

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.

Г.В. Николаев

Казахский государственный университет им Аль-Фараби, пр. Аль-Фараби 71, Алматы, Казахстан 480078

Подсемейство Hybosorinae - относительно немногочисленная группа пластинчатоусых жуков, насчитывающая около 200 видов, распространенных на всех материках кроме Антарктиды (Kuijten, 1983; Allsopp, 1984; Kuijten, 1985; 1986; 1988). В последних по времени работах колеоптерологов восточного полушария группа рассматривается в ранге семейства, но в работах североамериканских специалистов ранг группы, насколько мне известно, не повышен. Близкое родство подсемейств Hybosorinae и Ceratocanthinae ни у кого из исследователей не вызывало сомнений с момента изучения личиночных стадий этих таксонов (Ritcher, 1966), поэтому в двух опубликованных практически одновременно филогенетических схемах пластинчатоусых жуков (Николаев, 1995; Scholtz & Chown, 1995) эти группы являются ближайшими соседями. Анализ морфологических признаков имаго пластинчатоусых позволил как уточнить объем подсемейства, так и выделить в его составе несколько родственных групп, которым в данной работе предлагается присвоить ранг триб. Австрийским энтомологом Р. Петровицем (Petrovitz, 1968) была установлена синонимия названий *Orubesa* Reitter, 1895 и *Dynatopus* Semenov, 1895, а исследование автором данной статьи (Николаев, 1990) жилкования крыльев у представителей *Orubesa* и *Brenskea* Reitter, 1892 позволило рассматривать эти роды как представителей одного таксона надродового ранга. Монотипичная триба Thinoxyterini была выведена из состава Aphodiinae и перенесена в Hybosorinae (Nikolajev, 1993), а для нескольких южноамериканских родов подсемейства была установлена новая триба Anaidini (Николаев, 1996). Дальнейшее изучение морфологических признаков имаго представителей Hybosorinae и близких групп, а также тенденций в изменчивости этих признаков позволяет рассматривать Ceratocanthinae как группу, производную от Hybosorinae, и поэтому заслуживающую более низкого ранга по сравнению с последней. Анализ признаков 4 рецентных монотипичных родов из Южной Америки: *Scarabaeinus* Silvestri, *Scarabatermes* Howden, *Xenocanthus* Howden & Gill и *Iveolus* Howden & Gill, которые до сих пор рассматривались в составе Ceratocanthinae (Howden & Gill, 1988b), показал, что они могут быть группой, лишь сестринской Ceratocanthini. Для этих родов устанавливается новая триба Scarabatermitini.

Для вида-основателя подсемейства Hybosorinae характерен следующий набор признаков (плезиоморфное состояние признака обозначено буквой "п", апоморфное - "а"): десятичлениковые усики (а), причем проявляется тенденция к дальнейшему сокращению числа члеников (Howden & Gill, 1988a; 1988b); булава трехчлениковая (а); первый членик булавки несколько увеличен и проявляет тенденцию к "обволакиванию" последующих члеников (?а); ротовые органы (верхняя губа и мандибулы) не скрыты под наличником (п), но внутри подсемейства проявляется тенденция к "погружению" верхней губы и мандибул под наличник (Nikolajev, 1993); глаза частично разделены щечными выступами (п), но внутри подсемейства проявляется тенденция к редукции этого выступа и "появлению" глаза, на переднюю кромку которого щечный выступ не заходит (Scholtz, D'Hotman, Nel, 1987); кайма по переднему краю переднеспинки развита (п), но внутри подсемейства наблюдается тенденция к ее редукции (см. илл. к работам: Howden, 1971; 1973; Howden & Gill, 1988a); верхняя сторона тела покрыта волосками (п), но внутри подсемейства проявляется тенденция к редукции этих волосков; щиток треугольный (п), но у ряда родов наблюдается тенденция к его сужению или увеличению; надкрылья с 10 бороздками (а), но внутри подсемейства проявляются тенденции как к редукции бороздок, так и к увеличению их числа; бороздки надкрылий с отвесными (как у видов Troginae) бортами (п), но внутри подсемейства проявляются тенденции к сглаживанию бортов бороздок, так что часто бороздки прослеживаются только в виде рядов точек; надкрылья полностью прикрывают пигидий (?а); жилкование крыльев с 2 свободными жилками между кубитальной и первой соединенной с основанием крыла анальной жилками (п), но внутри подсемейства проявляется тенденция к редукции одной из этих жилок (Николаев, 1996); брюшко с 6 видимыми стернитами (п), но внутри подсемейства проявляется тенденция к сокращению числа стернитов (Scholtz, D'Hotman, Nel, 1987); дыхальца брюшка

расположены на перепонке между тергитами и стернитами (п); передние бедра с четким пятном шелковистых волосков на внутренней стороне, однако величина этого пятна значительно меньше, чем у видов Scarabaeinae или Geotrupinae, поэтому состояние этого признака следует считать апоморфным (а); передние голени не более чем с 3-4 крупными зубцами по наружному краю (а) и внутри подсемейства проявляются тенденции как к дальнейшему сокращению числа наружных зубцов, так и к "превращению" насечек у основания голени в дополнительные зубцы; тазики средних ног соприкасающиеся (а); средние и задние голени лишь с одним поперечным килем на наружной стороне (а) и внутри подсемейства проявляется тенденция к его полной редукции (Николаев, 1996); вершинные шпоры средних и задних голеней соприкасающиеся (а) и среди ряда соподчиненных подсемейству таксонов проявляется тенденция к уплощению шпор и расщеплению их вершин (Николаев, 1993), что можно рассматривать как приспособление к жизни в песках; анальное отверстие личинки в виде поперечной щели (а).

Таким образом, набор синапоморфий, свойственный как Hybosorinae, так и Ceratocanthinae - это десятичлениковые усики с трехчлениковой булавой, соприкасающиеся тазики средних ног, средние и задние голени, на которых сохраняется не более 1 поперечного киля, и соприкасающиеся шпоры средних и задних голеней. (Сюда же следует добавить свойственное личинкам анальное отверстие в виде поперечной щели.) По сравнению с этим комплексом признаков, присущих виду-основателю обеих групп, Ceratocanthinae приобрели ряд аутапоморфий (большинство из которых проявляется и внутри Hybosorinae s. str.): это полное исчезновение килей на средних и задних голенях, редукция части свободных жилок в основании крыла и свойственная только этой группе способность сворачиваться в виде шара.

Исходя из того, что особенностью эволюции большинства морфологических структур пластинчатоусых жуков является тенденция к их параллельной изменчивости среди многих надродовых таксонов, относительно трудно выбрать именно те таксоны, у которых подобный набор признаков являлся бы синапоморфией с таковым Hybosorinae.

Прежде всего, это редукция числа члеников булавы усика до трех. Трехчлениковая булава свойственна практически всем таксонам группы Laparosticti за исключением ряда родов гребенчатоусых (Lucanidae), сахарных жуков (Passalidae), а также всех видов двух монотипичных подсемейств пластинчатоусых жуков (Pleocominae и Pachypodinae). Все эти таксоны, безусловно, следует исключить из числа ближайших родственников Hybosorinae и Ceratocanthinae, так как у них у всех развита одна апоморфия по сравнению с Hybosorinae. Они утратили кожистую кайму по переднему краю переднеспинки, и поэтому перечисленные выше группы могут быть только сестринскими с Hybosorinae и Ceratocanthinae.

Второй апотипический признак - это сближенные шпоры на вершинах средних и задних голеней. Широко расставленными шпорами характеризуются все представители подсемейства Orphninae. Тенденция к сближению шпор средних и задних голеней наблюдается внутри подсемейств Aphodiinae и Scarabaeinae. Все другие таксоны группы Laparosticti (Geotrupinae, Bolboceratinae, Troginae, Ochodaeinae, Glaresinae, Glaphyrinae и Aclorinae) характеризуются только сближенными шпорами средних и задних голеней. Из списка кандидатов на ближайших родственников Hybosorinae и Ceratocanthinae мы должны будем исключить прежде всего подсемейства Orphninae, Aphodiinae и Scarabaeinae. Помимо того, что во всех этих группах сохраняется плезиоморфное состояние в строении шпор (расставлены и расположены по обе стороны от места прикрепления лапки), у них проявляются и апоморфии по сравнению с генерализованными признаками Hybosorinae. У видов Orphninae это упрощенное жилкование крыла, а у представителей Aphodiinae и Scarabaeinae - девятичлениковые усики. Кроме того, у этих трех таксонов (как и у видов Bolboceratinae, Ochodaeinae и Glaphyrinae) сохраняются широко расставленные тазики средних ног - еще одна плезиоморфия по сравнению с Hybosorinae.

Третий апотипический признак (соприкасающиеся тазики средних ног), помимо Hybosorinae и Ceratocanthinae, свойствен всем Geotrupinae, Troginae, Glaresinae и Aclorinae. Следовательно, именно эти таксоны могут быть ближайшими родственниками Hybosorinae. Во всех упомянутых в предыдущем абзаце таксонах с расставленными тазиками средних ног проявляются признаки, апоморфные по отношению к Hybosorinae: это прежде всего полная редукция пятна из шелковистых волосков по переднему краю бедра (у всех трех таксонов), а также упрощение жилкования у видов Glaphyrinae.

Во всех четырех подсемействах с трехчлениковой булавой усиков, соприкасающимися тазиками средних ног и сближенными шпорами средних и задних голеней (Geotrupinae, Troginae, Glaresinae и Aclorinae) проявляются определенные апоморфии по сравнению с Hybosorinae

[следовательно, ныне известные представители и этих таксонов могут быть только сестринскими группами с Hybosorinae или производными от них].

У видов Aclorinae - это упрощенное жилкование и редукция пятна шелковистых волосков на передних бедрах. Кроме того, общий облик этих жуков, напоминающий виды группы Pleurosticti, а также плезиоморфия в строении голеней (наличие 2 поперечных килей) позволяет и это подсемейство исключить из числа ближайших родственников Hybosorinae.

У видов Geotrupinae - это лишенная волосков верхняя сторона тела. Поэтому Hybosorinae могли произойти только от общего с Geotrupinae предка, который, имея весь набор плезиотипических признаков этой группы (11-члениковые усики и три килия на внешней стороне средних и задних голеней), должен был быть сверху покрыт волосками.

У видов Troginae и Glaresinae - сокращение числа стернитов брюшка до пяти, а у Troginae - еще и не разделенные щечным выступом глаза. По сравнению с другими перечисленными выше группами, это наименьшее число отличительных признаков от Hybosorinae (см. Howden, 1982).

Исследование морфологии личинок пластинчатоусых жуков показало, что подсемейства Geotrupinae и Troginae по строению анальной площадки очень близки подсемействам Scarabaeinae и Aphodiinae. К сожалению, личинки Glaresinae до сих пор остаются неизвестными. Исследование их морфологии, возможно, могло бы стать весомым аргументом в пользу одной из рассмотренных ниже точек зрения.

Можно предложить как минимум 2 сценария преобразований в надсемействе пластинчатоусых, приведших к появлению подсемейства Hybosorinae. В обоих Hybosorinae являются одним кладом с glareзинами. Если верно предположение ряда авторов (Scholtz, Browne, Kukulova-Peck, 1994) о древности Glaresinae и об анцестральном характере большинства признаков этой группы, то в кладограмме, предложенной К. Шольцем и С. Чоуном (Scholtz & Chown, 1995), Hybosorinae и Ceratocanthinae следует перенести в ее крайнюю левую часть и рассматривать как сестринский таксон Glaresinae. (В этом случае личинка рода *Glaresis* должна достаточно сильно отличаться от личинок Hybosorinae и Ceratocanthinae: прежде всего, у нее должно быть трехлучевое анальное отверстие и 3-члениковые усики.) Точка зрения автора по вопросу о родственных связях Hybosorinae была изложена ранее (Николаев, 1995) и до сих пор не изменилась. Накопленный с тех пор значительный материал по ископаемым представителям пластинчатоусых позволяет значительно дополнить эту схему, но практически не меняет ее в отношении ближайших рецентных родственников подсемейства Hybosorinae. По моему мнению, Glaresinae могут быть даже производной группой от Hybosorinae s. l. (в этом случае личинка рода *Glaresis* должна быть очень схожа с личинками Hybosorinae и Ceratocanthinae и иметь анальное отверстие в виде поперечной щели, а усики могут быть как 3-члениковыми, так и 4-члениковыми).

Исследование отпечатков пластинчатоусых жуков, найденных в нижнемеловом местонахождении Байса (Забайкалье), позволило выявить ряд признаков, комплекс которых позволяет отнести оставивших их видов только к подсемейству Hybosorinae. Ниже приводится описание новых таксонов подсемейства: рецентной трибы и 2 ископаемых видов, относящихся к новому роду номинативной трибы подсемейства.

Семейство Scarabaeidae Laicharting, 1781
Подсемейство Hybosorinae Erichson, 1847
Триба Scarabatermitini Nikolajev, trib. nov.

Диагноз. Тело не крупное, удлиненное, не способное сворачиваться в шар, покрытое сверху отдельно торчащими волосками; верхняя губа не скрыта под наличником и хорошо видна при взгляде на жука сверху; усики не более чем с 9 члениками; глаза частично разделены щечным выступом; передний край переднеспинки без кожистой каймы; щиток маленький, треугольный; надкрылья не более чем с 10 продольными бороздками; крылья лишь с одной не соединенной с основанием крыла жилкой между медиальной и первой ветвью анальной, отходящей от основания крыла; передние голени не более чем с 2 крупными боковыми зубцами; средние и задние голени довольно узкие, без поперечных килей на наружной стороне; вершинные шпоры развиты на всех голенях, их вершины не расщепленные; все лапки пятичлениковые.

Состав. Четыре монотипичных рода из Южной Америки: *Scarabaeinus* Silvestri, 1939, *Scarabatermes* Howden, 1973, *Xenocanthus* Howden & Gill, 1988, *Iveolus* Howden & Gill, 1988.

Сравнение. От родов трибы Ceratocanthini (рис. 1а) представители Scarabatermitini (рис. 1б) отличаются продолговатым телом, не способным сворачиваться в виде шара; от родов номинативной трибы и триб Dynamopodini (рис. 1 г-д), Anaidini (рис. 1в) и Thinorycterini (рис. 1е)

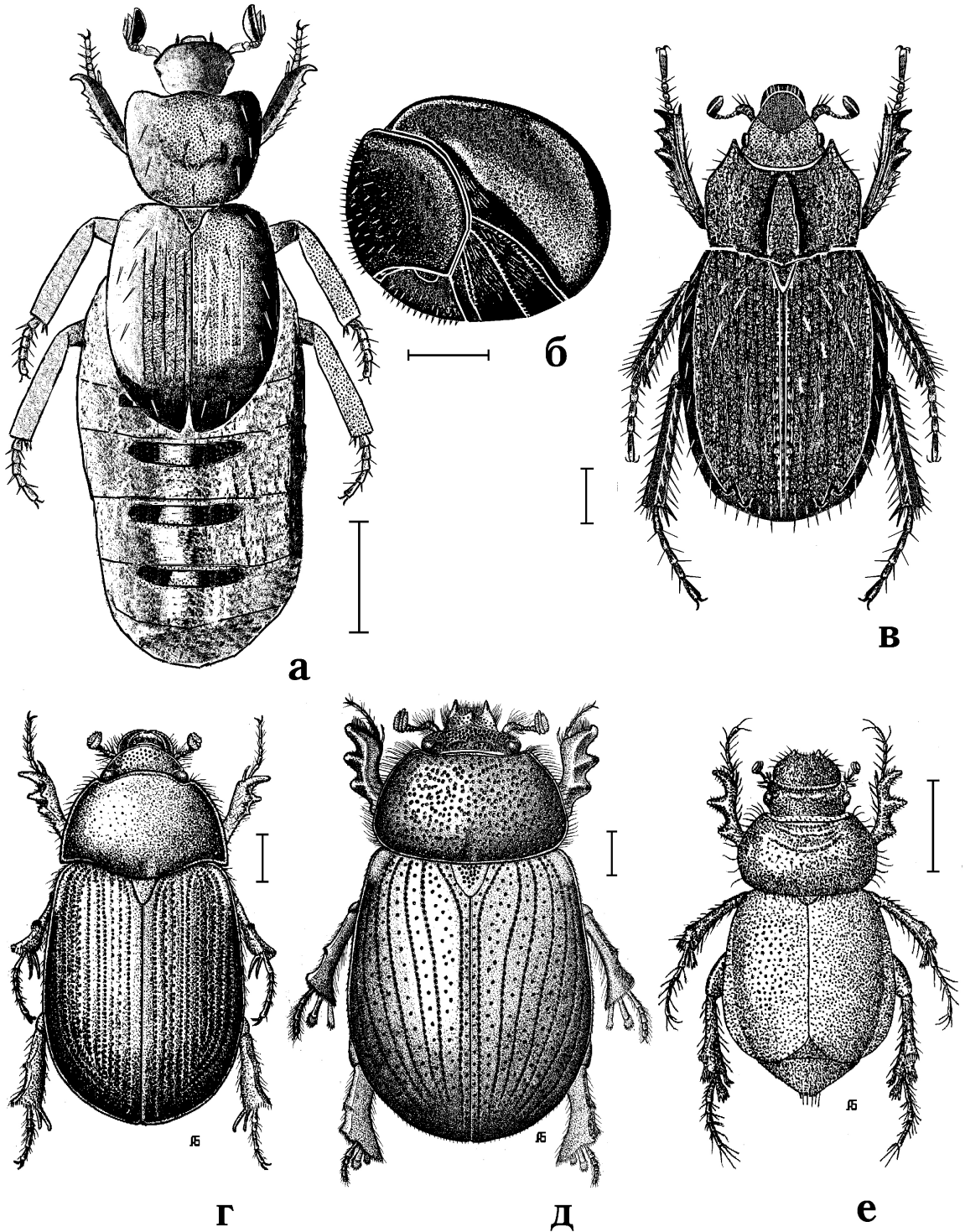


Рис. 1. Рецентные представители подсемейства Hybosorinae: а - *Scarabatermes amazonensis* Howden (Scarabatermitini); б - *Pterorthochaetes* sp. (Ceratocanthini), свернутый в виде шара; в - *Anaides laticollis* Harold (Anaidini); г - *Hybosorus illigeri* Reiche (Hybosorini); д - *Orubesa athletha* (Semenov) (Динамородины); е - *Thinorycter mamajevi* Medvedev (Thinorycterini). Деление масштабной линейки на всех рисунках соответствует 1 мм.

Fig. 1. Representatives of recent Hybosorinae: а - *Scarabatermes amazonensis* Howden (Scarabatermitini); б - *Pterorthochaetes* sp. (Ceratocanthini) rolled into a "ball"; в - *Anaides laticollis* Harold (Anaidini); г - *Hybosorus illigeri* Reiche (Hybosorini); д - *Orubesa athletha* (Semenov) (Dynamorodini); е - *Thinorycter mamajevi* Medvedev (Thinorycterini). Scale bar 1 mm in all figures.

описываемая триба отличается отсутствием кожистой каймы по переднему краю переднеспинки; от *Thinogycterini*, *Dynamopodini* и большинства представителей *Hybosorini* (рис. 1г-е) роды новой трибы отличаются отсутствием поперечных килей на средних и задних голенях; от всех *Dynamopodini* и большинства представителей *Hybosorini* - наличием лишь одной свободной жилки между медиальной и первой ветвью анальной, отходящей от основания крыла, и не более чем 9-члениковыми усиками; от единственного рода *Thinogycterini* - не скрытыми под наличником и хорошо заметными при взгляде на жука сверху верхней губой и мандибулами.

Филогенетические связи триб внутри подсемейства. Внутри подсемейства проявляются следующие основные тенденции в изменчивости морфологических структур. Тенденция к упрощению строения бороздок надкрылий дала начало филетической линии *Hybosorini* s. str. - *Dynamopodini* - *Thinogycterini*. В этой линии сохраняется наиболее полное жилкование крыльев (см. рис. 2а, 2г) и анцестральное строение средних и задних голеней (с 1 поперечным килем). В номинативной трибе проявляются тенденции и к упрощению жилкования, и к редукции килей на голенях. Изменения в жилковании проявляются прежде всего в сокращении числа свободных жилок в основной части крыла, причем в этой филетической линии редукция числа свободных жилок в основной части крыла начинается с уменьшения свободной жилки, ближайшей к анальной жилке, а заканчивается ее полным исчезновением. Уменьшение жилки можно наблюдать у видов рода *Orubesa* (рис. 2д), а ее полную редукцию у видов родов *Phaeochroops* Candese (исследовано жилкование *Phaeochroops laotianus* Paulian) и *Coilodes* Westwood (рис. 2в). Изменения проявляются и в районе медиальной жилки. Необходимо отметить, что в этом случае у двух родов (*Hybosorus* MacLeay и *Coilodes*), где отмечены такие изменения, происходит редукция различных частей объединенной жилки (рис. 2б; 2в). Интересно заметить, что исследование морфологии гениталий (наиболее консервативных структур) самцов показало гетерогенность *Hybosorini* s. str. и по этому признаку (D'Hotman & Scholtz, 1990). Все эти факты (наряду с небольшим числом видов в родах) свидетельствуют в пользу предположения о том, что современная фауна подсемейства является лишь реликтом некогда богато представленной группы.

У триб *Dynamopodini* и *Thinogycterini*, все признаки которых можно рассматривать как производные от признаков номинативной трибы, начинается тенденция к погружению ротовых

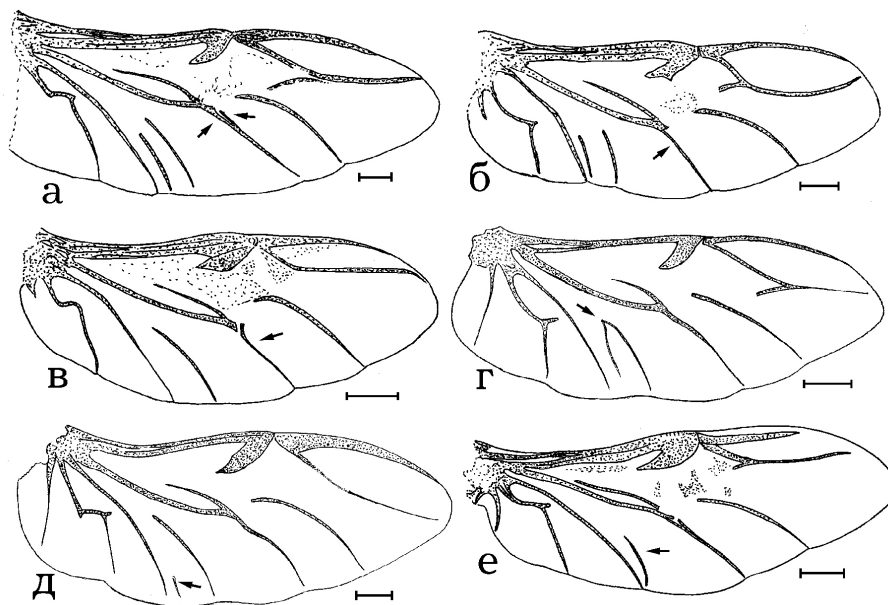


Рис. 2. Схема жилкования крыльев у представителей подсемейства *Hybosorinae*: а - *Phaeochrous dissimilis vietnamicola* Kuijten (*Hybosorini*); б - *Hybosorus illigeri* Reiche (*Hybosorini*); в - *Coilodes castaneus* Westwood (*Hybosorini*); г - *Brenskea coronata* Reitter (*Dynamopodini*); д - *Orubesa athletha* (Semenov) (*Dynamopodini*); е - *Anaides laticollis* Harold (*Anaidini*).

Fig. 2. Wing venation in the representatives of the *Hybosorinae*: а - *Phaeochrous dissimilis vietnamicola* Kuijten (*Hybosorini*); б - *Hybosorus illigeri* Reiche (*Hybosorini*); в - *Coilodes castaneus* Westwood (*Hybosorini*); г - *Brenskea coronata* Reitter (*Dynamopodini*); д - *Orubesa athletha* (Semenov) (*Dynamopodini*); е - *Anaides laticollis* Harold (*Anaidini*).

органов под наличник и (скорее всего как аутапоморфии) уплощение и расщепление вершинных шпор на голенях всех ног. В свою очередь, признаки *Thinogasterini* можно рассматривать как производные от признаков *Dynapodini*.

В филетической линии *Anaidini* - *Ceratocanthini* - *Scarabatermitini* наблюдается только упрощенное жилкование крыльев в их основной части (см. рис. 2e) и полностью редуцируются кили на средних и задних голенях (синапоморфии?), причем редукция числа свободных жилок в основной части крыла приводит к полному исчезновению первой свободной жилки, расположенной сразу за медиальной жилкой. У видов *Anaidini* увеличивается количество бороздок надкрылий, но проявляются тенденции к сокращению числа стернитов брюшка и появлению не разделенных щечным выступом глаз. У видов *Scarabatermitini* сохраняется исходное для подсемейства небольшое число (не более 10) бороздок надкрылий, но сокращается (до 8-9) число члеников усиков и редуцируется (всегда?) кайма по переднему краю переднеспинки. У видов *Ceratocanthini* иногда сохраняется анцестральное строение бороздок, но, вероятно, благодаря симбиозу с термитами и муравьями, развивается такая аутапоморфия, как способность сворачиваться в шар (см. рис. 1б). Другие морфологические особенности (строение щитка, уплощение голеней) связаны с этой способностью.

Триба Hybosorini s. str. Erichson, 1847 **Род *Cretohybosorus* Nikolajev, gen. nov.**

Название рода: от *cretaceus* (лат.) - меловой, и рода *Hybosorus*.

Типовой вид: *Cretohybosorus buryaticus*, sp. nov. - нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Небольшого размера выпуклый жук. Верхняя губа не скрыта под наличником; мандибулы относительно короткие, с широко закругленными наружными сторонами; передний край наличника закруглен; шов между наличником и лбом дуговидно выгнут назад; щечный выступ очень небольшой, слегка заходит на передний край глаза; переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю; щиток широкий, треугольный; надкрылья полностью прикрывают пигидий; каждое надкрылье не более чем с 10 точечными бороздками; брюшко с 6 видимыми стернитами; тазики всех ног соприкасающиеся; передние голени с 3 зубцами по наружной стороне; средние и задние голени с 1 поперечным килем на наружной стороне.

Видовой состав. Род монотипичный.

Сравнение. Хорошо отличается от всех до сих пор известных родов мезозойских *Scarabaeidae*: от родов *Lithoscarabaeus* Nikolajev, *Cretochodaeus* Nikolajev, *Cretorabaeus* Nikolajev, *Cretobolbus* Nikolajev, *Cretaegialia* Nikolajev и *Cretaesalus* Nikolajev соприкасающимися тазами средних ног; от родов *Prototrox* Nikolajev и *Cretaesalus* - также наличием 6 видимых стернитов брюшка; от рода *Proteroscarabaeus* Grabau - наличием лишь 3 зубцов на наружной стороне передних голеней; от рода *Cretanaides* Nikolajev - простой скульптурой надкрылий; от родов *Holcorobeus* Nikritin, *Cretogeotrupes* Nikolajev, *Prototrox*, *Cretoscarabaeus* Nikolajev, *Cretorabaeus* Nikolajev и *Lithanomala* Nikolajev - наличием лишь 1 поперечного кия на наружной стороне средних и задних голеней; кроме того, от родов *Proteroscarabaeus*, *Cretogeotrupes*, а также *Cretobolbus* и *Hybosorites* Nikolajev - меньшим числом бороздок надкрылий. От рода *Avitortor* Ponomarenko отличается простыми точечными бороздками; от родов *Lithanomala* Nikolajev, *Cretomelolontha* Nikolajev и *Cretoserica* Nikolajev - наличием 10 точечных бороздок, а также общим габитусом.

Систематическое положение. Не прикрытые наличником ротовые органы, частично разделенные щечными выступами глаза, переднеспинка с кожистой каймой по переднему краю, соприкасающиеся тазики всех ног, наличие одного поперечного кия на наружной поверхности средних и задних голеней, а также общий габитус жука позволяют отнести описываемый род только к номинативной трибе подсемейства *Hybosorinae*.

***Cretohybosorus buryaticus* Nikolajev, sp. nov. (рис. 3 а-в)**

Название вида: по месту находки голотипа.

Материал. Голотип - ПИН, № 3064/7459, прямой и обратный почти полные отпечатки жука с частично расправленным правым крылом; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский р-н, левый берег р. Витим, ниже устья р. Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин - готерив, зазинская свита. Кроме голотипа, паратип - ПИН, № 3064/6993, несколько хуже сохранившийся (без ног) отпечаток жука из того же слоя, того же местонахождения.

Описание (рис. 3 а-в). Небольшой, выпуклый жук. Мандибулы довольно короткие (их длина меньше длины верхней губы), с закругленными боковыми краями. Верхняя губа заметно шире

длины, с практически прямым передним краем и округленными боковыми краями. Наличник короткий, со слабо закругленным передним краем и широко закругленными боковыми краями, отделен от лба ясно выраженным швом. Глаза очень неглубоко разделены щечными выступами. Лоб гладкий. Переднеспинка широкая, с широко закругленными передними и еще более широко закругленными задними углами. Боковой край переднеспинки равномерно закруглен и несет густой ряд довольно длинных щетинок. Щиток короткий, треугольный. Надкрылья с едва заметными точечными бороздками; промежутки между бороздок покрыты частыми точками, возможно, несшими волоски. Боковые края надкрылий несут такие же щетинки, как и боковой край переднеспинки. Тазики всех ног соприкасающиеся. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю; средний зубец расположен на одинаковом расстоянии от вершинного и основного; вершинная шпора расположена против вершинного зубца. Средние и задние голени с 1 поперечным килем на наружной стороне, расположенным несколько ближе к вершине голени, чем к ее основанию. Первый членик задних лапок такой же длины, как 2 последующих, вместе взятых. Длинные вершинные шпоры задних голеней равны длине первого членика лапки. Брюшко с 6 видимыми стернитами; задний край стернитов с кожистой каймой; предпоследний стернит несколько длиннее соседних. Генитальные сегменты были выдавлены из раздувшегося и заметно увеличившегося брюшка образовавшимися после смерти жука газами, но, к сожалению, они пропечатаны недостаточно четко, и достоверно пол жука установить не удается (скорее всего, это самка). 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 0.20; ее ширина 0.40; длина наличника 0.30; ширина головы (по середине ширины глаз) 1.20; длина переднеспинки по средней линии 1.00; ее наибольшая ширина 2.00; длина щитка 0.20; ширина его основания 0.30; длина надкрылья 3.25; его наибольшая ширина 1.30; ширина среднего тазика 0.45; ширина заднего тазика 0.40; длина переднего бедра 0.85; его ширина 0.50; длина среднего бедра 0.95; его ширина 0.40; длина заднего бедра 1.00; его ширина 0.50; длина передней голени 0.90; расстояние между ее основным и вершинным зубцами 0.25; длина средней голени 1.00; ширина ее вершинного среза 0.25; длина задней голени 1.10; ширина ее вершинного среза 0.25; длина члеников средней лапки равна соответственно: 1-го - 0.30; 2-го - 0.10; 3-го - 0.15; 4-го - 0.15; 5-го - 0.30 (с коготком); длина члеников задней лапки равна соответственно: 1-го - 0.30; 2-го - 0.15; 3-го - 0.15; 4-го - 0.25; 5-го - 0.35 (с коготком); длина заднегруди 0.70; длина стернитов брюшка по средней линии равна соответственно: 1-го - 0.35; 2-го - 0.25; 3-го - 0.25; 4-го - 0.25; 5-го - 0.35; 6-го - 0.20.

Cretohybosorus striatulus Nikolajev, sp. nov. (рис. 3 г)

Название вида: от латинского *stria* - бороздка.

Материал. Только голотип - ПИН, № 4210/700, прямой и обратный отпечатки жука без головы, переднеспинки и большей части ног из того же местонахождения.

Описание (рис. 3г). Небольшой, выпуклый жук, не более чем с 10 точечными бороздками на каждом надкрылье. Точки в бороздках крупные и глубокие, промежутки бороздок слабо выпуклые. Тазики средних ног крупные, соприкасающиеся, тазики задних ног более узкие, также соприкасающиеся.

Размеры (мм): длина надкрылья 2.40; его ширина 1.15; ширина среднего тазика 0.35; ширина заднего тазика 0.30; длина средней голени 1.10; ширина заднего тазика 0.40; длина среднего бедра 0.80; его ширина 0.30; длина заднего бедра 0.70; его ширина 0.30; длина средней голени 0.80.

Сравнение. От типового вида рода отличается меньшими размерами и более глубокими бороздками, образованными более крупными и сильнее пропечатанными точками.

Замечание. Столь значительная амплитуда изменчивости размеров среди видов одного рода не характерна для современных Hybosorinae, однако для многих родов пластинчатоусых, насчитывающих в своем составе большое число видов, колебание размеров тела может достигать довольно больших пределов, поэтому считаю возможным рассматривать описываемые виды как представителей одного рода.

Благодарности. Подготовка статьи в настоящем виде стала возможной благодаря помощи коллег, постоянно присылавших оттиски своих работ, чтение которых и помогло сформировать изложенную выше точку зрения: это P.G. Allsopp (Австралия), H.F. Howden (Канада), P.J. Kuijten (Нидерланды), R. Petrovitz (Австрия), P.O. Ritcher (США), С.Н. Scholtz (ЮАР). Я также сердечно благодарен А.Г. Пономаренко и В.В. Жерихину (ПИН РАН, Москва) за предоставление коллекционных материалов по ископаемым видам пластинчатоусых жуков. Рецензные виды

подсемейства были получены от Г.Ф. Хоудена (Канада) и О.Н. Кабакова (Санкт-Петербург). Ряд тотальных рисунков выполнил А.С. Баденко.

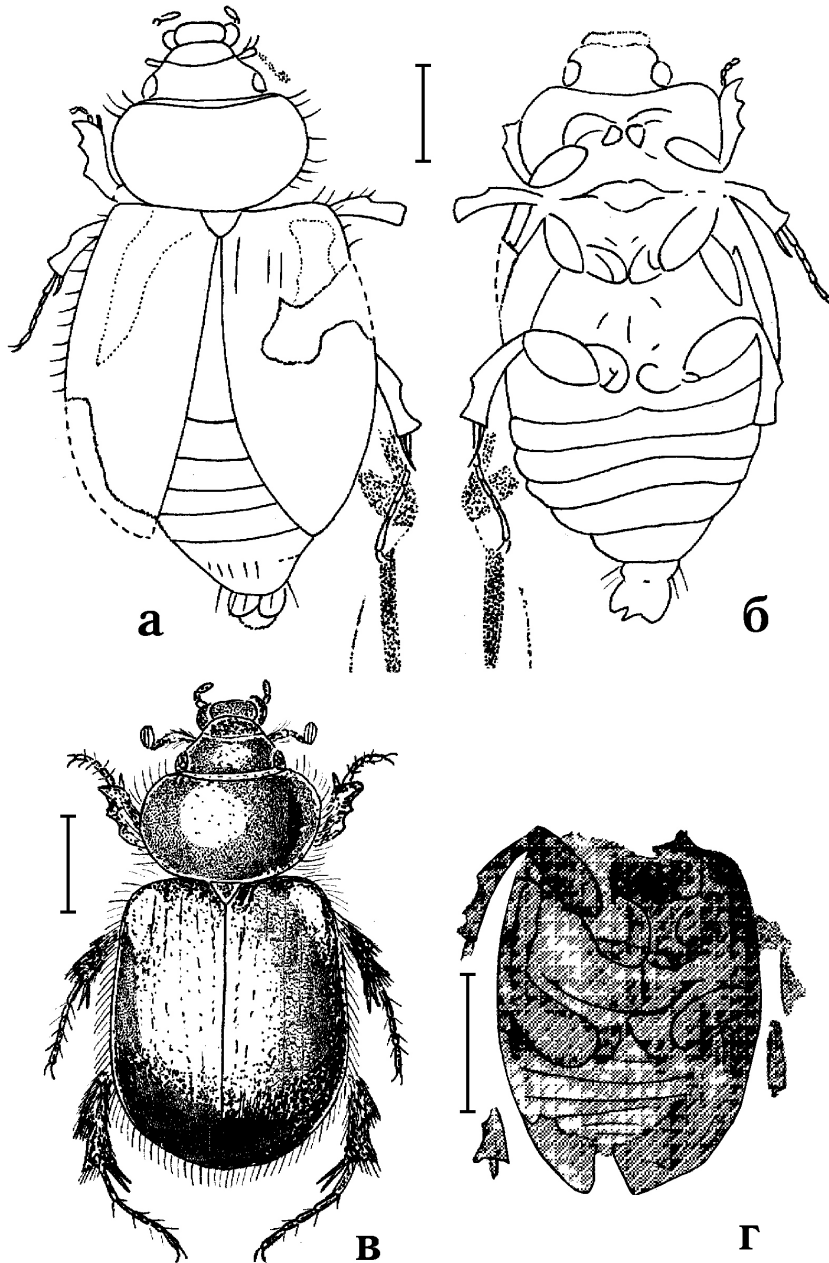


Рис. 3. Мезозойские представители трибы Hybosorini: а-в - *Cretohybosorus buryaticus*, sp. nov., голотип ПИН, № 3064/7459: а - вид сверху, б - вид снизу, в - реконструкция; г - *Cretohybosorus striatulus*, sp. nov., голотип ПИН, № 4210/700, вид снизу.

Fig. 3. Representatives of Mesozoic Hybosorinae: а-в - *Cretohybosorus buryaticus*, sp. nov., holotype PIN, № 3064/7459: а - dorsal aspect, б - ventral view, в - restoration; г - *Cretohybosorus striatulus*, sp. nov., holotype PIN, № 4210/700, ventral view.

Литература

- Николаев Г.В., 1990.** Использование особенностей жилкования крыльев для уточнения системы пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae). *Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые. Мат-лы X съезда ВЭО 11-15 сент. 1989 г., Л., С. 98-99.*
- (Николаев Г.В.) Nikolajev G.V., 1993.** The taxonomic placement in the subfamily Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) of the new genus of Lower Cretaceous Scarab beetles from Transbaykal. *Paleontol. J. T. 27. Suppl. 1 A, pp. 1-8.*
- Николаев Г.В., 1995.** Материалы к систематике подсемейства Ochodaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Зоолог. журн. Т.74, вып. 8. С. 72-82*
- Николаев Г.В. 1996.** Виды пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) с большим количеством бороздок на надкрыльях из нижнемелового местонахождения Байса в Забайкалье *Палеонтол. журн., № 2. С. 91-99.*
- Allsopp P. G., 1984.** Checklist of the Hybosorinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Coleopt. Bull., v. 32, p.2, pp. 105-117.*
- D'Hotman D. & Scholtz C., 1990.** Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Ent. Memoir, n. 77, pp. 1-51.*
- Howden H. F. 1971.** Five unusual genera of New World Scarabaeidae (Coleoptera). *Can. Entomol., v. 103, pp. 1463-1471.*
- Howden H. F., 1973.** *Scarabatermes amazonensis*, a new genus, new species, of termitophilous Scarabaeidae (Coleoptera). *Can. Entomol., v. 105, pp. 29-33.*
- Howden H. F., 1982.** Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationship to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Can. J. Zool., v. 60, pp. 2713-2724.*
- Howden H. F. & Gill B. D., 1988a.** *Xenocanthus*, a new genus of inquiline Scarabaeidae from southeastern Venezuela (Coleoptera). *Can. J. Zool., v. 66, pp. 2071-2076.*
- Howden H. F. & Gill B. D., 1988b.** A fourth genus of unusually modified Ceratocanthinae (Coleoptera: Scarabaeidae) from South America. *Can. J. Zool., v. 66, pp. 2077-2079.*
- Kuijten P. J., 1983.** Revision of the genus *Hybosorus* MacLeay (Coleoptera: Scarabaeidae, Hybosorinae). *Zool. Verh. Leiden, n. 203, pp. 1-49.*
- Kuijten P. J., 1985.** Revision of some Hybosorinae genera from the Indo-Malayan subregion: *Microphaeochroops*, *Microphaeolodes*, *Mimocoelodes*, *Pantolasius* and *Phaeochridius* (Coleoptera: Scarabaeidae: Hybosorinae). *Zool. Verh. Leiden, n. 203, pp. 1-39.*
- Kuijten P. J., 1986.** Revision of the African and Madagascar species of *Phaeochrous* Castelnau, 1840 (Coleoptera: Scarabaeidae: Hybosorinae). *Ann. Mus. R. Afr. Centr. Tervuren, Sci. Zool., n. 249, pp. 1-50.*
- Kuijten P. J., 1988.** *Phaeocroides nanus* (Arrow), *Phaeocroides mapelli* Petrovitz and *Phaeocroides orientalis* (Petrovitz): notes on generic status, synonymy and types; redescription (Coleoptera: Scarabaeidae, Hybosorinae). *Zool. Mededelingen, D. 62, n. 7, pp. 91-98.*
- Petrovitz R., 1968.** Bekannte und unbekannte Scarabaeidae (Hybosorinae, Troginae, Orphninae, Dynamopinae, Geotrupinae, Aegialiinae). *Ent. Arb. Mus. Frey. V. 18, S. 1-9.*
- Ritcher P.O., 1966.** White grubs and their allies. A study of North American Scarabaeoid larvae. Studies in entomology № 4. *Corvallis. Oregon State University Press. 219 p.*
- Scholtz C.H., Browne D.J. and Kukulova-Peck, 1994.** Glaresidae, archaeopteryx of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology, v. 19, pp. 259-277.*
- Scholtz C.H. & Chown S.L., 1995.** The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. Eds. Pakaluk J. and Slipinski S., *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera (Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson). Warszawa, pp. 357-374.*
- Scholtz C.H., D'Hotman D. and Nel A., 1987.** Systematic position of the South American genus *Cryptogenius* Westwood (Coleoptera: Scarabaeoidea: Trogidae and Hybosoridae). *Coleopt. Bull., v. 41(2), pp. 193-199.*

Summary

Nikolajev G.V. New data on the systematics of the scarab beetles of the subfamily Hybosorinae (Coleoptera, Scarabaeidae): the establishment of the new tribe comprising four monotypic South American genera, and description of some new taxa from the Lower Cretaceous of Transbaikalia.

Kazakh State University (Dept. of Biology), Al-Farabi Prospekt 71, Almaty, Kazakhstan 480078

The taxonomic characters of the subfamilies Hybosorinae and Ceratocanthinae are discussed. The complex of characters of Hybosorinae is as follows (plesiomorphic character state is designated as "p", apomorphic state as "a"):

Antennae no more than 10-segmented (a), with 3-segmented club (a). Mandibles and upper lip strongly chitinized and not concealed by the clypeus (p). Anterior margin of pronotum with leathery border (p). Middle coxae are contiguous (a). Fore tibiae are with 3-4 outer teeth (a). Middle and hind tibiae with a single carina (a). Spurs on mid- and hind tibiae apices are close-set (a). Abdomen with 6 visible sternites (p).

All these apomorphic characters are also synapomorphic to those of the sister group from the subfamily Ceratocanthinae as well. Other characters of the Ceratocanthinae may be derived from those of the Hybosorinae; the rank of the former subfamily is therefore lowered to the tribe within the latter one. The relations of Hybosorinae with other taxa within the Scarabaeoidea are discussed. Most of the synapomorphic characters of Hybosorinae are also proper to the subfamily Glaresinae [the taxonomic placement of Glaresinae within the superfamily Scarabaeoidea was already discussed in 2 recent papers (Nikolajev, 1995; Scholtz & Chown, 1995)]. The morphological characters of the hitherto unknown *Glaresis* larvae apparently should be a crucial criterion for the clarification of the taxonomic position of the subfamily Glaresinae within the Scarabaeidae.

All the representatives of the subfamily Hybosorinae are herein united into 6 tribes.

1. Hybosorini Erichson, 1847 (numerous genera). Diagnosis. Upper lip and mandibles protrude before the clypeus. Fore margin of clypeus without teeth. Antennae 10-segmented. Anterior margin of pronotum with leathery border. Wings with 2 (or single) free veins originating from the wing base and situated between the cubital and the first anal veins. Mid and hind tibiae with (or without) a single transverse carina. Abdomen with 6 visible sternites.

2. Dynamopodini Arrow, 1911 (genera *Orubesa* Reitter and *Brenskea* Reitter). Diagnosis. Upper lip is invisible from above. Fore margin of clypeus with three teeth. Antennae 10-segmented. Anterior margin of pronotum with leathery border. Wings with 2 free veins originating from the wing base and situated between the cubital and the first anal veins. Mid and hind tibiae with a single transverse carina. Abdomen with 6 visible sternites.

3. Thinorycterini Semenov & Reichardt, 1925 (monotypic). Diagnosis. Upper lip and mandibles are invisible from above. Antennae 9-segmented. Anterior margin of pronotum is with leathery border. Wingless. Mid and hind tibiae with a single transverse carina. Abdomen with 6 visible sternites.

4. Ceratocanthini Cartwright & Gordon, 1971 (numerous genera). Diagnosis. Antennae 10-9-segmented. Anterior margin of pronotum with (or without) leathery border. Mid and hind tibiae without transverse carina. Species of this tribe are capable of rolling up into a compact "ball".

5. Anaidini Nikolajev, 1996 (genera *Anaides* Westwood, *Cryptogenius* Westwood and *Callosides* Howden). Diagnosis. Upper lip and mandibles protrude before the clypeus. Fore margin of clypeus without teeth. Antennae 10-segmented. Anterior margin of pronotum is with leathery border. Wings with a single free vein originating from the wing base and situated between the cubital and the first anal veins. Mid and hind tibiae are without transverse carina. Abdomen with 5-6 visible sternites.

6. Scarabatermitini Nikolajev, trib. nov. (is established for the following four South American monotypic genera: *Scarabaeinus* Silvestri, 1939, *Scarabatermes* Howden, 1973, *Xenocanthus* Howden & Gill, 1988, *Iveolus* Howden & Gill, 1988). Diagnosis. Upper lip protrudes before the clypeus. Antennae 8-9-segmented. Anterior margin of pronotum without leathery border. Wings with a single free vein originating from the wing base and situated between the cubital and the first anal veins. Mid and hind tibiae without transverse carina.

The new fossile genus *Cretohybosorus* belonging to the Hybosorini is erected, with the description of two new species, *Cretohybosorus buryaticus* (type species) and *C.striatulus* from the Lower Cretaceous of Transbaikalia (Baysa locality). A diagnosis of the new genus is as follows. Upper lip protrudes before the clypeus. Fore margin of clypeus weakly rounded. Eyes are partly divided by genal projections. Anterior margin of pronotum with leathery border, its lateral margin rounded. Elytron with 10 striae. Mid coxae contiguous. Fore tibiae with three teeth along their outer margin. Mid and hind tibiae with a single transverse carina. Abdomen with 6 visible sternites.