

Таксономический состав подсемейства *Bolboceratinae* (Coleoptera, Scarabaeidae) Палеарктики

Г.В. Николаев

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

Подсемейство *Bolboceratinae* Mulsant, 1842 – относительно многочисленная группа пластинчатоусых жуков. Она включает более 500 видов, объединенных примерно в 40 родов. Традиционно группу рассматривали в составе подсемейства *Geotrupinae*. Основанием для такого сближения служат многочисленные особенности, свойственные обоим таксонам. У имаго – 11-члениковые усики с 3-члениковой булавой и передние голени с многочисленными зубцами по наружному краю. У личинок – 3-члениковые усики, верхняя губа, сросшаяся с наличником и тенденция к развитию стридуляционного аппарата на ногах. Интересно отметить, что часть этих признаков носит плезиоморфный характер, часть – апоморфный. (Поскольку тенденции к развитию отмеченных апоморфий неоднократно проявляются среди пластинчатоусых жуков, то все отмеченные апоморфии у представителей этих двух групп являются аутапоморфиями.) Ископаемые виды известны из нижнего мела Забайкалья и эоцена Франции (Николаев, 1996; Krell, 2000).

Таксономический ранг *Geotrupinae* неоднократно повышался до статуса семейства, а с конца прошлого века это мнение стало преобладающим. Неоднократно публиковались работы, в которых обосновывается равенство рангов *Bolboceratinae* и *Geotrupinae* (Николаев, 1970; 1995; Scholtz & Chown, 1995; Scholtz & Browne, 1996). В зависимости от точки зрения авторов на ранг *Geotrupinae*, статус *Bolboceratinae* также принимают либо равным подсемейству (Николаев, 1995), либо семейству (Scholtz & Chown, 1995; Scholtz & Browne, 1996). Однако эта точка зрения не общепризнанна и в ряде работ, опубликованных в течение последних лет, группа по-прежнему рассматривается в ранге соподчиненного семейства *Geotrupidae* таксона (Carpaneto et al., 2000; Howden, 2002).

[Я не считаю этот вопрос принципиальным. Положения об образовании названий таксонов группы семейства и принцип координации четко регламентируются Международным Кодексом Зоологической Номенклатуры (положения главы 8, особенно статьи 36) и по ним не должно возникать разночтений. Поэтому, на мой взгляд, гораздо важнее выяснить вопрос о филогенетических отношениях внутри таксонов любого высокого ранга, чем определять сам ранг. Повышение статуса отдельных естественных групп, возможно, акцентирует внимание на уникальности признаков выделяемой группы. Это полезно также тем, что практически любой таксон достаточно высокого ранга является монофилетическим. Но, с другой стороны, приводит (и фактически уже привело) к ситуации, когда таксон, из которого была выделена данная группа, становится парафилетическим. В частности, такой парафилетической группой сейчас является семейство *Scarabaeidae* почти во всех существующих ныне в мире системах надсемейства *Scarabaeoidea*, где в *Scarabaeidae* объединены группы *Iparosticti* и *Pleurosticti*. Это замечание справедливо для всех таксономических и фаунистических работ по надсемейству, опубликованных в русскоязычных изданиях, в течение последнего десятилетия.]

Подсемейство *Bolboceratinae* Mulsant, 1842

Типовой под. Bolboceras Kirby, 1819 (= *Odonteus* Samouelle).

Диагноз. Усики за редчайшим исключением 11-члениковые, всегда с 3-члениковой булавой. Верхняя губа и верхние челюсти не прикрыты сверху

наличником. Глаза частично или полностью разделены щечными выступами. Верх тела голый, реже покрыт волосками. Переднеспинка с хорошо развитой кожистой каймой по переднему краю. Щиток треугольный, всегда виден между надкрыльями. Надкрылья полностью (реже частично) прикрывают пигидий. Для группы характерно наличие тонкой пришовной бороздки, развитой на надкрылье чуть отступя от шва. Количество точечных бороздок надкрылий сильно варьирует. Жилкование крыльев (рис. 4-11) характеризуется наличием двух свободных жилок между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилками, но внутри группы возможно сокращение одной из жилок (Николаев, 1990). Виды с редуцированными крыльями не известны. Тазики средних ног более или менее широко разделенные, реже соприкасающиеся. Передние бедра без пятна шелковистых волосков по переднему краю. Передние голени с многочисленными (4-8) зубцами по наружному краю. Число килей средних и задних голеней варьирует от трех до одного. Шпоры средних и задних голеней сближены и всегда расположены по одну сторону от места прикрепления лапки. Брюшко не менее чем с 6 видимыми стернитами.

Выяснение родственных связей таксонов внутри подсемейства начато в середине прошлого века и далеко от завершения (Howden & Martinez, 1963; Николаев, 1970; 1990; Browne, 1991; Николаев, 1996; 2002). Первой естественной группой, очерченной внутри подсемейства, была триба Athyreini (Howden & Martinez, 1963). Впоследствии были описаны еще несколько триб (Николаев, 1970; 1990; 1996; 2002). В настоящее время я считаю, что подсемейство состоит из 9 триб, одна из которых устанавливается в данной работе. Таблица для определения всех триб приводится ниже. К сожалению, тенденция параллельной эволюции ряда морфологических структур затрудняет определение положения в системе многих родов.

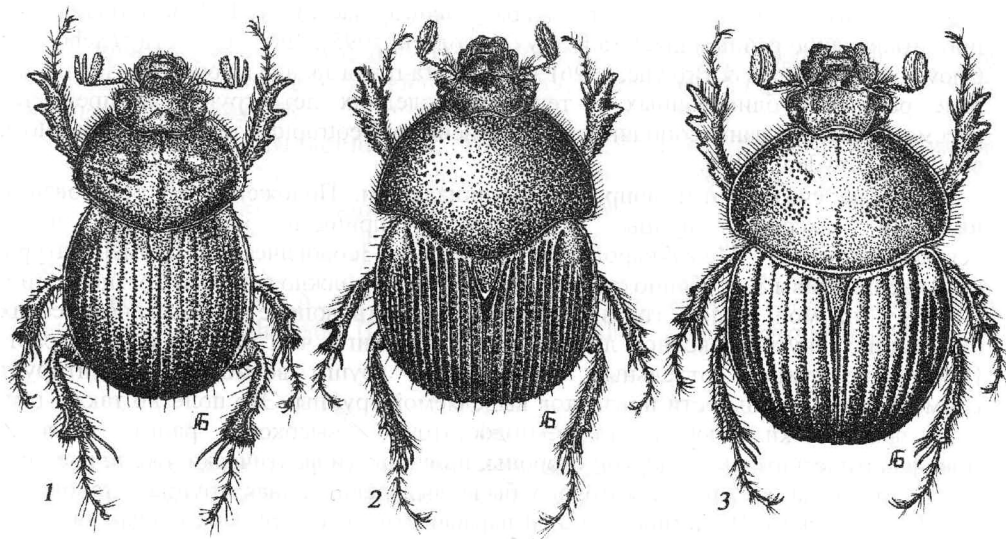


Рис. 1-3. Bolboceratinae, внешний вид жука: 1 - *Eucanthus subtropicus* Howden; 2 - *Gilletinus corrugatus* (Lea); 3 - *Stenaspidius albosetosus* Howden

Очень интересная попытка выяснить филогенетические взаимоотношения ряда надвидовых таксонов подсемейства была предпринята Д.Брауном (Browne, 1991). Исследовав признаки 23 родов Bolboceratini (s. lato) и 2 родов Athyreini он пришел к выводу, что *Eucanthus* является сестринской группой всем остальным таксонам подсемейства. К сожалению, в работе (Browne, 1991) отсутствует список изученных родов подсемейства. Неоднократно проводившийся мной анализ некоторых морфологических признаков показал, что по многим признакам (как имаго, так и личинок) *Eucanthus* занимает «промежуточное» положение в системе.

Вероятно, сведения о морфологии личинок Athyreini, которые пока неизвестны, помогут уточнить филогенетические взаимоотношения таксонов внутри подсемейства.

Известны личинки 6 родов, относящиеся к 6 трибам (Медведев, 1952; Ritcher, 1966; Howden, 1985; Verdu, Galante, Lumaret, 1998; Николаев, 2002). Они типичной для пластинчатых жуков С-образной формы. От личинок всех других групп пластинчатых жуков они отличаются суживающимся кзади телом. Все характеризуются трехчлениковыми усиками и плотным сращением наличника со лбом. Количество сегментов ног сокращается от 4 до 2. [По этому признаку личинка *Eucanthus* занимает промежуточное положение между наиболее «примитивными» личинками (*Bolbelasmini* и *Bolbochromini*) и наиболее «продвинутыми» (*Australobolbini*, *Eubolbitini* и *Bolboceratini*)] У ряда родов на наружной стороне тазиков средних ног развиты стридуляционные кили, а на внутренней поверхности бедра задних ног – стридуляционные бугорки. Анальное отверстие большинства видов расположено на площадке, состоящей из 3 лопастей и окруженной склеротизированной бороздкой. Однако у личинки рода *Bolboceras* анальное отверстие смещено на спинную поверхность и развито в виде поперечной щели.

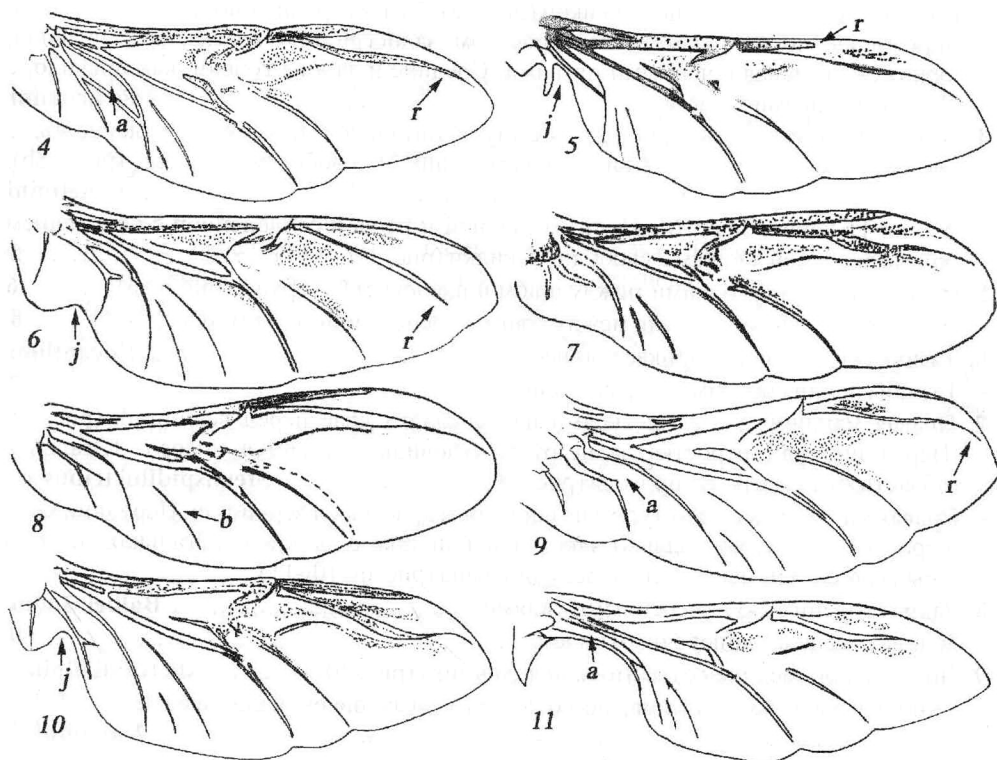


Рис. 4-11. Bolboceratinae, жилкование крыла: 4 - *Bolboceras obesus* (LeConte); 5 - *Eucanthus subtropicus* Howden; 6 - *Athyreus* sp.; 7 - *Stenaspidium albosetosus* Howden; 8 - *Gilletinus corrugatus* (Lea); 9 - *Bolbocerodema zonatum* Nikolajev, 10 - *Eubolbitus radoszkowskii* (Solsky); 11 - *Bolbelasmus gallicus* (Mulsant)

Об образе жизни больбоцератин известно очень немного (Аренс, 1922; Howden, 1955; 1976). Жуки бывают собраны на подземных грибах. Многие виды ночью летят на свет, но известен также дневной лет видов (особенно в пасмурную погоду). Личинки всех известных видов развиваются в выкопанных для них жуками

норах за счет гумуса почвы. К сожалению, не понятно запасают ли этот гумус имаго, или личинки затаскивают гумус вглубь норы сами. В пользу вероятности этого предположения свидетельствует форма тела личинки.

Определительная таблица триб подсемейства по имаго

1. Верх тела густо покрыт волосками. Вершина третьей ветви радиальной жилки направлена к заднему краю крыла (рис. 6r). (Щиток удлинённый, очень узкий рис. 12). **Athyreini**
- Верх тела голый, без волосков. Вершина третьей ветви радиальной жилки направлена к наружному краю крыла (рис. 4r). Щиток треугольный или удлинённый (рис. 1-3). **2**
2. Глаза полностью разделены щечными выступами **3**
- Глаза лишь частично разделены щечными выступами **4**
3. Крыло с замкнутой анальной ячейкой (рис. 4a). Окраска одноцветная – желто-коричневая или черно-коричневая (иногда переднеспинка и надкрылья окрашены с различной интенсивностью). Тазики средних ног соприкасающиеся. Средние и задние голени с 1 поперечным килем. **Bolboceratini**
- Крыло с открытой анальной ячейкой (рис. 9a). Тазики средних ног разделены более или менее хорошо заметным отростком заднегруди. Окраска, как правило, оранжево-красная с черными пятнами. Средние и задние голени, как правило, с 2-3 поперечными киями. **Bolbochromini**
4. Усики 10-члениковые (рис. 2). Между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилкам лишь 1 свободная жилка (рис. 8b). **Gilletinini**
- Усики 11-члениковые. Между кубитальной и первой сочлененной с основанием крыла анальной жилкам 2 свободные жилки (рис. 4-7; 9-11). **5**
5. Надкрылье с 5 бороздками между швом и плечевым бугорком (рис. 1; 3). **6**
- Надкрылье с 7-9 бороздками между швом и плечевым бугорком (рис. 12-16). **8**
6. Тазики средних ног соприкасающиеся. **Eucanthini**
- Тазики средних ног заметно разделены. **7**
7. Правая мандибула с 2 выступами на наружном крае перед вершиной (рис. 3). Передний край отростка заднегруди угловидно выдается вперед. Югальная область крыла не редуцирована (рис. 7). **Stenaspidiini tribus n.**
- Правая мандибула с 1 выступом на наружном крае перед вершиной. Передний край отростка заднегруди плавно закруглен или прямо обрезан. Югальная область крыла более или менее сильно редуцирована (рис. 6j; 10j-11). **8**
8. Задние голени с 2-3 поперечными киями. **Bolbelasmini**
- Задние голени с 1 поперечным килем. **9**
9. Лобный шов соединен с окантовкой наличника (рис. 30a). **Australobolbini**
- Лобный шов, как правило, не соединен с окантовкой наличника (рис. 15-20). **Eubolbitini**

Особенности географического распространения группы

Группа населяет все зоогеографические области. (Характерно отсутствие представителей подсемейства на Мадагаскаре и в Новой Зеландии.) Большинство видов приурочено к южному полушарию, однако трибы, как правило, распространены в нескольких зоогеографических областях. Исключение составляют монотипичные трибы *Gilletinini* и *Stenaspidiini*. Род *Gilletinus* Buocomont свойствен преимущественно Новой Гвинее, где он насчитывает 7 видов. Один из этих видов встречается также в Австралии. Два другие вида эндемичны для Австралии (Howden & Cooper, 1977; Howden, 1989). Шесть видов обозначаемого типовым родом трибы *Stenaspidiini* рода *Stenaspidius* Westwod, 1848, ограничены в своем распространении только Австралийским материком (Howden, 1974; 1976). [В составе рода *Stenaspidius*

рассматривался также один вид из Южной Америки, но позже для него был установлен монотипичный род *Bolbothyreus* (Howden, 1973). Место этого рода в системе подсемейства для меня остается неясным; возможно, он может быть сближен с одной из этих монотипичных триб.] Монотипичная триба Eucanthini известна из Австралийской, Неотропической и Неарктической зоогеографической областей. Представители остальных триб либо заходят в Палеарктику, либо найдены близ ее границ. Их распространение будет рассмотрено ниже.

В Палеарктике найдены виды 10 родов. Только один из них строго эндемичен. Это монотипичный *Bolbotrypes* Olsoufieff. Лишь незначительно выходят за пределы области олиготипичный *Eubolbitus* Reitter и *Bolbocerodema* Nikolajev. Все другие роды представлены здесь либо видами общими с другими зоогеографическими областями (*Bolbogonium* Boucomont, *Bolbohamatum* Krikken, *Bolboceratops* Krikken), либо эндемичными видами из широко распространенных родов (*Bolboceras* Kirby, *Bolbelasmus* Boucomont и *Indobolbus* Nikolajev). Особенно много эндемиков из номинативного подрода широко распространенного рода *Bolbelasmus* (6 видов). [Далее в тексте статьи известные из Палеарктики таксоны группы вида выделены полужирным шрифтом]. Для определения таксонов группы рода, которые найдены в Палеарктике или близ границ области может служить приведенная ниже определительная таблица.

Определительная таблица палеарктических родов и подродов

1. Верх тела густо покрыт волосками. Щиток удлинённый, очень узкий (рис. 1).
..... **[Pseudoathyreus Howden & Martinez]**
- Верх тела голый, без волосков. Щиток треугольный (рис. 2-3). 2
2. Глаза полностью разделены щечными выступами 3
- Глаза лишь частично разделены щечными выступами 5
3. Основание переднеспинки полностью окаймлено. Тазики средних ног соприкасающиеся. Окраска одноцветная — коричневая или черно-коричневая (иногда переднеспинка и надкрылья окрашены с различной интенсивностью). Надкрылье с 7 бороздками между швом и плечевым бугорком (рис. 2-3). Виды из Северной Америки и запада Евразии. **Bolboceras Kirby**
- Основание переднеспинки с частично или полностью прерванной каймой. Тазики средних ног разделены более или менее хорошо заметным отростком заднегруди. Окраска, как правило, оранжево-красная с черными пятнами. Надкрылье с 5-7 бороздками между швом и плечевым бугорком (рис. 1-2). Виды из Северной Америки и востока Евразии. 4
4. Надкрылье всегда с 5 бороздками между швом и плечевым бугорком. Первая от шва бороздка упирается в щиток (рис. 25-26). Тазики средних ног очень узко разделены. Передний край отростка заднегруди с 3 шипами. **Bolbocerodema Nikolajev**
- Надкрылье, как правило, с 7 бороздками между швом и плечевым бугорком. Первая от шва бороздка огибает щиток (рис. 22). Тазики средних ног заметно разделены. Передний край отростка заднегруди закруглен. **[Bolbochromus Boucomont]**
5. Тазики средних ног соприкасающиеся. 6
- Тазики средних ног ясно разделены отростком заднегруди. 8
6. Третий членик булавы усика равен по ширине двум первым вместе взятым; несет сверху глубокую продольную бороздку, из-за чего булава кажется четырехчлениковой. Первая точечная бороздка огибает щиток; вторая не доходит до основания надкрылья (рис. 41). **Bolbotrypes Olsoufieff**
- Третий членик булавы усика не отличается по ширине от других члеников; сверху без бороздки. Первая точечная бороздка упирается в щиток; вторая доходит до основания надкрылья. 7
7. Середина основания переднеспинки без каймы (рис. 40). Щиток удлинённый
..... **Kolbeus Boucomont**

- Основание переднеспинки полностью окаймлено или с каймой прерванной лишь по обе стороны от щитка (рис. 39). Щиток треугольный..... **Bolbelasmus Boucomont**
- 8. Надкрылье с 9 бороздками между швом и плечевым бугорком (рис. 16). Переднее бедро с шипом по середине переднего края; заднее – с шипом близ вершины заднего края. **Eubolbitus Reitter**
- Надкрылье с 7 бороздками между швом и плечевым бугорком (рис. 15). Бедрa без шипов. **9**
- 9. Задние голени с 2-3 поперечными киями. Тазики средних ног широко разделены (на ширину бедра). **Bolbogonium Boucomont**
- Задние голени с 1 поперечным килем. Тазики средних ног разделены уже (на ширину голени). **10**
- 10. Передний край щечного выступа с острым бугорком (рис. 30b)..... **Indobolbus Nikolajev**
- Передний край щечного выступа без бугорка (рис. 19-20). Передний край задней груди гладкий или с шиповидным выступом (рис. 21a). **11**
- 11. Передний край задниегруди с шиповидным выступом (рис. 21a). **Bolbohamatum Krikken**
- Передний край задниегруди без шипа. **12**
- 12. Размеры мелкие (6-11 мм). На голове развиты 2 бугорка (рис. 15). **Bolboceratops Krikken**
- Размеры крупнее (14-21 мм). На голове развит поперечный киль (рис. 22; 27; 29). **Bolbaffroides Nikolajev**

[Триба *Athyreini* Howden & Martinez, 1963]

Типовой род. Athyreus MacLeay, 1819.

Диагноз. От других триб подсемейства отличается густо опушенным сверху телом и сильно удлинённым тонким щитком. Правая мандибула с двумя выступами на наружном крае перед вершиной. Тазики средних ног очень широко разделены. Передние голени с 4-6 зубцами по наружному краю; величина их постепенно уменьшается от вершины голени к основанию. Средние и задние голени с 1 поперечным килем перед вершиной. Жилкование крыльев (рис. 6) характеризуется наличием тех же тенденций, которые проявляются у представителей других триб подсемейства. Это раскрытая анальная ячейка и тенденция к редукции плоскости крыла в югальной области. Плезоморфией можно считать длинную, приближенную к переднему краю крыла первую ветвь радиуса. Уникальный признак для трибы – третья ветвь радиуса, вершина которой направлена к заднему краю крыла (рис. 6r) и более сближена с медиальной жилкой, чем у других таксонов подсемейства. Личинка неизвестна.

Триба насчитывает более 150 видов, объединённых в 4 рода, три из которых – обитатели Южной и Центральной Америки (Неарктической зоогеографической области). Один род известен из восточного полушария. Он широко распространен в Афротропической зоогеографической области и через Аравийский полуостров проникает до востока полуострова Индостан (в Индо-Малайскую зоогеографическую область). В Палеарктике виды трибы пока не обнаружены.

[Род *Pseudoathyreus* Howden & Martinez, 1963; рис. 12]

Типовой вид. Athyreus porcatus Castelnau, 1775.

Диагноз. Среднего размера продолговато-овальные жуки. Верх тела густо покрыт длинными волосками. От других родов трибы отличается следующим комплексом признаков. Булава усика относительно короткая. Шов между наличником и лбом соединен с передним краем наличника. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Между швом и плечевым бугорком надкрылья развиты 9 узких точечных бороздок; первая огибает щиток и соединяется с каймой

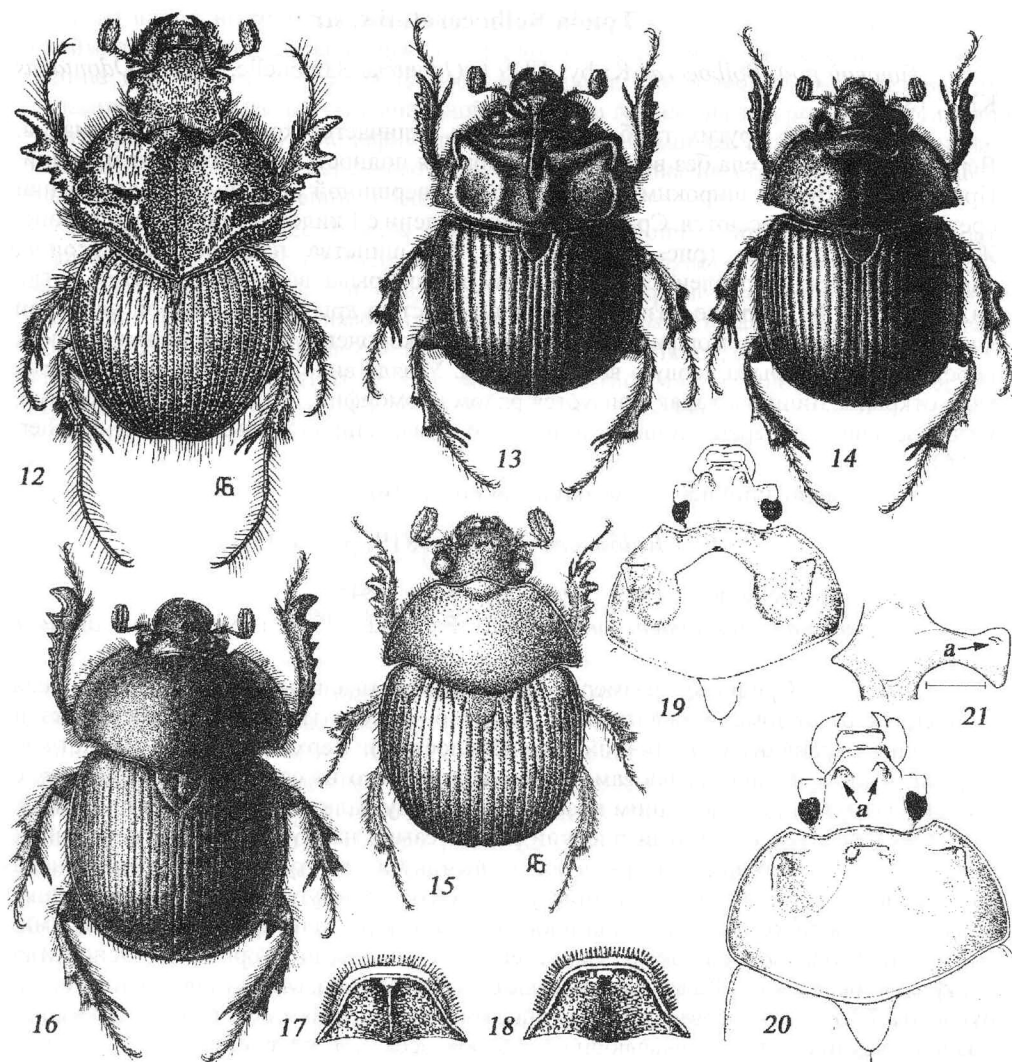


Рис. 12-21. Bolboceratinae: 1-5, внешний вид жука: 12 - *Pseudoathyreus orientalis* (Castelnau); 13-14 - *Bolboceras armiger* (Scopoli) (13 -самец, 14 -самка); 15 - *Bolboceratops indicus* (Westwood), 16 - *Eubolbitus radoszkowskii* (Solsky); 17-18 - наличник видов рода *Eubolbitus* Reitter: 17 - *E. sicardi* Reitter, 18 - *E. zarudnyii* Semenov & Medvedev; 19-21 - виды рода *Bolbohamatum* Krikken: 19 - *B. cyclops* (Olivier), голова и переднеспинка, 20 - *B. phallosum* Krikken, то же, 21 - *B. drescheri* Krikken, заднегрудь [по: Семенов-Тян-Шанский и Медведев, 1929; Krikken, 1980 и оригинал]. Прямая линия на рис. 21 - 1 мм.

основания надкрылий. Тазиковые впадины передних ног на довольно широком расстоянии прерывают боковую кайму переднеспинки и хорошо видны при взгляде на переднеспинку сверху. Цвет тела колеблется от соломенно-желтого до коричневого (иногда на светлом фоне развиты темные пятна). Наличник с угловидно выдающимся вперед передним краем.

Известны 9 видов, большинство из которых – обитатели Афротропической зоогеографической области (Carpaneto et al, 2000). Один из этих видов [*P. flavohirtus* (Walker)] заходит на Аравийский полуостров. Два вида известны с полуострова Индостан (на восток до Ассама). На иллюстрации (рис. 12) изображен вид из пустыни Тар. Находку видов рода можно ждать как на Аравийском полуострове, так и в Иране, Афганистане или в Гималаях.

Триба *Bolboceratini* s. str.

Типовой под. Bolboceras Kirby, 1819 (= *Odonteus* Samouelle, 1819 = *Odontaeus* Klug, 1845).

Диагноз. От других триб подсемейства отличается комплексом признаков. Верхняя плоскость тела без волосков. Надкрылья полностью прикрывают пигидий. Правая мандибула с широким выступом перед вершиной наружного края. Тазики средних ног соприкасаются. Средние и задние голени с 1 килем на наружной стороне. Жилкование крыльев (рис. 4), как и у большинства надродовых таксонов, характеризуется направленной к боковому краю крыла вершиной третьей ветви радиуса (рис. 4r), хорошо развитой югальной частью крыла и замкнутой анальной ячейкой (рис. 4a). Апоморфией можно считать укороченную, но приближенную к переднему краю крыла первую ветвь радиуса. У ряда видов анальная ячейка очень узко открыта. Личинка характеризуется рядом апоморфий. Это анальное отверстие, развитое в виде поперечной щели, и двучлениковые лапки (Медведев, 1952; Ritcher, 1966).

Триба монотипичная; эндемична для Голарктики.

Род *Bolboceras* Kirby, 1819; рис. 4, 13-14

= *Odonteus* Samouelle, 1819 = *Odontaeus* Klug, 1845

Типовой вид. Scarabaeus mobilicornis Fabricius, 1775 (= *Scarabaeus armiger* Scopoli, 1772)

Диагноз. Среднего размера продолговато-овальные жуки. Цвет тела колеблется от соломенно-желтого до смоляно-черного (иногда переднеспинка и надкрылья окрашены с различной интенсивностью). Верхняя губа двулопастная. Первый членик булавки усика заметно больше любого из следующих. Наличник с широко закругленным передним краем. Шов между наличником и лбом прямой. У самца на шве развит длинный плоский рог. У самки на лбу развиты 2 небольших бугорка. Глаза полностью разделены щечными выступами. Переднеспинка окаймлена со всех сторон; ее задние углы почти прямоугольные. Переднеспинка сложно скульптурирована, а у самца вооружена рожками или продольными киями. Щиток треугольный, со слабо закругленными боковыми сторонами. Основания надкрылий окаймлены. Каждое надкрылье с 18 бороздками. Между швом и плечевым бугорком 7 бороздок; первая прервана щитком и не достигает основания надкрылий. Тазики средних ног соприкасающиеся. Бедря всех ног не вооружены. Передние голени с 7-8 зубцами по наружному краю; величина их постепенно уменьшается от вершины голени к основанию. Средние и задние голени с 1 поперечным килем перед вершиной.

Известны 11 видов из гумидных районов Голарктики. Десять видов описаны из Северной Америки; один – широко распространен в странах Европы, достигая на севере Великобритании. На востоке, возможно, вид заходит в Азию. Это *B. armiger* (Scopoli, 1772) (= *Scarabaeus mobilicornis* Fabricius, 1775 = *Scarabaeus testaceus* Fabricius, 1775) – типовой вид рода (рис. 13-14). От других видов отличается строением гениталий, скульптурой и пунктировкой переднеспинки и практически подвижным рогом на голове самца. (Последняя особенность и послужила основанием для названия, которое сейчас рассматривается в качестве младшего синонима.) Выросты на боковых краях переднеспинки крупных самцов развиты в виде крючковидно изогнутых длинных шипов (рис. 13).

Триба *Eubolbiini* Nikolajev, 1970

Типовой под. Eubolbitus Reitter, 1893.

Диагноз. От других триб подсемейства отличается комплексом признаков. Верхняя плоскость тела без волосков. Правая мандибула с широким выступом перед вершиной наружного края. Окантовка переднего края наличника не соединена с

лобным швом, но проявляется тенденция к их слиянию. Основания надкрылий не окаймлены. Тазики средних ног нешироко, но всегда ясно разделены. Средние и задние голени с 1 килем на наружной стороне. Жилкование крыльев (рис. 10) характеризуется разомкнутой анальной ячейкой и тенденциями к редукции югальной части крыла (рис. 10j) и модификации первой ветви радиуса. Эта жилка укорочена и начинает отступать от переднего края крыла. Личинка по строению ног наиболее близка личинке *Bolboceratini* (Николаев, 2002).

Таксон наиболее близок трибе *Australobolbini*. (Вопрос о возможности разграничения представителей этих двух таксонов будет разобран ниже.) Триба включает роды, обитающие на всех материках кроме Австралии и Северной Америки. Из Африки известны роды *Mimobolbus* Vulcano, Martinez, Pereira; *Bolbocaffer* Vulcano, Martinez, Pereira; *Bolboceratops* Krikken; *Somalobolbus* Carpaneto, Mignani, Piatella; вероятно, к этой же трибе относится и *Bolboceroideus* Vulcano, Martinez, Pereira (Vulcano, Martinez & Pereira, 1969; Krikken, 1984; Carpaneto, Mignani & Piatella, 1992). В Южной Америке триба представлена также 4 родами: *Bolborhinum* Boucomont; *Halfterobolbus* Martinez; *Bolbapium* Boucomont и *Parabolbapium* Ide & Martinez (Martinez, 1976; Ide & Martinez, 1994). В Палеарктике обитают олиготипичный типовой род и отдельные представители 2 родов из Палеотропического доминиона (*Bolboceratops* и *Bolbohamatum* Krikken).

Род *Eubolbitus* Reitter, 1893; рис. 10; 16-18

Типовой вид. Bolboceras radoszkowskii Solsky, 1876

Диагноз. Крупные продолговато-овальные жуки. Цвет тела колеблется от соломенно-желтого до коричневого. Правая мандибула с широким выступом перед вершиной наружного края. Верхняя губа двулопастная. Наличник с почти прямым передним краем и широко закругленными передними углами. Посредине наличника развит небольшой бугорок. Шов между наличником и лбом углублен. Он выражен в виде двух выпуклых дуг. На лбу развиты 2 небольших бугорка. Глаза частично разделены щечными выступами. Переднеспинка со слабо тупоугольными передними углами и широко закругленными задними углами; ее боковые края могут быть слабо зубчатыми. Она просто выпуклая по переднему краю и окаймлена со всех сторон. Щиток широко треугольный, со слабо закругленными боковыми сторонами. Основания надкрылий слабо окаймлены. Каждое надкрылье с 18 бороздками. Между швом и плечевым бугорком 9 бороздок; две первые прерваны щитком и не достигают основания надкрылий. Тазики средних ног разделены примерно на ширину голени. Передние бедра с шипом по середине переднего края; задние – с шипом близ вершины заднего края. Передние голени с 7-8 зубцами по наружному краю; величина их постепенно уменьшается от вершины голени к основанию. Вершинные зубцы самца кажутся слабо раздвоенными. Средние и задние голени с 1 поперечным килем перед вершиной.

Род субэндемичен для Палеарктики. Известны 3 вида (Семенов-Тянь-Шанский и Медведев, 1929), которые можно различить по строению наличника (см. рис. 16-18). *E. sikardi* Reitter известен из Туниса; очень близкий ему *E. zarudnyi* Semenov & Medvedev (возможно, он является лишь формой предыдущего) описан из Ирана. *E. radoszkowskii* (Solsky) широко распространен практически во всех среднеазиатских государствах (не известен только из Туркменистана), Афганистане и Казахстане. На северо-восток доходит до Юго-Западного Алтая (Николаев, 1987). Приурочен преимущественно к горным районам (в Бадахшане известны находки на высоте выше 3000 м).

Род *Bolboceratops* Krikken, 1978; рис. 15

Типовой вид. Bolboceras indicum Westwood, 1848.

Диагноз. Относительно мелкие (6-17,9 мм) овальные жуки. Цвет тела колеблется от соломенно-желтого до коричневого. Правая мандибула с выступом на

наружном крае перед вершиной. Верхняя губа двулопастная. Наличник окаймлен с трех сторон, трапециевидный с прямым передним краем и закругленными углами. Шов между наличником и лбом прямой или слабо дуговидный. На шве всегда развиты 2 конических бугорка (рис. 15). Лоб гладкий, только возле глаза проходит продольный киль. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Передний край переднеспинки с неглубокой выемкой, по верхнему краю выемки могут быть развиты небольшие бугорки. Основание переднеспинки не окаймлено. Щиток треугольный. Между швом и плечевым бугорком надкрылья развиты 7 бороздок; первая упирается в щиток. Тазики средних ног заметно разделены. Передние голени с 6-7 зубцами по наружному краю; величина их постепенно уменьшается от вершины голени к основанию. Средние и задние голени с 1 поперечным килем перед вершиной.

Известны 8 видов, большинство из которых – обитатели Афротропической зоогеографической области (Carpaneto et al., 1993). Два вида известны с полуострова Индостан. Один из этих видов [*B. indicus* (Westwood)] на востоке заходит в Палеарктику.

Род *Bolbohamatum* Krikken, 1980; рис. 19-21

Типовой вид. *Scarabaeus cyclops* Olivier, 1789.

Диагноз. Относительно крупные (6-17,9 мм) продолговато-овальные жуки. Цвет тела колеблется от соломенно-желтого до коричневого. Правая мандибула с выступом на наружном крае перед вершиной. Верхняя губа двулопастная. Наличник окаймлен с трех сторон, трапециевидный с прямым передним краем и закругленными углами. Шов между наличником и лбом практически не заметен. На месте шва всегда развиты 2 конических бугорка или пирамидальных выступа (рис. 9а). Лоб гладкий, возле глаза проходит продольный киль. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Передний край переднеспинки сложно скульптурирован. На нем могут быть развиты выемки, бугорки и кили (рис. 19-20). Основание переднеспинки, как правило, окаймлено. Щиток треугольный. Между швом и плечевым бугорком надкрылья развиты 7 бороздок; первая упирается в щиток. Тазики средних ног заметно разделены; передний край выступа, разделяющего тазики с крючковидным шипом (рис. 21а). Передние голени с 6-7 зубцами по наружному краю; величина их постепенно уменьшается от вершины голени к основанию. Средние и задние голени с 1 поперечным килем перед вершиной.

Известны 13 видов, один из которых состоит из 3 подвидов (Krikken, 1980). Все виды – обитатели Индо-Малайской зоогеографической области. Большинство видов свойственны полуострову Индостан, за пределы которого выходят только 2 вида. На востоке ареал рода достигает Южного Китая, на юге – Явы, откуда описан номинативный подвид политипичного *B. dresheri* Krikken. В Гималаях несколько видов приближаются к пограничным районам Палеарктики, а типовой вид рода [*Bolbohamatum cyclops* (Olivier)] заходит в пределы Палеарктики.

Триба *Australobolbini* Nikolajev, 1996

Типовой под. *Australobolbus* Howden & Cooper, 1977.

Диагноз. Наиболее близка трибе Eubolbitini, от которой отличается немногими признаками. Самый заметный – шов между наличником и лбом, объединенный с окаймлением наличника. [У представителей Eubolbitini шов между наличником и лбом хорошо выражен, а наличник окаймлен невысоким острым ребром.] Основание надкрылья чаще всего окаймлено. [У представителей Eubolbitini кайма, как правило, редуцирована.] Правая мандибула с выступом на наружном крае перед вершиной. Тазики средних ног нешироко разделены. Средние и задние голени лишь с одним

поперечным килем на наружной стороне. Жилкование крыльев (см. рис. 10) характеризуется наличием тех же тенденций, которые проявляются у представителей других триб подсемейства, прежде всего Eubolbitini. Это раскрытая анальная ячейка, тенденция к редукции плоскости крыла в югальной области, укороченная первая ветвь радиуса, стремящаяся отойти от переднего края крыла. Личинка наиболее близка к личинке трибы Eubolbitini, но отличается гораздо менее укороченными конечными члениками ног и отсутствием (или они плохо заметны) стридуляционных килей на тазиках (Howden, 1985).

Наибольшее число родов трибы отмечено в Африке к югу от Сахары. Здесь она насчитывает 9 родов (Krikken, 1984; Gussmann & Scholtz, 2000; 2001). Большинство австралийских родов (Howden & Cooper, 1977), за исключением рассмотренных в составе монотипичных триб и крайне своеобразного рода *Elephastomus* MacLeay, также входят в состав Australobolbini. [По количеству видов Австралийская зоогеографическая область является бесспорным лидером: отсюда известно более половины видов трибы.] В Северной Америке триба представлена олиготипичными родами *Bradycinetulus* Cockerell, *Bolbocerastes* Cartwright и *Bolborhombus* Cartwright. Пара видов последнего рода заходит в Центральную Америку. Из Южной Америки представители трибы не известны.

Замечания. Одна из наиболее частых тенденций в строении головы – это объединение шва между наличником и лбом с окаймлением наличника. Эта тенденция проявляется у видов нескольких триб (смотри рис. 2-4; 36). Очень часто строение головы некоторых Athyreini, например, становится очень похожим на таковое Australobolbini. У многих родов изменения в строении головы этим не ограничиваются, а следуют в нескольких направлениях. Часто у самцов на передней части головы образуются «чудовищные» структуры (у видов рода *Bolbolaeus*, например) и только у самок сохраняется форма, которая была описана выше как «исходная». [Внешне «исходная форма» похожа на строение наличника рода

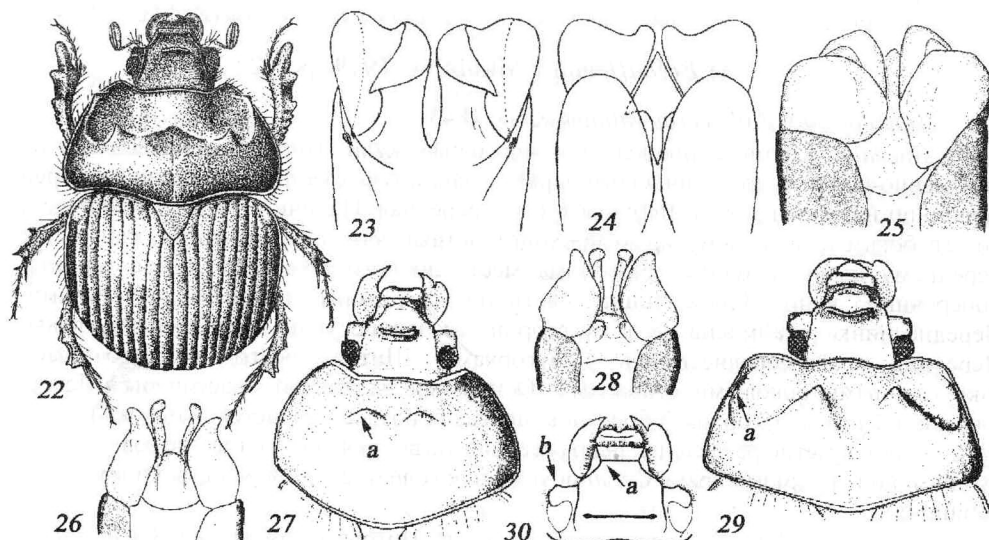


Рис. 22-30. Australobolbini: 22-29 – виды рода *Bolbaffroides* Nikolajev, самцы: 22-24 - *B. validus* (Klug); 22 – внешний вид, 23-24 – вершина наружного полового аппарата (23 – снизу, 24 – сверху); 25 – *B. rollii* (Muller), вершина наружного полового аппарата сверху; 26-27 – *B. kubaricus* (Krikken): 26 – вершина наружного полового аппарата сверху, 27 – голова и переднеспинка, 28-29 – *B. scotti* (Paulian): 28 – вершина наружного полового аппарата сверху, 29 – голова и переднеспинка; sp., голова [по:Krikken, 1978 и оригинал]

Indobolbus (смотри рис. 30а).] У видов некоторых родов объединенная с наличником часть лобного шва смещается вперед и становится похожей на кайму наличника (смотри рис. 22). Конечной стадией этого процесса может быть «исчезновение» ребра, связывающего угол лобного шва с передним углом наличника. Строение передней части головы у таких видов становится практически неотличимым от наличника, характерного для видов трибы Eubolbitini (рис. 27; 29). Если учесть, что окаймление крыльев, столь характерное для представителей трибы, также может быть редуцировано, то разграничение видов этих двух триб еще более затрудняется. Все сказанное выше, возможно, свидетельствует в пользу предположения, что между представителями этих триб и по строению преимагинальных стадий могут существовать «постепенные» переходы.

Род *Indobolbus* Nikolajev, 1979; рис. 30

Типовой вид. *Scarabaeus quadridens* Fabricius, 1781.

Диагноз. Среднего размера продолговато-овальные жуки. Цвет тела коричневый. Правая мандибула с двумя выступами на наружном крае перед вершиной. Верхняя губа двулопастная. Наличник с угловидно выдающимся вперед передним краем. Шов между наличником и лбом соединен с углами переднего края наличника. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Щечные выступы с острым бугорком по переднему краю (рис. 30b). На лбу между глазами широкий поперечный киль. Переднеспинка сложно скульптурирована, но в ее строении не наблюдается различий между полами. Щиток треугольный. Основания надкрылий окаймлены. Между швом и плечевым бугорком надкрылья развиты 7 бороздок; первая упирается в щиток. Тазики средних ног разделены примерно на ширину голени. Передние голени с 5-6 зубцами по наружному краю. Средние и задние голени с 1 поперечным килем перед вершиной.

Известны 11 видов. Большинство — обитатели Индо-Малайской зоогеографической области (Krikken, 1984). Три вида — обитатели Афротропической зоогеографической области. Один вид [*I. berutensis* (Petrovitz)] описан из Ливана. Было отмечено, что в Индии найдено много еще неописанных видов (Krikken, 1984).

Род *Bolbaffroides* Nikolajev, 1979; рис. 22-29

Типовой вид. *Bolboceras validum* Klug, 1843

Диагноз. Крупные продолговато-овальные жуки. Цвет тела колеблется от соломенно-желтого до коричневого. Правая мандибула с широким выступом перед вершиной наружного края. Верхняя губа поперечная. Наличник четырехугольный, по его бокам и переднему краю проходит острый кантик. (Возможно, кантик по переднему краю наличника развит на месте лобного шва.) На голове развиты поперечные кили. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Переднеспинка окаймлена со всех сторон; ее задние углы широко закруглены. Передний край переднеспинки с бугорками. Щиток треугольный, со слабо закругленными боковыми сторонами. Основания надкрылий окаймлены. Между швом и плечевым бугорком 7 бороздок; первая бороздка упирается в щиток. Тазики средних ног заметно разделены. Бедрa всех ног не вооружены. Передние голени с 6-7 зубцами по наружному краю. Средние и задние голени с 1 поперечным килем перед вершиной.

С севера Афротропической [на запад до Нигера (Krikken, 1978)] и запада Индо-Малайской зоогеографических областей известны 6 видов. Один из африканских видов состоит из 2 подвидов. Большинство видов населяют Азию. Типовой вид рода [*Bolbaffroides validus* (Klug)] указан для Палеарктики (das Wüste Arabien). Через юг Аравийского полуострова род достигает Индии, откуда известен единственный вид.

Замечания. Наиболее надежно виды определяются по строению наружного полового аппарата самцов. При ревизии группы было указано, что голотип *B. validus* не имеет парамет (только парамет?), а брюшко у многих исследованных экземпляров

было разрушено (Krikken, 1978). В той же работе типовой вид рода приводится только для Экваториальной Африки. С названием *B. validus* было синонимизировано название *Bolboceras rollii* Muller, 1941 (Krikken, 1978).

Я считаю, что отсутствие наружного полового аппарата (или параметра?) у типового экземпляра привело к ошибочной идентификации 2 видов. Поскольку я имел возможность исследовать голотип *B. validus* и сделать рисунки как внешнего вида экземпляра, так и его наружного полового аппарата, считаю необходимым поместить рисунки в данную работу (рис. 22-24) и сделать ряд замечаний по составу группы и родственным связям видов. Для вида, достигающего на западе Нигера и Чада, необходимо восстановить название *Bolbaffroides rollii* (Muller, 1941) **comb. et stat. n.** = *Bolbaffroides validus* (nec Klug, 1843): Krikken, 1978 (partim).

Судя как по общему габитусу, так и по "плану строения" гениталий, западноафриканскому виду близкородственные: известный из Восточной Африки политипичный (состоит из 2 подвидов) *B. serripes* (Fairmaire) и *B. carinicolis* (Laporte) из Индии. Два вида из гор Аравийского полуострова составляют наиболее уклоняющуюся группу. Это *B. scotti* (Paulian) и *B. kubaricus* (Krikken). [Изображения наружного полового аппарата самцов этих видов даны на рисунках 26; 28.] Связывающим звеном между группами служит типовой вид рода, но все-таки он несколько ближе видам первой группы.

Для определения видов, указанных для Аравийского полуострова может служить приводимая ниже определительная таблица.

Определительная таблица аравийских видов

1. Выступы переднего края переднеспинки широко расставлены; их углы направлены более вбок, чем вперед (рис. 22). *B. validus* (Klug)
- Выступы переднего края переднеспинки сближены; их углы направлены более вперед, чем вбок (рис. 27а; 29). 2
2. Боковой край переднеспинки с килями (рис. 29а) *B. scotti* (Paulian)
- Боковой край переднеспинки без килей (рис. 27). *B. kubaricus* (Krikken)

Триба Bolbochromini Nikolajev, 1970

Типовой род. *Bolbochromus* Boucomont, 1909.

Диагноз. Глаза полностью разделены щечными выступами. Правая мандибула с одним выступом на наружном крае перед вершиной. Тазики средних ног сильно сближены или соприкасающиеся. Голени средних и задних ног с 3 килями на наружной плоскости (с тенденцией к их сокращению до 1). Жилкование крыльев (рис. 9) у всех родов трибы практически однотипно. Оно характеризуется длинной, приближенной к переднему краю крыла первой ветвью радиуса, разомкнутой анальной ячейкой (рис. 9а) и не уменьшенной югальной частью крыла. (Цвет тела очень часто оранжево-желтый с черными пятнами.) Личинка характеризуется рядом плезиоморфий. Прежде всего, это четырехчлениковая нога с неразвитым стридуляционным органом (Howden, 1955; Ritcher, 1966).

Триба насчитывает 3 рода, каждый из которых характерен для одной из зоогеографических областей. Виды номинативного рода характерны для Индо-Малайской области. В Палеарктике (лишь незначительно выходя за ее пределы) обитают виды рода *Bolbocerotoma* Nikolajev. Представители *Bolbocerosoma* Schaeffer населяют Неарктику.

[Род *Bolbochromus* Boucomont, 1909; рис. 31-32]

Типовой вид. *Bolboceras latum* Westwood, 1852; обозначается здесь.

Диагноз. От видов других родов отличается степенью разделения тазиков средних ног (рис 23), которые разделены сильнее, чем у *Bolbocerotoma* Nikolajev, но слабее, чем у *Bolbocerosoma* Schaeffer, и первой бороздкой надкрылья, огибающей щиток (рис 31). Голени средних и задних ног с 3 килями на наружной плоскости.

Род насчитывает немногим более 10 видов из гумидных областей юго-востока Азии (Индо-Малайская зоогеографическая область). Возможна, но маловероятна, находка видов в пограничных областях Палеарктики. На рисунке 31 изображен вид с полуострова Индостан, который был определен как *B. plagiatus* (Westw.).

Род *Bolbocerodema* Nikolajev, 1973; рис. 33-35

Типовой вид. Bolboceras nigroplagiatum Waterhouse, 1875.

Диагноз. Среднего размера продолговато-овальные жуки. Цвет тела чаще всего оранжево-красный с черными пятнами (известны и полностью черные виды). Мандибулы с широко закругленным наружным краем. Верхняя губа со слабо выемчатым передним краем. Наличник с широко закругленным передним краем. Шов между наличником и лбом заметен только у самки. Усамца на шве развит невысокий конический рог. У самки на лбу развиты 2 невысоких острых кия, сходящихся под углом. Глаза полностью разделены щечными выступами. Кайма на основании переднеспинки прервана по обе стороны от щитка. Переднеспинка сложно скульптурирована: с выступами и выемками по переднему краю. Щиток треугольный, со слабо закругленными боковыми сторонами. Основания надкрылий едва заметно окаймлены. Каждое надкрылье с 10 точечными бороздками. Между швом и плечевым бугорком 5 бороздок; первая прервана щитком и не достигает основания надкрылий. Тазики средних ног разделены очень узким отростком. Бедра всех ног не вооружены. Передние голени с 7-8 зубцами по наружному краю; величина их постепенно уменьшается от вершины голени к основанию. Средние и задние голени с 1 поперечным килем перед вершиной.

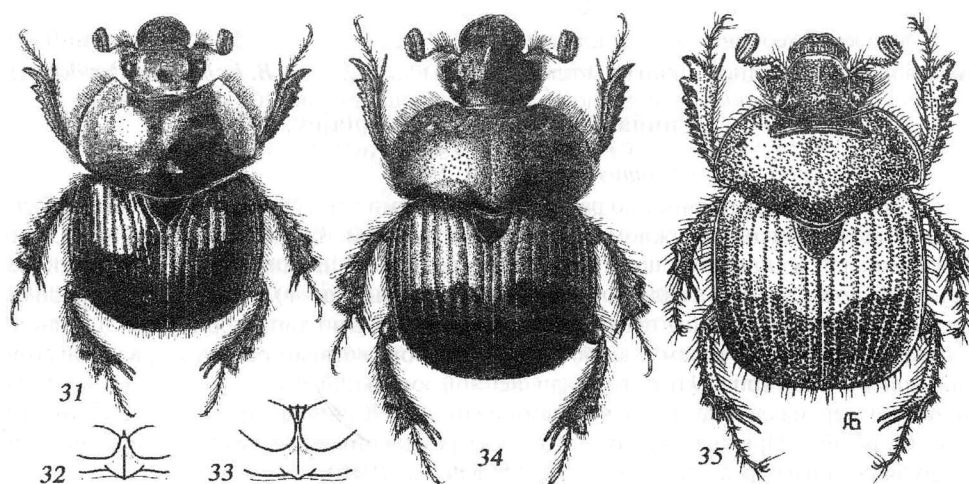


Рис. 31-35. Bolbochromini: 31-32 – *Bolbochromus plagiatus* (Westwood): 31 - внешний вид жука, 32 – заднегрудь; 33-35 – *Bolbocerodema zonatum* Nikolajev: 33 – заднегрудь, 34-35, внешний вид жука (34 - самец, 35 - самка)

Род субэндемичен для Палеарктики. На западе достигает севера Индии и Непала, на юге – Тайваня. Крайний юго-восток России является северной границей родового ареала. В настоящее время известно немногим менее 10 видов из гумидных областей востока Азии.

Замечание. Роду посвящена работа (Krikken, 1979), в которой дана определительная таблица известных к тому времени палеарктических видов. Статус

группы был понижен в этой работе до подрода в составе *Bolbocerosoma*. Однако я считаю, что из 3 родов, включенных в трибу, *Bolbocerodema* и *Bolbochromus*, более близки друг другу чем к любой из них к *Bolbocerosoma*.

Триба *Bolbelasmini* Nikolajev, 1996

Типовой под. *Bolbelasmus* Boucomont, 1911.

Диагноз. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Правая мандибула с закругленным наружным краем. Тазики средних ног разделены или соприкасаются. Средние и задние голени с 2-3 киями на наружной стороне, но у ряда видов проявляется тенденция к их сокращению до одного. Жилкование крыльев (рис. 11) характеризуется наличием замкнутой анальной ячейки, но у ряда видов она открытая. У всех родов сильно редуцирована плоскость крыла в югальной области. Личинка характеризуется теми же плезиоморфиями в строении ног, что характерны для *Bolbochromini* (Verdu, Galante & Lumaret, 1998).

Триба насчитывает 3 рода, большинство видов которых – обитатели северного полушария. Представители всех родов известны из Палеарктики. Возможно, к трибе следует отнести один из самых своеобразных родов австралийской фауны. Это *Elephastomus* MacLeay.

Род *Bolbogonium* Boucomont, 1911; рис. 36-38

Типовой вид. *Bolboceras triangulum* Westwoud, 1875

Диагноз. Относительно мелкие продолговато-овальные жуки. Цвет тела колеблется от соломенно-желтого до коричневого. Правая мандибула с широким выступом перед вершиной наружного края. Верхняя губа двулопастная. Первый членик булавки усика несколько больше любого из следующих. Форма наличника сильно варьирует и может служить одним из диагностических признаков. Шов между наличником и лбом не всегда ясно выражен. Позади шва развиты небольшие бугорки или выступы, строение которых может служить для диагностики видов. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Переднеспинка с выемкой посередине переднего края, как правило, окаймлена со всех сторон; ее задние углы широко закруглены. Щиток треугольный, со слабо закругленными боковыми сторонами. Основания надкрылий окаймлены. Каждое надкрылье с 18 бороздками. Между швом и плечевым бугорком 7 бороздок; все достигают основания надкрылий. Тазики средних ног широко разделены. Бедрa всех ног не вооружены. Передние голени с 7-8 зубцами по наружному краю; величина их постепенно уменьшается от вершины голени к основанию. Средние и задние голени с 2-3 поперечными киями перед вершиной.

Известны 12 видов из Южной Азии. Род субэндемичен для Индо-Малайской зоогеографической области. Большинство его представителей известны из Индии. На западе отдельные виды достигают Пакистана, а на востоке – Бирмы и юга Вьетнама. Северной границей родового ареала является Афганистан, откуда известны 3 вида (Николаев, 1976; Николаев и Кабаков, 1977; 1980). Для их идентификации может служить приведенная ниже таблица. Для определения видов из Индо-Малайской области следует пользоваться работой Ж. Криккена (Krikken, 1977b).

Определительная таблица палеарктических видов

1. Наличник с хорошо выраженными передними углами (рис. 36). *B. kabakovi* Nikolajev
- Наличник с широко закругленным передним краем (рис. 37-38). 2
2. На шве между наличником и лбом развиты 3 соединенных в один неровный ряд бугорка (рис. 37) *B. howdeni* Krikken
- Позади шва между наличником и лбом развиты 2 поперечных кия (рис. 38). *B. kabulikum* Nikolajev & Kabakov

Замечание по синонимии. Ж. Криккен (Krikken, 1977b) высказал предположение о возможной синонимии названия *Bolbogonium kabakovi* Nikolajev, 1976 с *B. triangulum* (Westwood). Учитывая очень широкий ареал и большую изменчивость *B. triangulum*, это предположение кажется весьма вероятным. В его пользу свидетельствует и наличие дополнительного бугорка за килем на лбу самок обоих видов. Мне, однако, кажется более вероятной синонимия этого названия с *B. pseudopunctatissimum* Krikken, 1977 (в случае, если самка *B. pseudopunctatissimum* также имеет дополнительный бугорок на голове). Строение килей на головах самцов обеих форм более сходно, чем таковое у *B. kabakovi* и *B. triangulum*. Самка *B. pseudopunctatissimum* еще не известна. Не исключена возможность также и синонимии всех 3 названий. Однако обширный ареал *B. triangulum* (от Пакистана, через всю Индию до Бирмы) и большая изменчивость признаков этой формы могут говорить о том, что под этим названием скрывается комплекс внешне похожих видов (или вид представлен несколькими подвидами). Обоснованное суждение по этому вопросу можно будет высказать лишь после изучения материалов из всех частей ареала вида.

Род *Bolbelasmus* Boucomont, 1911; рис. 11, 39-40

=*Kolbeus* Boucomont, 1911 (subgenus stat. n.)

Типовой вид. *Scarabaeus gallicus* Mulsant, 1842.

Диагноз. Относительно мелкие или среднего размера продолговато-овальные жуки. Цвет тела колеблется от соломенно-желтого до смоляно-черного. Боковые края мандибул закруглены. Наличник с широко закругленным передним краем. Шов между наличником и лбом прямой, но не у всех видов хорошо заметен. У самца большинства видов на голове развит рог (чаще всего конический), который часто смещен на шов. У самок на лбу развит поперечный киль. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Основание переднеспинки, как правило, с прерванной каймой или не окаймлено совершенно. Переднеспинка с более или менее сложно скульптурированной вершиной. Щиток треугольный или продолговатый, со слабо закругленными боковыми сторонами. Между швом и плечевым бугорком 7 бороздок; первая, как правило, прервана щитком и не достигают основания надкрылий. Тазики средних ног соприкасающиеся. Средние и задние голени с 2-3 поперечными киями на наружной стороне.

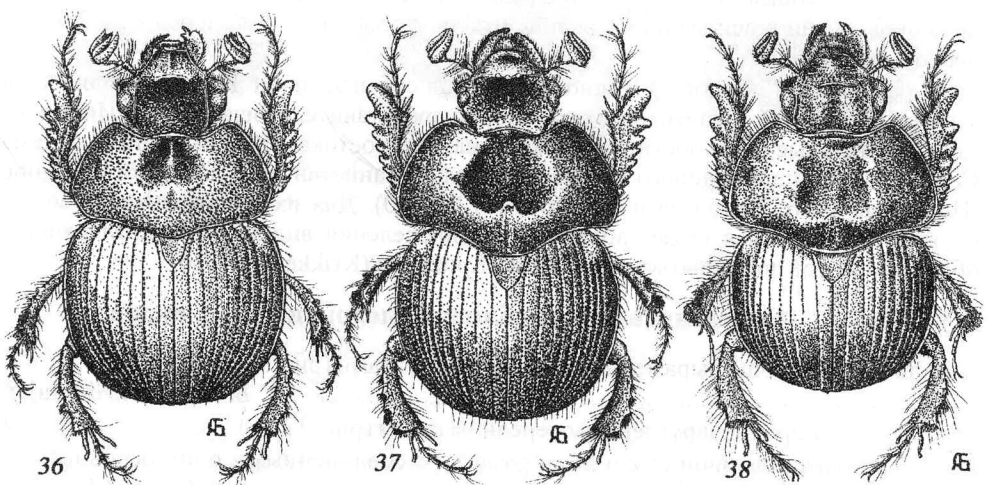


Рис. 36-38. Виды рода *Bolbogonium* Boucomont: 36 — *B. kabakovi* Nikolajev, самец, 37 — *B. howdeni* Krikken, 38 — *B. kabulicum* Nikolajev & Kabakov

Состав. В настоящее время известны 17 видов (один из них политипический).

Географическое распространение. Один из самых широко распространенных родов. Его ареал занимает Центральную и Северную Америку (на север до Мексики включительно), север Африки [*B. (s. str.) boccus* (Erichson) – 2 подвида], юг Европы [*B. (s. str.) boccus*, номинативный подвид; *B. (s. str.) gallicus*; *B. (s. str.) unicornis* (Schrank)], Малую Азию и Восточное Средиземноморье [*B. (s. str.) nireus* Reitter и *B. (s. str.) tauricus* Petrovitz] восток Азии (*B. (s. str.) orientalis* Petrovitz) и страны Юго-Восточной Азии, где обитают виды подрода *Kolbeus* Boucomont. [Из Палеарктики известен только типовой вид подрода – *B. (Kolbeus) coreanus* (Kolbe), а один из азиатских видов – *B. (Kolbeus) meridionalis* Krikken – описан с Явы (то есть из южного полушария).] Таким образом, виды рода известны из Палеарктики, Неарктики, Неотропической и Индо-Малайской зоогеографических областей. Определитель видов рода из Палеарктики дан в работе Ж. Криккена (Krikken, 1977a).

Замечания. Одновременно с родом *Bolbelasmus* был описан род *Kolbeus* (типовой вид *Bolboceras coreanum* Kolbe). Позже это название стало рассматриваться лишь в качестве младшего синонима *Bolbelasmus* (Cartwright, 1953). В семидесятых годах прошлого века с юго-востока Азии описали группу видов внешне очень похожих на *B. coreanus* (Krikken, 1977a, Николаев, 1979b). Интересно отметить, что ареал большинства этих видов либо полностью, либо частично находится в пределах Индо-Малайской области. Для всех характерны полностью неокайменная переднеспинка и удлинненный щиток. Учитывая, что и гениталии самцов этих видов устроены однотипно (причем они несколько отличаются от гениталий видов с запада ареала), я считаю необходимым восстановить для южноазиатских видов название *Kolbeus*. До более подробного изучения морфологии преимагинальных стадий видов, группу предлагается рассматривать в ранге подрода. Упомянутые выше признаки *Kolbeus* можно считать производными от таковых номинативного подрода. Возможно, часть американских видов также следует включить в подрод *Kolbeus*, как это было принято до ревизии О. Карпрайта (Cartwright, 1953).

Поскольку виды подрода *Kolbeus* очень хорошо различаются по строению гениталий, считаю возможным включить в работу рисунки параметер всех азиатских видов (рис. 40-41; 43-44).

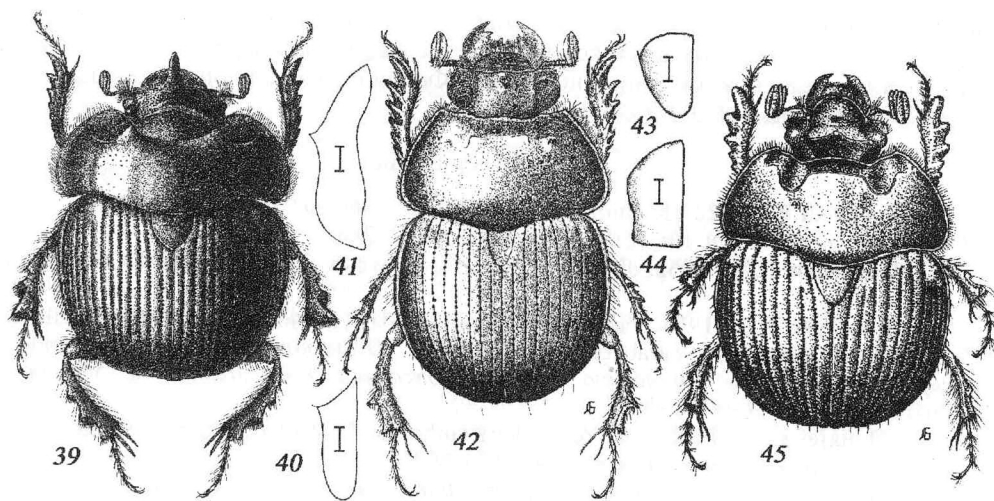


Рис. 39-45. Bolbelasmini: 39 – *Bolbelasmus (s. str.) unicornis* (Schrank), 40-44 – виды подрода *Kolbeus* Boucomont: 40 – *B. (Kolbeus) krikkeni* Nikolajev, левая параметра; 40-41 – *B. (Kolbeus) coreanus* (Kolbe): (41 – левая параметра, 42 – внешний вид); 43 – 44 – левая параметра: (43 – *B. (Kolbeus) nativus* Krikken, 44 – *B. (Kolbeus) meridionalis* Krikken); 45 – *Bolbotrypes davidi* (Fairmaire), самец [по: Krikken, 1977a; Николаев, 1979b; Николаев и Пунцагдулам, 1984 и оригинал] Прямая линия на рис. 40-41, 43-44 равна 0.1 мм.

Род *Bolbotrypes* Olsoufieff, 1907; рис. 41

Типовой вид. Bolboceras davidi Fairmaire, 1891.

Диагноз. Среднего размера продолговато-овальные жуки. Цвет тела коричневый. Боковые края мандибул закруглены. Верхняя губа двулопастная. Третий членик булавы усика больше двух других вместе взятых. На нем развита продольная бороздка, из-за которой булава кажется четырехчлениковой. Наличник широко округлен; близ середины наличника развит небольшой бугорок. Шов между наличником и лбом прямой. Позади шва развит поперечный киль, который благодаря развитым на нем 3 зубцам напоминает корону. Глаза лишь частично разделены щечными выступами. Переднеспинка окаймлена со всех сторон; ее задние углы широко закруглены. На переднем краю переднеспинки развит широкий выступ, по обе стороны от которого развито по бугорку. Щиток треугольный, со слабо закругленными боковыми сторонами. Между швом и плечевым бугорком 7 бороздок. Первая бороздка огибает щиток и достигает основания надкрылья; 2 и 5 бороздки прерваны близ основания надкрылья. Тазики средних ног соприкасающиеся; бедра не вооружены. Передние голени с 7-8 зубцами по наружному краю; величина их постепенно уменьшается от вершины голени к основанию. Средние и задние голени с 1 поперечным килем перед вершиной. Половой диморфизм выражен очень слабо (киль на голове + заметно ниже, чем у самца).

Монотипичный род, эндемичный для востока Палеарктики. *Bolbotrypes davidi* (Fairmaire) [= *Bolboceras haoyanum* Nijima & Kinoshita, 1937] широко распространен в материковой части Восточной Азии: Россия (Хабаровский и Приморский края), Корея, Китай («Манчжурия», «Алашань»).

Благодарности

Автор благодарен коллегам, способствовавшим завершению данной работы. Ряд представителей редких австралийских родов были переданы мне доктором Г.Ф. Хоуденом (Dr. H.F. Howden, Оттава). Др. Ф. Хиеке (Dr. F. Hieke, Берлин) выслал для просмотра ряд экземпляров, в том числе и голотип *Bolboceras validus* Klug. Др. В. Гребенников (Претория; Санкт-Петербург) помог получить оттиски ряда научных работ из малодоступных в Казахстане источников. Для иллюстрации статьи использованы тотальные рисунки, выполненные А.С. Баденко и С.И. Медведевым. За передачу для публикации рисунков С.И. Медведева я благодарен Г.С. Медведеву. Работа выполнена при частичной поддержке Фонда науки Национальной академии наук МОН РК, грант № 3-1-3.2-5(34).

Литература

- Аренс Л.Е., 1922.** К биологии *Odontaeus armiger* Scop. (Coleoptera,). Изв. Петроград. научн. инст. им. П.Ф. Лесгафта, 5: 241-246.
- Медведев С.И., 1952.** Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР. М.-Л. 1-343.
- Николаев Г.В., 1970.** Таксономический ранг групп, входящих в подсемейство Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeidae). Мат-лы 2 научн. конф. мол. специалистов и аспирантов, посвящ. 100-летию со дня рождения В.И. Ленина и 50-летию Казахстана. Алма-Ата: 31-34.
- Nikolajev G.V., 1976.** Neue Arten der Blatthornkafer (Coleoptera, Scarabaeidae) aus Afghanistan. Polskie pismo entomolog., 46: 693-697.
- Nikolajev G.V., 1979b.** Eine neue *Bolbelasmus*-Art aus Asien (Coleoptera, Scarabaeidae, Bolboceratinae). Reichenbachia, 17: 225-227.
- Николаев Г.В., 1987.** Пластинчатоусые жуки Казахстана и Средней Азии. Наука, КазССР, Алма-Ата: 1-232.
- Николаев Г.В., 1990.** Использование жилкования крыльев для уточнения системы пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae). Успехи энтомол. в СССР: жесткокрылые насекомых. Мат-лы 10 съезда ВЭО 10-15 сент. 1989 г., Л.: 67-69.

Николаев Г.В., 1995. Материалы к систематике подсемейства Ochodaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Зоол. журн.* 74 (8): 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: 91-99.

Николаев Г.В., 2002. Описание личинки рода *Eubolbitus* Reitter (Coleoptera, Scarabaeidae, Bolboceratinae). *Евразийский энтомол. журн.*, 1(2): 207-209.

Николаев Г.В., Кабаков О.Н., 1977. Четыре новых вида пластинчатоусых (Coleoptera, Scarabaeidae) из Афганистана. *Зоол. журн.*, 56 (4): 646-647.

Nikolajev G.V. & Kabakov O.N., 1980. Neue sowie in Afghanistan erstmalig gesammelte Arten der Blatthornkafer (Coleoptera, Scarabaeidae). *Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden*, 7 (25): 223-228.

Николаев Г.В. Пунцагдулам Ж., 1984. Пластинчатоусые (Coleoptera, Scarabaeoidea) Монгольской народной республики. *Насек. Монголии*, 1, 9: 90-294.

Семенов-Тянь-Шанский А.П. и Медведев С.И., 1929. Обзор видов рода *Eubolbitus* Rtt. 1893 (Coleoptera, Scarabaeidae). *Русск. энтомол. обзор.* 23 (3-4): 166-168.

Browne J., 1991. A phylogeny of the genus *Eucanthus* Westwood; confirmation of the primitive nature of the genus (Scarabaeoidea: Geotrupidae: Bolboceratinae). *Journ. ent. sth. Afr.*, 54 (2): 221-230.

Carpaneto G.V., Mignani R., Piatella E., 1992. *Somalobolbus benadirensis*, a new genus and new species of Bolboceratinae from Somalia (Coleoptera, Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Journ. of African Zool.*, 107 (4): 329-353.

Carpaneto G.V., Mignani R. & Piatella E., 1993. A revision of the Afro-Indian genus *Bolboceratops* (Coleoptera, Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Journ. African Zool.*, 106 (5): 413-420.

Carpaneto G.V., Mignani R., Piatella E., 2000. A taxonomic overview of the genus *Pseudoathyreus* Howden and Martinez, and redescription of two related species from Southern Africa (Coleoptera: Geotrupidae: Bolboceratinae). *The Coleopterists Bull.*, 54 (2): 239-247.

Cartwright O.L., 1953. The beetles of the genus *Bradinetulus* and closely related genera in the United States (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 103: 95-120.

Gussmann S.M.V. & Scholtz C.H., 2000. Systematic revision of endemic southern African genera of Bolboceratinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Bolboceratidae). *Journ. Nat. Hist.*, 34: 1045-1123.

Gussmann S.M.V. & Scholtz C.H., 2001. Systematic revision of the Afrotropical genus *Bolbaffer* Vulcano, Martinez and Pereira (Coleoptera: Scarabaeoidea: Bolboceratidae: Bolboceratinae), with description of eight new species. *Journ. Nat. Hist.*, 35 (7): 1013-1084.

Howden H.F., 1955. Biology and taxonomy of North American beetles of the subfamily Geotrupinae with revisions of the genera *Bolbocerosoma*, *Eucanthus*, *Geotrupes*, and *Peltotrupes* (Scarabaeidae). *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 104: 151-319.

Howden H.F., 1973. *Bolbothyreus*, a new genus for *Stenaspidius ruficollis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Geotrupinae). *The Canadian Entomologist*, 105: 1567-1571.

Howden H.F., 1974. A revision of the Australian genus *Stenaspidius* Westwood (Coleoptera, Scarabaeidae, Geotrupinae). *South Australian Mus.*, 17(2): 1-21.

Howden H.F., 1976. A sixth species of *Stenaspidius* Westwood with a note on adult behavior (Coleoptera: Scarabaeidae: Geotrupinae). *Journ. Australian ent. Soc.*, 1975, 14: 439-441.

Howden H.F., 1985. A revision of the Australian beetle genera *Bolboleaus* Howden & Cooper, *Blackbolbus* Howden & Cooper, and *Bolborahachium* Boucomont (Scarabaeidae: Geotrupinae). *Australian. Journ. Zool., Suppl. Ser.*, 111: 1-179.

Howden H.F., 1989. The Geotrupinae of New Guinea (Coleoptera: Scarabaeidae). *Invertebrate Taxonomy*, 3: 261-289.

Howden H.F., 2002. The *Athyreus tribuliformis* Felsche complex with descriptions of tree new species (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae: Athyreini). *Entomotropica.*, 17 (1): 25-35.

Howden H.F. & Cooper J.P., 1977. The generic classification of the Bolboceratini of the Australian region, with descriptions of four new genera (Scarabaeidae: Geotrupinae). *Australian Journ. Zool., Suppl. Ser.*, 50: 1-50.

- Howden H.F. & Martinez A., 1963.** The new tribe Athyreini and its included genera (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupinae). *Canad. Entomol.*, 95 (4): 345-352.
- Ide S. & Martinez A., 1994.** Description of *Parabolbapium aequatoriensis*, new genus and new species from Ecuador (Coleoptera: Geotrupidae). *Revta Bras. Ent.*, 38 (2): 435-446.
- Krell F.-T., 2000.** The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy*, 14: 871-905.
- Krikken J., 1977 a.** The genus *Bolbelasmus* Boucomont in Asia, with notes on species occurring in other regions (Coleoptera: Geotrupidae). *Zool. Meded. Leiden.*, 51: (17): 277-292.
- Krikken J., 1977 b.** Asian bolboceratine scarabs of the genus *Bolbogonium* Boucomont (Coleoptera: Geotrupidae). *Tijdschr. Ent.*, 120: 77-108.
- Krikken J., 1978.** The genus *Bolbocerosoides validus* group (Coleoptera: Geotrupidae). *Zool. Meded. Leiden.*, 52 (26): 35-51.
- Krikken J., 1979.** The genus *Bolbocerosoma* Schaeffer in Asia (Coleoptera: Geotrupidae). *Zool. Meded. Leiden.*, 54 (3): 301-311.
- Krikken J., 1984.** A generic reclassification of the Afrotropical Bolboceatini (Coleoptera: Geotrupidae). *Zool. Meded. Leiden.*, 58 (3): 23-45.
- Martinez A., 1976.** Contribucion al Conocimiento de los Bolboceratini sudamericanos (Coleoptera, Scarabaeidae, Geotrupinae, Bolboceratini). *Studia Ent.*, 19 (1-4): 531-551.
- Ritcher, P. O., 1966.** White grubs and their allies. A study of North American Scarabaeidae larvae. *Oregon State Monographs, Studies in Entomology, Oregon State University Press, Corvallis*: 1-219.
- Scholtz C.H. & Browne D.J., 1996.** Polyphyly in the Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea): a case for a new family. *Journ. Nat. Hist.*, 30: 597-614.
- Scholtz C.H. & Chown S.L., 1995.** The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson (eds.: Pakaluk J., Slipinski S.A.)*, Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa: 355-374.
- Verdu J. R., Galante, E. & Lumaret, J.-P., 1998.** Description de la larve de *Bolbelasmus bocchus* (Erichson) et position systematique du genre (Coleoptera: Geotrupidae: Bolboceratinae). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, 34 (3): 245-251.
- Vulcano M.A, Martinez A. & Pereira F.S., 1969.** Notes on African Bolboceratini (Coleoptera, Geotrupidae). *Papeis Avulsos de Zoologia*, 22 (16): 159-174.

Summary

Nikolajev G.V. The taxonomic composition of the subfamily Bolboceratinae (Coleoptera, Scarabaeidae) from Palaearctic faunistic region.

Kazakh National University (Dept. of Biology), 71 al-Farabi Avenue, Almaty 480078, Kazakhstan.

Palaearctic species of the Bolboceratinae subfamily are belonging to ten genera and 3 tribes. All Palaearctic genera are diagnosed, and illustrated. In this article the genus *Kolbeus* Boucomont is considered as subgenus within *Bolbelasmus*. *Bolbaffroides rollii* (Muller, 1941) comb. et stat. n. is restored. The new tribe for the Australian genus *Stenaspidius* is erected.