

Мезозойский этап в эволюции подсемейства *Aclopininae* (Coleoptera, Scarabaeidae)

Г.В. Николаев

Казахский национальный университет им. аль-Фараби, пр. аль-Фараби 71, Алматы, Казахстан 480078

Род *Holcorobeus* Nikritin был установлен для двух видов из нижнего мела Забайкалья (Никритин, 1977). Позже в его состав были включены номинальные виды, описанные в составе других мезозойских родов пластинчатоусых, и было предложено рассматривать *Holcorobeus* как монотипичную трибу. [Триба была сближена с подсемейством *Aclopininae* (Николаев, 1992).] К настоящему времени число видов *Holcorobeus* доведено до 15, что составляет немногим менее половины видов надсемейства, известных из верхней юры - нижнего мела (Krell, 2000). Многие виды известны по достаточно полным отпечаткам различной сохранности (рис. 1*b-i*).

Находка в верхней юре Казахстана вида номинативной трибы *Aclopininae* (см. рис. 1*a*) и подробное исследование таксономических признаков *Holcorobeini*, проведенное по отпечаткам, хранящимся в коллекциях ПИН РАН (Москва), позволяет дополнить данные об ареалах и морфологических признаках уже известных видов, уточнить таксономический состав трибы *Holcorobeini*, выявить ряд новых таксонов этой группы, а также высказать ряд предположений о ранних этапах эволюции *Aclopininae*.

Семейство Scarabaeidae Laicharting, 1781 Подсемейство *Aclopininae* Milne-Edwards, 1850

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. 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. Номинативная триба представлена также четырьмя рецентными родами, известными только из южного полушария.

Триба *Aclopini* 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 с одним поперечным килем по наружной стороне. [Строение голеней всех ног на единственном отпечатке ископаемого вида не прослеживается; указанные в диагнозе признаки характерны для рецентных представителей группы.]

Состав. 4 олиготипичных рецентных рода в южном полушарии (Allsopp, 1983) и два рода в мезозое Азии.

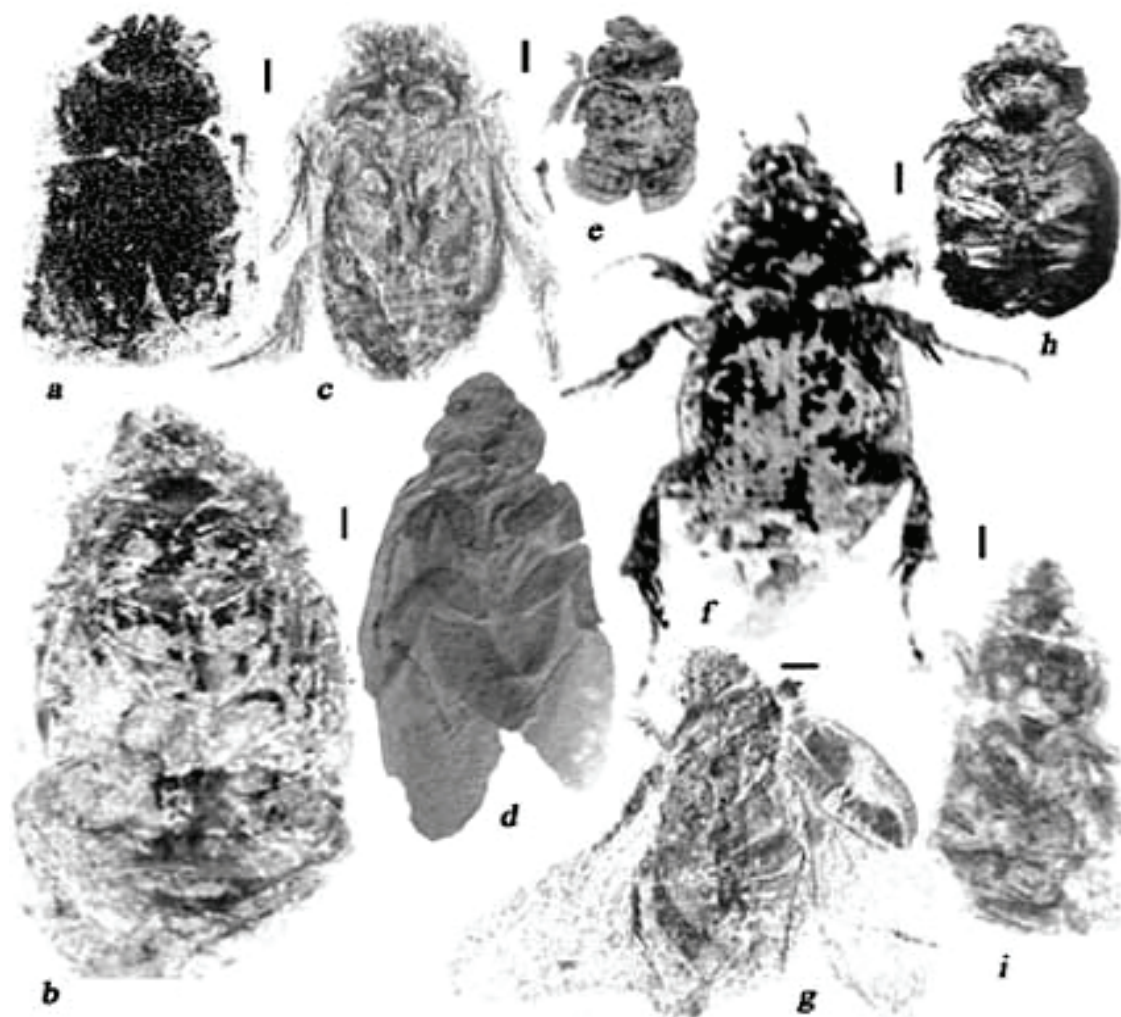


Рис. 1. Мезозойские Acloripinae: *a* – *Juraclopus rohdendorfi* Nikolajev, sp. n., голотип ПИН, № 2384/570; *b* – *Antemnacrasa nigrimontana* (Nikolajev), голотип ПИН, № 2904/870; *c* – *Holcorobeus vittatus* Nikritin, голотип ПИН, № 3064/939; *d* – *Cretaclopus longipes* (Ponomarenko), голотип ПИН, № 3152/4304; *e* – *Antemnacrasa sulcata* (Nikritin, 1977), голотип ПИН, № 1668/1785; *f* – *Mesaclopus mongolicus* (Nikolajev); голотип ПИН, № 3695/209; *g* – *Antemnacrasa maculata* (Nikolajev) голотип ПИН, № 4210/711; *h* – *Antemnacrasa vitimensis* (Nikritin), голотип ПИН, № 1668/1835; *i* – *Antemnacrasa incerta* (Ponomarenko), голотип ПИН, № 4078/11. Прямая линия – 1мм.

Род *Juraclopus* Nikolajev (in litt.)

Типовой вид - *Juraclopus rohdendorfi* Nikolajev (in litt.); 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 Acloripini.

Juraclopus rohdendorfi Nikolajev (in litt.)

Известен один почти полный отпечаток жука: ПИН, № 2384/570; Каратау; верхняя юра (см. рис. 1a). Небольшой жук (длина отпечатка – 11 мм), признаки которого повторяют диагноз рода.

Под *Cretaclopus* Nikolajev, gen. n.

Типовой вид – *Geotrupidoides 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. Лапки средних и задних ног значительно (≈ 1.5 раза) длиннее голеней. Надкрылья со слабыми точечными бороздками.

Видовой состав. Род монотипичный.

Систематическое положение. К трибе *Ascloripini* 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) (comb. n.) (рис. 1d)

Известен по единственному отпечатку жука из нижнемелового местонахождения Мянгад в Монголии; голотип ПИН, № 3152/4304 (рис. 1d).

Триба *Holcorobeini* Nikolajev, 1992

Типовой род *Holcorobeus* Nikritin, 1977.

Диагноз. Верхняя губа короткая и широкая. 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 в верхней юре - нижнем меле.

Замечания. До настоящего времени триба считалась монотипичной, но дополнительное исследование хранящихся в коллекции Палеонтологического института (ПИН) Российской академии наук отпечатков, описанных как «*Holcorobeus*» или включенных в состав рода позже, показало, что под этим названием скрывается комплекс родов.

У типового вида *Holcorobeus* тазики средних ног нешироко, но заметно разделены, тогда как у большинства других они соприкасающиеся. Тенденция к объединению тазиков средних ног параллельно проявляется во многих группах пластинчатоусых жуков. Это достаточно весомый признак у рецентных видов. Поэтому ископаемые виды с соприкасающимися тазиками средних ног должны рассматриваться как представители самостоятельного таксона группы рода. Для таких видов восстанавливается родовое название *Antemnacrasa* Gomez Pallerola.

Для одного из описанных по очень хорошо сохранившемуся отпечатку видов отмечена редукция вершинной шпоры передней голени. Эта особенность проявляется и среди современных групп, являясь в некоторых таксонах достаточно «весомым» признаком. Установленный для этого вида таксон ранга подрода (*Mesaclopus* Nikolajev) в данной статье повышен до статуса рода.

Еще один монотипичный род устанавливается для нового вида из нижнего мела Монголии.

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 других видов трибы (см. рис. 1b-c; e-i) говорит о широкой адаптивной радиации группы. Наверняка для некоторых из «уклоняющихся» видов должны быть установлены отдельные роды, но плохая сохранность отпечатков не позволяет уверенно обосновать это в настоящее время.

Род *Holcorobeus* Nikritin, 1977

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

Диагноз. Тазики средних ног нешироко разделены отростком среднегруди. Средние и задние голени с двумя поперечными килями.

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. 2c). До находок дополнительных материалов по этому виду считаю целесообразным оставить его в составе *Holcorobeus*.

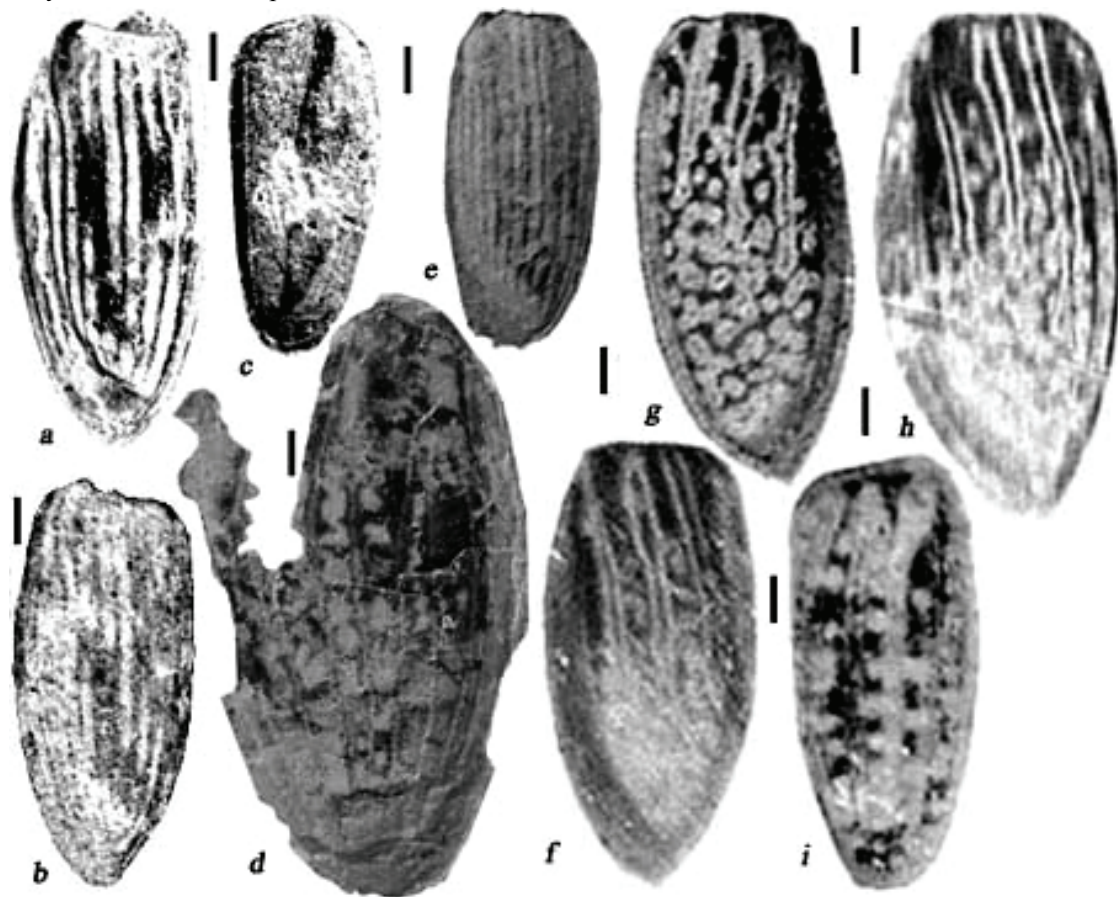


Рис. 2. Надкрылья видов трибы Holcorobeini: a-b - *Holcorobeus atrosulcatus* Nikolajev (a - голотип ПИН, № 3064/7152; b - экз. ПИН, № 4271/220); c - *Holcorobeus nigrovittatus* Nikolajev голотип ПИН, № 4210/712; d - *Antemnacrossa magna* Nikolajev, sp. nov. голотип ПИН, № 3064/947; e - *Antemnacrossa nebulosa* Nikolajev, sp. nov. голотип ПИН, № 1668/1809; f-h - *Antemnacrossa geminata* Nikolajev, sp. nov. (f - паратип ПИН, № 2385/1061; g - голотип ПИН, № 2385/1055; h - паратип ПИН, № 2385/1093); i - *Antemnacrossa albomaculata* Nikolajev, sp. nov. голотип ПИН, № 4271/212. Прямая линия - 1мм.

Holcorobeus vittatus Nikritin, 1977 (рис. 1c)

Известен только из нижнемелового местонахождения Байса в Забайкалье. Голотип - отпечаток почти полного жука ПИН, № 3064/939 (см. рис. 1c, а также: Никритин, 1977: рис. 70). Всего этому виду принадлежат 6 отпечатков. Кроме упомянутого выше голотипа, это - паратип - отпечаток № 1669/1809, а также экземпляры №№ 1989/2961; 1989/7140; 1989/7146; 3064/5636.

***Holcorobeus atosulcatus* Nikolajev, 1992 (рис. 2a-b)**

Описан по двум отпечаткам из нижнемелового местонахождения Байса; Забайкалье. Принадлежность вида роду *Holcorobeus* подтверждается исследованием отпечатка паратипа (ПИН, № 3064/7144), на котором ясно заметны нешироко расставленные тазики средних ног (см. Николаев, 1992: рис. 1a). В местонахождении Байса этому виду принадлежат 5 отпечатков. Кроме упомянутых выше типовых экземпляров, это №№ 1989/2942; 1989/2986; 3064/715; 3064/7144; 3064/7151.

Возможно, этому же виду принадлежит и отпечаток надкрылья ПИН, № 4271/220; Монголия, Баян-Хонгорский аймак, ю-в склоны горы Их-Богдо 53 км сев. Сомона Баян-Лэг, ю-з Цаган-Обо (местонахождение Шар-Тологой); нижний мел (см. рис. 2b).

От типового вида рода отличается более крупными размерами.

***Holcorobeus nigrovittatus* Nikolajev, 1992 (рис. 2c)**

Как было отмечено выше, описан по единственному отпечатку надкрылья из местонахождения Байса в Забайкалье. [Голотип ПИН, № 4210/712 (см. рис. 2b, а также Николаев, 1992: рис. 4г).] От других видов трибы отличается характерным рисунком надкрылья. Принадлежность вида роду *Holcorobeus* вызывает сомнения, но без исследования дополнительных материалов лучшей сохранности высказать обоснованное суждение о систематическом положении вида не представляется возможным.

Род *Mongolrobeus* Nikolajev, gen. n.

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

Типовой вид - *Mongolrobeus zherikhini* Nikolajev, sp. nov.; 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.

***Mongolrobeus zherikhini* Nikolajev, sp. nov. (рис. 3)**

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

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

Описание (рис. 3). 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.

Систематическое положение. Продолговато-овальное тело, напоминающее тело хрущей, и хорошо видимые сверху мандибулы позволяют отнести род к подсемейству *Asloripinae*. Нешироко расставленные тазики средних ног, короткая поперечная верхняя губа и надкрылья с 10 точечными бороздками позволяют отнести *Mongolrobeus* к трибе *Holcorobeini*.

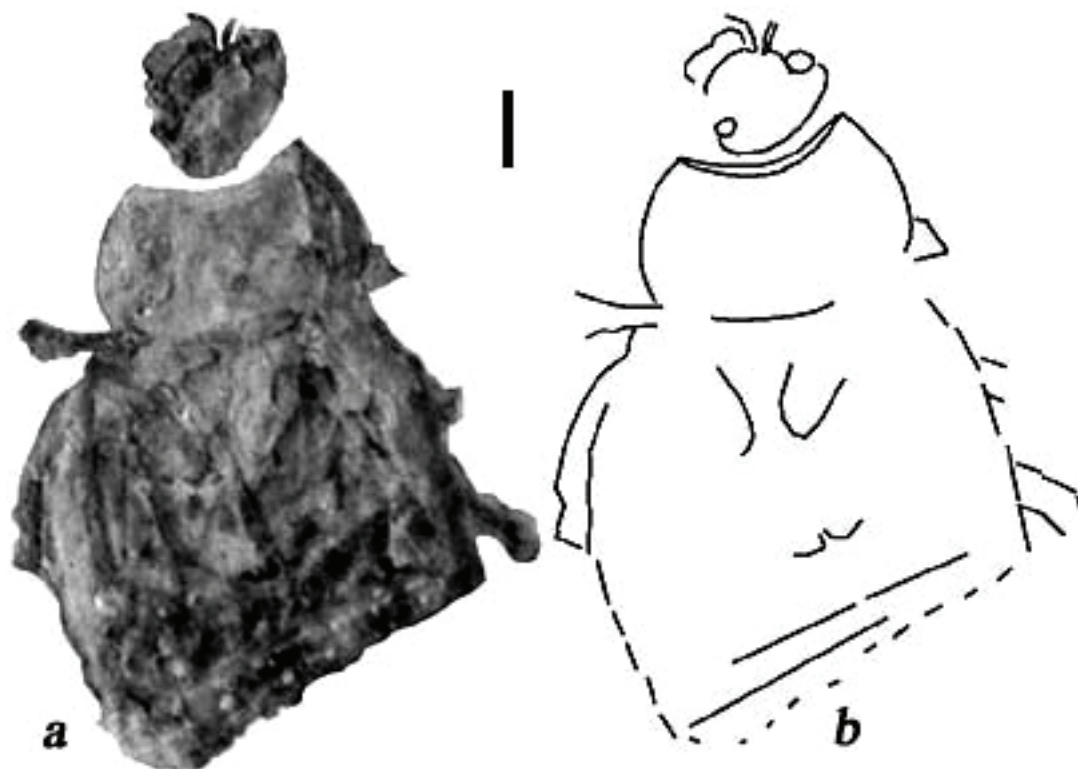


Рис. 3. *Mongolrobeus zherikhini* Nikolajev, sp. n., голотип ПИН, № 3559/2209 (a – фотография отпечатка, b – рисунок). Прямая линия – 1мм.

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*.

Род *Antemnacrassa* Gomez Pallerola, 1979

Типовой вид - *Antemnacrassa monreali* Gomez Pallerola, 1979; нижний мел; Монсес; Испания.

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

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

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

Antemnacrassa nigrimontana (Nicolajev, 1992) (comb. n.) (рис. 1b)

Известен по единственному почти полному отпечатку из верхнеюрского местонахождения Каратау; Казахстан. Голотип: ПИН, № 2904/870 (рис. 1b; см. также Николаев, 1992: рис. 3a-б). Возможно, этому же виду принадлежит фрагмент крупного надкрылья ПИН, № 2997/1897. От других видов рода отличается крупными размерами тела и наличием 3 бугорков на лбу.

***Antemnacrossa albosulcata* Nikolajev sp. nov. (рис. 4)**

Название вида. От *alba* *lat.* – белая и *sulcus* *lat.* – 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. 4с). Паратип ПИН, № 2997/1904; отпечаток жука без головы и переднеспинки очень плохой сохранности.

Описание (рис. 4). Среднего размера жук характерной для рода формы. Плечевые углы чуть больше прямых с широко закругленной 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.

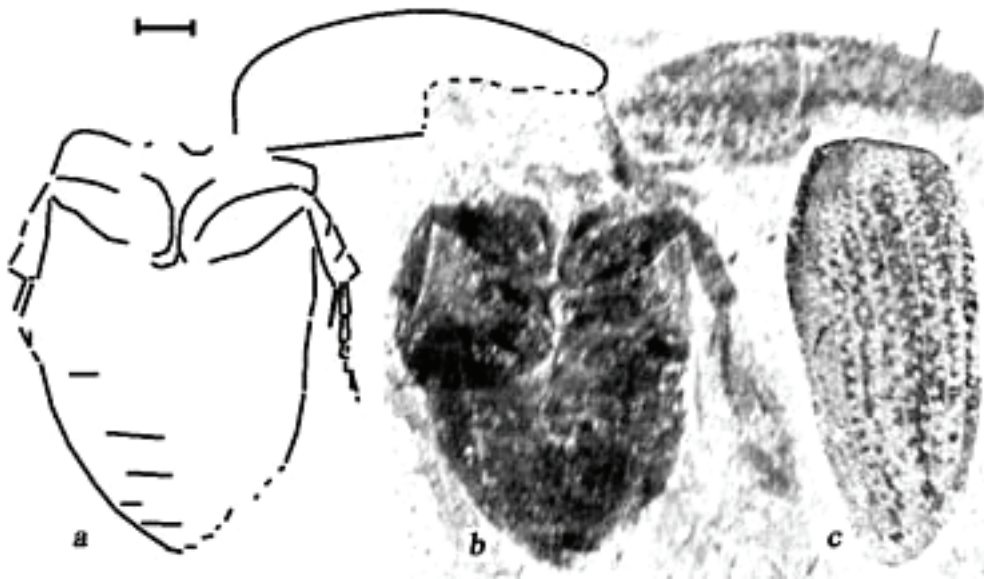


Рис. 4. *Antemnacrossa albosulcata* Nikolajev, sp. nov.: a-b - голотип ПИН, № 2384/575 (a – рисунок, b – фотография отпечатка); c – паратип ПИН, № 2997/1895. Прямая линия – 1мм.

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 их 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.

От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

***Antemnacrossa picturata* (Nikritin, 1977) (comb. n.) (рис. 5a)**

Известен только из местонахождения Байса в Забайкалье. Голотип – ПИН, № 1989/2994 (см. рис. 5a, а также: Никритин, 1977: рис. 71). Всего этому виду принадлежат 7 отпечатков. Кроме упомянутого выше голотипа, это – паратипы – отпечатки №№ 1989/2926 и 3064/850, а также экземпляры №№ 3064/933; 3064/7162; 4210/703; 4210/704. От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

***Antemnacrossa sulcata* (Nikritin, 1977) (comb. n.) (рис. 1e)**

Описан по почти полному отпечатку жука из местонахождения Байса в Забайкалье. Кроме голотипа ПИН, № 1668/1785 (см. рис. 1e, а также Никритин, 1977: рис. 65a-б) в этом же местонахождении известен экземпляр этого вида № 3064/7180. От других видов трибы отличается мелкими размерами.

***Antemnacrossa vitimensis* (Nikritin, 1977) (comb. n.) (рис. 1h)**

Описан по единственному почти полному отпечатку жука из местонахождения Байса в Забайкалье. [Голотип ПИН, № 1668/1835 (см. рис. 1h, а также Никритин, 1977: рис. 67).] Возможно, этому же виду принадлежит прямой и обратный отпечаток жука без головы и переднеспинки (экземпляр ПИН, № 4210/5463, найденный в этом же местонахождении). От других видов трибы отличается сравнительно широким телом.



Рис. 5. Виды рода *Antemnacrossa* Gomez Pallerola: a – *A. picturata* (Nikritin), голотип – ПИН, № 1989/2994; b – *A. latitibialis* (Nikolajev), голотип – ПИН, № 3064/7145; c – *A. punctata* (Ponomarenko), голотип ПИН, № 3149/978. Прямая линия – 1мм.

***Antemnacrossa maculata* (Nikolajev, 1992) (comb. n.) (рис. 1g)**

Описан по почти полному отпечатку жука из местонахождения Байса в Забайкалье. Кроме голотипа ПИН, № 4210/711 (см. рис. 1g, а также Николаев, 1992: рис. 4e) в этом же местонахождении известны 2 экземпляра этого вида №№ 4210/715, 4210/7172. От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

***Antemnacrossa magna* Nikolajev, sp. nov. (рис. 2 d).**

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

Материал. Только голотип - ПИН, № 3064/947, отпечаток фрагмента надкрылья; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский р-н, левый берег р. Витим, ниже устья р. Байса, местонахождение Байса, слой 31, нижний мел, валанжин-готерив, зазинская свита.

Описание (рис. 2d). 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 *Antemnacrossa*. От других видов рода отличается рисунком надкрылий и крупными размерами.

***Antemnacrossa nebulosa* Nikolajev, sp. nov. (рис. 2 e).**

Название вида: *nebulosa* *lat.* – туманная (из-за очень неясной окраски надкрылий).

Материал. Только голотип - ПИН, № 1668/1809, отпечаток надкрылья; Забайкалье, Бурятия, Еравнинский р-н, левый берег р. Витим, ниже устья р. Байса, местонахождение Байса, нижний мел, валанжин-готерив, зазинская свита.

Описание (рис. 2e). Продолговато-овальное надкрылье с закругленной вершиной. Рисунок надкрылья состоит из продольных светлых полос на тусклом сером фоне.

Размеры: Длина надкрылья – 7.2 мм; его наибольшая ширина – 3.1 мм.

Замечания. Вид условно отнесен к роду *Antemnacrossa*. От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

***Antemnacrossa geminata* Nikolajev, sp. nov. (рис. 2f-h).**

Название вида. От *geminatus* *lat.* – парный, по сдвоенным светлым полосам на надкрыльях; вероятно, этот рисунок связан с бороздками.

Материал. Голотип - ПИН, № 2385/1055, отпечаток надкрылья; Забайкалье, Читинская обл., Читинский р-н, Елизаветинская впадина, бассейн р. 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.

Описание (рис. 2f-h). 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 проследиваться 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). От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

***Antemnacrossa incerta* (Ponomarenko) (comb. n.) (рис. 1i)**

Описан по практически полному отпечатку жука из нижнемелового местонахождения Павловка в России. Форма тела жука и пропорции его частей заставляют сомневаться в принадлежности вида к роду *Antemnacrossa*, однако плохая сохранность голотипа [препарат ПИН, № 4078/11 (рис. 1i)] не позволяет найти признаков, чтобы уточнить положение вида в системе. От других видов рода отличается узким, сильно вытянутым телом.

***Antemnacrossa punctata* (Ponomarenko) (comb. n.) (рис. 5c),**

Описан по единственному отпечатку жука без головы из нижнемелового местонахождения Гурван-Ерений-Нур в Западной Монголии. От других видов рода отличается размерами.

***Antemnacrossa albomaculata* Nikolajev, sp. nov. (рис. 2i).**

Название вида. От *albus lam.* – белый и *macula lam.* – пятно, по рисунку из светлых пятен на надкрыльях.

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

Описание (рис. 2i). 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 *Antemnacrossa*.

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*.

От других видов рода отличается рисунком надкрылий.

Род *Mesaclopus* Nikolajev, 1992 (stat. n.)

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

Диагноз. Тазики средних ног соприкасающиеся. Средние и задние голени с двумя поперечными киями. Вершинная шпора передней голени редуцирована.

Видовой состав. Род монотипичный.

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

***Mesaclopus mongolicus* (Nicolajev, 1992) (comb. n.) (рис. 1f).**

Вид известен по 3 отпечаткам из нижнемелового местонахождения Хутел-Хара в Монголии, один из которых превосходной сохранности (рис. 1f).

Обсуждение результатов

О важной роли Aclopinae в биоценозах мезозоя говорит обнаружение уже в верхней юре представителей двух триб, большое число видов трибы *Holcorobeini* во многих местонахождениях, и значительное количество остатков ряда ее представителей. В состав *Holcorobeini* в настоящее время входят роды *Holcorobeus*, *Mongolrobeus*, *Antemnacrossa* и *Mesaclopus*. 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.

Значительная вариация формы тела у видов *Holcorobeini* и его размеров (от 21 мм у *A. monreali* до 5.5 мм у *A. sulcata*), а также соотношения отдельных частей тела (см. рис. 1) заставляют предполагать довольно сложный таксономический состав трибы, но, к сожалению, лишь на небольшом количестве отпечатков удастся проследить достаточное количество формальных признаков, которые и были использованы в данной статье для таксономического расчленения группы.

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 rohdendorfi*, *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 в данной статье из нижнего мела Монголии как представитель нового монотипичного рода. Это *Mongolrobeus zherikhini* sp. n.

Второй часто варьирующий у ряда групп пластинчатоусых признаков - это число поперечных килей на голеньях средних и задних ног. К сожалению, на многих отпечатках мезойских Acloripinae модальность этого признака не удастся проследить. Как правило, развиты два киль. Один киль отмечен только для одного из ископаемых видов Holcorobeini. Это упомянутый выше *Mongolrobeus zherikhini* sp. n. Я считаю, что в трибе Holcorobeini и у видов с неразделенными средними тазиками (линия *Antemnacrasa*) 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 удастся проследить число поперечных килей на голеньях и у ископаемых видов трибы Acloripini. У рецентных видов номинативной трибы развит только один киль. Скорее всего, именно эта модальность характерна и для ископаемых видов трибы.

Последний из рассматриваемых в данной статье варьируемых признаков – редукция вершинной шпоры передней голени - также рассматривается в качестве «родового» признака. К сожалению, и этот признак довольно редко можно проследить на отпечатках. Отсутствие вершинной шпоры передней голени не вызывает сомнений только у *Mesaclopus mongolicus* (Nikolajev).

Таким образом, наибольшим набором плезиоморфий обладали виды рода *Holcorobeus*: не видоизмененные ротовые органы, расставленные тазики средних ног, два поперечных килей на голеньях средних и задних ног и наличие вершинной шпоры на передних голеньях. 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 Acloripinae, характеризующимися большим набором апоморфий, а род *Holcorobeus* был эволюционным реликтом. Датированная нижним мелом находка относительно «примитивных» представителей Acloripinae, возможно, свидетельство начавшегося экологического кризиса. Как известно, именно в «неблагополучные» времена наблюдается временное увеличение численности отдельных реликтовых форм.

Несколько видов Holcorobeini 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 Holcorobeini характеризуются 10 «простыми» (без отвесных краев) точечными бороздками и наличием тонкой пришовной бороздки. К сожалению, по надкрыльям не представляется возможным определить родовую принадлежность жука, поэтому до появления дополнительных данных я не считаю нужным устанавливать для известных только по отпечаткам надкрылий видов формальный род, а новые виды описываю как представителей «*Antemnacrasa*», поскольку этот род был наиболее многочислен в мезозое. 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. 2).

Для Acloripinae, 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 Acloripinae 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 виолентов на границе мезозоя - кайнозоя выступили преимущественно представители группы pleurosticti. В нижнем меле они были представлены небольшим числом форм (Николаев, 1998), 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 Acloripinae, 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 *Juracloripus*, которыми невозможно принимать пищу.

Относительно ранние находки высокоспециализированных родов Acloripinae, по моему мнению, свидетельствуют в пользу предположения, что таксономический ранг этой группы не ниже, чем статус Nybosorinae или Ochodaeinae. (Я склонен все эти группы рассматривать в ранге подсемейств Scarabaeidae.)

В настоящее время я считаю Acloripinae сочленом одной филетической линии с подсемействами Pleocominae, Pachypodinae и, возможно, Ogrhinae. Интересно отметить, что и Pleocominae, и Pachypodinae также являются реликтивными группами, каждая из которых имеет ограниченный ареал и представлена в рецентной фауне единственным родом. Виды обеих групп в имагинальной стадии не питаются. Возможно, только изучение личинки одного из рецентных родов Acloripinae, или анализ ДНК, помогут выяснить филогенетические связи подсемейства и уточнить место этой группы среди других таксонов пластинчатоусых жуков.

Выводы

Подсемейство Acloripinae состоит из 2 олиготипичных триб (Acloripini и Holcorobeini), из которых в рецентной фауне представлены только роды номинативной трибы.

Признаки представителей Holcorobeini демонстрируют гораздо больший размах изменчивости, чем у видов Acloripini. Поскольку у видов Acloripini не сохранилось ни одного признака, который был бы плезиоморфным по отношению к признакам Holcorobeini, номинативную трибу следует считать группой производной от Holcorobeini.

В состав Holcorobeini входят роды *Holcorobeus*, *Mongolrobeus*, *Antemnacrassa* и *Mesacloripus*.

Наиболее ранние находки представителей обеих триб датируются верхней юрой (местонахождение Каратау в Казахстане). Представленные здесь роды характеризуются набором апоморфий. Это является свидетельством древности группы и показывает, что расцвет эволюции Aclopininae проходил не позже юры.

Предполагается, что афагия имаго Aclopininae, возникшая уже в верхней юре, позволила «пережить» видам этой группы вымирание кормовых растений их предков во время коренной перестройки растительности суши на границе мезозоя и кайнозоя.

Благодарности

Автор благодарен всем организациям и лицам, способствовавшим выполнению данной работы. Отпечатки ископаемых пластинчатоусых переданы на обработку сотрудниками лаборатории артропод ПИН РАН. Фотографии отпечатков сделаны магистрантом КазНУ И.Е. Болдыревой. Работа выполнена при частичной поддержке Фонда науки Национальной академии наук МОН РК, грант № 3-1-3.2-5(34).

Литература

- Николаев Г.В., 1992.** Таксономические признаки и состав родов мезозойских пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae). *Палеонтол. журн.*, 1: 76-88.
- Николаев Г.В., 1998.** Виды пластинчатоусых жуков группы pleurosticti (Col., Scarabaeidae) из нижнего мела Забайкалья. *Палеонтол. журн.*, 5: 77-84.
- Николаев Г.В. (in litt.)** Новый род подсемейства Aclopininae (Coleoptera, Scarabaeidae) из верхней юры Казахстана. *Тр. Ин-та зоол. МОН РК. Алматы, 49. (в печати).*
- Никритин Л.М., 1977.** Семейство Scarabaeidae. Мезозойские жесткокрылые. *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 161: 119-130.*
- Allsopp P.G., 1983.** *Neophaenognatha*, a new genus for the Neotropical species of *Phaenognatha* Hope (Scarabaeidae: Aclopininae) with the description of *N. capella* n. sp., and designation of lectotypes. *Coleopt. Bull.*, 37 (3): 208-211.
- Krell F.-Th., 2000.** The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy*, 14: 871-905.

Summary

Nikolajev G.V. The Mesozoic stage in evolution of the subfamily Aclopininae (Coleoptera, Scarabaeidae).

Subfamily Aclopininae is supposed to be composed from two oligotypic tribes. The earliest findings of the both tribes are dated from the Upper Jurassic (deposit Karatau in Kazakhstan). Recent genera belong only to a nominative tribe.

The rank of Aclopininae is same as Hybosorinae or Ochodaeinae. (Now the author considers these taxa as subfamilies of Scarabaeidae).

Relationships of Aclopininae within Scarabaeidae still need to be clarified. (The affinity of Aclopininae to subfamilies Pleocominae, Orphninae and Pachypodinae is supposed by author.) Analysis of larva of one of the species or DNA analysis could presumably help to discover the place of Aclopininae among other taxa of scarab beetles.

Morphological differences in structure of middle coxae and fore tibiae of *Holcorobeus* species indicated that this genus is a composite group. A new monotypic genus *Mongolrobeus*, gen. nov. is described from the Lower Cretaceous of Mongolia (deposit Shar-Tologoi). Holcorobeini includes the following genera: *Holcorobeus*, *Mongolrobeus*, *Antemnacrasa*, and *Mesaclopus*.

It is expected that still undiscovered species of Holcorobeini with connected coxae have only one transverse keel on middle and hind tibiae. (In particular, genus *Geotrupoides* Handlirsch can belong to the tribe, but its place in the system could only be clarified after additional investigation of its reprint.

Distinctive features of the Holcorobeini taxa demonstrate much more broader variability than those of Aclopiini genera. Since no single feature, plesiomorphic to the features of Holcorobeini, remained in the nominative tribe, Aclopiini should be considered as a group derivated from Holcorobeini. Fossil Aclopiini includes two genera: *Juraclopus* and *Cretaclopus*.

Recent representatives of this subfamily preserved only on the borders of once (in Mesozoic) huge area of the group and are represented by small number of genera and species (which is characteristic to relict groups).

It is supposed that the extant representations of Aclopiinae survived due to aphagy of the imago. It is the aphagy of imago which presumably yielded chance for a species to survive in during time of extinction of plants with feeding of their ancestors during the global changes in plant communities of land on the border of Mesozoic and Cenozoic. Change of plant communities could be rather "painless" mainly for aphagous species, the imago of which does not feed, whereas their larva feed on vegetative detritus, rather than the live roots of plants. This phenomenon could be explained by assumption that plant remnants of both more ancient gymnosperms and angiosperms that colonised land became chemically identical after development of microflora on them and transformation of plant remnants into detritus. Presumably, the development of imago aphagy in Mesozoic representatives of the subfamily is indicated by substantially modified mouth parts of *Juraclopus*, which should have prevented feeding.