

*На правах рукописи*



**Стрельникова Олеся Дмитриевна**

**МЕЗОЗОЙСКИЕ ЖУКИ РОДА *NOTOCUPES*  
(COLEOPTERA, ARCHOSTEMATA)**

1.6.2. - Палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2024

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН)

**Научный руководитель:**

**Ян Евгений Викторович**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН

**Официальные оппоненты:**

**Федоренко Дмитрий Николаевич**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук,

**Просви́ров Александр Сергеевич**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры энтомологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук

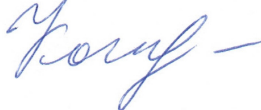
Защита состоится 13 ноября 2024 г. в 11:00 на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН: <https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/340/e4ctl41u12k288bkz8xpuwcbmg2d9laq.pdf>

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66

Автореферат разослан «    » октября 2024 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
к.г.-м.н.



В.А. Коновалова

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность 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 это самая многочисленная группа мезозойских жуков подотряда Archostemata, включающая 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, 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 четыре 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 ячей 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. 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.

Было необходимо рассмотреть признаки, использованные в описаниях каждого из видов, на всем доступном материале и сформулировать их харак-

теристику. 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 согласен 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 разделение Cupedidae на два семейства, к подсемейству Ommatinae в составе Cupedidae *sensu lato* без разделения на два семейства или выделять его в свое собственное семейство Notocupidae. В настоящей работе *Notocupes* принимается в составе Cupedidae *sensu lato* с нижеследующим обоснованием (см. главу 4.3. 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 сделано 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 таксономическую систему рода *Notocupes* и близких родов с диагнозами и ключами по результатам переизучения мезозойских жуков-архостемат на основе коллекций ПИН РАН и анализа опубликованных данных.

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. Переписать 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*.

**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 четыре 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 не описанные 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 двух новых видов из двух 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 создание 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* вносят 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 ячеек на надкрылье не может быть использовано как диагностический признак вида. Количество ячеек в ряду на надкрылье не строго видоспецифично и коррелирует с длиной надкрылья.

### **Публикации и апробация работы.**

По теме диссертации опубликовано девять статей (Стрельникова, 2019; Popomarenko et al., 2020; Стрельникова и др., 2020; Prokin, Strelnikova, 2021; Yan et al., 2021; Ян, Стрельникова, 2022; Strelnikova, Yan, 2021, 2023a, b), из них 6 – в изданиях, рекомендованных ВАК, и пять 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» (два 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, пяти глав, основных результатов и списка цитируемой литературы, включающего 150 источников, среди которых 114 на иностранных языках. Работа содержит 104 рисунка и семь 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, Д.В. Василенко, И.Д. Сукачевой, А.С. Башкуеву, А.В. Храмову, Д.Д. Воронцову, Н.Д. Синиченковой 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*

На момент начала работы с группой род *Notocupes* включал представителей двенадцати родов, которые постепенно были сведены в синонимы (табл. 1). В главе освещены диагностические признаки рода и предлагается краткое сравнение с другими близкими родами. Обсуждаются причины исключения из рода некоторых ранее включаемых в него видов.

**Таблица 1.** Роды-синонимы *Notocupes*.

Родовое название	Автор и год синонимизации с <i>Notocupes</i>
<i>Notocupes</i> Ponomarenko, 1964	
<i>Zygodenia</i> Handlirsch, 1906	Ponomarenko, 2000
<i>Kakoselia</i> Handlirsch, 1906	Ponomarenko, 2006
<i>Sinocupes</i> Lin, 1976	
<i>Conexicoxa</i> Lin, 1986	
<i>Forticupes</i> Hong et Wang, 1990	
<i>Picticupes</i> Hong et Wang, 1990	
<i>Lupicupes</i> Ren et al., 1995	
<i>Ambomma</i> Tan et al., 2005	Kirejtshuk et al., 2010
<i>Ovatocupes</i> Tan et Ren, 2006	
<i>Chengdecupes</i> Hong, 1983	Kirejtshuk et al., 2016
<i>Echinocups</i> Kirejtshuk et Jarzembowski, 2020	Li et al., 2023b

Всего как *Notocupes* было описано 35 видов и еще семь находок не были определены до вида и просто упоминались в литературе. Помимо того, пять видов были перенесены в *Notocupes* из других родов (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 Artematopodidae соответственно (Li et al., 2021).

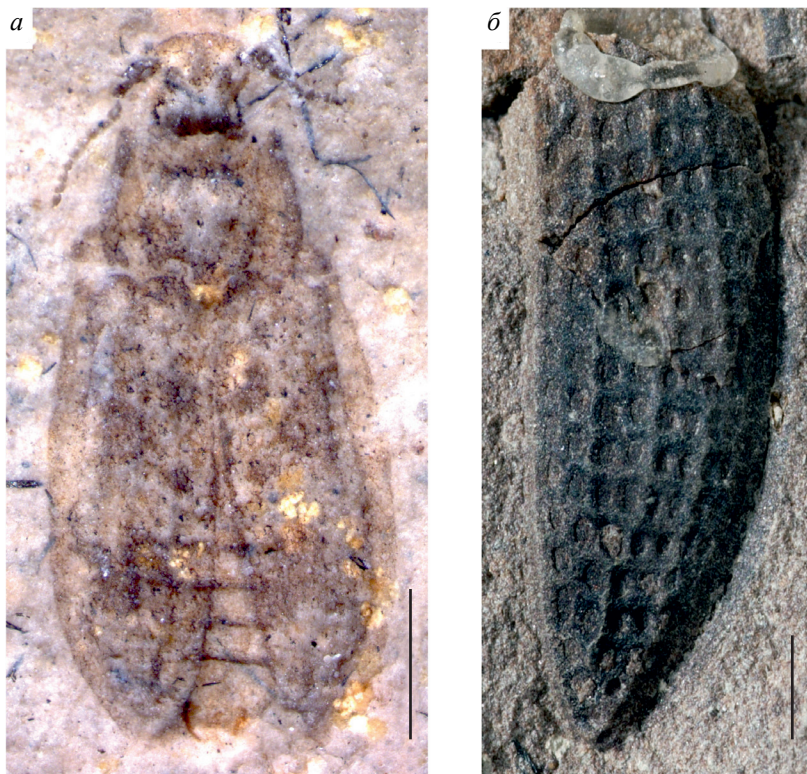
Три вида *N. neli* Tihelka et al., 2019, *N. ohmkuhnlei* Jarzembowski et al., 2019 и *N. denticollis* Jiang et al., 2020 были описаны из бирманского янтаря. Это единственные инклюзы, известные для рода. Позже из-за особенностей рельефа пронотума и надкрылья и строения эдеагуса эти виды было предложено 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 показало недостаточную специфичность для их выделения в отдельный род, поэтому виды были восстановлены в составе *Notocupes* (Li et al., 2023).

Приведено сравнение *Notocupes* и трех близких ему родов, *Rhabdocupes* Ponomarenko, 1966, *Notocupoides* Ponomarenko, 1966 и *Eurydictyon* Ponomarenko, 1969, которые ранее входили в состав трибы *Notocupedini* Ponomarenko, 1966 до ее упразднения (Kirejtshuk, 2020).

Род *Zygadenia* был выделен для изолированных надкрылий, чье строение схоже с надкрыльями *Notocupes* (рис. 1). Позже эти роды были синонимизированы и *Notocupes* стал младшим таксоном по отношению к *Zygadenia* (Ponomarenko, 2000). В более поздних работах было предложено считать *Zygadenia* формальным таксоном, а *Notocupes* восстановить в качестве самостоятельного рода (Ponomarenko, 2006; Ponomarenko, Ren, 2010; Tan et al., 2012). Однако некоторые авторы продолжали использовать как родовое название *Zygadenia* (Kirejtshuk, 2020), что указывало на необходимость привести дополнительные аргументы в пользу одной из точек зрения. На данный момент в роде *Zygadenia* описано 20 видов жуков, включая семь, представленных полными телами, и еще четыре экземпляра не определимы до вида.

Род *Amblomma*, близкий к *Notocupes*, был описан из свиты Исянь (аптский ярус) в Китае. В состав рода включали девять видов (Tan, Ren, Liu, 2005; Tan et al., 2006). 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 вырост простернума, разделяющий прококссы, 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.





**Рис. 1.** Типовые виды *Notocupes* и *Zygadenia*: *a* – *Notocupes picturatus* Ponomarenko, 1964, экз. ПИН, № 2384/468; *б* – *Zygadenia tuberculata* Giebel, 1856 (из Jarzembowski et al., 2015). Длина масштабной линейки 1 мм.

Среди других синонимов *Notocupes* описаны монотипные рода *Sinocupes* Lin, 1976, *Ovatocupes* Tan et Ren, 2006, *Lupicupes* Ren, 1995, *Forticupes* Hong et Wang, 1990, *Picticupes* Hong et Wang, 1990 и *Conexicoxa* Lin, 1986 (табл. 1).

В диссертации кратко освещены результаты филогенетического анализа, проведенного на некоторых родах купедид (Tan et al., 2012). Всего в анализе было использовано 28 признаков. Филогенетический анализ продемонстрировал монофилию родов *Rhabdocupes*, *Notocupes*, *Zygadenia* и *Amblomma*. Однако часть признаков 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 купедами не вполне верно.

Четыре вида, описанные в роде *Pareuryomma* Tan, Ren, Shih et Ge, 2012, исключены из состава *Notocupes*, так как у них отсутствуют бугры на голове, имеются четковидные антенны, широкая эпиплевра с полуторным рядом ячеек и расширенный спереди и суженный назад пронотум. В тексте диссертации морфология и систематическое положение этих жуков рассмотрены более подробно. Филогенетический анализ (Tan et al., 2012) подтвердил монофилию родов *Pareuryomma* и *Notocupes*. Отсутствие дорсального бугра на голове и присутствие более 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).

Род *Chengdecupes* Hong, 1983 синонимизирован с *Notocupes*, однако отмечено, что каждый из четырех изначально описанных в его составе видов может относиться к другим родовым группам (Kirejtshuk, 2020).

Итого в роде *Notocupes* насчитывается 80 видов жуков.

В главе предлагается таблица со списком всех видов, сгруппированных по родам описания с указанием года и автора синонимии. Также в таблице указаны актуальные видовые названия, которые виды получили после реклассификации, проведенной в ходе настоящего исследования.

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

## 1.2. Биология Cupedidae

Поскольку жуки Cupedidae – это малочисленная реликтовая группа, об их образе жизни известно немного. В главе собрана вся известная на момент написания работы информация о биологии современных подсемейств Ommatinae и Cupedinae (Atkins, 1963; Neboiss, 1984, 1989; Lawrence, 1999; Hörnschemeyer, 2005; Jarzembowski et al., 2013; Beutel, Leschen, 2016; Lawrence, Escalona, 2019; Escalona et al., 2020). Эти жуки часто встречаются под корой живых и мертвых деревьев, среди корней и веток кустарника, могут питаться пыльцой. Личинки живут под корой мертвых деревьев, пораженных грибами, где прокладывают ходы.

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 перепончатокрылых с апосематической окраской (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 гуглярных швов. Для защиты могли также служить всевозможные бугры и шипы на поверхности тела (Lawrence, 1999; Tihelka et al., 2019).

## 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Всего в ходе работы были переизучены 32 вида (138 экземпляров) из 17 азиатских местонахождений, хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН; кроме того, были изучены и определены не описанные ранее жуки из коллекций ПИН – описаны два экземпляра из двух местонахождений, 14 экземпляров включены в состав исследованной группы, девять из них определены до вида. В настоящей работе приводится описание всех 154 экземпляров.

Современные Archostemata были изучены по личной коллекции А.Г. Пономоренко, любезно предоставленной для исследования.

Изучение остатков проводилось с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10, в сухом виде и увлажненных 96° этанолом. При съемке материала использовалась цифровая камера Leica DFC-420, присоединенная к бинокуляр 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.

В главе описываются способы и границы измерения частей тела жуков во время работы, а также дается пояснение к условным обозначениям на рисунках. Подробно рассмотрена методика описания надкрылий. В описании надкрылий были использованы признаки, частично заимствованные из работы Jarzembowski et al. (2015). Для создания схем надкрылий была частично заимствована методика изображения надкрылий, использованная в недавних исследованиях Tshewardocoleidae (Boudinot et al., 2022).

## 3. ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

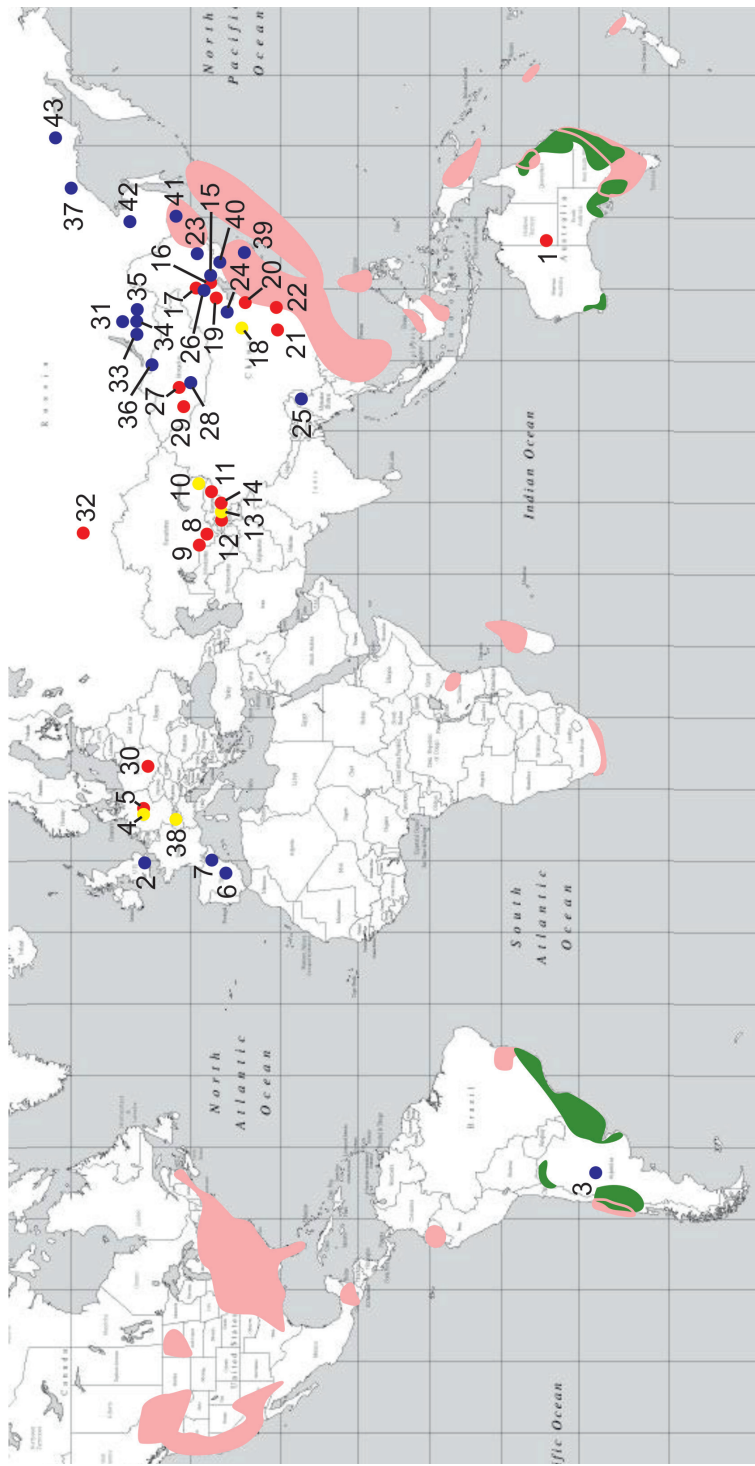
Дается характеристика 54 местонахождений возрастным интервалом со среднего-позднего триаса до позднего мела, откуда известны представители исследованной группы жуков (рис. 2). Для каждого местонахождения дается географическая привязка и приведен список описанных оттуда исследованных видов; большинство из них охарактеризовано литологически и фаунистически.

## 4. ОБЩАЯ ЧАСТЬ

### 4.1. Морфология

В настоящей главе представлены результаты анализа литературы, посвященной *Notocupes*, и данные по морфологии исследованной группы жуков, полученные автором работы. Подробно описывается морфология каждого из рассматриваемых признаков. Приведено сравнение морфологии ископаемых видов и рецентных представителей Cupedidae. Продемонстрировано разнообразие состояний каждого из них.

Отдельным пунктом рассмотрен вопрос формулировок признаков. Во многих описаниях использованы субъективно определенные характеристики, такие, как, например, большой глаз или мелкие ячеи. Сравнение видов по таким признакам в столь богатой видами группе, как *Notocupes*, затруднительно, поэтому в данной работе они по возможности были заменены на отно-



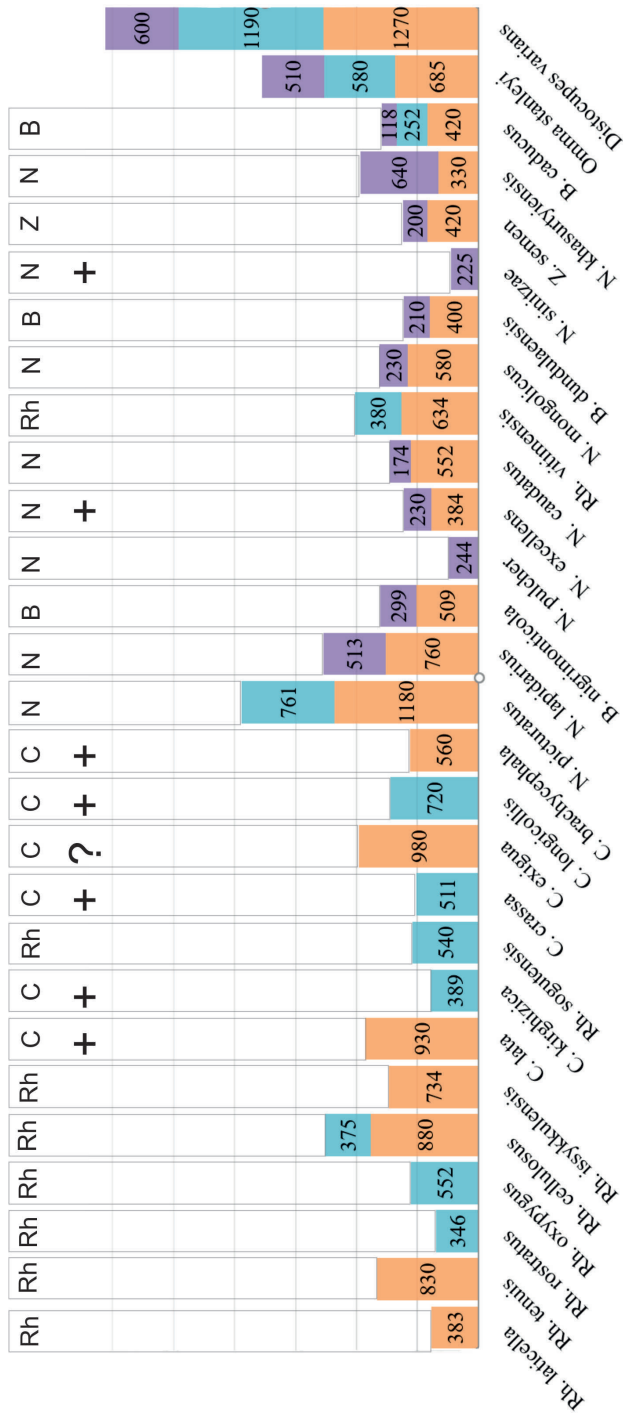
**Рис. 2.** Распространение исследованных в работе жуков и современных Cupredidae zeus lato. Желтыми кругами обозначены триасовые местонахождения, красными – юрские, синими – меловые; зеленым закрашены ареалы современных Ommatinae, розовым – Cupredinae. Номера местонахождений соответствуют номерам в приведенном в тексте диссертации списке (карта из <https://www.keywordbaskets.com/УмхhbmSbWfWIDgI/>, с изменениями, ареал Cupredidae из Neboiss, 1984, Beutel et al., 2008, Rodríguez-Mirón, López-Pérez, 2019, Escalona et al., 2020, <https://www.gbif.org/species/1470> (дата обращения 23.10.23)).

шения длин частей тела. Так, например, размер ячеей на надкрылье определяется отношением ширины поля (расстояние между двумя жилками), в котором находятся соответствующие ячейеи, к суммарной ширине двух ячейеи (у исследованной группы жуков между двумя жилками располагается двойной ряд ячейеи); они могут занимать меньше половины поля, примерно половину его или явно больше половины, практически касаясь границ полей.

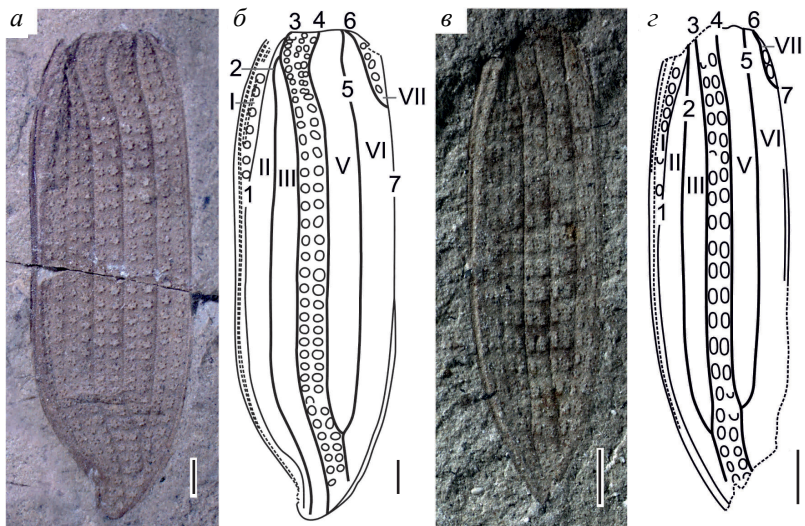
Особое внимание уделено признакам, которые ранее не были подробно изучены на исследованных ископаемых жуках, таких как, например, характеристика бугорков, покрывающих тело, или строение бугров на голове. Плотность бугорков, их размер и отличие на разных участках тела изучены как на ископаемом, так и на современном материале; приведено сравнение этих признаков у разных исследованных родов Archostemata (рис. 3). Выявлена эволюционная тенденция, ведущая от более базальных жуков, покрытых одним типом мелких или средних бугорков, к более продвинутым, покрытым чаще всего двумя типами бугорков, одни из которых крупные. Кроме того, наблюдаются отличия в структуре кутикулярного покрова на родовом уровне. Например, у представителей рода *Conexicoxa* тело покрыто одним типом бугорков мелкого или среднего размера, тогда как у *Notocupes* – чаще двумя типами бугорков, реже одним типом бугорков крупного размера. Признак показал себя перспективным для дальнейшего изучения на ископаемых Archostemata.

Чешуйки, покрывающие тело современных Archostemata, имеют разную форму в зависимости от размера бугорка, к которому они прикреплены. Крупные бугорки несут широкие чешуи, бугорки среднего и мелкого размеров покрыты более вытянутыми и тонкими чешуями, мелкие бугорки несут тонкие волосовидные чешуи. Изучение этого признака на рецентном материале позволило сделать предположение о строении покровных чешуй у исследованных вымерших видов. Жуки, покрытые только мелкими бугорками (*Rhabdocupes laticella*, *Rh. tenuis*), вероятно, были сплошь покрыты вытянутыми, возможно, волосовидными чешуйками. 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 чешуи и такой тип покровов можно считать более продвинутым.

Изучение рельефа головы показало, что у видов исследованной группы жуков может присутствовать до трех пар головных бугров (в рукописи они обозначены P1, P2, P3 по аналогии с современным *Tetraphalerus bruchi* (Beutel et al., 2008)). Выявлена тенденция: у более древних видов бугры сливаются, образуя валики, тогда как у более молодых видов все бугры обособлены, P3 часто не развит. Так, например, у *Rhabdocupes* все три пары бугров слиты, у более древних видов *Conexicoxa* и *Notocupes* P1 и P2 слиты в единый X-образный бугор, а P3 отсутствует, тогда как у более молодых видов (*C. brachicephala*, *N. caudatus*, *N. excellens*) крупный P2 явно обособлен от мелкого P1, а P3 также отсутствует. Признак ранее практически не рассматривался на ископаемом материале, в будущем его использование представляется перспективным.



**Рис. 3.** Вариабельность размера и плотности бугорков у разных исследованных родов Agrostemata. Обозначения: В – *Brachylatus*; С – *Conexisoxa*; N – *Notoscyres*; Rh – *Rhododiscyres*; Z – *Zygadenia*. Плюсом обозначены виды, у которых жилки 2 и 3 сливаются перед впадением в вершину надкрылья, вопросительный знак обозначает неточное определение слияния перед впадением в вершину жилки 2 и 3. 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.



**Рис. 4.** Варианты жилкования надкрылий исследованной группы жуков. *а-б* – *Z. alexrasnitsyni*: *а* – фото, *б* – рисунок; *в-г* – *N. elegans*: *в* – фото, *г* – рисунок. Римскими цифрами подписаны поля, арабскими – жилки. Длина масштабной линейки 1 мм.

Изучение пронотума продемонстрировало, с одной стороны, специфичность его строения по сравнению с современными Cupedidae, с другой стороны, его довольно большую вариативность. Он может быть округлым, трапециевидным или почти прямоугольным, иметь оттянутые вперед углы или нет. Такое разнообразие формы пронотума легло в основу разделения исследованной группы жуков на четыре рода.

Поскольку в ископаемой летописи жуки редко сохраняются целиком, а чаще представлены фрагментарным материалом, в частности, изолированными надкрыльями, морфологии экземпляров с полной сохранностью было уделено особое внимание. Были исследованы формы основания и вершины надкрылья, плеча, эпиплеврального края, рельеф эпиплеврального края, его ширина относительно ширины надкрылья, характер его сужения к вершине надкрылья, размер и форма ячеек на надкрылье, их количество, форма жилок и схема жилкования. Всего для надкрылья было выделено 23 признака, по которым возможно проводить сравнение между видами исследованной группы.

На типовых сериях с большим количеством экземпляров была изучена внутривидовая изменчивость надкрылий. Это позволило проверить некоторые диагностические признаки видов. Например, было показано, что количество ячеек в ряду на надкрылье не может быть задано в диагнозе вида конкретным числом и имеет довольно большой диапазон в зависимости от размера надкрылья.

Поскольку имеющиеся диагнозы из оригинальных описаний по-разному характеризуют жилкование надкрылья, этому вопросу было также уделено особое внимание. Среди жуков из коллекций ПИН удалось выявить два варианта жилкования надкрылий, причем признак можно расценивать как диагностический на родовом уровне (рис. 4).

Кроме жилкования некоторые другие признаки надкрылий тоже зарекомендовали себя как диагностические. Это легло в основу разделения исследованной группы жуков на четыре рода: для *Rhabdocupes* характерны узкие надкрылья с прямым эпиплевральным краем и параллельными друг другу рядами ячеек, тогда как у *Conexicoxa* и *Notocupes* надкрылья более широкие, эпиплевральный край изогнут, жилки надкрылья могут изгибаться и возможно слияние жилок 2 и 3; для *Brachilatus* характерны широкие надкрылья с сильно выступающим плечом, за счет чего передняя половина эпиплеврального края практически не изгибается.

Проверен на применимость признаков количества черных бугорков (макул) вокруг ячеек на надкрыльях. Показана вариабельность этого признака внутри одного надкрылья и между двумя надкрыльями одного жука, а также между разными экземплярами одной типовой серии.

Показаны отличия во взаимном расположении стернитов брюшка внутри исследованной группы жуков. Тем самым показано, что этот признак, использовавшийся для разделения современных семейств Archostemata, не подходит на роль диагностического. Томография современных Cupedidae показала, что вдавления вдоль переднего края стернитов и треугольные латеральные вдавления могут быть местом крепления соответствующих мышц, чье присутствие в брюшке может увеличивать его подвижность или играть роль в процессе складывания крыльев и их убирания под надкрылья. Кроме того, показано, что, во-первых, треугольные вдавления могут оказаться продвинутым признаком, который отсутствует у жуков наиболее древних родов, во-вторых, что анатомия *Rhabdocupes* отличается от остальных исследованных родов, так как при черепицеобразном налегании стернитов они не имеют треугольных латеральных вдавлений, характерных для других видов исследованной группы жуков и, в-третьих, что брюшко *Rhabdocupes* было менее подвижным.

В главе продемонстрирована большая вариабельность в строении исследованных жуков. Все признаки проиллюстрированы соответствующими фототаблицами. Виды отличаются даже по таким важным диагностическим признакам, как рельеф головы, форма пронотума и надкрылий, а также рельеф стернитов брюшка. В настоящее время некоторые из этих признаков используются для разделения современных семейств Archostemata, но, как оказалось, они показывают несколько вариантов строения внутри исследуемой группы. Проведенная работа по изучению морфологии *Notocupes* позволила провести реклассификацию этого таксона, что стало основой систематической части данной работы.

#### 4.2. Список признаков *Notocupes*

Предлагается фрагмент матрицы признаков, которая в полном объеме включает характеристики 102 признаков для всех 80 исследованных видов.

Представлен список из 66 признаков с вариантами проявления внутри исследованной группы, которые подходят для сравнения на видовом и родовом уровнях. Список представляет собой структурированное обобщение обширных результатов по морфологии группы, представленных выше.



**Таблица 2.** Морфологическая характеристика родов, полученных в результате ревизии *Notocupes*.

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 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	выраженность выступающих вперед передних углов пронотума
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

#### 4.3. Филогенетические отношения обсуждаемых родов *Cupedidae*

Изучение морфологии *Notocupes* позволило перераспределить относимые к этой группе виды на четыре рода: 28 видов остались в составе *Notocupes*; девять видов были выделены в описанный в ходе работы род *Brachilatus* Strelnikova et Yan, 2023; 18 видов вошли в состав восстановленного в ходе работы рода *Conexicoxa* Lin, 1986, который был изначально описан по единствен-

ному виду, ставшему впоследствии синонимом *Notocupes*; 12 видов перенесены в близкий род *Rhabdocupes* Ponomarenko, 1966. 13 видов, описанных по изолированным надкрыльям, вошли в состав формального таксона *Zygadenia*. Один вид, *Notocupes patulus*, был перенесен в род *Odontomma* как *O. patula*. Такое перераспределение видов позволило точнее определить диагноз *Notocupes* и более четко разделить его с *Rhabdocupes*, виды которого плохо отличались от основного, исследованного в этой работе. В результате получилась система близких родов, филогенетические отношения которых обсуждаются в данной главе.

#### 4.4. Семейственная принадлежность исследованных жуков

С момента описания семейства Cupedidae (Laporte, 1836) был накоплен большой объем знаний по морфологии и молекулярной биологии этих жуков, доказывающий необходимость разделения семейств Ommatidae и Cupedidae (Lawrence, 1999; Beutel et al., 2008; McKenna et al., 2015). В главе рассматриваются признаки, разделяющие эти две группы и отделяющие Cupedidae от других Archostemata. Однако диагностические признаки были выделены на основе морфологии современных жуков, хотя в наши дни эта группа реликтовая, а наибольший расцвет она испытывала в мезозойскую эру. Эти признаки редко можно наблюдать на ископаемом материале, что затрудняет их определение до семейства, либо признаки проявляются в иных комбинациях, нежели на современных жуках. Вышеперечисленное указывает на необходимость пересмотра диагностических признаков двух обсуждаемых семейств с использованием в первую очередь ископаемого материала. В главе на примере собранного в ходе исследования материала по морфологии исследованных жуков показана невозможность использования имеющихся диагностических признаков Cupedidae и Ommatidae, что заставляет принять рассматриваемую группу родов в составе подсемейства Ommatinae семейства 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 настоящего исследования. В ходе работы было проведено морфологическое сравнение разных родов Cupedidae. Экземпляры, хранящиеся в ПИН РАН, были исследованы непосредственно на отпечатках, остальные – по литературным источникам: обзору Кирейчука (Kirejtshuk, 2020) и оригинальным описаниям.

Среди других родов Cupedidae обнаруживаются жуки с надкрыльями схожего с *Notocupes* строения. Это роды *Rhopalomma* Ashman et al., 2015, *Rhabdocupes* Ponomarenko, 1966 и *Latocupes* Ren et Tan, 2006. Следовательно, определить по надкрылью *Notocupes* невозможно и *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 в один из других близких родов, указанных здесь или выделенных из *Notocupes*) только при на-

хождении в этом же местонахождении жука с такими же надкрыльями и диагностическими признаками этой группы, то есть с телами.

#### 4.6. Геологическое и географическое распространение

В главе описывается встречаемость видов исследованной группы жуков для всех периодов мезозойской эры. Для каждого периода составлена карта с отмеченными местами находок исследованных жуков и перечислением видов соответствующего возраста, сгруппированных по странам их описания.

*Brachilatus* описан из юры Казахстана, Китая и Германии, а также мела Казахстана, Монголии, Южной Кореи и Испании. Виды *Conexicoxa* известны из юры Киргизии, Монголии и Китая, мела Испании, России (Хабаровский край) и Китая. Один вид этого рода описан из бирманского янтаря Мьянмы. *Notocupes* описан из триаса Германии и Китая, юры Казахстана, Китая, Польши, Германии и России (Забайкалье), а также из меловых отложений России (Бурятия, Забайкалье), Монголии, Китая, Испании и бирманского янтаря Мьянмы. *Rhabdocupes* известен из триаса Казахстана и Киргизии, юры Киргизии, мела России (Бурятия) и Китая. Виды, вошедшие в состав формального таксона *Zygadenia*, описаны из триаса Швейцарии, юры Монголии и Австралии, а также меловых отложений России (Забайкалье), Южной Кореи, Китая и Аргентины.

### 5. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В результате проведенной ревизии род *Notocupes* был разделен на роды *Notocupes*, *Rhabdocupes*, *Conexicoxa* и *Brachilatus*; изолированные надкрылья выделены в формальный таксон *Zygadenia*. В главе для каждого из пяти таксонов представлены синонимика, диагноз, видовой состав, ключ для определения видов.

Далее представлены переописания видов из коллекций ПИН, вошедших в состав соответствующего рода, которые были переизучены в ходе настоящего исследования. Для каждого из них даны синонимика, диагноз, развернутое обновленное описание, включающее все сохранившиеся на экземплярах признаки из сформулированного для работы с группой списка, фотографии типовой серии, выполненные на современном бинокляре, полные прорисовки с дорсальной и вентральной сторон и схемы надкрылий, отражающие их форму, жилкование, а также форму и количество ячеек в полях. Размеры описаны для всех возможных экземпляров вида. После переописания каждого вида приведено его сравнение со всеми остальными видами рода, замечания и перечень экземпляров, которые относятся к данному виду.

### 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 ведет к неминуемым ошибкам и путанице, так как внутри семейства описано еще как минимум три рода с надкрыльями подобного строения (*Rhopalomma*, *Rhabdocupes* и *Laticupes*). 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 бывшим младшим синонимом *Notocupes* и теперь восстановленный в статусе самостоятельного рода, девять 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. Описаны 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 ячей и количество ячей 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 выявлены 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 5.5–9 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](https://www.zin.ru/ANIMALIA/COLEOPTERA/RUS/ommat_sf.htm)).

## ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи:

**Стрельникова О.Д.** Новые купедида (Insecta: Coleoptera, Cupedidae) из нижнего мела Бурятии // Палеонтологический журнал. 2019. № 3. С. 76–83. DOI: 10.1134/S0031031X19030164

**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

**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. <https://doi.org/10.31857/S0031031X22030175>

**Ponomarenko A.G., Yan Y.V., Strelnikova O.D., 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. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3954477>

**Prokin A.A., Strelnikova O.D.** The first remarkable fossil Hydrochidae (Coleoptera) from the Lower Cretaceous (Hauterivian) of the Buryatia Republic, Russia // Cretaceous Research. 2021. Vol. 123. 104795. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104795>

**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.4.5.15>

*Yan E.V., Strelnikova O.D., Ponomarenko A.G.* Jurodidae (Coleoptera: Archostemata) from Transbaikalia: new findings and redescription of type material // *Palaeoentomology*. 2021. Vol. 004 (6). P. 604–613. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.4.6.9>

**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>

**Strelnikova O.D., Yan E.V.** On splitting of the genus *Notocupes* (Coleoptera: Archostemata): new data on morphology and taxonomy // *Far Eastern Entomologist*. Number 2023b. Vol. 488. P. 1–28. <https://doi.org/10.25221/fee.488.1>

### Главы в монографии:

*Yan E.V., Legalov A.A., Prokin A.A., Strelnikova O.D., Solodovnikov A.Yu., Ponomarenko A.G.* Coleoptera. Beetles / in D.S. Kopylov et al. The Khasurty fossil insect lagerstätte // *Paleontological Journal*. 2020. Supplement. P. 1287–1307.

### Тезисы докладов:

*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.

**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.

**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.

**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.

*Yan E., Felker A., Strelnikova O.* New findings of amphibious beetles (Coleoptera: Adepaga) from the Permian–Triassic border of Eastern Siberia, Russia // The 9th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber. Abstract Book / Eds J. Szewo, Ch. Cai, Q. Xuan. China, Xi'an. April 18–25, 2024. P. 107.

Подписано в печать 10 сентября 2024 г. Формат 60x84/16.  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН  
Москва, Профсоюзная, 123