

**НОВОЕ ПОДСЕМЕЙСТВО ПЛАСТИНЧАТОУСЫХ ЖУКОВ  
(COLEOPTERA, SCARABAEIDAE) ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА  
ЗАБАЙКАЛЬЯ И ЕГО ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ**

На одном из отпечатков жуков, хранящихся в коллекциях ПИН РАН, достаточно хорошо сохранились конечные членики усиков с прослеживающейся на них многочлениковой пластинчатой булавой. Этот признак характерен только для рецентных подсемейств Pleocominae, Pachypodinae и Melolonthinae s. l. Однако по другим признакам описываемый ниже жук легко отличается от всех известных мне таксонов пластинчатых жуков (как рецентных, так и ископаемых), что позволяет рассматривать его в ранге подсемейства.

За предоставление материалов на обработку и за помощь в работе над статьей я искренне благодарен сотрудникам лаборатории членистоногих ПИН РАН. Работа поддержана фондом Дж. Сороса и Академией естественных наук России.

**СЕМЕЙСТВО SCARABAEIDAE LATREILLE, 1802**

**ПОДСЕМЕЙСТВО CRETOSCARABAEINAE NIKOLAJEV, SUBFAM. NOV.**

**Диагноз.** Мандибулы и верхняя губа не скрыты под наличником. Усики с многочлениковой пластинчатой булавой. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю. Тазики средних ног нешироко расставлены или соприкасающиеся. Средние и задние голени с поперечными киями. Вершинные шпоры средних и задних голеней расположены по одну сторону от лапки.

**Состав.** Два описанных ниже рода из нижнего мела Забайкалья.

**Сравнение.** Отличается от Geotrupinae, Bolboceratinae и Ochodeinae многочлениковой булавой усиков; от Bolboceratinae, Geotrupinae и Pleocominae наличием трех зубцов по наружному краю передних голеней; от Pachypodinae и Pleocominae не скрытыми под наличником ротовыми органами; от Melolonthinae и Pachypodinae наличием поперечных килей на средних и задних голених.

**Замечания.** Многочлениковая булава усиков известна также у мезозойского рода Proteroscarabaeus Grabau, близкого к таксонам подсемейства Pleocominae. От представителей нового подсемейства Proteroscarabaeus отличается наличием многочисленных зубцов по наружному краю передних голеней.

**Род Cretoscarabaeus Nikolajev, gen. nov.**

**Название рода** от мелового периода и рода Scarabaeus.

**Типовой вид** - *C. gibbosus* sp. nov.

**Диагноз.** Среднего размера жуки продолговато-овальной формы. Булава из пяти (?) члеников. Глаза частично разделены щечными выступами. Передние голени с тремя зубцами. Тазики средних ног соприкасаются. Средние и задние голени с тремя поперечными киями.

**Видовой состав.** Два описываемых ниже вида.

**Замечание.** Внешне наиболее близок к роду Holcorobeus Nikritin, 1977, от которого отличается задними голеними с тремя поперечными киями.

**Cretoscarabaeus gibbosus Nikolajev, sp. nov.**

**Название вида** *gibbosus* mm. - горбатый.

**Голотип** - ПИН, № 4210/708, прямой и обратный отпечатки практически полностью сохранившегося жука; Забайкалье, Бурятия, Еравненский р-н, левый берег р. Витим ниже устья р. Байса (местонахождение Байса), сдой 22 [1]; нижний мел, зазинская свита.

**Описание** (рис. 1, а-г). Тело продолговато-овальное. Мандибулы довольно длинные со слабо закругленными наружными краями и едва заметно выемчатыми внутренними. Верхняя губа видна неясно, вероятно, она сильно поперечная. Наличник спереди, возможно, с узкой кожистой каймой. Усики с довольно короткой многочлениковой булавой, но точное число члеников определить трудно - она выглядит четырех-, 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. Боковые края переднеспинки слабо закругленные; ее передние углы слабывыступающие с заостренными вершинами; задние углы широко закруглены. Основание переднеспинки закрыто складками, образовавшимися, вероятно, из-за сильно смятого бугровидного выступа («горба»), развитого в ее основной части. Шиток треугольный со слабо закругленными боковыми краями - большая часть его основания скрыта под смятой переднеспинкой. Заднегрудь с узкой продольной бороздкой посередине. Надкрылья со следами бороздок, сохранившимися только вблизи их боковых краев.

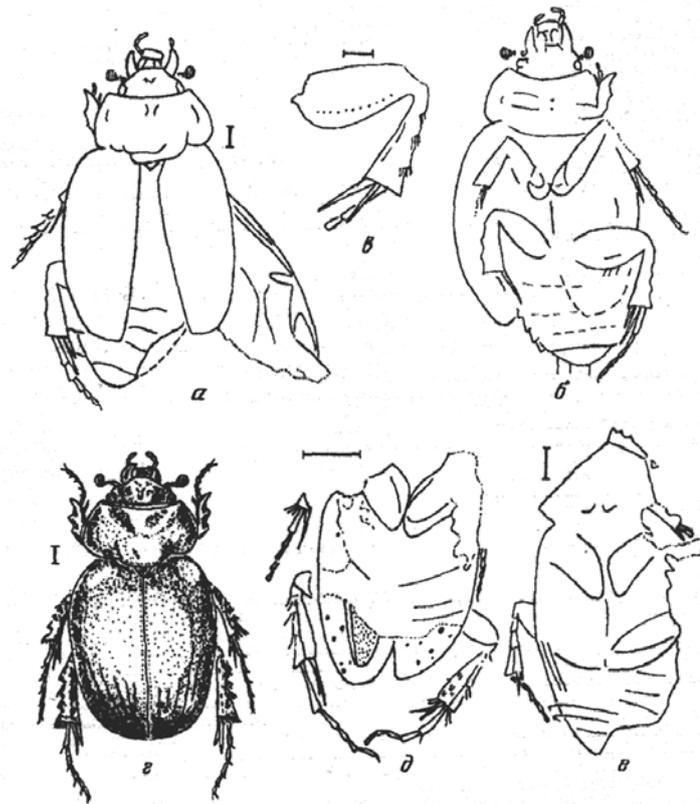


Рис. 1. Представители подсемейства Cretoscarabaeinae: *a-c* - *Cretoscarabaeus gibbosus* sp. nov.; *a, б* - голотип ПИН, № 4210/708: *a* - сверху, *б* - снизу, *в* - паратип ПИН, № 3064/7155, *г* - реконструкция; *д* - *C. lentiginosus* sp. nov., голотип ПИН, № 4210/702; *е* - *Cretoscarabaeus elongatus* sp. nov., голотип ПИН, № 3064/7138. Все масштабные отрезки соответствуют 1 мм

Боковые края надкрылий плавно закруглены. Правое крыло жука выдается из-под надкрылья, но особенности жилкования в расправленной части проследить не удастся. Передние голени с тремя небольшими зубцами по наружному краю и с вершинной шпорой, расположенной несколько выше места прикрепления среднего зубца. Тазики средних ног расположены под острым углом друг к другу. На задних голенях три поперечных кили. Вершинные шпоры средних и задних голеней заметно различаются по длине. Более длинная шпора достигает вершины второго членика лапки; более короткая - первого. Первые членики средних и задних лапок заметно длиннее каждого из последующих; на средних лапках - несколько короче второго и третьего взятых вместе, на задних - длиннее. Коготки всех ног простые. Брюшко заметно выдается назад за надкрылья, возможно, в результате посмертных изменений.

Размеры, мм: длина отпечатка от вершины мандибул до вершины пигидия - 17,3, длина головы - 2,9, наибольшая ширина головы - 3,6, высота булав усиков - 0,7, длина переднеспинки (без ее смятой части) - 2,1, наибольшая ширина переднеспинки - 5,9, длина надкрылья - 9,9, наибольшая ширина надкрылья - 4,1, длина передней голени - 2,6, длина члеников средней лапки равна соответственно 1,3; 0,6; 0,7; 0,6; 0,7 (без коготков), длина задних бедер — 4,1, длина задней голени — 4,1, длина члеников задней лапки равна соответственно 1,5; 0,8; 0,5; 0,7; 0,6 (без коготков).

Материал. Кроме голотипа, из того же местонахождения паратип № 3064/7155, отпечаток задней ноги (рис. 1, *в*).

### ***Cretoscarabaeus lentiginosus* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида *lentiginosus* лат. - веснушчатый.

Голотип - ПИН, № 4210/702, прямой отпечаток задней части жука с хорошо различимыми тазиками средних ног и задними голенями; Забайкалье, Бурятия, Еравненский р-н, левый берег р. Витим ниже устья р. Байса (местонахождение Байса), слой 2 [1]; нижний мел, зазинская свита.

Описание (рис. 1, *д*). Относительно небольшой продолговато-овальный жук. Надкрылья светлые с редко разбросанными некрупными темными пятнышками. Средние тазики 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 средней лапки

равна двум последующим, вместе взятым. Задние голени с тремя поперечными килями на наружной поверхности; основной киль выражен слабее двух последующих - он прослеживается только в виде ряда щетинок. Вершина более длинной шпоры задней голени достигает вершины первого членика задней лапки, который заметно крупнее каждого из последующих члеников.

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

Сравнение. От типового вида отличается более мелкими размерами тела, расположением средних тазиков под большим углом и слабо развитым основным килем на задних голених.

Замечания. Вид отнесен к роду по таким формальным признакам как наличие трех поперечных килей на задних голених и соприкасающиеся тазики средних ног. Не исключена возможность, что большинство из отличительных признаков достаточны для того, чтобы рассматривать *C. lentiginosus* как представителя особого подрода или даже самостоятельного рода.

Материал. Голотип.

#### **Род *Cretorabaeus* Nikolajev, gen. nov.**

Название рода - произвольное сочетание букв.

Типовой вид - *C. elongatus* sp. nov.

Диагноз. Относительно небольшие продолговато-овальные, жуки. Передние голени с тремя зубцами по наружному краю. Тазики средних ног расставлены нешироко. Задние голени с тремя поперечными килями на наружной стороне.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От типового рода отличается нешироко расставленными тазиками средних ног.

Замечания. Несмотря на то что типовой род подсемейства *Cretoscarabaeinae* характеризуется соприкасающимися тазиками средних ног, считаю возможным род *Cretorabaeus* также отнести к этому подсемейству. В пользу этого свидетельствует общий облик жука с удлинённым телом и довольно длинными ногами.

#### ***Cretorabaeus elongatus* Nikolajev, sp. nov.**

Название вида *elongatus* *lat.* - продолговатый.

Голотип - ПИН, № 3064/7138, прямой и обратный отпечатки жука без головы и большей части ног; Забайкалье, Бурятия, Еравненский р-н, левый берег р. Витим ниже устья р. Байса (местонахождение Байса), слой 15 [1]; нижний мел, зазинская свита.

Описание (рис. 1, *e*). Относительно небольшой продолговатый жук. Передние голени с тремя некрупными зубцами по наружному краю, тазики средних ног крупные, расположены под прямым углом друг к другу и расставлены относительно нешироко. Задние голени с тремя поперечными килями и очень сильно различающимися по длине шпорами, расположенными по одну сторону от места прикрепления лапки. Длинная шпора достигает вершины первого членика лапки и более чем в 2 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.

Материал. Голотип.

Плезиоморфными признаками, характеризующими вид-основатель семейства *Scarabaeidae*, были: 11-члениковые усики с многочлениковой булавой; ротовые органы не скрыты под наличником; глаза, частично разделенные щечными выступами; передние голени с многочисленными (более трех) зубцами по наружному краю; средние и задние голени с тремя поперечными килями и вершинными шпорами, расположенными по обе стороны от места прикрепления лапки; передние бедра с пятном шелковистых волосков; а также нешироко расставленные и расположенные под тупым или прямым углом друг к другу тазики средних ног.

В эволюции семейства *Scarabaeidae* прослеживается ряд линий, каждая из которых характеризуется одной или несколькими апоморфиями. Необходимо подчеркнуть, что тенденции в изменениях признаков во многих линиях совпадают и для уточнения родственных связей таксонов иадродового ранга внутри семейства часто необходимо привлечение признаков преимагинальных стадий. Лишь в этом случае можно надеяться, что мы имеем дело с естественным таксоном, основанным на синапоморфных признаках, а не с искусственным с параллельно появляющимися в близких (а иногда и не очень близких) ветвях аутапоморфиями.

Рассмотрим сначала ветви, которые могут быть только сестринскими по отношению к *Cretoscarabaeinae*.

Первую ветвь характеризует сокращение числа члеников булавы усиков до трех. Сюда относятся подсемейства *Bolboceratinae*, *Geotrupinae*, *Taurocerastinae*, *Troginae*, *Scarabaeinae* и *Aphodiinae* s. Родство перечисленных таксонов доказывается особенностями строения их личинок [8]. Эта ветвь может быть только сестринской группой *Cretoscarabaeinae*, так как у ее представителей сохраняются такие симплезиоморфные признаки семейства (отсутствующие у *Cretoscarabaeinae*), как передние голени с многочисленными зубцами по наружному краю (все виды подсемейств *Bolboceratinae* и *Geotrupinae*, некоторые *Troginae*, *Taurocerastinae*, *Scarabaeinae* и *Aphodiinae*) или широко расставленные шпоры на средних и задних голених (ряд таксонов в подсемействах *Scarabaeinae* и *Aphodiinae*).

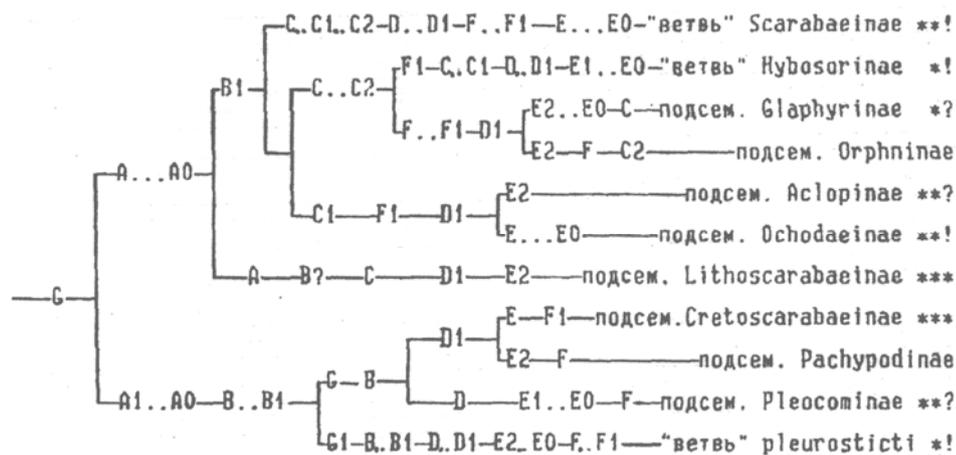


Рис. 2. Филогенетические отношения таксонов семейства Scarabaeidae. Обозначения: \* — в группе есть неописанные виды из нижнего мела; \*\* — в группе описаны виды из нижнего мела; \*\*\* — таксон состоит только из нижнемеловых видов. Признаки: А, А0, А1 — свободные жилки основания крыла; А — две жилки, А1 — одна жилка, А0 — без жилок; В, В1 — булава усиков; В — многочлениковая, В1 — трехчлениковая; С, С1, С2 — тазики средних ног; С — нешироко, косо расставленные, О — соприкасающиеся, С2 — параллельные; D, D1 — зубцы на передних голенях; D — многочисленные, D1 — не более трех; E, E0, E1, E2 — кили на задних голенях; E — три кили, E0 — кили редуцированы, E1 — один киль, E2 — два кили; F, F1 — шпоры задних голеней; F — по обе стороны от лапки, F1 — по одну сторону от лапки; G, G1 — расположение дыхалец брюшка; G — на мембране между стернитами и тергитами, G1 — не менее двух последних дыхалец смещены на стернит. Наличие цифрового индекса 0, 1, 2 указывает на апоморфное состояние признака, отсутствие — на плезиоморфное

Вторую ветвь (возможно, она отделилась от первой) характеризуют сокращение числа усиков до 10 (булава трехчлениковая), числа поперечных килей на средних и задних голенях до одного (с тенденцией их полного сокращения в дальнейшем) и сдвинутые вместе и расположенные по одну сторону от лапки шпоры на средних и задних голенях. Сюда относятся подсемейства Delohiniinae, Hybosorinae, Glaresinae, Ceratocanthinae и, возможно, Diphylostomatinae [5—7, 9, 11]. Эта ветвь также является сестринской группой описываемому подсемейству, так как в ней у ряда таксонов сохраняется такой отсутствующий у Cretoscarabaeinae признак, как большое число зубцов по наружному краю передних голеней (ряд таксонов Hybosorinae, Ceratocanthinae, Glaresinae).

Третью ветвь составляет монотипное североамериканское подсемейство Pleocominae, характеризующееся такими апоморфиями, как скрытые под наличником ротовые органы, небольшое число поперечных килей на средних и задних голенях и сдвинутые вместе шпоры на средних и задних голенях. Не исключено, что к этой ветви относится известный из Китая ископаемый род Proteroscarabaeus Grabau [2]. Оба таксона не могут быть производными от Cretoscarabaeus, так как сохранили такой плезиоморфный признак, как передние голени с многочисленными зубцами по наружному краю.

Четвертая ветвь включает монотипное средиземноморское подсемейство Pachypodinae, которое также может быть только сестринским таксоном по отношению к описываемому подсемейству. Pachypodinae характеризуется такими апоморфиями, как сокращение числа члеников усиков до восьми, трехзубчатыми передними голеними и скрытыми под наличником ротовыми органами. Но род Pachypus Serville сохраняет такой плезиоморфный признак, как расположение по обе стороны от лапки шпоры на задних голенях.

Этот же плезиоморфный признак сохраняется еще в двух ветвях. К первой относятся пластинчаточуусые жуки группы pleurosticti и, вероятно, близкое к ним по строению личинок подсемейство Orphninae (не исключено, что в действительности эта близость — результат конвергенции). И у видов Orphninae, и у ряда таксонов Melolonthinae s. l. вершинные шпоры на задних голенях расположены по обе стороны от лапки (плезиоморфный признак, отсутствующий у Cretoscarabaeinae). Вид-основатель ветви характеризовался не более чем 10-члениковыми усиками с многочлениковой булавой, выступающими из-под наличника мандибулами и средними и задними голеними не более, чем с двумя поперечными килими. Во второй ветви, представленной относительно бедным видами подсемейством Glaphyrinae, расставленные вершинные шпоры сохраняются у представителей южноамериканского рода Lichnia.

Существуют два рецентных подсемейства, все признаки которых могут быть производными от признаков Cretoscarabaeinae. Это небольшое (19 видов), свойственное лишь южному полушарию подсемейство Aclopininae [3] и более богатое видами (около 80), представленное почти во всех зоогеографических областях подсемейство Ochodaeinae [10]. Средние и задние голени с тремя поперечными килими позволяют сблизить Ochodaeinae также с подсемейством ветви, в которую входят Scarabaeinae и Aphodiinae. Однако Ochodaeinae [4] отличаются от всех других таксонов «ветви» Bolboceratinae — Scarabaeinae строением анальной

площадки личинок [8], личинки же Aclorinae до сих пор неизвестны. Как уже отмечалось ранее [2], монотипная ископаемая триба Holcorobeini по формальным признакам близка подсемейству Aclorinae. Следовательно, она также может рассматриваться как таксон, производный от Cretoscarabaeinae.

Одна из возможных кладограмм, отражающая родственные отношения таксонов Scarabaeidae, показана на рис. 2.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мартинсон Г. Г. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии // Тр. Байкальск. лимнол. ст. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1981. Т. 18. 332 с.
2. Николаев Г. В. Таксономические признаки и состав родов мезозойских пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) // Палеонтол. журн. 1992. № 1. С. 76—88.
3. Allsopp P. G. Neophaenognatha, a new genus for the neotropical species of Phaenognatha Hope (Scarabaeidae: Aclorinae) with the description of *N. capella* n. sp. and designation of lectotypes // Coleopt. Bull. 1983. V. 37 (3). P. 208-211.
4. Carlson D. C., Ritcher P. O. A new genus of Ochodaeninae and a description of the larva of *Pseudoochodaes estriatus* (Schaeffer) (Coleoptera: Scarabaeidae) // Pan-Pacif. Entomologist. 1974. V. 50. № 2. P. 99-110.
5. Holloway B. A. The systematic position of the genus *Dyphylostoma* Fall. (Coleoptera: Scarabaeoidea) // N. Z. J. Sci. 1972. V. 15. № 1. P. 31-38.
6. 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) // Canad. J. Zool. 1982. V. 60. № 11. P. 2713-2724.
7. Howden H. F., Gill B. D. *Xenocanthus*, a new genus of inquiline Scarabaeidae from southeastern Venezuela (Coleoptera) // Canad. J. Zool. 1988. V. 66. P. 2071-2076.
8. Nikolajev G. V. The structure of larval anal plate as an evidence of the relationships in some laparostict scarabaeid beetle subfamilies (Coleoptera, Scarabaeidae) // XII Междунар. симпоз. по энтомофауне Средней Европы (тез. докл.). Киев, 1988. С. 120.
9. Paulian R. Famille des Belohinidae // Faune de Madagascar. 50. Insectes Coleopteres. P., 1979. P. 53—56.
10. Scholtz C. H., d'Hotman D., Evans A. V., Nel A. Phylogeny and systematics of the Ochodaenidae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea) // Hi. Entomol. Soc. South Africa. 1988. V. 51. № 2. P. 207—240.
11. Scholtz C. H., d'Hotman D., Nel A. Glaresidae, a new family of Scarabaeoidea (Coleoptera) to accommodate the genus *Glareis* Erichson // System. Entomol. 1987. V. 12. P. 345-354.

Казахский государственный  
национальный университет, Алма-Ата

Поступила в редакцию  
14.IX.1993

**Nikolajev G. V.**

#### A NEW SUBFAMILY OF LAMELLICORN BEETLES (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE) FROM THE LOWER CRETACEOUS OF TRANSBAIKALIA AND ITS PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS

The new subfamily Cretoscarabaeinae, two new genera and three new species are described. Phylogenetic relationships of the new subfamily are considered.

Key words: Insecta, Coleoptera, Scarabaeidae, new taxa, phylogeny, Cretaceous, Transbaikalia.