

Г.В. Николаев

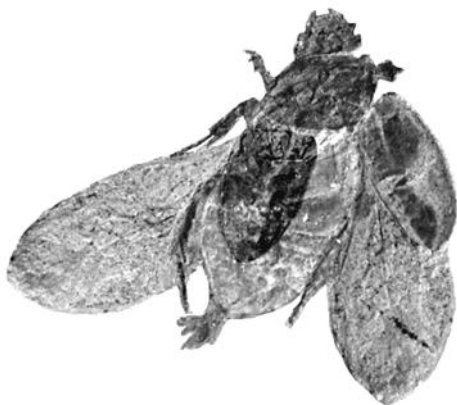
МЕЗОЗОЙСКИЙ
ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ
ПЛАСТИНЧАТОУСЫХ
(INSECTA: COLEOPTERA: SCARABAEOID EA)



КАЗАХСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ имени аль-ФАРАБИ

Г.В. Николаев

МЕЗОЗОЙСКИЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ
ПЛАСТИНЧАТОУСЫХ (INSECTA:
COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA)



Алматы
«Қазақ университеті»
2007

УДК 565.764: 551.762/3 (517+571+574)

ББК 28.0я73

Н 63

*Рекомендовано к изданию
Ученым советом биологического факультета
и РИСО КазНУ им. аль-Фараби*

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор **В.Л. Казенас**;
кандидат биологических наук, доцент **Н.Ш. Мамитов**

Николаев Г.В.

Н 63 Мезозойский этап эволюции пластинчатоусых (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea). - Алматы: Қазақ университеті, 2007. – 222 с.

ISBN 9965-30-258-8

К настоящему времени из мезозоя известно 90 видов пластинчатоусых жуков (надсемейство Scarabaeoidea), относящихся к 14 семействам. Монография является обобщающей сводкой по позднемезозойским видам. Уточняется состав, систематическое положение и таксономический статус пластинчатоусых, известных из мезозоя. В верхней юре – НИЖНЕМ меле найдены представители 12 рецентных семейств. Два семейства известны только из мезозоя. Переописываются отпечатки видов, хранящиеся в коллекциях ПИН РАН (Москва). Даны описания двух новых подсемейств, восьми родов и 17 видов.

Книга предназначена для энтомологов, палеонтологов, геологов и всех любителей природы, интересующихся вопросами эволюции животного мира.

Н 4310020000-073 064-06
460 (05) - 07

УДК 565.764: 551.762/3 (517+571+574)
ББК 28.0я73

ISBN 9965-30-258-8

© Николаев Г.В. 2007
© КазНУ им. аль-Фараби, 2007

ПРЕДИСЛОВИЕ

Пластинчатоусые жуки (надсемейство Scarabaeoidea) являются естественной группой, насчитывающей в рецентной фауне более 35000 видов, объединенных в 12-14 семейств. В настоящее время известно 90 номинальных мезозойских видов, относимых к пластинчатоусым. К сожалению, определение систематического положения ископаемых видов до сих пор наталкивается на значительные трудности. Это связано и с изменчивостью таксономических признаков многих групп и с неполной сохранностью большинства отпечатков, но, прежде всего, лишь с началом разработки системы надсемейства, которая учитывала бы признаки, наиболее часто сохраняющиеся на отпечатках ископаемых видов. Данная работа выполнена как справочник, показывающий современное состояние изученности пластинчатоусых мезозоя, и помогающий сравнить вновь найденные отпечатки с уже известными видами, подобрать литературу, необходимую для работы с мезозойскими видами, чтобы по возможности не только определить принадлежность отпечатка к пластинчатоусым, но и установить место таксона любого ранга в системе надсемейства.

Большинство пластинчатоусых мезозоя описано из Северной Азии по материалам коллекций Палеонтологического института Российской академии наук (ПИИ РАН). За предоставление на обработку этих материалов я искренне признателен дирекции ПИИ РАН и сотрудникам лаборатории артропод, особенно ныне покойному В.В. Жерихину и А.Г. Пономаренко, поддержка которых помогла мне начать работу с ископаемыми видами. Я также сердечно благодарен доктору Ф.-Ф. Креллю, США (Dr. F.-Th. Krell, Denver Museum of Nature & Science, Colorado, USA), оказавшему помощь в получении копий ряда научных публикаций, знакомство с которыми оказало существенную помощь в выполнении работы.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ОГЛАВЛЕНИЕ	4
СИСТЕМА НАДСЕМЕЙСТВА	7
Критерии таксономического ранга группы	7
Число семейств в надсемействе	7
Число соподчиненных таксонов в семействе	8
Ареалы семейств	8
Семейства пластинчатоусых в геологической летописи	10
Время формирования ряда таксонов	11
Трудности кладистского анализа филогенетических отношений групп	12
Таксономические признаки ископаемых видов	12
СЕМЕЙСТВО PARALUCANIDAE NIKOLAJEV, 2000	13
Место группы в системе и ее таксономический статус	16
СЕМЕЙСТВО LUCANIDAE LATREILLE, 1804	17
Подсемейство <i>Protolucaninae</i>	18
<i>Систематическое положение подсемейства</i> ..	20
Подсемейство <i>Lucaninae</i>	21
Подсемейство <i>Aesalinae</i>	26
Место группы в системе и ее таксономический статус	28
СЕМЕЙСТВО PLEOCOMIDAE LCONTE, 1861	31
Подсемейство <i>Pleocominae</i>	32
Подсемейство <i>Cretocominae</i>	35
Место группы в системе и ее таксономический статус	38
Экологические особенности <i>Pleocomidae</i>	39
СЕМЕЙСТВО LITHOSCARABAEIDAE NIKOLAJEV, 1992	41
Место группы в системе	47
СЕМЕЙСТВО GLAPHYRIDAE MACLEAY, 1819	48
Подсемейство <i>Cretoglaphyrinae</i>	49

Место группы в системе и ее таксономический статус	55
Экологические особенности мезозойских видов	56
СЕМЕЙСТВО OCHODAЕIDAE ARROW, 1904	57
Подсемейство Ochodaеinae	58
Подсемейство Cretochodaеinae	61
Место группы в системе и ее таксономический статус	65
СЕМЕЙСТВО EREMAZIDAE IABLOKOFF-KHNZORIAN	66
Подсемейство Prototroginae	67
Место группы в системе и ее таксономический статус	69
СЕМЕЙСТВО GLARESIDAE KOLBE, 1905	70
Экологические особенности Glaresidae	76
Место группы в системе и ее таксономический статус	77
СЕМЕЙСТВО HYBOSORIDAE ERICHSON, 1847	78
Подсемейство Hybosorinae	79
Подсемейство Anaidinae	87
Подсемейство Mimaphodiinae	89
Место группы в системе и ее таксономический статус	91
СЕМЕЙСТВО VOLBOCERATIDAE MULSANT, 1842	93
Подсемейство Volboceratinae	94
Место группы в системе и ее таксономический статус	96
СЕМЕЙСТВО GEOTRUPIDAE LATREILLE, 1802	97
Подсемейство Cretogeotrupinae	98
Место группы в системе и ее таксономический статус	100
СЕМЕЙСТВО TROGIDAE MACLEAY, 1819	101
Подсемейство Troginae	102
Подсемейство Omorginae	106
Подсемейство Avitortorinae	110
Место группы в системе и ее таксономический статус	119

СЕМЕЙСТВО SCARABAEIDAE LATREILLE, 1802	121
Подсемейство Aphodiinae	122
Подсемейство Scarabaeinae	130
Место группы в системе и ее таксономический статус	133
СЕМЕЙСТВО CETONIIDAE LEACH, 1815	134
Подсемейство Cretoscarabaeinae	135
Систематическое положение подсемейства	139
Подсемейство Aclorinae	141
Триба Holcorobeini	142
Триба Aclorini	173
Систематическое положение подсемейства	177
Экологические особенности Aclorinae	179
Подсемейство Cretomelolonthinae	181
Систематическое положение подсемейства	184
Подсемейство Sericinae	185
Систематическое положение подсемейства	190
Место группы в системе и ее таксономический статус	191
SCARABAEIOIDEA INCERTA FAMILIA	192
ЛИТЕРАТУРА	196
SUMMARY	197
Приложение 1 ОТПЕЧАТКИ МЕЗОЗОЙСКИХ SCARABAEIOIDEA	205
Приложение 2 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ МЕЗОЗОЙСКИХ SCARABAEIOIDEA	213
Приложение 3 ИЗМЕНЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА ФАУНЫ SCARABAEIOIDEA В МЕЗОЗОЕ- КАЙНОЗОЕ	218
Приложение 4 ПЛАСТИНЧАТОУСЫЕ НИЖНЕМЕЛОВОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ БАЙСА В ЗАБАЙКАЛЬЕ	219

СИСТЕМА НАДСЕМЕЙСТВА

Критерии таксономического ранга группы. Существуют несколько критериев таксономического ранга группы. Это эволюционный (в зависимости от “важности” морфологических или биологических особенностей, “приобретенных” таксоном в процессе эволюции), филогенетический (в зависимости от “родственных” отношений с другими таксономическими группами) и геологический (в зависимости от “времени формирования” группы в процессе эволюции). Ниже будет сделана попытка анализа этих критериев, но сначала следует рассмотреть точки зрения на существующие системы пластинчатоусых.

Число семейств в надсемействе. Длительное время монофилетическую группу пластинчатоусых рассматривали как состоящую из трех семейств: *Lucanidae*, *Passalidae* и *Scarabaeidae*. Однако в середине прошлого века в странах Западной Европы началось “дробление” *Scarabaeidae*, и вскоре число семейств в надсемействе возросло до 18-20 (Balthazar, 1963; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1985). К настоящему времени в связи с широким применением в таксономическом анализе методик кладизма число семейств “сократилось” до 13-14 (Jemson & Ratcliffe, 2002; Scholtz & Grebennikov, 2005). В составе надсемейства различают следующие таксоны ранга семейства: *Lucanidae*, *Passalidae*, *Diphyllostomatidae*, *Trogidae*, *Glaresidae*, *Pleocomidae*, *Bolbo-ceratidae*, *Geotrupidae*, *Belohinidae*, *Ochodaecidae*, *Ceratocanthidae*, *Hybosoridae*, *Glaphyridae* и *Scarabaeidae s. lato*. Объем и ранг ряда из этих таксонов вызывает разногласия среди систематиков. Отдельные замечания к системе даны в разделах по каждому из семейств. За основу принята система группы, опубликованная в шестом томе руководства по зоологии (Scholtz & Grebennikov, 2005). Ниже рассмотрены некоторые особенности семейств пластинчатоусых, представители которых известны из мезозоя. Но сначала хочется

заметить, что я считаю более важной задачей не определять ранг того или иного таксона, а установить родственные связи между филетическими линиями в надсемействе.

Число соподчиненных таксонов в семействе. Большинство из таксонов, которым в настоящее время дается ранг семейств, - обширные и достаточно сложно расчлененные группы, насчитывающие, как правило, более 200 видов. Но несколько семейств состоят из единственного рецентного рода. Это Glaresidae (около 50 видов), Pleocomidae (около 30 видов), Diphyllostomatidae (3 вида) и Belohinidae (единственный вид). Помимо монотипичных семейств, еще только один таксон ранга семейства насчитывает менее 100 видов. Это достаточно сложно расчлененное семейство Ochodaeidae (Scholtz, D'Hotman, Evans & Nel, 1988). Все другие семейства пластинчатоусых, как правило, состоят из нескольких сотен видов.

Ареалы семейств. Кроме Glaresidae, распространенных почти во всех зоогеографических областях, другие монотипичные семейства имеют ареалы, ограниченные незначительной территорией. Это запад Северной Америки (Pleocomidae и Diphyllostomatidae) и юг Мадагаскара (Belohinidae). Такое распространение этих таксонов можно объяснить либо их вымиранием на большей части когда-то существовавшего обширного ареала, либо формированием непосредственно на тех территориях, где они существуют и в настоящее время. Ряд морфологических признаков Pleocomidae и Diphyllostomatidae, скорее всего, являются плезиоморфиями либо для всего надсемейства, либо для отдельных филетических линий и позволяют предполагать "древнее" происхождение этих двух семейств и реликтовый характер их современных ареалов. Что касается Belohinidae, то признаки, на основании которых выделена группа, являются аутапоморфиями. Многие подобные апоморфии неоднократно возникали среди семейств пластинчатоусых. Это позволяет высказать предположение, что Belohinidae не заслуживают ранга семейства и, скорее всего,

сформировались в недавнее геологическое время на месте своего современного ареала. (Вопрос о месте *Belohinidae* в системе пластинчатоусых жуков и о статусе группы будет рассмотрен ниже в одном из разделов работы.)

Кроме монотипичных семейств, об особенностях современного распространения которых было сказано выше, большинство семейств пластинчатоусых (и целый ряд таксонов ранга подсемейства) имеют всесветное распространение. Но ряд даже политипичных семейств распространен не во всех зоогеографических областях. Это, прежде всего, *Geotrupidae* s. str. (без включения в его состав на правах соподчиненного таксона *Bolboceratidae*), *Ochodaeidae* и *Glaphyridae*. Хочется обратить внимание на интересную особенность ареалов большинства этих групп: они распространены всесветно (или почти всесветно), но их виды не представлены в фаунах Новой Зеландии и Австралии. Как уже было отмечено выше, такими же особенностями ареала отличается и семейство *Glaresidae*. За исключением *Ochodaeidae*, которые представлены на Мадагаскаре преимущественно олиготипичными эндемичными родами, все эти семейства (а также и виды *Bolboceratidae*) отсутствуют и в этом биогеографическом выделе. Можно попытаться оценить обоснованность систематического статуса этих таксонов с точки зрения имеющихся к настоящему времени палеонтологических данных и данных зоогеографии. Отсутствие в современной фауне Австралии этих пластинчатоусых можно объяснить, на мой взгляд, только относительно недавним геологическим временем их формирования. Интересно отметить, что таксоны, включенные на правах подсемейств в политипические семейства (*Geotrupidae* s. str., *Ochodaeidae* и *Glaphyridae*), представлены в фауне Южной Америки (Scholtz & Grebennikov, 2005). Очень часто заселение Австралии и Южной Америки представителями многих геологически молодых таксонов объясняют их миграцией в относительно недавнее время (как правило, уже в кайнозое). Трудно отрицать, что зачастую дело происходило именно так. Из трех рассматриваемых групп на роль таких недавних мигрантов более всего

подходят Ochodaeidae. Это семейство представлено обособленными в системе группами в Южной Африке и на Мадагаскаре, но отсутствует в Австралии. Поскольку, согласно современным взглядам на систему Ochodaeidae, в Южной Америке семейство представлено широко распространенным в Голарктике номинативным родом (Scholtz, D'Hotman, Evans & Nel, 1988), то предположение о миграции видов кажется вполне вероятным. Но для ряда других таксонов высокого ранга дело может обстоять иначе.

Семейства пластинчатоусых в геологической летописи. Согласно опубликованным данным (Nikolajev, 1993, Krell, 2000; Николаев, 2005-2006) и коллекционным материалам Палеонтологического института РАН, которые обрабатываются в данной работе, в геологической летописи большинство перечисленных выше семейств “появляются” в верхней юре-нижнем меле. В настоящее время из мезозоя не известны только виды Passalidae, Diphylostomatidae, Belohinidae и Ceratocanthidae. Наличие в мезозое не только представителей подавляющего большинства семейств Scarabaeoidea, но и нескольких групп ранга подсемейства относимых к собственно пластинчатоусым в современном понимании объема этой группы (Scarabaeidae s. lato), позволяет сделать вывод, что с “геологической” точки зрения формирование всех семейств пластинчатоусых (точнее основных филетических линий надсемейства) закончилось уже к нижнему мелу. Отсутствие в геологической летописи мезозоя таких всесветно распространенных, многочисленных и сложно расчлененных таксонов, как Passalidae и Ceratocanthidae, легче всего объяснить редкостью их захоронения в связи с особенностями биологии (обитание в древесине видов Passalidae, а Ceratocanthidae часто бывают и симбионтами общественных насекомых). Для ряда монотипичных или олиготипичных таксонов группы семейства (в частности, подсемейств и триб) можно предположить более позднее время формирования, чем у большинства распространенных всесветно групп.

Время формирования ряда таксонов. Согласно опубликованным (Nikolajev, 1993; Николаев, 1995*b*; 2005*c*) и коллекционным данным в геологической летописи, Geotrupidae, Glaphyridae, Glaresidae и Ochodaeidae “появляются” в нижнем меле одновременно с Aegialiini. [В трибу Aegialiini (на правах соподчиненных ей групп) я склонен включить и Aulonospemini, и Chironini (Nikolajev, 1993)]. В связи с этими сведениями интересно проанализировать географическое распространение современных видов Glaresidae и Aegialiini. Распространение Aegialiini s. lato охватывает практически весь земной шар (Stebnicka, 1977; Cambefort, 1987; Stebnicka & Howden, 1995; Huchet, 2000), тогда как Glaresidae не представлены в фауне Австралии (Scholtz & Grebennikov, 2005). Предположение о более древнем геологическом возрасте Glaresidae по сравнению с другими таксонами надсемейства пластинчатоусых (Scholtz, Browne & Kukulova-Peck, 1994) позволяет ожидать находки видов этой группы и в Австралийской зоогеографической области, где условия обитания чрезвычайно благоприятны для видов семейства (и куда они должны были попасть еще на “осколках” Пангеи). Однако наличие видов Aegialiini в фауне Нотогеи (Stebnicka & Howden, 1995), наряду с отсутствием в этом зоогеографическом выделе видов Glaresidae, заставляет сомневаться в геологически древнем возрасте последнего семейства. Опровергнуть это положение может только находка ископаемых или рецентных Glaresidae в Австралии. [Зоогеографическое деление земного шара принято по работе О.Л. Крыжановского (2002)].

Как уже говорилось выше, заселение Южной Америки отсутствующими в Австралии представителями Ochodaeidae можно объяснить их относительно недавней миграцией. С видами Glaphyridae и Geotrupidae все обстоит гораздо интереснее. Оба эти таксона представлены в Чилийско-Патагонской области эндемичными группами надродового ранга (Machatschke, 1959; Zunino, 1984). Поэтому геологическое время формирования и этих таксонов могло наступить позже чем у многих известных и из Голарктики, и из

Австралии групп, которые рассматриваются ныне лишь как таксоны, включенные в состав Scarabaeidae, прежде всего, это некоторые подсемейства и трибы растительноядных Scarabaeidae группы pleurosticti (см. Krell, 2006: fig. 4).

Трудности кладистского анализа филогенетических отношений групп. Свойственная большинству таксонов высокого ранга надсемейства Scarabaeoidea параллельная изменчивость большинства признаков, затрудняет, на мой взгляд, формальный кладистский анализ при помощи компьютерных программ, которыми обычно и пользуются в работах по филогении таксонов, и может привести к искаженным результатам. В частности, объединение в один таксон видов Geotrupinae s. str. и Volboceratinae s. lato основано на ряде апоморфий, которые являются не синапоморфиями (как их обычно считают), но лишь аутапоморфиями для каждой из групп.

Таксономические признаки ископаемых видов. К сожалению, у ископаемых жуков приходится иметь дело не с комплексом признаков, используемых для построения системы рецентных видов, а лишь с теми из них, которые обычно сохраняются на отпечатках. Лишь в редких случаях хорошо различимы булава усика, дыхальца брюшка и жилкование крыльев. Поэтому для определения положения видов в системе использованы признаки, которые легче проследить на отпечатках. Широко использовались: форма ротовых органов (прежде всего мандибул и верхней губы) и их положение относительно наличника, форма и положение тазиков средних ног, число зубцов на передних голенях и поперечных килей на средних и задних голенях, положение задней лапки относительно вершинных шпор голени. Естественно, недостаток данных очень часто приводил к тому, что многие роды, включающие несколько видов, объединены только по формальным признакам и не были близко родственны (являются формальными родами).

СЕМЕЙСТВО PARALUCANIDAE NIKOLAJEV, 2000 (stat. n.)

Типовой род Paralucanus Nikolajev, 2000.

Диагноз. Тело удлинённое. Мандибулы и верхняя губа не скрыты под наличником; верхняя губа подвижно соединена с наличником. Усики 10-члениковые, слабо коленчатые. Глаза разделены щечными выступами. Кожистая кайма на вершине переднеспинки развита. Тазики передних и средних ног крупные, соприкасающиеся. Брюшко с 6 видимыми стернитами.

Обоснование таксономического статуса. Группа была описана в составе Lucanidae. Дополнительное исследование отпечатка показало наличие у вида кожистой каймы по переднему краю переднеспинки. Этот довольно весомый признак отсутствует у всех представителей гребенчатоусых, что заставляет рассматривать группу как сестринский таксон по отношению к Lucanidae и повысить её ранг до статуса семейства.

Состав. Единственный род в мезозое Монголии.

Род *Paralucanus Nikolajev, 2000*

Название рода от пара (греч.) - около и рода *Lucanus*.

Типовой вид - *Paralucanus mesozoicus Nikolajev, 2000*; верхняя юра; Монголия.

Диагноз. Помимо признаков, характеризующих семейство, для рода наиболее характерны следующие признаки. Тело небольшого размера. Верхняя губа, крупная, подвижно соединена с наличником. Усики слабо коленчатые, с 3-члениковой компактной булавой, не способной раскрываться в виде веера. Глаза глубоко (возможно, полностью) разделены щечными выступами. Щиток довольно широкий, треугольный. Голени всех ног узкие; передние - со слабо развитыми зубцами на наружной стороне.

Видовой состав. Род монотипичный.

***Paralucanus mesozoicus* Nikolajev, 2000**

Название вида. От мезозойской эры.

Материал. Только голотип - ПИН № 4270/1111, прямой и обратный отпечатки почти полностью сохранившегося самца жука; Гоби-Алтайский аймак, юго-восточнее хребта Адж-Богдо, южнее горы Шара-Тэг, верхняя юра. На отпечатках весьма неясно просматриваются усики и лишь частично голени и бедра всех ног (за исключением четко пропечатанных голеней передних ног). Шпоры средних и задних голеней, а также лапки всех ног не просматриваются.

Диагноз (рис. 1). Небольшой, слабо выпуклый жук. Мандибулы короткие (их длина меньше длины головы) с закругленными боковыми краями. Верхняя губа отделена от наличника ясно заметным швом. Форма верхней губы кажется различной на прямом и обратном отпечатках: на прямом она выглядит более короткой со слабо выемчатым передним краем; на обратном - она кажется более крупной, а ее передний край слабо округленным. Усики 10-члениковые, слабо коленчатые, с плотной и короткой 3-члениковой булавой, не способной раскрываться в виде веера. Форму боковых краев головы (в том числе и наличника) не удастся восстановить из-за сколов на отпечатках. Между лбом и наличником ясно выражен поперечный шов. Глаза очень глубоко (возможно, полностью) разделены щечными выступами.

Переднеспинка широкая, с острыми передними и тупыми задними углами (возможно, задний край переднеспинки перед задними углами со слабой выемкой). Боковой край переднеспинки равномерно закруглен. Щиток короткий, треугольный. Надкрылья с едва заметными точечными бороздками; промежутки между бороздок часто покрыты короткими, прилегающими волосками; эпиплевры надкрылий узкие. Тазики всех ног соприкасающиеся. Передние голени довольно узкие, слабо расширяющиеся к вершинам с неясно пропечатанными редкими и короткими зубцами по наружному краю. Брюшко с 6 видимыми стернитами; первый - наиболее длинный. Вершины 1-5 стернитов с блестящей перепонкой по заднему краю. Гениталии с довольно

крупными параметрами и срединной лопастью, достигающей вершин параметра. Внутренний мешок кажется вывернутым (возможно, это посмертные изменения).

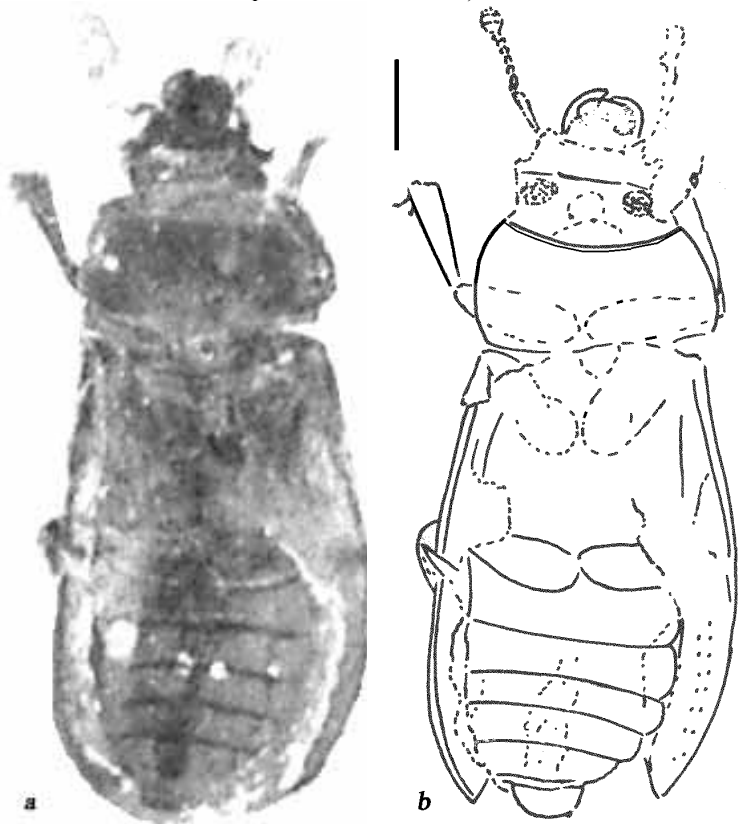


Рис. 1. *Paralucanus mesozoicus* Nikolajev, голотип ПИН, № 4270/1111: *a* - фотография, *b* - рисунок. Прямая линия - 1 мм [По: Николаев, 2000*b* и оригинал.]

Размеры (мм): длина жука от вершин мандибул до вершины брюшка - 7,65; длина усика - 1,5; длина видимой части мандибул - 0,45; длина верхней губы (на обратном отпечатке) - 0,2; ширина головы (по середине ширины глаз) - 1,45; длина переднеспинки по средней линии - 1,25; ее наибольшая ширина - 2,45; длина щитка - 0,25; ширина его основания - 0,3; длина надкрылья - 4,75; его ширина (в

плечах) - 1,2; ширина среднего тазика - 0,6; ширина заднего тазика - 0,5; длина переднего бедра - 1,1; его ширина - 0,45; длина среднего бедра - 1,1; ширина заднего бедра - 0,45; длина передней голени - 1,0; ее ширина перед вершиной - 0,25; ширина основания брюшка - 2,5; длина стернитов брюшка по средней линии равна соответственно: - 0,7; - 0,45; - 0,4; - 0,4; - 0,4; - 0,2.

Место группы в системе и ее таксономический статус.

Сочетание таких признаков, как булава усика, неспособная раскрываться в виде веера, кожистая кайма на переднеспинке, брюшко с шестью вентритами и разделенный щечным выступом глаз, заставляет рассматривать семейство *Paralucanidae* как группу сестринскую по отношению к любому из ныне известных семейств *Scarabaeoidea*.

Продолговатая форма тела и неспособная раскрываться в виде веера булава отличают *Paralucanidae* от большинства семейств *Scarabaeoidea* и сближают группу с *Lucanidae*, *Passalidae* и *Diphyllostomatidae*. Если взять за основу схему филогенетических взаимоотношений таксонов *Scarabaeoidea*, принятую в работе К.Шольца и С. Чауна (Scholtz & Chown, 1995), в которой семейство *Glaresidae* является “базовой” группой для надсемейства в целом, то эти два признака следует рассматривать как синапоморфию, названные семейства – как одну из филетических линий, а развитие преимагинальных стадий в разлагающейся древесине – как одну из первых попыток личинок надсемейства сменить тип питания.

Но я считаю более вероятным предположение о том, что именно неспособная раскрываться в виде веера булава была плезиоморфией. В этом случае, напротив, все семейства *Scarabaeoidea*, у которых булава может раскрываться в виде веера (включая и *Glaresidae*), следует рассматривать как одну филетическую линию.

Отсутствие каймы на переднем крае переднеспинки у видов *Lucanidae*, *Passalidae* и *Diphyllostomatidae* (синапоморфия?) отличает эти три семейства от *Paralucanidae* и позволяет говорить об их более близком родстве в случае принятия любой из филогенетических схем.

СЕМЕЙСТВО LUCANIDAE LATREILLE, 1804

Типовой род *Lucanus* Scopoli, 1763.

Диагноз. Верхняя губа и верхние челюсти не прикрыты сверху наличником. В строении мандибул, как правило, наблюдается половой диморфизм: у самцов они значительно длиннее. Усики более или менее коленчатые, не более чем 10-члениковые с 3-7-члениковой гребенчатой булавой. В строении глаз наблюдаются все переходы от цельных до полностью разделенных щечными выступами. Передне-спинка без кожистой каймы по переднему краю. Тазики передних и средних ног расставленные или соприкасающиеся. Голени передних ног могут быть с многочисленными зубцами по наружному краю. Шпоры средних и задних голеней сближены и расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Брюшко, как правило, с пятью видимыми стернитами. Дыхальца расположены на мембране между стернитами и тергитами.

Состав. Семейство насчитывает более 1000 видов, известных из всех зоогеографических областей. Имаго питаются соком, вытекающим из ран на стволах и ветвях деревьев, или не принимают пищи. Личинки живут в отмершей древесине, частично переработанной грибами; отдельные виды (вероятно вторично) перешли к обитанию в почве. Для подсемейства *Penichrolucaninae* предполагается симбиоз с термитами и, возможно, с муравьями (Bartolozzi, 1989). Семейство включает почти 100 родов и очень большое число надродовых таксонов, многие из которых повышались до ранга семейств. В составе семейства признаются 6 рецентных подсемейств (Scholtz & Grebennikov, 2005). Большинство родов и триб отнесено к номинативному подсемейству. К настоящему моменту из мезозоя известны пять видов. Один из них отнесен к рецентному подсемейству *Aesalinae* (Николаев, 1993). Четыре вида, включая новый вид монотипичного подсемейства *Protolucaninae* Nikolajev, subfam. nov., описываются в данной работе.

Подсемейство *Protolucaninae* Nikolajev, subfam. nov.

Типовой род *Protolucanus* Nikolajev, gen. nov.

Диагноз. Тело удлиненное; мандибулы и верхняя губа не скрыты под наличником; тазики передних ног крупные, соприкасающиеся; тазики средних - крупные, удлиненные, сильно сближенные, но не соприкасающиеся; брюшко с 6 видимыми стернитами.

Состав. Единственный род из мальма Монголии.

Род *Protolucanus* Nikolajev, gen. nov.

Название рода от proto (греч.) - первый и рода *Lucanus*.

Типовой вид - *Protolucanus jurassicus* sp. nov.; мальм, Монголия.

Диагноз. Тело продолговатое. Верхняя губа и верхние челюсти не полностью прикрыты наличником. Верхние челюсти короткие. (Возможно, отпечаток принадлежит самке; как известно, многим таксонам семейства свойствен половой диморфизм в строении мандибул, которые у самок всех известных видов гораздо короче, чем у самцов.) Глаза плохо различимы, но кажутся неразделенными щечными выступами. Переднеспинка без кожистой каймы по переднему краю. Надкрылья полностью прикрывают пигидий. Тазики передних ног крупные, соприкасающиеся; средних - крупные, расположенные под прямым углом, нешироко расставленные. Вершины 2-5 стернитов брюшка с широкой кожистой пленкой.

Видовой состав. Род монотипичный.

***Protolucanus jurassicus* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида. По периоду, к которому отнесен отпечаток голотипа.

Материал. Только голотип - ПИН, № 3145/2679, почти полный отпечаток нижней стороны тела жука; Монголия, Анда-Худук мальм, титонский ярус.



Рис. 2. *Protolucanus jurassicus* Nikolajev, sp. nov., голотип ПИН, № 3145/2679: *a* - фотография, *b* - рисунок. Прямая линия - 1 мм

Диагноз (рис. 2). Небольшого размера продолговатый жук с незначительно выдающимися перед наличником верхними челюстями. Переднеспинка поперечная, с широко округленными боковыми сторонами; наиболее широкая часть находится примерно посередине. Передние углы переднеспинки острые; задние – тупоугольные с широко закругленными вершинами. Надкрылья с точечными бороздками, но число бороздок на надкрылье невозможно установить. Передние голени узкие с небольшими зубцами по наружному краю (число зубцов не удастся проследить). Задние бедра неширокие. Задние голени узкие, без зубцов по наружному краю.

Размеры (мм): длина отпечатка от вершин сохранившейся части мандибул до конца сохранившейся части брюшка - 11,8; ширина головы при основании - 2,1; длина переднеспинки по средней линии - 2,1; ее наибольшая ширина - 2,6; наибольшая ширина переднего тазика - 1,0; длина передней голени $\approx 1,5$; наибольшая ширина среднего тазика - 1,0; ширина среднего бедра - 0,7; ширина основания заднегруди - 3,0; ширина заднего бедра - 0,8; длина стернитов брюшка по средней линии равна соответственно: 0,4; - 0,75; - 0,74; - 0,75; - 0,75; - 1,1.

Систематическое положение подсемейства. Соприкасающиеся тазики передних и разделенные тазики средних ног свойственны олиготипичному подсемейству Lampriminae, а также ряду триб Lucaninae (Chiasognathini, Rhyssonotini и Penichrolucanini). От всех этих таксонов Protolucaninae хорошо отличаются брюшком с 6 видимыми стернитами. Брюшко с 6 (или более) стернитами свойственно только рецентной трибе Platycerini номинативного подсемейства и монотипичным семействам: ископаемому Paralucanidae и рецентному Diphylostomatidae, которые по многим признакам могут быть сближены с семейством Lucanidae. От представителей всех этих групп Protolucaninae отличаются разделенными тазиками средних ног. Кроме того, большинство родов Lucaninae (в том числе и все роды трибы Platycerini) имеют широко расставленные тазики передних ног. (Этот же признак характеризует всех представителей Aesalinae.) От родов подсемейств Nicaginae и Syndesinae описываемое подсемейство отличают разделенные тазики средних ног. Если даже строение тазиков ног считать плезиоморфиями, то наличие такой апоморфии, как не разделенные щечными выступами глаза, говорит о том, что подсемейство Protolucaninae является филетической линией, очень рано отделившейся от общего ствола развития гребенчатоусых жуков и его нельзя считать исходной группой ни для современных Lampriminae, ни для Lucaninae.

Подсемейство *Lucaninae* Latreille, 1804

Типовой род *Lucanus* Scopoli, 1763.

Диагноз. Поскольку к подсемейству относится подавляющее большинство родов и таксонов надродового ранга, то диагноз подсемейства фактически повторяет диагноз семейства. Одним из характернейших признаков подсемейства является строение наружного полового аппарата самцов с постоянно вывернутым внутренним мешком. (К сожалению, строение гениталий лишь очень редко прослеживается на отпечатках ископаемых видов.)

Состав. Большинство рецентных родов и триб отнесено к этому подсемейству. К настоящему моменту мезозойские виды представлены единственным родом из нижнего мела Забайкалья.

Род *Cretolucanus* Nikolajev, gen. nov.

Название рода от периода, в котором он обитал, и номинативного рода семейства.

Типовой вид - *Cretolucanus longus* sp. nov.; нижний мел Забайкалья.

Диагноз. Тело продолговатое. Верхняя губа и верхние челюсти не полностью прикрыты наличником. Верхние челюсти короткие с округленными наружными краями. Верхняя губа короткая и широкая с прямым передним краем. Глаза плохо различимы, но кажутся частично (до половины ширины) разделенными щечными выступами. Брюшко лишь с пятью видимыми стернитами.

Видовой состав. Три вида из нижнего мела Забайкалья (рис. 3).

Сравнение. Относительно узкая голова и глаза, лишь частично разделенные щечными выступами, хорошо отличают описываемый род от монотипичного подсемейства *Penichrolucaninae*. Продолговатая форма тела не позволяет сблизить его с видами подсемейства *Aesalinae*.

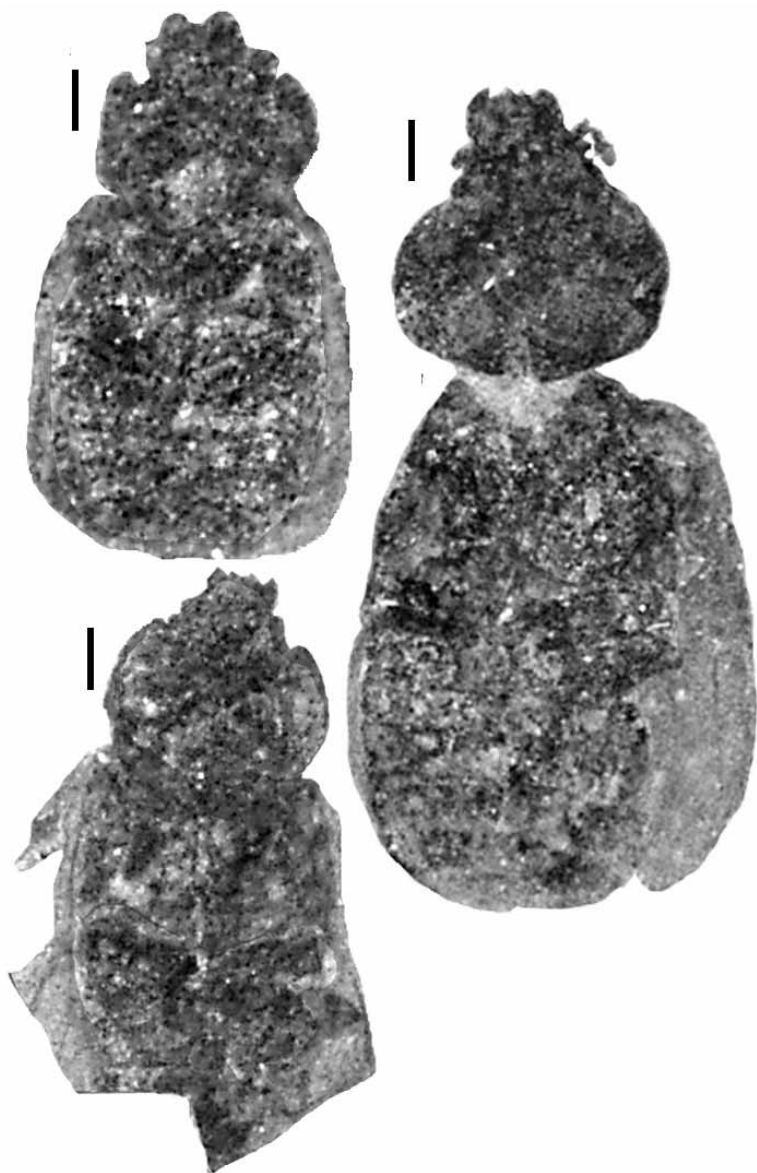


Рис. 3. Виды рода *Cretolucanus* Nikolajev: *a* – *C. sibericus* Nikolajev, sp. n. голотип ПИН, № 2385/1063, *b* – *C. longus* Nikolajev, sp. n. голотип ПИН, № 2385/1053, *c* – *C. ordinarius* Nikolajev, sp. n. голотип ПИН, № 2385/1089. Прямая линия - 1 мм

Тело представителей подсемейства *Syndesinae* более узкое. Глаза, частично разделенные щечными выступами, отличают *Cretolucanus* от имеющих цельные глаза рецентных родов подсемейства *Nicaginae*. И нет ни одного признака, который препятствовал бы сближению рода с номинативным подсемейством гребенчатоусых.

Замечания. К сожалению, очень многие признаки, имеющие большое значение для построения системы семейства, на отпечатке не прослеживаются совершенно, или различаются крайне неясно. Поэтому до находки лучше сохранившихся отпечатков определить место рода в системе подсемейства не представляется возможным. Брюшко лишь с пятью видимыми стернитами и глаза, частично разделенные щечными выступами, не позволяют отнести род к трибе *Platycerini*.

***Cretolucanus longus* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида longus (лат.) - длинный.

Материал. Только голотип - ПИН, № 2385/1053, отпечаток жука, на котором хорошо заметны лишь контуры тела, и едва заметно прослеживается вершина левой передней голени; Забайкалье, Читинская область, Читинский район, Елизаветинская впадина, бассейн реки Оленгуй, падь Семен, (местонахождение Падь Семен), нижний мел, аргунская свита.

Диагноз (рис. 3*b*). Небольшого размера продолговатый жук с незначительно выдающимися перед наличником верхними челюстями. Передняя губа поперечная с едва заметно выпуклым передним краем. Передний край щечного выступа слабо закруглен. Переднеспинка поперечная, ее боковые стороны угловато-округленные; наиболее широкая часть находится примерно посередине. Передние углы переднеспинки острые; задние – практически не выражены - тупоугольные с очень широко закругленными вершинами. Надкрылья кожистые, с неглубокими бороздками (число бороздок не удается проследить, но, вероятно, оно невелико).

Размеры (мм): длина жука от вершин мандибул до вершины брюшка – 14,0; длина головы - 2,0; ширина головы близ ее основания - 2,45; длина видимой части мандибул - 1,0, но перед верхней губой они выступают лишь на 0,15; длина переднеспинки по средней линии - 2,7; ее наибольшая ширина - 4,5; ширина жука (в плечах) \approx 4,5; длина надкрылья – 8,5; ширина основания брюшка - 3,0.

Сравнение. От других видов рода отличается крупными размерами тела и более узкой переднеспинкой (отношение ее ширины к длине равно 1,66).

***Cretolucanus ordinarius* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида ordinarius (лат.) - непримечательный.

Материал. Только голотип - ПИН, № 2385/1089, отпечаток передней части жука (вершина брюшка не сохранилась), на котором частично прослеживаются отпечатки ног; Забайкалье, Читинская область, Читинский район, Елизаветинская впадина, бассейн реки Оленгуй, падь Семен, (местонахождение Падь Семен), нижний мел, аргунская свита.

Диагноз (рис. 3с). Небольшого размера продолговатый жук с незначительно выдающимися перед наличником верхними челюстями. Верхняя губа поперечная; ее передний край прямой. Переднеспинка поперечная, с равномерно округленными боковыми сторонами; наиболее широкая часть находится примерно посередине; задний край переднеспинки равномерно закруглен. Передние углы переднеспинки острые; задние – не выражены. Надкрылья с точечными бороздками, но число бороздок на надкрылье невозможно установить. Задние бедра неширокие. Задние голени узкие, без зубцов по наружному краю.

Размеры (мм): длина сохранившейся на отпечатке части жука от вершин мандибул до проекции на среднюю линию сохранившейся части брюшка \approx 10,0; длина головы - 1,3; ширина головы близ ее основания - 2,0; длина видимой части мандибул - 0,5, но перед верхней губой они выступают лишь на 0,25; длина переднеспинки по средней линии - 2,1; ее

наибольшая ширина - 3,8; ширина жука (в плечах) \approx 4,3; ширина заднего тазика - 0,7; ширина заднего бедра - 0,6; ширина основания брюшка - 4,2.

Сравнение. От типового вида рода отличается меньшими размерами, короткой и относительно более широкой переднеспинкой (отношение ее ширины к длине равно 1,8).

***Cretolucanus sibericus* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида. По месту находки.

Материал. Только голотип - ПИН, № 2385/1063, отпечаток жука, на котором хорошо заметны лишь контуры тела; Забайкалье, Читинская область, Читинский район, Елизаветинская впадина, бассейн реки Оленгуй, падь Семен, (местонахождение Падь Семен), нижний мел, аргунская свита.

Диагноз (рис. 3а). Небольшого размера продолговатый жук с незначительно выдающимися перед наличником верхними челюстями. Переднеспинка поперечная, с широко округленными боковыми сторонами; наиболее широкая часть находится примерно посередине. Передние углы переднеспинки острые; задний край переднеспинки широко закруглен.

Размеры (мм): длина жука от вершин мандибул до вершины брюшка - 9,0; длина головы - 1,1; длина переднеспинки по средней линии - 1,5; ее наибольшая ширина - 3,3; ширина жука (в плечах) - 3,0; ширина основания брюшка - 3,0.

Сравнение. От других видов рода отличается наименьшими размерами тела и относительно короткой и широкой переднеспинкой (отношение ее ширины к длине равно 2,2).

Подсемейство *Aesalinae* MacLeay, 1819

Типовой род Aesalus Fabricius, 1801.

Диагноз. Тело выпуклое, короткое и широкое; верх тела покрыт короткими щетинками и чешуйками. Мандибулы самцов не сильно удлинены. Усики 10-члениковые с трехчлениковой булавой. Глаза обычно не разделены щечными выступами. Тазики передних и средних ног не соприкасающиеся. Брюшко с пятью видимыми стернитами.

Состав. Три олиготипичных рода, представленные в Голарктике, Неотропической и Индо-Малайской зоогеографических областях и монотипичный мезозойский род из верхнего мела Казахстана.

Род *Cretaesalus* Nikolajev, 1993

Название рода от мелового периода и рода *Aesalus*.

Типовой вид - *Cretaesalus ponomarenkoi* Nikolajev, 1993; верхняя юра - верхний мел; Казахстан.

Диагноз. От рецентных таксонов подсемейства отличается более широкой головой, глазами, заметно разделенными щечными выступами, а также, вероятно не слитыми первым и вторым стернитами брюшка.

Видовой состав. Род монотипичный.

Замечание. Характер таких признаков, как глаза, частично разделенные щечными выступами, а также не слитые первый и второй стерниты брюшка носят плезиоморфный характер и позволяют рассматривать *Cretaesalus* как исходную группу для рецентных родов подсемейства.

Cretaesalus ponomarenkoi Nikolajev, 1993

Название вида. Патроним в честь известного российского палеоэнтомолога А.Г. Пономаренко.

Материал. Только голотип: ПИН, № 2383/307, отпечаток жука, частично разчлененного на склериты с сохранившейся

базальной частью головы, хорошо пропечатанными грудными склеритами и стернитами брюшка и частично сохранившимися средними и задними ногами, Южный Казахстан, Кызыл-Ординская область, Чиилийский район, местонахождение Кызылжар; верхний мел, турон.

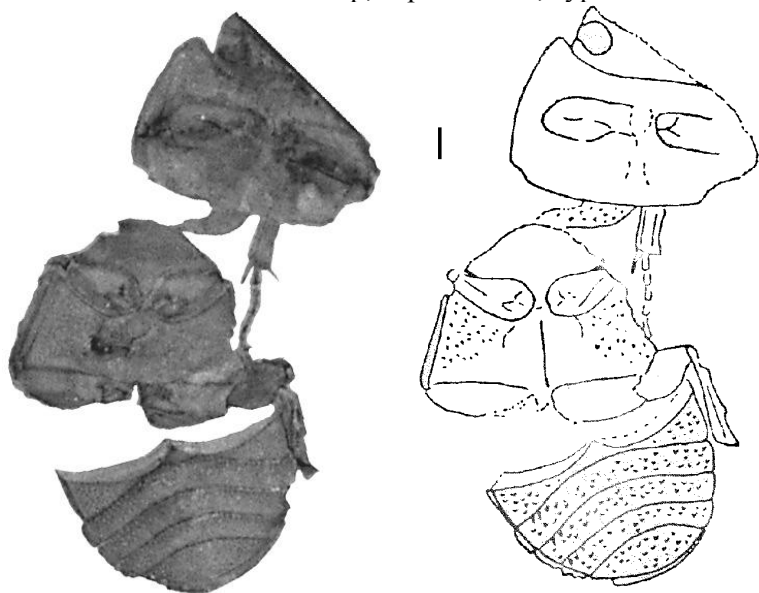


Рис. 4. *Cretaesalus ponomarenkoi* Nikolajev, голотип ПИН, № 2383/307: *a* - фотография, *b* - рисунок. Прямая линия - 1 мм [По: Николаев, 1993 и оригинал.]

Диагноз (рис. 4). Продолговато-овальный, выпуклый жук. Сохранившаяся на отпечатке часть головы довольно плотно покрыта крупными точками. Глаза заметно разделены щечными выступами. Переднеспинка широкая, с острыми передними и почти прямоугольными задними углами; основание переднеспинки за задними углами со слабой выемкой. Боковой край переднеспинки слабо выпуклый. Поверхность переднеспинки неравномерно покрыта крупными глубокими точками, на переднем и боковом краях сливающимися в морщинки. На диске точки редкие, расстояние между ними значительно превышает диаметр

точки. Тазики средних ног заметно разделены. Заднегрудь слабо выпуклая в середине (вероятно, это отпечаток самки). Брюшко с пятью видимыми стернитами; вершины 1-4 стернитов несут ряд редких плоских щетинок. Средние и задние голени с одним зубцом по наружному краю. Внутренний мешок кажется вывернутым (возможно, это посмертные изменения).

Размеры (мм): длина переднеспинки по средней линии – 3,1; ее наибольшая ширина – 5,8; длина щитка - 0,25; ширина его основания - 0,3; длина заднегруды по срединной бороздке - 1,7; ее ширина перед задними тазиками - 6,7; ширина среднего тазика - 1,15; ширина заднего тазика - 1,1; длина вершинной шпоры средней голени - 0,65; ширина брюшка за задними тазиками - 5,6; длина стернитов брюшка по средней линии равна соответственно: - 0,5; - 0,7; - 0,7; - 0,7; - 0,9.

Место группы в системе и ее таксономический статус.

Таксономический статус гребенчатоусых жуков большинством специалистов принимается равным по рангу всем пластинчатоусым жукам. В первой трети нашего века это было одно из 3-х семейств в составе надсемейства (наиболее распространенная точка зрения). Затем число семейств, на которые стали разделять пластинчатоусых, начало нарастать все убыстряющимися темпами. Это привело к тому, что в ряде систем гребенчатоусые «достигли» ранга надсемейства (Paulian & Baraud, 1982).

На филогенетических схемах надсемейства гребенчатоусые, как правило, занимают достаточно обособленное положение. Это объясняется тем, что группе свойственны признаки, не проявляющиеся в других филетических линиях надсемейства. Это, прежде всего, тенденция к развитию резко коленчатых усиков и широко разделенные тазики передних ног у ряда представителей группы. Именно этот уникальный для надсемейства признак и может явиться ключом к определению места гребенчатоусых в системе надсемейства. Если этот признак является плезиоморфией, то гребенчатоусые жуки могут быть только сестринской группой по отношению к любому из других таксонов

надсемейства. Следовательно, группа может также иметь ранг надсемейства. Если же этот уникальный признак является лишь апоморфией, то группа должна входить в состав надсемейства и высота ее ранга будет определяться в зависимости от высоты ранга сестринских таксонов.

Другие признаки, характеризующие гребенчатоусых, неоднократно встречаются среди прочих надродовых таксонов Scarabaeoidea. Интересной особенностью в изменчивости большинства структур гребенчатоусых (за исключением коленчатых усиков) является тенденция к такой же их изменчивости и среди семейств пластинчатоусых. Очень часто подобная изменчивость параллельно проявляется внутри надродовых таксонов, монофилия которых не вызывает сомнений (Scholtz et al, 1987; Nikolajev, 1993). Ниже рассматриваются свойственные гребенчатоусым жукам признаки, которые проявляются среди ряда таксонов пластинчатоусых.

Прежде всего, это редукция числа члеников усика с одиннадцати до десяти. Учитывая частоту встречаемости признака среди надродовых таксонов надсемейства, чрезвычайно трудно выделить филетические линии, в которых признак является надежным показателем синапоморфии с гребенчатоусыми. С усиками из одиннадцати члеников остаются виды монотипичного семейства Pleocomidae и подавляющее большинство надродовых таксонов Bolbosceratidae и Geotrupidae (внутри 2 последних семейств, правда очень редко, наблюдается тенденция к сокращению числа члеников усика до десяти). Поэтому эти три семейства следует исключить из числа кандидатов в ближайшие родственники гребенчатоусых.

Второй атипичный признак гребенчатоусых жуков - это редукция кожистой каймы по переднему краю переднеспинки. Эта апоморфия свойственна всем видам рецентных семейств Pleocomidae, Diphyllostomatidae и Passalidae, а также видам нескольких олиготипичных и монотипичных семейств собственно пластинчатоусых (Pachyrodinae и Oncerinae). Интересно отметить, что этот

признак проявляет изменчивость также и внутри ряда таксонов группы *pleurosticti* (Николаев, 1998a).

Третий апотипический признак, свойственный всем гребенчатоусым жукам, - это сближенные шпоры на вершинах средних и задних голеней. (Необходимо однако отметить, что у видов *Lampriminae* шпоры задних ног кажутся расставленными достаточно широко, то есть тенденция к сближению шпор, возможно, проявляется внутри гребенчатоусых.) Большинство таксонов группы *laparosticti* (*Passalidae*, *Diphyllostomatidae*, *Pleocomidae*, *Bolboceratidae*, *Glaresidae*, *Geotrupidae*, *Hybosoridae*, *Trogidae*, *Ochodaeidae* и *Glaphyridae*) также характеризуются сближенными шпорами средних и задних голеней. Расставленными шпорами средних и задних голеней характеризуются виды подсемейств *Aphodiinae*, *Orphninae* и ряд таксонов группы *pleurosticti*. Тенденция к сближению шпор наблюдается внутри большинства из этих таксонов (Nikolajev, 1993; Николаев, 1998a).

Как видно из рассмотренного выше списка апоморфий, большинство апотипических признаков свойственно семействам *Lucanidae*, *Passalidae* и *Diphyllostomatidae*. Вероятно, именно эти группы, а также ископаемое семейство *Paralucanidae*, и следует рассматривать как наиболее близких родственников, составляющих единую филетическую линию в надсемействе *Scarabaeoidea*. Из этих четырех групп наиболее близки *Lucanidae*, *Passalidae* и *Diphyllostomatidae*. Сочетание апоморфий и плезиоморфий у видов *Diphyllostomatidae* таково, что эта группа может быть только таксоном равного ранга с любым из подсемейств *Lucanidae*. Поэтому, на мой взгляд, одинаково правомерно рассматривать *Diphyllostomatidae* либо как одно из подсемейств в составе *Lucanidae*, либо как группу равного ранга с семейством *Lucanidae*. Что же касается *Paralucanidae*, то это семейство – возможный кандидат на исходную группу для семейств *Lucanidae*, *Passalidae* и *Diphyllostomatidae*

СЕМЕЙСТВО PLEOCOMIDAE LECONTE, 1861

Подсемейство Pleocominae LeConte, 1861

Типовой род *Pleocoma* LeConte, 1861.

Диагноз. Верхняя губа и верхние челюсти сверху прикрыты наличником. Усики 11-члениковые с 4-8-члениковой булавой. Переднеспинка без кожистой каймы по переднему краю, как правило, сверху покрыта длинными волосками. Жилкование крыльев характеризуется наличием двух свободных жилок между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками, но упрощено в дистальной части: жилка R₃ не развита. Передние тазиковые впадины открытые. Тазики средних ног узко расставленные. Голени передних ног с многочисленными зубцами по наружному краю. Голени средних и задних ног с одним поперечным килем. Шпоры средних и задних голеней сближены и расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Тазики средних ног сближены, но не соприкасающиеся. Брюшко с 6 видимыми стернитами; вершина пигидия не полностью прикрыта надкрыльями, но, как правило, сверху не видна. Дыхальца брюшка расположены на мембране между тергитами и стернитами.

Состав. В рецентной фауне эта реликтовая группа насчитывает менее 30 видов, сохранившихся лишь на западе Северной Америки. Имаго не принимают пищи, характеризуются редукцией крыльев у самок. (Оотрофная редукция, вероятно, связана с очень длительной жизнью личинок, развитие которых длится до восьми лет.) Личинки развиваются в почве, питаются корнями растений. Помимо длительного срока развития, они характеризуются большим числом личиночных стадий. (У других пластинчатоусых 3 личиночных возраста.) В данной работе таксон принимается в ранге семейства, которое состоит из двух подсемейств: номинативного и Cretocominae. Обе группы известны из мезозоя. Как представитель номинативного таксона мной интерпретируется род *Proteroscarabaeus* Grabau, 1923.

Род *Proteroscarabaeus* Grabau, 1923

Типовой вид - *Proteroscarabaeus yeni* Grabau, 1923 (рис. 5); нижний мел; Китай.

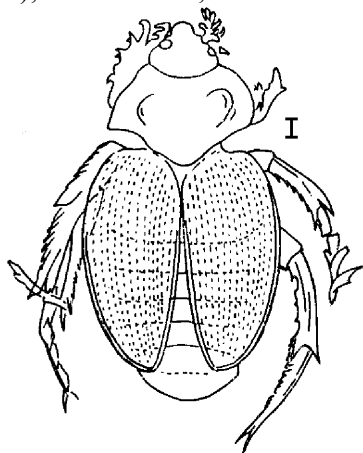


Рис. 5. *Proteroscarabaeus yeni* Grabau [По: Grabau, 1923]

Диагноз. Крупные жуки. Голова треугольно выдается перед глазами. Булава усика семичлениковая. Надкрылья суживаются к вершине; с многочисленными (14?) бороздками; не полностью прикрывают пигидий. Передние голени с шестью зубцами по наружному краю; средние и задние голени снаружи покрыты щетинками. Брюшко с 6 видимыми стернитами.

Видовой состав. В роде описаны 4 вида из нижнего мела Забайкалья и Китая.

Замечание. К сожалению, я не исследовал отпечаток жука, поэтому многие важные для диагностики пластинчатоусых признаки, остались неизвестными — о них не упоминается ни в первоописании вида, сделанном А.Грэбо (Grabau, 1923), ни в последующем исследовании (Ping, 1928). В частности, не известно, были ли скрыты ротовые органы под наличником; действительно ли вершинный зубец передней голени был с двумя вершинами, как об этом можно судить по приводимому рисунку, и был ли развит поперечный киль на наружной стороне средних и задних голеней.

Каждое надкрылье у рецентных Pleocominae только с 10 попарно сближенными бороздками. [Возможно, небольшое число бороздок у современных видов — явление вторичное, так как у некоторых представителей рода в широких промежутках между бороздками прослеживаются следы редуцированных бороздок.] Но форма надкрылий,

суживающихся к вершине, для рецентных видов не характерна.

***Proteroscarabaeus magnus* Nikolajev, 1996**

Название вида magnus (лат.) - крупный.

Материал. Только голотип - ПИН, № 1989/3026, прямой и обратный отпечаток правого надкрылья жука, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский р-н, левый берег р. Витим, ниже устья р. Байса (местонахождение Байса, слой 15), нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 6). Крупное, слабо выпуклое надкрылье с 13-14 бороздками, расположенными примерно на равном расстоянии одна от другой. Бороздки неглубокие, слабо пропечатанные, с отдельными точками. Промежутки слабо выпуклые. Эпиплевры более узкие, чем прилегающий к ним промежуток. Плечевой бугорок слабо выражен. Отношение его длины к ширине равно 1,8.

Размеры (мм): длина – 20,0; наибольшая ширина – 11,0.

Сравнение. От других видов рода отличается крупными размерами.

***Proteroscarabaeus nikritini* Nikolajev, 1996**

Название вида. Патроним в честь российского энтомолога Л.М.Никритина.

Материал. Только голотип - ПИН, № 3064/7154, прямой и обратный отпечаток правого надкрылья жука, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса (местонахождение Байса, слой 31), нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз. Крупное, слабо выпуклое надкрылье с хорошо развитым плечевым бугорком. Отношение его длины к ширине равно 1,7. Между швом и плечевым бугорком 11 бороздок. Бороздки глубокие с многочисленными точками; первые три бороздки, возможно, упираются в щиток. Промежутки бороздок выпуклые; пришовный промежуток – несколько шире следующего; остальные примерно равной

ширины. Эпиплевры более узкие, чем прилегающий к ним промежуток. К вершине надкрылье заметно сужается.

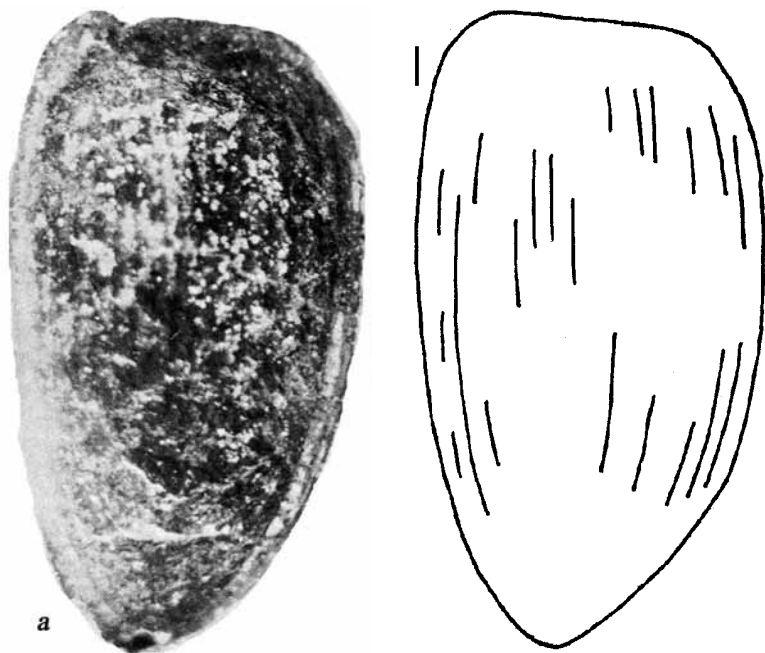


Рис. 6. Надкрылье *Proteroscarabaeus magnus* Nikolajev, голотип ПИН, № 1989/326: *a* – фотография, *b* – рисунок. Прямая линия - 1 мм [По: Николаев, 1996]

Размеры (мм): длина – 17,0; наибольшая ширина - 9,9.

Сравнение. От типового вида рода отличается несколько более короткими надкрыльями и иным соотношением их длины и ширины. (У *P. yepi* это соотношение равно 2,3.)

Подсемейство *Cretocominae* Nikolajev, 2002

Типовой род *Cretocoma* Nikolajev, 2002.

Диагноз. Переднеспинка без кожистой каймы по переднему краю. Жилка R3 в вершинной части крыла не развита. Тазики средних ног соприкасающиеся (или сильно сближенные). Передние голени с тремя зубцами по наружному краю. Брюшко с 6 видимыми стернитами. Основное отличие от номинативной трибы заключается в строении кокситов полового аппарата самки, которые несут грифельки (стили). Кокситы с крупными грифельками не характерны для рецентных видов *Pleocominae* (см. рис. 4 в работе М. Дзунино (Zunino, 1984)).



Рис. 7. *Cretocoma tologoica* Nikolajev голотип ПИН, № 4271/217.
Прямая линия - 1 мм

Состав. Единственный род в нижнем меле Монголии.

Замечания. Габитус, типового рода, напоминающий виды растительноядных пластинчатоусых группы pleurosticti, а также наличие ряда апоморфий, общих как у видов *Pleocoma*, так и у *Cretocoma* (отсутствие кожистой каймы на вершине переднеспинки, упрощенное жилкование крыльев, один поперечный киль и сближенные шпоры на средних и задних голених) позволяют предположить их синапоморфию, что заставляет рассматривать оба таксона в составе семейства Pleocomidae.

Поскольку первичным подразделением семейства является подсемейство, то статус группы был повышен до ранга подсемейства (Krell, 2006).

Род *Cretocoma* Nikolajev, 2002

Название рода от creta (лат.) - мел и рецентного рода *Pleocoma*.

Типовой вид - *Cretocoma tologoica* Nikolajev, 2002; нижний мел; Монголия.

Диагноз. Небольшого размера жук. Надкрылья не полностью прикрывают пигидий; крылья развиты у обоих полов; тазики средних ног соприкасающиеся (или сильно сближенные); передние голени с 3 зубцами по наружному краю; средние и задние голени с 1 поперечным килем на наружной стороне; брюшко с 6 видимыми стернитами.

Видовой состав. Род монотипичный.

***Cretocoma tologoica* Nikolajev, 2002**

Название вида по месту находки.

Материал. Только голотип - ПИН, № 4271/217, прямой и обратный отпечаток жука с сильно деформированными головой и переднеспинкой, с расправленным левым крылом, со слабо пропечатанной вершиной правой передней голени и ясно различимыми средними и задними голеними левых ног (различимы также лапка средней и несколько члеников задней ноги) и следами женского наружного полового аппарата: Монголия, Баян-Хонгорский аймак, юго-восточные

склоны горы Их-Богдо 53 км севернее Сомона Баян-Лэг, юго-западнее Цаган-Обо (местонахождение Шар-Тологой); нижний мел.

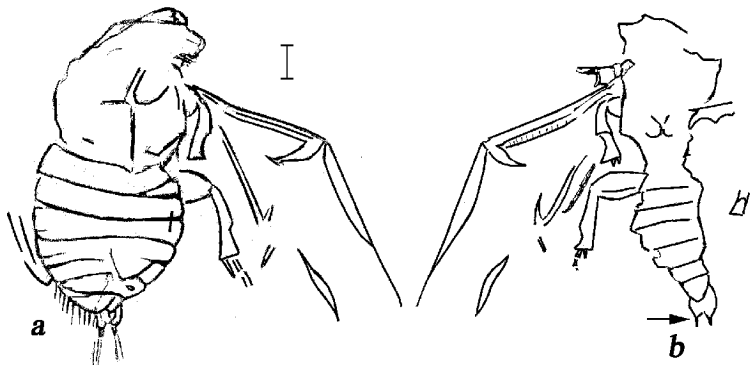


Рис. 8. *Cretocoma tologoica* Nikolajev голотип ПИН, № 4271/217: *a* - вид сверху, *b* - вид снизу. Прямая линия - 1 мм [По: Николаев, 2002.]

Диагноз (рис. 7-8). Небольшой, выпуклый жук с хорошо развитыми крыльями, у обоих полов, с несущими неглубокие бороздки надкрыльями не прикрывающими пигидий, с крупными, очень узко разделенными (возможно соприкасающимися) тазиками средних ног и более узкими, соприкасающимися тазиками задних ног. Бедра задних ног довольно широкие с бороздкой ближе к заднему краю. Передние голени с 3 зубцами по наружному краю. На вершине голени развита короткая сильная шпора, прикрепленная в выемке между средним и вершинным зубцами - чуть ближе к вершинному зубцу. Средние и задние голени узкие с 1 поперечным рядом щетинок, расположенным на средней голени близ ее середины, на задней - ближе к вершинной части голени, с соприкасающимися шпорами средних (вероятно, и задних) голеней. Лапки средних и задних ног несколько длиннее голеней. Брюшко с 6 видимыми стернитами; вершины 1-5-го стернитов с узкой кожистой каймой. Вся поверхность стернитов густо покрыта бугорками (возможно, каждый из них нес щетинку). Вершина пигидия покрыта длинными щетинками. Кокситы наружного полового аппарата самки с

крупными, продолговатыми грифельками (стилями), несущими на вершинах пучек длинных щетинок (показаны стрелкой).

Размеры (мм): длина отпечатка (от вершины головы до вершин грифельков наружного полового аппарата) - 10; его ширина - 4,5; длина надкрылья (от плеча до вершины надкрылья) - 6,5; длина крыла (от основания до изгиба) - 5; расстояние между вершинными зубцами передней голени - 0,45; длина ее вершинной шпоры - 0,3; длина заднегруди по средней линии - 1,6; ширина среднего тазика - 0,4; длина средней голени - 1,5; ширина ее вершинного среза - 0,45; длина ее вершинной шпоры - 0,3; длина средней лапки - 1,8; длина ее члеников равна соответственно: 1-го - 0,5; 2-го - 0,25; 3-го - 0,2; 4-го - 0,25; 5-го (с коготком) - 0,6; ширина заднего тазика - 0,5; длина заднего бедра - 1,85; его ширина - 1,0; длина задней голени - 1,75; ширина ее вершинного среза - 0,45; длина ее вершинной шпоры - 0,5; длина стернитов брюшка по средней линии равна соответственно: 1-го - 0,5; 2-го - 0,5; 3-го - 0,4; 4-го - 0,4; 5-го - 0,6; 6-го - 0,35; ширина бокового края каждого из пяти первых стернитов равна 0,65; 6-го - 0,5; длина стилия наружного полового аппарата - 0,4, его ширина - 0,1.

Место группы в системе и ее таксономический статус.

Как было отмечено выше, жилкование крыльев позволяет сблизить род *Cretocoma* только с видами рецентного семейства Pleocomidae. От рецентных видов этого таксона (род *Pleocoma*), имеющих сходное жилкование крыльев, единственный вид *Cretocoma* отличается небольшим количеством зубцов на боковой стороне передних голеней (апomorphicное состояние признака), сильно сближенными или соприкасающимися тазиками средних ног (также апomorphicия), наличием хорошо развитых крыльев у самки (плезиomorphicное состояние признака) и наличием хорошо развитых, крупных грифельков (стилей) на кокситовых гениталиях самки (плезиomorphicное состояние признака). К сожалению, на отпечатке *Cretocoma* не удастся рассмотреть такие особенности строения, как положение верхней губы и

мандибул относительно наличника (обычно этот признак хорошо сохраняется на отпечатках), а также были ли замкнуты передние тазиковые впадины (правда, этот признак практически невозможно рассмотреть на отпечатках пластинчатоусых жуков). Вне зависимости от того, как были развиты эти признаки у представителей Cretocominae, этот таксон может быть только сестринской группой Pleocominae s. str.

Род *Pleocoma* обладает сочетанием плезиоморфий с апоморфиями, позволяющим рассматривать его только как группу очень давно отделившуюся от общего магистрального ствола развития пластинчатоусых жуков.

Плезиоморфиями у видов Pleocomidae являются: одиннадцатичлениковые усики с многочлениковой булавой; глаза, лишь частично разделенные щечными выступами; передние бедра с крупным пятном шелковистых волосков; передние голени с большим числом зубцов по наружному краю; наличие двух свободных жилок между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками дыхальца, расположенные на мембране между стернитами и тергитами брюшка.

В качестве апоморфий следует упомянуть: средние и задние голени с единственным поперечным килем; шпоры средних и задних голеней, расположенные по одну сторону от места прикрепления лапки; почти соприкасающиеся тазики средних ног; редукцию третьей радиальной жилки в дистальной части крыла.

Ни одна из перечисленных выше апоморфий не может рассматриваться как синапоморфия с видами какого-либо таксона пластинчатоусых группы семейства, поскольку подобные апоморфии прослеживаются внутри этих групп. Поэтому, если считать, что монофилетическая группа «пластинчатоусые» состоит из нескольких семейств, то Pleocomidae, безусловно, заслуживают статуса семейства, так как могут являться лишь сестринской группой по отношению к любому из выделяемых ныне таксонов группы семейства (триба, подсемейство).

Уникальный признак рецентных видов группы – незамкнутые передние тазиковые впадины.

Экологические особенности Pleocomidae. Внешнее сходство Pleocomidae с растительноядными видами пластинчатоусых свидетельствует в пользу того, что группа произошла от видов, питающихся растениями. Присутствие в биоценозах нижнего мела представителей нескольких таксонов семейства может служить свидетельством более важной роли, которую играли виды этой группы в мезозое. Однако небольшое количество найденных отпечатков – показатель низкой численности видов в биоценозах.

Возможно, именно афагия имаго “позволила” сохраниться Pleocomidae и существовать в рецентной фауне наряду с другими реликтовыми группами, такими, как произошедшие также от растительноядных форм Aclopiinae и Pachypodinae, или Glaresidae, предки которых, вероятно, были сапрофагами. Низкая численность Pleocomidae в биоценозах мезозоя – свидетельство того, что они даже в это время были эволюционными реликтами и уже начали вытесняться более прогрессивными группами. «Процветающей» группой растительноядных в мезозое, вероятно, были представители Holcorobeini.

СЕМЕЙСТВО LITHOSCARABAEIDAE
 NIKOLAJEV, 1992 (stat. nov)

Туповой под *Lithoscarabaeus* Nikolajev, 1992.

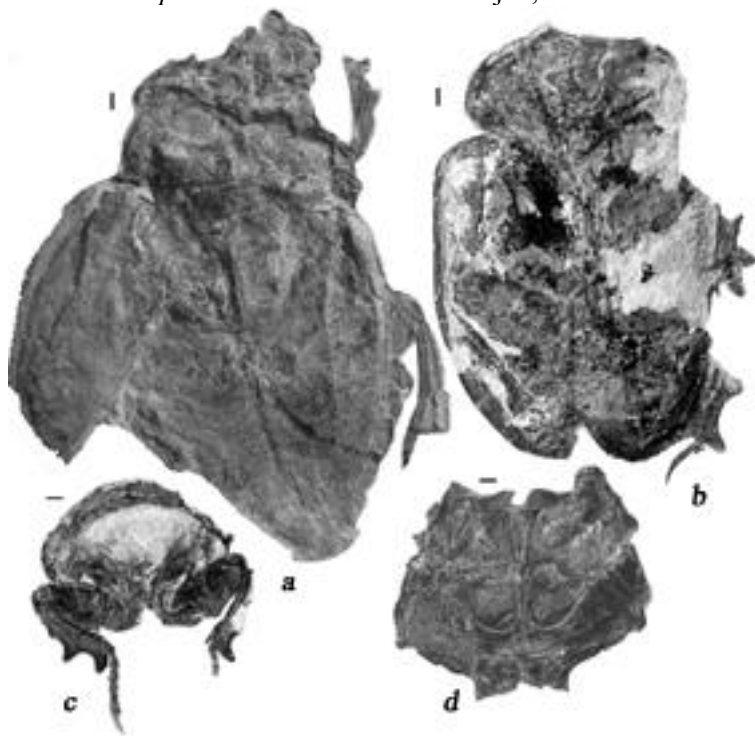


Рис. 9. *Lithoscarabaeus baissensis* (Nikritin, 1977): *a* - голотип ПИН № 1668/1830; *b* - экземпляр ПИН № 1668/1671; *c* - экземпляр ПИН № 1668/1830; *d* - паратип ПИН № 1668/1671. Прямая линия - 1мм

Диагноз. Верхние челюсти не скрыты наличником и хорошо видны сверху по обе стороны от верхней губы, которая также не скрыта под наличником. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья без точечных бороздок. Жилкование крыльев характеризуется наличием двух свободных жилок между кубитальной и

первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Брюшко с 6 видимыми стернитами. Дыхальца брюшка расположены на перепонке между тергитами и стернитами. Тазики передних ног соприкасающиеся; средние тазики расположены под прямым углом, слабо разделенные. Пятно шелковистых волосков по переднему краю передних бедер крупное. Передние голени с 3 зубцами по наружному краю. Средние и задние голени не более чем с двумя поперечными киями по наружной стороне. Шпоры средних и задних голеней сближены и расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Все лапки пятичлениковые.

Обоснование таксономического статуса. Комплекс признаков, характерных для видов группы, не позволяет отнести эти виды ни к одному из рецентных таксонов ранга семейства. Наличие кожистой каймы по переднему краю переднеспинки не позволяет рассматривать группу в составе семейства Lucanidae. Форма тела, характерная для видов, не связанных с обитанием в древесине, отличает Lithoscarabaeidae от представителей Passalidae. Жилкование крыльев с двумя свободными жилками между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками не позволяет отнести группу ни к видам Pleocomidae или Glaphyridae, ни к одному из подсемейств Scarabaeidae группы pleurosticti (как и к Ixosticti), или “реликтовым” подсемействам растительноядных Scarabaeidae группы Iarosticti: Orphninae, Acloripinae. Расставленные тазики средних ног не позволяют рассматривать Lithoscarabaeidae в качестве представителей семейств Trogidae, Geotrupidae, Hybosoridae. Крупные размеры тела и расположенные под прямым углом тазики средних ног не характерны для видов подсемейства Aphodiinae семейства Scarabaeidae. Брюшко с 6 видимыми стернитами не позволяет отнести Lithoscarabaeidae к семействам Trogidae и Glaresidae. Расположенные по одну сторону от места прикрепления лапки шпоры средних и задних голеней не позволяют отнести Lithoscarabaeidae к подсемейству Aphodiinae семейства Scarabaeidae. Крупное пятно шелковистых волосков на бедрах передних ног не характерно для рецентных представителей семейств

Bolboceratidae и Ochodaeidae. Все сказанное выше заставляет повысить ранг таксона до семейства: Lithoscarabaeidae Nikolajev, 1992 (**stat. n.**)

Состав. Два рода из нижнего мела Забайкалья.

Род *Lithoscarabaeus* Nikolajev, 1992

Название рода от lithos (греч.) – камень и типового рода надсемейства.

Типовой вид – *Proteroscarabaeus baissensis* Nikritin, 1997; нижний мел; Забайкалье.

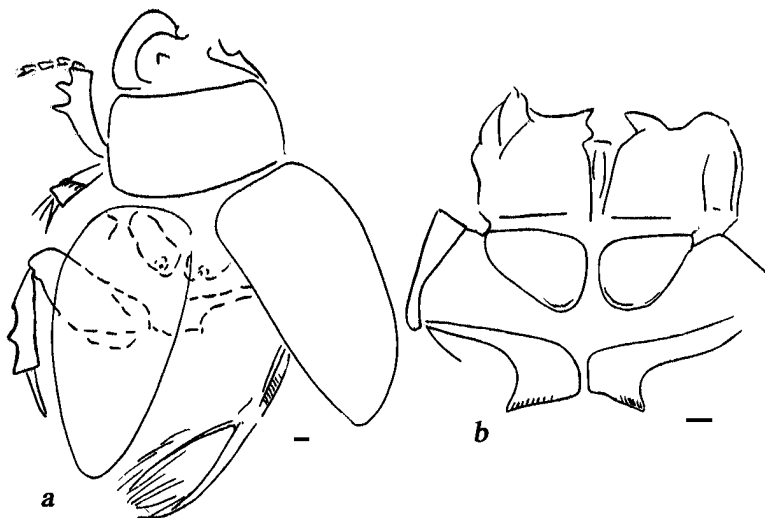


Рис. 10. *Lithoscarabaeus baissensis* (Nikritin, 1977): *a* – голотип ПИН № 1668/1830; *b* – паратип ПИН № 1989/2885. Прямая линия – 1мм [По: Никритин, 1977]

Диагноз. Крупные выпуклые жуки, которые помимо признаков, указанных для семейства, характеризуются наличием одного невысокого ребра на надкрылье и двумя поперечными киями на задней голени. Переднее бедро с зубцом по переднему краю. Шпора задней голени лишь в полтора раза короче голени.

Видовой состав. Род монотипичный.

***Lithoscarabaeus baixsensis* (Nikritin, 1997)**

Название вида по месту находки.

Материал. Большое число отпечатков все из одного местонахождения (рис. 9): Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита. Голотип - ПИН, № 1668/1830, прямой и обратный почти полный отпечаток жука. Паратипы: ПИН, №№ 1989/2885 (заднегрудь); 1668/1761 и 3064/1072 (два непоных крыла). Экземпляры: ПИН, №№ 3064/7182 (жук без головы), 3064/7150 (переднеспинка), 3064/7471 (надкрылье), 3064/3862, 3064/7139, 3064/7387, 3064/7463 (части крыла).

Замечание. Как паратипы вида были также обозначены надкрылья из местонахождения Падь Семен (ПИН, №№ 2385/1 и 2385/5). Дополнительные исследования показали их принадлежность роду *Cretoglaphyrus* Nikolajev, 2005.

Диагноз (рис. 9-10). Надкрылье с невысоким ребром, которое начинается близ плечевого бугорка и лишь немного не доходят до вершины. Боковые зубцы передней голени равно удалены друг от друга; шпора расположена против вершинного зубца. Коготки передних лапок простые.

Размеры (мм): длина тела – 35, длина головы – 6,0 длина переднеспинки – 11,0 ее ширина – 12-14; длина надкрылья – 16-18, его ширина – 7-8; длина крыла – 26; длина брюшка - 13,0; длина переднего бедра - 5,5, его наибольшая ширина - 2,8; длина передней голени - 6,0; длина передней лапки - 5,6; длина задней голени - 7,9.

Род *Baisarabaeus* Nikolajev, 2005

Название рода от местонахождения и типового рода надсемейства.

Типовой вид - *Baisarabaeus rugosus* Nikolajev, 2005; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Относительно крупный жук. Тазики средних ног расположены под прямым углом, нешироко, но ясно разделены выступом среднегрудки; задние голени не более,

чем с 1 поперечным килем на наружной стороне перед вершиной.

Видовой состав. Род монотипичный.

***Baisarabaeus rugosus* Nikolajev, 2005**

Название вида: rugosus (лат.) – морщинистый (по строению надкрылий).

Материал. Голотип и 3 паратипа - все из одного местонахождения: Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 15, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита. Голотип - ПИН, № 4210/707, прямой и обратный отпечаток жука без головы и переднеспинки с правым надкрыльем, отогнутым под прямым углом к телу, и большей частью левой задней ноги. Паратипы: ПИН, № 3064/7133 - отпечаток среднеспинки и задних ног (без лапок); а также отпечатки надкрылий (ПИН, № 3064/7170) или их частей (ПИН, № 3064/7136).

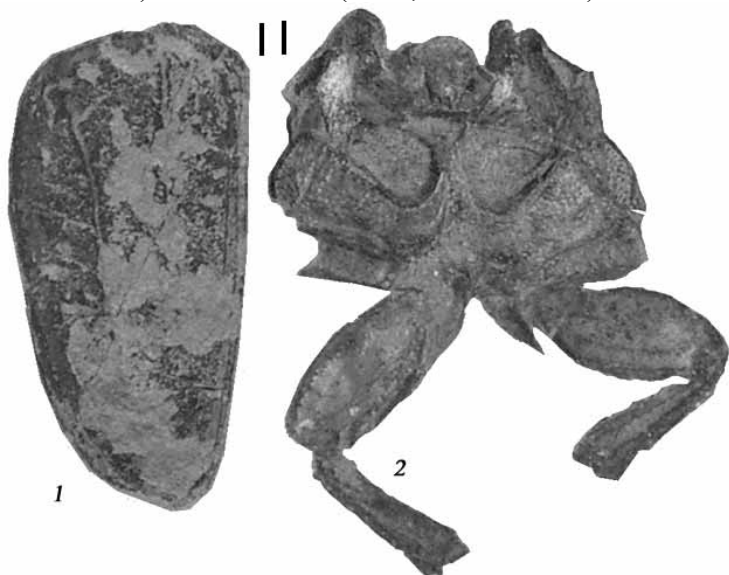


Рис. 11. *Baisarabaeus rugosus* Nikolajev, 2005: *a* - паратип ПИН № 3064/7170; *b* - паратип ПИН № 3064/7133. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 2005d.]

Диагноз (рис. 11-12). Надкрылье без следов бороздок, с 3 узкими ребрами, которые начинаются близ основания и не доходят до вершины: самое длинное проходит по внутреннему краю близ шва, второе по длине начинается близ плечевого бугорка; самое короткое ребро находится между ними, несколько ближе к проходящему возле шва. Промежутки между ребрами несут редкие точки. Бедра задних ног довольно широкие. По переднему краю бедра проходит ряд коротких щетинок; близ его заднего края развиты 2 таких ряда. Задние голени узкие с одним слабо выраженным поперечным рядом щетинок, расположенным ближе к вершинной части голени. По нижней стороне голени проходит продольная бороздка.

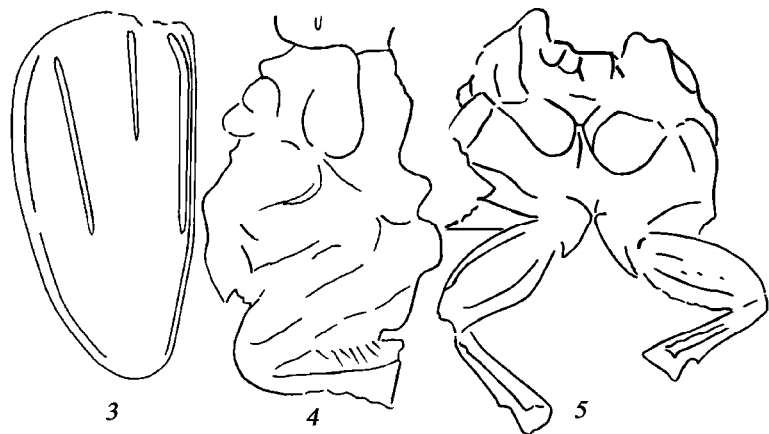


Рис. 12. *Baisarabaeus rugosus* Nikolajev, 2005. *a* - паратип ПИН № 3064/7170; *b* - голотип ПИН № 4210/707; *c* - паратип ПИН № 3064/7133 [По: Николаев, 2005d.]

Размеры (мм): длина надкрылья – 14,3, его наибольшая ширина – 6,8; ширина среднего тазика - 2,0; ширина заднего тазика - 1,1; длина заднего бедра - 5,9, его наибольшая ширина – 2,8; длина задней голени - 5,8, ширина ее вершинного среза - 1,5.

Место группы в системе. К сожалению, род *Baisarabaeus* известен по отпечаткам, сохранившим небольшое число таксономических признаков, поэтому о месте группы в системе можно судить лишь по признакам типового вида семейства. Форма тела *Lithoscarabaeus baissensis* напоминает таковую представителей современных Dynastinae или Pleocomidae. Это позволяет предполагать, что вид был растительноядным. Большое число отпечатков говорит о высокой численности вида в нижнем меле, но к концу мезозоя группа вымерла, вероятно, не оставив “потомков”.

Если принять за основу предложенную нами схему филогенетических отношений между таксонами группы семейства в надсемействе Scarabaeoidea (Николаев, 1995b), то часть признаков, характерных для Lithoscarabaeidae, можно рассматривать как плезиоморфии для всего надсемейства (не скрытые наличником верхняя губа и верхние челюсти, частично разделенные щечными выступами глаза, окаймленная вершина переднеспинки, наличие двух свободных жилок между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками, не соприкасающиеся тазики средних ног, крупное пятно шелковистых волосков на передних бедрах, полностью скрытые под надкрыльями склериты брюшка). Другие признаки являются апоморфиями, вероятно большинство из них (если не все) - аутапоморфии. Это не более трех зубцов по наружному краю передних голеней, а также двух поперечных килей на наружной стороне средних и задних голеней и сближенные вершинные шпоры средних и задних голеней. К сожалению, отсутствуют сведения о числе члеников булавы усиков.

Более всего признаки Lithoscarabaeidae близки к признакам Pleocomidae, но сочетание апоморфий и плезиоморфий таково, что позволяет предположить только происхождение обоих таксонов от общего предка. Эти таксоны могут быть либо подсемействами одного семейства, либо, как это предлагается в данной работе, самостоятельными семействами.

СЕМЕЙСТВО GLAPHYRIDAE MACLEAY, 1819

Типовой род Glaphyrus MacLeay, 1819

Диагноз. Верхние челюсти не скрыты наличником и хорошо видны сверху по обе стороны от верхней губы. Глаза частично или полностью разделены щечными выступами. Усики не более чем 10-члениковые, с 3-члениковой булавой. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья без точечных бороздок; не прикрывают вершину пигидия. Жилкование крыльев характеризуется наличием одной свободной жилки между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Брюшко с 6 видимыми стернитами. Дыхальца первых сегментов брюшка расположены на перепонке между тергитами и стернитами; последнее – смещается на пигидий. Тазики передних ног соприкасающиеся; средние тазики соприкасающиеся или слабо разделенные. Пятно шелковистых волосков по переднему краю передних бедер редуцировано. Передние голени не более чем с 3 зубцами по наружному краю. Шпоры средних и задних голеней расположены по одну сторону от места прикрепления лапки.

Состав. Группа насчитывает в рецентной фауне около 200 видов, объединенных в два подсемейства. Все виды связаны с цветками. Ранг этого небольшого таксона повышался даже до надсемейства (Machatschke, 1959). В настоящее время большинство систематиков считают, что это семейство. Эта точка зрения принимается и в данной работе. Номинативное подсемейство представлено шестью родами в северном полушарии (преимущественно в Голарктике); подсемейство Lichniinae - тремя родами на юге Южной Америки. Наиболее ранние находки ископаемых видов датируются нижним мелом. Все они описаны в составе одного рода, для которого установлен таксон надродового ранга (Николаев, 2005с).

Подсемейство *Cretoglyphyrinae* Nikolajev, 2005

Типовой род *Cretoglyphyrus* Nikolajev, 2005

Диагноз. Верхние челюсти и верхняя губа выдаются перед наличником. Глаза частично разделены щечными выступами. Тазики средних ног соприкасающиеся (рис. 3). Радиальная жилка в вершинной части крыла проходит по переднему краю крыла; сектор радиуса направлен под углом к радиальной жилке и прерван близ основания (рис. 3а).

Состав. Единственный род в нижнем меле Забайкалья.

Замечания. От родов рецентных подсемейств группы отличается соприкасающимися тазиками средних ног и положением жилки R₃, вершина которой далеко отстоит от вершины крыла.

Поскольку первичным подразделением семейства является подсемейство, то статус группы был повышен до ранга подсемейства (Krell, 2006).

Род *Cretoglyphyrus* Nikolajev, 2005

Название рода от *cretaceus* (лат.) - меловой и рода *Glyphyrus*.

Типовой вид - *Cretoglyphyrus rohdendorfi* Nikolajev, 2005.

Диагноз. Довольно крупные жуки с продолговато-овальным телом. Верхние челюсти и верхняя губа выдаются перед наличником. Верхняя губа поперечная со слабо выемчатым передним краем. Глаза разделены щечными выступами лишь частично. Вершина переднеспинки с кожистой каймой. Тазики средних ног соприкасающиеся. Жилка R₃ в вершинной части крыла направлена под углом к жилке R₁; ее вершина достигает нижнего края крыла довольно далеко от вершины крыла.

Видовой состав. Шесть видов из нижнего мела Забайкалья.

***Cretoglaphyrus rohdendorfi* Nikolajev, 2005**

Название вида. Патроним в честь известного российского палеоэнтомолога Б.Б. Родендорфа.

Материал. Только голотип: ПИН, № 3064/7158, отпечаток жука с хорошо пропечатанными передней частью головы, частью переднеспинки и надкрыльями и со слабо пропечатанной правой передней голенью, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз. Верхняя губа и мандибулы не скрыты под наличником; мандибулы относительно короткие с широко закругленными наружными сторонами; верхняя губа поперечная с закругленными передними углами и едва заметно выемчатым передним краем (рис. 13а, 14). Наличник сверху покрыт отдельными крупными точками. Передний край наличника закруглен. Щечный выступ очень небольшой; слегка заходит на передний край глаза. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. На сохранившихся частях надкрылья прослеживаются 3 острых кия. По сторонам от килей развиты пятна из коротких волосков. Эти пятна не образовывали сплошной линии.

Размеры (мм): длина мандибулы - 0,7; длина верхней губы - 0,25; длина наличника - 0,9; его наибольшая ширина - 1,8.

Сравнение. От других видов рода отличается прерванными полосками из волосков на надкрыльях. От *C. calvescens*, полоски волосков на надкрыльях которого также прерваны, отличается мелкими размерами.

***Cretoglaphyrus leptopterus* Nikolajev, 2005**

Название вида. От leptos (греч.) – тонкий и pteron (греч.) – крыло.

Материал. Голотип - ПИН, № 2385/1224; отпечаток левого надкрылья Забайкалье, Читинская область, Читинский район, Елизаветинская впадина, бассейн реки Оленгуй, падь

Семен, (местонахождение Падь Семен), нижний мел, аргунская свита.

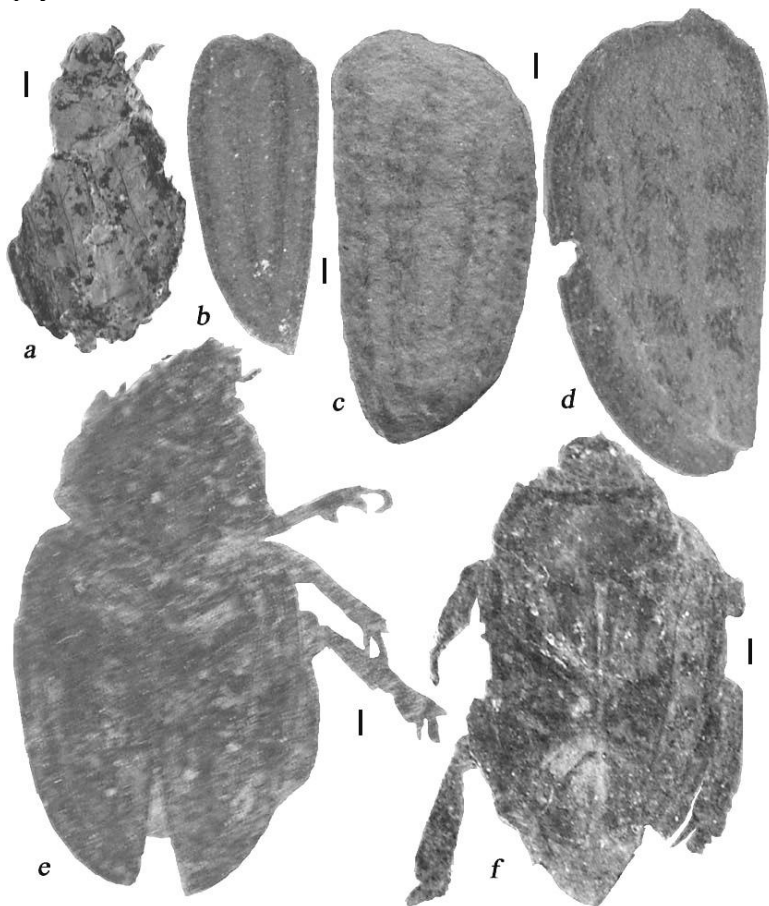


Рис. 13. Виды *Cretoglyphyrus* Nikolajev: *a* – *C. rohdendorfi* Nikolajev, 2005, голотип ПИН, № 3064/7158; *b* – *C. leptopterus* Nikolajev, 2005, голотип ПИН, № 2385/1224; *c* – *C. transbaikalicus* Nikolajev, 2005, голотип ПИН, № 2385/1; *d* – *C. calvescens* Nikolajev, 2005, голотип ПИН, № 2385/937; *e* – *C. zherikhini* Nikolajev, 2005, голотип ПИН, № 2385/1201; *f* – *C. olengicus* Nikolajev, 2005, голотип ПИН, № 2385/1206. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 2005с.]

Диагноз. Относительно небольшое узкое надкрылье (отношение длины к наибольшей ширине равно 2,5) с четырьмя киями и четырьмя узкими полосками коротких волосков (рис. 13*b*). Три полоски развиты по каждую сторону от кия на надкрылье; одна проходит вдоль наружного края надкрылья.

Размеры (мм): длина надкрылья - 11,5; его наибольшая ширина - 4,6.

Сравнение. От типового вида рода отличается меньшими размерами и непрерывными полосками из волосков на надкрыльях.

***Cretoglyphyrus transbaikalicus* Nikolajev, 2005**

Название вида. По месту находки голотипа.

Материал. Голотип - ПИН, № 2385/1206; отпечаток правого надкрылья, Забайкалье, Читинская область, Читинский район, Елизаветинская впадина, бассейн реки Оленгуй, падь Семен, (местонахождение Падь Семен), нижний мел, аргунская свита.

Диагноз (рис. 13*b*). Относительно крупное надкрылье (отношение длины к наибольшей ширине равно 2) с четырьмя полосками из коротких волосков. Полоски различаются по ширине; наиболее широкая - вторая от шва полоска. (Кили на надкрылье не прослеживаются.) (рис. 13*b*).

Размеры (мм): длина надкрылья - 15,6; его наибольшая ширина - 7,8.

Сравнение. От типового вида рода отличается большими размерами и непрерывающимися полосками волосков. От *C. leptopterus* - более широкими надкрыльями.

***Cretoglyphyrus calvescens* Nikolajev, 2005**

Название вида: *calvescens* (лат.) - лысеющий (из-за несплошного расположения пятен волосков на надкрыльях).

Материал. Голотип - ПИН, № 2385/1206; отпечаток левого надкрылья Забайкалье, Читинская область, Читинский район, Елизаветинская впадина, бассейн реки Оленгуй, падь Семен (местонахождение Падь Семен), нижний мел, аргунская свита.

Диагноз (рис. 13*d*). Крупное, относительно широкое надкрылье (отношение длины к наибольшей ширине равно 2,1). Полоски волосков разделяются на отдельные пятна (рис. 13*d*). Прослеживается только один киль, смещенный к наружному краю надкрылья.

Размеры (мм): длина надкрылья - 17,5; его наибольшая ширина - 8,2.

Сравнение. От всех видов рода отличается наиболее крупными размерами.

***Cretoglyphyrus zherikhini* Nikolajev, 2005**

Название вида. Патроним в честь известного российского палеознтомолога В.В. Жерихина.

Материал. Голотип - ПИН, № 2385/1206; прямой и обратный почти полный отпечаток жука Забайкалье, Читинская область, Читинский район, Елизаветинская впадина, бассейн реки Оленгуй, падь Семен (местонахождение Падь Семен), нижний мел, аргунская свита.

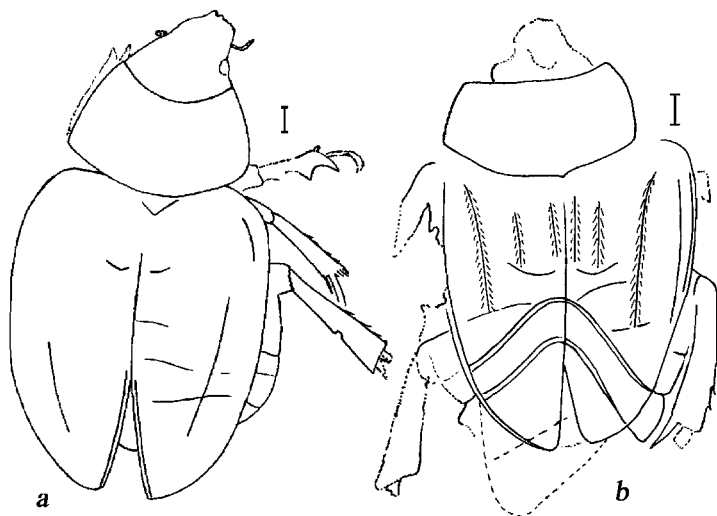


Рис. 14. Виды *Cretoglyphyrus* Nikolajev: *a* – *C. zherikhini* Nikolajev, 2005, голотип ПИН, № 2385/1201; *b* – *C. olenguicus* Nikolajev, 2005, голотип ПИН, № 2385/1206. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 2005с.]

Диагноз. Продолговато-овальный крупный жук (рис. 13е, 14а). Строение головы практически не прослеживается. Переднеспинка с плавно закругленными боковыми краями, несущими ряд ресничек и широко закругленными задними углами; ее наиболее широкая часть в основной трети. Вершина переднеспинки с кожистой каймой. Щиток в виде очень короткого и широкого треугольника с закругленной вершиной. Надкрылья, возможно, далеко заходили за вершину брюшка. Длина надкрылья превосходит его ширину немногим менее, чем в 2,5 раза. На надкрылье удастся проследить лишь один острый киль, смещенный к его наружному краю. Волоски на плоскости надкрылья прослеживаются лишь в отдельных местах, но были ли они сгруппированы в полосы, проследить не удастся. Передние голени с 2 хорошо заметными зубцами по наружному краю, но, вероятно, зубцов было 3. Средние и задние голени узкие; кили по их наружной стороне не прослеживаются, но на них удастся проследить отдельные длинные волоски.

Размеры (мм): длина отпечатка от переднего края головы до вершины надкрылий - 22,1; ширина жука в плечах - 10,7; ширина головы (по переднему краю переднеспинки) - 4,6; длина переднеспинки по средней линии - 4,5; ее наибольшая ширина - 8,0; длина щитка - 0,7; ширина его основания - 1,6; длина надкрылья - 14,0; его наибольшая ширина - 6,0; длина передней голени - 3,5; расстояние между ее вершинными зубцами - 1,4; длина средней голени - 4,0; ширина ее вершинного среза - 1,5; длина задней голени - 5,4; ширина ее вершинного среза - 1,3.

Сравнение. От других видов рода отличается размерами.

***Cretoglyphyrus olenguicus* Nikolajev, 2005**

Название вида. По месту находки.

Материал. Голотип - ПИН, № 2385/1206; прямой и обратный отпечаток жука с частично расправленными крыльями и относительно хорошо пропечатанными задними голеньями, Забайкалье, Читинская область, Читинский район, Елизаветинская впадина, бассейн реки Оленгуй, падь Семен

(местонахождение Падь Семен), нижний мел, аргунская свита.

Диагноз. Продолговато-овальный крупный жук (рис. 13f, 14b). Строение головы не прослеживается, так как на отпечатке сохранилась только ее основная часть. Переднеспинка широкая с выпуклыми боковыми краями и закругленными задними углами; ее наиболее широкая часть близ середины. Вершина переднеспинки с кожистой каймой. Длина надкрылья превосходит его ширину в 2,2 раза. На надкрылье хорошо прослеживается лишь наружный киль; внутренние кили едва заметны. Волоски на плоскости надкрылья прослеживаются лишь в отдельных местах. Стерниты брюшка изогнуты – направлены выпуклыми сторонами вперед. На вершинах последних стернитов брюшка хорошо заметна кожистая кайма.

Размеры (мм): длина отпечатка от сохранившейся части головы до вершины надкрылий - 14,9; ширина жука в плечах - 10,7; ширина головы (по переднему краю переднеспинки) - 3,4; длина переднеспинки по средней линии - 3,0; ее наибольшая ширина - 6,0; длина надкрылья – 10,6; его наибольшая ширина - 4,4; длина задней голени - 5,8; ширина ее вершинного среза - 1,2.

Сравнение. От других видов рода отличается размерами. От *C. zherikhini* – более широким телом, более короткой переднеспинкой и дуговидно выгнутыми вперед стернитами брюшка.

Место группы в системе и ее таксономический статус. Большинство диагностических признаков Glaphyridae (за исключением не скрытых под наличником ротовых органов) носит апоморфный характер. Однако на современном этапе знаний не представляется возможным установить, с каким из таксонов надсемейства эти признаки могут быть синапоморфиями. Возможно, что смещение последнего дыхальца брюшка на пигидий - синапоморфия с видами Ochodaeidae. [Данные анализа ДНК подтверждают эту близость (Osampo & Hawks, 2006).] Своеобразный облик и рецентных и мезозойских видов вызван “древними”

связями группы с цветками растений. [К питанию на цветках могут перейти не только растительноядные виды, но и представители групп, большинство видов которых являются сапрофагами (например, род *Oxycorithus* Moravitz из Aphodiinae).] Поэтому с точки зрения систематики-эволюциониста группа заслуживает статус семейства.

Экологические особенности мезозойских видов. Для наиболее «примитивных» пластинчатоусых предполагается образ жизни ксило-мицетофагов (Scholtz & Chown, 1995.). Развитие небольшого количества крупных зубцов на наружной стороне передних голеней является свидетельством связи имаго с почвой (или в значительной степени деструктированной клетчаткой стволов поваленных деревьев), куда виды закапывались для откладки яиц. Переработанными грибами остатками растений, вероятно, могли питаться личинки мезозойских Glaphyridae. Однако логично предположить, что питание имаго Glaphyridae уже было связано с генеративными органами растений. Возможно, к такому питанию они перешли от потребления плодовых тел грибов. Если допустить их связь с растениями, то первоначально виды подсемейства могли питаться пыльцой мужских шишек голосеменных или пораженными грибами частями других генеративных органов. Развитие волосков на надкрыльях мезозойских видов может свидетельствовать в пользу их коэволюции с «прокормителями». Растение-симбионт могло получать преимущество от жуков как от опылителей. (Если это был гриб, - то от распространения спор.) Скорее всего, описываемые виды Glaphyridae (вне зависимости от способа питания их предков) уже перешли на питание частями цветка ранних покрытосеменных. В условиях мутуалистических взаимоотношений с определенными таксонами растений (возможно, при условии и весьма небольшой конкуренции со стороны опылителей из других отрядов насекомых) мезозойские Glaphyridae могли быть «процветающей группой».

СЕМЕЙСТВО OCHODAEIDAE ARROW, 1904

Типовой род Ochodaeus Serville, 1828

Диагноз. Верхняя губа и верхние челюсти не прикрыты сверху наличником. Наличник спереди с кожистой каймой, благодаря которой губа часто кажется двулопастной. Усики не более чем 10-члениковые с 3-члениковой булавой. Переднеспинка с хорошо развитой кожистой каймой по переднему краю. Каждое надкрылье не более чем с 10 бороздками. Жилкование крыльев характеризуется наличием двух свободных жилок между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Тазики средних ног слабо расставленные или соприкасающиеся. Голени передних ног не более чем с 3 зубцами по наружному краю. Голени средних и задних ног могут быть более чем с тремя поперечными киями. Шпоры средних и задних голеней сближены и расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Вершинная шпора средней голени с многочисленными насечками по верхнему краю. Брюшко с 6 видимыми стернитами. Первые брюшные дыхальца находятся на перепонке между тергитами и стернитами; два последних дыхальца смещаются на тергит. На кокситах гениталий самки развиты грифельки (стили).

Состав. В рецентной фауне группа насчитывает менее 100 видов, распространенных почти по всему земному шару, за исключением Австралии и Новой Зеландии. В данной работе таксон принимается в ранге семейства, которое включает три подсемейства. Подсемейство Chaetocanthinae представлено только в рецентной фауне; виды Cretochodaeinae известны только из мезозоя. Наиболее ранние находки ископаемых видов датируются нижним мелом Монголии. В фауне мезозоя найден представитель номинативной трибы номинативного подсемейства и два вида подсемейства Cretochodaeinae.

Подсемейство *Ochodaeinae* Arrow, 1904

Типовой род *Ochodaeus* Serville, 1828.

Диагноз. Помимо признаков, присущих всему семейству, характеризуется глазами, не разделенными щечными выступами, более или менее разделенными средними тазиками и голеньями средних и задних ног не более чем с тремя поперечными киями. У большинства родов трибы пигидий не полностью прикрыт надкрыльями и в базальной части пигидия развит механизм, удерживающий крылья в состоянии покоя. Строение этого механизма является одним из «родовых» признаков (Николаев, 1995*b*; 2005*b*).

Состав. В рецентной фауне наиболее многочисленная группа, насчитывающая не менее 60 видов. Ископаемые виды известны из мезозоя и кайнозоя. Они представлены монотипичными родами, отсутствующими в современной фауне. Наиболее ранняя находка датируется нижним мелом Монголии.

Род *Lithochodaeus* Nikolajev gen. n.

Название рода от lithos (*греч.*) – камень и типового рода семейства.

Типовой вид - *Lithochodaeus cretaceus* sp. nov.; нижний мел; Монголия.

Диагноз. Форма тела продолговато-овальная. Верхние челюсти и верхняя губа выдаются перед наличником. Глаза не разделены щечным выступом. Тазики средних ног широко разделены выступом среднегруди. Надкрылья лишь частично прикрывают пигидий; они несут неглубокие бороздки, число которых не более 10. На пигидии в виде двух бугорков развит «механизм» (рис. 15*b*; показан стрелкой), фиксирующий надкрылья в состоянии покоя.

Видовой состав. Род монотипичный.

Систематическое положение. Глаза, не разделенные щечным выступом, и надкрылья, лишь частично прикрывающие пигидий, заставляют отнести *Lithochodaeus* к

номинативной трибе подсемейства. По строению «механизма», фиксирующего надкрылья в состоянии покоя, описываемый род наиболее близок североамериканскому *Parochodaeus* Nikolajev (Николаев, 1995b: рис. 4). Такое строение выступов предполагает наличие на вершинах надкрылий близ шва небольших зубчиков, которые фиксируются выступами на пигидии. К сожалению, плохая сохранность отпечатка не позволяет с уверенностью утверждать о наличии зубчиков на вершинах надкрылий описываемого рода.

***Lithochodaeus cretaceus* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида cretaceus (лат.) - меловой.

Материал. Только голотип. Голотип - ПИН, №№ 3559/6397 и 3559/6400 [позитивный и негативный отпечатки хранятся под разными коллекционными номерами; принадлежность их одному жуку обнаружена лишь при описании вида], Монголия, Баян-Хонгорский аймак, предгорья Дунд-Улы южнее озера Бон-Цаган-Нур (местонахождение Бон-Цаган); нижний мел.

Диагноз (рис. 15). Мандибулы короткие, с широко закругленными наружными краями. Верхняя губа короткая с неглубокой выемкой посередине переднего края. Наличник с небольшой выемкой по переднему краю. Переднеспинка со слабо закругленными боковыми краями; ее передние углы развиты в виде небольших острых выступов; задние – почти прямые. Основание и боковые края переднеспинки окаймлены. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки узкая. Щиток небольшой, треугольный. Продольные бороздки надкрылий едва прослеживаются.

Размеры (мм): длина отпечатка – 5,0; ширина жука в плечах – 2,3; длина головы (от основания головной капсулы до вершин мандибул) – 1,0; ширина головы (между наружными краями сохранившейся части глаз) – 2,45; длина глаза – 0,4; длина переднеспинки - 1,45; ее наибольшая ширина - 2,3; длина надкрылья - 2,75; его наибольшая

ширина – 1,5; наименьшее расстояние между средними тазиками – 0,25.

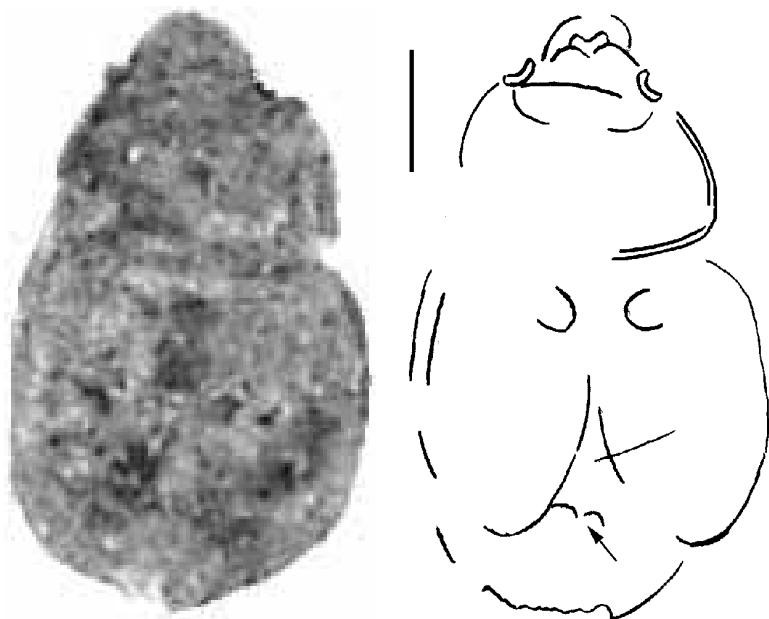


Рис. 15. - *Lithochodaeus cretaceus* Nikolajev, sp. nov.; голотип ПИН № 3559/6397: *a* – фотография, *b* – рисунок (стрелкой показан «механизм», фиксирующий надкрылья в состоянии покоя). Прямая линия – 1мм

Замечание. Размерами тела и строением надкрылий описываемый вид напоминает *Cretochodaeus striatus* Nikolajev (Николаев, 1995b), который известен из того же местонахождения по единственному относительно полному отпечатку, но достаточно плохой сохранности (рис. 17). Внешнее сходство обоих видов и морфологические признаки, прослеживаемые на отпечатке *C. striatus*, не позволяют, однако, предполагать, что оба отпечатка могут принадлежать одному виду. Виды хорошо различаются и размерами глаз (у *C. striatus* глаза значительно мельче) и пропорциями переднеспинки и надкрылий.

Подсемейство *Cretochodaeinae* Nikolajev, 1995

*Типовой род *Cretochodaeus* Nikolajev, 1995.*

Диагноз. Помимо признаков, присущих всему семейству, характеризуется глазами, не разделенными щечными выступами и соприкасающимися тазиками средних ног. Средние голени без килей по наружному краю. Радиальная жилка в вершинной части крыла проходит по переднему краю крыла; сектор радиуса направлен под углом к радиальной жилке и прерван близ основания (рис.16).

Состав. Единственный род в нижнем меле Монголии.

Систематическое положение. Строение наличника с каймой по переднему краю (на отпечатках губа кажется двучлениковой) и сектор радиуса, не соединяющийся в основании с радиальной жилкой, позволяют отнести таксон к семейству *Ochodaeidae*. Глаза, частично разделенные щечными выступами и радиальная жилка, проходящая по переднему краю крыла, могут рассматриваться как плезиоморфные признаки. Однако строение средних голеней, лишенных килей по наружной стороне, - апоморфный признак. Так как у рецентных видов семейства средние и задние голени могут быть с поперечными киями из щетинок, то *Cretochodaeinae*, имеющих наряду с плезиоморфными и аутапоморфный признак, следует рассматривать лишь в качестве сестринской группы по отношению к рецентным таксонам *Ochodaeidae*, но не как их непосредственного предка. К сожалению, на отпечатках отсутствуют вершинные шпоры средних и задних голеней, поэтому пока не представляется возможным выяснить, являются ли многочисленные насечки по верхнему краю шпоры средней голени (один из весомых признаков современных *Ochodaeidae*) синапотипичным признаком и для ископаемых видов семейства, или же это аутапоморфия, по которой рецентные таксоны отличаются от *Cretochodaeinae*.

Род *Cretochodaeus* Nikolajev, 1995

Название рода от creta (лат.) - мел и рода *Ochodaeus*.

Типовой вид - *Cretochodaeus mongolicus* Nikolajev, 1995.

Диагноз. Некрупные жуки с продолговато-овальным телом. Верхние челюсти и верхняя губа выдаются перед наличником. Верхняя губа двулопастная. Наличник спереди с кожистой каймой. Глаза частично разделены щечными выступами. Тазики средних ног соприкасающиеся. Средние голени по наружному краю без поперечных килей. Ноги длинные; лапки несколько длиннее голеней. Радиальная жилка проходит по переднему краю крыла; сектор радиуса направлен под углом к радиальной жилке и прерван в основании.

Видовой состав. Два вида из нижнего мела Монголии.

Cretochodaeus mongolicus Nikolajev, 1995

Название вида от Монголии.

Материал. Голотип - ПИН, № 3559/6387, позитивный и негативный отпечатки жука без большей части ног, с расправленными крыльями; Монголия, Баян-Хонгорский аймак, предгорья Дунд-Улы южнее оз. Бон-Цаган-Нур (местонахождение Бон-Цаган); нижний мел. Кроме голотипа в местонахождении Бон-Цаган найдены многочисленные отпечатки надкрылий, которые по размерам и характеру бороздок могут принадлежать этому виду.

Диагноз (рис. 16). Небольшой продолговато-овальный жук. Мандибулы относительно небольшие с закругленными наружными краями. Верхняя губа узкая, слабо двулопастная. Наличник с кожистой каймой по переднему краю; его передний край прямо обрезан, боковые края слабо выемчатые; посередине наличника проходит продольный киль. Лобный шов V-образный. Щечные выступы неглубоко, но ясно разделяют передний край глаза. Глаза сильно выпуклые. На боковых краях головы вдоль глаз намечены слабые продольные кили. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Боковой край переднеспинки перед

тупоугольными передними углами со слабой выемкой; задние углы переднеспинки широко закругленные. Щиток довольно крупный, продолговатый. Надкрылья с многочисленными, очень слабыми точками, часть из которых сгруппирована в едва прослеживающиеся бороздки; между швом и плечевым бугорком не более 5 бороздок. Тазики средних ног соприкасающиеся. Средние бедра узкие. Средние голени узкие, без поперечных килей по наружному краю. Лапки средних ног несколько длиннее голеней, их членики незначительно различаются по длине. Радиальная жилка проходит по переднему краю крыла; сектор радиуса направлен к ней под углом и идет параллельно первой ветви медиальной жилки; в основании сектор радиуса прерван и не соединяется с радиальной жилкой.

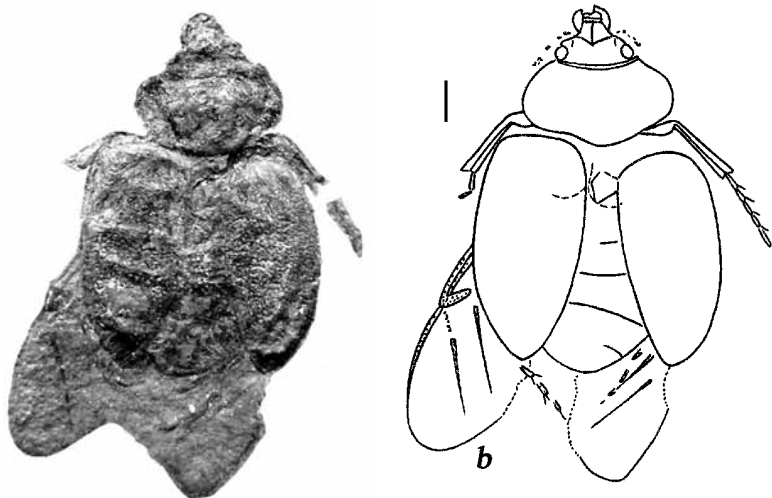


Рис. 16. - *Cretochodaeus mongolicus* Nikolajev; голотип ПИН № 3559/6387: *a* – фотография, *b* – рисунок. Прямая линия – 1мм

Размеры (в мм): длина отпечатка (от вершины мандибул до вершины расправленного крыла) - 11,6; длина головы - 1,4; ее ширина - 1,95; длина верхней губы - 0,15; ширина губы - 0,7; длина переднеспинки - 1,9; ее наибольшая ширина - 3,8; длина надкрылья - 5,4; наибольшая ширина - 2,6; длина брюшка - 5,2; длина крыла - 8,0; длина средней голени - 1,5;

длина члеников средней лапки равна соответственно: 0,41; 0,35; 0,35; 0,35; 0,7 (без коготков).

Сравнение. От *C. striatus* отличается более крупными размерами и слабо пропечатанными бороздками надкрылий.

***Cretochodaeus striatus* Nikolajev, 1995**

Название вида striatus (лат.) - бороздчатый.

Материал. Только голотип - ПИН, № 3559/6388, позитивный и негативный отпечатки жука, на которых относительно хорошо прослеживаются лишь голова, переднеспинка и надкрылья; Монголия, Баян-Хонгорский аймак, предгорья Дунд-Улы южнее озера Бон-Цаган-Нур (местонахождение Бон-Цаган); нижний мел.

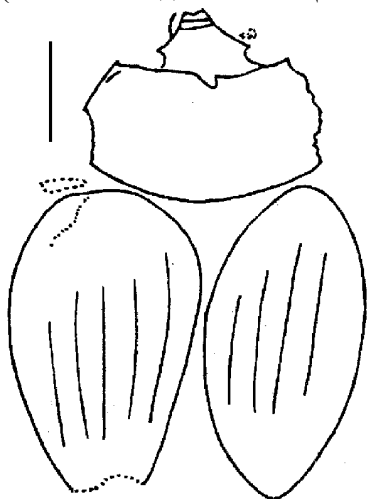


Рис. 17. - *Cretochodaeus striatus* Nikolajev; голотип ПИН № 3559/6388. Прямая линия - 1мм [По: Николаев, 1995b]

0,8; ее ширина - 1,0; длина переднеспинки - 1,1; ширина - 2,4; длина надкрылья - 3,0; ширина - 1,7.

Сравнение. От типового вида рода отличается глубокими бороздками надкрылий и меньшими размерами тела.

Диагноз (рис. 17). Небольшой продолговато-овальный жук. Верхняя губа двулопастная. Наличник с кожистой каймой по косо срезанному переднему краю и со слабо выемчатыми боковыми краями. Щечные выступы небольшие, слабо разделяют передние края глаз. Переднеспинка относительно широкая со слабо тупоугольными передними углами. Надкрылья с ясно пропечатанными бороздками.

Размеры (в мм): длина отпечатка - 4,9; наибольшая ширина - 3,4; длина головы -

Место группы в системе и ее таксономический статус. Практически общепринятым в настоящее время является взгляд на Ochodaeidae как на группу в ранге семейства. Большинство диагностических признаков группы носит плезиоморфный характер. Апоморфиями являются: десятичлениковые усики с трехчлениковой булавой, передние голени, несущие не более трех зубцов по наружному краю, развитие в передней части пигидия “механизма”, удерживающего крылья в состоянии покоя, и смещение последнего дыхальца брюшка на пигидий. Большинство апоморфий, характеризующих имаго группы, столь часто встречается в надсемействе Scarabaeoidea среди таксонов высокого ранга, что вряд ли может помочь в определении места Ochodaeidae в системе надсемейства. Наиболее “перспективными” для этой цели кажутся положение последнего дыхальца брюшка (возможно, его смещение на пигидий - синапоморфия с видами Glaphyridae) и “механизм” на пигидии, удерживающий крылья в состоянии покоя. Наличие “механизма”, действующего по такому же принципу, отмечено также у видов Aphodiinae и Scarabaeinae (Николаев, 1995b). Интересно отметить, что у видов Ochodaeidae наблюдается несколько стадий “конструирования” “механизма”, на которых можно проследить постепенное его усложнение; тогда как у двух последних таксонов “механизм” представлен только самой совершенной “конструкцией”. Скорее всего, эта “конструкция” в каждой из филетических линий возникла как аутапоморфия, но если предположить синапоморфию Ochodaeidae с видами Aphodiinae и Scarabaeinae, то два последних таксона могут быть только группами, производными от Ochodaeidae, так как большинство их морфологических признаков являются апоморфиями по отношению к признакам Ochodaeidae. Данные анализа ДНК показывают близость Ochodaeidae к семействам Glaphyridae и Hybosoridae (Ocampo & Hawks, 2006).

СЕМЕЙСТВО EREMAZIDAE
IABLOKOFF-KHNZORIAN, 1977 (stat. n.)

Типовой род - Eremazus Mulsant, 1851.

Диагноз. Верхние челюсти и верхняя губа не скрыты под наличником и хорошо видны сверху. Верхняя губа очень короткая. Наличник короткий, поперечный. Глаза частично разделены щечными выступами. Усики 8-члениковые с 3-члениковой булавой. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья без бороздок; полностью прикрывают пигидий. Верх тела без волосков. Крыло с одной свободной жилкой между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Брюшко с пятью видимыми стернитами. Тазики всех ног соприкасающиеся. Бедра всех ног без зубцов. Передние голени с 5-6 зубцами по наружному краю. Средние и задние голени с 2 поперечными килями на наружной стороне. Вершинные шпоры средних и задних голеней сближены и находятся по одну сторону от места прикрепления лапки.

Обоснование таксономического статуса. Если принять расчленение надсемейства на большее, чем 5-6 семейств число, то комплекс признаков, характерных для видов *Eremazus*, не позволяет отнести виды рода ни к одному из рецентных таксонов ранга семейства. Это заставляет повысить ранг таксона, который сначала был описан лишь как подтриба Aegiiliini (Iablokoff-Khnzorian, 1977; Stebnicka, 1977), а позже рассматривался в ранге подсемейства Scarabaeidae s. lato (Николаев, 2005; Stebnicka, 2006) до статуса семейства: Eremazidae Iablokoff-Khnzorian, 1977 (**stat. n.**).

Состав. Реликтовая группа, представленная в рецентной фауне единственным родом с пятью видами, лишь один из которых незначительно выходит за пределы Палеарктики (Stebnicka, 2006). Анализ признаков нижнемелового подсемейства Prototroginae (Николаев, 2000a) показывает, что по формальным признакам, сохранившимся на отпечатке, этот таксон также должен быть включен в Eremazidae.

Подсемейство *Prototroginae* Nikolajev, 2000

Типовой род - *Prototrox* Nikolajev, 2000.

Диагноз. Тазики средних ног крупные, удлинённые, соприкасающиеся; средние голени с двумя поперечными киями на наружной стороне; надкрылья полностью прикрывают пигидий; брюшко с пятью видимыми стернитами; боковые края стернитов резко загнуты вверх.

Состав. Подсемейство монотипичное.

Род *Prototrox* Nikolajev, 2000

Название рода от proto (греч.) - первый и рода *Trox*.

Типовой вид - *Prototrox transbaikalicus* Nikolajev, 2000; нижний мел; Забайкалье, Монголия.

Диагноз. Небольшого размера выпуклый жук. Надкрылья полностью прикрывают пигидий и плотно охватывают стерниты брюшка; каждое надкрылье не более чем с 10 бороздками; боковые края бороздок отвесные; брюшко с 5 видимыми стернитами; средние голени с 2 поперечными киями на наружной стороне.

Видовой состав. Род монотипичный.

Prototrox transbaikalicus Nikolajev, 2000

Название вида. По месту находки голотипа.

Материал. Два отпечатка (рис. 18): голотип - ПИН, № 2385/1096, прямой и обратный отпечаток жука без головы и переднеспинки, со слабо пропечатанной правой средней голенью; Забайкалье, Читинская область, Читинский район, Елизаветинская впадина, река Оленгуй, падь Семен (местонахождение Падь Семен), нижний мел, аргунская свита; паратип - ПИН, № 3559/2217, отпечаток нижней стороны жука без головы, переднеспинки и большей части ног (пропечатаны только средние и задние тазики), Монголия, Баян-Хонгорский аймак, предгорья Дунд-Улы

южнее озера Бон-Цаган-Нур (местонахождение Бон-Цаган), нижний мел, баррем-апт, бонцаганская серия.

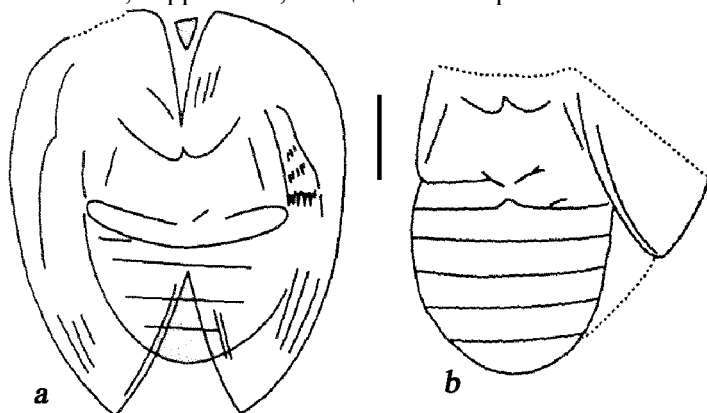


Рис. 18. *Prototrox transbaikalicus* Nikolajev: *a* – голотип ПИН № 2385/1096; *b* – паратип ПИН № 3559/2217. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 2000a]

Диагноз (рис. 18). Небольшой, сильно выпуклый жук, вероятно, с кожистой каймой по переднему краю передне-спинки, с маленьким треугольным щитком (боковые края щитка слабо округлены), вероятно, не более чем с 10 бороздками на каждом надкрылье, боковые края бороздок отвесные, промежутки бороздок значительно шире бороздок, с крупными, соприкасающимися тазиками средних ног и более узкими, но также соприкасающимися тазиками задних ног, 2 поперечными рядами щетинок на средних (вероятно, также и на задних) голенях, соприкасающимися шпорами на средних и задних голенях и 5 видимыми стернитами брюшка. На вершинах 2-4 стернитов брюшка хорошо заметна кожистая кайма.

Размеры (мм): длина щитка - 0,5; ширина его основания - 0,45; длина надкрылья - 5; его ширина - 2; ширина среднего тазика - 0,5; ширина заднего тазика - 0,3; длина средней голени - 1,1; ширина ее вершинного среза - 0,45; ширина основания брюшка - 2,4; длина стернитов брюшка по средней линии равна соответственно: 2-го - 0,4; 3-го - 0,4; 4-го - 0,3; 5-го - 0,35.

Замечание. Надкрылья деформированы при фоссилизации. У живого жука они были сильно выпуклыми, и поэтому их проекция на плоскость от основания до вершины надкрылья (что и измеряется у рецентных жуков как длина надкрылья) была несколько короче.

Место группы в системе и ее таксономический статус. Как уже говорилось выше, оба подсемейства объединены лишь по формальным признакам. Если такие апоморфии, как средние голени с двумя киями и брюшко с пятью стернитами, являются синапоморфиями, то Eremazinae могут быть только производной группой Prototroginae. К сожалению, у мезозойского таксона не сохранились многие таксономические признаки, имеющие большой вес в построении системы пластинчатоусых. Это: положение ротовых органов относительно наличника, число члеников усика и, самое важное, отсутствие данных о жилковании крыльев. Если эти признаки были у Prototroginae в плезиоморфном состоянии (десятичлениковые усики и крылья с двумя свободными жилками между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками), Prototroginae могут быть исходной группой для семейств Glaresidae и Trogidae.

У типового рода семейства сочетание плезиоморфий и апоморфий таково, что позволяет говорить только об очень раннем отделении этого кладона от любой из филетических ветвей Scarabaeoidea, рассматриваемых ныне в ранге семейств. Я считал, что эта группа может быть одной из сестринских групп Hybosoridae (Николаев, 2005). Уточнить место Eremazidae в системе надсемейства можно будет после находки личинок одного из видов или на основании данных анализа ДНК.

СЕМЕЙСТВО GLARESIDAE KOLBE, 1905

Типовой род - *Glaresis* Erichson, 1848.

Диагноз. Усики не более чем 10-члениковые с 3-члениковой булавой. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья полностью прикрывают пигидий. Каждое надкрылье не более чем с 10 бороздками. Жилкование крыльев характеризуется наличием двух свободных жилок между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Передние тазиковые впадины закрытые. Тазики всех ног соприкасающиеся. Тазики передних и средних ног с хорошо развитым трохантином. Передние бедра с четким пятном желтых шелковистых волосков. Передние голени часто более чем с тремя зубцами по наружному краю. Голени средних и задних ног с единственным поперечным килем на наружной стороне. Вершинная шпора передней голени находится на вершине голени; вершинные шпоры средних и задних голеней расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Брюшко с пятью видимыми стернитами. Дыхальца расположены на перепонке между тергитом и стернитом.

Состав. Небольшая реликтовая группа, представленная в современной фауне примерно 50 видами, характерными для аридных областей всех континентов, исключая Австралию. Ископаемые виды найдены в нижнем меле Забайкалья. Они представлены видами трех родов (в том числе и типового рода семейства).

Замечание. С семейством Glaresidae иногда сближают монотипичный юрский род *Aphodiites* Heer из нижнего лиаса (Scholtz, Browne & Kukulova-Peck, 1994). Обзор мнений о систематическом положении этого таксона приведен в работах Ф.-Т. Крелля (Krell, 2000; 2006). К сожалению, в описании этого рода нет признаков, которые позволили бы не только подтвердить или опровергнуть мнение о близости таксона к семейству Glaresidae, но и уверенно отнести род к надсемейству Scarabaeoidea в целом. [Изображение типового вида (*A. protogaeus* Heer) см. fig. 3: Krell, 2006.]

Род *Glaresis* Erichson, 1848

Типовой вид - *Glaresis rufa* Erichson, 1848.

Диагноз. Голени средних и задних ног сильно расширены, не более чем с одним поперечным килем на наружной стороне. Лапки всех ног короче голеней.

Видовой состав. Род представлен примерно 50 видами, характерными для аридных областей всех континентов кроме Австралии.

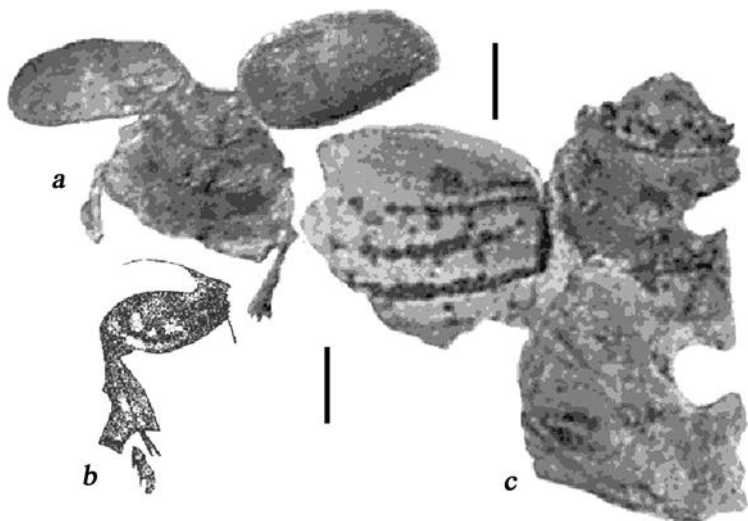


Рис. 19. Мезозойские Glaresidae. *a* - *Cretoglaresis nana* Nikolajev, sp. nov.; голотип ПИН № 4210/5462; *b* - *Glaresis cretacea* Nikolajev, sp. nov.; голотип - ПИН, №, 3064/7174; *c* - *Lithoglaresis ponomarenko* Nikolajev, sp. nov.; голотип ПИН, № 3064/7171. Прямая линия - 1мм

Glaresis cretacea Nikolajev, sp. nov.

Название вида. По периоду, к которому отнесен отпечаток.

Материал. Только голотип - ПИН, № 3064/7174, прямой и обратный отпечаток задней ноги жука; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже

устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 19b). Бедро широкое - его длина лишь незначительно больше ширины; близ заднего края расположен ряд щетинок. Голень треугольно расширяется к вершине, посередине ее длины расположен 1 поперечный киль; вершинные шпоры длинные и острые, расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Лапка (сохранились только 3 членика) заметно длиннее ширины вершинного среза задней голени.

Размеры (мм): длина заднего бедра - 1,1; наибольшая ширина - 0,8; длина голени - 1,35; ширина ее вершинного среза - 0,75; длина члеников лапки равна соответственно: 1-го - 0,4 [с учетом несохранившейся части]; 2-го - 0,25; 3-го - 0,2.

Замечание. Хорошо отличается от всех известных родов мезозойских *Scarabaeoidea* мелкими размерами, широкими бедрами и широким вершинным срезом задней голени. [Именно эти признаки (наряду с одним поперечным килем на голени) позволяют отнести описываемый отпечаток к подсемейству *Glaresinae*.] От известных мне рецентных видов рода *Glaresis* жук отличался относительно длинными задними лапками. Скорее всего, он является представителем самостоятельного рода, однако по сохранившемуся отпечатку это невозможно установить.

Под *Cretoglaresis* Nikolajev, gen. nov.

Название рода от геологического периода, где найден отпечаток, и номинативного рода подсемейства.

Типовой вид - *Cretoglaresis nana* Nikolajev, sp. nov.; нижний мел, Бурятия.

Диагноз. Овальный жук с сильно выпуклой верхней частью тела и плоским брюшком. Тазики всех ног соприкасающиеся. Тазики средних ног широкие, расположены под прямым углом. Голени задних ног относительно тонкие, вероятно, со слабым поперечным килем по наружной стороне. Лапки относительно короткие.

Брюшко полностью скрыто под надкрыльями. Каждое надкрылье с 10 слабыми точечными бороздками.

Видовой состав. Род монотипичный.

Систематическое положение. К семейству Glaresidae отнесен из-за прослеживающейся на среднем тазике структуры, которая идентифицирована как отпечаток трохантина. Развитие этой структуры характерно именно для видов Glaresinae.

Относительно тонкие задние голени (возможно, без поперечных килей по наружной стороне) не позволяют рассматривать *Cretoglaresis* как группу, специализированную к жизни в песках.

***Cretoglaresis nana* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида: nana (лат.) – карликовая – за небольшие размеры тела.

Материал. Только голотип - ПИН, № 4210/5462, прямой и обратный отпечаток средне- и заднегруди жука с раскрытыми надкрыльями; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 19a). Надкрылья сильно выпуклые с 10 неглубокими точечными бороздками. Задний край заднего бедра угловидно выдается назад. Три первых членика задней лапки примерно равной длины; первый членик заметно шире второго. Длина вершинной шпоры задней голени незначительно превосходит длину 2 первых члеников лапки вместе взятых. Другие признаки указаны в диагнозе рода.

Размеры (мм): длина надкрылья – 2,55; его наибольшая ширина – 1,4; ширина отпечатка в плечах – 2,5; длина заднегруди – 0,6; наибольшая ширина среднего тазика – 0,5; наибольшая ширина заднего тазика – 0,35; длина заднего бедра – 1,0; его наибольшая ширина – 0,6; длина задней голени – 1,0; ширина ее вершинного среза – 0,25; длина второго членика задней лапки 0,1.

Род *Lithoglaresis* Nikolajev, gen. n.

Название рода от lithos (греч.) – камень и номинативного рода подсемейства.

Типовой вид - *Lithoglaresis ponomarenkoi* Nikolajev, sp. nov.; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Форма тела овальная; жук сильно выпуклый. Верх тела редко покрыт короткими овальными щетинками. Мандибулы не скрыты под наличником. Глаза частично разделены щечным выступом. Тазики всех ног не шаровидные, соприкасающиеся. Тазики средних ног очень широкие, расположены под прямым углом. Бедра средних и задних ног очень широкие (это характерно для видов, связанных с песчаными почвами). Передние голени с 4 крупными зубцами по наружному краю; их вершинная шпора расположена на вершине голени. Голени средних ног относительно тонкие (у видов, живущих на песчаных почвах, как правило, вершины голеней расширены), с сильным поперечным килем по наружной стороне. Надкрылья с неглубокими точечными бороздками, число которых, вероятно, не более 10. Брюшко полностью скрыто под надкрыльями.

Видовой состав. Род монотипичный.

Систематическое положение. Отнесен к семейству Glaresidae благодаря прослеживающейся на среднем тазике структуре, идентифицированной как отпечаток трохантина. Развитие именно этой структуры характерно для видов семейства.

***Lithoglaresis ponomarenkoi* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида. Патроним – в честь известного российского палеознтомолога А.Г. Пономаренко.

Материал. Только голотип - ПИН, №№ 3064/7171 и 3064/7165, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 15, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита. [Прямой и обратный отпечатки имеют разные номера;

принадлежность их одному жуку обнаружена лишь при описании вида; возможно, они были найдены не одновременно.]

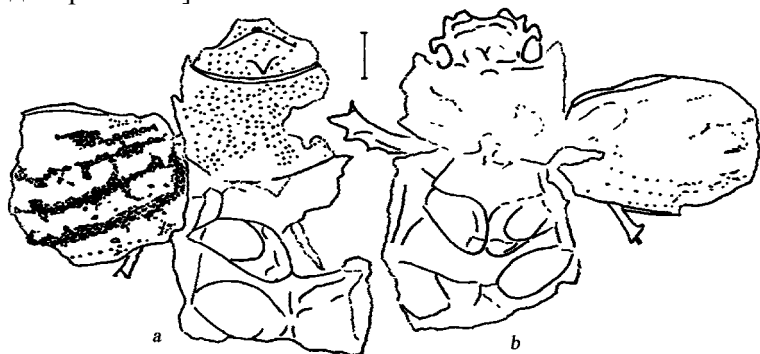


Рис. 20. *Lithoglaresis ponomarenkoi* Nikolajev, sp. nov.; голотип ПИН (a – № 3064/7171; b – № 3064/7165). Прямая линия – 1мм

Диагноз (рис. 19с; 20). Вершины щечных выступов довольно заметно выдаются вперед. Шов между наличником и лбом дугообразный, направлен выпуклой стороной вперед. Посередине лба возвышается небольшой острый бугорок. Поверхность головы несет единичные, крупные точки. Переднеспинка почти квадратная, с прямыми боковыми краями; ее передние углы острые; задние - широко закругленные. Поверхность переднеспинки покрыта такими же точками, как и голова. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки узкая. На надкрыльях развит рисунок из темных продольных полос, часть из которых несет поперечные выступы, лишь немного не достигающие соседней полосы.

Размеры (мм): длина отпечатка – 6,5; ширина в плечах – 3,5; ширина головы (между боковыми краями щечных выступов) – 2,3; длина переднеспинки по средней линии – 1,8; наибольшая ширина надкрылья – 3,0; длина передней голени – \approx 1,7; наибольшая ширина среднего тазика – 0,95; наибольшая ширина заднего бедра – 0,85.

Экологические особенности Glaresidae. Присутствие в биоценозах нижнего мела представителей трех родов Glaresidae может служить свидетельством более важной роли, которую играли виды этого семейства в мезозое. Однако найдено только по одному отпечатку каждого из мезозойских видов. Это либо показатель их низкой численности в биоценозах, либо – результат особенностей биологии, препятствовавших более частому захоронению остатков. Значительная, по сравнению с рецентными видами, вариация размеров тела у ископаемых представителей семейства и особенности строения частей тела, сохранившихся на отпечатках (см. рис. 19), заставляют предполагать более разнообразный образ жизни мезозойских Glaresidae по сравнению с кайнозойскими видами. В частности, достаточно хорошо прослеживаемый на надкрыльях *Lithoglaresis ponomarenkoi* рисунок, вероятно, свидетельствует о дневном образе жизни и является частью “покровительственной” окраски, призванной “спрятать” жука от хищников (см. рис. 19с, 20). Узкие и длинные голени многих видов – свидетельство того, что они не были столь строго приурочены к пескам, как современные виды.

В настоящее время нет фактов, позволяющих сделать сколько-нибудь обоснованное заключение о характере питания имаго мезозойских Glaresidae, но причины, приведшие к формированию морфологических признаков рецентных представителей семейства, кажутся понятными. Для личинок и мезозойских видов семейства и всех рецентных представителей группы наиболее вероятным способом питания представляется сапрофагия. Все современные виды - роющие псаммобионты, населяющие аридные и семиаридные ландшафты. О приуроченности мезозойского *Glaresis cretacea* к жизни в песках говорят расширенные вершины голени и короткие треугольные членики лапки. Вероятно, этот вид “освоил” пески речных пойм, богатые органикой, остающейся после паводков. Органикой, поросшей гифами грибов, могли питаться как личинки, так и имаго. Переход имаго к афагии “позволил”

нескольким видам жить и в зональных пустынях. Возможно, именно афагия имаго способствовала сохранению Glaresidae в рецентной фауне наряду с другими реликтовыми группами, такими, как Pleocomidae, Aclopiinae и Pachypodinae, имаго которых также афаги (Николаев, 2004).

Можно строить различные предположения, какая из групп пластинчатоусых жуков (или других членистоногих) “победила” имаго Glaresidae в конкуренции за пищу в гумидных биотопах. Мне кажется, что наиболее вероятными конкурентами Glaresidae за питание растительным опадом, частично переработанным бактериями и грибами (возможно, также и разлагающейся древесиной), выступили виды триб Aegialiini и Psammodiini подсемейства Aphodiinae s. lato.

Место группы в системе и ее таксономический статус. Если принять за основу предложенную нами схему филогенетических отношений между таксонами группы семейства в надсемействе Scarabaeoidea (Николаев, 1995b), то признаки, характерные для рецентных Glaresidae, можно рассматривать либо как плезиоморфии для всего надсемейства (не скрытые наличником верхняя губа и верхние челюсти, частично разделенные щечными выступами глаза, окаймленная вершина переднеспинки, четкое пятно шелковистых волосков на передних бедрах), либо как синапоморфии с признаками Hybosoridae. Это - число члеников усиков и члеников булавы, соприкасающиеся тазики средних ног, сближенные вершинные шпоры средних и задних голеней, полностью скрытые под надкрыльями склериты брюшка.

Если Prototroginae являлись “исходной” группой и для Glaresidae, и для Eremazidae (Николаев, 2005a), современные Glaresidae и Hybosoridae могут быть только группами равного таксономического ранга.

СЕМЕЙСТВО HYBOSORIDAE ERICHSON, 1847

Типовой род Hybosorus MacLeay, 1819.

Диагноз. Усики не более чем 10-члениковые. Булава 3-члениковая; очень часто ее первый членик крупный, обволакивающий конечные членики. Верхняя губа и верхние челюсти, как правило, не прикрыты сверху наличником, но в группе проявляется тенденция к их погружению под наличник. Переднеспинка с хорошо развитой кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья прикрывают пигидий. Крылья с двумя свободными жилками между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Тазики средних ног соприкасающиеся. Передние голени часто с многочисленными зубцами по наружному краю, но в группе проявляется тенденция к сокращению их числа до трех. Средние и задние голени не более чем с одним поперечным килем; их вершинные шпоры расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Дыхальца находятся на перепонке между стернитами и тергитами (первое-седьмое); восьмое смещается на тергит.

Состав. В рецентной фауне семейство представлено четырьмя подсемействами (Ocampo & Ballerio, 2006), одно из которых Ceratocanthinae. [Мной (Николаев, 1999) таксон (в ранге подсемейства) принимался с включением в его состав не только Ceratocanthini, но также и Dynamopodini, и Thinorycterini]. Изучение личинок подтвердило близость “Ceratocanthidae” и “Hybosoridae” (Grebennikov, Ballerio, Ocampo & Scholtz, 2004), но до последнего времени таксоны рассматривались в ранге отдельных семейств (Jemeson & Ratcliffe, 2002; Scholtz & Grebennikov, 2005; Krell, 2006). Недавно статус этих групп как сочленов одного семейства был закреплен номенклатурным актом (Ocampo, 2006).

Наиболее ранняя находка ископаемых видов датируется юрой (Николаев, 2005f). Из мезозоя известны виды, отнесенные к двум рецентным подсемействам. Еще одно устанавливается в данной работе. Таким образом, в мезозое группа была и процветающей, и сложно расчлененной.

Подсемейство *Hybosorinae* Erichson, 1847

Типовой род *Hybosorus* MacLeay, 1819

Диагноз. Ротовые органы не прикрыты сверху наличником. Переднеспинка с хорошо развитой кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья полностью прикрывают пигидий. Число бороздок надкрылий сильно различаются у отдельных родов; в подсемействе проявляется тенденция к значительному увеличению их числа. Края бороздок не отвесные. Крылья всегда развиты; в их жилковании часто проявляется тенденция к редукции одной из свободных жилок между кубитальной и первой анальной (Николаев, 1999). Средние и задние голени с поперечным килем, но проявляется тенденция к его редукции.

Состав. Всесветно распространенное подсемейство, насчитывающее в рецентной фауне около 130 видов, объединенных более чем в 20 родов (Ocampo & Ballerio, 2006).

Мезозойские виды, относимые к подсемейству, описаны в составе трех родов. Наиболее ранняя находка датируется средней-верхней юрой Монголии.

Род *Jurahybosorus* Nikolajev, 2005

Название рода от юрского периода и номинативного рода подсемейства.

Типовой вид - *Jurahybosorus mongolicus* Nikolajev, 2005; верхняя юра; Монголия.

Диагноз. Тазики средних ног соприкасающиеся; расположены под прямым углом. Голени средних ног узкие, с одним поперечным килем по наружной стороне. Бедра задних ног лишь незначительно шире задних тазиков.

Видовой состав. Род монотипичен.

Сравнение. От обоих видов рода *Cretohybosorus* Nikolajev, известных из нижнемелового местонахождения Байса (см. рис. 21: *c-d*), отличается крупными размерами тела и узкими задними бедрами.

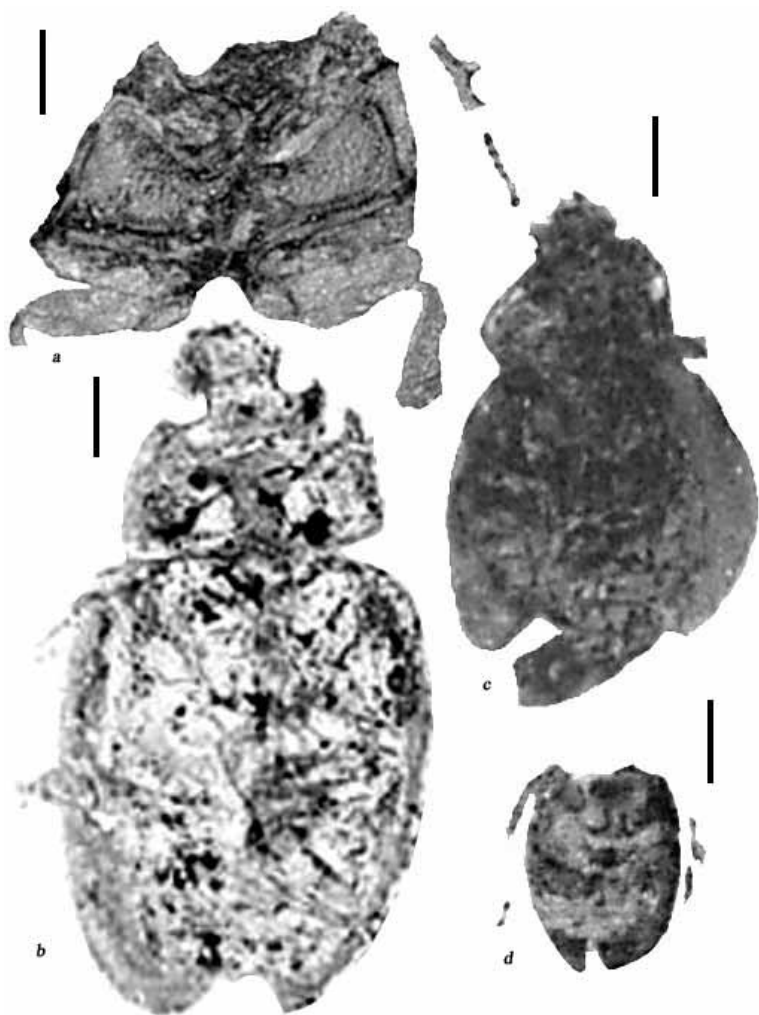


Рис. 21. Мезозойские Hybosorinae: *a* - *Jurahybosorus mongolicus* Nikolajev, голотип ПИН, № 4023/654; *b* - *Leptosorus zherikhini* Nikolajev, голотип ПИН, № 4210/5461; *c* - *Cretohybosorus buryaticus* Nikolajev, экземпляр ПИН, № 3064/6993; *d* - *C. striatulus* Nikolajev, голотип ПИН, № 4210/700. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 1999; 2005f и оригинал.]

***Jurahybosorus mongolicus* Nikolajev, 2005**

Название вида. По стране, где найден отпечаток.

Материал. Только голотип - ПИН, № 4023/654, отпечаток средне- и заднегруди жука с хорошо пропечатанными тазиками средних и задних ног, частью левой средней голени и лапки, частью правого заднего бедра и частью левой задней голени; Центральная Монголия, Увэр-Хангайский аймак, севернее хребта Ушугийн-Нуру, карьер Баян-Тэг, средняя-верхняя юра.

Диагноз (рис. 21а, 22). Относительно небольшой жук; заднегрудь пунктирована крупными неглубокими точками; средние тазики относительно узкие; задние тазики с острым килем близ переднего края; средние голени узкие, с поперечным килем, расположенным ближе к вершине; задние бедра довольно узкие, с рядом продольных щетинок близ середины.

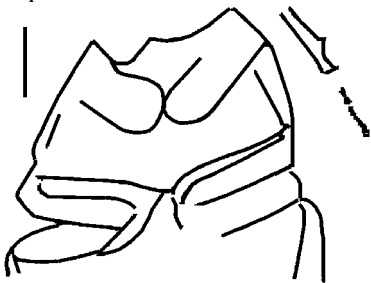


Рис. 22. Jurahybosorus mongolicus Nikol., голотип ПИН, № 4023/654

Размеры (мм): Ширина отпечатка (между передними углами задних тазиков) – 4,2; длина заднегруди (по средней линии) - 1,0; наибольшая ширина левого среднего тазика – 0,46; левого заднего тазика - 0,6; правого заднего бедра - 0,6.

Род *Cretohybosorus* Nikolajev, 1999

Название рода от мелового периода и номинативного рода семейства.

Типовой вид - *Cretohybosorus buryaticus* Nikolajev, 1999; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Форма тела продолговато-овальная. Мандибулы не скрыты под наличником и видны сверху. Наличник с прямым передним краем. Глаза частично разделены щечным

выступом. Тазики всех ног соприкасающиеся. Тазики средних ног расположены под прямым углом. Голени средних и задних ног с 1 поперечным килем по наружной стороне. Лапки средних и задних ног незначительно длиннее голеней. Брюшко полностью скрыто под надкрыльями.

Видовой состав. Два вида в нижнем меле.

Систематическое положение. Продолговато-овальное, уплощенное тело, надкрылья с точечными бороздками, передние голени с 3 наружными зубцами и голени средних и задних ног с поперечным килем позволяют отнести *Cretohybosorus* к номинативному подсемейству.

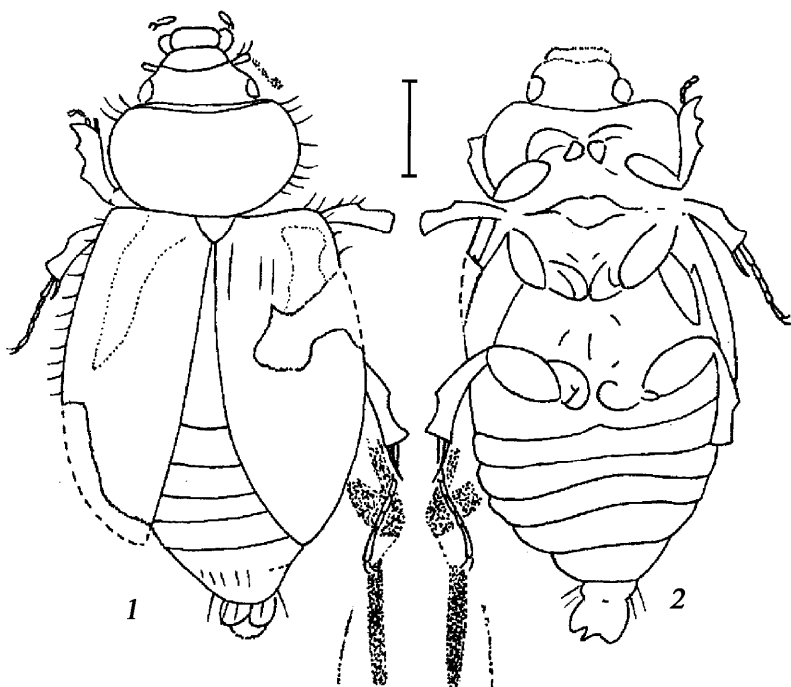


Рис. 23. *Cretohybosorus buryaticus* Nikolajev, голотип - ПИН, № 3064/5461,; *a* – вид сверху, *b* – вид снизу. Прямая линия – 1 мм [По: Николаев, 1999]

***Cretohybosorus buryaticus* Nikolajev, 1999**

Название вида. По месту находки.

Материал. Голотип - ПИН, № 3064/5461, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита. Этому же виду принадлежит прямой почти полный отпечаток жука, найденный в этом же местонахождении - экземпляр ПИН, № 3064/6993 (паратип).

Диагноз (рис. 21с, 23). Небольшой выпуклый жук. Верхние челюсти короткие, с закругленными боковыми краями. Верхняя губа узкая, поперечная, с практически прямым передним краем и округленными боковыми краями. Наличник короткий, со слабо закругленным передним краем и широко закругленными боковыми краями. Шов между наличником и лбом дуговидно выгнут назад. Глаза очень неглубоко разделены щечными выступами. Лоб гладкий. Переднеспинка широкая, с равномерно выпуклыми боковыми краями, несущими густой ряд довольно длинных щетинок. Ее передние углы закруглены; задние закруглены еще более широко. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки узкая. Щиток короткий, треугольный. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю; средний зубец расположен на одинаковом расстоянии от вершинного и основного. Вершинная шпора находится против вершинного зубца. Киль на наружной стороне средних и задних голеней расположен несколько ближе к вершине голени, чем к ее основанию. Первый членик задней лапки такой же длины, как два последующих вместе взятых. Пигидий с пучком длинных щетинок на вершине.

Размеры (мм): длина отпечатка (от переднего края верхней губы до вершины генитальных сегментов) – 6,01; ширина жука в плечах – 2,25; длина видимой части мандибул – 0,25; длина верхней губы – 0,2; ее ширина – 0,4; длина наличника – 0,3; ширина головы (по середине ширины глаз) – 1,2; длина переднеспинки по средней линии – 1,0; ее наибольшая ширина – 2,0; длина щитка – 0,2; ширина его

основания – 0,3; длина надкрылья – 3,25; его наибольшая ширина – 1,3; ширина среднего тазика – 0,45; ширина заднего тазика – 0,4; длина переднего бедра – 0,85; его наибольшая ширина – 0,5; длина среднего бедра – 0,95; его наибольшая ширина – 0,4; длина заднего бедра – 1,0; его наибольшая ширина – 0,5; длина передней голени – 0,9; расстояние между ее вершинным и основным зубцами – 0,25; длина средней голени – 1,0; ширина ее вершинного среза – 0,25; длина задней голени – 1,1; ширина ее вершинного среза – 0,25; длина члеников средней лапки равна соответственно – 0,3; 0,1; 0,15; 0,15 и 0,3 (с коготком); длина члеников задней лапки равна соответственно – 0,3; 0,15; 0,15; 0,25 и 0,35 (с коготком); длина заднегруди – 0,7; длина члеников брюшка по средней линии равна соответственно – 0,35; 0,25; 0,25; 0,25 0,33 и 0,2.

***Cretohybosorus striatulus* Nikolajev, 1999**

Название вида. От *stria* (лат.) - бороздка.

Материал. Только голотип - ПИН, № 4210/700, прямой и обратный отпечаток жука без головы, переднеспинки и большей части ног; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 21d). Небольшой выпуклый жук, не более чем с десятью точечными бороздками на надкрылье. Точки в бороздках крупные и глубокие; промежутки бороздок слабо выпуклые. Тазики средних ног крупные, соприкасающиеся; тазики задних ног более узкие.

Размеры (мм): длина надкрылья – 2,4; его ширина – 1,15; ширина среднего тазика – 0,35; ширина заднего тазика – 0,3; длина среднего бедра – 0,8; его наибольшая ширина – 0,3; длина заднего бедра – 0,7; его наибольшая ширина – 0,3; длина средней голени – 0,8.

Большой диапазон изменчивости признаков (размеры тела, степень развития бороздок надкрылий) у видов *Cretohybosorus* позволяет предполагать, что они могут

относиться к разным родам, однако неполная сохранность *S. striatulus*, строение головы и переднеспинки которого неизвестны, не позволяет аргументировать это утверждение.

Род *Leptosorus* Nikolajev, 2006

Название рода от leptos (*греч.*) – тонкий и номинативного рода подсемейства.

Типовой вид - *Leptosorus zherikhini* Nikolajev, 2006; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Форма тела продолговато-овальная. Мандибулы не скрыты под наличником и видны сверху. Наличник со слабо выемчатым передним краем. Глаза частично разделены щечным выступом. Тазики всех ног соприкасающиеся. Тазики средних ног расположены под прямым углом. Голени средних и задних ног относительно тонкие, без поперечных килей по наружной стороне. Лапки средних и задних ног незначительно длиннее голеней. Брюшко полностью скрыто под надкрыльями.

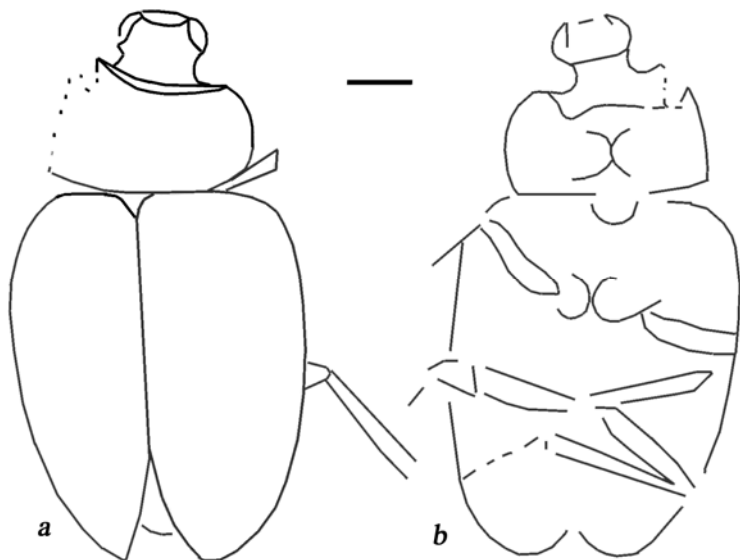


Рис. 24. *Leptosorus zherikhini* Nikolajev.; голотип ПИН, № 4210/5461 (*a* – вид сверху; *b* – вид снизу). Прямая линия – 1 мм [По: Николаев, 2006]

Видовой состав. Род монотипичный.

Систематическое положение. Продолговато-овальное, уплощенное тело, наличник с выемкой по переднему краю и надкрылья с 10 точечными бороздками позволяют сблизить *Leptosorus* только с номинативной трибой подсемейства (Николаев, 1999).

***Leptosorus zherikhini* Nikolajev, 2006**

Название вида. Патроним в честь известного российского палеознтомолога В.В. Жерихина.

Материал. Только голотип - ПИН, № 4210/5461, почти полный отпечаток жука с частично сохранившимися ногами; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 15, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 24). Верхние челюсти короткие, лишь небольшая их часть видна сверху по обе стороны от наличника и верхней губы. Верхняя губа узкая, поперечная. Наличник почти четырехугольный, со слабо выемчатым передним краем. Шов между наличником и лбом v-образный. Поверхность лба плоская, с единичными, крупными точками. Переднеспинка поперечная, с выпуклыми боковыми краями; ее передние и задние углы широко закруглены. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки узкая. Щиток маленький, имеет вид равнобедренного треугольника с заостренной вершиной.

Размеры (мм): длина отпечатка – 9,2; ширина в плечах – 4,2; длина головы – 1,5; ширина головы (возле заднего края глаз) – 2,1; длина переднеспинки по средней линии – 1,6; наибольшая ширина переднеспинки – 3,5; длина надкрылья – 6,1; ширина надкрылья – 2,7; длина среднего бедра – ≈1,5; наибольшая ширина среднего бедра – 0,5; длина средней голени – ≈2,3; длина заднего бедра – ≈1,7; наибольшая ширина заднего бедра – 0,5; длина задней голени – 3,1.

Подсемейство *Anaidinae* Nikolajev, 1996

Типовой род *Anaides* Westwood, 1841.

Диагноз. Ротовые органы не прикрыты сверху наличником. Щечные выступы, разделяющие глаза, могут быть редуцированы. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья с многочисленными бороздками; всегда полностью прикрывают пигидий. Края бороздок отвесные. Жилкование крыльев характеризуется наличием лишь одной свободной жилки между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками (Николаев, 1999). Средние и задние голени без поперечных килей. У ряда родов проявляется тенденция к сокращению числа стернитов брюшка до 5.

Состав. В рецентной фауне подсемейство представлено шестью родами, насчитывающими немногим более 50 видов из Центральной и Южной Америки (Ocampo & Ballerio, 2006). Для родов *Cryptogenius* Westwood, 1846 и *Callosides* Howden, 1971 была установлена триба *Cryptogeniini* (Howden, 2001), однако в настоящее время это название рассматривается лишь как младший синоним *Anaidinae* (Ocampo, 2006).

Единственная находка мезозойского представителя подсемейства датируется нижним мелом Забайкалья. Это *Cretanaides trogopterus* Nikolajev, 1996.

Род *Cretanaides* Nikolajev, 1996

Название рода от мелового периода и рода *Anaides*.

Типовой вид - *Cretanaides trogopterus* Nikolajev, 1996; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Среднего размера выпуклый жук. Надкрылья с многочисленными (не менее 15) точечными бороздками и слабовыпуклыми промежутками, часть из которых несет продолговатые бугорки. (По крайней мере, у части бороздок края отвесные.) Тонкая пришовная бороздка не развита.

Видовой состав. Род монотипичный.

***Cretanoides trogopterus* Nikolajev, 1996**

Название вида. От от pteron (греч.) – крыло и рода *Trox*.

Материал. Только голотип - ПИН, № 4210/706, отпечаток надкрылья со сложной скульптурой; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 4, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 25). Совпадает с диагнозом рода.

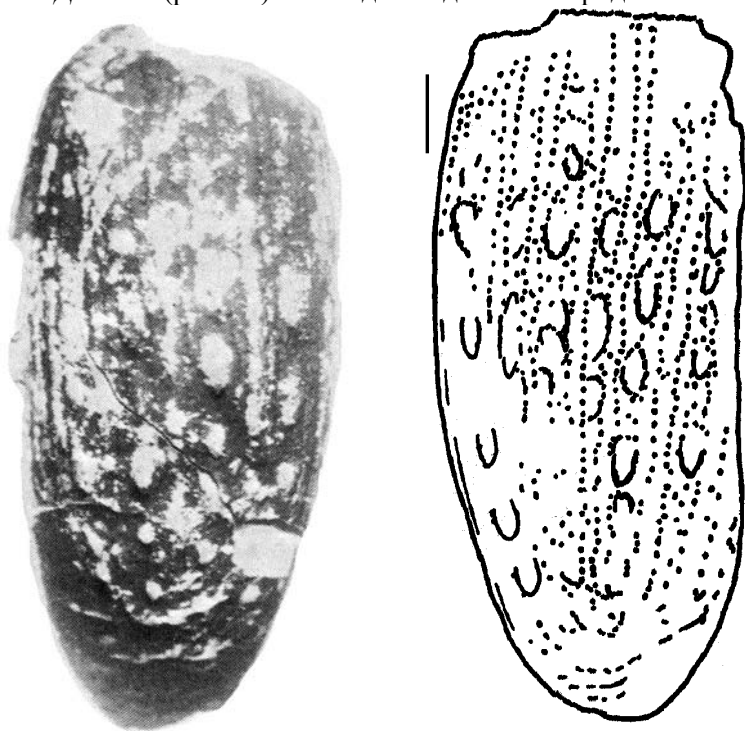


Рис. 25. *Cretanoides trogopterus* Nikolajev, голотип ПИН, № 4210/706 (a – фотография; b – рисунок). Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 1996]

Размеры (мм): длина отпечатка – 9,5; ширина – 4,4 (размеры надкрылья были несколько больше, так как вершина и наружный край надкрылья не сохранились).

Подсемейство *Mimaphodiinae* Nikolajev, 2007

Типовой род *Mimaphodius* Nikolajev, 2007.

Диагноз. Ротовые органы прикрыты сверху наличником. Глаза частично разделены щечным выступом. Надкрылья полностью прикрывают пигидий. Каждое надкрылье не более чем с десятью бороздками. Тазики средних ног соприкасающиеся. Средние и задние голени с хорошо развитым поперечным килем.

Состав. Единственный род в мезозое Забайкалья.

Систематическое положение. Полностью скрытые под наличником ротовые органы и наличие единственного кия на наружной стороне средних и задних голеней позволяют сблизить описываемый таксон либо рядом рецентных таксонов семейства *Scrabaeidae* (ряд триб *Aphodiinae* или триба *Thinorycterini* подсемейства *Dynamopodinae*), либо с семейством *Belohinidae*.

Подсемейство *Aphodiinae* должно быть исключено из кандидатов на близкое родство с описываемым таксоном, так как у его представителей тазики средних ног более или менее широко разделены и расположены либо под очень острым углом, либо даже параллельно друг другу. Внешний вид описываемого жука – следствие не близкого родства, с видами *Aphodiinae* а лишь конвергентного сходства, вероятно, вызванного условиями жизни сапрофагов, потребляющих не очень грубую пищу.

Скрытые под наличником мандибулы неоднократно встречаются у представителей многих надродовых таксонов пластинчатоусых жуков, подобная модальность признака описана и у видов *Hybosoridae*. Следовательно комбинация таких признаков, как соприкасающиеся тазики средних ног и средние и задние голени с одним поперечным килем являются достаточным основанием для включения *Mimaphodiinae* в состав *Hybosoridae*. Что касается “общности” признаков *Belohinidae* и *Dynamopodinae* (s. lato) с признаками *Hybosoridae*, то все эти группы, вероятно, следует рассматривать минимум как сочленов одной филетической линии надсемейства.

Род *Mimaphodius* Nikolajev, 2007

Название рода от *mimos* (греч.) - подражатель и рода *Aphodius*.

Типовой вид - *Mimaphodius pusillus* Nikolajev, 2007; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Мелкий выпуклый жук. Верхняя губа и верхние челюсти скрыты под наличником. Передний край наличника прямой. Глаза частично разделены щечными выступами. Тазики средних ног соприкасающиеся. Средние и задние голени с 1 поперечным килем на наружной стороне. Надкрылья полностью прикрывают пигидий. Промежутки бороздок надкрылий плоские.

Видовой состав. Род монотипичный.

Mimaphodius pusillus Nikolajev, 2007

Название вида *pusillus* (лат.) - крохотный.

Материал. Только голотип - ПИН, № 3064/7183, почти полный отпечаток жука с хорошо заметными бороздками надкрылий и сохранившимися голениями средних и задних ног правой стороны; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 26). Тело жука овальное, выпуклое. Наличник прямоугольный с широко закругленными пе-



Рис. 26. *Mimaphodius pusillus* Nikolajev, голотип ПИН, № 3064/7183. Прямая линия – 1мм

редними углами. Скуловой выступ треугольный, сильно выдается вбок и глубоко разделяет глаз. Шов между наличником и лбом дугообразный. Позади шва развита прямая бороздка. На лбу два поперечных низких валика, нешироко отделенных один от другого посередине. Переднеспинка с широко закругленными передними и задними углами и равномерно выпуклым боковым краем. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки очень узкая. Щиток треугольный. Надкрылья с хорошо заметными плечевыми бугорками (вероятно, крылья были хорошо развиты). Бороздки надкрылий мелкие и тонкие. Киль на наружной стороне средних и задних голеней расположен на середине голени.

Размеры (мм): длина отпечатка (от переднего края наличника до вершин надкрылий) – 3,3; ширина жука в плечах $\approx 1,9$; ширина головы (по середине скуловых выступов) – 0,9; длина переднеспинки по средней линии $\approx 0,9$; ее наибольшая ширина $\approx 1,8$; длина щитка – 0,2; длина надкрылья – 1,7; его наибольшая ширина – 0,95; длина видимой части средней голени – 0,5; длина задней голени – 0,7.

Место группы в системе и ее таксономический статус.

Большое число диагностических признаков Hybosoridae сохраняет плезиоморфный характер. Это не скрытые под наличником мандибулы многих видов; покрытый волосками верх тела и жилкование крыльев. Апоморфиями являются десятичлениковые усики с трехчлениковой булавой; соприкасающиеся тазики средних ног; наличие не более одного кия на наружной стороне средних и задних голеней; сближенные шпоры средних и задних голеней и положение дыхалец брюшка. Ни один из таксонов группы семейства рецентной фауны не может быть группой, давшей начало семейству Hybosoridae. Возможно, что эти апоморфии являются синапоморфиями с признаками семейств Geotrupidae s. str. и Trogidae. Но в комплексе признаков любой из этих двух групп сохраняется сочетание апоморфий и плезиоморфий, которые “требуют”, чтобы для таксона,

объединяющего Hybosoridae с Geotrupidae s. str. и Trogidae, существовал “вид-основатель” с отсутствующим ныне комплексом признаков. Наибольшее число предполагаемых синапоморфий наблюдается у видов Hybosoridae и Trogidae, поскольку в обеих группах число члеников усиков сокращается до 10.

Существует несколько альтернатив для построения “естественной” системы с учетом изложенных данных. Одна из них – “общепринятая” ныне система, где все три таксона рассматриваются в ранге семейств. [Самое необходимое изменение системы, что и предложено в данной работе, – это включить в состав Hybosoridae на правах подсемейства таксон Belohininae (**stat. n.**)] Наряду с перечисленными выше признаками, у единственного вида Belohininae строение булавки усиков сходно с таковым ряда Hybosorinae.

Вторая альтернатива – это объединение в один таксон Hybosoridae с Geotrupidae s. lato, Trogidae, Aphodiinae и Scarabaeinae, а из состава “Scarabaeidae” современной системы выделить в ранге одного семейства все надродовые таксоны группы pleurosticti, включив в него такие группы lararosticti, как Pachypodinae, Orphninae и Acloripinae. [Согласно существующим правилам номенклатуры, этот таксон должен называться Cetoniidae.] Анализ данных ДНК достаточно убедительно показывает монофилию предлагаемого семейства Cetoniidae (**stat. n.**), но “запрещает” объединять Aphodiinae и Scarabaeinae с Hybosoridae (смотри Okampo & Hawks, 2006: fig. 1-2).

Что касается Dynamopodinae (включая Thinorycterini), то я попрежнему считаю их дериватами Hybosoridae, приспособленными к жизни в песках. Проверить правильность этого мнения может либо анализ ДНК, либо находка и описание личинок этих групп.

[Можно также вернуться к системе, существовавшей в тридцатых годах прошлого века в работах германоязычных энтомологов. В этой системе выделялись только три семейства: Lucanidae, Passalidae и Scarabaeidae, но, на мой взгляд, она точнее следовала филогении надсемейства, чем “общепринятая” ныне система.]

СЕМЕЙСТВО VOLBOCERATIDAE MULSANT, 1842

Типовой род *Odonteus* Samouelle, 1819.

Диагноз. Верхняя губа и верхние челюсти не прикрыты сверху наличником. Усики за редчайшим исключением одиннадцатичлениковые, всегда с 3-члениковой булавой. Глаза частично или полностью разделены щечными выступами. Передний край переднеспинки с кожистой каймой. Для группы характерно наличие тонкой пришовной бороздки, развитой на надкрылье рядом со швом. Надкрылья прикрывают пигидий. Жилкование крыльев характеризуется наличием двух свободных жилок между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками (с тенденцией к редукции одной из жилок). [Одна из немногих крупных групп, в которой неизвестны виды с редуцированными крыльями.] Тазики средних ног могут быть расставленными. Передние бедра с расплывчатым пятном из мелких шелковистых волосков по переднему краю. Передние голени с многочисленными зубцами по наружному краю. Средние и задние голени с различным (от 3 до 1) числом поперечных килей. Вершинные шпоры средних и задних голеней сближены и расположены по одну сторону от места прикрепления лапки.

Состав. Семейство распространено практически все-светно (отсутствует на Мадагаскаре и в Новой Зеландии). В рецентной фауне насчитывает около 400 видов, распределяющихся между двумя подсемействами (Scholtz & Grebennikov, 2005). Большинство видов подсемейства *Athyreinae* Blanchard, 1845 известны из Южной и Центральной Америки, где подсемейство представлено видами трех родов. Восточное полушарие населяют виды рода *Pseudoathyreus* Howden & Martinez, 1963, большинство представителей которого – обитатели Афротропической зоогеографической области, но отдельные виды проникают в Палеарктику, доходя на восток до Гималаев.

Ископаемые виды. Из нижнего мела Забайкалья известен единственный род номинативного подсемейства.

Подсемейство *Volboceratinae* Mulsant, 1842

Типовой род *Odonteus* Samouelle, 1819.

Диагноз. Помимо признаков, характерных для семейства, группа отличается более широким щитком и верхней плоскостью тела, которая никогда не бывает густо покрыта волосками и может нести лишь единичные волоски.

Состав. Наиболее широко распространенная группа семейства; распространена практически всесветно, но большинство видов – обитатели южного полушария. В рецентной фауне насчитывает более 200 видов, распределяющихся между 8 трибами.

Ископаемые виды. Из нижнего мела Забайкалья по единственному отпечатку описан род *Cretobolbus* (рис. 27).

Род *Cretobolbus* Nikolajev, 1996

Название рода от геологического периода, где найден отпечаток, и *bolbus* (лат.) – луковица, являющегося основой большого количества родов семейства.

Типовой вид - *Cretobolbus rohdendorfi* Nikolajev, 1996; нижний мел; Бурятия.

Диагноз. Овальный выпуклый жук среднего размера. Щиток относительно широкий, треугольный. Надкрылья с многочисленными (не менее 14) точечными бороздками и слабовыпуклыми промежутками; тонкая пришовная бороздка развита. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю. Тазики средних ног нешироко расставлены и расположены под прямым углом друг к другу. Голени средних ног лишь с одним поперечным килем на наружной стороне.

Видовой состав. Род монотипичный.

Систематическое положение. Разделенные тазики средних ног не позволяют отнести род к монотипичным трибам *Eucanthini* и номинативной трибе подсемейства. У олиготипичных триб *Volbochromini* и *Volbelasmini* средние тазики также или соприкасающиеся, или разделены на гораздо меньшее расстояние, чем у *Cretobolbus*.



Рис. 27. *Cretobolbus rohdendorfi* Nikolajev, голотип ПИН, № 3064/7137. Прямая линия – 1 мм [По: Николаев, 1996].

числа зубцов на передних голених наблюдается среди нескольких родов обоих подсемейств *Volboceratidae*, небольшое количество зубцов не может служить достаточным основанием для выделения рода в самостоятельную трибу.

Относительно широкий, треугольный щиток не характерен для монотипичных триб *Gilletinini* и *Stenaspidiini*. Комплекс сохранившихся на отпечатке признаков позволяет сблизить род только с представителями триб *Eubolbitini* и *Australobolbini*. Отсутствие головы не позволяет найти признаков, которые позволили бы либо отнести род к одной из этих триб, либо рассматривать его как особый таксон надродового ранга. От всех родов семейства отличается на личием только трех зубцов на наружной стороне передних голеней. Поскольку тенденция к уменьшению

числа зубцов на передних голених наблюдается среди нескольких родов обоих подсемейств *Volboceratidae*, небольшое количество зубцов не может служить достаточным основанием для выделения рода в самостоятельную трибу.

***Cretobolbus rohdendorfi* Nikolajev, 1996**

Название вида. Патроним в честь известного российского палеоэнтомолога Б.Б. Родендорфа.

Материал. Только голотип: ПИН, № 3064/7137, позитивный и негативный отпечатки жука без головы и большей части ног, крылья несколько выдаются из-под надкрылий сзади, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 15, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз. Овальный выпуклый жук среднего размера. Переднеспинка спереди с кожистой каймой; боковой и задний края переднеспинки окаймлены. Передние углы переднеспинки тупые, задние острые, боковой край перед ними со слабой выемкой. Щиток крупный, треугольный. Надкрылья с многочисленными точечными бороздками, хорошо пропечатанными лишь близ боковых краев, и тонкой пришовной бороздкой. Боковой край надкрылий слабо равномерно закруглен. Переднее бедро с редкими точками на переднем крае (вероятно, пятно из шелковистых волосков было “размытым”). Передняя голень с длинным продольным килем и тремя крупными, расположенными на равном расстоянии друг от друга зубцами по наружному краю. Тазики средних ног нешироко расставлены и расположены под прямым углом друг к другу. Голени средних ног лишь с одним поперечным килем на наружной стороне.

Размеры (мм): длина отпечатка от вершины крыла до вершины переднеспинки – 22,0; длина переднеспинки по средней линии – 4,5; ее наибольшая ширина – 8,1; длина надкрылья – 12,5; его наибольшая ширина – 6,6; длина передней голени – 3,5; длина средней голени – 3,6; расстояние между средними тазиками – 1,0.

Место группы в системе и ее таксономический статус. Ранг таксона был повышен до статуса семейства (Scholtz & Bowne, 1996), но многие систематики продолжают считать группу подсемейством в составе Geotrupidae (Martín-Piera & López-Colón, 2000; Jemeson & Ratcliffe, 2002; Verdú, Galante, Lumaret & Cabrero-Sañudo, 2004). Объединение таксонов в одно семейство основано на ряде аутапоморфий и “облегчается” наличием плезиоморфий, характерных для всего надсемейства, но сохранившихся только в этих двух группах. Такой комплекс признаков долго считался свидетельством их близкого родства. Я склонен считать Geotrupidae сочленом одной филетической линии с видами Trogidae, Aphodiinae и Scarabaeinae, а семейство Bolboceratidae сестринским таксоном этой линии.

СЕМЕЙСТВО GEOTRUPIDAE LATREILLE, 1802

Типовой род Geotrupes Latreille, 1796.

Диагноз. Верхняя губа и верхние челюсти не прикрыты сверху наличником. Усики за редчайшим исключением 11-члениковые, всегда с 3-члениковой булавой. Глаза полностью (реже частично) разделены щечными выступами. Переднеспинка, как правило, с кожистой каймой по переднему краю. Верхняя плоскость тела не бывает покрыта волосками. Надкрылья полностью прикрывают пигидий. Скульптура надкрылий различная. Жилкование крыльев характеризуется наличием двух свободных жилок между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Тазики средних ног всегда соприкасающиеся. Передние бедра с хорошо развитым пятном из мелких шелковистых волосков по переднему краю. Передние голени, как правило, с многочисленными зубцами по наружному краю. Средние и задние голени с различным (от 4 до 1) числом поперечных килей. Вершинные шпоры средних и задних голеней сближены и расположены по одну сторону от места прикрепления лапки.

Состав. Наибольшее число таксонов известно из Голарктики. (Группа не представлена в Австралийской, Новозеландской, Афротропической и Мадагаскарской зоо-географических областях.) В рецентной фауне насчитывает немногим менее 300 видов, объединенных примерно в 30 родов, большинство из которых относится к номинативному подсемейству. В Чилийско-Патагонской области эндемично олиготипичное подсемейство Taurocerastinae (три вида из двух родов); в Палеарктике - монотипичное подсемейство Lethrinae, насчитывающее немногим более 100 видов. Еще одно подсемейство известно только из мезозоя.

Ископаемые виды. Из нижнего мела Забайкалья по единственному отпечатку описан род *Cretogeotrupes* Nikolajev, который рассматривается как представитель особого подсемейства.

Подсемейство *Cretogeotrupinae* Nikolajev, 1996

*Типовой род *Cretogeotrupes* Nikolajev, 1992.*

Диагноз. Относительно мелкие жуки. Надкрылья полностью прикрывают пигидий. Каждое надкрылье с многочисленными (вероятно, 14) бороздками. Верхняя плоскость тела без волосков. Надкрылья полностью прикрывают пигидий. Крылья с двумя свободными жилками между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю. Средние и задние голени с двумя поперечными киями.

Состав. Единственный род из нижнего мела Забайкалья.

Систематическое положение. На основании сочетания комплекса признаков, одни из которых – апоморфии, тогда как другие являются и плезиоморфиями, можно уверенно утверждать только, что подсемейство *Cretogeotrupinae* может быть группой равного ранга как со всеми прочими подсемействами *Geotrupidae*, взятыми вместе, так и с любым из подсемейств в отдельности (прежде всего, *Lethrinae*). Отсутствие данных о строении головы не позволяет определить степень родства *Cretogeotrupinae* с очень близкими между собой представителями номинативного подсемейства и видами *Taugocerastinae*. Небольшое число зубцов передних голеней и только два поперечных кия средних и задних голеней, на мой взгляд, можно рассматривать как признаки, производные от таковых номинативного подсемейства.

Род *Cretogeotrupes* Nikolajev, 1992

Название рода от геологического периода, где найден отпечаток, и типового рода семейства.

Типовой вид - *Cretogeotrupes convexus* Nikolajev, 1992; нижний мел; Бурятия.

Диагноз. Мелкий выпуклый жук. Надкрылья с многочисленными глубоко пропечатанными точечными

бороздками и слабовыпуклыми промежутками. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю. Средние и задние голени с двумя поперечными киями на наружной стороне. Брюшко с шестью видимыми стернитами.

Видовой состав. Род монотипичный.

Cretogeotrupes convexus Nikolajev, 1992

Название вида convexus (лат.) – выпуклый.

Материал. Только голотип: ПИН, № 1980/2970, позитивный и негативный отпечатки жука, расчлененного на отдельные склериты, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин-готерив, зазинская свита.

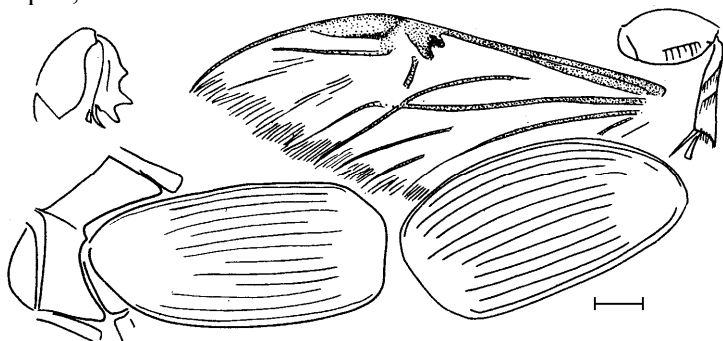


Рис. 28. *Cretogeotrupes convexus* Nikolajev, голотип ПИН, № 1989/2970. Прямая линия – 1мм [По: Никритин, 1977.]

Диагноз (рис. 28). Тело продолговато-овальное, сильновыпуклое сверху и плоское снизу. Бедра всех ног расширены; заднее бедро с рядом щетинок близ заднего края. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю. Поперечные кили на наружной стороне средних и задних голеней косые. Вершинная шпора задней голени (единственная сохранившаяся на отпечатке) равна длине первого членика лапки.

Размеры (мм): длина крыла – 7,0; длина надкрылья – 4,0; его наибольшая ширина – 2,1; наибольшая ширина

заднегруды – 3,2; длина передней голени – 0,9; ширина задних тазиков – 0,6; длина заднего бедра – 1,6; его наибольшая ширина – 0,8; длина задней голени – 1,5; ширина ее вершинного среза – 0,4; длина вершинной шпоры – 0,5.

Место группы в системе и ее таксономический статус. Как было отмечено в предыдущем разделе, в семейство Geotrupidae очень часто на правах подсемейства включают также виды Volboceratidae. Если рассматривать семейство в узком смысле, без включения в его состав видов Volboceratidae, что и принято в данной работе, то, как уже говорилось выше, подсемейство Lethrinae можно рассматривать как группу сестринскую по отношению ко всем другим таксонам Geotrupidae (*sensu stricto*). Строение анальной площадки личинок современных видов Geotrupidae (особенно подсемейств Geotrupinae и Taurocerastinae) демонстрирует их более близкое родство с видами Trogidae, чем с Volboceratidae (Медведев, Николаев, 1972; Howden, 1982). Близкое родство Geotrupidae с видами Trogidae поддерживается также таким признаком, как соприкасающиеся тазики средних ног (возможная синапоморфия). У Volboceratidae тазики могут быть расставлены (плезиоморфия). Поэтому с точки зрения принципа парсимонии представляется более логичным постулировать более близкое родство Geotrupidae с Trogidae, чем с Volboceratidae. На мой взгляд, в настоящий момент одинаково правомерны как системы, в которых Troginae рассматривались бы в составе одного семейства с Geotrupinae и Lethrinae (на правах подсемейств), так и одна из современных систем, где ранги и Geotrupidae (*sensu stricto*), и Trogidae принимаются равными семействам. Родственные связи Geotrupidae и Trogidae с видами Scarabaeidae (*sensu stricto*) будут рассмотрены в разделе, посвященном последнему семейству.

СЕМЕЙСТВО TROGIDAE MACLEAY, 1819

Типовой род Trox Fabricius, 1775.

Диагноз. Усики не более чем 10-члениковые, всегда с трехчлениковой булавой. Верхняя губа и верхние челюсти не прикрыты сверху наличником, но плохо видны, так как голова сильно подогнута вниз. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья прикрывают пигидий. Бороздки более или менее глубокие, с отвесными боковыми бортиками; их число не превышает 10. Скульптура промежутков, как правило, очень сложная; часто на них развиты бугорки и шипы. Жилкование крыльев с двумя свободными жилками между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками, однако внутри группы проявляется тенденция к редукции одной из этих жилок. Передние голени с 3-5 зубцами по наружному краю. Тазики средних ног соприкасающиеся и укороченные (у родов *Omorginae* практически шаровидные). Средние и задние голени не более чем с одним поперечным килем; их вершинные шпоры сближены и находятся по одну сторону от места прикрепления лапки. Коготки всех ног простые. Брюшко рецентных видов с пятью видимыми стернитами; дыхальца расположены на перепонке между тергитами и стернитами.

Состав. В рецентной фауне группа насчитывает более 300 видов, представленных во всех зоогеографических областях за исключением Новозеландской. Мной она принимается состоящей из двух таксонов надродового ранга (Николаев, 2005e). [Если ранг таксона принимать в статусе семейства, то триба *Omorgini* Nikolajev, 2005 должна рассматриваться в ранге подсемейства (*Omorginae* Nikolajev, 2005 **stat. n.**).]

Находки ископаемых *Trogidae* датируются нижним мелом. Они отнесены к 3 подсемействам. [Идентификация рода *Avitortor* Ponomarenko, 1977 как представителя *Trogidae* и описание новых мезозойских таксонов семейства даны в данной работе.]

Подсемейство *Troginae* MacLeay, 1819

Типовой род Trox Fabricius, 1775.

Диагноз. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Щиток не бывает копьевидным. Жилкование крыльев характеризуется наличием двух свободных жилок между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Тазики средних ног соприкасающиеся и укороченные, но не шаровидные.

Состав. В рецентной фауне группа представлена единственным политипическим родом, широко распространенным в Афротропической зоогеографической области и в Голарктике. В мезозое Монголии найден отпечаток, который идентифицирован как представитель подсемейства.

Род *Trox* Fabricius, 1775

Типовой вид - Scarabaeus sabulosus Linnaeus, 1758.

Диагноз. Поскольку подсемейство монотипичное, то диагноз рода полностью совпадает с диагнозом подсемейства.

Видовой состав. Род представлен немногим более чем 100 видами, характерными преимущественно для аридных областей всех континентов, кроме Австралии и Южной Америки. (Типовой вид рода интродуцирован практически по всему миру.) Описываемые ниже мезозойские виды подсемейства могут быть идентифицированы как представители типового рода.

Trox cretaceus Nikolajev, sp. nov.

Название вида. По периоду, к которому отнесен отпечаток.

Материал. Только голотип - ПИН, № 3559/2212; прямой почти полный отпечаток жука, со слабо пропечатанной головой; Монголия, Баян-Хонгорский аймак, предгорья

Дунд-Улы южнее озера Бон-Цаган-Нур (местонахождение Бон-Цаган); нижний мел.

Диагноз (рис. 29). Среднего размера продолговато-овальный жук. Верхние челюсти не скрыты под наличником. Передние углы переднеспинки острые, с закругленными вершинами. Щиток продолговатый. Боковой край переднеспинки с выемкой перед задними углами, благодаря которой они также острые. Тазики средних ног небольшие, овальные соприкасающиеся.

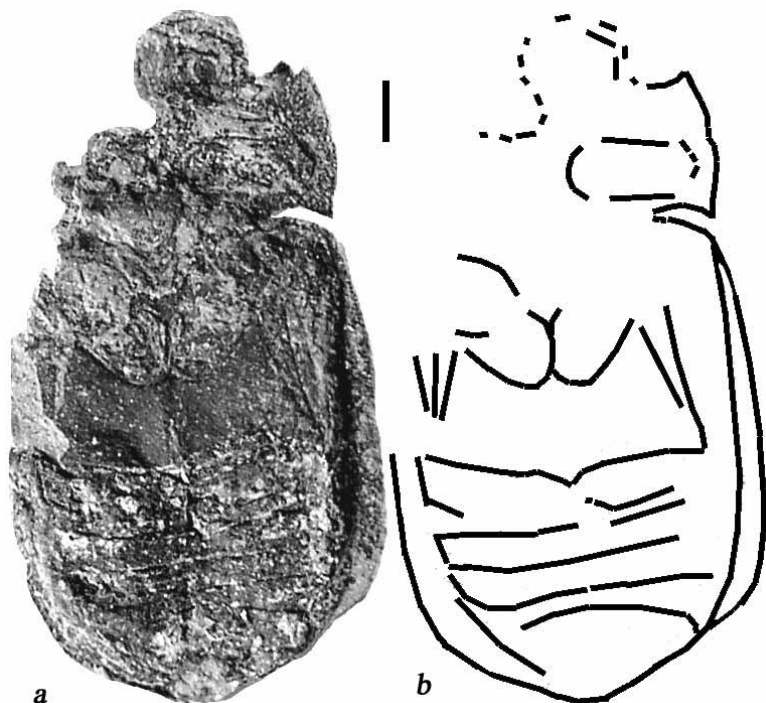


Рис. 29. Trox cretaceus Nikolajev, sp. n., голотип ПИН, № 3559/2212:

a – фотография, *b* – рисунок. Прямая линия – 1 мм

Размеры (мм): длина отпечатка от вершины мандибул до вершины надкрылий – 10,9; расстояние между вершинами переднего и заднего углов переднеспинки – 24; длина

надкрылья - 7,5; его наибольшая ширина - 3,0; ширина среднего тазика - 1,0; ширина заднего тазика - 0,7; длина заднегруди (по средней линии) - 1,8; длина стернитов брюшка по средней линии равна соответственно: - 0,35; - 0,5; - 0,5; - 0,25 и 1,0.

Систематическое положение. К роду *Trox* отнесен из-за небольших (но не шаровидных) тазиков средних ног и брюшка с 5 видимыми стернитами. Это сочетание признаков хорошо отличает описываемый вид от большинства известных родов мезозойских Scarabaeoidea. От рода *Prototrox* отличается крупными размерами.

К сожалению, небольшое число сохранившихся на отпечатке признаков не позволяет провести квалифицированное сравнение описываемого вида с рецентными представителями рода.

***Trox sibericus* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида. По месту находки голотипа.

Материал. Только голотип - ПИН, № 3064/7143; прямой и обратный почти полный отпечаток жука, со слабо пропечатанными ногами и головой; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский р-н, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 29). Среднего размера широко овальный выпуклый жук. Верхние челюсти не скрыты под наличником. Глаза кажутся разделенными щечным выступом, но поскольку голова отпечаталась довольно плохо, уверенно утверждать это невозможно. Переднеспинка поперечная, с очень узкой кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья с узкими бороздками и широкими промежутками; боковые края бороздок отвесные. Тазики средних ног не крупные, соприкасающиеся. Задние бедра широкие. На наружной стороне задней голени просматривается поперечный киль (или зубец), который несколько смещен от середины к ее вершине.

Размеры (мм): длина отпечатка – 8,5; ширина жука в плечах – 5,3; длина переднеспинки по средней линии – 1,8, ее наибольшая ширина – 3,6; длина надкрылья – 5,8; его ширина – 2,3; ширина дна бороздки (близ середины надкрылья) – 0,1; ширина соседнего промежутка – 0,15; ширина среднего тазика – 0,7; длина заднего бедра \approx 1,9, его ширина – 0,8; длина задней голени \approx 1,5.

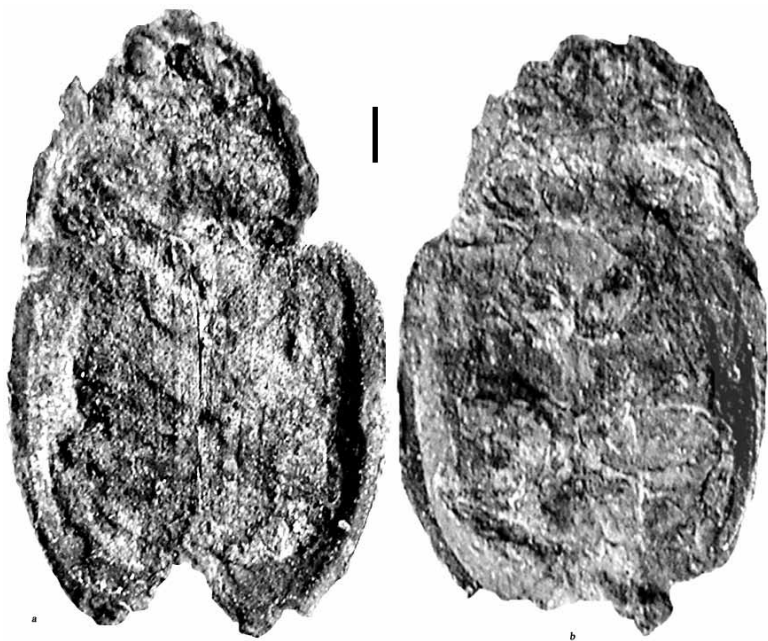


Рис. 30. *Trox sibericus* Nikolajev, sp. n.: голотип ПИН, № 3064/7143 (*a* – сверху; *b* – снизу). Прямая линия – 1мм

Сравнение. От описанного выше *Trox cretaceus* sp. n. отличается размерами и более широким телом.

Систематическое положение. К роду *Omorgus* вид не может быть отнесен из-за продолговатых тазиков средних ног. Небольшие тазики средних ног и бороздки надкрылий с отвесными боковыми краями позволяют отнести вид к роду *Avitortor*. Однако от всех известных видов этого рода отличается габитусом, напоминающим виды *Trox* и *Omorgus*.

Подсемейство *Omorginae* Nikolajev, 2005 stat. n.

Типовой род *Omorgus* Erichson, 1847.

Диагноз. Усики не более чем 10-члениковые, всегда с трехчлениковой булавой. Верхняя губа и верхние челюсти не прикрыты сверху наличником, но плохо видны, так как голова сильно подогнута вниз. Переднеспинка без кожистой каймы по переднему краю. Надкрылья прикрывают пигидий. Число бороздок надкрылий не превышает 10. Скульптура промежутков, как правило, очень сложная; часто на них развиты различные бугорки и шипы. Жилкование крыльев характеризуется наличием лишь одной свободной жилки между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Тазики средних ног укороченные, шаровидные. Средние и задние голени не более чем с одним поперечным килем (у рецентных видов – гладкие); вершинные шпоры средних и задних голеней сближены и находятся по одну сторону от места прикрепления лапки. Коготки всех ног простые. Брюшко с пятью видимыми стернитами.

Состав. Три рода в рецентной фауне. Род *Polynoncus* Burmeister, 1876 не выходит за пределы Южной Америки. Большинство его видов известны из Чилийско-Патагонской области. Виды типового рода распространены практически по всем континентам, но в фауну южных областей Голарктики проникает лишь небольшое число видов. Виды *Afromorgus* Scholtz, 1986 – обитатели Афротропической и Индо-Малайской областей; отдельные его виды заходят в Палеарктику. В мезозое Монголии найден род *Cretomorgus* gen. n., признаки которого заставляют отнести его к подсемейству.

Род *Cretomorgus* Nikolajev, gen. nov.

Название рода от мелового периода и рода *Omorgus*.

Типовой вид - *Cretomorgus ikhbogdensis* Nikolajev, sp. n.; нижний мел; Монголия.

Диагноз. Среднего размера выпуклый жук. Верхняя губа и верхние челюсти не скрыты под наличником. Тазики средних ног соприкасающиеся, укороченные, почти шаровидные. Средние и задние голени с одним поперечным килем (возможно, это не киль, а зубец). Вершинный зубец передних голеней не раздвоен. Шпоры средних и задних голеней расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Надкрылья полностью прикрывают пигидий и плотно охватывают стерниты брюшка. Промежутки бороздок надкрылий (по крайней мере, боковые края близ вершин надкрылий) с бугорками. Брюшко с 5 видимыми стернитами.

Видовой состав. Род монотипичный.

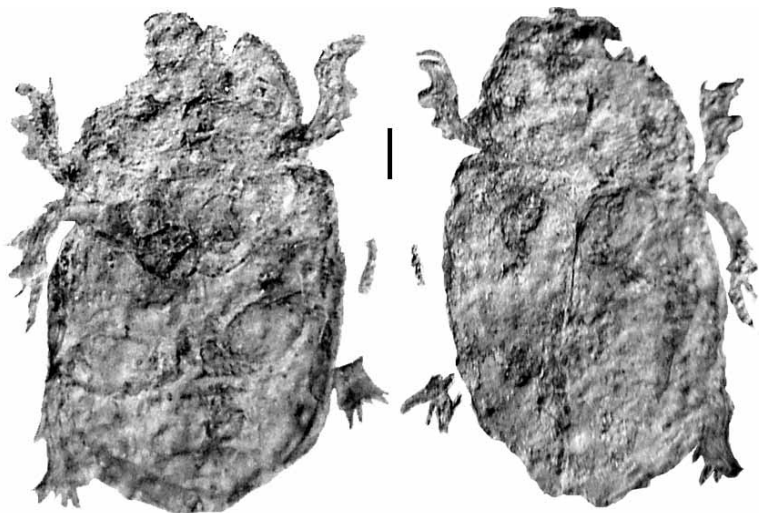


Рис. 31. *Cretomorgus ikhbogdensis* Nikolajev, sp. n. голотип ПИН, № 4271/211 (*a* – снизу; *b* – сверху). Прямая линия – 1мм

Систематическое положение. Внешний вид типового вида рода и число видимых стернитов брюшка *Cretomorgus* позволяют отнести род только к семейству Trogidae. Шаровидная форма средних тазиков характерна именно для родов подсемейства Omorginae. Описываемый род от рецентных таксонов этого подсемейства отличается глазами,

разделенными щечными выступами (на отпечатке признак прослеживается неясно), формой вершинного зубца передней голени и хорошо развитыми шипами на средних и задних голенях.

***Cretomorgus ikhbogdensis* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида. По месту находки голотипа.

Материал. Только голотип - ПИН, № 4271/211; прямой и обратный почти полный отпечаток жука, со слабо пропечатанной головой; Монголия, Баян-Хонгорский аймак, юго-восточные склоны горы Их-Богдо, 53 км севернее Сомона Баян-Лэг, юго-западнее Цаган-Обо (местонахождение Шар-Тологой); нижний мел.



Рис. 32. Cretomorgus ikhbogdensis Nikolajev, sp. n. голотип ПИН, № 4271/211. Прямая линия - 1мм

Диагноз (рис. 31-32).

Среднего размера продолговато-овальный выпуклый жук. Верхние челюсти не скрыты под наличником. Глаза кажутся разделенными щечным выступом, но поскольку отпечаток довольно плохой сохранности, уверенно утверждать это невозможно. Передние углы переднеспинки острые, с широко закругленными вершинами. Боковой край переднеспинки слабо волнистый, с выемкой перед задними углами. Скульптура надкрылий, вероятно, была с

отдельными бугорками или шипами (наличие симметричных выпуклостей на отпечатках надкрылий заставляет думать, что это не случайные изменения, произошедшие при захоронении и фоссилизации жука). Тазики средних ног крупные, соприкасающиеся (левый тазик на отпечатке выглядит

коротким, почти шаровидным, но заметно более крупным, чем у современных видов родов *Omorgus* и *Afromorgus*, сопоставимых по размерам с описываемым жуком). Голени передних ног с 4 постепенно уменьшающимися от вершины к основанию голени зубцами по наружному краю; вершинная шпора расположена на вершине голени. Голени средних и задних ног с одним поперечным килем (возможно только зубцом) по наружной стороне. Шпоры на средних голенях заметно длиннее первого членика соответствующей лапки; на задних – заметно короче. Брюшко с 5 видимыми стернитами.

Размеры (мм): длина отпечатка от вершины мандибул до вершины надкрылий – 9,6; ширина жука в плечах – 5,3; длина переднеспинки по средней линии – 2,4, ее наибольшая ширина – 4,4; длина надкрылья – 6,1; ширина переднего бедра – 1,1; длина передней голени – 2,1; расстояние между вершинами зубцов передней голени: первым и вторым – 0,7, вторым и третьим – 0,7; ширина среднего тазика – 1,05; длина среднего бедра $\approx 1,5$; его ширина – 1,0; длина средней голени – 1,3; ширина ее вершинного среза – 0,5; длина члеников средней лапки равна соответственно – 0,5; 0,4; 0,35; 0,3 и 0,3 (без коготка); длина заднего бедра – 2,0; его ширина – 1,0; длина задней голени – 2,0; ширина ее вершинного среза – 0,9; длина вершинной шпоры задней голени – 0,6; ширина основания брюшка – 2,4; длина стернитов брюшка по средней линии равна соответственно: – 0,6; – 0,35; – 0,5; – 0,5 и 0,5.

Подсемейство Avitortorinae Nikolajev, subfam n.

Типовой род Avitortor Ponomarenko, 1977.

Диагноз. Ротовые органы не прикрыты сверху наличником. Глаза частично разделены щечным выступом. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья полностью прикрывают пигидий и плотно прилегают к стернитам брюшка. Каждое надкрылье с десятью бороздками. Бороздки надкрылий с отвесными краями. Передние бедра с крупным пятном шелковистых волосков по переднему краю. Средние тазики укороченные, овальные. Средние и задние голени с хорошо развитым поперечным килем.

Состав. Единственный род в мезозое Забайкалья и Монголии.

Систематическое положение. К сожалению, ни один из отпечатков жуков, отнесенных к роду *Avitortor*, не сохранил достаточно полный набор признаков, который позволил бы однозначно определить систематическое положение группы. Не скрытые под наличником ротовые органы описываемого таксона, соприкасающиеся тазики средних ног, наличие единственного кия на наружной стороне средних и задних голеней и бороздки надкрылий с отвесными краями характерны для видов рецентных семейств Glaresidae, Hybosoridae и Trogidae. Признаки, сближающие группу с Trogidae, – это укороченные тазики средних ног и плотно охватывающие стерниты брюшка надкрылья. На переднем бедре *A. ovalis* Nikolajev, sp. n. одна из структур идентифицирована как крупное пятно шелковистых волосков. (У видов Hybosoridae это пятно занимает меньшую площадь.) Несмотря на то, что частично разделенные щечными выступами глаза – это признак, характерный именно для Hybosoridae, описываемая группа включена в семейство Trogidae. (По моему мнению, неразделенные глаза – это апоморфия, которая проявляется в каждом из этих семейств самостоятельно как аутапоморфия; поэтому логично считать, что одна из групп Trogidae могла иметь разделенные глаза.)

Широкий разброс модальностей ряда признаков *Avitortor* позволяет предполагать, что в один род (по формальным признакам) объединены несколько таксонов группы рода, часть из которых наверняка является представителями Trogidae, тогда как другие виды, возможно, должны быть отнесены к Hybosoridae, а третьи могут рассматриваться либо как исходная группа для обоих этих семейств, либо также и для Glaresidae s. str.

Один из ключевых признаков, который помог бы уточнить систематическое положение группы, - число стернитов брюшка. Если это число равно 5, то группа может быть только сочленом Trogidae. Если же будет установлено, что у видов Avitorterinae брюшко было с 6 стернитами, то эту группу можно будет считать исходной не только для Trogidae, но и для Hybosoridae.

Необходимо отметить, что одинаковые тенденции в эволюции модальностей ряда признаков (в том числе и числа стернитов брюшка) наблюдаются среди обеих групп. [Проявление закона гомологических рядов Н.И. Вавилова?] Не случайно по формальным признакам отдельные таксоны Hybosoridae длительное время рассматривались в составе Trogidae (Scholtz, d'Hottman & Nel, 1987).

Род *Avitortor* Ponomarenko, 1977

Название рода от avus (лат.) - предок и от tortere (лат.) - вертеть.

Типовой вид - *Avitortor primitivus* Ponomarenko, 1977; нижний мел Забайкалья.

Диагноз. Ротовые органы не прикрыты сверху наличником. Глаза частично (или полностью?) разделены щечным выступом. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья полностью прикрывают пигидий. Каждое надкрылье с десятью бороздками. Бороздки надкрылий с отвесными краями. Средние и задние голени с хорошо развитым поперечным килем. Так как триба монотипичная, диагноз совпадает с диагнозом трибы.

Видовой состав. Пять видов из нижнего мела Забайкалья и Монголии.

***Avitortor primitivus* Ponomarenko, 1977**

Название вида primitivus (лат.) - примитивный.

Материал. Только голотип - ПИН, № 3064/856, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита. Отпечаток жука с хорошо заметными бороздками надкрылий и правой задней голенью.

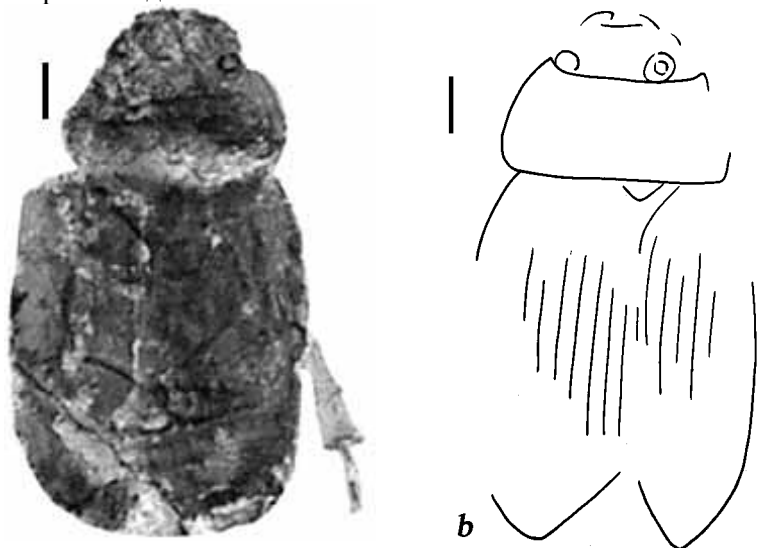


Рис. 33. *Avitortor primitivus* Ponomarenko, голотип ПИН, № 3064/856 (a – фотография; b – рисунок). Прямая линия – 1мм [По: Пономаренко, 1977 и оригинал.]

Диагноз (рис. 33). Тело жука широкоовальное, параллельностороннее, в 1,9 раза длиннее ширины. Голова в 1,7 раза короче ширины, шире всего у глаз. Верхние челюсти короткие, с закругленными боковыми краями. Верхняя губа узкая, поперечная. [По мнению А.Г. Пономаренко (1977: 42) глаза были полностью разделены щечным выступом.]

Переднеспинка в длину почти в 3 раза меньше ширины, сужена вперед. Ее передние углы острые, с закругленными вершинами; задние широко закругленные. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки очень узкая. Щиток короткий, широко треугольный. Надкрылья с мелкими бороздками. Киль на наружной стороне задних голеней расположен примерно на середине голени. Три первых членика задней лапки примерно равной длины.

Размеры (мм): длина отпечатка – 10,2; ширина – 5,0; ширина головы (по середине ширины глаз) – 2,3; длина переднеспинки по средней линии \approx 1,8; ее наибольшая ширина – 4,0; длина щитка – 0,2; длина надкрылья – 6,1; его наибольшая ширина – 2,8; ширина дна бороздки – 0,075; ширина среднего тазика – 0,9; ширина заднего тазика – 0,4; длина заднего бедра – 2,2; его наибольшая ширина – 0,8; длина задней голени – 1,9; ширина ее вершинного среза – 0,6; длина третьего членика задней лапки – 0,3.

Сравнение. От других видов рода отличается размерами тела и пропорциями его частей.

Avitortor ovalis Nikolajev, sp. nov.

Название вида ovalis (лат.) - овальный.

Материал. Только голотип - ПИН, № 3064/7140, отпечаток жука с хорошо заметными бороздками надкрылий. Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 15, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 34). Тело жука широкоовальное, в 1,6 раза длиннее ширины. Глаза глубоко разделены щечным выступом. Щиток небольшой, треугольный, с закругленной вершиной. Надкрылья с мелкими бороздками, которые близ основания надкрылий становятся более узкими. Ширина промежутков бороздок, напротив, близ основания надкрылий заметно больше, чем возле их вершин. Поверхность промежутков неравномерно покрыта бугорками (возможно, это следы покрывавших тело щетинок). Передние бедра широкие, со следами крупного пятна шелковистых волосков.



Рис. 34. *Avitortor ovalis* Nikolajev, sp. n., голотип ПИН, № 3064/7140. Прямая линия – 1мм

Размеры (мм): длина отпечатка – 7,25; ширина жука в плечах \approx 4,0; длина головы – 1,2; длина надкрылья – 5,0; его наибольшая ширина – 4,3; ширина дна бороздки (близ вершины надкрылья) – 0,075; ширина промежутка (близ вершины надкрылья) – 0,15; длина переднего бедра – 1,8; его наибольшая ширина – 0,7.

Сравнение. Наиболее близок типовому виду рода, от которого отличается меньшими размерами и относительно более широким телом.

***Avitortor parallelus* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида parallelus (лат.) – параллельный (за параллельные боковые стороны надкрылий).

Материал. Только голотип - ПИН, № 3559/2207, прямой и обратный отпечаток жука без большей части ног; Монголия, Баян-Хонгорский аймак, предгорья Дунд-Улы южнее озера Бон-Цаган-Нур (местонахождение Бон-Цаган); нижний мел.

Диагноз (рис. 35). Небольшой выпуклый жук с параллельными боковыми сторонами надкрылий. Мандибулы не скрыты под верхней губой; левая мандибула с двумя небольшими острыми зубчиками перед вершиной, правая – с одним. Верхняя губа почти равная в длину и ширину; ее боковые края слабо выпуклые; передний край едва заметно выемчатый. Переднеспинка широкая со слабо выпуклыми боковыми сторонами. Ее передние углы острые с закругленными вершинами; задние углы практически не

выражены. Передний край переднеспинки с неширокой кожистой каймой. Щиток маленький треугольный с закругленной вершиной. Каждое надкрылье не более чем с десятью неглубокими узкими бороздками. Промежутки бороздок практически плоские. Тазики средних ног не крупные, соприкасающиеся.

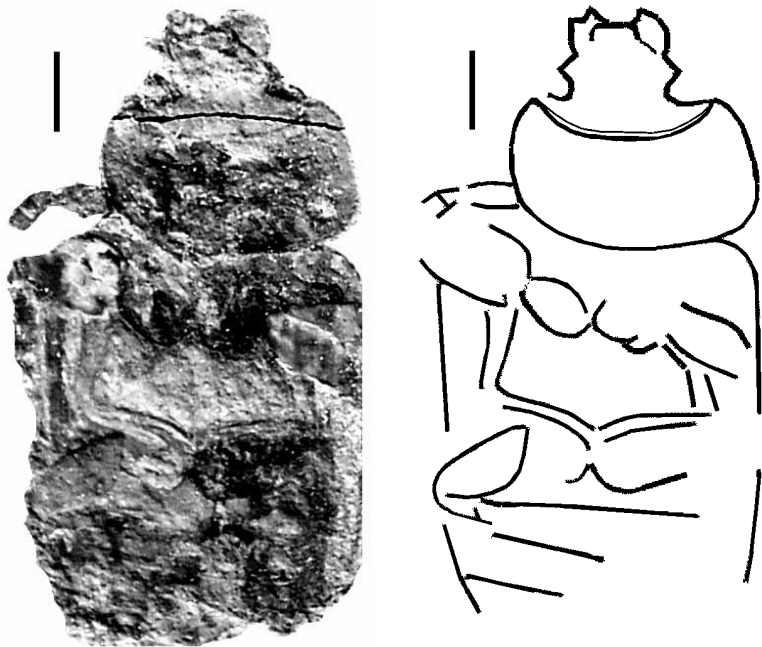


Рис. 35. *Avitortor parallelus* Nikolajev, sp. n., голотип ПИН, № 3559/2207: *a* – фотография, *b* – рисунок. Прямая линия – 1 мм

Размеры (мм): длина верхней губы – 0,5; ее наибольшая ширина – 0,55; длина головы – 1,4; ее ширина (за глазами) – 2,0; длина переднеспинки по средней линии – 1,55; ее наибольшая ширина – 3,05; ширина надкрылья \approx 2,0; наибольшая ширина среднего тазика – 0,6; наибольшая ширина среднего бедра – 0,6; ширина заднего тазика \approx 0,6; наибольшая ширина заднего бедра – 0,6; длина заднегруди по средней линии – 1,4; ее ширина возле передних углов задних тазиков – 2,45.

Систематическое положение. Несмотря на то, что бороздки надкрылий практически не прослеживаются, продолговато-овальные небольшие тазики средних ног позволяют отнести вид к роду *Avitortor*.

Сравнение. От других видов рода отличается размерами, параллельными надкрыльями и почти квадратной верхней губой.

***Avitortor leptoscelis* (Nikritin, 1977)**

Название вида. От *leptos* (греч.) – тонкий и *scelidos* (греч.) – нога.

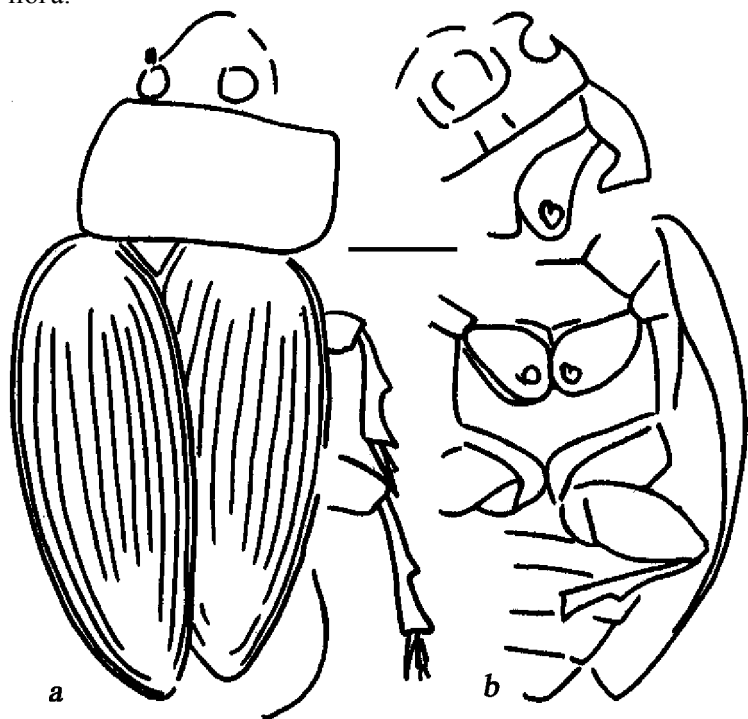


Рис. 36. *Avitortor leptoscelis* (Nikritin), голотип ПИН, № 3064/936 (a – сверху; b – снизу). Прямая линия – 1мм [По: Никритин, 1977.]

Материал. Голотип - ПИН, № 3064/936, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский р-н, левый берег р. Витим, ниже устья

р. Байса, местонахождение Байса, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита. Отпечаток жука с хорошо заметными бороздками надкрылий и средней и задней ногами правой стороны. Вероятно, этому же виду принадлежит отпечаток верхней стороны тела жука из того же местонахождения - ПИН, № 1668/1801, этикетированный как паратип *Geotrupidoides sulcatus* Nikritin (Николаев, 1992).

Диагноз (рис. 36-37). Тело овальное. Голова поперечная, шире всего за глазами. Переднеспинка поперечная, ее длина в 1,5 раза меньше ширины. Ее передние углы почти прямые; задние закругленные. Надкрылья с мелкими бороздками. Киль на наружной стороне средних и задних

голеней расположен примерно на середине голени. Шпоры голеней длинные и тонкие, длиннее базальных члеников лапки.

Размеры (мм): длина отпечатка – 6,5; ширина – 3,0; длина головы – 0,9; ширина головы (по середине ширины глаз) – 1,13; длина переднеспинки по средней линии – 1,3; ее наибольшая ширина – 2,1; длина надкрылья – 4,2; его наибольшая ширина – 1,5; ширина дна бороздки $\approx 0,05$; длина брюшка – 2,3; длина средней и задней голени – по 1,5.

Сравнение. От типового вида рода отличается меньшими размерами и более продолговатым телом.



Рис. 37. *Avitortor leptoscelis* (Nikr.), голотип ПИН, № 3064/936. Прямая линия – 1мм

***Avitortor dolichodactylus* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида. От *dolichos* (греч.) – длинный и *dactylus* (греч.) – палец (по строению вершинных зубцов передних голеней).

Материал. Только голотип - ПИН, № 3559/2210; прямой и обратный почти полный отпечаток жука без большей части ног и с очень неясно пропечатанной головой; Монголия, Баян-Хонгорский аймак, предгорья Дунд-Улы южнее озера Бон-Цаган-Нур (местонахождение Бон-Цаган); нижний мел.



Рис. 38. *Avitortor dolichodactylus* Nikolajev, sp. n., голотип ПИН, № 3559/2210: *a* – снизу, *b* – сверху. Прямая линия – 1 мм

Диагноз (рис. 38). Среднего размера продолговатый жук. Боковые стороны надкрылий параллельные. Верхние челюсти не скрыты под наличником; их наружный край выпуклый. Верхняя губа кажется треугольной, но уверенно утверждать это невозможно, так как голова очень плохо пропечатана. Передний край наличника прямой. Строение переднеспинки практически не прослеживается. Надкрылья с неглубокими бороздками; боковые края бороздок отвесные. Голени передних ног не менее чем с 4 зубцами по наружному краю. Вершинный зубец, к сожалению, сохранился не полностью,

возможно, он был длиннее следующего за ним зубца. Тазики средних ног небольшие, овальные.

Систематическое положение. Небольшие тазики средних ног и бороздки надкрылий с отвесными боковыми краями позволяют отнести вид к роду *Avitortor*.

Сравнение. От других видов рода отличается размерами и длинными зубцами по наружному краю передних голеней, строение которых напоминает виды рода *Trox*.

Размеры (мм): длина отпечатка от вершины мандибул до вершины надкрылий – 8,4; длина надкрылья $\approx 5,0$; его наибольшая ширина – 2,05; длина передней голени $\approx 1,7$; ширина среднего тазика – 0,7; ширина дна бороздки (близ середины надкрылья) – 0,01; ширина промежутка - (близ середины надкрылья) – 0,25.

Место группы в системе и ее таксономический статус.

Симплезиоморфии надсемейства Scarabaeoidea, сохранившиеся у Trogidae, - это мандибулы, не скрытые под наличником; передние голени с многочисленными зубцами; покрытый волосками верх тела; положение дыхалец брюшка и жилкование крыльев. Апоморфии - усики с десятью члениками и трехчлениковой булавой; соприкасающиеся тазики средних ног; средние и задние голени со сближенными вершинными шпорами и наличием не более одного киля на наружной стороне; брюшко с пятью стернитами. Большинство этих признаков (за исключением числа стернитов брюшка) имелось и у вида-основателя Hybosoridae. Если предположить, что эти признаки - синапоморфии, то эти таксоны могут быть сестринскими группами (ранга подсемейства) в одном семействе.

Современные виды обеих групп могут быть только таксонами равного ранга. Каждое из этих семейств обладает как минимум одной плезиоморфией, не сохранившейся у другого таксона. Это крупное пятно шелковистых волосков у Trogidae и 6 стернитов брюшка у Hybosoridae.

Как уже отмечалось выше, если будет установлено, что у видов Avitorterinae брюшко было с 6 стернитами, то эту

группу можно будет считать исходной не только для Trogidae, но и для Hybosoridae.

К сожалению, структура покровов Avitorterinae также очень плохо прослеживается на отпечатках. Пунктировка поверхности надкрылий у нескольких видов позволяет предполагать наличие волосков, однако уверенно утверждать это невозможно. Наличие длинных волосков на надкрыльях может свидетельствовать в пользу близости видов с семейством Hybosoridae, многие рецентные представители которого сохраняют волосистой покров на переднеспинке и надкрыльях, тогда как у современных видов Trogidae волоски преобразованы в щетинки. Очень хорошо современные виды Trogidae и Hybosoridae (sensu lato) различаются строением анальной площадки личинок, строение которой у современных видов Trogini демонстрирует, однако, наиболее близкое родство Trogidae с Geotrupidae (sensu stricto), чем с Hybosoridae (Медведев, Николаев, 1972). Поэтому мне представляется более логичным предположить более раннее отделение кладона, в который входит семейство Hybosoridae, от общего ствола надсемейства, чем произошло отделение от этого ствола филетической линии, включающей семейства Geotrupidae (sensu stricto), Trogidae и Scarabaeidae (sensu stricto).

Возможность близкого родства сочленов кладона Trogidae - Scarabaeidae (sensu stricto) с рядом таксонов надсемейства рассмотрена также в разделе, посвященном семейству Hybosoridae.

СЕМЕЙСТВО SCARABAEIDAE LATREILLE, 1802

Типовой род Scarabaeus Linnaeus, 1758.

Диагноз. Верхняя губа и верхние челюсти у большинства видов прикрыты сверху наличником. Усики не более чем 9-члениковые с 3-члениковой булавой. Глаза частично или полностью разделены щечными выступами. Переднеспинка спереди с кожистой каймой. Каждое надкрылье не более чем с 10 бороздками. Сектор радиуса состоит из 2 жилок. Тазики средних ног, как правило, расставленные. Передние бедра с крупным пятном шелковистых волосков по переднему краю. Голени передних ног могут быть с многочисленными зубцами по наружному краю. Голени средних и задних ног с 2-3 ясно выраженными поперечными киями. Брюшко с шестью видимыми стернитами. Дыхальца брюшка расположены на перепонке между стернитами и тергитами.

Состав. В данной работе семейство принимается узко - в составе только двух подсемейств. В рецентной фауне оба подсемейства распространены практически всесветно. В целом семейство насчитывает более 8000 видов, сгруппированных более чем в 400 родов, разделенных между многочисленными трибами. Большинство видов связаны с навозом травоядных млекопитающих, но известны также виды-некрофаги и сапрофаги. Число последних особенно велико среди подсемейства Aphodiinae. Представители номинативного подсемейства широко известны своей заботой о потомстве: личинки развиваются в вырытых имаго норках, в которые запасается пища для каждой из личинок. (Подобную заботу проявляют также виды семейств Bolboceratidae и Geotrupidae).

Наиболее ранние находки ископаемых видов обоих подсемейств датируются нижним мелом Забайкалья.

Подсемейство *Aphodiinae* Leach, 1815

Типовой род *Aphodius* Illiger, 1798.

Диагноз. Верхняя губа и верхние челюсти могут быть не прикрыты сверху наличником. Усики не более чем 9-члениковые с 3-члениковой булавой. Глаза частично разделены щечными выступами. Переднеспинка спереди с кожистой каймой. Каждое надкрылье не более чем с 10 бороздками. Радиальная жилка в вершинной части крыла проходит по переднему краю крыла; сектор радиуса состоит из 2 жилок. Тазики средних ног сходятся под острым углом (иногда параллельные), расставленные. Голени передних ног не более чем с 3-4 зубцами по наружному краю. Голени средних и задних ног с 2 ясно выраженными поперечными киями и следами третьего кия близ основания голени. Шпоры задних голеней могут быть расположены по обе стороны от места прикрепления лапки. Надкрылья, как правило, полностью прикрывают пигидий. Брюшко с 6 видимыми стернитами.

Состав. В рецентной фауне подсемейство насчитывает более 3000 видов, которые сгруппированы примерно в 10 триб. Очень многие трибы были установлены в течение последних десятилетий прошлого столетия. Около половины видов описаны в составе типового рода подсемейства, большинство представителей которого связано с навозом травоядных млекопитающих. Среди представителей других триб сохранились исходные для группы способы питания. Жуки развиваются за счет питания личинок разлагающимися растительными остатками, на которые частично переработаны мицелием грибов. Широко распространен среди нескольких триб подсемейства симбиоз с общественными насекомыми - термитами и муравьями.

Наиболее ранние находки ископаемых видов датируются нижним мелом. Из местонахождения Байса в Забайкалье были описаны два вида, для которых был установлен новый род в трибе *Aegialiini*.

Триба Aegialiini Laporte, 1840

Типовой род Aegialia Latreille, 1807.

Диагноз. Верхние челюсти и верхняя губа не скрыты наличником. Верхняя сторона тела голая. Тазики средних ног сближены, но не соприкасающиеся, параллельные. Средние и задние голени без ясно выраженных килей по наружному краю. Шпоры задних голеней расположены по обе стороны от места прикрепления лапки.

Состав. В рецентной фауне менее 100 видов, которые сгруппированы в 5-6 таксонов группы рода. Единственный род в нижнем меле Забайкалья очень близок современным.

Систематическое положение. У видов трибы Aegialiini сохраняется плезиоморфное состояние строения мандибул и верхней губы, которые не скрыты под наличником, а также вершинных шпор задней голени, которые расположены по обе стороны от места прикрепления лапки. Но наряду с этим верхняя сторона тела не несет волосков или щетинок и редуцированы поперечные кили на наружной стороне средних и задних голеней. Такое сочетание плезиоморфий и апоморфий не позволяет рассматривать группу как исходную для всего подсемейства.

Род *Cretaegialia* Nikolajev, 1993

Название рода от *cretaceus* (лат.) - меловой и рода *Aegialia*.

Типовой вид - *Cretaegialia rhypariformis* Nikolajev, 1993.

Диагноз. Мелкие выпуклые жуки с продолговато-овальным телом. Верхние челюсти и верхняя губа выдаются перед наличником. Глаза частично разделены щечными выступами. Вершина переднеспинки с кожистой каймой. Надкрылье с 10 бороздками; промежутки бороздок выпуклые. Тазики средних ног слабо разделенные, почти параллельные. Передняя голень с 3 зубцами по наружному краю.

Видовой состав. Два вида из нижнего мела Забайкалья.

Сравнение. От рецентных родов трибы отличается строением второго стернита брюшка, который менее приближен к тазикам и не несет бугорка.

***Cretaegialia rhypariformis* Nikolajev, 1993**

Название вида от современного рода *Rhyparus*.

Материал. Только голотип: ПИН, № 3064/867, прямой и обратный отпечаток почти полного жука без большей части ног, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 15, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

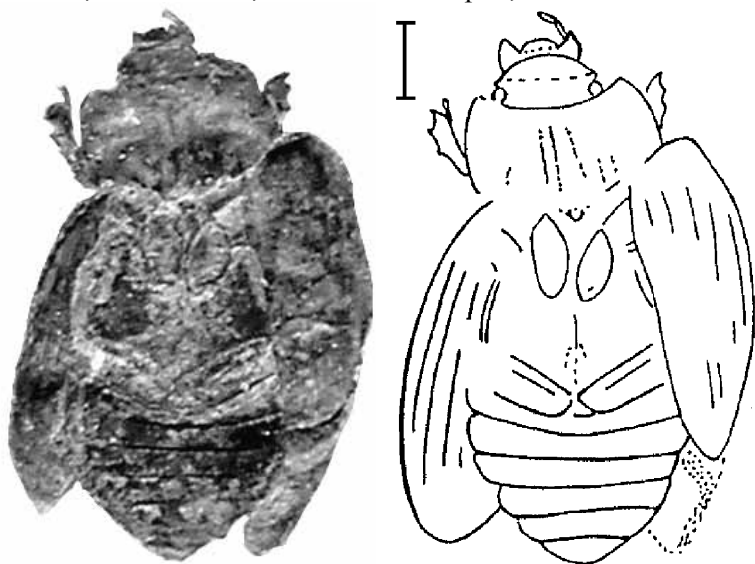


Рис. 39. *Cretaegialia rhypariformis* Nikolajev, 1993, голотип ПИН, № 3064/867: *a* – фотография, *b* – рисунок. Прямая линия – 1мм [По: Nikolajev, 1993 и оригинал.]

Диагноз. Тело продолговато-овальное. Голова поперечная, ее наибольшая ширина перед глазами. Верхняя губа узкая, с прямым или едва заметно выемчатым передним краем; посередине, возможно, с поперечным рядом точек. Мандибулы относительно широкие, листовидные; наружный край левой с ясной выемкой посередине. Наличник

трапецевидный с закругленными передними углами. Шов между наличником и лбом выражен неясно. Верхняя плоскость головы гладкая. Переднеспинка относительно широкая, с острыми передними и широко закругленными задними углами (рис. 39). Боковые края переднеспинки широко закруглены. Диск переднеспинки с тремя длинными продольными киями посередине и одним или двумя короткими близ задних углов. Надкрылья с 10 точечными бороздками и выпуклыми промежутками; на промежутках прослеживаются отдельные мелкие точки. Передние голени с тремя равно отстоящими друг от друга зубцами по наружному краю. Строение поперечных килей на средних и задних голенях, а также положение вершинных шпор на отпечатке не прослеживаются. Тазики средних ног явственно, но нешироко разделены. Заднегрудь посередине с продольной бороздкой и с ямкой близ заднего края. Лишь задний край первого стернита брюшка виден позади тазиков; его середина с хорошо заметным бугорком. Длина 2-5 стернитов примерно одинаковая; шестой стернит несколько длиннее.

Размеры (мм): длина отпечатка (от вершины мандибулы до вершины пигидия) - 6,3; длина головы - 0,8; ее ширина - 1,2; длина мандибулы - 0,4; длина наличника - 0,2; длина переднеспинки - 1,1; ее наибольшая ширина - 2,3; длина передней голени - 1,0; длина надкрылья - 3,75; расстояние между бороздками надкрылья - 0,2; длина передней голени - 1,1; наибольшая ширина среднего тазика - 0,5; наименьшее расстояние между средними тазиками - 0,05; ширина заднегрудки перед задними тазиками - 2,1; наибольшая ширина заднего тазика - 0,8; длина 2-4 стернитов брюшка по средней линии - по 0,3; длина пятого стернита - 0,25; шестого - 0,45.

Сравнение. От других видов рода отличается наличием продольных бороздок на переднеспинке.

***Cretaegialia aphodiiformis* Nikolajev, 1993**

Название вида от современного рода *Aphodius*.

Материал. Голотип: ПИН, № 4210/710, прямой и обратный отпечаток почти полного жука без ног и правого надкрылья; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 22, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита. Этому виду, вероятно, принадлежит и отпечаток ПИН, № 4210/187 из этого же местонахождения.

Диагноз. Тело продолговато-овальное. Голова короткая, поперечная, ее наибольшая ширина перед глазами. Верхняя губа и мандибулы едва заметно выступают перед наличником. Боковой край правой мандибулы равномерно закруглен. Наличник с широко закругленным передним краем. Шов между наличником и лбом не прослеживается. Глаза частично разделены щечными выступами; наружный край щечного выступа закруглен. На темени, возможно, были развиты три невысоких продольных киля. Переднеспинка относительно широкая со слабо тупоугольными передними углами; их вершины закруглены. Сзади переднеспинка широко закруглена – так что углы не прослеживаются (рис. 40). Боковой край переднеспинки широко закруглен. На диске следов килей или бороздок не прослеживается. Щиток маленький треугольный, прослеживается неясно. Надкрылья с 10 точечными бороздками и выпуклыми промежутками; на промежутках, особенно в области плеча, прослеживаются отдельные мелкие точки. Тазики средних ног широкие, явственно разделены. Заднегрудь посередине с узкой, ясно пропечатанной продольной бороздкой. Бедро задней ноги с равномерно закругленными передним и задним краями. Брюшко с шестью видимыми стернитами; последние два стернита прослеживаются неясно.

Размеры (мм): длина отпечатка (от вершины мандибул до вершины пигидия) - 6,7; длина головы - 0,9; ее ширина - 1,6; длина переднеспинки - 1,6; ее наибольшая ширина - 2,5; длина надкрылья - 4,1; расстояние между бороздками надкрылья - 0,2; ширина заднегруды перед задними тазиками - 2,6; наибольшая ширина среднего тазика - 0,6; наименьшее

расстояние между средними тазиками - 0,05; наибольшая ширина заднего бедра - 0,75; длина 2-4 стернитов брюшка по средней линии – по 0,25.

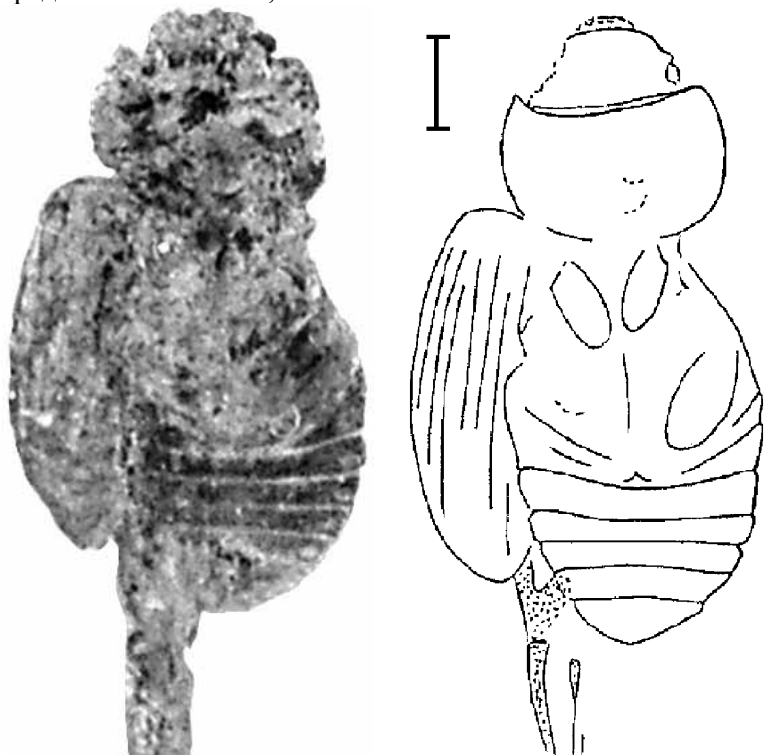


Рис. 40. *Cretaegialia aphodiiformis* Nikolajev, 1993, голотип ПИН, № 4210/710: *a* – фотография, *b* – рисунок. Прямая линия – 1мм [По: Nikolajev, 1993 и оригинал.]

Сравнение. От типового вида рода отличается более крупными размерами тела, относительно более крупной головой и переднеспинкой без продольных бороздок.

Триба *Aulonocnemini* A. Janssens, 1946

Типовой род *Aulonocnemis* Klug, 1838.

Диагноз. Верхние челюсти и верхняя губа не скрыты под наличником. Тазики средних ног широко расставленные, параллельные. Средние и задние голени без килей.

Состав. В рецентной фауне более 50 видов, сгруппированных в 4 рода; большинство свойственно фауне Мадагаскара. Виды типового рода известны также с юга Африки. Из Индии описан олиготипичный род *Palnia* Stebnicka, один из видов которого найден в Палеарктике. Единственный отпечаток, признаки которого позволяют отнести жука к трибе, найден в верхнем меле Магаданской области.

Систематическое положение. Виды трибы *Aulonocnemini* сохраняют плезиоморфное состояние строения мандибул и верхней губы, которые не скрыты под наличником. Это позволяет сблизить группу с трибами *Aegialiini* и *Chironini*. Чаще всего эти группы включают в подсемейство *Aphodiinae* (Scholtz & Grebennikov, 2005), что подкрепляется сходством признаков личинок. В Каталоге жесткокрылых Палеарктики, однако, все эти группы рассматриваются в ранге подсемейств (Stebnicka, 2006).

Род *Protopalnia* Nikolajev, gen. nov.

Название рода от proto (греч.) - первый и рода *Palnia*.

Типовой вид - *Protopalnia magadanica* Nikolajev, sp. nov.; верхний мел, сеноман; Магаданская область России.

Диагноз. Мелкие жуки с продолговато-овальным телом. Верхние челюсти и верхняя губа выдаются перед наличником. Тазики средних ног широко разделенные, почти параллельные.

Видовой состав. Единственный вид.

Замечания. К сожалению, плохая сохранность жука не позволяет уверенно идентифицировать характер всех таксономических признаков. Строение тазиков средних ног, которые не соприкасаются и расположены почти параллельно боковым сторонам тела, не позволяет сомневаться в принадлежности вида к подсемейству *Aphodiinae* s. lato.

Поскольку расстояние между тазиками широко, род отнесен к трибе Aulonospemini.

***Protopalnia magadanica* Nikolajev, sp. n.**

Название вида по месту находки.

Материал. Только голотип: ПИН, № 3901/187, прямой отпечаток жука без ног (хорошо пропечатаны только контуры тела), Магаданская область, Тенькинский район, среднее течение ручья Обещающего, правый приток реки Нил, бассейн верховьев реки Армань (местонахождение Обещающий); верхний мел, сеноман, альская свита.

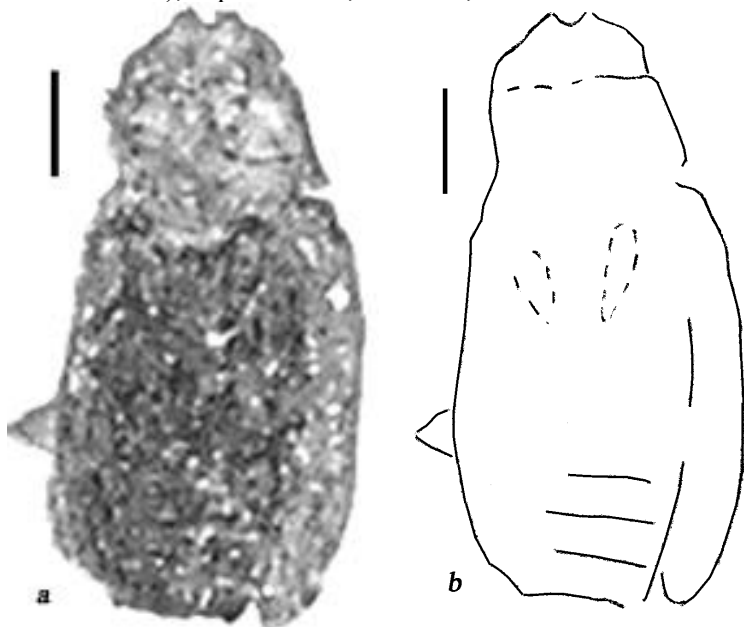


Рис. 41. *Protopalnia magadanica* Nikolajev, sp. n. голотип ПИН, № 3901/187: *a* – фотография, *b* – рисунок. Прямая линия – 1мм

Диагноз. Тело продолговато-овальное. Переднеспинка относительно узкая, с почти прямыми боковыми краями; в ее основании неясно прослеживаются продольные бороздки. Средние тазики прослеживаются неясно - они кажутся широко разделенными, почти параллельными, но, к

сожалению, этот признак хорошо прослеживается лишь на фотографии отпечатка. Надкрылья с десятью точечными бороздками и выпуклыми промежутками.

Размеры (мм): длина отпечатка (от вершины мандибул до вершины пигидия) - 6,1; длина головы - 0,8; ее наибольшая ширина - 1,3; длина переднеспинки - 1,4; ее наибольшая ширина - 1,7; длина надкрылья - 4,0; ширина жука на уровне плеч - 2,5.

Подсемейство Scarabaeinae Latreille, 1802

Типовой род Scarabaeus Linnaeus, 1758.

Диагноз. Верхняя губа и верхние челюсти всегда прикрыты сверху наличником. Глаза частично или полностью разделены щечными выступами. Тазики средних ног всегда заметно расставленные. Задние голени с одной вершинной шпорой. Надкрылья никогда не прикрывают полностью пигидий, который направлен отвесно вниз.

Состав. В рецентной фауне подсемейство распространено практически всесветно. Оно насчитывает около 4500 видов, сгруппированных более чем в 200 родов, разделенных между десятью трибами (Кабаков, 2006).

Наиболее ранняя из до сих пор известных находок ископаемых видов подсемейства датируется верхним мелом Китая (род *Prionocephale* Lin, 1980). По мнению О.Н.Кабакова (2006), жук является “навозником-шарокатателем”, близким к номинативной трибе подсемейства. Однако из мезозоя известны и норки паракопридных навозников под кучами навоза динозавров (Chin & Gill, 1996). В нижнемеловом местонахождении Байса в Забайкалье найден отпечаток средней ноги пластинчатоусого жука, размеры и взаиморасположение бедра и тазиков которого позволяют рассматривать вид в составе номинативного подсемейства. Очевидно, что короткая, почти треугольная голень не “позволяла” жуку “лепить” из навоза шарики и это мог быть паракопридный вид, развивавшийся за счет навоза динозавров. Ходы жуков, ведущих сходный образ жизни, были описаны из копролитов динозавров (Chin & Gill,

1996). Считаю возможным описать отпечаток, поскольку это наиболее ранняя находка копробионтного вида подсемейства.

Род *Cretonitis* Nikolajev, gen. n.

Название рода от мелового периода и современного рода *Onitis*.

Типовой вид - *Cretonitis copripes* Nikolajev, sp. n.

Диагноз. Жуки с параллельно расположенными тазиками средних ног и относительно короткими, треугольно расширяющимися к вершине голени, которые на наружной стороне несут два поперечных кия. Вершина голени с двумя шпорами.

Видовой состав. Род монотипичный.

Систематическое положение. Род не мог принадлежать к трибам Scarabaeini, Gymnopleurini и Eucranini, так как тазики у представителей этих таксонов узкие и расположены косо по отношению друг к другу. Относительно короткие и не искривленные голени не позволяют отнести род к трибам Cantonini, Euristernini и Sisyphini. К сожалению, по сохранившемуся отпечатку невозможно определить, с какой из «оставшихся» четырех триб мог быть близок жук.

Замечания. В том же местонахождении найдены два отпечатка передних ног. Один из них принадлежал жуку такой же величины, другой – менее крупному. Четкое пятно шелковистых волосков, ясно прослеживающееся на бедре, позволяет предположить, что эти ноги также могли принадлежать виду подсемейства Scarabaeinae. Если это предположение верно, то описываемый род был наиболее близок трибе Coprini. Так как именно родам этой трибы свойственны передние голени только с тремя наружными зубцами. (У видов Oniticellini, Onitini и Onthophagini это число равно четырем.)

К сожалению, подобное же строение ног описано для *Lithoscarabaeus baissensis* (см. рис. 9c). Поэтому нельзя исключить вероятность и неверной интерпритации отпечатка № 1668/1830 как принадлежащего именно *L. baissensis*, а не более крупному экземпляру описываемого рода, так и наличия в местонахождении Байса мелких видов рода

Lithoscarabaeus, которым и принадлежат изолированные отпечатки передних ног (№№ 3064/7153 и 3064/7163).

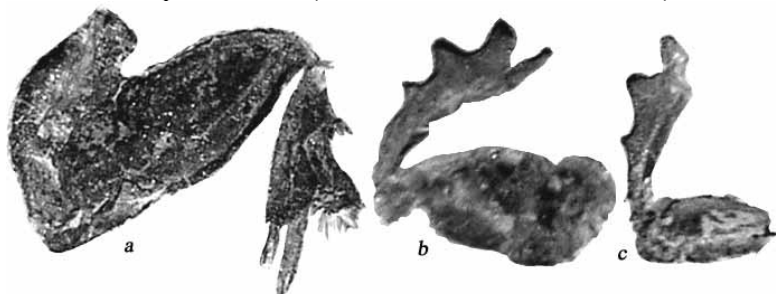


Рис. 42. Мезозойские Scarabaeoidea. *a* – *Cretonitis copripes* Nikolajev, sp. n. голотип ПИН, № 3064/7169; *b* – экземпляр ПИН, № 3064/7153; *c* – экземпляр ПИН, № 3064/7163. Прямая линия – 1 мм.

***Cretonitis copripes* Nikolajev, sp. n.**

Название вида от современного рода *Copris* и *pedis* (лат.) - нога.

Материал. Только голотип: ПИН, № 3064/7169, отпечаток средней левой ноги жука без лапки; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз. Бедро с продольным рядом щетинок, проходящим близ заднего края. Базальный киль на наружной поверхности голени выражен лишь в виде пучка невысоких щетинок; крупный, “ступенькообразный” дистальный расположен примерно посередине длины голени (рис. 42*a*). Вершинный срез голени несет щетинки неравной длины. Шпоры голени сближены.

Размеры (мм): длина тазика - 4,8; длина бедра - 5,5; его наибольшая ширина - 2,3; длина голени - 3,5; ширина ее вершинного среза - 1,8; длина шпор - 2,0 и 1,3.

Место группы в системе и ее таксономический статус. Семейство Scarabaeidae принимается узко - в составе двух подсемейств. Синапоморфии - девятичлениковые усики с трехчлениковой булавой и жилкование крыла, сектор радиуса

которого состоит из 2 жилок. Наиболее близкими группами Scarabaeidae в данном составе являются, по моему мнению, семейства Geotrupidae и Trogidae, строение анальной площадки личинок которых наиболее близко к таковому у Scarabaeinae и Aphodiini s. str. Именно эти группы, включая сюда также трибы Aulonocnemini, Aegialiini и Chironini, и являются наиболее близкими родственниками в данной филетической линии надсемейства. Однако среди Aphodiinae выделяется группа триб (Eupariini и Psammodiini), строение анальной площадки личинок которых сближает эти два таксона с семейством Bolboceratidae. Интересно заметить, что по строению пигидия имаго эти таксоны более напоминают виды номинативного подсемейства Scarabaeidae, чем номинативную трибу Aphodiinae. Эти факты позволяют высказать предположение о возможной полифилии Aphodiinae. (Этот вопрос будет подробно рассмотрен в отдельной работе.) Соотношение апоморфий и плезиоморфий у видов Aphodiinae и Scarabaeinae таково, что эти таксоны могут быть только сестринскими группами.

Сейчас я считаю одинаково “правомерными” системы, в которых все перечисленные выше группы (Bolboceratidae, Geotrupidae и Trogidae) либо на правах соподчиненных таксонов входили бы в одно семейство (Scarabaeidae s. lato), либо наиболее дробную систему, которая и принята в данной работе. Но в любом случае (если Hybosoridae, Ochodaidae и Glaphyridae рассматривать в статусе семейств) из состава собственно Scarabaeidae должны быть выделены группы, которые рассмотрены ниже как представители семейства Cetoniidae (stat. n.).

СЕМЕЙСТВО CETONIIDAE LEACH, 1815 (stat. n.)

Типовой род *Cetonia* Erichson, 1835.

Диагноз. Верхние челюсти и верхняя губа, как правило, скрыты под наличником и не видны сверху. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Усики не более чем 10-члениковые, с 3-7-члениковой пластинчатой булавой. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья, скульптура которых сильно варьирует, обычно не прикрывают вершину пигидия. Жилкование крыльев характеризуется наличием не более одной свободной жилки между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. (У многих таксонов надродового ранга проявляется тенденция к слиянию вершин первой и третьей ветвей радиальной жилки в дистальной части крыла.) Брюшко с шестью видимыми стернитами. Дыхальца брюшка расположены на перепонке между тергитами и стернитами (плезиоморфное состояние, сохраняющееся у немногих групп), или часть последних дыхалец смещается на стерниты. Средние тазики соприкасающиеся или слабо разделенные. Пятно шелковистых волосков по переднему краю передних бедер всегда редуцированно. Передние голени не более чем с 3 зубцами по наружному краю. Средние и задние голени не более чем с тремя поперечными килями по наружной стороне. (У рецентных видов не более чем с двумя.) Шпоры средних и задних голеней расположены по обе стороны от места прикрепления лапки (плезиоморфное состояние), но у многих групп расположены рядом.

Состав. Всесветно распространенное семейство, насчитывающее около 20000 видов. Объем ряда подсемейств различными авторами принимается неоднозначно. [См., например подсемейство *Cetoniinae* (Jemeson & Ratcliffe, 2002; Scholtz & Grebennikov, 2005).]

Наиболее ранние находки ископаемых видов датируются верхней юрой Казахстана, где найден вид рецентного подсемейства *Aclorinae*. Всего из мезозоя известны виды трех подсемейств.

Подсемейство *Cretoscarabaeinae* Nikolajev, 1995

Типовой род - *Cretoscarabaeus* Nikolajev, 1995; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Мандибулы и верхняя губа не скрыты под наличником. Усики с многочлениковой пластинчатой булавой. Глаз лишь частично разделен щечным выступом. Вершина переднеспинки с кожистой каймой. Надкрылья только частично прикрывают пигидий. Тазики ног соприкасающиеся. Средние тазики расположены под острым



углом друг к другу. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю. Средние и задние голени несут три поперечных кия на наружной стороне. Вершинные шпоры средних и задних голеней сближены и, вероятно, находятся по одну сторону от места прикрепления лапки.

Рис. 43. *Cretoscarabaeus gibbosus* Nikolajev: *a* – голотип ПИН, № 4210/708, *b* – паратип ПИН, № 3064/7155). Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 1995а.]

Состав. Один род из нижнего мела Забайкалья.

Замечание. К сожалению, только типовой вид номинативного рода подсемейства описан по довольно полному отпечатку относительно хорошей сохранности. При описании подсемейства (Николаев, 1995а) в его состав был включен также второй род *Cretorabaeus* Nikolajev, известный также из нижнего мела. Как основной диагностический признак подсемейства рассматривались три коротких поперечных кия на задних голенях. Однако дополнительное

изучение признаков *Cretorabaeus* заставляет вывести этот род из состава подсемейства. Его систематическое положение пока остается неясным.

Род *Cretoscarabaeus* Nikolajev, 1995

Название рода от мелового периода и номинативного рода семейства.

Типовой вид - *Cretoscarabaeus gibbosus* Nikolajev, 1995; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Среднего размера жук продолговато-овальной формы. Булава усика из пяти (?) члеников. Глаз частично разделен щечным выступом. Вершина переднеспинки с кожистой каймой. Надкрылья лишь частично прикрывают пигидий. Тазики всех ног соприкасающиеся. Тазики средних ног расположены под очень острым углом. Передняя голень с тремя зубцами. Голени средних и задних ног с тремя поперечными киями, несущими ряд коротких щетинок. Вершинные шпоры голеней средних и задних ног сближены и находятся по одну сторону от места прикрепления лапки. Шпоры сильно различаются по длине; более длинная верхняя шпора средней голени достигает вершины второго членика лапки.

Видовой состав. Два вида из нижнего мела Забайкалья.

Cretoscarabaeus gibbosus Nikolajev, 1995

Название вида *gibbosus* (лат.) – горбатый (из-за сильно выдающегося вверх основания переднеспинки).

Материал. Два отпечатка из одного местонахождения - Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 22, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита. Голотип - почти полный, прямой и обратный отпечаток жука с частично расправленным правым крылом, ПИН, № 4210/708; паратип - отпечаток задней ноги, ПИН, № 3064/7155.

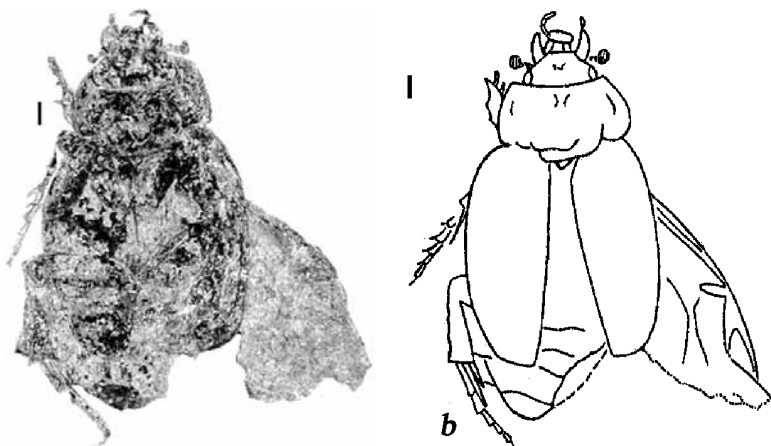


Рис. 44. *Cretoscarabeus gibbosus* Nikolajev; голотип ПИН, № 4210/708 (a – фотография отпечатка, b – рисунок). Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 1995a и оригинал.]

Диагноз (рис. 43-44). Тело продолговато-овальное. Мандибулы довольно длинные со слабо закругленными наружными краями и едва заметно выемчатыми внутренними. Верхняя губа видна неясно, вероятно, она сильно поперечная. Усики с довольно короткой многочлениковой булавой, но точное число члеников определить трудно: она выглядит четырех- или пятичлениковой. Глаза очень слабо разделены щечными выступами. В середине лба заметно глубокое треугольное вдавление, вероятно, там был развит небольшой рог. Переднеспинка с очень тонкой кожистой каймой по переднему краю; ее боковые края слабо закругленные; передние углы переднеспинки заостренные, задние – широко закругленные. Основание переднеспинки закрыто складками, образовавшимися, вероятно, из-за сильно смятого бугровидного выступа “горба”, развитого в ее основной части; ее наибольшая ширина находится ближе к основанию. Щиток треугольный, со слабо закругленными боковыми краями. Надкрылья со следами бороздок, сохранившимися только вблизи их боковых краев. Боковые края надкрылий плавно закруглены. Брюшко заметно выдается назад,

возможно, в результате посмертных изменений. Заднегрудь с узкой продольной бороздкой посередине. Передние голени с тремя небольшими зубцами по наружному краю и вершинной шпорой, расположенной несколько выше места прикрепления среднего зубца. Вершинные шпоры голеней средних и задних ног сильно различаются по длине; более длинная верхняя - достигает вершины второго членика лапки; более короткая - вершины первого. Первые членики средних и задних лапок заметно длиннее каждого из последующих: на задних лапках первый членик несколько длиннее второго и третьего вместе взятых; на средних - несколько короче. Коготки всех ног простые.

Размеры (мм): длина отпечатка (от вершины мандибул до вершины пигидия) - 17,3; длина головы - 2,9; ее наибольшая ширина - 3,6; высота булавы усика - 0,7; длина переднеспинки (без ее смятой части) - 2,1; ее наибольшая ширина - 5,9; длина надкрылья - 9,9; его наибольшая ширина - 4,1; длина среднего бедра - $\approx 2,75$; его ширина - $\approx 1,0$; длина заднего бедра - 4,0-4,2; его наибольшая ширина - $\approx 1,8$; длина передней голени - 2,6; длина средней голени - $\approx 3,1$; длина задней голени - 3,0-3,3; длина члеников средней лапки равна соответственно - 1,1; 0,6; 0,7; 0,6 и 0,7 (без коготков); длина члеников задней лапки равна соответственно - 1,5; 0,8; 0,5; 0,7 и 0,6 (без коготков).

***Cretoscarabaeus lentiginosus* Nikolajev, 1995**

Название вида *lentiginosus* (лат.) - веснучатый (из-за окраски надкрыльев со множеством мелких темных пятен).

Материал. Только голотип - ПИН, № 4210/702; отпечаток задней части жука с хорошо различимыми тазиками средних ног и задними голеньями; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 2, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 45). Тело относительно небольшое, продолговато-овальное. Надкрылья светлые с редко разбросанными некрупными темными пятнышками. Средние голени расположены почти под прямым углом друг к другу.

Вершина средней голени с несколькими длинными щетинками; вершинная шпора средней голени равна двум первым членикам лапки вместе взятым. Длина первого членика средних лапок равна двум последующим вместе взятым. Задние голени с тремя поперечными киями; основной киль прослеживается лишь в виде ряда щетинок. Вершинная шпора задней голени достигает вершины первого членика задней лапки.

Размеры (мм): длина надкрылья – 4,0; его наибольшая ширина – 1,4; длина задней голени – 1,5; длина члеников средней лапки равна соответственно – 0,5; 0,3; 0,2; 0,2 и 0,2 (без коготков); длина члеников задней лапки равна соответственно – 0,7; 0,3; 0,3; 0,2 и 0,25 (без коготков).

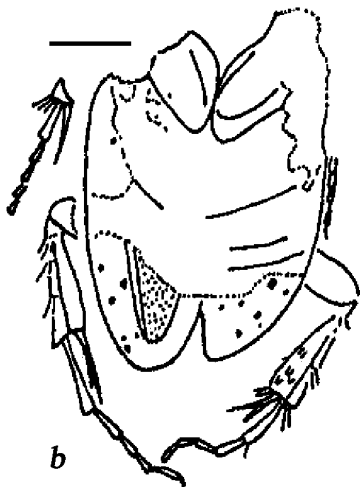


Рис. 45. Cretoscarabaeus lentiginosus Nikolajev, – голотип ПИН, № 4210/702. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 1995а.]

Сравнение. От типового вида рода отличается более мелкими размерами тела, расположением средних тазиков под бóльшим углом и слабее развитым основным килем на голених задних ног. Не исключена возможность, что большинство из отличительных признаков достаточно для того, чтобы рассматривать *Cretoscarabaeus lentiginosus* как представителя самостоятельного рода.

Систематическое положение подсемейства.

Пигидий, не полностью прикрытый надкрыльями, многочлениковая булава усиков и передние голени с тремя зубцами по наружному краю можно было бы рассматривать как

признак, сближающий подсемейство с многочисленными ныне представителями таксонов, брюшные дыхальца которых смещены на тергиты (*pleurosticti*). [Предполагается, что дыхальца брюшка *Cretoscarabaeinae* располагались на мембране между стернитами и тергитами.] Поскольку среди видов *pleurosticti* есть группы, у которых шпоры на задних голених расположены по обе стороны от лапки, а тазики средних ног разделены, *Cretoscarabaeinae* не выдерживают теста на роль исходной группы для рецентных *pleurosticti*.

Внешний облик очень хорошо сохранившегося типового вида номинативного рода подсемейства (рис. 43-44) поразительно похож на представителей рецентного подсемейства *Orphninae*. У видов обоих подсемейств мандибулы не скрыты под наличником, голени передних ног с тремя зубцами по наружному краю, пигидий лишь частично прикрыт надкрыльями. Сходство усиливается благодаря очень длинным шпорам средних и задних голених.

Однако различные модальности ряда признаков, имеющих в надсемействе большой таксономический вес, позволяют рассматривать *Cretoscarabaeinae* и *Orphninae* лишь как сестринские группы. В частности, тазики средних ног у *Orphninae* ясно разделены (плезиоморфное состояние), голени средних и задних ног только с двумя поперечными киями (апоморфное состояние), а шпоры задних голених расположены по разные стороны от места прикрепления лапки (плезиоморфия). Кроме того, булава усика рецентных *Orphninae* состоит только из трех члеников (апоморфное состояние). Таким образом, *Cretoscarabaeinae* и *Orphninae* можно рассматривать в составе одной группы лишь как таксоны равного ранга. Это либо подсемейства одного семейства (как принято в данной работе), либо трибы подсемейства *Orphninae*. В таком расширенном объеме таксон *Orphninae* гораздо более “подходил” бы на роль “предка” большинства подсемейств (за исключением *Scarabaeinae* и *Aphodiinae* s. lato) в принятом в руководстве по зоологии объеме семейства *Scarabaeidae* (Sholtz & Grebennikov, 2005).

Подсемейство *Aclopinæ* Milne-Edwards, 1850

Типовой род *Aclopus* Erichson, 1835.

Диагноз. Верхние челюсти не скрыты наличником и хорошо видны сверху по обе стороны от верхней губы. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Усики не более чем 10-члениковые, с 3-члениковой пластинчатой булавой. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья не прикрывают вершину пигидия. Каждое надкрылье не более чем с 10 точечными бороздками. Жилкование крыльев характеризуется наличием одной свободной жилки между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Брюшко с 6 видимыми стернитами. Дыхальца брюшка расположены на перепонке между тергитами и стернитами. Тазики передних ног соприкасающиеся; средние тазики расположены под прямым углом, соприкасающиеся или слабо разделенные. Пятно шелковистых волосков по переднему краю передних бедер редуцировано. Передние голени не более чем с 3 зубцами по наружному краю. Средние и задние голени не более чем с двумя поперечными киями по наружной стороне. Шпоры средних и задних голеней сближены и расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Все лапки пятичлениковые.

Состав. Две трибы. Наиболее ранние находки обеих датируются верхней юрой (местонахождение Каратау в Казахстане). Представленные там роды характеризуются набором апоморфий. Это является свидетельством древности группы и показывает, что расцвет эволюции *Aclopinæ* проходил не позже юры. Номинативная триба представлена также четырьмя рецентными родами, известными только из южного полушария.

Триба *Holcorobeini* Nikolajev, 1992

Типовой род *Holcorobeus* Nikritin, 1977.

Диагноз. Верхняя губа короткая и широкая с прямым или слабо закругленным передним краем. Каждое надкрылье с 10 точечными бороздками. Тазики средних ног нешироко разделены или соприкасающиеся. Средние и задние голени не более, чем с двумя поперечными киями по наружной стороне. Лапки не длиннее (или лишь незначительно длиннее) голеней. Коготки простые, нерасщепленные.

Состав. Четыре рода (*Holcorobeus* Nikritin, *Mongolrobeus* Nikolajev, *Antemnacrasa* Gomez Pallerola и *Mesaclopus* Nikolajev) в верхней юре - нижнем меле. К трибе *Holcorobeini*, возможно, следует отнести также род *Geotrupidoides* Handlirsch, но его место в системе можно будет уточнить только после дополнительного исследования признаков отпечатка его типового вида. Мне кажется, что в действительности разнообразие таксонов группы рода среди *Holcorobeini* не исчерпывается этим числом и должно быть гораздо выше. Значительная вариация величины и формы тела многих видов трибы (см. рис. 52) говорит о широкой адаптивной радиации группы. Наверняка, для некоторых из «уклоняющихся» видов должны быть установлены отдельные роды, но плохая сохранность многих отпечатков не позволяет уверенно обосновать это в настоящее время.

Таксономические признаки. Для определения места таксона в системе *Holcorobeini* используются преимущественно особенности строения ног. У видов *Holcorobeus* тазики средних ног нешироко, но заметно разделены (плезиоморфное состояние признака), тогда как у видов большинства других родов они соприкасающиеся. Тенденция к объединению тазибов средних ног проявляется во многих группах пластинчатоусых жуков. Это достаточно весомый признак и у рецентных видов. В данной работе он рассматривается в качестве «родового». Как правило,

взаиморасположение средних тазиков хорошо прослеживается даже на отпечатках довольно плохой сохранности.

Для рода *Mesaclopus* (описанного по очень хорошо сохранившемуся отпечатку) отмечена редукция вершинной шпоры передней голени. Эта особенность проявляется и среди современных групп, являясь в некоторых таксонах достаточно «весомым» признаком. В данной работе этот признак также рассматривается в качестве «родового». К сожалению, его можно проследить далеко не на всех отпечатках.

Еще одним «родовым» признаком можно считать число поперечных килей на средних и задних голенях. Это число может сокращаться от 2 килей (плезиоморфное состояние признака) до одного. Родов, у которых были бы редуцированы оба киля, еще не найдено. (Возможно, тенденция к полной редукции килей никогда не была реализована в подсемействе.) К сожалению, на многих отпечатках кили на голенях ног не удается проследить или они пропечатаны очень слабо.

«Видовыми» признаками в данной работе считаются: размеры тела, формы и пропорции его частей, а также рисунок на надкрыльях, который сохраняется даже на отпечатках изолированных надкрылий (рис. 46).

Несколько видов *Holcobeini* известны только по отпечаткам надкрылий. Надкрылья – очень «прочная» структура. Обычно они хорошо сохраняются в процессе фоссилизации, поэтому попытка определить систематическое положение ископаемого вида, используя лишь признаки надкрылий, кажется привлекательной. Надкрылья *Holcobeini* характеризуются 10 «простыми» (без отвесных краев) точечными бороздками и наличием тонкой пришовной бороздки.

К сожалению, в настоящее время по надкрыльям не представляется возможным определить родовую принадлежность жука, поэтому до появления дополнительных данных я не считаю нужным устанавливать формальный род для видов, известных только по отпечаткам надкрылий. Такие

виды описывались как представители наиболее многочисленного рода (*Antemnacrossa*).

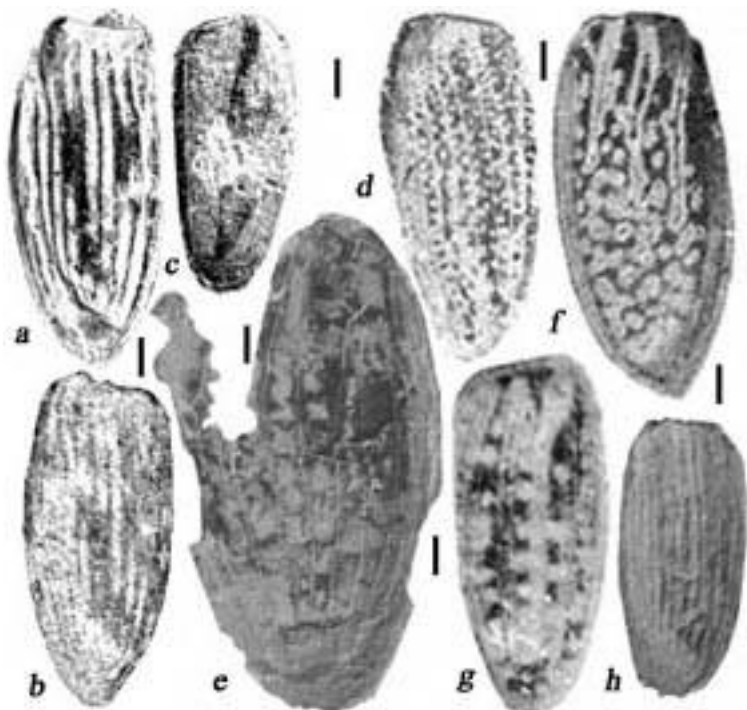


Рис. 46. Надкрылья Holcorobeini: *a-c* - виды *Holcorobeus* Nikritin: *a-b* - *H. atrosulcatus* Nikolajev (*a* - голотип ПИН, № 3064/7152; *b* - экз. ПИН, № 4271/220); *c* - *H. nigrovittatus* Nikolajev голотип ПИН, № 4210/712; *d-h* - виды *Antemnacrossa* Gomez Pallerola: *d* - *A. albosulcata* Nikolajev, паратип ПИН, № 2997/1895; *e* - *A. magna* Nikolajev, голотип ПИН, № 3064/947; *f* - *A. geminata* Nikolajev, голотип ПИН, № 2385/1055; *g* - *A. albomaculata* Nikolajev, голотип ПИН, № 4271/212; *h* - *A. nebulosa* Nikolajev, голотип ПИН, № 1668/1809. Прямая линия - 1мм [По: Николаев, 2004.]

Необходимо отметить, что признаки родов Holcorobeini демонстрируют гораздо больший размах изменчивости, чем у представителей Aclorini. Поскольку у видов номинативной трибы не сохранилось ни одного признака, который был бы

плезиоморфным по отношению к признакам *Holcorobeini*, именно последнюю трибу следует считать группой исходной для подсемейства *Aclorinae*.

Род *Holcorobeus* Nikritin, 1977

Название рода от *holkos* (греч.) – полоска и рода *Scarabaeus*.

Типовой вид - *Holcorobeus vittatus* Nikritin, 1977; нижний мел; Забайкалье.

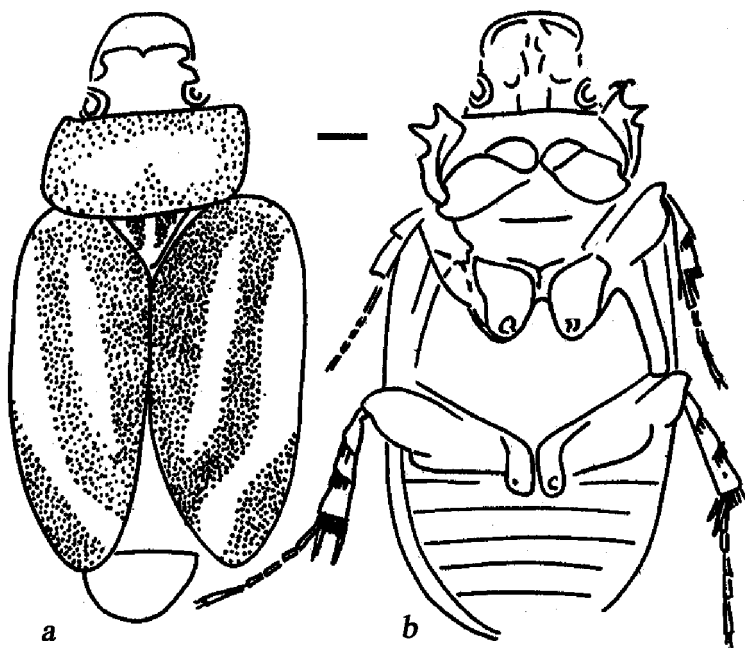


Рис. 47. *Holcorobeus vittatus* Nikritin, голотип ПИН, № 3064/939: *a* – сверху, *b* – снизу. Прямая линия – 1мм [По: Никритин, 1977.]

Диагноз. Тазики средних ног нешироко разделены отростком среднегруди. Средние и задние голени с двумя поперечными киями. Коготки без зубцов. Надкрылья не

прикрывают вершины брюшка. Жилка R_s параллельна переднему краю крыла.

Видовой состав. Два вида в нижнем меле Забайкалья.

Замечание. Для описанного только по отпечатку надкрылья *Holcorobeus nigrovittatus* Nikolajev, 1992 определить родовую принадлежность без исследования новых находок не представляется возможным (см. рис. 46: с). До находок дополнительных материалов по этому виду, он рассматривается в составе *Holcorobeus*.

***Holcorobeus vittatus* Nikritin, 1977**

Название вида vittatus (лат.) – полосатый (по рисунку надкрылий).

Материал. Голотип – отпечаток почти полного жука ПИН, № 3064/939 без антенн. Всего этому виду могут принадлежать 6 отпечатков: это – паратип – отпечаток №1669/1809, а также экземпляры №№ 1989/2961; 1989/7140; 1989/7146; 3064/5636. Вид известен только из нижнемелового местонахождения Байса в Забайкалье.

Диагноз (рис. 47-48). Тело плоское, широкоовальное, его верх с темным рисунком. Переднеспинка с темным окаймлением; щиток с двумя продольными темными полосками. Рисунок надкрылья состоит из широкой полосы вдоль шва, полосы, начинающейся от плеча косо идущей к шовной полосе и соединяющейся с ней в вершинной трети надкрылья, а также темного пятна на наружном крае у вершины. Узкие темные линии идут по всем точечным бороздкам. Голова немного короче своей ширины. Перед глазами развиты глубокие вырезки. Мандибулы с широко закругленными наружными краями. Верхняя губа широкая, полукруглая, в длину почти не уступает наличнику. Наличник спереди с небольшим бортиком, посередине со слабой выемкой, у заднего края с бугорком. Переднеспинка поперечная (в 2,5 меньше в длину, чем в ширину), с выпуклыми боковыми краями; ее передние углы острые, немного оттянуты вперед; задние – тупые, округленные. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки узкая.

Щиток узкий, треугольный с заостренной вершиной. Надкрылья едва прикрывают основания пигидия и полностью

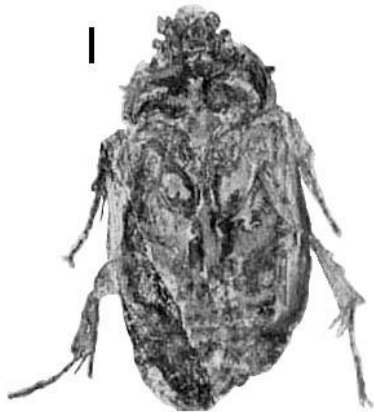


Рис. 48. *Holcorobeus vittatus* Nikritin, голотип ПИН, № 3064/939. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 2004]

Размеры (мм): длина тела - 10,5-12; ширина в плечах – 5,5-6,5; длина головы – 1,9; длина переднеспинки по средней линии – 1,6; длина надкрылья – 6,5-7,5; ширина надкрылья – 2,9-3,2, длина брюшка – 3,5.

прикрывают тело с боков. Мезэпистерн и мезэпимер среднегруди равной длины; мезэпистерн медиально почти доходит до средних тазиков. Основания средних тазиков нешироко разделены. Брюшко короче средне- и заднегруди вместе. Стерниты равной длины в 2,5 раза короче пигидия. Ноги довольно короткие; вершины бедер достигают очертания тела. Шпоры средних и задних голеней едва длиннее первого членика соответствующей лапки.

***Holcorobeus atrosulcatus* Nikolajev, 1992**

Название вида от *ater* (лат.) – темный и *sulcus* (лат.) – бороздка, по темному рисунку надкрылий, группирующемуся возле бороздок.

Материал. Описан по двум отпечаткам из нижнемелового местонахождения Байса; Забайкалье. Голотип - ПИН, № 3064/7152 (прямой и обратный отпечаток надкрылья); паратип ПИН, № 3064/7144 (отпечаток среднегруди, на котором ясно прослеживаются нешироко расставленные тазики средних ног). В местонахождении Байса виду принадлежат еще 4 отпечатка надкрылий: это №№ 1989/2942; 1989/2986; 3064/715; 3064/7151. Возможно, этому же виду принадлежит и отпечаток надкрылья ПИН, №

4271/220; Монголия, Баян-Хонгорский аймак, юго-восточные склоны горы Их-Богдо 53 км севернее Сомона Баян-Лэг, юго-западнее Цаган-Обо (местонахождение Шар-Тологой); нижний мел (см. рис. 45: *b*).

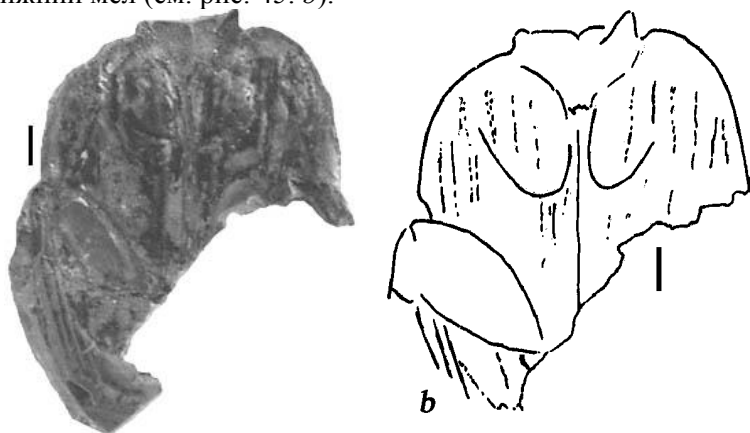


Рис. 49. *Holcorobeus atrosulcatus* Nikolajev, голотип ПИН, № 3064/7144. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 2004.]

Диагноз (рис. 3). Надкрылья с рисунком из темных полос (рис. 46: *a-b*). В основании надкрылья между первой и второй точечными бороздками намечен ряд точек, сливающихся в короткую бороздку. Тазики средних ног нешироко разделены на всем протяжении (рис. 49).

Размеры (мм): длина надкрылья – 9,5-9,1; ширина – 4,4-3,5; ширина жука в плечах – 7,05.

Сравнение. От типового вида рода отличается более крупными размерами и рисунком надкрылий.

***Holcorobeus nigrovittatus* Nikolajev, 1992**

Название вида от *niger* (лат.) – черный и *vittatus* (лат.) – полосатый, по темному рисунку надкрылий, состоящему из черных полосок.

Материал. Известен по единственному отпечатку надкрылья из местонахождения Байса в Забайкалье. Голотип ПИН, № 4210/712 (см. рис. 46: *c*).

Диагноз (рис. 46: с). Надкрылье с бороздками, которые слабо прослеживаются лишь в вершинной части. Рисунок состоит из зачерненного пришовного промежутка и продольной темной полосы неправильной формы, проходящей примерно посередине диска; в основании надкрылья имеется затемненное поперечное пятно, соединяющееся с полосой на середине надкрылья.

Размеры (мм): длина надкрылья – 7,4; ширина – 2,5.

Сравнение. От других видов трибы отличается характерным рисунком надкрылья и мелкими размерами. Принадлежность вида роду *Holcorobeus* вызывает сомнения, но без исследования дополнительных материалов высказать обоснованное суждение о систематическом положении вида не представляется возможным.

Род *Mongolrobeus* Nikolajev, 2004

Название рода от страны, где найден типовой вид и номинативного рода трибы.

Типовой вид - *Mongolrobeus zherikhini* Nikolajev, 2004; нижний мел; Монголия.

Диагноз. Форма тела продолговато-овальная. Мандибулы не скрыты под наличником и видны сверху. Верхняя губа короткая, поперечная, со слабой выемкой по переднему краю. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Тазики передних ног соприкасающиеся. Тазики средних ног просматриваются слабо (мне они кажутся нешироко разделенными). Голени средних ног с одним поперечным килем по наружной стороне. Надкрылья со слабыми точечными бороздками.

Видовой состав. Род монотипичный.

Замечание. Расставленные тазики средних ног рассматриваются мной как плезиоморфия. Этот признак позволяет сблизить описываемый таксон только с родом *Holcorobeus*. Другие роды *Holcorobeini* характеризуются соприкасающимися средними тазиками. Средние голени с одним поперечным килем – апоморфия, до сих пор отмеченная только у родов номинативной трибы (возможно, она

характерна только для рецентных видов этой трибы). Таким образом, сочетание апотипических и плезиотипических признаков описываемого рода позволяет рассматривать его как группу, производную от *Holcorobeus*.

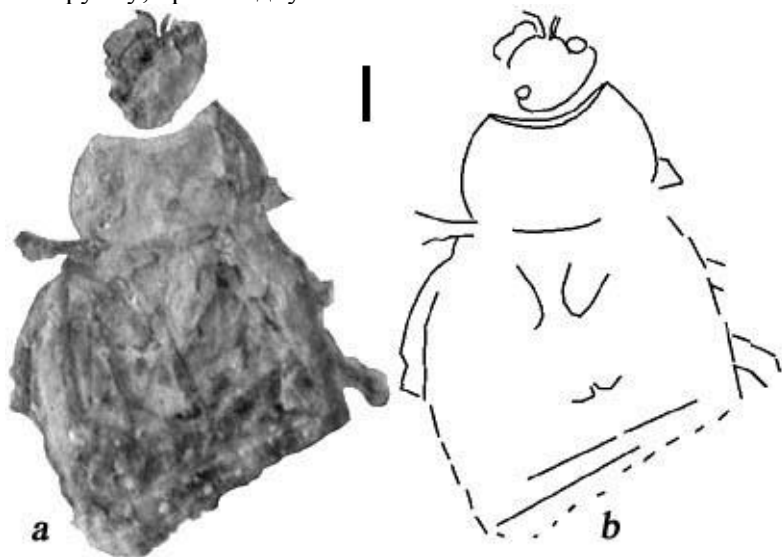


Рис. 50. *Mongolrobeus zherikhini* Nikolajev, голотип ПИН, № 3559/2209 (*a* – фотография отпечатка, *b* – рисунок). Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 2004.]

***Mongolrobeus zherikhini* Nikolajev, 2004**

Название вида. Патроним – в честь известного российского палеознтомолога В.В.Жерихина.

Материал. Только голотип. Голотип - ПИН, № 3559/2209; Монголия, Баян-Хонгорский аймак, предгорья Дунд-Улы южнее озера Бон-Цаган-Нур (местонахождение Бон-Цаган); нижний мел.

Диагноз (рис. 50). Верхняя челюсть с закругленным наружным краем. Верхняя губа узкая, поперечная со слабой выемкой посередине. Наличник с широко закругленным передним краем. Шов между наличником и лбом широкий, v-образный. Переднеспинка поперечная, с выпуклыми боковыми краями; ее передние углы тупые, задние - широко

закруглены. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки узкая.

Размеры (мм): ширина в плечах – 5,2; длина головы – 2,0; ширина головы (возле заднего края глаз) – 2,2; ширина верхней губы – 0,8; длина переднеспинки по средней линии – 2,3; наибольшая ширина переднеспинки – 3,7.

Род *Antemnacrasa* Gomez Pallerola, 1979

Типовой вид - *Antemnacrasa monreali* Gomez Pallerola, 1979; нижний мел; Монсеч; Испания (рис. 51).

Диагноз. Тазики средних ног соприкасающиеся. Вершинная шпора на передних голених развита. Средние и задние голени с двумя поперечными киями.

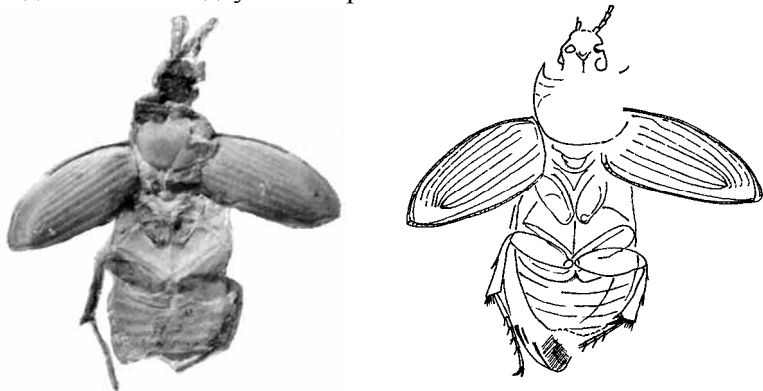


Рис. 51. *Antemnacrasa monreali* Gomez Pallerola, 1979, голотип: *a* – фотография, *b* – рисунок [По: Gomez Pallerola, 1979.]

Видовой состав. Более 10 видов в верхней юре - нижнем меле. [Многие виды описаны по отпечаткам только надкрылий и отнесены к роду условно.]

Замечание. Род можно рассматривать как производный от *Holcorobeus*. У видов *Antemnacrasa* отмечена значительная вариация как размеров тела (от 21 мм у *A. monreali* до 5,5 мм у *A. sulcata*), так и его формы, а также соотношения отдельных частей (см. рис. 52). Это заставляют предполагать более сложный таксономический состав группы, но, к сожалению, лишь на небольшом количестве

отпечатков удастся проследить достаточное количество формальных признаков, которые могут быть использованы для таксономического расчленения *Holcorobeini*.

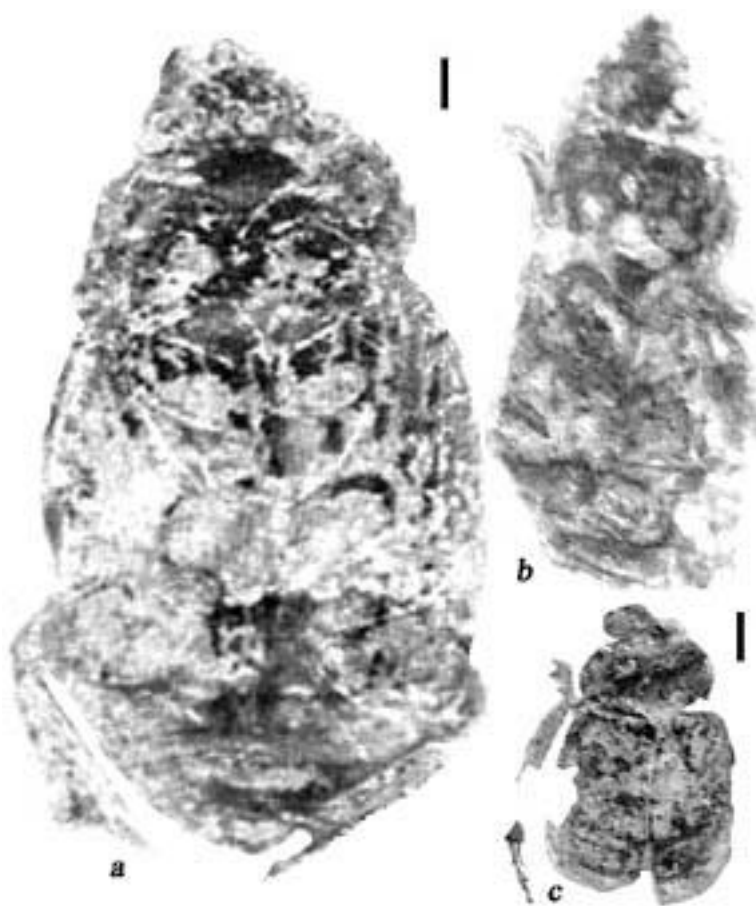


Рис. 52. Виды рода *Antemnacrasa* Gomez Pallerola: *a* – *A. nigrimontana* (Nikolajev), голотип ПИН, № 2904/870; *b* – *A. incerta* (Помомаренко), голотип ПИН, № 4078/11; *c* – *sulcata* (Nikritin, 1977), голотип ПИН, № 1668/1785. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 2004]

***Antemnacrasa nigrimontana* (Nikolajev, 1992)**

Название вида от *niger* (лат.) – черный и *mons* (лат.) – гора, по местонахождению Каратау (тюрк.) – Черные Горы.

Материал. Известен по единственному почти полному отпечатку из верхнеюрского местонахождения Каратау; Казахстан. Голотип: ПИН, № 2904/870 (рис. 52: *a*; см. также Николаев, 1992: рис. 3*a-b*). Возможно, этому же виду принадлежит фрагмент крупного надкрылья ПИН, № 2997/1897.

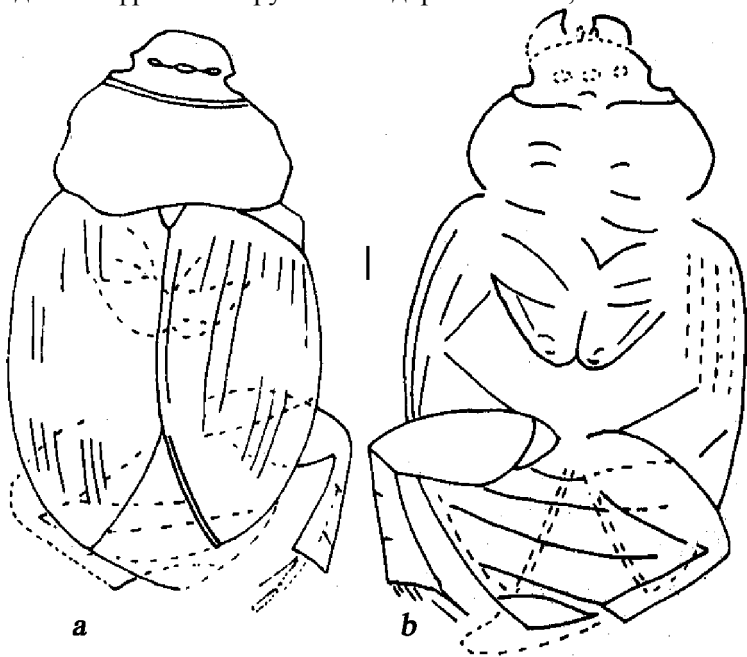


Рис. 53. *Antemnacrasa nigrimontana* (Nikolajev), голотип ПИН, № 2904/870: *a* – сверху, *b* – снизу. Прямая линия – 1 мм [По: Николаев, 1992]

Диагноз (рис. 53). Тело продолговато-овальное. Голова немного короче своей ширины. Наличник трапециевидный с широкозакругленными передними углами. На шве между наличником и лбом развиты три бугорка. Переднеспинка поперечная (в 2,5 меньше в длину, чем в ширину), с широко

закругленными боковыми краями; наибольшая ширина переднеспинки за ее серединой – чуть ближе к основанию. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки хорошо заметная. Щиток треугольный. Надкрылья с широко округленными боковыми краями. Тазики всех ног соприкасающиеся. Задние бедра расширены. Брюшко выдается назад за пределы надкрылий.

Размеры (мм): длина отпечатка (от вершины мандибул до вершины пигидия) – 17,2; наибольшая ширина – 9,2; ширина жука в плечах – \approx 8,8; длина головы (вместе с челюстями) – 2,6; длина переднеспинки – 3,1; наибольшая ширина переднеспинки – 6,5; длина надкрылья – 10,6; наибольшая ширина надкрылья – 4,7; наибольшая ширина среднего бедра – 1,5; длина заднего бедра – 4,7; его наибольшая ширина – 2,1; длина задней голени – 4,1; ширина вершинного среза задней голени – 1,0.

Сравнение. От других видов рода отличается крупными размерами тела и наличием 3 бугорков на лбу.

***Antemnacrossa albosulcata* Nikolajev 2004**

Название вида от *alba* (лат.) – белая и *sulcus* (лат.) – бороздка, по рисунку надкрылий, на которых выделяются бороздки белого цвета.

Материал. Голотип - ПИН, № 2384/575, отпечаток жука без головы и переднеспинки, с хорошо различимыми особенностями строения средних ног (в том числе заметны соприкасающиеся тазики и 2 кия на наружной стороне голени). Южный Казахстан (местонахождение Каратау), верхняя юра. Два паратипа найдены в том же местонахождении, что и голотип. Паратип ПИН, № 2997/1895 - прямой и обратный отпечатки надкрылья (рис. 46: *d*). Паратип ПИН, № 2997/1904; отпечаток жука без головы и переднеспинки очень плохой сохранности.

Диагноз (рис. 54). Среднего размера жук характерной для рода формы. Плечевые углы чуть больше прямых с широко округленной вершиной. Надкрылье продолговато-овальное; несет рисунок из светлых полос, которые, вероятно, связаны

с бороздками, и мелких белых пятен на промежутках бороздок. Средние тазики крупные, соприкасающиеся. Бедро средней ноги несколько длиннее голени, слабо расширено, его наибольшая ширина находится ближе к основанию, чем к вершине. Голень слабо расширена к вершине. Верхняя вершинная шпора средней голени лишь незначительно не достигает вершины второго членика лапки. Хорошо различимы лишь 2 первых членика средней лапки: первый – несколько длиннее второго.

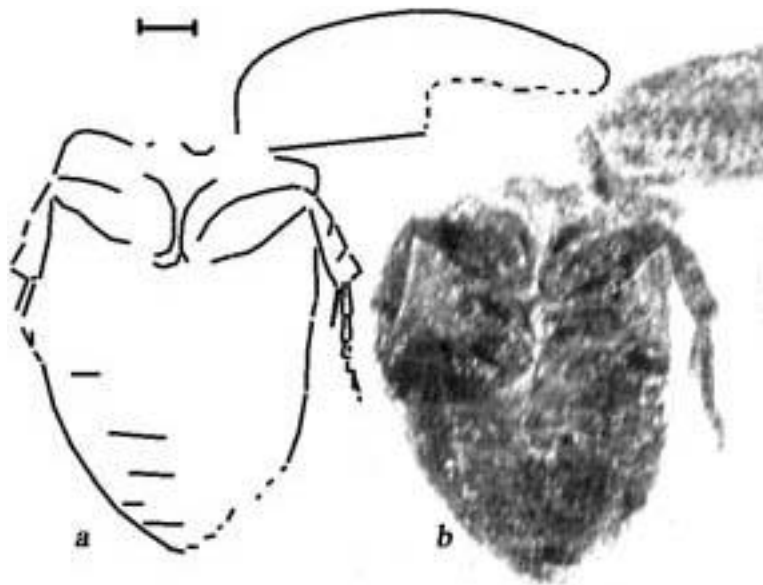


Рис. 54. *Antemnacrasa albosulcata* Nikolajev голотип ПИН, № 2384/575: *a* – рисунок, *b* – фотография отпечатка. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 2004]

Размеры (мм): ширина в плечах – 4,3-5,4; длина надкрылья – 7,2-10,0; его наибольшая ширина – 2,5-5,1. длина среднего бедра – 2,7; его наибольшая ширина – 1,0; длина средней голени – 2,0; ширина ее вершинного среза – 0,7; длина первого и второго члеников лапки равна

соответственно – 0,6 и 0,5. (Голотип – наиболее мелкий экземпляр.)

Замечания. Несмотря на то, что отпечатки принадлежат жукам, заметно различающимся размерами, они отнесены к одному виду.) Вариация размеров тела (в том числе и величины надкрылий) характерна для многих групп пластинчатоусых. В пользу мнения о принадлежности отпечатков одному виду свидетельствуют и находка в одном местонахождении, и однотипная окраска надкрылий. К сожалению, неполная сохранность практически всех отпечатков не позволяет провести равноценного сравнения соотношения пропорций отдельных частей тела (даже надкрылий) каждого из 3 экземпляров.

Сравнение. От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

***Antemnacrasa kazakhstanica* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида по месту находки.

Материал. Только голотип. Голотип - ПИН, № 2997/1896; почти полный, но сохранившийся лишь частично прямой и обратный отпечаток жука; Каратау; верхняя юра. К сожалению, голова сохранилась довольно плохо, но на отпечатке ясно различимы тазики всех ног и ряд других структур. Относительно слабо пропечатаны все части левой средней ноги, но довольно хорошо прослеживаются бедро и голень левой задней ноги.

Диагноз (рис. 55). Относительно небольшой жук. Тазики средних ног расположены под очень острым углом. Бедра средних и задних ног с продольным рядом относительно длинных щетинок, смещенным к заднему краю бедра. Вершина задней голени несет длинный ряд плотно расположенных коротких щетинок. Близ основания голени расположен очень короткий ряд таких же щетинок. Пигидий, как минимум, был направлен отвесно вниз или, скорее, даже несколько загибался вперед. [Положение пигидия, вероятно, было таким же, как сейчас наблюдается у ♂♂ большинства представителей рецентной трибы Onthophagini.]



Рис. 55. *Antennacrasa kazakhstanica* Nikolajev, sp. nov.; голотип ПИН, № 2997/1896: *a* – фотография отпечатка, *b* – рисунок. Прямая линия – 1мм

Размеры (мм): длина отпечатка – 12,6; длина передне-спинки по средней линии – ~2,6; длина надкрылья – 8,5; ширина надкрылья ~3,2; длина среднего бедра – 2,5; наибольшая ширина среднего бедра – 1,2; длина средней голени – 2,1; ширина вершинного среза средней голени – 0,95; длина средней лапки – 2,8; длина первого членика средней лапки – 1,2; длина заднего бедра (вместе с вертлугом) – 3,7; наибольшая ширина заднего бедра – 1,6; длина задней голени – 3,2.

Сравнение. От других видов рода, известных из юрского местонахождения Каратау, отличается размерами тела, довольно узкими и расположенными под острым углом тазиками средних ног, очень коротким килем при основании голени и сильно подогнутым под брюшко пигидием.

***Antemnacrossa picturata* (Nikritin, 1977)**

Название вида *picturata* (лат.) - расписная.

Материал. Голотип – ПИН, № 1989/2994, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита паратиры – отпечатки №№ 1989/2926 и 3064/850, а также экземпляры №№ 3064/933; 3064/7162; 4210/703; 4210/704.

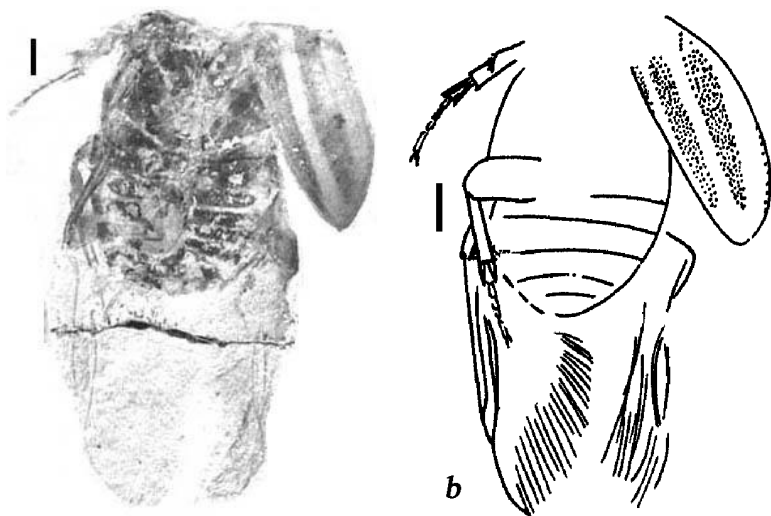


Рис. 56. *Antemnacrossa picturata* (Nikritin), голотип ПИН, № 1989/2994: *a* – фотография, *b* – рисунок отпечатка. Прямая линия – 1мм [По: Никритин, 1977; Николаев, 2004.]

Диагноз (рис. 56). Тело уплощенное, овальное, параллельностороннее. Голова заметно короче ширины, перед глазами с глубокой узкой вырезкой. Переднеспинка в 2,5 раза меньше в длину, чем в ширину. Щиток треугольный, немного длиннее ширины. Вершины бедер заметно заходят за боковые очертания тела. Бедра расширенные, веретеновидные. Передняя голень с тремя зубцами по наружному краю;

серединный – самый крупный. Средняя голень короткая, много короче бедра. Вершинные шпоры средней голени заметно различаются по длине: длинная – равна первому членику лапки; короткая – немного короче половины его длины. Шпоры задней голени одинаковой длины – большие, немного длиннее первого членика лапки. Средние и задние лапки едва длиннее голени. Надкрылья с неясными бороздками.

Размеры (мм): длина тела – 9,5-10,5; ширина жука – 4,5; длина головы – 1,8; длина переднеспинки – 1,2; длина надкрылья – 6,6; его наибольшая ширина – 2,8; длина крыла – 12,0; ширина среднего тазика – 0,9; ширина заднего тазика – 0,7; наибольшая ширина заднего бедра – 1,0; ширина вершинного среза средней голени – 0,75; длина вершинных шпор средней голени равна соответственно – 0,7; 0,3; длина члеников средней лапки равна соответственно – 0,7; 0,25; 0,3; 0,25 и 0,5 (без коготка); длина коготка – 0,25; длина задней голени – 1,95; длина каждой из вершинных шпор задней голени равна по – 1,1; длина члеников брюшка по средней линии равна соответственно – 0,7; 0,5; 0,5; 0,4 0,3 и 1,3.

Сравнение. От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

Antemnacrossa sulcata (Nikritin, 1977)

Название вида *sulcata* (лат.) - бороздчатая.

Материал. Голотип – ПИН, № 1668/1785, Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита, а также экземпляр № 3064/7180 в этом же местонахождении.

Диагноз (рис. 57). Тело широкоовальное. Голова почти равной длины и ширины; шире всего у глаз и на висках. Перед глазами развиты небольшие вырезки. Наличник широкий, с боков закругленный, спереди прямо обрезанный. Верхняя губа довольно длинная, вперед притупленная. Мандибулы с хорошо развитыми зубцами на вершине, сильно торчат из-под наличника. Переднеспинка поперечная, более

чем в 2 раза меньше в длину, чем в ширину; ее боковые края несколько закруглены. Бедра расширенные, длина передних бедер в 2,5 раза, а остальных – в 2 раза больше ширины. Средние и задние бедра несут по два ряда длинных волосков. Передняя голень с тремя зубцами по наружному краю; срединный – самый крупный. Голени средних и задних ног немного короче бедер. Вершинные шпоры средней голени равны по длине двум базальным членикам лапки; длинная шпора задней голени большая, равна трем базальным членикам лапки. Средние и задние лапки едва короче голени. Надкрылья с глубокими бороздками.

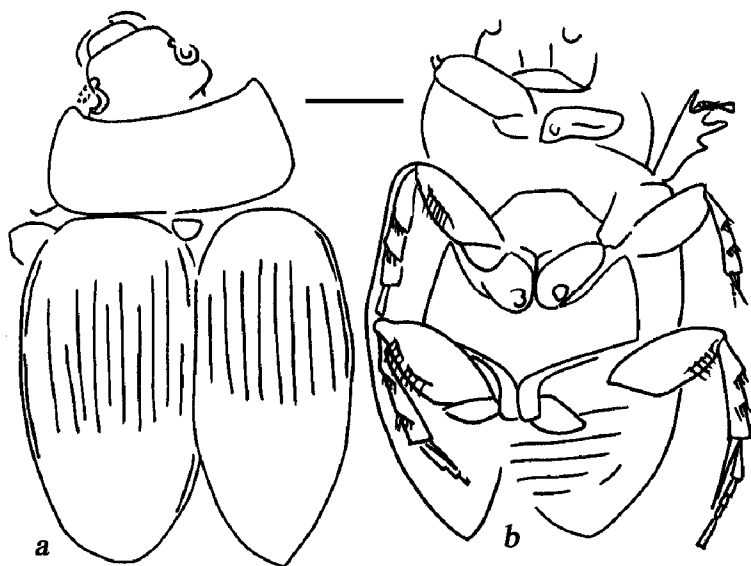


Рис. 57. *Antennacrassa sulcata* (Nikritin) голотип ПИН, № 1668/1785: *a* – сверху, *b* – снизу. Прямая линия – 1мм [По: Никритин, 1977.]

Размеры (мм): длина тела – 5,5-6,0; ширина – 2,5-3,0; длина головы – 1,2; длина переднеспинки по средней линии – 1,2; ее наибольшая ширина – 2,6; длина надкрылья – 3,6; его наибольшая ширина – 1,5; длина передней голени – 1,0; расстояние между ее вершинным и основным зубцами – 0,55;

длина члеников задней лапки равна соответственно – 0,4; 0,2; 0,2; длина вершинной шпоры задней голени – 0,8.

Сравнение. От всех видов трибы отличается мелкими размерами.

Замечание. Вид по формальным признакам отнесен к роду *Antemnacrasa*. Форма тела жука и пропорции его частей позволяют думать, что это не растительоядный вид, а сапрофаг.

***Antemnacrasa vitimensis* (Nikritin, 1977)**

Название вида по месту находки.

Материал. Описан по единственному почти полному отпечатку жука из местонахождения Байса в Забайкалье. [Голотип ПИН, № 1668/1805 (см. рис. 1h).] Возможно, этому же виду принадлежит прямой и обратный отпечаток жука без головы и переднеспинки (экземпляр ПИН, № 4210/5463, найденный в этом же местонахождении).

Диагноз (рис. 58). Тело широкоовальное, параллельно-стороннее. Голова поперечная, шире всего у глаз. Переднеспинка в 1,5 раза меньше в длину, чем в ширину. Щиток треугольный. Средние и задние бедра несут по два ряда длинных волосков. Передняя голень изогнутая; с тремя зубцами по наружному краю; вершинный – самый крупный. Средняя и задняя голени тонкие.

Размеры (мм): длина тела – 8,7; ширина жука в плечах – 4,5; длина головы – 1,2; длина переднеспинки по средней линии – 1,5; длина надкрылья – 6,2; его наибольшая ширина – 2,2; длина брюшка – 2,4.

Сравнение. От других видов трибы отличается относительно широким телом.

Замечание. Вид только по формальным признакам отнесен к роду *Antemnacrasa*. Вероятно, он, как и предыдущий вид, также мог быть сапрофагом.

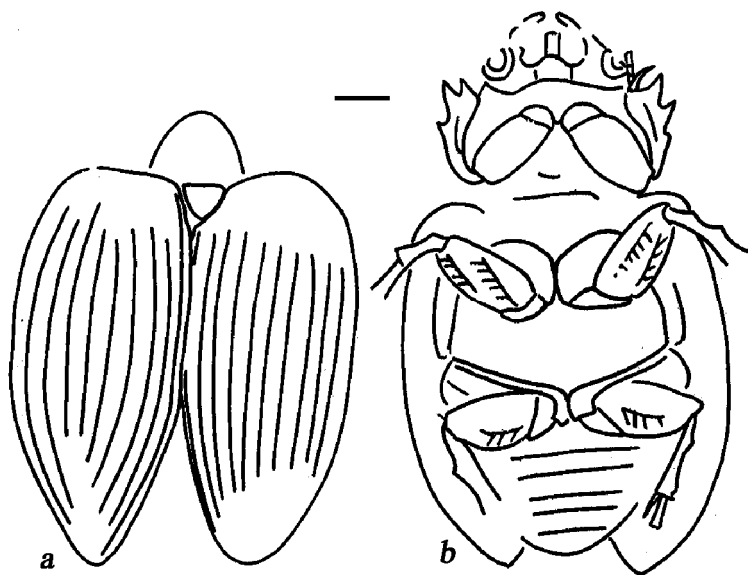


Рис. 58. *Antennacrassa vitimensis* (Nikritin) голотип ПИН, № 1668/1805: *a* – сверху, *b* – снизу. Прямая линия – 1мм [По: Никритин, 1977.]

***Antennacrassa maculata* (Nikolajev, 1992)**

Название вида: *maculata* (лат.) – пятнистая (по рисунку надкрылий).

Материал. Голотип - ПИН, № 4210/711, почти полный прямой и обратный отпечаток жука; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин-готерив, зазинская свита (см. рис. 58). Из этого же местонахождения известны еще два экземпляра этого вида №№ 4210/715, 4210/7172.

Диагноз (рис. 59). Тело продолговато-овальное. Верхняя губа и верхние челюсти хорошо видны сверху. Верхняя губа с прямым передним краем. Верхние челюсти с закругленными наружными краями. Передний край наличника прямой. Шов между наличником и лбом приподнят в виде кия, в середине

шва развит небольшой бугорок. Глаза частично разделены щечными выступами. Переднеспинка с закругленными боковыми краями и с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья с едва заметными бороздками в пришовной области. На правом надкрылье сохранился рисунок в виде коричневых пятен неправильной формы. Брюшко очень далеко выдается за вершины надкрылий (вероятно, посмертные изменения). Тазики всех ног соприкасающиеся. Вершина крыла с плавно изогнутым сектором радиуса, приближающимся к радиусу, расположенному по переднему краю крыла.



Рис. 59. *Antemnacrasa maculata* (Nikolajev) голотип ПИН, № 4210/711. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 1992; 2004.]

Размеры (мм): длина отпечатка (от переднего края верхней губы до вершины крыла) – 12,6; длина головы – 1,5, наибольшая ширина – 2,1. длина переднеспинки \approx 2, ее ширина \approx 3; длина надкрылья – 5; его наибольшая ширина – 2,4; длина крыла около 8,5.

Сравнение. От других видов рода отличается размерами и рисунком надкрылий.

***Antemnacrasa latitibialis* (Nikolajev, 1992)**

Название вида от *latus* (лат.) – широкий и *tibia* (лат.) – голень (отражает особенность строения задних голеней).

Материал. Только голотип - ПИН, № 3064/7145, почти полный прямой и обратный отпечаток жука без передней части головы и передних голеней; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, нижний мел, валанжинготерив, зазинская свита.

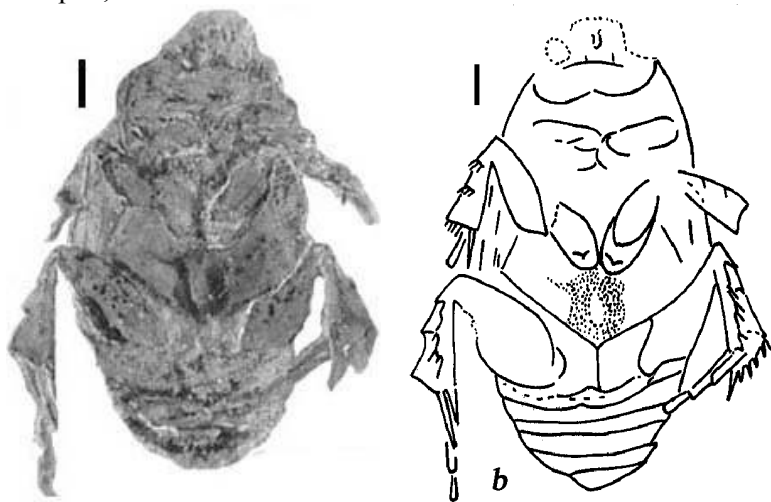


Рис. 60. *Antennacrasa latitibialis* (Nikolajev), голотип – ПИН, № 3064/7145: *a* – фотография, *b* – рисунок нижней стороны тела. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 1992; 2004.]

Диагноз (рис. 60). Тело продолговато-овальное. Переднеспинка с закругленными боковыми краями; ее наибольшая ширина ближе к основанию. Передние углы переднеспинки заостренные, задние – почти прямые. Тазики всех ног соприкасающиеся. Тазики средних ног относительно узкие, расположены под острым углом. Бедрa слабо расширены: отношение длины заднего бедра к его наибольшей ширине равно 2,7. Голени средних и задних ног с двумя поперечными килями по наружной стороне, треугольно расширены к вершинам. Отношение длины конечного среза задней голени к наибольшей длине голени равно 0,375. Вершинные шпоры задней голени длиннее половины длины голени.

Размеры (мм): длина отпечатка – 8,6; наибольшая ширина (без ног) – 4,5; длина переднеспинки – 1,8, ее наибольшая ширина – 3,7; длина надкрылья – 5,7; длина задней голени – 2,3.

Сравнение. От других видов рода отличается очень широкими голеньями задних ног и длинными вершинными шпорами.

***Antemnacrassa magna* Nikolajev, 2004**

Название вида magna (лат.) – крупная (наиболее крупный вид рода не только в местонахождении Байса, но и среди всех азиатских видов).

Материал. Голотип - ПИН, № 3064/947, отпечаток фрагмента надкрылья; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжинготерив, зазинская свита. В этом же местонахождении найдены имеющие похожую окраску и размеры фрагменты надкрылий ПИН, №№ 3064/890; 3064/956; 3064/7147, которые также могут принадлежать этому виду.

Описание (рис. 46 е). Продолговато-овальное надкрылье с закругленной вершиной. Основной фон базальной части надкрылья темный; на нем развиты отдельные светлые пятна; в дистальной части надкрылья светлые пятна становятся многочисленными (основной фон вершины надкрылья – светлый).

Размеры: длина надкрылья – 13,4 мм.

Замечания. Вид условно отнесен к роду *Antemnacrassa*.

Сравнение. От других видов рода отличается рисунком надкрылий и крупными размерами.

***Antemnacrassa nebulosa* Nikolajev, 2004**

Название вида nebulosa (лат.) – туманная (из-за очень “размытого” рисунка надкрылий).

Материал. Только голотип - ПИН, № 1668/1809, отпечаток надкрылья; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский

район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, нижний мел, валанжин-готерив, зазинская свита.

Диагноз. Описание (рис. 46: *h*). Продолговато-овальное надкрылье с закругленной вершиной. Рисунок надкрылья состоит из продольных светлых полос на тусклом сером фоне.

Размеры (мм): длина надкрылья – 7,2 мм; его наибольшая ширина – 3,1 мм.

Замечания. Вид условно отнесен к роду *Antemnacrasa*.

Сравнение. От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

***Antemnacrasa geminata* Nikolajev, 2004**

Название вида geminatus (лат.) – парный, по сдвоенным светлым полосам на надкрыльях; вероятно, этот рисунок связан с бороздками.

Материал. Голотип - ПИН, № 2385/1055, отпечаток надкрылья; Забайкалье, Читинская область, Читинский район, Елизаветинская впадина, бассейн реки Оленгуй, падь Семен, (местонахождение Падь Семен), нижний мел, аргунская свита. Все паратипы найдены в том же местонахождении, что и голотип: ПИН, №№: 2385/1061; 2385/1080; 2385/1090; 2385/1093 - полные отпечатки надкрылья; ПИН, № 2385/1080 – отпечаток части надкрылья.

Диагноз (рис. 46: *f*). Продолговато-овальное надкрылье с довольно острой вершиной. Несет рисунок из сдвоенных попарно светлых полос, которые хорошо различимы лишь в базальной части надкрылья и обрываются, немного не доходя до вершинной трети его длины. Чуть отступя от основания надкрылья между этими светлыми полосками начинают прослеживаться светлые пятна; середина наиболее крупных из них затемнена. К вершине надкрылья светлые пятна становятся многочисленными.

Размеры (мм): длина надкрылья – 8,0-11,1; его наибольшая ширина – 3,7-5,1. У голотипа эти размеры равны соответственно – 9,1 и 4,2.

Замечания. Вид условно отнесен к роду *Antemnacrossa*. Вариация размеров надкрылья и его окраски, вероятно, отражает фенотипическую изменчивость (то есть эти признаки не являются таксономическими).

Сравнение. От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

***Antemnacrossa punctata* (Ponomarenko, 1986)**

Название вида punctata (лат.) – пунктированная, по рисунку надкрылий из светлых пятен.

Материал. Голотип - ПИН, № 3149/978, позитивный и негативный отпечатки жука без головы и дистальных частей ног; Западная Монголия, Гурван-Эрэний-Нуру; гурванэрэнская свита.

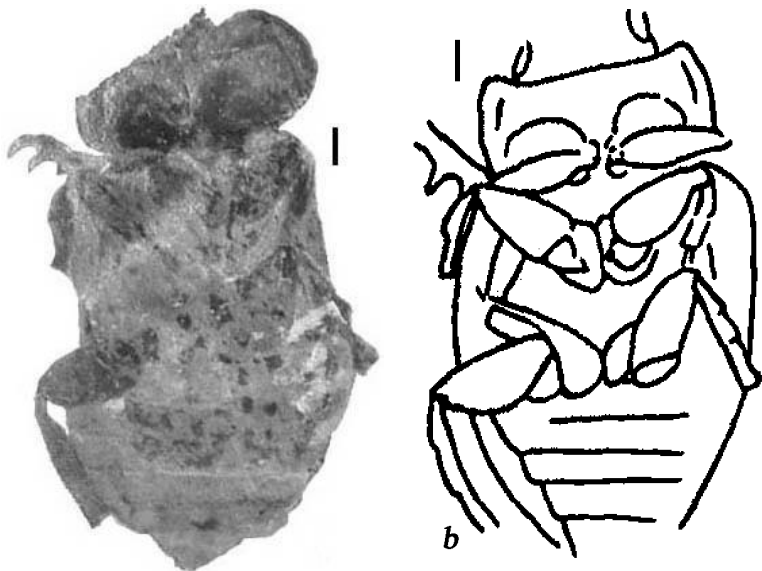


Рис. 61. *Antemnacrossa punctata* (Ponomarenko), голотип ПИН, № 3149/978: *a* – фотография, *b* – рисунок нижней стороны тела. Прямая линия – 1 мм [По: Пономаренко, 1986; Николаев, 2004.]

Диагноз (рис. 61). Тело уплощенное. Переднеспинка в длину в 2 раза меньше, чем в ширину, на боках округлена, вперед почти не сужена. Щиток большой, треугольный, его

длина больше ширины. Задние тазики большие, их приподнятая часть образует острый угол, оттянутый назад и вбок. Бедра короткие и широкие, средние и задние немного длиннее передних. Длина передних бедер больше ширины; длина средних и задних меньше, чем вдвое больше ширины. Наиболее широкая часть передних бедер перед вершиной, средних – у основания, задних – близ середины. Средняя голень немного короче бедра, задняя – чуть длиннее его, изогнутая; кили на средних и задних голенях небольшие. Надкрылья широкие, уплощенные, суженные в вершинной трети, их наружный край окаймленный, вершина почти прямоугольная. На диске надкрылий довольно крупные округлые светлые пятна, организованные в 4-5 неправильных продольных рядов.

Размеры (мм): длина жука около 16; длина надкрылья – 9,0; ширина – 5,0.

Сравнение. От других видов рода отличается размерами.

***Antemnacrasa albomaculata* Nikolajev, 2004**

Название вида от *albus* (лат.) – белый и *macula* (лат.) – пятно, по рисунку из светлых пятен на надкрыльях.

Материал. Голотип – ПИН, № 4271/212, прямой и обратный отпечаток надкрылья; Монголия, Баян-Хонгорский аймак, юго-восточные склоны горы Их-Богдо, 53 км севернее Сомона Баян-Лэг, юго-западнее Цаган-Обо (местонахождение Шар-Тологой); нижний мел.

Диагноз (рис. 46: g). Продолговато-овальное надкрылье с несколько сближенными попарно бороздками и плавно закругленной вершиной. Несет рисунок из темных и светлых полос; на темных полосах хорошо различимы небольшие округлые белые пятна.

Размеры (мм): длина надкрылья – 8,3; его наибольшая ширина – 3,8.

Замечания. Вид условно отнесен к роду *Antemnacrasa*.

Возможно, этому же виду принадлежит экземпляр ПИН, № 4271/216, отпечаток сомкнутых надкрылий жука из того же местонахождения. Надкрылья отличаются несколько меньшими размерами. К сожалению, плохая сохранность

отпечатка делает нецелесообразным его описание или подробное сравнение с отпечатком *A. albomaculata*.

Сравнение. От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

Antemnacrossa incerta (Ponomarenko, 1990)

Название вида incerta (лат.) – неясная.

Материал. Голотип - ПИН, № 4087/11, позитивный практически полный отпечаток жука из нижнемелового местонахождения Цаган-Нур в Монголии (тургинская свита). Как предполагал А.Г.Пономаренко (1990), к этому же виду можно отнести ряд отпечатков из местонахождений в России: Турга [экземпляры №№ 1742/144, 1742/147 (тургинская свита)]; Карбон [экземпляр № 1847/464 (гидаринская свита)]; Павловка [экземпляр № 1846/85 (гидаринская свита)].

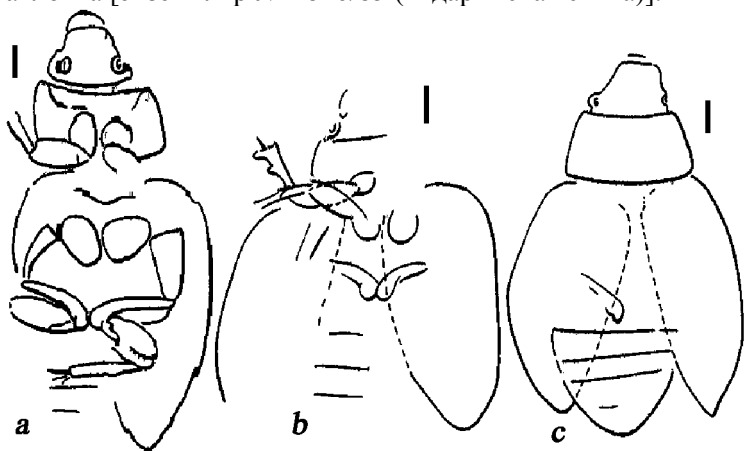


Рис. 62. *Antemnacrossa incerta* (Ponomarenko): *a* – голотип ПИН, № 4078/11, *b* – экземпляр ПИН, № 1742/144, *c* – экземпляр ПИН, № 1846/85. Прямая линия – 1мм [По: Пономаренко, 1990.]

Диагноз (рис. 62). Тело уплощенное и удлиненное. Голова примерно равной длины и ширины, шире всего на затылке и у глаз. Верхняя губа длинная и широкая, наличник спереди округлен. Переднеспинка в длину в 1,6 раза меньше, чем в ширину, на боках округлена, вперед и назад заметно

сужена. Переднегрудка немного короче передних тазиков. Среднегрудка немного короче средних тазиков. Средние тазики большие, косые. Заднегрудь в длину в 2,5 раза меньше, чем в ширину. Надкрылье гладкое, симметрично заостренное. Передние и задние бедра вздутые, их длина почти вдвое больше ширины. Передняя голень довольно длинная и слабо расширенная, близ основания без зубцов. Заднее бедро с несущей ряд щетинок бороздкой.

Размеры (мм): длина жука – 11; ширина – 5; длина надкрылья – 7.

Замечания. Вид условно отнесен к роду *Antemnacrossa*. Форма тела жука и пропорции его частей заставляют сомневаться в принадлежности вида к роду, однако плохая сохранность голотипа не позволяет найти признаков, чтобы уточнить положение вида в системе.

При описании вида А.Г. Пономаренко (1990) отметил, что «задняя голень неширокая с одним поперечным ребром близ середины». Я считаю, что за поперечный киль на голени был принят внутренний край надкрылья, пропечатавшийся и на голени. К сожалению, мне не удалось найти следов поперечных килей голени. Если задняя голень действительно с одним поперечным килем (или не несет ни одного киля), то жук должен рассматриваться как представитель отдельного рода.

Сравнение. От других видов рода отличается узким, сильно вытянутым телом, сильнее суженной головой, более длинной и сильнее суженной вперед и назад переднегрудью, длинными и узкими передними голеними.

Род *Mesaclopus* Nikolajev, 1992

Типовой вид – *Holcorobeus (Mesaclopus) mongolicus* Nikolajev, 1992; верхняя юра – низы нижнего мела; Монголия.

Диагноз. Верхние челюсти и верхняя губа выступают перед наличником. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья с тонкой пришовной бороздкой и 10 точечными бороздками. Тазики средних ног

соприкасающиеся. Передние голени с 3 зубцами по боковому краю. Вершинная шпора передней голени редуцирована. Средние и задние голени с двумя поперечными киями. Вершинные шпоры средних и задних голеней сближены и расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Лапки средних и задних ног лишь незначительно длиннее голеней. Коготки всех ног простые, тонкие, слабо изогнутые.

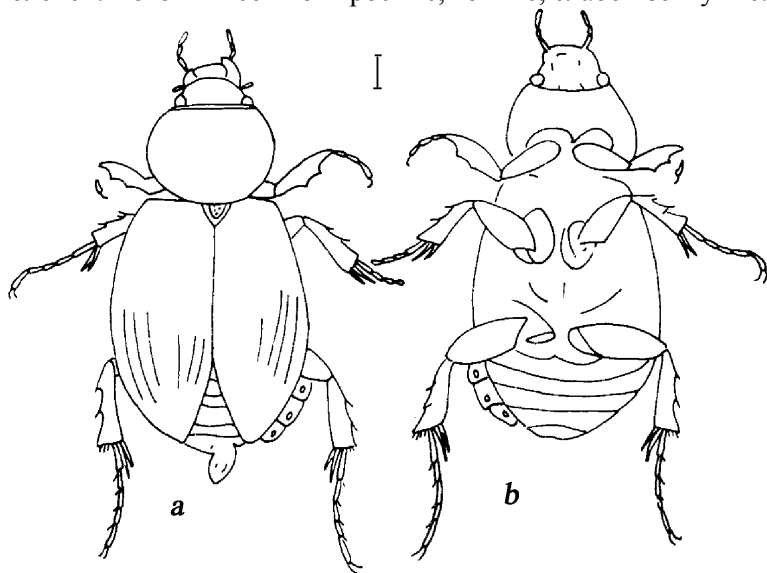


Рис. 63. *Mesaclopus mongolicus* (Nikolajev); голотип ПИН, № 3695/209. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 1992.]

Видовой состав. Род монотипичный.

Замечание. Род можно рассматривать как производный от *Antemnacrasa*.

***Mesaclopus mongolicus* (Nikolajev, 1992)**

Название вида. От страны, в которой он найден.

Материал. Голотип - ПИН, № 3965/209, позитивный и негативный практически полный отпечаток жука превосходной сохранности; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, 70 км к юго-западу от Саин-Шанд, гора Хутел-Хара

(местонахождение Хутел-Хара); верхняя юра – низы нижнего мела. Два паратипа из того же местонахождения: ПИН, №№: 3965/196 (отпечаток почти полного жука) и 3965/211 (отпечаток части надкрылья).

Диагноз (рис. 63). Тело продолговато-овальное. Мандибулы с широко закругленными боковыми краями. Верхняя губа короткая, широкая, со слабо закругленным передним краем. Наличник короткий, трапециевидный с широко закругленными передними углами. Переднеспинка в длину в 1,6 раза меньше, чем в ширину, на боках округлена; задние углы не выражены. Бедра слабо расширены: их длина примерно в 2,5 раза больше наибольшей ширины. Передняя голень с 3 зубцами по боковому краю и с продольной бороздкой по верхней плоскости. Передняя лапка равна длине голени; средняя и задняя – несколько длиннее голеней соответствующих ног. Четыре первых членика задней лапки мало отличаются по длине друг от друга и от более длинной вершинной шпоры задней голени; пятый членик – несколько длиннее.

Размеры (мм): длина отпечатка (от вершины мандибул до вершины гениталий) – 13,4; ширина жука в плечах – 4,9; длина головы – 1,4; ее наибольшая ширина – 2,7; длина переднеспинки по средней линии – 2,69; наибольшая ширина переднеспинки – 4,6; длина надкрылья – 7,7; ширина надкрылья – 3,1; длина переднего бедра – $\approx 2,1$; его наибольшая ширина – 0,75; длина среднего бедра – 2,75; его наибольшая ширина – 1,9; длина заднего бедра – 2,8; его наибольшая ширина – 1,9; длина передней голени – 1,9; длина средней голени – 1,9; длина задней голени – 2,5; длина пятого членика передней лапки (вместе с коготками) – 0,9 (каждый из предыдущих члеников примерно в 2 раза короче); длина члеников средней лапки равна соответственно – 0,8; 0,5; 0,4; 0,4 и 0,7 (без коготков); длина члеников задней лапки равна соответственно – 0,9; 0,6; 0,6; 0,5 и 0,9 (без коготков); длина коготков – 0,45.

Триба Aclopinі Milne-Edwards, 1850

Типовой род Aclopus Erichson, 1835.

Диагноз. Наличник короткий, с закругленным передним краем. Глаза частично разделены щечными выступами. Усики 9-члениковые с трехчлениковой булавой. Передние голени без вершинной шпоры. Средние и задние голени современных видов с одним поперечным килем по наружной стороне. Коготки обычно простые, нерасщепленные, но у монотипичного рода *Xenaclopus* Aggou с Борнео внутренний коготок глубоко расщеплен. Брюшко с 6 видимыми стернитами.

Состав. Четыре олиготипичных рецентных рода, включающих всего 19 видов в южном полушарии (Allsopp, 1983) и два рода в мезозое Азии. Представители рецентных родов известны из Южной Америки (2 рода) и по одному роду из Борнео и Австралии (преимущественно с севера континента).

Род *Juraclopus* Nikolajev, 2005

Типовой вид - *Juraclopus rohdendorfi* Nikolajev, 2005; верхняя юра; Казахстан.

Диагноз. Верхняя губа узкая, треугольная; ее вершина достигает вершины челюстей. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Тазики всех ног соприкасающиеся. Лапки не длиннее (или лишь незначительно длиннее) голеней.

Видовой состав. Род монотипичный.

Замечание. Род можно рассматривать как дериват *Holcorobeus* или *Antemnacrasa* и исходную форму для рецентных родов Aclopinі.

***Juraclopus rohdendorfi* Nikolajev, 2005**

Название вида. Патроним в честь известного российского энтомолога Бориса Борисовича Родендорфа, внесшего большой вклад в развитие современной палеоэнтомологии.

Материал. Только голотип. Голотип - ПИН, № 2384/570; почти полный позитивный отпечаток жука; Каратау; верхняя юра.

Диагноз (рис. 64). Относительно небольшой жук. Мандибулы длинные и узкие, с закругленным наружным краем. Булава усика крупная. Глаза крупные, выпуклые, не разделены (или лишь незначительно разделены) щечным выступом. Переднеспинка с заостренными передними и широко закругленными задними углами; ее боковые края равномерно выпуклые. Надкрылья лишь со следами бороздок, вероятно, их было не более 10 на каждом надкрылье.

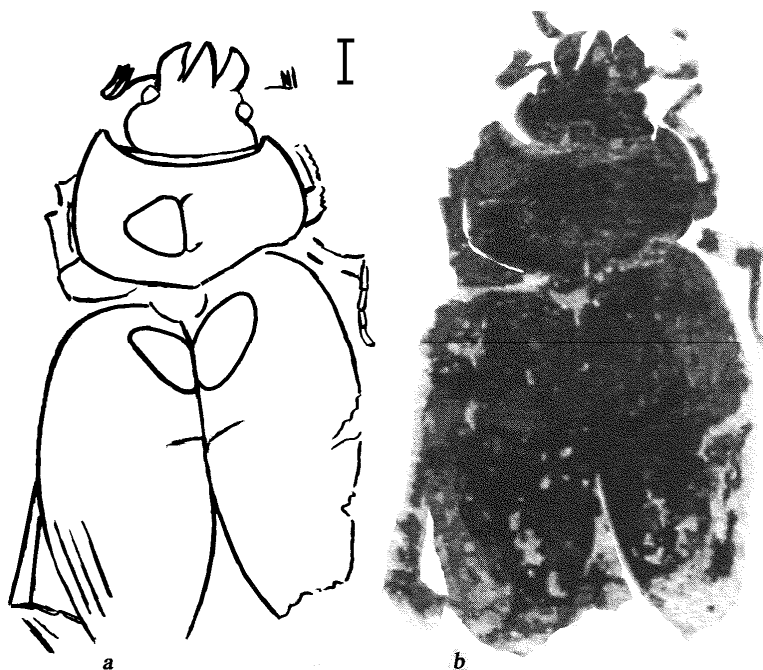


Рис. 64. *Juraclopus rohdendorfi* Nikolajev, 2005, голотип ПИН, № 2384/570: *a* - рисунок; *b* - фото. Прямая линия - 1мм [По: Николаев, 2005.]

Размеры (мм): длина отпечатка (от вершины верхней губы до вершин надкрылий) - 10.6; ширина в плечах - 5.1;

длина головы (от вершины верхней губы до кожистой перепонки переднеспинки) – 2.0; ширина головы (между вершинами глаз) – 1.9; длина верхней мандибулы – 0.8; длина верхней губы – 1.0; длина булавы усика – 0.7; длина переднеспинки по средней линии – 2.1; наибольшая ширина переднеспинки – 5.0; длина надкрылья – 6.3; длина задней голени – 2.9; длина четырех первых члеников средней лапки – 1.5. Название вида. Патроним в честь известного российского энтомолога Бориса Борисовича Родендорфа, внесшего большой вклад в развитие современной палеоэнтомологии.

Род *Cretaclopus* Nikolajev, 2004

Типовой вид – *Geotrupoidea longipes* Ponomarenko, 1986; нижний мел; Монголия.

Диагноз. Форма тела продолговато-овальная. Мандибулы не скрыты под наличником и видны сверху. Тазики всех ног соприкасающиеся. Средние и задние голени с двумя поперечными киями. Ноги длинные; средние и задние бедра выходят за боковые очертания тела. Лапки средних и задних ног значительно ($\approx 1,5$ раза) длиннее голеней. Надкрылья со слабыми точечными бороздками.

Видовой состав. Род монотипичный.

Систематическое положение. К трибе *Asclorini* отнесен из-за очень длинных лапок, свойственных рецентным представителям подсемейства.

Замечание. К сожалению, ротовые органы прослеживаются на отпечатке очень плохо, поэтому строение верхней губы остается неизвестным. Если прослеживаемая на отпечатке структура оставлена верхней губой, то губа была узкой, треугольной, но относительно короткой (не превышала длину мандибул). Но возможно, описанная выше структура – не верхняя губа, а лишь отпечаток внутренних краев мандибул.

***Cretaclopus longipes* (Ponomarenko, 1986)**

Название вида. Отражает особенности строения ног.

Материал. Известен по единственному позитивному и негативному практически полному отпечатку жука из Западной Монголии (Кобдосский аймак, 8 км к северу от сомона Мянгад, нижний мел, гурванэрэнская свита). Голотип - ПИН, № 3152/4304. Предполагается (Пономаренко, 1986), что этому виду принадлежит также отпечаток надкрылья из того же местонахождения № 3152/1300.

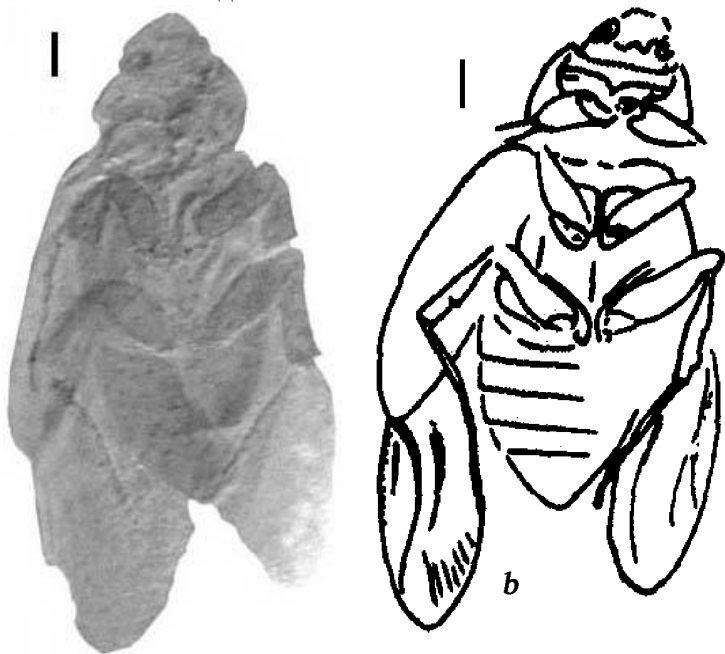


Рис. 65. *Cretaclopus longipes* (Ponomarenko), голотип ПИН, № 3152/4304. Прямая линия – 1мм [По: Пономаренко, 1986; Николаев, 2004.]

Диагноз (рис. 65). Тело вытянуто-овальное, его длина почти вдвое больше ширины. Голова слабо поперечная, шире всего у глаз. Переднеспинка поперечная, ее длина в 1,7 раза меньше ширины, на боках округлена. Средние тазики косые, почти равной длины и ширины. Заднегрудь в длину более,

чем вдвое меньше, чем в ширину. Задние тазики довольно большие, их передняя часть узкая, плавно оттянутая назад. Длина передних бедер вдвое больше ширины; средних – втрое; задних – более чем втрое больше ширины; наибольшая ширина бедер в базальной трети. Задняя голень немного короче бедра, расширена к вершине, с двумя поперечными килями. Задние лапки очень длинные, первый членок лишь немного короче голени, вся лапка почти вдвое длиннее голени. Последний стернит брюшка треугольный, почти вдвое длиннее остальных. Надкрылье шире всего в базальной трети, отсюда равномерно сужено, на диске с бороздками без заметных точек.

Размеры (мм): длина жука до вершины надкрылий – 9,1, до вершины брюшка – 9,6; ширина в плечах – 5; длина надкрылья – 7,0, ширина – 2,4.

Систематическое положение подсемейства. Ранг Aclopiinae как группы равного ранга с богатыми видами подсемействами группы pleurosticti не вызывает сомнений, однако положение группы внутри надсемейства не столь очевидно. Анализ ДНК показал непосредственную близость Aclopiinae с подсемействами Orphninae и Allidiostomatinae и несколько более отдаленное родство с видами подсемейств группы pleurosticti (см. fig. 1-2: Okampo & Hawks, 2006).

Ряд морфологических признаков, которые положены в основу систематики ископаемых пластинчатоусых жуков, проявляет тенденцию к параллельной изменчивости также и внутри многих рецентных таксонов высокого ранга. Один из таких признаков – положение тазиков средних ног. Я считаю, что расставленные средние тазики являются плезиоморфией. Если это предположение верно, то уже в верхней юре обитали высокоспециализированные представители подсемейства, характеризующиеся соприкасающимися тазиками средних ног (*Juraclopus rodendorfi*, *Antemnacrasa nigrimontana*, *A. albosulcata*). Напротив, виды с расставленными тазиками средних ног, вероятно, уже в это время являлись эволюционными реликтами. Кроме типового вида *Holcorobeus*, расставленные тазики удалось различить на

отпечатках только одного вида, отнесенного ранее к этому роду. Оба вида найдены в нижнемеловом местонахождении Байса в Бурятии. Еще один вид, который характеризуется расставленными тазиками средних ног, описан из нижнего мела Монголии как представитель монотипичного рода. Это *Mongolrobeus zherikhini*.

Второй часто варьирующий у ряда групп пластинчатоусых признак - число поперечных килей на голенях средних и задних ног. К сожалению, на многих отпечатках мезозойских *Ascloripinae* модальность этого признака не удается проследить. Как правило, развиты два киля. Один киль отмечен только для одного из ископаемых видов *Holcorobeini*. Это упомянутый выше *Mongolrobeus zherikhini*. Я считаю, что в трибе *Holcorobeini* и у видов с неразделенными средними тазиками (линия *Antemnacrassa*) также следует ожидать находку видов, у которых развит лишь один поперечный киль. [Этот признак достаточно «весом», поэтому для такого вида должен быть установлен таксон ранга рода.] К сожалению, не удается проследить число поперечных килей на голенях у ископаемых видов трибы *Ascloripini*. У рецентных видов номинативной трибы развит только один киль. Скорее всего, именно эта модальность характерна и для мезозойских видов.

Таким образом, наибольшим набором плезиоморфий обладали виды рода *Holcorobeus*: не видоизмененные ротовые органы, расставленные тазики средних ног, два поперечных киля на голенях средних и задних ног и наличие вершинной шпоры на передних голенях. Незначительное число видов этого рода, а также небольшое количество найденных отпечатков можно рассматривать как свидетельство того, что уже в юре подсемейство было представлено высокоспециализированными видами *Ascloripinae*, характеризующимися большим набором апоморфий, а род *Holcorobeus* был эволюционным реликтом. Датированная нижним мелом находка относительно “примитивных” представителей *Ascloripinae*, - возможно, свидетельство начавшегося экологического кризиса. Как известно, именно в

«неблагополучные» времена наблюдается временное увеличение численности отдельных реликтовых форм.

Экологические особенности *Ascloripinae*. О важной роли *Ascloripinae* в биоценозах мезозоя говорит обнаружение уже в верхней юре представителей двух триб, большое число видов трибы *Holcogobeini* во многих местонахождениях и значительное количество остатков ряда ее представителей.

Все достаточно хорошо сохранившиеся отпечатки надкрылий «украшены» рисунком. Это, вероятно, свидетельствует о дневном образе жизни, а рисунок – часть «покровительственной» окраски, призванной «спрятать» жука от хищников (рис. 46).

Для *Ascloripinae*, в том числе и мезозойских, характерна жизненная форма фитофилов. Хорошо развитые мандибулы большинства видов можно рассматривать как свидетельство их питания живыми растительными тканями. Поскольку в мезозое подсемейство было процветающей группой (это подтверждает большое количество найденных отпечатков), логично предположить, что его виды питались на доминирующих в этот период голосеменных. Длительная коэволюция голосеменных растений и питающихся ими многочисленных видов *Ascloripinae* неизбежно должна была привести к узкой пищевой специализации этих жуков (как к отдельным видам кормового растения или даже его органам, так и к химизму состава пищи). Имаго, вероятно, объедали вегетирующие части растений, а личинки грызли живые корни или поедали растительный детрит. Коренная перестройка растительности неизбежно должна была привести к вымиранию большинства представителей подсемейства, которые стали узко специализированными видами. Они уступили место видам-ценофобам, которые смогли приспособиться к питанию покрытосеменными. В роли эксплерентов на границе мезозоя-кайнозоя выступили преимущественно представители группы *pleurosticti*. В нижнем меле они были представлены небольшим числом форм (Николаев, 1998*a-b*), но после смены флор именно эти виды получили возможность для быстрой эволюции.

Смена растительности, однако, могла пройти сравнительно «безболезненно» для видов-афагов, имаго которых не питались, а личинки питались не живыми тканями корней растений, а растительным детритом. Немногочисленные виды-афаги *Ascloripinae*, личинки которых развивались за счет растительного детрита, просто «не заметили» смену растительности на границе мезозоя-кайнозоя. Это можно объяснить тем, что растительные остатки и более «древних» голосеменных, и «завоевавших сушу» покрытосеменных при развитии на них микофлоры и превращении остатков растений обеих групп в детрит, становятся химически идентичными. Рецентные представители подсемейства сохранились лишь на окраине некогда громадного ареала группы и представлены небольшим числом родов и видов (что характерно именно для реликтовых групп). О возникновении афагии имаго уже у мезозойских видов подсемейства говорят сильно измененные ротовые органы *Juraclopus*, которыми невозможно принимать пищу (Николаев, 2004).

Предполагается, что именно афагия имаго позволила «пережить» видам *Ascloripinae* вымирание растений, которыми питались их предки во время коренной перестройки растительности суши на границе мезозоя и кайнозоя.

Подсемейство Cretomelolonthinae Nikolajev, 1998 (stat. n.)

Типовой род Cretomelolontha Nikolajev, 1998.

Диагноз. Верхняя губа и мандибулы не скрыты под наличником. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья не полностью прикрывают пигидий. Сильно склеротированный пигидий направлен отвесно вниз. Жилкование крыльев характеризуется свободными (не соединяющимися друг с другом в дистальной части крыла) первой и третьей ветвями радиальной жилки. Тазики средних ног соприкасающиеся. Задние тазики менее широкие, чем бедра. Средние и задние голени с единственным поперечным килем на наружной поверхности. Шпоры средних и задних голеней расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Брюшко с шестью видимыми стернитами. По крайней мере, две пары последних брюшных дыхалец смещены на стерниты брюшка.

Состав. Единственный род в нижнем меле Забайкалья.

Род Cretomelolontha Nikolajev, 1998

Название рода от мелового периода, где обитал вид, и современного рода *Melolontha*.

Типовой вид - *Cretomelolontha transbaikalica* Nikolajev, 1998; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Среднего размера жуки. Тело продолговато-овальное. Верхняя губа короткая и широкая. Наличник короткий с прямым передним краем. Глаза частично разделены щечными выступами. Щиток треугольный со слабо закругленными боковыми краями. Надкрылья без бороздок. Базальная мембрана наружного полового аппарата ♂ заметно длиннее парамер. Другие признаки повторяют признаки подсемейства.

Видовой состав. Род монотипичен.

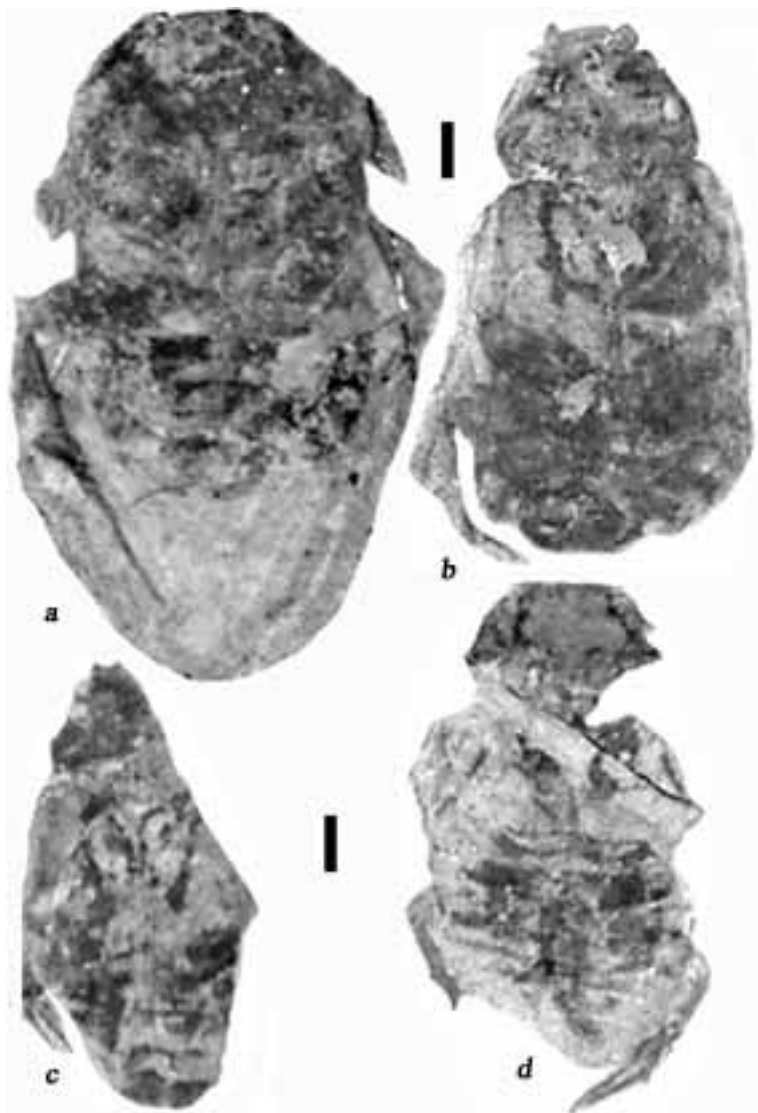


Рис. 66. *Cretomelolontha transbaikalica* Nikolajev: *a* - голотип ПИН, № 3064/7156; *b* - паратип ПИН, № 3064/7160; *c* - паратип ПИН, № 3064/7166; *d* - паратип ПИН, № 4210/713. Прямая линия – 1мм

Cretomelolontha transbaikalica Nikolajev, 1998

Название вида по месту находки.

Материал. Четыре отпечатка (рис. 66) из одного местонахождения: Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местона-



Рис. 67. *Cretomelolontha transbaikalica* Nikolajev, голотип ПИН, № 3064/7156. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 1998а.]

Замечание. Принадлежность всех экземпляров одному виду вызывает большие сомнения, но весьма неравноценная сохранность частей тела на каждом из отпечатков не позволяет провести корректного сравнения соотношения пропорций отдельных частей тела.

Диагноз (рис. 67). Тело продолговато-овальное. Мандибулы короткие, но при сомкнутых челюстях их вершины несколько выдавались перед верхней губой. Верхняя губа короткая, поперечная, ее передний край прямой. Наличник трапецевидный, с прямым передним краем и слабо округленными вершинами передних углов. Глаза частично разделены щечными выступами. В середине лба заметны 3 невысоких круглых бугорка. Передние углы

хождения Байса, нижний мел, валанжин-готерив, за-
зинская свита. Голотип
ПИН, № 3064/7156 –
отпечаток большей части
тела жука с головой,
вдавленной в перед-
негрудь. Паратипы: №
3064/7160 - отпечаток жука
с ясно видимой головой, №
3064/7166 – отпечаток с
отколотой левой стороной
передней части тела; №
4210/713 – отпечаток самца
плохой сохранности, но с
пропечатанным наружным
половым аппаратом. (Каж-
дый отпечаток, за исклю-
чением № 3064/7166, пози-
тивный и негативный.)

переднеспинки острые, задние – широко закругленные; боковые края; переднеспинки плавно округлены. Бороздки на надкрыльях не прослеживаются. Вершинные шпоры голени задних ног длиннее первого членика лапки. Членики средних и задних лапок мало отличаются друг от друга по длине. Коготки средних лапок простые.

Размеры (мм): длина жука от вершины мандибул до основания пигидия – 9,0; длина мандибул – 0,6; длина верхней губы – 0,6; ее ширина – 1,0; ширина переднеспинки – 3,5; ширина жука в плечах – 3,7-4,2; длина надкрылья – 5,5-6,1; наибольшая ширина надкрылья – 2,2-2,6; наибольшая ширина среднего тазика – 0,85; наибольшая ширина заднего тазика – 1,0; наибольшая ширина заднего бедра – 1,1-1,15; длина передней голени – 2,6; длина задней голени – 2,0; ширина вершинного среза задней голени – 0,7-0,8; длина вершинной шпоры задней голени – 1,0-1,25; длина задней лапки – 3,2; длина члеников задней лапки равна соответственно – 0,8; 0,6; 0,5; 0,5; 0,8 (0,5 без коготков); длина базальной мембраны наружного полового аппарата – 2,25; длина парамер – 0,75.

Систематическое положение подсемейства. Группа была описана как одна из триб подсемейства Melolonthinae s. lato. Основанием для этого послужило, прежде всего, положение дыхалец брюшка. Однако место группы среди других таксонов pleurosticti неясно. Отсутствие сведений о модальности ряда признаков, имеющих большой вес при построении системы, затрудняет уточнить ее родственные связи. Комплекс апоморфий (положение дыхалец брюшка, сближенные вершинные шпоры и один поперечный киль на голених) и плезиоморфий (не скрытые под наличником мандибулы и свободные радиальные жилки в дистальной части крыла) позволяет рассматривать группу только как сестринский таксон любого из таксонов группы семейства (триба, подсемейство) в составе семейства Cetoniidae. Следовательно, ее ранг следует повысить до статуса подсемейства - Cretomelolonthinae **stat. n.**

Подсемейство *Sericinae* MacLeay, 1819

Типовой род *Serica* MacLeay, 1819.

Диагноз. Усики не более чем 10-члениковые, с 3-7-члениковой булавой. Верхние челюсти у большинства таксонов прикрыты сверху наличником. Верхняя губа часто срастается с наличником. Переднеспинка с хорошо развитой кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья не полностью прикрывают пигидий. Скульптура и число бороздок надкрылий сильно различаются у отдельных родов. Жилкование крыльев характеризуется наличием одной свободной жилки между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками. Первая и третья ветви радиальной жилки не срастаются вершинами. Тазики средних ног разделены или соприкасаются. В строении задних тазиков проявляется тенденция к их расширению. Голени передних ног не более, чем с тремя зубцами по наружному краю. Средние и задние голени не более, чем с двумя килями на наружной поверхности. Шпоры задних голеней расположены по обе стороны от места прикрепления лапки.

Видовой состав. Два рода из нижнего мела Забайкалья.

Род *Lithanomala* Nikolajev, 1992

Название рода от lithos (*греч.*) – камень и современного рода *Anomala*.

Типовой вид - *Proteroscarabaeus oblongus* Ponomarenko, 1990; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Среднего размера жуки. Тело довольно толстое, широкоовальное. Мандибулы скрыты под сросшейся с наличником верхней губой и не видны сверху. Наличник с прямым передним краем. Глаза частично разделены щечным выступом. Переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю. Надкрылья без бороздок. Средние и задние бедра вздутые. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю. Голени средних и задних ног с двумя поперечными

килями по наружной стороне. Вершинные шпоры задних голеней расположены по обе стороны от лапки.

Видовой состав. Три вида в нижнем меле Забайкалья; все известны только из местонахождения Лесково.

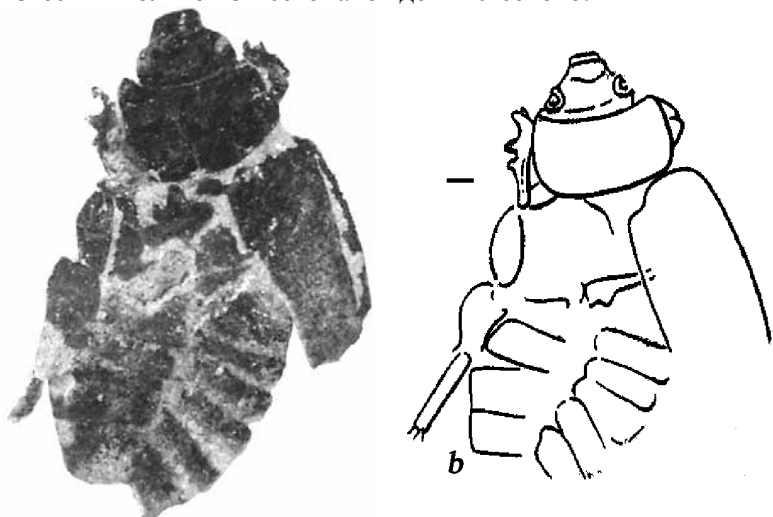


Рис. 68. *Lithanomala oblonga* (Ponomarenko, 1990), голотип ПИН № 4085/48: *a* – фотография, *b* – рисунок. Прямая линия – 1 мм [По: Пономаренко, 1990 и оригинал]

***Lithanomala oblonga* (Ponomarenko, 1990)**

Название вида oblonga (лат.) - продолговатая.

Материал. Голотип – позитивный и негативный отпечаток жука без большей части ног; ПИН, № 4085/48; Лесково, лесковская толща. Всего этому виду принадлежат 25 отпечатков. Паратипы: № 4085/65 – неполный жук; №№ 4085/49 и 4085/72 – сегменты брюшка, а также изолированные надкрылья: №№ 4085/6; 4085/11; 4085/14; 4085/42; 4085/43; 4085/45; 4085/47; 4085/50; 4085/52; 4085/55; 4085/59 - 4085/61; 4085/64; 4085/65; 4085/68; 4085/73.

Диагноз. Ширина головы на треть больше ее длины. Верхняя губа округленная. Переднеспинка поперечная (в 1,7 раза меньше в длину, чем в ширину), со слабо выпуклыми боковыми краями; ее передние углы острые, задние – широко

округленные. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки узкая. Надкрылья широкие с округленными вершинами; длина надкрылья чуть более чем вдвое больше ширины. (Среднее отношение длины к ширине – 2.) Средний зубец бокового края передней голени сближен с ее основным зубцом.

Размеры (мм): длина жука – 14; ширина – 7; длина головы – 1,9; ширина головы (возле заднего края глаз) – 2.6; длина переднеспинки по средней линии – 2,5; наибольшая ширина переднеспинки – 4,3; длина изолированного надкрылья – 7,5-8,5; ширина надкрылья – 3,1-4,2; длина передней голени – \approx 2,5.

Сравнение. От других видов рода отличается размерами и пропорциями тела.

***Lithanomala crassa* (Ponomarenko, 1990)**

Название вида crassa (лат.) - толстая.

Материал. Голотип – позитивный и негативный отпечаток жука без большей части ног; ПИН, № 4085/12; Лесково, лесковская толща. Всего этому виду принадлежат более 20 отпечатков. Паратипы: №№ 4085/466 и 4085/470 – переднеспинки; № 4085/408 – заднеспинка, а также надкрылья: №№ 4085/1; 4085/3 - 4085/5; 4085/7 - 4085/10; 4085/13; 4085/16 - 4085/19; 4085/56; 4085/62; 4085/63.

Диагноз. Ширина головы на треть больше ее длины. Верхняя губа округленная. Переднеспинка поперечная, суженная кпереди (в 2 раза меньше в длину, чем в ширину в самой широкой части); боковые края переднеспинки прямые. Передние углы переднеспинки прямые; задние – тупые, с округленными вершинами. Надкрылья широкие с округленными вершинами; длина надкрылья менее чем вдвое больше ширины. (Среднее отношение длины к ширине – 1,9.)

Размеры (мм): длина жука – 9,8; ширина – 6,7; длина головы – 1,7; ширина головы (на уровне щечных выступов) – 2.5; длина переднеспинки по средней линии – \approx 2,5; наибольшая ширина переднеспинки – 4,5; длина изолированных надкрылий – 6,3-6,8; ширина надкрылья – 3,1-3,5.

Сравнение. От типового вида рода отличается менее крупными размерами и более широким телом.

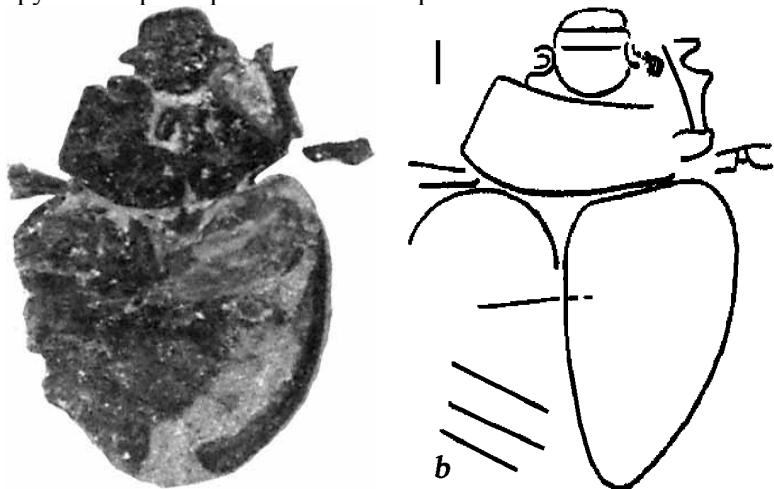


Рис. 69. *Lithanomala crassa* (Ponomarenko, 1990), голотип ПИН № 4085/12: *a* – фотография, *b* – рисунок [по: Пономаренко, 1990 и оригинал] Прямая линия – 1 мм

***Lithanomala sibirica* (Ponomarenko, 1990)**

Название вида от Сибири.

Материал. Голотип – позитивный отпечаток головы, переднегруди и передней ноги; ПИН, № 4085/67; Лесково, лесковская толща. Всего этому виду принадлежат 13 отпечатков. Паратипы: № 4085/66 – жук без головы переднегруди и ног; № 4085/465 – заднеспинка; №№ 4085/44 и 4085/71 – сегменты брюшка, а также надкрылья: №№ 4085/2; 4085/15; 4085/51; 4085/52; 4085/57; 4085/58; 4085/69; 4085/70.

Диагноз. Длина головы почти вдвое меньше ее ширины. Переднеспинка поперечная (почти в 2 раза меньше в длину, чем в ширину), со слабо выпуклыми боковыми краями; ее передние углы почти прямые, задние – широко округленны. Кожистая кайма по переднему краю переднеспинки узкая. Надкрылья широкие, сильно суженные назад с округленными вершинами; длина надкрылья менее чем вдвое больше ширины. (Среднее отношение длины к ширине – 1,9.) Передняя голень длиннее бедра. Средний зубец бокового

края передней голени сближен с ее основным зубцом. Вдоль голени проходит бороздка с рядом длинных крепких щетинок.

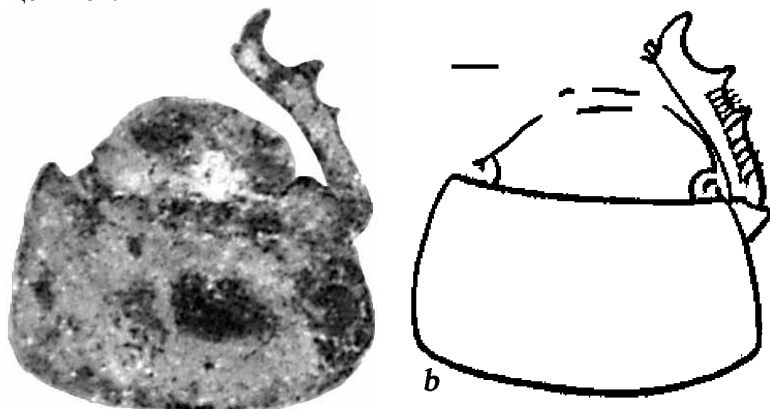


Рис. 70. *Lithanomala sibirica* (Ponomarenko, 1990), голотип ПИН № 4085/67: *a* – фотография, *b* – рисунок. Прямая линия – 1 мм [По: Пономаренко, 1990 и оригинал]

Размеры (мм): длина жука – 16,5-18; ширина – 9,0; ширина головы (на уровне щечных выступов) – $\approx 3,5$; длина переднеспинки по средней линии – ≈ 4 ; наибольшая ширина переднеспинки – 6,5; длина изолированных надкрылий – 6,3-6,8; их ширина – 3,1-3,5; длина передней голени – 4,2.

Сравнение. По пропорциям похож на *L. crassa*, от которого отличается более крупными размерами.

Род *Cretoserica* Nikolajev, 1998

Название рода от мелового периода и типового рода подсемейства.

Типовой вид - *Cretoserica latitibialis* Nikolajev, 1998; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Относительно мелкие жуки. Тело овальное, продолговатое. Тазики средних ног соприкасающиеся. Задние голени треугольно расширяются к вершине; их шпоры расположены по обе стороны от лапки.

Видовой состав. Единственный вид в нижнем меле Забайкалья.

***Cretoserica latitibialis* Nikolajev, 1998**

Название вида от *latis* (лат.) – широкий и *tibia* (лат.) – голень. Отражает особенности строения жука.

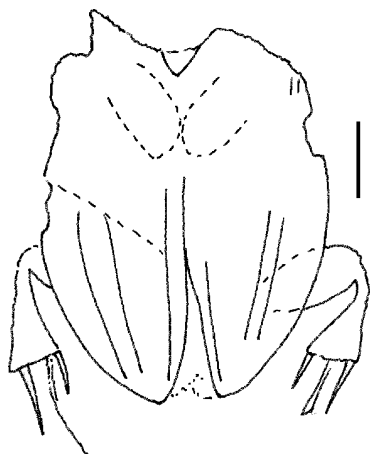


Рис. 71. *Cretoserica latitibialis* Nikolajev, 1998, голотип ПИН № 4210/714. [По: Николаев, 1998a] Прямая линия – 1 мм

Материал. Только голотип – прямой и обратный отпечаток жука без головы, переднегруди и большей части ног; ПИН, № 4210/714; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, нижний мел, валанжинготерив, зазинская свита.

Диагноз. Продолговато-овальный жук. Щиток широкий, треугольный, с заостренной вершиной. Задние бедра лишь несколько шире тазика; задняя голень сильно расширена к вершине.

Размеры (мм): длина надкрылья – $\approx 5,5$; его наибольшая ширина – 2,2; ширина среднего тазика – 0,7; ширина заднего тазика – 0,5; ширина заднего бедра – 0,75; ширина вершинного среза задней голени – 0,9; длина вершинной шпоры задней голени – 0,75.

Систематическое положение подсемейства. Таксономический статус *Sericinae* не является общепризнанным. Группа в новейшей литературе чаще всего рассматривается как одна из триб подсемейства *Melolonthinae* s. lato (Scholtz & Grebennikov, 2005), но в каталоге жесткокрылых Палеарктики ее ранг повышен до статуса подсемейства (Ahrens, 2005). Я склонен поддержать именно эту точку зрения, поскольку считаю, что целый ряд важных таксономических признаков

типовых родов обеих групп говорит о том, что это самостоятельные филетические линии. Анализ ряда таксономических признаков растительноядных пластинчатоусых был дан ранее (Николаев, 1998a). Главнейшие отличия, на мой взгляд, состоят в положении вершинных шпор задней голени и жилковании крыльев. У Sericinae оба признака сохранились в плезиоморфном состоянии: шпоры расположены по обе стороны от места прикрепления лапки; радиальные жилки в дистальной части крыла свободные (не сливающиеся). Однако видам группы свойственна апоморфия, которая, возможно, и позволит четко очертить круг таксонов, составляющих подсемейство Sericinae. Это срастание верхней губы с наличником. (Этот признак наблюдается и в роде *Lithanomala*.) Что же касается рода *Cretoserica*, то он помещен в состав подсемейства на основании только положения вершинных шпор задних голеней. К сожалению, я не мог исследовать виды очень многих триб, характеризующихся широко расставленными шпорами задних голеней (Николаев, 1998a), поэтому не могу судить, какие из них должны входить в состав подсемейства Sericinae, а какие являются его сестринскими группами.

Место группы в системе и ее таксономический статус.

Что же касается положения Cetoniidae **stat. n.** среди других семейств надсемейства, то данные анализа ДНК показывают бóльшую близость всех подсемейств группы pleurosticti (и ряда Iaparosticti), которые рассматривались ранее в составе Scarabaeidae s. lato, не к типовому роду Scarabaeidae, а к семействам Glaphyridae и Hybosoridae (см. fig. 1-2: Okampo & Hawks, 2006). Семейство Cetoniidae в настоящее время я склонен считать сочленом одной филетической линии с семейством Pleocomidae. [К сожалению, в указанной выше работе (Okampo & Hawks, 2006) данные по семейству Pleocomidae не приводятся.]

SCARABAEOIDEA INCERTA FAMILIA

Род *Cretoabaeus* Nikolajev, 1995

Название рода от мелового периода и рода *Scarabaeus*.

Типовой вид - *Cretoabaeus elongatus* Nikolajev, 1995; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Продолговатые жуки. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю. Средние тазики расставленные. Задние голени с тремя слабыми поперечными киями по наружному краю. Шпоры задних голеней сближенные.

Состав. Типовой вид.

Cretoabaeus elongatus Nikolajev, 1995

Название вида elongatus (лат.) – продолговатый.

Материал. Только голотип ПИН, № 3064/7138; прямой и обратный отпечаток жука без головы и большей части ног; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 15, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 72). Среднего размера продолговатый жук. Тазики средних ног крупные, слабо расставленные, расположены под прямым углом. Шпоры задних голеней сильно различаются по длине. Длинная шпора достигает вершины первого членика лапки и более чем в два раза превосходит короткую шпору.

Размеры (мм): длина надкрылья – 7,8; длина задней голени – 2,4; длина первых четырех члеников задней лапки равна соответственно – 0,6; 0,45; 0,45; 0,35.

Место рода в системе и его таксономический статус. Плохая сохранность затрудняет определение систематического положения таксона. Расставленные тазики средних ног не известны для родов семейств *Diphyllostomatidae*, *Hybosoridae*, *Trogidae*, *Geotrupidae* и *Glaresidae*. Наличие трех поперечных килей на задних голенях не свойственно видам семейств



Рис. 72. *Cretorabaeus elongatus*
Nikolajev, голотип ПИН, № 3064/7138.
Прямая линия – 1мм [По: Николаев,
1956b.]

сближенными и расположенными по одну сторону от места прикрепления лапки шпорами задних голеней, то род может рассматриваться как представитель этого подсемейства (скорее всего, в ранге трибы). Другое “возможное” место в системе надсемейства – группа “промежуточная” между семействами *Lucanidae* и *Diphyllostomatidae* (в ранге не ниже подсемейства). К сожалению, очень малое число сохранившихся на отпечатке таксономических признаков и отсутствие данных о наличии кожистой каймы по переднему краю переднеспинки, о числе стернитов брюшка, а также был ли пигидий полностью или лишь частично прикрыт надкрыльями не позволяет уточнить место рода в системе.

Lithoscarabaeidae, *Pleocomidae*, *Glaphyridae* и *Lucanidae*. Продолговатая форма тела не известна среди таксонов семейств *Volboceratidae* и *Ochodaeidae*, но позволяет говорить о возможной близости рода с видами семейств *Lucanidae*, *Passalidae*, *Diphyllostomatidae* и *Scarabaeidae* (трибы подсемейства *Aphodiinae*). По форме и размерам средних тазиков *Cretorabaeus* очень похож на виды трибы *Chironini*, однако эта триба подсемейства *Aphodiinae* характеризуется расставленными вершинными шпорами задних голеней. Поскольку среди таксонов *Aphodiinae* надродового ранга известны виды со

Род *Hybosorites* Nikolajev, 1996

Название рода от современного рода *Hybosorus*.

Типовой вид - *Hybosorites fissuratus* Nikolajev, 1996; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Среднего размера жук. Надкрылья с многочисленными бороздками (более 11); вершины надкрылий по наружному краю широко закруглены.

Состав. Типовой вид.

Hybosorites fissuratus Nikolajev, 1996

Название вида *fissuratus* (лат.) – растрескавшийся.

Материал. Только голотип ПИН, № 4210/709; отпечаток правого надкрылья жука; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский район, левый берег реки Витим, ниже устья реки Байса, местонахождение Байса, слой 15, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита.

Диагноз (рис. 73). Эпирлевры широкие, примерно на четверть не доходят до вершины надкрылий. Бороздки неглубоко пропечатанные с крупными точками. Плечевые бугорки хорошо развиты.

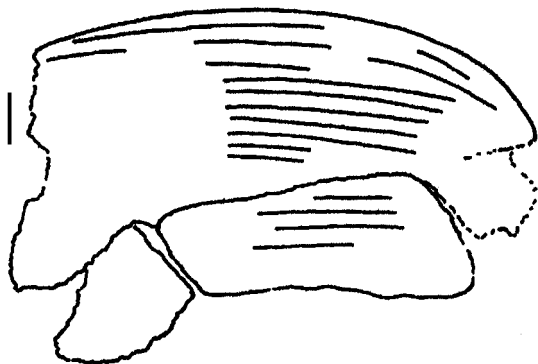


Рис. 73. *Hybosorites fissuratus* Nikolajev, голотип ПИН, № 4210/709. Прямая линия – 1мм [По: Николаев, 1996.]

Размеры (мм): длина отпечатка – 11,5; ширина – 6,5 (вероятно, длина надкрылья не превышала 13).

Место рода в системе. Большое число бороздок надкрылий не свойственно представителям подавляющего большинства семейств пластинчатоусых жуков. Оно отмечено только среди видов мезозойских Pleocomidae (род *Proteroscarabaeus* номинативного подсемейства), рецентных и мезозойских Hybosoridae, Volboceratidae и Geotrupidae.

Отпечаток не может принадлежать виду рода *Proteroscarabaeus*, так как у него вершины надкрылий заострены. (У известных видов *Proteroscarabaeus* они заостренные.) Род не может принадлежать и большинству подсемейств Hybosoridae. (Крупные размеры не свойственны видам Mimaphodiinae и Ceratocanthinae; единственный вид Belohiniinae лишен крыльев и у него не развит плечевой бугорок; бороздки надкрылий видов Anaidinae очень сложно устроены.) Плохая сохранность отпечатка не позволяет найти признаков, подтверждающих или опровергающих принадлежность *Proteroscarabaeus* к номинативному подсемейству Hybosoridae или к одному из подсемейств семейств Pleocomidae, Volboceratidae или Geotrupidae. Именно к одному из этих четырех семейств и может быть отнесен таксон. Его ранг вряд ли выше ранга рода.

ЛИТЕРАТУРА

- Крыжановский О.Л.** Состав и распространение энтомофаун земного шара. - М., 2002. - 317 с.
- Медведев С.И., Николаев Г.В.** Описание преимагинальных стадий жуков родов *Trox* F. и *Lethrus* Scop. (Coleoptera, Scarabaeidae) и заметки по их биологии // Энтотол. обзор. - 1972. - Т. 51. - Вып. 3. - С. 617-624.
- Николаев Г.В.** Таксономические признаки и состав родов мезозойских пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) // Палеонтол. журн. - 1992. - Вып. 1. - С. 76-88.
- Николаев Г.В.** Находка гребенчатоусого жука (Coleoptera, Lucanidae) в верхнем меле Казахстана // Selevinia. - 1993. - №1. - С. 89-92.
- (Николаев Г.В.) Nikolajev G.V.** The taxonomic placement in the subfamily Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) of the new genus of Lower Cretaceous Scarab beetles from Transbaykal // Paleontol. J. - 1993. - Т. 27. - Suppl. 1 A. - P. 1-8.
- Николаев Г.В.** Новое подсемейство пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) из нижнего мела Забайкалья и его филогенетические связи // Палеонтол. журн. - 1995a. - № 1. - С. 147-151.
- Николаев Г.В.** Материалы к систематике подсемейства Ochodaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) // Зоол. журн. - 1995b. - Т. 74. - Вып. 8. - С. 72-82
- Николаев Г.В.** Виды пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) с большим количеством бороздок на надкрыльях из нижнемелового местонахождения Байса в Забайкалье // Палеонтол. журн. - 1996. - №2. - С. 91-99.
- Николаев Г.В.** Виды пластинчатоусых жуков группы pleurosticti (Col., Scarabaeidae) из нижнего мела Забайкалья // Палеонтол. журн. - 1998a. - Вып. 5. - С. 77-84.
- (Николаев Г.В.) Nikolajev G.V.** Taxonomic composition of the Mesozoic fauna of lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) // Abstracts. First Paleontomological Conference (30 August - 4 Sept. 1998. Moscow, Russia.). Moscow, - 1998b. - P. 30.
- Николаев Г.В.** Материалы к систематике пластинчатоусых жуков подсемейства Hybosorinae (Coleoptera, Scarabaeidae) с выделением новой трибы для четырех монотипичных родов из

Южной Америки и описанием новых таксонов из нижнего мела Забайкалья // *Tethys Entomological Res.* - 1999. - Т. I. - С. 173-182.

Николаев Г.В. Новое подсемейство пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) из нижнего мела Забайкалья и Монголии и его положение в системе надсемейства // *Палеонтол. журн.* - 2000a. - № 4. - С. 63-66.

(Николаев Г.В.) Nikolajev G.V. New subfamily of the stag beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea: Lucanidae) from the Mesozoic of Mongolia, and its position in the system of the superfamily // *Paleontol. J.* - 2000b. - Т. 34. - Suppl. 3. - P. S327-S330.

Николаев Г.В. О вероятной принадлежности к подсемейству Pleocominae нового рода пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) из нижнего мела Монголии // *Палеонтол. журн.* - 2002. - № 3. - С. 51-55.

Николаев Г.В. Мезозойский этап в эволюции подсемейства Acloripinae (Coleoptera, Scarabaeidae) // *Tethys Entomological Res.* - 2004. - Т. X. - С. 33-46.

Николаев Г.В. Eremazinae (Coleoptera, Scarabaeidae) – новое подсемейство пластинчатоусых жуков фауны Палеарктики // *Евразиатский энтомол. журн.* - 2005a. - Вып.1. - С.38-40.

Николаев Г.В. Новый род подсемейства Ochodaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) из Азии // *Евразиатский энтомол. журн.* - 2005b. - Вып.3. - С. 219-220.

Николаев Г.В. Пластинчатоусые жуки подсемейства Glaphyriinae (Coleoptera, Scarabaeidae) в нижнем меле Забайкалья // *Животный мир Дальнего Востока.* – Благовещенск. - 2005c. - Т. 5. - С. 57-66.

Николаев Г.В. Новый род пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) из нижнемелового местонахождения Байса в Забайкалье // *Биологические науки Казахстана.* - 2005d. - № 1. - С. 117-120.

Николаев Г.В. Omorgini (Coleoptera, Scarabaeidae, Troginae) - новая триба пластинчатоусых жуков // *Евразиатский энтомол. журн.* - 2005e. - Вып. 4. - С.321-322.

Николаев Г.В. Новый род трибы Nybosorini (Coleoptera, Scarabaeidae) из мезозоя Азии // *Tethys Entomological Res.* - 2005f. - Т. XI. - С. 27-28.

Николаев Г.В. Новый род подсемейства Acloripinae (Coleoptera, Scarabaeidae) из верхней юры Казахстана // *Тр. Ин-та зоол. МОН РК.* – Алматы. - 2005g. - Т. 49. - С. 112-114.

- Николаев Г.В.** Новый род подсемейства Hybosorinae (Coleoptera, Scarabaeidae) из нижнего мела Забайкалья // Евразийский энтомол. журн. - 2006. - Вып.1. - С. 12-13.
- Никритин Л.М.** Семейство Scarabaeidae // Мезозойские жесткокрылые. (Тр. Палеонтологического ин-та АН СССР - Т. 161.) - М.: Наука, 1977. - С. 119-130.
- Пономаренко А.Г.** Семейство Gyrinidae // Мезозойские жесткокрылые. (Тр. Палеонтологического ин-та АН СССР Т. 161.) - М.: Наука, 1977. - С. 42-45.
- Пономаренко А.Г.** Scarabaeidae // Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. (Тр. Совм. сов.-монг. палеонт. экспед. - Вып. 28.) - М.: Наука, 1986. - С. 84-104.
- Пономаренко А.Г.** Семейство Scarabaeidae // Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. (Тр. Палеонтологического ин-та АН СССР. - Т. 239.) - М.: Наука, 1990. - С. 66-69.
- Balthasar V.** Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region. Coleoptera: Lamellicornia. Bd. 1, Allgemeiner Teil, Systematischer Teil: 1. Scarabaeidae, 2. Coprinae (Pinotini, Coprini). Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften. - Prague, 1963. - 391 S.
- Ahrens D.** Subfamily Sericinae Kirby, 1837, pp. 228-248 // In I.Löbl & A.Smetana (ed.): Catalogue of Palaearctic Coleoptera, 2006. - Vol. 3.: Stenstrup: Apollo Books, 690 pp.
- Baraud J.** Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique du Maroc au Sinaï // Encyclopédie Entomologique 46. Éditions Lechevalier. - Paris. 1985. - 651 p.
- Bartolozzi L.** Taxonomic revue of the genus *Penichrolucanus* Deyrolle 1863 (Coleoptera Lucanidae) with notes on its biology // Tropical Zoology. 1989. - Vol. 2. - P. 37-44.
- Cambefort Y.** Insectes Coléoptères Aulonocnemidae // Faune de Madagascar, 1987. - V. 69. - 87 p.
- Chin K, Gill B.D.** Dinosaurs, Dung Beetles, and Conifers // Participants in a Cretaceous Food Web. - Palaios. 1996. - V. 11. - N. 3. - P. 280-285.
- Grabau A.W.** Cretaceous Fossils from Shantung // Bull. Geol. Surv. China. 1923. - № 5. - P. 143-181.
- Grebennikov V.V., Ballerio A., Ocampo F.C. & Scholtz C.H.** Larvae of Ceratocanthidae and Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea): study of morphology, phylogenetic analysis and evidence of

paraphyly of Hybosoridae. // Systematic Entomology. - 2004. - Vol. 29. - P. 529-543.

Howden H.F. Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationship to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) // Canadian Journal of Zoology. - 1982. - V. 60. - P. 2713-2724.

Howden H. F. A new tribe of Hybosorinae with a description of a new species of *Callosides* Howden (Coleoptera: Scarabaeidae) // The Coleopterists Bulletin. - 2001. - Vol. 55. - P. 199-204.

Iablokoff-Khnzorian S.M. Über Phylogenie der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera) // Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden, 1977. - V. 41. - № 5. - S. 135-200.

Jameson M.L. & Ratcliffe B.C. Series Scarabaeiformis Crowson 1960 (=Lamellicornia), Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802, Introduction. CRC Press, Boca Raton // American Beetles. - 2002. - V. 2. - P 1-5.

Huchet J.-B. Scission du genre *Chiron* Mac Leay, 1819 et description de deux nouveaux genres de la famille des Chironidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) // Annales de la Société Entomologique de France (N.S.). - 2000. - V. 36 (1). - P 3-28.

Krell F.-Th. The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga) // Invertebrate Taxonomy. 2000. - Bd. 14. - P. 871-905.

Krell F.-Th. Fossil record and evolution of Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga) // Coleopterists Society Monograph 2006. - Number 5. - P. 120-143.

Martín-Piera F. & López-Colón J.I. Coleoptera: Scarabaeoidea I // Fauna Ibérica. - Vol. 14. Museo Nacional de Ciencias Naturales, - Madrid. - 2000. - 526 p.

Machatschke J.W. Untersuchungen über die verwantschaftlichen Beziehungen der Gattungen der bisherigen Glaphyrinae (Coleoptera: Lamellicornia) // Beiträge zur Entomologie. - 1959. - Bd. 9. - № 5/6. - S. 528-545.

Ocampo F.C. Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). 3. Phylogenetic analysis of the subfamily Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) // Bull. Univ. Nebraska State Mus. - 2006. - V. 19. - P. 13-177.

Ocampo F.C. & Ballerio A. 4. Catalog of the subfamilies Anaidinae, Ceratocanthinae, Hybosorinae, Liparochrinae, and Pachyplectrinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). In Ocampo F.C. Phylogenetic

analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) // Bull. Univ. Nebraska State Mus. - 2006. - V. 19. - P. 178-209.

- Ocampo F.C. & Hawks D.C.** 2. Molecular phylogenetics and systematic placement of the family Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea). In Ocampo F.C. Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) // Bull. Univ. Nebraska State Mus. 2006. V. 19. P. 7-12.
- Paulian R. & Baraud J.** Lucanoidea et Scarabaeoidea //Faune des Coléopteres de France. - II. Éditions Lechevalier. - Paris. 1982. - 477 p.
- Ping C.** Cretaceous fossil insects of China // Palaeontol. sinica. - 1928. - Vol. 13. - Fasc. 1. - 50 p.
- Ratcliffe B.C.** A review of the Penichrolucaninae with analyses of phylogeny and biogeography, and description of a second New World species from the Amazon Basin (Coleoptera: Lucanidae) //Quaestiones Entomologicae. - 1984. - Vol. 20. - P. 60-87.
- Scholtz C. H. & Browne J.** Polyphyly in the Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea): a case for a new family // Journal of Natural History. - 1996. - V. 30. - P. 597-614.
- Scholtz C.H., Browne J. & Kukalová-Peck J.** Glaresidae, archaeopteryx of the Scarabaeoidea (Coleoptera). //Systematic Entomology. - 1994. - Vol. 19. - P 259-277.
- Scholtz C.H. & Chown S.L.** The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach /Pakaluk J., Ślipiński S.A. (eds.), Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. - 1995. - Vol. I, Muzeum I Instytut Zoologii PAN. - Warszawa. - P. 355-374.
- Scholtz C. H. & Grebennikov V.V.** 12. Scarabaeiformia // Handbook of Zoology. - Vol. IV Arthropoda: Insecta. - Part 38. Coleoptera, Beetles. - 2005. - Vol. 1: Morphology and Systematics. - Berlin New York. - P. 345-425.
- Scholtz C.H., D'Hotman D., Evans A.V. & Nel A.** Phylogeny and systematics of the Ochodaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) // Journ. ent. Soc. South Afr. - 1988. - Vol. 51 (2). - P. 207-240.
- Stebnicka Z.** A revision of the World species of the tribe Aegialiini (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) //Acta Zool. Cracov. - 1977. - T. XXII. - № 11. - P. 398-505.

- Stebnicka Z.** Subfamily Aegialiinae Iablokoff-Khnzorian, 1977, pp. 103-104 // In Löbl I.& Smetana A. (ed.): Catalogue of Palaearctic Coleoptera, 2006. - Vol. 3.: Stenstrup: Apollo Books, 690 pp.
- Stebnicka Z.** Subfamily Eremazinae Iablokoff-Khnzorian, 1977, pp. 104-105 // In Löbl I.& Smetana A. (ed.): Catalogue of Palaearctic Coleoptera, 2006. - Vol. 3.: Stenstrup: Apollo Books, 690 pp.
- Stebnicka Z.** Subfamily Aulonocntvinae Iablokoff-Khnzorian, 1977, p. 150 // In Löbl I.& Smetana A. (ed.): Catalogue of Palaearctic Coleoptera, 2006. - Vol. 3.: Stenstrup: Apollo Books, 690 pp.
- Stebnicka Z.** Subfamily Chironinae Iablokoff-Khnzorian, 1977, p. 150 // In Löbl I.& Smetana A. (ed.): Catalogue of Palaearctic Coleoptera, 2006. - Vol. 3.: Stenstrup: Apollo Books, 690 pp.
- Stebnicka Z. & Howden H. F.** Revision of the Australian genera in the tribes Aphodiini, Aegaliini and Proctophanini //Invertebrate Taxonomy. - 1995. - Vol. 9. - P. 709-766.
- Verdú J.R., Galante E., Lumare J.-P. & Cabrero-Sañudo F.J.** Phylogenetic analysis of Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) based on larvae //Systematic Entomol. Fr. (N.S.). - 2004. - V. 29. - P. 509-523.
- Zunino M.** Analisi sistematica e zoogeografica della sottofamiglia Taurocerastinae Germain (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae) //Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino. - 1984. - Vol. 2. - Nr. 2. - P. 445-464.

SUMMARY

The Mesozoic stage of evolution of the scarabaeoid beetles
(Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea)

G.V. Nikolajev

Reprints of all species of recent Scarabaeoidea families except the Passalidae and Diphylostomatidae are found in the Mesozoic. Some species of the Lucanidae, Hybosoridae, Cetoniidae (subfamily Aclopinae) were found in Middle-Upper Jurassic. The taxa of the families Bolboceratidae, Geotrupidae, Trogidae, Pleocomidae, Glaresidae, Ochodaeidae, Glaphyridae, Scarabaeidae (Aphodiinae and Scarabaeiinae) and Cetoniidae (Sericinae) were found in oryctocenoses of the Lower Cretaceous.

In total in the Mesozoic the species of 14 families (including 12 recent) of the Scarab beetles are found. The Paralucanidae and Lithoscarabaeidae families were living only in Mesozoic. The presence in the Lower Cretaceous of pleurosticti scarab beetles genera has allowed to possibility of conclusion, that the majority of Scarabaeoidea taxa of a family-group (rank of families and subfamilies) had formed already to the Upper Jurassic. In Mesozoic were such specialized families as flowers-feeding Glaphyridae.

The majority of Mesozoic Scarabaeoidea species (in contrast to recent fauna) belonged to laparosticti-families. It is difficult to suspect, that the earliest plants by which Scarabaeoidea fed was not prevailing in that time Gymnosperms. The changing of a ratio of pleurosticti and laparosticti taxa in a modern complex of the Scarabaeoidea has taken place because of global changes in plant communities on the border of Mesozoic and Cenozoic. At that time the majority of taxa, which fed directly on Gymnosperms had vanished, but separate species of pleurosticti which adapted to a feeding on Angiosperms, or species of laparosticti which adapted to waste-handling oddments of plants (vegetative detritus and dung of Angiosperms-eating mammals) received vast advantage.

The taxa of pleurosticti, evolution of which is connected of flora's changes in the end of Mesozoic, practically have forced out laparosticti scarab-beetles from the niche of customers of vegetative parts of plants. Only a few laparosticti subfamilies (such as Orphninae) which represented in the recent fauna "adapted" to a feeding on the roots of Angiosperms. Modern Glaphyridae, are eating generative parts of Gymnosperms, have lived till now thanks to "ancient" coadaptation with generative parts of plants and, probably, to the early transferring to a feeding by Angiosperms. Practically complete displacement from an ecological niche of customers of generative parts of plants of Glaphyridae species, was promoted not only by their competition with species of phytophagous Scarabaeioidea, but the loss in a competition with species of other orders (most likely Hymenoptera) that also passed to a feeding on Angiosperms flowers.

A some taxa of "Mesozoic" laparosticti are living until now because of adult's aphagia. (These beetles could descend from Gymnosperms-eating's ancestors.) There are Aclopiniae, Pleocomidae and Dyphyllostomatidae. The development of the imago's aphagy has already been traced in reprints of Jurassic species of Aclopiniae. (To the taxa which survived to our time because of adult's aphagy is necessary to refer the species of Pachypodinae subfamily, of which a fossil of this subfamily is yet to be found). The majority of a aphagous species is characterized by the presence of a ootrophic reduction of wings (only females are apterous). The geographic areas of all these families-group taxa are relict.

Currently pleurostic Scarabaeoidea taxa are prospering, but belong to very small "assortment" of ancestral species (and their's characters accordingly) their adaptive radiation is passing through a narrow framework.

Data from the modern area of distribution of Glaresidae are raising doubts about accuracy of assumption that more ancient geological age of this taxon in comparison with other Scarab beetle families. If the hypothesis of "antiquity" of Glaresidae is correct, recent or fossils species of this taxon must be inevitably found and in the Australian zoogeographical region, where the

requirements of habitation are extremely favourable for species of the family (and where they should get on the "debris" of Pangea). Distribution of Aegialiini s. lato (more recent group?) is enveloping practically all the globe, whereas Glaresidae are not introduced in the Australian fauna. The presence of Aegialiini in the fauna of Notogea, along with the absence of Glaresidae in this zoogeographical region, allows to doubt in the "antiquity" of last family.

The following new statuses are established: Paralucanidae Nikolajev, 2000 (**stat. n.**); Eremazidae Iablokoff-Khnzorian, 1977 (**stat. n.**); Lithoscarabaeidae Nikolajev, 1992 (**stat. n.**); Cetoniidae Leach, 1815 (**stat. n.**); Omorginae Nikolajev, 2005 (**stat. n.**); Cretomelolonthinae Nikolajev, 1992 (**stat. n.**). The taxon Belohininae Paulian, 1959 (**stat. n.**) is classified as subfamily of Hybosoridae.

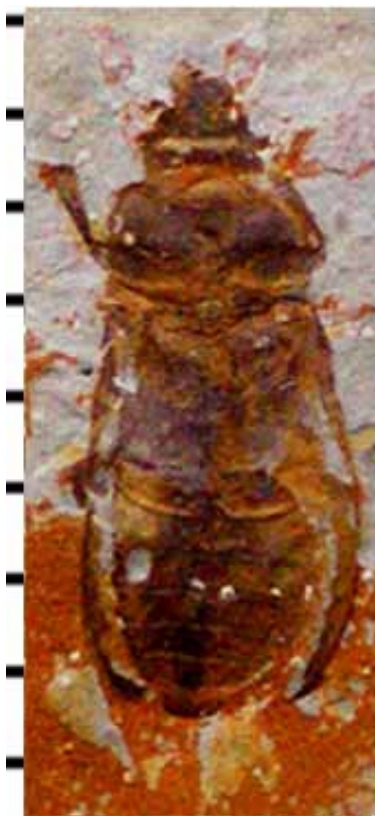
The new subfamilies are described: Protolucaninae **subfam. n.** (type genus *Protolucanus* **gen. n.**) in the family of Lucanidae; Avitortorinae Nikolajev, **subfam. n.** (type genus *Avitortor* Ponomarenko, 1977) in the family of Trogidae.

The new genera are described: *Protolucanus* **gen. n.** (type species *Protolucanus jurassicus* **sp. n.**); *Cretolucanus* **gen. n.** (type species *Cretolucanus longus* **sp. n.**); *Lithochodaeus* **gen. n.** (type species *Lithochodaeus cretaceus* **sp. n.**); *Cretoglaresis* **gen. n.** (type species *Cretoglaresis nana* **sp. n.**); *Lithoglaresis* **gen. n.** (type species *Lithoglaresis ponomarenkoi* **sp. n.**); *Cretomorgus* **gen. n.** (type species *Cretomorgus ikhbogdensis* **sp. n.**); *Protopalnia* **gen. n.** (type species *Protopalnia magadanica* **sp. n.**); *Cretonitis* **gen. n.** (type species *Cretonitis copripes* **sp. n.**).

The new species are described: *Protolucanus jurassicus* **sp. n.**, *Cretolucanus longus* **sp. n.**, *Cretolucanus ordinarius* **sp. n.**, *Cretolucanus sibericus* **sp. n.**; *Lithochodaeus cretaceus* **sp. n.**; *Glaresis cretacea* **sp. n.**; *Cretoglaresis nana* **sp. n.**; *Lithoglaresis ponomarenkoi* **sp. n.**; *Trox cretaceus* **sp. n.**, *Trox sibericus* **sp. n.**, *Cretomorgus ikhbogdensis* **sp. n.**; *Avitortor ovalis* **sp. n.**, *Avitortor parallelus* **sp. n.**, *Avitortor dolichodactylus* **sp. n.**, *Protopalnia magadanica* **sp. n.**, *Cretonitis copripes* **sp. n.**, *Antennacrassa kazakhstanica* **sp. n.**

Приложение 1

ОТПЕЧАТКИ МЕЗОЗОЙСКИХ SCARABAEOIDEA*



Paralucanus mesosoicus Nikolajev., голотип ПИН, № 4270/1111



Cretolucanus longus Nikolajev., голотип, №2385/1053

* Цена деления масштабной линейки на всех рисунках – 1 мм



Cretaesalus ponomarenkoi Nikolajev, голотип ПИН, № 4271/217



Trox cretaceus Nikolajev, голотип ПИН, № 3559/2212



Cretocoma tologoica Nikolajev, голотип ПИН, № 4271/217



Lithoscarabaeus baissensis (Nikritin), голотип ПИН, № 1668/1830



Cretoscarabaeus gibbosus Nikolajev, голотип ПИН, № 4210/708



Cretoglaphyrus zherikhini Nikolajev, голотип ПИН, № 2385/1201



Cretochodaeus mongolicus Nikolajev, голотип ПИН, № 3559/6387



Cretohybosorus buryaticus Nikolajev, голотип ПИН, № 3064/5461



Leptosorus zherikhini Nikolajev, голотип ПИН, № 3064/5461



Avitortor primitivus (Ponomarenko), голотип, № 3064/856



Avitortor dolichodactylus Nikolajev, голотип, № 3559/2210



Avitortor leptoscelis (Nikritin),
голотип ПИН, № 3064/936



Avitortor parallelus Nikolajev,
голотип ПИН, № 3959/2207



Prototrox transbaikalicus Niko-
lajev, голотип ПИН, № 2385/1096



Antennacrassa sulcata (Nikri-
tin), голотип ПИН, № 3064/936



Cretebolbus rohdendorfi Nikolajev, голотип ПИН, № 3064/7137



Cretoglaresis nana Nikolajev, голотип ПИН, № 4210/5462



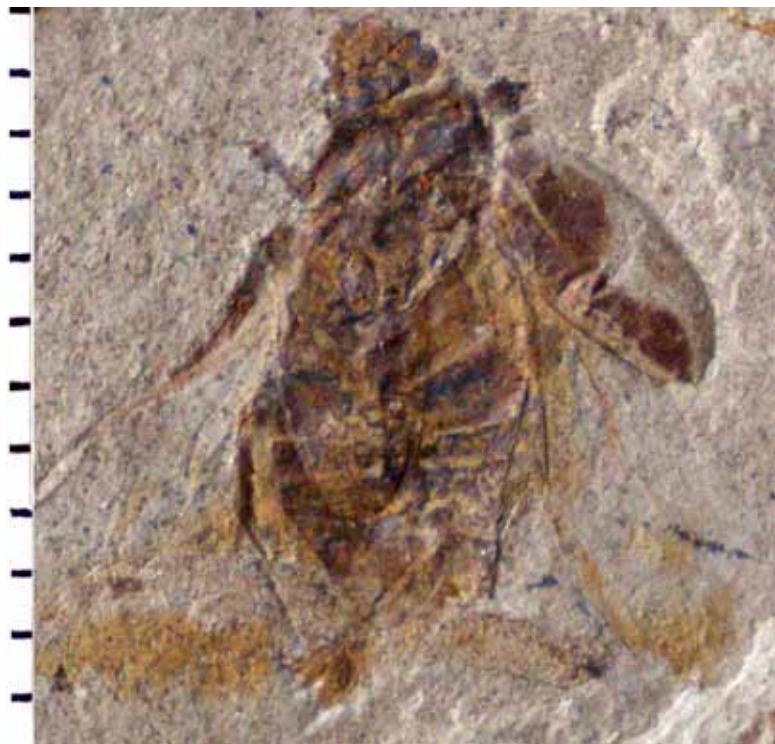
Cretaegialia rhypariformis Nikolajev, голотип, № 3064/867



Cretaegialia aphodiiformis Nikolajev, голотип, № 4210/710



Lithoglaresis ponomarenkoi Nikolajev, голотип, №3064/7165



Antemnacrossa maculata (Nikolajev), голотип ПИН, № 4210/711



Holcorobaeus vittatus Nikritin,
голотип ПИН, № 3064/939



Juraclopus rohdendorfi Nikolaev,
голотип ПИН, № 2384/570



Cretomelolontha transbaikalica Nikolaev;
паратип ПИН, № 3064/7160



Litanomala oblonga (Ponomarenko),
голотип ПИН, № 4085/48

**ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ МЕЗОЗОЙСКИХ
SCARABAEOIDEA**

Таблица 1

**Таксоны семейств Paralucanidae, Lucanidae, Pleocomidae
Pleocomidae, Lithoscarabaeidae, Glaphyridae**

Таксон [Taxon]		Возраст [Age]
I. СЕМЕЙСТВО PARALUCANIDAE		
<i>Paralucanus</i> Nikolajev	<i>P. mesozoicus</i> Nikolajev	J3
II. СЕМЕЙСТВО LUCANIDAE		
1. Подсемейство Protolucaninae.		
<i>Protolucanus</i> Nikolajev	<i>P. jurassicus</i> Nikolajev	J3
2. Подсемейство Lucaninae		
<i>Cretolucanus</i> Nikolajev	<i>C. longus</i> Nikolajev	K1
	<i>C. ordinarius</i> Nikolajev	K1
	<i>C. sibericus</i> Nikolajev	K1
3. Подсемейство Aesalinae		
<i>Cretaesalus</i> Nikolajev	<i>C. ponomarenkoi</i> Nikolajev	K2
III. СЕМЕЙСТВО PLEOCOMIDAE		
1. Подсемейство Pleocominae		
<i>Proteroscarabaeus</i> Grabau	<i>P. yeni</i> Grabau	K1
	<i>P. magnus</i> Nikolajev	K1
	<i>P. nikritini</i> Nikolajev	K1
	<i>P. robustus</i> Zhang	K1
2. Подсемейство Cretocominae		
<i>Cretocoma</i> Nikolajev	<i>C. tologoica</i> Nikolajev	K1
IV. СЕМЕЙСТВО LITHOSCARABAEIDAE		
<i>Lithoscarabaeus</i> Nikolajev	<i>L. baissensis</i> (Nikritin)	K1
<i>Baisarabaeus</i> Nikolajev	<i>B. rugosus</i> Nikolajev	K1
V. СЕМЕЙСТВО GLAPHYRIDAE		
1. Подсемейство Cretoglaphyrinae		
<i>Cretoglaphyrus</i> Nikolajev	<i>C. rohdendorfi</i> Nikolajev	K1
	<i>C. leptopterus</i> Nikolajev	K1
	<i>C. transbaikalicus</i> Nikol.	K1
	<i>C. calvescens</i> Nikolajev	K1
	<i>C. zherikhini</i> Nikolajev	K1
	<i>C. olenguicus</i> Nikolajev	K1

**Таксоны семейств Ochodaeidae, Eremazidae, Glaresidae,
Hybosoridae, Volbocerathidae, Geotrupidae**

VI. СЕМЕЙСТВО OCHODAEIDAE		
1. Подсемейство Ochodaeinae		
<i>Lithochodaeus</i> Nikolajev	<i>L. cretaceus</i> Nikolajev	K1
2. Подсемейство Cretochodaeinae		
Cretochodaeus Nikolajev	<i>C. mongolicus</i> Nikolajev	K1
	<i>C. striatulus</i> Nikolajev	K1
VII. СЕМЕЙСТВО EREMAZIDAE		
1. Подсемейство Prototroginae		
<i>Prototrox</i> Nikolajev	<i>P. transbaikalicus</i> Nikolajev	K1
VIII. СЕМЕЙСТВО GLARESIDAE		
1. Подсемейство Glaresinae		
<i>Glaresis</i> Erichson	<i>G. cretacea</i> Nikolajev	K1
<i>Cretoglaresis</i> Nikolajev	<i>C. nana</i> Nikolajev	K1
<i>Lithoglaresis</i> Nikolajev	<i>L. ponomarenko</i> i Nikolajev	K1
IX. СЕМЕЙСТВО HYBORORIDAE		
1. Подсемейство Hybosorinae		
<i>Jurahybosorus</i> Nikolajev	<i>J. mongolicus</i> Nikolajev	J2-J3
<i>Cretohybosorus</i> Nikolajev	<i>C. buryaticus</i> Nikolajev	K1
	<i>C. striatulus</i> Nikolajev	K1
<i>Leptosorus</i> Nikolajev	<i>L. zherikhini</i> Nikolajev	K1
2. Подсемейство Anaidinae		
<i>Cretanoides</i> Nikolajev	<i>C. trogopterus</i> Nikolajev	K1
3. Подсемейство Mimaphodiinae		
<i>Mimaphodius</i> Nikolajev	<i>M. pusillus</i> Nikolajev	K1
X. СЕМЕЙСТВО VOLBOCERATHIDAE		
1. Подсемейство Volbocerathinae		
<i>Cretobolbus</i> Nikolajev	<i>C. rohdendorfi</i> Nikolajev	K1

**Таксоны семейств Geotrupidae, Trogidae, Scarabaeidae
Cetoniidae (подсемейство: Cretoscarabaeinae)**

XI. СЕМЕЙСТВО GEOTRUPIDAE		
1. Подсемейство Cretogeotrupinae		
<i>Cretogeotrupes</i> Nikolajev	<i>C. convexus</i> Nikolajev	K1
XII. СЕМЕЙСТВО TROGIDAE		
1. Подсемейство Troginae		
<i>Trox</i> Fabricius	<i>T. cretaceus</i> Nikolajev	K1
	<i>T. sibericus</i> Nikolajev	K1
2. Подсемейство Omorginae		
<i>Cretomorgus</i> Nikolajev	<i>C. ikhbogdensis</i> Nikolajev	K1
3. Подсемейство Avitortorinae		
<i>Avitortor</i> Ponomarenko	<i>A. primitivus</i> Ponomarenko	K1
	<i>A. ovalis</i> Nikolajev.	K1
	<i>A. parallelus</i> Nikolajev	K1
	<i>A. leptoscelis</i> (Nikritin)	K1
	<i>A. dolichodactylus</i> Nikol.	K1
XIII. СЕМЕЙСТВО SCARABAEIDAE		
1. Подсемейство Aphodiinae		
1. Триба Aegialiini		
<i>Cretaegialia</i> Nikolajev	<i>C. aphodiiformes</i> Nikolajev	K1
	<i>C. rhypariformes</i> Nikolajev	K1
2. Триба Aulonocnemini		
<i>Protopalnia</i> Nikolajev	<i>P. magadanica</i> Nikolajev	K2
2. Подсемейство Scarabaeinae		
<i>Cretonitis</i> Nikolajev	<i>C. ikhbogdensis</i> Nikolajev	K1
<i>Prionocephale</i> Lin	<i>P. deplanate</i> Lin	K2
XIV. СЕМЕЙСТВО CETONIIDAE		
1. Подсемейство Cretoscarabaeinae		
<i>Cretoscarabaeus</i> Nikolajev	<i>C. gibbosus</i> Nikolajev	K1
	<i>C. lentiginosus</i> Nikolajev	K1

Таксоны семейства Cetoniidae (Aclopiinae, Cretomelolonthinae, Sericinae) и неясного систематического положения

2. Подсемейство Aclopiinae		
1. Триба Holcorobeini		
<i>Holcorobeus</i> Nikritin	<i>H. vittatus</i> Nikritin	K1
	<i>H. atrosulcatus</i> Nikolajev	K1
	<i>H. nigrovittatus</i> Nikolajev	K1
	<i>H. evittatus</i> Zhang	K1
<i>Mongolrobeus</i> Nikolajev	<i>M. zherikhini</i> Nikolajev	K1
<i>Antemnacrasa</i> Gomez Pallerola	<i>A. nigrimontana</i> (Nikol.)	J3
	<i>A. albosulcata</i> Nikolajev	J3
	<i>A. kazakhstanica</i> Nikolajev	J3
	<i>A. monreali</i> G. Pallerola	K1
	<i>A. picturata</i> (Nikritin)	K1
	<i>A. sulcata</i> (Nikritin)	K1
	<i>A. vitimensis</i> (Nikritin)	K1
	<i>A. maculata</i> (Nikolajev)	K1
	<i>A. latitibialis</i> (Nikolajev)	K1
	<i>A. magna</i> Nikolajev	K1
	<i>A. nebulosa</i> Nikolajev	K1
	<i>A. geminata</i> Nikolajev	K1
	<i>A. punctata</i> (Ponomarenko)	K1
<i>A. albomaculata</i> Nikolajev	K1	
<i>A. incerta</i> (Ponomarenko)	K1	
<i>Mesaclopus</i> Nikolajev	<i>M. mongolicus</i> (Nikolajev)	J3- K1
2. Триба Aclopiini		
<i>Juraclopus</i> Nikolajev	<i>J. rohdendorfi</i> Nikolajev	J3
<i>Cretaclopus</i> Nikolajev	<i>C. longipes</i> (Ponomarenko)	K1
3. Подсемейство Cretomelolonthinae		
<i>Cretomelolontha</i> Nikolajev	<i>C. transbaikalica</i> Nikolajev	K1
4. Подсемейство Sericinae		
<i>Lithanomala</i> Nikolajev	<i>L. oblonga</i> (Ponomarenko)	K1
	<i>L. crassa</i> (Ponomarenko)	K1
	<i>L. sibirica</i> (Ponomarenko)	K1
<i>Cretoserica</i> Nikolajev	<i>C. latitibialis</i> Nikolajev	K1

Таблица 3 (продолжение)

Таксоны надсемейства Scarabaeoidea (неясного систематического положения) и

SCARABAEOIDEA INCERTA FAMILIA		
<i>Geotrupoidea</i> Handlirsch	<i>G. lithographicus</i> (Deichm.)	J3
	<i>G. fortus</i> Ren, Zhu & Lu	K1
	<i>G. jiaohensis</i> Hong	K1
	<i>G. nodosus</i> Hong & Wang	K1
	<i>G. songyingziensis</i> Hong	K1
	<i>G. saxosus</i> Zhang	K2
<i>Mesoscarabaeus</i> Hong	<i>M. corneus</i> Hong	K1
	<i>M. morulosus</i> Hong	K1
<i>Cretoabaeus</i> Nikolajev	<i>C. elongatus</i> Nikolajev	K1
<i>Hyboosorites</i> Nikolajev	<i>H. fissuratus</i> Nikolajev	K1
FAMILIA INCERTAE SEDIS (Possible Scarabaeoidea)		
<i>Aphodiites</i> Heer	<i>A. protogaeus</i> Heer	J1
<i>Opisselleipon</i> Bode	<i>O. grave</i> Bode	J1
<i>Tetragonides</i> Bode	<i>T. magnus</i> Bode	J1

Приложение 3
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФАУНЫ SCARABAEOIDEA В МЕЗОЗОЕ-КАЙНОЗОЕ*

Таблица 1

Число (%) номинальных видов в семействе [Number (%) of nominal species in the family].

Тaxon	Jurassic	Cretaceous	Total in Mesozoic	Cenozoic
Lucanidae	1	4	5 (5,55)	1250 (3,57)
Protolucanidae	1	0	1 (1,11)	0 (0)
Diphyllostomatidae	0	0	0 (0)	3 (>0,01)
Passalidae	0	0	0 (0)	689 (1,94)
Pleocomidae	0	5	5 (5,55)	26 (0,07)
Lithoscarabaeidae	0	2	2 (2,22)	0 (0)
Glaphyridae	0	6	6 (6,66)	150 (0,43)
Ochodaecidae	0	3	3 (3,33)	80 (0,23)
Eremazidae	0	1	1 (1,11)	5 (0,01)
Glaresidae	0	3	3 (3,33)	60 (0,17)
Hybosoridae	1	6	7 (7,77)	579 (1,65)
Bolboceratidae	0	1	1 (1,11)	350 (1,0)
Geotrupidae	0	1	1 (1,11)	250 (0,71)
Trogidae	0	8	8 (8,88)	300 (0,86)
Scarabaeidae	0	5	5 (5,55)	8300 (23,71)
Cetoniidae	4	26	30 (33,33)	19900 (56,77)
Total in superfamily	10	80	90 (100)	35000 (100)

* Сведения о количестве видов рецентной фауны приведены по работе: Scholtz & Grebennikov (2005) и дополнены данными работы Osampo & Ballerio (2006) и третьего тома каталога жесткокрылых Палеарктики

Приложение 4

ПЛАСТИНЧАТОУСЫЕ НИЖНЕМЕЛОВОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ БАЙСА В ЗАБАЙКАЛЬЕ

Таблица 1

Таксономический состав фауны [Taxonomic composition of the Baysa locality Scarabaeoidea fauna].

Family	Number of subfamilies		Number (%) of genera		Number (%) of species	
	Total	Baysa	Total	Baysa	Total	Baysa
Lucanidae	3	0	3	0	5	0
Protolucanidae	1	0	1	0	1	0
Pleocomidae	2	1	2	1 (50)	5	2 (40)
Lithoscarabaeidae	1	1	2	2 (100)	2	2 (100)
Glaphyriidae	1	1	1	1 (100)	6	1 (16,6)
Ochodaeidae	2	0	2	0	3	0
Eremazidae	1	0	1	0	1	0
Glaresidae	1	1	3	3 (100)	3	3 (100)
Hybosoridae	3	3	5	4 (80)	6	5 (83,3)
Bolboceratidae	1	1	1	1 (100)	1	1 (100)
Geotrupidae	1	1	1	1 (100)	1	1 (100)
Trogidae	3	2	3	2 (66,6)	8	4 (50)
Scarabaeidae	2	2	3	2 (66,6)	5	3 (60)
Cetoniidae	4	4	10	5 (50)	30	14 (46,6)
In superfamily	26	17	36	23 (63,9)	90	27 (30)

**Соотношение количества отпечатков номинальных таксонов
Scarabaeoidea в местонахождении Байса**

Таксон [Family, subfamily, species]	Отпечаток [reprint]	
	Кол-во [Total]	%
Pleocomidae	2	2,53
<i>Proteroscarabaeus magnus</i> Nikolajev	1	1,26
<i>Proteroscarabaeus nikritini</i> Nikolajev	1	1,26
Lithoscarabaeidae	16	20,25
<i>Lithoscarabaeus baissensis</i> (Nikritin)	12	15,19
<i>Baisarabaeus rugosus</i> Nikolajev	4	5,06
Glaphyridae	1	1,26
<i>Cretoglaphyrus zherikhini</i> Nikolajev	1	1,26
Glaresidae	3	3,79
<i>Glaresis cretacea</i> Nikolajev	1	1,26
<i>Cretoglaresis nana</i> Nikolajev	1	1,26
<i>Lithoglaresis ponomarenkoi</i> Nikolajev	1	1,26
Hybosoridae	5	6,32
Hybosorinae	3	3,79
<i>Cretohybosorus buryaticus</i> Nikolajev	2	2,53
<i>Cretohybosorus striatulus</i> Nikolajev	1	1,26
<i>Leptosorus zherikhini</i> Nikolajev	1	1,26
Anaidinae	1	1,26
<i>Cretanaides. trogopterus</i> Nikolajev	1	1,26
Mimaphodiinae	1	1,26
<i>Mimaphodius pusillus</i> Nikolajev	1	1,26
Bolboceratidae	1	1,26
<i>Cretobolbus rohdendorfi</i> Nikolajev	1	1,26
Geotrupidae	1	1,26
<i>Cretogeotrupes convexus</i> Nikolajev	1	1,26
Trogidae	5	6,32
Troginae	1	1,26
<i>Trox sibericus</i> Nikolajev	1	1,26
Avitortortorinae	4	5,06
<i>Avitortor primitivus</i> (Ponomarenko)	1	1,26
<i>Avitortor ovalis</i> Nikolajev	1	1,26
<i>Avitortor leptoscelis</i> (Nikritin)	2	2,53

Таблица 2 (продолжение)

Таксон [Family, subfamily, species]	Отпечаток [reprint]	
	Кол-во [Total]	%
Scarabaeidae	4	5,06
Aphodiinae	3	3,79
<i>Cretaegialia aphodiformis</i> Nikolajev	2	2,53
<i>Cretaegialia rhypariformis</i> Nikolajev	1	1,26
Scarabaeinae	1	1,26
<i>Cretonitis copripes</i> Nikolajev	1	1,26
Cetoniidae	40	50,6
Cretoscarabaeinae	3	3,79
<i>Cretoscarabaeus gibbosus</i> Nikolajev	2	2,53
<i>Cretoscarabaeus lentiginosus</i> Nikolajev	1	1,26
<u>Aclopinae</u>	32	<u>40,5</u>
<i>Holcorobeus vittatus</i> (Nikritin)	6	<u>7,59</u>
<i>Holcorobeus atrosulcatus</i> Nikolajev	6	<u>7,59</u>
<i>Holcorobeus nigrovittatus</i> Nikolajev	1	1,26
<i>Antemnacrasa picturata</i> (Nikritin)	7	<u>8,86</u>
<i>Antemnacrasa sulcata</i> (Nikritin)	2	2,53
<i>Antemnacrasa vitimensis</i> (Nikritin)	1	1,26
<i>Antemnacrasa maculata</i> (Nikolajev)	3	3,79
<i>Antemnacrasa latitibialis</i> (Nikolajev)	1	1,26
<i>Antemnacrasa magna</i> Nikolajev	4	5,06
<i>Antemnacrasa nebulosa</i> Nikolajev	1	1,26
Cretomelolonthinae	4	5,06
<i>Cretomelolontha transbaikalica</i> Nikolajev	4	5,06
Sericinae	1	1,26
<i>Cretoserica latitibialis</i> Nikolajev	1	1,26
Scarabaeoidea incerta familia	2	2,53
<i>Cretoabaeus elongatus</i> Nikolajev	1	1,26
<i>Hybosorites fissuratus</i> Nikolajev	1	1,26
Номинальных видов [nominal species] 27:	79	100

Научное издание

Николаев Георгий Владимирович

**Мезозойский этап эволюции пластинчатоусых
(Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea)**

Редактор *В.Н. Сейткулова*

Оформление обложки *К.А. Мухамедьярова*

ИБ № 3795

Подписано в печать 12.04.07. Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная.

Печать RISO. Объем 13,9 п.л. Тираж 500 экз. Заказ № 080

Издательство «Қазақ университеті» Казахского национального университета
им. аль-Фараби. 050038, г. Алматы, пр. аль-Фараби, 71, КазНУ.

Отпечатано в типографии издательства «Қазақ университеті».