

Система рода *Odontotrypes* Fairmaire, 1887 (Coleoptera: Geotrupidae) в связи с особенностями распространения видов

On the taxonomic structure of the genus *Odontotrypes* Fairmaire, 1887 (Coleoptera: Geotrupidae) according to geographical distribution of species

Г.В. Николаев
G.V. Nikolajev

Национальный университет им. аль-Фараби, пр. аль-Фараби, 71, Алма-Ата 050038 Казахстан

Al-Farabi Kazakh National University (Dept. of Biology), al-Farabi Prospekt, 71, Almaty 050038 Kazakhstan. E-mail: nikolajev@yahoo.com

Ключевые слова: Coleoptera, Geotrupidae, *Odontotrypes*, ареал, Китай, новый подрод, новый вид, новый статус, восстановленный вид, оправданная поправка.

Key words: Coleoptera, Geotrupidae, *Odontotrypes*, distribution, China, new subgenus, new species, new status, justified emendation.

Резюме. Рассматриваются особенности распространения видов рода *Odontotrypes* Fairmaire, 1887. Для видов групп *O. semenowi* (Reitter, 1887) и *O. biconiferus* (Fairmaire, 1887) устанавливается новый подрод *Thorectomimus* **subgen. n.** (типовой вид – *Geotrupes semenowi* Reitter, 1887). Описывается новый вид *O. shokhini* **sp. n.** Восстанавливается название *O. cicatricosus* (Nikolajev, 1977), **nom. resurr.** Вид *O.* (s. str.) *zhongdianensis* Král, Malý et Schneider, 2001 рассматривается в составе двух подвигов: *O.* (s. str.) *zhongdianensiszhongdianensis* Král, Malý et Schneider, 2001, **stat. n.** и *O.* (s. str.) *zhongdianensis cavazzutii* Král, Malý et Schneider, 2001, **stat. n.** Для *Geotrupes hayeki* Mikšič, 1961 предлагается оправданная поправка названия – *O. hayekae* (Mikšič, 1961), **nomen correctum.**

Abstract. The distribution of the genus *Odontotrypes* Fairmaire, 1887 is examined. *Thorectomimus* **subgen. n.** is established for the *O. semenowi* (Reitter, 1887) and *O. biconiferus* (Fairmaire, 1887) species aggregates (the type species is *Geotrupes semenowi* Reitter, 1887). *O. shokhini* **sp. n.** is described from Yunnan. The name *O. cicatricosus* (Nikolajev, 1977), **nom. resurr.** is restored. The species *O.* (s. str.) *zhongdianensis* Král, Malý et Schneider, 2001 is including two subspecies: *O.* (s. str.) *zhongdianensis zhongdianensis* Král, Malý et Schneider, 2001, **stat. n.** and *O.* (s. str.) *zhongdianensis cavazzutii* Král, Malý et Schneider, 2001, **stat. n.** The name *O. hayekae* (Mikšič, 1961), **nom. correctum** is justified emendation for *Geotrupes hayeki* Mikšič, 1961.

Род *Odontotrypes* Fairmaire, 1887 крупнейший таксон этого ранга в номинативном подсемействе Geotrupidae. Он включает более 60 номинальных видов [Král et al., 2001; Červenka, 2005; Николаев, 2005; Löbl et al., 2006; Howden, 2006; Николаев, 2006; Shokhin, 2008; Николаев, 2009]. Род субэндемичен для Палеарктики (рис. 1); большинство его видов обитает на юго-западе Китая, несколько – населяют Гималаи и только 2 выходят за пределы Палеарктики. Это описанные с крайнего северо-востока Мьянмы (Бирмы) *O. maedai* Howden, 2006 и *O. arnaudi* Howden, 2006 (рис. 1 E).

Высокая численность видов объясняется широким распространением среди *Odontotrypes* форм, утративших способность к полету – короткокрылых, а зачастую практически бескрылых. Число утративших способность к полету “бескрылых” и короткокрылых видов составляет примерно три четверти от общей численности рода. Ареалы отдельных нелетающих видов могут иметь значительную протяженность (рис. 1: C 4), но, как правило, ограничиваются незначительными участками. Примерно у десятка видов (около четвертой части от общей численности рода) способность к полету сохраняется полностью. Естественно, “среднестатистический” ареал летающего вида занимает большую площадь, чем “усредненный” ареал бескрылого вида (рис. 1 D: 7–13).

В настоящее время виды объединены в 3 комплекса. Один из комплексов назван по имени типового вида рода, а каждому из других дано название по имени “старейшего” из видов, входящих в комплекс [Král et al., 2001], но номенклатурно статус комплексов не оформлен. Я считаю, что характер взаимоотношений ареалов отдельных видов и комплексов близкородственных форм позволяет поставить вопрос о таксономическом расчленении *Odontotrypes* на таксоны надвидового ранга. Именно с этой целью в данной статье предпринята попытка проанализировать ареалы отдельных видов и рода в целом. Такая попытка стала возможной в связи со все большим использованием для определения координат сбора систем глобальной навигации. К сожалению, сейчас еще невозможно провести не только “полное” картирование ареала *Odontotrypes*, но затруднительно даже нанести на карту ареалы большинства видов. Относительно небольшое число видов, ареалы которых определены с достаточной точностью, объясняется, прежде всего, “слабой” исследованностью территории, а также “приблизительными” данными этикеток прошлого и позапрошлого веков и фрагментарностью данных о “свежеописанных” видах, большинство которых известно по сборам из одной-двух точек. Поэтому непонятно, являются ли ареалы многих

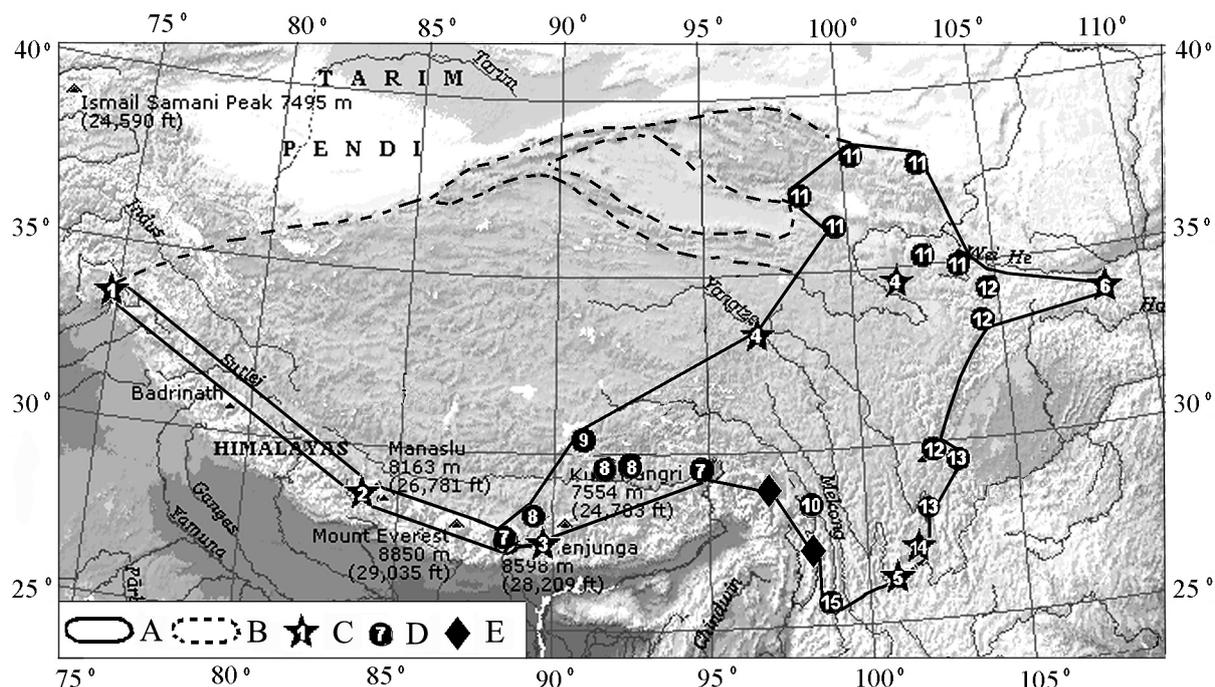


Рис. 1. Ареал рода *Odontotrypes* Fairmaire.

A – известная часть ареала; B – предполагаемая часть ареала; C–E – места сбора ряда видов в окраинной части ареала: C – виды с редуцированными крыльями; D – виды, способные к полету; E – виды внепалеарктической фауны. Цифры в значках “C” и “D” – номера видов по списку: 1 – *O. semiscribrosus* (Fairmaire); 2 – *O. karnali* Král, Malý et Schneider; 3 – *O. gogona* Král, Malý et Schneider; 4 – *O. tibetanus* (Nikolajev); 5 – *O. cicatricosus* (Nikolajev), **nom. resurr.**; 6 – *O. uenoi* (Masumoto) и *O. qinling* Král, Malý et Schneider (виды симпатричны); 7 – *O. balthasari* (Mikšič); 8 – *O. hayekae* (Mikšič), **nom. correctum**; 9 – *O. bimaculatus* Červenka; 10 – *O. howdeni* Král, Malý et Schneider; 11 – *O. roborowskii* (Reitter); 12 – *O. taurus* (Boucomont); 13 – *O. emei* Král, Malý et Schneider; 14 – *O. meigu* Shokhin; 15 – *O. kabakovi* Nikolajev.

Fig. 1. Distribution of the genus *Odontotrypes* Fairmaire.

A – known border of the distribution; B – probable border of the distribution; C–E – localities of the some species in the remote area: C – species with the reduced wings; D – species capable to the flight; E – out of Palaearctic's fauna species. Figures in the badges “C” and “D” are numbers of the species under the list: 1 – *O. semiscribrosus* (Fairmaire); 2 – *O. karnali* Král, Malý et Schneider; 3 – *O. gogona* Král, Malý et Schneider; 4 – *O. tibetanus* (Nikolajev); 5 – *O. cicatricosus* (Nikolajev), **nom. resurr.**; 6 – *O. uenoi* (Masumoto) and *O. qinling* Král, Malý et Schneider (sympatric species); 7 – *O. balthasari* (Mikšič); 8 – *O. hayekae* (Mikšič), **nom. correctum**; 9 – *O. bimaculatus* Červenka; 10 – *O. howdeni* Král, Malý et Schneider; 11 – *O. roborowskii* (Reitter); 12 – *O. taurus* (Boucomont); 13 – *O. emei* Král, Malý et Schneider; 14 – *O. meigu* Shokhin; 15 – *O. kabakovi* Nikolajev.

видов в действительности “точечными” или мы имеем сведения лишь о фрагменте ареала. Следует ожидать, что новые сборы помогут как уточнить ареалы уже известных видов, так и выявить ряд новых форм.

Однако при попытке картирования ареала рода удалось выявить ряд интересных особенностей. Прежде всего, обращает на себя внимание преобладание вдоль внешних границ родового ареала способных к полету видов. Все “полнокрылые” виды являются представителями одного комплекса – группы *O. impressiusculus*. Их ареалы как бы “обрамляют” родовой ареал. Они окружают Тибетское нагорье и Сино-Тибетских гор со всех сторон, кроме севера. В связи с такой особенностью современного распространения видов возникает вопрос, сохранились ли в настоящее время представители *Odontotrypes* в горных системах, окаймляющих Тибетское нагорье с севера (рис. 1 B), прежде всего, в северной цепи Восточного Куньлуна (горы Алтынтаг) и в западной части Наньшаня. Я предполагаю, что здесь можно ожидать как находки еще неизвестных видов рода, так и заметного “расширения” ареала *O. roborowskii* (Reitter, 1887) в северо-западном направлении за счет находок вида в еще неизвестных локалитетах (рис. 1: B; D 11).

Центральную часть родового ареала,

расположенную в Сино-Тибетских горах, занимают почти исключительно короткокрылые и “бескрылые” виды, относящиеся ко всем комплексам. Такое “распределение” видов позволяет реконструировать историю формирования таксона в ранние стадии альпийского орогенеза. Вероятно, первоначально род состоял из относительно небольшого числа как полнокрылых видов, так и видов с различной степенью редукции крыльев. По мере поднятия Гималаев, Тибетского нагорья и Сино-Тибетских гор в состоянии, близком “исходному”, виды сохранились лишь в окраинных частях “растущих” горных систем. На большей части Тибетского нагорья виды, скорее всего, вымерли, не находя в высокогорьях благоприятных условий существования. Относительно небольшое число видов, первоначально населявших менее “выросшие” Сино-Тибетских гор, потеряло способность к полету благодаря развитию в благоприятных почвенно-климатических условиях, сложившихся в лесном поясе среднегорий [Николаев, 1984]. По мере поднятия горных систем изначальные сплошные ареалы короткокрылых видов, обитающих ныне в горах Юго-Западного Китая, все более фрагментировались на отдельные изолированные участки, ограниченные лишь вершинами гор.

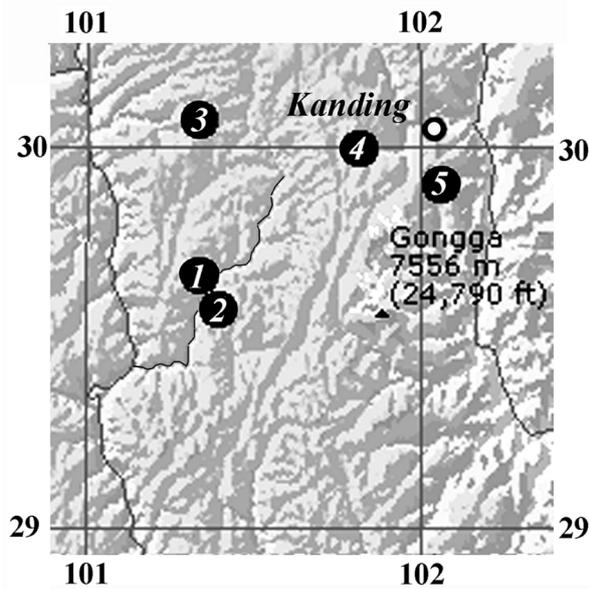


Рис. 2. Места находок видов рода *Odontotrypes* Fairmaire в Сычуани.

1 – *O. rufipes* (Boucomon) + *O. lama* Král, Malý et Schneider [29°40' N / 101°20' E]; 2 – *O. sabde* Král, Malý et Schneider + *O. meymintang* Král, Malý et Schneider [29°35' N / 101°23' E]; 3 – *O. purpureiaeneus* (Nikolajev) [30°05' N / 101°20' E]; 4 – *O. radius* (Fairmaire) [30°0' N / 101°49' E]; 5 – *O. pauma* Král, Malý et Schneider [29°55' N / 102°02' E].

Fig. 2. Some localities of the *Odontotrypes* Fairmaire species in Sichuan.

1 – *O. rufipes* (Boucomon) + *O. lama* Král, Malý et Schneider [29°40' N / 101°20' E]; 2 – *O. sabde* Král, Malý et Schneider + *O. meymintang* Král, Malý et Schneider [29°35' N / 101°23' E]; 3 – *O. purpureiaeneus* (Nikolajev) [30°05' N / 101°20' E]; 4 – *O. radius* (Fairmaire) [30°0' N / 101°49' E]; 5 – *O. pauma* Král, Malý et Schneider [29°55' N / 102°02' E].

Заслуживает внимания характер ареалов полнокрылых видов. Легко заметить, что все эти формы (представляющие один комплекс видов) строго аллопатричны (рис. 1 D). Из трех видов, найденных в северо-западной части родового ареала (рис. 1 D: 7–9), только одна форма известна из единственной точки. Это *O. bimaculatus* Červenka, 2005; два других вида – *O. balthasari* (Mikšič, 1958) и *O. hayekae* (Mikšič, 1961), **nom. correctum** – известны каждый из нескольких локалитетов [Král et al., 2001; Červenka, 2005]. Это позволяет составить представление об ареалах трех упомянутых видов как о “лентах”, протянувшихся в широтном направлении вдоль господствующих хребтов горных систем. Из 4 известных полнокрылых видов, обитающих в юго-западной части ареала, три вида (*O. maedai*, *O. arnaudi* и *O. kabakovi* Nikolajev, 2006) более близки между собой, чем каждый из них к *O. howdeni* Král, Malý et Schneider, 2001. К сожалению, три первых вида известны по единственной находке каждый (рис. 1: D 14; E) и только *O. howdeni* описан по серии экземпляров из гор Китая, расположенных в междуречье Иравади (Irrawaddy) и Салуина (Salween) (рис. 1: D 10). Поскольку сведения о большинстве видов с крайнего юго-запада области распространения рода фрагментарны, об особенностях ареалов этих видов можно судить лишь по аналогии с уже рассмотренными. Поскольку горные хребты Сино-Тибетских гор “вытянуты” субмеридионально, то ареалы видов

в этих горах будут также выглядеть “лентами”, но протянувшимися в долготном направлении. На западе провинции Юннань хребты поднимаются до высоты 3000–4000 и глубоко расчленяются реками Салуин, Меконг, Хонгха и Янцзы, которые местами протекают в ущельях глубиной до 1–2 км. Исходя из особенностей ареалов видов на западе области распространения рода, можно сделать вывод, что “привязанность” ареалов даже хорошо летающих видов к направлению горных хребтов должна была привести к тому, что ареалы не способных к полету видов с редуцированными крыльями в еще большей степени должны “придерживаться” направления основных горных хребтов. И уже на этих хребтах могла происходить фрагментация ареала “вида-основателя”, первоначально населявшего хребет, на все более уменьшающиеся участки по мере “роста” гор. Таким образом, близкородственные популяции короткокрылых видов стали обитать либо на разделенных глубокими ущельями или реками отрогах “главных” хребтов, либо на частях хребта, “отделенных” друг от друга наиболее высокими пиками, которые непригодны для жизни видов рода (рис. 2). Из-за невозможности преодолеть эти преграды по причине слабой способности короткокрылых жуков расселению, многие выявленные к настоящему времени популяции таких “островных” изолятов “накопили” хорошо заметные морфологические различия и описаны в ранге видов. Косвенным доказательством генетической изоляции могут служить различия в строении половых аппаратов у выборок из различных популяций, которые приводят к физической невозможности скрещивания. Но как “самое надежное свидетельство” достижения популяциями статуса вида может служить лишь симпатрия их представителей. Как уже говорилось, все “полнокрылые” (способные к полету) виды отнесены к одному (самому многочисленному) из таких комплексов – группе *O. impressiusculus*. Отсутствие симпатрии среди крылатых видов этого комплекса может объясняться только “молодостью” видов: популяции уже достигли видового статуса, но их экологические требования еще настолько схожи, что они не могут существовать совместно. Вообще же случаи симпатрии видов известны среди *Odontotrypes*, и, на мой взгляд, их следует разделить на два случая: симпатрию видов, относящихся к различным комплексам видов, и симпатрию “внутри” одного комплекса. Обитание в одной местности представителей двух групп видов встречается достаточно часто, тогда как случаи симпатрии “внутри” одного комплекса зафиксированы только для представителей двух комплексов, но совершенно неизвестны среди видов комплекса *O. biconiferus*. Мне кажется, что случаи совместного обитания видов “внутри” одной группы заслуживают подробного анализа. Один из примеров симпатрии видов комплекса *O. impressiusculus* с редуцированными крыльями показан на карте родового ареала (рис. 1: C 6). В нескольких точках на крайнем востоке известного ныне ареала рода были одновременно собраны экземпляры *O. uenoi* (Masumoto, 1995) и *O. qinling* Král, Malý et Schneider, 2001 [Král et al., 2001: 39, 55]. Другие заслуживающие внимания примеры такого рода – это сбор близ Кандина (Kanding) в точке с координатами 29°40'N / 101°20'E видов *O. rufipes* (Boucomon, 1905)

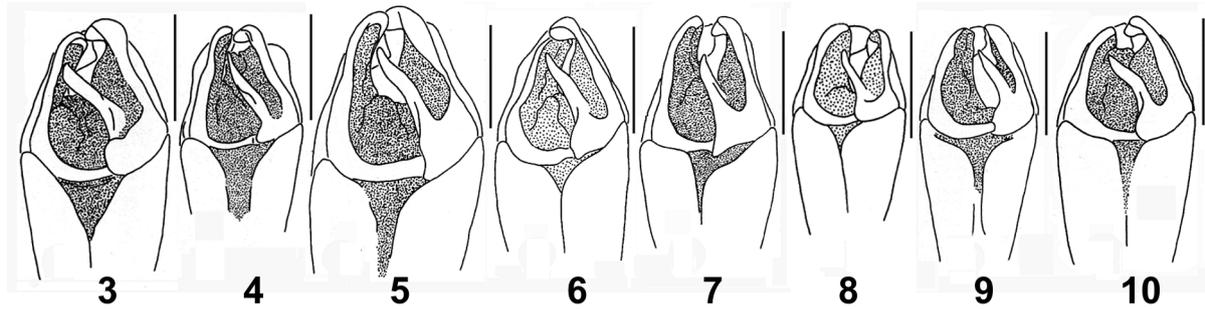


Рис. 3–10. *Odontotrypes* Fairmaire, гениталии самцов.

3 – *O. qinling* Král, Malý et Schneider, 2001; 4 – *O. uenoi* (Masumoto, 1995); 5 – *O. rufipes* (Boucomon); 6 – *O. lama* Král, Malý et Schneider; 7 – *O. sabde* Král, Malý et Schneider; 8 – *O. meyomintang* Král, Malý et Schneider; 9 – *O. purpureiaeneus* (Nikolajev); 10 – *O. radiosus* (Fairmaire) [по: Král et al., 2001 (Прямая линия – 1 мм)].

Fig. 3–10. *Odontotrypes* Fairmaire, male genitalia.

3 – *O. qinling* Král, Malý et Schneider, 2001; 4 – *O. uenoi* (Masumoto, 1995); 5 – *O. rufipes* (Boucomon); 6 – *O. lama* Král, Malý et Schneider; 7 – *O. sabde* Král, Malý et Schneider; 8 – *O. meyomintang* Král, Malý et Schneider; 9 – *O. purpureiaeneus* (Nikolajev); 10 – *O. radiosus* (Fairmaire) [after: Král et al., 2001 (Scale: 1 mm)].

и *O. lama* Král, Malý et Schneider, 2001, а в точке с координатами 29°35'N / 101°23'E – *O. sabde* Král, Malý et Schneider, 2001 и *O. meyomintang* Král, Malý et Schneider [Král et al., 2001: 39, 44] (рис. 2: 1–2).

Во всех случаях совместное обитание видов (возможность собрать экземпляры разных видов “в одной куче навоза”) объясняется заметным различием строения (а зачастую и размеров) наружного аппарата самцов, что делает невозможным скрещивание (см. рис. 3 и 4; 5 и 6, а также 7 и 8). Следует обратить внимание на следующую особенность: если виды аллопатричны, то размеры их гениталий, как правило, различаются заметно меньше (рис. 6–7; 9–10). На рисунке 2 дана карта мест находок видов группы *O. impressiusculus*

в провинции Сычуань близ города Кандин (в радиусе примерно 100 км). Наружные половые аппараты самцов большинства из найденных здесь видов изображены на рис. 5–10. Особого внимания заслуживают точки “1” (ее координаты 29°40'N / 101°20'E) и “2” (29°35'N / 101°23'E) (см. рис. 2), расстояние между этими локалитетами не превышает 10 км, однако они находятся на противоположных берегах реки. Это, естественно, препятствует миграции особей и исключает скрещивание обитающих в этих точках видов. Именно поэтому гениталии территориально близких аллопатричных видов – *O. lama* и *O. sabde* – могут “позволить себе” быть столь похожими (рис. 6 и 7), тогда как у каждого из симпатричных им видов заметно

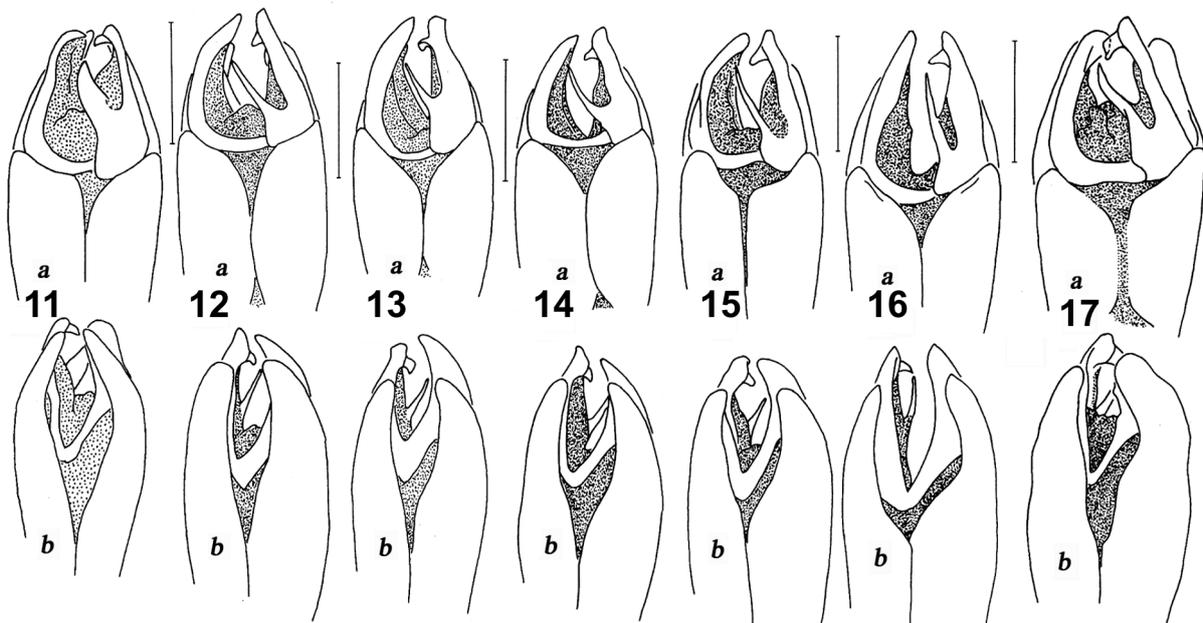


Рис. 11–17. Наружный половой аппарат самцов видов подрода *Thorectomimus* Nikolajev, **subgen. n.** рода *Odontotrypes* Fairmaire из провинции Юннань (а – вид сверху, б – вид снизу).

11 – *O. kucerai* Král, Malý et Schneider; 12 – *O. mursini* (Nikolajev); 13 – *O. farkasi* Král, Malý et Schneider; 14 – *O. xue* Král, Malý et Schneider; 15 – *O. slavek* Král, Malý et Schneider; 16 – *O. semirugosus* (Fairmaire); 17 – *O. cribripennis* (Fairmaire). Прямая линия – 1 мм [по: Král et al., 2001].

Fig. 11–17. *Thorectomimus* Nikolajev, **subgen. n.** of the genus *Odontotrypes* Fairmaire, male genitalia of the Yunnan's species (a – dorsally, b – ventrally).

11 – *O. kucerai* Král, Malý et Schneider; 12 – *O. mursini* (Nikolajev); 13 – *O. farkasi* Král, Malý et Schneider; 14 – *O. xue* Král, Malý et Schneider; 15 – *O. slavek* Král, Malý et Schneider; 16 – *O. semirugosus* (Fairmaire); 17 – *O. cribripennis* (Fairmaire). Scale: 1 mm. [after: Král, Malý et Schneider, 2001].

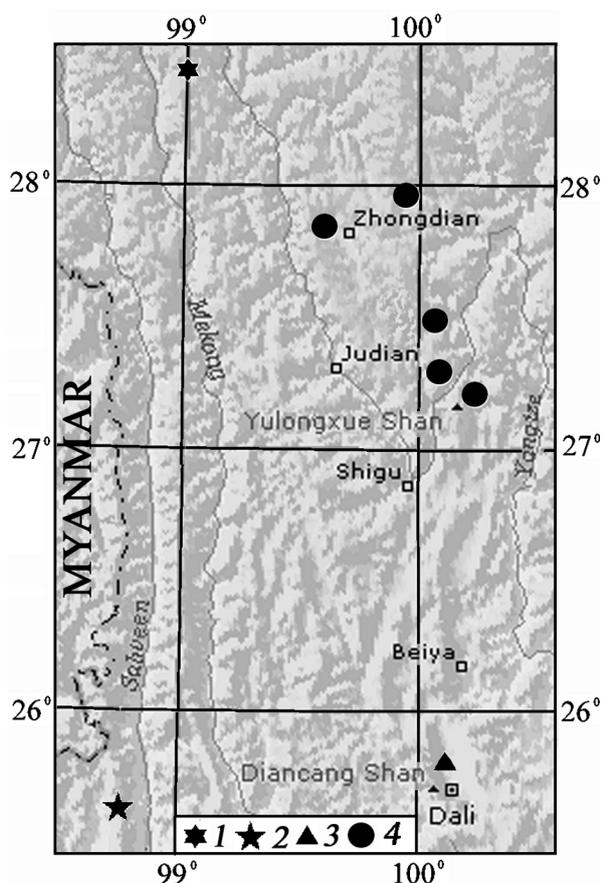


Рис. 18. Места сбора видов рода *Odontotrypes* Fairmaire в провинции Юннань.

1 – *O. (Thorectomimus) kucerai* Král, Malý et Schneider; 2 – *O. (s. str.) kabakovi* Nikolajev; 3 – *O. (s. str.) cicatricosus* (Nikolajev), **nom. resurr.**; 4 – районы, в которых виды двух подродов симпатричны.

Fig. 18. Localities of the *Odontotrypes* Fairmaire species in Yunnan: 1 – *O. (Thorectomimus) kucerai* Král, Malý et Schneider; 2 – *O. (s. str.) kabakovi* Nikolajev; 3 – *O. (s. str.) cicatricosus* (Nikolajev), **nom. resurr.**; 4 – localities with sympatry of subgenera.

различаются. Рассмотренные примеры симпатрии видов “внутри” одного комплекса иллюстрируют различные стадии аллопатрического видообразования среди *Odontotrypes*, которое продолжается и в настоящее время в связи с продолжающимся поднятием гор.

Популяции одного вида сначала разделяются препятствующими скрещиванию преградами, а впоследствии (при “исчезновении” или преодолении преграды) могут наблюдаться 2 случая. Либо происходит смешивание и “размывание” признаков различных фенон, если еще нет механизмов, препятствующих скрещиванию. Либо “приобретаются” дополнительные признаки, делающие скрещивание все более редким и позволяющие успешно существовать видам совместно. Несмотря на то, что не все аллопатрические популяции близкородственных видов достигли стадии генетической изоляции, я считаю, что не стоит пересматривать их статус без экспериментов по гибридизации выборок из географически близких популяций.

Прежде чем рассматривать совместное обитание видов, принадлежащих к разным комплексам, хотелось бы отметить, что “регулярная” симпатрия

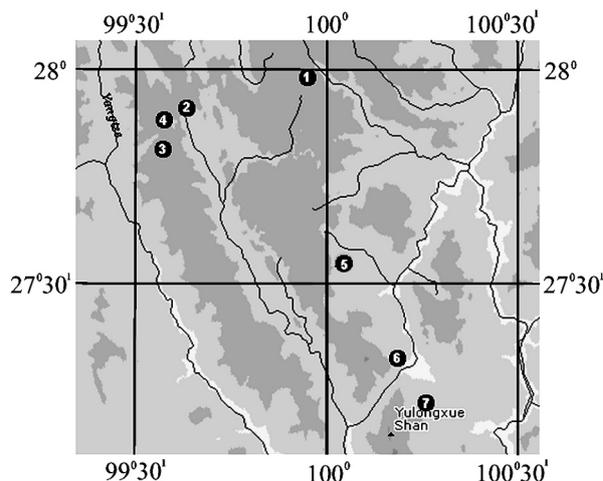


Рис. 19. Точки сбора, в которых найдено более одного вида рода *Odontotrypes* Fairmaire.

1 – оз. Бита, ≈25 км восточнее Жонгдиана (27°58' N / 99°57' E); 2 – ≈17 км северо-западнее Жонгдиана (27°53–56' N / 99°33–37' E); 3 – ≈15 км западнее Жонгдиана (27°49' N / 99°34' E); 4 – ≈15 км западнее-северо-западнее Жонгдиана (27°55' N / 99°34' E); 5 – перевал Байлакоу в горах Хабашань (≈27°33' N / 100°05' E); 6 – горы Хабашань (27°20' N / 100°11' E); 7 – горы Юлонгшань (27°10' N / 100°13' E).

Fig. 19. Localities with more than one species of the *Odontotrypes* Fairmaire.

1 – Bita lake, ≈25 km east of Zhongdian (27°58' N / 99°57' E); 2 – ≈17 km NW of Zhongdian (27°53–56' N / 99°33–37' E); 3 – ≈15 km west of Zhongdian (27°49' N / 99°34' E); 4 – ≈15 km WNW of Zhongdian (27°55' N / 99°34' E); 5 – pass Bailakou in mountains Habashan (≈27°33' N / 100°05' E); 6 – Habashan Mts. (27°20' N / 100°11' E); 7 – Yulongshan Mts. (27°10' N / 100°13' E).

видов группы *O. impressiusculus* с представителями других комплексов заставляет поставить вопрос о номенклатурном “оформлении” статуса групп видов *Odontotrypes*. Безусловно, только наличие нескольких случаев совместного обитания не может служить основанием для “распределения” таких видов между разными таксонами надвидового ранга. “Классическая” модель аллопатрического видообразования, которая легко прослеживается при анализе ареала *Odontotrypes*, постулирует возможность симпатрии после достижения видами генетической изоляции. (Именно такая симпатрия и наблюдается “внутри” двух комплексов видов.) Случаи “межкомплексной” симпатрии, которые будут подробно рассмотрены ниже, показывают, что процесс такого совместного обитания видов носит регулярный характер, а обитающие совместно “пары” видов, как правило, проявляют тенденцию к изменчивости в границах одних районов. Мне кажется, что все сказанное выше об ареалах свидетельствует о достаточно “древнем” времени разделения *Odontotrypes* на две ветви. Одну образует группа *O. impressiusculus*, виды которой позже начали терять способность к полету и благодаря этому смогли “освоить” большую территорию. Вторую – виды двух других комплексов, которые значительно раньше ступили на путь “отказа” от полета. Возможно, именно рано утраченная возможность к активному расселению при помощи полета и привела к значительному различию между видами группы.

Но не только характер ареалов позволяет судить о достаточно далеко зашедшей дивергенции видов



Рис. 20. *Odontotrypes (Thorectomimus) shokhini* Nikolajev, sp. n., голотип.

Fig. 20. *Odontotrypes (Thorectomimus) shokhini* Nikolajev, sp. n., holotype.

Odontotrypes. Комплексы *O. biconiferus* и *O. semenowi* характеризуются укороченным наличником и однотипным строением наружного полового аппарата самцов. Таким образом, эти филетические линии не только рано обособились, но и достигли стадии генетической изоляции, которая позволила каждой из ветвей стать родоначальником таксона надвидового ранга. Описание нового подрода *Odontotrypes* приводится ниже.

Подрод *Thorectomimus* Nikolajev, subgen. n.

Типовой вид – *Geotrupes semenowi* Reitter, 1887 из китайской провинции Цинхай.

Описание. Тело относительно небольшое, продолговато-овальное. Передняя губа с выемкой по переднему краю. Передний край наличника широко округлен. Крылья редуцированы (у большинства видов до небольших чешуек

длиной до 2 мм). Вершина левой парамеры наружного полового аппарата самца с острым, направленным внутрь зубчиком (рис. 11–17).

ЭТИМОЛОГИЯ. От средиземноморского рода *Thorectes* Mulsant, 1842 и *mimus* (греч.) – мим, мимический актер. Отражает сходство таксонов, основанное на конвергенции, возникшей при потере способности к полету.

Видовой состав. 18 видов из Гималаев и с запада Китая: *O. orichalceus* (Fairmaire, 1895); *O. bhutan* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. gogona* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. lassalei* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. biconiferus* (Fairmaire, 1887); *O. semenowi*, (Reitter, 1887); *O. nikodymi* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. tryzhnai* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. glaber* (Nikolajev, 1998); *O. kabaki* Nikolajev, 2006; *O. kucerai* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. mursini* (Nikolajev, 1998); *O. xue* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. farkasi* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. slavek* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. shokhini* Nikolajev, sp. n.; *O. semirugosus* (Fairmaire, 1887); *O. cribripennis* (Fairmaire, 1887). (Порядок упоминания видов в списке отражает мое мнение о степени их родства.)

Анализ особенностей распространения видов в провинции Юннань

В качестве примера симпатрии видов различных подродов нахожу возможным подробно проанализировать распространение представителей *Odontotrypes*, известных в настоящее время из Юннани. Номинативный подрод представлен большим числом таксонов. Это: *O. (s. str.) impressiusculus* (Fairmaire, 1887), *O. (s. str.) kabakovi* Nikolajev, 2006; *O. (s. str.) kryzhanovskii*

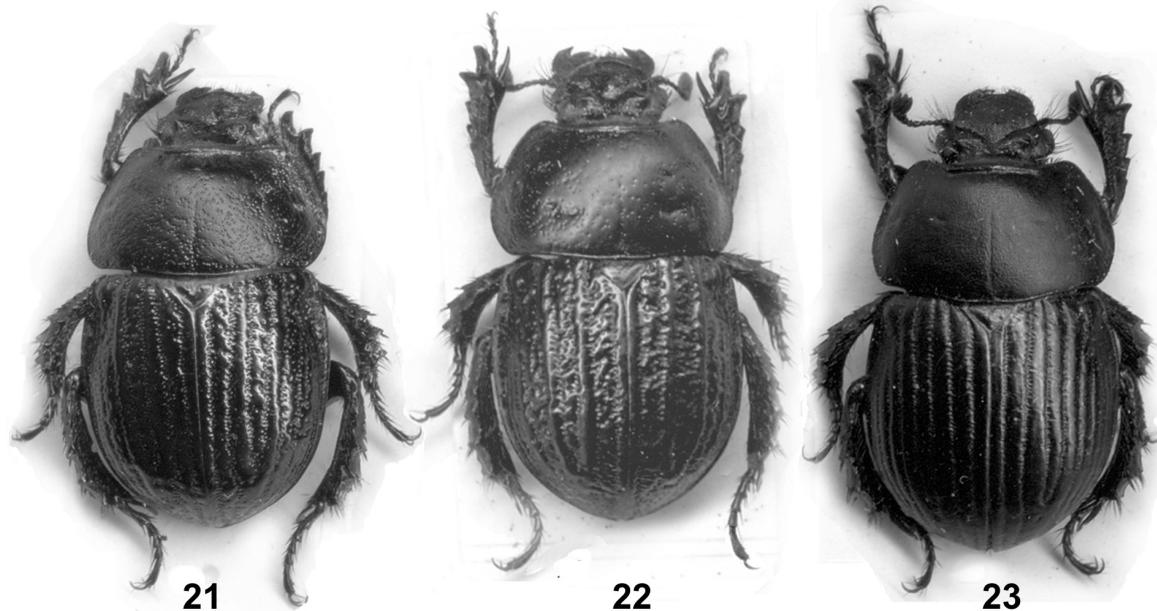


Рис. 21–23. Экземпляры подрода *Thorectomimus* subgen. n., собранные на различных высотах на перевале Байлакоу в горах Хабашань. 21 – *O. slavek* Král, Malý et Schneider, h = 3450 м; 22 – *O. slavek* Král, Malý et Schneider, h = 3900–4100 м; 23 – *O. shokhini* sp. n., паратип, h = 4300 м.
Fig. 21–23. Specimens of the *Thorectomimus* subgen. n., collected at various heights on pass Bailakou in Habashan mountains.
21 – *O. slavek* Král, Malý et Schneider, h = 3450 м; 22 – *O. slavek* Král, Malý et Schneider, h = 3900–4100 м; 23 – *O. shokhini* sp. n., paratype, h = 4300 м.

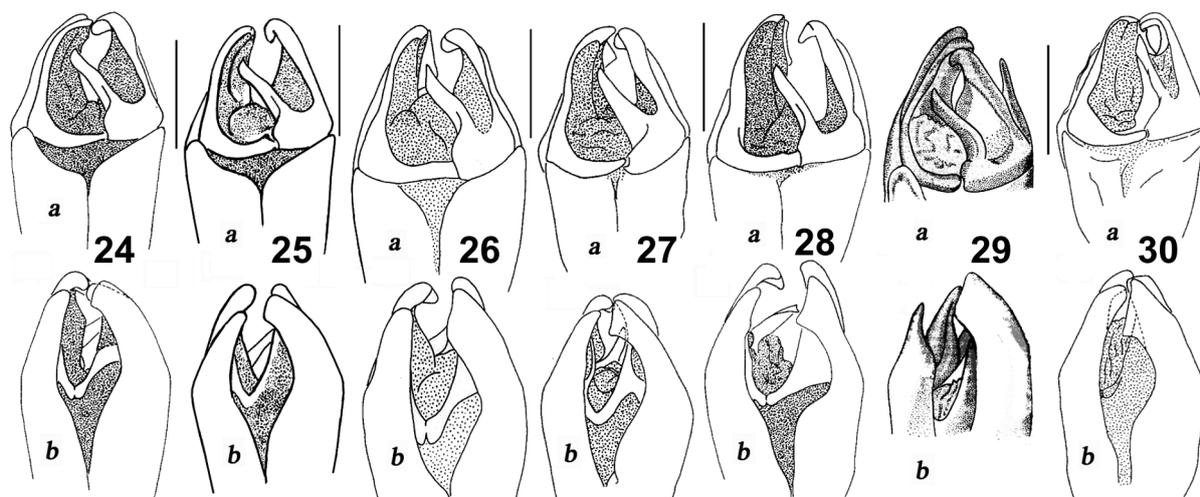


Рис. 24–30. Наружный половой аппарат самцов видов рода *Odontotrypes* sensu stricto Fairmaire (a – вид сверху, b – вид снизу).

24 – *O. zhongdianensis zhongdianensis* Král, Malý et Schneider, **stat. n.**; 25 – *O. zhongdianensis cavazzutii* Král, Malý et Schneider, **stat. n.**; 26 – *O. mirek* Král, Malý et Schneider; 27 – *O. haba* Král, Malý et Schneider; 28 – *O. yulong* Král, Malý et Schneider; 29 – *O. cicatricosus* (Nikolajev), **nom. resurr.**; 30 – *O. cariosus* (Fairmaire). Прямая линия – 1 мм [по: Николаев, 1977; Král et al., 2001 и оригинал].

Fig. 24–30. *Odontotrypes* sensu stricto Fairmaire, male genitalia (a – dorsal view, b – ventral view).

24 – *O. zhongdianensis zhongdianensis* Král, Malý et Schneider, **stat. n.**; 25 – *O. zhongdianensis cavazzutii* Král, Malý et Schneider, **stat. n.**; 26 – *O. mirek* Král, Malý et Schneider; 27 – *O. haba* Král, Malý et Schneider; 28 – *O. yulong* Král, Malý et Schneider; 29 – *O. cicatricosus* (Nikolajev), **nom. resurr.**; 30 – *O. cariosus* (Fairmaire). Scale: 1 mm. [after: Николаев, 1977; Král et al., 2001; and original]

(Nikolajev, 1998); *O. (s. str.) zhongdianensis cavazzutii* Král, Malý et Schneider, 2001, **stat. n.**; *O. (s. str.) zhongdianensis zhongdianensis* Král, Malý et Schneider, 2001, **stat. n.**; *O. (s. str.) mirek* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. (s. str.) haba* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. (s. str.) yulong* Král, Malý et Schneider, 2001; *O. (s. str.) cicatricosus* (Nikolajev, 1977), **nom. resurr.**; *O. (s. str.) cariosus* (Fairmaire, 1886).

Подрод *Thorectomimus* представлен восемью видами: *O. (Thorectomimus) kucerai*, *O. (Thorectomimus) mursini*, *O. (Thorectomimus) xue*, *O. (Thorectomimus) farkasi*, *O. (Thorectomimus) slavek*, *O. (Thorectomimus) semirugosus*, *O. (Thorectomimus) cribripennis* и *O. (Thorectomimus) shokhini* Nikolajev, **sp. n.**

Из видов, указанных для территории этой провинции, сейчас остаются неизвестными координаты точек сбора только 3 форм. Это описанные в конце позапрошлого века *O. (s. str.) impressiusculus* (типовой вид рода), а также *O. (s. str.) cariosus* и *O. (Thorectomimus) cribripennis*. Другие виды собраны в отмеченных на карте районах (рис. 18) или в непосредственной близости от них.

В целом необходимо отметить, что ареал рода в Юннани ограничен северо-востоком провинции, лишь незначительно выходя на восток за 100° восточной долготы, а на юг – за 26° северной широты. Из трех пунктов известно лишь по одному виду (рис. 18: 1–3). На крайнем севере провинции в точке с координатами 28°25'N / 99°00'E на высотах 1100–4200 м найден *O. (Thorectomimus) kucerai* (рис. 18: 1). Он занимает обособленное положение среди других видов подрода. Поскольку он найден внутри района, со всех сторон которого обитают виды номинативного подрода *Odontotrypes*, то очень велика вероятность обнаружения симпатричных с *O. kucerai* и видов номинативного подрода. С юго-запада Юннани известны 2 вида номинативного подрода (рис. 18: 2–3), каждый из которых собран в единственном экземпляре. Близ границы с Мьянмой на западном берегу реки Сауин

в точке с координатами 25°41'N / 98°46'E на высоте 3800 м найден *O. kabakovi* – единственный способный к полету вид из числа обитающих в Юннани (рис. 1: С 5; 18: 2). Систематически он обособлен от других известных из этой провинции видов и очень близок внепалеарктическим *O. maedai* и *O. arnaudi*. С крайнего юго-востока Юннани описан *O. cicatricosus*. На данный момент линия, соединяющая места находок *O. kabakovi* и *O. cicatricosus*, является южной границей ареала рода. Последний из этих видов родственен формам номинативного подрода, собранным совместно с видами *Thorectomimus* в большинстве районов провинции. В каждой из отмеченных на карте точек (рис. 18: 4; 19: 1–7) найдено минимум по 2 вида, причем везде симпатричные виды относятся к различным подкладам, а в точках “2”, “3”, “5”, и “6” отмечена также и симпатрия видов *Thorectomimus*.

В точке “1” собраны *O. (s. str.) kryzhanovskii* и *O. (Thorectomimus) mursini*, которые из других локалитетов неизвестны. Первый из видов так же, как и *O. kabakovi*, морфологически обособлен от прочих известных из Юннани видов номинативного подрода. Второй вид по скульптуре покровов и строению наружного полового аппарата самца очень похож на виды этого подрода, собранные в точках 2–5 (рис. 6–8). Необходимо отметить, что даже для экземпляров типовой серии *O. mursini* характерны очень большие отличия в скульптуре и пунктировке переднеспинки и надкрылий.

В каждой из точек (“2” и “3”) собраны серии *O. (s. str.) zhongdianensis*, а симпатрично с ним обитают очень близкие виды *Thorectomimus*. Это *O. (Thorectomimus) xue* и *O. (Thorectomimus) farkasi*. (В действительности материал собирался фактически в полосе между точками “2” и “3” (см. координаты, указанные в легенде к карте)). Совместное обитание на одной территории двух видов подрода *Thorectomimus* (*O. xue* и *O. farkasi*) стало возможным благодаря различиям в строении

гениталий (рис. 13–14). В точке “4” были найдены только 2 вида: *O. (s. str.) zhongdianensis* и *O. (Thorectomimus) xue*. Экземпляры популяции *O. xue* из точки “4” обладают одним из признаков, который, вероятно, позволит рассматривать эту популяцию как подвид. Это по 2 поперечные площадки из глубоко пропечатанных и тесно сближенных точек, развитые близ боковых краев переднеспинки. Другие модальности признаков, широко варьирующие у экземпляров популяции, считаются “таксономическими” у видов подрода. Это: полностью окаймленное основание переднеспинки или с частично прерванной каймой; переднеспинка матовая или блестящая; пунктировка переднеспинки двойная или одинарная. Однако в строении гениталий популяции из точки “4” не найдено отличий от “типичных” экземпляров *O. xue* из других частей ареала. Очень немногочисленные выборки, исследованные мной из точек “2” и “3” заставляют воздержаться от описания популяции *O. xue* из точки “4” в ранге подвида.

К рассмотренным выше видам *Thorectomimus* близок *O. slavek*, описанный из “CH[INA], NW-Yunnan (Zhongdian) Naba xue Shan, W-slopppe betw. Tuguancun / Xiaozhongdian Mts. E of road, 3300–3500 m...” [Král et al., 2001]. Позже этот вид был собран также в точке “5” в горах Хабашань. Эта точка интересна тем, что здесь на перевале Байлакоу (Bailakou) И.В. Шохиним и С.В. Мурзиным совместно с экземплярами *O. (Thorectomimus) slavek* были собраны два экземпляра *Thorectomimus*, чьи признаки позволяют рассматривать их как представителей нового вида, описание которого приводится ниже.

Odontotrypes (Thorectomimus) shokhini Nikolajev, **sp. n.**

(Рис. 20, 23)

Материал. Голотип: ♂ в коллекции ЗИН РАН (Санкт-Петербург) с этикеткой “CHINA, N YUNNAN, Naba Mts, Bailakou pass, h 3300 m, 9 VII 2002 leg S.Murzin, I.Shokhin” (≈27°33'N / 100°05'E) (рис. 20). Гениталии уничтожены кожей. Паратип: 1♀ (рис. 23) в коллекции И.В. Шохина (Ростов-на-Дону), собран там же, на высоте 4300 м.

Диагноз. Цвет тела черный с “жирным” блеском. Наличник широко закругленный, бугорок близ середины его основания развит в едва заметной возвышенности. Бугорки между глаз высокие, острые. Переднеспинка с едва намеченными точками на диске и “нормально” пропечатанными точками близ боковых краев. Надкрылья с глубокими точечными бороздками и выпуклыми промежутками без точек или поперечных морщинок. На надкрылье только 9 бороздок; между швом и плечевым бугорком лишь 5. В вершинной части надкрылья третья бороздка сливается с четвертой и бороздки прерываются; шестая на этом же уровне сливается с седьмой, далее эта объединенная бороздка продолжается в виде линии очень редких точек. Крылья редуцированы до небольших чешуек. Передняя голень с 5 зубцами по наружному краю. Длина тела голотипа 16.5 мм.

Этимология. Патроним в честь колеоптеролога И.В. Шохина – одного из сборщиков вида.

У большинства видов *Thorectomimus* с юго-запада ареала надкрылья несут точечные бороздки. Это симпатричный с новым видом и также

черноокрашенный *O. slavek*, а также виды, надкрылья которых характеризуются сильным металлическим блеском: *O. mursini*, *O. xue* и *O. farkasi*. Однако у этих видов промежутки бороздок, как правило, прерваны поперечными морщинками или точками, а бороздки ни у одного из них не пропечатаны столь глубоко в виде тонкого ряда точек.

Отсутствие данных о строении наружного полового аппарата самцов нового вида не позволило, к сожалению, получить данные о степени различия в строении гениталий, “обеспечивающей” симпатрию *O. slavek* и *O. shokhini* **sp. n.** Согласно личному сообщению И.В. Шохина, на перевале Байлакоу собраны экземпляры *Thorectomimus*, характеризующиеся большим “разбросом” скульптуры покровов. Этот признак в настоящее время принято считать “видовым” для *Odontotrypes* (рис. 21–23).

Согласно наблюдениям И.В. Шохина, экземпляры, которые диагностируются как “типичные” *O. slavek*, собраны на высотах 3300 и 3450 м над уровнем моря; одновременно с ними найдена форма, изображенная на рис. 21. Экземпляры со скульптурой, показанной на рисунке 22, собраны на высотах 3900–4100 м, а на высоте 4300 м найден экземпляр *O. shokhini* **sp. n.** (рис. 23). К сожалению, экземпляры “*O. slavek*” с различной скульптурой надкрылий являются самками. Поэтому в настоящее время остается неизвестным, обитает ли в горах Хабашань несколько близких видов, как это отмечено для *O. xue* и *O. farkasi* в окрестностях Жонгдиана (ныне этот город называется Шангри-Ла), либо популяция *O. slavek* на крайнем юге ареала характеризуется крайне высокой степенью изменчивости скульптуры надкрылий.

Значительная изменчивость ряда морфологических признаков, которые в настоящее время считаются “видовыми”, и очень небольшие различия в строении и размерах наружного полового аппарата самцов (см. рис. 12–15) позволяют предполагать, что некоторые популяции *Thorectomimus* из точек с первой по шестую, возможно, являются географическими или экологическими формами одного политипического вида (или их небольшого числа). Для выяснения этого вопроса желательны сборы дополнительных материалов с целью как уточнения ареала и пределов изменчивости морфологических признаков каждой из популяций, так и признаков экземпляров в областях контакта и протяженности (или пределов высот над уровнем моря) зон, в которых найдены экземпляры с “переходными” признаками.

Очень интересны данные о находке *O. (Thorectomimus) semirugosus* и в горах Хабашань (рис. 19: 6), и в горах Юлонгшань (рис. 19: 7). Несмотря на то, что эти локалитеты находятся очень близко друг к другу, популяции достаточно надежно (вероятно, и давно) разделены рекой Янцзы. Я считаю, что необходимо исследование морфологии серий экземпляров с каждого из берегов реки. Дополнительный сбор материалов с обоих берегов Янцзы поможет выяснить, имело ли в данном случае место “преодоление” видом преграды, наблюдается ли лишь внешняя “похожесть” экземпляров двух таксонов или имела место “путаница”, связанная с ошибочным этикетированием материала.

Во всех точках (кроме точки “1”) совместно с

видами *Thorectomimus* были собраны часто значительно различающиеся между собой скульптурой покровов, но, на мой взгляд, близкородственные виды номинативного подрода. Гениталии самцов этих видов изображены на рис. 24–30. Прежде всего, необходимо заметить, что отличия в строении гениталий, свойственные “старейшим” видам группы (рис. 29–30), опровергают мнение [Král et al., 2001] о синонимии *O. cariosus* (Fairmaire, 1866) и *O. cicatricosus* (Nikolajev, 1977), **nom. resurr.** и заставляют считать эти формы отдельными таксонами. Как уже говорилось, в каждой из точек “2” и “3” собран *O. zhongdianensis*; этот же вид найден и в точке “4”. Собранный в последней из этих точек серия *O. zhongdianensis* интересна тем, что характеризуется очень широким диапазоном изменчивости скульптуры покровов, в пределах которого “лежат” морфологические признаки и популяции вида из типовой местности, и *O. cavazzutii* Král, Malý et Schneider, 2001. *O. cavazzutii* описан из Юннани (дорога Жонгдиан – Венгшуи) только по двум экземплярам самок. По прямой расстояние между Жонгдианом и Венгшуи не превышает 75 км – то есть примерно такое же, как и расстояние между Жонгдианом и горами Хабашань (точка “6”). Строение гениталий экземпляров, которые морфологически (включая и практически одинаковые размеры) не отличаются от *O. zhongdianensis* из типовой местности (рис. 24–25), заставляет рассматривать эти популяции сочленами одного вида. К сожалению, отсутствие материалов по *O. cavazzutii* из других мест обитания этой формы, наряду с “однообразной” морфологией *O. zhongdianensis* в типовой местности, не позволяет сделать “окончательный” вывод о статусе обеих форм. Аргументом в пользу мнения, что эти формы лучше рассматривать в настоящее время не как феноны одного вида, а как морфы, приуроченные к определенному ареалу (подвиды), является отсутствие экземпляров со сложной скульптурой, свойственной *O. cavazzutii*, в типовой местности *O. zhongdianensis*. Поэтому в данной статье предлагается эти формы считать подвидами (географическими формами) политипического вида *O. zhongdianensis zhongdianensis*, **stat. n.** и *O. zhongdianensis cavazzutii*, **stat. n.**, а не фенонами одного таксона. По мере сбора материалов как из ближайших окрестностей Жонгдиана, так и из более отдаленных пунктов можно будет уточнить ареалы каждой из форм и характер взаимоотношений между ними. Интересно отметить, что крылья экземпляров *O. zhongdianensis cavazzutii* заметно различаются размерами, тогда как для *O. zhongdianensis zhongdianensis* эта особенность не отмечена.

Необходимо отметить, что размеры наружного полового аппарата самцов *O. mirek* заметно крупнее, чем у морфологически близких видов этой группы, описанных из расположенных неподалеку территорий, – *O. zhongdianensis* и *O. haba* Král, Malý et Schneider, 2001 (рис. 25–27). *O. mirek* описан по экземплярам, собранным совместно с *O. (Thorectomimus) slavek*, а позже, согласно личному сообщению И.В. Шохина, был найден и в горах Хабашань на перевале Байлакоу (рис. 19: 5). Это позволяет ожидать, что *O. mirek* может обитать совместно не только с *O. haba* на южной окраине своего ареала, но также и с *O. zhongdianensis* на севере. Таким образом, прослеживается явная

аналогия с рассмотренными выше случаями симпатрии близкородственных видов в Сычуани. Поскольку гениталии *O. haba* и *O. yulong* Král, Malý et Schneider, 2001 также значительно различаются размерами (рис. 27–28), то в горах Юлонгшань (рис. 19: 7) можно ожидать совместное обитание и этих видов.

Обоснование изменения названия. Поскольку в первоописании вида *Geotrupes hayeki* Mikšič, 1961 было отмечено “Ich benennte diese neue Art zu Ehren der Frau Ch. v. Hayek.” [Mikšič, 1961], согласно статье 31.1.2 Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры вид должен был называться *Geotrupes hayekae* Mikšič, 1961. Название, предложенное автором вида, в соответствии со статьей Кодекса 32.4 носит статус неправильного первоначального написания. Считаю необходимым в соответствии со статьями 32.5.1; 33.2.2 и 50.4 Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры исправить данное название на *Geotrupes hayekae* Mikšič, 1961, **nom. correctum**. В начале нашего века вид перенесен в род *Odontotrypes* под названием *O. hayeki* (Mikšič, 1961) [Král et al., 2001]. Следовательно, сейчас вид следует называть *Odontotrypes hayekae* (Mikšič, 1961), **nom. correctum**.

Заключение

Odontotrypes Fairmaire, 1887 – крупнейший таксон ранга рода в номинативном подсемействе Geotrupidae. Ареал рода лишь незначительно выходит за пределы Палеарктики и ограничен горными системами, окружающими Тибетское нагорье: на северо-востоке – горами Наньшаня, на западе Гималаями и их отрогами, на юге – Сино-Тибетскими горами. Формирование современного ареала рода связано с альпийским орогенезом. Ареалы как отдельных видов рода, так и комплексов близкородственных форм следуют направлению основных хребтов горных систем: на севере ареалы “вытянуты” в широтном, на юге – в меридиональном направлении.

Большое число номинальных форм *Odontotrypes* объясняется широким распространением среди видов этой группы тенденции к редукции крыльев. По причине слабой способности короткокрылых жуков к расселению ущелья горных рек и непригодные для обитания жуков наиболее высокие части горных хребтов стали “непреодолимыми” преградами, способствующими образованию “островных” изолятов. Многие из таких изолятов могли “накопить” хорошо заметные морфологические различия еще до достижения генетической изоляции. По мере “преодоления преград” у популяций, достигших статуса вида и ставших симпатричными, “появились” признаки, способствующие генетической изоляции. Это, как правило, различия в строении наружного полового аппарата самцов. Наиболее заметны различия в размерах гениталий.

Различия во внешней морфологии и строении гениталий самцов, а также особенности распространения видов рода заставили “распределить” номинальные виды *Odontotrypes* между двумя подродами: номинативным и *Thorectomimus* Nikolajev (**subgen. n.**). Симпатрия известна как среди представителей одного

подрода, так и среди видов, принадлежащих к разным под родам. Во втором случае она встречается чаще и на большей части ареала носит регулярный характер.

Небольшие ареалы не способных к полету видов *Odontotrypes* и относительно слабая энтомологическая изученность Сино-Тибетских гор при их сильной расчлененности позволяют предполагать, что здесь возможны находки многих еще неизвестных науке видов этого рода. В Юннани виды *Odontotrypes* известны только с территории северо-запада провинции. Большая часть высокогорий Юннани остается практически неисследованной. На этой территории следует ожидать не только уточнения данных об ареалах 3 видов, описанных из “Юннани” без точных координат их находок, но также и обнаружение еще не известных видов. Особенно вероятны такие находки на севере провинции в областях, пограничных с Тибетским автономным районом (Xizang), а также на правом берегу Салауина, вплоть до границ с Мьянмой, и в высокогорьях междуречий Салауина и Меконга, Меконга и Янцзы – особенно близ населенных пунктов Juidan, Shigu и Beiya.

Благодарности

Исследования по роду *Odontotrypes* стали возможными благодаря постоянной помощи коллег, державших меня в курсе работ по семейству Geotrupidae. Оттиски статей регулярно посылали доктора J. Baraud, R. Červenka, H.F. Howden, D. Král, J. Krikken, R. Mikšič, M. Zunino. Отдельные виды для сравнения или материалы для обработки были получены от коллег из дальнего зарубежья (J. Baraud, H.F. Howden, D. Král, M. Zunino), а также от российских энтомологов – И.А. Белоусова, А. Городинского, Г.Э. Давидьяна, И.И. Кабака, О.Н. Кабакова, А.В. Фролова, И.В. Шохина. Фотографии

экземпляров *Odontotrypes* из гор Хабашань (рис. 21–23) изготовлены И.В. Шохиним по материалам его коллекции. Автор выражает сердечную благодарность всем лицам, способствовавшим выполнению данной работы.

Литература

- Николаев Г.В. 1977. Материалы к изучению пластинчатоусых жуков под рода *Odontotrypes* рода *Geotrupes* Latr. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Энтомол. обозр. 56(2): 375–382.
- Николаев Г.В. 1984. Возможные причины редукции крыльев у пластинчатоусых жуков // Животные Казахстана. Итоги и перспективы исследований: Тр. Ин-та зоол. Алма-Ата. 41: 44–49.
- Николаев Г.В. 2005. Новый вид рода *Odontotrypes* Fairm. (Coleoptera, Scarabaeoidea, Geotrupidae) // Tethys Entomological Res. 11: 29–30.
- Николаев Г.В. 2006. Новый вид рода *Odontotrypes* Fairmaire (Coleoptera, Geotrupidae) из Китая // Известия НАН РК. Серия биологическая и медицинская. 6: 43–44.
- Николаев Г.В. 2009. Новые виды рода *Odontotrypes* Fairmaire (Coleoptera, Geotrupidae) из Сычуани // Евразийский энтомол. журнал. 8(1): 47–49.
- Červenka R. 2005. Contribution to the knowledge of the Geotrupidae I. New species *Geotrupes folwarcznyi* sp. n. and *Odontotrypes bimaculatus* sp. n. from China (Xizang) (Coleoptera: Scarabaeoidea, Geotrupidae) // Animax. 9: 14–25.
- Howden H.F. 2006. Two new species of *Odontotrypes* Fairmaire from Northern Myanmar (Coleoptera: Geotrupidae) // Acta Zool. Cracoviensia – Series B: Invertebrata. 49(1–2): 13–16.
- Král D., Malý V., Schneider J. 2001. Revision of the genera *Odontotrypes* and *Phelotrupes*. (Coleoptera: Geotrupidae) // Folia Heyrovskiana. Suppl. 8: 1–178.
- Löbl I., Nikolajev G.V., Král D. 2006. Family Geotrupidae: subfamily Geotrupinae, pp. 84–92 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana eds.). Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrroidea. Stenstrup: Apollo Books. 690 p.
- Mikšič R. 1961. Beitrag zur Kenntnis der asiatischen Geotrupes-Arten. // Zool. Anz. 167: 271–274.
- Shokhin I.V. 2008. Description of new species from the genera *Odontotrypes* Fairmaire, 1887 and *Phelotrupes* Jekel, 1866 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae) // Кавказский энтомологический бюллетень. 4(3): 199–201.