

О систематическом положении нового рода пластинчатоусых жуков (Coleoptera: Scarabaeoidea, Ochodaeidae) из мезозоя Китая

On the systematic position of the new scarab beetles genus (Coleoptera: Scarabaeoidea, Ochodaeidae) from the Mesozoic of China

Г.В. Николаев  
G.V. Nikolajev

Казахский национальный университет им. аль-Фараби, пр. аль-Фараби 71, Алматы 050038 Казахстан. E-mail: nikolajevg@yahoo.com.

Kazakh National University, al-Farabi Prospekt 71, Almaty 050038 Kazakhstan.

**Ключевые слова:** Ochodaeidae, Chaetocanthinae, мезозой, формация Исянь, Китай, новая триба, новый род, новый вид, новая комбинация, новый синоним.

**Key words:** Ochodaeidae, Chaetocanthinae, Mesozoic, Yixian, China, new tribe, new genus, new species, new combination, new synonymy.

**Резюме.** Из мезозоя Китая (формация Исянь) описывается *Yixianochodaeus horridus* **gen. et sp.n.**, который может быть отнесен к трибе Synochodaeini. Это первая находка ископаемых представителей подсемейства Chaetocanthinae. Обсуждаются таксономические признаки и систематическое положение ископаемых видов. В номинативном подсемействе для родов *Nothochodaeus* Nikolajev, 2005 и *Lithochodaeus* Nikolajev, 2007 устанавливается новая триба Nothochodaeini **trib.n.** *Ochodaeus grandiceps* Fairmaire, 1897 переносится в род *Nothochodaeus*. Родовые названия *Nothochodaeus* Nikolajev, 2005 и *Mimochodaeus* Nikolajev, 2009 рассматриваются как синонимы.

**Abstract.** *Yixianochodaeus horridus* **gen. et sp.n.** from the Yixian Formation of China is described. This genus can be attributed to the tribe Synochodaeini based on the presence of a pectinate metatibial spur. This is the first record of the subfamily Chaetocanthinae in the Mesozoic. Some taxonomic characteristics of fossil genera are revised. Nothochodaeini **trib.n.** in the nominative subfamily for the genera *Nothochodaeus* Nikolajev, 2005 and *Lithochodaeus* Nikolajev, 2007 is proposed. *Ochodaeus grandiceps* Fairmaire, 1897 is transferred to the genus *Nothochodaeus*. *Mimochodaeus* Nikolajev, 2009, **syn.n.** is synonymised under *Nothochodaeus* Nikolajev, 2005.

Ochodaeidae — небольшое, почти всесветно распространённое семейство пластинчатоусых жуков. Сейчас оно включает немногим более 100 номинальных видов, распределяемых между 15 ныне живущими и четырьмя вымершими родами [Scholtz et al., 1988; Николаев, 1995; 2005; 2009; Paulsen, 2007; Paulsen, Ocampo, 2012; Ochi et al., 2013]. В современной фауне семейство не представлено только в Австралийской и Новозеландской зоогеографических областях. Наиболее ранние находки ископаемых видов датируются средней юрой. Всего известно 5 ис-

копаемых видов из 4 родов [Николаев, 1995, 2007; Krell, 2006; Nikolajev, Ren, 2010].

Среди материалов, собранных близ деревни Чаомидиань провинции Ляонин и хранящихся в коллекциях Столичного педагогического университета в Пекине, найдены три отпечатка жуков хорошей сохранности. О принадлежности их к одному виду говорят сходные размеры и особенности окраски. Форма передних голеней, а также форма и взаиморасположение тазиков средних ног позволяют безошибочно определить оставивших отпечатки жуков как представителей надсемейства пластинчатоусых. И габитуально, и по таким хорошо различаемым на отпечатках признакам, как выступающие впереди наличника мандибулы, не разделённые щёчными выступами глаза, передние голени с 3 зубцами по наружной стороне, жуки могут быть отнесены к семейству Ochodaeidae. Это мнение превратилось в уверенность, когда на одном из отпечатков удалось рассмотреть гребенчатую вершинную шпору задней голени. В настоящее время этот признак сохранился только у представителей подсемейства Chaetocanthinae, что позволяет рассматривать ископаемого жука как один из родов именно этого подсемейства.

Все материалы хранятся в коллекциях Колледжа наук о жизни Столичного педагогического университета в Пекине (College of Life Science, Capital Normal University, Beijing).

*Yixianochodaeus* Nikolajev **gen.n.**

Рис. 1–6.

Типовой вид — *Yixianochodaeus horridus* sp.n.; ранний мел Китая; формация Исянь.

**Диагноз.** Тело относительно небольшое, продолговато-овальное; окраска нижней стороны двуцветная — свет-

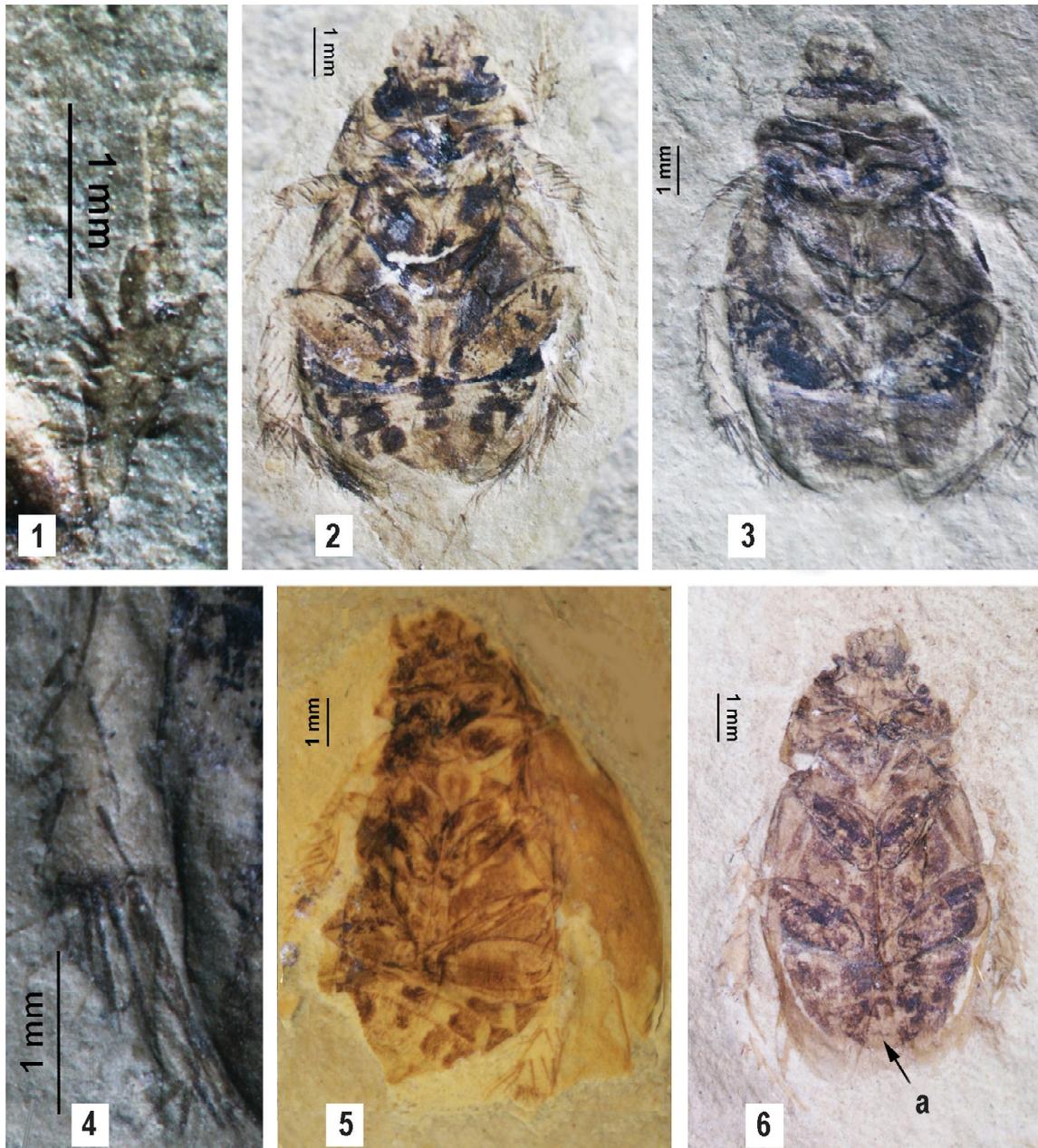


Рис. 1–6. *Yixianochodaeus horridus* gen. et sp.n. 1–4 — голотип, отпечаток CNU-COL-LB2009686: 1 — передняя голень, 2 — вид снизу, 3 — вид сверху, 4 — задняя голень; 5–6 — паратипы: 5 — CNU-COL-LB2009727, 6 — CNU-COL-LB2009763.

Figs 1–6. *Yixianochodaeus horridus* gen. et sp.n. 1–4 — holotype CNU-COL-LB2009686: 1 — protibia, 2 — overview, ventrally, 3 — overview, dorsally, 4 — metatibia; 5–6 — paratypes: 5 — CNU-COL-LB2009727, 6 — CNU-COL-LB2009763.

лая, с тёмными пятнами. Мандибулы и верхняя губа не скрыты под наличником; глаза не разделены щёчным выступом; на пропигидии развит механизм, фиксирующий крылья при движении их назад; тазики средних ног кажутся соприкасающимися (возможно, у живого жука они были нешироко разделены); голени передних ног с 3 зубцами по наружному краю; голени средних и задних ног, не менее чем с 2 поперечными киями; голени задних ног не уплощены — в поперечном сечении округлые; как минимум одна из шпор задних голеней гребневидная.

**Сравнение.** От известного из средней юры Китая монотипичного рода *Mesochodaeus* Nikolajev et Ren, 2010 новый род отличается окраской тела. От описанного из раннего мела Монголии рода *Cretochodaeus* Nikolajev, 1995 — отсутствием щёчного выступа и средними голеними с развитыми поперечными киями. От монотипичного мезозойского рода *Lithochodaeus* Nikolajev, 2007 — строением тазиков средних ног, поскольку у *Lithochodaeus* средние тазики расставлены очень широко. От монотипичного рода *Mioochodaeus* Nikolajev, 1995 новый род

отличается мелкими размерами и формой переднеспинки, которая лишь незначительно сужается кпереди.

**Этимология.** Название мужского рода происходит от формации, в которой найдены отпечатки типового вида нового рода.

**Видовой состав.** Только типовый вид.

*Yixianochodaeus horridus* Nikolajev, sp.n.

Рис. 1–6.

**Материал.** Голотип (рис. 1–4) — CNU-COL-LB2009686, почти полный прямой и обратный отпечатки жука с частично расправленным левым крылом, практически не просматривающейся правой передней ногой и с плохо пропечатанными лапками остальных ног. Паратипы (рис. 5–6): CNU-COL-LB2009727 и CNU-COL-LB2009763 — отпечатки жуков с нижней стороны тела. О принадлежности всех отпечатков одному виду говорят их сходные размеры и пропорции частей тела и похожая у всех экземпляров пятнистая окраска нижней стороны. Вероятно, к этому же виду следует отнести также отпечаток CNU-COL-LB2009726, размеры и пропорции частей тела которого такие же, как у экземпляров типовой серии, однако окраска этого экземпляра не пятнистая. Справедливости ради следует заметить, что это отпечаток верхней стороны тела жука. А даже на отпечатке голотила с верхней стороны тела (рис. 3) пятнистость окраски не просматривается.

**Описание** (рис. 1–6). Продолговатый жук. Тело относительно небольшое, продолговато-овальное; окраска нижней стороны двцветная — светлая, с темными пятнами (рис. 5). Мандибулы и верхняя губа не скрыты под наличником; наружные края мандибул широко закруглены. Глаза не разделены щёчным выступом. Переднеспинка слабо суживается кпереди, её боковые стороны едва заметно закруглены; передние углы переднеспинки имеют вид острых углов, с широко закруглёнными вершинами; задние — слабо тупоугольные. На вершине брюшка (вероятно на вершине пропигидия) в виде двух небольших бугорков развит механизм, удерживающий крылья в состоянии покоя (рис. 6а). Тазики средних ног кажутся соприкасающимися (скорее всего, у живого жука они были нешироко разделены). Вершины вертлюгов средних и задних ног не выступают за задние края соответствующих бёдер. Голени передних ног с 3 зубцами по наружному краю; нижняя плоскость передней голени с зубчиками близ вершины внутреннего края. Голени средних и задних ног относительно узкие, слабо уплощённые, не менее, чем с 2 поперечными килями; как минимум одна из шпор задних голеней гребневидная (рис. 4).

Размеры (в мм): длина жука от вершин мандибул до вершины пигидия — 9,6–8,4, ширина в плечах — 4,7–3,47; расстояние между внутренними краями глаз — 1,52–1,4; длина переднеспинки по средней линии ~ 2,15, её наибольшая ширина — 4,1–3,9; длина надкрылья ~ 6,0–5,68, его наибольшая ширина ~ 2,5–2,2; наибольшая ширина переднего бедра ~ 0,78; длина передней голени (до вершины её наружного зубца) — 1,23, длина её вершинной шпоры ~ 0,4; длина среднего бедра ~ 2,45, его наибольшая ширина ~ 0,95; длина средней голени ~ 2,35, ширина её вершинного среза ~ 0,81; длина средней лапки (с коготком) ~ 2,56; длина заднего бедра ~ 3,43–2,87, его наибольшая ширина ~ 1,29; длина задней голени ~ 2,7, ширина её вершинного среза ~ 0,97; длина задней лапки (с коготком) ~ 3,75, длина её вершинной шпоры ~ 1,25.

**Этимология.** *Horridus* Lat. — щетинистый — говорит об обилии бросающихся в глаза крупных щетинок на покровах тела.

## Характерные особенности Ochodaeidae

Уникальный комплекс признаков свойственен монотипичному мезозойскому подсемейству *Cretochodaeinae*. Это единственная группа семейства, глаза которой частично разделены щёчными выступами (рис. 10). Скорее всего, это можно рассматривать как плезиоморфию. Только в этой группе третья ветвь радиальной жилки направлена под острым углом к костальному краю крыла (рис. 10а). У современных родов обоих ныне живущих подсемейств, жилкование которых удалось посмотреть, эта жилка проходит параллельно костальному краю крыла (рис. 9; 11–13). Одновременно с этими признаками для подсемейства характерна такая апоморфия, как лишённые поперечных килей тазики средних ног, хотя, скорее всего, это — аутапоморфия. Тазики средних ног у рода *Cretochodaeus*, как и у подавляющего большинства ископаемых родов, кажутся соприкасающимися (рис. 10). Исследование доступных материалов по современным родам показывает, однако, что средние тазики всегда разделены (рис. 7–8). У видов большинства родов они разделены очень узко (рис. 7). Пока нет веских оснований утверждать, что среди семейства *Ochodaeidae* встречается (или встречалась ранее) модальность и с соприкасающимися тазиками этих ног. По-видимому, внешний вид отпечатков с «соприкасающимися» средними тазиками вызван изменениями при захоронении и фоссилизации. С «практической» точки зрения это может привести к трудностям «разделения» ископаемых представителей *Ochodaeidae* и *Hybosoridae*.

Очень широко расставленные тазики средних ног являются характернейшей особенностью мезозойского рода *Lithochodaeus* [Николаев, 2007]. Тенденция к «расхождению» средних тазиков проявляется среди нескольких семейств пластинчатоусых. Различия в строении средних тазиков характеризуют таксоны группы семейства (подсемейства и трибы). Среди представителей *Bolboceratidae*, например, известны таксоны и с соприкасающимися тазиками средних ног (триба *Odonteini* Shokhin, 2007), и с расставленными очень широко (подсемейство *Athyreinae* Lynch Arribálzaga, 1878). Аналогичная картина наблюдается и среди таксонов собственно *Scarabaeidae* — триб номинативного подсемейства и ряда триб подсемейства *Aphodiinae* и близких этому подсемейству триб, рассматриваемых часто в ранге подсемейств. У современных *Ochodaeidae* этот признак развит у рода *Nothochodaeus* Nikolajev. Особенности строения среднегруди и жилкования крыльев (рис. 8–9) позволяют рассматривать *Nothochodaeus* в составе отдельной трибы номинативного подсемейства *Ochodaeidae*.

Окраска тела могла бы рассматриваться как признак сближающий роды *Nothochodaeus* и *Yixianochodaeus*, но помимо этой особенности, пока нет других оснований рассматривать эти таксоны в качестве близких родственников. Однако род *Mioochodaeus* может «оказаться» в числе близких родственников *Nothochodaeus*. К сожалению, «таксономические признаки» этого монотипичного рода остаются практически неизвестными. Особенности окраски и крупные размеры позволяют высказать предположение даже о возможной конспецифичности *Mioochodaeus* и *Nothochodaeus*. Сейчас эта мысль не может показаться «ересью», поскольку среди нескольких ныне живущих родов надсемейства пластинчатоусых описаны мезозойские виды. Такие виды известны среди ро-

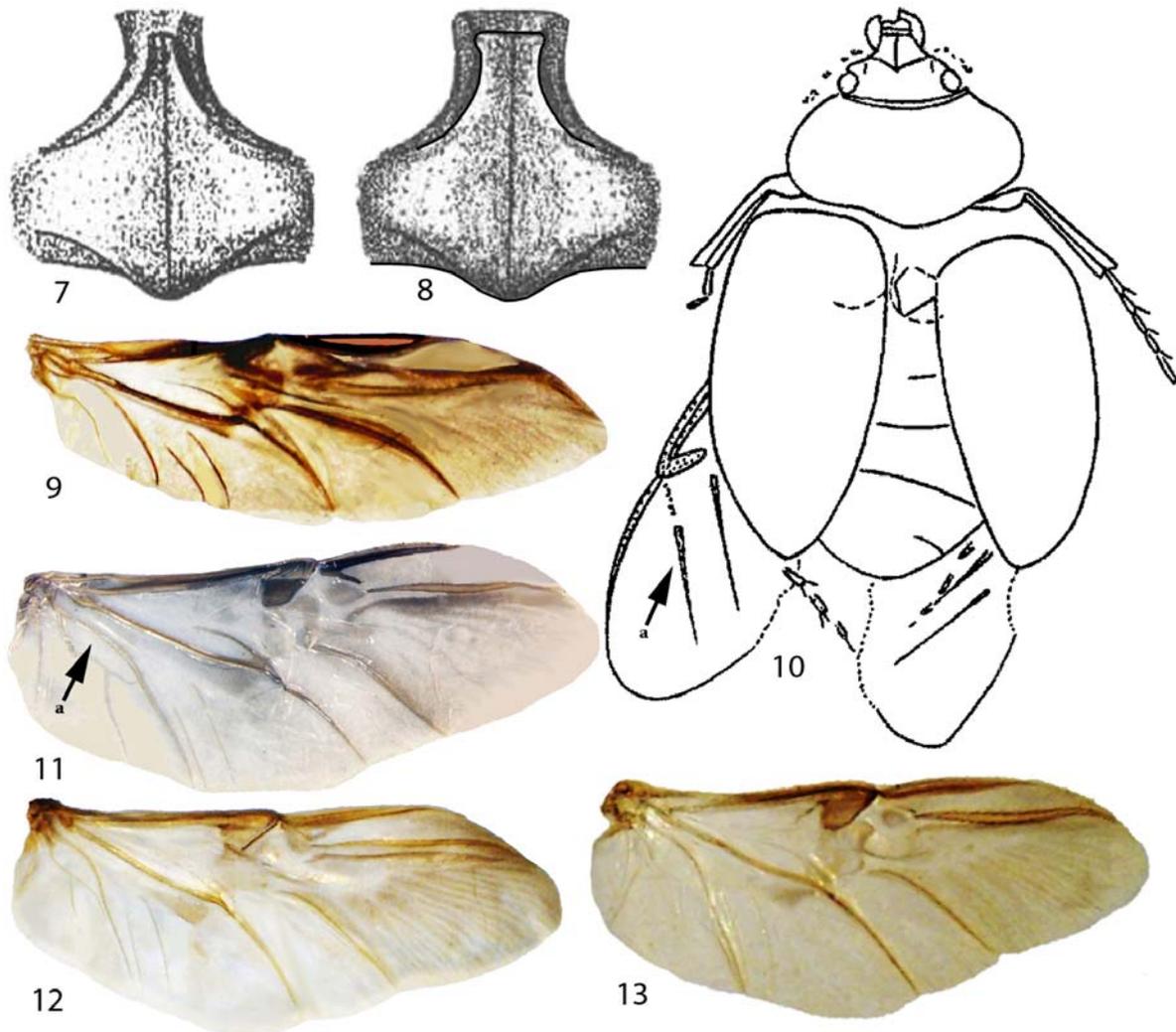


Рис. 7–13. Ochodaecidae. 7 — *Ochodaecus chrysoloides* (Shrank), заднегрудь; 8–9 — *Nothochodaecus maculatus* (Waterhose): 8 — заднегрудь, 9 — крыло; 10 — *Cretochodaecus mongolicus* Nikolajev, общий вид; 11 — *Pseudochodaecus estriatus* (Schaeffer), крыло; 12 — *Parochodaecus inarmatus* (Schaeffer), крыло; 13 — *Codocera ferruginea* (Eschscholtz), крыло.

Figs 7–13. Ochodaecidae. 7 — *Ochodaecus chrysoloides* (Shrank), metasternum; 8–9 — *Nothochodaecus maculatus* (Waterhose): 8 — metasternum, 9 — wing; 10 — *Cretochodaecus mongolicus* Nikolajev, overview; 11 — *Pseudochodaecus estriatus* (Schaeffer), wing; 12 — *Parochodaecus inarmatus* (Schaeffer), wing; 13 — *Codocera ferruginea* (Eschscholtz), wing.

дов *Trox* Fabricius, 1775, *Glaphyrus* MacLeay, 1819, *Pleocoma* LeConte, 1856 [Николаев, 2007; Николаев, Жень, 2011, 2012].

У современных видов надёжным признаком для разграничения представителей Ochodaecidae и Hybosoridae может служить строение шпор средних голени. У видов Ochodaecidae одна из вершинных шпор средней голени (более длинная) является гребенчатой, несёт насечки с верхней стороны. Пока ни у одного из описанных ископаемых родов семейства Ochodaecidae строение вершинных шпор средней голени не просматривается столь хорошо, чтобы разглядеть на шпоре засечки. Находка ископаемого вида, на отпечатке которого удалось рассмотреть гребенчатую шпору задней голени, позволяет идентифицировать жука именно как представителя Chaetocanthinae Scholtz, 1988, для подавляющего большинства представителей которого свойственна гребенчатая шпора задней голени.

В настоящее время это малочисленное подсемейство объединяет 5 родов, насчитывающих в общей сложности лишь 9 номинальных видов. Подсемейство состоит из 3 триб. У видов, выделенных в 2 трибы: олиготипичную номинативную и монотипичную Pseudochodaecini Scholtz, 1988, задние голени уплощены. И только у олиготипичной трибы Synochodaecini Scholtz, 1988, состоящей всего из 2 родов: олиготипичного (3 вида) африканского *Synochodaecus* Kolbe, 1907 и монотипичного южноамериканского *Gauchodaecus* Paulsen, 2012 задние голени в сечении округлые. Принимая во внимание эту особенность строения, именно с трибой Synochodaecini и следует пока сближать *Yixianochodaecus*. От видов обоих современных родов трибы описываемый таксон отличается окраской и наличием бугорков на вершине брюшка (рис. 6a). Признаки родов *Synochodaecus* и *Gauchodaecus* подробно рассмотрены в работе [Paulsen, Осампо, 2012], где отмечено, что шпора задней голени с насечками, возможно, харак-

терна не для всех родов Synochodaeini. Если этот признак считать не аутапоморфией для Chaetocanthinae, а синапоморфией для всего семейства, то, возможно, система над-родовых таксонов Ochodaeidae потребует основательной ревизии. С учётом различий в жилковании крыльев у видов *Cretochodaeus* и *Nothochodaeus* (рис. 9, 10) представляется весьма перспективным изучение жилкования крыльев у представителей других таксонов современных оходейд.

К сожалению, удалось просмотреть жилкование крыльев лишь у единственного вида Chaetocanthinae. Это североамериканский *Pseudochodaeus estriatus* (Schaeffer). В дистальной части жилкование крыла этого вида (рис. 11) очень похоже на крылья американских и евразийских представителей номинативной трибы номинативного подсемейства (рис. 12–13). Однако базальная часть крыла характеризуется замкнутой анальной ячейкой (рис. 11а). Очень интересно выяснить, характерен ли этот признак для всех родов Chaetocanthinae. Об отличиях жилкования дистальной части крыла у представителей различных подсемейств уже говорилось выше.

Особенности строения пропигидия и пигидия часто являются «родовым признаком» — дают основания для определения родовой принадлежности видов [Николаев, 2005: рис. 1b, 2b; Paulsen, 2007: Figs 1–4]. Развитие структур, фиксирующих крылья в состоянии покоя на вершинных тергитах брюшка, отмечено не только у современных видов, но и у ископаемых, в том числе и у описываемого в данной статье (рис. 6а). Необходимо отметить, что развитие этих структур наблюдается во многих семействах жесткокрылых, в том числе и среди таксонов собственно Scarabaeidae: трибы номинативного подсемейства и ряд триб подсемейства Aphodiinae. Сочетание у *Yixianochodaeus horridus* таких признаков, как гребенчатая шпора и развитие бугорков на вершинных тергитах брюшка, может свидетельствовать в пользу как параллельной, так и разнонаправленной изменчивости этих признаков в различных филетических ветвях Ochodaeidae. С этой точки зрения род *Yixianochodaeus* может быть:

1 — представителем одной из ветвей Chaetocanthinae, сохранившей структуры на последних тергитах брюшка; именно так его и предложено рассматривать в данной работе;

2 — представителем «примитивной» ветви Ochodaeinae, сохранившей гребенчатую шпору задней голени. В этом случае для рода «будет необходимо» установить монотипичную трибу.

#### Ochodaeinae Mulsant et Rey, 1871

##### Nothochodaeini Nikolajev **trib.n.**

Типовой род — *Nothochodaeus* Nikolajev, 2005 — современная фауна.

**Диагноз.** Усики десятичлениковые с трёхчлениковой булавой; глаза не разделены щёчным выступом; на пропигидии развит механизм, фиксирующий крылья при движении их назад; тазики средних ног широко разделены (рис. 8); голени средних и задних ног с поперечными килями на наружной стороне; голени задних ног в поперечном сечении округлые; обе шпоры задних голеней не гребневидные.

**Систематическое положение.** Не разделённые щёчными выступами глаза и не гребенчатая вершинная шпора задних голеней заставляют рассматривать новую трибу как представителя номинативного подсемейства Ochodaeidae. От видов номинативной трибы этого подсе-



Рис. 14. *Nothochodaeus grandiceps* (Fairmaire, 1897), голотип. Автор снимка — M.J. Paulsen.

Fig. 14. *Nothochodaeus grandiceps* (Fairmaire, 1897), holotype. Photo by M.J. Paulsen.

мейства Nothochodaeini отличаются широко расставленными тазиками средних голеней, а от олиготипичной мадагаскарской трибы Enodognathini Scholtz, 1988 также короткими, не удлинёнными мандибулами у обоих полов.

**Состав.** Кроме типового рода, монотипичный род *Lithochodaeus* Nikolajev, 2007 из раннего мела Монголии.

#### *Nothochodaeus* Nikolajev, 2005

= *Mimochodaeus* Nikolajev, 2009, **syn.n.**

*Nothochodaeus grandiceps* (Fairmaire, 1897), **comb.n.**

**Замечания.** При описании выделенного ранее монотипичного рода *Mimochodaeus* Nikolajev, 2009 были допущены досадные ошибки. Признаки типового вида рода *Ochodaeus grandiceps* Fairmaire, 1897 были указаны только по литературным источникам. Признаки были неправильно поняты, или интерпретированы, что и послужило основанием установить для вида новый род. В эту же статью были включены рисунки одного из индомалайских видов *Ochodaeus barbei* Petrovitz, 1972, которые ошибочно были подписаны «*Mimochodaeus grandiceps*» [Николаев, 2009: рис. 8, 15]. Исследование голотипа *Ochodaeus grandiceps* (рис. 14) показало, что вид является представителем рода *Nothochodaeus* и должен называться *Nothochodaeus grandiceps* (Fairmaire, 1897), **comb.n.** Для идентификации же типового вида можно применить лишь статью 70.1 Международного кодекса зоологической номенклатуры (но не 70.3). Это заставляет рассматривать родовые названия *Nothochodaeus* Nikolajev, 2005 и *Mimochodaeus* Nikolajev, 2009 лишь как синонимы.

#### Благодарности

За предоставленную возможность ознакомиться с коллекцией ископаемых жесткокрылых Колледжа наук о жизни Столичного педагогического университета Пекина я выражаю сердечную благодарность д-ру Д. Женью (Dr. Dong Ren, College of Life Science, Capital Normal University, Beijing, China). Фотографии голотипа

*Ochodaeus grandiceps* Fairmaire, 1897 и препарата крыла *Pseudochodaeus estriatus* (Schaeffer) любезно присланы д-ром М. Полсенем (Dr. M.J. Paulsen, Systematics Research Collections, University of Nebraska State Museum, Nebraska Hall, Lincoln, USA). На основании изучения голотипа, именно М. Полсен установил новую комбинацию: *Nothochodaeus grandiceps* (Fairmaire, 1897) comb.n.

## Литература

- Krell F.-Th. 2006. Fossil record and evolution of Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga) // Coleopterists Society Monograph. Vol.5. P.120–143.
- Mezhdunarodnyi kodeks zoologicheskoi nomenklatury. 2004. М.: КМК. 223 s. [In Russian].
- Nikolaev G.V. 1995. Materialy k sistematike podsemeistva Ochodaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) // Zoologicheskii zhurnal. T.74. No.8. S.72–82 [In Russian].
- Nikolaev G.V. 2005. *Nothochodaeus* gen.n. — a new Ochodaeinae genus (Coleoptera, Scarabaeidae) from Asia // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. T.4. No.3. S.219–220 [In Russian].
- Nikolaev G.V. 2007. Mezozojskii etap evolyucii plastinchatousykh (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea). Almaty. 222 s [In Russian].
- Nikolaev G.V. 2009. Ochodaeidae species (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the Palearctic's Asia // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. T.8. No.2. S.205–211 [In Russian].
- Nikolaev G.V., Ren D. 2011. Starejshii vid roda *Glaphyrus* Latr. (Coleoptera, Scarabaeoidea, Glaphyridae) iz mezozoya Kitaya // Paleontologicheskij zhurnal. T.4. No.2. S.57–60 [In Russian].
- Nikolaev G.V., Ren D. 2012. Starejshii vid plastinchatousykh zhukov roda *Pleocoma* LeConte (Coleoptera, Scarabaeoidea, Pleocomidae) iz mezozoya Kitaya // Paleontologicheskii zhurnal. T.5. No.5. S.49–52 [In Russian].
- Nikolajev G.V., Ren D. 2010. The oldest fossil Ochodaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) from the Middle Jurassic of China // Zootaxa. No.2553. P.65–68.
- Ochi T., Kon M., Masumoto K. 2013. Six new taxa of the genus *Nothochodaeus* Nikolajev from the Malay Peninsula, Sumatra and Borneo // The Japanese Journal of Systematic Entomology. Vol.19. No.2. P.309–326.
- Paulsen M.J. 2007. Nomenclatural changes in the Nearctic Ochodaeinae and description of two new genera (Coleoptera: Scarabaeoidea: Ochodaeidae) // Insecta Mundi. No.0021. P.1–13.
- Paulsen M.J., Ocampo F.C. 2012. The Ochodaeidae of Argentina (Coleoptera: Scarabaeoidea) // Zookeys. No.174. P.7–30.
- Scarabaeoidea. // Journal of the Entomological Society of South Africa. No.51. P.207–240.
- Scholtz C.H., D'Hotman D., Evans A.V., Nel A. 1988. Phylogeny and systematics of the Ochodaeidae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea). // Journal of the Entomological Society of South Africa. 51. P.207–240.

Поступила в редакцию 11.7.2014