

**Повышение ранга подсемейства Eremazinae  
(Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae)  
с описанием новых таксонов из мезозоя Китая**

**About raising of the status of the subfamily Eremazinae  
(Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae)  
with description of new taxa from the Mesozoic in China**

**Г.В. Николаев  
G.V. Nikolajev**

Казахский национальный университет имени аль-Фараби, пр. аль-Фараби, 71, Алма-Ата 050038 Казахстан  
Al-Farabi Kazakh National University, al-Farabi Av., 71, Almaty 050038 Kazakhstan. E-mail: nikolajevg@yahoo.com

**Ключевые слова:** Coleoptera, Scarabaeoidea, Eremazidae **stat. n.**, нижний мел, Китай, систематика, новое подсемейство, новый род, новые виды.

**Key words:** Coleoptera, Scarabaeoidea, Eremazidae **stat. n.**, Lower Cretaceous, China, taxonomy, new subfamily, new genus, new species.

**Резюме.** Ранг подсемейства Eremazinae (Coleoptera: Scarabaeidae) повышается до статуса семейства: Eremazidae **stat. n.** *Yixianscarabaeus* Nikolajev, **gen. n.**, включающий 2 новых вида, *Y. sulcatus* **sp. n.** (типовой вид) и *Y. tenuestriatus* **sp. n.**, описывается из нижнемеловой формации Исянь в Китае. Для рода устанавливается новый таксон ранга подсемейства Yixianscarabaeinae **subfam. n.** в семействе Eremazidae **stat. n.** Обсуждаются возможные филогенетические связи нового таксона.

**Abstract.** *Yixianscarabaeus* **gen. n.** with 2 new species *Y. sulcatus* **sp. n.** (type species) and *Y. tenuestriatus* **sp. n.** from the Yixian Formation of China are described. This genus can be attributed to the family Eremazidae **stat. n.** based on the posteriorly open procoxal cavity. Diagnosis of the genus: mandibles not produced beyond apex of clypeus; eye partly divided by genal lobe; apex of pronotum with leathery border; posteriorly open procoxal cavity with a clearly visible trochantin; mesocoxae contiguous, positioned at an right angle; meso- and possible metatibia with 2 transverse carinae on external surface; meso- and metatibial spurs are contiguous. *Yixianscarabaeinae* **subfam. n.** for this genus is proposed.

Среди материалов, собранных близ деревни Чаомидиань провинции Ляонин и хранящихся в коллекциях Столичного педагогического университета в Пекине, найдено несколько отпечатков жуков очень хорошей сохранности. Форма передних голеней, а также форма и взаиморасположение тазиков средних ног позволяют безошибочно определить оставивших отпечатки жуков как представителей надсемейства пластинчатоусых. Габитуально жуки похожи на виды подсемейства Aphodiinae (семейство Scarabaeidae), но на отпечатках хорошо прослеживается комплекс признаков, который отличает жуков не только от

всех известных родов этого подсемейства, но и от всех родов надсемейства в целом – как ископаемых, так и рецентных. Это заставляет рассматривать вид как представителя еще не известного рода. Для рода предлагается название *Yixianscarabaeus* Nikolajev, **gen. n.** Диагноз таксона будет приведен ниже, но прежде чем привести диагноз и описание, хотелось бы проанализировать ряд таксономических признаков, чтобы попытаться найти место рода в системе надсемейства.

**Обоснование систематического положения рода.** Жуку были свойственны следующие признаки (перечислены только «важнейшие» из особенностей строения): скрытые под наличником и не видимые сверху мандибулы, частично (возможно, даже полностью) разделенные щечными выступами глаза, очень крупные открытые сзади передние тазиковые впадины, соприкасающиеся тазики всех ног (возможно, тазики средних ног были нешироко разделены), ясно видимые трохантины передних тазиков, средние тазики крупные, расположены под прямым углом, передние голени с 4–5 крупными зубцами по наружному краю, средние голени с 2 поперечными киями по наружной стороне, полностью скрытое под надкрыльями брюшко, состоящее не менее чем из 6 венитов, и надкрылья, несущие 10 точечных бороздок (рис. 1–8). Попытка «вписать» род в систему надсемейства наталкивается на определенные трудности, которые вызваны отсутствием данных, прежде всего, о числе члеников усика и числе члеников булавы, а также о жилковании крыльев. Возможно, находки отпечатков более полной сохранности позволят хотя бы частично восполнить эти пробелы и уточнить филогенетические связи этого мезозойского рода.

Заметно разделенные тазики средних ног и отсутствие точечных бороздок характерны для

ископаемого семейства Lithoscarabaeidae [Николаев, 2007]. Меньшее число венитров брюшка отличает от рода *Yixianscarabaeus* **gen. n.** представителей семейств Glaresidae и Trogidae. Короткое и широкое тело характерно для видов Geotrupidae и Bolbosceratidae наряду с большим числом бороздок на надкрылье, свойственным большинству родов этих семейств, что также делает маловероятным близкое родство *Yixianscarabaeus* **gen. n.** и с этими семействами.

Для многих таксонов надсемейства характерны мандибулы, не выступающие за передний край наличника. Однако этот признак следует рассматривать лишь как апоморфию, неоднократно проявляющуюся среди многих групп пластинчатоусых жуков ранга подсемейства или трибы. В семействе Hybosoridae она описана у монотипичного мезозойского подсемейства Mimaphodiinae [Николаев, 2007] и неоднократно проявляется в ряде надродовых таксонов собственно пластинчатоусых (семейство Scarabaeidae). Однако средние голени видов Hybosoridae никогда не бывают с двумя поперечными килями. Это позволяет исключить Hybosoridae из числа кандидатов на близкое родство с описываемым родом. А у большинства таксонов Scarabaeidae со скрытыми под наличником мандибулами средние тазики расставлены, как правило, широко и расположены либо под очень острым углом, либо даже параллельно друг другу. Эта особенность наряду с меньшим числом зубчиков по боковому краю передней голени позволяет исключить и большинство подсемейств Scarabaeidae из числа кандидатов в «ближайшие родственники» *Yixianscarabaeus* **gen. n.** Виды со скрытыми под наличником мандибулами пока не известны среди представителей семейств Lucanidae, Paralucanidae, Diphylostomatidae, Passalidae, Geotrupidae, Bolbosceratidae, Trogidae, Ochodaeidae, Glaphyridae, Lithoscarabaeidae и Glaresidae. Следовательно, оснований для включения *Yixianscarabaeus* **gen. n.** в состав этих семейств Scarabaeoidea немного. Если попытка «сблизить» *Yixianscarabaeus* **gen. n.** с любым из этих таксонов пластинчатоусых увенчается успехом, то в каждом из семейств, куда будет помещен этот род, он должен будет рассматриваться в статусе не ниже подсемейства, поскольку для каждого из сочленов этих семейств характерен еще ряд весомых таксономических признаков, отсутствующих у описываемого рода.

Ключевым признаком, позволяющим определить место *Yixianscarabaeus* **gen. n.** в системе надсемейства, вероятно, следует считать открытые тазиковые впадины передних ног. Согласно опубликованным данным [Scholtz, Grebennikov, 2005], среди Scarabaeoidea этот признак свойственен единственному семейству – Pleocomidae. Однако согласно личному сообщению И.В. Шохина (неопубликованные данные), открытые тазиковые впадины свойственны еще как минимум одному таксону пластинчатоусых, а именно монотипичному подсемейству Eremazinae в номинативном семействе пластинчатоусых. Поэтому кажется, что именно среди этих двух таксонов и следует искать «наиболее подходящее место» для описываемого рода.

Семейство Pleocomidae сохранилось только на западе Северной Америки, где оно представлено единственным родом, насчитывающим около 30 видов. Ископаемые таксоны, относимые к Pleocomidae, известны из мезозоя Азии [Николаев, 1996, 2002, 2007, 2010; Krell, 2000, 2006, 2007; Nikolajev, Ren, 2012]. Народное название современных Pleocomidae – дождевые жуки. Это крупные виды, внешне похожие на пластинчатоусых жуков группы *pleurosticti*. Они характеризуются 11-члениковыми усиками с многочлениковой булавой, большим числом бороздок надкрылья и редуцированным жилакованием крыла в дистальной части.

Как уже отмечалось выше, виды *Yixianscarabaeus* **gen. n.** внешне похожи на представителей подсемейства Aphodiinae и, вероятно, вели сходный образ жизни сапрофагов. С точки зрения принципа парсимонии более вероятно положение *Yixianscarabaeus* **gen. n.** именно среди Eremazinae, которые раньше рассматривались в составе подсемейства Aphodiinae (sensu lato). Наличие у представителей Eremazinae столь редкого признака заставляет поставить вопрос о правомочности выведения Eremazinae из семейства Scarabaeidae, в составе которого группа рассматривается в настоящее время [Stebnicka, 2006; Bouchard et al., 2011], и о повышении ее ранга до статуса семейства: Eremazidae **stat. n.** Подтверждением правильности этого мнения служат данные анализа ДНК, согласно которым подсемейство Eremazinae является группой, сестринской семейству Ochodaeidae [Ahrens et al., 2014: Fig. 1]. В современной фауне таксон представлен пятью видами единственного рода, который субэндемичен для Палеарктики (типовой вид рода заходит в Афротропическую зоогеографическую область [Stebnicka, 2006]). Ископаемые таксоны описываются впервые. Включение в состав Eremazidae **stat. n.** еще одного таксона, сильно морфологически отличающегося от типового рода, заставляет рассматривать роды этого семейства в статусе подсемейств.

## Систематическая палеонтология

Надсемейство Scarabaeoidea Latreille, 1802  
Семейство Eremazidae Iablokoff-Khnzorian, 1977  
**stat. n.**  
Подсемейство Yixianscarabaeinae subfam. n.

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

**Диагноз.** Продолговатые, относительно небольшие жуки. Вершины грубо склеротизованных мандибул скрыты под наличником. Глаза частично разделены щечными выступами. Передний край переднеспинки с кожистой каймой. Щиток небольшой, треугольный. Каждое надкрылье с 10 точечными бороздками. Брюшко полностью скрыто под надкрыльями. Передние тазиковые впадины сзади открытые. Передние голени с 4–5 крупными зубцами по наружному краю. Средние тазики соприкасающиеся, расположены под прямым

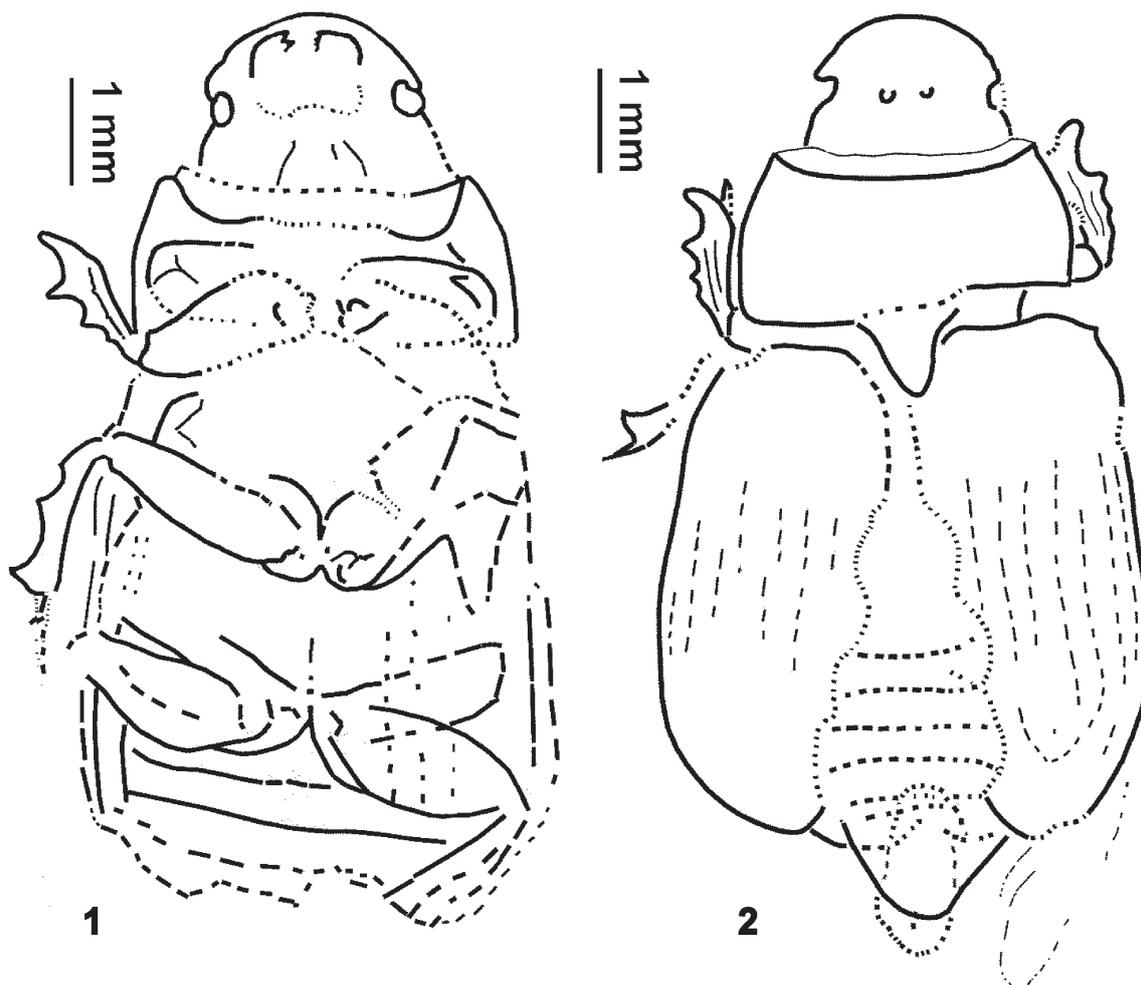


Рис. 1–2. *Yixianscarabaeus sulcatus* sp. n.  
 1 – голотип, CNU-COL-LB2009757; 2 – паратип, CNU-COL-LB2009768.  
 Figs 1–2. *Yixianscarabaeus sulcatus* sp. n.  
 1 – holotype, CNU-COL-LB2009757; 2 – paratype, CNU-COL-LB2009768.

углом. Средние голени с 2 поперечными килями по наружной стороне. Вершинные шпоры средних и задних голеней находятся по одну сторону от места прикрепления лапки. Брюшко состоит из 6 вентритов (рис. 1–8).

**Сравнение.** Отличается от номинативного подсемейства Eremazinae (рис. 9) более крупными размерами, наличием 10 бороздок на надкрылье (плезиоморфия) и не выступающими за передний край наличника верхней губой и мандибулами (апоморфия).

#### Род *Yixianscarabaeus* Nikolajev, gen. n.

Типовой вид – *Yixianscarabaeus sulcatus* sp. n.; ранний мел Китая; формация Исянь.

**Диагноз.** Поскольку подсемейство монотипичное, диагноз рода совпадает с таковым подсемейства.

**Видовой состав.** Два вида в позднем мезозое Китая.

**Этимология.** Название рода от формации, в которой найден отпечаток, и типового рода надсемейства; род мужской.

#### *Yixianscarabaeus sulcatus* Nikolajev, sp. n.

(Рис. 1–2, 5–6)

**Материал.** Голотип (рис. 1, 5): CNU-COL-LB2009757, почти полный отпечаток жука с нижней стороны тела без большей части ног левой стороны тела и без вершинных сегментов брюшка. Сохранились только бедро и голень левой задней ноги. На правой стороне тела полностью сохранилась только средняя нога; у передней ноги отсутствует лапка; у задней – голень и лапка. Паратип (рис. 2, 6): CNU-COL-LB2009768, самец, у которого частично экстрагирован наружный половой аппарат. Обе передние ноги без лапок; большая часть средних ног отсутствует, но относительно хорошо пропечатана правая задняя нога. Типы хранятся в коллекциях Колледажа наук о жизни Столичного педагогического университета в Пекине (College of Life Science, Capital Normal University, Beijing, China).

**Описание** (рис. 1, 2). Продолговатый жук. Передний край наличника широко закрутлен. На лбу между глазами, возможно, были развиты 2 небольших бугорка. Переднеспинка: боковые края слабо закруглены; передние углы острые, задние почти прямые. Надкрылья с небольшим плечевым бугорком. Точечные бороздки надкрылий глубоко пропечатанные, промежутки между бороздками выпуклые. Передние голени с 4 зубцами по наружному краю. Расстояние между вершинным и предвершинным зубцами несколько больше, чем между другими зубцами. Верхняя плоскость передней голени с двумя продольными бороздками; нижняя с продольным килем, на котором на уровне предвершинного наружного зуба развит небольшой бугорок.

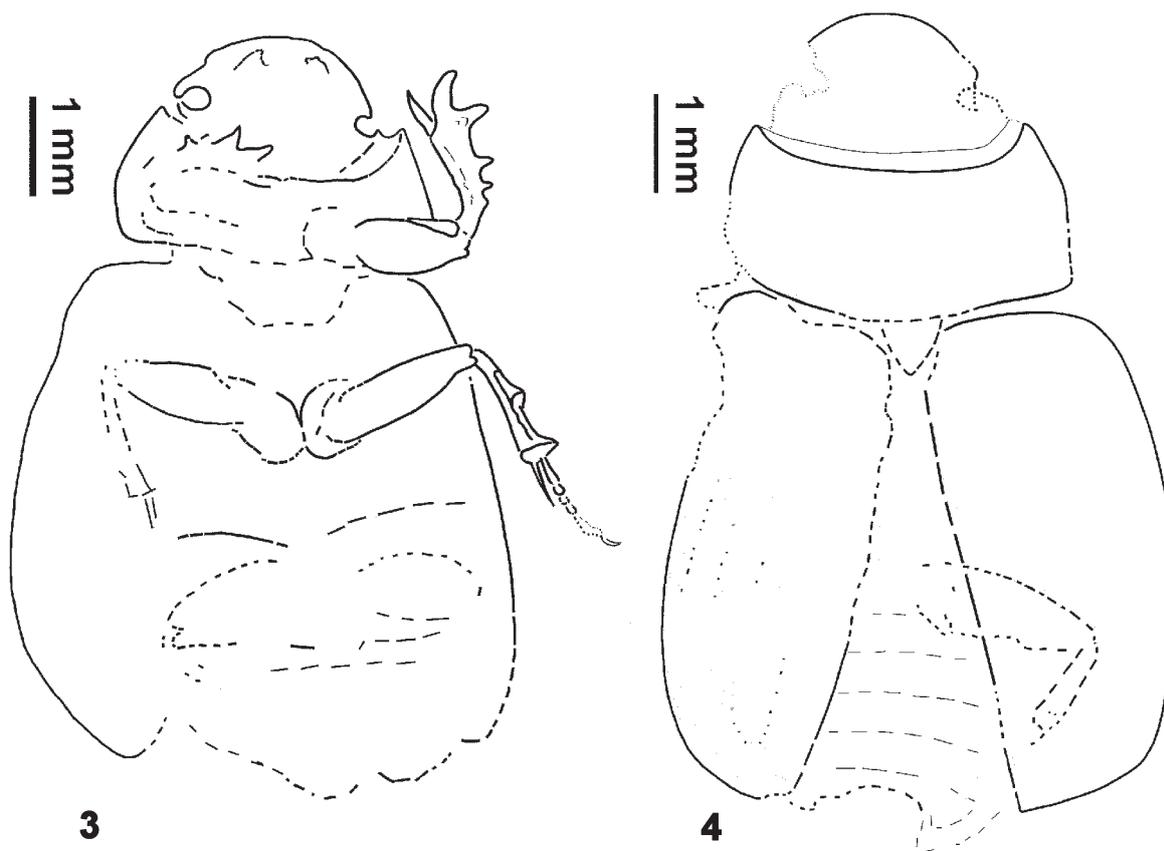


Рис. 3–4. *Yixianscarabaeus tenuistriatus* sp. n.  
3 – голотип, CNU-COL-LB2009753; 4 – паратип, CNU-COL-LB2009778.  
Figs 3–4. *Yixianscarabaeus tenuistriatus* sp. n.  
3 – holotype, CNU-COL-LB2009753; 4 – paratype, CNU-COL-LB2009778.

Размеры в мм: длина жука от переднего края наличника до вершины надкрылий – 7.89; ширина в плечах – 3.6–3.66; расстояние между внутренними краями глаз – 1.4–1.46; длина переднеспинки по средней линии  $\approx$  1.64–1.8, ее наибольшая ширина – 3.29–3.43; длина надкрылья  $\approx$  4.7–4.9, его наибольшая ширина  $\approx$  2–2.2; наибольшая ширина переднего бедра – 0.78; длина передней голени (до вершины ее наружного зубца) – 1.48–1.55, длина ее вершинной шпоры  $\approx$  0.3, наибольшая ширина среднего бедра  $\approx$  0.57; длина средней голени – 1.54, ширина ее вершинного среза – 0.47, длина ее вершинной шпоры – 0.37; наибольшая ширина заднего бедра – 0.86; длина задней голени – 1.4; длина заднегруди по средней линии  $\approx$  1.2.

**Сравнение.** От второго вида рода отличается более глубокими бороздками надкрылий и сильнее выпуклыми промежутками бороздок. Три вершинных зубца передней голени расположены примерно на равном расстоянии друг от друга.

**Этимология.** Название вида *sulcatus* (лат.) – бороздчатый – отражает особенности скульптуры надкрылий.

*Yixianscarabaeus tenuistriatus* Nikolajev, sp. n.  
(Рис. 3–4, 7–8)

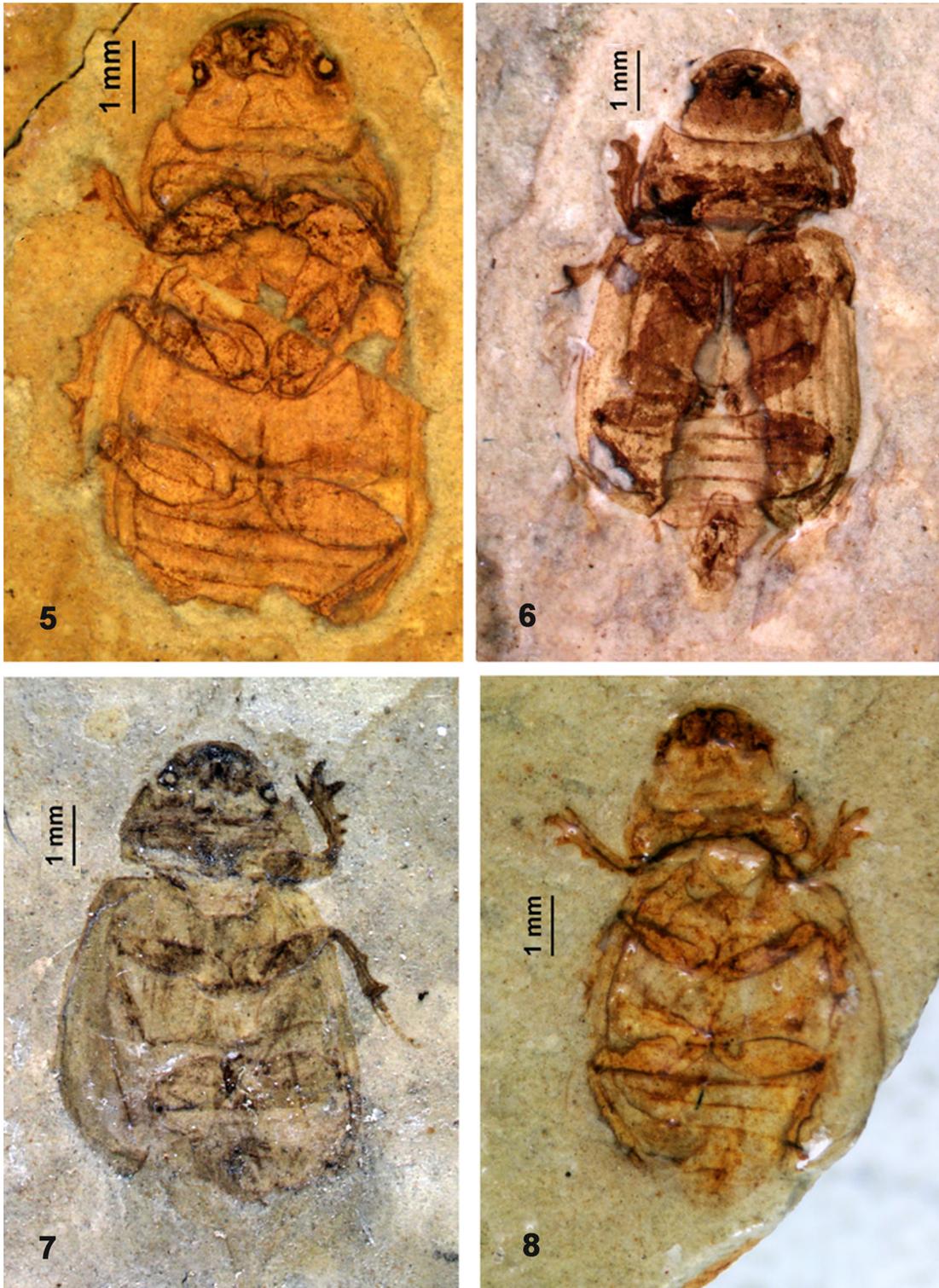
**Материал.** Голотип (рис. 3, 7): CNU-COL-LB2009753, отпечаток жука с нижней стороны тела без большей части ног. Сохранилась лишь левая передняя нога (без лапки) и полностью пропечатана левая средняя нога. Паратипы (рис. 4, 8): CNU-COL-LB2009755 и CNU-COL-LB2009778, отпечатки жуков с верхней стороны тела, на которых весьма неясно просматриваются бедро и голень правой задней ноги. Типовая серия хранится в коллекциях Колледжа наук о жизни Столичного

педагогического университета в Пекине (College of Life Science, Capital Normal University, Beijing, China).

**Описание** (рис. 3). Продолговатый жук. Передний край наличника широко закруглен. Переднеспинка: боковые края слабо закруглены, с едва заметной выемкой перед задними углами; передние углы острые, задние почти прямые. Надкрылья без плечевых бугорков. Точечные бороздки надкрылий слабо пропечатанные, промежутки между бороздками гладкие. На голени ясно видны 5 зубцов. Второй от вершины зубец заметно сближен с апикальным. Киль на нижней стороне передней голени несет небольшой бугорок на уровне третьего зубца по наружному краю голени.

Размеры (в мм): длина жука от переднего края наличника до вершины надкрылий – 7.36–8.16; ширина в плечах 3.46–3.98; расстояние между внутренними краями глаз – 1.41; длина переднеспинки по средней линии  $\approx$  1.38–1.47, ее наибольшая ширина – 3.17–3.59; длина надкрылья – 4.98–5, его наибольшая ширина – 2.12–2.29; наибольшая ширина переднего бедра – 0.51; длина передней голени (до вершины ее наружного зубца) – 1.55, длина ее вершинной шпоры – 0.44, наибольшая ширина среднего бедра – 0.59; длина средней голени – 1.31, ширина ее вершинного среза – 0.45, длина ее вершинной шпоры – 0.53; длина средней лапки – 1.13; длина ее члеников: 1-го – 0.3; 2-го – 0.12; 3-го – 0.12; 4-го – 0.11; 5-го (с коготком) – 0.48; длина ее вершинной шпоры – 0.54; наибольшая ширина среднего бедра – 0.77; наибольшая ширина заднего бедра – 0.87; длина задней голени – 1.54, длина заднегруди по средней линии  $\approx$  0.99–1.1.

**Этимология.** Название вида от *tenuis* (лат.) – тонкая – и *stria* (лат.) – бороздка, отражает особенности скульптуры надкрылий.

Рис. 5–8. *Yixianscarabaeus* gen. n.

5–6 – *Y. sulcatus* sp. n.: 5 – голотип, CNU-COL-LB2009757, 6 – паратип, CNU-COL-LB2009768; 7–8 – *Y. tenuestriatus* sp. n.: 7 – голотип, CNU-COL-LB2009753, 8 – паратип, CNU-COL-LB2009755.

Figs 5–8. *Yixianscarabaeus* gen. n.

5–6 – *Y. sulcatus* sp. n.: 5 – holotype, CNU-COL-LB2009757, 6 – paratype, CNU-COL-LB2009768; 7–8 – *Y. tenuestriatus* sp. n.: 7 – holotype, CNU-COL-LB2009753, 8 – paratype, CNU-COL-LB2009755.



Рис. 9. *Eremazus cribratus* Semenov, 1893 (фото С.В. Колова).  
Fig. 9. *Eremazus cribratus* Semenov, 1893 (photo by S.V. Kolov).

## Обсуждение

В настоящее время открытые тазиковые впадины передних ног выявлены лишь в 2 реликтовых семействах: Pleocomidae и Eremazidae **stat. n.** Можно предложить 2 сценария развития передних тазиковых впадин в надсемействе Scarabaeoidea. Первый это гомоплазия. Возможно, тазиковые впадины пластинчатоусых жуков могли неоднократно «открываться» и «закрываться» – то есть и эта особенность наряду со многими другими весомыми признаками пластинчатоусых (положение мандибул относительно наличника, число члеников усика и его булавы, положение пигидия относительно надкрылий, взаиморасположение тазиков средних ног и ряд других) имеет тенденцию к параллельной (и независимой) изменчивости внутри нескольких кладон надсемейства. Но открытые передние тазиковые впадины можно считать плезиоморфией для всего надсемейства. Модальность признака с открытыми тазиковыми впадинами в процессе эволюции заменилась (или заменялась неоднократно) модальностью с замкнутыми тазикам. В любом из этих сценариев признак можно использовать для выявления родственных отношений между таксонами надродового или родового ранга внутри семейств или крупных филетических линий. Сохранение плезиоморфного состояния признака в семействе Pleocomidae, возможно, аргумент в пользу признания

этого семейства группой исходной для любого из семейств, включаемых ныне в состав Scarabaeoidea (именно так можно интерпретировать результаты анализа ДНК [Smith et al., 2006: Fig. 1]).

## Благодарности

Автор благодарен коллегам, способствовавшим написанию данной статьи: д-ру Дуну Женю (Dr. Dong Ren, Beijing, China) за предоставленную возможность работы с материалами коллекций Колледжа наук о жизни Столичного педагогического университета в Пекине, И.В. Шохину (Институт аридных зон ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону, Россия) за консультации по морфологии видов подсемейства Eremazinae и С.В. Колову (Институт зоологии НАН РК, Алматы, Казахстан), сделавшему снимок *Eremazus cribratus*.

## Литература

- Николаев Г.В. 1996. Виды пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) с большим количеством бороздок на надкрыльях из нижнемелового местонахождения Байса в Забайкалье. *Палеонтологический журнал*. 30(2): 91–99.
- Николаев Г.В. 2002. О возможной принадлежности нового рода пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeoidea) из нижнего мела Монголии к подсемейству Pleocominae. *Палеонтологический журнал*. 36(3): 51–55.
- Николаев Г.В. 2007. Мезозойский этап эволюции пластинчатоусых (Insecta: Coleoptera, Scarabaeoidea). Алматы: Казак университеті. 222 с.
- Николаев Г.В. 2010. О систематическом положении нового рода пластинчатоусых жуков (Coleoptera: Scarabaeoidea) из нижнего мела Забайкалья. *Tethys Entomological Research*. 17: 67–72.
- Ahrens D., Schwarzer J., Vogler A.P. 2014. The evolution of scarab beetles tracks the sequential rise of angiosperms and mammals. *Proceedings of the Royal Society. B*. 281(1791): 20141470.
- Bouchard P., Bousquet Y., Davies A.E., Alonso-Zarazaga M.A., Lawrence J.F., Lyal C.H.C., Newton F., Reid C.A.M., Schmitt M., Ślipiński A., Smith A.B.T. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*. 88: 1–972.
- Krell F.-Th. 2000. The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy*. 14: 871–905.
- Krell F.-Th. 2006. Fossil record and evolution of Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Coleopterists Society Monograph*. 5 (Supplement to The Coleopterists Bulletin 60): 120–143.
- 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., Ren D. 2012. The Earliest Known Species of the Genus *Pleocomia* LeConte (Coleoptera, Scarabaeoidea, Pleocomidae) from the Mesozoic of China. *Paleontological Journal*. 46(5): 495–498.
- 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., Hawks D.C., Heraty J.M. 2006. An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analyses. *Coleopterists Society Monograph*. 5: 35–46.
- Stebnicka Z.T. 2006. Subfamily Eremazinae Iablokoff-Khnzorian, 1977. In: *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea*. (I. Löbl, A. Smetana eds.). Stenstrup: Apollo Books: 104–105.

## References

- Ahrens D., Schwarzer J., Vogler A.P. 2014. The evolution of scarab beetles tracks the sequential rise of angiosperms and mammals. *Proceedings of the Royal Society. B.* 281(1791): 20141470.
- Bouchard P., Bousquet Y., Davies A.E., Alonso-Zarazaga M.A., Lawrence J.F., Lyal C.H.C., Newton F., Reid C.A.M., Schmitt M., Ślipiński A., Smith A.B.T. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys.* 88: 1–972.
- Krell F.-Th. 2000. The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy.* 14: 871–905.
- Krell F.-Th. 2006. Fossil record and evolution of Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). Coleopterists Society Monograph. 5 (Supplement to The Coleopterists Bulletin 60): 120–143.
- 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. 1996. Lamellicorn Beetle Species (Coleoptera, Scarabaeidae) with Multistriate Elytra, from the Lower Cretaceous Baisa Locality, Transbaikalia. *Paleontologicheskii zhurnal.* 30(2): 91–99 (in Russian).
- Nikolajev G.V. 2002. To Possible Assignment of a New Genus of Lamellicorn Beetles from the Lower Cretaceous of Mongolia to the Subfamily Pleocominae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Paleontologicheskii zhurnal.* 36(3): 51–55 (in Russian).
- Nikolajev G.V. 2007. Mezozojskiy etap evolyutsii plastinchatousykh (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea) [Mesozoic evolution of scarabs (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea)]. Almaty: Kazak universiteti. 222 p. (in Russian).
- Nikolajev G.V. 2010. On the systematic position of a new genus of beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) from the Lower Cretaceous of Transbaikalia. *Tethys Entomological Research.* 17: 67–72 (in Russian).
- Nikolajev G.V., Ren D. 2012. The Earliest Known Species of the Genus *Pleocoma* LeConte (Coleoptera, Scarabaeoidea, Pleocomidae) from the Mesozoic of China. *Paleontological Journal.* 46(5): 495–498.
- 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, Adephegata, Myxophaga, Polyphaga partim). (R.G. Beutel, R.A.B. Leschen eds). Berlin – New York: Walter de Gruyter: 345–425.
- Smith A.B.T., Hawks D.C., Heraty J.M. 2006. An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analyses. Coleopterists Society Monograph. 5: 35–46.
- Stebnicka Z.T. 2006. Subfamily Eremazinae Iablokoff-Khuzorian, 1977. In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. (I. Löbl, A. Smetana eds.). Stenstrup: Apollo Books: 104–105.