

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт аридных зон ЮНЦ

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Institute of Arid Zones SSC



Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 10. Вып. 2

Vol. 10. No. 2



Ростов-на-Дону
2014

О систематическом положении в надсемействе *Scarabaeoidea* (Coleoptera) нового рода жуков из мезозоя Китая

On the systematic position of a new genus of beetles from the Mesozoic of China in the superfamily *Scarabaeoidea* (Coleoptera)

Г.В. Николаев¹, Б. Ван², Х. Жан²
G.V. Nikolajev¹, B. Wang², H. Zhang²

¹Казахский национальный университет имени аль-Фараби, пр. аль-Фараби, 71, Алма-Ата 050038 Казахстан

²Нанкинский институт геологии и палеонтологии, Академия наук КНР

¹Al-Farabi Kazakh National University, al-Farabi Prospekt, 71, Almaty 050038 Kazakhstan. E-mail: nikolajevg@yahoo.com

²State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, No. 39 East Beijing Rd., Nanjing 210008 China. E-mail: savantwang@gmail.com

Ключевые слова: Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiinae, мезозой, Китай, новая триба, новый род, новые виды.

Key words: Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiinae, Mesozoic, China, new tribus, new genus, new species.

Резюме. Новый род *Psammaegialia* **gen. n.**, включающий 2 новых вида, *P. abdita* **sp. n.** (типовой вид) и *P. zebrina* **sp. n.**, описывается из формации Исянь. Для рода устанавливается новая триба *Psammaegialini* **trib. n.** в составе подсемейства *Aphodiinae* семейства *Scarabaeidae*.

Abstract. *Psammaegialia* **gen. n.** with 2 new species *P. abdita* **sp. n.** (type species) and *P. zebrina* **sp. n.** from the Yixian Formation of China are described. *Psammaegialini* **trib. n.** is proposed for this genus. Diagnosis of the tribus: mandibles produced beyond apex of clypeus; eye partly divided by genal lobe; pronotum with transverse ridges and grooves; basal part of propygidium with two longitudinal subparallel grooves; mesocoxae contiguous, positioned at an acute angle; meso- and metatibia with one transverse carina on external surface; mesotibial spurs contiguous; metatibial spurs are divided by the base of the tarsomere.

Среди относящихся к формации Исянь материалов, собранных в окрестностях деревни Яншуванзи, округ Нинчен, близ города Чифен, Внутренняя Монголия, КНР найдены 2 хорошо сохранившихся отпечатка жуков, принадлежность которых к надсемейству *Scarabaeoidea* не вызывает сомнений (рис. 1, 2). Форма тела и такие особенности строения, как передние голени с зубцами по наружному краю, взаиморасположение средних тазииков и их размеры (рис. 3), а также характер окраски надкрылий дают возможность говорить о принадлежности жуков к одному роду. А различия в размерах тела, в окраске, в форме бокового края переднепинки и строении передних голеней позволяют сделать вывод о том, что это отпечатки двух видов. Важнейшими признаками, характеризующими род, являются: выступающие перед передним краем наличника вершины мандибул; частично разделенные щечными выступами глаза; расположенные под острым углом и соприкасающиеся тазиики средних ног

(рис. 3); наличие 2 бороздок на последних тергитах брюшка (скорее всего, на базальной части пигидия) и вершинные шпоры задней голени, прикрепленные по обе стороны от лапки (рис. 5). Таким комплексом признаков не обладает ни один из известных родов надсемейства, что заставляет рассматривать виды как представителей нового для науки рода.

С целью определить место этого рода в системе надсемейства необходимо подробнее остановиться на таком признаке, как наличие 2 бороздок на одном из вершинных тергитов брюшка. При сложенных надкрыльях в эти бороздки входят выросты, развитые близ шва на нижней стороне вершин надкрылий, и система выполняет роль «замка», фиксирующего надкрылья в сложенном (закрытом) состоянии. Такие бороздки среди *Scarabaeoidea* отмечены только у ряда родов семейства *Ochodaeidae* Mulsant et Rey, 1871 и нескольких подсемейств *Scarabaeidae* Latreille, 1802 (олиготипичные подсемейства *Aulonocneminae* Janssens, 1946 и *Chironinae* Blanchard, 1845, а также некоторые трибы таких обширных и сложно таксономически расчлененных подсемейств, как *Scarabaeinae* и *Aphodiinae* Leach, 1815). У представителей *Ochodaeidae* бороздки расположены на вершине пропигидия [Николаев, 1995; Paulsen, 2007], тогда как у видов ископаемого рода они развиты на базальной части пигидия. Иное, по сравнению с наблюдаемым на отпечатках, строение глаз и ротовых органов (прежде всего верхней губы) *Ochodaeidae* заставляет сделать вывод о невозможности включения ископаемых видов в состав этого семейства. Среди многочисленных триб подсемейства *Scarabaeinae* совершенно отсутствуют виды, мандибулы которых выступали бы за передний край наличника. Необходимо также отметить, что в этом подсемействе тазиики средних ног всегда заметно расставлены. (У представителей многих триб тазиики расставлены очень широко, а часто бывают и параллельными.) Следовательно, ископаемые жуки

не могут претендовать на очень близкое родство и с подсемейством Scarabaeinae. Всегда заметно расставлены средние тазики также у представителей Chironinae и Aulonospeminae (у последнего подсемейства очень широко). Следовательно, включение нового рода в состав и этих таксонов также маловероятно. Как было отмечено выше, всем комплексом признаков не обладает ни один из известных родов надсемейства, но необходимо подчеркнуть, что если рассматривать каждую из отмеченных выше особенностей строения ископаемого рода в отдельности, то нет ни одного характеризующего род признака, который не встречался бы среди видов обширного подсемейства Aphodiinae. Следовательно, логично предположить, что род должен быть включен именно в состав этого подсемейства. Среди Aphodiinae наибольшее число общих с видами ископаемого рода признаков, важнейший из которых – не скрытые под наличником мандибулы, имеют только три таксона. Это монотипичный американский род *Annegialia* Howden, 1971 и олиготипичные реликтовые трибы Aegialiini Laporte, 1840 и Saprinianini Nikolajev, 2011 [Николаев, 2008б, 2011]. Прежде чем «искать родственников» для ископаемого рода среди видов триб Aegialiini, Saprinianini или считать таковым род *Annegialia*, интересно подробнее остановиться на проблемах систематического положения и ранга некоторых из этих таксонов. В публикациях последних лет Aegialiini либо включается в состав Aphodiinae в ранге трибы [Stebnicka, 1977; Stebnicka, Howden, 1995; Stebnicka et al., 2004; Scholtz, Grebennikov, 2005; Smith, Skelley, 2007; Николаев, 2007] либо рассматривается как таксон равного с Aphodiinae ранга [Smith, 2006; Stebnicka, 2006; Николаев, 2008а, б, 2011]. Из приведенного выше списка, который при желании можно значительно расширить, видно, что многие авторы меняли свое мнение о ранге группы иногда на протяжении одного года. В данной работе и Aegialiini, и Saprinianini рассматриваются как трибы в составе Aphodiinae.

Что же касается *Annegialia*, то следует вспомнить, что род также был описан именно как представитель Aegialiini [Howden, 1971], но позже выведен из состава трибы и рассматривается ныне в составе Eupariini [Gordon, Cartwright, 1988]. Однако, как отмечено в ряде недавних публикаций, вопрос о систематическом положении *Annegialia* нельзя считать закрытым. Обилие параллелизмов среди таксонов надсемейства Scarabaeoidea заставляет учесть возможность неоднократности процесса «погружения» мандибул под наличник не только в рамках подсемейства Aphodiinae в целом, но даже внутри отдельных триб. Если следовать этой гипотезе, то еще одним кандидатом на родство с данным ископаемым родом выступит триба Psammodiini. По нашему мнению, это родство также может быть вероятным, как и родство с рассмотренными выше группами. В пользу близости данных таксонов свидетельствует форма щечных выступов и развитие поперечных валиков на переднеспинке. Эти валики являются «визитной карточкой» очень многих родов Psammodiini. Поскольку такие весомые в подсемействе признаки, как не скрытые наличником мандибулы,

а также широко расставленные вершинные шпоры задней голени, которые прикреплены по обе стороны от лапки, и соприкасающиеся тазики средних ног не свойственны известным таксонам надродового ранга трибы Psammodiini, для рода должен быть установлен новый таксон не ниже ранга трибы.

Прежде чем перейти к описанию ископаемых таксонов, авторы хотели бы подчеркнуть, что не считают вопрос о таксономическом ранге какой-либо группы в надсемействе или семействе приоритетным: важнее выяснить вопрос о филогенетических отношениях как кладонов в пределах всего надсемейства, так и семейств в пределах каждой из филетических линий. Если по этой проблеме будут сняты основные разногласия, то возможные разночтения как по поводу статуса всей филетической линии, так и ранга каждого из входящих в нее таксонов не будут иметь принципиального значения. (Свобода мнений в зоологической систематике декларируется в преамбуле Международного кодекса зоологической номенклатуры [2000].)

Систематическая палеонтология

Надсемейство Scarabaeoidea Latreille, 1802

Семейство Scarabaeidae Latreille, 1802

Подсемейство Aphodiinae Leach, 1815

Триба Psammaegialiini trib. n.

Типовой род – *Psammaegialia* gen. n.; ранний мел; формация Исянь.

Диагноз. Продолговатые, относительно небольшие жуки. Вершины мандибул не скрыты под наличником. Глаза частично разделены щечными выступами. Щечные выступы образуют угол с боковым краем наличника. Переднеспинка с поперечными валиками и бороздками. Средние тазики относительно узкие, расположены под острым углом и соприкасаются. Средние и задние голени с поперечным килем на наружной стороне. Вершинные шпоры средней голени находятся по одну сторону от места прикрепления лапки. Вершинные шпоры задней голени находятся по обе стороны от места прикрепления лапки (задняя лапка прикреплена между вершинными шпорами). Первый членик задних голеней короче вершинной шпоры задней голени. Основание пигидия с 2 продольными бороздками. (Вершина пигидия у живого жука, вероятно, не была скрыта под надкрыльями.)

Сравнение. Не скрытые под наличником вершины мандибул и соприкасающиеся тазики средних ног позволяют легко отличить представителей *Psammaegialiini* от родов других триб Aphodiinae. Представители Aegialiini, у всех видов которых мандибулы не скрыты под наличником, отличаются от видов *Psammaegialiini* заметно расставленными тазиками средних ног. Эти же признаки отличают от новой трибы еще ряд таксонов подсемейства Aphodiinae, мандибулы которых выступают за передний край наличника. От свойственной для южного полушария трибы Saprinianini, как и от рецентного неарктического рода *Annegialia*, рассматриваемого ныне в составе трибы Eupariini [Gordon, Cartwright, 1988], описываемая триба

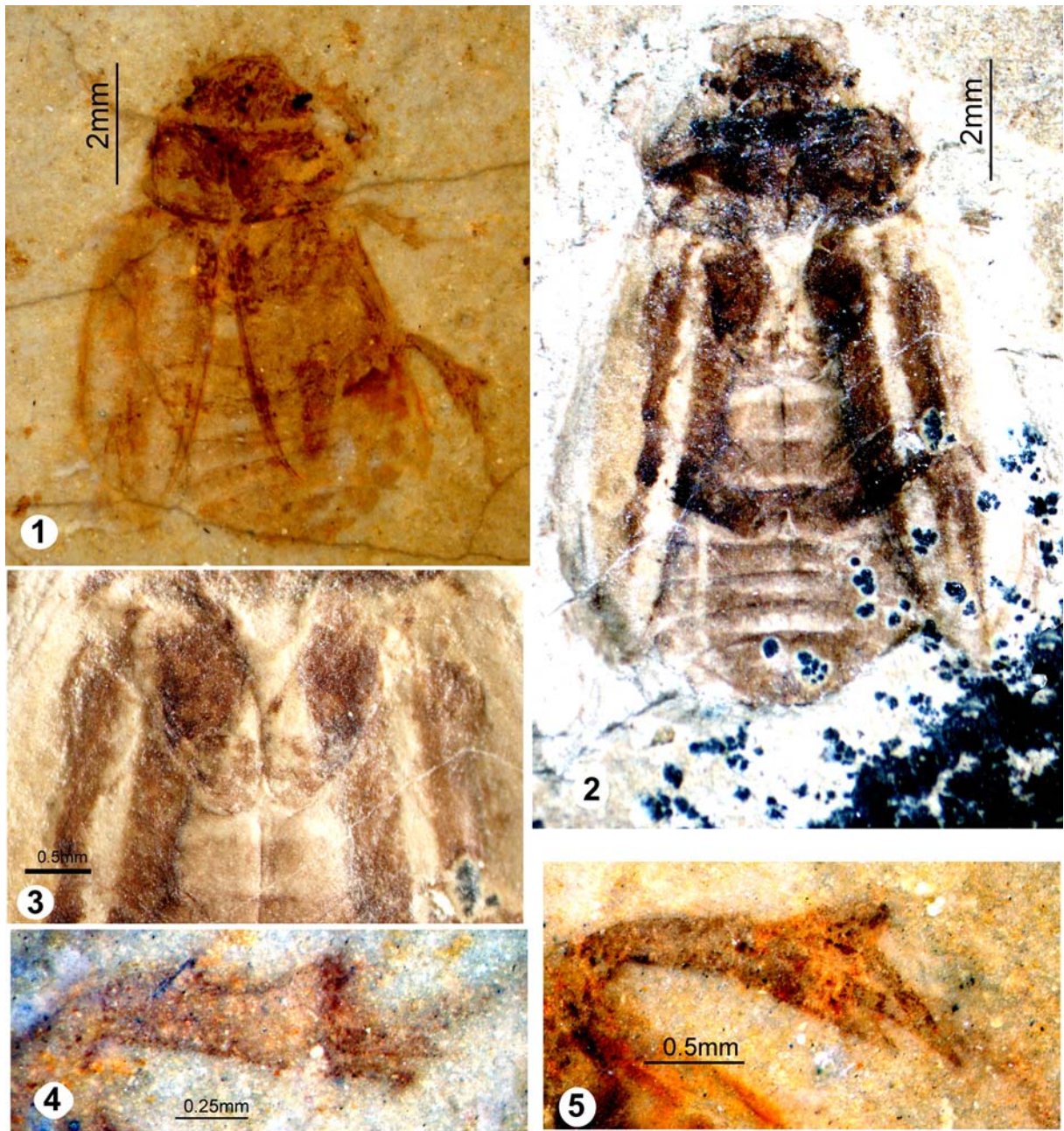


Рис. 1–5. *Psammaegialia* gen. n.

1 – *P. abdita* sp. n., голотип, NIGP151867; 2 – *P. zebrina* sp. n., голотип, NIGP151868; 3 – *P. zebrina* sp. n., средние тазики; 4–5 – *P. abdita* sp. n., голени: 4 – средняя, 5 – задняя.

Figs 1–5. *Psammaegialia* gen. n.

1 – *P. abdita* sp. n., holotype, NIGP151867; 2 – *P. zebrina* sp. n., holotype, NIGP151868; 3 – *P. zebrina* sp. n., mesocoxae; 4–5 – *P. abdita* sp. n., tibiae: 4 – mesotibia, 5 – metatibia.

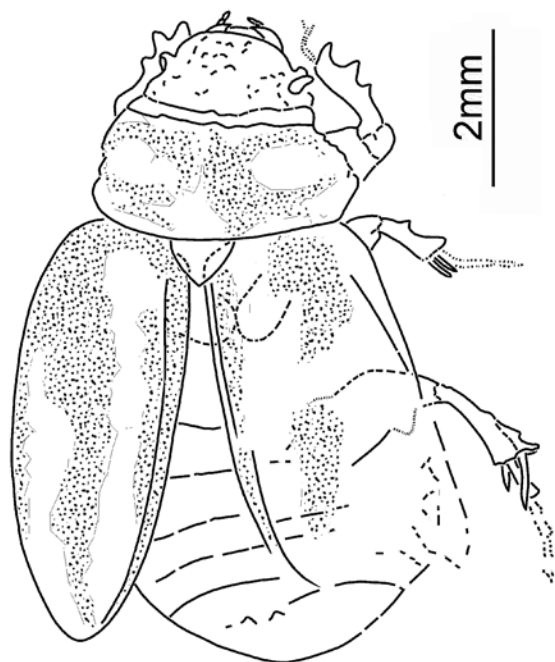


Рис. 6. *Psammaegialia abdita* sp. n., голотип, NIGP151867.
Fig. 6. *Psammaegialia abdita* sp. n., holotype, NIGP151867.

отличается широко расставленными шпорами задних голеней.

Состав. Триба монотипичная.

Замечания. Необходимо отметить, что система таксонов родового и надродового ранга Scarabaeoidea разрабатывалась в Европе, где группы, как правило, представлены легко узнаваемыми родами и видами. Многие из таксонов стали трудно различимы по мере описания представителей из Америки, с юга Африки, из Австралии, а теперь еще и ископаемых фаун. Интересно заметить, что это не первая находка представителей подсемейства Aphodiinae из мезозоя. К настоящему времени из раннего мела уже известны представители 4 родов [Nikolajev, 1993; Николаев, 2007, 2008а], причем на всех достаточно полно сохранившихся отпечатках хорошо просматриваются мандибулы, вершины которых не скрыты под наличником.

Род *Psammaegialia* gen. n.

Типовой вид – *Psammaegialia abdita* sp. n.; ранний мел Китая; формация Исянь.

Род женский.

Диагноз. В дополнение к указанным в характеристике трибы особенностям для рода можно отметить еще ряд признаков. Наличник с широко закругленным передним краем, его поверхность гранулирована. Верхняя плоскость переднеспинки с 2 поперечными валиками и с относительно широкой кожистой каймой по переднему краю; ее наиболее широкая часть близ середины. Щиток относительно небольшой, треугольный, со слабо округленными боковыми сторонами. Надкрылья двуцветные – каждое с 2 светлыми продольными полосками. Только пришовный участок надкрылья ясно отделен

бороздкой; следов других бороздок на надкрыльях выявить не удалось. Передние голени с 3 зубцами по наружному краю.

Видовой состав. Два вида в позднем мезозое Китая.

Этимология. Название рода от названий типовых родов триб Psammodiini и Aegialiini отражает сходство с представителями обеих триб.

Psammaegialia abdita sp. n. (Color plate 1: рис. 1, 4–5; Рис. 6)

Материал. Голотип (рис. 1, 4–6), NIGP151867, почти полный отпечаток жука с верхней стороны тела с полураскрытым левым надкрыльем (из-за чего ноги левой стороны практически скрыты) и обломанной вершиной правого надкрылья (State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences).

Описание (рис. 6). Продолговатый жук. Глаза относительно небольшие, частично разделены щечными выступами. Передние углы переднеспинки острые; задние – тупоугольные с широко округленной вершиной; боковой край переднеспинки со слабо заметной выемкой перед задним углом. Пришовная темная полоска рисунка надкрылий несколько уже срединной темной полосы; боковой край надкрылья узко затемнен.

Размеры (в мм): длина жука от вершины мандибул до вершины пигидия – 8; ширина в плечах – 3.9; расстояние между наружными углами щечных выступов – 1.8; расстояние между внутренними краями глаз – 1.52; длина переднеспинки по средней линии – 1.7, ее наибольшая ширина ≈3.2; длина надкрылья – 5, его наибольшая ширина ≈2; длина передней голени (до вершины ее наружного зубца) – 1.45, длина средней голени – 1.45, ширина ее вершинного среза – 0.5, длина ее вершинной шпоры – 0.4; длина задней голени – 1.4, ширина ее вершинного среза – 0.7, длина ее короткой вершинной шпоры – 0.4, длиной – 0.76.

Сравнение. От второго вида рода отличается менее крупными размерами, тупыми задними углами переднеспинки с выемкой бокового края перед задними углами, а также широкой темной срединной полосой рисунка надкрылий.

Этимология. Название *abdita* (лат.) – замаскированная, потаенная – отражает сложность систематического положения вида.

Psammaegialia zebrina sp. n. (Color plate 3: рис. 2–3; Рис. 7)

Материал. Голотип (рис. 2, 3, 7), NIGP151868, отпечаток жука с верхней стороны тела с частично раскрытыми надкрыльями без большей части ног (частично пропечатаны лишь передние голени) (State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences).

Описание (рис. 2). Продолговатый жук. Глаза частично разделены щечными выступами. Боковой край переднеспинки дуговидно выпуклый, без выемки за наиболее выпуклой частью. Передние углы переднеспинки острые; задние практически не выражены – боковой край плавно переходит в основание. Пришовная темная полоска надкрылий несколько шире срединной темной полосы; боковой край надкрылья, возможно, не был затемнен.

Размеры (в мм): длина жука от вершины мандибул до вершины пигидия – 11; ширина в плечах – 5.9; расстояние между наружными углами щечных выступов – 3.1; расстояние между внутренними краями глаз – 1.9; длина переднеспинки по средней линии – 2.1, ее наибольшая ширина – 4.2; длина

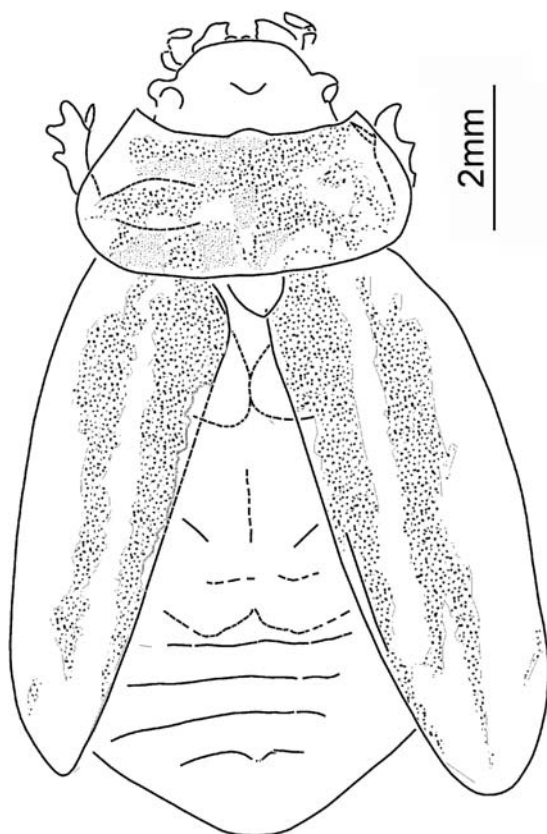


Рис. 7. *Psammaegialia zebrina* sp. n., голотип, NIGP151868.

Рис. 7. *Psammaegialia zebrina* sp. n., holotype, NIGP151868.

надкрылья – 6,9, его наибольшая ширина – 2,6; длина передней голени (до вершины ее наружного зубца) \approx 1,8; длина заднегрудки по средней линии – 2,2.

Сравнение. От типового вида рода отличается крупными размерами, широко закругленными задними углами переднеспинки, выемка перед которыми отсутствует, а также менее широкой темной срединной полосой рисунка надкрылий и, возможно, наличием бугорка на лбу.

Этимология. Название *zebrina* (лат.) – полосатая – отражает особенности окраски вида.

Благодарности

Исследования поддержаны следующими грантами: the National Natural Science Foundation of China (Grant

No. 40872015), Major Basic Research Program of China (Grant No. 2006CB806400).

Литература

- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. Санкт-Петербург. 222 с.
- Николаев Г.В. 1995. Материалы к систематике подсемейства Ochodaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Зоологический журнал*. 74(8): 72–82.
- Николаев Г.В. 2007. Мезозойский этап эволюции пластинчатоусых (Insecta: Coleoptera, Scarabaeoidea). Алматы: Казак университеті. 222 с.
- Николаев Г.В. 2008a. Новый вид подсемейства Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) из нижнего мела Забайкалья. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 4(3): 291–293.
- Николаев Г.В. 2008б. Система подсемейства Aegialiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) в связи с особенностями его распространения. *Евразийский энтомологический журнал*. 7(2): 148–149.
- Николаев Г.В. 2011. Новое название для трибы Saprinini Nikolajev, 2008 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aegialiinae). *Евразийский энтомологический журнал*. 10(3): 328–329.
- Gordon R.D., Cartwright O.L. 1988. North American representatives of the tribe Aegialiini (Coleoptera: Scarabaeidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 461: 1–37.
- Howden H.F. 1971. Five unusual genera of New World Scarabaeidae (Coleoptera). *Canadian Entomologist*. 103: 1463–1471.
- Krell F.-Th. 2007. Catalogue of fossil Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga) of the Mesozoic and Tertiary – Version 2007. *Denver Museum of Nature & Science Technical Report*. 2007-8: 1–79.
- Nikolajev G.V. 1993. The taxonomic placement in the subfamily Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) of the new genus of Lower Cretaceous Scarab beetles from Transbaykal. *Paleontological Journal*. 27. Suppl. 1A: 1–8.
- Paulsen M.J. 2007. Nomenclatural changes in the Nearctic Ochodaeinae and description of two new genera (Coleoptera: Scarabaeoidea: Ochodaeidae). *Insecta Mundi*. 0021: 1–13.
- Scholtz C., Grebennikov V.V. 2005. 12. Scarabaeiformia Crowson, 1960. In: Handbook of Zoology. Volume IV. Arthropoda: Insecta. Part 38. Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Mухophaga, Polyphaga partim). (R.G. Beutel, R.A.B. Leschen eds.). Berlin – New York: Walter de Gruyter: 345–425.
- Smith A.B.T. 2006. A review of the family-group names for the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera) with corrections to nomenclature and a current classification. *Coleopterists Society Monograph*. 5: 144–204.
- Smith A.B.T., Skelley P.E. 2007. A review of the Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of southern South America. *Zootaxa*. 1458: 1–80.
- Stebnicka Z. 1977. A revision of the World species of the tribe Aegialiini (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Acta Zoologica Cracoviensia*. 22(11): 398–505.
- Stebnicka Z.T. 2006. Subfamily Aegialiinae. In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. (I. Löbl, A. Smetana eds.). Stenstrup: Apollo Books: 103–104.
- Stebnicka Z.T., Dellacasa M., Skelley P.E. 2004. Review of the New World Aegialiini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae), with the description of two new genera from South America. *Insecta Mundi*. 2003. 17(1–2): 73–83.
- Stebnicka Z.T., Howden H.F. 1995. Revision of Australian genera in the tribes Aphodiini, Aegialiini and Proctophanini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Invertebrate Taxonomy*. 9: 709–766.

References

- Gordon R.D., Cartwright O.L. 1988. North American representatives of the tribe Aegialiini (Coleoptera: Scarabaeidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 461: 1–37.
- Howden H.F. 1971. Five unusual genera of New World Scarabaeidae (Coleoptera). *Canadian Entomologist*. 103: 1463–1471.
- International Code of Zoological Nomenclature. 1999. London: International Trust of Zoological Nomenclature. xxix + 306 p.
- Krell F.-Th. 2007. Catalogue of fossil Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga) of the Mesozoic and Tertiary – Version 2007. *Denver Museum of Nature & Science Technical Report*. 2007-8: 1–79.
- Nikolajev G.V. 1993. The taxonomic placement in the subfamily Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) of the new genus of Lower Cretaceous Scarab beetles from Transbaykal. *Paleontological Journal*. 27. Suppl. 1A: 1–8.
- Nikolajev G.V. 1995. Materials to the systematics of the subfamily Ochodaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Zoologicheskii zhurnal*. 74(8): 72–82 (in Russian).
- Nikolajev G.V. 2005. Mezozojskiy etap evolyutsii plastinchatousykh (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea) [Mesozoic evolution of scarabs (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea)]. Almaty: Kazak universiteti. 222 p. (in Russian).
- Nikolajev G.V. 2008a. A new species of the subfamily Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) from the Lower Cretaceous of Transbaikalia. *Caucasian Entomological Bulletin*. 4(3): 291–293 (in Russian).
- Nikolajev G.V. 2008b. Taxonomic structure of the subfamily Aegialiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) according to its geographic distribution. *Euroasian Entomological Journal*. 7(2): 148–149 (in Russian).
- Nikolajev G.V. 2011. A new name for the tribe Saprini Nikolajev, 2008 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Aegialiinae). *Euroasian Entomological Journal*. 10(3): 328–329 (in Russian).
- Paulsen M.J. 2007. Nomenclatural changes in the Nearctic Ochodaeinae and description of two new genera (Coleoptera: Scarabaeoidea: Ochodaeidae). *Insecta Mundi*. 0021: 1–13.
- Scholtz C., Grebennikov V.V. 2005. 12. Scarabaeiformia Crowson, 1960. In: Handbook of Zoology. Volume IV. Arthropoda: Insecta. Part 38. Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). (R.G. Beutel, R.A.B. Leschen eds.). Berlin – New York: Walter de Gruyter: 345–425.
- Smith A.B.T. 2006. A review of the family-group names for the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera) with corrections to nomenclature and a current classification. *Coleopterists Society Monograph*. 5: 144–204.
- Smith A.B.T., Skelley P.E. 2007. A review of the Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of southern South America. *Zootaxa*. 1458: 1–80.
- Stebnicka Z. 1977. A revision of the World species of the tribe Aegialiini (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Acta Zoologica Cracoviensia*. 22(11): 398–505.
- Stebnicka Z.T. 2006. Subfamily Aegialiinae. In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. (I. Löbl, A. Smetana eds.). Stenstrup: Apollo Books: 103–104.
- Stebnicka Z.T., Dellacasa M., Skelley P.E. 2004. Review of the New World Aegialiini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae), with the description of two new genera from South America. *Insecta Mundi*. 2003. 17(1–2): 73–83.
- Stebnicka Z.T., Howden H.F. 1995. Revision of Australian genera in the tribes Aphodiini, Aegialiini and Proctophanini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Invertebrate Taxonomy*. 9: 709–766.