине (рис. 6А). Они известны по трем родам и пяти видам исключительно из свиты Крато (экваториальная Бразилия). Однако в Бирманском янтаре довольно часто встречаются неописанные личинки, очень похожие на своеобразных личинок нитекрылок из подсемейства *Stocinae* (их отличает от кроцин в основном наличие длинных зубцов на челюстях). Но кроцины не известны в ископаемом состоянии. К тому же они обитают только в жарких и аридных регионах земли, часто в пустынях или полупустынях. В странах бывшего СССР они найдены только на юге Туркменистана. Однако на территории Бирмы на границе альба и сеномана климат был гумидный. Поэтому мы имеем здесь дело, по-видимому, с новой неописанной группой семейства *Nemopteridae*. Взрослые особи всех современных нитекрылок являются специализированными палинофагами и у большинства видов голова и ротовые органы сильно удлинены (особенно у кроцин). Но меловые нитекрылки из свиты Крато имели еще короткую голову и мандибулярные ротовые органы. Образование роострума (удлинение головной капсулы) и удлинение ротовых органов, а возможно и палинофагия, развились у нитекрылок видимо несколько позже, параллельно с увеличением роли цветковых растений в биоценозах.

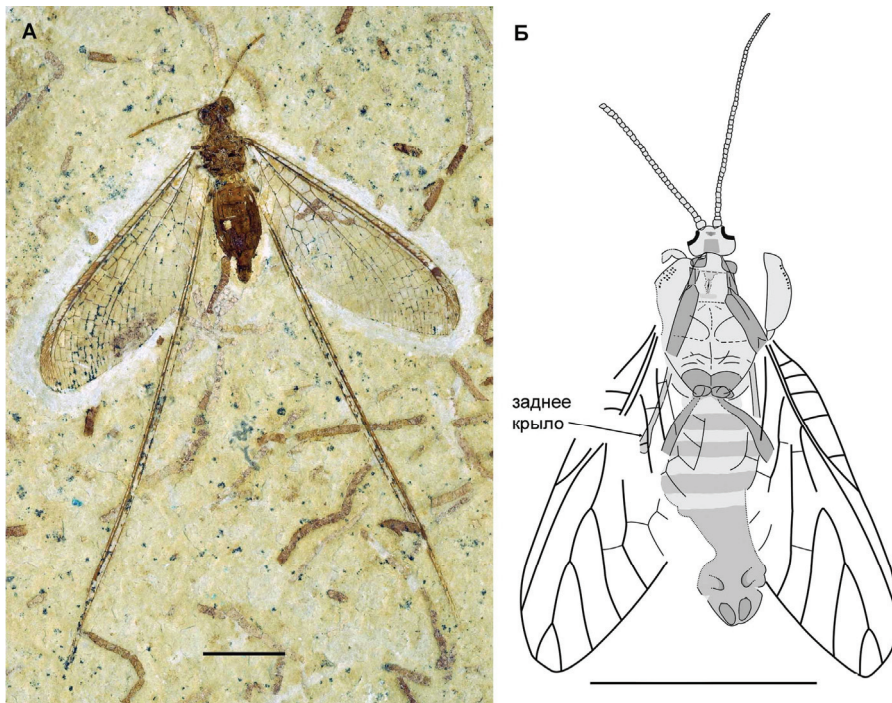


Рис. 6. Меловые сетчатокрылые с функциональной двукрылостью: А – неопределенный вид Nemopteridae, свита Крато; Б – *Dipteromantispa brevisubcosta* Makarkin et al. (Dipteromantispidae), свита Исянь. Масштабные линейки 5 мм.

В семействе Dipteromantispidae описано лишь два меловых рода (один из свиты Исянь, другой из янтаря Нью-Джерси) и три вида (Makarkin et al., 2013a). Неописанные таксоны найдены также в Бирманском янтаре. Диптеромантиспы внешне очень похожи на мух. Они были «мушиного» размера (3–9 мм); их среднегрудь также хорошо развита, передние крылья с упрощенным жилкованием, а задние крылья сильно редуцированы и преобразованы в структуры, напоминающие жужжальца двукрылых (рис. 6Б). Всё это позволяет предполагать, что эти они были такими же хорошими летунами, как и мухи. Диптеромантиспы были хищниками, о чем говорят их хватательные передние ноги. Они наиболее близки к семействам Mantispidae и Verothidae, у которых передние ноги тоже хватательные (у всех мантисп и в трех подсемейств беротид).

### Сетчатокрылые с хоботком

Все современные сетчатокрылые имеют верхние челюсти, часто хорошо развитые, которыми большинство сетчатокрылых пользуются для поимки и

удержания жертвы и измельчения пищи (грызущие или мандибулярные ротовые органы). Только в семействе *Nemopteridae* длинные узкие челюсти не используются по прямому назначению, поскольку нитекрылки питаются пыльцой и видимо нектаром цветов.

Но в нижнем мелу жили и другие сетчатокрылые, с сосущими или сифонатными ротовыми органами из-за сходства их функционирования с работой сифона. К ним относятся уже упоминавшиеся каллиграмматиды и семейство *Aetheogrammatidae*, а также по одному специализированному подсемейству семейств *Sisyridae* и *Dilaridae*.

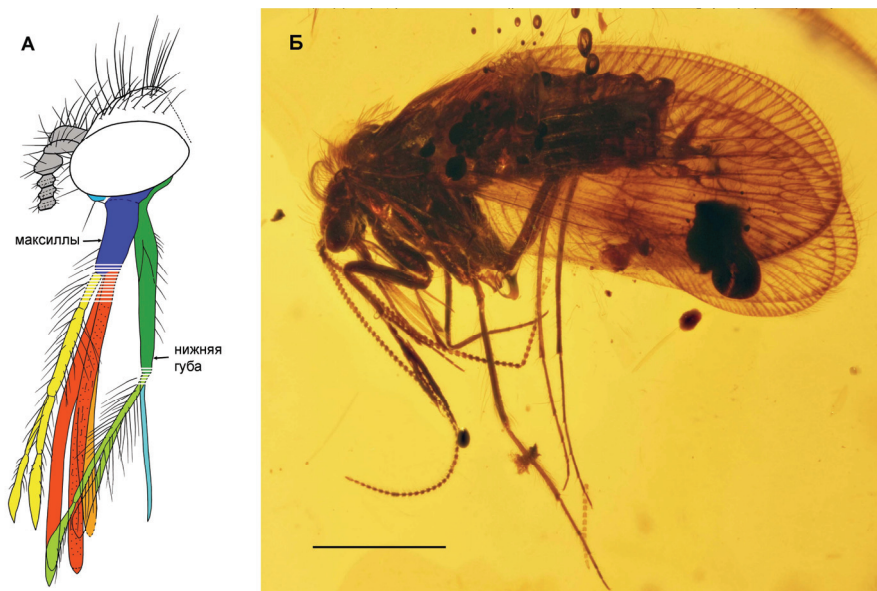


Рис. 7. Представитель семейства *Sisyridae* с сосущими (сифонатными) ротовыми органами, Бирманский янтарь: А – рисунок головы с ротовыми органами (сбоку); Б – внешний вид имаго. Масштабная линейка 1 мм.

В Бирманском янтаре недавно обнаружен удивительный род сизирид с двумя видами, который представляет подсемейство *Paradoxosisyrinae* (Makarkin, 2016). Эти сизириды несколько напоминают мелких комариков (длина их передних крыльев 2.8–4 мм) своими длинными ногами и тем, что имеют длинный сосущий хоботок, язычок их нижней губы превращен в колющий стилет, и их верхние челюсти целиком или очень сильно редуцированы (по крайней мере, они не видны) (рис. 7). Все другие известные сизириды (в том числе и ископаемые) имеют нормальные грызущие ротовые органы. Удлиненные части максилл (галеи и лацинии) образуют хоботок длиной около 1 мм. Характерной особенностью галеи и лациний является то, что они с боков совершенно плоские. Для

этих сизирид также характерны длинные, покрытые длинными щетинками, щупики. Питающиеся нектаром самцы настоящих комаров (Culicidae) имеют подобные длинные и волосатые щупики в отличие от кровососущих самок, у которых щупики короткие. Эти сизириды видимо тоже питались нектаром цветов, которых в Бирманском лесу в то время было уже много. В этом случае, наличие колющего стилета совершенно непонятно. Впрочем, он был настолько коротким (0.4 мм в длину), что им можно было проколоть кожу только у очень тонкокожих животных, таких как, например, лягушки. Возможно, стилет выполнял какую-то вспомогательную функцию при питании нектаром.

Из того же Бирманского янтаря совсем недавно стали известны и необычные дилариды (Dilaridae, неописанное подсемейство с несколькими видами), которые тоже имеют сифонатные ротовые органы. К настоящему времени описаны три вида, которые сначала были ошибочно отнесены к современному подсемейству Nallachiinae, а потом – вообще к неясному семейству психопсоидов (Huang et al., 2015; Lu et al., 2016). Их ротовые органы устроены сходно с сизиридными, но отличаются главным образом тем, у них язычок редуцирован (т.е. стилет отсутствует), как и у современных видов (по крайней мере, в роде *Dilar Rambur*). Эти бирманские дилариды несколько крупнее сизирид (длина передних крыльев 6.5–11 мм), но внешне немного похожи на них, с таким же волосатым телом и крыльями, и примерно такой же длины хоботком (но более коротким относительно длины тела). Хоботок у них видимо состоит из удлинённых лациний, которые плотно прижаты друг к другу, а возможно и удлинённых галей, но в отличие от сизирид и лацинии и галеи не плоские. Казалось бы, характер этих ротовых органов предполагает нектарофагию (или питание другой жидкой пищей), но у одного экземпляра из брюшка выступают длинные темные экскременты, по-видимому, состоящие из плотно спрессованных пыльцевых зерен. То есть палинофагия у этих диларид более вероятна, тем более, что у всех известных экземпляров галеи широко расставлены, а не прижаты друг к другу как у бабочек (у бирманских сизирид они тоже не прижаты, но и не широко расставлены).

Бирманский янтарь это единственное местонахождение, где документировано сосуществование трех групп сетчатокрылых с сифонатными ротовыми органами: крупных каллиграмматид (если неописанный вид действительно относится к этому семейству), более или менее средних диларид и мелких сизирид. Эти группы видимо занимали разные ниши. Считается, что каллиграмматиды были связаны только с вымершими группами голосеменных (в основном с беннеттитами и кейтониевыми). Их длинный хоботок вполне соответствует глубоко расположенным нектарообразным выделениям и пыльце репродуктивных органов беннеттитов, куда можно добраться только через узкое микропиле, сходное с толщиной хоботков каллиграмматид (Labandeira et al., 2016). Напротив, бирманские дилариды и сизириды были уже наверняка связаны с цветами покрытосеменных, поскольку имели короткий хоботок (максимум 1.3 мм). Этому соответствуют размеры цветов из Бирманского янтаря, которые были преимущественно мелкие с неглубокой чашечкой, часто не глубже 1 мм.

Можно предположить, что сизириды и дилариды с сифонатными ротовыми органами, обитавшими в Бирманском лесу на границе альба и сеномана, были одними из первых специализированных групп насекомых, которые заняли недавно образовавшуюся нишу, а именно цветы как основной источник корма. Их ротовые органы были узкоспециализированными, и они не были способны питаться по-другому и другим. В результате они вымерли, по-видимому, не выдержав конкуренцию с другими, более активными и успешными посетителями цветов, главным образом пчелами, которые диверсифицировались позже.

### Заключение

В результате проведенных за последние 25–30 лет исследований было выявлено удивительное разнообразие меловых сетчатокрылых. Было описано много представителей современных и вымерших семейств, в том числе таких необычных, как Dipteromantispidae. Но недавние совершенно неожиданные находки сизирид и диларид с сифонатными ротовыми органами говорят о том, что изученность меловых сетчатокрылых еще очень далека от завершения. Еще год назад нельзя было даже представить существование столь необычных сетчатокрылых. Значит можно ждать новых удивительных находок.

### Благодарности

Автор признателен Ц. Ян (Qiang Yang; Университет Сунь Ятсена, Гуанчжоу, Китай), Г. Бехли (Günter Bechly; Государственный музей естествознания, Штутгарт, Германия) и Е.Э. Перковскому (Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена, Киев, Украина) за предоставление некоторых фотографий, и особенно М.Ю. Прощалыкину (БПИ ДВО РАН) за огромную помощь в подготовке и оформлении доклада. Работа поддержана грантом РФФИ № 16–04–00053.

### ЛИТЕРАТУРА

- Жерихин В.В.** Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов. М.: Наука. 1978. 200 с.
- Жерихин В.В.** Насекомые в экосистемах суши. *Историческое развитие класса насекомых*. М.: Наука. 1980. С. 189–224.
- Пономаренко А.Г. 1992а.** Сетчатокрылые (Insecta, Neuroptera) из нижнего мела Забайкалья. *Палеонтологический журнал*, 3: 43–50.
- Пономаренко А.Г. 1992б.** Новые сетчатокрылые (Insecta, Neuroptera) из мезозоя Монголии. *Новые таксоны ископаемых беспозвоночных Монголии*. М.: Наука. С. 101–111.
- Расницын А.П. 1988.** Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода. *Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых*. М.: Наука. С. 191–207.
- Bechly G., Makarkin V.N. 2016.** A new gigantic lacewing species (Insecta: Neuroptera) from the Early Cretaceous of Brazil confirms the occurrence of Kalligrammatidae in the Americas. *Cretaceous Research*, 58: 135–140.

- Clapham M.E., Karr J.A., Nicholson D.B., Ross A.J., Mayhew P.J. 2016.** Ancient origin of high taxonomic richness among insects. *Proceedings of the Royal Society (B)*, 283(1824): 2015.2476.
- Heimhofer U., Hochuli P.A., Burla S., Dinis J.M.L., Weissert H. 2005.** Timing of Early Cretaceous angiosperm diversification and possible links to major paleoenvironmental change. *Geology*, 33: 141–144.
- Huang D.Y., Azar D., Cai C.Y., Garrouste R., Nel A. 2015.** The first Mesozoic pleasing lacewing (Neuroptera: Dilaridae). *Cretaceous Research*, 56: 274–277.
- Huang D.Y., Azar D., Engel M.S., Garrouste R., Cai C.Y., Nel A. 2016.** The first arripeneurine antlion in Burmese amber (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Cretaceous Research*, 63: 1–56.
- Jepson J.E., Heads S.W., Makarkin V.N., Ren D. 2013.** New fossil mantidflies (Insecta: Neuroptera: Mantispidae) from the Mesozoic of north-eastern China. *Palaeontology*, 56: 603–613.
- Jepson J.E., Makarkin V.N., Coram R.A. 2012.** Lacewings (Insecta: Neuroptera) from the Lower Cretaceous Purbeck Limestone Group of southern England. *Cretaceous Research*, 34: 31–47.
- Jepson J.E., Makarkin V.N., Jarzembowski E.A. 2009.** New lacewings (Insecta: Neuroptera) from the Lower Cretaceous Wealden Supergroup of southern England. *Cretaceous Research*, 30: 1325–1338.
- Khramov A.V. 2013.** New mantidflies (Neuroptera: Mantispidae) from the Upper Jurassic of Kazakhstan. *Insect Systematics & Evolution*, 44: 221–230.
- Klymiuk A.A., Stockey R.A. 2012.** Lower Cretaceous (Valanginian) seed cone provides the earliest fossil record for *Picea* (Pinaceae). *American Journal of Botany*, 99: 1069–1082.
- Labandeira C.C., Yang Q., Santiago-Blay J.A., Hotton C.L., Monteiro A., Wang Y.J., Goreva Y., Shih C.K., Siljeström S., Rose T.R., Dilche D.L., Ren D. 2016.** The evolutionary convergence of mid-Mesozoic lacewings and Cenozoic butterflies. *Proceedings of the Royal Society (B)*, 283(1824): 2015.2893.
- Lu X.M., Zhang W.W., Liu X.Y. 2016.** New long-proboscid lacewings of the Early Cretaceous provide insights into ancient plant-pollinator interactions. *Scientific Reports*, 6: 25382.
- Makarkin V.N. 1994.** Upper Cretaceous Neuroptera from Russia and Kazakhstan. *Annales de la Société Entomologique de France*, 30: 283–292.
- Makarkin V.N. 1999.** Fossil Neuroptera from the Lower Cretaceous of Baisa, East Siberia. Part 6. Mesithonidae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 12: 705–712.
- Makarkin V.N. 2014.** A new fossil genus of Osmylidae (Neuroptera) from the Early Cretaceous of Baissa, Transbaikalia. *Far Eastern Entomologist*, 278: 8–12.
- Makarkin V.N. 2015.** A new genus of the mantispid-like Paraberotherinae (Neuroptera: Berotheridae) from Burmese amber, with special consideration of its probasitarsus spine-like setation. *Zootaxa*, 4007(3): 327–342.
- Makarkin, V.N. 2016.** Enormously long, siphonate mouthparts of a new, oldest known spongillafly (Neuroptera: Sisyridae) from Burmese amber imply nectarivory or hematophagy. *Cretaceous Research* (<http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2016.03.010>).
- Makarkin V.N., Menon F. 2007.** First record of the fossil ‘rapismatid-like’ Ithonidae (Insecta, Neuroptera) from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil. *Cretaceous Research*, 27: 743–753.
- Makarkin V.N., Perkovsky E.E. 2016.** An interesting new species of Sisyridae (Neuroptera) from the Upper Cretaceous Taimyr amber. *Cretaceous Research*, 63: 171–176.

- Makarkin V.N., Yang Q., Peng Y.Y., Ren D. 2012.** 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*, 35: 57–68.
- Makarkin V.N., Yang Q., Ren D. 2013a.** A new Cretaceous family of enigmatic two-winged lacewings (Neuroptera). *Fossil Record*, 16: 67–75.
- Makarkin V.N., Yang Q., Shi C.F., Ren, D. 2013b.** The presence of the recurrent veinlet in the Middle Jurassic Nymphidae (Neuroptera) from China: a unique condition in Myrmeleontoidea. *ZooKeys*, 325: 1–20.
- Martins-Neto R.G., Vulcano M.A. 1989.** Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), bacia do Araripe, nordeste do Brasil. II. Superfamília Myrmeleontoidea. *Revista Brasileira de Entomologia*, 33: 367–402.
- Menon F., Makarkin V.N. 2008.** New fossil lacewings and antlions (Insecta, Neuroptera) from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil. *Palaeontology*, 51: 149–162.
- Myskowiak J., Nel A. 2016.** New antlion species (Insecta, Neuroptera, Palaeoleontidae) from the Lower Cretaceous Crato Formation in northeastern Brazil. *Cretaceous Research*, 59: 278–284.
- Oswald J.D. 1994.** A new phylogenetically basal subfamily of brown lacewings from Chile (Neuroptera: Hemerobiidae). *Entomologica Scandinavica*, 25: 295–302.
- Peng Y.Y., Makarkin V.N., Ren D. 2016.** Diverse new Middle Jurassic Osmolyptopsychopidae (Neuroptera) from China shed light on the classification of psychopoids. *Journal of Systematic Palaeontology*, 14: 261–295.
- Perkovsky E.E., Makarkin V.N. 2015.** First confirmation of spongillaflies (Neuroptera: Sisyridae) from the Cretaceous. *Cretaceous Research*, 56: 363–371.
- Ren D., Engel, M.S. 2008.** A second antlion from the Mesozoic of northeastern China (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Alavesia*, 2: 183–186.
- Ren D., Makarkin V.N. 2009.** Ascalochrysidae – a new lacewing family from the Mesozoic of China (Insecta: Neuroptera: Chrysopoidea). *Cretaceous Research*, 30: 1217–1222.
- Rothwell G.W., Mapes G., Stockey R.A., Hilton J. 2012.** Seed cone *Eathiestrobos* gen. nov.: fossil evidence for a Jurassic origin of Pinaceae. *American Journal of Botany*, 99: 708–720.
- Ryberg P.E., Rothwell G.W., Stockey R.A., Hilton J., Mapes G., Riding J.B. 2012.** Reconsidering relationships among stem and crown group Pinaceae: oldest record of the genus *Pinus* from the Early Cretaceous of Yorkshire, United Kingdom. *International Journal of Plant Science*, 173: 917–932.
- Schneider H., Schuettelpelz E., Pryer K.M., Cranfill R., Magallón S., Lupia R. 2004.** Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature*, 428: 553–557.
- Yang Q., Makarkin V.N., Ren D. 2012.** New fossil Mesochrysopidae (Neuroptera) from the Mesozoic of China. *Zootaxa*, 3597: 1–14.
- Yang Q., Makarkin V.N., Shih C.K., Ren D. 2015.** New Aetheogrammatidae (Insecta: Neuroptera) from the Lower Cretaceous Yixian Formation, China. *Cretaceous Research*, 55: 25–33.
- Yang Q., Wang Y.J., Labandeira C.C., Shih, C.K., Ren D. 2014.** Mesozoic lacewings from China provide phylogenetic insight into evolution of the Kalligrammatidae (Neuroptera). *BMC Evolutionary Biology*, 14(126): 1–30.

## THE AMAZING DIVERSITY OF CRETACEOUS NEUROPTERA

V.N. Makarkin

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian  
Academy of Sciences, Vladivostok, Russia  
E-mail: vnmakarkin@mail.ru

The twenty-two families of Cretaceous Neuroptera constitute the greatest diversity of the order at that level throughout its history. Families that appeared in the Jurassic and Triassic coexisted for an interval with others that originated in the Early Cretaceous. The vast majority of extant families were present by the end of the period. The Psychopsoidea dominated neuropteran assemblages in many Early Cretaceous localities with the greatest number of specimens. The Myrmeleontoidea diversified during the Early Cretaceous, with the origin of such families as the Nemopteridae, Palaeoleontidae, Araripeneuridae, and Babinskaiidae. Many groups that are very different from the Neuroptera that we know today were also present, e.g., large butterfly-like neuropterans (Kalligrammatidae, Aetheogrammatidae), “two-winged” neuropterans (Dipteromantispidae), and neuropterans with adults possessing long, siphonate mouthparts. All of these, and the above Myrmeleontoidea families (except Nemopteridae), became extinct by the mid-Cretaceous.