

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.А. БОРИСЯКА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Стрельникова Олеся Дмитриевна

МЕЗОЗОЙСКИЕ ЖУКИ РОДА *NOTOCUPES*

(COLEOPTERA, ARCHOSTEMATA)

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Ян Е.В.

к.б.н.

Москва – 2024

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	
1.1. История изучения рода <i>Notocupes</i>	11
1.2. Биология Cupedidae	23
2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.....	26
3. ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ.....	29
4. ОБЩАЯ ЧАСТЬ	
4.1. Морфология.....	49
4.2. Список признаков <i>Notocupes</i>	74
4.3. Филогенетические отношения обсуждаемых родов Cupedidae	81
4.4. Семейственная принадлежность исследованных жуков	86
4.5. Вопрос родового названия <i>Notocupes</i>	92
4.6. Геологическое и географическое распространение	94
5. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	
5.1. Род <i>Notocupes</i> Ponomarenko, 1964	97
5.2. Род <i>Brachilatus</i> Strelnikova et Yan, 2023	143
5.3. Род <i>Conexicoxa</i> Lin, 1986.....	162
5.4. Род <i>Rhabdocupes</i> Ponomarenko, 1966	186
5.5. Морфотаксон <i>Zygadenia</i> Handlirsch, 1906	220
5.6. <i>Odontomma patula</i> (Ponomarenko, 1985)	235
ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ.....	237
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	239

ВВЕДЕНИЕ

Жесткокрылые — это самый богатый видами отряд насекомых и самая крупная группа животных (Beutel, Leschen, 2005). Они составляют около 39% от всех представителей класса, насчитывают чуть больше 700 ископаемых и почти 400 000 современных видов (Ślipiński et al., 2011; Zhang, 2013). Подотряд Archostemata Kolbe, 1908 — это один из четырех подотрядов жуков, к которому относят всех жуков на момент возникновения отряда близ границы карбона и перми до почти самого конца перми (хотя некоторые ученые выделяют самых древних Archostemata, Tshekardocoleidae Ponomorenko, 1968, Permocupedidae Martynov, 1933 и Rhombocoleidae Rohdendorf, 1961, из состава подотряда в обособленную группу жуков (Boudinot et al., 2022)). Остальные подотряды жуков появились позже, самые древние находки Adephaga Schellenberg, 1806 и Muxophaga Crowson, 1955 отмечены в поздней перми, а возможные самые ранние Polyphaga Emery, 1886 — в триасе (Ян, Стрельникова, 2022; Kirejtshuk et al., 2022; Beutel et al., 2024). Archostemata преобладал над другими подотрядами с момента появления жуков до конца юрского периода, а в меловом его роль в сообществах постепенно уменьшилась, и группа стала малочисленной, первенство перешло к жукам-полифагам и адефагам (Пономаренко, 1983; Ponomarenko, 2000). В современной фауне Archostemata представлен только четырьмя или пятью (?Jurodidae) семействами, объединяющими около 40 видов из Южной Америки (Cupedidae, Ommatidae), Северной Америки (Cupedidae, Micromalthidae), Европы (Crowsoniellidae), Азии (Cupedidae, Jurodidae) и Австралии (Cupedidae, Ommatidae) (Hörschmeyer, 2005; рис. 1). Ископаемый материал демонстрирует непригодность диагностических признаков Cupedidae и Ommatidae на вымерших жуках, поэтому некоторые авторы принимают их в ранге подсемейств Cupedidae *sensu lato* (см. главу 4.4. Семейственная принадлежность).

Notocupes Ponomarenko, 1964 — это самая многочисленная группа мезозойских Archostemata. В этот род входят мелкие и среднего размера жуки с уплощенным цилиндрическим телом, умеренно длинной головой, короткими антеннами, которые достигают лишь основания пронотума, поперечным пронотумом, ячеистыми надкрыльями с десятью или одиннадцатью рядами ячеек и четырьмя основными жилками, две внутренние из которых сливаются перед впадением в вершину надкрылья (Kirejtshuk, 2020; Strelnikova, Yan, 2023a).

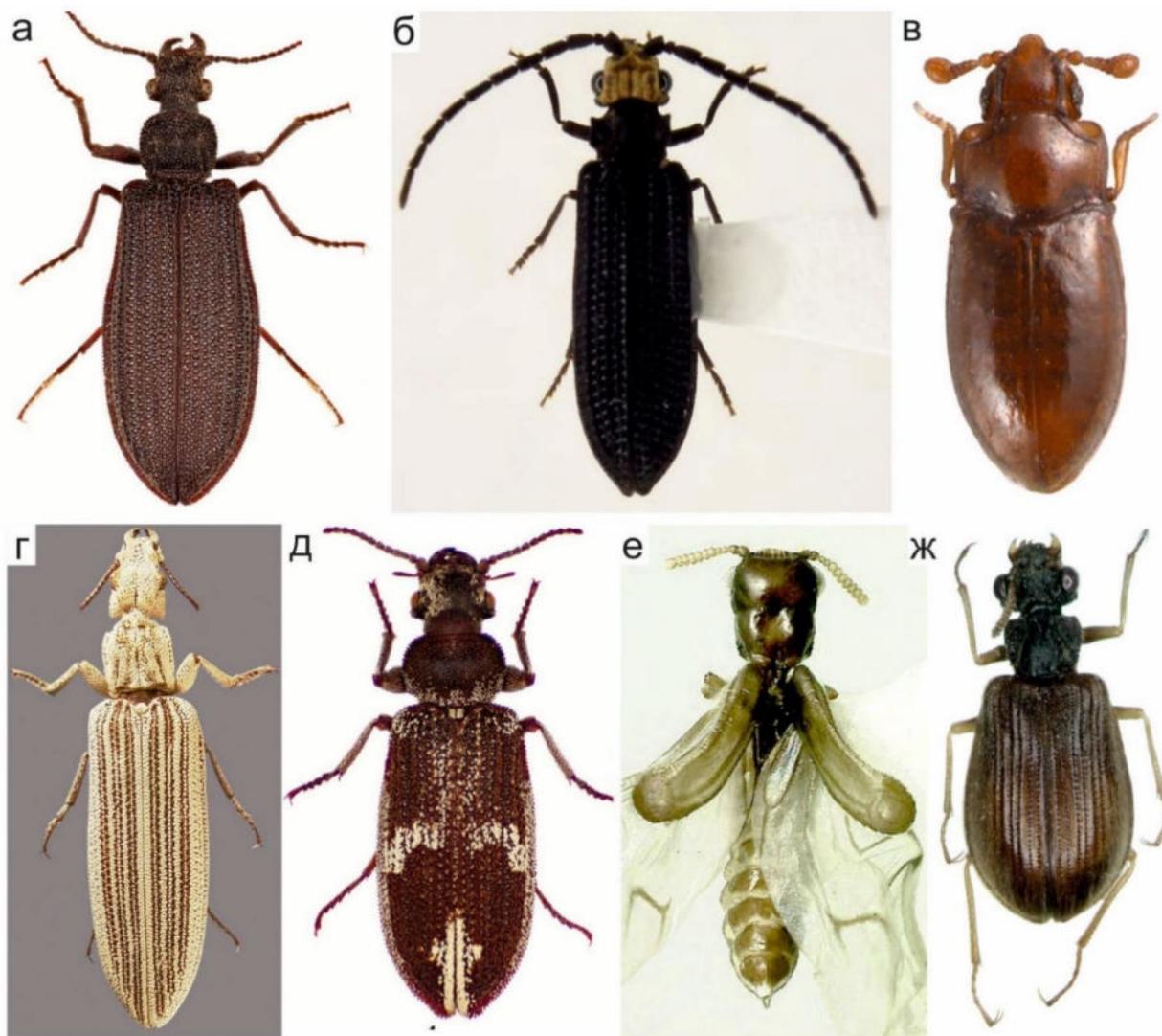


Рис. 1. Современные представители Archostemata: а – *Omma stanleyi* Newman, 1839, длина жука 20 мм (Cupedidae: Ommatinae; из Escalona et al., 2020); б – *Cupes capitatus* Fabricius, 1801, длина жука 7.5 мм (Cupedidae: Cupedinae; из <https://bugguide.net/node/view/2053082>, дата обращения 10.10.2023); в – *Crowsoniella relictа* Pace, 1975, длина жука 1.3-1.7 мм (Crowsoniellidae; из https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Crowsoniella_relicta_-_Museo_di_Storia_Naturale,_Verona.jpg?uselang=ru, дата обращения 10.10.2023; длина жука взята из Hörschemeier, 2005); г – *Tetraphalerus wagneri* Waterhouse, 1901, точный размер не задан, длина жуков рода 10-16 мм (Cupedidae: Ommatinae; из Hünefeld et al., 2011; длина жуков рода взята из Hörschemeier, 2005); д – *Beutelius mastersii* MacLeay, 1871, длина жука 9 мм (Cupedidae: Ommatinae; из Escalona et al., 2020); е – *Micromalthus debilis* LeConte, 1878, длина жука примерно 2.5 мм (Micromaltidae; из <https://protistology.ifmo.ru/Animalia/Coleoptera/rus/micromlt.htm>, с изменениями, дата обращения 06.01.2024); ж – *Sikhotealinia zhiltzovae* Lafer, 1996, длина жука 6.3 мм (Jurodidae (= Sikhotealiniidae); из <https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/sikzhiak.htm>, дата обращения 10.10.2023; длина взята жука из Hörschemeier, 2005). Длина масштабной линейки здесь и далее 1 мм, если не указано обратное.

Актуальность темы исследования.

Род *Notocupes* Ponomarenko, 1964 был описан в подсемействе Ommatinae семейства Cupedidae из средне-верхнеюрских отложений Казахстана (Каратау, урочище Аулие у д. Михайловка) по трем отпечаткам одного вида *Notocupes picturatus* Ponomarenko, 1964 из коллекции Палеонтологического института РАН. За более чем полвека изучения, количество видов, входящих в состав этого рода, многократно увеличилось. На данный момент эта группа включает 80 видов, ранее относимых к двенадцати разным родам, а затем постепенно сведенных в синонимы (Ponomarenko, 2000, 2006; Kirejtshuk et al., 2010, 2016; Li et al., 2023б).

Поскольку изначальные описания исследованных синонимизированных видов выполняли разные авторы, включавшие их в разные роды, то набор признаков, использованных при описании, отличается. Это затрудняло сравнение видов и указывало на необходимость ревизии всех доступных представителей *Notocupes* и составления списка четко сформулированных признаков, рекомендуемых для описания будущих находок. В результате настоящей работы исследованная группа жуков была разделена на 4 рода, для каждого из которых сформулирован диагноз, позволяющий четко отличить эти роды друг от друга и от других родов Cupedidae.

Кроме того, целенаправленной работы по проверке надежности большинства диагностических признаков на уже известных видах *Notocupes* до сих пор не проводилось. Так, например, в характеристике видов, описанных изначально как *Amblomma* (род, который впоследствии стал младшим синонимом *Notocupes*) был использован такой признак, как количество бугорков (макул) вокруг ячеек на надкрылье, тогда как в описаниях видов из других родов, позже признанных синонимами *Notocupes*, этот признак отсутствует. Надежность использованного признака не была доказана и требовала дополнительного изучения.

Некоторые признаки в результате синонимизации родов приобрели различные и иногда даже противоречащие друг другу интерпретации (рис. 2). Например, виды *Notocupes* отличаются по жилкованию надкрылий. На надкрылье исследованных жуков просматриваются четыре основные жилки. В диагнозе рода согласно Пономаренко (2006) перед впадением в вершину надкрылья сначала сливаются две центральные жилки, которые затем объединяются с внутренней, тогда как в описании жилкования по Яжембовскому (Jarzembowski et al., 2015) сливаются только две внутренние жилки, а внешние остаются свободными. У части видов (например, *N. brachycephalus* (Пономаренко, 1994)) кроме двух внутренних жилок перед впадением в вершину надкрылья сливаются еще и две внешние (хотя в диагнозе рода это не отражено). То есть на момент начала работы с группой для нее не было четко сформулированной схемы надкрылья, на которую можно было бы ориентироваться при описании новых экземпляров, поэтому этот род требовал полноценной ревизии.

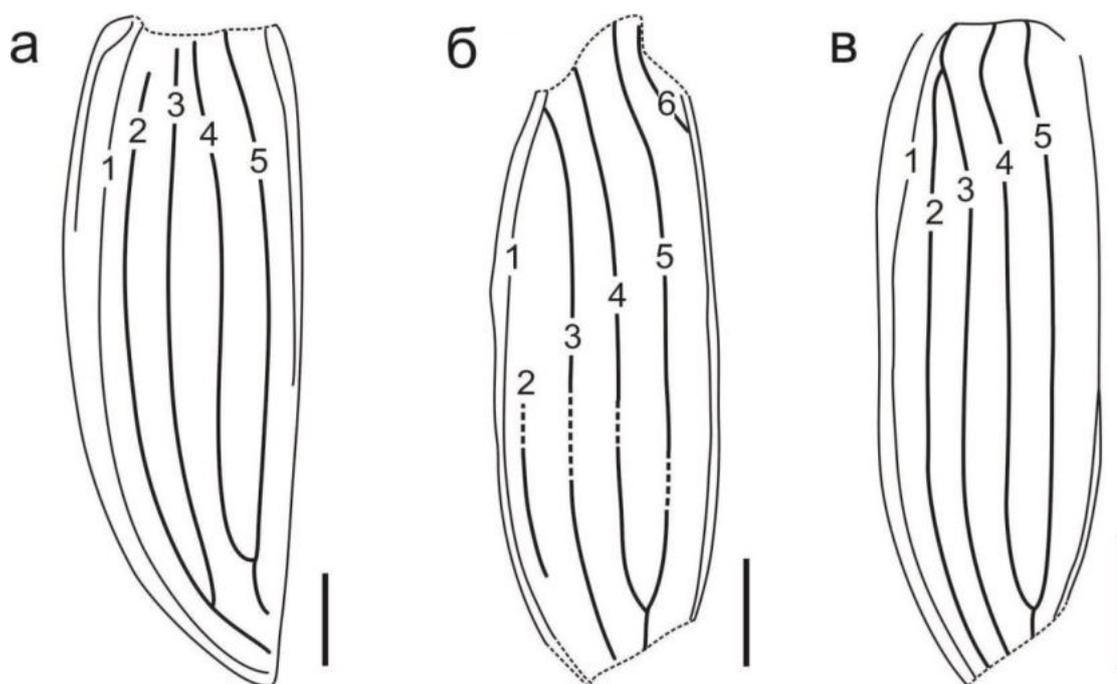


Рис. 2. Варианты схем надкрылий, описанных для *Notocupes* (перерисованные с изменениями): а – *N. brachycephalus* Ponomarenko, 1994; б – *Z. liui* Jarzembowski et al., 2015; в – *Z. westraliensis* (Riek, 1968), по описанию Мартина (Martin, 2010).

Было необходимо рассмотреть признаки, использованные в описаниях каждого из видов, на всем доступном материале и сформулировать их характеристику. При этом признаки, которые были использованы в первоначальных описаниях как диагностические, подвергались проверке на применимость для образовавшейся в результате синонимизации группы.

Долгое время не было единого мнения о родовом названии группы: оставалось неясным, следует ли выделить надродовой таксон для видов *Notocupes*, разделить ли этот род на несколько или оставить его в текущем объеме. Жуки с полными телами были впервые описаны в составе рода *Notocupes* (Пономаренко, 1964), однако изолированные надкрылья рода *Zygodenia* Handlirsch, 1906, который впоследствии стал синонимом *Notocupes*, были описаны раньше (Handlirsch, 1906) и по правилу приоритета группа должна иметь это родовое название (Ponomarenko, 2000; Kirejtshuk, 2020). Тем не менее, ряд авторов не согласны с этим заявлением, ведь изолированные надкрылья нельзя с точностью отнести к исследованной группе (Ponomarenko, 2006; Strelnikova, Yan, 2021, 2023a). Для разрешения противоречия было необходимо найти дополнительные аргументы в пользу одной из точек зрения.

Кроме того, авторы не могут прийти к общему мнению о семейственной принадлежности *Notocupes*: относить его к Ommatidae, принимая деление Cupedidae на два семейства, к подсемейству Ommatinae в составе Cupedidae *sensu lato* без деления на два семейства или

выделять его в свое собственное семейство Notocupedidae. В настоящей работе *Notocupes* принимается в составе Cupedidae *sensu lato* с нижеследующим обоснованием (см. главу 4.4. Семейственная принадлежность).

Вышеперечисленное указывает, что для дальнейшей работы с группой необходимо провести ревизию описанного материала с переоценкой диагностических признаков родов и видов, что и было проделано в настоящей работе на материале из коллекций ПИН РАН с учетом опубликованных данных по другим коллекциям (Riek, 1968; Lin, 1976; Wang, Liu, 1996; Wegierek, Zherikhin, 1997; Krzeminski, Lombardo, 2001; Tan, Ren, Liu, 2005; Soriano, Martinez-Delclòs, 2006; Tan, Ren, 2006; Tan et al., 2006; Bashkuev et al., 2012; Kin, 2013; Petrulėvicius et al., 2014; Jarzembowski et al., 2015; Lee et al., 2022, 2023; Li et al., 2023b).

Цель и задачи работы. Целью работы было создать новую систему рода *Notocupes* и близких родов с диагнозами и ключами на основе переизучения мезозойских жуков-архостемат из коллекций ПИН РАН и анализа литературы.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Проанализировать морфологические признаки современных Archostemata, изучив доступный материал и литературные источники, проверить применимость признаков на ископаемом материале. Оценить достоверность диагностических признаков *Notocupes*.
2. Составить список признаков с вариантами их состояний, рекомендуемый для описаний текущих и будущих находок и переизучения описанных ранее типовых *Notocupes*. Определить среди выбранных признаков те, которые имеют значение на родовом уровне.
3. Переописать весь материал, определенный как *Notocupes* и *Zygadenia*, из коллекций ПИН РАН, а также описать новые находки, относящиеся к этой группе.
4. Разработать и составить схемы строения надкрылий для сравнения отпечатков полных жуков и изолированных надкрылий для всех исследованных видов.
5. Решить вопрос об обоснованности разделения рода *Notocupes* на несколько родов и синонимии родов *Notocupes* и *Zygadenia*.

Работа выполнена в Лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН в 2019-2024 гг.

Научная новизна и личный вклад автора. В настоящей работе пересматривается систематическое положение всех 80 видов, входящих в состав рода *Notocupes* до его ревизии, 46 из них были изучены и проанализированы по опубликованным данным. В результате предлагается перераспределение на 4 рода – *Notocupes* Ponomarenko, 1964, *Rhabdocupes* Ponomarenko, 1966, *Conexicoxa* Lin, 1986 и *Brachilatus* Strelnikova et Yan, 2023, для которых

сформулированы диагнозы, отличающие их от остальных Cupedidae, и составлены ключи. Приведено обоснование необходимости использовать формальный таксон *Zygadenia*, куда относится часть описанных по изолированным надкрыльям видов и новые неописанные ранее находки. Автором работы проведено переизучение типовых серий рода из коллекций ПИН РАН (32 вида), включающее детальные прорисовки (в опубликованных работах зачастую изображались лишь «диагностически значимые» признаки), схемы надкрылий и фотографии высокого качества; отобраны и приведены в виде единого списка с вариантами их состояний внутри группы признаки, которые рекомендуется использовать для сравнения видов и родов, что позволило работать с видами, изначально описанными по разному набору признаков. В перечень включены также новые признаки, ранее не использовавшиеся на ископаемом материале и признанные перспективными для дальнейшего изучения на других группах ископаемых Archostemata, такие как плотность и характер распределения кутикулярных бугорков и характеристика бугров на голове. Новые подходы были использованы для описания 2 новых видов из 2 местонахождений (см. главу 5. Систематическая часть).

Теоретическая и практическая значимость работы. Разделение *Notocupes* на четыре отдельных рода решает проблему с неоднородностью группы, когда виды с принципиально разными признаками (формой пронотума, эпиплеврального края и плеча, жилкованием и покровами тела) оказываются в одном роде. Составление ключей ко всем этим родам (*Rhabdocupes*, *Conexicoxa*, *Notocupes* и *Brachilatus*) упрощает определение новых находок и сравнение видов. Также упрощается сравнение видов и созданием единообразных описаний к ним, которые базируются на четко сформулированном списке признаков, приведенном в работе (см. главу 4.2. Список признаков *Notocupes*). Приведенные доказательства необходимости обособления формального таксона *Zygadenia* вносит ясность в систематическое положение ряда видов. Создание схем надкрылий позволяет сравнивать отпечатки полных жуков и изолированных надкрылий.

Защищаемые положения:

1. Жуки, относимые ранее к роду *Notocupes*, в действительности, принадлежат четырем родам (*Rhabdocupes*, *Conexicoxa*, *Notocupes* и *Brachilatus*), отличающимся по форме пронотума и надкрылий, скульптуре кутикулярного покрова и жилкованию. Изолированные надкрылья, описанные вне серии с полными телами, можно включать только в формальный таксон *Zygadenia*.
2. У более древних, триасовых и части юрских, видов исследованной группы родов тело покрыто мелкими или средними бугорками одного типа, тогда как у более молодых, меловых и части юрских, представителей выявлена дифференциация бугорков на два или реже три типа, среди

которых один тип чаще всего представлен крупными бугорками. Характеристика бугорков, покрывающих тело, является родовым признаком.

3. Виды жуков, относимых к *Notocupes*, демонстрируют два типа жилкования надкрылий: первый, где перед впадением в вершину сливаются только две внутренние основные жилки и второй, где кроме двух внутренних жилок перед впадением в вершину сливаются и две внешние. Жилкование надкрылий является родовым признаком.

4. Количество бугорков (макул) вокруг ячей на надкрылье не может быть использовано как диагностический признак вида. Количество ячей в ряду на надкрылье не строго видоспецифично и коррелирует с длиной надкрылья.

Публикации и апробация работы. По теме диссертации опубликовано 9 статей (Стрельникова, 2019; Ponomarenko et al., 2020; Стрельникова и др., 2020; Prokin, Strelnikova, 2021; Yan et al., 2021; Ян, Стрельникова, 2022; Strelnikova, Yan, 2021, 2023а, б), из них 6 - в изданиях, рекомендованных ВАК, и 5 тезисов докладов (Ян, Стрельникова, 2019; Стрельникова, Ян, 2019; Strelnikova, 2020; Стрельникова, 2022; Yan et al., 2024). Результаты исследований послужили материалом для написания главы монографии, опубликованной в журнале из списка, рекомендованного ВАК (Yan et al., 2020).

Материалы диссертации были представлены в виде пяти устных докладов на конференциях «Современная палеонтология: классические и новейшие методы. XVI Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов» (2 доклада: Москва, 2019), Kazan Golovkinsky Young Scientists' Stratigraphic Meeting 2020 (Казань, 2020), на XVI съезде Русского энтомологического общества (Москва, 2022), The 9th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber (Сиань, 2024) и в виде письменной работы на VI Всероссийском конкурсе научно-исследовательских работ студентов и аспирантов (Форум «Наука будущего – наука молодых» / Forum “Science of the future – science of the youth”) (Москва, Калининград, 2021).

Объем и структура работы. Диссертационная работа состоит из введения, 5 глав, основных результатов и списка цитируемой литературы, включающего 150 источников, среди которых 114 на иностранных языках. Работа содержит 104 рисунка и 7 таблиц. Общий объем работы составляет 252 страницы, включая список литературы.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю Е.В. Яну (ПИН РАН) за бесконечную помощь в работе с литературой, материалом и текстом работы; А.П. Расницыну (ПИН РАН) и А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) за ценные советы в вопросах зоологической номенклатуры, морфологии и проблематики исследованной группы; Е.Д. Лукашевич, Д.Е. Щербакову, А.В. Храмову, Н.Д. Синиченковой, А.С. Фелькер, Д.Д. Воронцову, А.С. Башкуеву, Д.В. Василенко, И.Д. Сукачевой и Д.С. Аристову (ПИН РАН), а

также А.А. Прокину (ФГБУН ИБВВ РАН им. И. Д. Папанина) за продуктивные дискуссии и ценные замечания на всех этапах работы, Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь при проведении томографии и сканирования на электронном микроскопе современных Archostemata. За ценные советы и критику при написании работы автор выражает благодарность А.Г. Кирейчуку (ЗИН РАН). Автор благодарит своего супруга А.С. Бакаева (ПИН РАН) и всех родных, которые на протяжении всех пяти лет написания работы были готовы в любую минуту прийти на помощь.

1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1. История изучения *Notocupes*

Notocupes – это группа жуков различного размера от 2.9 мм (*N. lini* Ponomarenko, Yan, Wang et Zhang, 2012) до почти 24 мм (*N. stabilis* (Tan, Ren et Liu 2005)) длиной. Данный род был описан в подсемействе Ommatinae семейства Cupedidae из средне-верхнеюрских отложений Казахстана (Каратау, урочище Аулие у д. Михайловка) по трем отпечаткам одного вида *Notocupes picturatus* Ponomarenko, 1964 из коллекции Палеонтологического института РАН (рис. 3). Позже этим же автором из этого местонахождения было описано еще четыре вида, отнесенных к *Notocupes* (Ponomarenko, 1968).

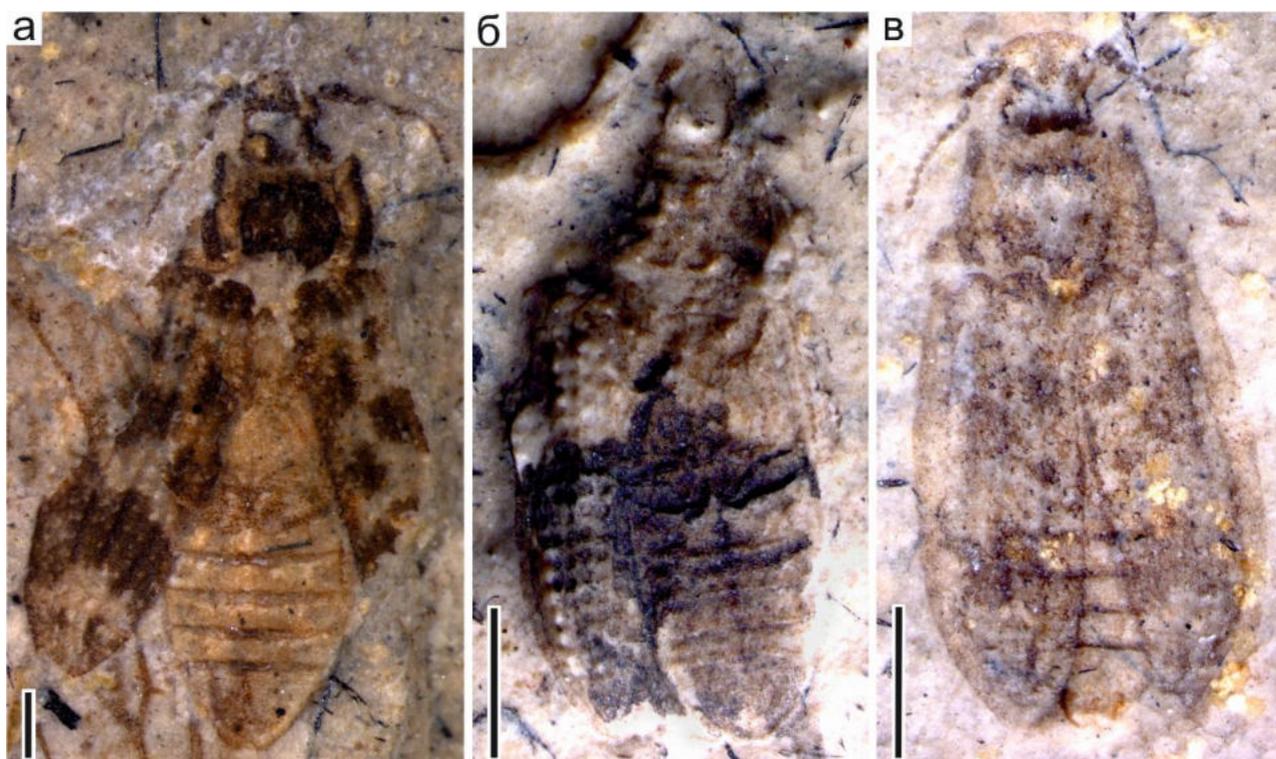


Рис. 3. Фото *Notocupes picturatus*: а – голотип экз. ПИН, № 2066/2292; б – паратип экз. № 191/167; в – экз. ПИН, № 2384/468.

Всего как *Notocupes* было описано 35 видов и еще семь не определены до вида (подробнее см. главу 4.6. Геологическое и географическое распространение). Помимо того, пять видов были перенесены в *Notocupes* из других родов: *N. reticulatus* (Oppenheim, 1888) [=Procarabus], *N. tripartitus* (Oppenheim, 1888) [=Procarabus], *N. laetus* (Lin, 1976) [=Tetraphalerus], *N. lini* Ponomarenko et al., 2012 [=Notocupoides fasciatus Ponomarenko, 1966] и *N. lentus* Ren, 1995 [=Tetraphalerus] (Пономаренко, 1971; Tan et al., 2007; Ponomarenko et al., 2012). Позже для образовавшейся группы было выявлено, что два вида *Notocupes* из аптских отложений провинции Чжэцзян в Китае (*N. multituberatus* Lin 1980 и *N. undatabdomenus* Lin 1980) не обладают

признаками, позволяющими отнести их к Archostemata, и после повторного изучения они были перемещены в семейства Lasiosynidae и Armatopodidae соответственно (Li et al., 2021).

Три вида *N. neli* Tihelka et al., 2019 (рис. 4, д), *N. ohmkuhnlei* Jarzembowski et al., 2019 (рис. 4, г) и *N. denticollis* Jiang et al., 2020 (рис. 4, в) были описаны из бирманского янтаря. Это единственные инклюзы, известные для рода. Позже из-за особенностей рельефа пронотума и надкрылья и строения эдеагуса эти виды было предложено выделить в отдельный род *Echinocups* Kirejtshuk et Jarzembowski, 2020 (Kirejtshuk, 2020). Однако, повторное исследование трех ранее описанных и одного нового определенного до родового уровня инклюзов (рис. 4, а, б) показало недостаточную специфичность для их выделения в отдельный род, поэтому виды были восстановлены в составе *Notocupes* (Li et al., 2023б).

Основываясь на более ранних работах (Пономаренко, 1964, 1969, 1990; Jarzembowski et al., 2019; Kirejtshuk, 2020; Li et al., 2023а; рис. 16) можно выделить следующие возможные диагностические признаки *Notocupes*:

- умеренно удлиненная голова;
- продольные кили за глазами на темени (хотя у *N. lapidarius*, *N. nigrimonticola*, *N. pulcher* и *N. reticulatus* (рис. 67) они невысокие);
- латеральное расположение основания антенн, которое не видно с дорсальной стороны;
- короткая длина антенн, которые лишь достигают основания пронотума или лишь немного заходят за него;
- простернум с бороздами для вкладывания лапок (рис. 16, д);
- последний брюшной стернит, значительно превышающий в длину любой из предыдущих;
- наличие борозды для вкладывания средних голени и лапки в основании эпиплевры (рис. 16, е);
- тарзомеры цилиндрической формы (хотя у *N. excellens* тарзомеры на конце раздвоены (рис. 31, а));
- надкрылье с десятью рядами ячеек на диске и одним возможным полным или укороченным рядом ячеек на эпиплевре;
- жилки 4 и 5, сливающиеся перед впадением в вершину надкрылья.



Рис. 4. Фото *Notocupes* из бирманского янтаря: а-б – *Notocupes* sp., BA202101: а – с дорсальной стороны, б – с вентральной стороны; в – *Notocupes denticollis*, голотип STJ311, фото с вентральной стороны; г – *Notocupes ohmkuhnlei*, голотип NIGP 171103; д – *Notocupes neli*, голотип NIGP171163; е – *Notocupes denticollis*, голотип STJ311, с дорсальной стороны. Длина масштабной линейки 2 мм. а-в из Li et al., 2023б, г-е – из оригинальных описаний.

Также в качестве диагностических также предлагали такие признаки, как длинный второй антенномер (педицеллум), и примерно равные второй и третий антенномеры (Tan, Ren, 2009;

Ponomarenko, Ren, 2010; Jarzembowski et al., 2019), но они считаются ненадежными (Kirejtshuk et al., 2010). Еще один рассматриваемый диагностический признак – длина среднего бедра, которое предполагалось длинным для *Notocupes* (Jarzembowski et al., 2015), но описанный *N. viridis* Soriano et Martinez-Delclòs, 2006 (рис. 31, ж) имеет, наоборот, короткие ноги, поэтому этот признак не может учитываться при сравнении видов (Jarzembowski et al., 2019).

До начала исследований, представленных в этой рукописи, оставались неясными признаки, по которым возможно отличить *Notocupes* и близкий к нему род *Rhabdocupes*. От представителей *Rhabdocupes* изученный нами род отличается вытянутыми вперед передними углами пронотума, размером пронотума, структурами на нижней стороне головы и пропорциями проксимальных антенномеров. Однако все эти признаки варьируют от вида к виду и поэтому не могут быть определяющими для рода (Пономаренко, 1966а, б; Tan, Ren, Liu, 2005; Kirejtshuk et al., 2010). Среди *Notocupes* описаны виды со сходным с *Rhabdocupes* строением, что порой затрудняет определение новых находок до рода.

Представители *Notocupes* отличаются от *Notocupoides* Ponomarenko, 1966 сливающимися перед впадением в вершину надкрылья двумя внутренними жилками (Пономаренко, 1966б), от *Eurydictyon* Ponomarenko, 1969 двумя рядами ячеек между всеми жилками, не увеличенными ячейками у внутреннего края надкрылья и наличием радиального поля (Пономаренко, 1969). *Notocupes*, *Rhabdocupes*, *Notocupoides* и *Eurydictyon* – это близкие группы жуков, которые входили в состав трибы Notocupedini Ponomarenko, 1966 до ее упразднения (Kirejtshuk, 2020), поэтому в первую очередь приведено сравнение среди этих таксонов.

Род *Zygadenia* (рис. 5) был выделен для изолированных надкрылий, чье строение схоже с надкрыльями *Notocupes*. Позднее эти роды были синонимизированы, причем *Notocupes* стал младшим таксоном по отношению к *Zygadenia* (Ponomarenko, 2000). С родовым именем *Zygadenia* также были описаны отпечатки полных тел (Soriano, Martinez-Delclòs, 2006). Тем не менее, синонимия *Notocupes* и *Zygadenia* спорна. Последний представлен изолированными надкрыльями, чье строение нельзя сравнивать с представителями родов, описанных по другим частям тела, например, телам (Kirejtshuk et al., 2010; Jarzembowski et al., 2015). В более поздних работах было предложено считать *Zygadenia* формальным таксоном, а *Notocupes* восстановить в качестве самостоятельного рода (Ponomarenko, 2006; Ponomarenko et Ren, 2010; Tan et al., 2012). Однако, некоторые авторы продолжают использовать как родовое название *Zygadenia* (Kirejtshuk, 2020). В настоящей работе *Zygadenia* рассматривается в качестве морфотаксона (см. ниже).

На данный момент как *Zygadenia* описано 20 видов жуков, включая семь, представленных полными телами, и еще четыре экземпляра не определимы до вида (табл. 1; также см. главу 4.6.

Геологическое и географическое распространение). Два вида из перечисленных, *Z. angliae* (Giebel, 1856) [= *Camptodonthus*, *Kakoselia*] и *Z. westraliensis* (Riek, 1968) [= *Mesothoris*], были перенесены в *Zygadenia* из других родов (Ponomarenko, 2006; Martin, 2010).

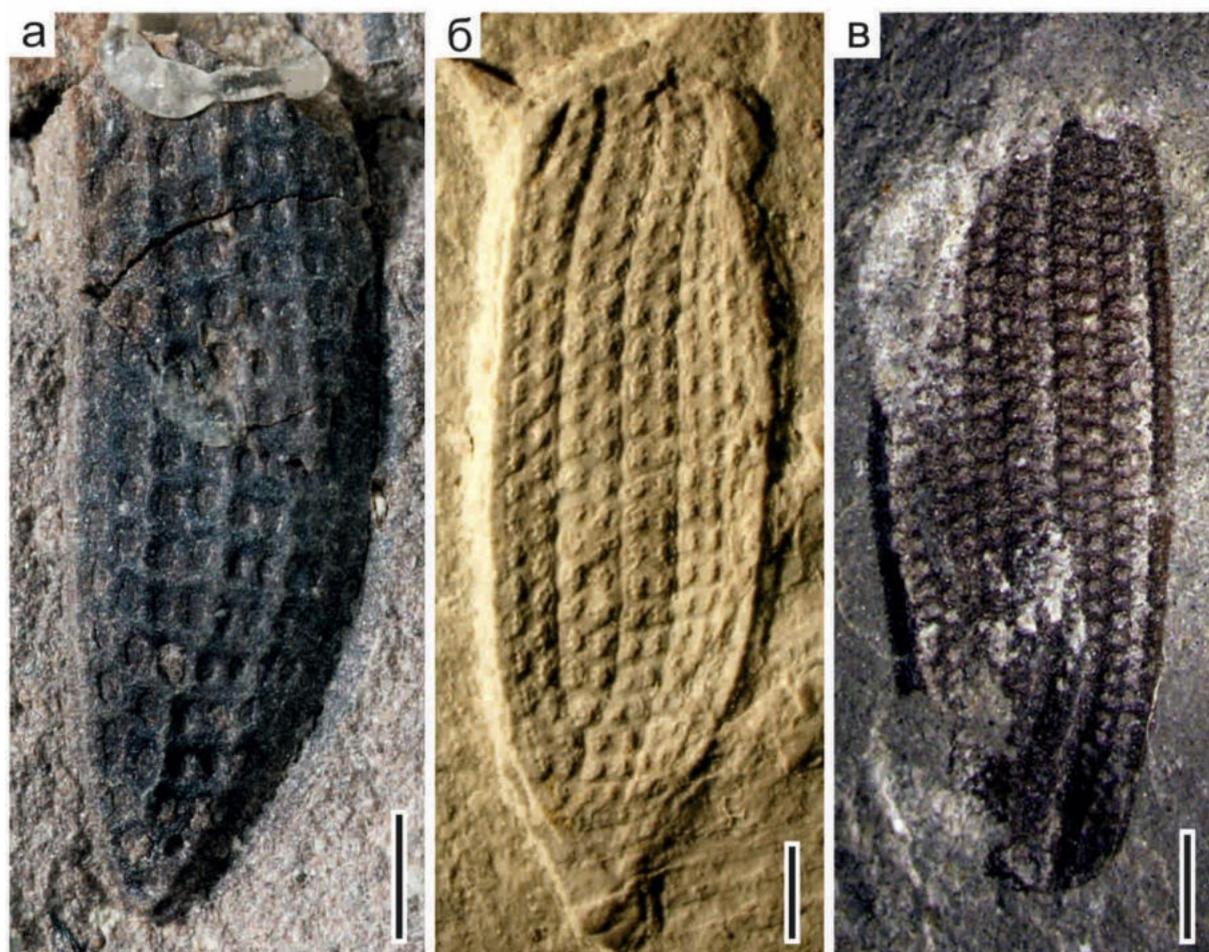


Рис. 5. Виды, описанные как *Zygadenia*: а – типовой вид *Zygadenia tuberculata*, П 3063а (из Jarzembowski et al., 2015); б – *Zygadenia liui*, NIGP 154979 [LBSH05261] (из Jarzembowski et al., 2015); в – *Zygadenia* sp. 1, MPM-PI-14716 (из Petrulevičius et al., 2014). Все фото даны с изменениями.

Изолированные надкрылья *Zygadenia* предоставляют немного информации для систематики вымерших Омматинае, но имеют большое значение для стратиграфии и палеогеографии (Jarzembowski et al., 2015). Отмечено, что у австралийских видов *Z. martinae* и *Z. westraliensis* своеобразное строение ячеек, отличающееся от европейских видов, что может стать причиной их выделения в отдельный род (Kirejtshuk, 2020). Виды ?*Z. semen* Ponomarenko, 2000, ?*Z. sibirica* Ponomarenko, 2000 и ?*Z. sinitzae* указаны как помещенные в этот род под вопросом, так как их описание не имеет достаточно диагностических признаков и прорисовок ок надкрылий (Kirejtshuk, 2020).

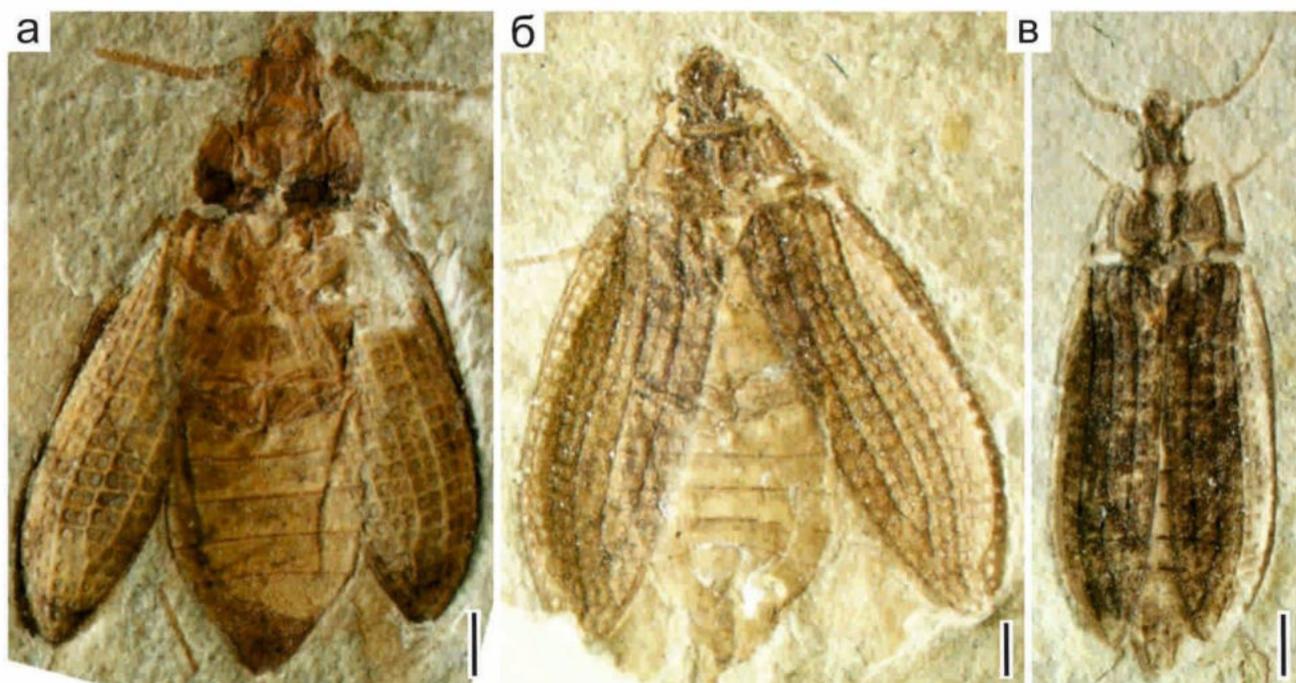


Рис. 6. Виды, описанные в род *Amblomma*: а – *Notocupes minisculus*; б – *Notocupes porrecta*; в – *Notocupes protensus* (из Kirejtshuk, 2020, с изменениями).

Род *Amblomma*, близкий к *Notocupes*, был описан из свиты Исянь (аптский ярус) в Китае. Для *Amblomma* характерны немного вытянутая в длину голова; выдающиеся, изогнутые, трехзубчатые мандибулы, нитевидные одиннадцатисегментные антенны, почти доходящие до основания пронотума; поперечный проторакс, с пильчатым краем и большим вдавлением по центру; проплекры, которые почти достигают переднего края проторакса, разделенные передние тазики, надкрылье с 10 рядами ячеек и хотя бы одним рядом ячеек на эпиплевре, плоские вентриты, не налегающие друг на друга. В состав рода включали девять видов (Tan, Ren et Liu, 2005; Tan et al., 2006; рис. 6; табл. 1).

По первоначальным описаниям считалось, что в отличие от *Notocupes* у *Amblomma* второй антенномер короче третьего (Tan et al., 2005). Однако, отношение антенномеров - вариабельный признак среди видов исследованной группы и поэтому не может быть определяющим для рода. На некоторых экземплярах *Amblomma* просматривается интеркоксальный отросток простернума, разделяющий передние тазики, тогда как у *Notocupes* описаны смежные тазики. Однако, для Cupedidae отмечено, что эта структура могла возникать независимо несколько раз (см. главу 4.4. Семейственная принадлежность) и не может быть определяющей. Следовательно, перечисленные выше диагностические признаки *Amblomma* не применимы для его разделения с *Notocupes*. Эти соображения послужили поводом для синонимизации родов *Amblomma* и *Notocupes* (Kirejtshuk et al., 2010). Позднее *Amblomma* была признана подродом *Notocupes* (Jarzembowski et al., 2015). Единственный признак, отличающий *Amblomma* от *Notocupes* – это

форма и размер средних конечностей (Kirejtshuk et al., 2010; Tan et al., 2012; Jarzembowski et al., 2015). Однако, у многих экземпляров конечности не сохраняются, а значит строить синонимию только на признаке длины средних ног не представляется возможным.

На исследованных родах был проведен филогенетический анализ (Tan et al., 2012). Сравнение ископаемых и современных представителей омматин проводилось по следующим признакам: наличие и характер бугров и килей на дорсальной поверхности головы, наличие эпикраниального, гулярного и фронтотемпального швов, вентролатеральных антеннальных ямок, формы гулы и верхней губы, длина антенн, характеристика антенномеров и мандибул, форма и особенности скульптуры пронотума, расположение передних тазиков, соотношение длин стернитов брюшка и их взаимное расположение (перекрывают друг друга черепицеобразно или нет), длина средних голеней, основные жилки впадают в задний край надкрылья или обрываются раньше, наличие ячей в эпиплевре и на надкрыльях, форма ячей на надкрыльях и их характер расположения на надкрыльях. Всего в анализе было использовано 28 признаков. Филогенетический анализ продемонстрировал монофилию родов *Rhabdocupes*, *Notocupes*, *Zygadenia* и *Amblomma*. Отмечено, что кроме отличий в пропорциях педицеллюма и третьего антенномера, *Rhabdocupes* и *Amblomma* сходны с *Notocupes* и могут быть подродами, что побуждает к переизучению этих групп (Tan et al., 2012). Однако, часть признаков, как, например, наличие эпикраниального, гулярного и фронтотемпального швов или форма гулы не сохраняется на большинстве видов исследованной группы жуков. Кроме того, авторами в анализе не учтено разнообразие по приведенным признакам внутри рода. Например, для *Notocupes* отмечены мандибулы с вертикальной ориентацией зубцов, хотя на некоторых видах просматриваются сильно выступающие вперед мандибулы с горизонтальной ориентацией зубцов; для *Notocupes* отмечены черепицеобразно налегающие стерниты брюшка, хотя у некоторых видов они плоско примыкают друг к другу. Из этого следует, что полученные результаты не вполне достоверны и полное разделение обсуждаемых родов с купединами не вполне верно.

В статье с обсуждением проблемы родового названия группы и вопроса синонимии *Notocupes* и *Zygadenia* (Ponomarenko, 2006) в списке родов-синонимов также указаны монотипные роды *Picticupes* Hong et Wang, 1990 (*N. tuanwangensis* (Hong et Wang, 1990)), *Forticupes* Hong et Wang, 1990 (*N. laiyangensis* (Hong et Wang, 1990)) и *Lupicupes* Ren, 1995 (*N. trachylenus* (Ren, 1995)). Последний из этих трех видов позже был восстановлен в составе рода *Lupicupes* по причине отсутствия характерных признаков *Notocupes* (Kirejtshuk et al., 2016).

Роды *Euryomma* Tan, Ren, Shih et Ge 2006 (*Pareuryomma* Tan, Ren, Shih et Ge, 2012), *Sinocupes* Lin, 1976, и *Ovatocupes* Tan et Ren, 2006 (рис. 7; табл. 1) были синонимизированны с

Notocupes, *Zygadenia* и *Amblomma* в работе Кирейчука (Kirejtshuk et al., 2010). Все эти роды имеют своеобразное жилкование надкрылий с двойными рядами ячеек между бороздами и только двумя основными жилками, впадающими в задний край крыла. Позже оказалось, что *Euryomma* – это омоним ранее описанного двукрылого семейства Fanniidae (*Euryomma* Stein, 1899 (типовой вид: *Anthomyia peregrine* Meigen, 1826 (= *Euryomma hispaniense* Stein, 1899)). Роду было присвоено новое название *Pareuryomma* Tan et al., 2012 (Tan et al., 2012).

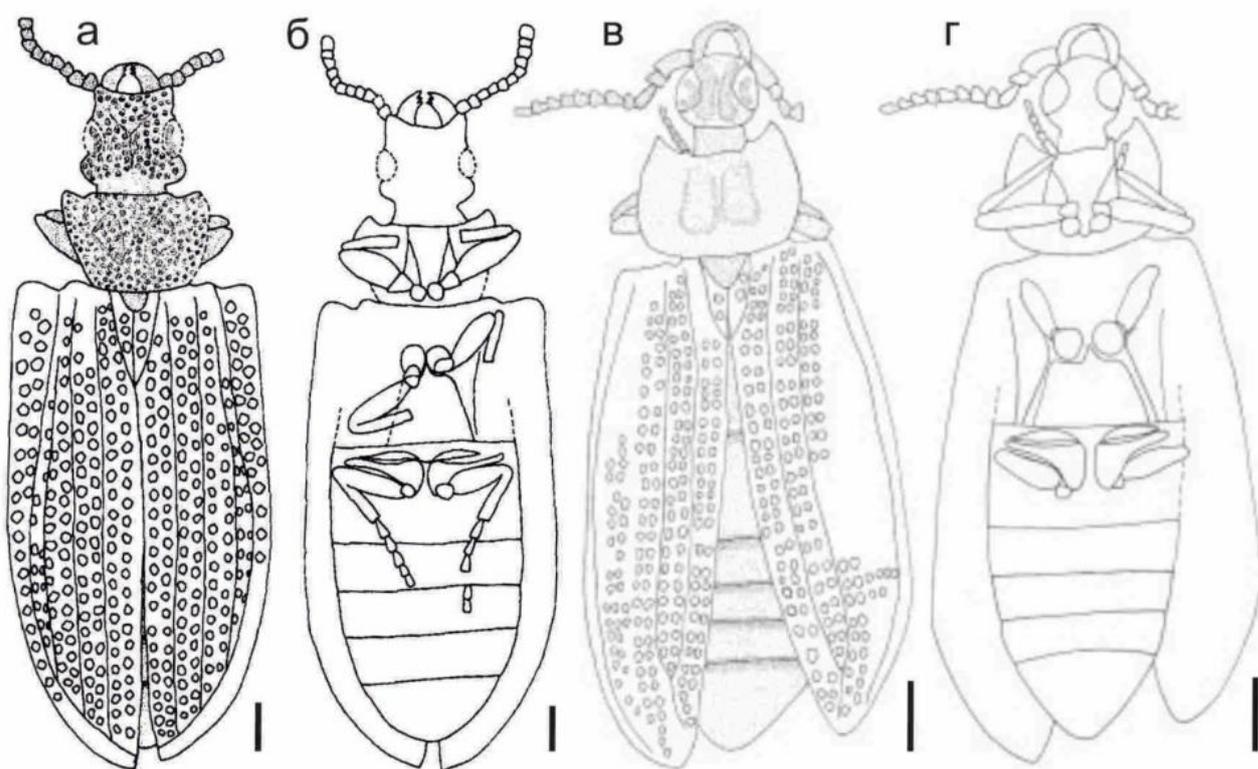


Рис. 7. Представители родов *Pareuryomma* и *Ovatocupes*: а-б – типовой вид *Pareuryomma tyloides* (Tan et al., 2006), голотип, No. CNU-C-LB2005003: а – рисунок с дорсальной стороны, б – рисунок с вентральной стороны (из Tan et al., 2006, с изменениями); в-г – *Ovatocupes alienus* Tan et Ren, 2006, голотип No. CNU-C-BC2005001: в – рисунок с дорсальной стороны, г – рисунок с вентральной стороны (из Tan, Ren, 2006, с изменениями).

Новые находки с территории Китая опровергли синонимию *Pareuryomma* и *Notocupes*, так как на образцах четко просматриваются следующие признаки: отсутствие продольных килей или бугров на дорсальной стороне головы, отсутствие дорсального бугра на голове, обрубленная на переднем крае верхняя губа, не явственно укороченный педицеллюм, примерно равный третьему антенномеру, четковидные антенны с расширенными дистально 7-11 антенномерами, квадратный педицеллюм и широкая эпиплевра с одним полным и одним неполным рядом ячеек. У представителей этого рода, как и у видов бывшего рода *Amblomma*, средние бедра не заходят

за боковой край тела, в отличие от представителей *Notocupes*. Филогенетический анализ (Tan et al., 2012) подтвердил монофилию *Pareuryomma* и *Notocupes*. Отсутствие дорсального бугра на голове и больше одного ряда ячеек в эпиплевре отмечено также у родов *Brochocoleus* Hong, 1982 и *Odontomma* Ren et al., 2006, что сближает *Pareuryomma* с этими двумя родами (Kirejtshuk et al., 2010; Tan et al., 2012). Вид *P. ancistrodonta* перемещен в род *Omma* (Kirejtshuk, 2020). Отмечено, что широкая эпиплевра – базальный признак, что делает род менее продвинутым, чем *Notocupes* и *Amblomma* (Tan et al., 2006).

Для единственного вида рода *Conexicoxa* Lin, 1986 (*C. homora* Lin, 1986) указана плохая сохранность, затрудняющая достоверное определение образца даже до семейства. Однако, по признакам черепицеобразного налегания стернитов брюшка и характерной бугристости род был включен в список синонимов *Notocupes* (Ponomarenko et al., 2012).

Род *Chengdecupes* Hong 1983 из Китая был описан в семействе Cupedidae и включает следующие виды: *C. jurassicus* Hong, 1983 (средняя-поздняя юра, свита Цзюлуншань), *C. shiluoense* Hong, 1984 (средний триас, свита Тунчуань) и *C. kezuoense* Hong, 1987 (нижний мел, свита Шахай) и *C. baojiatunensis* Hong, 1992 (нижний мел Китая, свита Баоцзятун). Типовой вид представлен полным отпечатком жука 22 мм в длину с треугольными задними тазиками и 9–10 рядами ячеек. Род был описан в подсемействе Ommatinae по следующим признакам: короткий метавентрит, смежные передние тазики, сильно скошенные надкрылья, слабо приподнятые основные жилки, слившиеся перед вершиной A2 и CuA (4 и 5 в настоящей работе). У *C. kezuoense* надкрылья с крупными ячейками и хорошо выраженными основными жилками, что наиболее характерно для рода *Notocupes* из всех купедидных родов. Анализ морфологии видов позволил синонимизировать *Chengdecupes* с *Notocupes* (Kirejtshuk et al., 2016), однако, отмечено, что каждый из четырех описанных видов, может относиться к другим родовым группам (Kirejtshuk, 2020).

В результате синонимизации всех рассмотренных выше родов, образовалась группа, насчитывающая, включая *Zygadenia*, 80 видов жуков (табл. 1).

Далее в настоящей работе названия видов даны с учетом ревизии *Notocupes*, т.е. в актуальных на момент написания работы комбинациях.

Таблица 1. Список видов исследованной группы жуков с указанием родов-синонимов (Часть 1).

Название рода-синонима	Название вида в составе <i>Notocupes</i>	Автор и год синонимии	Название вида после ревизии
Notocupes Ponomarenko, 1964	<i>N. brachycephalus</i> Ponomarenko, 1994		<i>C. brachycephala</i>
	<i>N. caducus</i> Ponomarenko, 1969		<i>B. caducus</i>
	<i>N. caudatus</i> Ponomarenko, 1966		<i>N. caudatus</i>
	<i>N. cellulosus</i> Ponomarenko, 1969		<i>Rh. cellulosus</i>
	<i>N. crassus</i> Ponomarenko, 1969		<i>C. crassa</i>
	<i>N. daohugouensis</i> Li et Cai, 2023		<i>N. daohugouensis</i>
	<i>N. dischides</i> Zhang, 1986		<i>Rh. dischides</i>
	<i>N. dundulaensis</i> Ponomarenko, 1994		<i>B. dundulaensis</i>
	<i>N. elegans</i> Ponomarenko, 1994		<i>N. elegans</i>
	<i>N. excellens</i> Ponomarenko, 1966		<i>N. excellens</i>
	<i>N. exiguus</i> Ponomarenko, 1994		<i>C. exigua</i>
	<i>N. issykkulensis</i> Ponomarenko, 1969		<i>Rh. issykkulensis</i>
	<i>N. khasurtyiensis</i> Strelnikova, 2019		<i>N. khasurtyiensis</i>
	<i>N. khetanensis</i> Ponomarenko, 1993		<i>C. khetanensis</i>
	<i>N. kirghizicus</i> Ponomarenko, 1969		<i>C. kirghizica</i>
	<i>N. laetus</i> (Lin, 1976) [=Tetraphalerus]	Tan et al., 2007	<i>N. laetus</i>
	<i>N. lapidarius</i> Ponomarenko, 1968		<i>N. lapidarius</i>
	<i>N. laticella</i> Ponomarenko, 1969		<i>Rh. laticella</i>
	<i>N. latus</i> Ponomarenko, 1969		<i>C. lata</i>
	<i>N. lentus</i> (Ren, 1995) [=Tetraphalerus]	Tan et al., 2007	<i>Rh. lentus</i>
	<i>N. lini</i> Ponomarenko et al., 2012 [= <i>Notocupoides fasciatus</i> Lin, 1986]	Ponomarenko et al., 2012	<i>N. lini</i>
	<i>N. longicollis</i> Ponomarenko, 1994		<i>C. longicollis</i>
	<i>N. ludongensis</i> Wang and Liu, 1996		<i>N. ludongensis</i>
	<i>N. mongolicus</i> Ponomarenko, 1994		<i>N. mongolicus</i>
	<i>N. nigrimonticola</i> Ponomarenko, 1968		<i>B. nigrimonticola</i>
	<i>N. oxypygus</i> Ponomarenko, 1969		<i>Rh. oxypygus</i>
	<i>N. patulus</i> Ponomarenko, 1985		<i>O. patula</i>
	<i>N. picturatus</i> Ponomarenko, 1964		<i>N. picturatus</i>
	<i>N. pingi</i> Ponomarenko, Ren, 2010		<i>N. pingi</i>
	<i>N. premeris</i> Lee et al., 2022		<i>B. premeris</i>
	<i>N. pulcher</i> Ponomarenko, 1968		<i>N. pulcher</i>
	<i>N. reticulatus</i> (Oppenheim, 1888) [= <i>Procarabus</i>]	Ponomarenko, 1971	<i>N. reticulatus</i>
	<i>N. reticulatus</i> Ponomarenko, 1968 [= <i>N. foerstery</i>]		<i>B. reticulatus</i>
<i>N. robustus</i> Li et Cai, 2023		<i>N. robustus</i>	
<i>N. rostratus</i> Ponomarenko, 1969		<i>Rh. rostratus</i>	
<i>N. sogutensis</i> Ponomarenko, 1969		<i>Rh. sogutensis</i>	

Таблица 1. Список видов исследованной группы жуков с указанием родов-синонимов
(Часть 2).

Название рода-синонима	Название вида в составе <i>Notocupes</i>	Автор и год синонимии	Название вида после ревизии
Notocupes Ponomarenko, 1964	<i>N. spinosus</i> Li et Cai, 2023		<i>B. spinosus</i>
	<i>N. tenuis</i> Ponomarenko, 1969		<i>Rh. tenuis</i>
	<i>N. tripartitus</i> (Oppenheim, 1888) [= <i>Procarabus</i>]	Ponomarenko, 1971	<i>C. tripartita</i>
	<i>N. vitimensis</i> Ponomarenko, 1966		<i>Rh. vitimensis</i>
Amblomma Tan, Ren et Liu, 2005	<i>N. cyclodontus</i> (Tan et al., 2006)	Kirejtshuk et al. 2010	<i>N. cyclodontus</i>
	<i>N. epicharis</i> (Tan, Ren et Liu, 2005)		<i>C. epicharis</i>
	<i>N. eumeurum</i> (Tan et al., 2006)		<i>C. eumeura</i>
	<i>N. minisculus</i> (Tan et al., 2006)		<i>Rh. minisculus</i>
	<i>N. porrectum</i> (Tan et al., 2006)		<i>C. porrecta</i>
	<i>N. protensus</i> (Tan et al., 2006)		<i>Rh. protensus</i>
	<i>N. psilatus</i> (Tan, Ren et Liu, 2005)		<i>C. psilata</i>
	<i>N. rudis</i> (Tan, Ren et Liu, 2005)		<i>N. rudis</i>
Chengdecupes Hong 1983	<i>N. baojiatunensis</i> (Hong, 1992)	Kirejtshuk et al. 2016	<i>N. baojiatunensis</i>
	<i>N. jurassicus</i> (Hong, 1983)		<i>C. jurassica</i>
	<i>N. kezuoensis</i> (Hong, 1987)		<i>N. kezuoensis</i>
	<i>N. shiluoensis</i> (Hong, 1984)		<i>N. shiluoensis</i>
Conexicoxa Lin, 1986	<i>N. homorus</i> (Lin, 1986)	Ponomarenko et al., 2012	<i>C. homora</i>
Forticupes Hong et Wang, 1990	<i>N. laiyangensis</i> (Hong et Wang, 1990)	Ponomarenko, 2006	<i>N. laiyangensis</i>
Echinocupes Kirejtshuk et Jarzembowski, 2020	<i>N. denticollis</i> Jiang et al., 2020	Li et al., 2023	<i>C. denticollis</i>
	<i>N. neli</i> Tihelka et al., 2019		<i>N. neli</i>
	<i>N. ohmkuhnlei</i> Jarzembowski et al., 2019		<i>N. ohmkuhnlei</i>
Lupicupes Ren et al., 1995	<i>N. trachylenus</i> (Ren, 1995)	Ponomarenko, 2006	<i>L. trachylenus</i>
Ovatocupes Tan et Ren, 2006	<i>N. alienus</i> (Tan et Ren, 2006)	Kirejtshuk et al. 2010	<i>N. alienus</i>

Таблица 1. Список видов исследованной группы жуков с указанием родов-синонимов (Часть 3).

Название рода-синонима	Название вида в составе <i>Notocupes</i>	Автор и год синонимии	Название вида после ревизии
Pareuryomma Tan, Ren, Shih et Ge, 2006 (=Euryomma Tan, Ren, Shih et Ge., 2006)	<i>N. ancistrodontus</i> (Tan et al., 2012)	Kirejtshuk et al., 2010	<i>O. ancistrodontum</i>
	<i>N. cardiobasis</i> (Tan et al., 2012)		<i>P. cardiobasis</i>
	<i>N. tylodes</i> (Tan, Ren, Shih et Ge, 2006)		<i>P. tylodes</i>
Picticipes Hong et Wang, 1990	<i>N. tuanwangensis</i> (Hong et Wang, 1990)	Ponomarenko, 2006	<i>N. tuanwangensis</i>
Sinocupes Lin, 1976	<i>N. validus</i> (Lin, 1976)	Kirejtshuk et al., 2010	<i>N. validus</i>
Zygadenia Handlirsch, 1906	<i>Z. angliae</i> (Giebel, 1856) [=Camptodonthus, Kakoselia]	Ponomarenko, 2006	<i>Z. angliae</i>
	<i>Z. alexrasnitsini</i> Strelnikova et Yan, 2021		<i>Z. alexrasnitsini</i>
	<i>Z. diazromerali</i> Soriano et Martinez-Delclòs, 2006		<i>N. diazromerali</i>
	<i>Z. floodpagei</i> Jarzembowski, 2015		<i>Z. floodpagei</i>
	<i>Z. giebeli</i> Ponomarenko, 2014		<i>Z. giebeli</i>
	<i>Z. handlirshi</i> Ponomarenko, 2014		<i>Z. handlirshi</i>
	<i>Z. liui</i> Jarzembowski, 2015		<i>Z. liui</i>
	<i>Z. longicoxa</i> Soriano et Martinez-Delclòs, 2006		<i>B. longicoxa</i>
	<i>Z. martinae</i> Jarzembowski, 2015		<i>Z. martinae</i>
	<i>Z. martinclusas</i> Soriano et Martinez-Delclòs, 2006		<i>C. martinclusas</i>
	<i>Z. oculatus</i> Soriano et Martinez-Delclòs, 2006		<i>B. oculatus</i>
	? <i>Z. semen</i> Ponomarenko, 2000		<i>Z. semen</i>
	? <i>Z. sibirica</i> Ponomarenko, 2000		<i>Z. sibirica</i>
	<i>Z. simpsoni</i> Jarzembowski, 2015		<i>Z. simpsoni</i>
	<i>Z. siniestri</i> Soriano et Martinez-Delclòs, 2006		<i>Z. siniestri</i>
	? <i>Z. sinitzae</i> Ponomarenko, 2000		<i>N. sinitzae</i>
	<i>Z. tuberculata</i> (Giebel, 1856) [=Innominatus, Curculionites]	Handlirsch, 1906	<i>Z. tuberculata</i>
<i>Z. viridis</i> Soriano et Martinez-Delclòs, 2006		<i>B. viridis</i>	
<i>Z. westraliensis</i> (Riek, 1968)	Martin, 2010	<i>Z. westraliensis</i>	

1.2. Биология Cupedidae

Поскольку в настоящее время Archostemata – реликтовая группа, об их образе жизни известно немного, в основном, описана биология личинок (Hörschemeyer, 2005). Так как *Notocupes* в настоящей работе принят в составе семейства Cupedidae *sensu lato*, доживающем до настоящего времени, то по принципу актуализма для *Notocupes* предполагается образ жизни сходный с таковыми.

Ommatidae представлены в современной фауне тремя родами из Австралии (*Omma* и *Beutelius*) и Южной Америки (*Tetraphalerus*).

Имаго *Tetraphalerus*, по-видимому, ведут ночной образ жизни и летают в теплую погоду на протяжении декабря и января (Hörschemeyer, 2005). *Tetraphalerus bruchi* Heller, 1913 ведет скрытый образ жизни, их личинки, скорее всего, обитают среди корней и веток кустарников.

Единственный современный австралийский вид *Omma*, *O. stanleyi*, с темной окраской тела известен из прибрежных лесов, встречается под корой эвкалипта и при обнаружении притворяется мертвым (т.н. «ганатоз») (Escalona et al., 2020).

Светло окрашенный вид *Beutelius mastersi* (MacLeay, 1871) тяготеет к стволам мертвых деревьев и, возможно, мимикрирует под ядовитых жуков семейства Cleridae Latreille, 1802 или ос с апосематической окраской тела. Два вида, *B. sagitta* (Neboiss, 1989) и *B. ruterfordi* (Lawrence, 1999), найдены на поверхности земли и могут питаться либо на корнях, либо на стволах (Lawrence, 1999; Lawrence, Escalona, 2019; Escalona et al., 2020). Отмечено, что имаго этого семейства также могут питаться пыльцой или соками растений (Jarzembowski et al., 2013). Личинки *Omma* и *Beutelius* связаны с корнями деревьев или пораженной грибами отмершей древесиной (Jarzembowski et al., 2013).

Cupedidae живут на или под корой мертвых деревьев, а по вечерам выходят на свет. Личинки (известны для *Distocupes* Neboiss, 1984, *Priacma serrata* (LeConte, 1861) и *Tenomerga* Neboiss, 1984) прокладывают ходы под корой в покрытых мхом стволах.

Для австралийского *Distocupes varians* (Lea, 1902) отмечено нахождение личинок на стволе ели обыкновенной, пораженном грибом. Куколки этих видов также живут под корой (Hörschemeyer, 2005). Австралийский род *Adinolepis* Neboiss, 1984 отмечен на прибрежных хребтах и собран в ловушки и при просеивании трухи (Neboiss, 1984).

Личинок североамериканских *Tenomerga cinerea* (Say, 1831) можно обнаружить в гнивших стволах и пнях дуба и гнилых стволах каштана, клена ясенелистного и ясеня пенсильванского, отмечены находки в полости спелого яблока и в старых фермерских домах

Личинок *Tenomerga mucida*, отмеченного в Японии, Южной Корее, Китае и в российском Владивостоке (Chevrolat, 1829), можно встретить на гнилых пнях сосны и стволах вишневого дерева. Фукуда (Fukuda, 1938, 1941) описывал одновременное нахождение личинок *Tenomerga mucida* разных возрастов, из чего сделал предположение, что для них характерен двухгодичный жизненный цикл (Atkins, 1963). Наблюдения Аткинса за личинками *Tenomerga* проводились преимущественно в смешанных лесах, но с преобладанием голосеменных (Atkins, 1963; Johnson, Hesler, 2016).

Из вышеперечисленного следует вывод, что личинки купедид могут быть грибоядными, так как живут только под корой деревьев, содержащих бурую гниль.

Имаго Cupedidae питаются пыльцой (Crowson, 1962). Находки североамериканской *Priacma serrata* отмечены в период с начала мая до середины июля в хвойных лесах и горных лесах на тсуге. Кроусон также отмечал, что их можно обнаружить под рыхлой корой деревьев (Shepard, 2016).

Южноамериканские виды Cupedidae, в отличие от североамериканских, отмечены на участках, лишенных хвойных. Вид *Prolixocupes latreillei* Neboiss, 1960 встречается у подножия Андских гор под корой или в расщелинах гор и заселяет засушливые районы центральных и восточных провинций, где холмы и равнины покрыты бобовыми (например, *Zuccagnia punctata* Cavanilles, 1799) и галофитными растениями (Atkins, 1963).

Африканские виды Cupedidae найдены только во влажных лесах Восточно-Капской провинции, Наталя и Зулуленда и на лугах восточной Африки и западного Мадагаскара (Atkins, 1963). Личинки *Rhipsideigma raffrayi* (Fairmaire, 1884) были обнаружены в гниющих бревнах на земле, что свидетельствует о том, что они развиваются в зараженной грибами древесине, как и многие другие виды Cupedidae (Beutel, Hörnschemeyer, 2002).

Биология ископаемых Ommatinae описана в работах Lawrence, 1999; Пономаренко, 1969; Jarzembowski et al., 2014, 2019; Tihelka et al., 2019. Предполагается, что они вели примерно тот же образ жизни, что и современные представители группы. Надкрылья с контрастными узорами (апосематическая окраска) некоторых ископаемых видов (например, *Z. simpsoni* или *Z. floodpagei*) указывают на возможный сходный с современными Cupedidae образ жизни – маскирующий окрас под субстрат или древесную кору, либо мимикрия под жалящих насекомых (например, рода *Archisphex* (Angarosphecidae) из нижнемеловых отложений Китая и Англии) (Jarzembowski et al., 2015). Уплощенное туловище *Stegocoleus* (бирманский янтарь) указывает на то, что он мог жить под корой, как и современные виды (Tihelka et al., 2019). Находясь в опасности, жук подгибал конечности под расширенные надкрылья, а антенны вкладывал в

углубления на месте гулярных швов. Для защиты могли также служить всевозможные бугры и шипы на поверхности тела (Lawrence, 1999; Tihelka et al., 2019). Однако, зазубренный край пронотума мог служить для разрушения некоего субстрата, а не для защиты (Yamamoto, 2017; Jarzembowski et al., 2019). Предполагается, что виды с короткой заднегрудью были бескрылыми (*C. lata*, *C. crassa*, *O. patula*, Пономаренко, 1969).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой работы послужили коллекции жесткокрылых, собранные в различных регионах бывшего СССР и Монголии в 22 азиатских местонахождениях: Аркагала, Байса, Бахар, Бон-Цаган, Буря, Джайляучо, Иссык-Куль (Союты), Каратау-Михайловка, Кетмень, Кзыл-Джар, Кизил-Кия, Лайма, Павловка, Семен, Точильная, Унда, Хасурты, Хетана, Хурилт, Шар-Тологой, Шураб и Шар-Тэг, хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН.

Всего в ходе работы было переизучено 32 вида (138 экземпляров) из 17 местонахождений, впервые описано 2 экземпляра из 2 местонахождений. Описание всех экземпляров приводится в настоящей работе. Впервые включены в состав исследованной группы 14 экземпляров, 9 из них определены до вида. Приведен аннотированный список 54 местонахождений, из которых описана исследованная группа родов, большинство местонахождений охарактеризованы литологически и фаунистически. Приведен список описанных в обсуждаемой группе видов для каждого местонахождения. Для всех родов составлены карты распространения по возрастам. Современные Archostemata были изучены по личной коллекции А.Г. Пономоренко, любезно предоставленной для исследования.

Изучение отпечатков проводилось с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10, в сухом виде и увлажненном 96° этанолом. При съемке материала использовалась цифровая камера Leica DFC-420, присоединенная к бинокюляру Leica M165C, и программа Leica Application Suite X. SEM-фотографии современных Archostemata были сделаны на сканирующем микроскопе Tescan Vega3 и микротомографе NeoScan N80. Рисунки по фотографиям выполнены и обработаны в программах CorelDraw X8, Adobe Photoshop CC и HeliconFocus. Диаграммы выполнены в программе Microsoft Excel 2016. Условные обозначения: сплошная линия — контур объекта; пунктирная линия — поврежденные или нечеткие участки, а также участки, перекрытые другими частями тела; пунктир с точкой — рельефные неровности на теле.

Длина масштабной линейки на всех рисунках 1 мм, если не указано иное.

Измерения проводились с помощью инструмента «Размер» по горизонтали и вертикали в программе CorelDraw X8. Длина жука и длина головы измерялась, включая длину мандибул. Ширина головы измерялась без ширины глаз, так как не у всех отпечатков сохраняются глаза (например, они отсутствуют у вида *N. caudatus* (рис. 40-41)). Ширина тела измерялась в месте максимального расширения надкрылья. Длина пронотума включает его оттянутые вперед передние углы. Длина метавентрита измерялась от вершины переднего межтазового отростка к вершине заднего межтазового отростка. Длина брюшка измерялась не суммой длин всех стернитов, а общим значением, так как стерниты могут находить друг на друга. Измерение

отдельных брюшных стернитов проводилось с учетом их взаимного наложения друг на друга. Визуализация промеров экземпляров представлена на рис. 8.

В работе приняты унифицированные названия для неровностей на теле. Крупные неровности обозначены буграми, а мелкие бугорками, что в английских источниках соответствует понятиям “protuberance” и “tubercles” (по Beutel et al., 2008 и Hörschemeier, 2009). В оригинальных описаниях встречались понятия шип, поперечный валик, округлое возвышение и пр., что затрудняло сравнения структур, названных разными авторами по-разному.

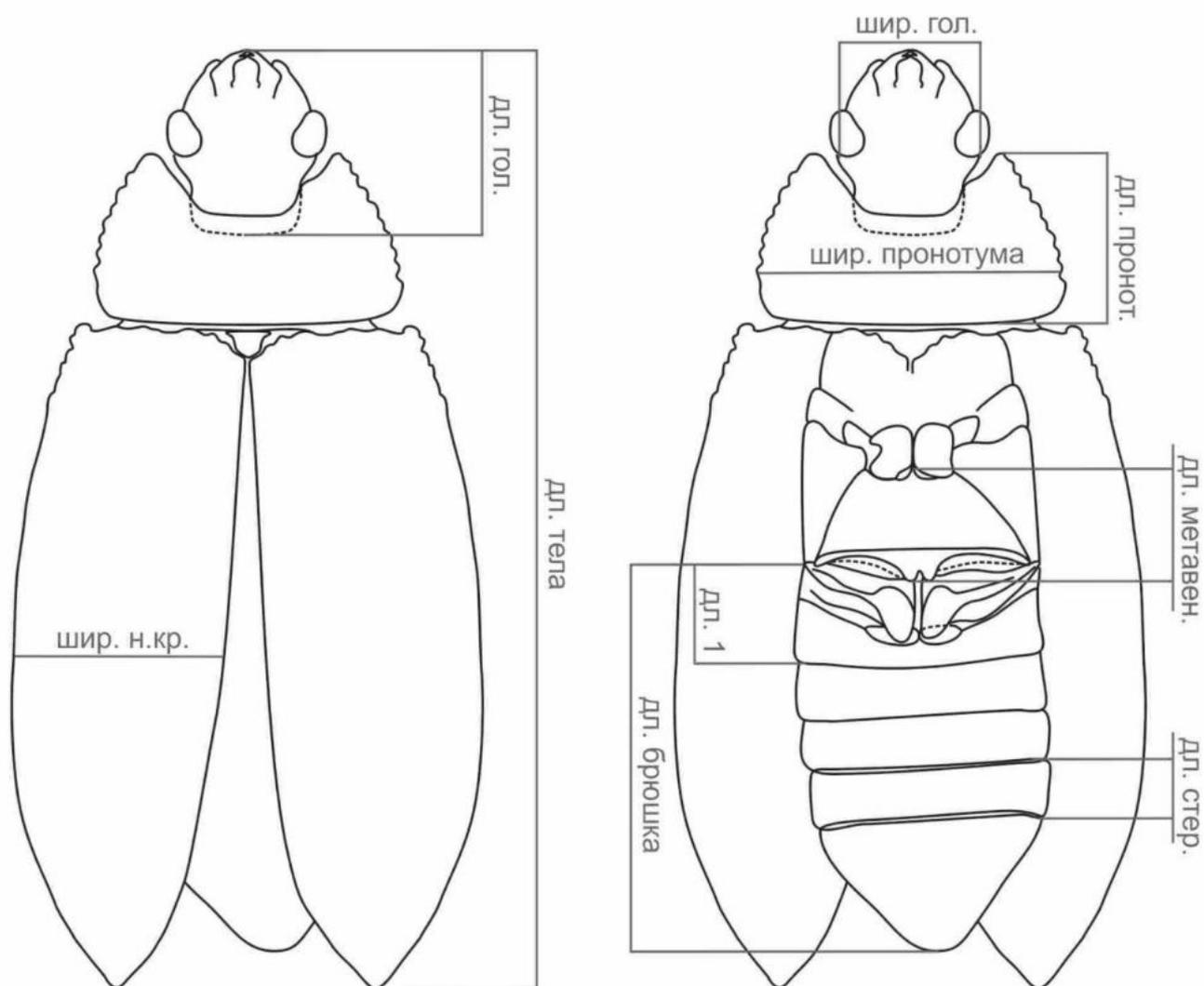


Рис. 8. Методика измерения частей тела *Notocipes*. Условные обозначения: дл. 1 – длина I брюшного стернита; дл. брюшка – длина брюшка; дл. гол. – длина головы; дл. метавен. – длина метавентрита; дл. пронот. – длина пронотума; дл. стер. – длина стернита брюшка; дл. тела – длина тела; шир. гол. – ширина головы; шир. н.кр. – ширина надкрылья; шир. пронотума – ширина пронотума.

В описании надкрылий были использованы признаки, частично заимствованные из работы Jarzembowski et al. (2015). Это форма шовного, эпиплеврального краев, основания, плеча, рельеф эпиплеврального края, выраженность плеча, форма жилок и место максимального расширения надкрылья. Для создания схем надкрылий была частично заимствована методика изображения надкрылий, использованная в недавних исследованиях Tshekardocoleidae (Boudinot et al., 2022). Жилки надкрылий нумеровались арабскими цифрами, а поля между ними римскими, начиная с внутреннего края эпиплевры. Промежуточные жилки были пронумерованы арабскими цифрами со штрихом, чтобы не нарушить нумерацию основных жилок. Эпиплевра принята за поле I, так как в ней возможно нахождение ячеек. Внутренний край эпиплевры принят за жилку 1. Количество рядов ячеек считается в медиальной части, так как в базальной части возможно изменение их количества (как например, у вида *Z. alexrasnitsyni* (рис. 96)). Количество ячеек в поле дано от основания надкрылья или от места расхождения жилок, ограничивающих поле, до места впадения поля в край надкрылья, если жилки не сливаются, или до места слияния жилок, ограничивающих поле.

Все размеры в описаниях указаны в мм.

3. ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

Notoscupes известны из 54 местонахождений по всему миру (рис. 9) (подробнее см. главу 4.6. Геологическое и географическое распространение).

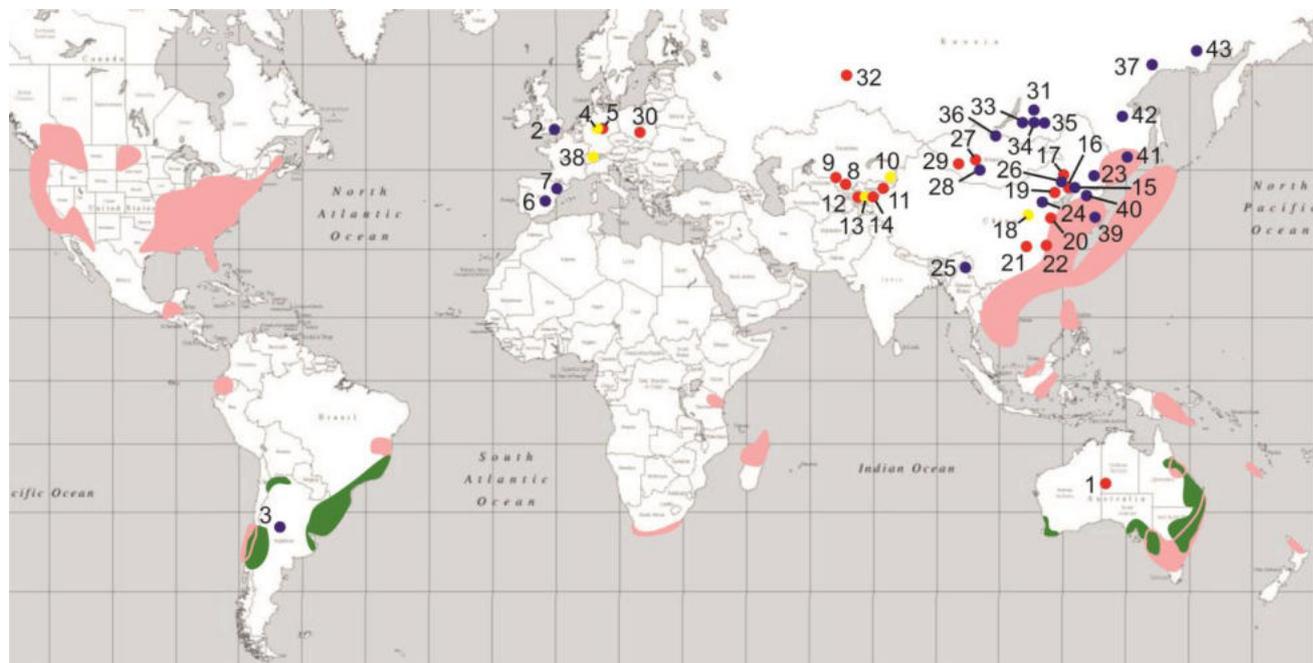


Рис. 9. Распространение исследованных в работе жуков и современных Cupedidae *sensu lato*. Желтыми кругами обозначены триасовые местонахождения, красными – юрские, синими – меловые; зеленым закрашены ареалы современных Ommatinae, розовым – Cupedinae. Номера местонахождений соответствуют номерам в списке ниже (карта из <https://www.keywordbaskets.com/YmxhbmsgbWFwIDg1/>, с изменениями, ареал Cupedidae из Neboiss, 1984, Beutel et al., 2008, Rodríguez-Mirón et López-Pérez, 2019, Escalona et al., 2020, <https://www.gbif.org/species/1470> (дата обращения 23.10.23)).

Ниже в алфавитном порядке по странам приводится список мезозойских местонахождений, из которых известны исследуемые жуки, в списках видов указана родовая принадлежность жуков после проведенной ревизии (Strelnikova, Yan, 2023b). Первый номер образца после названия вида соответствует голотипу, остальные расположены по возрастанию номеров.

Звездочкой (*) помечены местонахождения, изученные на основе литературных данных; в круглых скобках приведено количество экземпляров изученных групп жуков, описанных из данного местонахождения, прямой и обратный отпечатки считались за один.

АВСТРАЛИЯ

Минтайа (Mintaja)* (22). Западная Австралия, Минтайа Хиллс, бассейн Перт, 200 км к северо-северо-западу от г. Перт на холме Хилл Ривер-Грин Хэд; нижняя юра, синемюрский-тоарский ярусы, угленосные пласты Каттамарра (Martin, 2010). Местонахождение демонстрирует разнообразный и богатый материалами комплекс насекомых и располагается на частной скотоводческой ферме. Мелко- и крупнозернистые песчаники с прослоями алевролитов, аргиллитов и мелкого угля были сформированы в условиях равнины верхней части дельты реки, более мощные пласты песчаника - речными отложениями, а более мелкозернистые породы – стоячим водоемом, типа залива. Отложения содержат пыльцу, древесину, листья, двустворчатых и жаберных моллюсков, а также единичные находки зубов акул. Насекомые найдены в трех обнажениях одного стратиграфического уровня, в узком слое толщиной 20 см, представленным мелкозернистым преимущественно светло-коричневым углистым алевролитом, который рассыпается при выветривании на тонкие прямоугольные блоки (Martin, 2008).

Рис. 9 № 1

Zygodenia martinae Jarzembowski et al., 2015, WAM08.173, 08.47, правое и левое надкрылья.

Zygodenia westraliensis (Riek, 1968), WAM 08.172, 08.65, 08.192, три надкрылья и четыре незамаркированных надкрылья.

Zygodenia sp., 08.173, 08.47, изолированные надкрылья и еще 11 незарегистрированных надкрылий.

Хилл Ривер (Hill River)* (1). Западная Австралия, Минтайа Хиллс, бассейн Перт; отложения насыщенного кислородом неглубокого бассейна верхней части дельты реки, нижняя юра, синемюрский-тоарский ярусы, верхняя часть свиты Коклешел Гули (Cockleshell Gully), угленосные пласты Каттамарра (Riek, 1968). Угленосные пласты Каттамарра имеют мощность до 500 м, в которой преобладают мелкозернистые породы, однако они укрупняются снизу-вверх с увеличением доли песчаников речных каналов, некоторые из которых содержат окаменевшую древесину. Предполагается, что отложения образовались в равнинной части дельты реки. Кроме жука из этого же местонахождения известны остатки таракана (McLoughlin, Pott, 2009). Единственные исследования местонахождения провел Рик, более поздние попытки отыскать описанные обнажения не увенчались успехом. Позже были найдены отложения, происходящие из той же стратиграфической единицы, которые получили название Минтайа (Martin, 2008).

Рис. 9 № 1

Zygadenia westraliensis (Riek, 1968), AMF 52315, неполное изолированное надкрылье.

АНГЛИЯ

Бэар Грин (Beare Green)* (3). Нижний мел, верхний барремский ярус, фосфатные конкреции (Jarzembowski et al., 2015).

Рис. 9 № 2

Zygadenia simpsoni Jarzembowski et al., 2015, П 3067 [B64] a, b; П 3065a [CH56jpy], 3068 [CH56f], прямые и обратные отпечатки правых надкрылий.

Клокхаус (Clockhouse)* (3). Нижний мел, верхний готеривский ярус, низы свиты Уайлд Клэй (Jarzembowski et al., 2015). Многочисленные остатки насекомых порядка тринадцати отрядом обнаружены в бледно-желтых и сине-серых алевролитах, которые могут быть перекрыты биотурбированными аргиллитами с красным оттенком. Общая толща отложений около 35 м. Кроме насекомых из этого местонахождения известны конхостраки; кости, зубы, чешуя, шипы, а также изолированные фрагменты рептилий (крокодилов, черепах, птерозавров, динозавров); и растения (Batten, 1998).

Рис. 9 № 2

Zygadenia angliae (Giebel, 1856), П 3064 [CH9], прямой и обратный отпечатки левого надкрылья.

Zygadenia floodpagei Jarzembowski et al, 2015, П 3065a, b [CH56jpy, xvii]; П 3066 [B63] a, b, прямые и обратные отпечатки левых надкрылий.

Пурбек (Purbek)* (1+). Графство Дорсет, залив Дарлстон; нижний мел, берриасский ярус (Ponomarenko et al., 1999). Неморские отложения Пурбек в южной Англии (максимальная мощность отложений достигает 120 м в типовом разрезе в Дорсете) состоят из известняков, глинистых сланцев, глин и эвапоритов, подразделяется на две свиты: нижележащую свиту Луворт и вышележащую свиту Дарлстон (Rasnitsyn et al., 1998).

Рис. 9 № 2

Zygadenia tuberculata (Giebel, 1856), In. 11959, неполное надкрылье. Вид также известен по изолированному надкрылью из местонахождения Смокиякс.

В коллекции имеются и другие неописанные отпечатки *Zygadenia*.

Смоукджекс (Smokejacks)* (1). Нижний мел, нижний барремский ярус, свита Уайлд Клэй, (Jarzembowski et al., 2015). Отложения представлены зеленовато-серыми и красновато-коричневыми алевритистыми аргиллитами и темно-серыми и голубовато-серыми аргиллитами,

общая толща пород около 29 м. Кроме насекомых в этом местонахождении найдены динозавр-теропод, *Varyonux walkeri*, и остатки цветкового орастения, *Bevhalstia pebja*. Остальные остатки растений и животных похожи на остатки из местонахождения Клокхаус (зубы, кости, чешуя крокодилов, кости игуанодона; небольшие остатки папоротников, хвощей, плаунов, веток и шишек хвойных; остракоды и конхостраки) (Batten, 1998).

Zygadenia tuberculata (Giebel, 1856): П 3063 [S671], прямой и обратный отпечатки правого надкрылья.

АРГЕНТИНА

Серро Уоринг (Cerro Waring) * (1). Западная Патагония, южный бассейн форленда; верхний мел, средний сеноманский ярус, свита Мата Амарилла (Petrulevičius et al., 2014).

Рис. 9 № 3

Zygadenia sp., MPM-PI-14716, неполное надкрылье.

ГЕРМАНИЯ

Гамбах (Gambach)* (1). Нижняя Франкония; Отложения Верхнего Бунтсандшгайна, средний триас, свита рет, ранний анизийский ярус (Bashkuev et al., 2012).

Рис. 9 № 4

Notocupes sp., 6024-4-30, отпечаток полного жука

Зольнгофен (Solnhofen)* (2). Бавария, близ городов Эйхшпадт и Зольнгофен; юра, нижний титонский ярус (Пономаренко, 1971). Отложения образовались в результате накопления осадка в лагунах у островов северного побережья Тетиса (Ponomarenko, 1985).

Рис. 9 № 5

Conexicoxa tripartita (Oppenheim, 1888), № AS I 726, прямой и обратный отпечатки жука плохой сохранности.

Notocupes reticulatus (Oppenheim, 1888), № AS I 730, отпечаток полного жука без антенн и конечностей.

ИСПАНИЯ

Лас Ойас (Las Hoyas)* (9). Центральная Испания, провинция Куэнка, муниципалитет Ла Сьерва, Иберийские горы, 30 км восточнее г. Куэнка; вторая литосома тонкослоистых известняков, нижний мел, барремский ярус свита Лу Уэргина (Sanz et al., 1988; Fregenal-Martínez, Meléndez 2000).

Рис. 9 № 6

Brachilatus longicoxa (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006), MCCM LH 928030, MCCM LH 23432, прямые и обратные отпечатки жука без антенн и конечностей и жука без части головы, антенн и конечностей.

B. viridis (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006), MCCMLH 1805, прямой и обратный отпечатки полного жука.

Conexicoxa martinclusas (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006), MCCM LH 20151, паратип, представленный прямым и обратным отпечатками жука без головы.

C. siniestri (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006), MCCM LH 23515, MCCMLH 21291, прямой отпечаток жука хорошей сохранности без антенн и конечностей и прямой и обратный отпечатки жука без головы и пронотума.

Notocupes diazromerali (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006), MCCM LH 12001, 23851, 20082. Голотип представлен прямым и обратным отпечатками хорошо сохранившегося жука без антенн и части конечностей. Паратипы представлены хорошо сохранившимся жуком без конечностей и частью изолированного надкрылья.

Монсек (Montsec)* (2). Провинция Льейда (Лерида), Серра-дель-Монсек, деревня Санта-Мария-де-Мейя, карьер возле Руби, местонахождение Ла Кабруа; литографические известняки, нижний мел, барремский ярус, свита Ла Педрера-де-Руби (Martín-Closas, López-Morón, 1995).

Рис. 9 № 7

Brachilatus oculus (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006), IEI LC 3675, прямой и обратный отпечатки жука без большей части антенн и конечностей.

Conexicoxa martinclusas (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006), IEI LC 2663, голотип - прямой и обратный отпечатки почти полного жука без части антенн и конечностей; также известен паратип из местонахождения Лас-Ойяс.

КАЗАХСТАН

Каратау-Михайловка (14). Ю. Казахстан, Чимкентская обл., Чаянский р-н, отроги хр. Каратау близ дер. Михайловка (Аулиэ); средняя-верхняя юра, карабастауская свита (Ропомаренко, 1968). Карабастауская свита содержит светлые тонкослоистые карбонатные породы, получившие название «бумажных» сланцев. Они представляют собой тонкое ритмичное переслаивание более светлого доломитового и более темного пелит-кальцитового материала, содержащего углистый детрит, обильные остатки растений, насекомых и позвоночных. Это переслаивание отражает накопление осадков в условиях чередующихся летних и более влажных

зимних сезонов. В целом климат в период формирования карабастауской свиты оценивается как аридный. Отложения свиты образовывались в Каратауском озере с очень жесткой водой, обогащенной солями Са и Mg. По-видимому, из-за незначительной глубины озера соленость в нем колебалась в зависимости от сезона. В периоды резкого увеличения сухости климата концентрация Са и Mg значительно повышалась, что приводило в изолированных озерных лагунах к заморам рыбы, массовые захоронения которой встречаются в местонахождении. В общей сложности озеро просуществовало около 150 тысяч лет, периодически распадаясь на более мелкие бассейны. Возраст свиты рассматривается в пределах от келловейского до оксфорд-киммериджского ярусов (Долуденко и др., 1990; Полянский, Долуденко, 1978; Киричкова, Долуденко, 1996).

Рис. 9 № 8

Brachilatus reticulatus (Ponomarenko, 1968), экз. ПИН, №№ 2239/815, 813 (рис. 67). Голотип представлен отпечатком полного жука, паратип - изолированное надкрылье.

B. nigrimonticola (Ponomarenko, 1968), экз. ПИН, №№ 2384/397, 2554/430 (рис. 61-62). Отпечатки полных жуков без части ног.

Notocupes picturatus Ponomarenko, 1964, экз. ПИН, №№ 2066/2292, отпечаток жука плохой сохранности без антенн и большей части конечностей; 191/167, отпечаток жука плохой сохранности без большей части конечностей; 2239/819, отпечаток хорошей сохранности полного жука с антеннами; 2384/468 и 2554/435, прямой и обратный отпечатки жука плохой сохранности с частично сохранившимися антеннами и конечностями (рис. 38-39).

N. lapidarius Ponomarenko, 1968, экз. ПИН, №№ 2384/404, 2554/433, 437 (рис. 52-53). Голотип представлен отпечатком жука без ног; паратипы – отпечатками почти полных тел без антенн и части конечностей.

N. pulcher Ponomarenko, 1968, экз. ПИН, №№ 2239/814, 816, 2997/347, 350 и 4/124 (57-58). Голотип представлен отпечатком полного жука.

Кзыл-Джар (1). Казахстан, Кзыл-Ординская обл., Чиилийский р-он северо-восточные отроги хребта Каратау; верхний мел, туронский ярус, белеутинская свита. Местонахождение образовано лагунными отложениями. Из них известно порядка семнадцати отрядов насекомых, листья растений, немногочисленные остатки рыб и ракообразных. Состав энтомофауны указывает на жаркий не тропический климат; литологические данные также свидетельствуют о том, что климат был сухой (Sukatsheva, 2001).

Рис. 9 № 9

Brachilatus caducus (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, № 2284/7 (рис. 63). Отпечаток жука без антенн и конечностей.

Кетмень (2). Ю.Казахстан, Уйгурский р-он, Кетменские горы, ключ Кызыл-Там; верхний триас, карнийский ярус, свита Колдзат (Shcherbakov et al., 1995; Пономаренко, 2008).

Рис. 9 № 10

Rhabdocupes oxurygus (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, №№ 1240/616, 1361/128 (рис. 84-85). Голотип представлен жуком без головы, пронотума и большей части ног, паратип – изолированным надкрыльем.

КИРГИЗИЯ

Иссык-Куль (Согюты) (7). Киргизия, Тонский р-он, южный берег оз. Иссык-Куль, урочище Согюты; нижняя юра, вероятно, синемюрский ярус, джилльская свита (Ponomarenko, 1969). Нижняя пачка джилльской свиты угленосная, породы там представлены русловыми образованиями, затем сменяются отложениями болот и речных стариц, породы верхней пачки, откуда происходят насекомые – это озерные образования безугольной пачки джилльской свиты, сложенной тонкослоистыми глинами розовато-желтого и табачно-зеленого цвета (так называемые «зеленые сланцы») (Мартынова, 1948; Генкина, 1966).

Рис. 9 № 11

Conexicoxa kirghizica (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, №№ 371/807, 845, 1003 (рис. 73-76).

Голотип представлен жуком с плохо сохранившимися ногами и антеннами, паратипы – изолированным надкрыльем и прямым и обратным отпечатками полного жука с частично сохранившимися антеннами и конечностями.

Conexicoxa lata (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, № 371/649 (рис. 77). Отпечаток жуа без головы, пронотума и конечностей.

Rhabdocupes cellulosus (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, № 371/1689 (рис. 79). Отпечаток жука без головы, пронотума и большей части конечностей.

Rh. issykkulensis (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, № 358/605 (рис. 80). Отпечаток жука без головы, пронотума и большей части конечностей.

Rh. sogutensis (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, № 371/751 (рис. 88). Отпечаток жука без головы, пронотума и конечностей.

Кизил-Кия (2). Киргизия, мест. близ пос. Кызыл-Кия, бывшие Французские Копи, в 11 км от ст. Кизил-Кия; нижняя юра, верхний лейас (Ponomarenko, 1969). Сланцы с насекомыми тонко зернистые, темносерые и довольно твердые. Отпечатки насекомых представлены почти исключительно остатками крыльев, что указывает на то, что захоронение происходило не у самого берега, а несколько дальше (Мартынов, 1937).

Рис. 9 № 12

Conexicoxa crassa (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, №№ 166/28, 1060/14 (рис. 70).

Изолированные надкрылья. Голотип описан из местонахождения Шураб.

Джайляучо (15). Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-он, Джайляучо; средний-верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита (Ponomarenko, 1969). Отложения мадыгенской свиты в основном представлены чередованием обломочных пород с подчиненным количеством пластов углей и глинистых сланцев (Сикстель, 1960; Shcherbakov, 2008). По остаткам растений возраст свиты установлен как ладинский–карнийский, на основании сходства с одновозрастными флорами Приуралья, Средней Азии и Северного Китая (Добрускина, 1980, 1982). Некоторые группы насекомых (к примеру, жуки) имеют состав, сходный с комплексами норийских отложений (Ponomarenko, 2002). Данные по другим отрядам (Blattodea, Orthoptera, Homoptera), обладающим более архаичным составом по сравнению с известными поздне триасовыми представителями из Южной Африки и Австралии, предполагают скорее ладинский возраст (Щербаков, 2008; Shcherbakov, 2008; Аристов, 2020).

Рис. 9 № 13

Rhabdocupes laticella (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, №№ 2555/1663, 1255/1662, 2240/6, 71, 74 (рис. 81-83). Голотип представлен почти полным отпечатком жука, остальные отпечатки – жуками без антенн и большей части ног.

Rh. rostratus (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, №№ 2555/1664, 2240/66 (рис. 86-87), отпечатки почти полных жуков без части конечностей.

Rh. tenuis (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, №№ 2240/37, 21, 26, 30, 118, 327, 2555/1683, 1685 (рис. 89-92). Голотип представлен отпечатком почти полного жука, паратипы – отпечатками более или менее полных жуков без антенн и части конечностей, у некоторых экземпляров частично не сохранились голова и пронотум.

Шураб (1). Киргизия, Ошская обл., местонахождение юго-западнее пос. Шураб; нижняя-средняя юра, согульская свита (Ponomarenko, 1969). Отложения с остатками насекомых представляют собой разного рода тонко зернистые глинистые сланцы, сильно известковистые

серые темные, или, чаще, менее известковистые, более мягкие светло серые, желтоватые или желтые, или просто глины серого и темно-серого цвета. Остатки насекомых почти полностью представлены отпечатками крыльев, что указывает на то, что захоронение происходило не у самого берега, а дальше (Мартынов, 1937).

Рис. 9 № 14

Conexicoxa crassa (Ponomarenko, 1969), экз. ПИН, № 53/105 (рис. 70), отпечаток жука без головы, пронотума и большей части конечностей. Паратипы вида описаны из местонахождения Кизил-Кия.

КИТАЙ

Гуаньиньтань (Guanyintan)* (1). Провинция Хунань, округ Киянг, город Циян; свита Гуаньиньтань, нижняя юра (Ponomarenko et al., 2012).

Рис. 9 № 21

Notocupes lini Ponomarenko et al., 2012, NIGP70070, плохо сохранившееся тело без проторакса, головы и ног.

Даохугоу (Daohugou)* (4). Автономный округ Внутренняя Монголия, городской округ Чшифэн, уезд Нинчэн, окрестности дер. Даохугоу; средняя-поздняя юра, келловейский ярус, свита Хайфангоу (Li et al., 2023б). Породы в основном сложены вулканогенно-осадочными породами (Liu et al., 2006), представленными серыми туфами, туфоалевролитами и аргиллитами с остатками насекомых, конхострак, флоры, саламандр, птерозавров и наземных позвоночных животных (Rasnitsyn, Zhang, 2004). Мощность пород примерно оценивается в 100-150 метров. Несмотря на то, что исследования конхострак и насекомых указывают на средне-поздне юрский возраст местонахождения, состав позвоночных животных демонстрирует нижнемеловой состав биоты. Некоторые авторы относят рассматриваемый комплекс окаменелостей к самой ранней эволюционной стадии фауны Жэхэ нижнемеловой свиты Исянь, что основано как на биостратиграфии позвоночных, так и на седиментологических и вулканических данных (Wang et al., 2005). Однако в настоящей работе, как и в статьях с описаниями насекомых из Даохугоу, по ряду причин принимается средне-поздне юрский возраст пород (Huang, 2019).

Рис. 9 № 19

Brachilatus spinosus (Li et Cai, 2023), NIGP174673a, b, полный отпечаток жука отличной сохранности.

Notocupes daohugouensis Li et Cai, 2023, NIGP174675, полный отпечаток жука отличной сохранности.

N. pingi Ponomarenko et Ren, 2010, No CNU, NN 2009 142, полный жук хорошей сохранности без части антенн и конечностей.

N. robustus Li et Cai, 2023, NIGP174674, полный отпечаток жука отличной сохранности.

Кэцзо (Kezuo)* (1), западный Ляонин; нижний мел, аптский ярус, свита Шахай (<https://en.wikipedia.org/wiki/Notocupes> (дата обращения 24.10.2023)).

Рис. 9 № 15

Notocupes kezuoensis (Hong, 1987), Lvs 1007, прямой и обратный отпечатки неполного жука.

Лайян (Laiyang)* (3). Восточный Китай, провинция Шаньдун; нижний мел, аптский ярус, свита Лайян (Ponomarenko, 2000). Породы представлены речными и озерными отложениями, богатыми остатками растений, насекомых, позвоночных животных, в том числе яйцами динозавров (Wang et al., 2013). Существуют разные точки зрения по поводу возраста свиты от поздней юры до барремского яруса нижнего мела (Zhang, Rasnitsyn, 2006).

Рис. 9 № 15

Notocupes laiyangensis (Hong et Wang, 1990), отпечаток почти полного жука без части антенн и конечностей.

Notocupes ludongensis Wang et Liu, 1996, отпечаток жука с телом.

Notocupes tuanwangensis (Hong et Wang, 1990), отпечаток жука с телом.

Ланьшань (Lanshan)* (1). Провинция Хунань, округ Юнчжоу, город Ланьшань; нижняя юра, свита Гуаныинтан (Ponomarenko et al., 2012).

Рис. 9 № 20

Conexicoxa homora Lin, 1986, NIGP 70058, плохо сохранившееся тело без надкрылий и без большей части конечностей.

Мэнцзячан (Mengjiachang)* (1). Шаньси, уезд Шилоу; средний триас, ладинский ярус, свита Тунчуань (Hong, 1983).

Рис. 9 № 18

Notocupes shiluoensis (Hong, 1984).

Сясаньцзя (Xisanjia)* (2). Западный Ляонин; нижний мел, аптский ярус, свита Исянь (Jarzembowski et al., 2015).

Рис. 9 № 15

Zygadenia liui Jarzembowski et al., 2015, NIGP 154979 [LBSH05261], СКГР 2017427, отпечатки правого и левого надкрылий.

Хэбэй (Hebei)* (1). Внутренняя Монголия, городской округ Чифэн, уезд Нинчэн; средняя юра, свита Цзюлушань (Hong, 1983).

Рис. 9 № 17

Conexicoxa jurassica (Hong, 1983), Нс1013, отпечаток жука без антенн и большей части конечностей.

Цзяншан (Jingshang)* (1). Нижний мел, готеривский ярус, свита Дабейгу (<https://en.wikipedia.org/wiki/Notocupes> (дата обращения 24.10.2023)).

Рис. 9 № 24

Rhabdocupes lentus (Ren, 1995), HD93001, HD93002, прямой и обратный отпечатки жука без головы и конечностей.

Цзяньшаньгоу (Jianshangou: AAI50 (1), AAI046 (1))*. Западная часть провинции Ляонин на северо-востоке Китая; поздняя юра, титонский ярус, свита Исянь; озеро заполнялось в результате вулканической активности песком, илом, вулканическим пеплом и мелкослоистым аргиллитом (Fürsich et al., 2007; Chen et al., 2005).

Рис. 9 № 16

Notocupes laetus (Lin, 1976), AAI50, полный отпечаток жука.

Notocupes validus (Lin, 1976), AAI046, отпечаток жука без части головы, пронотума и конечностей.

Цзяохэ (Jiaohé)* (1). Нижний мел, свита Баоцзятун (<https://en.wikipedia.org/wiki/Notocupes> (дата обращения 24.10.2023)).

Рис. 9 № 23

Notocupes baojiatunensis (Hong, 1992), 409350, VI-13, почти полный отпечаток жука.

Цигун (Qigong)*(1). Провинция Цзянси, город Шанграо, уезд Иян, Цигун; нижняя юра, свита Менькоушень (Ponomarenko et al., 2012).

Рис. 9 № 22

Notocupes sp., плохо сохранившееся тело без проторакса, головы и конечностей.

Чжоунинцзы (Zhouyingzi)* (1). Городской округ Чэндэ, провинция Хэбэй; средняя юра, келловейский ярус, свита Цзюлуншань (<https://en.wikipedia.org/wiki/Notocupes> (дата обращения 24.10.2023)).

Рис. 9 № 19

Rhabdocupes dischides (Zhang, 1986), почти полный отпечаток жука без конечностей.

Шаньюань (Shangyuan)* (10). Провинция Ляонин, уезд Бэйпяо, город Шаньюань, недалеко от Чаомидиан; нижний мел, свита Исянь (Tan, Ren, Liu, 2005).

Рис. 9 № 26

Conexicoxa epicharis (Tan, Ren et Liu, 2005), No. LB 2004002, хорошо сохранившийся отпечаток полного жука с антеннами и большей частью конечностей.

C. eumeura (Tan et al., 2006), No. CNU-C-LB2005007, хорошо сохранившийся отпечаток полного жука с антеннами и большей частью конечностей.

C. porrecta (Tan et al., 2006), No. CNU-CLB2005006- 1, CNU-C-LB2005006-2, хорошо сохранившийся прямой и обратный отпечатки полного жука с антеннами и большей частью конечностей.

C. psilata (Tan, Ren et Liu, 2005), No. LB2004001, хорошо сохранившийся отпечаток полного жука с антеннами и большей частью конечностей.

C. stabilis (Tan, Ren et Liu, 2005), No. LB 2004003, хорошо сохранившийся отпечаток полного жука с антеннами и частью конечностей.

Notocupes alienus (Tan et Ren, 2006), CNU-C-LB2005001, отпечаток полного жука без части конечностей.

N. cyclodontus (Tan et al., 2006), No. CNU-C-LB2005004, хорошо сохранившийся отпечаток полного жука с антеннами и частью конечностей.

N. rudis (Tan, Ren et Liu, 2005), No. LB2004004, хорошо сохранившийся отпечаток полного жука с антеннами и большей частью конечностей.

N. sp., CNU-C-LB2005002, отпечаток почти полного жука без антенн и части конечностей.

Rhabdocupes minisculus (Tan et al., 2006), No. CNU-CLB2005005-1, CNU-C-LB2005005-2, хорошо сохранившиеся прямой и обратный отпечатки полного жука с антеннами и большей частью конечностей.

Rh. protensus (Tan et al., 2006), No. CNU-C-LB2005008-1, CNU-C-LB2005008-2, хорошо сохранившиеся прямой и обратный отпечатки полного жука с антеннами и большей частью конечностей.

МОНГОЛИЯ

Бахар (12). Монголия, Баян-Хонгорский аймак, Гобийский Алтай, местонахождение Бахар около 12 км к северо-востоку от горы Цацен-Ула; средняя-верхняя юра, бахарская свита (Ponomarenko, 1994), того-худукская толща, обн. 268/14, 275; орцогская толща, обн. 208/2,3; баян-ульская толща, обн. 327 (Синица, 1993). Жуки найдены только в того-худукской и орцогской толщах (Ponomarenko, 1994). Того-худукская толща, сложенная желтыми алевролитами и пелитами, образовалась в озере, куда впадала крупная река (о ее деятельности свидетельствуют валуны и галька в базальных слоях толщи). Орцагская толща сформировалась, когда озеро стало изолированным. Судя по частичной эрозии верхних слоев орцагской толщи, баян-ульская толща начала формироваться по прошествии значительного промежутка времени. Этот процесс происходил в мелководном озере, в котором чередовались стадии минерализации и опреснения (Sinitshenkova, 2002).

Рис. 9 № 27

Conexicoxa brachycephala (Ponomarenko, 1994), экз. ПИН, №№ 3791/3811, 3944, 2998 (рис. 68-69), голотип представлен прямым и обратным отпечатками почти полного жука, паратипы – изолированным надкрыльем и неполным отпечатком жука; вид также известен из местонахождения Шар-Тэг.

C. exigua (Ponomarenko, 1994), экз. ПИН, № 3791/4296, голотип представлен отпечатком передней части тела; паратипы представлены отпечатками жуков без головы и проторакса экз. ПИН, №№ 3791/4059, 4213, 4591 и отпечатками надкрылий экз. ПИН, №№ 3791/3026, 3813 (рис. 71-72).

C. longicollis (Ponomarenko, 1994), экз. ПИН, № 3791/3812, голотип представлен прямым и обратным отпечатками почти полного жука; паратипы представлены отпечатками жуков без головы и проторакса экз. ПИН, № 3791/3814 и экз. ПИН, № 3791/3014 (обн. 208, слой 3) (рис. 78).

Бон-Цаган (48). Монголия, Баян-Хонгорский аймак, Хулсын-Голская (Бон-Цаганская) впадина, многочисленные обнажения в 5-8 км южнее озера Бон-Цаган-Нур, северный склон хребта Улан-Аргалинт-Нур, на стыке его с хребтом Хара-Аргалинт-Нур; нижний мел, предположительно аптский ярус, бонцаганская свита, отпечатки в аргиллитах и мергелях (Пономаренко, 1994, Rasnitsyn, 2002). Фаунистический комплекс местонахождения представлен

остатками рыб, двустворок, гастропод, остракод, конхострак и насекомых. Осадочная толща с остатками насекомых в мергелях и глинистых сланцах имеет мощность около 250 м, общая мощность мезозойских отложений составляет около 1300 м. Остатки насекомых, обнаруженные в верхней части песчано-алевролитовой пачки ундурухинской свиты принадлежат, главным образом, неводным насекомым: тарканам, полужеткокрылым, жукам и перепончатокрылым. В слоях, залегающих в основании песчано-конгломератовой пачки, андахудукской свиты найдены, кроме всего прочего, домики ручейников, характерные для шинхудукского горизонта Монголии; ассоциация видов, встреченная в подошве песчано-конгломератовой пачки и в основании пачки бумажных сланцев несколько отличается от форм верхней части пачки бумажных сланцев, для которой характерны цаганцабские виды. Вышележащая пачка бумажных сланцев охарактеризована остатками моллюсков, остракод, насекомых и рыб. Остатки насекомых относятся к водным личинкам поденок *Ephemeropsis trisetalis*, жуков *Coptoclava longipoda* и стрекоз *Hemeroscopus baissiense*. То есть наблюдается смена цаганцабского комплекса фаун к шинхудукскому (Неуструева, Яковлев, Мартинсон, 1977).

Рис. 9 № 28

Brachilatus dundulaensis (Ponomarenko, 1994), экз. ПИН, № 3559/1631, голотип представлен прямым и обратным отпечатками жука без головы, пронотума и конечностей, паратипы представлены отпечатками изолированных надкрылий экз. ПИН, №№ 3559/1529, 1607, 1610, 1627, 1674, 6032 и отпечатками брюшка экз. ПИН, №№ 3559/1588, 1599; паратипы описаны из местонахождения Шар-Тологой (рис. 64-66).

Notocupes mongolicus Ponomarenko, 1994, экз. ПИН, № 3559/6028, голотип представлен прямым и обратным отпечатками почти полного жука, как паратипы описаны пронотум экз. ПИН, № 3559/1584, метастернум экз. ПИН, № 3559/1668, брюшко экз. ПИН, № 3559/1656 и надкрылья экз. ПИН, №№ 3559/1577, 1581, 1591, 1615, 1616, 1644, 6038 (рис. 54-56).

Notocupes elegans Ponomarenko, 1994, экз. ПИН, № 3559/1624, голотип представлен прямым и обратным отпечатками почти полного жука; также описаны отпечатки почти полных жуков экз. ПИН, №№ 3559/1639, 1642, неполных жуков экз. ПИН, № 3559/1646, 1648, отпечатки надкрылий экз. ПИН, №№ 3559/29, 50, 1589, 1593, 1602, 1624, 1637, 1639, 1642, 1647, 1649, 1651, 1652, 1658, 1660, 1665, 1678, 6060 и отпечатки брюшка экз. ПИН, №№ 3559/1601, 1603, 1643, 1647 (1673), 1663, 3498; вид также известен из местонахождений Шар-Тологой и Хурилт (рис. 43-47).

Zygadenia sp.1, экз. ПИН, № 3559/1579, отпечаток изолированного надкрылья.

Zygadenia sp.2, экз. ПИН, № 3559/6061, отпечаток неполного надкрылья.

Хурилт (1). Монгольский Алтай, Баян-Хонгорский аймак, 10 км северо-восточнее от горы Цецен-Ула, Хурилт-Улан-Булак; нижний мел, ?апт, бонцаганская свита, хурилтская толща (Пономаренко, 1994). Отложения формировались в условиях непостоянного озера в засушливом климате, образованного в результате эрозии вулканической палеозойской коренной породы. Озерные отложения были сложены обломочным материалом, содержащим плагиоклазовые андезибазальты, калиевые палевые шпаты и обильный кварц, который был перенесен в озеро временными паводками, а также волнами. В отложениях найдены остатки цианобактерий, брюхоногих моллюсков, остракод, конхострак, растительных остатков, рыб лекоптер, птиц и летающих ящеров. Среди насекомых присутствует жук *Coptoclava longipoda* и стрекоза *Hemeropsus baissicus*, что указывает на барем-аптский возраст; отсутствуют поденки *Ephemeropsis*, которые указывают на шин-худукскую свиту; многочисленны находки домиков и имаго ручейников (Синица, 1993; Vršanský, 2008).

Рис. 9 № 28

Notocupes elegans Пономаренко, 1994, экз. ПИН, № 3790/280, отпечаток жука без большей части конечностей; голотип вида описан из местонахождения Бон-Цаган, из того же местонахождения описана серия отпечатков жуков, надкрылий и брюшка; также отпечатки надкрылий и брюшка этого вида описаны из местонахождения Шар-Тологой (рис. 45).

Шар-Тологой (7). Монголия, Баян-Хонгорский аймак, юго-восточный склон Их-Богд-ула, юго-западнее Цаган-обо, 33 км севернее сомона Баян-Лэг, Шар-Тологой; нижний мел, шар-тологойская свита (Пономаренко, 1994). Отложения толщи залегают с угловым несогласием на разрушенных до глин белесых туффитах нижней толщи и расчленены на три пачки. Нижняя пачка мощностью 40 м состоит из циклитов, слагаемых песчаником и алевролитами, в которых найдены остатки поденок *Ephemeropsis* и остракоды. Средняя пачка мощностью до 15 м состоит из частого переслаивания желтых алевролитов и аргиллитов, в пачке обнаружены остатки личинок стрекоз гемероскопус и других насекомых, фрагментов скелетов рыб, стеблей хвощей, перышек папоротников, игл хвойных и редкие створки остракод. Верхняя пачка мощностью около 100 м объединяет желтые алевролиты, аргиллиты с прослоями мергелей. В пачке обнаружены рассеянные захоронения остатков насекомых перепончатокрылых; жуков как минимум шести семейств, ручейников, двукрылых, стрекоз, тараканов, прямокрылых; фрагменты скелетов рыб, остатки хвойных и папоротников, а также остракод. Отложения

образовались в результате деятельности вулкана, пепел которого разносился ветром и осаждался в небольшом озере с пологими берегами (Синица, 1993).

Рис. 9 № 28

Brachilatus dundulaensis (Ponomarenko, 1994), экз. ПИН, №№ 4271/185 и 168 (рис. 64-66), отпечаток, представленный парными надкрыльями, метатораксом и брюшком и изолированное надкрылье; голотип описан из местонахождения Бон-Цаган.

Notocupes elegans Ponomarenko, 1994, экз. ПИН, №№ 4271/167, 170, 173, 178, 187 (рис. 43-47), отпечатки представлены изолированными надкрыльями и брюшком; голотип вида описан из местонахождения Бон-Цаган, паратипы также известны из местонахождения Хурилт.

Шар-Тэг (4). Юго-Западна Монголия, юго-восточная часть Гоби-Алтайского аймака, восточнее горы Атж-Богдо 5-6 км западнее гора Шар-Тэг; верхняя юра (Ponomarenko, 1994), образовано двумя толщами – нижней шар-тэгской, которая обнажается по центру местонахождения, и более молодой улан-малгайтской, которая выходит по его краям, эти толщи разделены мощной известковой корой выветривания, ее большая мощность свидетельствует о довольно длительном перерыве озерного осадконакопления, шар-тегская толща сопоставляется с тогохудукской толщей бахарской серии в Центральной Монголии. Насекомые обнаружены только в шар-тэгской толще, сложенной серыми, зелеными и желтыми песчаниками и алевролитами (Синица, 1996; Gubin, Sinitza, 1996).

Рис. 9 № 29

Conexicoxa brachycephala (Ponomarenko, 1994), экз. ПИН, №№ 4270/888, 45 (рис. 68-69), два неполных надкрылья, метастернум и брюшко и изолированное надкрылье; голотип и два паратипа известны из местонахождения Бахар.

Z. giebeli Ponomarenko, 2014, ПИН, № 2470/46 (рис. 97), изолированное надкрылье.

Zygadenia handlirshi Ponomarenko, 2014, ПИН, № 2470/886 (рис. 98), изолированное надкрылье.

МЬЯНМА

Бирманский янтарь (Burmese amber)* (4). Северная Мьянма (Бирма), штат Качин, долина Хукаван; верхний мел, верхний альбский-нижний сеноманский ярусы (Tihelka et al., 2019; Jarzembowski et al., 2019; Jiang et al., 2020).

Рис. 9 № 25

Conexicoxa denticollis (Jiang et al., 2020), STJ311, полный жук.

Notocupes neli Tihelka et al., 2019, NIGP171163, полный жук.

N. ohmkuhnlei Jarzembowski et al., 2019, NIGP 171103, полный жук.

N. sp., BA202101, полный жук.

ПОЛЬША

Овадув-Бжезинки (Owadów-Brzezinki)* (1). Центральная Польша; верхняя юра, верхняя часть позднего титонского яруса (средневожский ярус), подзона Зарайскенсис, свита Кцыня, тонко зернистые известняки. Условия интерпретируются как прибрежная фация, включающая органические и фосфатные остатки широко спектра. Например, десятиногих раков, рыб, кости и зубы птерозавров, остатки насекомых, остракод и пр. (Kin et al., 2013).

Рис. 9 № 30

Notocupes sp. (без фото и описания).

Свентокшиске (Holy Cross Mountains)* (1). Отвалы и временные выходы пород кирпичного завода около деревни Одровонж, северная окраина гор; нижняя юра. Все насекомые найдены в отвалах серого и желтовато-серого песчанистого аргилита с довольно редкими растительными остатками (Wegierek, Zherikhin, 1997)

Рис. 9 № 30

Notocupes sp., МРК 5/6, (без фото и характеристики).

РОССИЯ

Аркагала (1). Магаданская обл., Сосуманский р-он, бассейн реки Колымы река Аркагала; верхний мел, аркагалинская свита.

Рис. 9 № 43

Zygadenia sp., экз. ПИН, № 1832/457, прямой и обратный отпечатки изолированного надкрылья.

Байса (4). Бурятия, Еравненский р-н, верховье р. Витим, в 3 км ниже устья р. Байса; нижний мел, неокомский ярус (возможно, барремский), зазинская свита. Отложения узкого и глубокого озера в межгорной впадине Витимского вулканического плато, часто карбонатные (известняки, мергели), местами битуминозные, а также алевролиты, песчаники, конгломераты (Вахрамеев, Котова, 1977; Скобло, Лямина, 1990; Zherikhin et al., 1999).

Рис. 9 № 31

Notocupes excellens Ponomarenko, 1966, экз. ПИН, № 1989/3007 (рис. 48-50), прямой и обратный отпечатки почти полного жука.

N. caudatus Ponomarenko, 1966, экз. ПИН, № 1989/3002 (рис. 40-42), прямой и обратный отпечатки почти полного жука.

Rh. vitimensis (Ponomarenko, 1966), экз. ПИН, № 1989/3022 (рис. 93-95), прямой и обратный отпечатки жука без головы и передней части пронотума.

Zygadenia alexrasnitsyni Strelnikova et Yan, 2021, экз. ПИН, № 1989/2989 (рис. 96), изолированное надкрылье.

Буряя (1). Хабаровский край, Архарский р-он, река Буряя в районе Цагаяна; верхний мел, маастрихтский-датский ярусы.

Рис. 9 № 42

Zygadenia sp., экз. ПИН, № 324/4, отпечаток изолированного надкрылья.

Лайма (1). Тюменская обл., Яркоковский р-он, левый берег реки Лайма в среднем течении, южно-таежная площадь, скв. 9-Р; верхняя юра, тюменская свита (Пономаренко, 1985).

Рис. 9 № 32

Odontomma patula (Ponomarenko, 1985), экз. ПИН, № 4034/2 (рис. 104), прямой и обратный отпечатки надкрылий, заднегруди и брюшка, вершины надкрылий и брюшка не сохранились.

Павловка (1). Читинская обл., обнажение в окрестностях села Павловка; нижний мел, гитаринская свита (Пономаренко, 1990).

Рис. 9 № 33

Zygadenia sp. экз. ПИН, № 1846/200, неполный обратный отпечаток парных надкрылий плохой сохранности.

Семен (16). Забайкальский край, Читинская обл., Читинский район, Елизаветинская впадина, падь Семен, 40 км на юг от г. Чита; нижний мел, тургинская серия, аргилиты (Ponomarenko, 2000; Rasnitsyn, 2002).

Рис. 9 № 34

Notocupes sinitzae Ponomarenko, 2000, экз. ПИН, № 2385/1040, голотип представлен прямым и обратным отпечатками жука без конечностей и антенн, паратипы –

изолированным надкрыльем экз. ПИН, № 2385/158 и неполными изолированными надкрыльями №№ 2385/913 и 1210 (рис. 59-60).

Z. semen Ponomarenko, 2000, экз. ПИН, № 2385/1042, голотип представлен прямым и обратным отпечатками жука без головы и проторакса, паратипы – изолированными надкрыльями экз. ПИН, №№ 2385/157, 911, 1043, 1045 и 1227 (рис. 99-100).

Z. sibirica Ponomarenko, 2000, экз. ПИН, № 2385/1046, голотип представлен прямым и обратным отпечатками жука без головы и проторакса, паратипы – изолированными надкрыльями экз. ПИН, №№ 2385/192, 920, 1044, 1049 и 1207 (рис. 101-103).

Точильная (1). Приморский край, Пожарский р-н, правый берег реки Бикин, устье реки Музизы; нижний мел.

Рис. 9 № 41

Zygadenia sp. экз. ПИН, № 3430/1, отпечаток неполного надкрылья.

Унда (1). Читинская обл., Балейский р-он, правый берег реки Унда в 2 км выше села Жидка; верхняя юра-нижний мел, глушковская свита (Пономаренко, 1990).

Рис. 9 № 35

Notocupes sp. экз. ПИН, № 3015/952, прямой и обратный отпечатки брюшка.

Хасурты (1). Западное Забайкалье, республика Бурятия, Закаменский р-он, 10 км к югу от Цакир, дорожная выемка на левом берегу реки Хасурты, 0.7 км выше ручья Джидот; нижний мел, нижняя подсвита сангинской свиты гусиноозерской серии (Копылов, Расницын, 2017; Ignatov, Shcherbakov, 2011; Kopylov et al., 2020).

Рис. 9 № 36

Notocupes khasurtyiensis Strelnikova, 2019, экз. ПИН, № 5026/1952 (рис. 51), прямой отпечаток почти полного жука с вентральной стороны с хорошо сохранившимся левым надкрыльем.

Хетана (1). Хабаровский край, Охотский р-он, Ульяновский прогиб, низовья реки Хетана в 3-7 км от ее устья, обн. 2, слой 19, нижний мел, средний альбский ярус, еманринская свита, снежининская толща (Пономаренко, 1993).

Рис. 9 № 37

Conexicoxa khetanensis (Ponomarenko, 1993), экз. ПИН, № 3800/1096, голотип представлен прямым и обратным отпечатком почти полного жука, паратипы представлены отпечатками из того же слоя неполного надкрылья экз. ПИН, №№ 3800/1093 и 1097,

почти полного жука экз. ПИН, № 3800/1100 из обн. 3, и неполного надкрылья экз. ПИН, № 3800/1099 из обн. 2, слоя 26.

СЕВЕРНАЯ КОРЕЯ

Пэктодонг (Paektodong)* (1). Синьиджу, провинция Северный Пхёнан, Северная Корея; нижний мел, свита Синуиджу (Won et al., 2019).

Рис. 9 № 40

Zygadenia liui Jarzembowski et al., 2015, SKGP 2017427, неполное изолированное надкрылье; голотип вида описан из свиты Исянь, Сясаньцзя.

ШВЕЙЦАРИЯ

Мериде (Meride)* (1). Кантон Тичино, округ Мендризио, деревня Мериде; средний триас, верхний ладинский ярус (Krzeminski, Lombardo, 2001).

Рис. 9 № 38

Zygadenia sp. MCSN 5002, изолированное надкрылье.

ЮЖНАЯ КОРЕЯ

Чинджу (Jinju)* (1). Чончхон-Мён, Чинджу, провинция Кёнсан-Намдо; нижний мел, альбский ярус, свита Чинджу (Lee et al., 2023).

Рис. 9 № 39

Z. cornigera Lee et al., 2023, GNUE-217011, прямой отпечаток изолированного надкрылья хорошей сохранности.

Вулсонри (Wolseongri)* (1). Санам-Мён, Сачхон, Кёнсан-Намдо; нижний мел, альбский ярус, свита Чинджу (Lee et al., 2022).

Рис. 9 № 39

V. premeris (Lee et al., 2022), GNUE-217010 (прямой отпечаток - GNUE-217010B, обратный отпечаток - GNUE-210710A), отпечаток полного жука отличной сохранности.

4. ОБЩАЯ ЧАСТЬ

4.1 Морфология

До проведения настоящей работы, жуки рода *Notocupes* не имели однозначно сформулированного диагноза рода с дискретными признаками, было непонятно, какие признаки объединяют группу, а какие работают для разделения видов. Это затрудняло определение новых и ранее неописанных экземпляров и приводило к выделению множества новых родов. В настоящей главе представлены результаты анализа литературы, посвященной *Notocupes*, и личные наблюдения автора, причем родовая принадлежность видов приводится в соответствии с результатами нашей недавней ревизии, в результате которой род *Notocupes* был разделен на несколько родов, *Notocupes*, *Rhabdocupes*, *Conexicoxa* и *Brachilatus* (Strelnikova, Yan, 2023), т.е. морфологическое описание дается всей группе обсуждаемых видов, ранее включаемых в *Notocupes*.

Notocupes – дорзовентрально уплощенные, довольно широкие жуки, форма тела которых в вентральной проекции цилиндрическая или овальная. Длина тела варьирует от 2.9 (*N.lini* Ponomarenko et al., 2012) до 24 мм (*Conexicoxa stabilis* (Tan, Ren et Liu, 2005)), отношение длины жука к его ширине – от 2 до 3.

Покровы *Notocupes*, как и у большинства архостемат, несут округлые бугорки разного размера от мелких до крупных. Считается, что бугорки служат дополнительным укреплением покровов, склериты при таком способе упрочнения сохраняют гибкость относительно друг друга (Пономаренко, 1969; Tan et al., 2012). В настоящей работе особое внимание было уделено именно покровам *Notocupes*, так как ранее на этой группе они не были подробно изучены. Проведенные на ископаемом материале исследования показали, что у более древних триасовых и ранне юрских видов бугорки гомономные, т. е. одинаковой формы и размера по всему телу (например, триасовый *Rh. rostratus* (рис. 86, в) или юрский *Rh. issykkulensis* (рис. 80, а)). Бугорки у этих видов никогда не превышают 0.04 мм в диаметре. Только у *Rh. cellulosus* обнаружено два типа бугорков (рис. 79, а). У более молодых, средне-поздне юрских и меловых видов два типа бугорков: более мелкие и более крупные (например, юрский *B. nigrimonticola* (рис. 61, ж) или меловой *N. excellens* (рис. 48, в)), причем размер бугорков часто превышает 0.04 мм. У единственного исследованного в данной работе позднемелового *B. caducus*, как и у современных Archostemata, выявлено три типа бугорков (рис. 10, в; рис. 63, ж). Крупные бугорки могут покрывать голову (кроме затылка, чтобы обеспечить подвижность), вогнутые части II-IV стернитов брюшка и весь V стернит. Размер бугорков варьирует от 0.02 до 0.06. Расстояние между бугорками на участках с крупными бугорками от 0.03 и меньше. Плотность бугорков, т.е. их количество на мм², варьирует от 174



Рис. 10. Разнообразие покровных бугорков на теле исследованных родов жуков: а – *Rh. oxurugus*, покрытый бугорками одного типа; б – *N. caudatus*, покрытый бугорками двух типов; в – *B. caducus*, покрытый бугорками трех типов.

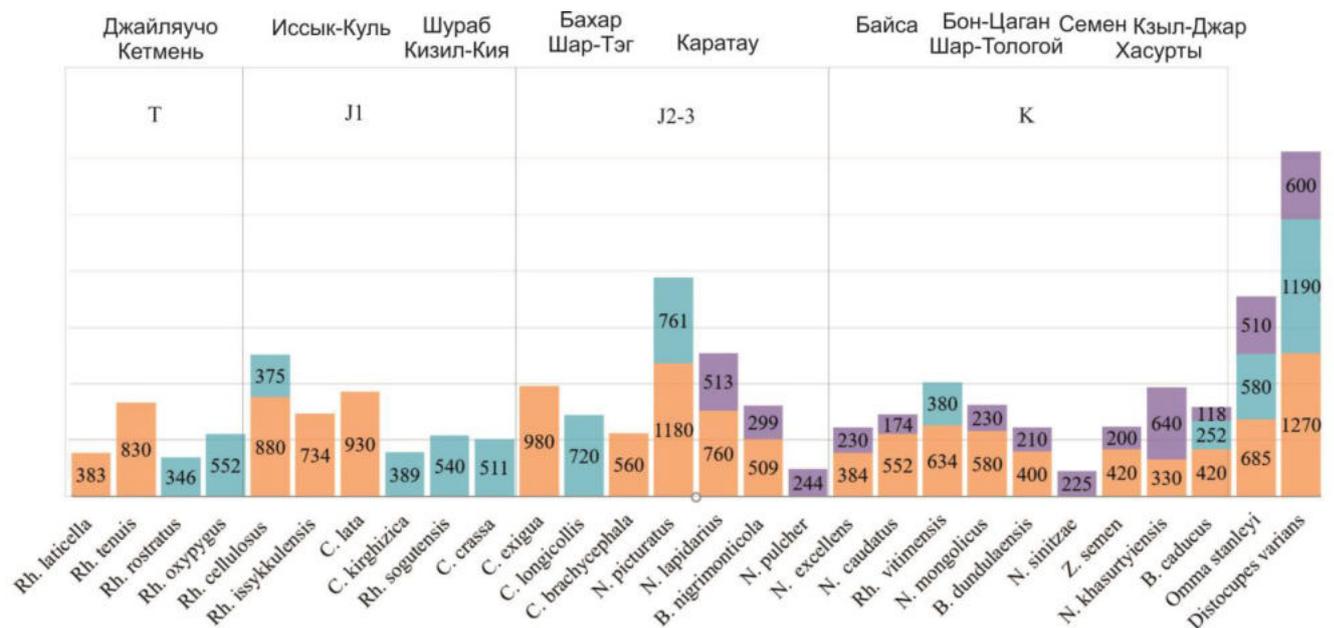


Рис. 11. Размер и плотность бугорков на теле исследованных Archostemata по периодам. Желтым закрашены триасовые виды, красным – раннеюрские, синим – средне-позднеюрские, зеленым – меловые. Здесь и далее оранжевые столбцы обозначают плотность мелких (0.01-0.02 мм в диаметре) бугорков, голубые – плотность средних (0.02-0.04 мм в диаметре) бугорков, фиолетовые – плотность крупных (0.04-0.07 мм в диаметре) бугорков. Названия местонахождений подписаны над найденными там видами.

бугорков у вида *N. caudatus* (рис. 10, б; рис. 41, д) на участке с крупными бугорками до 1180 буг/мм² у *N. picturatus* (рис. 39, б) на участке с мелкими бугорками. Наблюдается эволюционная тенденция от более базальных жуков, покрытых одним типом мелких или средних бугорков, к более продвинутым, покрытым чаще всего двумя типами бугорков, один из которых крупный (Рис. 11).

Поскольку ископаемый материал показал вариабильность по составу кутикулярных бугорков, было проведено дополнительное исследование покровов современных Cupedidae. Для

исследования были взяты виды *Distocupes varians* (Cupedinae), *Omma stanleyi* (Ommatinae) и *Priacma serrata* (Cupedinae). Тело *D. varians* и *O. stanleyi*, как и подземеловой *B. caducus*, покрыто бугорками трех размеров. Однако, характер их расположения у первых двух несколько отличается от последнего. Крупные бугорки расположены вдоль переднего края стернита и в его средней части; вдоль заднего края стернита и тонкой поперечной полосой, разделяющей две области с крупными бугорками, расположены бугорки среднего размера; мелкие бугорки просматриваются латерально в треугольных вдавлениях наподобие ископаемых *N. excellens* или *N. caudatus* (рис. 12, а, з). В отличие от *Distocupes* и *Omma*, *P. serrata* покрыты всего двумя типами бугорков, мелкие бугорки покрывают только заднюю часть стернита (рис. 12, б).

Чешуйки, покрывающие тело современных Archostemata, имеют разную форму в зависимости от размера бугорка, к которому они прикреплены. Крупные бугорки несут широкие чешуйки (рис. 12, г, е, к), бугорки среднего и мелкого размеров *Distocupes* и *Omma* покрыты более вытянутыми и тонкими чешуйками (рис. 12, ж), мелкие бугорки *Priacma* несут тонкие волосовидные чешуйки (рис. 12, д).

Исследование покровов современных Archostemata позволяет предположить форму и размер чешуй, покрывавших вымершие виды. Жуки, покрытые только мелкими бугорками (*Rh. laticella*, *Rh. tenuis*), вероятно, были сплошь покрыты вытянутыми, возможно, волосовидными чешуйками по типу *Priacma*. Такое строение покровов можно считать более архаичными, характерным для триасовых и части юрских видов. Юрские и меловые виды *Notocupes* и *Brachilatus*, покрытые двумя типами бугорков, крупными и мелкими, вероятно несли более широкие чешуйки как у *Omma* или *Distocupes* и такой тип покровов можно считать более продвинутым. В пользу того, что покровы триасовых *Rhabdocupes* напоминали таковые у *Priacma*, свидетельствует и то, что у них посередине бугорков можно найти отверстия, которые можно идентифицировать как место крепления покровных чешуй (Strelnikova, Yan, 2023, fig. 7b). Изучение этого признака на современном материале показало, что у *Priacma* чешуйки также крепятся в середине бугорка (рис. 12, г, д), тогда как у *Distocupes* и *Omma* они крепятся в задней части бугорка (рис. 12, е, ж, к). С внутренней стороны стернита можно найти отверстия, соответствующие бугорку снаружи (рис. 12, и).

В результате изучения морфологии виды изначального рода *Notocupes* удалось разделить на четыре рода: *Rhabdocupes* Ponomarenko, 1966, *Conexicoxa* Lin, 1986, *Notocupes* и *Brachilatus* Strelnikova et Yan, 2023 (см. гл. 5. Систематическая часть). Изучение кутикулярных бугорков на теле также показало, что этот признак может быть использован как диагностический для определения родов. Например, все исследованные виды *Conexicoxa* покрыты бугорками одного размера, не больше 0.04 мм в диаметре, оба исследованных вида *Odontomma* (*O. patula* и

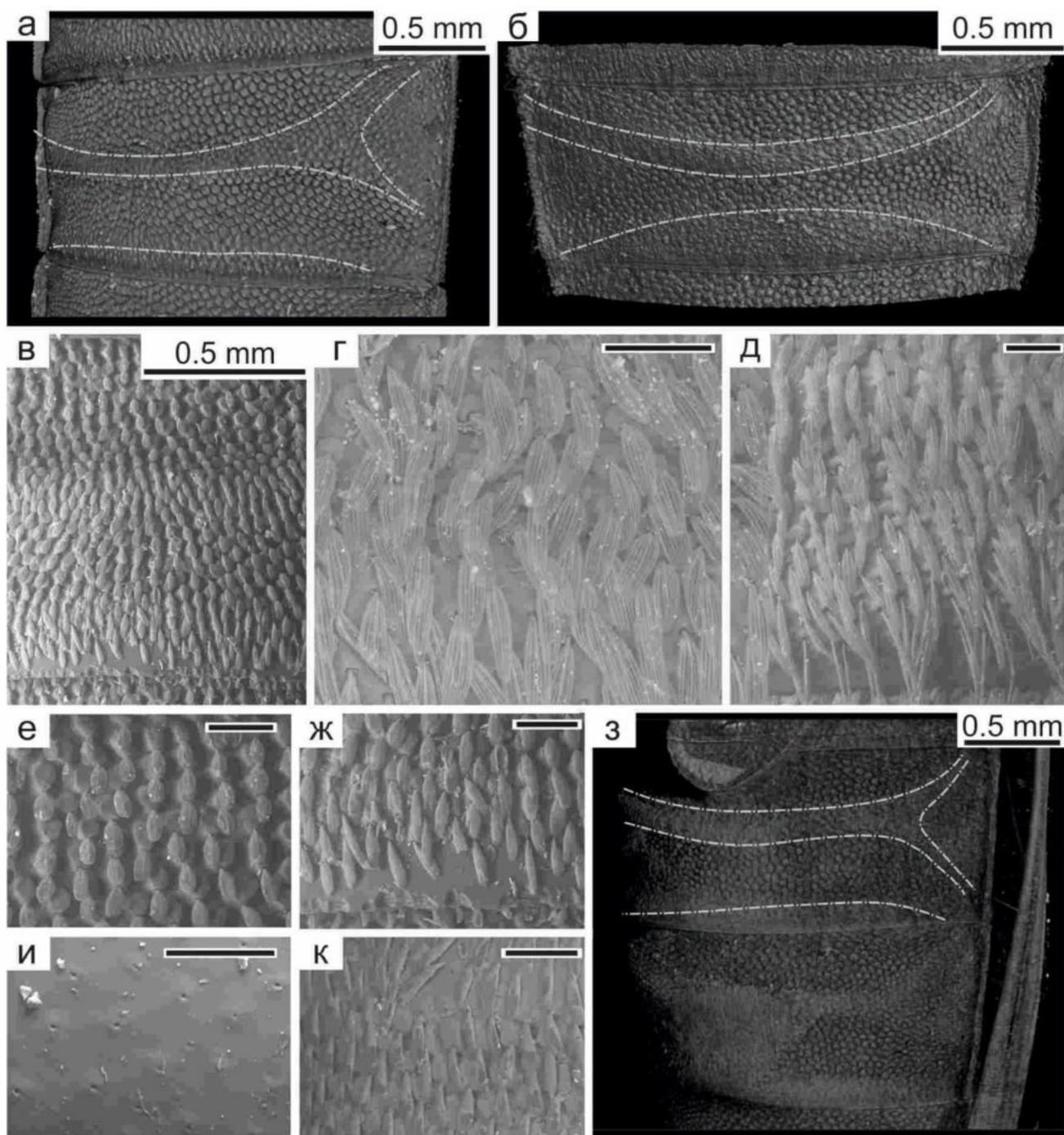


Рис. 12. Покровы современных Archostemata: а, в, е, ж, и – *Omma stanleyi*: а – стернит брюшка, снятый в томографе; в – SEM-фото покровных чешуй; е – SEM-фото широких чешуй, сидячих на больших бугорках; ж – SEM-фото узких чешуй на бугорках среднего размера; и – SEM-фото внутренней поверхности стернита брюшка; б, г, д – *Priacma serrata*: б – стернит брюшка, снятый в томографе; г – SEM-фото чешуй, сидячих на крупных бугорках; д – SEM-фото двух типов чешуй и бугорков; з, к – *Distocupes varians*: з – стерниты брюшка, снятые в томографе; к – SEM-фотография чешуй, сидячих на крупных бугорках. Точкой-тире обрисован рельеф стернита. Длина масштабной линейки 0.1 мм, если не указано обратное.

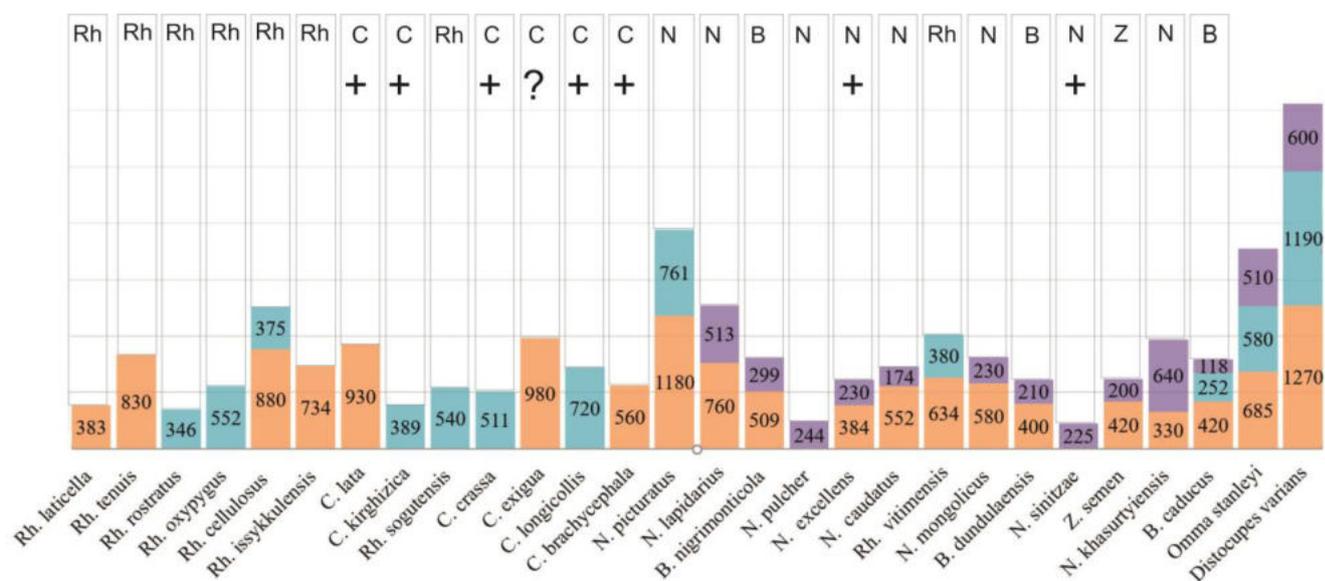


Рис. 13. Вариабельность размера и плотности бугорков у разных исследованных родов Archostemata. Обозначения: В – *Brachilatus*; С – *Conexicoxa*; N – *Notocupes*; O – *Odontomma*; Rh – *Rhabdocupes*; Z – *Zygadenia*. Зеленым закрашены виды рода *Rhabdocupes*, синим – *Notocupes*, желтым – *Conexicoxa*, фиолетовым – *Brachilatus*, красным – *Odontomma*, серым – *Zygadenia*. Плюсом обозначены виды, у которых жилки 2 и 3 сливаются перед впадением в вершину надкрылья, вопросительный знак обозначает не точное определение слияния перед впадением в вершину жилок 2 и 3.

O. sulcatum) покрыты только крупными редкими бугорками, *Brachilatus* покрыты двумя, а иногда и тремя разными типами бугорков, тогда как *Rhabdocupes*, наоборот, покрыты одинаковыми по размеру бугорками, кроме вида *Rh. cellulosus* (рис. 13). Полученные результаты указывают на целесообразность дальнейшего изучения покровов ископаемых Archostemata и могут быть полезны при определении неполных экземпляров, на которых отсутствует часть диагностических признаков, например, отпечатков без головы и пронотума.

Голова *Notocupes* прогнатно ориентирована относительно пронотума, прямоугольная, не сужающаяся вперед или назад (рис. 14, д, е, з, и), овальная (рис. 14, в, г) или обратнотрапециевидной формы (рис. 14, а, б); не обрывается резко за глазами, как у *Cupedinae*, а продолжается, либо резко сужаясь, образуя «шеевидную перетяжку» (рис. 14, в, г), либо не сужаясь вовсе. Отношение длины тела к длине головы – 5.3-6. Отношение длины головы к ее ширине – от 1 до 1.5, реже больше (например, у видов *N. diazromerali* и *C. siniestri*). Длина головы впереди глаза и позади них относительно диаметра глаза может быть длиннее, короче или равна ему. Темя разделено продольной бороздой (рис. 14, ж). На голове может присутствовать до трех пар бугров: супраантенальные (P1, supraantennal protuberance), супраокулярные (P2, supraocular protuberance) и постеромезальные (дорсальные) (P3, posteromesal protuberance). Бугры на голове

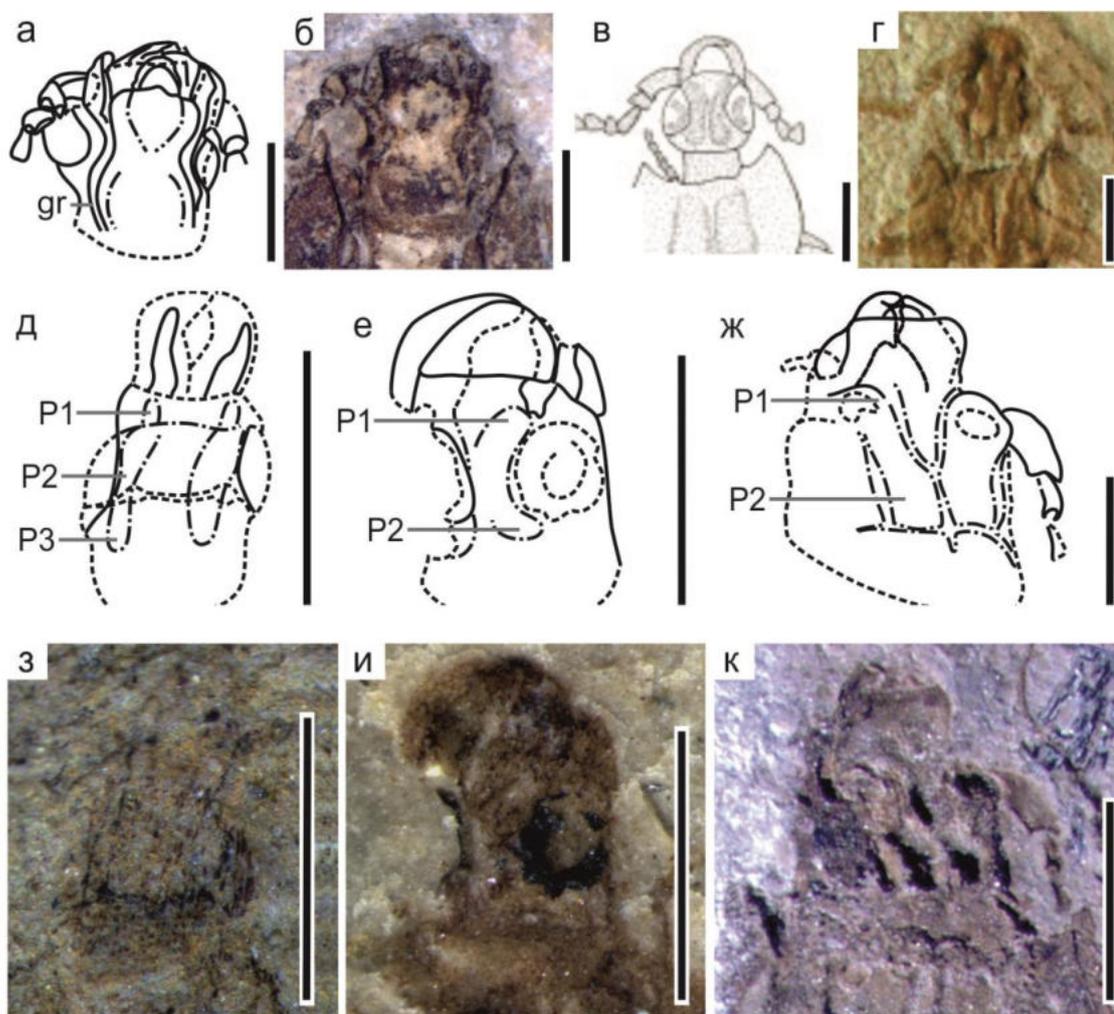


Рис. 14. Морфология головы *Notocupes* и *Rhabdocupes*: а-б – обратнотрапецевидная голова *N. excellens*: а – рисунок, б – фото; в-г – округлая голова *N. alienus*: в – рисунок (из Tan, Ren, 2006, с изменениями), г – фото (из Kirejtshuk, 2020, с изменениями); д, з – прямоугольная голова *Rh. laticella*: д – рисунок, з – фото; е, и – прямоугольная голова *Rh. tenuis*: е – рисунок, и – фото; ж, к – голова *N. caudatus*: ж – рисунок, к – фото. Условные обозначения здесь и далее: gr – борозда для вкладывания антенны; P1 – супраантенальный бугор; P2 – супраокулярный бугор; P3 – постеромезальный бугор.

названы по аналогии с современным *Tetraphalerus bruchi* (Beutel et al., 2008). Голова рецентных *Cupedinae* покрыта сильно выпирающими буграми, тогда как у *Ommatinae* голова более гладкая и бугры выражены в меньшей степени. У *Notocupes* рельеф головы омматиного типа. Супраантенальные бугры мелкие, иногда имеют вид шипика, прикрывают основания антенн, возможно не развиты у *Brachilatus*. Супраокулярные бугры известны для всех описанных видов, крупные и имеют более или менее округлую или эллипсоидную форму (рис. 14, ж, к). У более древних видов *Conexicoxa* и *Notocupes* P1 и P2 слиты в единый X-образный бугор (рис. 14, в, г, е, и), у более молодых видов (*C. brachicephala*, *N. caudatus*, *N. excellens*) крупный P2 явно обособлен

от мелкого P1. Постеромезальные бугры не выражены или у *Rhabdocupes* входят в состав единого валика, образованного всеми тремя парами бугров (рис. 14, д, з). Наблюдается тенденция: у более древних видов бугры сливаются, образуя валики, тогда как у более молодых видов все бугры обособлены, P3 часто не развит.

Глаза, как правило, крупные, выступают за края головы, расположены латерально (рис. 14, а-г, д, з) или несколько сдвинуты на дорсальную сторону (рис. 14, е, и). У видов, изначально выделенных в род *Amblomma*, так же описаны глаза средних размеров. Для конкретизации размеров глаз и их сравнения на всех доступных образцах было рассмотрено отношение ширины головы без глаз к диаметру глаза. Чем больше это значение, тем меньше диаметр глаза. Полученные значения варьируют от 2-х до 5-ти.

Верхняя губа, отчетливая, как правило, выступает вперед, прямоугольной формы (рис. 14, ж, к). Передние углы не округлые. Отмечено, что верхняя губа у амбломмы явственно уже клипеуса, передний край верхней губы отчетливо выпуклый (Tan et al., 2012). Мандибулы хорошо развиты, крупные, обычно выступают вперед из-под верхней губы, с прямыми или изогнутыми внутренними краями. На мандибулах может быть от 1 до 3 зубцов. По строению мандибул разделяют современные роды Cupedidae. Внутри исследованной группы жуков наблюдается два варианта строения мандибул – горизонтально ориентированные, находящиеся друг на друга как ножницы, характерные для Cupedinae (*Rh. laticella* (рис. 14, д, з), *Rh. minisculus* (рис. 15, в), *C. psilata*, *C. stabilis*), или вертикально ориентированные, развернутые на 90° относительно головы, как у Ommatinae (*N. caudatus* (рис. 14, ж, к), *N. excellens* (рис. 14, а, б), *Rh. rostratus*, *Rh. tenuis* (рис. 14, е, и)).

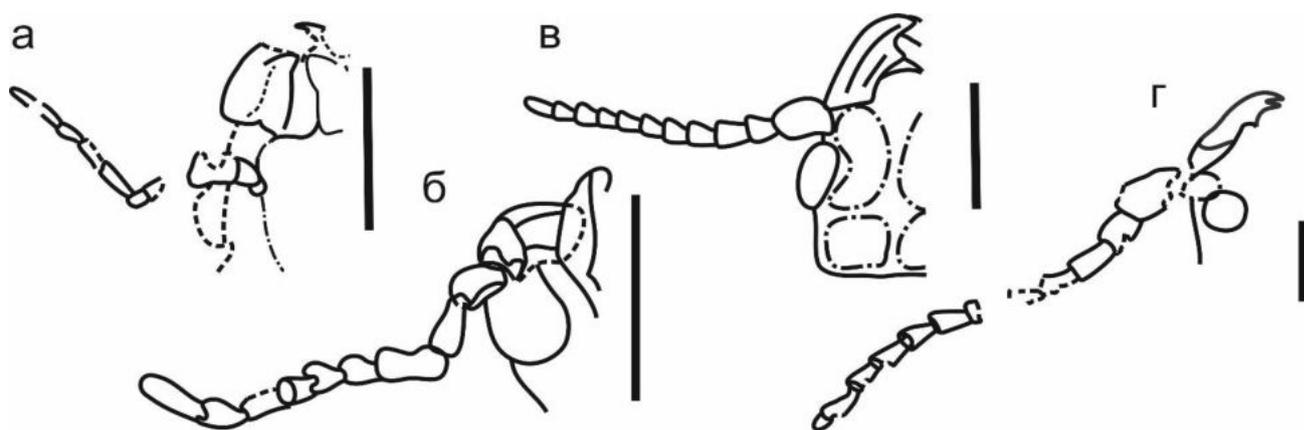


Рис. 15. Морфология антенн *Notocupes*, *Rhabdocupes* и *Brachilatus*: а – *N. pulcher*; б – слабо четковидные *N. excellens*; в – слабо пильчатые *Rh. minisculus*; г – нитевидные *B. nigrimonticola*.

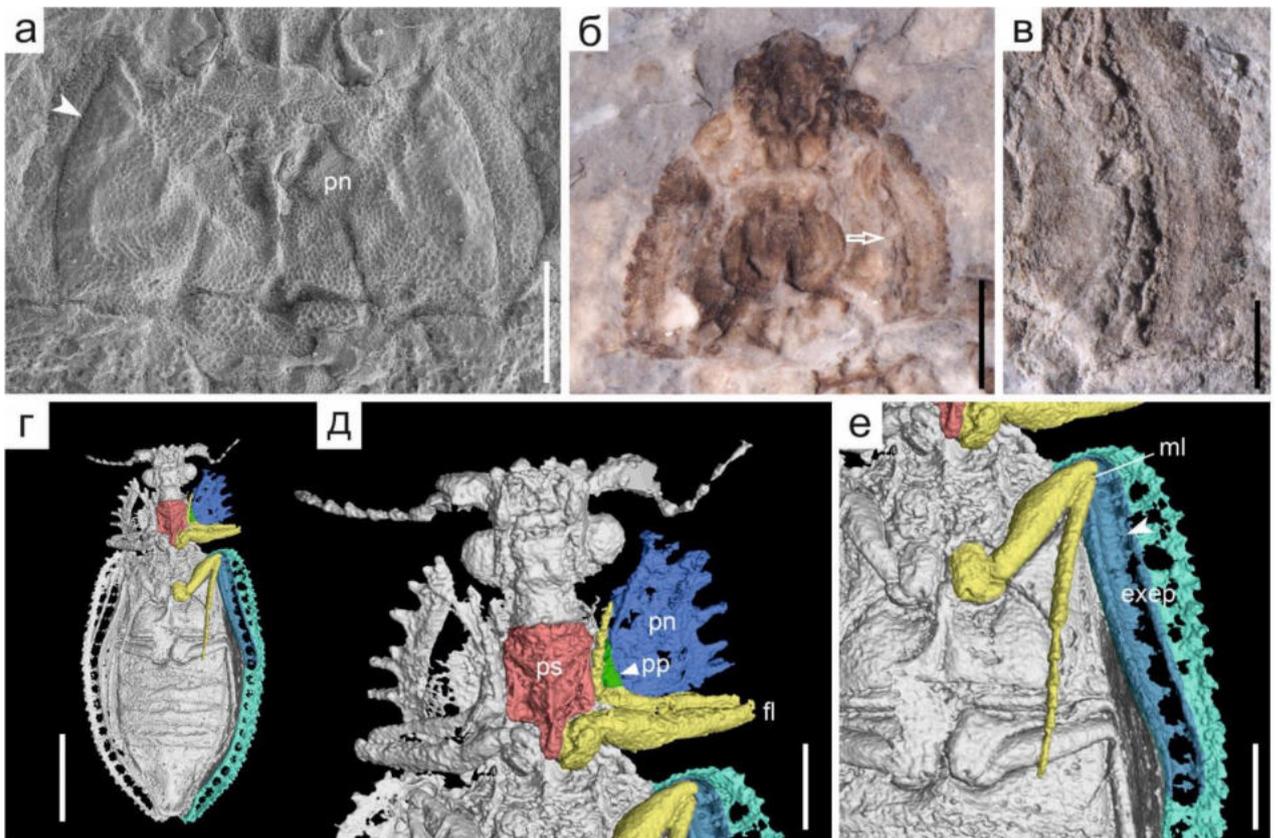


Рис. 16. Некоторые диагностические признаки исследованной группы жуков: а – *B. spinosus* Li et Cai, 2023, пронотум; б – *N. robustus* Li et Cai, 2023, передняя часть туловища с дорсальной стороны, а-б – стрелка указывает на борозду для вкладывания антенны; в – *N. robustus* Li et Cai, 2023, дорсальная борозда для вкладывания антенны; г-д – микрофотографические реконструкции *Notocupes* sp., ВА202101 из бирманского янтаря: г – целый жук с вентральной стороны, д – передняя часть жука; е – борозда в основании эпиплевры для вкладывания голеней и лапок средних ног. Розовым выделен простернум (ps) с интеркоксальным отростком, разделяющим передние тазики, зеленым – проплевра (pp), образующая борозду для вкладывания передних лапок, желтым – конечности (передние (fl) и средние (ml)), синим – пронотум (pn), голубым – борозда для вкладывания средних голеней и лапок средних ног (exep), светло-голубым – внешний край эпиплевры. а-в из Li et al., 2023б, г-е из Li et al., 2023а.

Усиковые ямки крупные, не сближены между собой, чаще латерально расположенные, могут располагаться у переднего края глаза (рис. 15, б, г) или в непосредственной близости от мандибул, примыкая к ним (рис. 15, в). У некоторых видов, которые в ходе данных исследований были выделены в род *Brachilatus* (кроме *N. pulcher*), основания антенн несколько сдвинуты на дорсальную сторону головы (рис. 15, а). У этих же видов на пронотуме имеются продольные борозды, предположительно для вкладывания антенн (рис. 16, а, б, в). Антенны 11-члениковые, доходят до основания пронотума или немного заходят за него, скапус короткий и широкий,

сильно шире остальных антенномеров, педицеллюс в 1.5-3 раза короче скапуса, чаще короче третьего антенномера (рис. 15, в), может быть равен ему (рис. 15, б, г) или быть несколько длиннее его (*N. picturatus*, рис. 39, г-е), далее антенномеры либо последовательно укорачиваются друг за другом (Рис. 15, б-г), либо равны друг другу (*Rh. laticella*, *Rh. rostratus* (рис. 81)). У *N. pulcher* антенны не достигают основания пронотума. Антенны чаще всего нитевидные (рис. 15, г), также могут быть четковидными (рис. 15, б) или слабо пильчатыми (рис. 15, в). Из выше сказанного следует, что строение антенн демонстрирует большое разнообразие формы и длины антенномеров, поэтому выделить диагностические признаки рода по ним затруднительно, однако две характеристики, короткая длина антенн и их латеральное расположение на голове, сближает этих жуков с современными *Ommatinae*. На многих видах с вентральной стороны просматриваются борозды для вкладывания антенн, огибающие глаза (рис. 14, а, б). У современных *Archostemata* подобные борозды известны для омматин рода *Tetraphalerus*. Исключением стал род *Brachilatus*, в который вошли виды с основаниями антенн, сдвинутыми на дорсальную сторону головы, и антеннами, вкладывающимися в борозду на пронотуме (рис. 16, а, б, в).

Пронотум может быть почти прямоугольной формы (рис. 17, ж), трапециевидный, сужающийся вперед и не сужающийся назад (рис. 17, з), или овальный, сужающийся и вперед, и назад (рис. 17, а, и). Ширина пронотума больше его длины в 1.5-2 раза. Наибольшая ширина пронотума хотя бы немного превышает его ширину на переднем крае. Максимальная ширина пронотума – в задней трети. Отношение ширины пронотума к ширине головы варьирует от 2.2 до 3.1. Передние углы пронотума не оттянуты вперед (рис. 17, з), слабо (рис. 17, е, ж) либо значительно оттянуты, доходя до середины глаз (рис. 17, б, д, и). У видов *N. alienus* (рис. 14, в, г) между передними углами пронотума просматриваются два заостренных шипика. Задний край пронотума прямой (рис. 17, б, г, и) или плавно закруглен (рис. 17, а, е). Сильно поперечная форма пронотума и оттянутые вперед передние углы не характерны для современных архостемат, это особенность строения исследованной группы жуков. Диск пронотума с двумя вытянутыми буграми, разделенными продольной бороздой. Бугры могут быть прямоугольными (рис. 17, ж), овальными с зауженным задним краем так, что вместе образуют сердцевидное возвышение (рис. 17, з) или просто овальными (рис. 17, а, г, е, и). В задней части пронотума валикообразное возвышение. Боковые стороны пронотума иногда зазубрены – несут крупные бугорки (рис. 17, б, е, ж, з). Длина пронотума может быть немного короче длины головы вместе с мандибулами (например, у видов, описанных изначально в род *Amblomma*), равна ей (*B. oculus*, *C. martinclusas*) или, чаще всего, длиннее (*B. nigrimonticola* (рис. 61-62), *N. diazromerali*).

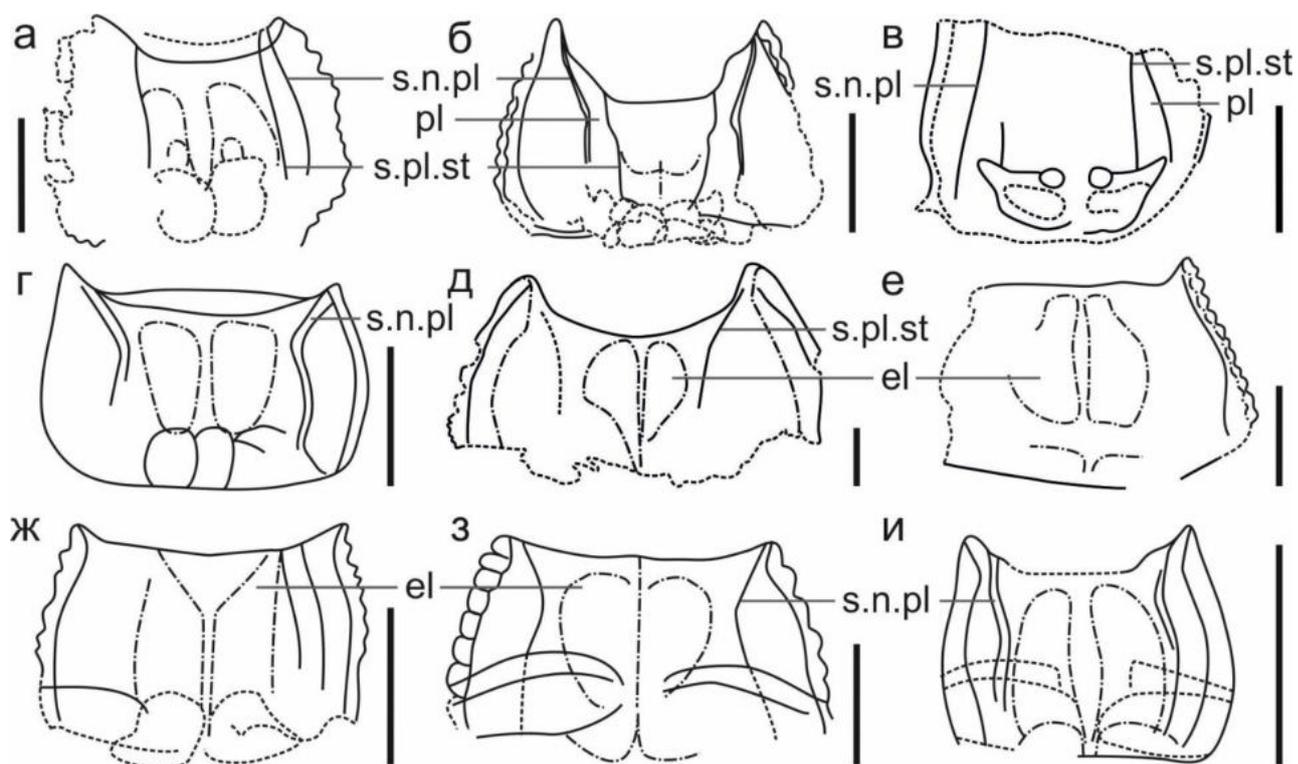


Рис. 17. Морфология пронотума и простернума: а – *N. pulcher*, округлый с вырезанным передним и плавно загнутым задним краем; б – *N. excellens*, округлый без вырезанного переднего края, с сильно оттянутыми вперед углами и с прямым задним краем; в – *Rh. vitimensis*, с сужающейся кпереди проплеврой; г – *N. elegans*, округлый с прямым задним краем; д – *B. nigrimonticola*, округлый с передней вырезкой и сильно оттянутыми вперед передними углами; е – *N. caudatus*, с округлым дорсальным бугром; ж – *Rh. protensus*, прямоугольный без оттянутых вперед углов и прямоугольным дорсальным бугром; з – *C. epicharis*, трапецевидный с сердцевидным дорсальным бугром; и – *N. picturatus*, округлый с округлым дорсальным бугром. Условные обозначения: el – дорсальный бугор пронотума; pl – плевра; s.n.pl – нотоплевральный шов; s.pl.st – плевростернальный шов.

Морфология пронотума исследованных жуков демонстрируют большое разнообразие признаков, по которым их возможно разделить на разные роды. Например, прямоугольный пронотумом с не или почти не оттянутыми вперед передними углами и прямоугольными дорсальными буграми характерны для близкого к *Notocupes* роду *Rhabdocupes*. Надкрылья этих двух родов, по-видимому, одинаковые, а диагностические признаки, разделяющие эти два рода устарели и не применимы к группам в их современном составе. Это позволило перенести часть видов *Notocupes* в *Rhabdocupes* (Strelnikova, Yan, 2023; см. гл. 5. Систематическая часть).

Простернум чаще прямоугольный (рис.17, б), реже квадратный (например, *B. longicoxa*), обычно примерно вдвое длиннее передних тазиков. Перед передними тазиками возможны резкие

шиповидные возвышения (например, у видов *B. nigrimonticola* (рис. 61) и *N. pulcher* (рис. 57)). Нотоплевральный шов может быть практически прямым (рис. 17, а), несколько скошенным наружу в задней части (рис. 17, в) или изгибаться V-образно в передней трети (рис. 17, б, г, з, и). Плевростернальный шов простирается к передним тазикам под углом (рис. 17, д) или более или менее прямой (рис. 17, а, б, в). Проплевра чаще не сужается вперед, изогнута в передней части (рис. 17, б, г, и), реже более или менее треугольной формы, сужена вперед (рис. 17, в) или хотя бы едва сужена вперед (рис. 17, а). Предполагается, что вдоль плевры могла находиться борозда для вкладывания передних лапок (Li et al., 2023б; рис. 16, д). Интеркоксальный отросток полностью разделяет тазики (рис. 7, г; рис. 16, г, д) или нависает над смежными тазиками, не доходя до их заднего края (*Rh. laticella*, рис. 82, б). Однако, у большинства видов этот признак не просматривается из-за неполной сохранности, поэтому он не рекомендуется в качестве диагностического для разделения родов или видов.

Мезовентрит разделен продольным и поперечным швами на преэпистерн и постэпистерн. Средние трохантины маленькие, сдвинуты к переднему боковому углу тазиков (рис. 18). У более поздних форм среднегрудь гораздо короче заднегруды (Пономаренко, 1969). Мезовентрит на отпечатках часто перекрывается надкрыльями и сохранился лишь у небольшого количества видов исследованной группы, поэтому тут диагностические признаки выделить не удалось.

Метавентрит чаще поперечный, его ширина явно больше длины (рис. 18, а), реже лишь немного больше (рис. 18, в) или равна ей (рис. 18, г), с хорошо выраженными продольным и паракоксальным швами. Паракоксальный шов может достигать задних углов метавентрита (рис. 18, а, б, г) или не достигать их, сливаясь с задним краем метавентрита (рис. 18, в). Метавентрит сужается вперед в 1.6-3 раза. Преэпистерны гораздо больше постэпистернов, метанэпистерн узкий, обычно почти полностью спрятан под эпиплевру. Метатрохантин почти равен по размерам постэпистернам и тянется вдоль всего переднего края задних тазиков (Пономаренко, 1969; Lawrence et al., 2011).

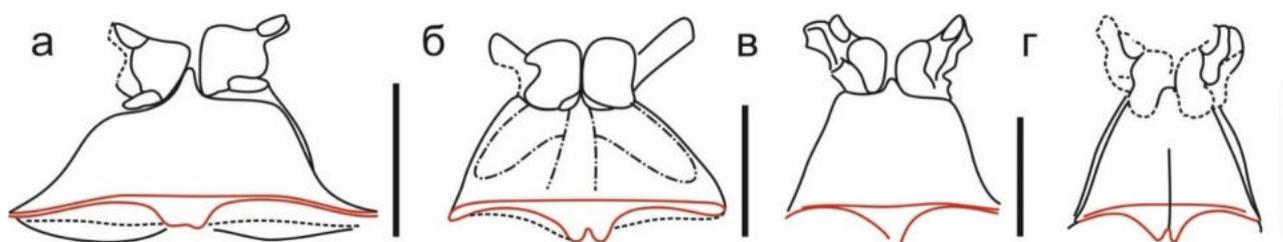


Рис. 18. Строение метавентрита: а – *C. crassa*, широкий; б – *N. excellens*, сильно сужающийся вперед; в – *Rh. oxypugus*, с паракоксальным швом, не достигающим заднего края метавентрита; г – *Rh. issykkulensis*, почти равный в длину и ширину. Красным выделены паракоксальный шов и задний край метавентрита.

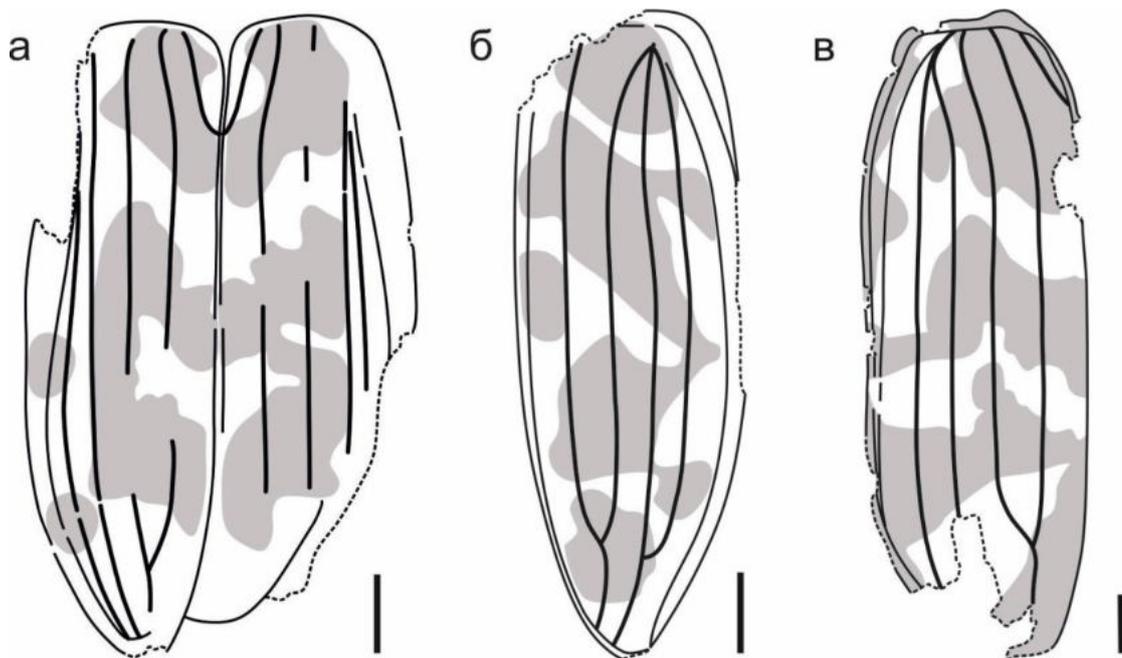


Рис. 19. Варианты рисунка на надкрылье исследованных жуков: а – *Rh. vitimensis*; б – *Z. sibirica*; в – *Z. semen*.

Щиток чаще треугольный (например, у *C. khetanensis* или у *B. nigrimonticola*), реже пятиугольный с закругленными углами (у *B. viridis*, *N. excellens* и *N. caudatus*).

У большей части видов исследованной группы рисунок на надкрыльях не сохранился, хотя для некоторых видов известен рисунок в виде темных пятен или полос. Так, например, у вида *Rh. vitimensis* (рис. 19, а) на надкрыльях в сложенном состоянии просматриваются три V-образных темных пятна и мелкие пятна по внешнему краю надкрылья, у *Z. sibirica* (рис. 19, б) рисунок на надкрыльях в виде четырех поперечных перевязей неправильной формы, у *Z. semen* надкрылья в основном темные, с 3-мя тонкими светлыми поперечными перевязями (рис. 19, в).

Эпиплевра у *Notocupes* может иметь два варианта строения. У большей части видов она плавно загнута на всем протяжении (рис. 20, б, в), но у некоторых видов эпиплевра прямая (рис. 20, а, г). Такие виды порой демонстрируют несколько отличающуюся от *Notocupes* морфологию не только формы надкрылья, но и пронотума, что позволило их выделить в другой род *Rhabdocupes*, имеющий прямой эпиплевральный край и прямоугольный пронотум. Такое перераспределение видов позволило уточнить диагностические признаки надкрылий этих двух родов. У *Rhabdocupes* это неширокие надкрылья с прямым эпиплевральным краем и параллельными эпиплевральному краю жилками 2 и 3, которые никогда не сливаются перед впадением в вершину надкрылья (рис. 20, а; рис. 38, в; рис. 85, 89). Для *Notocupes* характерны округлый пронотум, плавно загнутый эпиплевральный край и жилки 2 и 3, которые могут изгибаться и сливаться перед впадением в вершину надкрылья (рис. 20, в; рис. 68-70; рис. 76).

Кроме того, среди *Notocupes* описано несколько видов с прямым эпиплевральным краем, которые не могут быть помещены в *Rhabdocupes* по наличию пронотума округлой формы и ярко выраженного плеча надкрылья. Эти виды были выделены в отдельный новый род *Brachilatus* (Strelnikova, Yan, 2023б; рис. 20, г), который отличается от трех других родов не только формой надкрылья, но и характеристиками антенн, рельефа головы и кутикулярных покровов тела. Такое деление *Notocupes* позволяет частично решить вопрос с идентификацией изолированных надкрылий. Надкрылья с рассматриваемым жилкованием с загнутым эпиплевральным краем могут принадлежать родам *Notocupes*, *Conexicoxa* или *Rhopalomma*, тогда как надкрылья с таким же жилкованием и прямым эпиплевральным краем определяются в *Rhabdocupes* или *Latocupes*, если плечо надкрылья выражено слабо, либо в *Brachilatus*, если плечо ярко выражено. Можно предположить, что уточнение морфологии надкрылий близких к *Notocupes* родов позволит доказать принадлежность изолированных надкрылий к той или иной группе. Это снимет необходимость использовать формальный таксон. Если будет обнаружен таксон, объединяющий все роды с похожими на *Notocupes* надкрыльями, то надкрылья *Zygodenia* переместятся на уровень этого таксономического ранга.

У части видов верхняя треть эпиплеврального края зазубрена (например, *N. excellens* (рис. 48)). Единственный из исследованных видов, у которого эпиплевральный край сильно зазубрен по всей длине – это *N. patulus* (рис. 104). Кроме необычного края надкрылья, для этого жука характерна нетипичная для *Notocupes* широкая и в основании, и на вершине эпиплевры. Необычное строение эпиплевры позволило вынести его из группы исследованных родов и перенести вид в род *Odontomma* (см. гл. 5.6. *Odontomma patula* (Ponomarenko, 1985)). У жуков исследованных родов эпиплевра не менее, чем в 4.5 раза уже надкрылья (*Rh. rostratus*, *Rh. cellulosis* (рис. 79, 86)), у видов с узкой эпиплеврой это значение может достигать 18 (*Rh. laticella* (рис. 82, в)). Эпиплевра сужается к вершине в 1.5-7.5 раз. В основании эпиплевры отмечена борозда для вкладывания средних голеней и лапок, что может служить еще одной апоморфией *Notocupedidae*, если семейство будет выделено (Li et al., 2023а; рис. 16, е).

Плечо надкрылья может быть покатое, слабо выраженное (рис. 20, а, б), или прямое сильно выраженное (рис. 20, г), этот признак стал диагностическим для определения видов нового рода *Brachilatus*. Основание надкрылья может быть более или менее прямое (рис. 20, в) или округлое (рис. 20, б). Шовный край прямой. Вершина надкрылья чаще притупленная (рис. 20, а, в), иногда оттянута назад (*Z. alexrasnitsyni* (рис. 96)) или острая (*B. reticulatus*, рис. 67). Наибольшая ширина надкрылья за треть до его вершины. Отношение длины надкрылья к его наибольшей ширине варьирует от 1.4 (*C. martinclusas*) до 3.7 (*Z. simpsoni*). У большинства видов это значение около 3-3.5.

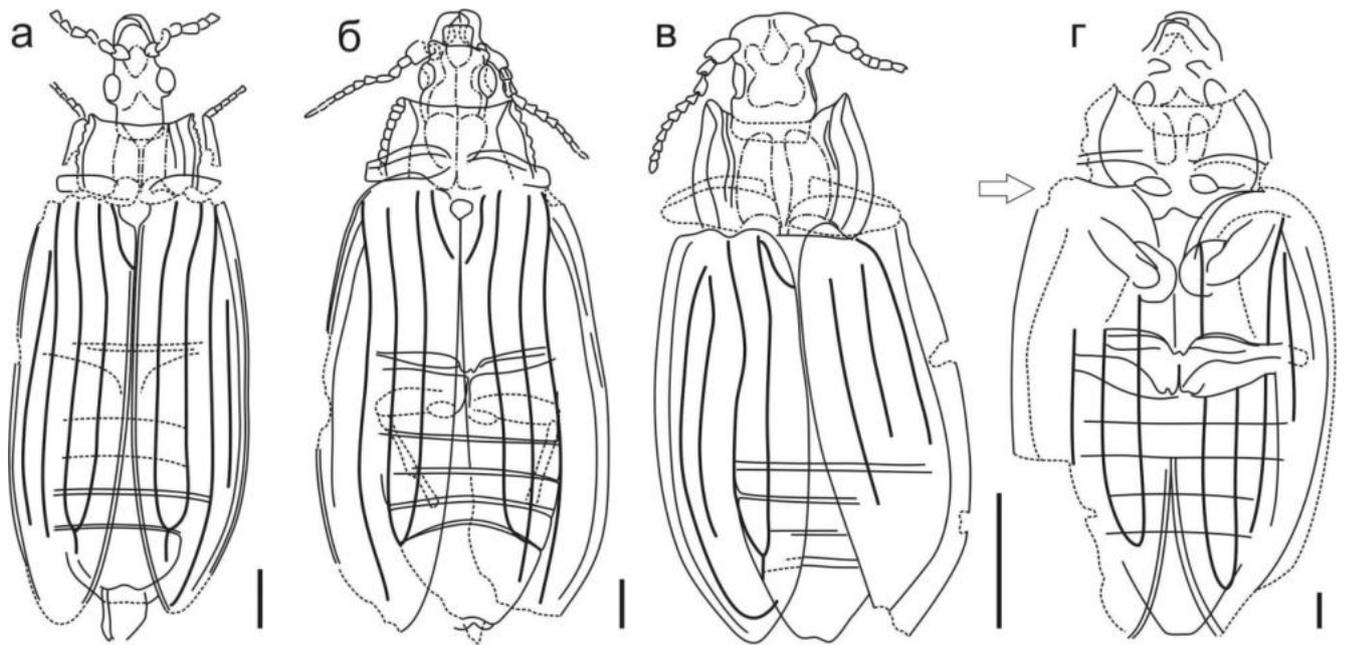


Рис. 20. Роды, ранее объединявшиеся в *Notocipes*: а – *Rhabdocupes protensus*; б – *Conexicoxa epicharis*; в – *Notocipes picturatus*; г – *Brachilatus longicoxa*. Стрелка указывает на плечо надкрылья.

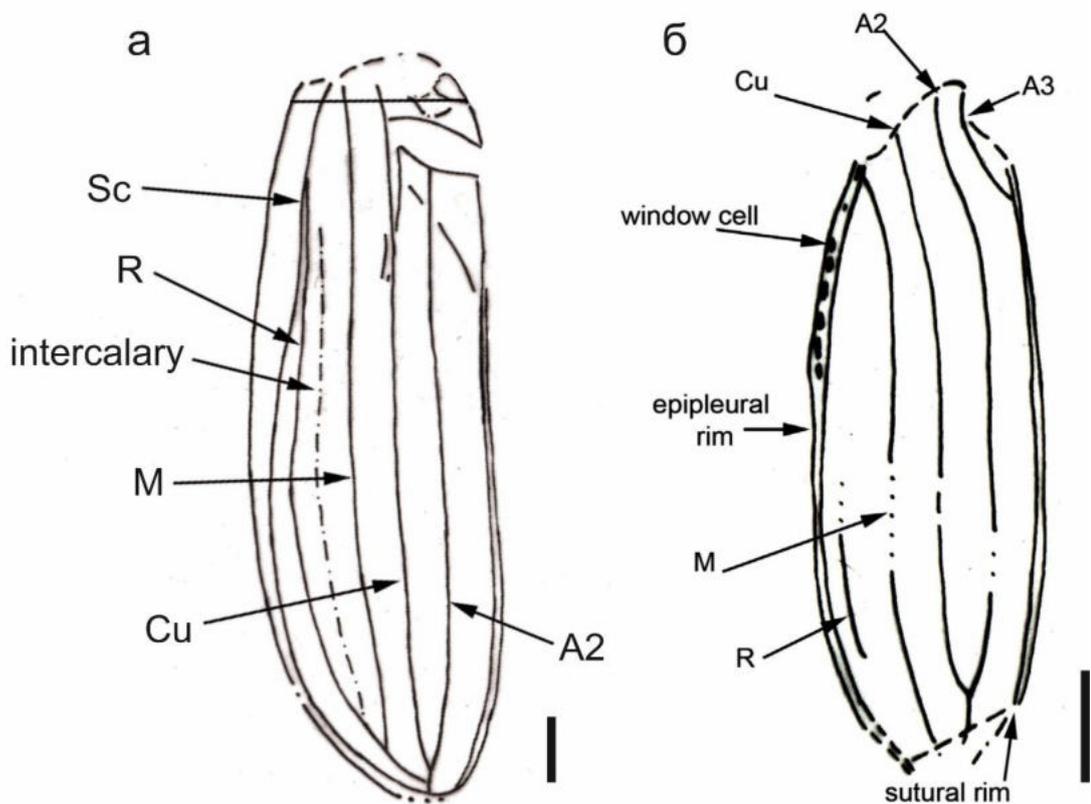


Рис.21. Жилкование надкрылий некоторых ископаемых Cupedidae: а – *Brochocoleus impressus* (из Jarzembowski et al., 2016, с изменениями); б – *Zygadenia liui* (из Jarzembowski et al., 2015).

В некоторых работах (Soriano, Martinez-Delclòs, 2006) можно встретить признак «место расхождения надкрылий», где описывается, в какой области относительно вершины надкрылья они расходятся по шовному краю. Этот признак сложно установить достоверно, так как при захоронении надкрылья расходятся неестественным образом, а для изолированных надкрылий этот признак определить невозможно.

Надкрылья имеют ячеистое строение, а также несут продольные жилки. На надкрылье просматривается, как правило, 4 жилки, пришовная и жилка, отделяющую эпиплевру. Некоторые авторы интерпретируют их как SC, R, M, Cu, A2, а укороченную пришовную как A3 (Jarzembowski et al., 2015, 2016; рис. 21). SC таким образом образует перегиб эпиплевры. Полная анальная жилка обозначена как A2 по аналогии с Tshekardocoleidae Rohdendorf, 1944, у которых поле между жилками CuP и A2 расширено близ основания и имеет 4-5 рядов ячеек, т.е. выглядит как поле с редуцированной продольной жилкой. A3 у всех известных жуков сильно укорочена, A4 образует шовный кант. Это объясняет интерпретацию третьей анальной жилки (Пономаренко, 1969). По мнению других авторов шовный край образует жилка A2, первой жилке соответствует A1, затем Cu, M и R, а наружный край образует жилка SC. Расположена ли эпиплевра снаружи SC или внутри, авторы не уточняются (Crowson, 1962).

До начала настоящей работы по переизучению *Notocupes* отсутствовала единая схема строения надкрылья и в частности жилкования (см. Актуальность темы исследования), поэтому автором было уделено особое внимание исследованию этого признака. Среди экземпляров, хранящихся в коллекциях ПИН РАН (34 вида) удалось выявить два типа жилкования надкрылий (рис. 22). Гомологию жилок ископаемых современным доказать практически невозможно, поэтому в данной работе жилки предлагается обозначать простой последовательностью чисел. Так первая жилка отделяет эпиплевру. Вторая и третья могут иметь общее основание, затем тянутся вдоль надкрылья либо более или менее прямо, либо изгибаясь. У некоторых видов жилки 2 и 3 соединяются перед впадением в вершину надкрылья (рис. 22, в, г), хотя у большей части жуков они впадают в вершину независимо друг от друга (рис. 22, а, б). Изучение внутривидовой изменчивости надкрылий у вида *N. elegans* (рис. 23) показало, что жилкование является видовым признаком, у всех экземпляров этого вида жилки 2 и 3 сливаются перед впадением в вершину надкрылья. Однако, надо учитывать, что жилка 2 часто плохо просматривается на надкрыльях, так как в этом месте надкрылье перегибается. Она либо попадает на перегиб, либо перекрывается эпиплеврой, что не позволяет использовать этот признак как основной диагностический для разделения родов. Представленные характеристики жилкования дополняют диагностические признаки родов: у надкрылий *Rhabdocupes* и *Brachilatus* жилки 2 и 3 не изгибаются и никогда не сливаются перед впадением в вершину надкрылья, тогда как у *Notocupes* и *Conexicoxa* эти жилки

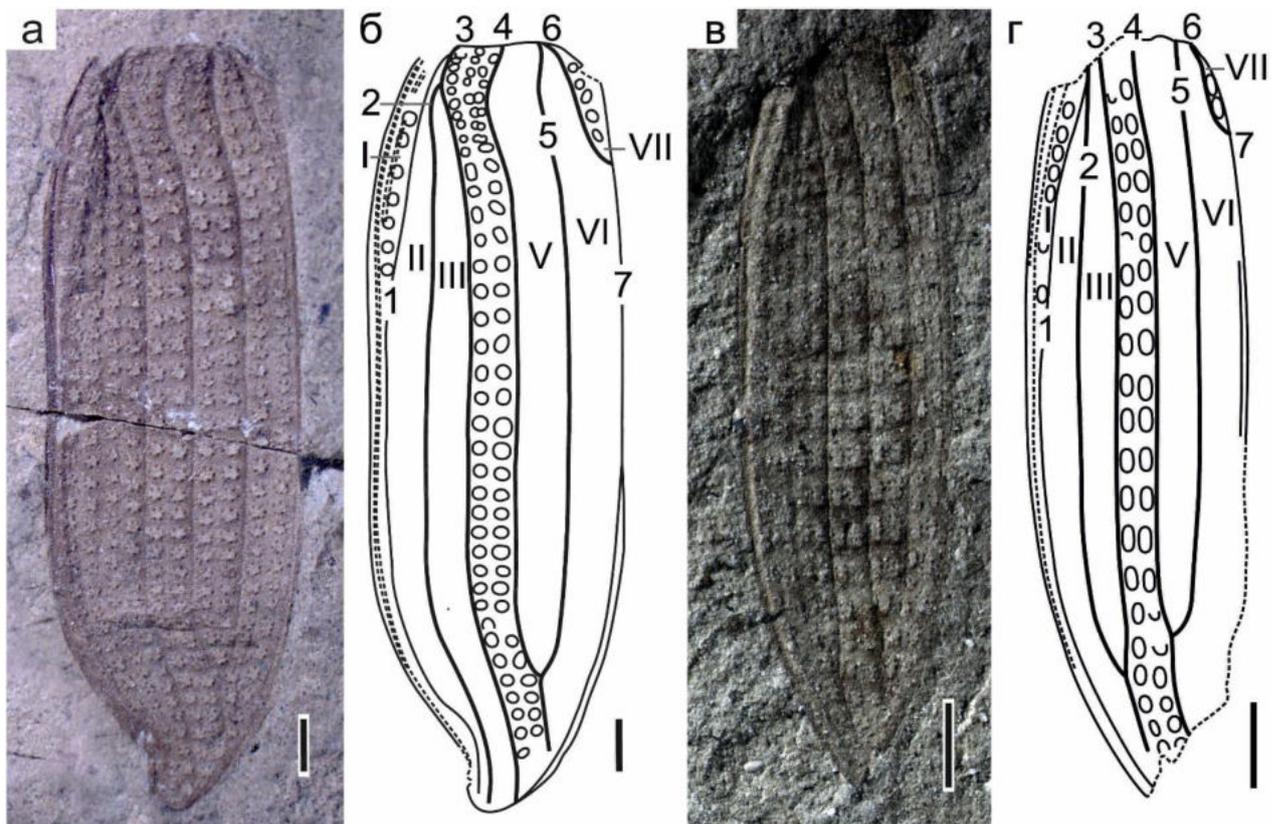


Рис. 22. Варианты жилкования надкрылий исследованных жуков: а-б – *Z. alexrasnitsyni*: а – фото, б – рисунок; в-г – *N. elegans*: в – фото, г – рисунок. Римскими цифрами подписаны поля, арабскими – жилки.

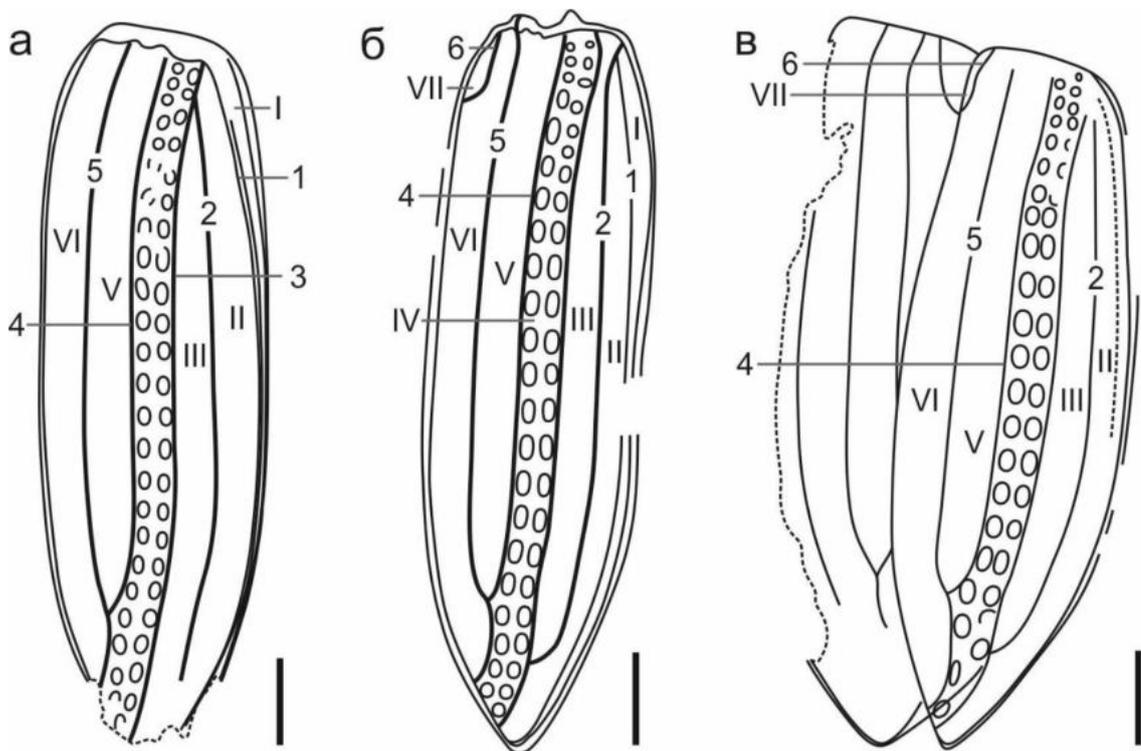


Рис. 23. Вариативность количества яиц в ряду на надкрылье у *N. elegans*: а – экз. ПИН, № 3559/1589; б – экз. ПИН, № 3559/1660; в) экз. ПИН, № 3790/280.

дугообразно изогнуты и имеют загибы на концах, а перед впадением в вершину надкрылья могут сливаться друг с другом. Слияние обсуждаемых жилок может быть обязательным и диагностическим признаком для рода *Conexicoxa*, т.к. описано для всех видов, кроме одного (*C. exigua*), у которого этот признак не просматривается (рис. 13, + и ?). Жилки 4 и 5 выходят независимо из основания надкрылья, но всегда соединяются перед впадением в вершину. Количество ячеек от места объединения жилок до вершины надкрылья – это диагностический видовой признак. Часто на надкрыльях также просматривается шестая пришовная жилка, которая отделяет верхний внутренний край надкрылья. Седьмая жилка образует шовный край. Промежуточные жилки подобны по форме основным, чаще слабо выражены, реже проявляются более ярко и почти неотличимы от основных (например, *Rh. tenuis*, рис. 24, а, г). Слабо выраженные промежуточные жилки не нарисованы на схемах надкрылья, сильно выраженные – нарисованы и имеют номера, заданные арабскими цифрами со штрихом, чтобы не сбивалась нумерация жилкования основных жилок. Промежуточные жилки часто проявляются у древних триасовых видов. Так, например, в триасовом местонахождении Джайляучо (Киргизия) у видов *Rh. laticella* и *Rh. tenuis* (рис. 24, а, г) на одном надкрылье может проявляться до четырех ярко выраженных промежуточных жилок. Причем типовые серии этих видов насчитывают шесть и восемь экземпляров соответственно, что позволяет судить о том, что это видовой признак. Подобное наблюдается и на некоторых других купедид из Джайляучо, например, *Platycupes reticulatus* Ponomarenko, 1966, *Asimma rara* Ponomarenko, 1966 и *Mesocupoides proporeius* Ponomarenko, 1969 (личные наблюдения автора). Гораздо реже промежуточные жилки проявляются у юрских или меловых видов исследованной группы жуков. Так, например, у вида *Rh. cellulosis* из нижнеюрского местонахождения Иссык-Куль (Киргизия) проявляется всего две ярко выраженных промежуточных жилки на одном надкрылье (рис. 24, б), а у *N. excellens* из нижнемелового местонахождения Байса (Забайкалье России) – всего одна (рис. 24, в). Промежутки между жилками в данной работе называются полями и обозначаются на рисунках римскими цифрами. Поле I соответствует эпиплевре. Оно может быть узким и едва заметным (рис. 20, а; рис. 21, б; рис. 23) либо сильно расширенным с полным рядом ячеек (рис. 63, а, в; рис. 102), либо с неполным лишь в передней части надкрылья (рис. 22). Характер эпиплевры варьирует от сильно сужающейся к вершине надкрылья (рис. 22, а, б) до почти не сужающейся (рис. 20, а, в). Для более простого анализа этого признака на переизученных образцах измерялось отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине: для *B. nigrimonticola* это отношение составляет 10, для *N. caudatus* – 1.3, для *Rh. vitimensis*, вида с промежуточным значением признака – 3.4. Абсолютные значения ширины эпиплевры не позволяют сравнивать этот признак более точно. Ширина зависит от размера жука и от ширины надкрылья или сохранности надкрылья (оно может быть деформировано, растянуто). Объективное сравнение

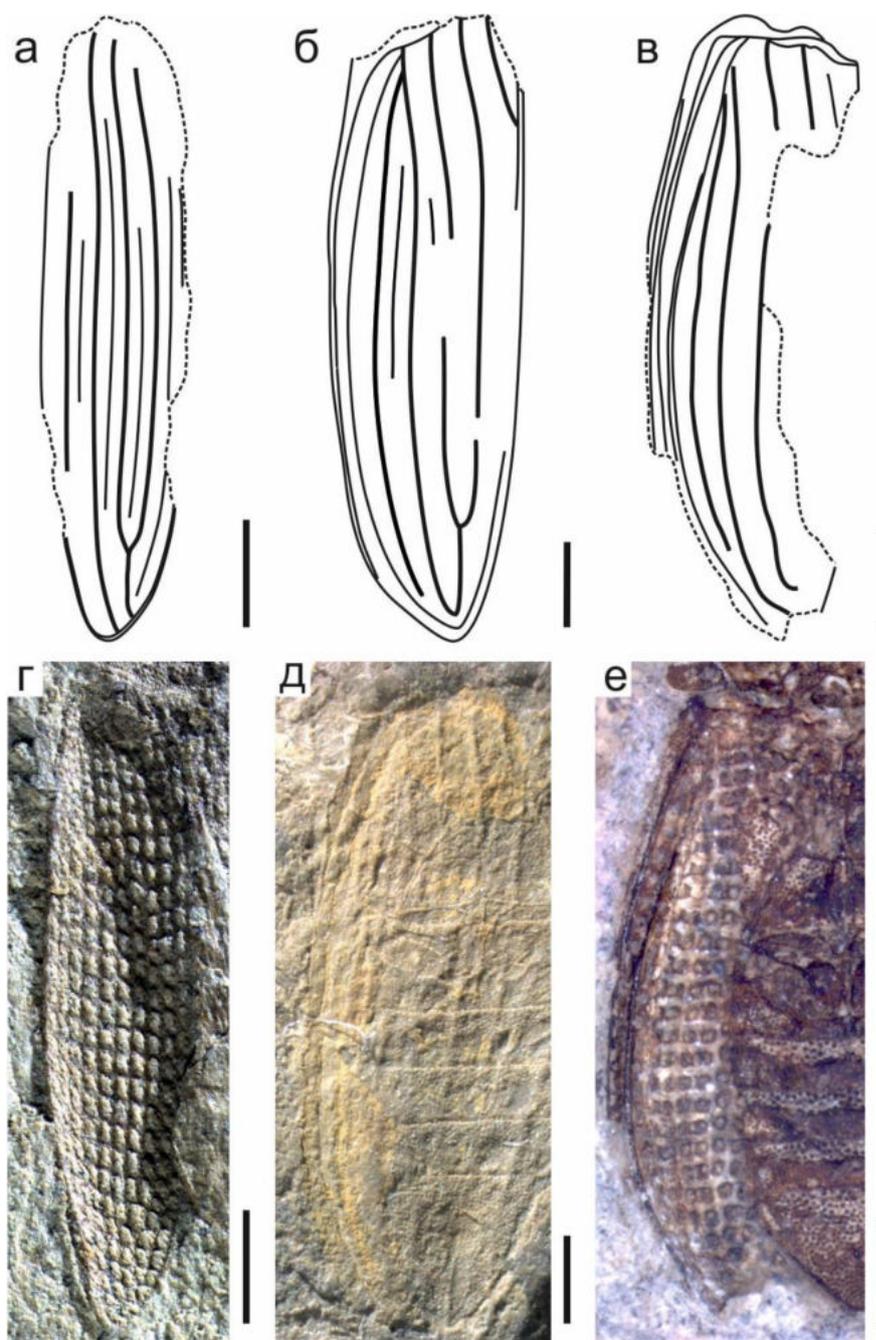


Рис. 24. Выраженность промежуточных жилок: а-в – рисунки надкрылий: а – *Rhabdocupes tenuis*; б – *Rhabdocupes cellulosus*; в – *Notocupes excellens*; г-е – фото надкрылий соответствующих видов: г – *Rhabdocupes tenuis*; д – *Rhabdocupes cellulosus*; е – *Notocupes excellens*.

признака возможно провести при сравнении отношений наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры. Чем шире эпиплевра, тем меньше значение признака. Для вида *B. nigrimonticola* с широкой эпиплеврой это значение составляет 4.9, для *N. excellens* с узкой эпиплеврой – 10.5. При этом отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине для этого же вида – 4, т.е. эпиплевра узкая и сужающаяся в средней степени к вершине надкрылья. Для вида *Rh. vitimensis* с узкой эпиплеврой отношений наибольшей ширины

надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры равно 24. Ячей могут быть округлыми (рис. 25, а), овальными (рис. 25, б, д), четырехугольными с закругленными углами (рис. 25, в), иметь форму неправильных многоугольников (рис. 25, г); могут иметь окантовку из черных бугорков (макул) (рис. 25, а, б, г, д) от 1-2 и до 7-8 или, реже, не иметь ее совсем (рис. 25, в). Ячей на надкрылье могут быть мелкими и занимать меньше половины расстояния между жилками (рис. 25, г), среднего размера (рис. 25, б, в, д) и крупными, занимающими явно больше половины расстояния между жилками, доходящими до границ полей и, порой, образующими зигзагообразную форму жилок (рис. 25, в).

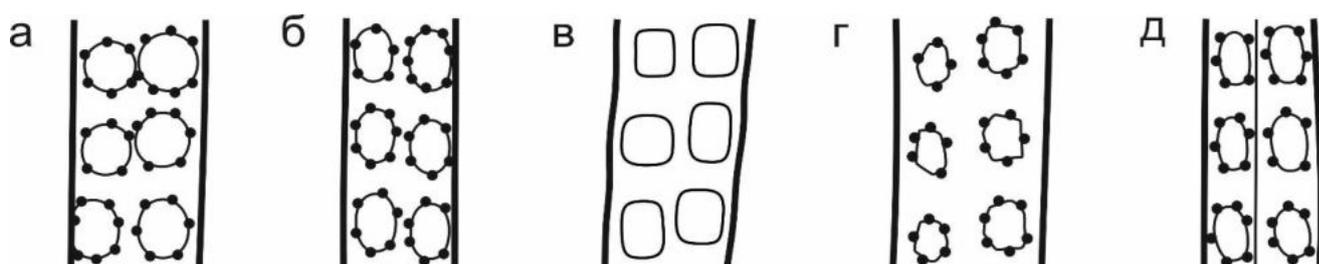


Рис. 25. Форма и размер ячеей надкрылья: а – крупные округлые ячеей *Rh. vitimensis*; б – средние овальные ячеей *C. kirghizica*; в – квадратные крупные ячеей *N. excellens*; г – многогранные мелкие ячеей *B. dundulaensis*; д – мелкие овальные ячеей и ярко выраженные промежуточные жилки *Rh. tenuis*.

Признак количества макул использовался ранее для определения видов рода *Amblomma* (Tan et al., 2005, 2006). Однако, исследования, проведенные на образцах из коллекций ПИН РАН, показали, что этот признак может варьировать как на надкрыльях одного вида, так и внутри одного надкрылья на разных его участках. Например, на образце *Rh. vitimensis* экз. ПИН, № 1989/3022 количество ячеей внутри одного надкрылья варьирует от 4 до 7 (рис. 26), в IV и V полях больше всего ячеей с пятью бугорками вокруг ячеей, ячеей с четырьмя бугорками часто соседствуют с ячееями с шестью бугорками. Вблизи основания и вершины надкрылья бугорков вокруг ячеей меньше (около 4), чем в центральной части (по 6-7 бугорков), где ячеей несколько крупнее и жилки не так сильно сближены друг с другом. Замечено, что у исследованных жуков макулы расположены вокруг ячеей не симметрично в отличие от другого купедидного рода *Eurydictyon*, у которого в двух внутренних полях надкрылья ячеей крупные, круглые, количество макул существенно больше, чем у *Notocupes*, от 9 до 12, и они расположены симметрично. То есть признак все-таки имеет свои видовые диапазоны на родовом уровне, поэтому должен быть применен в описаниях. Признак не годится для сравнения видов исследованной группы, но позволяет более полно охарактеризовать ее и отделить от других близких родов.

Крылья у исследованной группы жуков сохранилось лишь на одном образце вида *C. brachycephala*. Крыло плохой сохранности не позволяет делать выводов о его строении. Просматриваются обрывки костального края и радиального поля (рис. 27).

Брюшко имеет пять видимых стернитов. По признаку взаимного расположения стернитов брюшка исследованная группа жуков вариабильна. Даже среди образцов из коллекции ПИН можно найти оба эти состояния – у части видов стерниты плоско примыкают друг к другу, тогда как у некоторых видов стерниты налегают друг на друга черепицеобразно (рис. 28).

Джайляучо Кетмень				Иссык-Куль				Шураб Кизил-Кия		Бахар Шар-Тэг		Каратау		Байса		Бон-Цаган Шар-Тологой		Семен		Кзыл-Джар Хасурты							
Т				J1				J2-3				К															
п	ч	ч	п	-	ч	ч	ч	ч	?	п	?	п	п	ч	п	-	п	ч	?	ч	-	ч	п	-	-	ч	ч
<i>Rh. laticella</i>	<i>Rh. tenuis</i>	<i>Rh. rostratus</i>	<i>Rh. oxyrygus</i>	<i>Rh. cellulosus</i>	<i>Rh. issykkulensis</i>	<i>C. lata</i>	<i>C. kirghizica</i>	<i>Rh. sogutensis</i>	<i>C. crassa</i>	<i>C. exigua</i>	<i>C. longicollis</i>	<i>C. brachycephala</i>	<i>N. picturatus</i>	<i>N. lapidarius</i>	<i>B. nigrimonticola</i>	<i>N. pulcher</i>	<i>N. excellens</i>	<i>N. caudatus</i>	<i>Rh. vitimensis</i>	<i>N. mongolicus</i>	<i>B. dundulataensis</i>	<i>N. sinitzae</i>	<i>Z. semen</i>	<i>N. khasurtyiensis</i>	<i>B. caducus</i>		

Рис. 28. Взаимное расположение стернитов брюшка на видах исследованной группы жуков. Условные обозначения: П – плоско примыкающие стерниты; Ч – черепицеобразно налегающие стерниты. Вопросительный знак означает, что определение признака не точное, прочерк – признак не виден на камне.

Не удастся определить исходное состояние признака, так как оба варианта проявляются у всех исследованных родов с триаса по мел. У видов с черепицеобразным налеганием стерниты II-IV с вдавлением вдоль переднего края, за которыми просматривается валикообразное возвышение (рис. 10, б, в). У большей части этих видов латерально на стернитах также просматриваются треугольные вдавления (*C. lata*, *N. picturatus*, *N. excellens*, *N. mongolicus*). Томография современных архостемат, проведенная в ходе работы, показала, что внутренняя поверхность вогнутой части стернита служит местом прикрепления мышц (рис. 29). По аналогии с современными жуками можно предположить, что это стерномедиальные продольные и сегментные тергостернальные мышцы (tergomedian longitudinal muscles и segmental tergosternal muscles). Перерыв между продольными мышцами в передней части стернита может указывать на наличие косых мышц типа крыловидных (alary muscles), пучки которых направлены к соответствующим отделам сердца. Интерсегментные тергостернальные мышцы, возможно, обеспечивают опускание брюшка или частичное втягивание брюшных сегментов друг в друга (Kaspar et Cawson, 1975). Рельеф стернита аналогичный таковому у современных *Omma* и *Distocupes* позволяет предположить, что и у ископаемых видов вдавления указывают на места

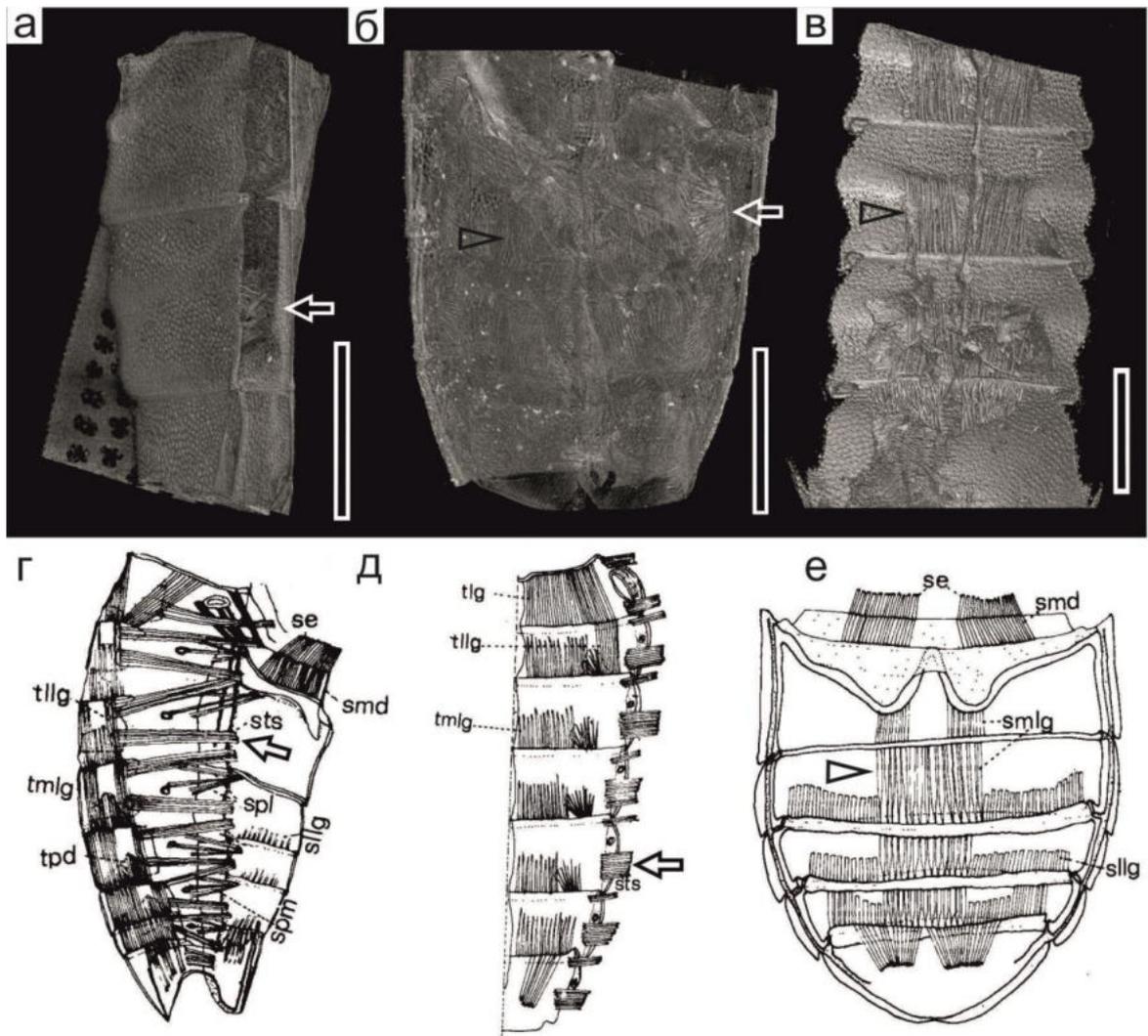


Рис. 29. Брюшные мышцы современных Archostemata: а – интерсегментные тергостернальные мышцы *Distocupes varians*, прикрепленные к внутренней стороне треугольных латеральных вдавлений стернита; б-в – брюшные мышцы *Priacma serrata*; г – структура тергальных мышц *Byrrhus*; д – структура тергальных мышц *Melanotus*; е – стернальные мышцы *Driops* (г-е из Kasar, Crowson, 1975). Условные обозначения: se – внешние стернальные мышцы (sternal extrinsic muscles); slg – стернолатеральные продольные мышцы (sternolateral longitudinal muscles); smd – стерномедиальные расходящиеся мышцы (sternomedian divergent muscles); smlg – стерномедиальные продольные мышцы (sternomedian longitudinal muscles); spl – стерноплевральные мышцы (sternopleural muscles); spm – мышцы дыхальца (spiracular muscles); sts – сегментные тергостернальные мышцы (segmental tergosternal muscles); tlg – тергальные продольные мышцы (tlg); tllg – терголатеральные продольные мышцы (tergolateral longitudinal muscles); tmlg – тергомедиальные продольные мышцы (tergomedian longitudinal muscles); tpd – тергопарамедиальные расходящиеся мышцы (tergoparamedian divergent muscles). Стрелка указывает на интерсегментные тергостернальные мышца, черный треугольник – на продольные стернальные мышцы. Длина масштабной линейки 0.5 мм.

прикрепления мышц. Однако, на видах, отнесенных в ходе данного исследования в *Rhabdocupes*, с черепицеобразным налеганием стернитов латеральные треугольные возвышения отсутствуют. Это демонстрирует, во-первых, то, что треугольные вдавления могут оказаться продвинутым признаком, который отсутствует у жуков наиболее древних родов, во-вторых, то, что анатомия *Rhabdocupes* отличается от остальных исследованных родов, и в-третьих, что их брюшко было менее подвижным. У видов с плоско примыкающими стернитами вместо глубокого вдавления вдоль переднего края стернитов II-IV просматриваются два менее глубоких вдавления вдоль переднего и заднего краев стернитов и центральное поперечное возвышение между ними (*Rh. laticella*, *N. lapidarius*, *N. pulcher*, *B. dundulaensis*, *C. brachycephala*).

Брюшко может несколько сужаться к основанию (рис. 30, а, б). У части видов сужение происходит от заднего края первого видимого стернита (например, у вида *N. excellens*, рис. 48), у некоторых с конца второго (например, *N. khasurtyiensis*, рис. 51). У многих видов сужение к основанию не происходит (рис. 30, в). Например, это характерно для видов, изначально описанных в род *Amblomma* (*C. stabilis*). На конце брюшко сужается либо с III стернита (рис. 30, а, в, г), либо с IV-V стернитов (рис. 30, б). На вершине брюшко либо притупленное, закругленное и с ямкой в срединной части (рис. 30, в, г), либо заостренное (рис. 30, а, б). Виды отличаются друг от друга соотношениями длин стернитов. Стерниты II-IV, как правило, одной длины. Стернит I в 1.3 (*Rh. oxurugus*, рис. 84, в) - 2.5 (*C. lata*, рис. 77, в) раза длиннее трех средних. Последний стернит у большинства видов длиннее средних в 2-2.5 раза, однако это значение варьирует от 2 (*N. lapidarius*, рис. 30, г) до 3.3 (*B. caducus*, рис. 30, в). Единственный вид, у которого последний стернит длиннее средних в 4 раза – это *B. dundulaensis* (рис. 64, е; рис. 65, г).

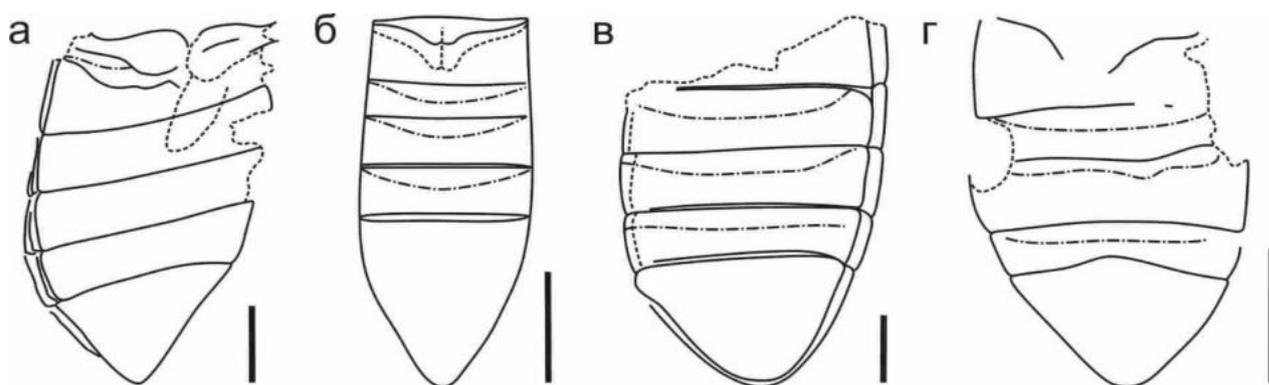


Рис. 30. Морфология брюшка: а – *Rhabdocupes rostratus*; б – *Conexicoxa longicollis*; в – *Brachilatus caducus*; г – *Notocupes lapidarius*.

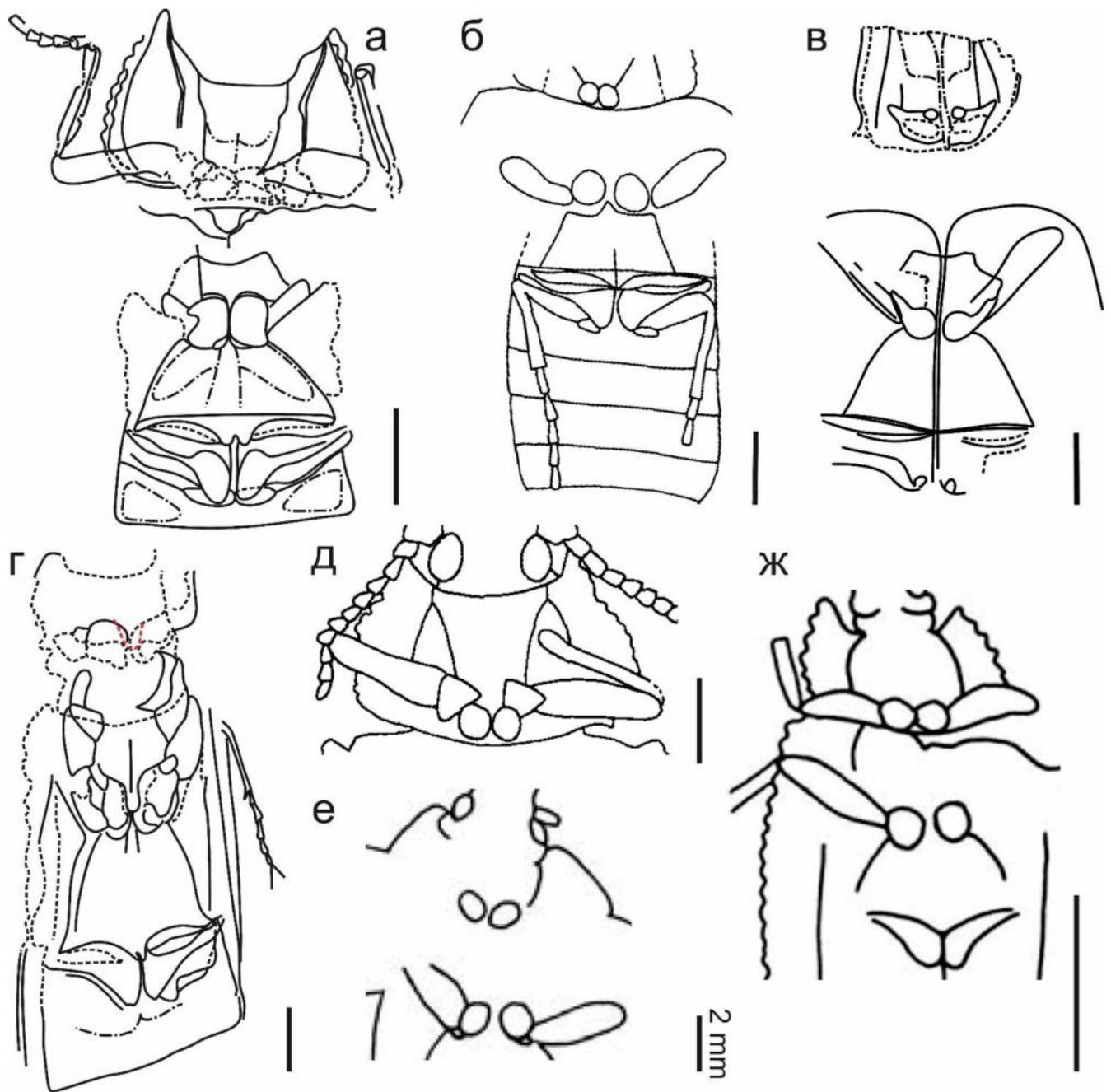


Рис. 31. Строение конечностей: а – *Notocupes excellens*; б – *Rhabdocupes minisculus*; в – *Rhabdocupes vitimensis*; г – *Rhabdocupes laticella*; д – *Notocupes cyclodontus*; е – *Notocupes diazromerali*; ж – *Brachilatus viridis*.

Последний стернит брюшка длиннее предыдущих в 3 раза у нескольких видов, изначально описанных в род *Amblomma* (*C. eumeura*, *C. psilata*, *C. stabilis*). То есть китайские виды выделяются из всей группы не сужающимся брюшком и, некоторые виды, более длинным последним стернитом. Отношение ширины и длины заднего стернита брюшка варьирует от 0.7 (*N. pingi*) до 2.2 (*N. diazromerali*), чаще это значение находится в пределах от 1.5 до 2.

Конечности ходильные, обычно довольно длинные, выступающие по бокам тела.

Передние тазики, как правило, средних размеров, слабо поперечные с оттянутыми наружными углами (рис. 31), смещены к задней части простернума. Некоторые авторы интерпретируют передние тазики неестественно округлыми (рис. 31, б, д, е, ж), это требует дополнительного изучения. У экземпляров из коллекций ПИН передние тазики соприкасающиеся. Интеркоксальный отросток простернума, если имеется, нависает сверху над передними тазиками (*Rh. laticella*, рис. 31, г). У видов, описанных изначально в рода *Amblomma* и *Ovatocupes*, отмечены расставленные передние тазики, разделенные интеркоксальным отростком (рис. 7, г; рис. 16, г, д). У более базальных триасовых видов передние тазики могут быть удалены от заднего края простернума (*Rh. laticella*, *Rh. tenuis*; рис. 31, г). Протрохантин наружный. Бедра булавовидные, немного сужены на вершинах, слегка изгибаются в средней части, выступают за боковой край пронотума. Отношение наибольшей ширины пронотума к длине бедра варьирует от 1.8 (рис. 31, а) до 3.3 (рис. 31, д). Голени тонкие, слегка расширяющиеся к вершине. Лапки пятичлениковые, первый и пятый тарзомер длиннее остальных, второй длиннее третьего и четвертого. Тарзомеры расширены на конце. Средние тазики более или менее конические или округлые (рис. 18, 31). Отношение длины среднего бедра к пронотуму в его самой узкой части варьирует от 0.3 (рис. 31, е) до 0.9 (рис. 31, ж). Отношение длины среднего бедра к его ширине варьирует от 2.6 (рис. 31, б) до 3.8 (рис. 31, ж). Отношение длины заднего тазика к его ширине варьирует от 1.3 (рис. 31, а) до 1.8 (рис. 31, в). Длина задних тазиков может составлять меньше половины длины первого стернита брюшка (рис. 31, г), примерно половину его длины или чуть больше (рис. 31, а, б). Задние вертлуги округлые, мелкие, подстилают снизу задние тазики. Конечности редко сохраняются на отпечатках. Их описание дополнит общую характеристику группы, но проводить сравнение видов по признакам конечностей затруднительно. Удалось сформулировать только два признака, которые возможно диагностировать на большом количестве образков – это расположение передних тазиков относительно заднего края простернума и длина задних тазиков относительно I стернита брюшка.

Половой аппарат описан у одного из янтарных видов *C. denticollis*: мужские гениталии выступают за конец брюшка, стернит IX разделен на подлопасти, их внешний задний край заострен и покрыт щетинками; парамеры расширены и ярко окрашены, латерально вершина вентральной лопасти постепенно сужается и заостряется, по краю покрыта щетинками; дорсальные лопасти широкие и крючковидные, на вершине с широкой вырезкой и мембранозным придатком; фалус предположительно короче парамеров (Jiang et al., 2020).

Личинки и куколки не найдены.

4.2. Список признаков *Notocupes*

С основой на описания видов была создана матрица признаков *Notocupes*, представленная в виде таблицы Excel, где столбцы соответствуют видам, а строки признакам. Сводная таблица была составлена для всех видов, когда-либо включаемых в состав рода. Всего в таблице собрано 102 признака, по которым возможно проводить описание видов. Эти признаки послужили основой для написания глав “Морфология” и “Систематическая часть”. В работе приведен лишь фрагмент таблицы для ознакомления (табл. 2).

Тем не менее, удалось определить, что не все признаки подходят для сравнения видов. Например, голени и лапки редко сохраняются на ископаемом материале, поэтому их описание невозможно использовать для полноценного сравнения среди всех видов рода. Путем исключения подобных характеристик были отобраны 66 признаков, список которых с их соотношениями внутри исследованной группы родов приведен ниже.

Скульптура покровов:

1. Характер бугорков на разных участках тела – 0 – на всем теле бугорки одинаковые, существенно не отличаются по размеру (рис. 10, а), 1 – бугорки двух (рис. 10, б) (или реже трех (рис. 10, в)) типов, более крупные на последнем стерните и на вдавленных участках II–IV стернитов брюшка.
2. Тело покрыто мелкими (0.01-0.02 мм в диаметре) бугорками – 0 – да, 1 – нет.
3. Тело покрыто средними (0.02-0.04 мм в диаметре) бугорками – 0 – да, 1 – нет.
4. Тело покрыто крупными (0.04-0.07 мм в диаметре) бугорками – 0 – да, 1 – нет.

Голова:

5. Отношение длины тела к длине головы – 0 – не больше 5.5, 1 – не меньше 5.6.
6. Форма головы – 0 – прямоугольная, не сужается вперед и назад (рис. 14, д, з), 1 – овальная, сужается вперед и назад (рис. 14, в, г), 2 – обратнотрапециевидная, сужается лишь вперед (рис. 14, а, б).
7. Отношение длины головы к ее ширине (измеряется без учета ширины глаз) – 0 – не больше 1 (рис. 14, в, г), 1 – от 1 до 1.5 (рис. 14, а, б), 2 – больше 1.5 (рис. 14, д, з).

Ширина головы измерялась без глаз, т.к., во-первых, глаза сохранились не у всех видов рода, во-вторых, глаза могут быть сдвинуты на дорсальную сторону головы, что повлияло бы на ширину, измеренную вместе с глазами.

Таблица 2. Матрица признаков исследованной группы родов (фрагмент).

Номер признака	Часть тела	Признак	<i>Notocupes picturatus</i>	<i>Notocupes excellens</i>	<i>Notocupes caudatus</i>	<i>Brachilatus nigrimonticola</i>
1	тело	отношение длины жука к его ширине	2.1	2.8	2.1	2.1
10	голова	отношение длины к ширине головы	1.5	1.5	1.5	1.3
20		щеки выступают по бокам от мандибул	нет	да	да	нет
26	антенны	длина антенн	не доходят до основания пронотума	немного заходят за основание пронотума	X	достигают основания пронотума
27		форма антенн	щетиноковидные	слабо четковидные	X	нитевидные
30		отношение длины первого членика антенн ко второму	1.9	2	1.6	2

8. Щеки выступают вперед по бокам от мандибул – 0 – да, огибая мандибулы по бокам (рис. 14, а, б), 1 – не выступают (рис. 14, в-е, з-и).
9. Отношение ширины головы без глаз к поперечному диаметру глаза – 0 – от 2 до 3.5 (рис. 14, а, б), 1 – от 3.6 до 4.9 (рис. 14, д, з), 2 – от 5 до 7.

10. Длина головы перед глазами относительно продольного диаметра глаз – 0 – равны, 1 – длиннее, 2 – короче.
11. Длина головы за глазами относительно продольного диаметра глаз – 0 – равны, 1 – длиннее, 2 – короче.
12. Характеристика бугров на голове – 0 – P1-P3 слиты в единый продольный валик (рис. 14, д, з), 1 – P1 и P2 слиты в единый бабочковидный бугор, P3 обособлены или отсутствуют (рис. 14, е, и), 2 – все бугры обособленные (рис. 14, ж, к).

Антенны:

13. Длина антенн – 0 – вершины антенн доходят лишь до основания пронотума, 1 – вершины не доходят до основания пронотума, 2 – вершины немного заходят за основание пронотума.
14. Форма антенн – 0 – нитевидные (рис. 15, г), 1 – слабо пильчатые (рис. 15, в), 2 – четковидные (рис. 15, б).
15. Расположение антенн между глазами и мандибулами – 0 – антенны отходят непосредственно перед глазами (рис. 14, ж; рис. 15, б, г), 1 – антенны отходят по бокам от мандибул, максимально приближаясь к ним (рис. 15, в), 2 – антенны сдвинуты на дорсальную сторону головы и удалены от глаз и мандибул (рис. 15, а).
16. Отношение длин второго и третьего антенномеров – 0 – третий длиннее второго (рис. 15, в), 1 – равны (рис. 15, б, г), 2 – второй длиннее третьего (*N. picturatus*, рис. 39, г-е).
17. Антенномеры 4-11 – 0 – последовательно укорачиваются к вершине (рис. 15, б-г), 1 – одинаковые по размеру (*Rh. laticella*, *Rh. rostratus*, рис. 81).

Пронотум:

18. Окраска пронотума – 0 – боковые части пронотума и бугры окрашены в темный цвет, 1 – пронотум без темных пятен.
19. Отношение ширины и длины пронотума – 0 – не более 1.6 (рис. 17, а-г, е), 1 – не менее 1.7 (рис. 17, д).
20. Форма пронотума – 0 – пронотум округлый, сужен вперед и назад (рис. 17, а, б, г, е; рис. 20, в, г), 1 – пронотум прямоугольный, не сужен вперед и назад (рис. 17, в; рис. 20, а), 2 – пронотум трапециевидный, сужен вперед, но не сужен назад (рис. 20, б).
21. Отношение ширины пронотума в самой широкой его части пронотума по отношению к передней – 0 – больше 1.5 (рис. 17, б, д), 1 – не более 1.5 (рис. 17, а, г, е; рис. 20, а, в).

Пронотум у исследованных видов может иметь наибольшую ширину как на заднем крае, так и в средней части, сужаясь назад. В этом случае числовые значения отношений ширины на заднем

крае пронотума к ширине на переднем крае могут быть схожи у видов с почти прямоугольным пронотумом и видов с пронотумом, расширенным в центральной части. В данной интерпретации предлагается рассматривать отношение наибольшей ширины к ширине на переднем крае вне зависимости от формы пронотума.

22. Наличие на пронотуме передних оттянутых вперед углов – 0 – передние углы пронотума не оттянуты вперед или лишь немного оттянуты вперед, не достигая глаз (рис. 17, г, е; рис. 20, а, б), 1 – передние углы пронотума сильно оттянуты вперед, достигают глаз или даже заходит за их основание (рис. 17, а, б, д; рис. 20, в).
23. Наличие полукруглой вырезки на переднем крае пронотума – 0 – имеется, пронотум по переднему краю дугообразно изогнут (рис. 17, д), 1 – отсутствует, передний край пронотума в центральной части прямой (рис. 17, б, е; рис. 20, а, б).
24. Форма заднего края пронотума – 0 – задний край пронотума прямой с явственными задними углами (рис. 17, б), 1 – задний край пронотума плавно изогнут. задние углы притуплены (рис. 17, г, е).
25. Форма сторон пронотума – 0 – стороны цельные (рис. 17, в-д; рис. 20, в), 1 – стороны с зубчиками (Рис. 17, а, б, е, рис. 20, а, б).
26. Диск пронотума – 0 – с прямоугольными срединными буграми (рис. 17, г; рис. 20, а), 1 – с сердцевидным бугром (рис. 17, д; рис. 20, б), 2 – с овальными буграми (рис. 17, е; рис. 20, в).
27. Отношение ширины пронотума к ширине головы – 0 – не больше 2.4, 1 – больше 2.4.

Простернум:

28. Наличие бугров перед передними тазиками – 0 - перед передними тазиками с двумя буграми (*N. alienus*), 1 – перед передними тазиками без бугров (рис. 17).

В более ранних работах эти образования называли шипами (Пономаренко, 1968). Мы предлагаем унифицировать названия. Все крупные неровности на теле в этой работе названы буграми, мелкие, формирующие общий рельеф тела – бугорками. При описании N. alienus тоже отмечают острые возвышения на переднем крае пронотума между тазиками. Вероятно, это одни и те же образования, описанные на разных поверхностях жука из-за тафономических особенностей.

29. Нотоплевральный шов – 0 – в передней части скошен V-образно к центру, далее прямой до заднего края (рис. 17, б, г), 1 – прямой (рис. 17, а), 2 – скошен наружу в задней части (рис. 17, в).
30. Плевростернальный шов – 0 – в передней части скошен V-образно к центру, далее прямой до заднего края (рис. 17, д), 1 – идет наклонно к передним тазикам (*C. psilata*, *N. rudis*, *C. stabilis*), 2 – прямой (рис. 17, а).

31. Форма проплевры – 0 – не сужена или почти не сужена вперед (рис. 17, а, б), 1 – сильно сужена вперед (рис. 17, в).

Щиток (скутеллум):

32. Форма щитка – 0 – треугольный, 1 – пятиугольный (рис. 41, 49).

Надкрылья:

33. Рисунок на надкрыльях – 0 – рисунок на надкрыльях отсутствует, 1 – рисунок в виде поперечных полос или пятен.

34. Соотношение длины и ширины надкрылья – 0 – больше 3.4, 1 – от 2.9 до 3.3, 2 – не больше 2.8.

35. Отношение общей ширины надкрылий к ширине пронотума – 0 – не больше 1.6, 1 – больше 1.6.

36. Форма основания надкрылья – 0 – прямое (рис. 20, в; рис. 22, а, б), 1 – закругленное (рис. 20, б).

37. Плечо – 0 – ярко выраженное (рис. 20, г), 2 – покатое, не выраженное (рис. 20, а-в; рис. 22, 23).

38. Форма эпиплеврального края – 0 – эпиплевральный край плавно закруглен на всем протяжении (рис. 20, б, в; рис. 22, в, г), 1 – эпиплевральный край в передней части более или менее прямой, в задней трети косо скошен (рис. 20, а, г; рис. 22, а, б).

39. Скульптура эпиплеврального края – 0 – эпиплевральный край гладкий (рис. 20, а-в; рис. 22), 1 – эпиплевральный край зазубренный хотя бы в базальной трети (*N. excellens*; рис. 48).

40. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине – 0 – не больше 4, эпиплевра почти не сужается или плавно немного сужается (рис. 20, а-в), 1 – не меньше 4, эпиплевра плавно или резко сильно сужается (рис. 20, г).

41. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры – 0 – не больше 9, эпиплевра широкая (рис. 20, г; рис. 22), 1 – больше 9, эпиплевра узкая (рис. 20, в).

42. Характер сужения эпиплевры – 0 – почти не сужается на всем протяжении или плавно сужается (рис. 20, а-в; рис. 22, в, г), 1 – резко сильно сужается в передней половине (рис. 20, г; рис. 22, а, б).

43. Вершина надкрылья – 0 – притуплена (рис. 20, а-в), 1 – острая (рис. 22, а, б).

44. Между основными жилками хотя бы в некоторых полях ярко выраженные промежуточные жилки – 0 – да (рис. 24, а, б; рис. 25, д), 1 – нет, промежуточные жилки не видны (рис. 24, в; рис. 25, а-г).

45. Место слияния двух ближних к шовному краю жилок 4 и 5 – 0 – за 3-4 ячеей до вершины (рис. 22, а, б), 1 – иное (рис. 22, в, г).
46. Жилки 2 и 3 свободно впадают в вершину надкрылья – 0 – да (рис. 22, а, б), 1 – сливаются перед впадением в вершину (рис. 22, в, г).
47. Форма жилок 2 и 3 - 0 – прямые почти на всем протяжении, лишь немного изгибаясь на концах (рис. 20, а, г; рис. 22, а, б), 1 – жилки 2 и 3 изогнуты (рис. 20, б, в; рис. 22, в, г).
48. Пришовная жилка – 0 – отсутствует или имеется, но не отделяет ячеей от шовного края, 1 – имеется и отделяет от шовного края 2 ячеей (рис. 22, в, г), 2 – имеется и отделяет от шовного края 3 и более ячеей (рис. 22, а, б).
49. Продольные жилки по всей длине несут бугорки – 0 – да (*Z. giebeli*, *Z. handlirshi*; рис. 97-98), 1 – нет.
50. Ячеей формируют зигзагообразную форму жилок – 0 – да (рис. 25, в), 1 – нет (рис. 25, а, б, г, д).
51. Форма ячеей на надкрыльях – 0 – круглые (рис. 25, а) или овальные (рис. 25, б, д), 1 – квадратные (рис. 25, в) или многогранные (рис. 25, г).
52. Размер ячеей на надкрыльях – 0 – ячеей мелкие, занимают меньше половины расстояния между жилками (рис. 25, г, д), 1 – ячеей средние, занимают половину или больше расстояния между жилками и явственно не доходят до границ полей (рис. 25, б), 2 – ячеей крупные, занимают больше половины расстояния между жилками и почти доходят до границ полей (рис. 25, а, в).
- Ранее в описаниях часто встречались субъективные оценки размера ячеей - крупные/средние/мелкие. В матрице предлагается более конкретная формулировка.*
53. Количество ячеей в ряду на надкрылье в поле IV – 0 – 20-25 (рис. 39, в), 1 – 26-29 (рис. 50), 2 – 30 и более (рис. 96).
54. Ячеей в эпиплевре – 0 – отсутствуют (рис. 50), 1 – имеются (рис. 82, в).
55. Отличие ячеей в эпиплевре и на диске надкрылья – 0 – отличаются по размеру, 1 – нет.

Метаторакс:

56. Отношение ширины метавентрита на заднем крае по отношению к переднему – 0 – отношение равно 1.6-2.4 (рис. 18, а, в, г), 1 – отношение равно 2.5-3 (рис. 18, б).
57. Отношение ширины и длины на заднем крае метавентрита – 0 – не больше 1.1 (рис. 18, г), 1 – от 1.2 до 1.9 (рис. 18, б, в), 2 – не меньше 2 (рис. 18, а).
58. Расположение паракоксового шва – 0 – паракоксовый шов достигает задних углов метавентрита (рис. 18, а, б, г), 1 – прерывается, не достигая задних углов метавентрита (рис. 18, в).

Абдомен:

- 59.** Форма и расположение вдавлений на стернитах брюшка – 0 – вдавления вдоль переднего края II-IV стернитов (рис. 10, б), 1 – кроме вдавлений вдоль переднего края имеются вдавления вдоль заднего края (рис. 10, а), 2 – кроме вдавлений вдоль переднего края имеются дополнительные треугольные или овальные латеральные вдавления (рис. 10, в).
60. Сужение брюшка к основанию – 0 – имеется (рис. 30, а), 1 – отсутствует (рис. 30, б, в).
61. Сужение брюшка кзади – 0 – с III стернита (рис. 30, а, в, г), 2 – с IV или V стернитов (рис. 30, б).
62. Форма вершины брюшка – 0 – острая (рис. 30, а, б), 1 – притупленная, посередине с ямкой (рис. 30, в, г).

В некоторых работах можно встретить признак «отношение длины стернита к длине его приподнятой части» (Пономаренко, 1968, р. 121-122). Достоверно промерить этот промежуток практически невозможно из-за тафономических особенностей. Поэтому в этой работе он не рассматривается.

63. Отношение ширины и длины заднего стернита брюшка – 0 – не больше 1.5 (рис. 30, б, в), 1 – больше 1.5 (рис. 30, а, г).
64. Отношение длины последнего стернита к длине предпоследнего – 0 – не больше 2.2 (рис. 30, в), 1 – не меньше 3 (рис. 30, г), 2 – от 2.3 до 2.9 (рис. 30, а, б).

Конечности:

- 65.** Расположение передних тазиков – 0 – расположены вдоль заднего края пронотума, 1 – удалены от заднего края пронотума (*Rh. laticella*, *Rh. tenuis*, рис. 31, г).
66. Отношение длины I стернита брюшка к длине заднего тазика – 0 – меньше 2, длина заднего тазика составляет меньше половины длины I стернита (рис. 40, 81, 82), 1 – не меньше 2, длина заднего тазика составляет половину и больше длины I стернита брюшка (рис. 48, 51).

4.3. Филогенетические отношения обсуждаемых родов *Cupedidae*

Изучение морфологических признаков *Notocupes* позволило разделить изначально относимые к этому таксону виды на 4 рода: 28 видов остались в составе *Notocupes*; 9 видов были выделены в описанный в ходе работы новый род *Brachilatus*; 18 видов вошли в состав восстановленного в ходе работы рода *Conexicoxa*, который был изначально описан по единственному виду, ставшему впоследствии синонимом *Notocupes*; 12 видов перенесены в близкий род *Rhabdocupes*. Тринадцать (13) видов, описанных по изолированным надкрыльям, вошли в состав формального таксона *Zygadenia*. Один вид, *Notocupes patulus* был перенесен в род *Odontomma* как *O. patula*. Для всех перечисленных родов составлены определительные ключи и сформулированы диагнозы, представленные в гл. 5. Систематическая часть. Сравнение морфологии четырех полученных родов представлены в таблице 3.

Таблица 3. Морфологическая характеристика родов, полученных в результате ревизии (часть 1).

Название признака	<i>Brachilatus</i>	<i>Notocupes</i>	<i>Conexicoxa</i>	<i>Rhabdocupes</i>
Характеристика бугорков, покрывающих тело	тело либо покрыто двумя типами бугорков среднего и крупного размера, либо тремя типами бугорков	тело либо покрыто двумя типами бугорков, либо одним типом крупных бугорков	тело покрыто одним типом бугорков мелкого или среднего размера	тело покрыто одним типом бугорков мелкого или среднего размера
Характеристика бугров на голове	P1 и P3 не развиты, P2 крупный	у юрских и части меловых видов P1 слит с P2, образуя X-образный бугор; у некоторых меловых видов P1 мелкий, обособлен от крупного P2; P3 не развит		бугры P1-P3 слиты в единый продольный валик
Расположение основания антенн	основание антенн сдвинуто на дорсальную сторону головы	основание антенн расположено латерально		Расположение основания антенн

Таблица 3. Морфологическая характеристика родов, полученных в результате ревизии (часть 2).

Название признака	<i>Brachilatus</i>	<i>Notocupes</i>	<i>Conexicoxa</i>	<i>Rhabdocupes</i>
Расположение борозды для вкладывания антенн	антенны вкладываются в борозду на пронотуме	антенны подогнуты под голову и вкладываются в борозду, огибающую глаз		
Форма пронотума	сужен вперед и назад, боковые края плавно загнуты	трапециевидный, сужен только вперед	прямоугольный не сужен вперед и назад	
Выраженность выступающих вперед передних углов пронотума	явно выступают вперед			не или почти не выступают вперед
Форма надкрылья	широкое, эпиплевральный край в передней половине прямой, в задней половине скошен к вершине	широкое, эпиплевральный край плавно загнут по всей длине		узкое с прямым эпиплевральным краем
Форма плеча надкрылья	плечо сильно выступающее	плечо покатое, слабо выраженное или прямое, но не выступающее сильно		плечо покатое, слабо выраженное
Слияние жилок 2 и 3	никогда не сливаются	могут сливаться	сливаются	никогда не сливаются

Такое перераспределение видов позволило более точно и узко сформулировать диагноз *Notocupes* и более четко разделить его и *Rhabdocupes*, виды которого плохо отличались от основного исследованного в настоящей работе. В результате получилась система близких родов, филогенетические отношения которых отображены на рис. 32. Для составления схемы были отобраны только те роды, которые обсуждаются в рукописи – это роды, в которые вошли виды, относимые к *Notocupes*; роды с похожими надкрыльями; выделенный из состава *Notocupes* род *Pareuryomma*; *Odontomma*, куда был перенесен один из видов *Notocupes*, и *Notocupoides*, наиболее близкий по строению с *Rhabdocupes* и *Notocupes*, но отличающийся от них жилкованием надкрылий.

Ниже приведен список признаков, использованных для составления схемы на рис. 32.

Список использованных признаков:

1. Форма головы: 0 – голова поперечная (*Latocupes*), 1 – голова продольная. У самых древних жуков семейств Tshekardocoleidae и Permocupedidae голова либо поперечная, либо равной длины и ширины, поэтому мы принимаем поперечную форму головы за плезиоморфный признак, тогда как вытянутая голова с длинными висками – это апоморфия подсемейства Ommatinae.
2. Длина антенн: 0 – явно заходят за основания пронотума (*Latocupes*), 1 – короткие, едва достигают основания пронотума или лишь немного заходят за него. Считается, что изначально у жуков антенны короткие (Пономаренко, 1969), что является плезиоморфным признаком, и лишь у некоторых групп антенны удлиняются, как, например, у жуков подсемейства Cupedinae, это апоморфия подсемейства.
3. Форма антенн: 0 – булавовидные (*Pareuryomma*, *Rhopalomma*), 1 – нитевидные, четковидные или пильчатые. Нитевидные или пильчатые антенны – это плезиоморфный признак, характерный для большинства жуков Cupedidae; лишь у некоторых родов вершина антенны преобразуется в булаву, что является апоморфией этих родов жуков.
4. Вкладывание антенн в борозду на пронотуме: 0 – да (*Brachilatus*), 1 – борозда для вкладывания антенн отсутствует. Борозда для вкладывания антенн на пронотуме считается апоморфией рода *Brachilatus*, так как признак появился в результате специализации, тогда как у других родов подсемейства борозды для вкладывания антенн нет, отсутствие борозды – это плезиоморфный признак.
5. Бугры P1-P3 на голове слиты в единые продольные валики: 0 – да (*Rhabdocupes*), 1 – нет. Бугры, слиты в продольные валики встречаются у более древних и базальных жуков,

- поэтому этот признак считается плезиоморфным; разделение единого валика на отдельные пары бугров считается апоморфией и встречается у более молодых и продвинутых родов.
6. Форма пронотума: 0 – прямоугольный, 1 – округлый или трапециевидный (*Notocupes*, *Conexicoxa*, *Brachilatus*). Относительно широкий округлый или трапециевидный пронотум с оттянутыми вперед углами считается апоморфным признаком исследованной группы родов, у других родов семейства пронотум более узкий, без оттянутых углов, часто прямоугольный, что считается плезиоморфией.
 7. Сужение пронотума назад: 0 – да (*Notocupes*, *Brachilatus*, *?Rhopalomma*), 1 – нет. Сужение пронотума назад – это апоморфия, встречающаяся только у двух из четырех родов исследованной группы жуков, плезиоморфным признаком считается не сужающийся назад пронотум.
 8. Форма плеча надкрылья: 0 – сильно выступает (*Brachilatus*, *Odontomma*, *Pareuryomma*), 1 – не выступает. У большей части жуков исследованного семейства, в том числе более древних и базальных, плечо надкрылья не выступает сильно, это плезиоморфный признак, тогда как сильно выступающее плечо – это апоморфия пары близких друг другу родов *Odontomma* и *Pareuryomma* и одного из родов исследованной группы жуков, *Brachilatus*.
 9. Ширина эпиплевры: 0 – широкая хотя бы в основании (*Odontomma*, *Pareuryomma*), 1 – узкая хотя бы в задней части. У большей части жуков исследованного семейства эпиплевра узкая хотя бы в своей задней части и только у некоторых родов, как, например, *Odontomma* и *Pareuryomma*, эпиплевра особенно широкая по всей длине, то есть широкая эпиплевра – это апоморфия, а узкая – плезиоморфия.
 10. Рельеф внешнего края эпиплевры: 0 – гладкий или слабо зазубренный, 1 – сильно зазубренный (*Odontomma*, *Pareuryomma*). Сильно зазубренный эпиплевральный край характерен для жуков двух близких друг другу родов, *Odontomma* и *Pareuryomma*, это апоморфия этой указанной пары родов, у остальных из рассмотренных родов эпиплевра либо гладкая, либо слегка зазубрена, что является плезиоморфным признаком.
 11. Форма рядов ячеек на надкрылье: 0 – прямые (*Rhabdocupes*, *Notocupoides*, *Pareuryomma*, *Odontomma*), 1 – немного изогнуты. У большей части жуков ряды ячеек ровные, это плезиоморфный признак, который встречается среди родов исследованной выборки у наиболее древних и (или) базальных; у более молодых и продвинутых родов (*Notocupes*, *Conexicoxa*, *Brachilatus* и *Rhopalomma*) ряды ячеек несколько изгибаются, что является апоморфией этой группы родов.
 12. Жилки 4 и 5 сливаются перед впадением в вершину надкрылья: 0 – да, 1 – нет (*Notocupoides*, *Odontomma*, *Pareuryomma*). Слившиеся жилки 4 и 5 – это апоморфный признак, характеризующий только некоторые отдельные роды Cupedidae, тогда как у большей части

жуков семейства, в том числе наиболее древних и базальных из исследованных в ходе диссертационного исследования родов, жилки свободно впадают в вершину надкрылья или в шовный край надкрылья, что считается плезиоморфией.

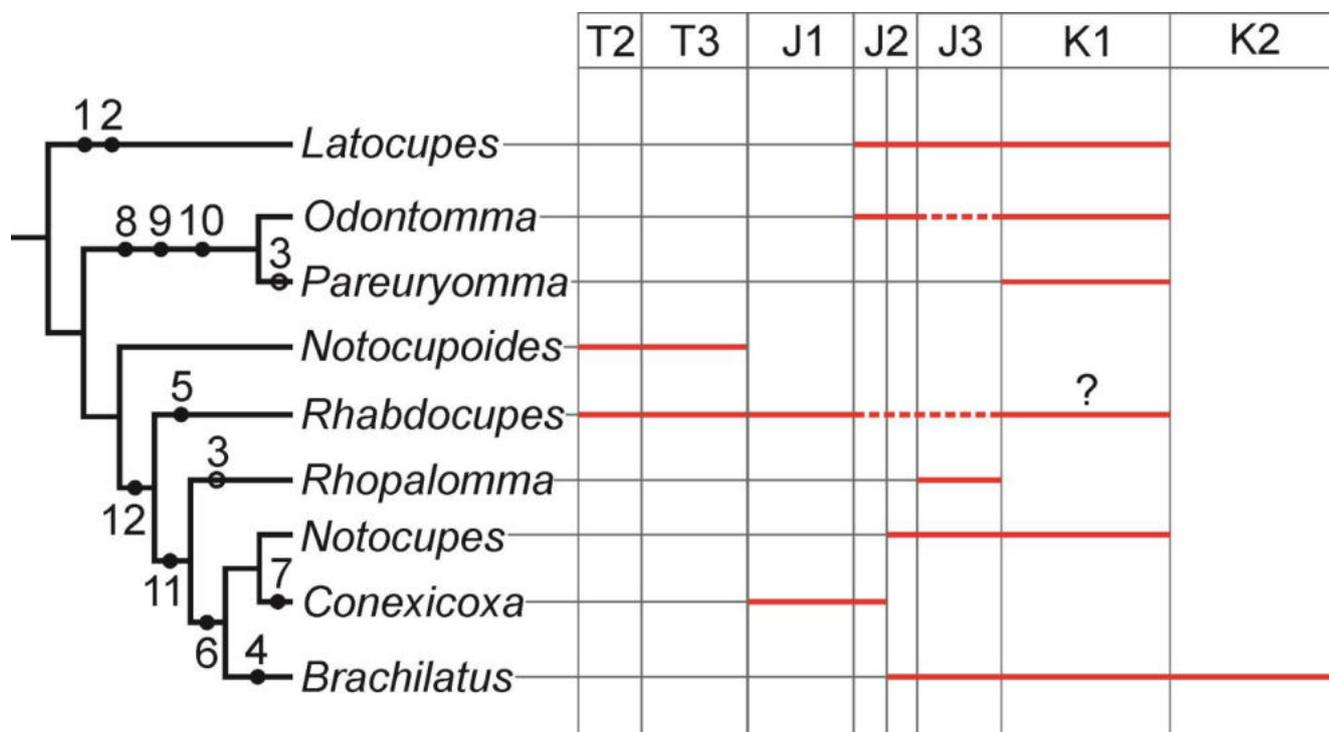


Рис. 32. Филогенетические отношения обсуждаемых родов Cupedidae. Красные линии показывают время существования рода. Вопросительный знак означает, что существование рода в этот промежуток времени поставлено под сомнение. Незакрашенные кружочки обозначают гомоплазическую апоморфию, закрашенные – негомоплазическую. Цифры соответствуют номеру признака.

4.4. Семейственная принадлежность исследованных жуков

Род *Notocupes* Ponomarenko, 1964 был описан в составе семейства Cupedidae (Laporte, 1836), подсемейства Ommatinae Sharp et Muir, 1912 как третий на тот момент род подсемейства наряду с *Tetraphalerus* Waterhouse, 1901 и *Omma* Newman, 1839. С момента описания состав Cupedidae значительно изменился. Выделить омматиин в отдельное семейство было предложено еще в начале XX века (Sharp, Muir, 1912). Тогда авторы отметили отличие в строении эдеагуса между современными видами *Omma stanleyi* Newman, 1839 (Ommatinae) и *Tenomerga mucida* Chevrolat, 1829 (Cupedinae). Позднее Lawrence (1999) подробно изучил морфологические признаки двух групп и доказал необходимость их разделения на два независимых семейства. В последующих работах признаки несколько дополнялись (Tan et al., 2006, 2012). Молекулярные данные, полученные в результате сравнения ДНК 367 современных видов жуков из разных подотрядов, подтвердили разделение Ommatidae и Cupedidae (McKenna et al., 2015). Таким образом, семейство было разделено на два отдельных, соответствующих бывшим подсемействам Cupedinae и Ommatinae, а *Notocupes* был включен в семейство Ommatidae Sharp et Muir, 1912. Тем не менее, некоторые авторы по ряду причин (см. ниже) до сих пор рассматривают омматид в качестве подсемейства Cupedidae *sensu lato* (Kirejtshuk, Ponomarenko, 2015; Kirejtshuk et al., 2016; Jarzembowski et al., 2016, 2017). Эволюция и систематика Ommatidae подробно рассмотрена в работах Кроусона (Crowson, 1962), Аткинса (Atkins, 1963), Пономаренко (1969, 1997, 2006), Тан и Рэн (Tan, Ren, 2009); Тан и др. (Tan et al., 2012), Кирейчука и др. (Kirejtshuk et al., 2010, 2016), Яжембовского и др. (Jarzembowski et al., 2013), Кирейчука (Kirejtshuk, 2020, 2021) и Цзян и др. (Jiang et al., 2022).

Представители пяти современных семейств Archostemata (включая имеющих спорный таксономический статус Jurodidae см. Handbook of Zoology, 2008; Yan et al., 2014, 2021) при небольшом числе видов (около 40), крайне разнообразны по своей морфологии. Например, они демонстрируют разное строение надкрылий. У части видов они более или менее гладкие (Crowsoniellidae, Micromalthidae), тогда как у других видов надкрылья имеют ячеистое строение (Cupedidae, Ommatidae) или несут точечные борозды (Jurodidae). Приводимые ниже диагностические признаки были выделены на основе строения сильно отличающихся современных архостемат, хотя в настоящее время это реликтовая группа, имевшая наибольший расцвет в мезозойскую эру. Большинство из указанных признаков редко можно наблюдать на ископаемом материале, что затрудняет их определение до семейства (Kirejtshuk, 2021).

Ниже в виде таблицы (табл. 3) приведены диагностические признаки семейств Ommatidae и Cupedidae *sensu* Lawrence, 1999 (Crowson, 1962; Lawrence, 1999).

Таблица 4. Диагностические признаки Cupedidae и Ommatidae (часть 1).

Ommatidae	Cupedidae
голова удлинённой формы	поперечная форма головы
голова резко сужается за глазами, образуя шеевидную перетяжку	голова за глазами обрублена, шеевидной перетяжки нет
мелкие глаза	крупные глаза
сравнительно короткие, самое большее достигающие до основания пронотума, нитевидные или четковидные антенны	длинные антенны, которые явно заходят за основание пронотума
латерально прикреплённые антенны	основание антенн сдвинуто на дорсальную сторону головы, антенны приближены друг к другу
основание антенн скрыто сверху	имеются явные бугры над основаниями антенн, но при этом основания видны сверху
клипеус, который срастается с верхней губой или плотно примыкает к ней	клипеус четко отделен от верхней губы
трехзубчатые мандибулы с вертикальной ориентацией зубцов	трех-пяти зубчатые мандибулы с горизонтальной ориентацией зубцов
максиллярные доли более или менее равного размера, узкие, мембранозные, обычно густо покрыты волосками	максиллярные доли более или менее равного размера, узкие, мембранозные, обычно густо покрыты волосками
вершина максиллярного и лабиального щупиков с небольшой выемкой	максиллярный и лабиальный щупики без ямки на вершине
отсутствие на пронотуме желобков для вкладывания голеней	на пронотуме имеются желобки для вкладывания голеней
хорошо развитая проплевра достигает переднего края проторакса	проплевра укорочена
проплевра иногда слита со стернумом	проплевра не слита со стернумом
тазиковые впадины соприкасаются	тазиковые впадины не соприкасаются

Таблица 4. Диагностические признаки Cupedidae и Ommatidae (часть 2).

переднегрудной интеркоксальный отросток неполный, не заходящий за задний край тазиков	переднегрудной интеркоксальный отросток полный, заходящий за задний край тазиков и входит в мезостернум
механизм запирания про- и мезоторакса, представленный мезэпистернальным кондилусом и проплеуральной впадиной	механизм запирания про- и мезоторакса, представленный мезэпистернальным кондилусом и проплеуральной впадиной
мезо- и метавентриты с отчетливым продольным швом или иногда также с поперечным швом	мезо- и метавентриты с отчетливым продольным швом, поперечный шов прямой
отсутствие мезовентритной впадины	мезовентритная впадина чаще мелкая или умеренно глубокая, реже отсутствует
две, ближние к шовному краю жилки, сливаются перед впадением в вершину надкрылья	две, ближние к шовному краю жилки, сливаются перед впадением в вершину надкрылья
-	конечности короткие, бедро едва выступает за внешний край тела
удлиненные членики лапок без выемок на концах	четвертый членик лапок раздвоен на конце
плоско примыкающие стерниты, то есть они соприкасаются без вхождения одного под другой, утолщаясь в местах соприкосновения	стерниты «налегают друг на друга черепицеобразно», то есть в передней части стернит имеет глубокое полукруглое вдавление, далее стернит более или менее ровный с небольшой поперечной выемкой в центральной части, а в задней части оттянут назад, немного нависая над следующим стернитом. При этом основание стернита изогнуто, образуя «кармашек» (рис. 33)

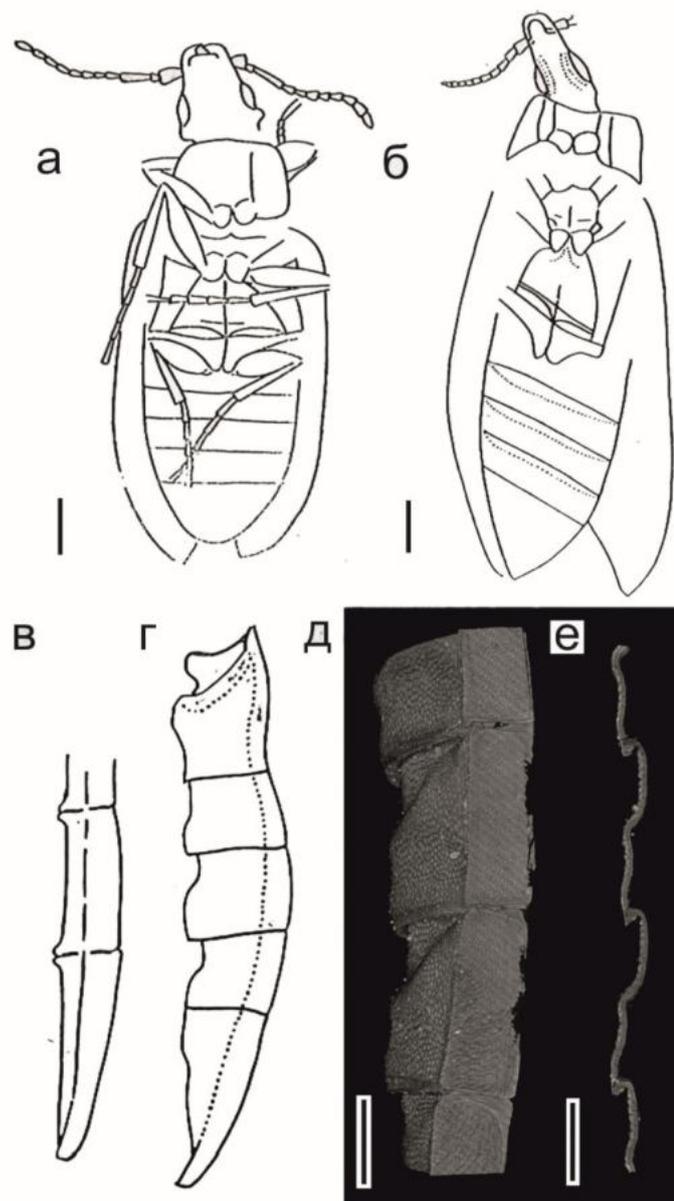


Рис. 33. Варианты строения брюшка архостемат: а – *Omma jurassicum* с вентральной стороны; б – *Rhabdocupes rostratus* с вентральной стороны; в – брюшко *Omma stanleyi*, вид сбоку г – брюшко *Tenomerga mucida*, вид сбоку (а-г из Пономаренко, 1969); д-е – томографические снимки *Distocupes varians*: д – брюшко, вид сбоку, е – продольный срез брюшка. Длина масштабной линейки на томографических снимках 0.5 мм, там, где линейка отсутствует, масштаб не задан.

Внутри исследованной группы жуков наблюдается необычное сочетание диагностических признаков, что также отражено в таблице 4.

Столь необычное сочетание признаков не позволяет определить *Notocupes* ни в Cupedidae, ни в Ommatidae. Возможно, род следует выделить в отдельное семейство Notocupedidae, что уже предлагалось (Li et al., 2023a), но сделать это не позволяет неясное определение диагностических признаков двух существующих обсуждаемых семейств.

Таблица 5. Выраженность диагностических признаков Ommatidae и Cupedidae у представителей исследованной группы жуков (часть 1).

Признаки, по которым исследованные жуки должны быть отнесены к Ommatidae	Признаки, по которым исследованные жуки должны быть отнесены к Cupedidae
голова удлинённой формы	крупные глаза
сравнительно короткие, самое большее доходящие до основания пронотума антенны	
у большей части видов латерально прикреплённые антенны, основание которых скрыто сверху супраантеннальными буграми	у вида <i>N. pulcher</i> (рис. 15, а) основание антенн сдвинуто на дорсальную сторону головы так, что его не перекрывает супраантеннальный бугор
клипеус, который срастается с верхней губой или плотно примыкает к ней	
мандибулы с вертикальной ориентацией зубцов, развернутые на 90° относительно головы (например, у <i>N. caudatus</i> (рис. 14, ж, к), <i>N. excellens</i> (рис. 14, а, б), <i>Rh. rostratus</i> , <i>Rh. tenuis</i> (рис. 14, е, и))	мандибулы с горизонтальной ориентацией зубцов (например, у видов <i>Rh. laticella</i> (рис. 14, д, з), <i>Rh. minisculus</i> (рис. 15, в), <i>C. psilata</i> , <i>C. stabilis</i>)
у многих видов на вентральной поверхности головы имеются борозды для вкладывания антенн, характерные также для современного омматидного рода <i>Tetraphalerus</i> (например, у <i>Rh. rostratus</i> , <i>Rh. minisculus</i> , <i>N. alienus</i>)	У многих видов на пронотуме имеются желобки для вкладывания голеней или лапок (Li et al., 2023a; рис. 16, г)
хорошо развитая проплебра достигает переднего края проторакса	
плоско примыкающие стерниты	стерниты «налегают друг на друга черепицеобразно», имеют глубокую выемку вдоль переднего края (рис. 28)

Таблица 5. Выраженность диагностических признаков Ommatidae и Cupedidae у представителей исследованной группы жуков (часть 2).

<p>у большего количества представителей <i>Notocupes</i> интеркоксальный отросток простернума не сохранился, но у одного экземпляра из коллекций ПИН (<i>N. laticella</i>, экз. ПИН, №2240/74) видно, что он нависает над соприкасающимися тазиками, а не разделяет их</p>	<p>разделенные длинным интеркоксальным отростком передние тазики были отмечены у видов из юры и мела Китая (например, <i>N. alienus</i> (рис. 7, г) или <i>N. spinosus</i> (рис. 16, а)) и нижнего мела Южной Кореи (<i>N. premeris</i>), а также у экземпляров из бирманского янтаря (Li et al., 2023а, б; рис. 4, б)</p>
<p>почти у всех видов удлинённые членики лапок без выемок на концах</p>	<p>у вида <i>N. excellens</i> (рис. 31, а, рис. 73, в) видно, что предпоследний членик лапок немного раздвоен к вершине</p>

Исследованная группа жуков – это не единственный пример среди ископаемых, где характеристика передних тазиков не позволяет дать определение до семейства – из бирманского янтаря был описан жук *Stegocoleus* (Jarzembowski, Wang, 2016; Li et al., 2020) с разделёнными передними тазиками, что определяет его в Cupedidae. Но авторами было отмечено, что по остальным признакам жук должен быть отнесен в Ommatidae. Взаимное расположение стернитов брюшка также демонстрирует разные варианты строения не только внутри исследованной группы жуков, но и на представителях рода *Cupes* из балтийского янтаря. То есть эти признаки могли возникать у Archostemata несколько раз независимо (Kirejtshuk, 2021).

Из вышеперечисленного следует, что имеющиеся диагностические признаки Ommatidae и Cupedidae применимы на рецентном материале, но не могут быть использованы для определения ископаемых остатков жуков, так как морфология последних демонстрирует большее разнообразие. В том числе на примере некоторых родов можно наблюдать сочетание признаков двух семейств, что закрывает хиатус между современными формами и ставит под сомнение их разделение как таковое. Описанная проблема указывает на необходимость пересмотреть диагностические признаки обсуждаемых семейств с использованием данных по морфологии ископаемых Archostemata.

Поскольку по имеющимся диагностическим признакам разделить вымершие роды Cupedidae и Ommatidae представляется затруднительным, то в настоящей работе эти две группы жуков принимаются в ранге подсемейств Cupedidae *sensu lato*.

4.5. Вопрос родового названия *Notocupes*

Долгое время авторы работ, посвященных *Notocupes*, не могли прийти к единому мнению о родовом названии (подробнее см. Введение. Актуальность темы исследования). Для решения данного вопроса было необходимо привести дополнительные аргументы в пользу названия, предложенного Пономаренко, *Notocupes*, что и стало одной из задач данного исследования. В ходе работы было проведено морфологическое сравнение разных родов Cupedidae. Образцы, хранящиеся в ПИН РАН были исследованы непосредственно на отпечатках, остальные – по литературным источникам - обзору Кирейчука (Kirejtshuk, 2020) и оригинальным описаниям.

Среди других родов Cupedidae можно найти жуков с надкрыльями похожего с *Notocupes* строения (рис. 34). Например, монотипный род *Rhopalomma* Ashman et al., 2015 отличается от *Notocupes* только отсутствием шеевидной перетяжки и булавовидными антенными, хотя стоит отметить, что и среди исследованной в этой работе группы жуков достаточно видов без шеевидной перетяжки (например, *N. caudatus*).

Род *Rhabdocupes* описан как отличающийся от *Notocupes* третьим антенномером, который в 2 раза длиннее второго, слабо приподнятыми по заднему краю стернитами брюшка и не вытянутыми вперед передними углами пронотума, то есть надкрылья этих двух родов имеют сходное строение. Большое сходство этих двух родов позволило перенести часть видов исследованной группы в *Rhabdocupes* по признаку отсутствия явной вырезки вдоль переднего края пронотума (подробнее см. главу 5. Систематическая часть).

У представителей рода *Latocupes* Ren et Tan, 2006 надкрылье отличается рисунком: у *Notocupes* это пятна и поперечные полосы, у *Latocupes* – продольные пятна. Однако, не для всех видов характерен рисунок на надкрыльях (например, *L. angustilabialis*), поэтому надкрылья двух сравниваемых родов могут выглядеть одинаково.

Из всего вышеизложенного следует, что определить по надкрылью *Notocupes* невозможно и, соответственно, *Zygadenia* не может выступать в качестве родового названия группы. Изолированные надкрылья возможно описывать только в формальный таксон в составе семейства Cupedidae *sensu lato*. Такие отпечатки могут быть описаны в *Notocupes* (или один из других близких родов, указанных здесь или выделенных из *Notocupes* (см. главу 5. Систематическая часть)) только при нахождении в этом же местонахождении жука с такими же надкрыльями и диагностическими признаками этой группы, то есть с телами.

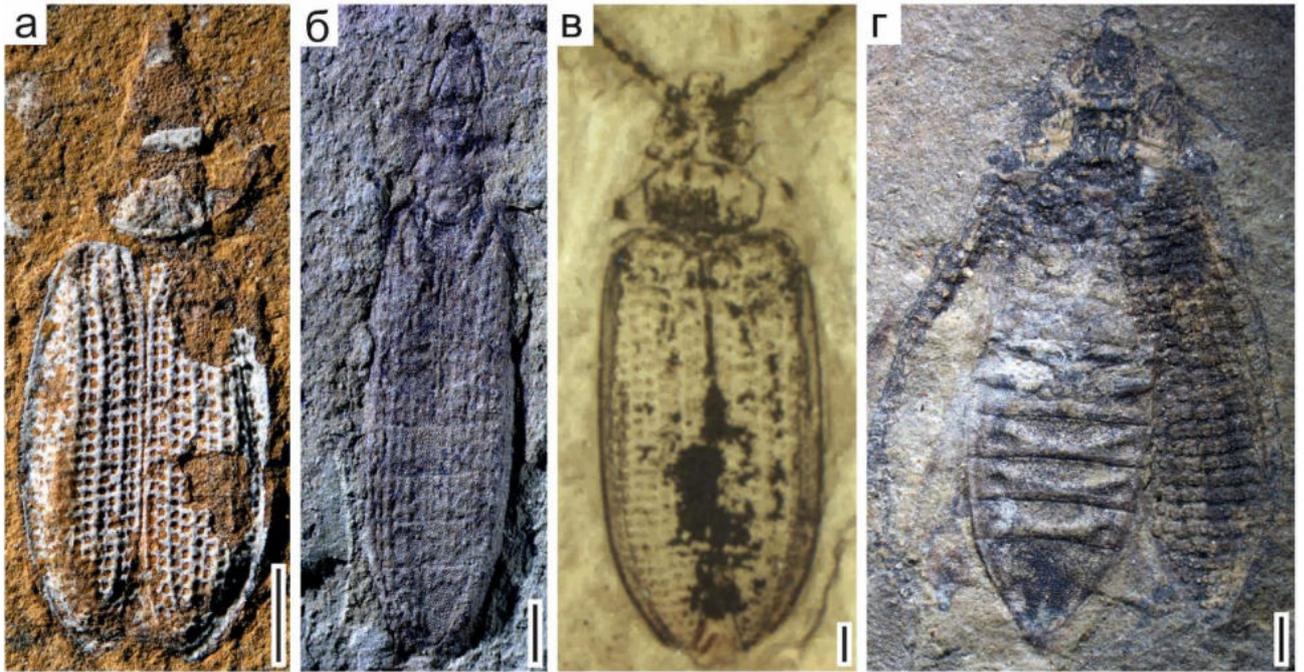


Рис. 34. Роды Cupedidae с похожими надкрыльями: а – *Rhopalomma stefaniae* (из Ashman et al., 2015); б – *Rhabdocupes longus* экз. ПИН, № 2555/1665 (оригинальное фото); в – *Latocupes angustilabialis* (из Tan et al., 2007); г – *Notocupes khasurtyiensis* (из Стрельникова, 2019).

4.6. Геологическое и географическое распространение

На данный момент представители исследованной группы жуков известны из триасовых отложений Казахстана (*Rh. oxypygus*), Киргизии (*Rh. laticella*, *Rh. rostratus*, *Rh. tenuis*), Германии (*Notocupes* sp.), Швеции (*Zygadenia* sp.) (Ponomarenko, 1969; Krzeminski, Lombardo, 2001; Bashkuev et al., 2012). Отнесение к *Notocupes* триасового китайского вида, описанного как *Chengdecupes shiluoense* (свита Тунчуань) на данный момент поставлено под сомнение (Kirejtshuk, 2020), но пока не доказано обратное, входит в состав рода как *N. shiluoensis*. Распространение триасовых видов исследованной группы родов представлено на рис. 35.

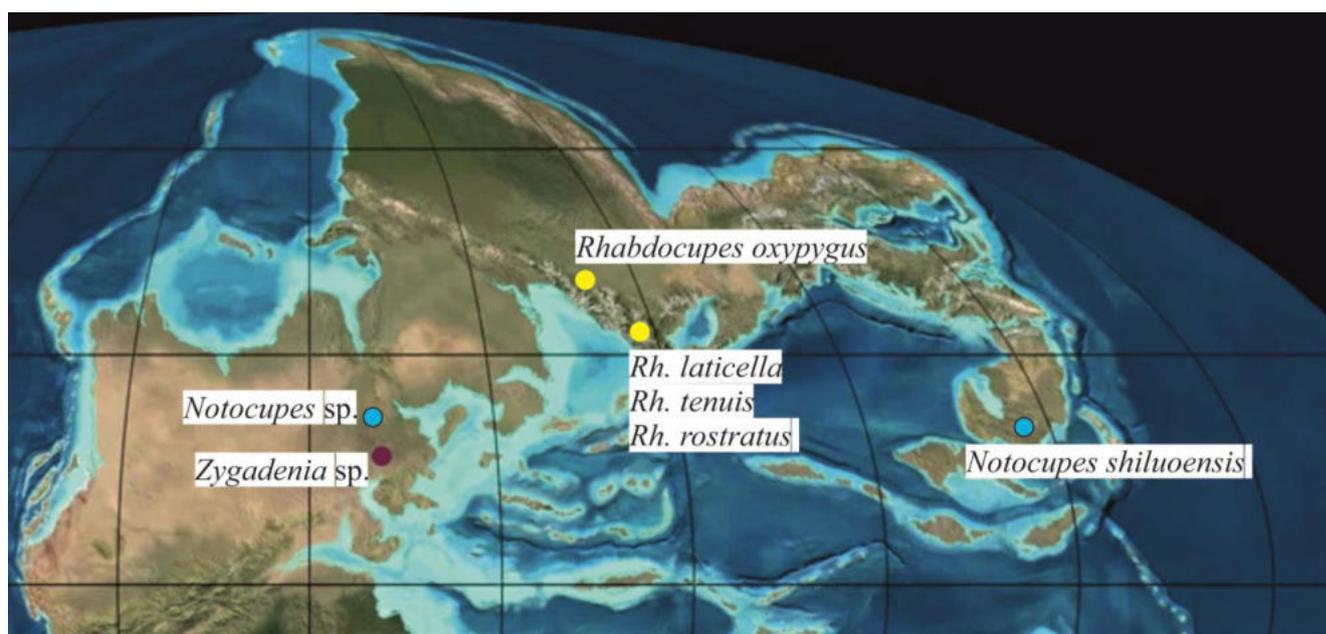


Рис. 35. Распространение исследованных родов в триасовом периоде. Кругами здесь и далее отмечены местонахождения, цвета показывают род, к которому принадлежит жук: желтый – *Rhabdocupes*, голубой – *Notocupes*, бордовый – *Zygadenia*. Карта из <https://triptonkosti.ru/4-foto/karta-mira-triasovogo-perioda-80-foto.html>, с изменениями (дата обращения 02.01.2024).

Юрские находки исследованной группы жуков отмечены для отложений Казахстана (*B. nigrimonticola*, *B. reticulatus*, *N. lapidarius*, *N. picturatus*, *N. pulcher*), Киргизии (*C. crassa*, *C. kirghizica*, *C. lata*, *Rh. cellulosus*, *Rh. issykkulensis*, *Rh. sogutensis*), западной Сибири (*O. patula*), Монголии (*C. brachycephala*, *C. exigua*, *C. longicollis*, *Z. handlirshi*, *Z. giebelsi*), Китая (*B. spinosus*, *C. jurassica*, *N. daohugouensis*, *N. laetus*, *N. lini*, *N. pingi*, *N. robustus*, *Notocupes* sp.), Польши (*Notocupes* sp.1,2), Германии (*N. reticulatus* (не *B. reticulatus* (Ponomarenko, 1968))), Австралии (*Z. martinae*, *Z. westraliensis*), и из отложений верхней юры – нижнего мела Забайкалья (*Notocupes* sp.1, 2) (Пonomarenko, 1969, 1985, 1990, 1994; Jarzembowski et al, 2015; Kin, 2013; Kirejtshuk et al., 2010; Kirejtshuk, 2020; Lin, 1976; Oppenheim, 1888; Ponomarenko, Ren, 2010; Ponomarenko et al.,

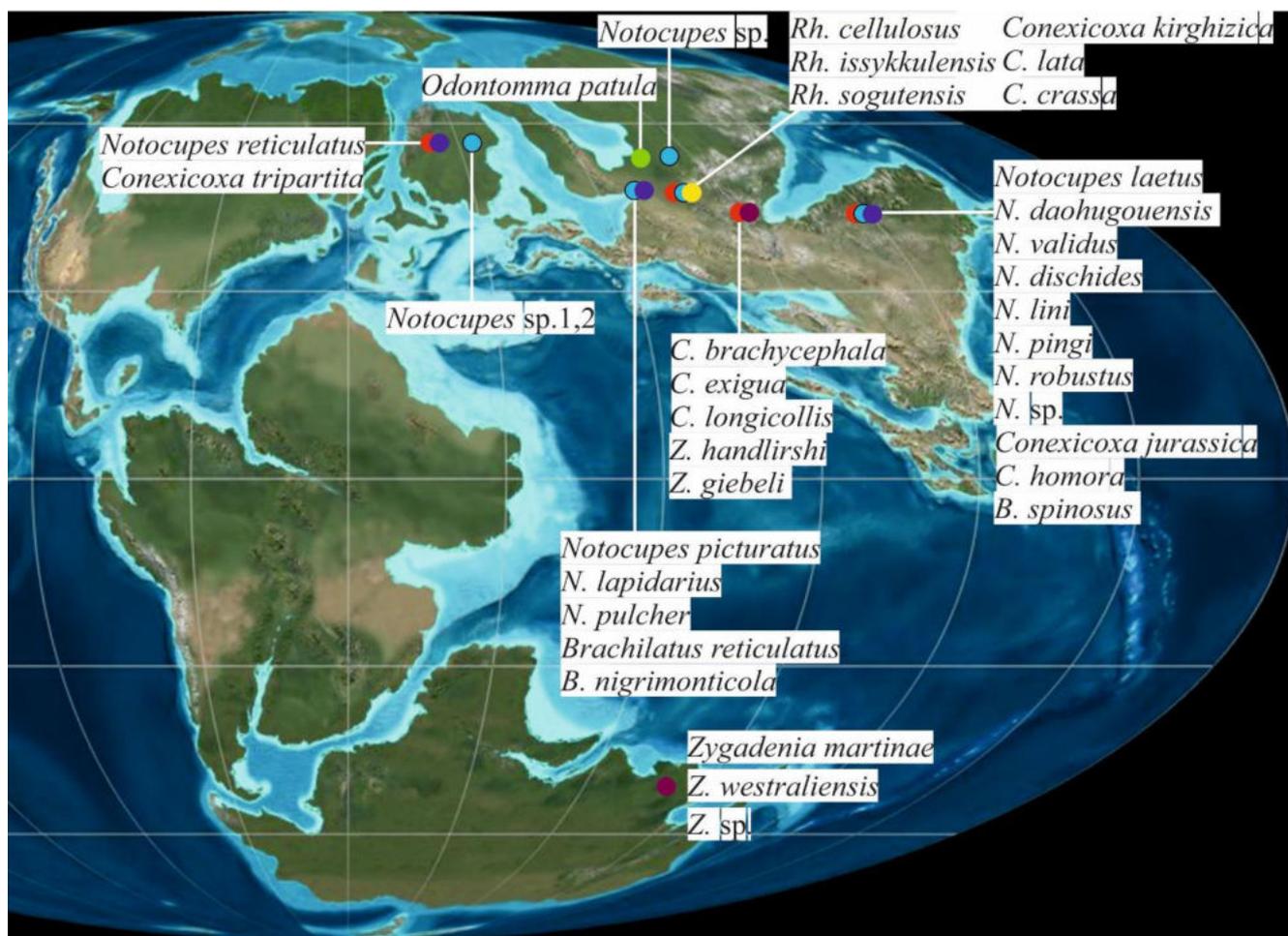


Рис. 36. Распространение исследованных родов в юрском периоде. Цвет круга здесь и далее показывает род, к которому принадлежит жук: зеленый – *Odontomma*, красный – *Conexicoxa*, фиолетовый – *Brachilatus*. Карта из <http://www.millattashlar.ru/index.php/Файл:Палеогеография.jpg>, с изменениями (дата обращения 02.01.2024).

2012; Ponomarenko, Yan, 2014; Riek, 1968; Wegierek, Zherikhin, 1997). Распространение исследованных жуков в юрском периоде отражено на рис. 36.

Обсуждаемые жуки известны из меловых отложений Бурятии (*N. caudatus*, *N. excellens*, *N. khasurtyiensis*, *Rh. vitimensis*), Казахстана (*B. caducus*), Хабаровского края (*C. khetanensis*), Забайкалья (*Z. semen*, *Z. sibirica*, *N. sinitzae*), Монголии (*B. dundulaensis*, *N. elegans*, *N. mongolicus*), Южной Кореи (*B. premeris*, *Z. cornigera*) и китайских отложений провинции Ляонин (*C. epicharis*, *C. eumeura*, *C. porrecta*, *C. psilata*, *C. stabilis*, *N. alienus*, *N. baojiatunensis*, *N. cyclodontus*, *N. kezuensis*, *N. ludongensis*, *N. rudis*, *N. validus*, *N. sp.*, *Rh. minisculus*, *Rh. protensus*, *Z. liui*), Англии (*Z. angliae*, *Z. floodpagei*, *Z. simpsoni*, *Z. tuberculata*, *Zygadenia sp.*), Испании (*B. oculus*, *B. longicoxa*, *B. viridis*, *C. martinclusas*, *C. siniestri*, *N. diazromerali*), Аргентины (*Zygadenia sp.*),

5. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Отряд Coleoptera

Инфраотряд Archostemata Kolbe, 1908

Отряд Cupedidae Laporte, 1836

Подотряд Ommatinae Sharp et Muir, 1912

5.1. Род *Notocupes* Ponomarenko, 1964

Notocupes Ponomarenko, 1964: 61;

Sinocupes Lin, 1976: 113 (типовой вид: *Sinocupes validus* Lin, 1976); Пономаренко, 2006: 95; Kirejtshuk et al., 2010: 792;

Forticipes Hong et Wang, 1990: 105 (типовой вид: *Forticipes laiyangensis* Hong, 1990); Пономаренко, 2006: 95;

Picticipes Hong et Wang, 1990: 107 (типовой вид: *Picticipes tuanwangensis* Hong, 1990); Пономаренко, 2006: 95;

Ovatocupes Tan et Ren, 2006: 225 (типовой вид: *Ovatocupes alienus* Tan et Ren, 2006); Kirejtshuk et al., 2010: 788;

Chengdecupes Hong, 1983 p.p.: Kirejtshuk et al., 2016: 144; Strelnikova, Yan, 2023: 18;

Echinocupes Kirejtshuk et Jarzembowski, 2020 p.p.: Li et al., 2023: 398; Strelnikova, Yan, 2023: 18.

Типовой вид. *Notocupes picturatus* Ponomarenko, 1964, средняя-верхняя юра, карабастауская свита, южный Казахстан, Каратау.

Диагноз. Жуки с узким телом, отношение длины и ширины жука чаще всего явно больше 2, не меньше 1.8. Пронотум сужается вперед и назад, его боковые края плавно изогнуты, передние углы хотя бы немного выступают вперед, чаще явственно выступают, диск пронотума с двумя округлыми буграми, разделенными продольной бороздой. Эпиплевральный край плавно изгибается по всей длине. Плечо не выступает вбок, чаще покатое. Эпиплевра часто широкая, резко сужающаяся в базальной части, реже узкая почти не сужающаяся и только у *N. caudatus* широкая почти не сужающаяся. Бока пронотума и базальная треть эпиплеврального края надкрылий могут быть зазубрены. Жилки 2 и 3 изгибаются и не образуют ровных параллельных рядов так, что могут сливаться перед впадением в вершину надкрылья. Антенны нитевидные, иногда слабо пильчатые или четковидные.

Видовой состав. 28 видов из юры Германии, Казахстана и Китая и нижнего мела Китая, Монголии, Испании и Забайкалья России.

N. picturatus Ponomarenko, 1964 [*Zygadenia*], *N. alienus* (Tan et Ren, 2006) [*Ovatocupes*, *Zygadenia*], *N. baojiatunensis* (Hong, 1992) [*Chengdecupes*, *Zygadenia*], *N. caudatus* Ponomarenko, 1966 [*Zygadenia*], *N. cycloodontus* (Tan et al., 2006) [*Amblomma*, *Zygadenia*], *N. daohugouensis* Li et Cai, 2023, *N. diazromerali* (Soriano et Delclòs, 2006) [*Zygadenia*], *N. elegans* Ponomarenko, 1994 [*Zygadenia*], *N. excellens* Ponomarenko [*Zygadenia*], 1966, *N. kezuoensis* (Hong, 1987) [*Chengdecupes*, *Zygadenia*], *N. khasurtyiensis* Strelnikova, 2019 [*Zygadenia*], *N. laetus* Lin, 1976 [*Zygadenia*], *N. laiyangensis* (Hong, 1990) [*Forticupes*, *Zygadenia*], *N. lapidarius* Ponomarenko, 1968 [*Zygadenia*], *N. lini* Ponomarenko et al., 2012 [*Zygadenia*], *N. ludongensis* Wang et Liu, 1996 [*Zygadenia*], *N. mongolicus* Ponomarenko, 1994 [*Zygadenia*], *N. neli* Tihelka et al., 2019 [*Echinocupes*], *N. ohmkuhnlei* Jarzembowski et al., 2019 [*Echinocupes*], *N. pingi* Ponomarenko et Ren, 2010 [*Zygadenia*], *N. pulcher* Ponomarenko, 1968 [*Zygadenia*], *N. reticulatus* (Oppenheim, 1888) [*Procarabus*, *Zygadenia*], *N. robustus* Li et Cai, 2023, *N. rudis* (Tan, Ren et Liu, 2005) [*Amblomma*, *Zygadenia*], *N. sinitzae* Ponomarenko, 2000 [*Zygadenia*], *N. shiluoensis* (Hong, 1984) [*Chengdecupes*, *Zygadenia*], *N. tuanwangensis* (Hong, 1990) [*Picticupes*, *Zygadenia*], *N. validus* (Lin, 1976) [*Sinocupes*, *Zygadenia*].

Определяемые только до рода образцы известны из среднего триаса Германии, верхней юры Польши и Китая, отложений границы юры и мела России и нижнего мела Англии.

Ключ для определения видов *Notocupes*

N. baojiatunensis, *N. kezuoensis*, *N. laetus*, *N. laiyangensis*, *N. lini*, *N. ludongensis*, *N. neli*, *N. ohmkuhnlei*, *N. reticulatus*, *N. shiluoensis*, *N. tuanwangensis* и *N. validus* не внесены в ключ рода из-за недостатка данных об их диагностических признаках в публикациях.

1. Пронотум и (или) передняя треть надкрылья латерально зазубрены, тело либо покрыто одним типом бугорков, либо двумя типами бугорков, но кроме вдавлений вдоль переднего края надкрылий имеются также латеральные треугольные вдавления.....2
– Пронотум и надкрылье не зазубрено латерально, тело покрыто двумя типами бугорков, более крупные бугорки расположены на вдавлениях вдоль переднего края II-IV стернитов брюшка10
2. Кроме вдавлений вдоль переднего края стернитов, латерально просматриваются треугольные вдавления, тело покрыто бугорками двух типов: мелкими и крупными; брюшко к основанию немного сужается (кроме *N. latus*, тело которого покрыто только мелкими бугорками, а брюшко не сужено к основанию).....3

- Треугольных вдавлений по бокам стернитов брюшка нет. Тело покрыто одинаковыми бугорками, брюшко не сужено к основанию7
- 3. Отношение ширины и длины пронотума больше 2, ширина метавентрита равна его длине (рис. 51).....*N. khasurtyiensis*
- Отношение ширины и длины пронотума меньше 2, отношение ширины и длины метавентрита 1.5-1.8.....4
- 4. Ячеи в эпиплевре отсутствуют, эпиплевра уже надкрылья больше, чем в 10 раз (рис. 48-50) *N. excellens*
- Ячеи в эпиплевре присутствуют, эпиплевра уже надкрылья меньше, чем в 10 раз.....5
- 5. Эпиплевра в 4 раза сужается в передней трети резко и отчётливо, средней толщины, уже надкрылья в 4.8 (рис. 54-56) *N. mongolicus*
- Эпиплевра плавно сужается в передней трети в 1.3 раза.....6
- 6. Эпиплевра узкая, уже надкрылья в 8.5 раз, последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 3.1 (рис. 40-42).....*N. caudatus*
- Эпиплевра широкая, уже надкрылья в 5.9, последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 2.4*N. daohugouensis*
- 7. Основания антенн сдвинуты на дорсальную сторону головы (рис. 17, а; рис. 57-58)*N. pulcher*
- Антенны расположены на голове латерально, приближены к глазам8
- 8. Вокруг ячеи на надкрылье по 2-3 макулы (рис. 31, д).....*N. cyclodontus*
- Вокруг ячеи на надкрылье не меньше трех макул9
- 9. Пронотум с пильчатым латеральным краем. Количество макул в одной ячейке надкрылья 3–4 *N. rudis*
- Пронотум латерально сильно зазубрен. Количество макул в одной ячейке надкрылья 5-8 (рис. 16, б, в)..... *N. robustus*
- 10. Голова округлая, по переднему краю простернума два зубчика (рис. 7, в, г; рис. 14, в, г) *N. alienus*
- Голова прямоугольная, не сужается вперед и назад, простернум без зубчиков по переднему краю11
- 11. Пронотум широкий, отношение его ширины и длины 1.8-2, в ряду на надкрылье 24-30 ячей.....12
- Пронотум уже, отношение его ширины и длины 1.2-1.3, в ряду на надкрылье 20-25 ячей14
- 12. Жуки меньше 10 мм в длину, ячеи на надкрылье мелкие, около 30 ячей в ряду, эпиплевра узкая, плавно сужается в передней половине, метавентрит почти равен в длину и ширину,

- ширина последнего стернита брюшка в 1.4 больше его длины в 2.5 длиннее предпоследнего стернита *N. pingi*
- Жуки крупные, больше 19 мм в длину, ячеи на надкрылье средние или крупные. в ряду около 24-25 ячеек, эпиплевра широкая, сильно и резко сужается в передней трети, ширина метавентрита в 1.8-2 больше его длины, последний стернит брюшка больше чем в 1.5 раза шире своей длины, в 2-2.2 длиннее предпоследнего стернита 13
13. Ячеи среднего размера, ширина последнего стернита брюшка в 2.2 больше его длины (рис. 31, е) *N. diazromerali*
- Ячеи крупные, ширина последнего стернита брюшка в 1.5 раза больше его длины (рис. 59-60) *N. sinitzae*
14. Отношение последнего стернита брюшка к предпоследнему больше 3 (рис. 52-53) *N. lapidarius*
- Отношение последнего стернита к предпоследнему 2.3-2.8 15
15. Бугорки на теле не больше 0.03 мм, их плотность не меньше 760. Эпиплевра узкая, немного плавно сужается в передней трети (рис. 21, в; рис. 38-39) *N. picturatus*
- Размер более крупных бугорков, покрывающих тело, 0.03-0.05, плотность на этих участках не больше 320. Эпиплевра средней ширины. резко сужается в передней трети (рис. 43-47) *N. elegans*

***Notocupes picturatus* Ponomarenko, 1964**

Notocupes picturatus: Пономаренко, 1964: 61;

Zygodenia picturata: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes picturatus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygodenia picturalis: Kirejtshuk, 2020: 45;

Notocupes picturatus: Strelnikova, Yan, 2023: 18.

Голотип – ПИН, № 2066/2292, урочище Аулие у д. Михайловка, средняя-верхняя юра, карабастауская свита.

Диагноз. Пронотум вытянут в длину, отношение его ширины и длины 1.2, эпиплевра средней толщины без ячеек, в ряду на надкрылье 22 среднего размера овальных ячеек.

Описание (рис. 38-39). Отношение длины жука к его ширине 2-2.2. Бугорки покровов равномерно распределены по всему телу, в диаметре составляют примерно 0.02, чуть более крупные на последнем брюшном стерните, где их диаметр достигает 0.02-0.03. Расстояние между

бугорками 0.01 на участках с мелкими бугорками, что меньше диаметра бугорков на этих участках, и до 0.01 на участках с крупными бугорками, что также меньше диаметра бугорков.

Голова удлинённая, отношение длины тела к длине головы – 5-6. Длина головы в 1.5 раза больше её ширины. Голова перед и за глазами немного сужена, шеевидная перетяжка не выражена. Длина головы перед глазами немного меньше, чем диаметр глаз, за глазами чуть больше диаметра глаз. Глаза овальные, не сильно выступают по бокам головы, едва сдвинуты на дорсальную сторону головы, значение диаметра глаз вдоль головы составляет 0.2, поперек головы – 0.1. Отношение ширины головы без глаз к значению диаметра глаза составляет 6.6. Бугры на голове просматриваются хорошо, P1 и P2 вместе образуют X-образный единый бугор. Мандибулы крупные, с одним или двумя зубцами на вершине, слабоизогнутые. Антенны нитевидные, примыкают непосредственно по бокам от мандибул, короткие, не достигают основания пронотума. Антенномеры немного расширены на вершине, скапус вздутый, его длина в три раза больше ширины, толще остальных антенномеров; второй немного короче третьего, в 1.9 раза короче первого, остальные антенномеры последовательно укорачиваются.

Пронотум несёт следы прижизненной окраски: его уплощенные бока и диск темные, остальные участки светлые. Передний край не вырезан, передние углы оттянуты вперед до основания глаз. Ширина пронотума в 1.2 раза больше длины. Наибольшая ширина пронотума в 1.3 больше его ширины на переднем крае и в 1.1 больше ширины на заднем крае. Ширина пронотума в 2.1 больше ширины головы. Задний край пронотума прямой, его боковые края цельные, слабо изогнуты. Диск с двумя овальными буграми, немного оттянутыми наружу в передней части, между ними вдоль всего пронотума до его заднего края тянется тонкая продольная борозда.

Простернум. Плевростернальный шов прямой, немного изогнут наружу в центральной части, нотоплевральный шов в передней трети направлен наружу, далее прямой. Проплевра одинаковой ширины по всей длине.

Надкрылья с рисунком в виде трех округлых темных пятен в центральной части каждого надкрылья и поперечными перевязями в основании надкрылья и в апикальной части, немного за треть до вершины надкрылья. Отношение длины надкрылья к его ширине 3. Ячей на надкрыльях овальные. В поле I ячеей нет, в остальных полях двойные ряды ячеей, в поле IV – 20-22 ячеей, V – 16-17 ячеей, VI – 17-18 ячеей, VII – 2 ячеей. Макулы имеются, но сохранность не позволяет судить об их количестве. Ячеей среднего размера, занимают около половины расстояния между жилками, жилки зигзагообразно изогнуты. Жилки 2 и 3 имеют общее основание, остальные жилки выходят из основания надкрылья свободно. Жилки 2 и 3 дугообразно изогнуты, повторяют форму края эпиплевры, жилка 3 в основании образует изгиб. Жилки 4 и 5 сливаются примерно за 4-5 ячеей до

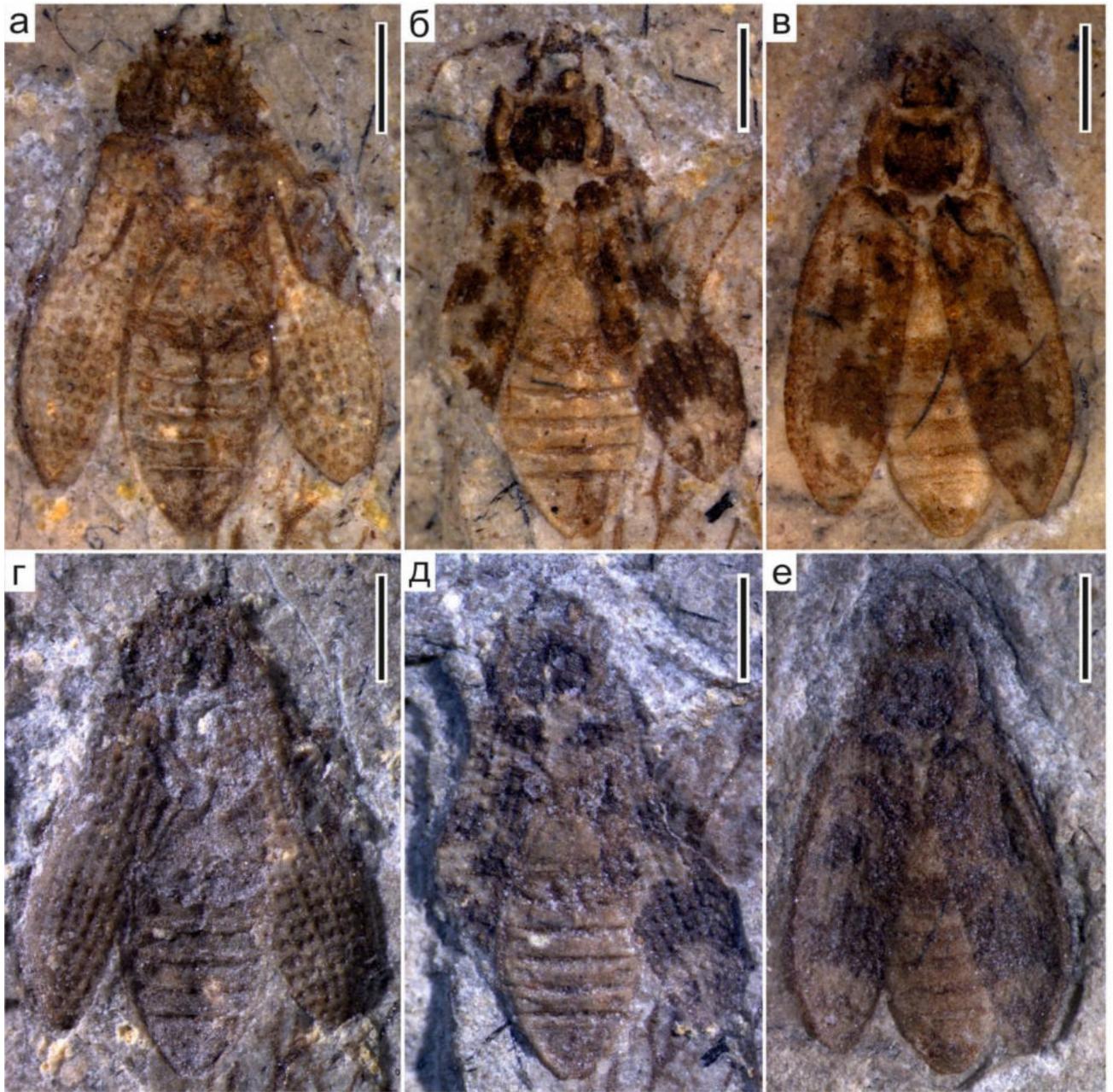


Рис. 38. *Notocupes picturatus*, голотип (ПИН, № 2066/2292) и паратип (ПИН, № 2066/2295): а-в – фото образцов, смоченных спиртом, г-е – фото сухих образцов: а, г – голотип, обратный отпечаток; б, д – голотип, прямой отпечаток, отображенный зеркально; в, е – паратип.

вершины надкрылья. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, слабо изогнут. Эпиплевра средней толщины, почти не сужается к вершине. Отношение ширины эпиплевы в основании к ширине эпиплевы на вершине 1.7. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевы 11.7. Основание надкрылья прямое, плечевой край надкрылья угловатый. Плечо не явно выражено. Вершина надкрылья притуплена. Отношение ширины надкрылий к наибольшей ширине пронотума 1.7.

Мезовентрит не короче метавентрита.

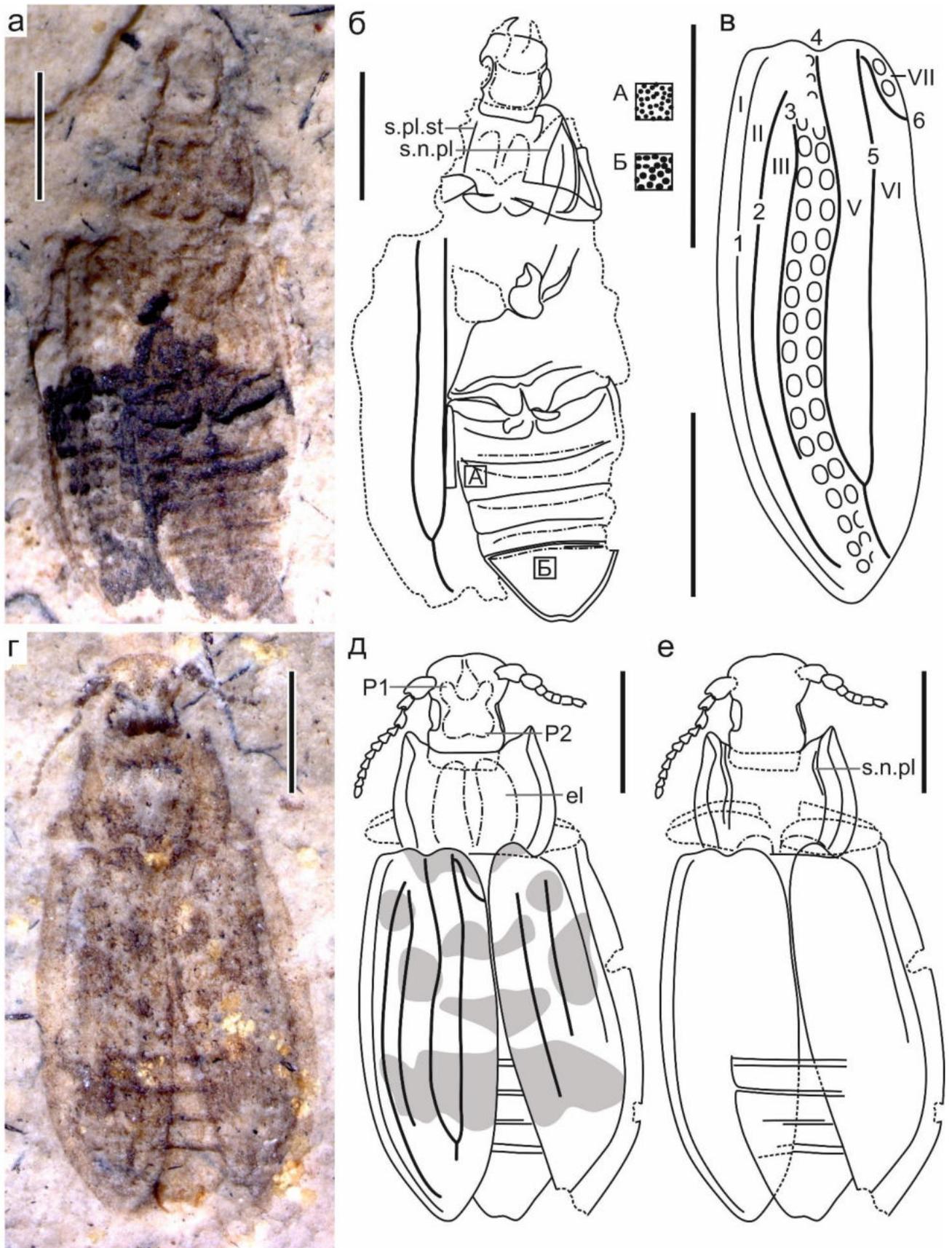


Рис. 39. *Notocipes picturatus*: а-б – паратип (ПИН, № 191/167): а – фото, б – рисунок; в – общая схема надкрылья; г-е – экз. ПИН, № 2384/468: г – фото, д – рисунок с дорсальной стороны, е – рисунок с вентральной стороны.

Метавентрит сужается вперед примерно в 2 раза, отношение ширины на заднем крае по отношению к длине около 1.8. Паракоксальный шов не сближен с задней границей метавентрита. Длина пронотума в 1.4 больше длины метавентрита.

Абдомен не сужен к основанию, сужен назад с III стернита, на конце притупленный с ямкой по центру. Отношение длин стернитов 2.7:1.2:1.2:1.2:3-2.7. Отношение ширины последнего стернита к его длине 1.7. Стерниты немного налегают друг на друга черепицеобразно, по переднему и заднему краю II-IV стернитов и по переднему краю V стернита просматриваются тонкие полоски вдавления, также имеются латеральные каплевидные вдавления на I-IV стернитах.

Конечности. Передние тазики округлые, соприкасающиеся, с тонкими подстилающими трохантинами, лежат в задней части пронотума. Ширина пронотума в 1.5 раза больше длины переднего бедра. Передние бедра сильно выступают по бокам пронотума. Средние тазики смежные, округлые с выемками по бокам. Ширина задних тазиков превосходит их длину в 1.9, их длина составляет чуть меньше половины длины I стернита брюшка.

Размеры.

	Длина жука	Ширина жука	Длина надкрылья	Ширина надкрылья
Голотип ПИН, № 2066/2292	5.2	2.2	3.4	1.1
Паратип ПИН, № 191/167	4.7	-	3.2	-
Паратип ПИН, № 2066/2295	4.9	2.2	3.2	1.1
Экз. ПИН, № 2239/819	4	1.8	2.7	0.9
Экз. ПИН, № 2384/468	4.65	2.2	3	1.1
Экз. ПИН, № 2554/435	4.9	2.4	3.2*	1.2

Сравнение. По строению пронотума больше всего похож на *N. lapidarius* – у этих обоих видов надкрылья шире пронотума в 1.6-1.7, а ширина пронотума больше его длины в 1.2-1.3, кроме того виды похожи формой последнего стернита брюшка и метавентрита. Отличается от *N. lapidarius* соотношением длин стернитов брюшка и размером ячеек на надкрылье. По форме пронотума, у которого ширина больше длины не больше, чем в 1.5, также похож на *N. alienus*, *N. excellens*, *N. pulcher* и *N. elegans*, однако отличается от последнего более широким по

отношению к надкрыльям пронотумом, а от всех остальных, наоборот, более узким. Кроме того, отличается от первых трех меньшим количеством ячеей в ряду, их размером и цельным краем пронотума. Похож на *N. caudatus* и *N. elegans* длинным I стернитом брюшка, который превышает по длине второй больше, чем в два раза, но отличается от них более широким пронотумом по отношению к надкрыльям и более коротким последним стернитом брюшка, от *N. elegans* отличается более мелкими ячейками надкрылья, от *N. caudatus* – цельным краем пронотума.

Замечание. Образцы под номерами экз. ПИН, №№ 2239/819, 2384/468, 2554/435 – это новые находки исследованного вида, которые ранее не упоминались в описании и учтены при характеристике признаков вида впервые.

Для экз. ПИН, № 191/167 в первоначальном описании указан № 167/191. В настоящей работе номер исправлен на верный.

Материал. Голотип и образцы из того же местонахождения: отпечаток жука плохой сохранности без антенн и большей части конечностей (экз. ПИН, № 191/167), отпечаток жуков плохой сохранности без большей части конечностей (экз. ПИН, № 2066/2295 и № 2239/819), отпечаток хорошей сохранности полного жука с антеннами (экз. ПИН, № 2384/468) и прямой и обратной отпечатки жука плохой сохранности с частично сохранившимися антеннами и конечностями (экз. ПИН, № 2554/435).

***Notocupes caudatus* Ponomarenko, 1966**

Notocupes caudatus: Пономаренко, 1966: 141;

Zygadenia caudata: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes caudatus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia caudata: Kirejtshuk, 2020: 45;

Notocupes caudatus: Strelnikova, Yan, 2023: 18.

Голотип – ПИН, № 1989/3002, прямой и обратный отпечатки полного жука; местонахождение Байса; нижний мел.

Диагноз. Щиток пятиугольный. Надкрылья шире пронотума в 2 раза, ширина пронотума больше его длины в 1.6. Стерниты II-IV сильно короче стернитов I и V.

Описание (из Strelnikova, Yan, 2021, рис. 40-42). Отношение длины жука к его ширине 2.1. Бугорки равномерно распределены по покровам, в диаметре составляют примерно 0.03, более крупные на последнем брюшном стерните и на вдавленных частях II-IV стернитов, где их

диаметр составляет 0.05. Расстояние между бугорками на участках с мелкими бугорками 0.01-0.02, на участках с крупными бугорками 0.02-0.03, то есть меньше диаметра бугорков.

Голова. Голова прямоугольная, длиннее своей ширины. Отношение длины тела к длине головы 6. Шеевидной перетяжки нет. Длина головы перед глазами в 1.4 раза меньше диаметра глаз, за глазами в 1.2 раза. Основание головы до основания постеромезальных бугров (P3) прикрыто пронотумом. Темя разделено продольной бороздой. Боковые кили на темени явно выражены. Постеромезальные бугры округлой формы. Отношение ширины головы без глаз к поперечному диаметру глаза 2. Верхняя губа крупная, прямоугольной формы. Мандибулы с одним зубцом на конце, с изгибом в базальной трети. Нижняя губа сохранилась в виде небольшого круглого прементума. Антенны отходят непосредственно перед глазами, примыкая к ним, удалены от мандибул. Основания антенн сверху прикрыты супраокулярным бугром (P1). Скапус вздутый, изогнутый, отношение его длины ко второму членику антенны 1.6. Членики 1-3 немного расширены к вершине. Длина скапуса 0.6, ширина 0.3.

Пронотум сужается вперед в 1.5 раза. Отношение ширины и длины пронотума 1.6. Передние углы пронотума немного оттянуты вперед, полукруглой вырезки на переднем крае нет. Задний край пронотума плавно закруглен, боковой край зазубренный. Диск пронотума с двумя буграми бобовидной формы, чуть сужеными в передней части, разделенными продольной бороздой.

Надкрылья. Щиток пятиугольный с узким передним краем. Ячей надкрылья округлые. В поле I один ряд крупных ячеей, в остальных полях двойные ряды ячеей, в поле II 20 ячеей, в полях III и IV порядка 27 ячеей, в поле V 19 ячеей, VI – около 25 ячеей, VII – 3 ячеей. Темные бугорки (макулы) вокруг ячеей присутствуют, их количество варьирует от четырех до восьми. В передней части поля I шесть или пять бугорков вокруг ячеей, в центральной части пять или четыре бугорков. В полях II и III количество бугорков варьирует от четырех до восьми. В центральной части полей IV и V преимущественно по шесть макул, в передней и задней частях полей – по пять. В поле VI больше всего ячеей с пятью или шестью бугорками. Также в передней трети поля встречаются ячеей с семью и восемью бугорками. В поле VII по пять бугорков вокруг ячеей. Ячеей занимают чуть больше половины расстояния между жилками и не доходят до границ полей. Отношение длины надкрылья к его ширине 3. Надкрылье едва длиннее брюшка. Жилки 2 и 3 скорее всего имеют общее основание за одну ячейку до основания надкрылья. Жилка 2 тянется вдоль эпиплеврального края, т.е. изогнута дугообразно. Жилка 3 более или менее прямая. Жилки 4 и 5 сливаются примерно за пять ячеей до вершины надкрылья, вторая и третья жилки свободно впадают в вершину надкрылья. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный и плавно закруглен к вершине. Эпиплевра широкая и почти не сужается к вершине. Отношение ширины

эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине 1.3. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 8.5. Основание надкрылья закругленное. Плечевой край надкрылья прямой, плечо слабо выражено. Вершина надкрылья закругленная. Отношение ширины надкрылий к наибольшей ширине пронотума 2.

Метавентрит. Длина метавентрита несколько меньше длины мезовентрита. Отношение ширины метавентрита на заднем крае к его длине 2.3. Отношение суммарной длины мезо- и метавентрита к длине брюшка 0.6.

Абдомен. Рельеф стернитов брюшка явно выражен – на последнем стерните и на вдавленных частях II-IV стернитов брюшка видны четкие вдавления с более крупными бугорками, I-IV стерниты брюшка черепицеобразно налегают друг на друга. Брюшко не сужено к основанию, сужено назад с начала IV стернита, на конце острое. Отношение длин стернитов 2.1:1:1:1:3.1. Отношение ширины последнего стернита к его длине 1.4.

Конечности. Задние тазики резко сужаются наружу в 2.5 раза, немного не доходят до середины I брюшного стернита. Ширина задних тазиков в 3.3 раза больше их длины.

Размеры. Длина жука 14, ширина 6.7, длина надкрылья 10.2, ширина надкрылья 3.4.

Сравнение. Похож на *N. picturatus* и *N. elegans* длинным I стернитом брюшка, который превышает по длине II больше, чем в два раза. Похож на *N. lapidarius*, длинным последним стернитом брюшка, который превышает по длине предпоследний больше чем в 3 раза. По этим признакам отличается от остальных видов. Узким по отношению к надкрыльям пронотумом похож на *N. elegans*, *N. sinitzae*, *N. pingi* и *N. rudis*, отличается от всех этих видов кроме выше перечисленных размером ячеек на надкрылье, отличается от *N. rudis* чуть более узким и вытянутым в длину пронотумом и более вытянутым метавентритом, от *N. sinitzae* – чуть более длинным и широким пронотумом, более мелкими ячейками и более коротким последним стернитом брюшка, от *N. pingi* – более широким и коротким метавентритом и зазубренным краем пронотума, от *N. elegans* – чуть более широкой эпиплеврой. Отличается от *N. picturatus* более узким и коротким по отношению к надкрыльям пронотумом, большим количеством ячеек в ряду на надкрылье и более вытянутым последним стернитом брюшка, отличается от *N. lapidarius* чуть более длинным последним стернитом брюшка, более коротким метавентритом и более крупными ячейками надкрылья.

Замечание. Голова жука повернута в три четверти, поэтому не удастся точно определить ее ширину. В первоначальном описании указано, что задние углы пронотума оттянуты назад (Ропомаренко, 1966а). Однако, левый край пронотума не сохранился и острый угол с задним краем пронотума образует его обрубленная часть. Правый край пронотума повернут в три

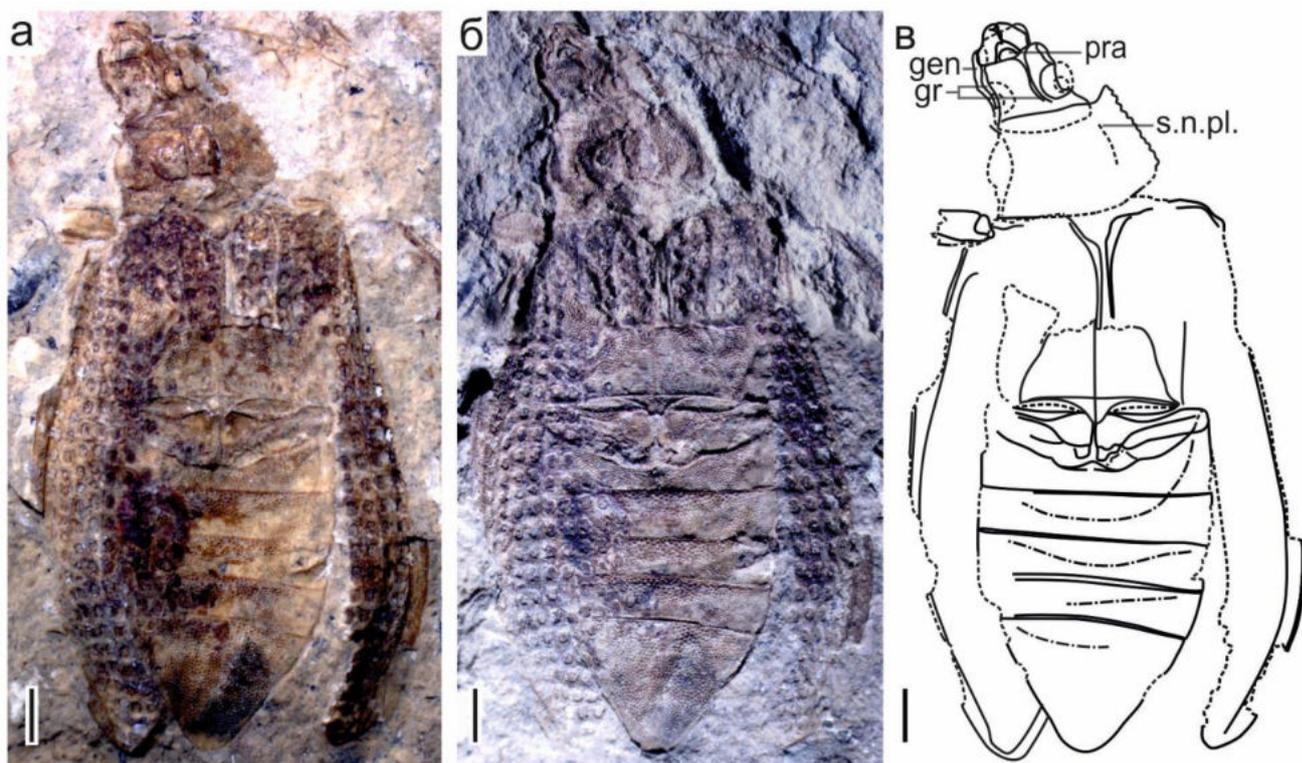


Рис. 40. *Notocupes caudatus* (экз. ПИН, № 1989/3002), обратный отпечаток: а – фото отпечатка, смоченного спиртом; б – фото сухого отпечатка; в – рисунок с вентральной стороны.

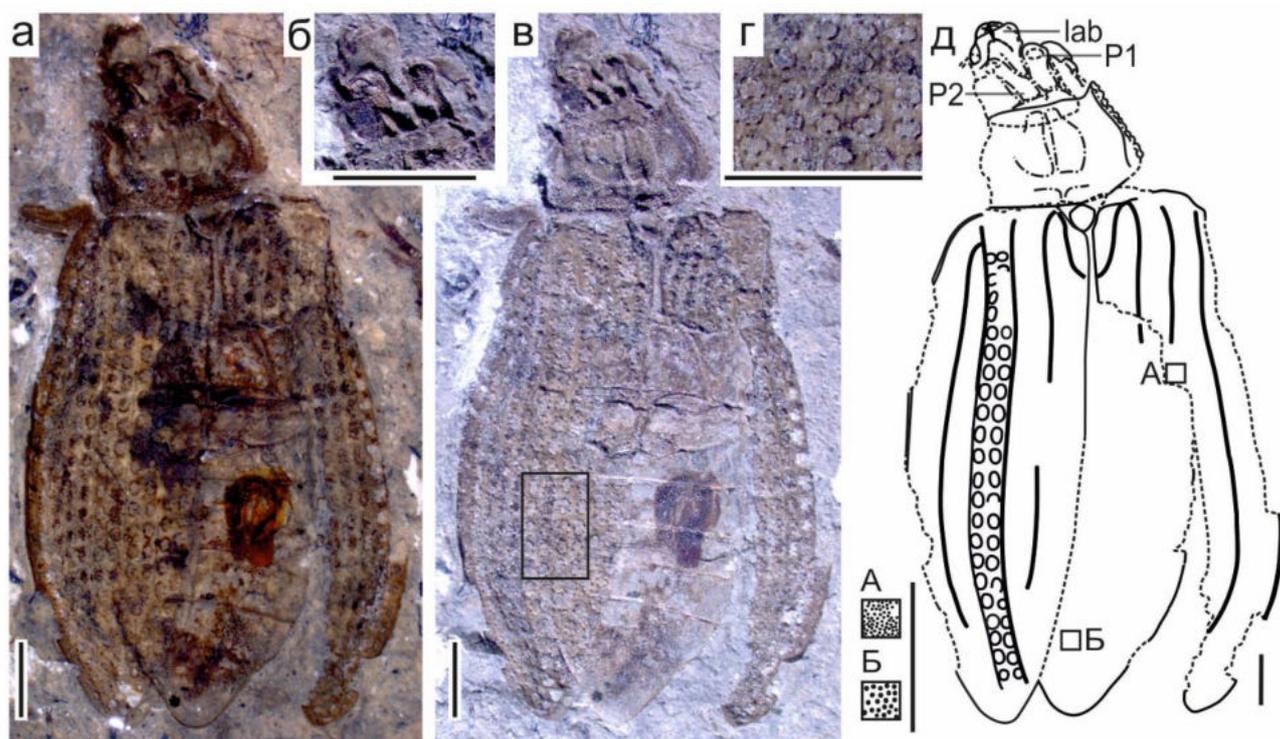


Рис. 41. *Notocupes caudatus* (экз. ПИН, № 1989/3002), прямой отпечаток: а – фото отпечатка, смоченного спиртом; б – фото головы; в – фото сухого отпечатка (черный прямоугольник обозначает область с рис. г); г – детальное фото ячеек надкрылья; д – рисунок с дорсальной стороны. Все изображения отображены зеркально.

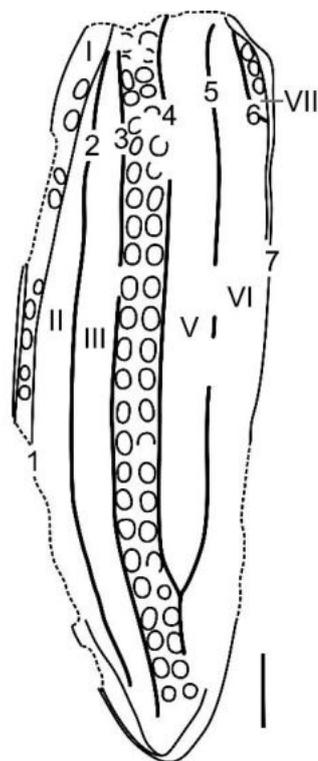


Рис. 42. Общая схема надкрылья *Notocupes caudatus*.

четверти и, по-видимому, без оттянутых назад углов. Поперечное валикообразное возвышение в задней части пронотума, отмеченное при первоначальном описании, в настоящей работе интерпретируется как рельеф простернума. Вершина надкрылья считается плавно закругленной в отличие от первоначального описания, по которому она также оттянута назад. Структуры, принятые за небольшие поперечные тазики в оригинальном описании, на самом деле могут быть вдавлениями на заднем крае пронотума.

Материал. Голотип.

***Notocupes elegans* Ponomarenko, 1994**

Notocupes elegans: Пономаренко, 1994: 113;

Zygadenia elegans: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes elegans: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia elegans: Kirejtshuk, 2020: 45;

Notocupes elegans: Strelnikova, Yan, 2023: 18.

Голотип – ПИН, № 3559/1624, прямой и обратный отпечатки почти полного жука, Монголия, Баян-Хонгорский аймак, 5-8 км южнее озера Бон-Цаган, нижний мел, бонцаганская свита.

Диагноз. Антенны слабопильчатые, длинные, заходят за основание пронотума, антенномеры постепенно укорачиваются от первого к последнему, только четвертый немного длиннее третьего. Скапус узкий, его длина лишь на треть больше ширины. I стернит брюшка в 2.1-2.7 длиннее второго. Пронотум узкий, надкрылья шире пронотума в 2 раза. Отношение ширины и длины пронотума 1.5.

Описание (рис. 43-47). Плоский средних размеров жук. Отношение длины жука к его ширине 2.1-2.5. Тело покрыто крупными бугорками, чуть более крупные бугорки просматриваются на вдавленных участках II-IV стернитов брюшка, где их размер составляет 0.03-0.05, расстояние между бугорками 0.01-0.04, плотность бугорков на участке с крупными бугорками 270-320 буг/мм². В задней части стернита бугорки часто не пропечатываются.

Голова в 1.7-1.8 длиннее своей ширины, не сужена вперед и назад и имеет прямоугольную форму. Отношение длины жука к длине головы 6. Длина головы перед глазами и за глазами в 2 раза короче продольного диаметра глаз, ширина головы без глаз в 3.2 больше поперечного диаметра глаза. Глаза немного сдвинуты на дорсальную сторону головы. Щеки выступают по бокам от мандибул. Мандибулы с как минимум двумя зубцами на вершине. Антенны длинные, явно заходят за основание пронотума, слабо пильчатые, расположены непосредственно по бокам от мандибул и несколько удалены от глаз. Скапус узкий, его длина лишь на треть больше ширины, третий и четвертый антенномеры палочковидные, последующие имеют расширение с одной стороны, антенномеры с первого до конечного постепенно укорачиваются, лишь четвертый антенномер немного длиннее третьего. Бугры P1 и P2 слиты и образуют единый валик, P3 обособленный округлый.

Пронотум поперечный, овальной формы, его длина в 1.5 раза больше ширины, сужен вперед в 1.2-1.3, сужен назад в 1.1, наибольшая ширина в трети от заднего края. Передние углы лишь немного оттянуты вперед и не доходят до основания глаз, передний край вырезан. Латеральный край плавно изогнут, цельный, задний край прямой. Диск пронотума с двумя темными угловатыми, вытянутыми буграми, разделенными продольной бороздой. Пронотум в 2.4 шире головы и в 6.8-7.5 короче длины жука.

Простернум уже головы. Нотоплевральный и плевростернальный швы в передней части скошены наружу, в центрально более или менее прямые, проплевра имеет изогнутую г-образную форму и не сужается в передней части.

Надкрылья в 3-3.5 раза длиннее своей ширины, основание прямое, плечо не выражено, покатое, эпиплевральный край прямой, вершина притуплена. Эпиплевра узкая, плавно сужается

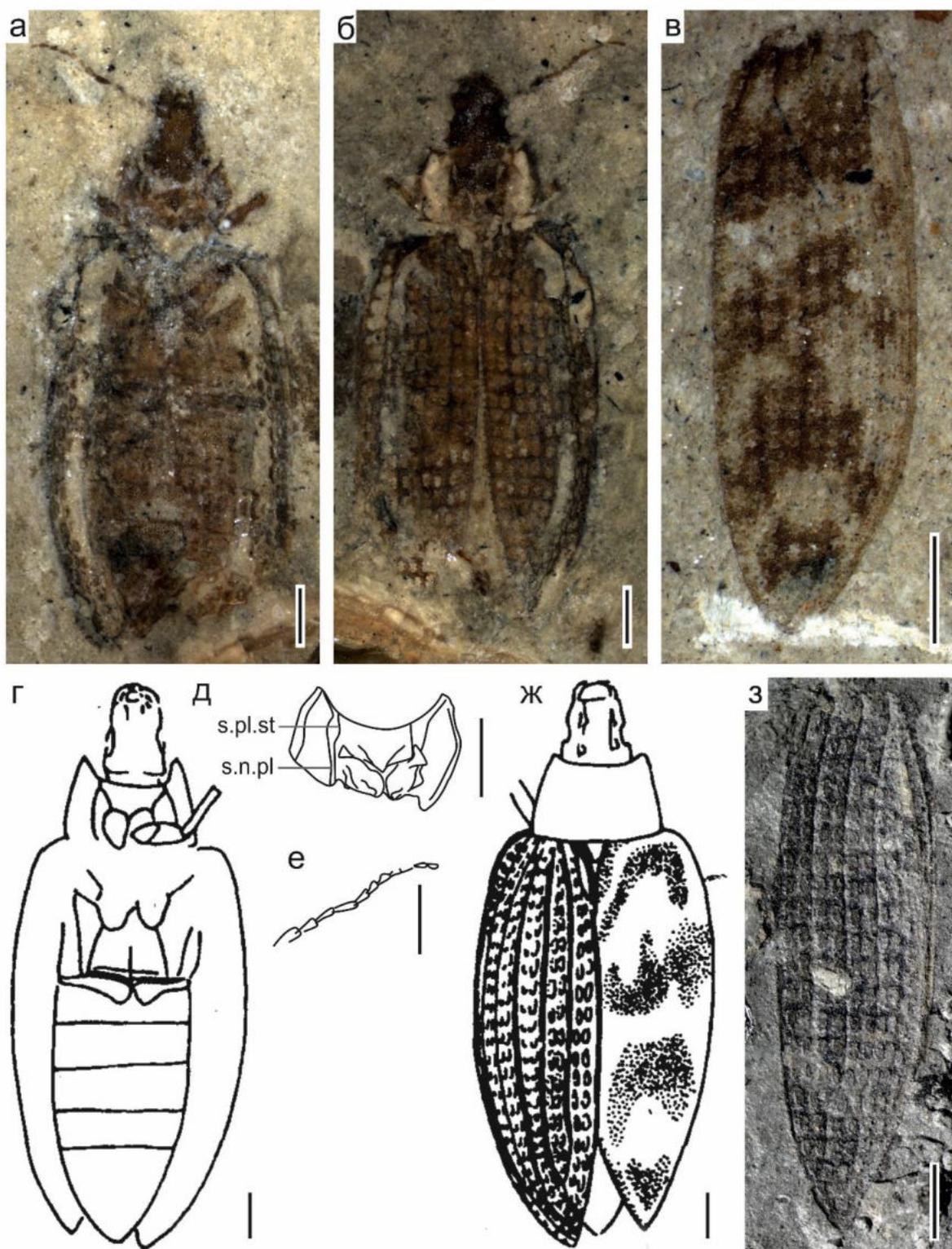


Рис. 43. *Notocupes elegans*, голотип (ПИН, № 3559/1624) и паратипы (ПИН, № 3559/50 и 1593): а, б, г-ж – голотип: а – фото прямого отпечатка, смоченного спиртом; б – фото обратного отпечатка, смоченного спиртом, г – рисунок с вентральной стороны, д – детальный рисунок простернума, е – детальный рисунок антенны, ж – рисунок с дорсальной стороны (г, ж из Ропомаренко, 1994); в – фото экз. ПИН, № 3559/50, смоченного спиртом, отраженное зеркально; з – фото экз. ПИН, № 3559/1593.

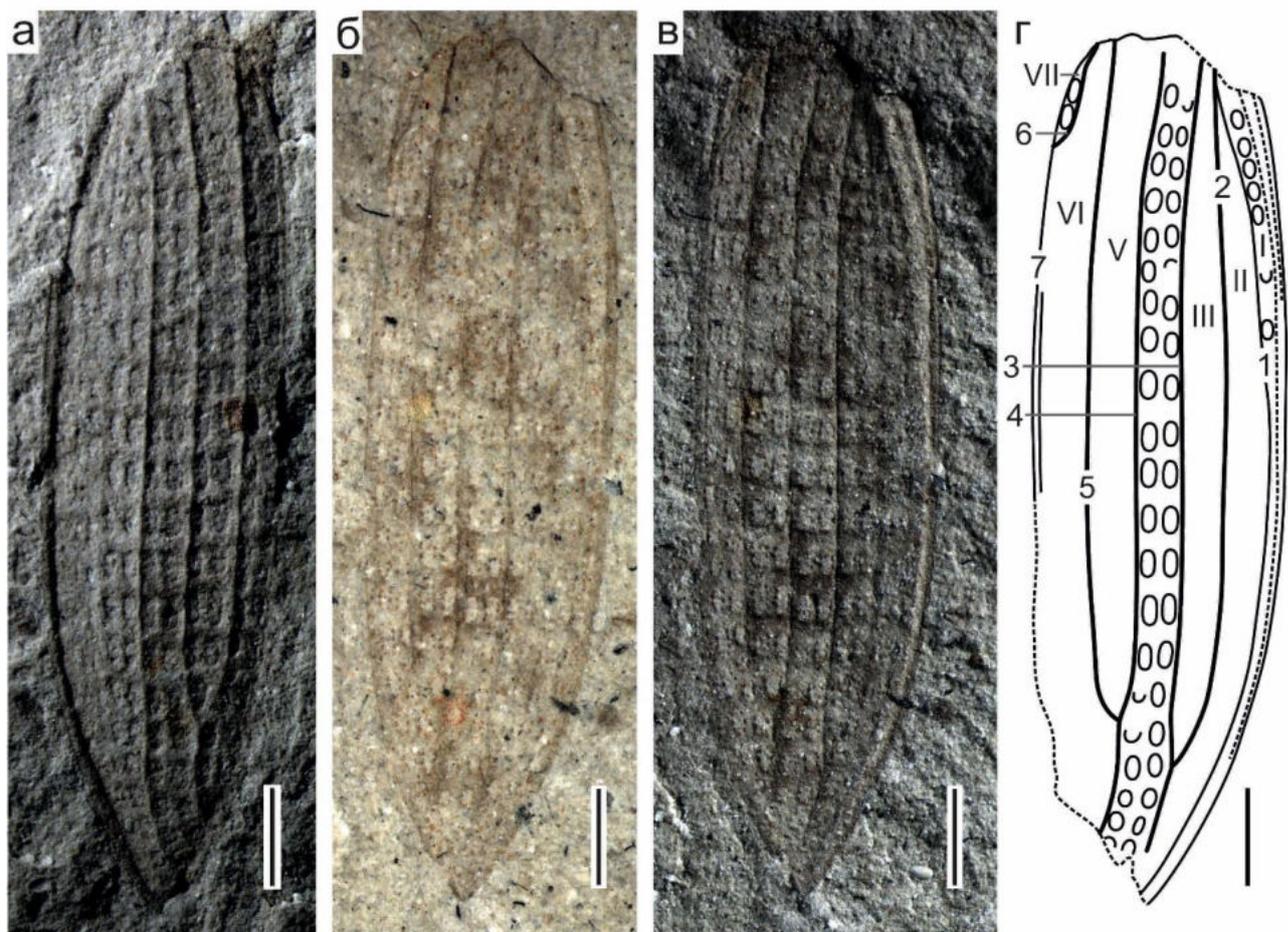


Рис. 44. *Notocupes elegans*, паратип (ПИН, № 3559/29): а – фото прямого отпечатка; б – фото обратного отпечатка, смоченного спиртом; в – фото обратного отпечатка; г – рисунок обратного отпечатка.

Таблица 6. Взаимосвязь размера надкрылья и количества ячеек на нем у вида *Notocupes elegans*. Серым выделены образцы, которые должны быть исключены из состава вида.

Номер образца	3559								4271	
	29	50	1589	1593	1602	1643	1660	6060	173	187
Длина надкрылья	8.9	5.7	8.5	7.9	6	7.8	7.7	7.5	8.3	8.7
Ширина надкрылья	2.5	1.9	2.6	2.3	2.2	-	2.3	2.1	3	2.8
Кол-во ячеек в ряду в поле IV	21	23	24	23	21	23	23	39	27	31

в передней половине, с рядом ячеек, отношение ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 6.5-9, отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине 2-3. Жилки

2 и 3 прямые и повторяют форму эпиплевры, не имеют общего основания и соединяются за 3 ячей до вершины надкрылья, жилки 4 и 5 сливаются за 4 ячей до вершины надкрылья, жилки 4 и 5 сливаются проксимальнее жилок 2 и 3. Ячей овальные, крупные, занимают больше половины расстояния между жилками. Их количество в поле II–21-24, III–17-25, IV–18-25, V–16-18, VI–19-23, VII–2. Ячей окружены макулами, чье количество варьирует от 5 до 8. Наименьшее количество макул встречается только на ячейках в основании и в середине надкрылья, наибольшее только в средней его части. Надкрылье имеет рисунок из трех поперечных полос и темных пятен у основания и вершины надкрылья. Надкрылья в 2 раза шире пронотума.

Метавентрит лишь немного короче пронотума, короткий, его длина в 1.3-1.6 меньше ширины, сужается вперед в 1.6-2.1. Паракоксальный шов слит с задним краем метавентрита, то есть не достигает его задних углов.

Абдомен не сужается к основанию, сужается к вершине с основания III стернита. Стерниты черепицеобразно налегают друг на друга, вдоль переднего края II-IV стернитов просматриваются вдавления. Отношение длин стернитов 2.1-2.7:1:1:1:2.3-2.8, отношение ширины последнего стернита к его длине 1.2-1.5.

Конечности. Передние тазики соприкасающиеся, расположены вдоль заднего края простернума. Отношение ширины пронотума к ширине переднего тазика 2.3. Переднее бедро сужается к вершине, лишь немного длиннее передней голени, передняя голень палочковидная, ее длина в 8 раз больше ширины. Средние тазики немного расставленные, задние тазики сужаются кнаружи в 5.7 раз, их длина составляет чуть больше половины длины I стернита брюшка.

Размеры. Голотип (ПИН, № 3559/1624): длина жука 10.1, ширина жука 4-4.4, длина надкрылья 6.8-7.2, ширина надкрылья 2-2.2.

Экз. ПИН, № 3790/280: длина жука 10.2, ширина жука 4.9, длина надкрылья 7.4, ширина надкрылья 2.45.

Размеры других образцов, представленных изолированными надкрыльями, даны в табл. 3.

Сравнение. Похож на *N. caudatus* по длине головы, пронотума, по отношению ширины надкрылий и пронотума и пропорциям стернитов брюшка, но отличается от него более мелкими размерами, слабым рельефом головы и пронотума, более узкой эпиплеврой, у которой ряд ячеек просматривается только в базальной трети и вершиной надкрылья, не оттянутой назад. Похож на *N. picturatus* и *N. caudatus* длинным I стернитом брюшка, который превышает по длине второй больше, чем в два раза. Узким по отношению к надкрыльям пронотумом также похож на виды *N. pingi*, *N. reticulatus*, *N. daohugoensis*, *N. sinitzae* и *N. rudis*. Отличается от *N. pingi*, *N. reticulatus*

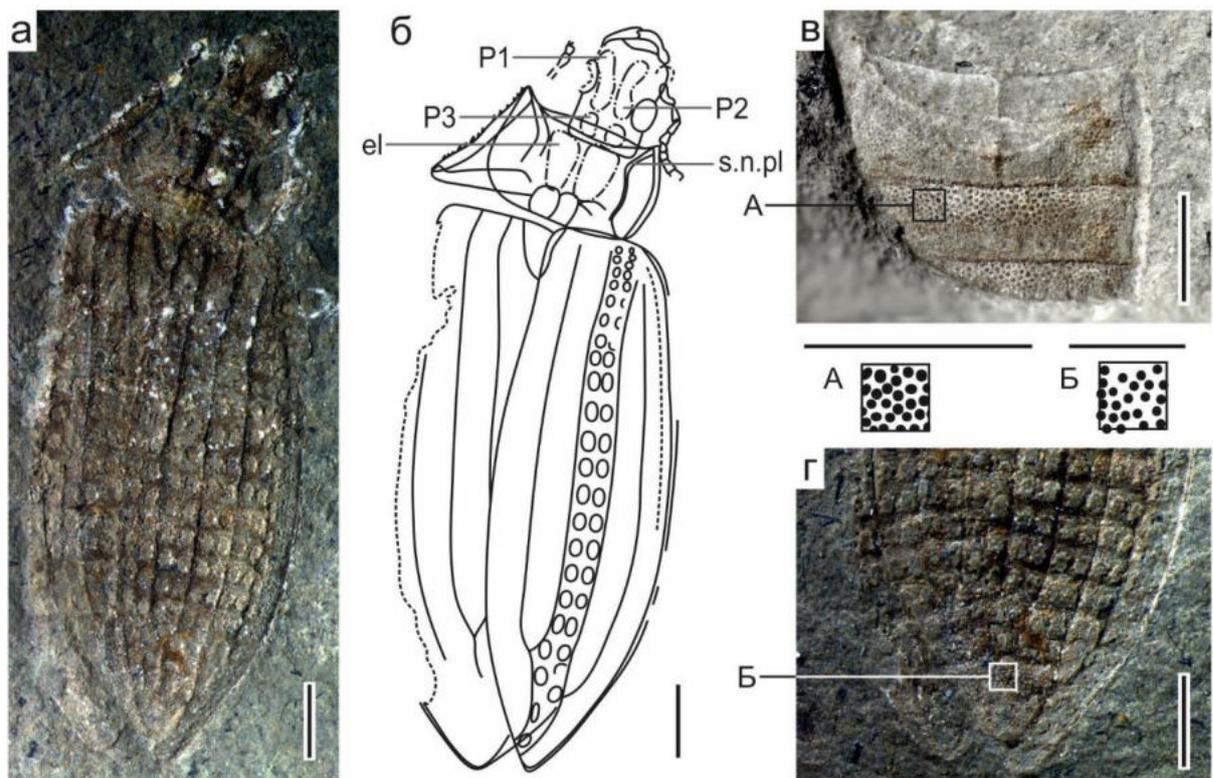


Рис. 45. Фото паратипов *Notocupes elegans* (ПИН, № 3790/280 и № 3559/3498): а, б, г – экз. ПИН, № 3790/280: а – фото, б – рисунок, г – фото вершины брюшка с косым светом и рисунок более мелких бугорков тела; в – фото экз. ПИН, № 3559/3498 и рисунок более крупных бугорков тела.

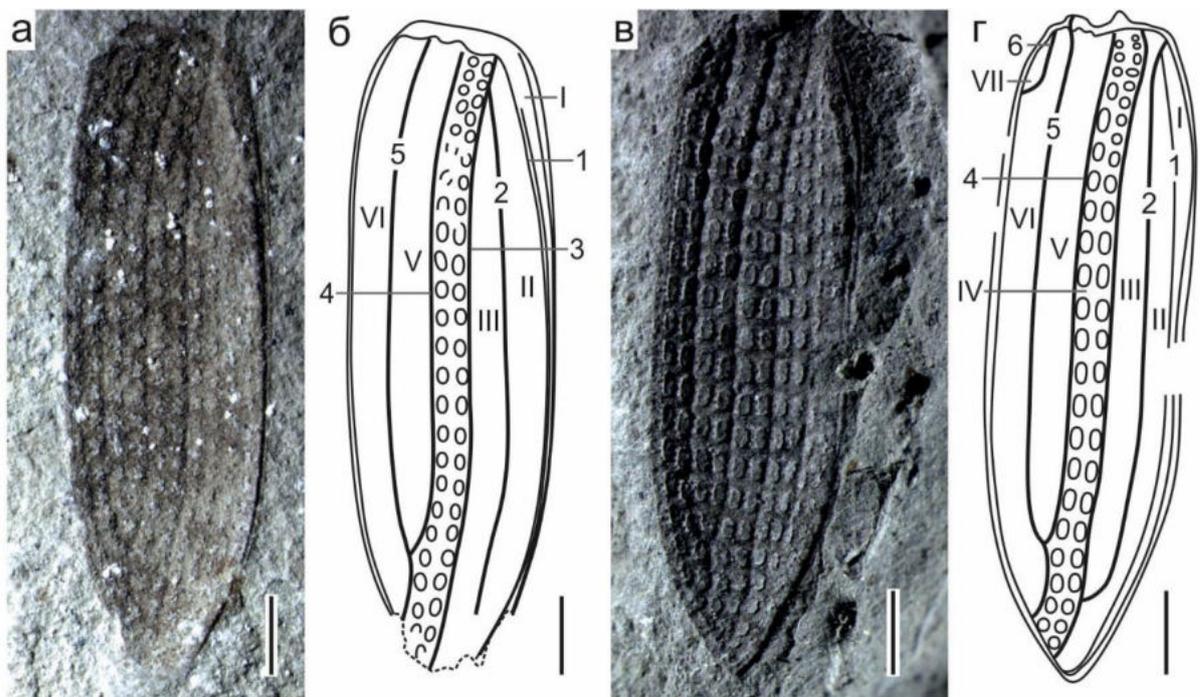


Рис. 46. *Notocupes elegans*, паратипы (ПИН, № 1589 и 1660): а-б – экз. ПИН, № 1589: а – фото, б – рисунок (фото и рисунок отображены зеркально); в-г – экз. ПИН, № 1660: в – фото, г – рисунок.

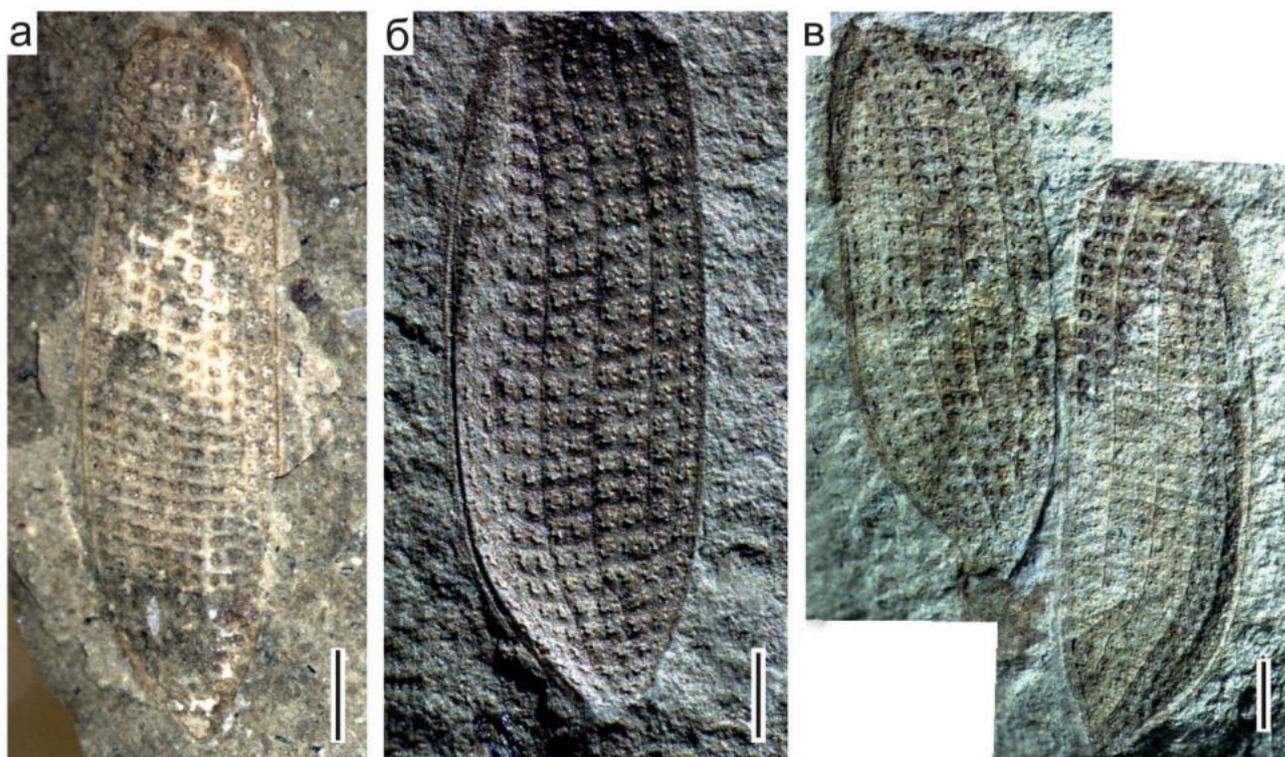


Рис. 47. Фото паратипов *Notocupes elegans*, претендентов на исключение из вида: а – экз. ПИН, № 3559/6060; б – экз. ПИН, № 4271/173; в – экз. ПИН, № 4271/187.

и *N. rudis* более крупными ячейками надкрылья, от *N. pingi*, *N. daohugoensis*, *N. rudis* и *N. sinitzae* отличается чуть более узким и длинным пронотумом, от *N. reticulatus* более длинным пронотумом, от *N. sinitzae* и *N. rudis* – цельным краем пронотума, от *N. sinitzae* – более узкой эпиплеврой. Также похож на *N. reticulatus* соотношением длин стернитов брюшка и формой последнего стернита, но отличается от него не сужающейся в передней части головой. Вид отличается от *N. picturatus* более узким по отношению к надкрыльям и коротким пронотумом, а также количеством и размером ячеек на надкрылье.

Замечание. Размер и плотность бугорков на теле – это новый признак, который ранее не был использован в описаниях видов. На обсуждаемом виде его удалось исследовать сразу на нескольких образцах, что подтвердило возможность его использования в качестве видового диагностического.

Количество ячеек в поле IV варьирует от 21 до 24 (табл. 6). Как правило, внутри вида более крупные экземпляры имеют большее количество ячеек в ряду. Например, у образца этого вида ПИН, № 3559/1589 с длиной надкрылья 8.5 в поле IV насчитывается 24 ячейки, у экз. ПИН, № 3559/1660 с длиной надкрылья 7.7 – 23 ячейки, у экз. ПИН, № 3790/280 с длиной надкрылья 7.5 – 21 ячейка. Однако, у образца того же вида ПИН, № 3559/29 с длиной надкрылья 8.9, в том же поле IV всего 21 ячейка. а у экз. ПИН, № 3559/50 с длиной 5.7 – 23 (табл. 3). Однако, отношение длины

к ширине у экз. ПИН, № 3559/29 больше, чем у других образцов. То есть при той же ширине и количестве ячеек, что и у более мелких форм, длина образца больше. Возможно, это результат посмертной деформации образца и при жизни надкрылья было несколько короче.

Богатая типовая серия позволила исследовать вариабельность распределения макул. Ранее (Tan et al., 2005, 2006) количество макул считалось видовым признаком. Переизучение видов из ПИН позволило выявить, что количество макул может варьировать внутри одного надкрылья, причем замечена закономерность, что в середине надкрылья вокруг более крупных ячеек макул больше, чем в основании и на конце надкрылья, где ячейки меньшего размера. Также удалось выявить, что на надкрыльях одного вида разного размера (диапазон у исследованного вида составляет 5.7-8.9) эти значения не отличаются, то есть признак видоспецифичен, но не строго определен конкретным значением.

Типовая серия, представленная 32 образцами, имеет надкрылья, отличающиеся по своей морфологии от остальных (рис. 47). Например, надкрылья под номерами ПИН, №№ 4271/173 и 187 в поле IV имеют 31 и 27 ячеек в ряду соответственно. Отношение длины надкрылья к его ширине равны соответственно 2.8 и 3.1, хотя у остальных надкрылий серии это значение составляет в среднем 3.3-3.4 (табл. 6). То есть эти надкрылья более широкие и имеют существенно большее количество ячеек в ряду. Еще один экз. ПИН, № 3559/6060 в поле IV имеет 39 ячеек в ряду, ячейки более округлые, чем у остальных образцов, вершина надкрылья более притупленная, две внутренние жилки сливаются на одну ячейку выше, чем у остальных образцов. Вышеперечисленное указывает на то, что три упомянутых надкрылья скорее всего принадлежали жукам другого вида и должны быть исключены из исследованной типовой серии.

Экз. ПИН, №№ 3559/1601 и 1647, представленные абдоменом, имеют несколько отличающееся от остальных образцов строение – при тех же размерах и соотношениях длин стернитов и ширины и длины последнего стернита, вершина абдомена не так сильно сужена и плавно закруглена, на II-IV стернитах вдавления просматриваются не только вдоль переднего края, но и вдоль заднего, как, например, у вида *N. picturatus*. Скорее всего эти два образца принадлежали жуку другого вида.

Экз. ПИН, № 3559/1646 не был указан в первоначальном описании, экз. ПИН, № 3790/280 указан в статье как ПИН, № 3790/279, в настоящей работе номер исправлен на правильный.

Экз. ПИН, №№ 3559/1559 (обн. 23, слой 22) и 1669 (обн. 45, слой 19) были указаны в типовой серии в оригинальной статье, но не были найдены среди прочих образцов коллекции, поэтому в материалах они помечены вопросительным знаком.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения известны отпечатки почти полных жуков (экз. ПИН, №№ 3559/1639, 1642 (обн. 45, слой 19) и 1646), отпечатки надкрылий (экз. ПИН, №№ 3559/29, 50, ?1559 (обн. 23, слой 22), 1593 (обн. 25, слой 6), 1602 (обн. 1602), 1637, 1639, 1648, 1649, 1651, 1652, 1658, 1660, 1665, ?1669 (обн. 45, слой 19), 1678 (обн.60), 6060 (обн. 87, слой 8)) и отпечатки брюшка (экз. ПИН, №№ 3559/1601, 1603 (обн. 35), 1643, 1647, 1663, 1673, 3498 (обн.45, слой 19)). Из местонахождения Хурилт описан образец жука без ног (экз. ПИН, № 3790/280). Из местонахождения Шар-Тологой вид описан по изолированным надкрыльям (экз. ПИН, №№ 4271/170 (обн. 368, слой 4), 173, 178 (обн. 368, слой 5), 187 (обн. 382, слой 5)) и отпечатку брюшка (экз. ПИН, № 4271/167 (обн. 368, слой 4)).

***Notocupes excellens* Ponomarenko, 1966**

Notocupes excellens: Пономаренко, 1966: 141;

Zygadenia excellens: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes excellens: Ponomarenko et al, 2012: 13;

Zygadenia excellens: Kirejtshuk, 2020: 45;

Notocupes excellens: Strelnikova, Yan, 2023: 18.

Голотип – ПИН, № 1989/3007, прямой и обратный отпечатки полного жука; местонахождение Байса; нижний мел.

Диагноз. Щиток пятиугольный. Эпиплевральный край в верхней части зазубренный. Ячеи надкрылья четырехугольные с закругленными углами. Пронотум средней ширины по отношению к надкрыльям (надкрылья шире пронотума в 1.5 раза), пронотум вытянут в длину, отношение его ширины и длины 1.5.

Описание (из Strelnikova, Yan, 2021, рис. 48-50). Отношение длины жука к его ширине равно 2.8. Бугорки покровов равномерно распределены по всему телу, в диаметре составляют примерно 0.02, более крупные на мезо- и метавентритах, на последнем брюшном стерните и на вдавленных участках I-IV стернитов брюшка, где их диаметр достигает 0.06. Расстояние между бугорками на участках с мелкими бугорками составляет 0.01-0.02 и примерно равно диаметру бугорков, на участках с крупными бугорками расстояние между ними составляет не более 0.01 и явно меньше диаметра бугорков.

Голова поперечная, отношение длины тела к длине головы – 5.3. Отношение длины головы к ее ширине 1.5. Голова перед глазами не сужена, плавно сужается позади глаз, шеевидная перетяжка слабая. Длина головы перед глазами меньше чем за глазами, немного длиннее

диаметра глаз. Глаза крупные, выступают по бокам головы. Отношение ширины головы без глаз к значению диаметра глаза 3.1. Верхняя губа прямоугольная, ее передние углы не округлые. Прементум небольшой полукруглый, ментум, субментум и гула слиты. Щеки выступают двумя острыми выступами по бокам от мандибул. Мандибулы с как минимум двумя зубцами на вершине, слабоизогнутые. Антенны немного заходят за основание пронотума. Антенны слабо четковидные, примыкают близ переднего края глаза. Антенномеры немного расширены на вершине, с первого по шестой антенномер вздутые удлинено-овальные, последующие более тонкие обратно трапециевидной формы; второй антенномер равен третьему, почти вдвое короче первого, четвертый и пятый почти вдвое короче второго, остальные равномерно уменьшаются к вершине антенны. Длина скапуса 0.4, ширина – 0.3.

Пронотум. Ширина пронотума превосходит ее длину в 1.5 раза. Отношение наибольшей ширины пронотума к ширине головы 2.2. Задний край пронотума прямой без оттянутых назад углов, его боковой край зазубренный. Диск пронотума с двумя буграми, разделенными продольной бороздой.

Простернум. Отношение длины тела к длине простернума 7.9. Простернум длиннее своей ширины. Отношение длины простернума к длине головы вместе с мандибулами 0.7. Четко просматриваются нотоплевральный и плевростернальный швы. Нотоплевральный шов утолщенный, в передней трети скошен к центру, дальше идет вдоль продольной оси тела. Плевростернальный шов на всем протяжении слабо скошен к центру, в трети от переднего края образует резкую ступеньку внутрь. Проплевра не сужена вперед, изгибается наружу в передней трети. Переднегрудной отросток не виден.

Щиток пятиугольный.

Надкрылья. Ячей на надкрыльях четырехугольные с закругленными углами. В поле I ячеей нет, в остальных полях двойные ряды ячеей, в полях II и IV по 26 ячеей, в поле III – 21 ячеей, в поле V – 20-21 ячеей, в поле VI – около 24 ячеей, в поле VII ячеей нет. Макулы отсутствуют. Ячеей занимают больше половины расстояния между жилками и часто доходят до границ полей, формируя продольные слабо зигзагообразные жилки. Отношение длины надкрылья к его ширине 3.1. Жилки 2 и 3 имеют общий ствол, начинающийся за две ячеей до основания надкрылья и соединяются перед впадением в вершину надкрылья. Жилка 2 идет вдоль эпиплеврального края, изогнута дугообразно. Жилка 3 плавно s-образно изогнута. Жилки 4 и 5 сливаются за 5 ячеей до вершины надкрылья. Эпиплевральный край почти на всем протяжении цельный, зазубренный в верхней части надкрылья, плавно закруглен на всем протяжении и сужается от самого основания к вершине. Эпиплевра узкая. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине 4. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры

10.5. Основание надкрылья прямое. Плечо ярко выражено, выпуклое. Вершина надкрылья острая, но не оттянута назад. Отношение ширины надкрылий к наибольшей ширине пронотума 1.5.

Мезовентрит. Мезовентрит по бокам с косыми вдавлениями, покрытыми крупными бугорками, схожими с таковыми на стернитах.

Метавентрит. Отношение длины пронотума к длине метавентрита 1.8, отношение ширины на заднем крае метавентрита к его ширине на переднем крае – 2.5, отношение длины и ширины на заднем крае метавентрита – 2, отношение длины метавентрита к длине мезовентрита меньше 1.

Абдомен. Рельеф стернитов брюшка явно выражен. На последнем стерните и на вогнутых частях I-IV стернитов брюшка видны поперечные вдавления с более крупными бугорками. Латерально на I-IV стернитах видны дополнительные вдавления с более крупными бугорками: на I стерните вдавления треугольные, на остальных круглые. Возможно, это следы прикрепления стерно-латеральных продольных мышц (Kasap, Crowson, 1975). I-IV стерниты брюшка

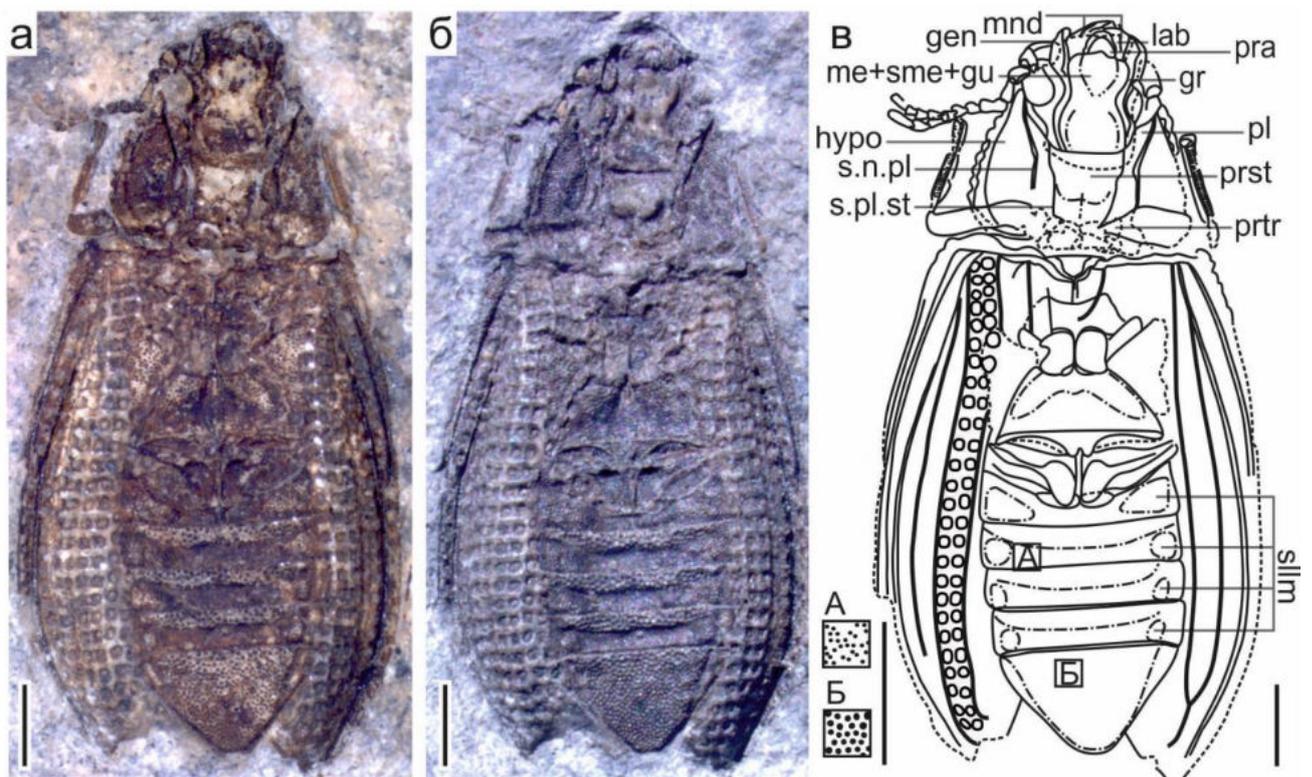


Рис. 48. *Notocupes excellens* (экз. ПИН, № 1989/3007), прямой отпечаток: а – фото образца, смоченного спиртом; б – фото сухого образца; с – рисунок. Условные обозначения: gr – борозда для вкладывания антенн; hypo – гипомер; lab – лабрум; me+sme+gu – слитые ментум, субментум и гулярная пластинка; pra – прементум; prst – простернум; prtr – протрохантин; sllm – стернолатеральные продольные мышцы.

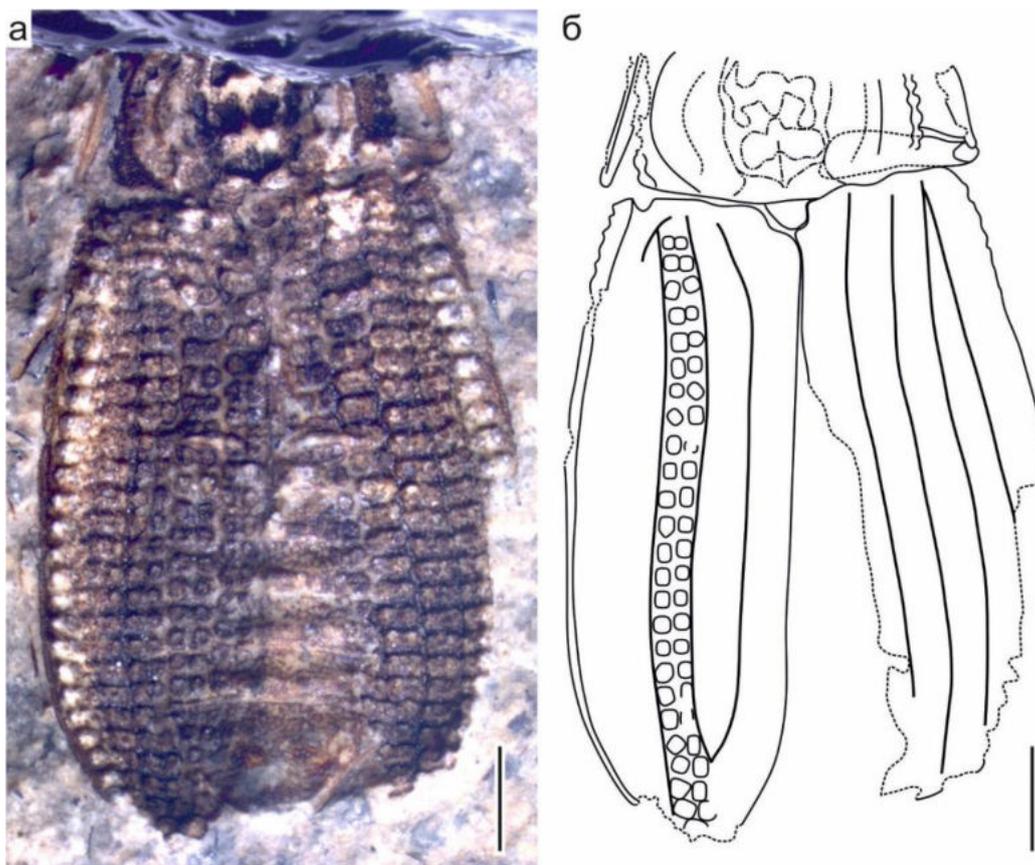


Рис. 49. *Notocupes excellens* (экз. ПИН, № 1989/3007), обратный отпечаток: а – фото отпечатка, смоченного спиртом; б – рисунок.

черепицеобразно налегают друг на друга. Брюшко немного сужено к основанию с середины I стернита, сужено назад с начала IV стернита, на конце острое. Отношение длин стернитов 2:1:1:1:2.6. Отношение ширины последнего стернита к его длине 1.6.

Конечности. Передние тазики округлые, соприкасающиеся, смещены к заднему краю пронотума. Отношение ширины пронотума к ширине переднего тазика 6.7. Отношение наибольшей ширины пронотума к длине переднего бедра 1.8. Его наибольшая ширина в средней части. Размеры тарзомеров от первого к пятому соответственно равны 0.2:0.2:0.1:0.1:0.2, то есть сумма последних двух тарзомеров в два раза меньше суммы первых трех. Средние тазики округлые, смежные, в задней части разделены выростом метаторакса. Длина задних тазиков составляет больше половины длины I стернита брюшка. Их ширина в 1.3 раза превосходит длину.

Размеры. Длина жука 9.5, ширина 3.3, длина надкрылья 6.5, ширина надкрылья 2.1.

Сравнение. Отличается от остальных видов зазубренной поверхностью передней части эпиплеврального края (кроме *N. cyclodontus* и *N. robustus*) и квадратной формой ячей надкрылья. По форме пронотума похож на *N. cyclodontus*, *N. pulcher*, *N. elegans*, *N. robustus* и *N. caudatus*. Также похож на *N. pulcher* и *N. robustus* сильно оттянутыми вперед передними углами пронотума,

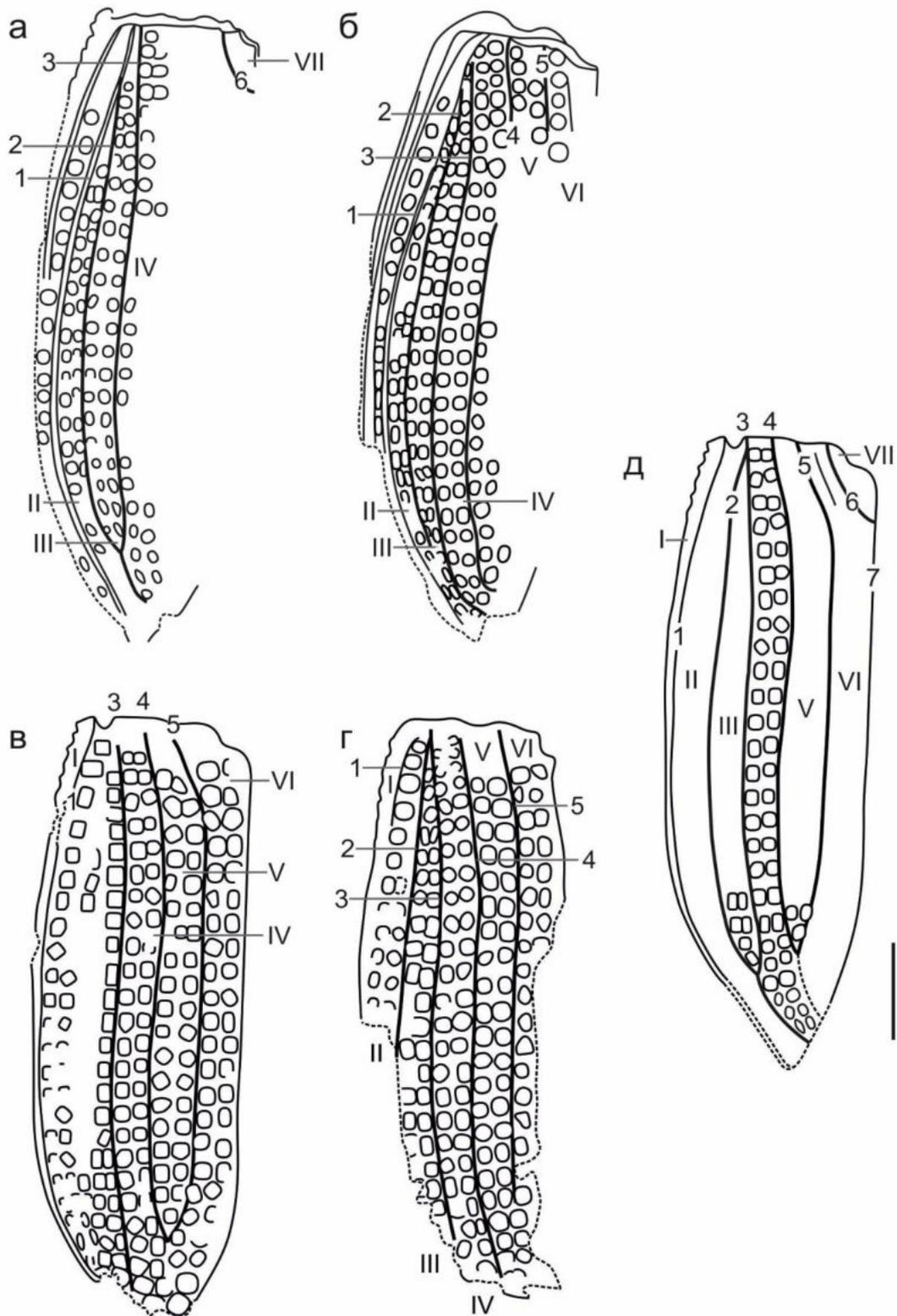


Рис. 50. Линейные рисунки надкрылий *Notocupes excellens*: а – левое надкрылье прямого отпечатка, отображенное зеркально; б – правое надкрылье прямого отпечатка; в – левое надкрылье обратного отпечатка; г – правое надкрылье обратного отпечатка, отображенное зеркально; д – общая схема надкрылья.

по этому признаку отличается от других обсуждаемых в сравнении видов. Похож на *N. elegans* и *N. robustus* крупными ячейками надкрылья, по этому признаку отличается от остальных обсуждаемых видов. Отличается от *N. elegans*, *N. robustus* и *N. caudatus* более широким по отношению к надкрыльям пронотумом, от *N. elegans* также отличается зазубренными латеральными краями пронотума, от *N. caudatus*, *N. robustus* и *N. pulcher* – соотношением длин стернитов брюшка, от *N. cyclodontus* – формой последнего стернита.

Замечание. В первоначальном описании говорится, что темя между глазами с продольными киями, над глазами острые шипы, вентральная поверхность с глубокими бороздами для вкладывания антенн. Интерпретация, представленная в рукописи, опровергает наличие этих признаков: голова пропечаталась с вентральной стороны и детали дорсальной поверхности, кили и шипы над глазами, не видны. То, что в первоначальном описании дается как борозды для вкладывания антенн предлагается считать гулярными швами.

Материал. Голотип.

***Notocupes khasurtyiensis* Strelnikova, 2019**

Notocupes khasurtyiensis: Стрельникова, 2019: 79;

Zygadenia khasurtyiensis: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes khasurtyiensis: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia khasurtyiensis: Kirejtshuk, 2020: 45;

Notocupes khasurtyiensis: Strelnikova, Yan, 2023: 18.

Голотип – ПИН, № 5026/1952, прямой отпечаток почти полного жука с вентральной стороны с хорошо сохранившимся левым надкрыльем; Забайкалье, местонахождение Хасурты; нижний мел.

Диагноз. Пронотум короткий и широкий (уже надкрылий в 1.3, короче своей ширины в 2.4). Метавентрит длинный, равен по длине и ширине. Ячейки на надкрылье крупные. Абдомен явно сужен к основанию.

Описание (рис. 51). Жук средних размеров. Отношение его длины к ширине 3.4. Тело покрыто бугорками двух типов: размер мелких бугорков 0.03, расстояние между ними 0.02; более крупные бугорки на последнем стерните и на вдавленных частях II-IV стернитов брюшка, их размер 0.04-0.05, расстояние между ними 0.01-0.03; плотность бугорков 640 буг/мм² и 330 буг/мм² соответственно.

Голова в 5.8 раз короче длины жука, вытянута и немного сужена вперед и назад, но имеет прямоугольную форму, ее длина превосходит ширину в 1.6, длина головы перед глазами в 1.5 раза длиннее продольного диаметра глаз, за глазами примерно равна ему. Глаза латеральные, среднего размера, ширина головы без глаз в 4.8 превышает их поперечный диаметр. Антенны слабо пильчатые, короткие, отходят непосредственно перед глазами, не заходят за основание пронотума, скапус в 1.6 длиннее педицелюса, с четвертого и далее антенномеры расширены к вершине, каждый последующий короче предыдущего.

Пронотум поперечный, его длина примерно в 2.4 меньше ширины, сужается вперед в 1.8. Передние края оттянуты вперед до основания глаз, передний край не вырезан, задний край прямой. Диск пронотума с двумя овальными буграми, разделенными продольной бороздой. Пронотум шире головы в 3.3, короче длины тела в 6.6.

Простернум. Нотоплевральный шов в передней трети скошен к передним углам, далее прямой. Плевростернальный шов прямой. Проплевра расширена на вершине.

Надкрылья. Длина надкрылья в 3.4 превосходит его ширину. Эпиплевральный край плавно изогнут. Эпиплевра узкая, уже надкрылья в 9.3, плавно сужается в передней трети в 2.5 раза, без ячей. Вершина надкрылья сужена, притуплена и немного оттянута. Жилки 2 и 3 скорее всего имеют общее основание. Жилка 2 дугообразно изогнута, жилка 3 прямая, обе не повторяют форму эпиплевы. Жилки 4 и 5 сливаются за 4 ячеей до вершины надкрылья. Ячей надкрылий крупные, круглые, зачастую доходят до границ полей, в ряду до 26 ячеей, окруженных 5-6 макулами. Надкрылья в 1.3 шире пронотума.

Метавентрит равен в длину и ширину, сужается вперед в 2 раза, примерно равен по длине пронотуму.

Абдомен немного сужен к основанию, сужен к вершине с основания III стернита. Длина брюшка лишь немного больше длины мезо- и метавентрита вместе взятых и в 1.5 раза меньше своей ширины. Отношение длины стернитов 1.4:1:1:1:2.5. Вершина брюшка острая, с ямкой по середине. Стерниты черепицеобразно находят друг на друга. Рельеф брюшка явный, по переднему краю II-IV стернитов просматриваются поперечные вдавления, латерально на стернитах имеются треугольные вдавления.

Конечности. Передние тазики расположены вдоль заднего края простернума. Средние тазики смежные. Длина задних тазаков составляет больше половины длины I стернита брюшка.

Размеры. Длина жука 12.3, ширина 5.4, длина надкрылья 9.2, ширина надкрылья 2.7.

Сравнение. Отличается от остальных видов рода метавентритом, равным по длине и ширине. Коротким и широким пронотумом похож на *N. diazromerali*, но отличается от него более крупными ячейками надкрылья и чуть более вытянутым последним стернитом брюшка. По форме брюшка, явно суженной в основании, похож на *N. mongolicus* и *N. sinitzae*. Кроме отмеченных выше особенностей отличается от *N. mongolicus* более крупными ячейками надкрылья, от *N. mongolicus* и *N. sinitzae* – более узкой эпиплеврой.

Материал. Голотип.

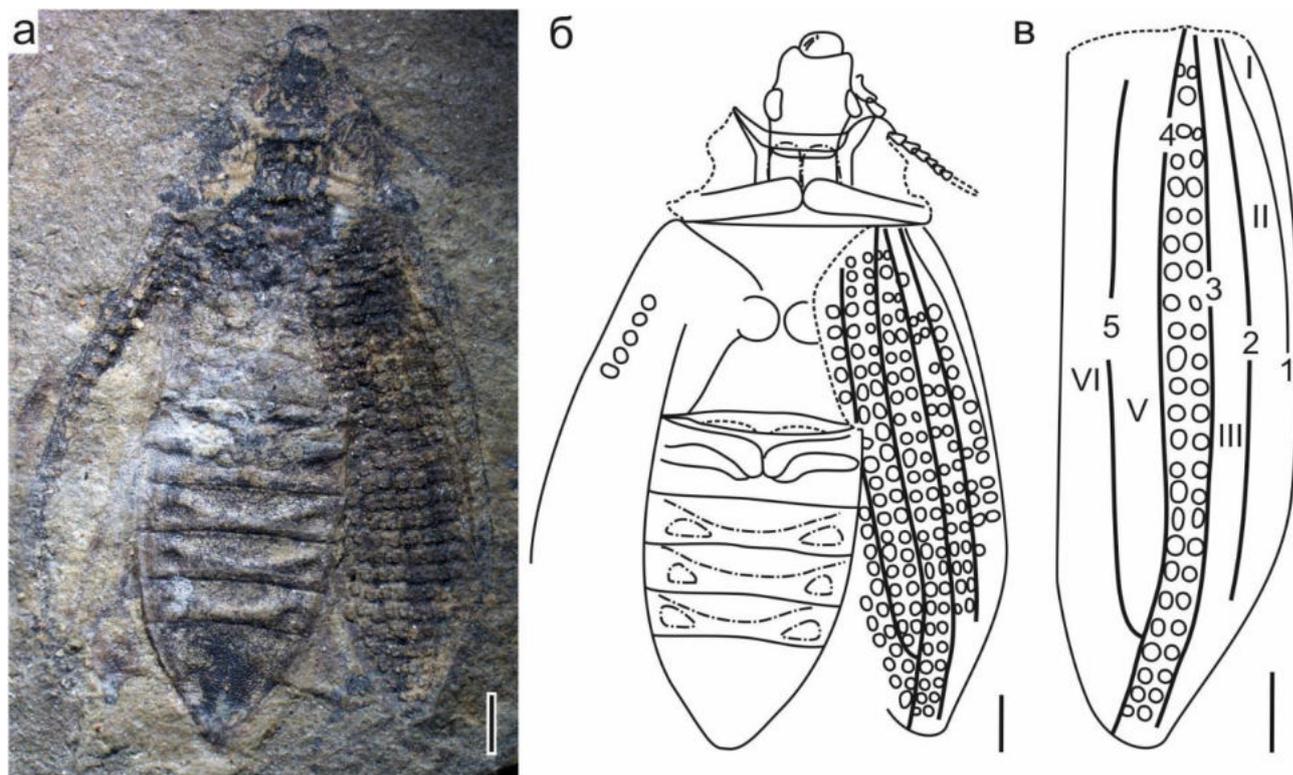


Рис. 51. *Notocupes khasurtyiensis* (экз. ПИН, № 5026/1952): а – фото; б – рисунок; в – общая схема надкрылья.

Notocupes lapidarius Ponomarenko, 1968

Notocupes lapidarius: Пономаренко, 1968: 120;

Zygadenia lapidaria: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes lapidarius: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia lapidaria: Kirejtshuk, 2020: 46;

Notocupes lapidarius: Strelnikova, Yan, 2023: 18.

Голотип – ПИН, № 2384/404, отпечаток без ног и антенн, Каратау-Михайловка, Чимкентская обл., Чаянский р-н, отроги хр. Каратау близ дер. Михайловка (Аулиэ), средняя-верхняя юра, карабастауская свита.

Диагноз. Пронотум вытянут в длину (отношение его ширины и длины 1.3). Ячеи надкрылья мелкие. Последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 3-3.3.

Описание (рис. 52-53). Отношение длины жука к его ширине 2.2-2.3. Бугорки покровов равномерно распределены по всему телу; в диаметре составляют примерно 0.02, более крупные на последнем брюшном стерните и на вдавленных частях II-IV стернитов брюшка, где их диаметр достигает 0.05. Расстояние между бугорками достигает 0.04, больше их диаметра на участках с мелкими бугорками и меньше диаметра бугорков на участках с более крупными бугорками. Плотность бугорков составляет 760 и 513 буг/мм² соответственно.

Голова продольная, отношение длины тела к длине головы – 4.6-5.7. Длина головы в 1.3 раза больше ее ширины. Голова перед глазами не сужена, немного расширена позади глаз, шеевидная перетяжка не выражена. Длина головы перед глазами значительно меньше, чем за глазами. Глаза крупные, сдвинуты на дорсальную сторону головы, продольный диаметр глаза 0.3-0.4, поперечный – 0.2-0.3. Отношение ширины головы без глаз к значению поперечного диаметра глаза 4.7. Бугры на голове плохо различимы и просматриваются на образцах в виде двух продольных изогнутых внутрь овальных пятен. Боковые кили на темени не высокие. Верхняя губа округлая. Мандибулы выступающие вперед, плавно закруглены на всем протяжении. Антенны примыкают непосредственно по бокам от мандибул. Антенномеры немного расширены на вершине, скапус вздутый, толще остальных антенномеров.

Пронотум. Длина пронотума в 1.3 раза меньше его ширины. Наибольшая ширина пронотума в трети от заднего края. Пронотум шире головы в 2 раза, длиннее головы в 1.2 раза. Задний край пронотума прямой, задние углы плавно закруглены, боковые края цельные, плавно закруглены по всей длине. Передний край пронотума сильно вырезан, передние края сильно оттянуты вперед, так что заходят за середину глаз. Диск пронотума с двумя темными продольными буграми, разделенными продольной бороздой.

Простернум в 8.2 короче длины жука. Нотоплевральный шов в передней трети скошен наружу к переднему углу пронотума, далее прямой, плевростернальный шов прямой. Проплевра сужается в передней трети, далее с постоянной шириной.

Надкрылья. Ячеи на надкрыльях овальные, немного угловатые. В поле I ячей нет, в остальных полях двойные ряды ячей, в поле IV порядка 25 ячей, V – около 18 ячей, VI – около 20 ячей, VII – предположительно 2 ячеи. Макулы имеются, но сохранность не позволяет судить

об их количестве. Ячей мелкие, занимают меньше половины расстояния между жилками и явно не доходят до границ полей. Отношение длины надкрылья к его ширине 2.9. Основные жилки явно отличаются от промежуточных. Жилки 2 и 3, прямые на большем своем протяжении и лишь в задней части скошены внутрь. Жилки 4 и 5 сливаются за 4 ячей до вершины надкрылья. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, почти по всей своей длине прямой, лишь в задней трети скошен внутрь. Эпиплевра узкая, немного сужается в передней трети, далее не сужается. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине 2.2. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 8.4. Основание надкрылья прямое, плечо угловатое, но не выступает. Вершина надкрылья острая, не оттянута назад. Отношение ширины надкрылий к наибольшей ширине пронотума 1.6.

Мезовентрит. Длина мезовентрита равна длине метавентрита. По переднему краю просматривается вырезка для вкладывания передних тазиков (рис. 53, в, е, рr.re).

Метавентрит. Отношение ширины на заднем крае к его ширине на переднем крае 2.1. Отношение ширины метавентрита на заднем крае к его длине 1.5. Паракосальный шов сближен, но не слит с задним краем метавентрита, то есть достигает его задних углов.

Абдомен. Длина брюшка в 1.5 раза больше суммарной длины мезо- и метавентритов. Рельеф стернитов брюшка явно выражен – на последнем стерните и на вогнутых частях II-IV стернитов брюшка видны четкие вдавления с более крупными бугорками, I-IV стерниты брюшка черепицеобразно налегают друг на друга. Брюшко не сужено к основанию, сужено назад с середины III стернита, на конце притуплено, с ямкой по середине. Отношение длин стернитов 1.7-2.4:1.2-1.5:1.2-1.5:1.3-3.3. Отношение ширины последнего стернита к его длине 1.6-1.7.

Конечности. Передние тазики слабопоперечные, соприкасающиеся, лежат в задней части пронотума. Средние тазики смежные, слабопоперечные с крупными треугольными трохантинами, выступающими у переднего внешнего края тазиков. Вертлуги овальные, тонкие, подстилают средние тазики снизу. Среднее бедро с более или менее постоянной шириной, не изгибается на концах. Средняя голень палочковидная, в 2 раза уже бедра. Задние тазики поперечные, сильно сужаются кнаружи, их длина составляет примерно половину длины I стернита брюшка. Ширина задних тазиков превосходит их длину в 1.6-1.9. Вертлуги подстилают задние тазики, продольно овальные. Заднее бедро расширяется к середине. Задняя голень палочковидная, ее ширина в 2.5 раза меньше ширины бедра.

Размеры. Голотип (ПИН, № 2384/404): длина жука 6.8, ширина жука 3, длина надкрылья 4.3, ширина надкрылья 1.5.

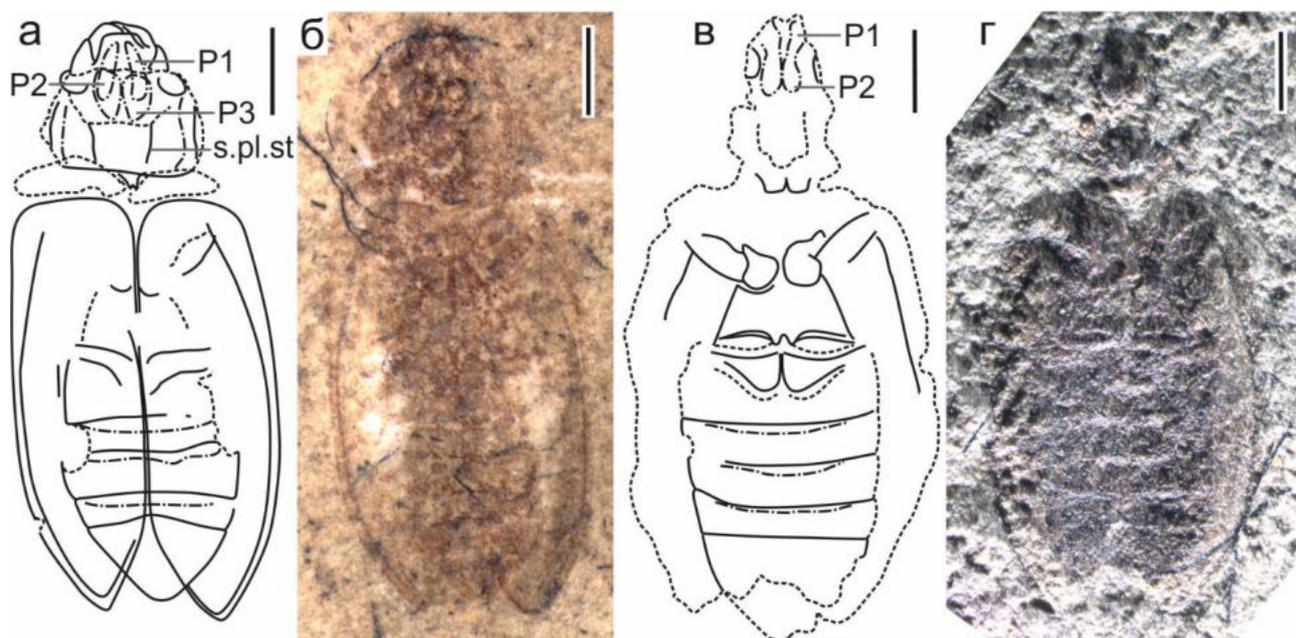


Рис. 52. *Notocupes lapidarius*, голотип (ПИН, № 2384/404) и паратип (ПИН, № 2554/437): а-б – голотип: а – рисунок, б – фото; в-г – паратип: в – рисунок, г – фото.

Паратип (ПИН, № 2554/433): длина жука 7.4, ширина жука 3.2, длина надкрылья 4.9, ширина надкрылья 1.6.

Паратип (ПИН, № 2554/437): длина жука 7.5, ширина жука примерно 3.8, ширина надкрылья примерно 1.9.

Сравнение. По форме и ширине пронотума относительно надкрылий больше всего похож на *N. picturatus* и *N. alienus*, кроме того похож на эти виды узкой эпиплеврой без ячей, не сильно вытянутыми вперед передними углами пронотума и формой последнего стернита брюшка.

Отличается от *N. picturatus* более мелкими ячейками надкрылья и чуть более вытянутым метавентритом, от *N. alienus* – прямоугольной головой без шеевидной перетяжки и меньшим количеством ячеек надкрылья. Похож на *N. caudatus* длинным последним стернитом брюшка, который превышает по длине предпоследний больше чем в 3 раза (по этому признаку отличается от остальных сравниваемых видов), отношением ширины и длины пронотума и формой головы, но отличается от этого вида более широким пронотумом, более мелкими и малочисленными ячейками надкрылья, менее вытянутой формой последнего стернита и в большей степени вытянутым метавентритом. При той же ширине надкрылья имеет чуть короткий пронотум, чем *N. cyclodontus*, *N. pulcher*, *N. mongolicus* и *N. excellens*. Схож с *N. pulcher* и *N. mongolicus* также размером и количеством ячеек надкрылья, но отличается от *N. mongolicus* чуть более коротким метавентритом, а от *N. excellens* и *N. pulcher* – чуть более длинным.

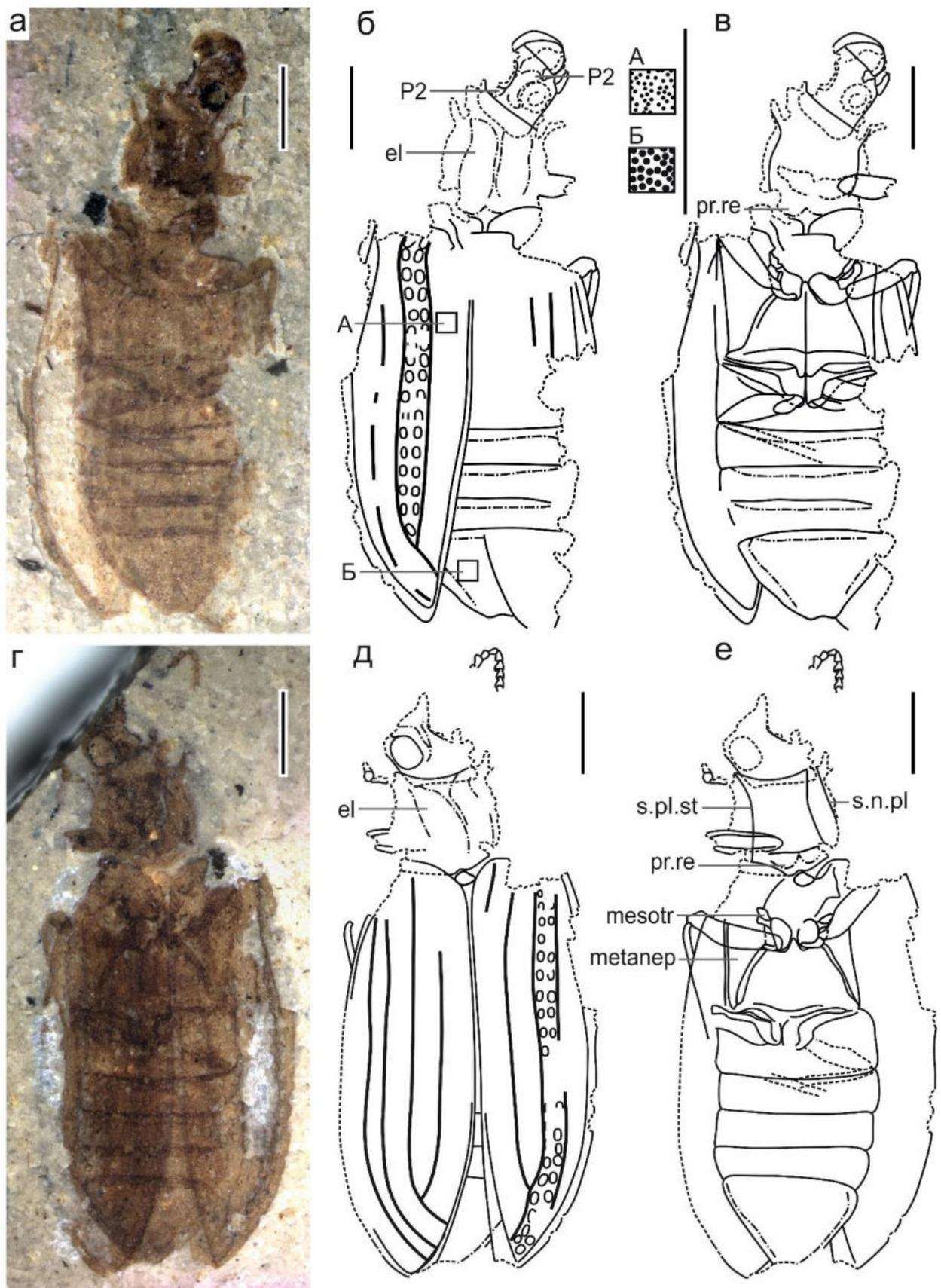


Рис. 53. *Notocupes lapidarius*, паратип (ПИН, № 2554/433): а-в – прямой отпечаток: а – фото, б – рисунок с дорсальной стороны, в – рисунок с вентральной стороны; г-д – обратный отпечаток: г – фото, д – рисунок с дорсальной стороны, е – рисунок с вентральной стороны.

Замечание. В отличие от первоначального описания, обновленное имеет более полную характеристику надкрылья: формы эпиплеврального края, основания, плеча, вершины, эпиплевры надкрылья, наличия макул, размера ячеек, их формы, количества по отдельным полям, соотношения ширины эпиплевры в основании и на вершине и ширины надкрылья. Более точно описаны длины и соотношения длин всех возможных частей тела: головы, пронотума, мезо- и метавентритов, стернитов брюшка и пр. Дана характеристика рельефа жука – бугорков на теле, отдельно на стернитах брюшка и бугров головы. Охарактеризованы швы простернума. Дано описание формы пронотума. Характеристика вида дана по анализу морфологии всей типовой серии, а не одного голотипа. Ко всем образцам сделаны детальные прорисовки.

Материал. Голотип и образцы, представленные полными жуками с частично сохранившимися конечностями и антеннами, из того же местонахождения (экз. ПИН, №№ 2554/433 (прямой и обратный) и 437).

***Notocupes mongolicus* Ponomarenko, 1994**

Notocupes mongolicus: Пономаренко, 1994: 113;

Zygadenia mongolica: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes mongolicus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia mongolica: Kirejtshuk, 2020: 46;

Notocupes mongolicus: Strelnikova, Yan, 2023: 18.

Голотип – ПИН, № 3559/6028, прямой и обратный отпечатки почти полного жука, местонахождение Бон-Цаган, Монголия, Баян-Хонгорский аймак, 5-8 км южнее озера Бон-Цаган, обн. 23, слой 22, нижний мел, бонцаганская свита.

Диагноз. На надкрылье 25-27 мелких ячеек. Эпиплевра широкая, резко сужается в основании, без ячеек. Абдомен явно сужен в основании.

Описание (рис. 54-56). Довольно широкий, уплощенный жук среднего размера. Отношение длины жука к его ширине 1.8. Тело покрыто бугорками двух типов. Более мелкие бугорки имеют диаметр 0.02-0.03 и расстояние между ними 0.01-0.03. Более крупные бугорки покрывают вдавленные части II-IV стернитов брюшка и последний стернит, их диаметр 0.04-0.06, расстояние между ними 0.01-0.03. Плотность бугорков 580 буг/мм² и 230 буг/мм² соответственно.

Голова в длину в 1.7 больше, чем в ширину, немного сужается вперед и назад, имея округлую форму. Отношение длины жука к длине головы 6.1. Длина головы перед глазами в 3.8

короче продольного диаметра глаз, за глазами – короче в 2 раза. Ширина головы без глаз больше поперечного диаметра глаза в 3.2. P1 и P2 слиты и образуют единый валик. Антенны отходят непосредственно по бокам от мандибул и примыкают спереди к глазам. Скапус в длину в два раза больше, чем в ширину.

Пронотум поперечный, в 1.7 раз длиннее своей ширины, сужается вперед в 1.6, назад в 1.1, округлой формы, передние углы оттянуты до середины глаза, передний край не вырезан, латеральный край зазубрен, дугообразно изогнут, задний край плавно изогнут, наибольшая ширина в трети от заднего края. Диск пронотума с двумя темными овальными буграми, разделенными слабой продольной бороздой. Пронотум в 3.7 шире головы и в 4.7 короче длины жука.

Простернум. Нотоплевральный шов в передней части скошен наружу, в задней плавно изогнут. Плевростернальный шов в передней части скошен наружу, в задней части прямой. Проплевра не сужается вперед, изогнута г-образно.

Надкрылья. Длина надкрылья в 2.7 раза больше его ширины, основание и плечо прямые, эпиплевральный край более или менее прямой, вершина притуплена. Эпиплевра широкая, без ячей, сильно сужается в передней половине. Отношение ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 4.8, отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине 4. Жилки 2 и 3 в передней части прямые, далее плавно изогнуты, не повторяют форму эпиплевры, независимо выходят из жилки 1. Жилки 4 и 5 сливаются за 4 ячеей до вершины надкрылья. Количество ячеей в ряду в поле II–25, III–22-24, IV–25-27, V–19-21, VI–23-25, VII–2. Ячеей округлые, мелкие, занимают меньше половины расстояния между жилками. Вокруг ячеей просматривается от 5 до 7 макул. Надкрылья в 1.5 раза шире пронотума.

Метавентрит довольно короткий, его длина в 1.7 меньше ширины, отношение ширины на заднем крае по отношению к переднему 1.9. Паракоксальный шов слит с задним краем метавентрита.

Абдомен. Немного сужен к основанию в пределах I стернита, сужен к вершине к основанию II стернита. Стерниты черепицеобразно налегают друг на друга, вдоль переднего края II-IV стернитов просматриваются вдавления с более крупными бугорками, латерально на всех стернитах просматриваются треугольные вдавления. Отношение длин стернитов 1.6-1.9:1:1:1:2.5. Отношение ширины и длины последнего стернита 1.4, его вершина сужена с ямкой по середине.

Конечности. Передние тазики расположены вдоль заднего края простернума, соприкасающиеся. Средние тазики слабопоперечные, смежные. Задние тазики сужаются наружу

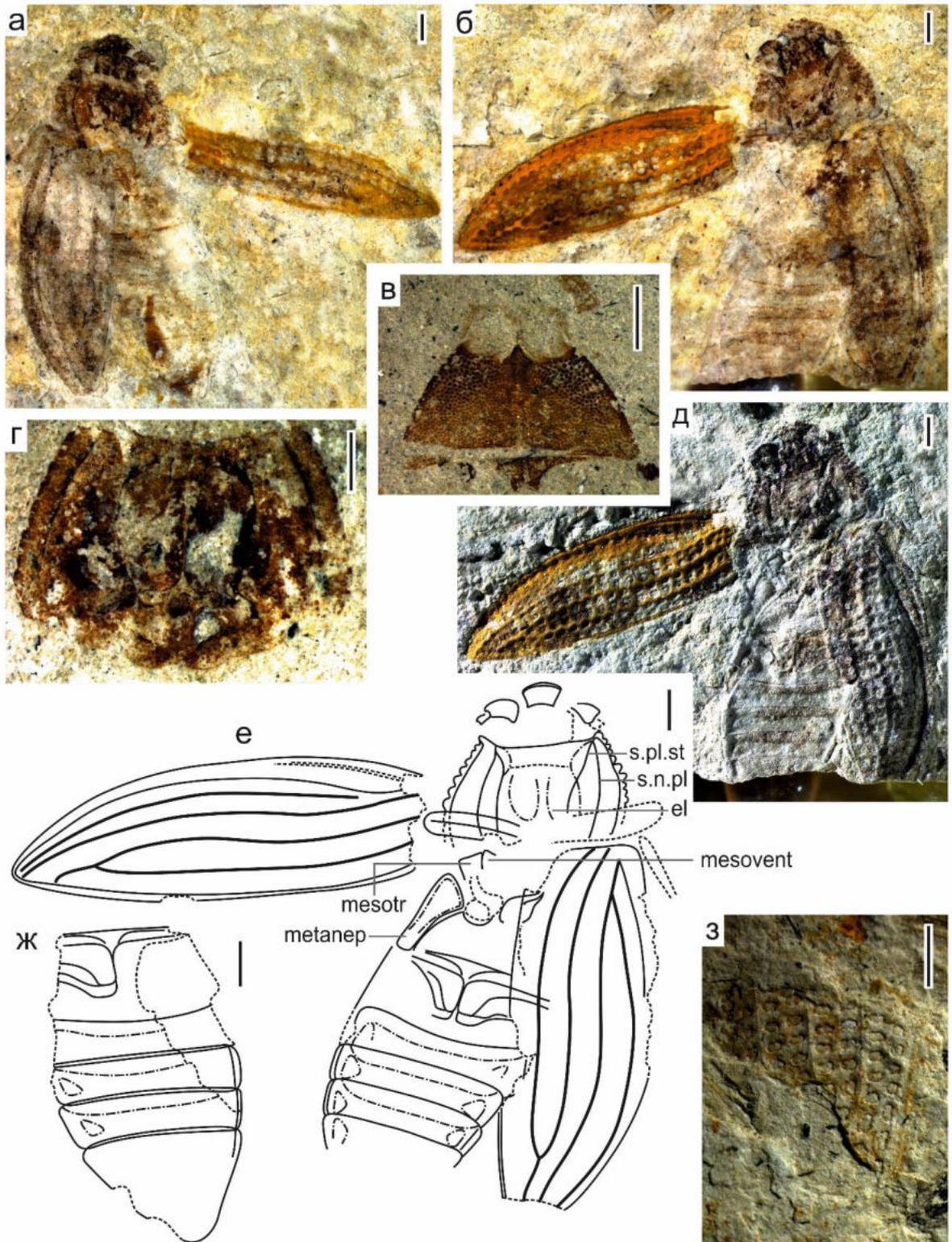


Рис. 54. *Notocupes mongolicus*, голотип (ПИН, № 3559/6028) и паратипы (ПИН, №№ 3559/1584, 1615, 1668): а, б, д, е, ж – голотип: а – фото обратного отпечатка, смоченного спиртом, б – фото прямого отпечатка, смоченного спиртом, д – фото сухого прямого отпечатка, е – рисунок прямого отпечатка, ж – рисунок брюшка обратного отпечатка; в – фото экз. ПИН, № 3559/1668, смоченного спиртом; г – фото экз. ПИН, № 3559/1584, смоченного спиртом; з – фото экз. ПИН, № 3559/1615, смоченного спиртом.

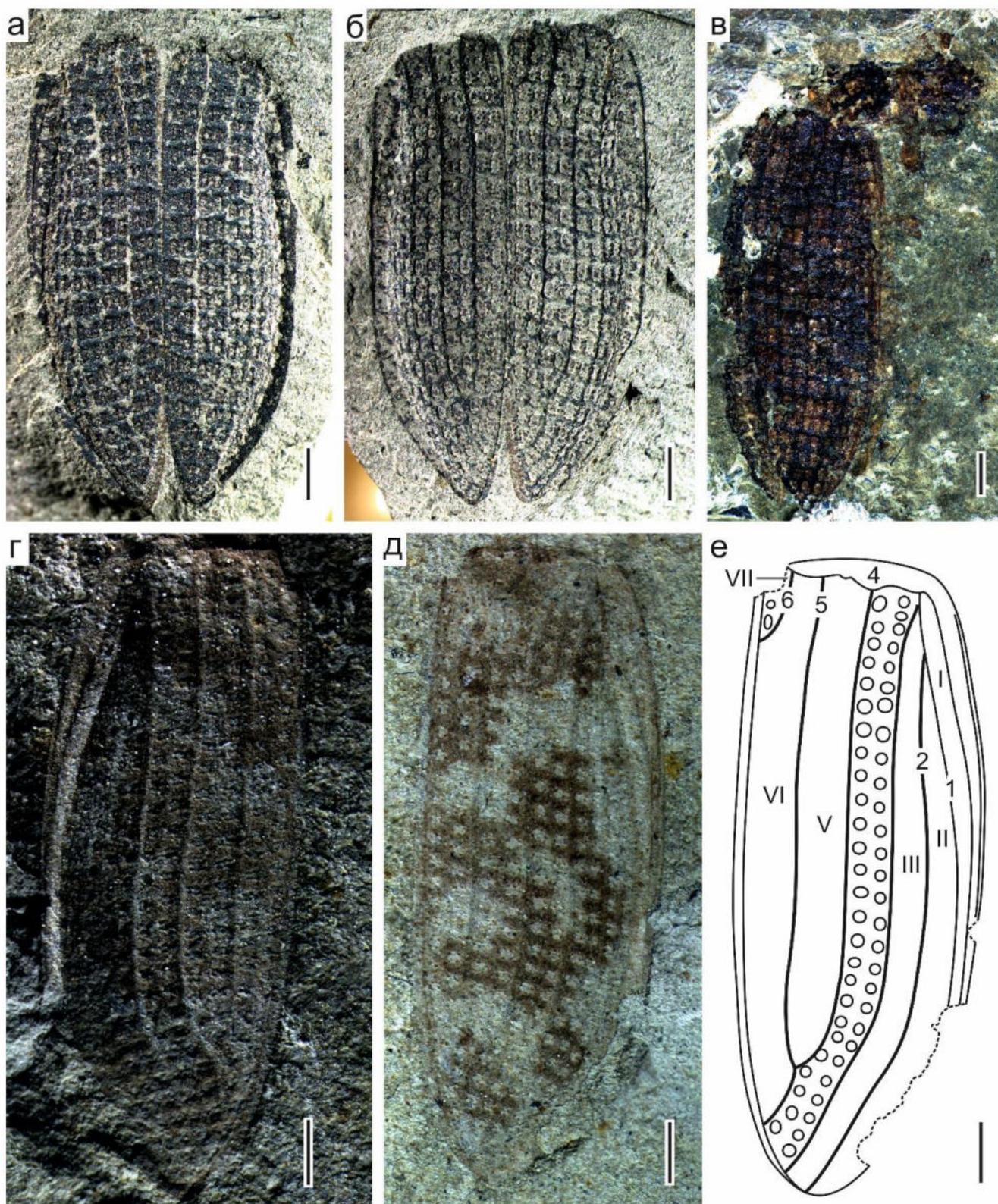


Рис. 55. *Notocupes mongolicus*, паратипы (ПИН, № 3559/1577, 1628 и 6039): а-б – экз. ПИН, № 3559/1628: а – фото прямого отпечатка, б – фото обратного отпечатка; в – фото экз. ПИН, № 3559/6039, смоченного спиртом; г-е – экз. ПИН, № 3559/1577: г – фото прямого отпечатка, д – фото обратного отпечатка, смоченного спиртом, е – общая схема надкрылья вида.

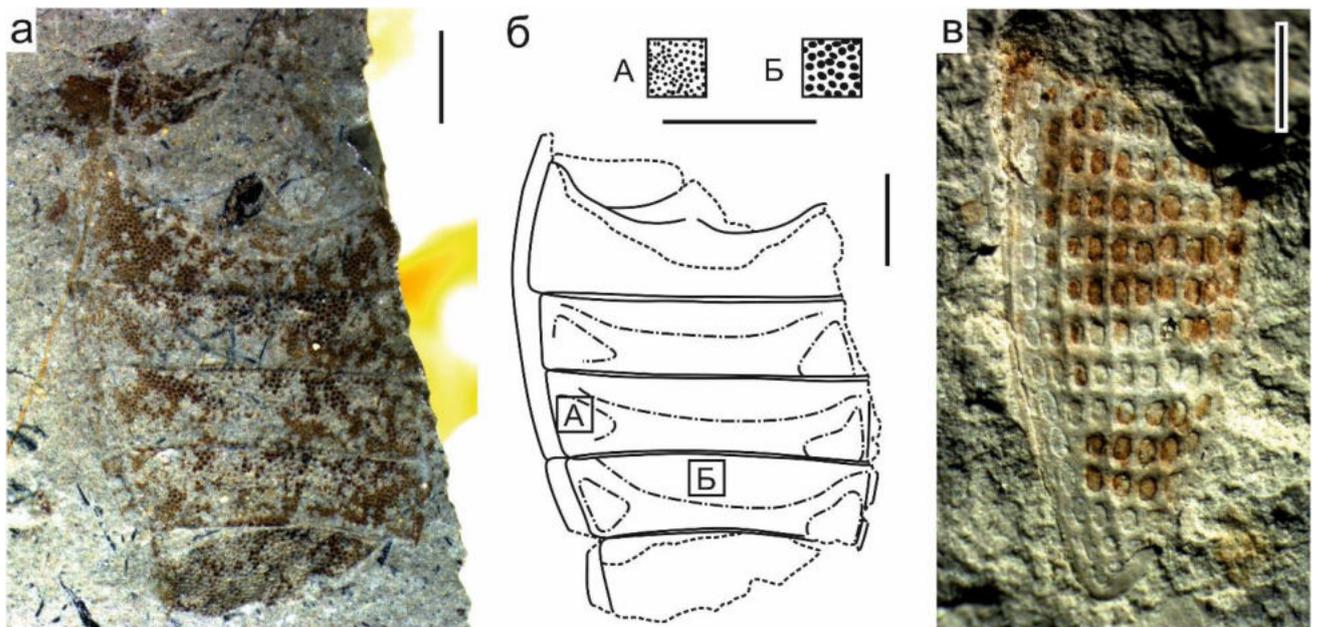


Рис. 56. *Notocupes mongolicus*, паратипы (ПИН, №№ 3559/1616 и 1656): а-б – экз. ПИН, № 3559/1656: а – фото образца, смоченного спиртом, б – рисунок; в – фото экз. ПИН, № 3559/1616).

в пять раз и их длина составляет больше половины длины I стернита брюшка, отношение длины стернита к длине заднего тазика 1.6.

Размеры. Голотип (ПИН, № 3559/6028): длина жука 13, ширина жука 7, длина надкрылья 9.2-10.5, ширина надкрылья 3.4-3.5.

Паратип (ПИН, № 3559/1577): длина надкрылья 10.5, ширина надкрылья 4.

Паратип (ПИН, № 3559/1628): ширина жука 5.1, длина надкрылья 8.9-9, ширина надкрылья 2.5-2.6.

Паратип (ПИН, № 3559/6039): длина жука 14.1, ширина жука 7, длина надкрылья 9.8, ширина надкрылья 3.5.

Сравнение. По форме пронотума больше всего похож на *N. cyclodontus* и *N. excellens*, также похож на эти виды зазубренными латеральными краями пронотума и соотношениями длин стернитов брюшка. Отличается от этих видов более мелкими ячейками и чуть более коротким пронотумом. Также по форме и рельефу пронотума и по форме тела похож на *N. robustus*, но отличается от него чуть более узким по отношению к надкрыльям пронотумом, более мелкими ячейками надкрылья и соотношением длин стернитов брюшка. Отличается от *N. excellens* формой и шириной эпиплевры, которая резко сужается в базальной части, и формой ячеек на надкрылье, от *N. cyclodontus* отличается отсутствием ячеек в эпиплевре и более вытянутым последним стернитом брюшка. По форме пронотума также похож на виды *N. pingi*, *N. sinitzae*, *N. elegans* и

N. caudatus, но у этих четырех видов пронотум более узкий по отношению к ширине надкрылий, также отличается от них в большей степени оттянутыми вперед передними углами пронотума (кроме *N. pingi* и *N. sinitzae*) и более мелкими ячейками надкрылья (кроме *N. pingi*). Отличается от *N. sinitzae* более коротким последним стернитом брюшка, от *N. caudatus* – соотношением длин стернитов. По форме брюшка, явно суженной в основании, похожа на *N. sinitzae* и *N. khasurtyiensis*, но отличается от *N. khasurtyiensis* более узким и вытянутым в длину пронотумом и более мелкими ячейками надкрылья.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения и слоя описаны пронотум (экз. ПИН, № 3559/1584) и надкрылья (экз. ПИН, №№ 3559/1577, 1581 и 1591); из обн. 35 надкрылья (экз. ПИН, №№ 3559/1615 и 1616); из обн. 45, слоя 19 метастернум (экз. ПИН, № 3559/1668) и надкрылье (экз. ПИН, №3559/1644); из обн. 87, слоя 8 брюшко (экз. ПИН, № 3559/1656) и надкрылье (экз. ПИН, № 3559/6038).

***Notocupes pulcher* Ponomarenko, 1968**

Notocupes pulcher: Пономаренко, 1968: 122;

Zygadenia pulchra: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes pulcher: Ponomarenko et al., 2012: 13;

?*Zygadenia pulchra*: Kirejtshuk, 2020: 46;

Notocupes pulcher: Strelnikova, Yan, 2023: 18.

Голотип – ПИН, № 2239/814, прямой и обратный отпечатки жука без большей части антенны, Каратау-Михайловка, Чимкентская обл., Чаянский р-н, отроги хр. Каратау близ дер. Михайловка (Аулиэ), средняя-верхняя юра, карабастауская свита.

Диагноз. Тело покрыто одним типом крупных бугорков. Усиковые ямки сдвинуты на дорсальную сторону головы. Антенны короткие, не достают до основания пронотума. Пронотум округлый. Бугры на пронотуме темного цвета. Простернум перед передними тазиками с двумя острыми шипами. Вершина брюшка без центральной вырезки.

Описание (рис. 57-58). Отношение длины жука к его ширине 2.7-3.1. Тело покрыто бугорками одного типа. Размер бугорков 0.04-0.05, расстояние между ними не больше 0.04, плотность бугорков 244 буг/мм².

Голова почти в 2 раза длиннее ширины, длина головы перед глазами в 2.7 меньше продольного диаметра глаз, за глазами – в 1.4 больше диаметра глаз, перед глазами голова

немного сужается. за глазами не сужается, затылок за глазами обрублен. Отношение длины жука к длине головы 4.7. Бугры P1 и P2 слабо идентифицируемы, просматривается два продольных возвышения, огибающих глаз. P3 идентифицируется хорошо, обособлен от P1 и P2. Мандибулы крупные. выступают вперед, плавно изогнуты по всей длине с как минимум двумя зубцами на вершине. Глаза выпуклые, едва сдвинуты на спинную сторону головы. Голова в 3.3-3.6 шире поперечного диаметра глаз и в 2.2 уже наибольшей ширины пронотума. Усиковые ямки сдвинуты на дорсальную сторону головы. Антенны нитевидные, короткие, не достают до основания пронотума. Антенномеры постепенно укорачиваются от первого к предпоследнему, последний в 1.5 раза длиннее предпоследнего. Скапус в 1.4 длиннее педицелюса, который в 1.5 раза длиннее третьего антенномера. Скапус в длину в 2 раза больше, чем в ширину.

Пронотум округлый, в 1.5 раза короче своей ширины, в передней половине несильно округло сужен, назад не сужен, боковой край зазубренный, задние углы округло притуплены и тоже зазубрены, задний край плавно закруглен и в срединной части имеет выемку, передние углы немного выступают вперед, передний край не вырезан. Наибольшая ширина пронотума в задней половине. Отношение наибольшей ширины пронотума к его наименьшей ширине по переднему краю 1.3. Диск пронотума с двумя продольными буграми, разделенными продольной бороздой, и плоским неглубоким вдавлением за ними. Бугры имеют темную окраску на контрасте с остальной частью пронотума.

Простернум перед передними тазиками с двумя буграми. Плевростернальный шов прямой, нотоплевральный в передней части скошен к наружному краю, в центральной части несколько выпуклой формы.

Надкрылье с рисунком из темных неправильных поперечных полос и темных небольших участков вдоль шовного края позади первых двух полос. Отношение длины и ширины надкрылья 3. Основание надкрылья прямое, угол прямой, эпиплевральный край плавно изогнут на всем протяжении, вершина притупленная. Жилки зигзагообразные, жилки 4 и 5 сливаются за 3 ячеей до вершины, жилки 2 и 3 общим основанием отходят от жилки 1, более или менее прямые, лишь немного дугообразно изогнуты в центральной части. Эпиплевра узкая, без ячеей. Ячеей надкрылий мелкие, занимают примерно половину расстояния между жилками, округло-овальные. В поле III – 22 ячеей, в поле IV – 24-25 ячеей. в поле V – 18 ячеей. в поле VI – не менее 22 ячеей. Вокруг ячеей насчитывается по 5-6 макул.

Мезовентрит. Сумма длин мезовентрита и метавентрита вдвое короче длины брюшка.

Метавентрит. Отношение ширины по заднему краю к ширине по переднему краю 2, отношение ширины по заднему краю к длине 1.8.

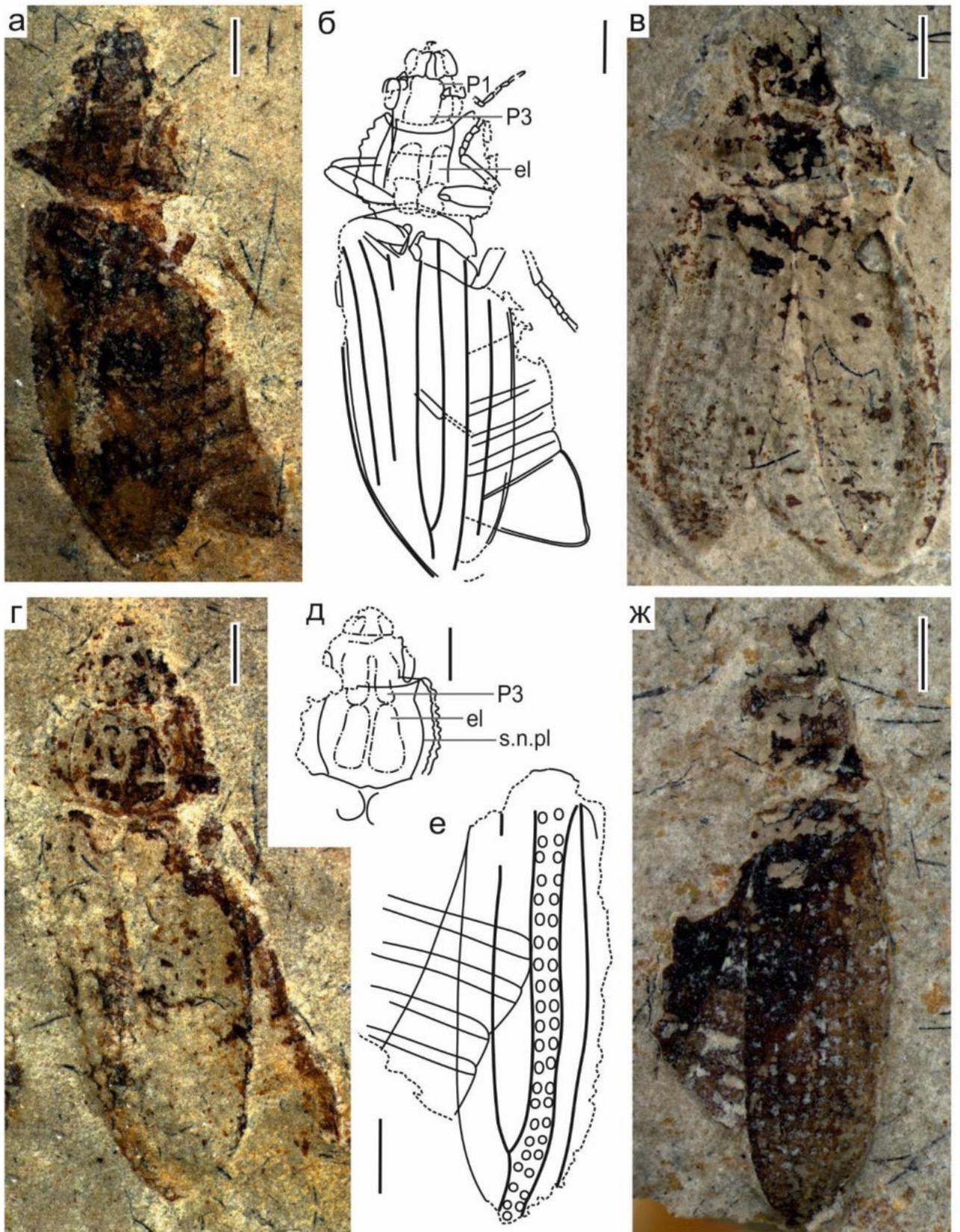


Рис. 57. *Notocupes pulcher*, голотип (ПИН, № 2239/814) и паратип (ПИН, № 2239/816): а, б, г, д – голотип: а – фото прямого отпечатка, б – рисунок прямого отпечатка, г – фото обратного отпечатка, отраженное зеркально, д – рисунок головы обратного отпечатка; в, е, ж – паратип: в – фото обратного отпечатка, е – рисунок прямого отпечатка, ж – фото прямого отпечатка.

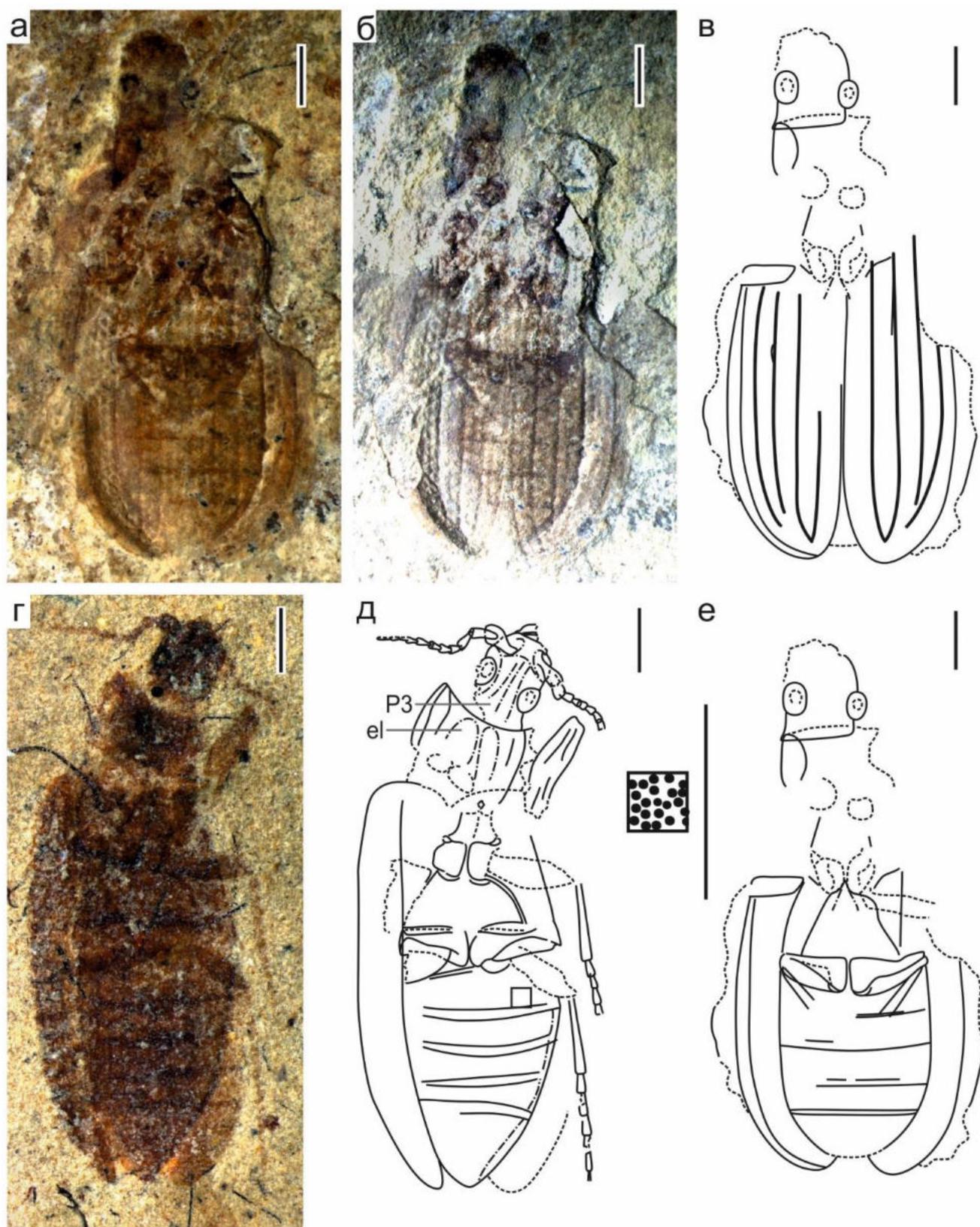


Рис. 58. *Notocupes pulcher*, паратипы (ПИН, № 2997/347 и 350): а, б, в, е – экз. ПИН, № 2997/350): а – фото образца, смоченного спиртом, б – фото сухого образца, в – рисунок с дорсальной стороны, е – рисунок с вентральной стороны; г, д – экз. ПИН, № 2997/347): г – фото, д – рисунок.

Абдомен сужен назад, начиная с III стернита, вперед не сужен, вершина острая. Стерниты сильно черепицеобразно находят друг на друга, приподнятая часть стернитов занимает их заднюю треть. Отношение длин стернитов 2:1:1:1:2.

Конечности. Передние тазики слабопоперечные, соприкасающиеся, расположены по заднему краю простернума. Отношение ширины пронотума к ширине переднего тазика 5.1. Отношение длины и ширины переднего бедра 4.5. Отношение ширины пронотума к длине переднего бедра 1.8. Переднее бедро явно выступает по бокам пронотума. Передняя голень несколько короче бедра, палочковидная. Средние тазики слегка разделены, слабо поперечные с внешними трохантинами. Среднее бедро не выступает по бокам от тела, достигает ширины среднего тазика в своей центральной части. Задние тазики сильно поперечные, лишь немного выступают по бокам тела, сужаются наружу в 4.7 раза, их длина составляет две трети длины I стернита брюшка. Вертлуги подстилающие, небольшие, заднее бедро широкое, задняя голень тонкая палочковидная. Лапки 5-члениковые, все членики примерно одинаковой длины, конусовидные.

Размеры.

	Длина жука	Ширина жука	Длина надкрылья	Ширина надкрылья
Голотип ПИН, № 2239/814	10	3.2	6.8	-
Паратип ПИН, № 2239/816	-	4	6	2
Экз. ПИН, № 4/124	-	5.2	7.5	2.6
Экз. ПИН, № 2997/347	8.8	3.3	6.3	-
Экз. ПИН, № 2997/350	9.2	4.5	-	2.2-2.3

Сравнение. Отличается от остальных видов рода тем, что тело покрыто одним типом крупных бугорков (кроме *N. sinitzae*), основание антенн сдвинуто на дорсальную сторону головы, антенны короткие, не достигают основания пронотума и вытянутой вершиной брюшка без центральной ямки. По форме и ширине пронотума больше всего похож на *N. excellens* и *N. alienus*, также похож на эти виды по признакам зазубренного латерального края пронотума и узкой эпиплевры без ячеек, на *N. alienus* похож мелкими и многочисленными ячейками в ряду на надкрылье, отличается по этому признаку от *N. excellens*, у которого ячейки крупные и четырехугольные, имеет более вытянутый последний стернит брюшка, в отличие от *N. alienus* не имеет двух бугорков вдоль переднего края простернума. По отношению ширины надкрылий по

отношению к ширине пронотума также похож на виды *N. cyclodontus* и *N. mongolicus*, но отличается от этих видов более вытянутым и округлым пронотумом, формой и шириной эпиплевры, от *N. cyclodontus* также отличается размером ячей на надкрылье.

Замечание. Экз. ПИН, № 2997/347, 350 и 4/124 не были указаны в первоначальном описании, их морфология описывается впервые.

Материал. Голотип, отпечаток из того же местонахождения полного жука (экз. ПИН, № 2239/816), прямой и обратный, отнесенные к этому виду позже неполный жук плохой сохранности (экз. ПИН, № 2997/347) и почти полный жук с частично сохранившимися конечностями и антеннами (экз. ПИН, № 2997/350) и изолированное надкрылье (экз. ПИН, № 4/124).

***Notocupes sinitzae* Ponomarenko, 2000**

Zygadenia sinitzae: Пономаренко, 2000: S319;

Notocupes sinitzae: Ponomarenko et al., 2012: 13;

?*Zygadenia sinitzae*: Kirejtshuk, 2020: 46;

Notocupes sinitzae: Strelnikova, Yan, 2023: 18.

Голотип – ПИН, № 2385/1040, прямой и обратный отпечатки жука без большей части конечностей и антенн, Читинская обл., Елизаветинская впадина, падь Семен, нижний мел, тургинская серия.

Диагноз. Тело покрыто одним типом крупных бугорков. Пронотум узкий, отношение ширины надкрылий к ширине пронотума 1.8. Передние углы пронотума сильно выступают вперед. Проплевра треугольная. Эпиплевра резко сужается в основании. Абдомен явно сужен к основанию.

Описание (рис. 59-60). Крупный цилиндрический жук. Отношение длины жука к его ширине 1.9. Все тело покрыто бугорками, которые лишь немного крупнее в передней части каждого стернита брюшка. Размер крупных бугорков 0.04-0.05, расстояние между ними меньше размера бугорков и составляет 0.02-0.03. Плотность крупных бугорков 225 буг/мм².

Голова в 1.4 длиннее своей ширины, сужена вперед и назад, сзади резко обрублена, округлой формы. Длина головы перед глазами и за глазами почти в 2 раза короче глаз. Отношение длины тела к длине головы 6. Глаза сильно выступают по бокам головы. Отношение ширины головы к поперечному диаметру глаза 4.

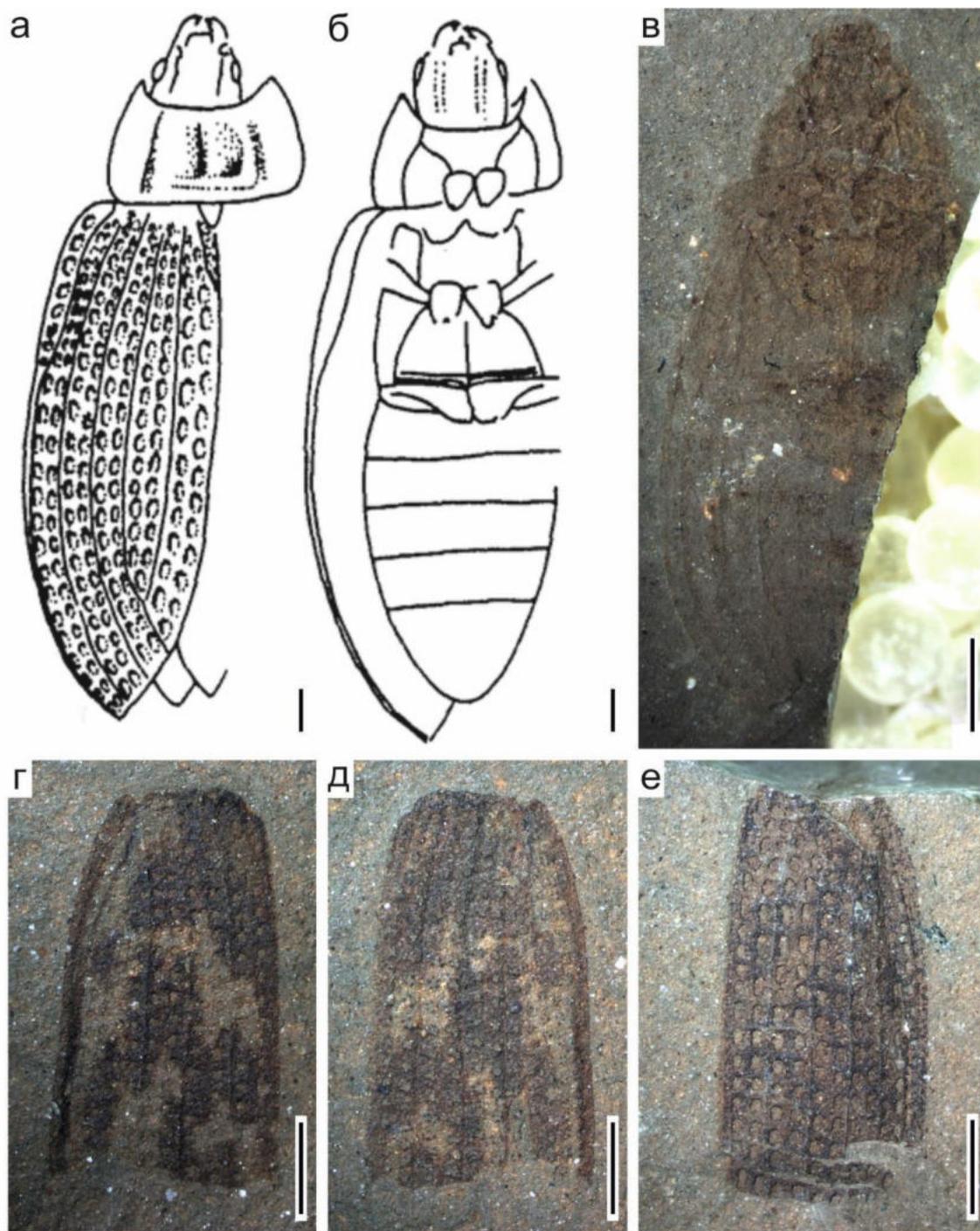


Рис. 59. *Notocupes sinitzae*, голотип (ПИН, № 2385/1040) и паратипы (ПИН, №№ 2385/913 и 1210): а-в – голотип: а – рисунок с дорсальной стороны, б – рисунок с вентральной стороны (а, б из Ропомаренко, 2000), в – фото; г-д – экз. ПИН, № 2385/913: г – фото прямого отпечатка, д – фото обратного отпечатка; е – фото экз. ПИН, № 2385/1210. Все образцы на фото смочены спиртом.

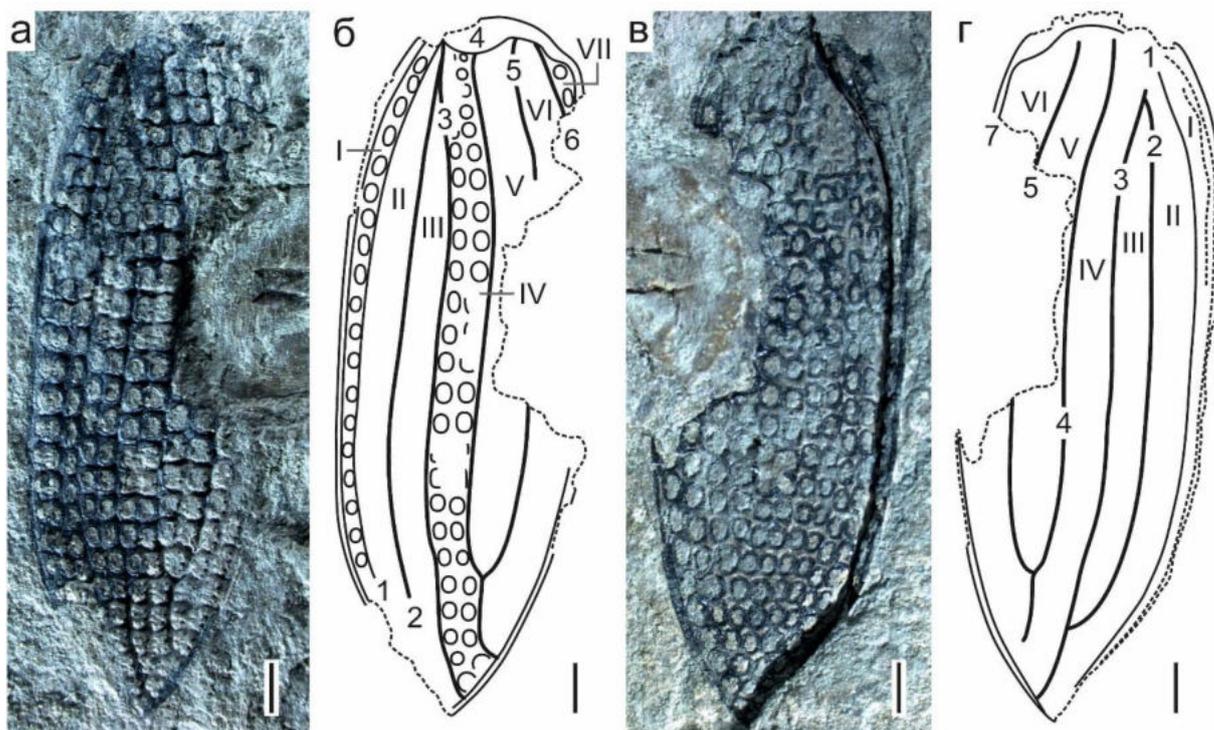


Рис. 60. *Notocupes sinitzae*, паратип (ПИН, № 2385/158): а – фото прямого отпечатка; б – рисунок прямого отпечатка; в – фото обратного отпечатка; г – рисунок обратного отпечатка.

Пронотум поперечный, овальной формы, в 1.8 раза шире своей длины, сужен вперед в 1.5 раза, немного сужен в задней части, передние углы сильно оттянуты вперед и доходят до середины глаза, передний край слабо вырезан, латеральный край зазубренный, плавно изогнут, задний край прямой, задние углы притуплены. Отношение ширины пронотума к ширине головы 2.4, пронотум короче длины жука в 5.8. Диск пронотума с двумя овальными буграми, разделенными продольной бороздой.

Простернум. Нотоплевральный шов в средней части немного изогнут дугообразно наружу, в передней части скошен к переднему углу пронотума. Плевростернальный шов отходит от нотоплеврального в передней части, а затем косо тянется до середины передних тазиков. Проплевра треугольная.

Щиток треугольный.

Надкрылья в 2.8-3 раза длиннее ширины, имеет рисунок в виде темных пятен Л-образной формы (рис. 59, г, д). Надкрылья шире пронотума в 1.8. Основание надкрылья плавно изогнуто. плечо не выражено, эпиплевральный край прямой, вершина острая, но не оттянута. Ширина надкрылья больше ширины эпиплевры в 8 раз, отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине 2. Эпиплевра резко сужается в передней трети, с полным рядом ячеей. Жилки 4 и 5 сливаются перед впадением в вершину надкрылья за 4 ячей до вершины, жилки 2 и 3

сливаются чуть дистальнее жилок 4 и 5 и общим основанием выходят из жилки 1. Жилки 2 и 3 плавно дугообразно изогнуты в задней трети и скошены наружу в базальной части. Ячеи округлые, крупные, занимают явно больше половины расстояния между жилками и часто доходят до границы поля, образуя зигзагообразную форму жилок, в поле II – 24 ячеи, III – 21 ячея, IV – 24 ячеи, V – 17-18 ячей, VII – не менее двух ячей. Количество макул варьирует внутри крыла от 5 до 7. В единичных случаях в основании надкрылья просматриваются мелкие ячеи с четырьмя макулами. Ячеи с семью макулами преимущественно занимают срединную часть надкрылья, тогда как ячеи с пятью макулами обнаруживаются исключительно в базальной и вершинной частях.

Метавентрит короткий, его ширина вдвое больше длины, ширина по заднему краю в 2.5 раза больше его ширины на переднем. Длина пронотума в 1.4 больше длины метавентрита.

Абдомен. Стерниты слабо черепицеобразно налегают друг на друга. Рельеф стернитов брюшка выражен слабо. По переднему краю II-IV стернитов брюшка просматриваются вдавления с чуть более крупными бугорками. Последний стернит в 2 раза длиннее предпоследнего, I в 1.7 длиннее II, три средние стернита одинаковой длины. Брюшко сужается к основанию с середины II стернита, к вершине с основания III стернита.

Конечности. Передние тазики расположены по заднему краю простернума. Передние берда булавовидные, явно выступают по бокам от тела, отношение ширины пронотума к длине переднего бедра 1.7. Средние тазики крупные округлые. Длина задних тазиков составляет примерно две трети длины I стернита брюшка.

Размеры. Голотип (ПИН, № 1238/1040): длина жука 19.2, ширина жука 10, длина надкрылья 15.4, ширина надкрылья 5.

Паратип (ПИН, № 2385/158): длина надкрылья 13.9, ширина надкрылья 4.9.

Сравнение. Узким пронотумом, который уже надкрылий не больше, чем в 1.8, похож на *N. rudis*, *N. elegans*, *N. caudatus* и *N. pingi*, по соотношению ширины и длины пронотума больше всего похож на *N. rudis*. От всех четырех видов отличается более вытянутым последним стернитом брюшка, от *N. rudis*, *N. pingi* и *N. caudatus* – более крупными и малочисленными ячеями надкрылья, *N. rudis*, *N. elegans* и *N. caudatus* – сильно оттянутыми вперед передними углами пронотума, от *N. pingi* и *N. elegans* – зазубренным латеральным краем пронотума. Формой пронотума и суженым в основании брюшком похож на *N. mongolicus*, но отличается от него более узким пронотумом по отношению к надкрыльям, более крупными ячеями надкрылья, наличием ячей в эпиплевре, более широким метавентритом и более вытянутым последним стернитом брюшка.

Замечание. Ранее было поставлено под сомнение отнесение к роду рассматриваемого вида (Kirejtshuk, 2020). Образцы не имели достаточно диагностических признаков в описаниях, а их жилкование не было описано подробно. Переизучение типовой серии показало, что вид имеет не стандартное для рода жилкование: перед впадением в вершину надкрылья попарно сливаются жилки 2 и 3 и 4 и 5, что встречается у родов *Notocupes* и *Conexicoxa*.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения известны образцы, представленные прямым и обратным отпечатками изолированного надкрылья (экз. ПИН, № 2385/158) и неполными изолированными надкрыльями (экз. ПИН, №№ 2385/913 и 1210).

5.2. Род *Brachilatus* Strelnikova et Yan, 2023

Notocupes Ponomarenko, 1964: 61;

Brachilatus Strelnikova et Yan, 2023: 20.

Типовой вид. *B. nigrimonticola* (Ponomarenko, 1968) [*Notocupes*], средняя-верхняя юра, карабастауская свита, Ю. Казахстан, Каратау-Михайловка.

Диагноз. Жуки с широким телом, отношение длины и ширины 1.8-2.1. Антенны нитевидные, их основание сдвинуто на дорсальную сторону головы. Антенны вкладываются в борозды на пронотуме. Пронотум и надкрылье могут быть латерально зазубрены по всей длине. Пронотум округлый, сужается вперед и назад, передние углы пронотума сильно выступают вперед и доходят до основания глаз или заходят за него, пронотум и надкрылья широкие, надкрылье в передней части прямое, в задней части изгибается внутрь, плечо ярко выражено, выступает, надкрылья не существенно шире пронотума, в 1.3-1.7, эпиплевра широкая, уже надкрылья в 4.5-6.2 раз, почти не сужается или резко сужается в базальной части. Жилки 2 и 3 не сливаются перед впадением в вершину.

Видовой состав. 9 видов из юры Германии и Казахстана, нижнего мела Испании, Монголии и Южной Кореи и верхнего мела Казахстана.

B. nigrimonticola (Ponomarenko, 1968) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *B. caducus* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *B. dundulaensis* (Ponomarenko, 1994) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *B. longicoxa* (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *B. oculatus* (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *B. reticulatus* (Ponomarenko, 1968) [*Notocupes*,

Zygadenia], *B. premeris* (Lee et al., 2022) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *B. spinosus* (Li et Cai, 2023), *B. viridis* (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006) [*Notocupes*, *Zygadenia*].

Замечание. В опубликованном списке видов рода *Brachilatus* (Strelnikova, Yan, 2023b) ошибочно значится название вида *B. foerstery* (Ponomarenko, 1968). Вид ранее входил в состав *Notocupes* и, так как в свое время попал в омонимы к другому виду *N. reticulatus* (Oppenheim, 1888), имел представленное в публикации видовое название. Однако, согласно зоологическому кодексу, при перенесении вида в другой род, в котором он не выступает младшим омонимом, к нему должно вернуться его первоначальное видовое название. Ошибка исправлена в рукописи диссертации и будет обсуждена в последующих публикациях автора – вид *B. foerstery* значится как *B. reticulatus*.

Ключ для определения видов *Brachilatus*

1. Надкрылье и пронотум латерально сильно зазубрены, количество ячеек в ряду на надкрылье достигает 25, последний стернит закруглен на вершине, в 2.5 длиннее предпоследнего2
 – Надкрылье и пронотум латерально не зазубрены, количество ячеек на надкрылье 21-30, последний стернит брюшка закруглен на вершине или острый, в 1.7-3.1 длиннее предпоследнего3
2. Эпиплевральный край надкрылья зазубрен по всей длине (рис. 31, ж) ***B. viridis***
 – Надкрылье зазубрено только в области плеча (рис. 63) ***B. caducus***
3. Количество ячеек в ряду на надкрылье около 304
 – Количество ячеек в ряду на надкрылье 21-255
4. Паракоксальный шов не достигает заднего угла метавентрита, последний стернит в 2.6 длиннее предпоследнего ***B. premeris***
 – Паракоксальный шов достигает заднего угла метавентрита, последний стернит в 2 раза длиннее предпоследнего (рис. 64-66) ***B. dundulaensis***
5. Глаза мелкие, их поперечный диаметр меньше ширины головы больше, чем в 5 раз. Эпиплевра уже надкрылья в 4.4-4.96
 – Глаза крупные, их поперечный диаметр меньше ширины головы в 3.3-3.8. Эпиплевра в 4.3 или 5.5-5.8 уже надкрылья7
6. Голова широкая, уже пронотума в 1.6 ***B. oculus***
 – Голова более узкая, уже пронотума в 2.3 (рис. 67) ***B. reticulatus***
7. Эпиплевра в 4.3 уже надкрылья. Последний стернит брюшка в 3.1 длиннее предпоследнего (рис. 16, а) ***B. spinosus***

- Эпиплевра в 5.5-5.8 уже надкрылья. Последний стернит брюшка в 2.4-2.6 длиннее предпоследнего.....8
8. Жук более вытянутый, отношение его длины и ширины 2.1. Голова более узкая, отношение ширины пронотума к ширине головы 5. Эпиплевра почти не сужается к вершине. В ряду на надкрылье около 21 ячеи (рис. 61-62).....***B. nigrimonticola***
- Жук более широкий, отношение его длины и ширины 1.8, голова более широкая, отношение ширины пронотума к ширине головы 1.9. Эпиплевра резко явно сужается в передней половине. В ряду на надкрылье около 25 ячеей (рис. 20, г) ***B. longicoxa***

***Brachilatus nigrimonticola* (Ponomarenko, 1968)**

Notocupes nigrimonticola: Пономаренко, 1968: 121;

Zygadenia nigrimonticola: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes nigrimonticola: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia nigrimonticola: Kirejtshuk, 2020: 46;

Brachilatus nigrimonticola: Strelnikova, Yan, 2023: 21.

Голотип – ПИН, № 2384/397, прямой и обратный отпечатки полного жука, местонахождение Каратау; средняя-верхняя юра.

Диагноз. Ячеи надкрылья квадратные с закругленными краями, в ряду около 21 ячеи крупного размера. Простернум перед передними тазиками с двумя заострёнными шипиками.

Описание (рис. 61-62). Отношение длины жука к его ширине 2.1. Бугорки покровов равномерно распределены по всему телу, в диаметре составляют примерно 0.02-0.03, более крупные на голове, в медиальной части заднего края пронотума, на последнем брюшном стерните, кроме небольшого участка на переднем крае стернита, и на вдавленных участках первого–четвертого стернитов брюшка, где их диаметр достигает 0.04-0.05. Расстояние между бугорками на участках с мелкими бугорками примерно равно диаметру бугорков и составляет 0.02, на участках с крупными бугорками расстояние между ними явно меньше диаметра бугорков и составляет 0.02-0.03.

Голова поперечная, отношение длины тела к длине головы – 6.6-6.9. Отношение длины головы к ее ширине 1.1-1.5. Голова плавно сужена перед глазами, позади глаз несколько расширена. Длина головы перед глазами меньше чем за глазами в два раза, примерно равна

диаметру глаз. Глаза овальные, сдвинуты на дорсальную сторону головы и не выступают по бокам, продольный диаметр глаза 0.5, поперечный – 0.35. Отношение ширины головы без глаз к значению диаметра глаза 5. Лабрум полностью отчленён от остальной головы швом, трапециевидный с несколько сужающимся передним краем, его передние углы закруглённые, передний край в центральной части с небольшой выемкой. Мандибулы с как минимум двумя зубцами на вершине и широкой базальной частью, слабоизогнутые. Антенны доходят до основания пронотума. Антенны нитевидные, примыкают на уровне глаз, образуя в них выемку по наружному краю. Антенномеры немного расширены на вершине, первые два антенномера вздутые удлинённо-овальные, последующие более тонкие обратно трапециевидной формы; второй антенномер по длине равен третьему, почти вдвое короче первого, остальные примерно равны второму, кроме последнего антенномера, который явно короче остальных. Длина скапуса в два раза больше его ширины.

Пронотум. Ширина больше длины в 1.6 раза. Отношение наибольшей ширины пронотума к ширине головы 3.1. Оттянутые вперед передние углы пронотума по длине немного короче длины головы за глазами, но доходят до уровня глаз, так как голова несколько втянута. Задний край пронотума закруглен без оттянутых назад углов, его боковой край зазубренный. Диск пронотума с двумя буграми обратно-каплевидной формы, разделенными продольной бороздой.

Простернум. Нотоплевральный шов в передней трети скошен к передним углам, в остальной части прямой. Плевростернальный шов в передней части более или менее прямой, затем изгибается к внешнему краю тела, а в задней части изгибается медиально.

Щиток треугольный.

Надкрылья. Ячей на надкрыльях четырехугольные с закругленными углами. В полях I и VII ячеек нет, в остальных полях двойные ряды ячеек, в полях II и IV по 21 ячейке, в поле III – 20 ячеек, V и VI по 16 ячеек. Макулы имеются. Их количество варьирует от 6 до 10. Ячей с шестью бугорками располагаются в основном по краю надкрылья. Ячей с десятью бугорками обнаружены только в центральной части надкрылья. Ячей крупные, занимают больше половины расстояния между жилками и часто доходят до границ полей, формируя продольные слабо зигзагообразные жилки. Отношение длины надкрылья к его ширине 3. Жилки 2 и 3 имеют общий ствол, начинающийся за три ячей до основания надкрылья. Жилка 2 тянется вдоль эпиплеврального края, изогнута дугообразно. Жилка 3 плавно s-образно изогнута. Жилки 2 и 3 свободно впадают в край надкрылья. Жилки 4 и 5 сливаются за три ячей до места впадения общей жилки в край надкрылья. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, в большей части

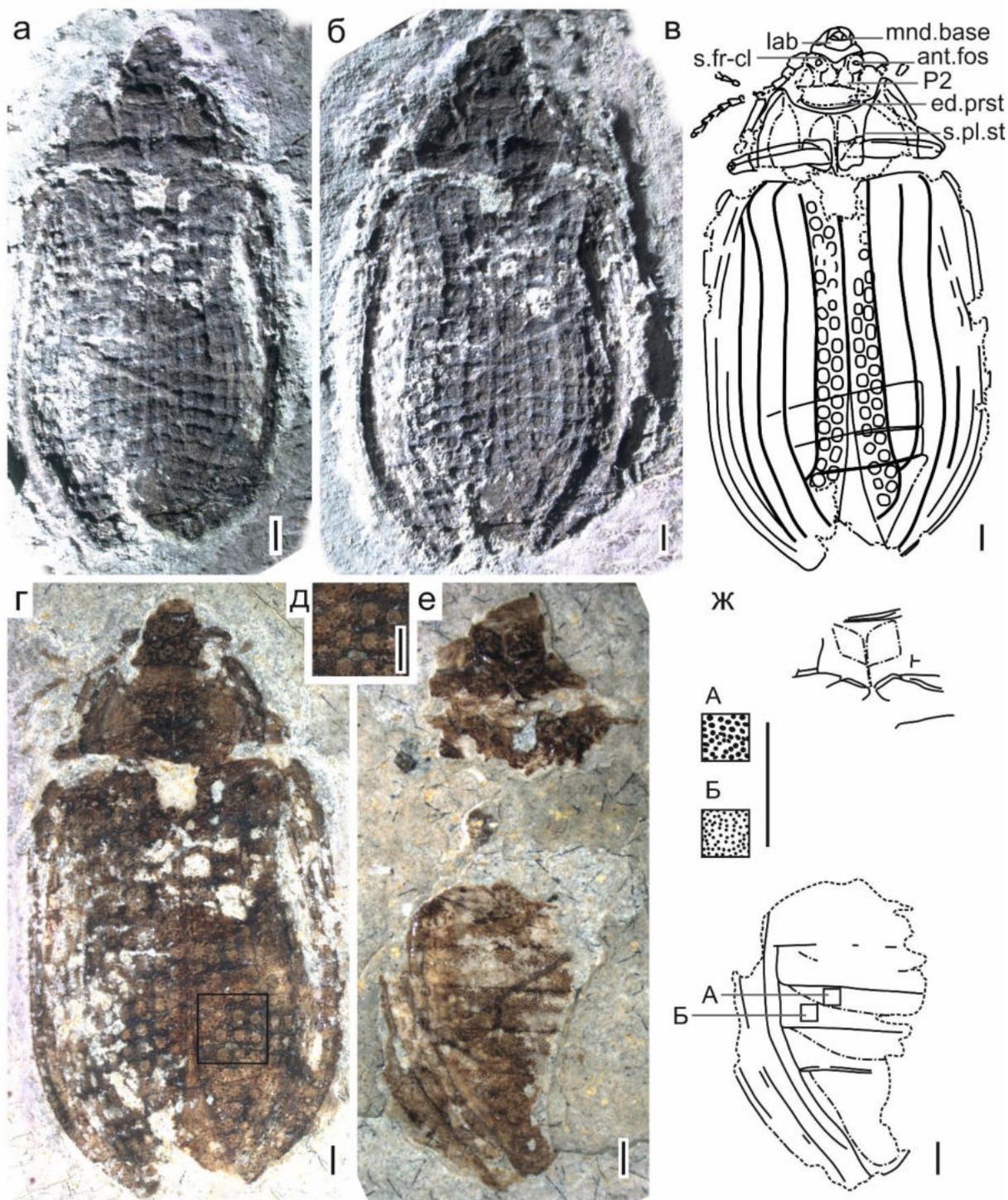


Рис. 61. *Brachilatus nigrimonticola*, голотип (ПИН, № 2384/397): а – фото сухого прямого отпечатка с прямым светом; б – фото сухого прямого отпечатка с косым светом; в – рисунок прямого отпечатка; г – фото прямого отпечатка, смоченного спиртом; д – фото ячеек надкрылья, смоченного спиртом; е – фото обратного отпечатка, смоченного спиртом; ж – рисунок обратного отпечатка. Обозначения: ed.prst – передний край простернума; ant. fos – антенная ямка; s.fr-cl – фронтотрипиальный шов; mnd.base – основание мандибулы.

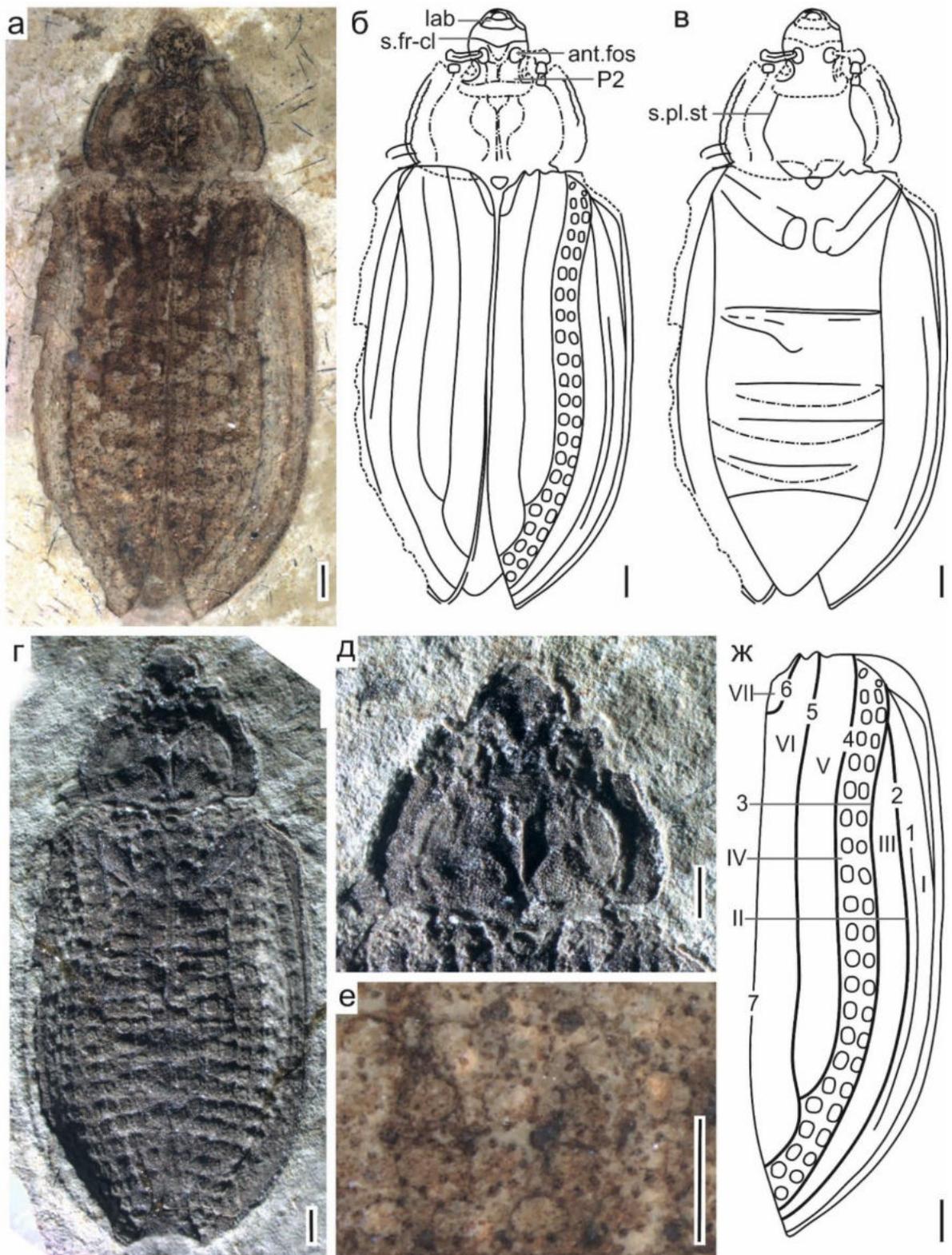


Рис. 62. *Brachilatus nigrimonticola*, паратип (ПИН, № 2554/430): а – фото образца, смоченного спиртом; б – рисунок с дорсальной стороны; в – рисунок с вентральной стороны; г – фото сухого образца; д – детальное фото головы и пронотума; е – детальное фото ячеек надкрылья, смоченного спиртом; ж – общая схема надкрылья вида.

прямой и только в задней трети плавно закруглен внутрь. Эпиплевра широкая в передней трети, затем резко сужается и в центральной части надкрылья практически не изменяет свою ширину, в задней части снова резко сужается. Отношение ширины эпиплевры в основании к её ширине на вершине 6-10. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 4.9-7.2. Основание надкрылья плавно закруглено. Плечо не выражено ярко. Вершина надкрылья притупленна. Отношение ширины надкрылий к наибольшей ширине пронотума 1.5.

Абдомен. Рельеф стернитов брюшка явно выражен. Вдоль переднего края II-IV стернитов видны вдавления с более крупными бугорками. Последний стернит полностью покрыт крупными бугорками, за исключением небольшого канта по краю. I-IV стерниты брюшка черепицеобразно налегают друг на друга. Брюшко не сужено к основанию или сужено лишь немного, сужено назад с середины III стернита, на конце тупое с ямкой по середине. Отношение длин стернитов 1.8:1:1:1:2.4. Отношение ширины последнего стернита к его длине 1.5.

Размеры. Голотип (ПИН, № 2384/397): длина жука 20.6, ширина 9.8, длина надкрылья 14.7, ширина надкрылья 4.9.

Паратип (ПИН, № 2554/430): длина жука 18.7, ширина 8.6, длина надкрылья 13.8, ширина надкрылья 4.3.

Сравнение. По форме тела, пронотума, характеристике ячей надкрылья и эпиплевры похож на *B. spinosus*, отличается от него чуть более широким пронотумом. По размеру похож *B. premeris* и *B. longicoxa*, похож на *B. premeris* четырехугольной с закругленными углами формой ячей (по этому признаку отличается от всех остальных видов рода), но отличается от этих двух видов меньшим количеством ячей в ряду на надкрылье и чуть менее выраженными плечами, отличается от *B. longicoxa* формой эпиплевры, от *B. premeris* формой надкрылий, которые скошены к вершине более плавно, не образуя тупого угла.

Антенны, прикрепленные к верхней стороне головы, которые отходят на уровне глаз, не характерны для нотокупесов. Обычно у представителей этого рода антенны расположены либо у переднего края глаз (например, *N. caudatus* Ponomarenko, 1966), либо перед глазами ближе к мандибулам (например, *A. cyclodonta* Tan et al. 2006). Такое расположение антенн было описано у вида *N. ohmkuhnlei* Jarzembowski et al., 2020 (Jarzembowski et al., 2020), который был выделен в отдельный род *Echonocups* Kirejtshuk et Jarzembowski, 2020 с другими двумя видами этого же рода из бирманского янтаря (Kirejtshuk, 2020).

Замечания. На отпечатке голотипа предполагается наличие фронтоклипеального шва (рис. 61, в, s.fr-cl), не характерного для современных Ommatidae (Beutel et al., 2008; Lawrence et al., 2011). Если при изучении других видов рода этот признак будет подтвержден, то он станет определяющим для древних форм и будет указывать на их более примитивное состояние по отношению к современным видам.

Несмотря на отличающийся размер отпечатков (голотип почти на 2 мм длиннее паратипа) количество ячеек во всех полях совпадает на обоих образцах.

Материал. Голотип и паратип (ПИН, № 2554/430), представленный прямым отпечатком полного жука.

***Brachilatus caducus* (Ponomarenko, 1969)**

Notocupes caducus: Пономаренко, 1969: 96;

Zygodenia caduca: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes caducus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygodenia caduca: Kirejtshuk, 2020: 45;

Brachilatus caducus: Strelnikova, Yan, 2023: 21.

Голотип – ПИН, № 2284/7, отпечаток жука без антенн и конечностей, местонахождение Кзыл-Джар, Южный Казахстан, Кзыл-Ординская обл., Чиилийский р-он северо-восточные отроги хребта Каратау, верхний мел, белеутинская свита.

Диагноз. Латеральный край пронотума зазубренный. Тело покрыто тремя типами бугорков. В ряду на надкрылье около 25 среднего размера округлых ячеек. Стернит I брюшка длиннее II в 2.5 раза.

Описание (рис. 63). Тело покрыто бугорками трех типов (рис. 63, ж). Самые крупные бугорки покрывают вдавленные участки II-IV стернитов брюшка и последний стернит; бугорки среднего размера покрывают только боковые участки I-IV стернитов брюшка. Значения размеров бугорков, расстояний между ними и их плотности занесены в табл.4. Расстояние между бугорками примерно равно размеру бугорков или меньше их.

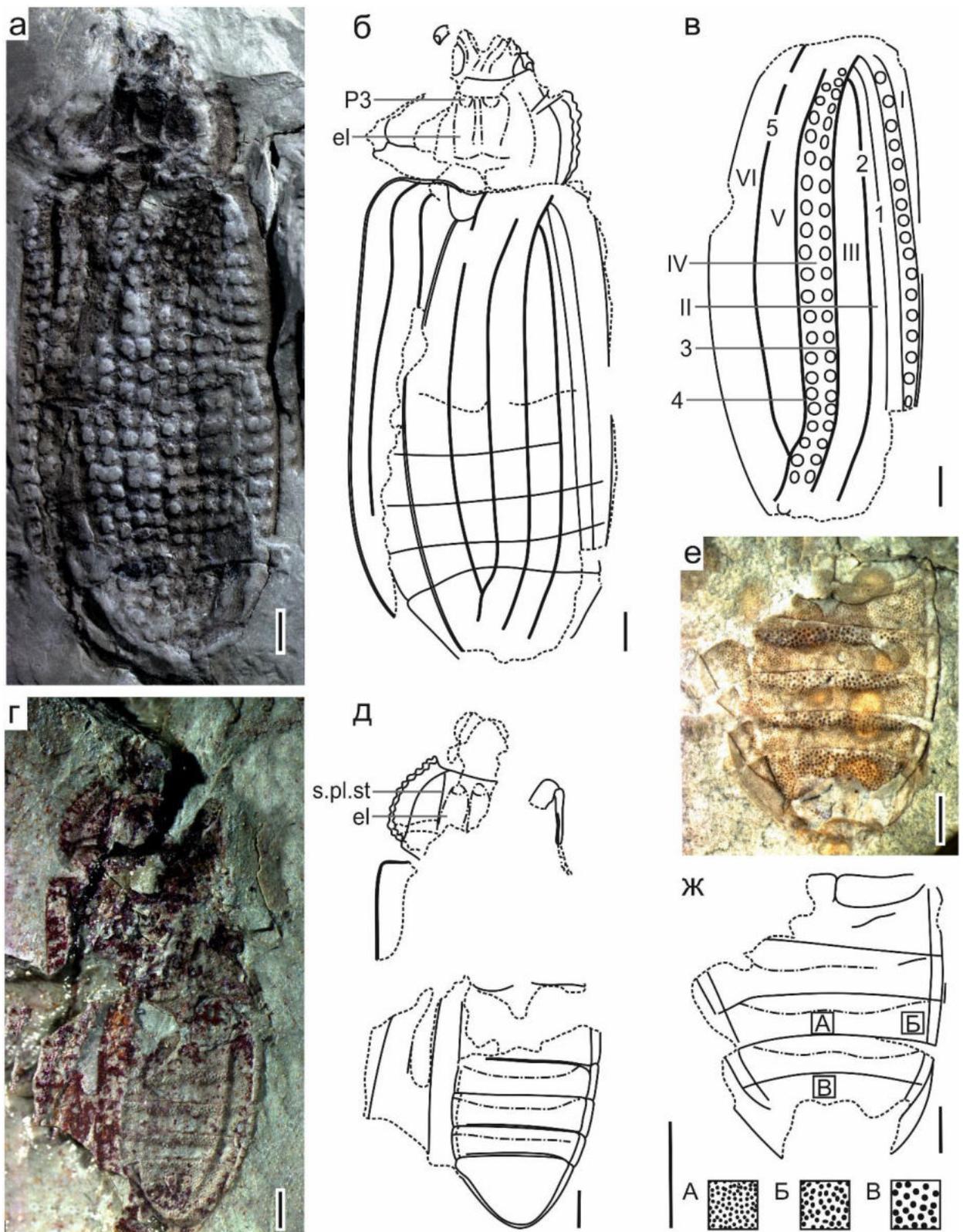


Рис. 63. *Brachilatus caducus*: а-б – голотип (ПИН, № 2284/7): а – фото, б – рисунок; в – общая схема надкрылья вида; г-д – экз. ПИН, № 2389/10, прямой отпечаток: г – фото, д – рисунок; е-ж – экз. ПИН, № 2383/227, прямой отпечаток: е – фото отпечатка, смоченного спиртом, ж – рисунок.

Таблица 7. Характеристика бугорков, покрывающих тело *Brachilatus caducus*.

Тип бугорков	Крупные	Средние	Мелкие
Размер бугорков (мм)	0.04-0.06	0.03-0.05	0.02-0.03
Расстояние между бугорками (мм)	0.02-0.06	0.02-0.06	до 0.04
Плотность бугорков (буг/мм ²)	118	252	420

Голова. Продольный диаметр глаз больше длины головы за глазами. Основание антенн приближено к глазу. Супраантеннальный и супраокулярный бугорки образуют Y-образное возвышение.

Пронотум округлый, передний край не вырезан, передние углы лишь немного выступают вперед, боковой край зазубренный, плавно закруглен на всем протяжении задние углы плавно закруглены. Диск пронотума с сильным поперечным прямоугольным возвышением, разделённым продольной бороздой, и с плоским вдавлением позади.

Простернум. Плевростернальный шов прямой.

Надкрылье с преимущественно округлыми ячейками среднего размера. Ячейки занимают чуть меньше половины расстояния между жилками. В поле I полный ряд ячеек, в неполном поле II 23 ячейки, в поле III – 23 ячейки, IV – 25 ячеек, V – 18 ячеек, VI – 21 ячейка, VII – около 3-4 ячеек. Количество макул варьирует от 5 до 8. Больше количество макул наблюдается в срединной части надкрылья, где ячейки несколько крупнее и более разрежены, чем в местах сближения жилок в основании надкрылья и на его вершине. Основание надкрылья прямое, плечо угловатое, эпиплевральный край прямой, лишь в задней части скошен к вершине. Наибольшая ширина надкрылья в центральной части. Эпиплебра плавно сужается к вершине. Отношение ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплебры 6.2. Жилки 2 и 3 по большей части своей длины прямые, параллельны друг другу, в задней трети скошены внутрь, в основании сходятся и впадают в жилку 1. Жилки 4 и 5 сливаются примерно за 3 ячейки до вершины надкрылья.

Абдомен на вершине закруглен, сужается к вершине с основания III стернита, не сужается к основанию. Стерниты брюшка в задней половине слабо приподняты над передней. По переднему краю II-IV стернитов брюшка просматриваются вдавления с более крупными

бугорками. Отношение длин стернитов 1.7:1:1:1:2.5. Отношение ширины последнего стернита к его длине 1.5.

Размеры. Голотип (ПИН, № 2284/7): длина сохранившейся части жука 16, ширина жука 10.5, длина надкрылья 12, ширина надкрылья 5.25.

Экз. ПИН, № 3289/10: примерная длина жука 13.7.

Сравнение. Похож на *B. viridis* зазубренным краем пронотума, размером и количеством ячеек в ряду на надкрылье, шириной и формой эпиплевры, соотношениями длин стернитов и формой последнего стернита брюшка, но отличается от него цельным эпиплевральным краем и в меньшей степени выступающими вперед передними углами пронотума. Крупными ячейками, соотношением длин стернитов брюшка и размерами последнего стернита похож на *B. nigrimonticola*, но отличается от него круглой формой ячеек, наличием ячеек в эпиплевре и характеристикой кутикулярного покрова, из исследованных на данный признак видов только для рассматриваемого описано три размерных типа бугорков.

Замечание. Экз. ПИН, № 2383/227 и экз. ПИН, № 3289/10 не упоминались в первоначальных описаниях. Их морфология дополнила характеристику вида.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения известны отпечатки почти полного жука (экз. ПИН, № 2389/10) и брюшка (экз. ПИН, № 2383/227).

***Brachilatus dundulaensis* (Ponomarenko, 1994)**

Notocupes dundulaensis: Пономаренко, 1969: 96;

Zygadenia dundulaensis: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes dundulaensis: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia dundulaensis: Kirejtshuk, 2020: 45;

Brachilatus dundulaensis: Strelnikova, Yan, 2023: 21.

Голотип – ПИН, № 3559/1631, прямой и обратный отпечатки жука без головы, пронотума и конечностей, Монголия, Баян-Хонгорский аймак, 5-8 км южнее озера Бон-Цаган, нижний мел, бонцаганская свита.

Диагноз. Ячеи надкрылий многоугольные. Задние тазики короткие, занимают лишь половину последнего стернита брюшка. Абдомен явственно сужен в основании, последний стернит длиннее предпоследнего в 3.6.

Описание (рис. 64-66). Жук крупнее среднего, покрыт бугорками двух типов: более крупные бугорки на вдавленных частях II-IV стернитов брюшка и в центральной части последнего стернита. Мелкие бугорки размером 0.04, расстояние между ними 0.0-10.03, крупные бугорки размером 0.05-0.07, расстояние между ними 0.02-0.04. Плотность бугорков 400 буг/мм² и 210 буг/мм² соответственно.

Голова. Длина головы перед глазами в 2 раза короче продольного диаметра глаз. Глаза крупные, выступающие, слегка сдвинуты на дорсальную сторону головы, отношение ширины головы без глаз к поперечному диаметру глаза 2.8. Лабрум с округлым передним краем с ямкой по середине. Антенны, по-видимому, короткие, четковидные, их основание сдвинуто на дорсальную сторону и расположено над глазами.

Надкрылья. Длина надкрылий в 3 раза превышает их ширину, основание прямое, плечо выступающее, эпиплевральный край в передней половине прямой, в задней изогнут внутрь, вершина сужена, но не оттянута. Эпиплевра широкая с полным рядом явных ячей, слабо сужается в передней половине, отношение ширины надкрылья к ширине эпиплевры 7.6, отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине 2.3. Жилки 2 и 3 имеют общее основание и повторяют форму эпиплевры, жилки 4 и 5 сливаются за 4 ячеи до вершины надкрылья. Ячеи многогранные, мелкие, занимают меньше половины расстояния между жилками. Количество ячей в поле I-23, III-30, IV-30, V-22, VI-25, VII-4. Вокруг ячей просматривается от 4 до 6 макул, преобладают ячеи с пятью макулами.

Метавентрит короткий, его длина в 2 раза меньше ширины, ширина на заднем крае в 1.7-1.8 больше ширины на переднем крае. Паракоксальный шов сближен, но не слит с задним краем метавентрита, достигает его задних углов.

Абдомен лишь немного сужается в основании, сужается к вершине с основания III стернита, вершина сильно сужена с ямкой по середине. Рельеф стернитов брюшка слабый, бугорки на выпуклых и вогнутых частях стернитов резко отличаются по величине. Последний стернит брюшка в 3.6 раза длиннее предпоследнего, I в 1.7-1.8 больше II, отношение ширины и длины последнего стернита 1.2-1.6.

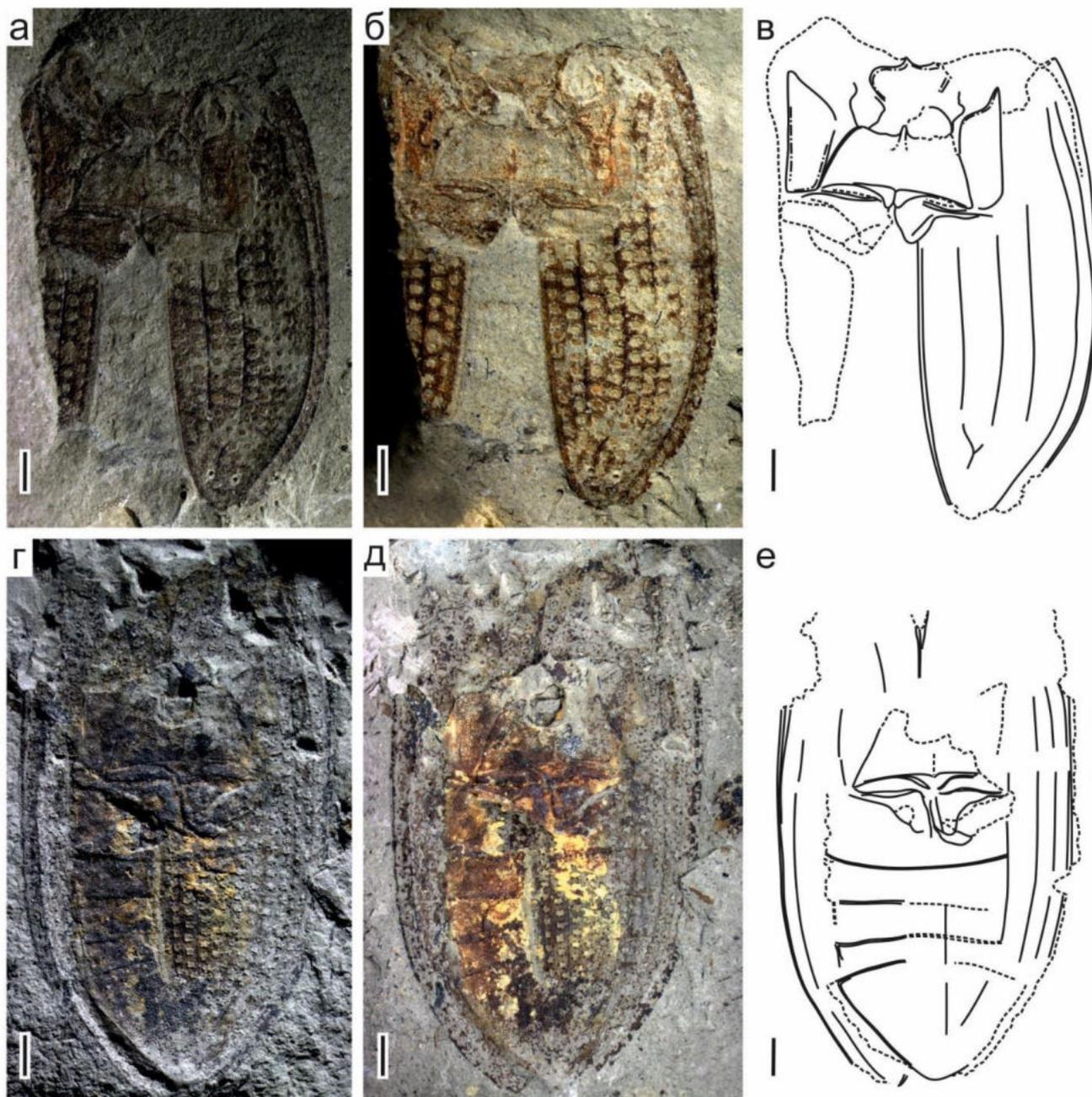


Рис. 64. *Brachilatus dundulaensis*, голотип (ПИН, № 3559/1631) и паратип (ПИН, № 4271/185): а-в – паратип: а – фото сухого отпечатка, б – фото отпечатка, смоченного спиртом, в – рисунок; г-е – голотип, прямой отпечаток: г – фото сухого отпечатка, д – фото отпечатка, смоченного спиртом, е – рисунок.

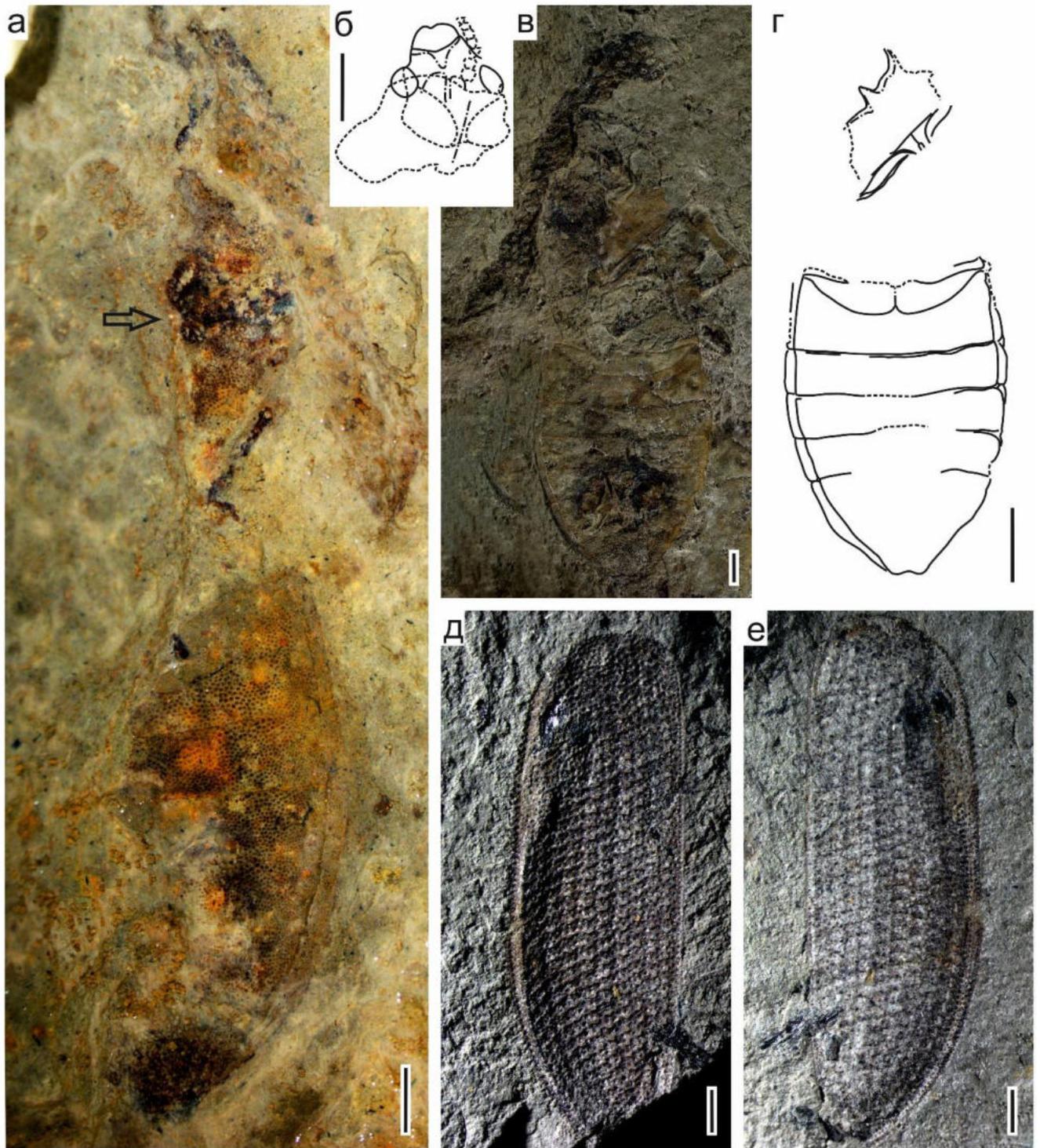


Рис. 65. *Brachilatus dundulaensis*, паратипы (ПИН, № 3559/1627 и № 4271/168): а-г – экз. ПИН, № 4271/168: а – фото образца, обратный отпечаток, смоченный спиртом (черной стрелкой отмечена голова), б – рисунок головы обратного отпечатка, в – фото прямого отпечатка, г – рисунок прямого отпечатка; д-е – экз. ПИН, № 3559/1627: д – фото обратного отпечатка, е – фото прямого отпечатка.

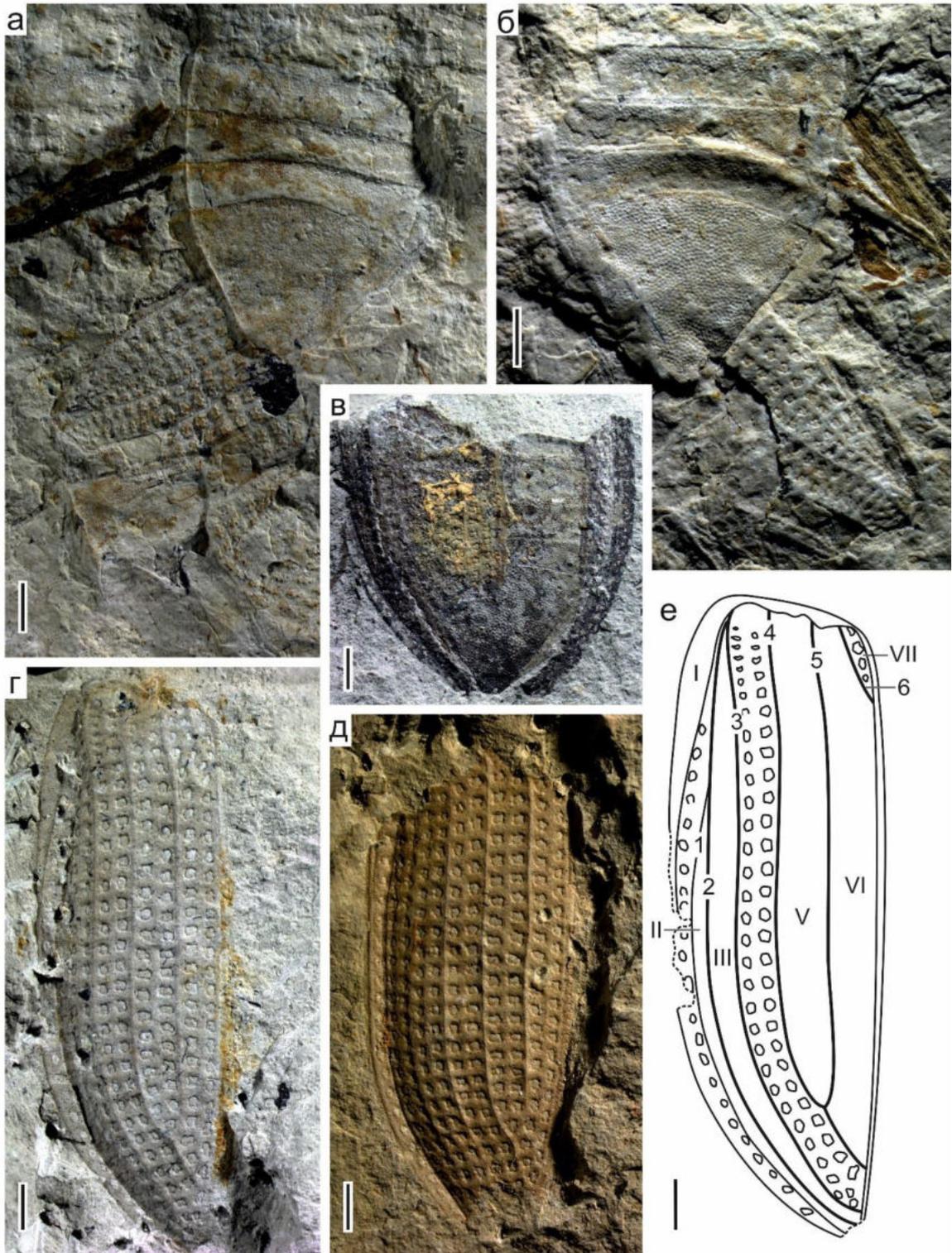


Рис. 66. *Brachilatus dundulaensis*, голотип (ПИН, № 3559/1631), обратный отпечаток и паратипы (ПИН, №№ 3559/1599, 1601 и 1610): а-б – экз. ПИН, № 3559/1599: а – фото прямого отпечатка, б – фото обратного отпечатка; в – фото обратного отпечатка голотипа (ПИН, № 3559/1631); г – фото экз. ПИН, № 3559/1601); д – фото экз. ПИН, № 3559/1610); е – общая схема надкрылья.

Конечности. Средние тазики смежные. Задние тазики короткие, их длина составляет не больше половины длины I стернита брюшка.

Размеры.

	Длина жука	Ширина жука	Длина надкрылья	Ширина надкрылья
Голотип ПИН, № 3559/1631	-	7.7	13.7	4.2
Паратип ПИН, № 3559/1601	-	8.4	12.6	4.2
Паратип ПИН, № 3559/1610	-	8.8	-	4.4
Паратип ПИН, № 3559/1627	-	8	12.7	4
Паратип ПИН, № 4271/185	-	8.2	11.3	4.2

Сравнение. Отличается от остальных видов рода многогранной формой ячеек, сужающимся к основанию брюшком и длинным последним стернитом брюшка, который длиннее предпоследнего больше чем в 3 раза. Похож на *V. oculatus* мелким размером ячеек, формой и шириной эпиплевры, но отличается от этого вида большими размерами тела, формой и количеством ячеек в ряду, соотношением длин стернитов и притупленной вершиной надкрылья. Похож на *V. longicoxa* формой эпиплевры, которая резко сужается в базальной части, но отличается от него более крупными размерами тела, его более шириной, формой, размером и количеством ячеек в ряду.

Замечание. Экз. ПИН, № 3559/1627 отличается от остальных образцов большим количеством ячеек в ряду на надкрылье (37 ячеек в поле IV), покатым плечом, притупленной вершиной надкрылья и поверхностью надкрылья, плотно усыпанной бугорками, и скорее всего принадлежал жуку другого вида.

Экз. ПИН, № 3559/1604 отмечен в составе вида впервые, не был указан при первоначальном описании.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения известны отпечатки изолированных надкрылий (экз. ПИН, №№ 3559/1529 (обн. 23, слой 22), 1607, 1610 (обн. 35), 1627, 1674 (обн. 45, слой 19) и 6032 (обн. 88)), неполного надкрылья (экз. ПИН, № 3559/1604) и отпечатки брюшка (экз. ПИН, №№ 3559/1588 (обн. 23, слой 22) и 1599 (обн. 35)). Из местонахождения Шар-Тологой известны образцы неполных жуков (экз. ПИН, №№ 4271/185 и 168).

***Brachilatus reticulatus* (Ponomarenko, 1968)**

Notocupes reticulatus: Пономаренко, 1968: 123;

Notocupes foersteri: Пономаренко, 1971: 71;

Zygadenia foersteri: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes foersteri: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia foersteri: Kirejtshuk, 2020: 45;

Brachilatus reticulatus: Strelnikova, Yan, 2023: 21.

Голотип – ПИН, № 2239/815, Каратау-Михайловка, Чимкентская обл., Чаянский р-н, отроги хр. Каратау близ дер. Михайловка (Аулиэ), средняя-верхняя юра, карабастауская свита.

Диагноз. В ряду на надкрылье около 23 среднего размера овальных ячеек, плечи выступают в меньшей степени.

Описание (Рис. 67).

Голова. Глаза крупные, немного сдвинуты на дорсальную сторону, за ними просматриваются округлые постеромезальные бугры (РЗ). Антенны нитевидные, отходят непосредственно перед глазами, сдвинуты на дорсальную сторону головы, достигают основания пронотума. Антенномеры немного расширены на вершине, скапус вздутый, толще остальных антенномеров, с четвертого по одиннадцатый антенномеры последовательно укорачиваются к вершине.

Пронотум сильно сужается вперед в 1.7 раз. Передние углы оттянуты вперед до основания глаз, вырезки по переднему краю нет. Боковые края пронотума цельные. Диск пронотума с двумя овальными буграми, разделенными продольной бороздой, бугры окрашены в темный цвет.

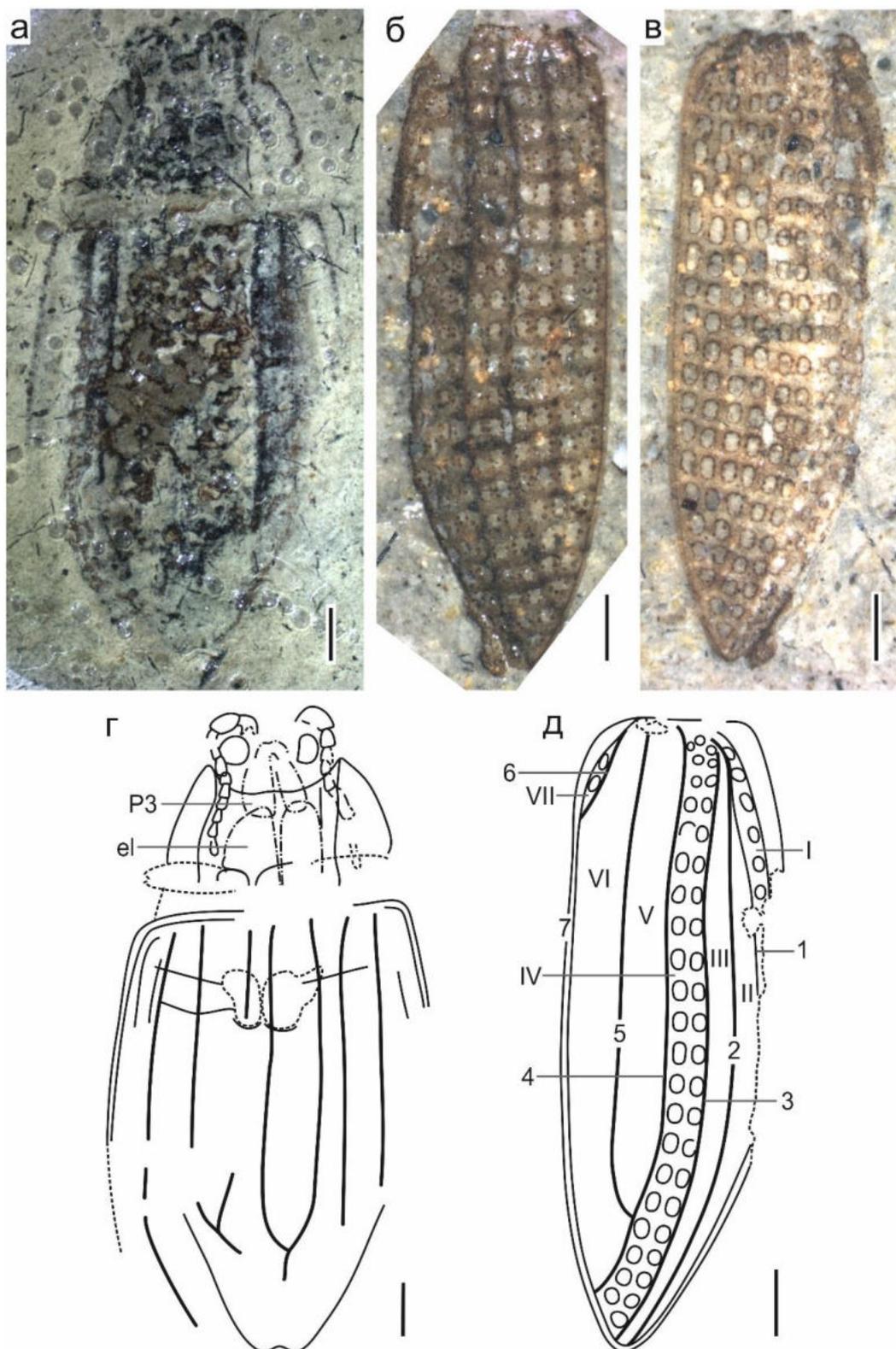


Рис. 67. *Brachilatus reticulatus*: а – фото голотипа (ПИН, № 2239/815); б – фото паратипа (ПИН, № 2239/813), прямой отпечаток; в – фото паратипа (ПИН, № 2239/813), обратный отпечаток; г – рисунок голотипа; д – общая схема надкрылья вида. На всех фотографиях образцы смочены спиртом.

Простернум. Нотоплевральный шов в центральной части прямой, повторяет форму бокового края пронотума, в передней четверти скошен наружу к переднему углу.

Надкрылья. Ячей на надкрыльях овальные, в задней части надкрылья менее вытянутые. В поле I полный ряд ячеей, в остальных полях двойные ряды ячеей, в поле II порядка 20 ячеей, в III и IV – по 23 ячеей, V – 17, VI – 20, VII – 2. Макулы имеются, их количество варьирует от пяти до восьми. Ячей среднего размера, занимают чуть больше половины расстояния между жилками, но явно не доходят до границ полей. Отношение длины надкрылья к его ширине 3. Жилки 2 и 3 имеют общее основание, дугообразно изогнуты, повторяют форму края эпиплевры. Жилки 4 и 5 сливаются за 4 ячеей до вершины надкрылья. Максимальная ширина надкрылья в его средней части. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, плавно изогнут. Эпиплевра не широкая, сильно сужается к вершине надкрылья. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине 7.4. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 5.8. Основание надкрылья прямое, плечевой край надкрылья угловатый. Плечо выражено, но не выступает. Вершина надкрылья острая, не оттянута назад. Отношение ширины надкрылий к ширине пронотума 1.3.

Абдомен. Брюшко сильно сужается назад, на конце острое с ямкой посередине.

Конечности. Передние тазики округлые, соприкасающиеся, смещены к заднему краю пронотума. Средние тазики смежные, слабо поперечные с оттянутыми внешними углами.

Размеры. Голотип (ПИН, № 2239/815): длина жука 12.1, ширина жука 5.2, длина надкрылья 8.5, ширина надкрылья 2.6. Все значения заданы примерно.

Паратип (ПИН, № 2239/813): длина надкрылья 9.5, ширина надкрылья 3.1.

Сравнение. Отличается от остальных видов рода менее выраженными плечами. Овальной формой ячеей надкрылья похож на *B. oculatus*, но отличается от него их более крупным размером и притупленной вершиной надкрылья. Размерами тела похож на *B. dundulaensis*, но отличается от него формой эпиплевры, размером, количеством и формой ячеей на надкрылье.

Замечание. Сохранность голотипа не позволяет сделать подробное и точное описание надкрылья, поэтому паратип, который представлен изолированным надкрыльем отличной сохранности, не может быть описан в этот же вид, для него требуется отдельное описание в составе формального таксона *Zygadenia*.

У *B. reticulatus* антенны загнуты назад и огибают дорсальные бугры, располагаясь, предположительно в специальных бороздах.

Материал. Голотип и изолированное надкрылье, представленное прямым и обратным отпечатками (экз. ПИН, № 2239/813).

5.3. Род *Conexicoxa* Lin, 1986

Conexicoxa: Lin, 1986: 76;

Notocupes Ponomarenko, 1964: Ponomarenko, 2006: 95;

Conexicoxa: Lin, 1986: Strelnikova, Yan, 2023: 16;

Amblomma Tan, Ren et Liu, 2005 p.p.: Strelnikova, Yan, 2023: 16;

Chengdecupes Hong, 1983 p.p.: Strelnikova, Yan, 2023: 16;

Echinocupes Kirejtshuk et Jarzembowski, 2020 p.p.: Strelnikova, Yan, 2023: 16.

Типовой вид. *Conexicoxa homora* Lin, 1986, нижняя юра, свита Гуаныинтан, Провинция Хунань, Ланьшань.

Диагноз. Жуки с узким (отношение длины и ширины жука 2.7-2.9) или широким телом (отношение длины и ширины жука 1.7-2.2). Покровы со средними (0.02-0.04 мм в диаметре), реже мелкими (0.01-0.02 мм в диаметре) бугорками одного размера. Антенны нитевидные. Пронотум трапециевидный, сужается к голове, диск пронотума с двумя округлыми, суженными в задней части буграми, вместе образующими сердцевидное возвышение. Плечо покатое, не выступает (кроме *C. psilata*) эпиплевральный край плавно изогнут на всем протяжении, эпиплевра широкая (кроме узкой эпиплевы у *C. siniestri*, *C. longicollis* и *C. exigua*), с полным рядом ячеек, плавно не сильно сужается или почти не сужается, жилки 2 и 3 изгибаются к шовному краю и не образуют ровных параллельных рядов так, что жилки 2 и 3 могут сливаться перед впадением в вершину надкрылья. Брюшко к основанию не сужается.

Замечание. У всех видов, хранящихся в коллекциях ПИН, обнаружены жилки 2 и 3, слившиеся перед впадением в вершину надкрылья. Возможно, это родовой признак, но доказать это невозможно, пока на этот признак не будут исследованы все оставшиеся виды рода, не хранящиеся в коллекциях ПИН. Еще одной возможной родовой апоморфией можно назвать то, что все особи покрыты одним типом бугорков, мелкими или бугорками среднего размера, что также требует подтверждения на образцах из коллекций других институтов.

Видовой состав. 18 видов из юры Германии, Монголии, Китая и Киргизии, верхней юры-нижнего мела Китая, нижнего мела Испании и Хабаровского края России.

C. homora Lin, 1986, *C. brachycephala* (Ponomarenko, 1994) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *C. crassa* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *C. denticollis* (Jiang et al., 2020) [*Notocupes*, *Echinocupes*], *C. epicharis* (Tan, Ren et Liu, 2005) [*Amblomma*, *Notocupes*, *Zygadenia*], *C. eumeura* (Tan et al., 2006) [*Amblomma*, *Notocupes*, *Zygadenia*], *C. exigua* (Ponomarenko, 1994) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *C. jurassica* (Hong, 1983) [*Chengdecupes*, *Notocupes*, *Zygadenia*], *C. khetanensis* (Ponomarenko, 1993) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *C. kirghizica* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *C. lata* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *C. longicollis* (Ponomarenko, 1994) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *C. martinclusas* (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *C. porrecta* (Tan et al., 2006) [*Amblomma*, *Notocupes*, *Zygadenia*], *C. psilata* (Tan, Ren et Liu, 2005) [*Amblomma*, *Notocupes*, *Zygadenia*], *C. siniestri* (Soriano et Martinez-Delclòs, 2006) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *C. stabilis* (Tan, Ren et Liu, 2005) [*Amblomma*, *Notocupes*, *Zygadenia*], *C. tripartita* (Oppenheim, 1888) [*Procarabus*, *Notocupes*, *Zygadenia*].

Замечание. *C. homora* ранее был приведен как младший синоним *Notocupes* (Ponomarenko et al., 2012). При обособлении части видов *Notocupes* с трапециевидным пронотумом и изогнутым эпиплевральным краем надкрылья *Conexicoxa* оказался старшим родовым таксоном, и по правилу приоритета виды получили настоящее родовое название.

Ключ для определения видов *Conexicoxa*

C. crassa, *C. jurassica* и *C. lata* не включены в ключ из-за недостатка данных об их диагностических признаках.

1. Жуки с узким телом и узким пронотумом (отношение длины и ширины жука 2.7-2.9, отношение ширины и длины пронотума 1.3-1.6)2
- Жуки с широким телом и пронотумом (отношение длины и ширины 1.7-2.2, отношение ширины и длины пронотума 1.7-2.2)6
2. Брюшко сужается к вершине с III стернита, последний стернит длиннее предпоследнего в 2-2.7, чаще ячеи среднего размера (занимают половину расстояния между жилками или чуть больше и явно не доходят до границ полей, рис. 26, б), их количество в ряду различное3
- Брюшко сужается к вершине с IV или V стернита, последний стернит длиннее предпоследнего в 2.6-2.9, ячеи крупные (занимают явно больше половины расстояния между жилками и почти достигают границ полей, рис. 26, а), в ряду около 26 ячеей5
3. Последний брюшной стернит длиннее предпоследнего в 2-2.2 (рис. 73-76) *C. kirghizica*
- Последний брюшной стернит длиннее предпоследнего в 2.5-2.74
4. Последний стернит длиннее предпоследнего в 2.5 раза, брюшко на вершине притуплено
..... *C. homora*

- Последний стернит длиннее предпоследнего в 2.7, брюшко на вершине заострено .*C. tripartita*
- 5. Голова уже пронотума в 2.8. Тело покрыто мелкими бугорками, не больше 0.02 мм в диаметре, их плотность составляет 980 буг/мм². Отношение длины и ширины надкрылья 2.8-3.1. Брюшко сужается к вершине с основания IV стернита, отношение ширины и длины последнего стернита брюшка 2.1 (рис. 71-72)*C. exigua*
- Голова уже пронотума в 2.3. Тело покрыто бугорками среднего размера от 0.02 до 0.04 мм в диаметре, их плотность составляет 720 буг/мм². Отношение длины и ширины надкрылья 4. Брюшко сужается к вершине с основания V стернита, который равен в длину и ширину (рис. 78) *C. longicollis*
- 6. Голова сужается вперед, не сужается назад. Надкрылья не сильно шире пронотума, в 1.4-1.6 раза7
- Голова не сужается ни вперед, ни назад (кроме *C. psilata*). Пронотум больше чем в 1.5 раза уже надкрылий11
- 7. Жук широкий, пронотум и надкрылья широкие. Отношение его длины и ширины 1.7, надкрылья шире пронотума в 1.6 (рис. 68-69)*C. brachycephala*
- Жук менее широкий. Отношение длины и ширины жука 2-2,2, надкрылья шире пронотума в 1.4-1.58
- 8. Эпиплевра узкая, уже надкрылья в 9 раз. Последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 3 раза *C. siniestri*
- Эпиплевра широкая, уже надкрылья в 5-6 раз. Последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 2.5 раза9
- 9. Пронотум и надкрылье латерально зазубренно, в ряду на надкрылье 21 ячея (рис. 4, в)
..... *C. denticollis*
- Пронотум и надкрылье латерально не зазубренно, в ряду на надкрылье не менее 25 ячей10
- 10. В ряду на надкрылье около 25 ячей*C. martinclosas*
- В ряду на надкрылье около 30 ячей *C. khetanensis*
- 11. Жук вытянутый, отношение его длины и ширины 2.1, отношение ширины и длины пронотума 1.7 (рис. 20, б)*C. epicharis*
- Жук более широкий, отношение длины и ширины жука 1.8, отношение ширины и длины пронотума 1.9-2.212
- 12. Отношение длины и ширины жука 2, количество ячей в ряду на надкрылье 28*C. stabilis*
- Отношение длины и ширины жука 1.8, количество ячей в ряду на надкрылье 25-2613
- 13. Макулы в ячейке надкрылья отсутствуют. Последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 3 раза*C. psilata*

- Количество макул в одной ячейке надкрылья 3-4. Последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 3.5-4 раза14
- 14. Последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 3.5 раза (рис. 6, б) *C. porrecta*
- Последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 4 раза *C. eumeura*

***Conexicoxa brachycephala* (Ponomarenko, 1994)**

Notocupes brachycephalus: Пономаренко, 1994: 109;

Zygadenia brachycephala: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes brachycephalus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia brachycephala: Kirejtshuk, 2020: 45;

Conexicoxa brachycephala: Strelnikova, Yan, 2023: 16.

Голотип – ПИН, № 3791/3811, отпечаток почти полного жука, Монголия, Баян-Хонгорский аймак, местонахождение Бахар около 12 км к северо-востоку от горы Цаце-ула, обн. 268, слой 14, средняя-верхняя юра, бахарская свита.

Диагноз. Ячей надкрылья мелкие, пронотум широкий и короткий.

Описание (рис. 68-69). Отношение длины жука к его ширине 1.7. Тело покрыто мелкими бугорками одного типа. Размер бугорков 0.02-0.03, расстояние между бугорками 0.01-0.05. Плотность бугорков 500 буг/мм².

Голова примерно в 5.9 короче длины тела, ее длина в 1.3 больше ширины, немного сужена вперед. Длина головы перед глазами в два раза меньше продольного диаметра глаз, длина головы за глазами равна или короче продольного диаметра глаза. Глаза расположены латерально, отношение ширины головы без глаз к поперечному диаметру глаза около 7, то есть глаза не очень большие. Имеются крупные бугры P2 и мелкие обособленные бугры P1. Мандибулы выступают из-под лабрума, с как минимум двумя зубцами на конце, по всей длине изогнуты. Антенны нитевидные, короткие, явно не доходят до основания пронотума, отходят непосредственно по бокам от мандибул, скапус в 2.5 длиннее второго антенномера, в 3 раза длиннее третьего, четвертый в 2 раза длиннее третьего, последующие антенномеры последовательно уменьшаются к вершине, длина скапуса в 1.4 больше его ширины, антенномеры немного расширены на вершине.

Пронотум поперечный, его ширина в два раза больше длины, сужен вперед в 1.7, передние углы немного оттянуты, передний край не вырезан. Диск пронотума с двумя темными

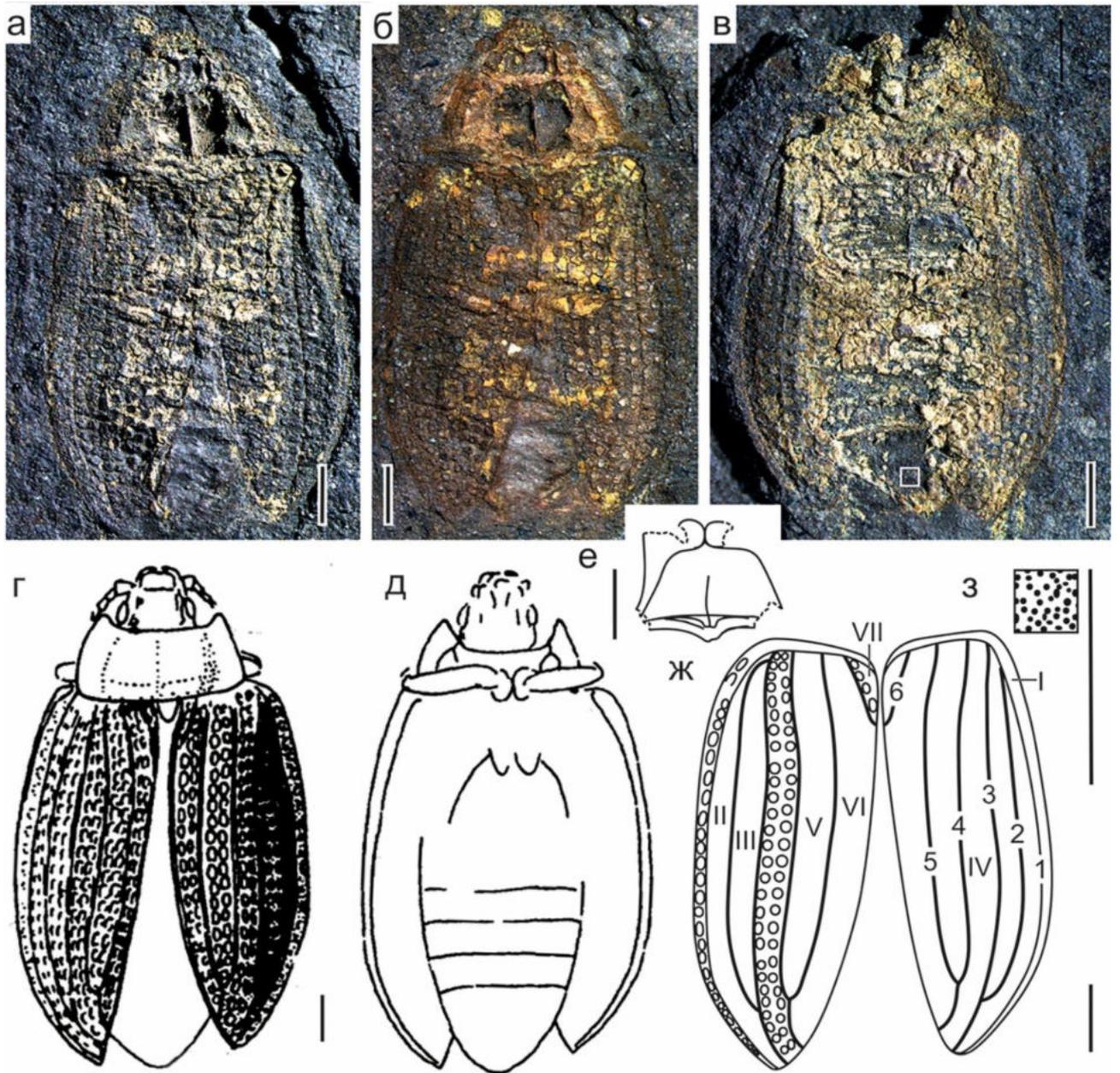


Рис. 68. *Conexicoxa brachycephala*, голотип (ПИН, № 3791/3811): а – фото прямого отпечатка, б – фото обратного отпечатка, смоченного спиртом; в – фото обратного отпечатка; г – рисунок с дорсальной стороны; д – рисунок с вентральной стороны (г и д из Пономаренко, 1994); е – рисунок метавентрита; ж – общая схема надкрылий; з – бугорки тела, зарисованные на участке, обозначенном белым квадратом на фото в.

буграми обратно каплевидной формы, разделенными продольной бороздой. Наибольшая ширина пронотума в его задней части, так что он имеет трапециевидную форму, задний край прямой, углы притуплены, боковой край плавно изогнут, цельный. Пронотум в 2.3 шире головы и в 5.7 короче длины жука.

Надкрылье. Длина надкрылья превышает его ширину в 2.5-2.8 раза, основание прямое, плечо не выражено, эпиплевра плавно изогнута по всей длине, вершина не оттянута назад, притуплена. Эпиплевра узкая, с полным рядом ячеек, немного плавно сужается по всей длине, отношение ее ширины в основании к ширине на вершине 2.2-3.2, отношение ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевы 11.4-11.8. Жилки 2 и 3 имеют общее основание, прямые, не повторяют форму эпиплевы, соединяются за 4 ячей до вершины надкрылья. Жилки 4 и 5 соединяются за 3 ячей до вершины. Жилки 4 и 5 соединяются значительно проксимальнее, чем жилки 2 и 3. Ячей округлые, в ряду до 26 ячеек. В поле I – 30 ячеек, II – 23-26 ячеек, III – 17-23 ячеек, IV – 24-26 ячеек, V – 16-21 ячеек, VI – 19-23 ячеек, VII – 2-4 ячеек. В эпиплеве ячей более вытянутые. Вокруг ячеек от 6 до 10 макул. Ячей мелкие, занимают меньше половины расстояния между жилками. Пронотум в 1.6 уже суммарной ширины надкрылий.

Метавентрит короткий, его ширина в 2.6 больше длины, сужается вперед в 2 раза, отношение длины пронотума к длине метавентрита 1.7. Паракосальный шов слит с задним краем метавентрита. Длина средне- и заднегруди относительно брюшка 0.4.

Абдомен не сужен к основанию, сужен к вершине с основания III стернита, вершина острая с ямкой по середине. Рельеф средних стернитов брюшка довольно резкий, отношение длин стернитов 2.1:1:1:1.3, отношение ширины и длины последнего стернита 1.6.

Конечности. Передние тазики расположены по заднему краю провентрита, передние бедра не расширяются сильно в центральной части, отношение их длины и ширины 6.9, отношение ширины пронотума к длине переднего бедра 1.7. Передняя голень тонкая, палочковидная. Средние тазики немного расставленные. Задние тазики сильнопоперечные, отношение длины I стернита брюшка к длине задних тазиков 1.5.

Размеры. Голотип (ПИН, № 3791/3811): длина жука 8.9, ширина 5, длина надкрылья 6.3-6.4, ширина надкрылья 2.3-2.6.

Паратип (ПИН, № 4270/45): длина надкрылья 7.2, ширина надкрылья 2.6.

Паратип (ПИН, № 4270/891): длина неполного надкрылья 3.5, ширина надкрылья 1.6.

Сравнение. Похож на *C. stabilis*, *C. psilata* и *C. epicheris* формой тела, мелким размером ячеек на надкрылье, формой пронотума, но отличается от них тем, что ячей округлые, а не многогранные, пронотум чуть более широкий по отношению к надкрыльям, край пронотума цельный, а не мелко зазубренный, передний край пронотума без центральная вырезки; от *C. epicheris* отличается более коротким последним стернитом брюшка, от *C. stabilis* и *C. psilata* – более узкой эпиплевой, от *C. psilata* – менее выраженными плечами. Широким телом похож на

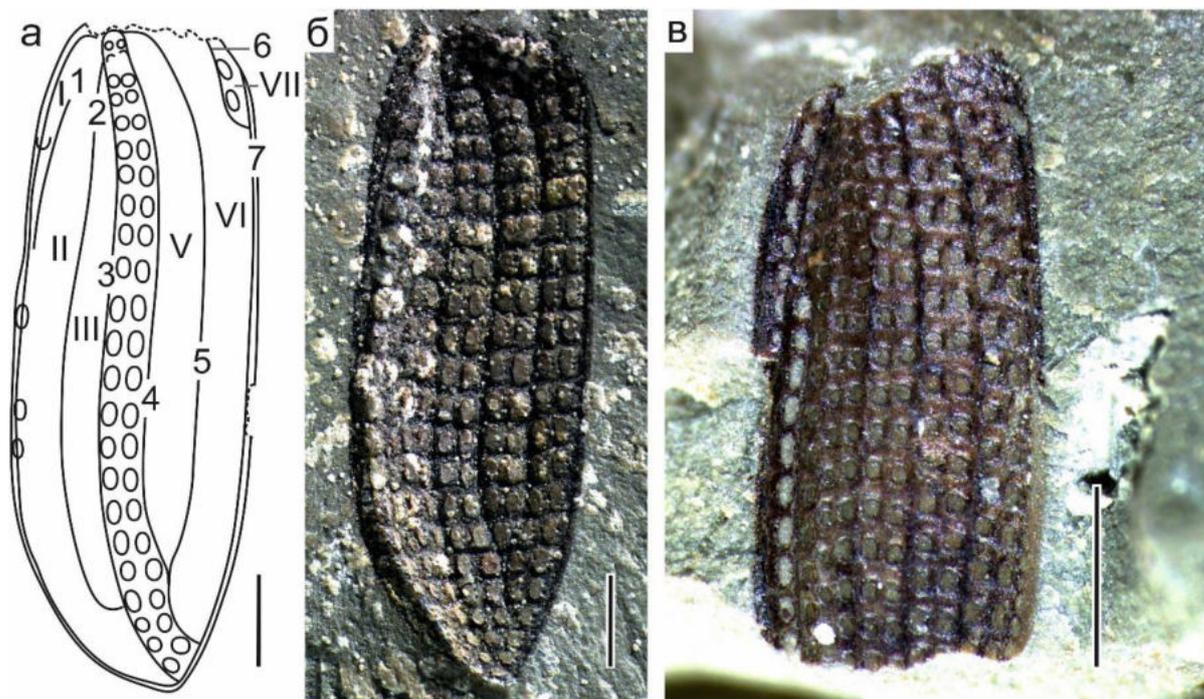


Рис. 69. *Conexicoxa brachycephala*, паратипы (ПИН, № 4270/45 и 891): а – общая схема надкрылья; б – фото экз. ПИН, № 4270/45; в – фото экз. ПИН, № 4270/891).

C. crassa, *C. psilata* и *C. porrecta*, также похож на *C. crassa* строением последнего стернита брюшка и соотношением длин стернитов, но отличается от него мелкими ячейками надкрылья и отсутствием на продольных жилках сильно выступающих бугорков, от *C. porrecta* отличается более широким по отношению к надкрыльям пронотумом, более мелкими ячейками надкрылья, более узкой эпиплеврой, более коротким последним стернитом брюшка.

Замечание. Единственные остатки крыла рода обнаружены при переизучении паратипа данного вида (подробнее см. главу Морфология *Notocupes*, рис. 27).

Материал. Кроме голотипа из той же свиты местонахождения Бахар описаны изолированное надкрылье (экз. ПИН, № 3791/3944) и неполный отпечаток жука (экз. ПИН, № 3791/2998) (обн. 208, слой 2). Вид также известен из местонахождения Шар-Тэг по изолированному надкрылью и расчлененному надкрылью, метастернуму и брюшку (экз. ПИН, № 4270/45 (обн. 434, слой 2) и ПИН, № 4270/888 (обн. 444, слой 4)).

***Conexicoxa crassa* (Ponomarenko, 1969)**

Notocupes crassus: Пономаренко, 1969: 95;

Zygadenia crassa: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes crassus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia crassa: Kirejtshuk, 2020: 45;

Conexicoxa crassa: Strelnikova, Yan, 2023: 16.

Голотип – ПИН, № 3/105, отпечаток жука без головы, пронотума и большей части конечностей; Шураб, Ошская обл., местонахождение юго-западнее пос. Шураб, нижняя-средняя юра, согульская свита.

Диагноз. Метавентрит широкий и короткий, отношение его ширины и длины 2.4. На продольных жилках по всей длине имеются ярко выраженные бугорки. Ячей надкрылья крупные. Вершина брюшка оттянута назад.

Описание (рис. 70). Бугорки покровов равномерно распределены по всему телу; в диаметре составляют примерно 0.03 мм, расстояние между бугорками 0.02-0.04 мм, плотность бугорков 511 буг/мм².

Надкрылья. Ячей на надкрыльях овальные, немного угловатые. В поле I полный ряд ячеей, в остальных полях двойные ряды ячеей, в поле II – 25 ячеей, III – 22 ячеей, IV – 26 ячеей, V – 19 ячеей, VI – 21 ячеей, поле VII не сохранилось. Темные бугорки вокруг ячеей (макулы) имеются, их количество варьирует от шести до, возможно, десяти, но сохранность образца не позволяет более точно описать этот признак. Ячей крупные, занимают больше половины расстояния между жилками, но несколько не доходят до границ полей. Отношение длины надкрылья к его ширине 2.9. Жилки 1 и 2 имеют общее основание, остальные свободно выходят из основания надкрылья. Жилки 2 и 3 в центральной части прямые, на концах немного изогнуты, сливаются за 4 ячеей до вершины. Жилки 4 и 5 немного изгибаются базально, далее прямые, сливаются за 4 ячеей до вершины надкрылья. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, по всей длине дугообразно изогнут. Эпиплевра узкая, плавно сужается по всей длине и в задней части вливается в вершину надкрылья. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине 3.5. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры предположительно около 6. Основание надкрылья прямое, плечо покатое, не выражено. Вершина надкрылья тупая, закругленная.

Мезовентрит. Длина мезовентрита равна или больше длины метавентрита.

Метавентрит сужается вперед в 1.2. Отношение ширины метавентрита на заднем крае к его длине – 2.4. Паракоксальный шов не слит с задним краем метавентрита, то есть достигает его задних углов.

Абдомен примерно в 1.8 раза длиннее суммарной длины мезо– и метавентритов. Рельеф стернитов брюшка явно выражен. По переднему краю II-IV стернитов брюшка видны четкие

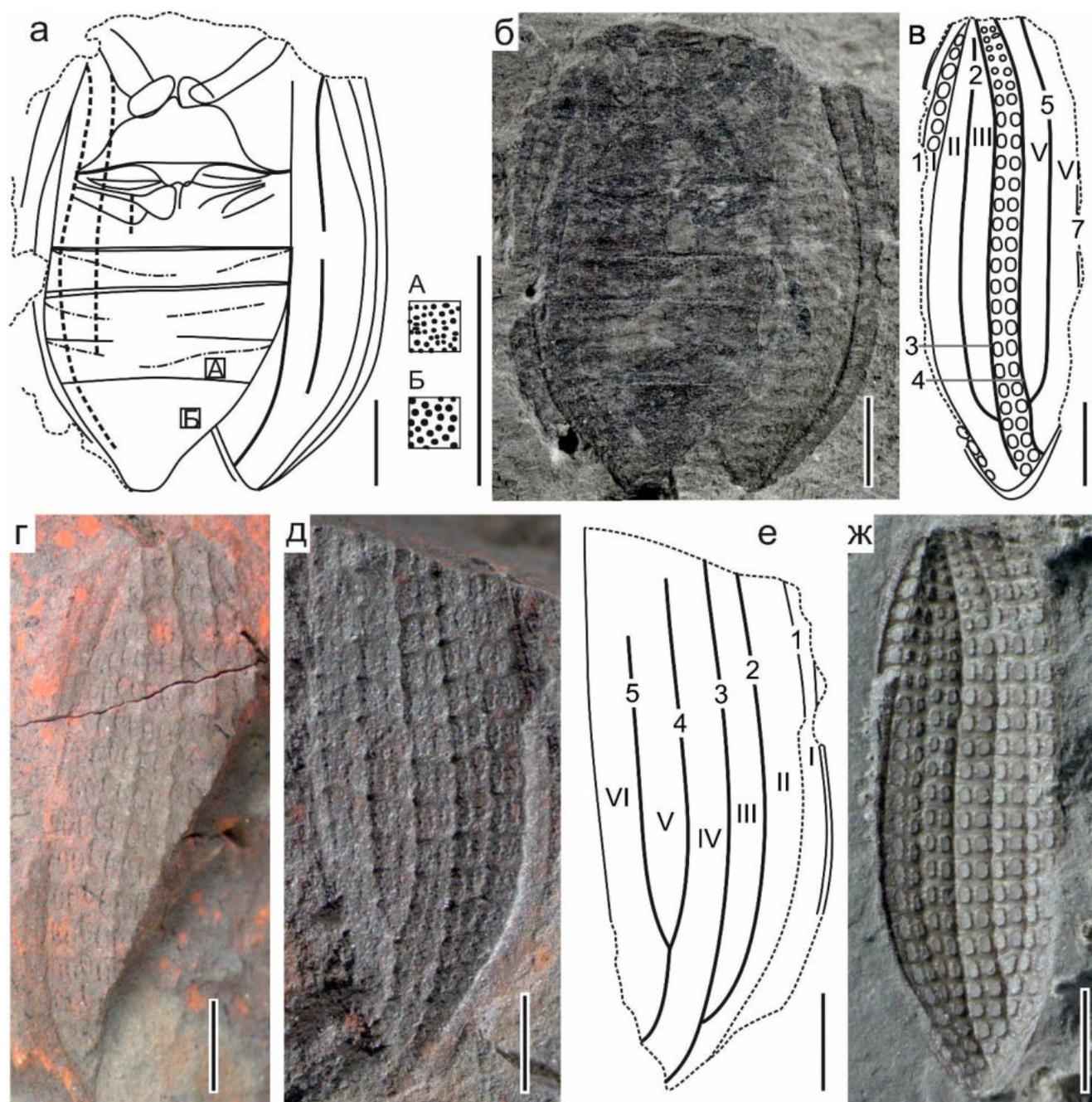


Рис. 70. *Conexicoxa crassa*: а-б – голотип (ПИН, № 53/105): а – рисунок, б – фото; в – общая схема надкрылья; г-е – паратип (ПИН, № 166/28): г – фото обратного отпечатка, д – фото прямого отпечатка, е – рисунок прямого отпечатка; ж – фото паратипа (ПИН, № 1060/14). Буквы А и Б обозначают участки, на которых зарисованы бугорки тела.

вдавления. I-IV стерниты брюшка черепицеобразно налегают друг на друга, задние половины стернитов едва приподняты над передними. Брюшко не сужено к основанию, сужено назад с основания III стернита, на конце закругленное. Отношение длин стернитов 1.9:1:1.4:1:2.9. Отношение ширины последнего стернита к его длине – 1.65.

Конечности. Средние тазики смежные, овальные, разделенные в нижней части выростом метавентрита. Среднее бедро с более или менее постоянной шириной, не изгибается на концах. Задние тазики поперечные, сужаются кнаружи в 3 раза, их длина составляет примерно половину длины I стернита брюшка. Ширина задних тазиков превосходит их длину в 2.7 раза.

Размеры. Голотип (ПИН, № 53/105): ширина надкрылья около 2.3.

Паратип (ПИН, № 166/28): ширина надкрылья 2.3.

Паратип (ПИН, № 1060/14): длина надкрылья 5.75, ширина надкрылья не менее 2.

Сравнение. Крупными ячейми надкрылья похож на *C. exigua*, *C. lata*, *C. longicollis*, *C. martinclusas* и *C. denticollis*, но отличается от них более широким телом (кроме *C. lata*) и оттянутой назад вершиной брюшка, от *C. longicollis* и *C. denticollis* отличается большим количеством ячеек в ряду и более широким последним стернитом брюшка. Похож на *C. denticollis* наличием дополнительных сильно выступающих бугорков на продольных жилкам, но отличается от него цельным краем надкрылий. Широким телом похож на *C. brachycephala*, *C. lata*, *C. psilata* и *C. porrecta*, но отличается от них размером ячеек и рельефом надкрылья с сильно выступающими бугорками на продольных жилках.

Замечание. В отличие от первоначального описания, обновленное имеет более полную характеристику надкрылья: дано описание формы надкрылья – его основания, плеча, эпиплеврального края; эпиплевры, количества ячеек по всем полям, их формы, размера, наличия и количества макул и схемы жилкования. Сделаны более точные промеры длин стернитов брюшка. Дано описание бугорков на теле – их размера, расстояния между бугорками и отличия на разных участках тела.

Материал. Голотип и образцы, представленные изолированными надкрыльями из метонахождения Кизил-Кия, мест. близ пос. Кизил-Кия, бывшие Французские Копи, нижняя юра, верхний лейас (ПИН, №№ 166/28 и 1060/14).

***Conexicoxa exigua* (Ponomarenko, 1994)**

Notocupes exiguus: Пономаренко, 1994: 111;

Zygodenia exigua: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes exiguus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygodenia exigua: Kirejtshuk, 2020: 45;

Conexicoxa exigua: Strelnikova, Yan, 2023: 16.

Голотип – ПИН, № 3791/4296, отпечаток передней части тела жука, Монголия, Баян-Хонгорский аймак, местонахождение Бахар около 12 км к северо-востоку от горы Цаце-ула, обн. 275, слой 1, средняя-верхняя юра, бахарская свита.

Диагноз. Брюшко в центральной части более или менее прямое, сужается назад лишь с основания IV стернита. Ширина последнего стернита больше чем в 2 раза превышает его длину. Пронотум сильно вытянут в длину, его ширина больше длины в 1.6.

Описание (рис. 71-72). Мелкий широкий жук, равномерно покрытый мелкими бугорками одного типа. Размер бугорков 0.02, расстояние между бугорками 0.01-0.03, плотность бугорков 980 буг/мм².

Голова в 1.7 длиннее своей ширины, овальная, немного сужается вперед. Длина головы перед глазами немного короче продольного диаметра глаз, за глазами больше в 1.3. Просматриваются мелкие бугры P1 и более крупные бугры P2, P1 и P2 слиты. Глаза латеральные, отношение ширины головы к поперечному диаметру глаза 5. Мандибулы выступают вперед, изогнуты по всей длине, лабрум округлый. Антенны нитевидные, короткие, явно не достигают основания пронотума, отходят непосредственно по бокам от мандибул, антенномеры едва расширены на вершине. Скапус лишь немного длиннее педицелюма, в 2.6 длиннее третьего антенномера, четвертый антенномер в 1.3 больше третьего, остальные последовательно уменьшаются к вершине, отношение ширины скапуса к его длине 0.8.

Пронотум трапециевидный, поперечный, в 1.6 раз длиннее своей ширины, округло сужен вперед, передние углы оттянуты до основания глаз, передний край немного вырезан, латеральный и задний края плавно изогнуты. Диск пронотума с двумя буграми обратно-каплевидной формы, разделенными продольной бороздой. Наибольшая ширина пронотума в задней части.

Простернум. Плевростернальный шов прямой, нотоплевральный шов прямой в центральной части и скошен к переднему углу в передней трети. Проплевра не сужается вперед.

Надкрылье в длину в 2.8-3.1 раз больше, чем в ширину, основание прямое, плечо покатое, не ярко выражено, эпиплевра плавно изогнута по всей длине, вершина сужена, но притуплена, не оттянута назад. Эпиплевра узкая с рядом неясственных ячеек, не сильно сужается в передней половине, отношение ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 7.9-11, отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине 2-2.5. Наибольшая ширина надкрылья в его средней части. Жилки 2 и 3 имеют общее основание, жилка 2 повторяет форму эпиплевры, плавно изогнута, жилка три прямая. Жилки 4 и 5 сливаются за 3 ячей до вершины надкрылья. Ячей округлые, крупные, занимают больше половины расстояния между жилками и

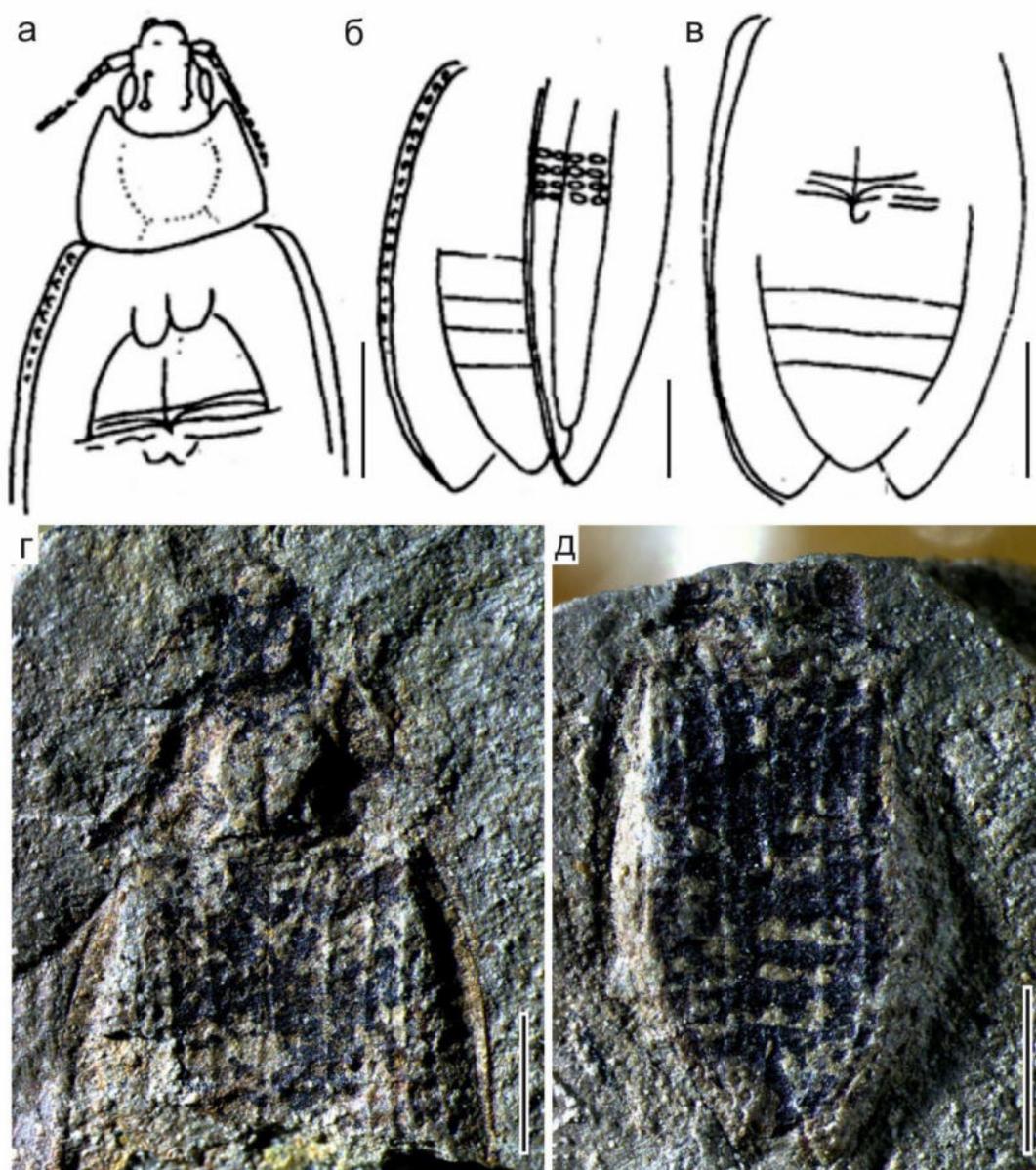


Рис. 71. *Conexicoxa exigua*, голотип (ПИН, № 3791/429) и паратипы (3791/4059 и 4591): а – рисунок голотипа; б – рисунок паратипа (ПИН, № 3791/4059); в – рисунок паратипа (ПИН, № 3791/4591) (а-в из Пономаренко, 1994); г – фото голотипа; д – фото паратипа (ПИН, № 3791/4591).

приближаются к границам полей, в эпиплевре ячеи более вытянутые. Количество ячеи в поле III – 24, в поле IV – 22-26 ячеи, V – 18-21 ячеи, VI – 19-21 ячеи, VII – 2 ячеи. Ячеи окружены макулами. Отношение ширины надкрылий к ширине пронотума 1.8.

Метавентрит короткий, его длина составляет половину ширины, в 1.5 раза короче длины пронотума, вперед сужается в 2.4-2.8 раз.

Абдомен не сужен к основанию, сужен к вершине с основания последнего стернита. Вершина острая с ямкой по середине. Стерниты сильно черепицеобразно находят друг на друга.

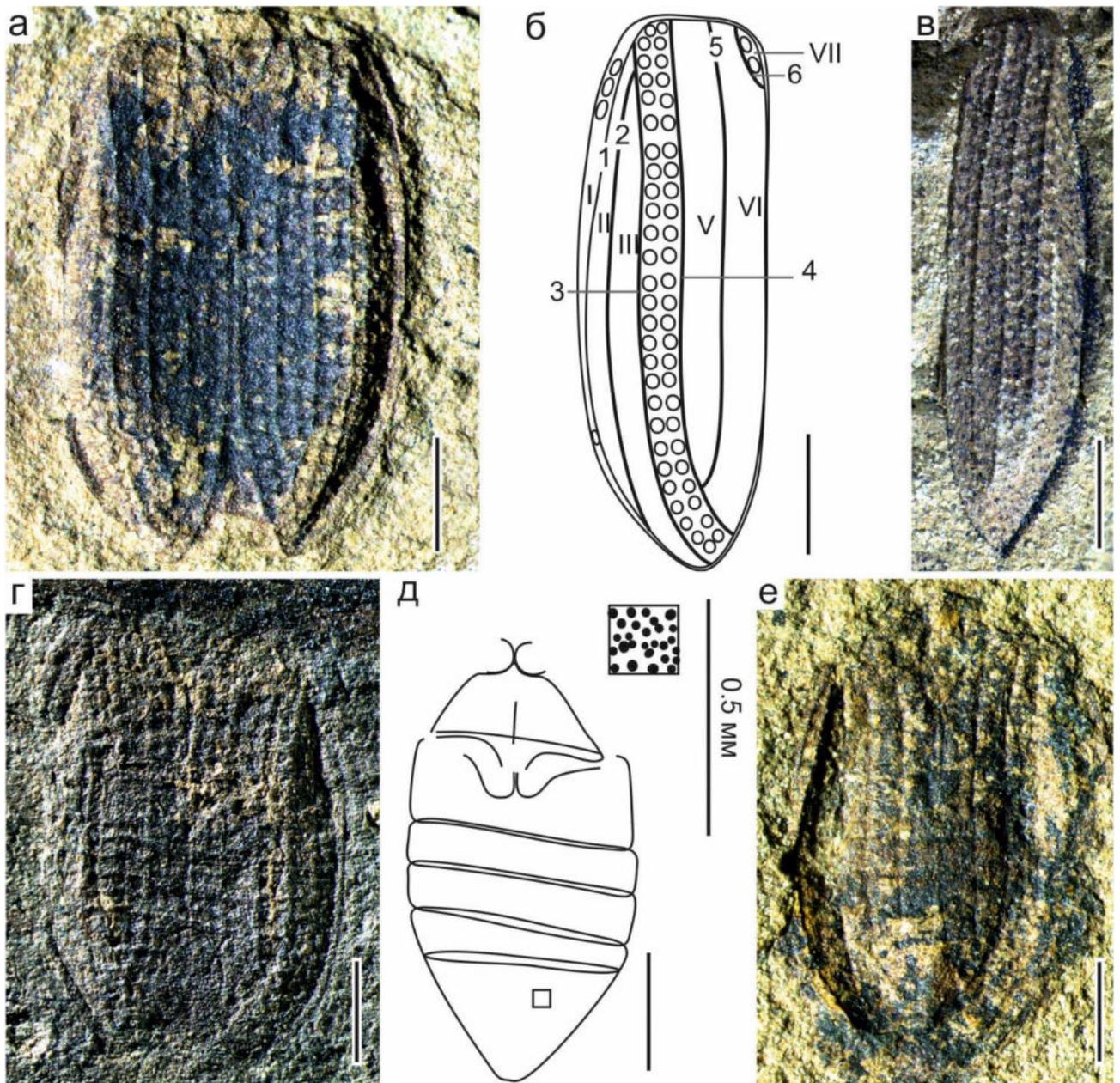


Рис. 72. *Conexicoxa exigua*, паратипы: а – фото экз. ПИН, № 3791/4213; б – общая схема надкрылья; в – фото экз. ПИН, № 3791/3025; г-д – экз. ПИН, № 3791/3813: г – фото, д – рисунок; е – фото экз. ПИН, № 3791/4059.

Отношение длин стернитов 1.9:1:1.1:1.2.6. Отношение ширины последнего стернита к его длине 2.1.

Конечности. Передние тазики лежат вдоль заднего края простернума. Длина переднего бедра примерно в 1.5 раза меньше ширины пронотума. Средние тазики смежные. Задние тазики сильно поперечные, сужаются кнаружи в 5 раз, их длина составляет больше половины длины I стернита брюшка, отношение длины стернита к длине задних тазиков 1.8.

Сравнение. Отличается от остальных видов очень широким последним стернитом брюшка, который шире своей длины больше чем в 2 раза. Крупными ячейками надкрылий похож на *C. longicollis*, *C. lata*, *C. martinclusas* и *C. crassa*. Также похож на *C. longicollis*, *C. lata* и *C. martinclusas* по форме брюшка, более или менее прямой в центральной части, сужающейся к вершине с IV или V стернита. Похож на *C. tripartita*, *C. longicollis* и *C. kirghizica* узким вытянутым вперед пронотумом, ширина которого больше его длины не больше, чем в 1.6 раз. Похож на *C. longicollis*, *C. lata* и *C. siniestri* узкой эпиплеврой, но отличается от *C. siniestri* более крупными и овальными ячейками надкрылий и формой пронотума, от *C. tripartita* – притупленной вершиной брюшка, более узким пронотумом и более широким последним стернитом брюшка, от *C. longicollis* – более широким телом, в частности метавентритом и последним стернитом брюшка, от *C. martinclusas* – формой пронотума и более узкой эпиплеврой, от *C. crassa* – формой вершины брюшка и отсутствием сильно выступающих бугорков на продольных жилках надкрылья, от *C. lata* – пропорциями длин стернитов и более длинным метавентритом.

Замечание. Образец ПИН, № 3791/3025 выделяется из типовой серии и должен быть описан в отдельный таксон в составе *Zygadenia*: при той же длине надкрылья оно имеет меньшую ширину и существенно большее количество ячеек. Если для вида описано отношение длины и ширины надкрылья около 3 и количество ячеек в ряду, не больше 26, то у обсуждаемого надкрылья эти значения достигают 3,5 и 31 соответственно. При этом ячейки тоже округлые, но более мелкие.

Экз. ПИН, № 3791/3025 в первоначальном описании указан как ПИН, № 3791/3026, в настоящей работе его номер исправлен на правильный.

Размеры.

	Длина жука	Ширина жука	Длина надкрылья	Ширина надкрылья
Голотип ПИН, № 3791/4296	4.5*	3.2	-	1.6
Паратип ПИН, № 3791/3025	-	-	4.9	1.4
Паратип ПИН, № 3791/3813	-	3	4.2	1.5
Паратип ПИН, № 3791/4059	-	3	4.6	1.5
Паратип ПИН, № 3791/4213	-	3	4.5-4.6	1.5
Паратип ПИН, № 3791/4591	-	2	3.1	1

* Длина сохранившейся части жука.

Материал. Кроме голотипа из того же слоя известны отпечатки жуков без головы и проторакса (экз. ПИН, №№ 3791/4059, 4213 и 4591) и отпечаток надкрылья (экз. ПИН, № 3791/3025), из обн. 268, слоя 14 известен отпечаток жука без головы и проторакта (экз. ПИН, № 3791/3813).

***Conexicoxa kirghizica* (Ponomarenko, 1969)**

Notocupes kirghizicus: Пономаренко, 1969: 93;

Zygadenia kirghizica: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes kirghizicus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia kirghizica: Kirejtshuk, 2020: 45;

Conexicoxa kirghizica: Strelnikova, Yan, 2023: 16.

Голотип – ПИН, № 371/807, Иссык-Куль (Союты), нижняя юра, джилльская свита.

Диагноз. Тело узкое, отношение длины и ширины жука достигает 2.9. Пронотум вытянут в длину, отношение его ширины и длины 1.5. В ряду на надкрылье 30 ячеек среднего размера.

Описание (рис. 73-76). Бугорки покровов равномерно распределены по всему телу; в диаметре достигают 0.04, расстояние между бугорками 0.01-0.03. Плотность бугорков 389 буг/мм².

Голова продольная, отношение длины тела к длине головы – 6.4. Длина головы в 1.5 раза больше ее ширины. Голова перед и за глазами не сужена, шеевидная перетяжка не выражена. Длина головы перед глазами значительно меньше, чем за глазами, за глазами в 2 раза меньше диаметра глаз. Глаза крупные, выступают по бокам головы, едва сдвинуты на дорсальную сторону головы, их продольный диаметр 0.6, поперечный – 0.2. Отношение ширины головы без глаз к значению диаметра глаза составляет 3.5. Бугры на голове плохо различимы и просматриваются на образцах в виде единого крупного овального, несколько оттянутого у переднего наружного края бугра. Верхняя губа трапециевидная с притупленными, но явными передними углами. Прементум крупный полукруглый, доходит почти до вершины мандибул. Мандибулы, по-видимому, с как минимум двумя зубцами на вершине, слабоизогнутые. Антенны примыкают непосредственно по бокам от мандибул. Антенномеры немного расширены на вершине, скапус вздутый, его длина больше ширины в 1.5 раза, толще остальных

антенномеров; второй антенномер немного короче третьего, в 1.5 раза короче первого, третий и четвертый равны, пятый немного короче четвертого.

Пронотум. Длина пронотума в 1.5 раза меньше ширины. Передние углы немного вытянуты вперед, доходят до середины глаза, передний край пронотума не вырезан. Задний край пронотума плавно, не сильно закруглен, его боковые края цельные, диск пронотума с двумя округлыми буграми, немного суженными в передней части, между ними вдоль всего пронотума до его заднего края тянется тонкая продольная борозда.

Простернум. Плевростернальный и нотоплевральный швы более или менее прямые, расходятся друг от друга в передней части. Проплевра не сужена вперед и имеет изогнутую форму.

Надкрылья. Ячей на надкрыльях овальные. В поле I предположительно неполный ряд ячеек (ячейки четко видны только в передней части эпиплевры изолированного надкрылья экз. ПИН, №371/845 (рис. 76), их отсутствие в задней части предположительно), в остальных полях двойные ряды ячеек, в поле II – 29 ячеек, III – 24-25 ячеек (значения варьируют у разных образцов), IV – порядка 30 ячеек, V – 21-22 ячеек, VI – около 24 ячеек, VII – 2-4. Количество макул варьирует от пяти до восьми. Ячейки среднего размера, занимают больше половины

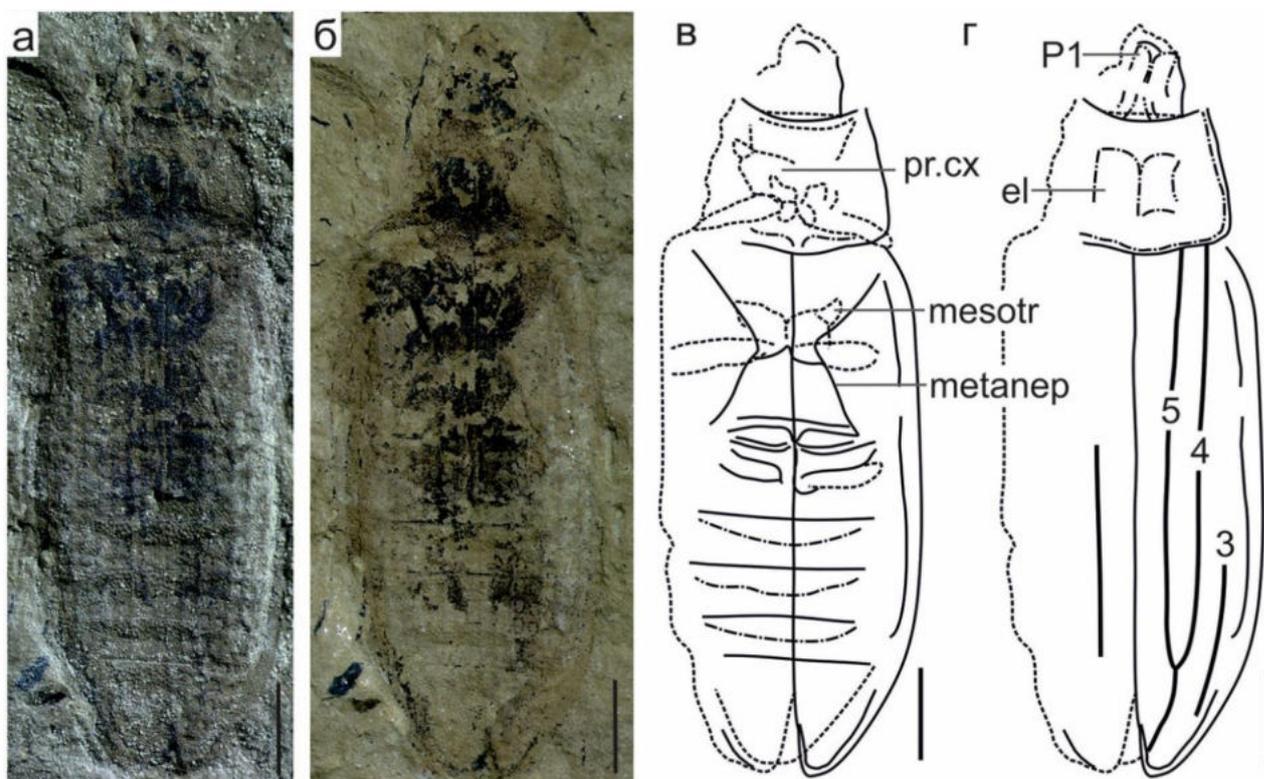


Рис. 73. *Conexicoxa kirghizica*, голотип (ПИН, № 317/807): а – фото сухого отпечатка; б – фото отпечатка, смоченного спиртом; в – рисунок с вентральной стороны; г – рисунок с дорсальной стороны.

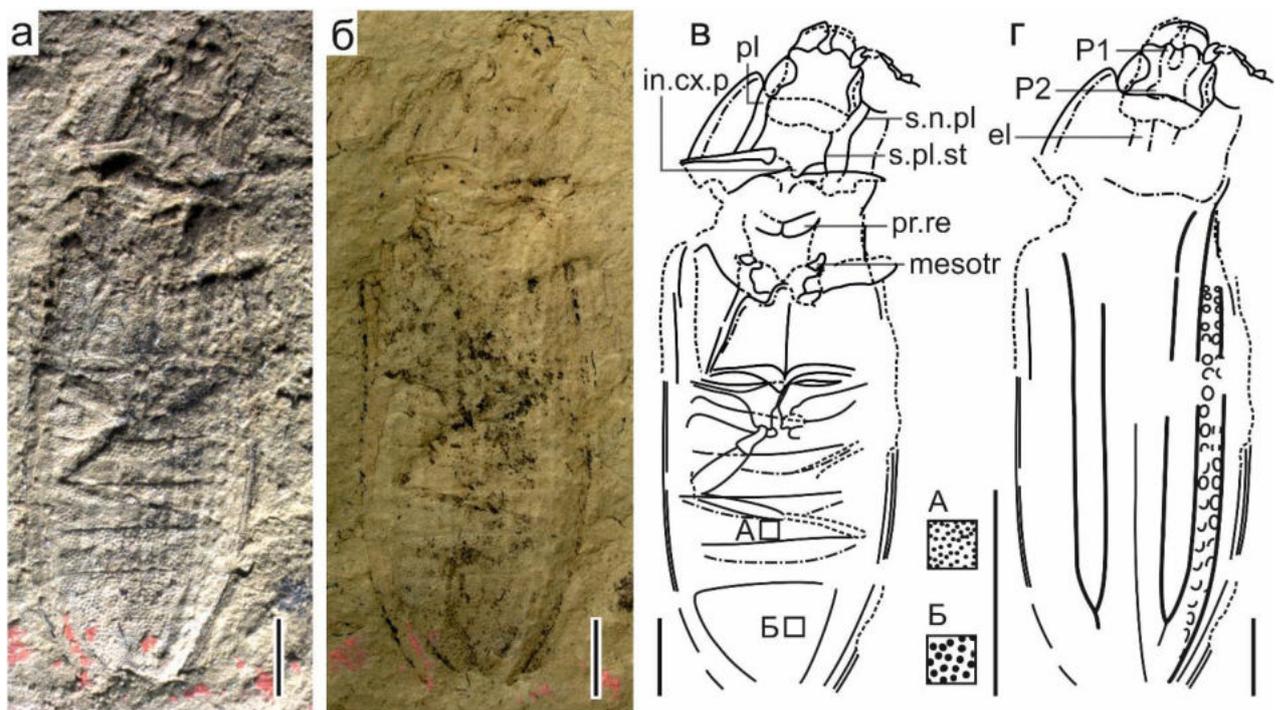


Рис. 74. *Conexicoxa kirghizica*, паратип (ПИН, № 317/1003), прямой отпечаток: а – фото сухого отпечатка; б – фото отпечатка, смоченного спиртом; в – рисунок с вентральной стороны; г – рисунок с дорсальной стороны.

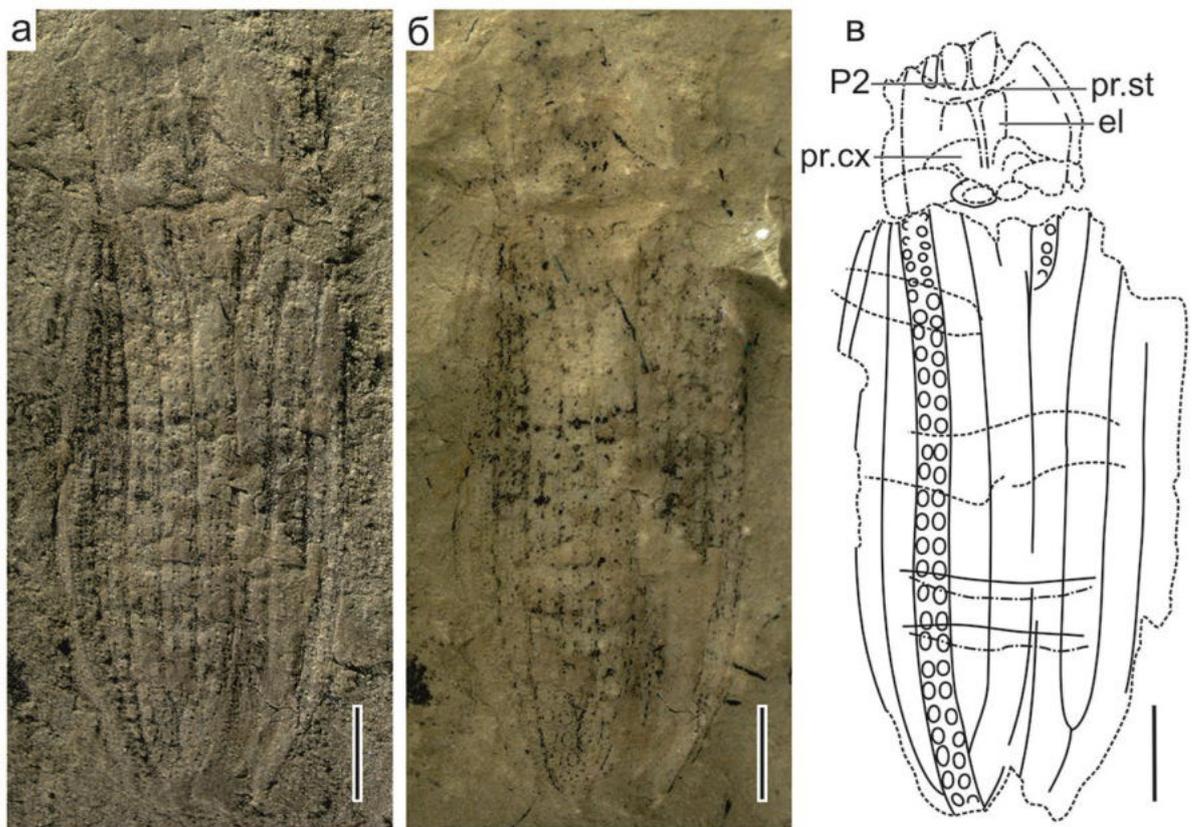


Рис. 75. *Conexicoxa kirghizica*, паратип (ПИН, № 317/1003), обратный отпечаток: а – фото сухого отпечатка; б – фото отпечатка, смоченного спиртом; в – рисунок.

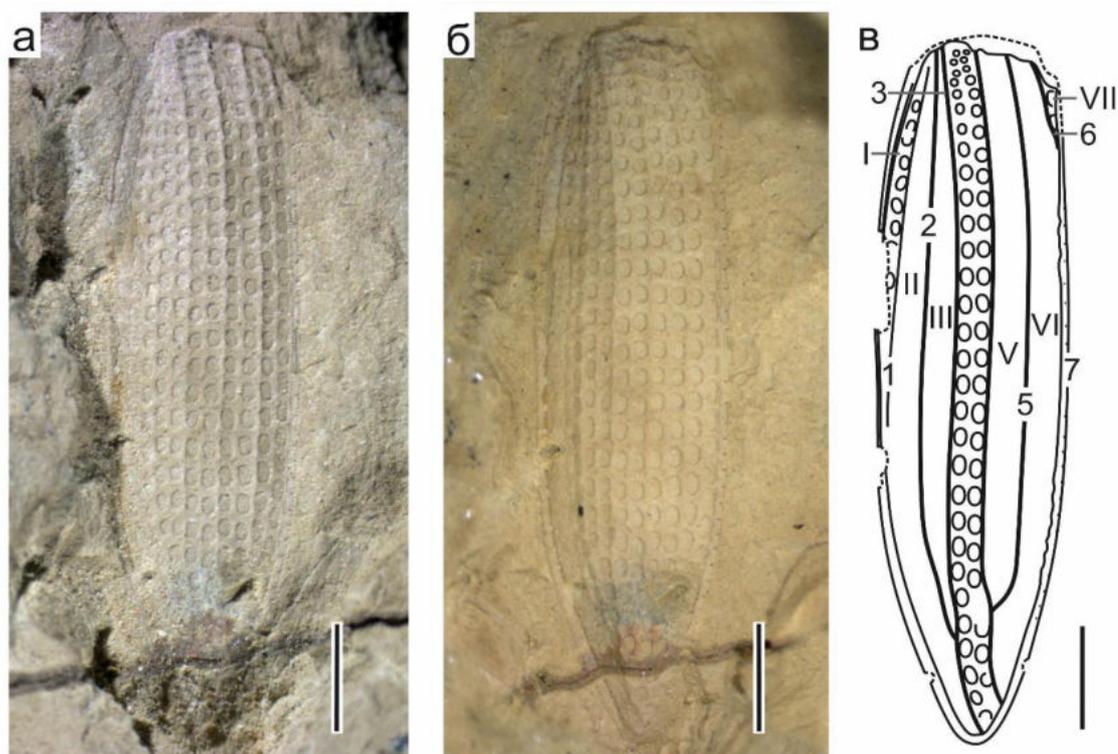


Рис. 76. *Conexicoxa kirghizica*, паратип (ПИН, № 317/845): а – фото сухого отпечатка; б – фото отпечатка, смоченного спиртом; в – общая схема надкрылья.

расстояния между жилками, но не доходят до границ полей. Отношение длины надкрылья к его ширине 3.7. Надкрылье немного длиннее брюшка. Все жилки выходят из основания надкрылья свободно, не имея общего основания друг с другом. Жилка 2 немного изогнута, повторяет форму края эпиплевры. Жилка 3 прямая, лишь немного изгибается по всей длине. Жилки 2 и 3 сливаются за 4 ячеей до вершины надкрылья. Жилки 4 и 5 сливаются за 5 ячеей до вершины надкрылья. Максимальная ширина надкрылья в его средней части. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, плавно закруглен. Эпиплевра широкая, в передней трети не сужается, затем плавно сужается в средней части, далее не сужается. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине 2.3. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 8.4. Основание надкрылья и плечевой край надкрылья плавно закруглены. Плечо не явно выражено. Вершина надкрылья не оттянута назад. Отношение ширины надкрылий к наибольшей ширине пронотума 1.35.

Метавентрит сужается вперед в 2.25 раза. Отношение ширины метавентрита на заднем крае к его длине – 1.3. Паракоксальный шов приближен, но не слит с задним краем метавентрита, то есть доходит до его задних углов.

Абдомен. Рельеф стернитов брюшка явно выражен. На последнем стерните и на вогнутых частях II-IV стернитов брюшка видны четкие вдавления с более крупными бугорками. I-IV

стерниты брюшка черепицеобразно налегают друг на друга. Брюшко не сужено к основанию, сужено назад с начала III стернита, на конце закругленное. Отношение длин стернитов 1.3-1.6:1:1:1:2-2.2. Отношение ширины последнего стернита к его длине 1.4.

Конечности. Передние тазики слабопоперечные, соприкасающиеся, с выступающими треугольными трохантинами, лежат в задней части пронотума. Средние тазики смежные, слабопоперечные с крупными треугольными трохантинами, выступающими у переднего внешнего края тазиков. Ширина задних тазиков превосходит их длину в 1.8-2.1 раза.

Размеры. Голотип (ПИН, № 371/807): длина жука 8.1, длина надкрылья 6.8, ширина надкрылья 1.4.

Паратип (ПИН, № 371/1003): длина жука 8, ширина жука 4, ширина надкрылья 2.

Паратип (ПИН, № 371/845): длина надкрылья 6.8, ширина надкрылья 1.8.

Сравнение. Отличается от остальных видов рода более узким телом. Похож на *C. tripartita*, *C. longicollis* и *C. exigua* узким вытянутым вперед пронотумом, ширина которого больше его длины не больше, чем в 1.6 раз, но отличается от них более узким телом, более коротким последним стернитом брюшка и более мелкими и многочисленными ячейками надкрылий. От *C. tripartita* также отличается притупленной вершиной брюшка. По количеству ячеек в ряду на надкрылье похож на *C. khetanensis* и *C. stabilis*, но кроме отмеченных выше отличий отличается от *C. stabilis* более крупными и овальными ячейками и более коротким, цельным краем пронотума и узким последним стернитом брюшка, от *C. khetanensis* – меньшим отношением ширины надкрылий к ширине пронотума и в меньшей степени оттянутыми передними углами пронотума.

Замечание. В отличие от первоначального описания, обновленное имеет характеристику вентральной поверхности головы, антенн, бугров на голове и более детальную характеристику конечностей и надкрылья. Невозможно определить длину антенн относительно основания пронотума, так как сохранилось всего пять базальных антенномеров у экз. ПИН, № 371/1003.

Прямой отпечаток экз. ПИН, № 371/1003 сохранился с вентральной стороны, поэтому у него на голове видны преимущественно признаки нижней части головы. Прорисовка рельефа X-образной формы не отражает форму бугров на голове, которая лучше видна на противоотпечатке паратипа и голотипе. Бугры крупные, овальные, несколько оттянутые у переднего наружного края бугра.

Задние углы пронотума не оттянуты назад, как это считалось ранее. То, что было интерпретировано при первоначальном описании как оттянутые назад углы дается в обновленном варианте как часть бедра.

Вопреки первоначальному описанию, считается, что для исследуемых образцов характерен неполный ряд ячеей в эпиплевре. Возможно, он не был идентифицирован при описании потому, что образец сохранился с вентральной стороны.

Материал. Голотип и образцы из того же местонахождения изолированного надкрылья (экз. ПИН, № 371/845) и прямой и обратный отпечатки полного жука (экз. ПИН, № 371/1003).

***Conexicoxa lata* Ponomarenko, 1969**

Notocupes latus: Пономаренко, 1969: 93;

Zygadenia lata: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes latus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia lata: Kirejtshuk, 2020: 46;

Conexicoxa lata: Strelnikova, Yan, 2023: 16.

Голотип – ПИН, № 371/649, отпечаток жука без головы, проторакса и большей части конечностей, Средняя Азия, Иссык-Куль, нижняя юра.

Диагноз. Мелкий жук, покрытый мелкими частыми гомономными бугорками. Попарное слияние жилок происходит на одном уровне. В IV-VI полях ярко выраженные промежуточные жилки. Метавентрит короткий, его длина больше чем в 2 раза меньше ширины на заднем крае. Абдомен в центральной части прямой, сужается назад лишь с основания IV стернита.

Описание (рис. 77). Бугорки на теле мелкие, гомономные. Размер бугорков 0.01-0.02, расстояние между ними 0.02-0.05, что больше размера бугорков. Плотность бугорков 930 бут/мм².

Надкрылья. Примерное отношение длины и ширины надкрылья 2.8. Эпиплевральный край на всем протяжении сильно дугообразно изогнут. Вершина надкрылья притуплена. Эпиплевра узкая, без ячеей, почти не сужается к вершине, отношение ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 13.9, отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине 1.5. Жилка 2 повторяет форму эпиплеврального края, жилка 3 более прямая. Жилки 2 и 3 имеют общее основание и сливаются перед впадением в вершину надкрылья за 4 ячеей до вершины. Жилки 4 и 5 также сливаются перед впадением в вершину надкрылья за 4 ячеей до вершины.

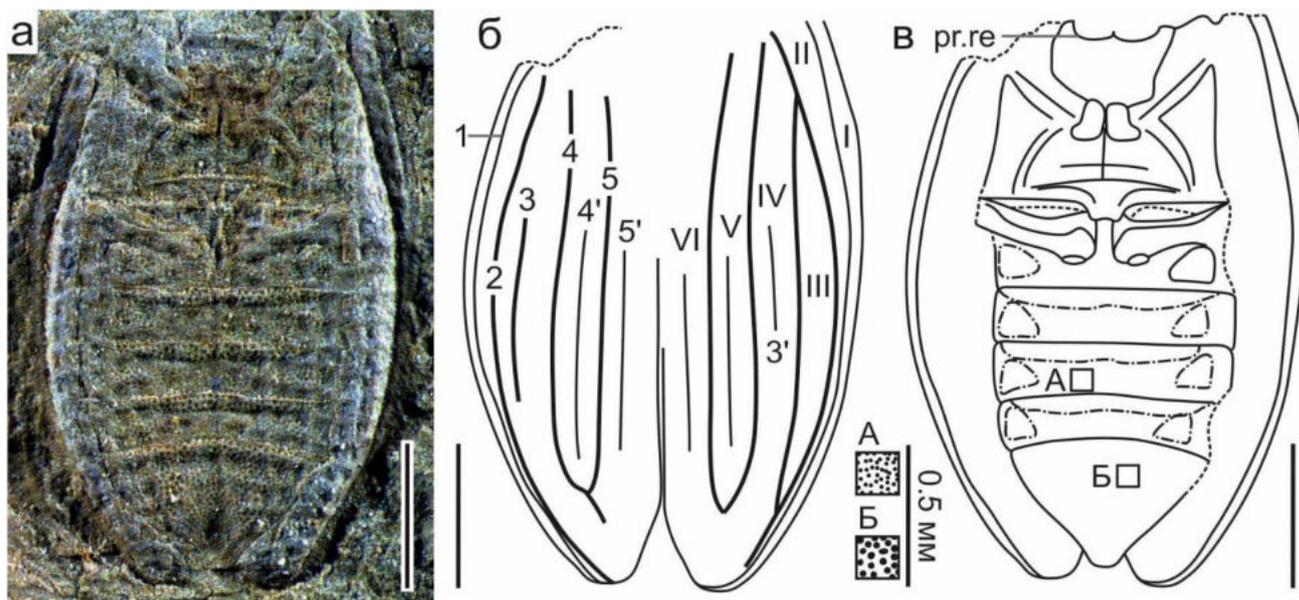


Рис. 77. *Conexicoxa lata*: а – фото; б – рисунок с вентральной стороны; в – рисунок с вентральной стороны.

Попарное слияние жилок происходит на одном уровне. Ячей овальные, крупные, занимают больше половины расстояния между жилками, но явно не доходят до границ полей, в поле II – 25 ячеей, в поле III – 14 ячеей, в поле IV – 25 ячеей, в V поле – 23-24 ячеей, в поле VI – 25 ячеей. В IV-VI полях ярко выраженные промежуточные жилки (3'-5').

Мезовентрит немного короче метавентрита, спереди ограничен вырезкой для вкладывания передних тазиков (pr.re).

Метавентрит резко поперечный, его длина более чем вдвое короче ширины на заднем крае, передний край вдвое уже заднего. Паракосальный шов слит с задним краем метавентрита в средней части, то есть доходит до его задних углов.

Абдомен не сужается к основанию, сужается к вершине с основания IV стернита. Стерниты черепицеобразно налегают друг на друга. Основание II-IV стернитов брюшка с резким вдавлением, по бокам I-IV стернитов треугольные вдавления. Отношение длин стернитов 1.8:1.2:1.1:1.2.9. Отношение ширины и длины последнего стернита 1.5. Вершина брюшка притуплена.

Конечности. Средние тазики слабо поперечные, задние сильнопоперечные, латерально не сильно сужаются чуть меньше чем в 2 раза, отношение длины I стернита брюшка к длине тазиков 1.8, то есть тазики занимают чуть больше половины стернита.

Размеры. Предполагаемая длина жука 6.8-8, ширина жука 2.7, примерная длина надкрылья 3.9, ширина надкрылья 1.3-1.4.

Сравнение. Отличается от всех видов рода тем, что попарное слияние жилок происходит на одном уровне, ярко выраженными промежуточными жилками в IV-VI полях, которые слабо отличаются от основных жилок. Похож на *C. longicollis*, *C. exigua* и *C. martinclusas* формой брюшка прямой в центральной части, сужающейся лишь с IV-V стернитов брюшка, размером и формой ячеек на надкрылье, но отличается от всех этих видов более коротким и широким метавентритом, от *C. longicollis* – более широким телом и более коротким последним стернитом брюшка, от *C. exigua* – более длинным последним стернитом брюшка, от *C. martinclusas* – соотношением длин стернитов. Крупными ячейками, широким телом и тем, что попарное слияние жилок происходит практически на одном уровне также похож на *C. crassa*, но отличается от него отсутствием ярко выраженных бугорков на продольных жилках и более мелкими и частыми бугорками тела.

Замечание. Тело описываемого вида густо покрыто одним типом бугорков, что скорее характерно для видов *Conexicoxa*, чем для *Notocupes*, кроме того, брюшко по строению сходно с видами именно рода *Conexicoxa*. Эти соображения позволили включить вид в состав рода *Conexicoxa*. Описываемый вид наиболее близок по строению к виду *C. crassa* – эти виды имеют одинаковое жилкование, характеристику ячеек и эпиплевры в задней половине надкрылья, сходное строение брюшка и отличаются лишь по характеристике кутикулярных бугорков (у *C. crassa* бугорки более крупные и редкие), признак наличия ярко выраженных бугорков на продольных жилках нельзя считать диагностическим, так как бугорки могли не сохраниться на одном из видов. Изложенные соображения заставляют считать *C. lata* кандидатом в синонимы к *C. crassa*.

Материал. Голотип.

***Conexicoxa longicollis* (Ponomarenko, 1994)**

Notocupes longicollis: Пономаренко, 1994: 112;

Zygadenia longicollis: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes longicollis: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia longicollis: Kirejtshuk, 2020: 46;

Conexicoxa longicollis: Strelnikova, Yan, 2023: 16.

Голотип – ПИН, № 3791/3812, прямой и обратный отпечатки почти полного жука, Монголия, Баян-Хонгорский аймак, местонахождение Бахар около 12 км к северо-востоку от горы Цаце-ула, средняя-верхняя юра, бахарская свита.

Диагноз. Абдомен сужается назад с основания V стернита. Последний стернит имеет почти равные длину и ширину. Пронотум вытянут в длину, отношение его ширины и длины 1.3. В ряду на надкрылье около 22 крупных ячей.

Описание (рис. 78). Довольно мелкий и узкий жук. Отношение длины жука к его ширине 2.7. Тело густо покрыто крупными бугорками одного типа. Размер бугорков 0.03, расстояние между ними меньше размера бугорка и составляет 0.01-0.02. Плотность бугорков 720 буг/мм².

Пронотум немного сужается вперед, его длина в 1.3 больше ширины, самая большая ширина в задней трети, вперед сужается сильнее, чем назад, латеральный край цельный, не зазубренный, плавно закруглен, задний край прямой, задние углы прямые, не закруглены, отношение наибольшей ширины пронотума к его ширине на переднем крае 1.4, его передние углы оттянуты и доходят до основания глаз, передний край не вырезан. Пронотум шире головы в 2.3 раза. Диск пронотума с двумя прямоугольными буграми, разделенными продольной бороздой.

Простернум. Нотоплевральный шов прямой, немного скошен наружу в передней части, плевростернальный шов прямой на всем протяжении.

Надкрылья. Длина надкрылий почти в 4 раза больше их ширины, вершина острая, не оттянута назад. Эпиплевральный край прямой, лишь на конце скошен внутрь, эпиплевра узкая, с неявным рядом ячей, сужается в два раза в передней половине. Основание надкрылья плавно закруглено, плечо не выражено. Жилки соединяются по парно перед впадением в вершину надкрылья. Жилки 2 и 3 имеют общее основание и соединяются за 8 ячей до вершины, жилки 4 и 5 – за 6, соединение жилок 4 и 5 происходит значительно проксимальнее. Жилка 3 прямая. Ячей округлые, вытянутые в задней части надкрылья, в поле III – 17 ячей, V – 18-20 ячей, VI – 20-22 ячей, VII – 3 ячей. Ячей крупные, занимают больше половины расстояния между жилками и доходят до границ полей, формируя зигзагообразную форму жилок. Макулы имеются. Надкрылья шире пронотума в 1.3.

Метавентрит короткий, его длина в 1.7 меньше ширины, сужается вперед в 2.3.

Абдомен. Стерниты черепицеобразно налегают друг на друга. На II-IV стернитах по переднему краю просматриваются вдавления. Отношение длины последнего стернита к его ширине 1.1, отношение длин стернитов 1.3:1:1.2:3.5, отношение длины последнего стернита к предпоследнему 2.9. Брюшко не сужено к основанию, сужено к вершине с основания V стернита. Вершина сужена и притуплена.

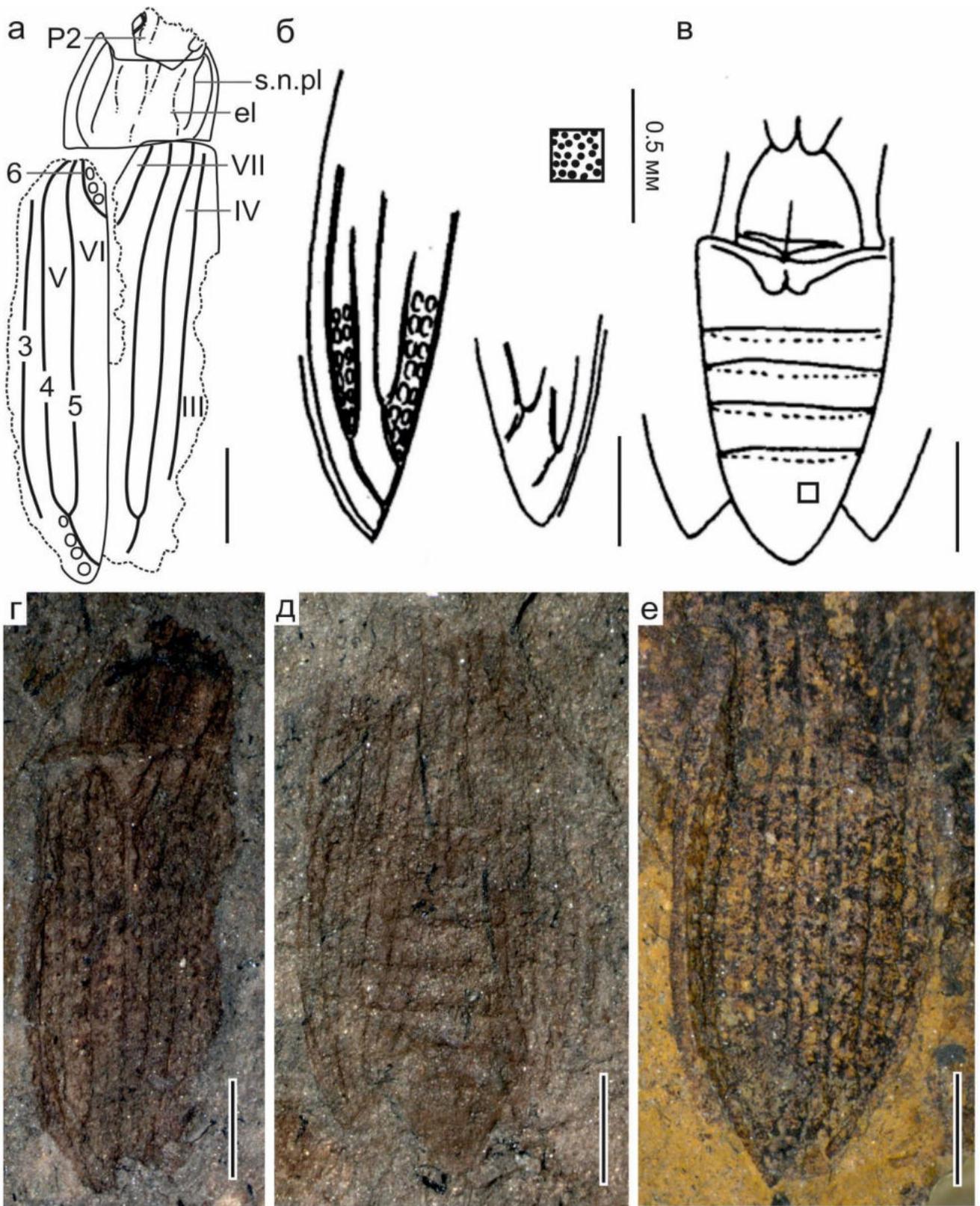


Рис. 78. *Conexicoxa longicollis*: а – рисунок голотипа (ПИН, № 3791/3812); б-в – рисунки паратипа (ПИН, № 3791/3814) (из Пономаренко, 1994): б – вид с дорсальной стороны, в – вид с вентральной стороны; г – фото голотипа; д – фото паратипа (ПИН, № 3791/3814); е – фото паратипа (ПИН, № 3791/3014).

Конечности. Передние тазики лежат вдоль заднего края провентрита. Средние тазики смежные. Задние тазики сужаются латерально в 5 раз, их длина составляет явно больше половины длины I стернита брюшка, отношение длины стернита к длине заднего тазика 1.4.

Размеры. Голотип (ПИН, № 3791/3812): длина жука 6, ширина 2.2, длина надкрылья 4.5, ширина надкрылья 1.1.

Паратип (ПИН, № 3791/3014): длина жука около 7.6, ширина жука 2.8, длина надкрылья 5.2, ширина надкрылья 1.4.

Паратип (ПИН, № 3791/3814): длина жука около 7, ширина жука 2.6, длина надкрылья 5, ширина около 1.3.

Сравнение. Отличается от остальных видов рода последним стернитом брюшка, почти равным в длину и ширину. По форме брюшка, более или менее прямой в центральной части, сужающейся к вершине с IV или V стернита, похож на *C. exigua*, *C. lata* и *C. martinclusas*. Похож на *C. tripartita*, *C. kirghizica* и *C. exigua* узким вытянутым вперед пронотумом, ширина которого больше его длины не больше, чем в 1.6 раз. Похож на *C. exigua*, *C. lata* и *C. siniestri* узкой эпиплеврой. Отличается от *C. siniestri* цельным краем пронотума, сильно оттянутыми вперед передними углами пронотума, более узким и вытянутым вперед пронотумом, крупными ячейками надкрылья и более коротким последним стернитом брюшка, от *C. exigua* отличается чуть более длинным последним стернитом брюшка, от *C. kirghizica* – более крупными ячейками надкрылья и более широким телом, от *C. tripartita* – притупленной вершиной брюшка и сильно оттянутыми вперед передними углами пронотума, от *C. martinclusas* – формой пронотума и меньшей шириной эпиплевры, от *C. lata* – более узким телом и тем, что попарное слияние жилок происходит на одном уровне.

Замечание. В отличие от первоначального описания представленное имеет более точные промеры всей типовой серии, более подробную характеристику швов простернума и формы пронотума, соотношения длин стернитов абдомена, формы надкрылья и количества ячеек в ряду по всем сохранившимся полям.

Материал. Кроме голотипа из того же слоя также известен отпечаток жука без головы и проторакса (экз. ПИН, № 3791/3814), из обн. 208, слоя 3 известен отпечаток жука без головы и проторакса (экз. ПИН, № 3791/3014).

5.4. Род *Rhabdocupes* Ponomarenko, 1966

Rhabdocupes: Ponomarenko, 1966: 60;

Notocupes Ponomarenko, 1964 p.p.: Strelnikova, Yan, 2023: 14;

Amblomma Tan, Ren et Liu, 2005 p.p.: Strelnikova, Yan, 2023: 14.

Типовой вид. *Rh. longus* Ponomarenko, 1966, средний–верхний триас, мадыгенская свита, Киргизия, Джайляучо.

Диагноз. Жуки с узким телом, отношение длины и ширины явственно больше 2. Тело покрыто бугорками мелкого или среднего размера, одинаковыми по форме (рис. 10, а; рис. 11). Голова прямоугольная или трапециевидная. Длина головы перед глазами равна продольному диаметру глаз или чуть больше его, отношение ширины головы к поперечному диаметру глаз 4–5. Бугры P1–P3 слиты в продольные валики. Пронотум прямоугольный, не сужается или лишь немного сужается вперед, не сужается назад, передний край пронотума лишь немного вырезан, углы не оттянуты или оттянуты лишь немного, диск пронотума с двумя прямоугольными буграми, разделенными продольной бороздой. Эпиплевральный край надкрылья прямой, жилки 2 и 3 повторяют форму эпиплевры, образуют ровные параллельные ряды, не сливаются перед впадением в вершину. Эпиплебра почти не сужается или плавно не сильно сужается в своей передней половине (только у *Rh. minisculus* сужается плавно и сильно). Ячей надкрылий округлые или овальные.

Видовой состав. 15 видов из триаса Киргизии и Казахстана, юры Киргизии, юры–мела Китая и нижнего мела Забайкалья, Россия.

Rh. longus Ponomarenko, 1966, *Rh. baculatus* Ponomarenko, 1969, *Rh. cellulosus* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *Rh. dischides* (Zhang, 1986) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *Rh. issykkulensis* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *Rh. laticella* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *Rh. lentus* (Ren, 1995) [*Tetraphalerus*, *Notocupes*, *Zygadenia*], *Rh. minisculus* (Tan et al., 2006) [*Amblomma*, *Notocupes*, *Zygadenia*], *Rh. minor* Ponomarenko, 1966, *Rh. oxypygus* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *Rh. protensus* (Tan et al., 2006) [*Amblomma*, *Notocupes*, *Zygadenia*], *Rh. rostratus* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *Rh. sogutensis* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], *Rh. tenuis* (Ponomarenko, 1969) [*Notocupes*, *Zygadenia*], ?*Rh. vitimensis* (Ponomarenko, 1966) [*Notocupes*, *Zygadenia*].

Ключ для определения видов *Rhabdocupes*

Rh. dischides не включен в ключ рода из–за отсутствия у для вида фотографии высокого разрешения или детальной прорисовки для уточнения его диагностических признаков.

1. Крупное надкрылье, длина 11.7, количество ячеек в ряду на надкрылье около 47 ***Rh. baculatus*** – Надкрылье мелкого или среднего размера, длина от 2 до 7.5, количество ячеек в ряду на надкрылье не больше 30.....2

2. Жук мелкий, длина надкрылья 4.5–6, надкрылье с крупными ячеями (ячей занимают больше половины расстояния между жилками и почти достигают границ полей)	
.....	<i>Rh. minor</i>
– Жуки от мелких до крупных, надкрылье не короче 5, если короче 6, то надкрылья с мелкими ячеями (т.е. ячей занимают меньше половины расстояния между жилками, рис. 25, г)	
.....	3
3. Метавентрит почти квадратный, его длина и ширина примерно одинаковые (рис. 18, г)	4
– Метавентрит поперечный, его ширина в 1.3-2 больше его длины (рис. 18, б, в).....	8
4. Эпиплевра узкая, отношение ширины надкрылья к ширине эпиплевры не меньше 9	
.....	5
– Эпиплевра широкая, отношение ширины надкрылья к ширине эпиплевры меньше 9 (рис. 22) ...	
.....	6
5. Количество ячеек в ряду на надкрылье 23-24 (рис. 81-83).....	<i>Rh. laticella</i>
– Количество ячеек в ряду на надкрылье около 26.....	<i>Rh. longus</i>
6. В ряду 25-27 ячеек, паракоксальный шов достигает задних углов метавентрита, то есть не сливается с задним краем метавентрита (рис. 18, а, б, г), последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 2.5 раза (рис. 88)	<i>Rh. sogutensis</i>
– В ряду 30-31 ячеек, паракоксальный шов не достигает задних углов метавентрита, сливается с задним краем метавентрита близ его середины (рис. 18, в), последний стернит брюшка длиннее предпоследнего менее чем в 2.5 раза (рис. 30, а)	7
7. Тело покрыто бугорками среднего (0.02-0.04 мм в диаметре) размера, их плотность составляет 346 буг/мм ² (рис. 86-87)	<i>Rh. rostratus</i>
– Тело покрыто мелкими (0.01-0.02 мм в диаметре) бугорками, их плотность составляет 734 буг/мм ² (рис. 80).....	<i>Rh. issykkulensis</i>
8. Между основными жилками просматриваются ярко выраженные промежуточные, которые визуальнo неотличимы от основных, то есть имеют такую же толщину, в ряду на надкрылье около 30 ячеек	9
– Основные жилки сильно отличаются от промежуточных, их толщина меньше, в ряду 23-27 ячеек	10
9. Тело покрыто мелкими (0.01-0.02 мм в диаметре) бугорками, эпиплевра средней толщины, уже надкрылья в 8 раз (рис. 89-92)	<i>Rh. tenuis</i>
– Тело покрыто бугорками двух типов (мелких и средних), эпиплевра широкая, уже надкрылья в 4.4 (рис. 79)	<i>Rh. cellulosus</i>
10. Вершина брюшка притуплена (рис. 30, в)	11

- Вершина брюшка острая (рис. 30, а) 12
11. В ряду на надкрылье около 27 крупных ячеей (ячей занимают больше половины расстояния между жилками и почти достигают границ полей, рис. 25, а), последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 2.9 раз (рис. 93-95) **Rh. vitimensis**
- В ряду на надкрылье примерно 24 мелкие ячей (занимающие меньше половины расстояния между жилками), последний стернит брюшка длиннее предпоследнего в 2.1 раз (рис. 6, в; рис. 20, а) **Rh. protensus**
12. В ряду на надкрылье около 32 ячей, последний стернит брюшка равен по длине и ширине (рис. 84-85) **Rh. oxypygus**
- В ряду на надкрылье 23–28 ячеей, ширина последнего стернита брюшка больше его длины в 1.4–1.6 раза 13
13. В ряду на надкрылье 26–28 ячеей **Rh. lentus**
- В ряду на надкрылье около 23 ячеей (рис. 6, а) **Rh. minisculus**

***Rhabdocupes cellulosus* (Ponomarenko, 1969)**

Notocupes cellulosus: Пономаренко, 1969: 95;

Zygodenia cellulosa: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes cellulosus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygodenia cellulosa: Kirejtshuk, 2020: 45;

Rhabdocupes cellulosus: Strelnikova, Yan, 2023: 14.

Голотип – ПИН, № 371/1689, отпечаток жука без головы, пронотума и большей части конечностей, Иссык-Куль (Согюты), Киргизия, Тонский р-он, южный берег оз. Иссык-Куль, урочище Согюты, нижняя юра, джилльская свита.

Описание (рис. 79). Бугорки равномерно распределены по всему телу; в диаметре составляют примерно 0.03-0.04. Расстояние между бугорками 0.01-0.03, меньше их диаметра на соответствующих участках. Плотность бугорков 375 и 880 буг/мм² соответственно.

Надкрылья. Ячей на надкрыльях угловато-овальные. В поле I неявственный ряд ячеей, в остальных полях двойные ряды ячеей, в поле II не менее 28 ячеей, в поле III около 30 ячеей, V – более 19 ячеей, VII – 2 ячеей. Макулы есть, но сохранность не позволяет судить об их количестве. Ячей мелкие, занимают меньше половины расстояния между жилками и явно не доходят до границ полей. Отношение длины надкрылья к его ширине равно 3.3. Основные жилки явно отличаются от промежуточных. Жилки 2 и 3, имеют общее основание, по всей длине плавно

слегка закруглены, повторяя форму края эпиплевры, свободно впадают в вершину надкрылья. Жилки 4 и 5 сливаются за 3-4 ячеек до вершины надкрылья. Максимальная ширина надкрылья в его средней части. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, плавно закруглен. Эпиплевра широкая, плавно сужается лишь в передней половине, в задней половине ширина эпиплевры постоянная. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине равно 2.3. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры равно 4.4. Вершина надкрылья притупленная, не оттянута назад.

Метавентрит сужается кпереди в 2 раза. Отношение ширины метавентрита на заднем крае к его длине – 1.8. Паракоксальный шов сливается с задним краем метавентрита у его середины, т.е. не достигает задних углов метавентрита.

Абдомен. Рельеф стернитов брюшка явно выражен. На последнем стерните и на вогнутых частях II-IV стернитов брюшка видны четкие поперечные вдавления. I-IV стерниты брюшка черепицеобразно налегают друг на друга. Бугорки стернитов брюшка гомономные. Брюшко не

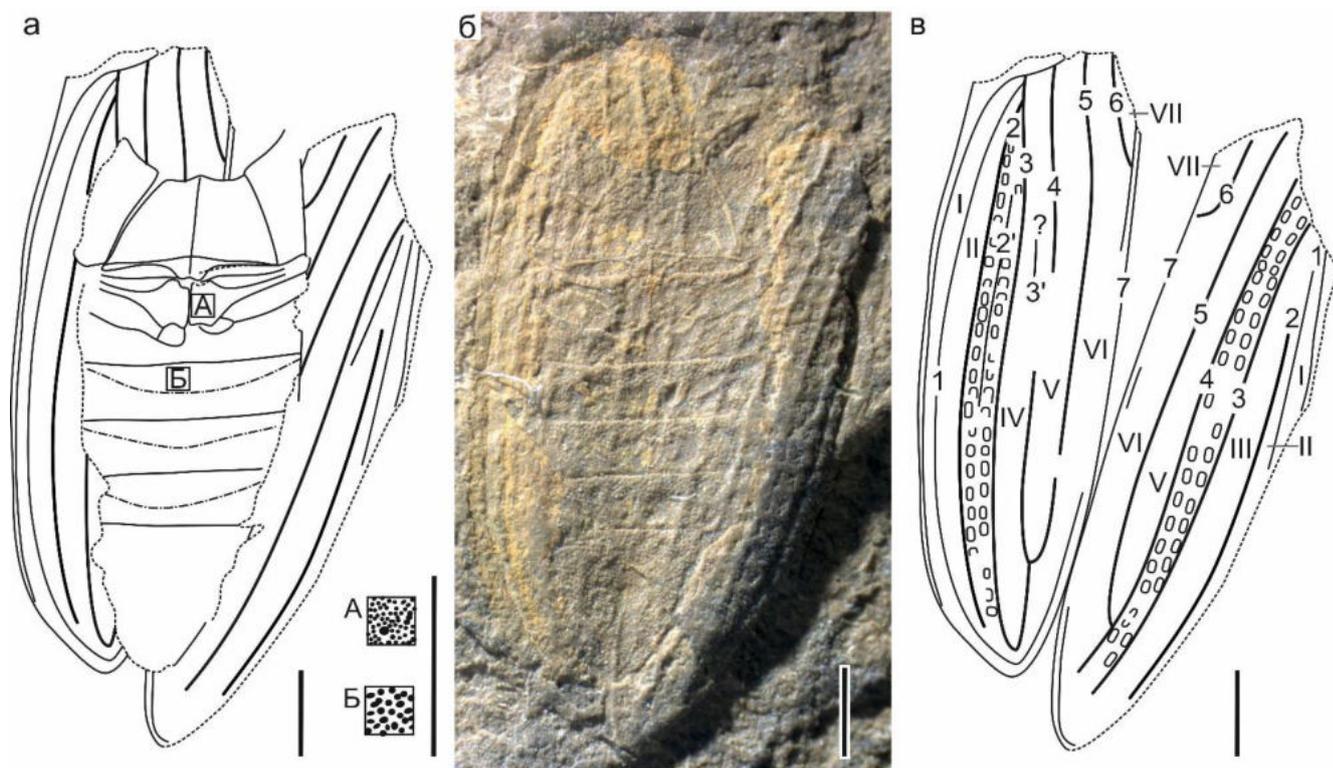


Рис. 79. *Rhabdocupes cellulosus*, голотип (ПИН, № 371/1689): а – рисунок с вентральной стороны; б – фото; в – рисунок с дорсальной стороны. Буквами А и Б подписаны области, где зарисованы и посчитаны бугорки на теле.

сужено к основанию, сужено назад с основания III стернита. Отношение длин стернитов у голотипа 1.8:1.2:1:1:2.8.

Конечности. Средние тазики смежные, слабопоперечные. Задние тазики поперечные, сильно сужаются кнаружи. Ширина задних тазиков превосходит их длину в 2.3 раза. Длина стернита I больше длины задних тазиков в 1.9 раз. Вертлуги подстилают задние тазики, продольно овальные. Заднее бедро расширяется к середине.

Размеры. Ширина жука 4.4, длина надкрылья 7.3-7.8, ширина надкрылья 2.2.

Сравнение. Отличается от остальных видов рода угловатой формой ячеек. Похож на *Rh. vitimensis* и *Rh. issykkulensis* относительно крупными задними тазиками, длина которых составляет чуть больше половины длины I стернита брюшка. По длине надкрылья и количеству ячеек в ряду похож на *Rh. vitimensis*, *Rh. oxurygus* и *Rh. tenuis*. Как и *Rh. vitimensis* имеет тело, покрытое двумя типами бугорков, в отличие от других видов рода, у которых тело покрыто одним типом бугорков, мелкие бугорки покрывают тело более плотно, чем у остальных видов. Кроме отмеченных выше отличий от *Rh. oxurygus* отличается отсутствием ячеек в эпиплевре, от *Rh. oxurygus* и *Rh. vitimensis* наличием ярко выраженной промежуточной жилки в поле III.

Замечание. В отличие от первоначального описания обновленное имеет более полную характеристику надкрылья: форму эпиплеврального края, эпиплевры надкрылья, наличия черных бугорков вокруг ячеек (макул), формы ячеек, их количества по отдельным полям, соотношения ширины эпиплевры в основании и на вершине и ширины надкрылья. Более точно описаны длины и соотношения длин метавентрита, задних тазиков и стернитов брюшка. Дана более полная характеристика рельефа тела жука с размерами бугорков и расстояниями между ними. Сделана детальная прорисовка образца со всеми жилками и полями надкрылья, обозначенными римскими и арабскими цифрами по порядку от эпиплеврального к шовному краю. Проведено сравнение со всеми видами рода, известными на момент переописания.

Материал. Голотип.

***Rhabdocupes issykkulensis* (Ponomarenko, 1969)**

Notocupes issykkulensis: Пономаренко, 1969: 94;

Zygadenia issykkulensis: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes issykkulensis: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia issykkulensis: Kirejtshuk, 2020: 45;

Rhabdocupes issykkulensis: Strelnikova, Yan, 2023: 14.

Голотип – ПИН, № 2384/404, отпечаток без головы, пронотума и большей части конечностей. Иссык-Куль (Согюты), Киргизия, Тонский р-он, южный берег оз. Иссык-Куль, урочище Согюты, нижняя юра, джилльская свита.

Диагноз. Метавентрит длинный, почти равен по длине и ширине. Абдомен явно сужен в основании.

Описание (рис. 80). Бугорки покровов гомономные, равномерно распределены по всему телу; в диаметре составляют примерно 0.02-0.03 мм. Расстояние между бугорками достигает 0.03 мм, что меньше диаметра самих бугорков. Плотность бугорков 734 буг/мм².

Надкрылья. Ячей на надкрыльях овальные, крупные, занимают явно больше половины расстояния между жилками. В поле I полный ряд ячеей, в остальных полях двойные ряды ячеей, во поле II около 23 ячеей, III – около 31 ячеей. Макулы есть, но сохранность не позволяет судить об их количестве. Отношение длины надкрылья к его ширине 3.8. Основные жилки явно отличаются от промежуточных. Жилки 1 и 2, возможно, имеют общее основание. Жилки 2 и 3 дугообразно изогнуты и повторяют форму эпиплевры. Жилки 4 и 5 сливаются примерно за 3 ячеей до вершины надкрылья. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, более или менее прямой. Эпиплевра широкая, сильно сужается в передней половине, в задней половине слегка сужается. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине 5. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 7. Вершина надкрылья притуплена.

Мезовентрит. Длина мезовентрита больше чем в два раза меньше длины метавентрита. По переднему краю просматривается вырезка для вкладывания передних тазиков.

Метавентрит сужается вперед в 1.8. Отношение ширины метавентрита на заднем крае к его длине – 1.1. Паракосальный шов не слит с задним краем метавентрита, то есть достигает его задних углов.

Абдомен. Брюшко в 2 раза длиннее суммарной длины мезо– и метавентритов. Рельеф стернитов брюшка неявный. На вогнутых частях II-IV стернитов брюшка видны вдавления. I-IV стерниты брюшка черепицеобразно налегают друг на друга. Брюшко немного сужено к основанию с конца I стернита, сужено назад с основания III стернита, на конце закругленное. Отношение длин стернитов 1.7:1:1:1:2.1. Отношение ширины последнего стернита к его длине – 1.2.

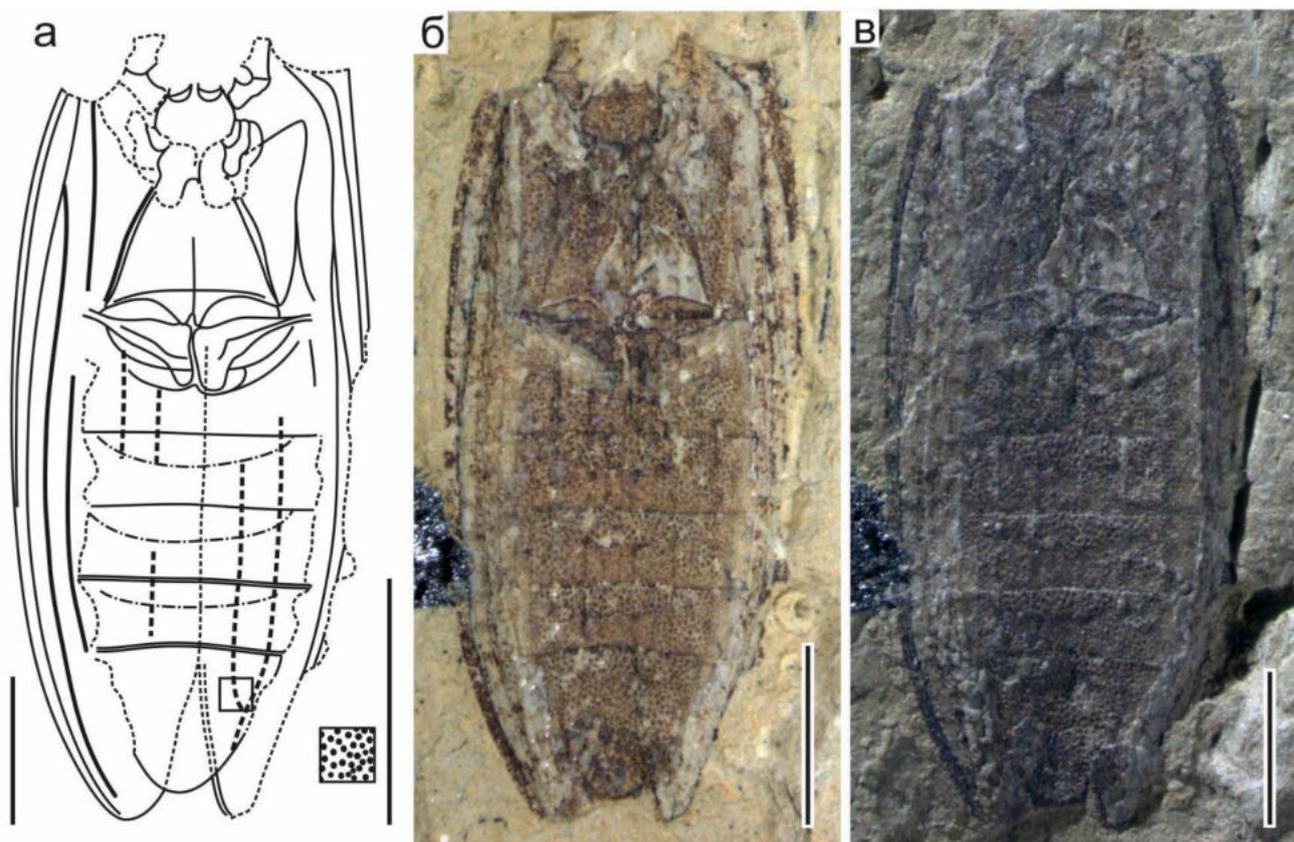


Рис. 80. *Rhabdocupes issykkulensis*, голотип (ПИН, № 358/605): а – рисунок; б – фото отпечатка, смоченного спиртом; в – фото сухого отпечатка.

Конечности. Средние тазики смежные, слабопоперечные с крупными треугольными трохантинами, выступающими у переднего внешнего края тазиков. Ширина задних тазиков превосходит их длину в 1.9 раза. Длина I стернита больше длины заднего тазика в 1.9. Вертлуги подстилают задние тазики, поперечно-овальные.

Размеры. Ширина жука 2.6, длина надкрылья 5, ширина надкрылья 1.3.

Сравнение. Метавентритом, равным по длине и ширине, похож на *Rh. laticella*, *Rh. rostratus* и *Rh. sogutensis*. По форме брюшка, явно суженной в основании, похож на *Rh. rostratus*. Похож на *Rh. cellulosus* и *Rh. vitimensis* длиной задних тазиков, которая составляет чуть больше половины длины I стернита брюшка. Мелкими размерами тела похож на виды *Rh. minor*, *Rh. tenuis* и *Rh. sogutensis*, но отличается от *Rh. minor* мелкими ячейками надкрылья, от *Rh. tenuis* слабо выраженными промежуточными жилками и более вытянутым метавентритом, от *Rh. sogutensis* большим количеством ячеек и паракоксальным швом, который достигает задних углов метавентрита.

Замечание. В отличие от первоначального описания, обновленное имеет характеристику эпиплеврального края, вершины надкрылья, эпиплевры, жилкования, размера ячеек и черных

бугорков вокруг ячей; размеры эпиплевры в основании надкрылья и на вершине, их отношения и отношение ширины надкрылья к эпиплевре; даны размеры бугорков, покрывающих тело и расстояние между ними. Все новые характеристики отражены на рисунке и подкрепляются цветными фотографиями хорошего качества.

Материал. Голотип.

***Rhabdocupes laticella* (Ponomarenko, 1969)**

Notocupes laticella: Пономаренко, 1969: 90;

Zygadenia laticella: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes laticella: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia laticella: Kirejtshuk, 2020: 46;

Rhabdocupes laticella: Strelnikova, Yan, 2023: 14.

Голотип – ПИН, № 2555/1663, почти полный отпечаток жука, местонахождение Джайляучо, Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-он, Джялоучо, средний–верхний триас, мадыгенская свита.

Диагноз. Тело густо покрыто бугорками одного типа. Антенны явно заходят за основание пронотума, с пятого по десятый антенномеры одинаковой длины, конечный длиннее каждого предыдущего. Основание антенн прикрыто супраокулярным бугром (P1). Основные жилки слабо отличаются от промежуточных, на надкрылье не больше 24 ячей в ряду. Передние тазики расположены в центральной части пронотума, интеркоксальный отросток пронотума нависает над соприкасающимися тазиками. Метавентрит длинный, равен в длину и ширину. Задние тазики короткие, их длина составляет меньше половины длины I стернита брюшка.

Описание (из Strelnikova, Yan, 2023a; рис. 81-83). Отношение длины тела к длине головы 5.2-5.7. Тело равномерно покрыто бугорками одного типа. Размер бугорков 0.02-0.03 мм, расстояние между ними 0.01-0.03. Плотность бугорков 380 буг/мм².

Голова. Глаза сближены с мандибулами или расстояние между ними на много меньше продольного диаметра глаза, длина головы за глазами в 1.6-1.7 больше продольного диаметра глаза. Голова не сужается сзади и лишь немного сужается перед глазами. Мандибулы крупные, трехзубчатые, выступают вперед, более или менее прямые, лишь на конце скошены внутрь (рис. 81 — розовая заливка). Клипео-лабрум сильно выступает вперед, округло-конической формы (рис. 81, б; рис. 82, е, cl-lab). Глаза крупные, латеральные, немного выступают по бокам головы, их продольный диаметр составляет 0.5, поперечный 0.2-0.3, отношение ширины головы без глаз

к диаметру глаза 4-4.3. Антенны нитевидные, отходят непосредственно перед глазами латерально, заходят за основание пронотума. Скапус вздутый, в три раза больше второго антенномера, немного больше третьего, равен четвертому, остальные примерно одинаковой длины, последний антенномер немного длиннее предыдущих, антенномеры с третьего по шестой на концах немного расширены, остальные палочковидные. Длина скапуса в полтора раза больше его ширины. Основание антенн сверху прикрыто супраантеннальным бугром. На голове определяются все три пары бугров (P1, P2, P3), бугры образуют два продольных валика на голове.

Пронотум поперечный, вперед почти не сужен, так что его передние углы далеко отстоят от головы. Отношение ширины пронотума к ширине головы 1.6. Передний край пронотума не вырезан. Передние углы немного оттянуты вперед. Задние углы притуплены, задний край плавно закруглен. Боковые края цельные. На дорсальной стороне два крупных овальных или бобовидных бугра, которые тянутся вдоль всего пронотума.

Простернум. Нотоплевральный шов в центральной части прямой, в передней трети скошен наружу. Плевростернальный шов прямой на всем протяжении. Проплевра одинаковой ширины по всей своей длине.

Надкрылье. Отношение ширины надкрылий к ширине пронотума 1.7. Основание надкрылья прямое, плечо прямое, не выступает, эпиплевральный край в передней трети более или менее прямой, немного изогнут внутрь, далее дугообразно изогнут к вершине надкрылья, вершина надкрылья притуплена. Ширина эпиплевры в центральной части надкрылья в 13-18 раз меньше ширины надкрылья. Основные жилки слабо отличаются от промежуточных. Две внутренние основные жилки сливаются перед впадением в вершину надкрылья за 3 ячей до вершины, две внешние жилки свободно впадают в вершину надкрылья. Ячей надкрылий крупные, округлые, занимают больше половины расстояния между жилками. В поле I ячей есть, в поле II около 23 ячеек, III – около 24 ячеек, IV – 23-24 ячеек, V – около 18 ячеек, VI – 18-21 ячеек. Макулы вокруг бугорков имеются, их количество на вершине надкрылья достигает 5-6, в центральной части надкрылья 7-8.

Мезовентрит немного длиннее средних тазиков. По переднему краю просматривается вырезка для вкладывания передних тазиков (рис. 81, б; рис. 82, б; рис. 83, в, рг.ге).

Метавентрит по длине почти равен пронотуму, его поперечный шов отчетливый, продольный малозаметный. Паракоксальный шов не сливается с задним краем метавентрита, достигает его задних углов. Отношение ширины на заднем крае по отношению к переднему 1.9.

Абдомен. Сужается назад с основания III стернита, вперед с основания I стернита. Стерниты брюшка немного черепицеобразно налегают друг на друга, с вдавлением вдоль переднего края

II-IV стернитов, отношение длин стернитов брюшка 1.7-2:1:1:1:1.6-1.7. Вершина притуплена, с ямкой посередине.

Конечности. Передние тазики соприкасающиеся, слабопоперечные, крупные, расположены в средней части провентрита, в три раза короче пронотума, с оттянутыми трохантинами. Над ними предположительно нависает интеркоксальный отросток пронотума (intercoxal process), который не заходит за тазики (рис. 82, б, in.sx.p). Переднее бедро лишь немного выступает за границы пронотума. Первые два членика передних лапок одинаковой длины, три последующие короче их. Средние тазики смежные, слабопоперечные, с выступающим трохантином, частично перекрывается интеркоксальным отростком мезонотума (рис. 82, б), который лишь немного заходит за середину среднего таза. Отношение длины I стернита брюшка к длине заднего таза 2-3.

Размеры.

	Длина жука	Ширина жука	Длина надкрылья	Ширина надкрылья
Голотип ПИН, № 2555/1663	11	4.4	7.7	2.2
Паратип ПИН, № 2240/6	13.4	4.4	9.8	1.7
Паратип ПИН, № 2240/71	12.9	3.7	9.3	1.9
Паратип ПИН, № 2240/74	14.6*	-	-	-
Паратип ПИН, № 2555/1662	10.7	-	-	-
Экз. ПИН, № 2555/1686	11.1	3.6	8.7	1.8

*Здесь и далее, если не сказано обратное, дана примерная длина жука из-за неполноты сохранности образца.

Сравнение. Похож на *Rh. tenuis* рельефом головы, передними тазиками, удаленными от заднего края простернума, ярко выраженными промежуточными жилками, но отличается от него наличием более крупных ячеек надкрылий. Похож на *Rh. tenuis*, *Rh. rostratus*, *Rh. longus* и *Rh. охуругус* короткими задними тазиками, длина которых составляет чуть меньше половины длины I стернита брюшка. Крупными ячейками надкрылья похож на *Rh. vitimensis*, *Rh. minor* и *Rh. longus*, похож на *Rh. minor* и *Rh. longus* промежуточными жилками, которые слабо отличаются от основных, но отличается от них более мелкими бугорками тела, от *Rh. longus* также отличается меньшим количеством ячеек в ряду. Кроме отмеченных выше отличий от *Rh. vitimensis* отличается

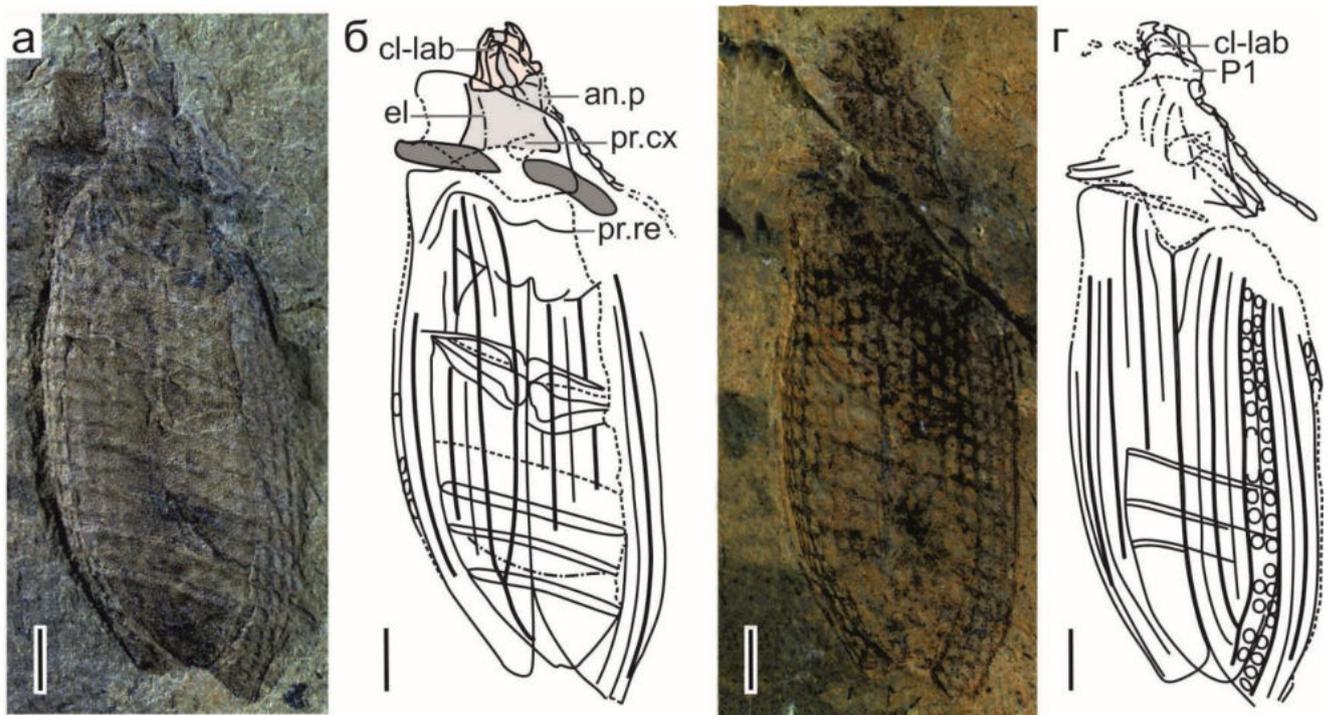


Рис. 81. *Rhabdocupes laticella*, голотип (ПИН, № 2555/1663): а – фото прямого отпечатка; б – рисунок прямого отпечатка; в – фото обратного отпечатка; г – рисунок обратного отпечатка (в–г отоброжены зеркально). Условные обозначения: an.p – антенальная ямка; cl-lab – клипеолабрум; el – дорсальный бугор пронотума; pr.cx – передний тазик; pr.re – вырезки для вкладывания передних тазиков. Розовым закрашены мандибулы, светло серым — голова, темно серым — бедра передних ног.

гомономными бугорками, которые расположены на теле более разреженно, наличием ячей в эпиплевре, удаленными от заднего края простернума передними тазиками и короткими задними тазиками, длина которых составляет чуть меньше половины длины I стернита брюшка. Промежуточными жилками, которые слабо отличаются от основных, похож на *Rh. baculatus*, но отличается от него более крупными ячейками надкрылья, их меньшим количеством в ряду, меньшими размерами тела и более мелкими бугорками.

Замечание. Для вида характерны передние тазики, расположенные в центральной части провентрита, что характерно только для древних Archostemata, семейств Tshekardocoleidae, Rhombocoleidae и Permocupedidae. Но ровные сдвоенные ряды ячей с почти параллельными жилками не позволяют отнести исследованных жуков в эти три семейства, а определяют их в Cupedidae *sensu lato*. Похоже, это единственный вид среди жуков, которые входили в состав этого семейства до его разделения (Lawrence, 1999; Li et al., 2023a) с тазиками подобного строения. У вида *Rh. tenuis* передние тазики тоже удалены от заднего края простернума, но расположены каудальнее.

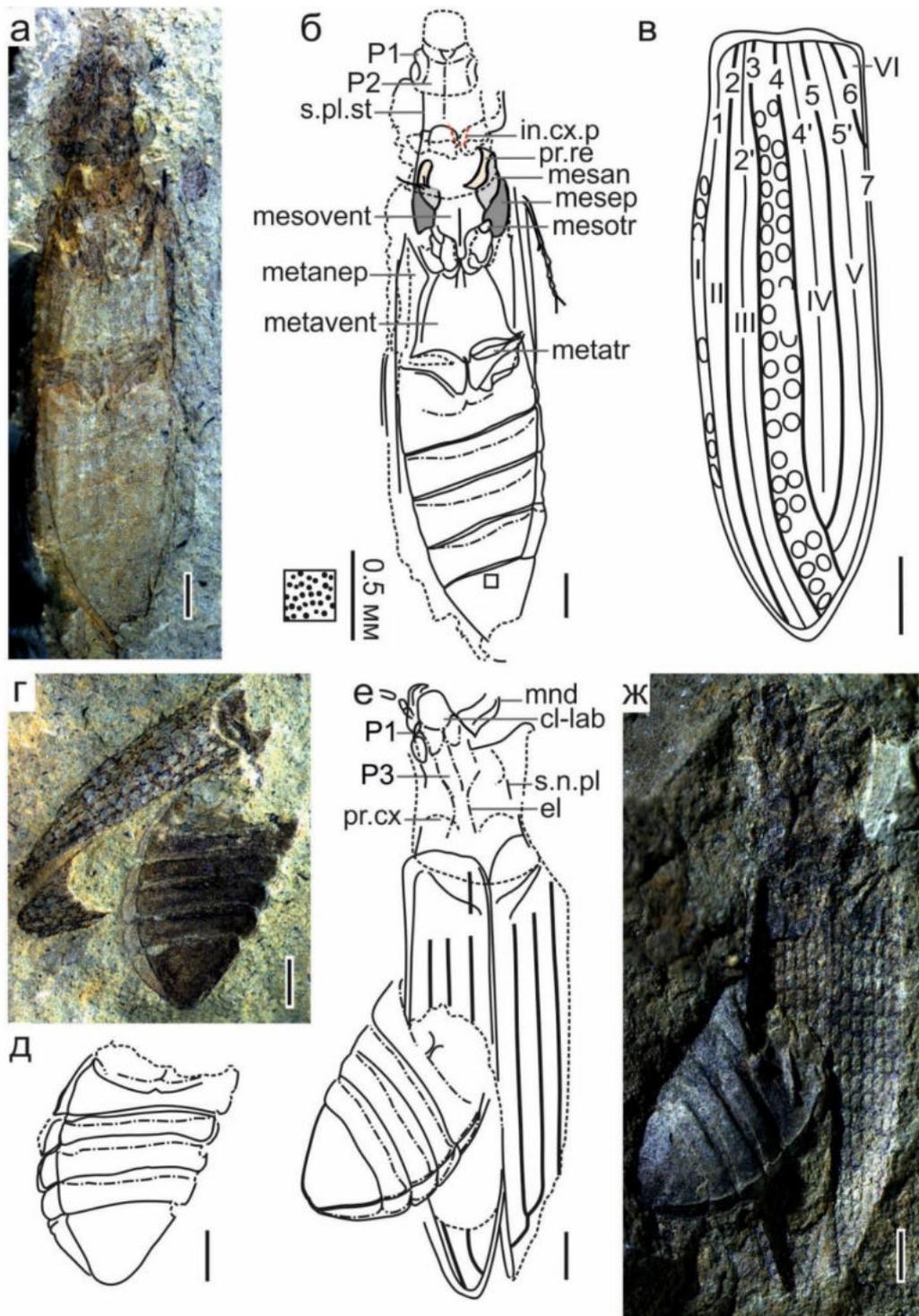


Рис. 82. *Rhabdocupes laticella*, паратип (ПИН, №№ 2240/71, 74): а – фото прямого отпечатка экз. ПИН, № 2240/74, смоченного спиртом; б – рисунок прямого отпечатка экз. ПИН, № 2240/74; в – схема надкрылья; г – фото обратного отпечатка экз. ПИН, № 2240/71, смоченного спиртом; д – рисунок обратного отпечатка экз. ПИН, № 2240/71; е – рисунок прямого отпечатка экз. ПИН, № 2240/71; ж – фото прямого отпечатка экз. ПИН, № 2240/71. Условные обозначения: in.cx.p – интеркоксальный отросток пронотума; mesan – мезанэпистерн; mesep – мезэпимер; mesotr – мезотрохантин; mesovent – мезовентрит; metanep – метанэпимер; metatr – метатрохантин; metavent – метавентрит; mnd – мандибулы.

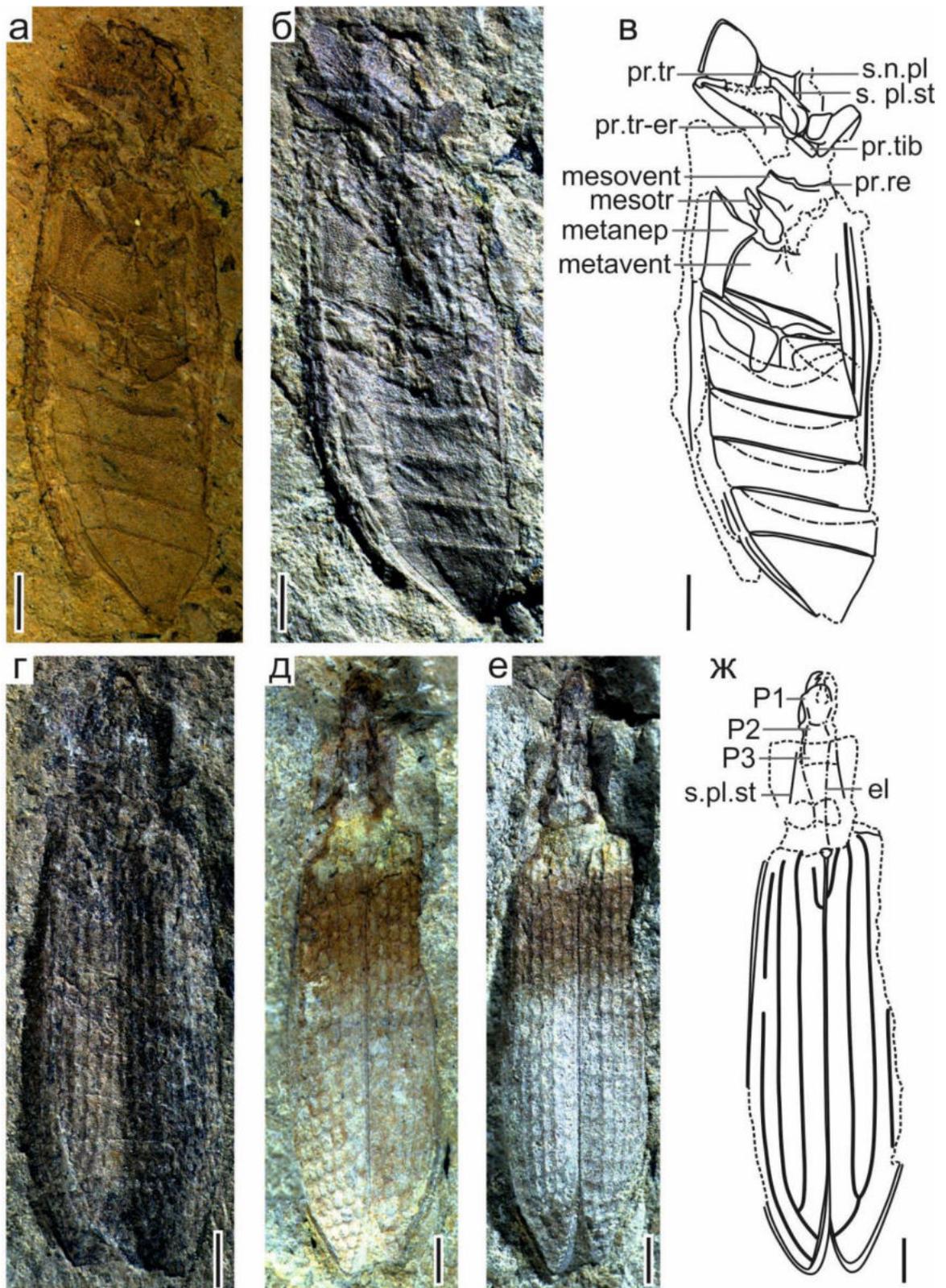


Рис. 83. *Rhabdocupes laticella*, паратипы ПИН, №№ 2555/1662, 1686, 2240/6: а–в – экз. ПИН, № 2555/1662: а – фото отпечатка, смоченного спиртом, б – фото сухого отпечатка, в – рисунок; г – фото сухого отпечатка экз. ПИН, № 2555/1686; д–ж – экз. ПИН, № 2240/6: д – фото отпечатка, смоченного спиртом, е – фото сухого отпечатка, ж – рисунок. Условные обозначения: pr.tr – протрохантин; pr.tr-er – передний вертлуг; pr.tib – передняя голень.

Интеркоксальный отросток пронотума был указан ранее на образцах из Китая (например, *N. alienus* (Tan et Ren, 2006)) и Южной Кореи (*B. premeris* (Lee et al., 2022)), но среди образцов из коллекций ПИН РАН это единственный образец, на котором удалось рассмотреть данную структуру. На рисунках в упомянутых статьях видно, что интеркоксальный отросток пронотума разделяет тазики. Однако, на образце из ПИН видно, что он нависает над смежными тазиками, которые и характерны для исследованных из ПИН видов.

Посмертная деформация образцов не позволяет достоверно определить отношения длины и ширины частей тела.

В отличие от первоначального описания в предлагаемом более подробно рассматриваются покровы тела и рельеф головы, описаны швы на простернуме, более подробно дана характеристика надкрылья, дана несколько отличающаяся более подробная характеристика головы. Описание сделано с учетом признаков всей типовой серии, состоящей из шести образцов. Для пяти из них сделаны подробные рисунки, составлена общая схема надкрылья вида.

Экз. ПИН, № 2555/1686 не был отмечен при первоначальном описании вида, это новый образец вида, дополнивший его морфологическую характеристику.

Материал. Голотип и жуки без антенн и большей части ног (экз. ПИН, №№ 2555/1662, 1686, 2240/6, 71, 74).

***Rhabdocupes oxurygus* (Ponomarenko, 1969)**

Notocupes oxurygus: Пономаренко, 1969: 91;

Zygadenia oxuryga: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes oxurygus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia oxuryga: Kirejtshuk, 2020: 46;

Rhabdocupes oxurygus: Strelnikova, Yan, 2023: 14.

Голотип – ПИН, № 1240/6, отпечаток жука без головы, пронотума и большей части конечностей, Кетмень, Уйгурский р-он, Кетменские горы, ключ Кызыл-Там, формация Колдзат, триас.

Диагноз. Количество ячеек на надкрылье может достигать 32. Ячейки в дистальной части надкрылья округлые, в эпиплевре более вытянутые, чем в остальной части надкрылья. Основание поля IV несколько расширено и несет не двойные, а тройные ряды ячеек. Паракоксальный шов сливается с задним краем метавентрита. Задние тазики короткие, их длина меньше половины

длины I стернита брюшка. Брюшко в центральной части прямое, сужается назад лишь с основания IV стернита. На II-IV стернитах брюшка по переднему и заднему краю, на I стерните вдоль заднего края и на последнем стерните вдоль переднего края просматриваются вдавления. Последний стернит брюшка равен в длину и ширину. Центральной вырезки на вершине брюшка нет.

Описание (из Strelnikova, Yan, 2021; рис. 84-85). Покровные бугорки крупные, округлые, равномерно распределены по всему телу; в диаметре составляют примерно 0.03. Расстояние между бугорками не более 0.02, что меньше диаметра бугорков. Плотность бугорков составляет 550 буг/мм².

Надкрылья. Ячей на надкрыльях овальные, в задней части надкрылья более круглые, в эпиплевре более крупные, чем в остальной части надкрылья. В поле I полный одинарный ряд ячеек, в остальных полях двойные ряды ячеек, в поле I – 29 ячеек, II – 25 ячеек, III – 30 ячеек, IV – 32 ячеек, V – 23 ячеек, VI – 27 ячеек, VII – 0-2 ячеек. Основание поля IV расширено и там появляются дополнительные ячейки, так что они не сдвоены, а собраны по три. Темные бугорки (макулы) вокруг ячеек есть. Их количество варьирует от 4-5 на переднем и заднем краях надкрылья до 7-8 в его центральной части. У более крупных ячеек эпиплевры и центральной части надкрылья количество макул больше, чем у ячеек базальной части и вершины. В основании полей III и IV количество макул 4-5. Ячейки среднего размера, занимают больше половины расстояния между жилками, но явно не доходят до границ полей. Основные жилки явно отличаются от промежуточных. Жилка 2 прямая, впадает в жилку 1 за семь ячеек до вершины. Жилка 3 в центральной части прямая, на краях изогнута. Жилки 4 и 5 сливаются за 3 ячейки до вершины надкрылья. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, по всей своей длине плавно не сильно изогнут. Эпиплевро широкая, немного сужается в передней трети, далее не сужается. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине равно 1.5. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры равно 8.4. Основание надкрылья прямое, плечо угловатое, но не выступает. Вершина надкрылья притуплена, не оттянута назад.

Метавентрит. Отношение ширины метавентрита на заднем крае по отношению к его ширине на переднем крае 1.9. Паракоксальный шов не слит с задним краем метавентрита, достигает его задних краев.

Абдомен. Рельеф стернитов брюшка не явно выражен. На II-IV стернитах брюшка по переднему и заднему краю просматриваются вдавления. I-IV стерниты брюшка черепацеобразно налегают друг на друга. Брюшко не сужено к основанию, сужено назад с основания IV стернита, на конце острое. Отношение длин стернитов 1.6:1.1:1.1:2.4.

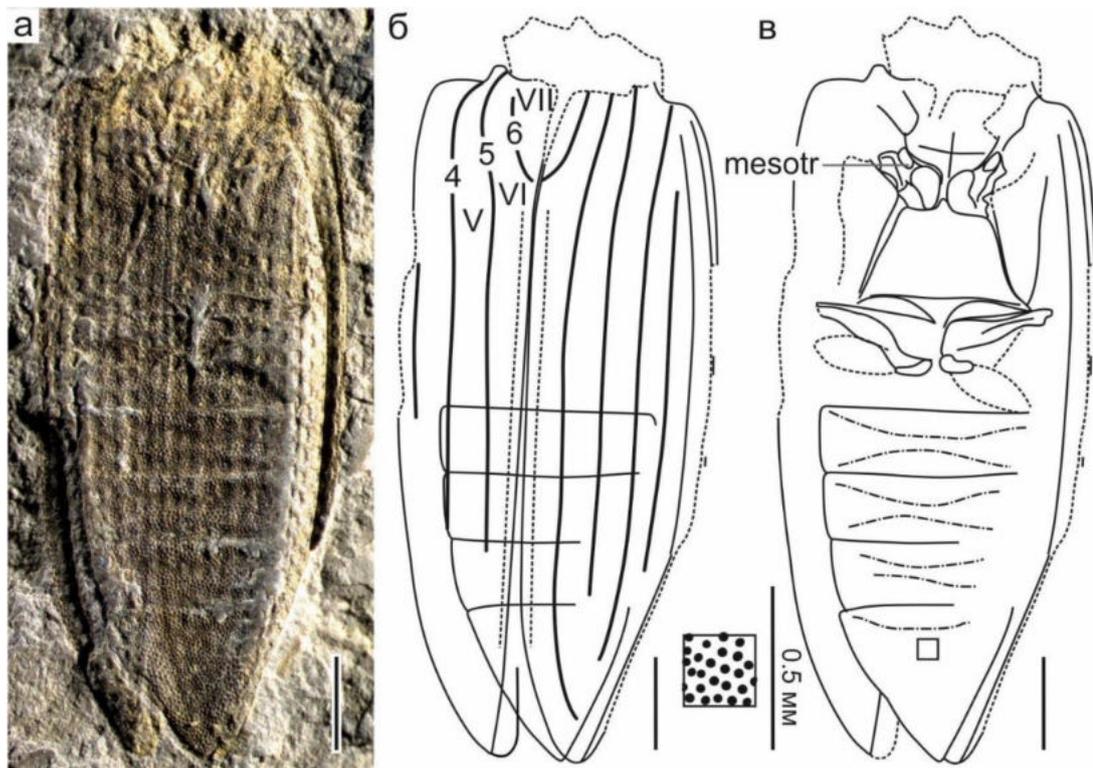


Рис. 84. *Rhabdocupes oxurygus* (экз. ПИН, № 1240/6), прямой отпечаток голотипа: а – фото сухого образца; б – рисунок с дорсальной стороны; в – рисунок с вентральной стороны. Квадратом здесь и далее обозначена область с прорисованными кутикулярными бугорками. Условные обозначения: mesotr – мезотрохантин.

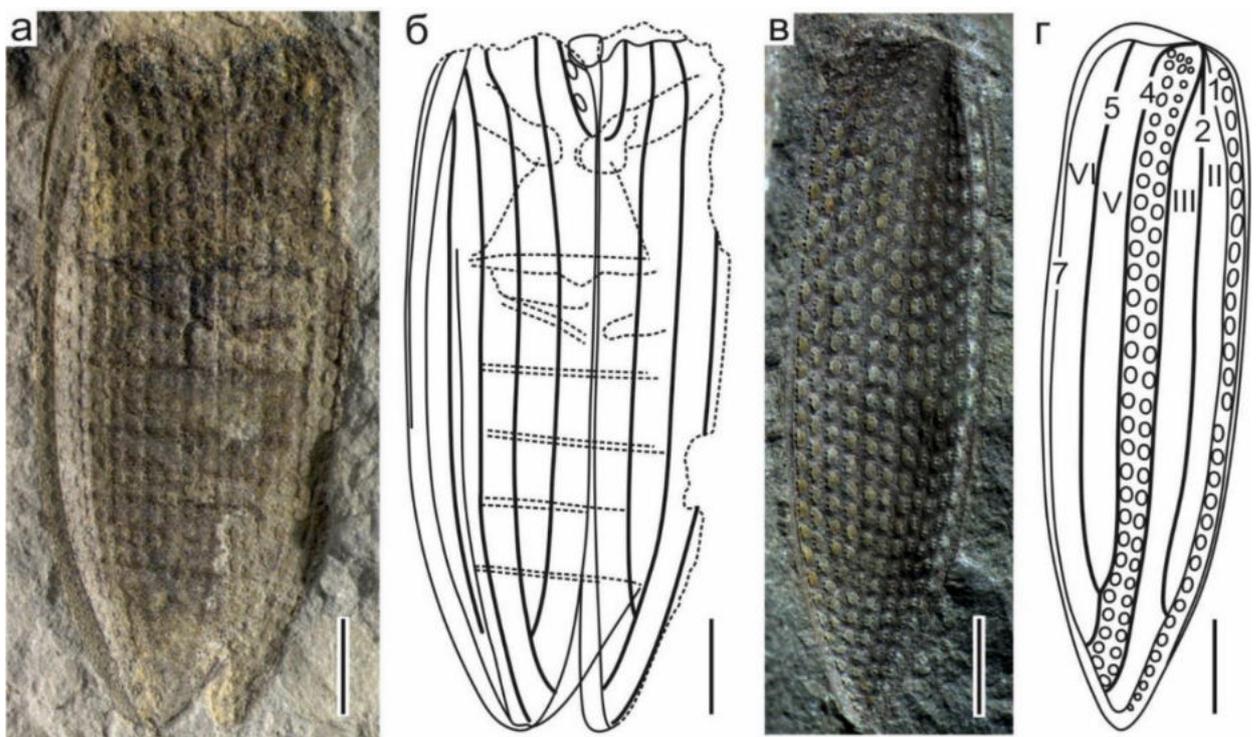


Рис. 85. *Rhabdocupes oxurygus* (экз. ПИН, № 1240/6), обратный отпечаток голотипа, и паратип (ПИН, № 1361/128): а – фото голотипа под спиртом; б – рисунок голотипа; в – фото паратипа; г – рисунок паратипа.

Конечности. Средние тазики немного расставленные, слабопоперечные с выемками по внешнему краю.

Размеры. Голотип (ПИН, № 1240/6): ширина жука примерно 3.8, длина надкрылья 7.2-7.3, ширина надкрылья 1.9.

Паратип (ПИН, № 1361/128): длина надкрылья 7.4, ширина надкрылья 2.

Сравнение. Похож на *Rh. rostratus* рельефом брюшка, вдавлениями вдоль передних и задних краях стернитов, скульптурой покровов тела (тело покрыто бугорками среднего размера), острой вершиной брюшка без центральной вырезки, формой и количеством ячеек в ряду на надкрылье, отношением длин последнего и предпоследнего стернитов брюшка и формой метавентрита, но отличается от этого вида более узкой эпиплеврой, чуть более крупными ячейками и паракоксальным швом, который не достигает задних углов метавентрита. Похож на все остальные триасовые виды (*Rh. laticella*, *Rh. tenuis* и *Rh. rostratus*) короткими задними тазиками, которые по длине составляют чуть меньше половины длины I стернита брюшка, похож на *Rh. laticella* и *Rh. tenuis* формой паракоксального шва, но отличается от этих видов отсутствием ярко выраженных промежуточных жилок, рельефом брюшка, от *Rh. laticella* более мелкими, а от *Rh. tenuis* более крупными ячейками надкрылья, от *Rh. laticella* большим количеством ячеек в ряду. Размерами похож на виды *Rh. laticella*, *Rh. vitimensis* и *Rh. cellulosus*, но отличается от этих видов рельефом брюшка, размерами и формой ячеек в ряду на надкрылье, от *Rh. vitimensis* и *Rh. cellulosus* гомономными бугорками, покрывающими тело и наличием ячеек в эпиплевре, от *Rh. cellulosus* – отсутствием видимой промежуточной жилки в поле III.

Замечание. В отличие от первоначального описания, обновленное имеет более полную характеристику надкрылья: форму эпиплеврального края, основания, плеча, вершины, эпиплевры надкрылья, наличие макул, размер ячеек, их форма, количество в отдельных полях, соотношение ширины эпиплевры в основании и на вершине и ширины надкрылья, дана более точная схема жилкования надкрылья. Описана специфика рельефа жука – форма и размер бугорков, их распределение по телу. Даны более точные соотношения длин стернитов брюшка. Проведено полное сравнение исследованного вида с остальными, описанными из коллекций ПИН. Сделаны более полная прорисовка голотипа и детальная прорисовка паратипа, который ранее лишь упоминался в описании, но не был представлен в иллюстрациях.

На голотипе часть правого надкрылья, скорее всего, деформировалось при захоронении, поэтому между шовным краем надкрылья и пятой жилкой просматривается еще одна линия, вероятно, линия перегиба надкрылья.

В первоначальном описании ошибочно указан номер голотипа ПИН, № 1240/616. В настоящей работе номер изменен на верный.

Материал. Голотип и прямой и обратный отпечатки изолированного надкрылья отличной сохранности из того же местонахождения (экз. ПИН, № 1361/128).

***Rhabdocupes rostratus* (Ponomarenko, 1969)**

Notocupes rostratus: Пономаренко, 1969: 90;

Zygadenia rostrata: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes rostratus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia rostrata: Kirejtshuk, 2020: 46;

Rhabdocupes rostratus: Strelnikova, Yan, 2023: 14.

Голотип – ПИН, № 2555/1664, отпечаток почти полного жука, Джайляучо, Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-он, средний-верхний триас, мадыгенская свита.

Диагноз. Антенны не достигают основания пронотума. С четвертого по восьмой антенномеры одинаковой длины. Голова перед глазами сильно вытянута вперед. В надкрылье до 32 ячеек в ряду. Метавентрит длинный, равен по длине и ширине. Стерниты брюшка имеют вдавления вдоль передних и задних краев. Абдомен явно сужен в основании. Вершина брюшка без центральной вырезки. I стернит в 2-2.4 длиннее II. Длина задних тазиков составляет меньше половины длины I стернита брюшка.

Описание (рис. 86-87). Покровные бугорки равномерно распределены по всему телу; в диаметре составляют примерно 0.03-0.04, расстояние между бугорками достигает 0.03, что меньше диаметра самих бугорков. Плотность бугорков 346 буг/мм².

Голова продольная, отношение длины тела к длине головы – 5.8-6. Длина головы в 3 раза больше ее ширины. Голова перед и за глазами не сужена, шеевидная перетяжка не выражена. Длина головы перед глазами в 1.5 раза больше продольного диаметра глаз, за глазами немного меньше его. Глаза крупные, выступают по бокам головы, значение диаметра глаз вдоль головы составляет 0.4-0.5, поперек головы – 0.2. Отношение ширины головы без глаз к значению диаметра глаза составляет 3.7-4.6. Бугры на голове плохо различимы, слабо просматриваются округлые бугры P1 и P2. Голова перед глазами сильно вытянута вперед, клипео-лабрум округлый, мандибулы в основной части прямые, на вершине плавно закруглены, предположительно с тремя зубцами на конце. Антенны примыкают непосредственно по бокам от

мандибул, их основание сверху прикрыто теменным килем. Скапус вздутый, в 2 раза шире остальных антенномеров, в 1.7 длиннее второго антенномера, в 1.3 – третьего, с четвертого по восьмой антенномеры короче трех базальных и примерно равны друг другу. Антенны явно не достигают основания пронотума.

Пронотум. Поперечный, немного сужается вперед и назад. Наибольшая ширина пронотума в средней части. Задние углы плавно закруглены, боковые края цельные, плавно закруглены по всей длине. Передний край пронотума не вырезан, передние края лишь немного оттянуты. Диск пронотума с вытянутыми овальными буграми, разделенными продольной бороздой.

Простернум. Нотоплевральный шов прямой, немного скошен наружу в задней половине.

Надкрылья. Ячей на надкрыльях овальные, одинаковые во всех полях. В поле I полный ряд ячеек, в остальных полях двойные ряды ячеек, в поле III – 32 ячеек, IV – порядка 30-32 ячеек, V – около 24-25 ячеек, VI – около 30 ячеек. Макулы имеются, их количество варьирует от 6 до 7. Ячей крупные, занимают явно больше половины расстояния между жилками и почти доходят до границ полей. Надкрылье не длиннее брюшка. Основные жилки явно отличаются от промежуточных. Жилки 2 и 3, прямые и лишь в задней части немного плавно скошены внутрь, свободно впадают в вершину надкрылья. Жилки 4 и 5 сливаются за 3 ячей до вершины надкрылья. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, в передней половине прямой, в задней – скошен внутрь. Эпиплевра широкая, довольно сильно плавно сужается по всей своей длине. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине равно 5. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры равно 4.5. Основание надкрылья прямое, плечо покатое, не выступает. Вершина надкрылья закруглена, не оттянута назад.

Метавентрит. Отношение длины метавентрита на заднем крае по отношению к переднему 3.2.

Абдомен. Рельеф стернитов брюшка выражен слабо. Просматриваются поперечные вдавления по переднему краю II–IV стернитов и по заднему их краю в виде двух больших парных пятен. На конце последнего стернита брюшка по центру продольная неглубокая борозда (рис. 86, в). Стерниты брюшка I–IV черепицеобразно налегают друг на друга. Брюшко сужено к основанию с конца II стернита, сужено назад с основания III стернита, на конце острое. Отношение длин стернитов 2-2.4:1:1:1:2-2.5.

Конечности. Передние тазики слабопоперечные, соприкасающиеся, за ними просматриваются открытые тазиковые впадины (рис. 87, г, сx.cv). Передние бедра немного расширяются в центральной части. Средние тазики смежные, слабопоперечные, немного

сужающиеся в задней части. Задние тазики поперечные, сильно сужаются кнаружи, их длина составляет половину длины I стернита брюшка.

Размеры. Голотип (ПИН, № 2555/1664): длина жука 10.9, ширина жука 3.8, длина надкрылья 6.3-7.3, ширина надкрылья 1.9.

Паратип (ПИН, № 2240/66): длина жука 10.5, длина надкрылья 7.3-7.7.

Сравнение. Похож на *Rh. oxurugus* рельефом брюшка, вдавлениями вдоль передних и задних краях стернитов, покровами тела, тело покрыто бугорками среднего размера, острой вершиной брюшка без центральной вырезки, формой и количеством ячеек в ряду на надкрылье, отношением длин последнего и предпоследнего стернитов брюшка и формой метавентрита, но отличается от этого вида более широкой эпиплеврой, чуть более мелкими ячейками и паракоксальным швом, который достигает задних углов метавентрита. Похож на *Rh. laticella*, *Rh. oxurugus* и *Rh. tenuis* короткими задними тазиками, длина которых составляет чуть меньше половины длины I стернита брюшка. Метавентритом, равным по длине и ширине, похож на *Rh. laticella*, *Rh. issykulensis* и *Rh. sogutensis*. По форме брюшка, явно суженной в основании, похож на *Rh. issykulensis*. Кроме отмеченных выше отличий от *Rh. laticella* и *Rh. tenuis* отличается отсутствием ярко выраженных промежуточных жилок и чуть более широкой эпиплеврой, от

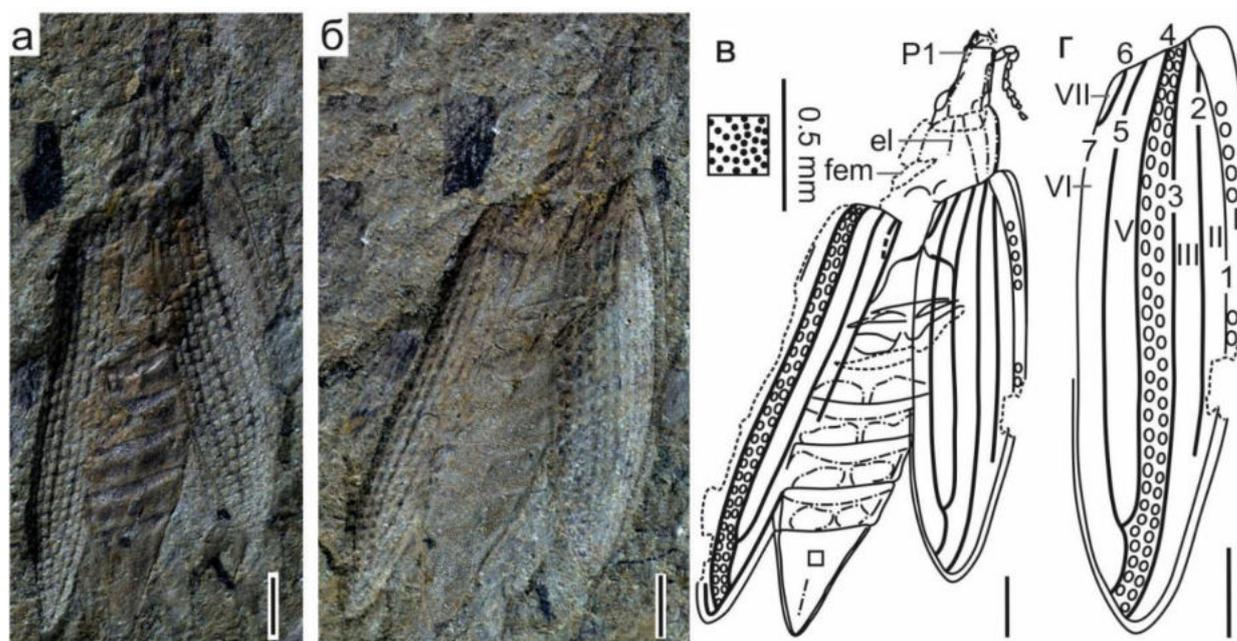


Рис. 86. *Rhabdocupes rostratus*, голотип (ПИН, № 2555/1664): а – зеркально отображенное фото обратного отпечатка; б – фото прямого отпечатка; в – рисунок прямого отпечатка; г – общая схема надкрылья. Условные обозначения: fem – бедро.

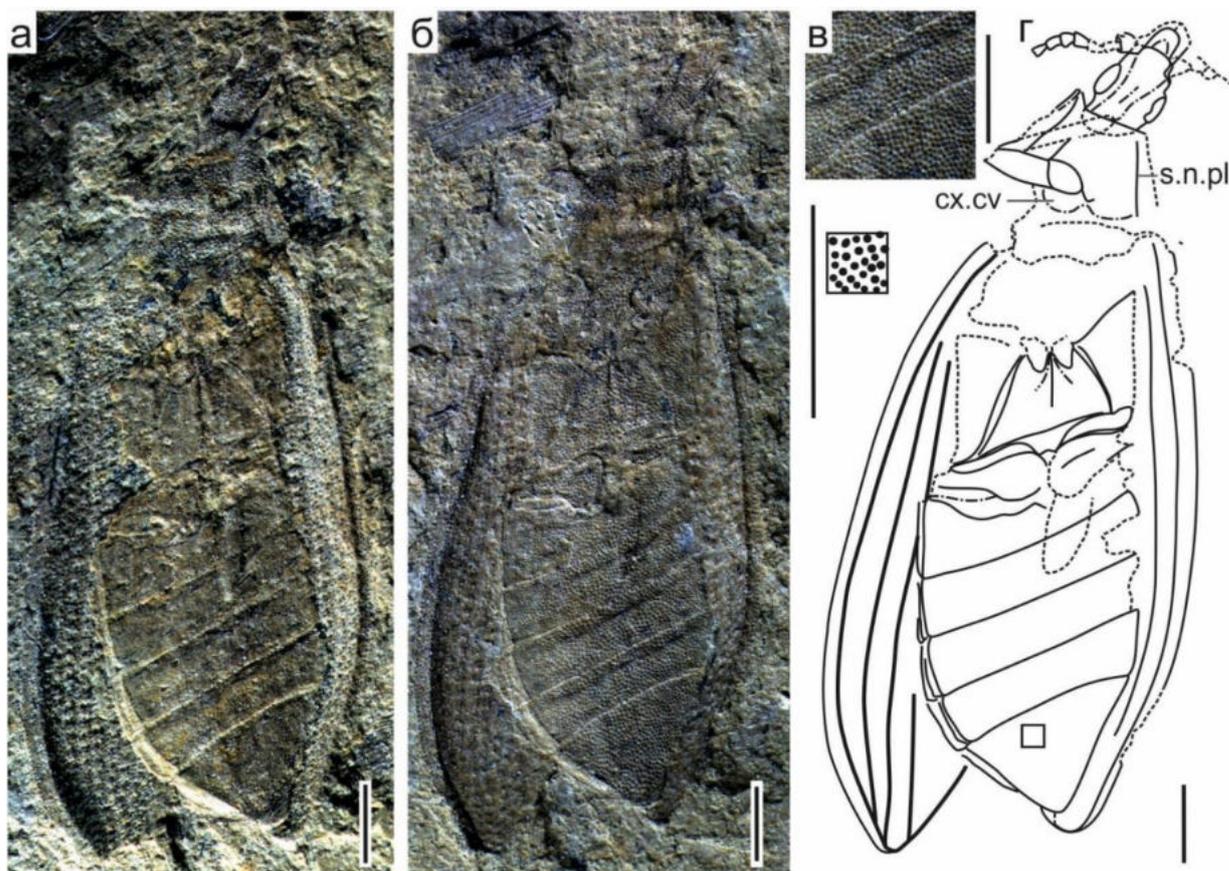


Рис. 87. *Rhabdocupes rostratus*, паратип (ПИН, № 2240/66): а – зеркально отображенное фото обратного отпечатка; б – фото прямого отпечатка; в – бугорки на теле; г – рисунок прямого отпечатка. Условные обозначения: cx.cv – тазиковые впадины.

Rh. tenuis наличием ячей в эпиплевре, от *Rh. laticella* существенно более мелкими и многочисленными ячейками надкрылья; от *Rh. issykulensis* отличается более мелкими и редкими бугорками, покрывающими тело и более широкой эпиплеврой с ячейками; от *Rh. sogutensis* не слитыми с задним краем метавентрита паракоксальным швом и большим количеством ячеек в ряду.

Замечание. В отличие от первоначального описания, обновленное имеет более полные характеристики рельефа тела, головы, формы надкрылья и жилкования. Даны соотношения всех длин стернитов брюшка и промеры всех возможных частей тела (длины, ширины на заднем крае, ширины на переднем крае метавентрита, длины и ширины головы, размера глаз, размер бугорков на теле) обоих экземпляров.

Материал. Голотип и паратип, который представлен прямым и обратным отпечатками почти полного жука с частично сохранившимися конечностями, из того же местонахождения (экз. ПИН, № 2240/66).

***Rhabdocupes sogutensis* (Ponomarenko, 1969)**

Notocupes sogutensis: Пономаренко, 1969: 95;

Zygodenia sogutensis: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes sogutensis: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygodenia sogutensis: Kirejtshuk, 2020: 46;

Rhabdocupes sogutensis: Strelnikova, Yan, 2023: 14.

Голотип – ПИН, № 371/751, отпечаток жука без головы, проторакса и большей части конечностей, Средняя Азия, Иссык-Куль, нижняя юра.

Диагноз. Метавентрит длинный, почти равен по длине и ширине.

Описание (рис. 88). Бугорки на стернитах брюшка гомономные, густо покрывают тело. Размер бугорков 0.02-0.04, расстояние между ними 0.02-0.03, плотность бугорков 540 буг/мм².

Надкрылья. Ячей округлые, мелкие, в ряду 25-27 ячеей, вокруг ячеей просматриваются макулы. Эпиплевра без ячеей. Длина надкрылья в 3.6 больше ширины. Жилки 4 и 5 сливаются за 3 ячеей до вершины. Эпиплевральный край на всем протяжении более или менее прямой, эпиплевра широкая, немного сужается в передней трети, основание надкрылья прямое, плечо притуплено, не выражено, вершина надкрылья острая, но не оттянута назад.

Мезовентрит в 2.4 короче метавентрита, его поперечный шов посередине прерван.

Метавентрит в ширину чуть меньше своей длины, его передний край в 2.2 уже заднего. Паракоксальный шов сливается с задним краем метавентрита у его середины, не достигая задних углов метавентрита.

Абдомен не сужен у основания, сужается назад с начала III стернита, его вершина округлая, задняя половина II–IV стернитов приподнята над передней, по переднему краю просматриваются вдавления. Отношение длин стернитов 2:1:1:2.5. Отношение ширины последнего стернита брюшка к его длине 1.4. Отношение суммарной длины мета- и мезовентрита к длине брюшка 0.7.

Конечности. Задние тазики сужаются кнаружи в 2 раза, их длина составляет половину длины I стернита брюшка.

Размеры. Ширина жука 2.6, длина надкрылья 5.5, ширина надкрылья 1.3.

Сравнение. Похож на *Rh. vitimensis* и *Rh. lentus* округлыми ячейками надкрылья, но отличается от них меньшими размерами тела, отличается от *Rh. vitimensis* более мелкими ячейками. Метавентритом, равным по длине и ширине, похож на *Rh. laticella*, *Rh. rostratus* и *Rh. issykulensis*.

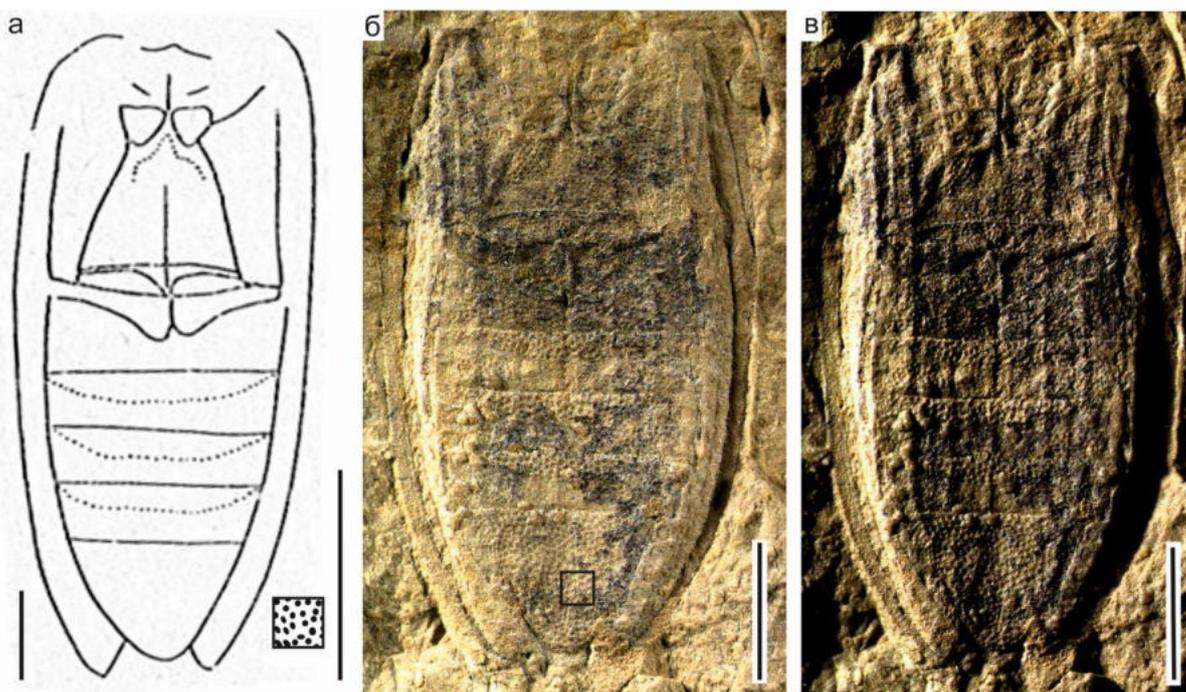


Рис. 88. *Rhabdocupes sogutensis*, голотип (ПИН, № 371/751): а – рисунок из оригинальной статьи (из Пономаренко, 1969); б – фото под прямым светом; в – фото с косым освещением.

Мелкими размерами тела похож на *Rh. minor*, *Rh. tenuis* и *Rh. issykkulensis*, отличается от *Rh. minor* мелкими ячейками, от *Rh. tenuis* отличается слабо выраженными промежуточными жилками и более вытянутым метавентритом, от *Rh. issykkulensis* отличается паракоксальным швом, который не достигает задних углов метавентрита и меньшим количеством ячеек, от *Rh. rostratus* и *Rh. laticella* отличается слитым с задним краем метавентрита паракоксальным швом, от *Rh. rostratus* меньшим количеством ячеек в ряду, от *Rh. laticella* отсутствием ярко выраженных промежуточных жилок и более мелкими ячейками надкрылья. Похож на *Rh. longus* и *Rh. minor* крупными бугорками, покрывающими тело, и количеством ячеек в ряду на надкрылье, но отличается от этих двух видов более широкой формой тела, рельефом брюшка, соотношением длин стернитов и размером ячеек.

Материал. Голотип.

***Rhabdocupes tenuis* (Ponomarenko, 1969)**

Notocupes tenuis: Пономаренко, 1969: 91;

Zygadenia tenuis: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes tenuis: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia tenuis: Kirejtshuk, 2020: 46;

Rhabdocupes tenuis: Strelnikova, Yan, 2023: 14.

Голотип – ПИН, № 2240/37, почти полный отпечаток жука, местонахождение Джайляучо, Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-он, Джайляучо, средний-верхний триас, мадыгенская свита.

Диагноз. Тело густо покрыто бугорками одного типа. Вершины антенн не доходят до основания пронотума. В передней части головы дорсально расположены шипики. Передние углы пронотума не оттянуты вперед. Основные жилки слабо отличаются от промежуточных. На надкрылье до 30 ячеек в ряду. Передние тазики расположены в основании задней трети пронотума. Задние тазики короткие, их длина составляет меньше половины длины I стернита брюшка. Абдомен в центральной части прямой, сужается назад лишь с основания IV стернита.

Описание (из Strelnikova, Yan, 2023a; рис. 89-92). Тело густо покрыто округлыми бугорками одного типа. Размер бугорков 0.01-0.04. Расстояние между бугорками 0.01-0.02. Плотность бугорков 564-830 буг/мм².

Голова немного сужается спереди и сзади, глаза крупные, выступают по бокам головы, длина головы перед глазами на много короче продольного диаметра глаз, глаза приближены к мандибулам, длина головы за глазами примерно равна продольному диаметру глаз. Шеевидная перетяжка отсутствует. Продольный диаметр глаз 0.3-0.4, поперечный – 0.1. Отношение ширины головы к поперечному диаметру глаза 4.8-4.9. Перед глазами просматриваются передние тенториальные ямки (рис. 89, е, аТ), на уровне глаз задние тенториальные ямки (рис. 89, е; рис. 47, г, рТ). Центральное основание антенн просматриваются шипики (рис. 90, б, г; рис. 91, б, г, р.т). Бугры на голове образуют два продольных возвышения, но более или менее идентифицируются. Клипеолабрум угловатый, не сильно выступает вперед. Мандибулы сильно выступают вперед, прямые, на конце немного скошены внутрь, с как минимум двумя зубцами на конце. Антенны не доходят до основания пронотума, скапус вдвое толще и в полтора раза длиннее второго антенномера, третий немного длиннее первого, второй - четвертый почти равные, едва расширены дистально, остальные антенномеры расширены на конце, остальные равномерно уменьшаются к вершине антенны.

Пронотум поперечный, несильно сужен вперед, его передний край не вырезан, передние углы, по-видимому, не выступают вперед. Диск с двумя овальными буграми, разделенными продольной бороздой.

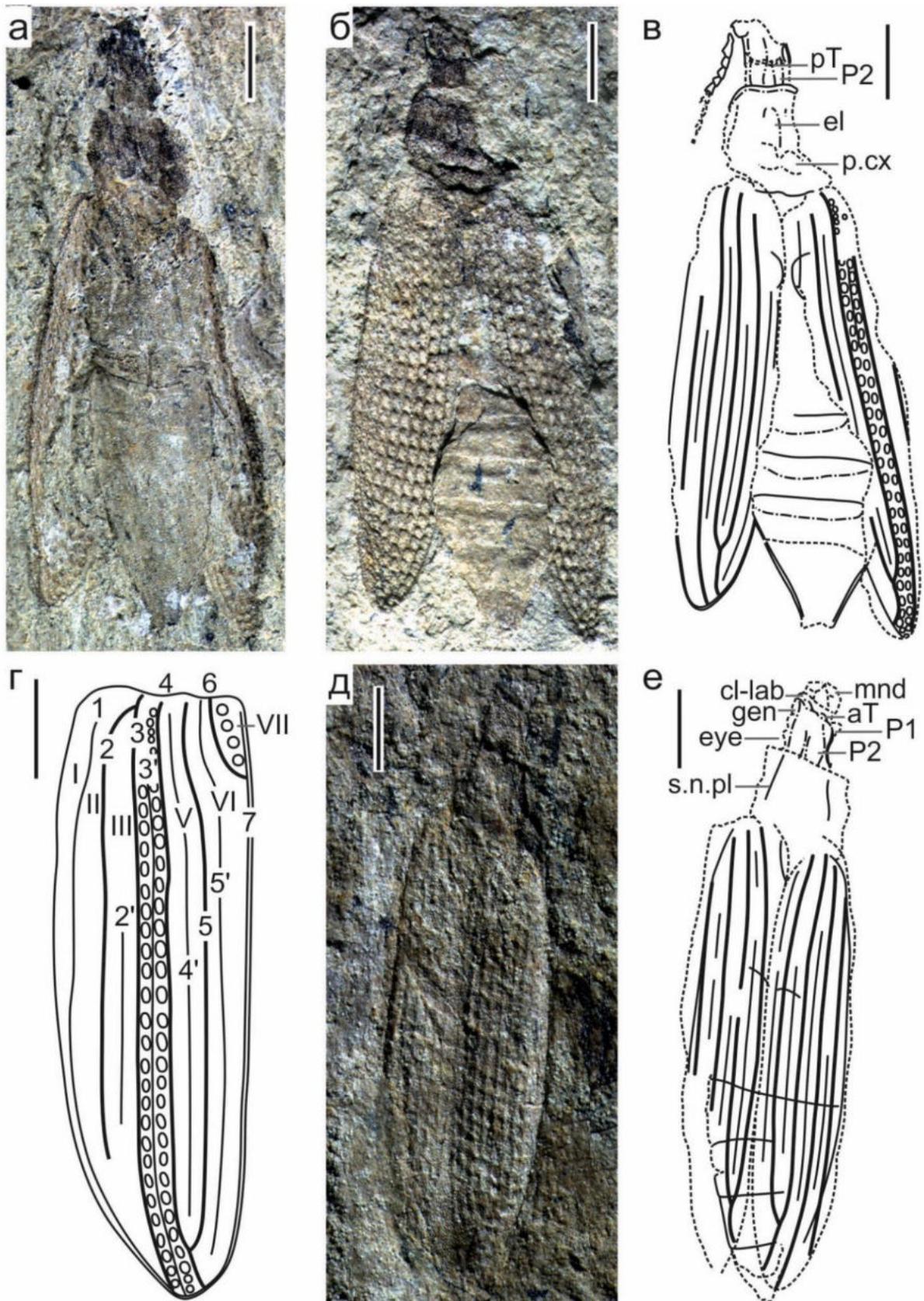


Рис. 89. *Rhabdocupes tenuis*, голотип (ПИН, № 2240/37) и паратип (ПИН, № 2240/118): а-в – голотип: а – зеркально отраженное фото обратного отпечатка, б – фото прямого отпечатка, в – рисунок; г – схема надкрылья; д-е – паратип: д – фото, е – рисунок. Условные обозначения: аТ – передние тенториальные ямки; gen – щека, рТ – задние тенториальные ямки.

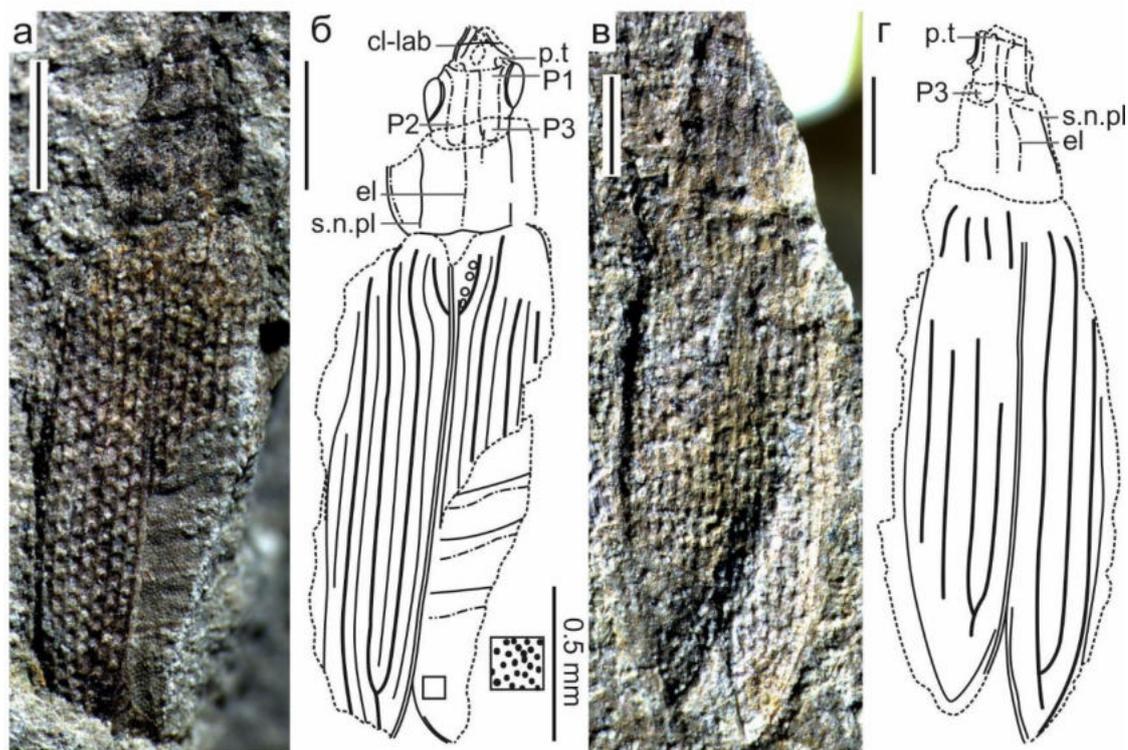


Рис. 90. *Rhabdocupes tenuis*, паратипы (ПИН, №№ 2240/26, 30): а-б – экз. ПИН, № 2240/30: а – фото, б – рисунок; в-г – экз. ПИН, № 2240/26: в – фото, г – рисунок. Условные обозначения: р.т – шипики у основания антенн.

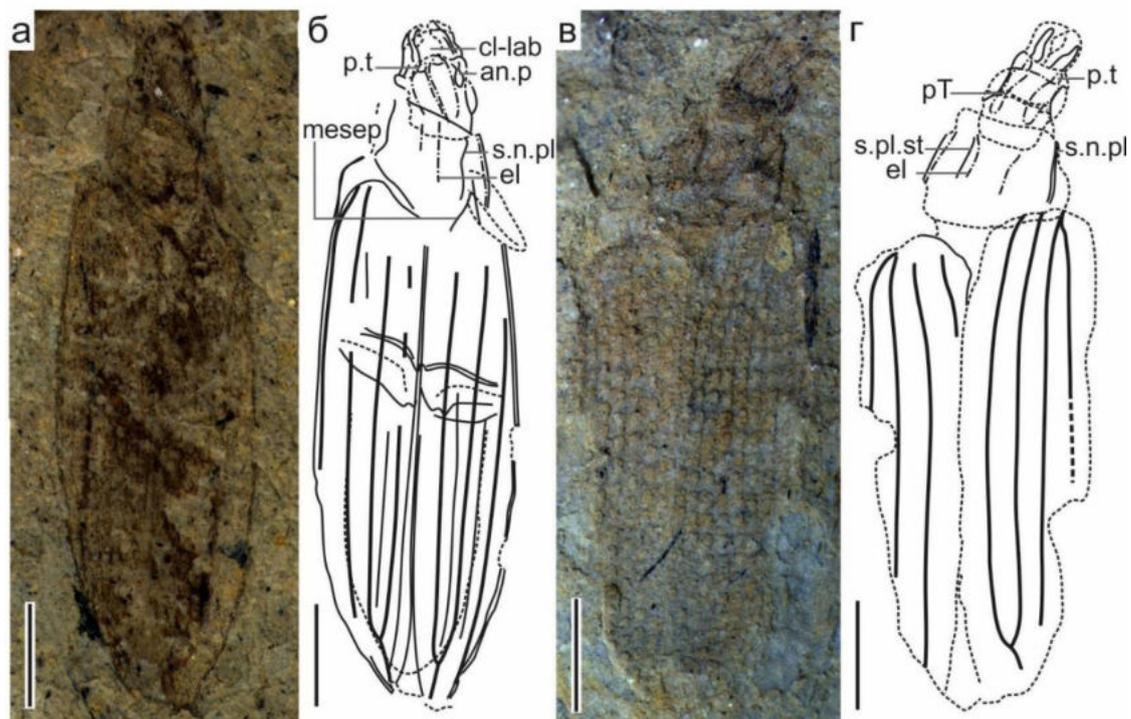


Рис. 91. *Rhabdocupes tenuis*, паратипы (ПИН, №№ 2240/21, 327): а-б – экз. ПИН, № 2240/327: а – фото отпечатка, смоченного спиртом, б – рисунок; в-г – экз. ПИН, № 2240/21: в – фото отпечатка, смоченного спиртом, г – рисунок.

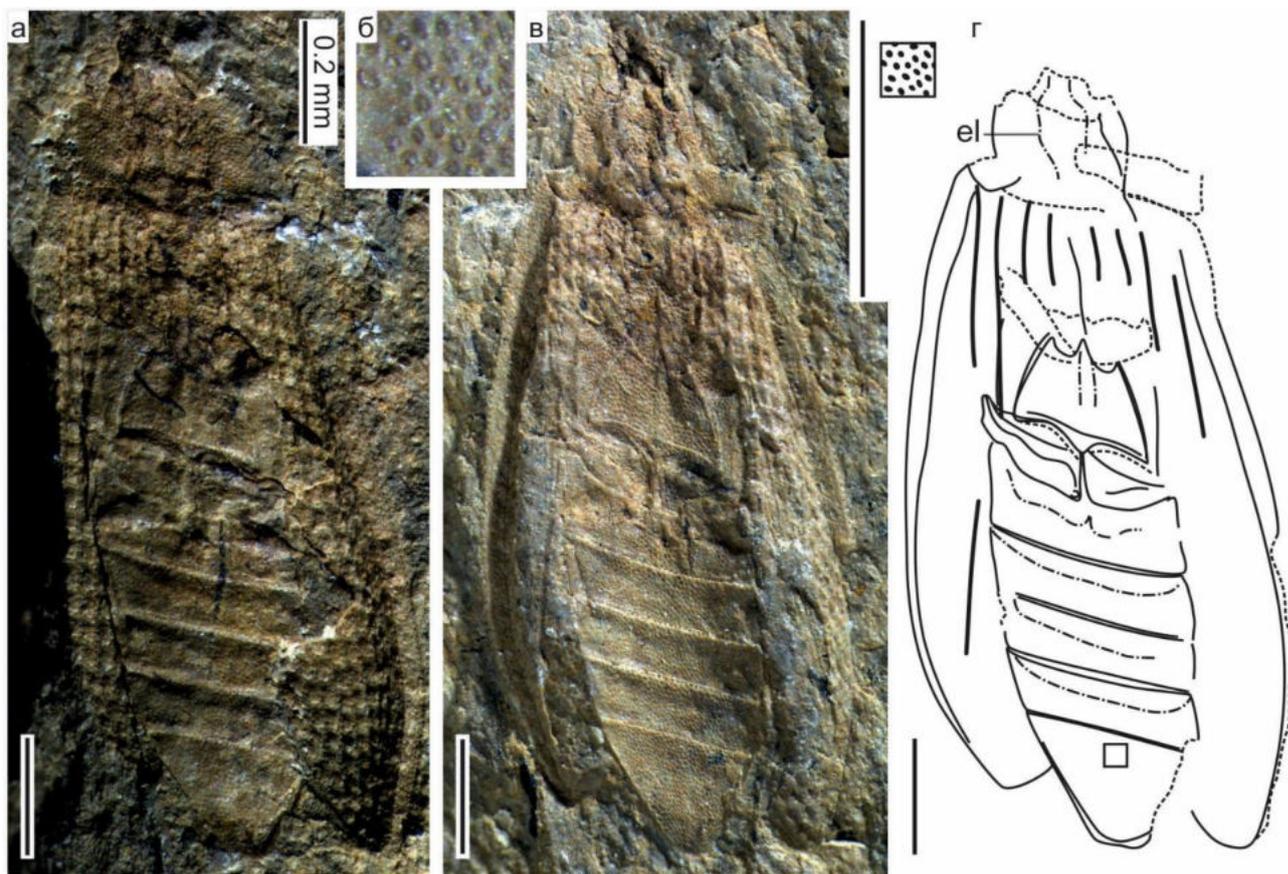


Рис. 92. *Rhabdocupes tenuis*, паратип (ПИН, № 2555/1683): а – фото обратного отпечатка, смоченного спиртом; б – точки на бугорках тела; в – фото прямого отпечатка; г – рисунок прямого отпечатка.

Простернум. Плевростернальный шов в центральной части прямой, нотоплевральный шов, по-видимому, прямой на всем протяжении, немного скошен пирамидообразно так, что проплевры сужены вперед.

Надкрылья. Основание надкрылья прямое, плечо угловатое, ярко выраженное (рис. 89, г; рис. 91, б), эпиплевральный край плавно закруглен по всей длине, в передней части лишь немного скошен внутрь, в задней трети скошен более ярко, вершина надкрылья притуплена, эпиплебра плавно сужается на всем протяжении. отношение ее ширины в основании и ее ширины на вершине 6.3, отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплебры 8. На надкрылье просматриваются четыре основные жилки, жилка, отделяющая эпиплебру и пришовная. Две внутренние жилки сливаются перед впадением в вершину за три ячей до вершины, две внешние свободно впадают в вершину надкрылья и имеют общее основание за одну ячейку до основания надкрылья. Промежуточные жилки слабо отличаются от основных. Ячейки овальные, среднего размера, занимают около половины расстояния между жилками и явно не доходят до границ полей. В базальной части надкрылья ячейки менее явные, порой,

неидентифицируемые. В поле I ячеек нет, в остальных двойные ряды ячеек. В поле III – 25-30 ячеек, IV – 27-30 ячеек, V – 23-27 ячеек, VI – 25-30 ячеек, VII – 4 ячеек.

Метавентрит. Ширина по заднему краю в 1.8 больше ширины по переднему краю. Паракоксальный шов не слит с задним краем метавентрита, достигает его задних углов.

Абдомен не сужен в основании, сужен назад с основания IV стернита, вершина притуплена. Отношения длин стернитов 1.9:1:1:1.8.

Конечности. Передние тазики расположены в основании задней трети простернума. Средние тазики смежные, слабо поперечные с оттянутыми внешними трохантинами. Задние тазики сильно поперечные, выступают за край брюшка, их длина составляет больше половины длины I стернита брюшка.

Размеры.

	Длина жука	Ширина жука	Длина надкрылья	Ширина надкрылья
Голотип ПИН, № 2240/37	8.1	2.7	5.8–6	1.3
Паратип ПИН, № 2240/21	6.2	-	4.4	-
Паратип ПИН, № 2240/26	7.3	~2	5.5	1.3
Паратип ПИН, № 2240/30	5.7	2	3.9*	1
Паратип ПИН, № 2240/118	7.8	2.2	5.5	1.1
Паратип ПИН, № 2240/327	6.7	2*	5.1	0.9*
Паратип ПИН, № 2555/1683	7.2	3.2	5.4	1.6
Паратип ПИН, № 2555/1685	7.4	2.6	5	1.3

Сравнение. Похож на *Rh. laticella* по следующим признакам: тело густо покрыто одним типом бугорков, бугры на голове образуют два продольных кия, основание антенн прикрыто теменным килем, передние тазики удалены от заднего края простернума, эпиплевра узкая, основные жилки слабо отличаются от промежуточных, но отличается от этого вида меньшими размерами тела, более мелкими и многочисленными ячейками надкрылий, несколько суженным в передней части пронотумом и короткими задними тазиками. Промежуточными жилками,

которые слабо отличаются от основных и узкой эпиплеврой без ячей похож на *Rh. baculatus*, *Rh. longus* и *Rh. minor*, также похож на *Rh. baculatus* ячеей среднего размера, а на *Rh. longus* и *Rh. minor* узким телом, но отличается от этих трех видов более мелкими и гуще расположенными кутикулярными бугорками, от *Rh. baculatus*, *Rh. longus* отличается меньшими размерами тела, от *Rh. baculatus* – меньшим количеством ячей в ряду на надкрылье. Короткими задними тазиками похож также на виды *Rh. oxypygus* и *Rh. rostratus*. Мелкими размерами тела также похож на *Rh. issykkulensis* и *Rh. sogutensis*. Кроме отмеченных выше отличий от *Rh. oxypygus* и *Rh. rostratus* отличается рельефом брюшка и отсутствием ячей в эпиплевре, от *Rh. oxypygus* – более мелкими ячеей; от *Rh. sogutensis* – более вытянутым последним стернитом брюшка.

Замечание. В отличие от первоначального описания в предлагаемой работе проанализированы признаки жука по всей типовой серии, состоящей из семи образцов. Все образцы сфотографированы и зарисованы, также составлена общая схема надкрылья вида. Охарактеризованы покровы тела и рельеф головы. Дана более подробная характеристика метавентрита. Более точно рассчитано количество ячей в ряду на надкрылье во всех полях, описано жилкование надкрылья.

Посмертная деформация образцов не позволяет достоверно определить отношения длины и ширины частей тела.

Материал. Кроме голотипа найдены остатки еще семи жуков этого вида из того же местонахождения (экз. ПИН, №№ 2240/21, 26, 30, 118, 327, 2555/1683, 1685).

?*Rhabdocupes vitimensis* (Ponomarenko, 1966)

Notocupes vitimensis: Пономаренко, 1966: 142;

Zygadenia vitimensis: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes vitimensis: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia vitimensis: Kirejtshuk, 2020: 46;

Rhabdocupes vitimensis: Strelnikova, Yan, 2023: 14.

Голотип – ПИН, № 1989/3022, прямой и обратный отпечатки полного жука; местонахождение Байса; нижний мел.

Диагноз. Промежуточные жилки надкрылий слабо выражены. Метавентрит сужается вперед больше чем в 2.5 раза.

Описание (из Strelnikova, Yan, 2021; рис. 93-95). Бугорки покровов (макулы) равномерно распределены по всему телу, диаметром 0.02 мм и плотностью 789 буг/мм² (рис. 94, в, А), более крупные на последнем стерните, на вдавленных частях II-IV стернитов брюшка и на метэпистернах, где их диаметр достигает 0.03 мм, а диаметр 485 буг/мм² (рис. 94, в, Б). Расстояние между бугорками составляет 0.01-0.02 мм, немного меньше их диаметра на участках с мелкими бугорками и меньше диаметра бугорков на участках с более крупными бугорками. На надкрыльях в сложенном состоянии просматриваются три V-образных темных поперечных пятна (рис. 93, а). В передней части надкрылья затемнены. На темных участках надкрылья жилки темнее, чем на светлых.

Пронотум. Наибольшая ширина пронотума 2.3. Задний край пронотума более или менее прямой с небольшой выемкой по центру, его боковой край цельный. Диск пронотума с двумя прямоугольными буграми, немного оттянутыми в задней части, между ними вдоль всего пронотума до его заднего края тянется тонкая продольная борозда (рис. 93, а).

Простернум (рис. 94). Плевростернальный шов более или менее прямой. Нотоплевральный шов прямой, расходятся друг от друга кзади. Проплебра сужена вперед и имеет более или менее треугольную форму. В переднем внутреннем углу передних тазиков просматривается округлая ямка фурки (furcal pit).

Надкрылья (рис. 93, 95). Ячеи на надкрыльях округлые. В поле I ячей нет, в остальных полях двойные ряды ячей, поле II сохранилось фрагментарно, в полях III и IV порядка 27 ячей, V – 23 ячей, VI – 24 ячей, VII – 3 ячей. Темные бугорки (макулы) вокруг ячей есть. Их количество вокруг ячей варьирует от четырех до семи. В поле IV и V преимущественно по пять бугорков вокруг ячей, в задней и передней частях надкрылья и в местах слияния жилок по четыре бугорка, в центральной части около половины ячей с шестью бугорками вокруг ячей, в самой широкой центральной части надкрылья несколько ячей с семью бугорками. В поле VI в передней части надкрылья (первые шесть пар ячей) по пять бугорков, далее четыре пары ячей с шестью бугорками, в центральной части количество макул варьирует от четырех до семи. В поле VII две ячей с четырьмя бугорками и одна ячея с пятью бугорками вокруг ячей. Ячеи занимают больше половины расстояния между жилками и часто доходят до границ полей, формируя неровную форму жилок. Отношение длины надкрылья к его ширине равно 3.3. Жилки 2 и 3 имеют общее основание за одну ячею до основания надкрылья. Жилка 2 немного изогнута, но не повторяет форму эпиплеврального края. Жилка 3 немного изогнута на концах. Жилки 4 и 5 сливаются за 3 ячей до вершины надкрылья, жилки 2 и 3 свободно впадают в вершину надкрылья. Максимальная ширина надкрылья в его средней части. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, плавно закруглен. Эпиплебра узкая, в передней трети не сужается, затем плавно сужается к

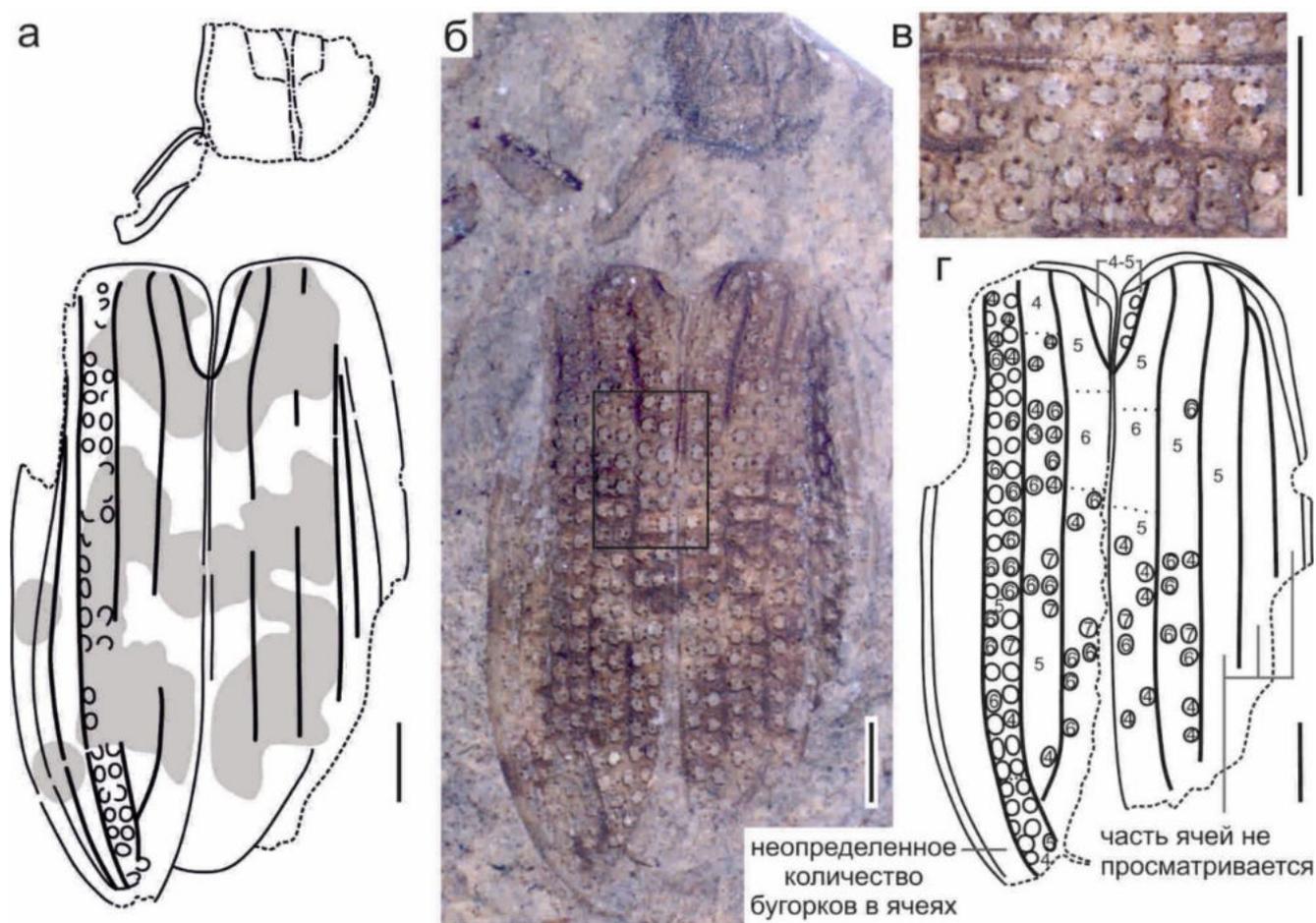


Рис. 93. Прямой отпечаток *Rhabdocupes vitimensis* (экз. ПИН, № 1989/3022): а – рисунок с дорсальной стороны (серым обозначены участки надкрылья, при жизни имевшие окраску); б – фото отпечатка, смоченного спиртом (прямоугольник обозначает область, показанную на рис. 49, в); в – фото ячеек надкрылья (участок надкрылья развернут на 90° против часовой стрелки); г – схема расположения ячеек и бугорков (макул) вокруг ячеек на надкрылье (числа обозначают количество макул вокруг ячеек). Все изображения отображены зеркально.

вершине надкрылья. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине равно 3.4. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры равно 24. Основание надкрылья и плечевой край надкрылья плавно закруглены. Плечо не явно выражено. Вершина надкрылья, по-видимому, не оттянута назад. Отношение ширины надкрылий к наибольшей ширине пронотума 2.

Метавентрит. Длина метавентрита 1.4, его ширина на заднем крае 2.6, на переднем – 0.9, их отношение равно 2.9. Отношение ширины метавентрита на заднем крае к его длине – 1.8.

Абдомен. Рельеф стернитов брюшка явно выражен. На последнем стерните, на вогнутых частях II-IV стернитов брюшка и на метэпистернах видны четкие вдавления с более крупными

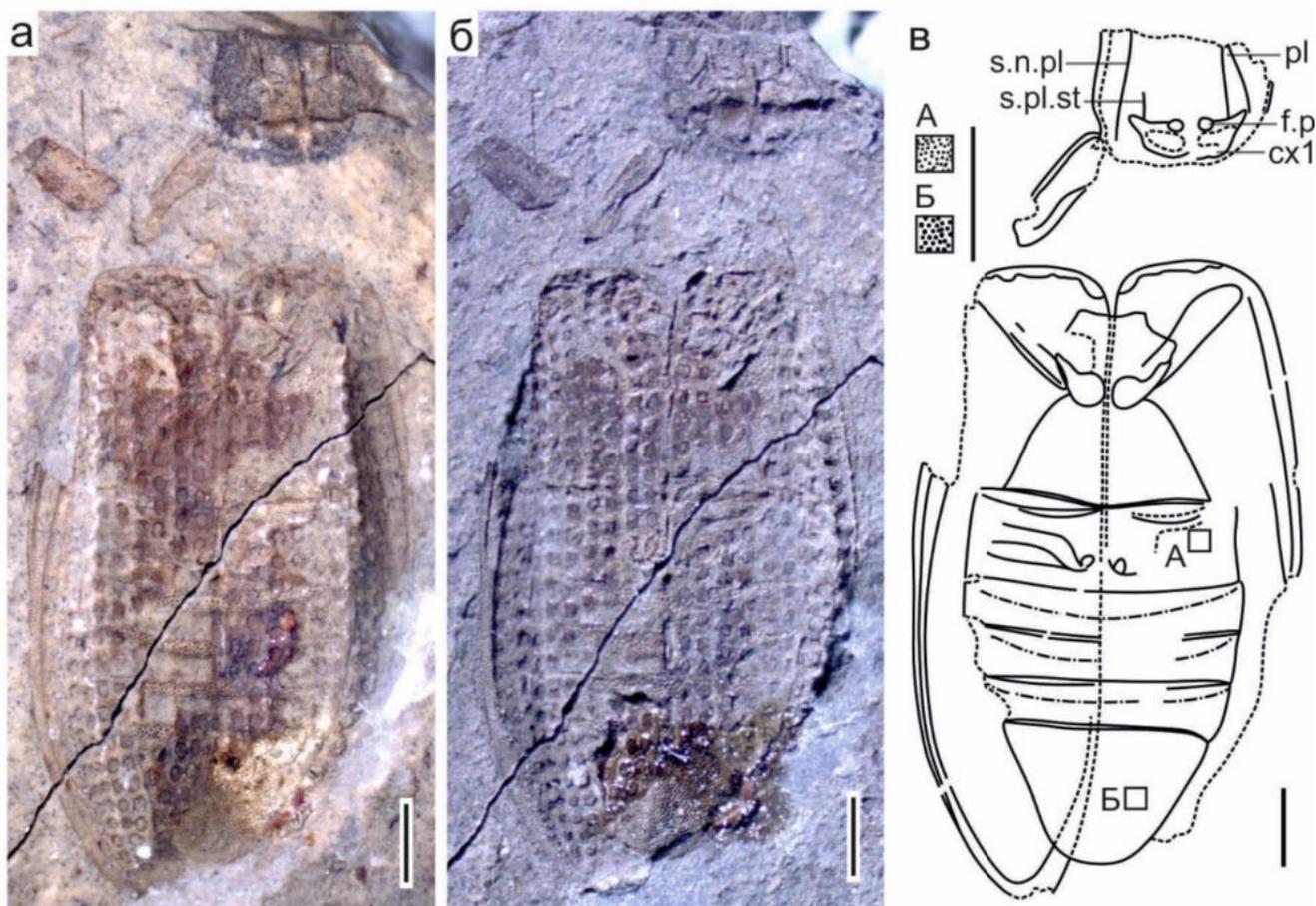


Рис. 94. Обратный отпечаток *Rhabdocupes vitimensis* (экз. ПИН, № 1989/3022): а – фото обратного отпечатка, смоченного спиртом; б – фото сухого обратного отпечатка; в – рисунок с вентральной стороны. Обозначения: cx1 – первый тазик; f.p – фуркальные ямки.

бугорками. I-IV стерниты брюшка черепицеобразно налегают друг на друга. Брюшко не сужено к основанию, сужено назад с начала III стернита, на конце закругленное. Отношение длин стернитов 1.7:1:1:1:2.9. Отношение ширины последнего стернита к его длине 1.5.

Конечности. Передние тазики поперечные, с оттянутыми наружными углами (вероятно – наружными трохантинами), лежат в задней части пронотума. Средние тазики округлые, немного расставленные. Ширина задних тазиков в 1.8 раза превосходит их длину.

Размеры. Длина надкрылья 8, ширина надкрылья 2.4.

Сравнение. Похож на *Rh. sogutensis* и *Rh. lentus* округлой формой ячеек, но отличается от них более крупными ячейками. Крупными ячейками надкрылья и узкой эпиплеврой похож на *Rh. laticella*, *Rh. minor* и *Rh. longus*, но отличается от этих видов более широким телом, отсутствием ярко выраженных промежуточных жилок, которые слабо отличаются от основных и отсутствием ячеек в эпиплевре, от *Rh. longus* также отличается короткими задними тазиками, соотношением

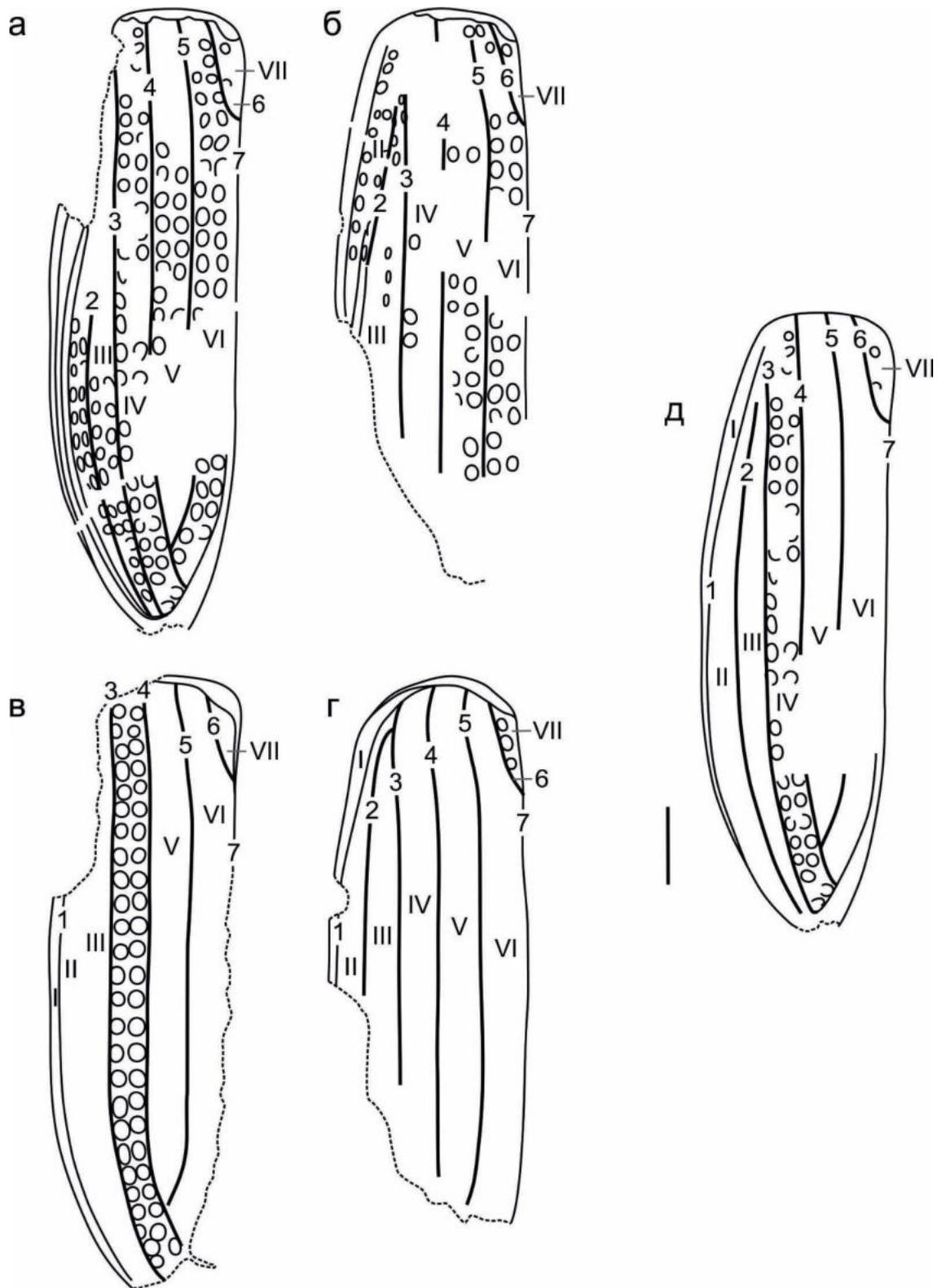


Рис. 95. Прорисовки надкрылий *Rhabdocupes vitimensis*: а – левое надкрылье прямого отпечатка; б – правое надкрылье прямого отпечатка, отображенное зеркально; в – левое надкрылье обратного отпечатка, отображенное зеркально; г – правое надкрылье обратного отпечатка; д – общая схема надкрылья.

длин стернитов и формой последнего стернита брюшка, от *Rh. laticella* отличается большим количеством ячеек в ряду. Отличается от других видов сильно сужающимся метавентритом. Отличается от всех видов, кроме *Rh. cellulusus*, покровами тела, которое покрыто двумя типами бугорков, мелкими и средними, также похож с этим видом относительно крупными задними тазиками, длина которых составляет чуть больше половины длины I стернита брюшка; но отличается от *Rh. cellulusus* формой и размером ячеек и отсутствием ярко выраженной промежуточной жилки в поле III.

Замечание. Округлый бугор перед задним краем пронотума из первоначального описания (Пономаренко, 1966а) имеет новую интерпретацию. Предполагается, что продольная борозда тянется до заднего края пронотума, не прерываясь поперечным возвышением, на его предполагаемом месте просматриваются следы от передних тазиков, в передней части которых заметны округлые ямки фурки (DuPorte, 1965). Передние тазики расставленные, но переднегрудного отростка, важного диагностического признака представителей рода *Amblomma*, не видно.

Исследование макул позволило выявить закономерность их распределения: как правило, ячеек с большим количеством бугорков (6-7) идут в паре с ячейками с четырьмя бугорками.

Вид имеет необычное для *Rhabdocupes* строение: тело покрыто двумя типами бугорков, а не одним, жук широкий, эпиплевральный край его надкрылья плавно изогнут. Возможно, вид был включен в состав рода ошибочно, форма пронотума была принята за прямоугольную, тогда как на самом деле латеральные части пронотума не сохранились, поэтому дать характеристику головы и пронотума невозможно. Вид должен быть возвращен в *Notocupes*.

Материал. Голотип.

5.5. Морфотаксон *Zygadenia* Handlirsch, 1906

Zygadenia Handlirsch, 1906: 558 (типовой вид: *Curculionites tuberculatus* Giebel, 1856); Jarzembowski, 1993, С. 179; Ponomarenko, 2000, С. S317.

Kakoselia Handlirsch, 1906: 561 (типовой вид: *Camptodontus anglicae* Brodie, 1845); Ponomarenko, 2006, С. 95.

Типовой вид. *Zygadenia tuberculata* (Giebel, 1856), нижний мел, берриасский ярус, Пурбек; нижний баррем, Свита Уайлд Клэй, Смоукджекс.

Диагноз. Надкрылья длиной от 4 до 14 мм с четырьмя продольными жилками, укороченной пришовной и внешней, отделяющей эпиплевру, между жилками двойные ряды ячеек, в эпиплевре может быть одинарный ряд ячеек. Жилки 4 и 5 всегда сливаются перед впадением в вершину, жилки 2 и 3 часто имеют общее основание, также могут сливаться перед впадением в вершину надкрылья. Плечо не выражено, покатое, эпиплевральный край плавно изогнут, вершина надкрылья притуплена. Эпиплевра чаще широкая, только у *Z. simpsoni* и *Z. anglicae* узкая, чаще резко сужается в базальной части, только у *Z. sinitsae* и *Z. semen* почти не сужается.

Замечание. *Zygadenia* включает только виды, описанные по изолированным надкрыльям (необходимость выделения формального таксона по отдельным надкрыльям обсуждается в Strelnikova, Yan, 2023a)

Видовой состав. 13 видов из нижней юры Австралии, верхней юры Германии и Монголии, нижнего мела Китая, Англии и России (Забайкалье).

Z. tuberculata (Giebel, 1856) [*Curculionites tuberculatus* Giebel, 1856], *Z. alexrasnitsyni* Strelnikova et Yan, 2021, *Z. anglicae* (Giebel, 1856) [*Camptodonthus anglicae* Brodie, 1845, *Kakoselia anglicae* Handlirsch, 1906], *Z. cornigera* Lee et al., 2023, *Z. floodpagei* Jarzembowski et al., 2015, *Z. giebeli* Ponomarenko, 2014, *Z. handlirshi* Ponomarenko, 2014, *Z. liui* Jarzembowski et al., 2015, *Z. martinae* Jarzembowski, 2015, *Z. semen* Ponomarenko, 2000 [*Notocupes*], *Z. sibirica* Ponomarenko, 2000, *Z. simpsoni* Jarzembowski et al., 2015, *Z. westraliensis* Riek, 1968 [*Mesothoris*].

Неопределимые *Zygadenia* из-за плохой сохранности образца или невозможности выявить признаки по иллюстрациям в оригинальных статьях известны из среднего триаса Швейцарии, нижней юры Австралии, нижнего мела Англии, Монголии и России (Приморский край) и верхнего мела Аргентины и России (Хабаровского края и Магаданской области).

Ключ для определения видов *Zygadenia*

1. Длина надкрылья явно меньше 9, ячеек мелкие2
- Длина надкрылья не менее 9, ячеек от мелких до крупных5
2. Длина надкрылья 3-5, в ряду 20-25 ячеек3
- Длина надкрылья 6.8-8.9, в ряду 28-30 ячеек.....4
3. Длина надкрылья 4-5, в ряду около 25 ячеек, эпиплевра узкая, без ячеек*Z. anglicae*
- Длина надкрылья 3, в ряду около 20 ячеек, эпиплевра широкая в основании, с полным рядом ячеек.....*Z. martinae*
4. Эпиплевра с рядом ячеек, на диске надкрылья 28 ячеек в ряду (рис. 101-103).....*Z. sibirica*

- Эпиплевра без ячеек, на диске надкрылья около 30 ячеек в ряду (рис. 2, в)*Z. westraliensis*
5. Надкрылье сильно вытянутое, отношение его длины и ширины 3.7, в ряду 31 мелкая ячейка, длина надкрылья около 14 *Z. simpsoni*
- Надкрылье не так сильно вытянуто, отношение его длины и ширины 2.4–3.2, количество ячеек в ряду на надкрылье 20–38, длина надкрылья 9–16.56
6. Надкрылье широкое, отношение его длины и ширины 2.4–2.6.....*Z. floodpagei*
- Надкрылье менее широкое, отношение его длины и ширины 2.8–3.2.....7
7. Надкрылье крупное, больше 14 мм в длину, в ряду 38 ячеек (рис. 96).....*Z. alexrasnitsyni*
- Надкрылье среднего размера, длиной 9–13 мм, в ряду 20–27 ячеек.....8
8. В ряду 20 крупных ячеек9
- В ряду 24–27 мелких или среднего размера ячеек11
9. Длина надкрылья 9, надкрылье чуть более вытянутое, отношение его длины и ширины чуть больше 3 (рис. 98)*Z. handlirshi*
- Длина надкрылья 10–13, надкрылье чуть менее вытянутое, отношение его длины и ширины чуть меньше 310
10. Надкрылье с ячейками среднего размера (рис. 97).....*Z. giebeli*
- Надкрылье с крупными ячейками (рис. 5, а).....*Z. tuberculata*
11. Ячейки мелкие, эпиплевра резко сужается в передней половине (рис. 5, б)*Z. liui*
- Ячейки средние, эпиплевра почти не сужается к вершине12
12. Ячейки надкрылья овальные, занимают чуть больше половины расстояния между жилками, жилки зигзагообразно изогнуты, около 25 ячеек в ряду, вершина надкрылья не оттянута назад (рис. 99–100)*Z. semen*
- Ячейки надкрылья округлые, занимают половину поля, жилки прямые, в ряду на надкрылье около 27 ячеек, вершина надкрылья оттянута назад*Z. cornigera*

Zygadenia alexrasnitsyni Strelnikova et Yan, 2021

Zygadenia alexrasnitsyni: Strelnikova, Yan, 2021: 508.

Голотип – ПИН, № 1989/2989, прямой и обратный отпечатки полного жука; местонахождение Байса; нижний мел.

Диагноз. Количество ячеек в ряду достигает 38, ячейки округлые среднего размера, вершина надкрылья оттянута назад, эпиплевра резко сужается в базальной части почти в три раза.

Описание (Рис. 96). Ячейки на надкрылье округлые. В поле I неполный ряд из семи ячеек в передней части надкрылья, в остальных полях двойные ряды ячеек; в поле II – 31 ячейка, в задней

части поля ячей нет, III и IV – 38, V – 29, VI – 37, VII – 5. Количество макул варьирует от 4 до 7. В поле I вокруг ячей по четыре бугорка, в одном случае пять бугорков. Во полях II-VI в основном по пять или шесть бугорков вокруг ячей, в передней и задней частях надкрылья встречаются ячейки четырьмя, шестью или семью бугорками. Как правило, ячеей с шестью бугорками идут в паре с ячейками с четырьмя бугорками. В передней части поля IV ячейки расположены не парами, а тройками (семь троек ячеей). В поле VII две ячейки с четырьмя бугорками и три ячейки с пятью бугорками. Ячейки занимают половину расстояния между жилками и явно не доходят до границ полей. Отношение длины надкрылья к его ширине 3. Жилки 2 и 3 имеют общее основание за четыре ячейки до основания надкрылья. Жилка 2 повторяет форму края эпиплевры. Жилка 3 немного изогнута на концах, в центральной части прямая. Жилки 4 и 5 сливаются за шесть ячеей до вершины надкрылья, вторая и третья свободно впадают в вершину надкрылья. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, в передней трети плавно изгибается, в центральной части прямой, в задней трети сильно изгибается, образуя оттянутую вершину надкрылья. Эпиплеврой в передней трети широкая, затем резко сужается, не изменяя далее свою ширину до самой вершины надкрылья. Отношение ширины эпиплевры в основании к ширине эпиплевры на вершине 2.8. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 8. Основание и плечевой край надкрылья плавно закруглены. Плечо не выражено явно.

Размеры. Длина надкрылья 14.7, ширина надкрылья 4.8.

Сравнение. Отличается от других видов рода (кроме *Z. cornigera*) округлыми среднего размера ячейками. По форме и размеру ячеей, характеристике эпиплевры, эпиплеврального края и жилкования надкрылья похож на *Z. cornigera*, отличается от этого вида чуть более вытянутым надкрыльем и большим количеством ячеей в ряду. Похож округлыми ячейками на *Z. floodpagei*, но отличается от него более мелким размером ячеей, большей вытянутостью надкрылья и более узкой эпиплеврой. Большим количеством ячеей в ряду и крупными размерами походит на *Z. simpsoni*, но отличается от него более крупным размером ячеей и более широкой формой надкрылья. Резко сужающейся в основании эпиплеврой похож на *Z. liui* и *Z. sibirica*, но отличается от них большим размером ячеей, существенно большим размером надкрылья и большим количеством ячеей в ряду, от *Z. sibirica* отличается жилкованием (жилки 2 и 3 не сливаются перед впадением в вершину надкрылья).

Материал. Голотип.

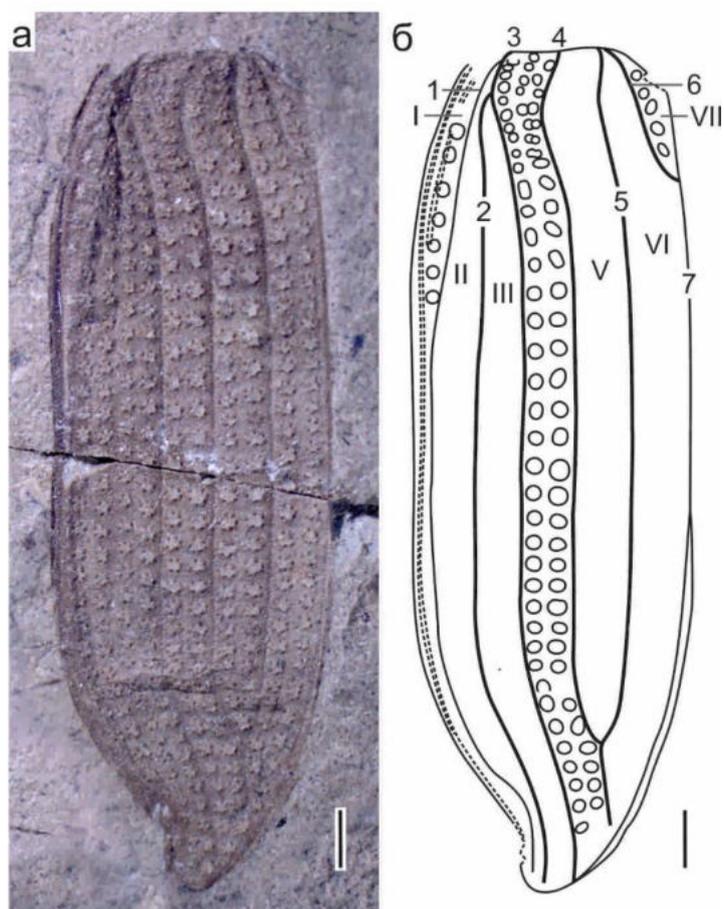


Рис. 96. *Zygodenia alexrasnitsyni* (экз. ПИН, № 1989/2989): а – фото отпечатка, смоченного спиртом; б – рисунок. Прерванная линия означает край эпиплевры.

***Zygodenia giebeli* Ponomarenko, 2014**

Zygodenia giebeli: Ponomarenko, Yan, 2014: 1659.

Голотип – ПИН, № 2470/46, Шар-Тэг, Гоби-Алтайский аймак, восточнее горы Атас-Богд 5-6 км западнее гора Шара-Тэг, верхняя юра.

Диагноз. Количество ячеек в ряду около 20, ячейки овальной формы и среднего размера, жилки 2 и 3 сливаются перед впадением в вершину надкрылья, вершина надкрылья не оттянута назад.

Описание (Рис. 97). Надкрылье темное. Отношение длины надкрылья к его ширине не менее 2.9. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, почти на всем протяжении прямой и лишь в задней трети плавно скошен к вершине. Эпиплевра средней толщины с полным рядом ячеек. Эпиплевра заметно сужается в передней трети, затем не сужается. Отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине 2, отношение ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 5.9. Жилки по всей длине дополнительно укреплены шипиками. Жилки 2 и 3 повторяют форму эпиплевры и сливаются перед впадением в вершину надкрылья

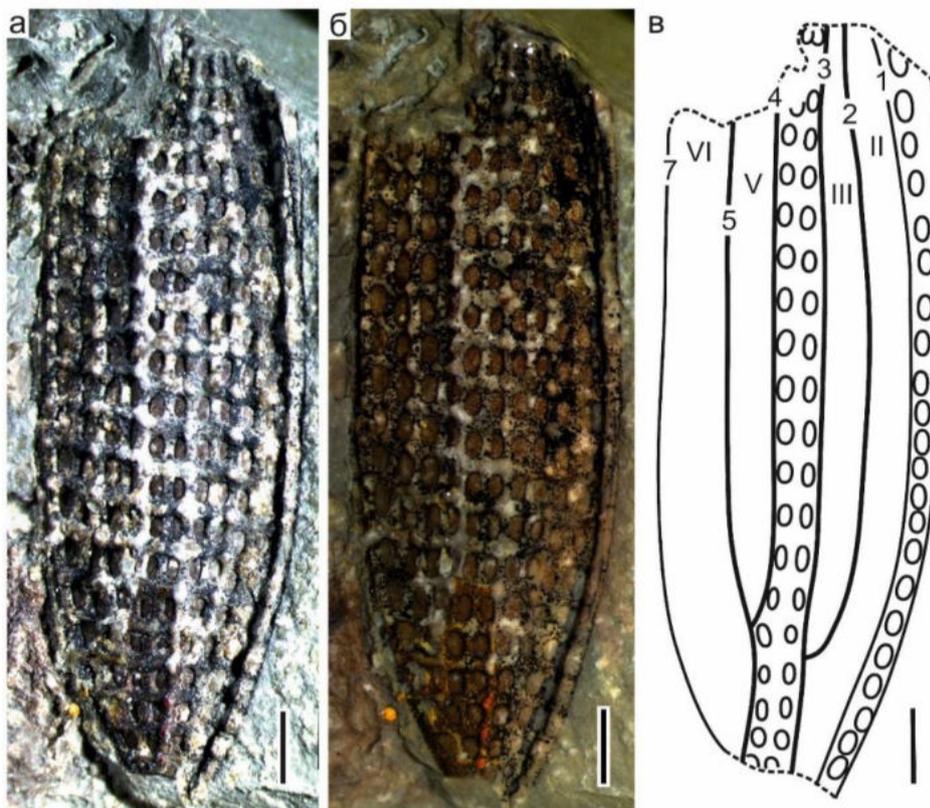


Рис. 97. *Zygadenia giebeli* (экз. ПИН, № 2470/46): а – фото сухого образца; б – фото образца, смоченного спиртом; в – общая схема надкрылья вида.

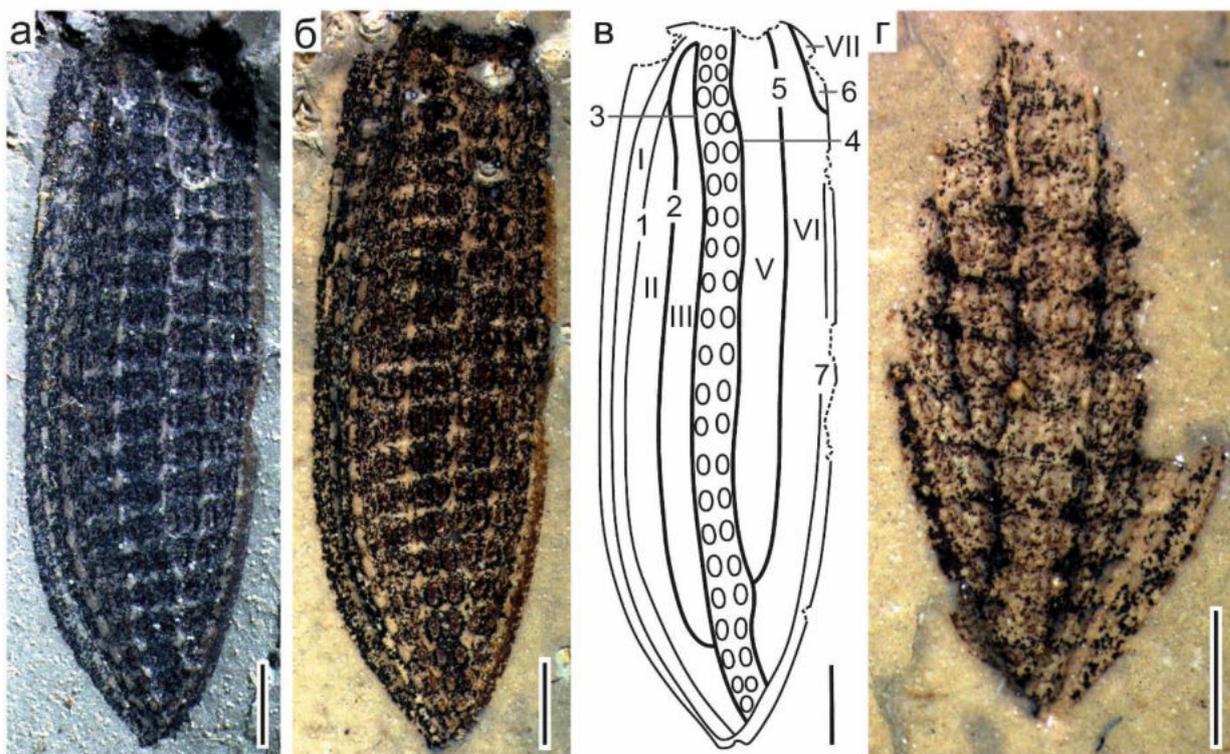


Рис. 98. *Zygadenia handlirshi* (экз. ПИН, № 2470/886): а – фото сухого прямого отпечатка; б – фото прямого отпечатка, смоченного спиртом; в – общая схема надкрылья вида; г – фото обратного отпечатка, смоченного спиртом.

примерно за 5 ячеек до вершины. Жилки 4 и 5 сливаются примерно за 6 ячеек до вершины надкрылья. Жилки 2 и 3 сливаются чуть дистальнее жилок 4 и 5. Ячей овалы. В эпиплевре ячей несколько крупнее чем ячей диска надкрылья. Все поля неполные (не сохранилась базальная часть надкрылья и вершина). В неполном поле I – 22 ячеек, II – 20, III – 16, IV – 20, V – 12, VI – 14. Ячей среднего размера, занимают чуть больше половины расстояния между жилками и явно не доходят до границ полей. Количество макул варьирует от 6 до 8.

Размеры. Длина сохранившейся большей части надкрылья 10.3, ширина надкрылья 3.6.

Сравнение. Жилкованием и формой надкрылья похож на *Z. sibirica*, но отличается от него размером ячеек на надкрылье, формой эпиплевры и ее большей шириной. По форме и размеру ячеек на надкрылье и по форме эпиплевры похож на *Z. handlirshi* и *Z. semen*, но отличается от *Z. semen* жилкованием (жилки 2 и 3 сливаются перед впадением в вершину надкрылья), менее выпуклым эпиплевральным краем и более широкой эпиплеврой, от *Z. handlirshi* отличается тем, что надкрылье чуть менее вытянуто в длину и имеет несколько большие размеры при меньшем количестве ячеек и чуть более узкую эпиплевру.

Материал. Голотип.

***Zygadenia handlirshi* Ponomarenko, 2014**

Zygadenia handlirshi: Ponomarenko, Yan, 2014: 1659.

Голотип – ПИН, № 2470/886, Шар-Тэг, Гоби-Алтайский аймак, восточнее горы Атас-Богд, 5-6 км западнее горы Шара-Тэг, верхняя юра.

Диагноз. Количество ячеек в ряду около 21, ячей овальной формы и среднего размера, жилки 2 и 3 сливаются перед впадением в вершину надкрылья, вершина надкрылья немного оттянута назад.

Описание (Рис. 98). Надкрылье темное. Отношение длины надкрылья к его ширине 3.1. Основание надкрылья прямое, плечо угловатое. Эпиплевральная край цельный, более или менее прямой, в задней трети скошен внутрь, вершина надкрылья острая. Наибольшая ширина надкрылья в средней части. Эпиплевра широкая и в основании, и на вершине, плавно сильно сужается на всем протяжении. С рядом крупных ячеек, ячей в задней половине эпиплевры более узкие и вытянутые, чем ячей диска надкрылья. Отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине 2.3, отношение ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 5.2. Жилки 2 и 3 имеют общее основание, которое берет начало от жилки 1, дистально сливаются за 4 ячей до вершины надкрылья. Жилка 2 дугообразно изогнута, жилка 3 плавно изогнута наружу в центральной части, на концах с сильными изгибами. Жилки 4 и 5 сливаются примерно за 4 ячей

до вершины надкрылья. Жилки 2 и 3 сливаются дистальнее жилок 4 и 5. Жилка 6 укороченная. Жилки по всей длине дополнительно укреплены шипиками. Ячеи овальные, среднего размера, занимают больше половины расстояния между жилками, но явно не доходят до границ полей. В поле I – 22 ячеи, II – 20, III – 19, IV – 21, V – 15, VI – 18, в поле VII ячей нет. Количество макул варьирует от 6 до 9. Преимущественно по всему надкрылью насчитывается по 8 макул на ячейку, в базальной и дистальной частях надкрылья, где ячеи несколько меньшего размера, встречаются ячеи с 6-7 макулами. В поле V и VI изредка попадаются ячеи с 9 макулами.

Размеры. Длина надкрылья 9, ширина 2.9.

Сравнение. По форме и размеру ячей на надкрылье и по форме эпиплевры похож на *Z. giebeli* и *Z. semen*, но отличается от *Z. semen* жилкованием (жилки 2 и 3 сливаются перед впадением в вершину надкрылья), меньшим количеством ячей в ряду, чуть более широкой эпиплеврой и менее выпуклым эпиплевральным краем, от *Z. giebeli* отличается тем, что надкрылье чуть больше вытянуто в длину и имеет несколько меньшие размеры при большем количестве ячей и чуть более широкую эпиплевру. Жилкованием также похож на *Z. sibirica*, но отличается от него более крупными и малочисленными ячеями, формой эпиплевры и ее большей шириной.

Материал. Голотип.

***Zygadenia semen* Ponomarenko, 2000**

Zygadenia semen: Ponomarenko, 2000: S319.

Голотип – ПИН, № 2385/1042, прямой и обратный отпечатки жука без головы, проторакса и большей части конечностей, Читинская обл., Елизаветинская впадина, падь Семен, нижний мел, тургинская серия.

Диагноз. Количество ячей в ряду около 25, ячеи овальной формы и среднего размера, эпиплевральный край явно изогнут в центральной части.

Описание (Рис. 99-100). Тело цилиндрическое, покрыто бугорками двух типов. Бугорки равномерно распределены по всему телу, более крупные на последнем стерните и на вдавленных участках II-IV стернитов брюшка. Размер бугорков варьирует от 0.03-0.04 на участках с мелкими бугорками до 0.05-0.06 на участках с крупными бугорками. Расстояние между бугорками 0.01-0.03 на участках с мелкими бугорками и 0.02-0.03 на участках с крупными бугорками. Плотность бугорков 420 буг/мм² и 200 буг/мм² соответственно.

Надкрылья в 3.1-3.2 раза длиннее ширины, вершина не оттянута назад. Эпиплевральный край на всем протяжении цельный, в средней части почти прямой, по краям плавно закруглен. Эпиплевра широкая, с полным рядом ячеек, расширена в базальной трети, затем плавно сужается и в задней трети узкая с постоянной шириной. Отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине примерно 1.7-1.9. Отношение наибольшей ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 6.9-8.1. Основание надкрылья более или менее прямое, плечо выражено, но не выступает. Жилки зигзагообразной формы. Жилки 2 и 3 повторяют форму эпиплевры и лишь в базальной части образуют небольшой изгиб, имеют общее основание, затем идут обособленно и независимо друг от друга впадают в вершину надкрылья. Жилки 4 и 5 сливаются примерно за 5 ячеек до вершины надкрылья. Ячейки овальные, немного вытянуты в задней части надкрылья, в эпиплевре более вытянутые. Количество ячеек в поле II – 23, III – 25, IV – 20-21, VI – 22, VII – 0-2. Количество макул варьирует от 5 до 7. Ячейки средние, занимают чуть больше половины расстояния между жилками и явно не доходят до границ полей. Надкрылья темные с тремя светлыми перетяжками, разделенными так, что они образуют пятнистый рисунок.

Метавентрит узкий. Его длина равна ширине. Отношение ширины метавентрита по заднему краю по отношению к переднему – 2.2.

Абдомен не сужается к основанию, сужается к вершине с середины III стернита, вершина острая. Последний стернит брюшка в 2.5 раза длиннее предпоследнего, отношение его ширины к длине – 1.5. Рельеф стернитов слабый, стерниты черепицеобразно налегают друг на друга, в передней части II-IV стернитов вдавления с более крупными бугорками.

Конечности. Средние тазики конические с оттянутыми наружными трохантинами. Задние тазики сужаются кнаружи в 5 раз. Отношение их ширины к длине равно 2. Вертлуги подстилают снизу задние тазики, крупные, овальной формы. Бедро расширено к основанию. Голень на много уже основания бедра.

Сравнение. По форме и размеру ячеек похож на *Z. giebeli* и *Z. handlirchi*, но отличается от них жилкованием (жилки 2 и 3 не сливаются перед впадением в вершину надкрылья), более выпуклой и узкой эпиплеврой и чуть большим количеством ячеек в ряду. Выпуклой эпиплеврой и длиной надкрылья похож на *Z. floodpagei*, но отличается от него более мелкими и вытянутыми ячейками, более узкой эпиплеврой и тем, что надкрылье больше вытянуто в длину и жилки не изогнуты зигзагообразно.

Замечания. Экз. ПИН, № 2385/811, описанный в типовой серии вида, крупнее и шире остальных образцов. Ширина его надкрылья составляет 4.8, хотя большая часть надкрылий типовой серии имеют ширину 3.5-3.7. Кроме того, у него более широкая эпиплевра, которая

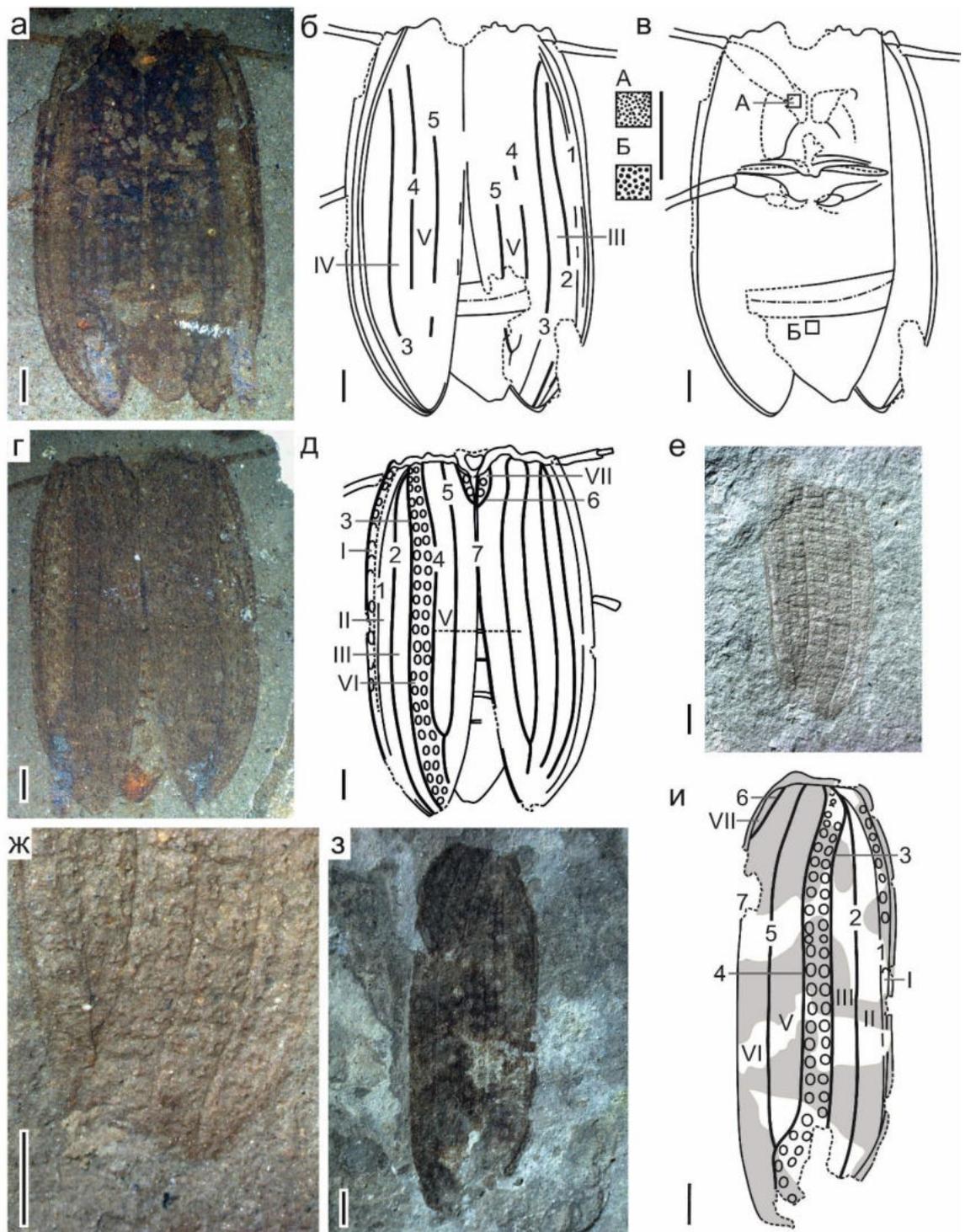


Рис. 99. *Zygadenia semen*, голотип (ПИН, № 2385/1042) и паратипы (ПИН, №№ 2385/157 и 1227): а-д – голотип: а – фото обратного образца, б – рисунок обратного образца с дорсальной стороны, в – рисунок обратного образца с вентральной стороны, г – фото прямого образца, д – рисунок прямого образца; е-ж – экз. ПИН, № 2385/1227: е – фото сухого отпечатка, ж – фото вершины надкрылья; з-и – экз. ПИН, № 2385/157: з – фото, и – рисунок. На фото а, г, ж, з образцы смочены спиртом.

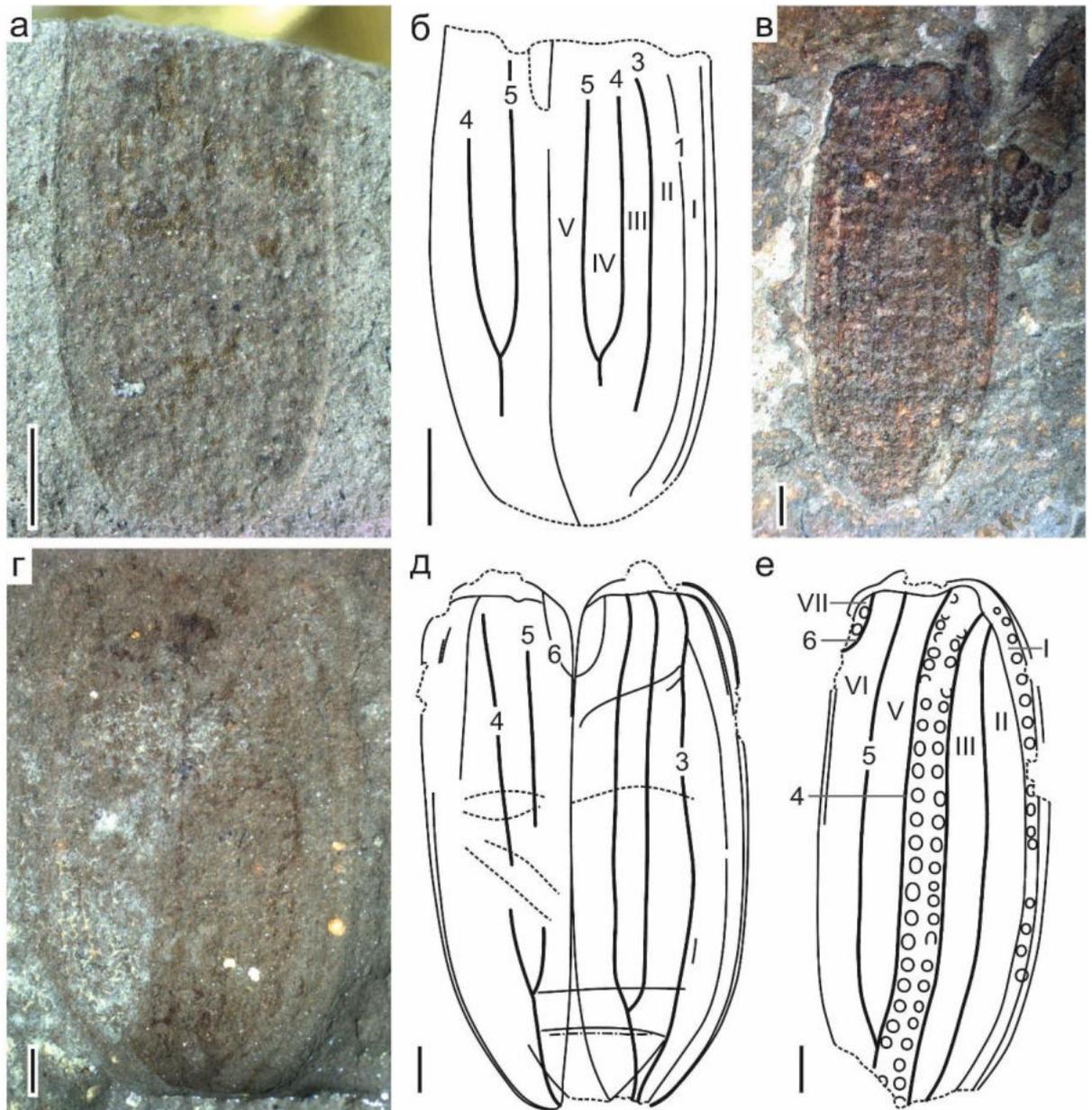


Рис. 100. *Zygodenia semen*, паратипы (ПИН, №№ 2385/811, 1043 и 1045): а-б – экз. ПИН, № 2385/1043: а – фото, б – рисунок; в, е – экз. ПИН, № 2385/811: в – фото образца, смоченного спиртом, е – рисунок; г-д – экз. ПИН, № 2385/1045: г – фото образца, смоченного спиртом, д – рисунок.

почти не сужается к заднему краю надкрылья, с одним явным рядом круглых ячеек, плечо не образует выступа, ячей более круглые, в отличие от остальных образцов, несколько отличается количество ячеек в ряду: в неполном поле II – 23 ячей, хотя у голотипа в полном поле 23, в неполных III и IV – по 26 против 25 в полном поле голотипа, в неполном поле VI 24 против 22 в полном у голотипа. Это указывает на то, что надкрылье принадлежит жуку другого вида и не может быть использовано в анализе типовой серии.

Количество ячеек в поле V варьирует от 20 до 22 независимо от длины надкрылья, что подтверждает, что признак диагностический для вида, но не может быть задан строго одним числом (см. главу морфология *Notocupes*).

В отличие от первоначального описания в обновленном проанализированы признаки всех образцов типовой серии. Более подробно описано строение надкрылий: формы надкрылья и жилкования.

Размеры.

	Длина надкрылья	Ширина надкрылья
Голотип (ПИН, № 2385/1042)	11.7	3.6
Паратип (ПИН, № 2385/157)	10.9*	3.5-3.7
Паратип (ПИН, № 2385/811)	12.4	4.8
Паратип (ПИН, № 2385/1043)	-	1.7
Паратип (ПИН, № 2385/1045)	11.6	3.7
Паратип (ПИН, № 2385/1227)	-	3.5

*Длина сохранившейся части

Экз. ПИН, № 2385/811 в первоначальном описании указан как № 2385/911. В настоящей работе номер исправлен на правильный.

Несмотря на то, что на голотипе просматриваются некоторые признаки метавентрита и брюшка, вид включен в состав формального таксона *Zygadenia*, так как не имеет достаточного количества диагностических признаков, чтобы быть включенным в один из четырех вышеприведенных родов.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения известны изолированные надкрылья (экз. ПИН, №№ 2385/157, 811, 1043, 1045 и 1227).

***Zygadenia sibirica* Ponomarenko, 2000**

Zygadenia sibirica: Ponomarenko, 2000: S319.

Голотип – ПИН, № 2385/1046, прямой и обратный отпечатки жука без головы и проторакса. Читинская обл., Елизаветинская впадина, падь Семен, нижний мел, тургинская серия.

Диагноз. Количество ячеек в ряду около 28, ячейки мелкие, жилки 2 и 3 сливаются перед впадением в вершину надкрылья.

Описание (Рис. 101-103). Мелкий цилиндрический жук.

Надкрылье в 2.6-3 раза длиннее своей ширины, основание прямое, плечо прямое, эпиплевральный край в срединной части прямой, на концах немного изогнут, вершина надкрылья сужена, но не оттянута назад. Эпиплевра узкая, расширяется только в базальной трети, с рядом ячеек, отношение ширины надкрылья к наибольшей ширине эпиплевры 4.9-8.7, отношение ширины эпиплевры в основании к ее ширине на вершине 3.7-5.8. Жилки 2 и 3 более или менее прямые и повторяют форму эпиплевры, имеют общее основание и сливаются за 3 ячейки до вершины надкрылья, жилки 4 и 5 сливаются несколько проксимальнее, за 4 ячейки. Ячейки округлые, мелкие, занимают меньше половины расстояния между жилками, в ряду до 28 ячеек, вокруг ячеек насчитывается по 5-6 макул. Количество ячеек в поле II – 26, III – 17-25, IV – 22-28, V – 16-25, VI – 22-27, VII – 3. На надкрылье четыре широких неправильной формы темных пятна.

Метавентрит короткий, его ширина в 2 раза больше длины.

Абдомен со слабым рельефом. Последний стернит брюшка в 2.5 раза длиннее предпоследнего.

Размеры.

	Длина надкрылья	Ширина надкрылья
Голотип (ПИН, № 2385/1046)	6.8	2.5
Паратип (ПИН, № 2385/192)	8	2.7
Паратип (ПИН, № 2385/920)	6.8	2.6
Паратип (ПИН, № 2385/1049)	7.6*	2.6
Паратип (ПИН, № 2385/1207)	8.9	3.4

*Длина сохранившейся части надкрылья

Сравнение. Мелким размером ячеек похож на *Z. simpsoni*, *Z. liui* и *Z. angliae*, но отличается от них жилкованием (жилки 2 и 3 сливаются перед впадением в вершину надкрылья) и более широкой эпиплеврой, от *Z. liui* и *Z. angliae* отличается большим количеством ячеек, от *Z. simpsoni* тем, что надкрылье менее вытянуто в длину. Длинной надкрылья похож на *Z. tuberculata* и

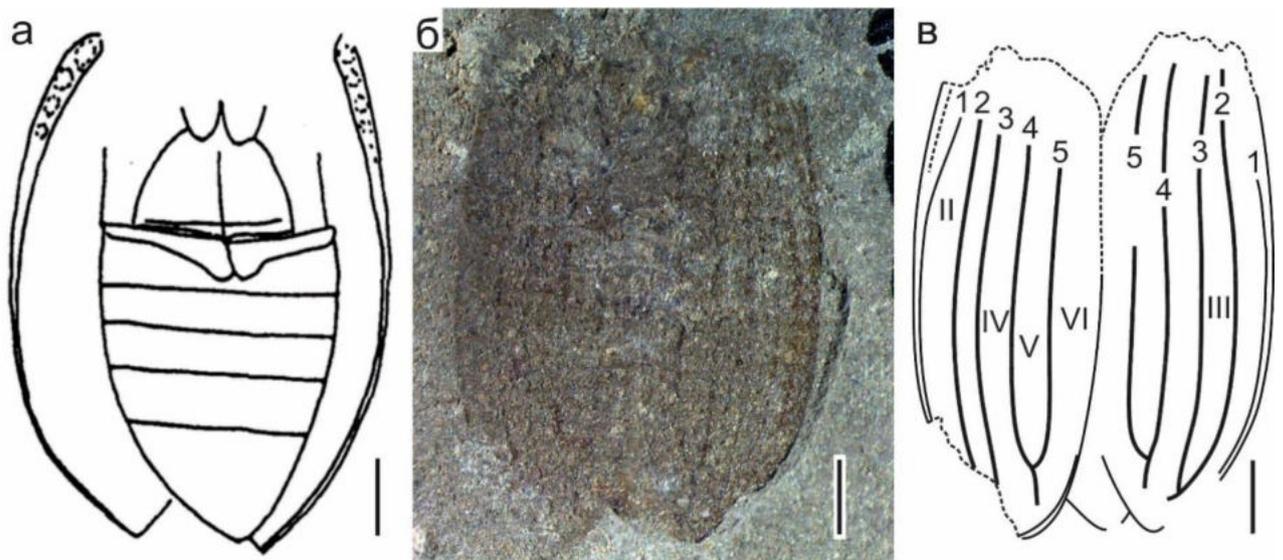


Рис. 101. *Zygadenia sibirica*, голотип (ПИН, № 2385/1046): а – рисунок с вентральной стороны (из Ропомаренко, 2000); б – фото; в – схема жилкования надкрылий.

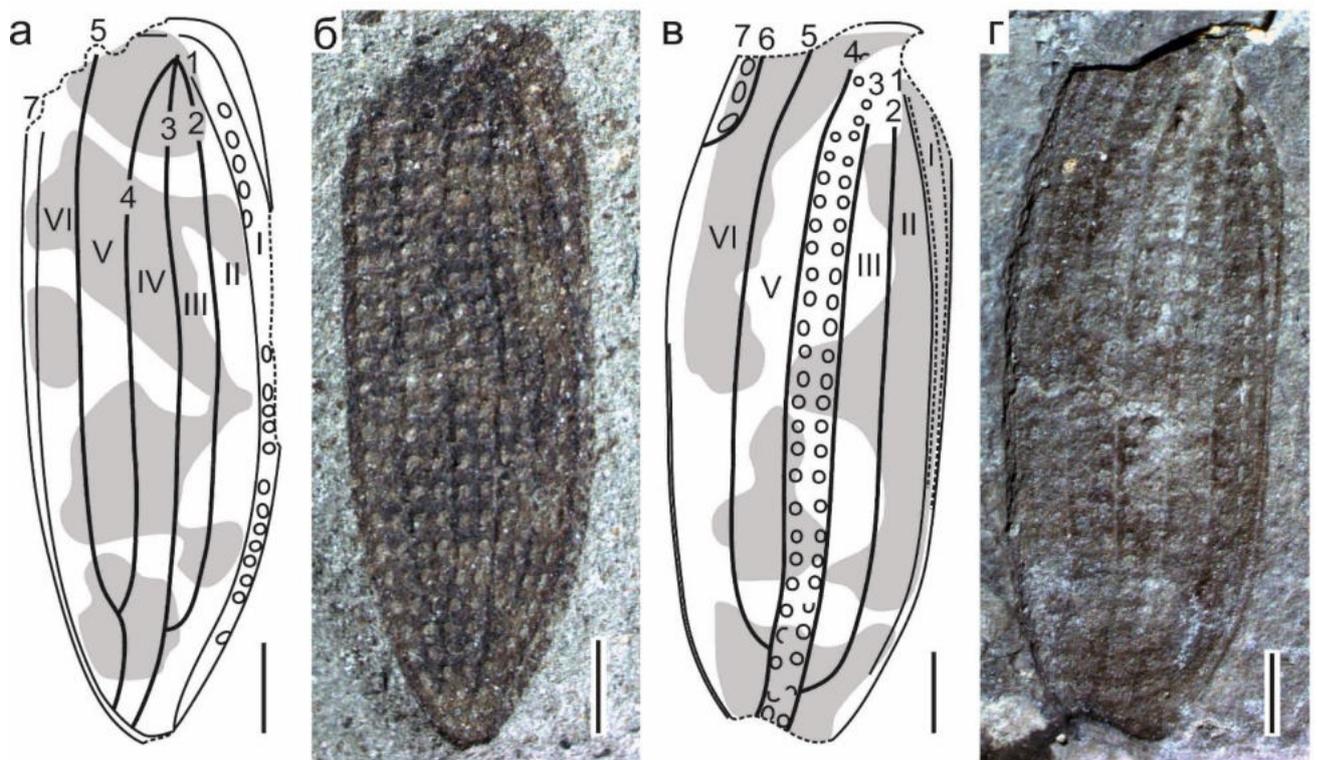


Рис. 102. *Zygadenia sibirica*, паратипы (ПИН, №№ 2385/192 и 1207): а-б – экз. ПИН, № 2385/192: а – рисунок, б – фото; в-г – экз. ПИН, № 2385/1207: в – рисунок, г – фото.

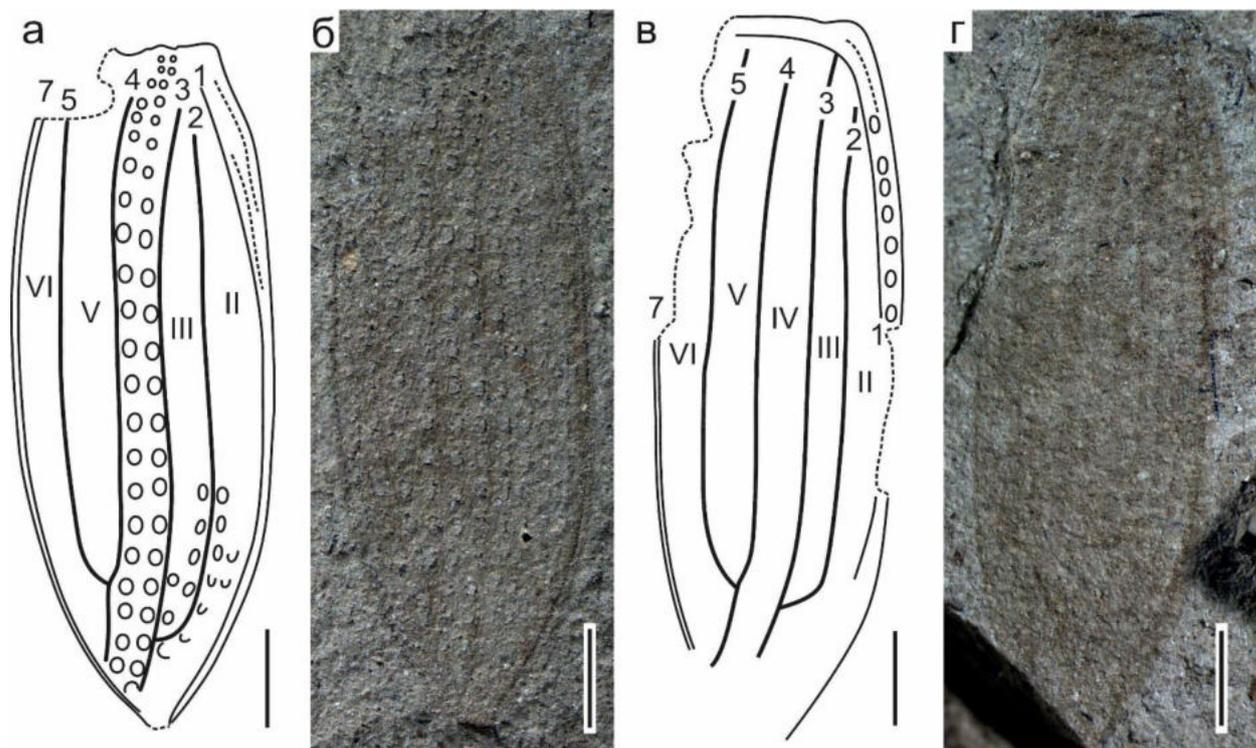


Рис. 103. *Zygadenia sibirica*, паратипы (ПИН, №№ 2385/920 и 1049): а-б – экз. ПИН, № 2385/920: а – рисунок, б – фото (а, б отображены зеркально); в-г – экз. ПИН, № 2385/1049: в – рисунок, г – фото.

Z. handlirchi, но отличается от них более мелкими и многочисленными ячейками в ряду и тем, что надкрылье меньше вытянуто в длину.

Замечание. Ранее было поставлено под сомнение отнесение к роду рассматриваемого вида. Образцы не имели достаточно диагностических признаков в описаниях, а их жилкование не было описано подробно. Переизучение типовой серии показало, что вид имеет не стандартное жилкование, отмеченное у видов *Conexicoxa* и некоторых *Notocupes*: перед впадением в вершину надкрылья попарно сливаются жилки 2 и 3 и 4 и 5.

Несмотря на то, что на голотипе просматриваются некоторые признаки метавентрита и брюшка, вид включен в состав формального таксона *Zygadenia*, так как не имеет достаточного количества диагностических признаков, чтобы быть включенным в один из четырех вышеприведенных родов.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения известны образцы, представленные изолированными надкрыльями (экз. ПИН, №№ 2385/192, 920, 1044, 1049 и 1207).

5.6. *Odontomma patula* (Ponomarenko, 1985)

Notocupes patulus: Пономаренко, 1985: 48.

Zygadenia patula: Пономаренко, 2000: S317;

Notocupes patulus: Ponomarenko et al., 2012: 13;

Zygadenia patula: Kirejtshuk, 2020: 46;

Odontomma patula: Strelnikova, Yan, 2023: 23.

Голотип – ПИН, № 4034/2, прямой и обратный отпечатки надкрылий, метавентрита и брюшка, вершины надкрылий и брюшка не сохранились, местонахождение Лайма, тюменская свита, средняя юра.

Диагноз. Брюшко покрыто крупными редкими бугорками, плотность бугорков 175 буг/мм². На надкрылье более 30 мелких ячеек в ряду.

Описание (Рис. 104). Центральная часть стернитов брюшка покрыта крупными бугорками. Размер бугорков 0.05-0.07, расстояние между ними 0.02–0.06. Плотность бугорков 175 буг/мм².

Надкрылья. Эпиплевра широкая, плавно загибается по всей длине, в передней половине плавно сужается примерно в три раза. Основание надкрылья прямое, плечо явное, но притупленное. Ячей надкрылий мелкие, поперечные, в ряду более 30 ячеек.

Метавентрит в 2.5 раза меньше в длину, чем в ширину, его задний край вдвое шире переднего. Паракоксальный шов достигает задних углов метавентрита, то есть не слит с его задним краем.

Конечности. Задние тазики сильно поперечные, их длина почти вдвое меньше ширины, сужаются латерально в пять раз, их длина составляет половину длины I стернита брюшка.

Размеры. Предполагаемая длина жука около 13, предполагаемая длина надкрылья около 10, ширина надкрылья 4.

Сравнение. Отличается от *O. trachylaena* Ren et al., 2006 существенно меньшими размерами, от *O. sulcatum* Tan et al., 2007 [*Brochocoleus sulcatus* Tan et al., 2007] меньшей плотностью бугорков, покрывающих тело; отличается от обоих видов более узкой эпиплеврой. Кроме диагностических признаков рода похож на два остальных вида мелкими ячейками надкрылий и паракоксальным швом, не достигающим задних углов метавентрита.

Замечание. Перенесен в *Odontomma* Ren et al., 2006 по таким признакам, как тело, покрытое крупными редкими бугорками, прямое основание надкрылья, явное, но притупленное плечо,

сильно зазубренный по всей длине эпиплевральный край, не характерный для *Notocipes*, и относительно широкая плавно, но не сильно, сужающаяся эпиплевра. Среди *Notocipes* нет видов с широкой на конце эпиплеврой, если эпиплевра широкая в основании, то она резко и как правило сильно сужается в передней половине (например, *N. mongolicus*).

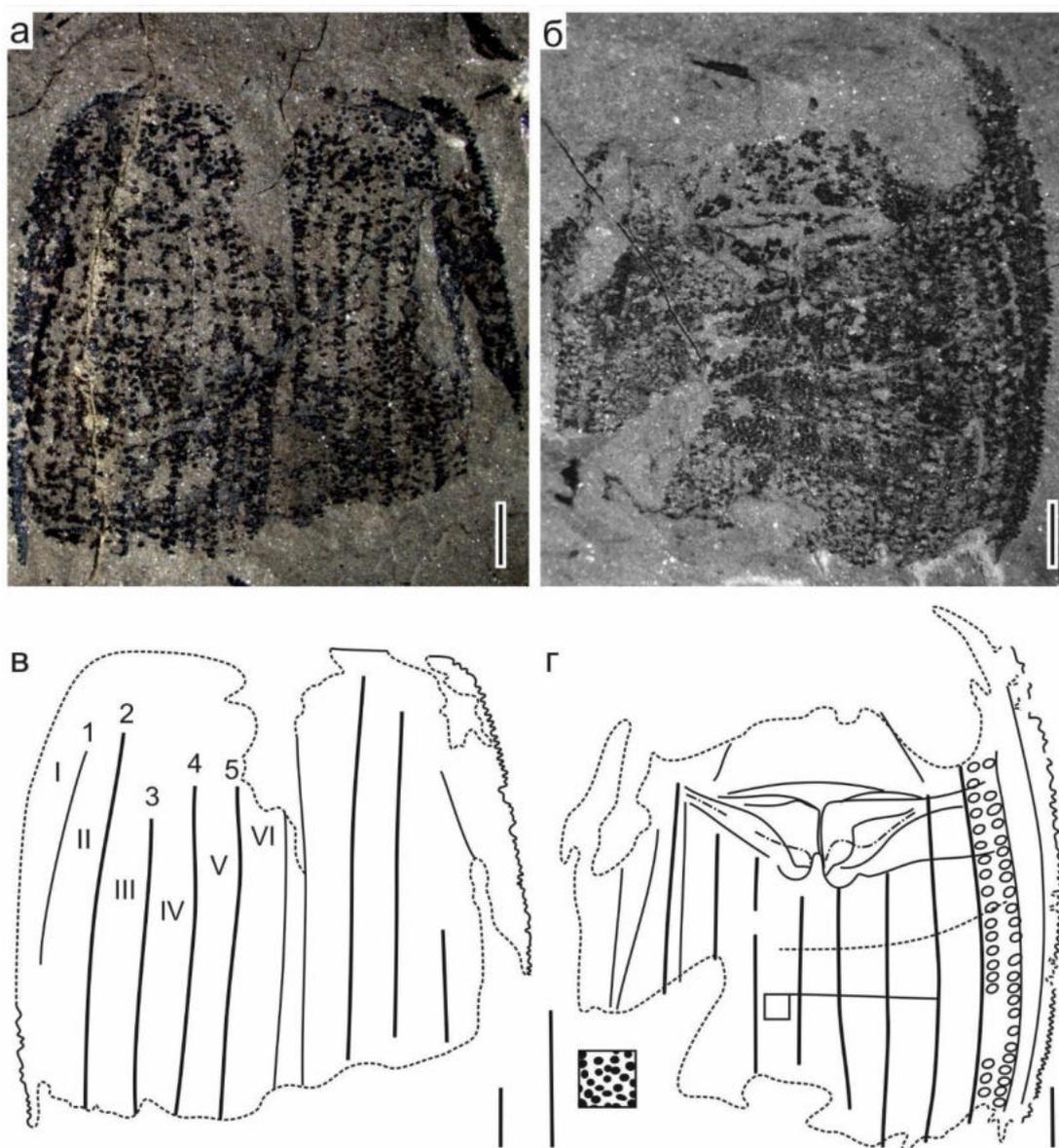


Рис. 104. *Odontomma patula* (Ропомаренко, 1985): а – фото прямого отпечатка; б – фото обратного отпечатка; в – рисунок прямого отпечатка; г – рисунок обратного отпечатка.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. На основе изучения материала из коллекций ПИН РАН (34 вида из 17 местонахождений, имеющих возраст от среднего триаса до позднего мела) и литературных данных (описания 80 видов из 54 местонахождений по всему миру и некоторые обзорные статьи) ревизована обширная, разнообразная и широко распространенная группа мезозойских жуков, ранее известная как род *Notocupes* Ponomarenko, 1964.
2. Исследование разнообразия ископаемых родов Cupedidae и Ommatidae показало, что определение *Notocupes* по одним изолированным надкрыльям ведёт к неминуемым ошибкам и путанице, так как внутри семейства описано еще как минимум три рода с надкрыльями подобного строения (*Rhopalomma*, *Rhabdocupes* и *Latocupes*). Это указывает на необходимость использования формального таксона *Zygadenia* для описания изолированных надкрылий из местонахождений, откуда не известны жуки с полными телами и такими же надкрыльями.
3. Благодаря новым морфологическим данным, проведена реклассификация рода *Notocupes*: 12 видов перенесены в *Rhabdocupes* Ponomarenko, 1966, 18 видов выделены в *Conexicoxa* Lin, 1986, ранее ставшим младшим синонимом *Notocupes* и теперь восстановленный в статусе самостоятельного рода, 9 видов выделены в новый род *Brachilatus* Strelnikova et Yan, 2023, 28 видов остались в составе *Notocupes* Ponomarenko, 1964; 13 видов, описанные по изолированным надкрыльям, выделены в формальный таксон *Zygadenia* Handlirsch, 1906. Для всех пяти таксонов составлены определительные ключи и сформулированы диагнозы.
4. Описано два новых вида (*Notocupes khasurtyiensis* Strelnikova, 2019 и *Zygadenia alexrasnitsyni* Strelnikova et Yan, 2021), переизучены и ревизованы все ранее описанные 32 вида из коллекций ПИН, относимые к *Notocupes*; для шести видов обнаружены и добавлены в описания новые экземпляры, позволяющие дополнить данные о морфологии этих видов. В результате ревизии коллекций ПИН было обнаружено пять новых экземпляров *Zygadenia* sp. из четырех местонахождений, в трех из которых не описаны жуки исследованной группы, что позволило несколько расширить ее географию.
5. Получены новые данные по морфологии исследованной группы жуков: детально изучена бугорчатая скульптура покровов (размеры бугорков, расстояние между ними, плотность, отличие в размерах внутри одной особи – выделены как признаки для идентификации родов), бугры на голове, швы на простернуме, более подробно изучены надкрылья, в частности форма надкрылий, жилкование, ширина эпиплевры, количество бугорков вокруг ячеек и количество ячеек в ряду.
6. Составлена матрица со 102 признаками, которые возможно использовать в будущих описаниях. Все признаки проверены на применимость для использования их в качестве

диагностических. Выделены 66 признаков, применимых для сравнения на видовом и родовом уровнях.

7. Исследование бугорков на теле продемонстрировало, что у более древних триасовых и части юрских видов тело покрыто бугорками одного размера, тогда как у более молодых видов два типа бугорков, более мелкие и более крупные. Признак является перспективным для дальнейшего изучения на ископаемых Archostemata и, возможно, позволяет выявить отличия на родовом уровне.
8. Исследование рельефа головы показало, что у *Rhabdocupes* бугры P1-P3 слиты в продольные валики, у более молодых родов *Conexicoxa* и *Notocupes* P3 не развит, у более древних видов этих двух родов бугры P1 и P2 слиты в единый X-образный бугор, тогда как у более молодых – крупный P2 явно обособлен от мелкого P1. У наиболее молодого из исследованных родов *Brachilatus* P1, возможно, не развит, на голове имеется только крупный P2.
9. Для исследованных жуков из коллекции ПИН РАН выявлено два варианта жилкования надкрылий. Для 26 видов характерно слияние двух ближних к шовному краю жилок перед впадением в вершину, как правило, за 3-4 ячеей до вершины; две другие жилки свободно впадают в вершину и часто имеют общее основание. Однако у восьми видов обнаружена другая схема жилкования, где кроме уже упомянутых жилок, перед впадением в вершину соединяются еще и две внешние жилки. Второй вариант жилкования проявляется у всех исследованных из коллекции ПИН видов *Conexicoxa* и у двух видов *Notocupes*. Изучение жилкования на больших типовых сериях показало, что признак слияния внешних жилок видоспецифичен.
10. Изучение бугорков (макул) вокруг ячеей на надкрылье показало, что их количество, приходящееся на одну ячейку, может сильно варьировать от 4-5 до 8-9 внутри одного надкрылья, а схема распределения бугорков на двух надкрыльях одного жука может отличаться. Количество макул скорее зависит от размера ячеей и от их расположения на надкрыльях и не может использоваться как видовой диагностический признак.
11. Исследование типовой серии вида *N. elegans* выявило, что количество ячеей в ряду на надкрылье не строго определено для вида и, скорее всего, зависит от длины надкрылья - в типовой серии надкрылья имеют длину от 5.5 до 9 мм в длину, количество ячеей в исследованном поле у этих экземпляров варьирует от 21 до 24.
12. Результаты исследования послужили материалом для соответствующих страниц в атласе вымерших групп жуков на сайте Зоологического института РАН (https://www.zin.ru/ANIMALIA/COLEOPTERA/RUS/ommat_sf.htm), одним из авторов которого стала автор данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аристов Д.С. Новые и малоизвестные гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones: Cnemidolestida, Reculida) из триаса Евразии // Палеонтологический журнал. 2020. № 5. С. 84–89. DOI: 10.31857/S0031031X20050025
2. Вахрамеев В.А., Котова И.З. Древнейшие покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнего мела Забайкалья // Палеонтологический журнал. 1977. № 4. С. 101–109.
3. Генкина Р.З. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений Иссыккульской впадины (Северная Киргизия). М.: Наука, 1966. 147 с.
4. Добрускина И.А. Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. Тр. Геологического ин-та АН СССР. Вып. 346. М.: Наука, 1980. 161 с.
5. Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии. Тр. Геологического ин-та РАН. Вып. 365. М.: Наука, 1982. 182 с.
6. Долуденко М.П., Сакулина Г.В., Пономаренко А.Г. Геологическое строение района уникального местонахождения позднеюрской фауны Аулие (Каратау, Южный Казахстан). М.: Геологический ин-т АН СССР, 1990. 35 с.
7. Киричкова А.И., Долуденко М.П. Новые данные по флостратиграфии юрских отложений Казахстана // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1996. Т. 4. № 5. С. 35–52.
8. Копылов Д.С., Расницын А.П. Новые сепульки (Hymenoptera: Sepulcidae) из нижнего мела Азии. I: Pararamphiliinae и Xuelulinae // Палеонтологический журнал. 2017. № 1. С. 66–72.
9. Мартынов А.В. Лиасовые насекомые Шураба и Кизил-Кии. Тр. Палеонтологического ин-та РАН. Т. VII. Вып. 1. / Ред. Борисьяк А.А. М., Л.: Издательство Академии наук СССР, 1937. 231+VII с.
10. Мартынова О.М. Материалы по эволюции Mecoptera (с 3 таблицами и 52 рисунками в тексте). Тр. Палеонтологического ин-та Т. XIV. Вып. 1. М., Л.: Издательство Академии наук СССР, 1948. 76+III.
11. Неуструева И.Ю., Яковлев В.Н., Мартинсон Г.Г. Новое местонахождение Мезозойской лимнической фауны в районе оз. Бон-Цаган-Нур (Центральная Монголия) // Фауна, флора и биостратиграфия Мезозоя и Кайнозоя Монголии / Ред. Трофимов Б.А. М.: Наука, 1977. С. 127–135 (Тр. ССМПЭ. Вып. 4).

12. Полянский Б.В., Долуденко М.П. О седиментогенезе верхнеюрских карбонатных флишоидных отложений хр. Каратау (Южный Казахстан) // Литол. и полезн. ископ. 1978. № 3. С. 78–88.
13. Пономаренко А.Г. Новые жуки из семейства Cupedidae из юрских отложений Каратау // Палеонтологический журнал. 1964. № 2. С. 49–62.
14. Пономаренко А.Г. Новые жуки из семейства Cupedidae (Coleoptera) из мезозоя Забайкалья // Энтомологическое обозрение. 1966а. № 1. С. 138–143.
15. Пономаренко А.Г. 1966б. Жуки семейства Cupedidae из нижнего триаса средней Азии // Палеонтологический журнал. №4. С. 47–68.
16. Пономаренко А.Г. Жуки-Архостематы юры Каратау (Coleoptera, Archostemata) // Юрские насекомые Каратау / Ред. Родендорф Б.Б. М.: Наука, 1968. С. 118–138.
17. Пономаренко А.Г. Историческое развитие жесткокрылых – архостемат. М.: Наука, 1969. 240 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 125).
18. Пономаренко А.Г. О систематической принадлежности некоторых жуков из Зольнгофенских сланцев Баварии // Палеонтологический журнал. 1971. №1. С.67–81.
19. Пономаренко А.Г. Историческое развитие жесткокрылых насекомых. Дисс. ... докт. биол. наук. М., 1983. 413 с.
20. Пономаренко А.Г. Жесткокрылые из юры Сибири и Западной Монголии // Юрские насекомые Сибири и Монголии / Ред. Расницын А.П. М.: Наука, 1985. С. 47–87 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 211).
21. Пономаренко А.Г. Жуки Scarabaeida // Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья / Ред. Расницын А.П. М.: Наука, 1990. С. 45–46 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 239).
22. Пономаренко А.Г. Отряд жесткокрылые (Coleoptera) // Мезозойские насекомые и остракоды Азии / Ред. Пономаренко А.Г. М.: Наука, 1993. С. 15–37 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 252).
23. Пономаренко А.Г. Новые жуки семейства Cupedidae из мезозоя Монголии. Brochocoleini и Notocupedini // Палеонтологический журнал. 1994. № 3. С. 83–93.
24. Пономаренко А.Г. Новые жуки семейства Cupedidae из мезозоя Монголии. Ommatini, Mesocupedini, Priacmini // Палеонтологический журнал. 1997. № 4. С. 45–55.
25. Пономаренко А.Г. Типы мезозойских жуков-архостемат (Insecta, Coleoptera, Archostemata) в музее Естественной истории, Лондон // Палеонтологический журнал. 2006. № 1. С. 86–94. <https://doi.org/10.1134/S0031030106010102>

26. Пономаренко А.Г. Новые жуки (Coleoptera) из триаса севера европейской России // Палеонтологический журнал. 2008. № 6. С. 30–35.
27. Сикстель Т.А. Стратиграфия континентальных отложений верхней перми и триаса Средней Азии. Автореферат дисс. доктора геолого-минералогических наук. Ташкент: Ташкентский государственный университет им В.И. Ленина Главгеология УзССР, 1961. 108 с.+ 36 табл.
28. Сеница С.М. Юра и нижний мел Центральной Монголии (остракоды, стратиграфия и корреляция). Труды совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции. Вып. 42 / Ред. Пономаренко А.Г. М.: Наука, 1993. 236 с.
29. Сеница С.М. Юра и нижний мел Монголии и Забайкалья (фашии, обстановки седиментации, биота). Автореферат дисс. докт. геолого-минералогических наук в форме науного доклада. М., 1996. 63 с.
30. Скобло В.М., Лямина Н.А. Континентальный мел Забайкалья и вопросы внутри- и межрегиональной корреляции // Континентальный мел СССР. Владивосток, 1990. С. 85–90.
31. Стрельникова О.Д. Новые купедидаы (Insecta: Coleoptera, Cupedidae) из нижнего мела Бурятии // Палеонтологический журнал. 2019. № 3. С. 76–83. DOI: 10.1134/S0031031X19030164
32. Стрельникова О.Д., Ян Е.В. Новая находка жуков агиртид (Coleoptera, Agyrtidae) из нижнемелового местонахождения Хасурты // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. 16 Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Москва, 2019. С. 23–24.
33. Стрельникова О.Д., Ян Е.В., Василенко Д.В. Новая находка агиртид (Coleoptera. Agyrtidae) из нижнемелового местонахождения Хасурты // Палеонтологический журнал. 2020. № 6. С. 68–73. DOI: 10.31857/S0031031X20060094
34. Стрельникова О.Д. Новые данные по морфологии мезозойских жуков-омматид комплекса родов *Notocupes* (Coleoptera: Archostemata: Ommatidae) // 16 съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22–26 августа 2022. С. 145.
35. Щербаков Д.Е. О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтологический журнал. 2008. № 1. С. 15–32.
36. Ян Е.В., Стрельникова О.Д. Новые находки Jurodidae (Insecta; Coleoptera) из нижнемелового местонахождения Хасурты подтверждают принадлежность семейства к Archostemata // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. 16 Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Москва, 2019. С. 31–32.

37. Ян Е.В., Стрельникова О.Д. Эволюция жуков подотряда Polyphaga (Insecta: Coleoptera) в поздней перми и раннем-среднем триасе // Палеонтологический журнал. 2022. № 3. С. 35–46. DOI: 10.31857/S0031031X22030175
38. Ashman L.G., Oberprieler R.G., Ślipiński A. *Rhopalomma stefaniae* gen. et sp.n., the first ommatid beetle from the Upper Jurassic in Australia (Coleoptera: Archostemata: Ommatidae) // Zootaxa. 2015. Vol. 3980. P. 136–142.
39. Atkins M.D. The Cupedidae of the world // Canadian Entomologist. 1963. Vol. 95. P. 140–162.
40. Bashkuev A., Sell J., Aristov D., Ponomarenko A., Sinitschenkova N. et Mahler H. Insects from the Buntsandstein of Lower Franconia and Thuringia // Paläontol. Z. 2012. Vol. 86. P. 175–185. <https://doi.org/10.1007/s12542-011-0119-8>
41. Batten D.J. Palaeoenvironmental implications of plant, insect and other organic-walled microfossils in the Weald Clay Formation (Lower Cretaceous) of southeast England // Cretac. Res. 1998. Vol. 19. P. 279–315. <https://doi.org/10.1006/cres.1998.0116>
42. Beutel R.G., Hörnschemeyer T. Description of the larva of *Rhipsideigma raffrayi* (Coleoptera: Archostemata), with phylogenetic and functional implications // Eur. J. Entomol. 2002. Vol. 99. P. 53–66.
43. Beutel R.G., Leschen A.B. Handbook of Zoology. Arthropoda: Insecta. Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). 2nd edition. Berlin (Germany): Walter de Gruyter, 2016. 684 pp.
44. Beutel R.G., Ge S.Q. et Hörnschemeyer T. On the head morphology of *Tetrphalerus*, the phylogeny of Archostemata and the basal branching events in Coleoptera // Cladistics. 2008. Vol. 24. P. 270–298. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00186.x>
45. Beutel R.G., Xu Ch., Jarzembowski Ed., Kundrata R., Boudinot B.E., McKenna D.D., Goczał J. The evolutionary history of Coleoptera (Insecta) in the late Palaeozoic and the Mesozoic // Systematic Entomology. 2024. P. 1–34. DOI: 10.1111/syen.12623
46. Boudinot B.E., Yan E.V., Prokop J., Luo X.-Zh., Beutel R.G.. Permian parallelisms: Reanalysis of †*Tshekardocoleidae* sheds light on the earliest evolution of the Coleoptera // Syst. Entomol. 30 March 2022. P. 1–28. DOI: 10.1111/syen.12562
47. Chen P., Wang Q., Zhang H., Cao M., Li W., Wu Sh., Shen Y. Jianshangou Bed of the Yixian Formation in West Liaoning, China // Science in China Ser. D. Earth Sciences. 2005. Vol. 48. № 3. P. 298—312. DOI: 10.1360/04yd0038

48. Crowson R.A. Observation on the beetle family Cupedidae, with description of two new fossil forms and a key to the recent genera // *Ann. Mag. Nat. Hist.* 1962. Vol. 13. P. 147–157.
49. DuPorte E.M. The lateral and ventral sclerites of the insect thorax // *Canadian Journal of Zoology.* 1965. Vol. 43. № 1. P. 141–154. <https://doi.org/10.1139/z65-012>
50. Escalona H.E., Lawrence J.F. et Śłipiński A. The extant species of the genus *Omma* Newman and description of *Beutelius* gen. nov. (Coleoptera: Archostemata: Ommatidae: Ommatinae) // *Zootaxa.* 2020. Vol. 4728. № 4. P. 547–574. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4728.4.11>
51. Fregenal-Martínez M.A., Meléndez N. The Lacustrine Fossiliferous Deposits of the Las Hoyas Subbasin (Lower Cretaceous, Serranía de Cuenca, Iberian Ranges, Spain) // *American Association of Petroleum Geologists.* 2000. Vol. 46. P. 303–314. <https://doi.org/10.1306/St46706>
52. Fukuda A. Descriptions of the larva and pupa of *Cupes clathratus* Solsky // *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa.* 1938. Vol. 28. P. 390–393.
53. Fukuda A. Some ecological studies on *Cupes clathratus* Solsky from Japan // *Trms. Nat. Hist. Soc. Formosa.* 1941. Vol. 3. № 1. P. 394–399.
54. Fürsich F.Th., Sha J., Jiang B., Pan Y. High resolution palaeoecological and taphonomic analysis of Early Cretaceous lake biota, western Liaoning (NE-China) // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 2007. Vol. 253. P. 434–457. doi:10.1016/j.palaeo.2007.06.012
55. Giebel C.G.A. *Fauna der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere, Bd. 2, Abth. I. Die Insecten und Spinnen der Vorwelt, mit steter Berücksichtigung der lebenden Insecten und Spinnen, monographisch dargestellt.* Leipzig: Brockhaus, 1856. xviii + 512 pp.
56. Gubin Yu.M., Sinitza S.M. Shar Teg: A Unique Mesozoic Locality of Asia // *Mus. North. Arizona Bull.* 1996. Vol. 60. P. 311–318.
57. Handlirsch A. *Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der Rezenten Formen // Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen.* 1906. Vol. 1–4. P. 1–640.
58. Hong Y. *Middle Jurassic fossil insects in North China.* Beijing: Geological Publishing House, 1983. 223 pp [In Chinese with English abstract].
59. Hong Y.C. The study of Early Cretaceous insects of Kezuo, west Liaoning // *Prof. Pap. Stratigr. Palaeontol.* 1987. Vol. 18. P. 76–87 [In Chinese].
60. Hörschemeyer T. 5. Archostemata // *Handbook of zoology. Volume IV. Arthropoda: Insecta. Part 38 / Eds. Kristensen N.P. et Beutel R.G.* Berlin, New York: Walter de Gruyter, 2005. 567 pp.

61. Hörschemeyer T. The species-level phylogeny of archostematan beetles—where do *Micromalthus debilis* and *Crowsoniella relicta* belong? // *Systematic Entomology*. 2009. Vol. 34. P. 533–558. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00476.x>
62. Huang D. Jurassic integrative stratigraphy and timescale of China // *Science China Earth Sciences*. 2019. Vol. 62. P. 223–255. <https://doi.org/10.1007/s11430-017-9268-7>
63. Hünefeld F., Marvaldi A.E., Müller B., Lawrence J.F. et Beutel R.G. The male postabdomen of the “ancestral” archostematan beetle *Tetraphalerus bruchi* Heller, 1913 (Ommatidae) and its phylogenetic significance // *Arthropod Structure & Development*. March 2011. Vol. 40. № 2. P. 146–158. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2010.12.003>
64. Ignatov M.S., Shcherbakov D.E. Lower Cretaceous mosses from Khasurty (Transbaikalia) // *Arctoa*. 2011. Vol. 20. P. 19–42.
65. Jarzembowski E.A., Yan E.V., Wang B. et Zhang H. Ommatin beetles (Insecta: Coleoptera) from the Lower Cretaceous of northeast China and southern England // *Terr. Arthropod Rev.* 2013. Vol. 6. P. 135–161.
66. Jarzembowski E.A., Wang B., Zhang H.C. et Fang Y. Boring beetles are not necessarily dull: New notocupedins (Insecta: Coleoptera) from the Mesozoic of Eurasia and East Gondwana // *Cretac. Res.* 2015. Vol. 52. P. 431–439. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.03.006>
67. Jarzembowski E.A., Wang B. An unusual basal beetle from Myanmar (Coleoptera: Archostemata) // *Alcheringa*. 2016. Vol. 40. P. 297–302.
68. Jarzembowski E.A., Wang B. et Zheng D.R. An amber double first: A new brochocolein beetle (Coleoptera: Archostemata) from northern Myanmar // *Proc. Geol. Assoc.* 2016. Vol. 127. P. 676–680.
69. Jarzembowski E.A., Wang B. et Zhang H. Another amber first: A tiny tetraphalerin beetle (Coleoptera: Archostemata) in Myanmar birmite // *Cretac. Res.* 2017. Vol. 78. P. 84–88.
70. Jarzembowski E.A., Wang B. et Zheng D. A new scaly archaic beetle (Coleoptera: Archostemata) from mid-Cretaceous Burmese amber // *Cretac. Res.* 2019. Vol. 99. P. 315–320.
71. Jarzembowski E.A., Wang B. et Zheng D. The first notocupedin beetle in mid-Cretaceous amber of northern Myanmar (Insecta: Coleoptera: Archostemata) // *Cretac. Res.* 2020. Vol. 106. P. 104225. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104225>
72. Jiang Z., Li Y., Song C., Shi H., Liu Y., Chen R. et Kong F. A new species of the genus *Notocupes* from mid-Cretaceous Burmese amber (Coleoptera: Archostemata: Ommatidae) // *Cretac. Res.* 2020. Vol. 108. P. 104335.

73. Johnson P.J., Hesler L.A. *Tenomerga cinerea* (Say) (Coleoptera: Cupedidae), a New South Dakota State Record for the Family // *The Coleopterists Bulletin*. 2016. Vol. 70. № 1. P. 194–195. <http://dx.doi.org/10.1649/072.070.0132>
74. Kasap H., Crowson R.A. A comparative anatomical study of Elateriformia and Dascilloides (Coleoptera) // *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 1975. Vol. 126. № 4. P. 441–495 + 91 figs.
75. Kopylov D.S., Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Bashkuev A.S., Bazhenova N.V., Dmitriev V.Yu., Gorochov A.V., Ignatov M.S., Ivanov V.D., Khramov A.V., Legalov A.A., Lukashevich E.D., Mamontov Yu.S., Melnitsky S.I., Oglaza B., Ponomarenko A.G., Prokin A.A., Ryzhkova O.V., Shmakov A.S., Sinitshenkova N.D., Solodovnikov A.Yu., Strelnikova O.D., Sukacheva I.D., Uliakhin A.V., Vasilenko D. V. Wegierek P., Yan E.V. et Zmarzły M. The Khasurty Fossil Insect Lagerstätte // *Paleontological Journal*. 2020. Vol. 54. № 11. P. 1221–1394. DOI: 10.1134/S0031030120110027
76. Kin A., Gruszczyński M., Martill D., Marshall J.D. et Błażejowski B. Palaeoenvironment and taphonomy of a Late Jurassic (Late Tithonian) Lagerstätte from central Poland // *Lethaia*. 2013. Vol. 46. P. 71–81. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2012.00322>
77. Kirejtshuk A.G. Taxonomic review of fossil coleopterous families (Insecta, Coleoptera). Suborder Archostemata: Superfamilies Coleopseoidea and Cupedoidea // *Geosciences*. 2020. Vol. 10. № 73. 85 pp. <https://doi.org/10.3390/geosciences10020073>
78. Kirejtshuk A.G. On subfamily structure of the Cupedidae (Coleoptera, Archostemata): data from paleontology and an approach to solving conflicting classifications // *Palaeoentomology*. 2021. Vol. 004. № 4. P. 353–359. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.4.4.10>
79. Kirejtshuk A.G., Ponomarenko A.G., Prokin A.A., Chang H.L., Nikolajev G.V. et Ren D. Current knowledge of Mesozoic Coleoptera from Daohugou and Liaoning (Northeast China) // *Acta Geologica Sinica*. 2010. Vol. 84. № 4. P. 783–792. <https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2010.00253.x>
80. Kirejtshuk A.G., Nel A. et Kirejtshuk P.A. Taxonomy of the reticulate beetles of the subfamily Cupedinae (Coleoptera: Archostemata), with a review of the historical development // *Invertebrate Zoology*. 2016. Vol. 13. № 2. P. 61–190. <https://doi.org/10.15298/invertzool.13.2.01>
81. Kirejtshuk, A.G., Prokin A. et Ponomarenko A.G. New Representative of the Family Hydroscaphidae from Tunguska Basin, the Boundary of the Permian and Triassic (Coleoptera, Myxophaga) with Review on Myxophagan Fossil Records // *Global Journal of Science Frontier Research: C Biological Science*. 2022. Vol. 22. № 3. P. 1–13. DOI: 10.34257/GJSFRCVOL22IS3PG1

82. Krzemiński W., Lombardo C. New fossil Ephemeroptera and Coleoptera from the Ladinian (Middle Triassic) of Canton Ticino (Switzerland) // *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. 2001. Vol. 107. № 1. P. 69–78. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/5424>
83. Laporte [= Castelnau] F.L.N.C. Études entomologiques, ou descriptions d'insectes nouveaux et observations sur la synonymie [continued] // *Revue Entomologique*. 1836. Vol. 4. P. 5–60.
84. Lawrence J.F. The Australian Ommatidae (Coleoptera: Archostemata): new species, larva and discussion of relationships // *Invertebrate Taxonomy*. 1999. Vol. 13. P. 369–390. <https://doi.org/10.1071/IT99008>
85. Lawrence J.F., Escalona H.E. 2.Ommatidae Sharp and Muir, 1912 // *Australian Beetles Volume 2: Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga (part)* / Eds. Ślipiński A., Lawrence J.F. Australia: CSIRO publishing, 2019. 783 pp.
86. Lawrence J.F., Ślipiński A., Ainsley E., Seago A., Thayer M.K., Newton A.F. et Marvaldi A.E. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae // *Ann. Zool.* 2011. Vol. 61. P. 1–217.
87. Lee S.B., Nam G.S. et Li Y-D. A new species of Notocupes (Coleoptera: Archostemata) from the Lower Cretaceous (Albian) Jinju Formation in South Korea // *Cretac. Res.* 2022. 105357. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105357>.
88. Lee S.B., Soo N.G., Park J.K., Lee B.H. et Li Y-D. Cretaceous beetles of the Jinju Formation (Coleoptera): Archostemata // *Palaeoentomology*. 2023. Vol. 006. № 5. P. 496–506. DOI: 10.11646/PALAEOENTOMOLOGY.6.5.8
89. Li Y-D., Tihelka E., Yamamoto S., Huang D-Y et Cai C-Y. A close affinity of the enigmatic genus *Stegocoleus* with *Lepidomma* revealed by new fossil evidence (Coleoptera: Archostemata: Ommatidae) // *Palaeoentomology*. 2020. Vol. 003. № 6. P. 632–640. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.3.6.15>
90. Li Y-D., Cai C-Y. Revisiting the morphology of the Cretaceous ommatid beetle *Clessidromma palmeri* (Coleoptera: Archostemata: Ommatidae) // *Pap. Avulsos Zool.* 2021. Vol. 61. e20216195. <http://doi.org/10.11606/1807-0205/2021.61.95>
91. Li Y-D., Huang D-Y. et Cai C-Y. Revisiting the systematic positions of two “Notocupes” species from the Lower Cretaceous of South China (Coleoptera: Polyphaga) // *Zootaxa*. 2021. Vol. 5005. № 1. P. 086–090. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5005.1.7>
92. Li Y-D., Tihelka E., Newton A.F., Huang D-Y. et Cai Ch-Y. New species of *Notocupes* (Coleoptera: Archostemata) from the Middle Jurassic Daohugou beds, with discussion on the generic

- circumscription // *Palaeoentomology*. 2023a. Vol. 006. № 4. P. 398–415.
<https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.6.4.11>
93. Li Y.-D., Tihelka E., Yamamoto Sh., Newton A.F., Xia F.-Y., Liu Y., Huang D.-Y. et Cai Ch.-Y. Mesozoic Notocupes revealed as the sister group of Cupedidae (Coleoptera: Archostemata) // *Frontiers in Ecology Evolution*. 2023b. Vol. 11. P. 1015627. doi: 10.3389/fevo.2023.1015627
94. Lin Q.B. The Jurassic fossil insects from western Liaoning // *Acta Palaeontol. Sin.* 1976. Vol. 15. P. 97–116 [In Chinese].
95. Liu Y., Liu Y., Ji Sh., Yang Zh. U-Pb. Zircon age for the Daohugou Biota at Ningcheng of Inner Mongolia and comments on related issues // *Chinese Sci. Bull.* 2006. Vol. 51. P. 2634–2644.
<https://doi.org/10.1007/s11434-006-2165-2>
96. Martin S.K. Hill River rediscovered: Early Jurassic insects of the Perth Basin, Western Australia // *Alavesia*. 2008. Vol. 2. P. 7–14.
97. Martin S.K. Early Jurassic coleopterans from the Mintaja insect locality, Western Australia // *Acta Geol. Sin.* 2010. Vol. 84. P. 925–953.
98. Martín-Closas C., López-Morón N. The Charophyte flora // *Two Konservat-Lagerstätten, Catalonia, Spain. II International Symposium on Lithographic Limestones, Montsec and Montral Alcover. Field Trip Guide Book.* / Ed. Martínez-Delclòs X. Lleida: Institut d'Estudis Illerdens, 1995. P. 29–31.
99. McKenna D.D., Wild A.L., Kanda K., Ballamy C.L., Beutel R.G., Caterino M.S., Farnum C.W., Hawks D.C., Ivie M.A., Jameson M.L., Leschen R.A.B., Marvaldi A.E., Mchugh A.E., Newton A.F., Robertson J.A., Thayer M.K., Whiting M.F., Lawrence J.F., Ślipiński A., Maddison D.R. et Farrell B.D. The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution // *Systematic Entomology*. 2015. Vol. 40. P. 835–880.
<https://doi.org/10.1111/syen.12132>
100. McLoughlin S., Pott Ch. The Jurassic flora of Western Australia // *GFF*. 2009. Vol. 131. № 1-2. P. 113–136. <https://doi.org/10.1080/11035890902857846>
101. Neboiss A. Reclassification of Cupes Fabricius (s.lat.), with descriptions of new genera and species (Cupedidae: Coleoptera) // *Systematic Entomology*. 1984. Vol. 9. P. 443–447.
102. Oppenheim P. Die Insectenwelt des lithographischen Scheifers in Bayern // *Palaeontographica*. 1888. Vol. 35. P. 215–254.
103. Petrulevičius J.F., Varela A.N., Iglesias A. et Zamuner A.B. First Cenomanian record of insects in the Southern Hemisphere, with Perforissidae (Fulgoroidea) and Cupedidae (Coleoptera) from

- Southern Patagonia, Argentina // *Cretac. Res.* 2014. Vol. 51. P. 174–185.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2014.05.016>
104. Ponomarenko A.G. Fossil insects from the Tithonian „Solnhofener Plattenkalke" in the Museum of Natural History, Vienna // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* November 1985. Vol. 87 A. 135–144.
105. Ponomarenko A.G. Beetles of the family Cupedidae from the Lower Cretaceous locality of Semen, Transbaikalia // *Paleontol. Journ.* 2000. Vol. 34. Suppl. 3. S317–S322.
106. Ponomarenko A.G. 2.2.1.3.2. Superorder Scarabaeidea Laicharting, 1781. Order Coleoptera Linné, 1758. The beetles // *History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. The Netherlands, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.* 2002. 517 pp.
107. Ponomarenko A.G., Ren D. First record of Notocupes (Coleoptera: Cupedidae) in locality Daohugou, Middle Jurassic of Inner Mongolia, China // *Annales Zoologici.* 2010. Vol. 60. № 2. P. 169–171. <https://doi.org/10.3161/000345410X516812>
108. Ponomarenko A.G., Yan E.V. Order Coleoptera // *Upper Jurassic Lagerstätte Shar Teg, Southwestern Mongolia / Ponomarenko A.G., Aristov D.S., Bashkuev A.S., Gubin Yu.M., Khramov A.V., Lukashevich E.D., Popov Yu.A., Pritykina L.N., Sinitsa S.M., Sinitshenkova N.D., Sukatsheva I.D., Vassilenko D.V., et Yan E.V. Paleontol. Journ.* 2014. Vol. 48. № 14. P. 1573–1682.
109. Ponomarenko A.G., Coram R. et Jarzembowski E.A. Fossil beetles (Insecta: Coleoptera) from the Purbeck Limestone Group of Dorset — a preliminary report // *Dorset Proceedings.* 1999. Vol. 121. P. 107–112.
110. Ponomarenko A.G., Yan E.V., Wang B. et Zhang H.C. Revision of some early Mesozoic beetles from China // *Acta Palaeontologica Sinica.* 2012. Vol. 51. № 4. P. 475–490.
111. Ponomarenko A.G., Yan Y.V., Strelnikova O.D. et Beattie R. First finding of asiocoleid beetle (Coleoptera, Asiocoleidae) in the Late Permian of Australia, Belmont locality // *Israel journal of entomology.* 2020. Vol. 50. № 2. P. 1–9.
112. Prokin A.A., Strelnikova O.D. The first remarkable fossil Hydrochidae (Coleoptera) from the Lower Cretaceous (Hauterivian) of the Buryatia Republic, Russia // *Cretac. Res.* 2021. Vol. 123. 104795. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104795>
113. Rasnitsyn A.P., Zherikhin V.V. Impression Fossils // *In History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. The Netherlands, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers,* 2002. P. 437–444.
114. Rasnitsyn A.P., Jarzembowski E.A. et Ross A.J. Wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Purbeck and Wealden (Lower Cretaceous) of southern England and their biostratigraphical and palaeoenvironmental significance // *Cretac. Res.* 1998. Vol. 19. P. 329–391.

115. Rasnitsyn A.P., Zhang H. Composition and age of the Daohugou Hymenopteran (Insecta, Hymenoptera = Vespida) assemblage from Inner Mongolia, China // *Palaeontology*. 2004. Vol. 47. Part 6. P. 1507–1517 + 2 pls.
116. Riek E.F. On the occurrence of fossil insects in the Mesozoic rocks of Western Australia // *Records of the Australian Museum*. 1968. Vol. 27. P. 311–312. <https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.27.1968.450>
117. Rodríguez Mirón G.M., López-Pérez S. A new reticulated beetle (Coleoptera: Cupedidae) from Mexico with a catalogue of Cupedidae species of the world // *Zootaxa*. 2019. Vol. 4567. № 1. P. 147–160. DOI: 10.11646/zootaxa.4567.1.8
118. Sanz J.L., Wenz S., Yebenes A., Estes R., Martínez-Delclòs X., Jiménez-Fuentes E., Diéguez C., Buscalioni A.D., Barbadillo L.J. et Via L. An Early Cretaceous Faunal and Floral Continental Assemblage: Las Hoyas Fossil Site (Cuenca, Spain) // *Geobios*. Octobre 1988. Vol. 21. № 5. P. 611–635.
119. Sharp D., Muir F.A.G. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera // *Transactions of the Entomological Society of London*. 1912. Vol. 3. P. 477–642. pls 42–78. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1912.tb03107.x>
120. Shepard W. D. Notes on *Priacma serrata* (LeConte, 1861) (Coleoptera: Cupedidae) // *The Pan-Pacific Entomologist*. 2016. Vol. 92. № 4. P. 210–212. <https://doi.org/10.3956/2016-92.4.210>
121. Shcherbakov D.E., Lukashevich E.D. et Blagoderov V.A. Triassic Diptera and initial radiation of the order // *An International Journal of Dipterological Research*. 1st May 1995. Vol. 6. № 2. P. 75–115.
122. Shcherbakov D.E. Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // *Alavesia*. 2008. Vol. 2. P. 113–124.
123. Sinitshenkova N.D. Ecological History of Aquatic Insects // In: *History of Insects* / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke L.J. New York, Dordrecht, London, Moscow: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 388–404.
124. Ślipiński S.A., Leschen R.A.B., Lawrence J.F. Order Coleoptera Linnaeus, 1758 // In: *Animal Biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* / Ed. Zhang Z-Q. Auckland, New Zealand: Magnolia press, Zootaxa, 2011. Vol. 3148. P. 203–208.
125. Soriano C., Martínez-Delclòs X. New cupedid beetles from the Lower Cretaceous of Spain and the palaeogeography of the family // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2006. Vol. 51. № 1. P. 185–200.

126. Strelnikova O.D. Creating a character matrix could resolve synonymy problems of Mesozoic ommatid beetles from *Notocupes* generic complex (Archostemata; Ommatidae) // Kazan Golovkinsky Young Scientists' Stratigraphic Meeting 2020. Sedimentary Earth Systems: Stratigraphy, Geochronology, Petroleum Resources. October 26–30, 2020, Kazan, Russia. P. 72.
127. Strelnikova O.D., Yan E.V. Redescriptions of beetles of the *Notocupes* generic complex (Coleoptera: Archostemata: Ommatidae) from the Lower Cretaceous of Buryatia // *Palaeoentomology*. 2021. Vol. 004. № 5. P. 508–523. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.4.5.16>
128. Strelnikova O.D., Yan E.V. Redescriptions of the Triassic *Notocupes* beetles (Archostemata: Ommatidae) from Kyrgyzstan and South Kazakhstan // *Palaeoentomology*. 2023a. Vol. 006. № 2. P. 174–190. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.6.2.9>
129. Strelnikova O.D., Yan E.V. On splitting of the genus *Notocupes* (Coleoptera: Archostemata): new data on morphology and taxonomy // *Far Eastern Entomologist*. Number 20236. Vol. 488. P. 1–28. <https://doi.org/10.25221/fee.488.1>
130. Sukatsheva I.D. New representative of Philopotamidae (Trichoptera) family from the Upper Cretaceous of Kazakhstan // *Prace Muzeum Ziemi*. 2001. Vol. 46. P. 65–66.
131. Tan J.J., Ren D., Liu M. New ommatids from the Late Jurassic of western Liaoning, China (Coleoptera: Archostemata) // *Insect Sci*. 2005. Vol. 12. P. 207–216.
132. Tan J.J., Ren D. *Ovatocupes*: a new cupedid genus (Coleoptera: Archostemata: Cupedidae) from the Jehol biota (Late Jurassic) of Western Liaoning, China // *Entomological News*. March and April 2006. Vol. 117. № 2. P. 223–232.
133. Tan J.J., Ren D., Shih C.K. et Ge S.Q. New fossil beetles of the family Ommatidae (Coleoptera: Archostemata) from the Jehol biota of China // *Acta Geologica Sinica*. 2006. Vol. 80. № 4. P. 474–485. <https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2006.tb00266.x>
134. Tan J., Huang D. et Ren D. First Record of Fossil *Mesocupes* from China (Coleoptera: Archostemata: Cupedidae) // *Acta Geologica Sinica*. 2007. Vol. 81. № 5. P. 688–696.
135. Tan J.J., Ren D. Mesozoic Archostematan Fauna from China. China, Beijing: Science Press, 2009. P. 1–347 [In Chinese with English summary].
136. Tan J., Wang Y., Ren D. et Yang X. New fossil species of ommatids (Coleoptera: Archostemata) from the Middle Mesozoic of China illuminating the phylogeny of Ommatidae // *Evolutionary Biology*. 2012. Vol. 12. № 113. P. 1–19. <https://link.springer.com/article/10.1186/1471-2148-12-113>

137. Tihelka E., Huang D. et Cai C. New notocupedin beetle in Cretaceous Burmese amber (Coleoptera: Archostemata: Ommatidae) // *Palaeoentomology*. 2019. Vol. 2. P. 570–575.
138. Vrřanský P. New blattarians and a review of dictyopteran assemblages from the Lower Cretaceous of Mongolia // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2008. Vol. 53. № 1. P. 129–136. <https://doi.org/10.4202/app.2008.0109>
139. Wang W.L., Liu M.W. A new species of Notocupes from the Cretaceous of Laiyang Basin, Shandong Province // *Mem. Beijing Nat. Hist. Mus.* 1996. Vol. 55. P. 79–82.
140. Wang X., Zhou Z., He H., Jin F., Wang Y., Zhang J., Wang Y., Xu X., Zhang F. Stratigraphy and age of the Daohugou Bed in Ningcheng, Inner Mongolia // *Chinese Science Bulletin*. 2005. Vol. 50. № 20. P. 2369—2376. DOI: 10.1360/982005-581
141. Wegierek P., Zherikhin W.V. An Early Jurassic insect fauna in the Holy Cross Mountains // *Acta Palaeontologica Polonica*. 1997. Vol. 42. № 4. P. 539–543.
142. Won C.G., Jon S.H., So K.S., Hyon L.J. First record of a beetle (Coleoptera: Cupedidae) from the Lower Cretaceous of the Democratic People's Republic of Korea // *Cretaceous Research*. October 2020. Vol. 114. P. 104276. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104276>
143. Yamamoto S. A new genus of Brochocoleini beetle in Upper Cretaceous Burmese amber (Coleoptera: Archostemata: Ommatidae) // *Cretac. Res.* 2017. Vol. 76. P. 34–39.
144. Yan E.V., Wang B., Ponomarenko A.G., Zhang H. The most mysterious beetles: Jurassic Jurodidae (Insecta: Coleoptera) from China // *Gondwana Research*. January 2014. V. 25. № 1. P. 214–225. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2013.04.002>
145. Yan E.V., Legalov A.A., Prokin A.A., Strelnikova O.D., Solodovnikov A.Yu. et Ponomarenko A.G. Coleoptera. Beetles // *The Khasurty fossil insect lagerstätte / Kopylov D.S. et al. Paleontological Journal*. 2020. Supplement. P. 1287–1307.
146. Yan E.V., Strelnikova O.D. et Ponomarenko A.G. Jurodidae (Coleoptera: Archostemata) from Transbaikalia: new findings and redescription of type material // *Palaeoentomology*. 2021. Vol. 004. № 6. P. 604–613.
147. Yan E., Felker A., Strelnikova O. New findings of amphibious beetles (Coleoptera: Adephaga) from the Permian–Triassic border of Eastern Siberia, Russia // *The 9th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber. Abstract Book / Eds. Szwedo J., Cai Ch., Xuan Q. China, Xi'an, April 18–25, 2024. P. 107.*

148. Zhang, Z.-Q. Phylum Arthropoda. // *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness* / Ed. Zhang, Z.-Q. *Zootaxa*. 2013. Vol. 3703. № 1. P. 017–026. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.6>
149. Zhang J., Rasnitsyn A.P. New extinct taxa of Pelecinidae sensu lato (Hymenoptera: Proctotrupoidea) in the Laiyang Formation, Shandong, China // *Cretaceous Research*. 2006. Vol. 27. P. 684–688. doi:10.1016/j.cretres.2006.03.001
150. Zherikhin V.V., Mostovski M.B., Vršanský P., Blagoderov V. et Lukashevich E.D. The unique Lower Cretaceous locality Baissa and other contemporaneous fossil insect sites in North and West Transbaikalia // *Proceedings of the First International Palaeoentomological Conference, Moscow 1998* / Ed. Vršanský P. Bratislava: AMBA Projecty, 1999. P. 185–191.