

Особенности жизненного цикла *Brachinus hamatus* F.-W., 1828 (Coleoptera, Carabidae: Brachinini)

The peculiarities of life cycle of *Brachinus hamatus* F.-W., 1828 (Coleoptera, Carabidae: Brachinini)

А.В. Маталин*, **, К.В. Макаров*
A.V. Matalin*, **, K.V. Makarov*

* Московский педагогический государственный университет, ул. Кибальчича 6, корп. 5, Москва 129164 Россия. E-mail: a_matalin@tochka.ru, kvmac@inbox.ru.

* Moscow State Pedagogical University, Kibalchicha Str. 6, build. 5, Moscow 129164 Russia.

** Российский национальный исследовательский медицинский университет им. Н.И. Пирогова, кафедра биологии, ул. Островитянова 1, Москва 117997 Россия. E-mail: a_matalin@tochka.ru.

** Russian National Research Medical University named after N.I. Pirogov, Department of Biology, Ostrovitianova Str. 1, Moscow 117997 Russia.

Ключевые слова: Carabidae, *Brachinus*, *Curtonotus*, паразитоиды, демографическая структура, жизненный цикл, синхронизация.

Key words: Carabidae, *Brachinus*, *Curtonotus*, parasitoids, demographic structure, life cycle, synchronization.

Резюме. По результатам полевых сборов и лабораторного разведения реконструирован жизненный цикл *Brachinus hamatus* F.-W., 1828. Установлено, что репродуктивный период *B. hamatus* совпадает со сроками развития зимовавших личинок *Curtonotus propinquus* (Ménétriés, 1832). Показано, что паразитоидные личинки первого возраста *B. hamatus* развиваются на куколках *C. propinquus*. Это первый случай, когда личинки Brachinini используют в качестве хозяев куколок жуужелиц с осенним типом размножения.

Abstract. According to the data of pitfall trapping and laboratory breeding the life cycle of *Brachinus hamatus* F.-W., 1828 is described. The breeding period of *B. hamatus* as well as the period of the development of overwintered larvae of *Curtonotus propinquus* (Ménétriés, 1832) are synchronized and observed in the same time. It is shown that the parasitoid first instar larvae of *B. hamatus* used the pupae of *C. propinquus* for development. This is the first case when the larvae of Brachinini used the pupae of Carabidae with an «autumn» breeding type as hosts.

Введение

Среди Carabidae жизненные циклы видов рода *Brachinus* Weber, 1801 изучены относительно слабо. Их личинки старших возрастов известны с конца XIX века [Wickham, 1893], тогда как личинки первого возраста были описаны значительно позже. К настоящему времени они описаны для одного североамериканского [Erwin, 1966, 1967], одного японского [Habu, Sadanaga, 1965] и семи европейских [van Emden, 1942; Wautier, 1963, 1964; Luff, 1993; Макаров, Боховко, 2005] видов. При этом для *B. pallidus* Erwin, 1965 [Erwin, 1967] и *B. elegans* Chaudoir, 1842 [Макаров, Боховко, 2005] детально описаны личинки стар-

ших возрастов, в последнем случае — на уровне хетотаксии.

Особенности жизненных циклов *Brachinus* были выяснены только во второй половине прошедшего — начале нынешнего столетия [Erwin, 1967; Juliano, 1984, 1985a, b, 1986a,b; Saska, Honěk, 2004, 2005, 2008]. В частности, было установлено, что для них характерен гиперметаморфоз со сменой трёх [Saska, Honěk, 2004, 2005] или пяти [Erwin, 1967] личиночных стадий. При этом личинки первого возраста, отличающиеся высокой двигательной активностью, отыскивают потенциального хозяина, тогда как личинки старших возрастов с редуцированными ногами и органами чувств выполняют преимущественно трофическую функцию. Личинки американских видов развиваются на куколках водных жуков, относящихся как к Adephegata, так и к Polyphaga [Wickham, 1893; King, 1919; Erwin, 1967, 1970; Juliano, 1984, 1985b], тогда как европейские виды используют в качестве хозяев жуужелиц рода *Amara* Bonelli, 1810 [Saska, Honěk, 2004, 2005, 2008]. Сведения о хозяевах японского *B. in-comptus* Bates, 1873 отсутствуют.

Настоящая статья посвящена особенностям жизненного цикла *B. hamatus* F.-W., 1828 — одного из наиболее обычных видов, населяющего степные и полупустынные ландшафты юга России, Закавказья и Средней Азии.

Материал и методы

Материал был собран с 10 мая 2006 г. по 10 мая 2007 г. на территории природного парка Эльтонский (Волгоградская обл.) в нижнем течении р. Хара. Жуужелиц и личинок отлавливали почвенными ловушка-

ми, в качестве которых использовались пластиковые стаканы объёмом 0,5 л с диаметром отверстия 95 мм, на 3/4 заполненных 4 % раствором формалина. На участке береговых тростниковых зарослей функционировала линия из 10 ловушек, выборка которых осуществлялась раз в 10 дней (в последний день каждой декады). Одновременно в день выборки вдоль линии ловушек проводили ручной сбор живых жуков и личинок для содержания в лабораторных условиях. Репродуктивный статус особей определяли по модифицированной методике Валлина [Wallin, 1987]. Исходя из состояния гонад, степени стёртости мандибул, коготков и элитр у особей обоих полов выделяли шесть физиологических состояний: ювенильные, иматурные, генеративные и постгенеративные первого и второго годов жизни [Matalin, Makarov, 2011].

В условиях стационара имаго и личинки содержались в длинном дне (16:8) при $T = 20-25$ °C. Имаго *B. hamatus* содержали группами по 6–8 особей в садках объёмом 200 мл на 1/3 заполненных умеренно увлажнённой почвой. Личинок и куколок потенциальных хозяев содержали в индивидуальных садках объёмом 50 мл, на 2/3 заполненных почвенно-торфяной смесью. Раз в 3 дня имаго *B. hamatus* и личинок хищных видов жуков-жужелиц кормили живым мотыльём (*Chironomidae* sp.), тогда как рацион личинок жужелиц-миксофитофагов дополнялся смесью семян злаков.

Типология жизненных циклов *Carabidae* приведена по Маталин [2007], разделение биотопов на жилые и транзитные — по Макаров, Маталин [Makarov, Matalin, 2009].

Результаты

Демографический спектр локальных популяций *Brachinus hamatus* F.-W. 1828 и *Curtonotus propinquus* (Ménétriés, 1832)

Напочвенная активность *B. hamatus* началась в первой декаде апреля. В этот период регистрировались как иматурные, так и генеративные жуки, выходящие с зимовки. Иматурные особи встречались только в апреле, тогда как генеративные — с начала апреля до начала июня. При этом численность половозрелых особей более чем в 5 раз превышала численность неполовозрелых. Первые постгенеративные особи отмечались с середины мая, после чего спорадически регистрировались до начала октября. Жуки новой генерации были активны с середины сентября до конца октября, однако их уловистость в этот период оставалась крайне низкой (рис. 1). Это может свидетельствовать о том, что подавляющее большинство ювенильных и иматурных особей, отрождающихся в текущем сезоне, не покидает кукольных колыбелей, оставаясь в них до наступления следующего вегетационного сезона.

Зимовавшие постгенеративные и генеративные особи *C. propinquus* регистрировались с середины апреля до начала июня. Практически одновременно

с ними отмечались зимовавшие личинки второго и третьего возрастов. Личинки второго возраста регистрировались с начала апреля по начало мая, тогда как личинки третьего возраста — с середины апреля до конца мая. Ювенильные особи были активны с начала по конец июня, а соответствующие им иматурные — с середины июня до начала июля. После этого наблюдалась краткая эстивационная пауза, продолжительность которой не превышала декады. Активность иматурных особей возобновилась уже в конце июля и продолжалась до начала октября. Генеративные и постгенеративные особи, часть из которых зимовала и приступила к размножению повторно, регистрировались с начала августа до конца октября, а пик репродуктивной активности пришёлся на середину — конец сентября (рис. 1). По окончании периода вегетации с ноября 2006 г. по март 2007 г. ловушки продолжали экспонироваться. За этот период было учтено 139 личинок первого возраста *C. propinquus*.

ОСОБЕННОСТИ ПРЕИМАГИНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

B. HAMATUS

От содержавшихся в лабораторных условиях самок *B. hamatus* с 3 по 8 мая 2007 г. было получено 12 личинок первого возраста. В качестве потенциальных хозяев им были предложены куколки некоторых топически сходных с ними видов жужелиц: *C. propinquus*, *Amara ambulans* Zimmermann, 1832, *Amara saginata* (Ménétriés, 1849) и *Pogonus transfuga* Chaudoir, 1871 (рис. 2–3). Только одна триунгулина, отродившаяся 7 мая, в тот же день выбрала в качестве жертвы куколку *C. propinquus*, тогда как остальные погибли, так и не приступив к питанию. При этом максимальная продолжительность поиска жертвы триунгулинами варьировала от 7 до 10 дней и составила в среднем $8,1 \pm 0,9$ (SD) дней. В течение первых 24 часов после прикрепления к куколке *C. propinquus* триунгулина *B. hamatus* интенсивно питалась, быстро увеличиваясь в размерах. Через сутки она перелиняла на личинку второго возраста (рис. 4), а спустя ещё сутки, достигнув размеров куколки хозяина (рис. 5–6), была зафиксирована.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

B. HAMATUS И *C. PROPINQUUS*

Данные учётов почвенными ловушками, а также результаты лабораторного содержания позволили реконструировать жизненные циклы *B. hamatus* и *C. propinquus*.

В условиях полупустынной зоны *B. hamatus* зимует на стадии иматурных имаго нового поколения и постгенеративных имаго пращурных генераций (рис. 7). Репродуктивный период, занимающий 6–7 декад, длится с начала апреля по конец мая — начало июня. Максимальное число яиц у одной самки (82 шт.), а также наивысшее значение среднего числа яиц у генеративных самок (25 шт.) зарегистри-

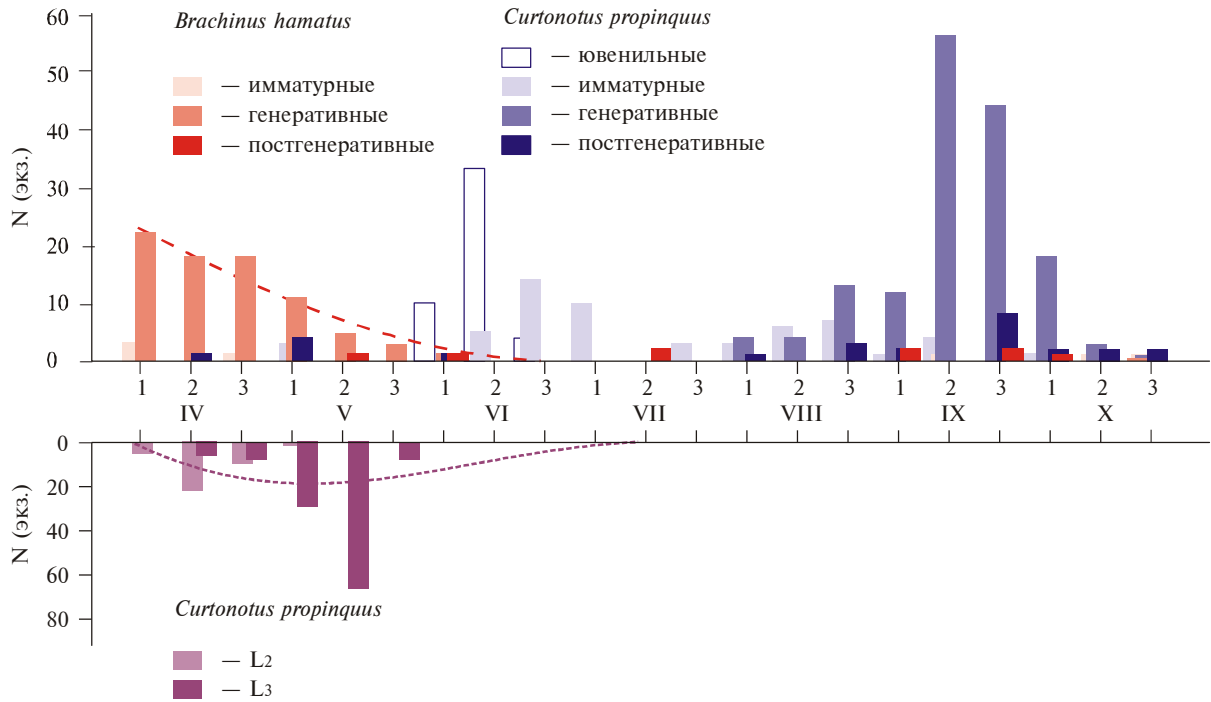


Рис. 1. Демографическая структура локальных популяций *Brachinus hamatus* и *Curtonotus propinquus* в тростниковых зарослях на берегу р. Хара.

Fig. 1. The demographic structure of the local populations of *Brachinus hamatus* and *Curtonotus propinquus* in reedbeds on the bank of Khara River.



Рис. 2–6. Личинки *Brachinus hamatus*: 2–3 — первого возраста (триунгулины) на куколках потенциальных хозяев: *Amara ambulans* (2) и *Curtonotus propinquus* (3); 4–5 — личинка второго возраста, питающаяся на куколке *Curtonotus propinquus*; 6 — личинка второго возраста.

Figs 2–6. Larvae of *Brachinus hamatus*: 2–3 — the first instar larvae (triungulins) on the pupae of potential hosts: *Amara ambulans* (2) and *Curtonotus propinquus* (3); 4–5 — the second instar larva feeding on a pupa of *Curtonotus propinquus*; 6 — the second instar larva.

ровано в первой декаде мая. Личинки первого и второго возрастов были получены в лабораторных условиях в начале мая. Однако сроки репродукции и продолжительность жизни триунгулин в лабораторных условиях свидетельствуют о том, что в природе они должны встречаться до середины июня. Несмотря на отсутствие сведений о сроках и продолжительности развития личинок третьего возраста и куколок, жизненный цикл *B. hamatus* может быть охарактеризован как весенний рецикл.

Напротив, *C. propinquus* в условиях Приэльтонья зимует на стадии личинок второго возраста, а также постгенеративных имаго (рис. 7). Исходя из того, что максимум уловистости личинок второго возраста (22 экз.) отмечался в середине апреля, личинок третьего возраста (67 экз.) — в середине мая, а ювенильных имаго (33 экз.) — в середине июня, массовое окукливание должно происходить в конце мая — начале июня. Размножение как зимовавших жуков прашурных генераций, так и жуков, отродившихся из зимовавших личинок, наблюдается только после облигатного периода летнего покоя — с конца августа — начала сентября по середину октября. Таким образом, жизненный цикл *C. propinquus* должен быть охарактеризован как осенний рецикл.

Обсуждение

Как отмечалось ранее, для видов рода *Brachinus*, как и остальных видов трибы Brachiniini, характерен гиперметаморфоз. Личинки первого возраста (триунгулины) ведут активный поиск потенциальных хозяев для дальнейшего развития, тогда как личинки старших возрастов, отличающиеся редуцированными ногами и органами чувств, практически лишены способности к передвижению.

Известно, что североамериканские виды *Brachinus* развиваются на куколках водных жуков из семейств Hydrophilidae [Erwin, 1967, 1970; James, 1970; Juliano, 1984, 1985b], Gyrinidae [Wickham, 1893; King, 1919] и Dytiscidae [Juliano, 1984, 1985b], тогда как европейские — на куколках Carabidae из рода *Amara* [Saska, Honěk, 2004, 2008]. До настоящего времени считалось, что жизненные циклы паразитоида и его хозяина относятся к одному типу, благодаря чему, максимально синхронизированы. Так, европейские виды *Brachinus*, для которых характерно размножение в первой половине вегетационного сезона, используют в качестве хозяев куколок *Amara*, размножающихся также в весенне-летний период. При этом размножение вида-хозяина происходит почти на месяц раньше, благодаря чему к началу появле-

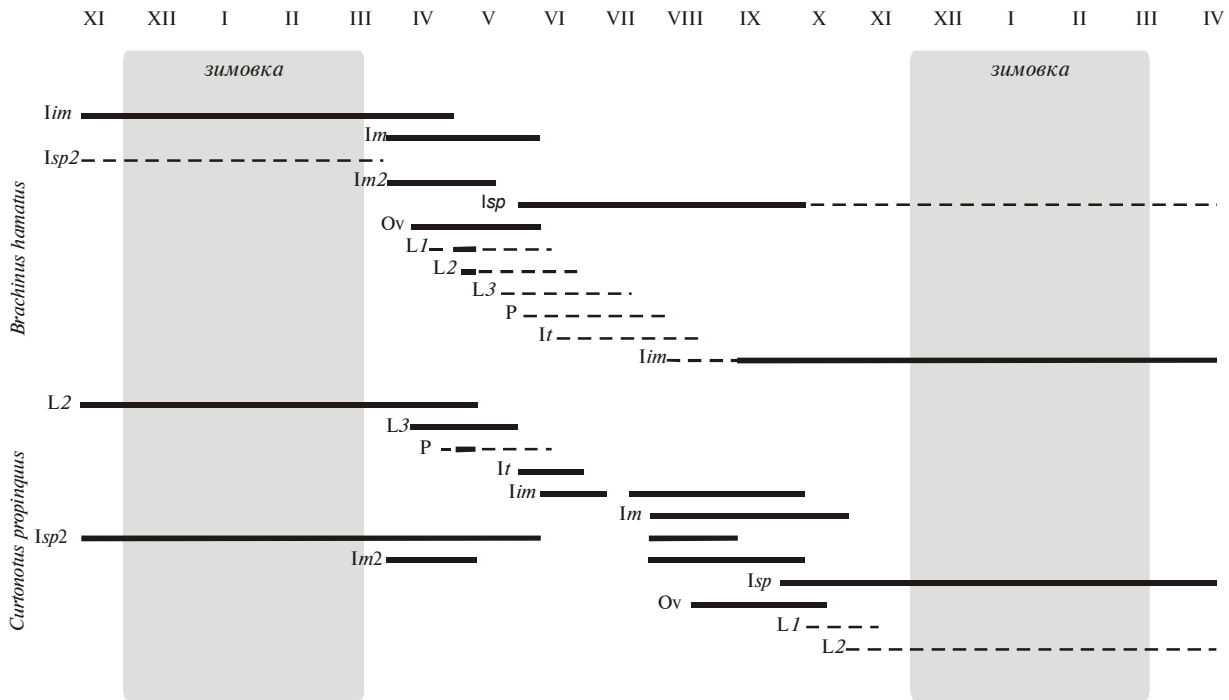


Рис. 7. Реконструкция жизненных циклов *Brachinus hamatus* и *Curtonotus propinquus*. Имаго: *It* — ювенильное; *Im* — имматурное; *Im* — генеративное первого года жизни; *Im2* — генеративное прашурных генераций; *Isp* — постгенеративное; *Isp2* — постгенеративное прашурных генераций; *Ov* — яйца, *L1*, *L2*, *L3* — личинки первого, второго и третьего возраста; *P* — куколки; сроки активности и развития: сплошные линии — наблюдаемые, пунктирные линии — предполагаемые.

Fig. 7. The reconstruction of life cycles of *Brachinus hamatus* and *Curtonotus propinquus*. Adults: *It* — teneral; *Im* — immature; *Im* — mature of первого года жизни; *Im2* — mature of ancestral generations; *Isp* — spent; *Isp2* — spent of the ancestral generations; *Ov* — eggs, *L1*, *L2*, *L3* — first, second and third instars larvae; *P* — pupae; the time of activity and development: solid lines — observable, dotted lines — presumable.

Таблица 1. Обзор европейских видов *Brachinus* и их известных хозяев
Table 1. Review of the European species of the genus *Brachinus* and its known hosts

Виды	Хозяин			Источники
	Вид	Тип размножения	Семейство (род)	
<i>B. crepitans</i> (L.)	<i>A. similata</i> (Gyll.)	Вр, В-Лр, рЛр	Carabidae (<i>Amara</i>)	Saska, Honěk [2004]
	<i>A. familiaris</i> (Duft.)*	Вр, ВЛр	Carabidae (<i>Amara</i>)	Saska, Honěk [2008]
	<i>A. ovata</i> (F.)*	ВЛр, рЛр	Carabidae (<i>Amara</i>)	Saska, Honěk [2008]
<i>B. explodens</i> Duft.	<i>A. aenea</i> (DeGeer)	Вр, ВЛр, рЛр	Carabidae (<i>Amara</i>)	Saska, Honěk [2004]
	<i>A. littorea</i> (Thoms.)	ВЛр	Carabidae (<i>Amara</i>)	Saska, Honěk [2008]
	<i>A. familiaris</i> (Duft.)*	Вр, ВЛр	Carabidae (<i>Amara</i>)	Saska, Honěk [2008]
	<i>A. ovata</i> (F.)*	ВЛр, рЛр	Carabidae (<i>Amara</i>)	Saska, Honěk [2008]
<i>B. hamatus</i> F.-W.	<i>C. propinquus</i> (Mén.)	Ор	Carabidae (<i>Curtonotus</i>)	Matalin, Makarov [2011b]; наши данные

Примечания: * — только как потенциально возможные, без подтверждения результатами лабораторного содержания; Вр — весенний рецикл; ВЛр — весенне-летний рецикл; рЛр — ранне-летний рецикл; Ор — осенний рецикл.

Notes: * — only as probable, not supported by the results of laboratory breeding; Вр — spring recycle; ВЛр — spring-summer recycle; рЛр — early-summer recycle; Ор — autumn recycle.

ния триунгулин *Brachinus* в популяции вида-хозяина велика доля личинок старших возрастов и куколок [Saska, Honěk, 2008].

В исследованном нами биотопе было зарегистрировано 97 видов жуужелиц, для 20 из которых он являлся жильем [Makarov, Matalin, 2009]. Из 13 видов трибы Zabrinini (10 *Amara* и 3 *Curtonotus* Stephens, 1827), представленных на участке береговых тростниковых зарослей, только *C. propinquus* отличался высокой численностью и полноценным демографическим спектром локальной популяции. Именно это позволило рассматривать данный вид в качестве потенциально возможного хозяина для развития личинок *B. hamatus*, что было подтверждено результатами лабораторного содержания. Это первый из известных случаев, когда личинки Brachinini используют в качестве хозяев

куколок жуужелиц с «осенним», т.е. принципиально иным, по сравнению с собственным, типом жизненного цикла (табл. 1).

Несмотря на принципиальные различия, жизненные циклы паразитоида и его вида-хозяина, как и в описанном ранее случае [Saska, Honěk, 2008], максимально синхронизированы. Так, периоды репродукции *B. hamatus* и развития зимовавших личинок *C. propinquus* практически полностью перекрываются между собой, что обеспечивает совпадение сроков активности триунгулин *B. hamatus* и встречаемости куколок *C. propinquus* (рис. 7). Следует обратить внимание на значительно большее время поиска триунгулинами *B. hamatus* куколок хозяина по сравнению с *B. explodens* и *B. crepitans* (табл. 2), что, возможно, связано с более ранним началом их активности.

Таблица 2. Продолжительность поисковой фазы (сутки) у триунгулинов европейских видов *Brachinus*
Table 2. The duration of searching phase (days) in triungulins of the European species of the genus *Brachinus*

Виды	Средняя продолжительность поисковой фазы, сут			min–max	Источники
	17,7 °C	24,7 °C	27,4 °C		
<i>B. explodens</i> Duft.	2,4±0,5 (n=9)	0,9±0,2 (n=4)	1,6±0,4 (n=5)	0,3–1,3 (n=4)	Saska, Honěk [2004, 2005]
<i>B. crepitans</i> (L.)	3,4±0,6 (n=5)	3,2±0,4 (n=4)	2,3±0,4 (n=4)	2,3–4,2 (n=4)	Saska, Honěk [2004, 2005]
<i>B. hamatus</i> F.-W.		7,4±0,66 (n=11)		0,75–10,0 (n=11)	наши данные

Примечания: n — число наблюдений; после знака ± приведены значения стандартной ошибки (SD).

Notes: n — number of observations; after ± the value of standard error (SD) is presented.

Накопленные к настоящему времени сведения о жизненных циклах *Brachinus* [Wickham, 1893; King, 1919; Erwin, 1967, 1970; James, 1970; Juliano, 1984, 1985b; Saska, Honěk, 2004, 2008] свидетельствуют о том, что их личинки могут развиваться на довольно широком круге хозяев, в том числе на видах одноименного с ними семейства. Однако до настоящего времени среди Carabidae в качестве хозяев Brachininae достоверно были известны только виды рода *Amara* (s. str.) [Saska, Honěk, 2004, 2008]. Вместе с тем, в качестве потенциальных хозяев указывались *Anchomenus dorsalis* (Pontoppidan, 1763), *Ophonus azureus* (Fabricius, 1775), *O. melletii* (Heer, 1837), *O. rupicola* (Sturm, 1818), *Harpalus affinis* (Schränk, 1781) и *H. distinguendus* (Duftschmid, 1812) [Saska, Honěk, 2004], для которых также характерен «весенний» тип размножения. Результаты нашего исследования не только дополнили круг известных хозяев *Brachinus* новым родом (*Curtonotus*), но и расширили круг их потенциальных хозяев за счет видов с «осенним» типом размножения.

Благодарности

Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (№ 12-04-01178а).

Литература

- Макаров К.В., Боховко Е.Е. 2005. Преемственность структур хетома у развивающихся с гиперметаморфозом личинок *Brachinus* Weber (Coleoptera: Carabidae) // Russian Entomological Journal. Vol.14. No.4. P.263–274.
- Маталин А.В. 2007. Типология жизненных циклов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики // Зоологический журнал. Т.86. No.10. С.1196–1220.
- Emden F.I. van. 1942. A key to the genera of larval Carabidae // The Transactions of the Royal Entomological Society of London. Vol.92. P.1–99.
- Erwin T.L. 1966. *Brachinus pallidus* Erwin, a carabid beetle with an entomophagous larva // The Pan-Pacific Entomologist. Vol.42. P.73.
- Erwin T.L. 1967. Bombardier beetles (Coleoptera, Carabidae) of North America: Part II. Biology and behavior of *Brachinus pallidus* Erwin in California // The Coleopterists Bulletin. Vol.21. P.41–55.
- Erwin T.L. 1970. A reclassification of bombardier beetles and a taxonomic revision of the North and Middle American species (Carabidae: Brachinida) // Quaestiones Entomologicae. Vol.6. P.4–215.
- Habu A., Sadanaga K. 1965. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (III) // Bulletin of the National Institute of Agricultural Sciences Series C (Plant Pathology and Entomology). Vol.19. P.81–216.
- James H.G. 1970. Immature stages of five diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae), notes on their habits and life history, and a key to aquatic beetles of vernal woodland pools in southern Ontario // Proceedings of the Entomological Society of Ontario T.100. P.52–97.
- Juliano S.A. 1984. Multiple feeding and aggression among larvae of *Brachinus lateralis* Dejean (Coleoptera: Carabidae) // The Coleopterists Bulletin. Vol.38. P.358–360.
- Juliano S.A. 1985a. Habitat associations, resources, and predators of an assemblage of *Brachinus* (Coleoptera, Carabidae) from southeastern Arizona // Canadian Journal of Zoology. Vol.63. No.7. P.1683–1691.
- Juliano S.A. 1985b. The effects of body size on mating and reproduction in *Brachinus lateralis* (Coleoptera: Carabidae) // Ecological Entomology. Vol.10. P.271–280.
- Juliano S.A. 1986a. Food limitation of reproduction and survival for populations of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae) // Ecology. Vol.67. No.4. P.1036–1045.
- Juliano S.A. 1986b. Resistance to desiccation and starvation of two species of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae) from southeastern Arizona // Canadian Journal of Zoology. Vol.64. No.1. P.73–80.
- King J.L. 1919. Notes on the biology of the carabid genera *Brachynus*, *Galerita* and *Chlaenius* // Annals of the Entomological Society of America. Vol.12. P.382–387.
- Luff M.L. 1993. The Carabidae (Coleoptera) larvae of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomologica Scandinavica. Vol.27. 186 p.
- Makarov K.V., Matalin A.V. 2009. Ground-beetle communities in the Lake Elton region, southern Russia: a case study of a local fauna (Coleoptera: Carabidae) // Species and Communities in Extreme Environments. Festschrift towards the 75th Anniversary and a Laudatio in Honour of Academician Yuri Ivanovich Chernov. Sofia-Mosow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press. P.357–384.
- Matalin A.V., Makarov K.V. 2011. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches // ZooKeys. Special issue «Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies. Proceedings of the XIV European Carabidologists Meeting». Vol.100. P.223–254.
- Saska P., Honěk A. 2004. Development of the beetle parasitoids, *Brachinus explodens* and *B. crepitans* (Coleoptera: Carabidae) // Journal of Zoology. Vol.262. P.29–36.
- Saska P., Honěk A. 2005. Development of the ground-beetle parasitoids, *Brachinus explodens* and *B. crepitans* (Coleoptera: Carabidae): effect of temperature // Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting. DIAS Report. No.114. P.265–274.
- Saska P., Honěk A. 2008. Synchronization of a Coleopteran Parasitoid, *Brachinus* spp. (Coleoptera: Carabidae), and Its Host // Annals of the Entomological Society of America. Vol.101. No.3. P.533–538.
- Wallin H. 1987. Distribution, movements and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields. Reports of Plant Protection. Av.15. Dissertations. Swedish University Agricultural Sciences. Uppsala: SLU/Repro.25 + 109 p.
- Wautier V. 1963. La larve de *Brachinus* (*Brachinidius*) *nigricornis* Gebler, Coleoptera, Carabidae // Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon. T.32. P.13–20.
- Wautier V. 1964. Larves primaires de *Brachinus* (Coléoptères Carabiques) obtenues en élevage // Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon. T.33. P.350–362.
- Wickham H.F. 1893. Description of the early stages of several North American Coleoptera // Bulletin of Iowa University's Laboratories of Natural History. Vol.2. P.330–332.