

Жизненные формы и адаптивная радиация личинок жужелиц (Coleoptera: Carabidae) мировой фауны

Life forms and adaptive radiation of ground beetle larvae (Coleoptera: Carabidae) of the World fauna

И.Х. Шарова, К.В. Макаров
I.Kh. Sharova, K.V. Makarov

Московский педагогический государственный университет, кафедра зоологии и экологии, ул.Кибальчича, д. 6, корп. 5, Москва 129278, Россия. E-mail: sharova.inessa@gmail.com; kvmac@inbox.ru

Moscow State Pedagogical University, Department of Zoology & Ecology, Kibalchicha str. 6, build. 5, Moscow, 129278 Russia

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: личинки, жужелицы, морфологиф, жизненные формы, адаптации, спектры жизненных форм, параллелизм.

KEY WORDS: larvae, Carabidae, morphology, life forms, adaptations, life form spectra, parallelism.

РЕЗЮМЕ. Предложена иерархическая система жизненных форм личинок Carabidae мировой фауны на основе синтеза оригинальных и опубликованных данных по их морфологии, систематике и экологии. Новая система жизненных форм личинок Carabidae отличается от прежней [Шарова, 1981] введением дополнительных категорий. В систему включено 6 классов и 45 групп жизненных форм, характеризующихся комплексом морфологических и поведенческих адаптаций. На основе новой системы жизненных форм личинок Carabidae предложена гипотеза их адаптивной радиации от малоспециализированных зоофагов-стратобионтов. Приведены примеры параллельного возникновения жизненных форм.

SUMMARY. Hierarchical system of life forms of Carabid larvae was elaborated, which is based on the synthesis of original and published data on their morphology, systematics and ecology. This proposed system differs from the previous one [Sharova, 1981] by the inclusion of additional categories of life forms. The system incorporates 6 classes and 45 groups of life forms, which are characterized by the complex of morphological and behavioral adaptations. On the base of this updated system of Carabidae larvae life forms, the hypothesis of their adaptive radiation from low-specialized zoophages-stratobionts is proposed. Examples of parallel origin of the same life forms are given.

Введение

Жужелицы (Carabidae) — одно из самых крупных семейств жесткокрылых, насчитывающее около 40 тыс. видов мировой фауны. Представления о морфологии их личинок долгое время были откры-

тыми и сводились к описанию отдельных видов. Обобщение этих сведений стало возможным лишь с появлением первых сводок по морфологии и систематике личинок Carabidae [van Emden, 1942; Jeannel, 1941, 1942; Larsson, 1941]. В России первые определители личинок жужелиц были составлены Знойко [1929], Гиляровым, Шаровой [1954] и Шаровой [1958, 1964]. Накопленные сведения о личинках жужелиц позволили изучать их адаптивное многообразие. Впервые несколько морфо-экологических типов почвообитающих личинок жужелиц выделил М.С. Гиляров [1949]. Более подробная система жизненных форм личинок и имаго была разработана И.Х. Шаровой [1960, 1967, 1981].

Основой для создания почти любой системы жизненных форм служит анализ параллелизмов и конвергенций, позволяющий выделить адаптивные особенности строения организмов. В изучении жужелиц прогресс в этом направлении определяется как общим уровнем развития систематики (традиционно опирающейся на изучение имаго), так и накоплением данных о морфологическом разнообразии и особенностях образа жизни личинок. Благодаря ряду работ по морфологии и анатомии карабид, наряду с быстро расширяющимися исследованиями по кариологии и молекулярной биологии, представления о макросистематике жужелиц заметно изменились. Интенсивное изучение природы тропической зоны, в том числе пещер и древесного полога лесов, дали разнообразные и интересные материалы по экологии жужелиц и позволили изучить своеобразных, ранее мало или совсем не известных личинок триб Ozaenini, Agrini, Stenodactylini и др.

Другой важнейший источник данных при построении системы жизненных форм — развитие сравнительной морфологии, в первую очередь в функциональном аспекте. Исследования такого рода на материалах по личинкам жужелиц относительно редки. К

их числу можно отнести, помимо классического исследования Гиляровым [1949] локомоции почвообитающих личинок, работы по строению мандибул и их мускулатуры [Spence & Sutcliffe, 1982; Zetto Brandmayr et al., 1998], по механизмам охоты личинок-коллемболофагов [Altner & Bauer, 1982; Bauer, 1979, 1982, 1986; Bauer & Kredler, 1988], по изучению абразивного действия пищи на мандибулы [Arndt, Raabmann & Adis, 1996]. Понимание ряда аспектов адаптивной морфологии стало возможным благодаря появлению методов хетотаксии [Bousquet & Goulet, 1984], развитию концепции хетома и применению его элементов в качестве микромаркёров [Makarov, 1996; Макаров, 1998, 2002]. Последнее позволяет объективно сравнивать изменения макроморфологических структур, расширяет возможности выявления параллелизмов и увеличивает надёжность установления гомологий.

Актуальность создания новой системы определялась необходимостью обобщения интереснейших материалов по морфо-адаптациям ранее неизвестных личинок жуужелиц из разных регионов мира.

Материал и методы

Материалом для данного исследования послужила, в первую очередь, коллекция личинок жуужелиц, собранная авторами на кафедре зоологии и экологии МПГУ. Коллекция содержит более 30 тысяч экземпляров, относящихся к 6 подсемействам, 19 надтрибам и 29 трибам Carabidae.

В основе анализа лежат данные морфометрии, в значительной степени полученные и обработанные при построении первого варианта системы жизненных форм [Шарова, 1981]. Кроме того, были накоплены обширные сведения о закономерностях видоизменения хетома [Макаров, 1998, 2002], строении

локомоторного аппарата в связи со способом движения и особенностями субстрата [Zaitzev, 2007; неопубликованные данные], морфометрии отделов тела и придатков личинок. Морфометрические данные хранятся в таблицах MS Excel и Visual FoxPro, математическая обработка проводилась в программе PAST v.2.11. Кроме морфологического материала использовались многочисленные наблюдения за образом жизни личинок, сделанные в природе и при разведении жуужелиц в лаборатории.

Синтез данных по экологической морфологии личинок жуужелиц осуществлен на основе многочисленных публикаций отечественных и зарубежных карабидологов и личных работ авторов.

Результаты

Морфологическое обоснование системы жизненных форм личинок жуужелиц

В первой системе жизненных форм личинок жуужелиц, предложенной более 30 лет назад [Шарова, 1981], высшие единицы (классы) были выделены по типу питания. В дальнейшем были опубликованы результаты морфометрического изучения личинок жуужелиц [Zetto Brandmayr et al., 1998], подтвердившие адекватность морфологической трактовки признаков трофической специализации. Однако ясная морфологическая дизъюнкция в строении ротовых аппаратов отсутствует (Рис. 1), что, в частности, побудило Цетто Брандмайр [loc. cit.] отказаться от иерархического принципа построения системы (см. ниже). Однако, неоднозначность трактовки пропорций мандибул в значительной мере может быть компенсирована привлечением дополнительных признаков. Так, для личинок-зоофагов можно указать ещё ряд частных адаптивных черт, отсутствующих у миксофито-

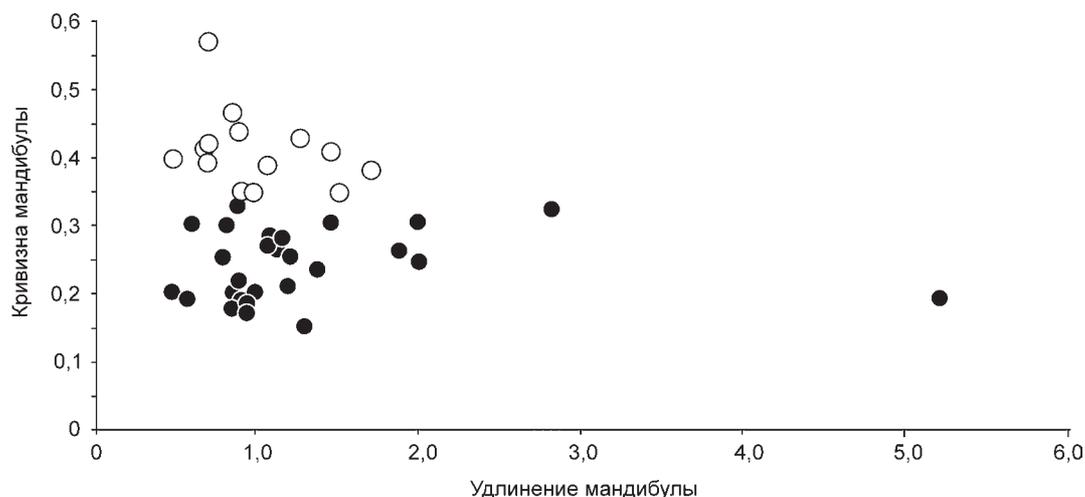


Рис. 1. Пропорции мандибул личинок жуужелиц; светлые кружки — виды-зоофаги, чёрные — виды-фитофаги [по Zetto Brandmayr et al., 1998].

Fig. 1. Ratio of the mandible length and curvature of carabid larvae: white circles — species-zoophages, black circles — species-phytophages [after Zetto Brandmayr et al., 1998].

фагов и фитофагов. В частности, для многих хищных форм характерно выступающее назале, образующее крупные парные зубцы. Они, с одной стороны, выполняют функцию механического разрушения покровов жертвы при сжимании мандибул, а с другой — несут на вершине сенсиллы, раздражение которых при контакте с жертвой вызывает рефлекторное быстрое захлопывание мандибул [Altner & Bauer, 1982]. Отсутствие у личинок жуžелиц настоящих дистантных хеморецепторов компенсируется удлинением и увеличением подвижности придатков, несущих сенсорные структуры, и возрастом размера самих сенсилл, что многократно увеличивает рецептируемый объём [Макаров, 1999] и позволяет охотиться на подвижную добычу. Для фитофагов характерно дистальное положение ретинакулума и/или расширенная, часто двузубчатая вершина мандибулы; обычно также возникновение разнообразных «тёрков» в лабио-максиллярном комплексе и др.

Второй уровень системы — подклассы — выделен по признакам, связанным с ярусом обитания и способом движения. В первую очередь это размер конечностей и пропорции их отделов, которые у личинок жуžелиц варьируют в широких пределах. Применение методов кластерного и ординационного анализа обнаруживает ряд более или менее отчётливых группировок, причём некоторые группы выделяются стабильно, независимо от использованного метода (Рис. 2). Это, во-первых, эпигеобион-

ты, обладающие укороченными проксимальными отделами и удлинёнными дистальными (лапка всегда длинее тазика) и геобионты, у которых дистальные отделы сильно укорочены (лапка в 4 и более раз короче тазика). Среди геобионтов почти всегда выделяется группа личинок, обитающих в вертикальных норах и обладающих относительно крупным бедром (в 7 и более раз длинее лапки) и очень короткой лапкой (в 10 и более раз короче тазика). Кроме этих групп, разделённых отчётливым гиатусом, статистическими методами выделяется ещё и обширная центральная группа, которая может распадаться на ряд кластеров в зависимости от использованных алгоритмов. На современном уровне изученности мы считаем невозможным точную дискриминацию этих разностей, поэтому сохраняем за всей группой трактовку стратобионтов с различным уровнем специализации.

Отдельного упоминания заслуживает адаптивная перестройка хетом конечностей. Эпигеобионты и мало специализированные стратобионты обладают относительно равномерным и гомогенным хетомом дистальных отделов конечностей. У специализированных стратобионтов происходит дифференциация хетомы и формирование более или менее отчётливых рядов шипообразных хет на вентральной поверхности голени и лапки, в меньшей степени — бедра. Геобионты также характеризуются дифференцированным хетомом ноги, но в этом случае опорные

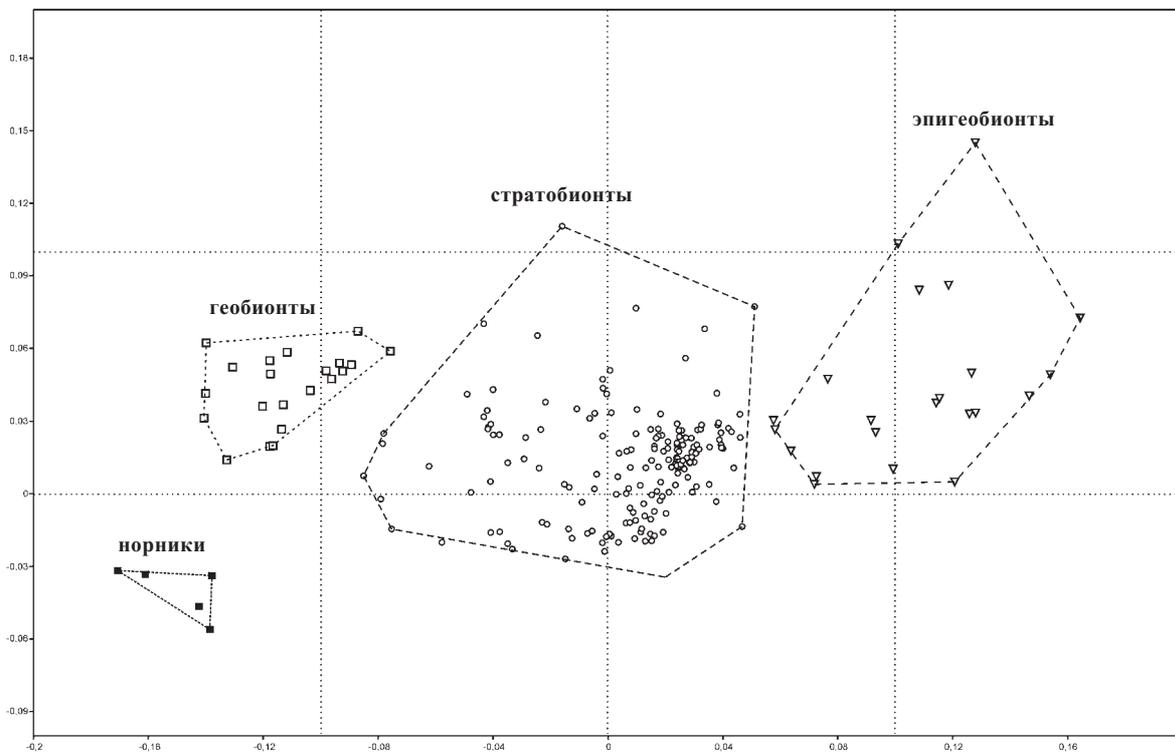


Рис. 2. Адаптивные типы личинок жуžелиц, выделенные по пропорциям отделов конечностей. Представлены результаты многомерного шкалирования (Эвклидова дистанция, данные по 232 видам, 7 промеров).

Fig. 2. Adaptive types of carabid larvae, established on the length proportions of leg joints: results of the multidimensional scaling (Euclidean distance) of the data on 282 species on 7 measurements.

шипообразные хеты мультиплицируются и концентрируются в дистальной части отделов ног, формируя своеобразные венцы. Высоко специализированным мультиплицированным хетомом конечностей обладают все личинки-псаммобионты.

Использование микромаркёров позволило оценить варианты преобразования головной капсулы в связи со способом движения и субстратом. Для эпигеобионтов характерна про- или гипогнатическая голова, формирующаяся благодаря разрастанию теменной области. Для личинок, прокладывающих ходы в плотном субстрате (гео-, ксило- и мицетобионтов) более характерен прогнатизм головы (реже — слабый гипергнатизм), связанный с увеличением затылочной области. Наконец, обычный у многих личинок жуужелиц гипергнатизм явно ассоциируется с образом жизни хищника-стратобионта, скрывающегося в субстрате.

Наконец, в предлагаемой системе жизненных форм личинок жуужелиц в качестве критериев низшего уровня (серий и групп) использованы особенности пигментации и микроморфологические характеристики, признаки хетомы склеритов и опорных структур, а также тонкое строение ротового и сенсорного [Giglio et al., 2003; Zetto Brandmayr et al., 1998, 2000] аппаратов.

Таким образом, уже сейчас мы можем составить обобщённую морфологическую характеристику личинок определённой группы в связи с их способом питания, охоты, движения в разных субстратах и т.п. Чтобы избежать многократного перечисления этих характеристик, в тексте мы пользуемся выражения-

ми типа «предпочитающие жить в подстилке» и т.п., подразумевая под этим, в первую очередь, набор морфологических черт, а не особенности поведения.

Как уже отмечалось, в настоящее время существует ещё одна классификация жизненных форм личинок жуужелиц, предложенная Т. Цетто Брандмайр [Zetto Brandmayr et al., 1998]. Это безранговая схема, включающая 11 равноправных морфоадаптивных типов, которые обозначаются и по трофической специализации, и по способу движения. Например, «поверхностный бегун» или «семяед». Такой подход представляется не очень удачным по двум причинам. Во-первых, используемые в классификации критерии явно неравноценны: трофическая специализация (особенно узкая) может сильно ограничивать выбор субстратов для обитания личинки и, тем самым, определяет целый спектр адаптивных черт. Напротив, локомоторные адаптации в относительно малой степени сказываются на ограничении разнообразия способов питания. Во-вторых, дальнейшее изучение биологии преимагинальных стадий приводит к быстрому увеличению числа морфотипов, что сделает безранговую систему неудобной в использовании.

Ниже предлагается система жизненных форм личинок жуужелиц, которая по аналогии с системой жизненных форм имаго [Шарова, 1981] — иерархическая. Сходство в названиях жизненных форм личинок и имаго не обозначают их морфологического подобия, т.к. однотипные приспособления (например, к лазанию по растениям, рытью почвы и пр.) проявляются у имаго и личинок независимо [Шаро-

Система жизненных форм личинок жуужелиц Мировой фауны*

I. Класс Зоофаги

1. Подкласс Фитобионты

A. Серия Эпифитобионты дендробионты

Эпифитобионты дендробионты камподоэвидные (типа *Agra*)

Эпифитобионты дендробионты гусеницевидные (типа *Parena*)

B. Серия Интрафитобионты

Интрафитобионты гемикриптобионты скважники (типа *Dromius*)

Интрафитобионты гемикриптобионты трещинные (типа *Pogonoglossus*)

Интрафитобионты криптобионты скважники (типа *Tachyta*)

C. Серия Хортобионты

Хортобионты тигмобионты (типа *Askalaphium*)

2. Подкласс Эпигеобионты

A. Серия Гемикриптобионты

Гемикриптобионты поверхностные (типа *Drypta*)

Гемикриптобионты поверхностно-подстилочные (типа *Nebria*)

Подгруппа Коллемболофаги

Гемикриптобионты поверхностно-почвенные (типа *Cychnus*)

3. Подкласс Стратобионты

A. Серия Гемикриптобионты

Гемикриптобионты поверхностно-подстилочные (типа *Chlaenius*)

Подгруппа Малакофаги

Подгруппа Амфибиофаги

Гемикриптобионты прибрежные (типа *Elaphrus*)

* Без указания ранга приведены группы жизненных форм

Гемикриптобионты подстилочные (типа *Platynus*)

Подгруппа Малакофаги

Гемикриптобионты подстильно-почвенные (типа *Pterostchus*)

Подгруппа Люмбрикофаги

В. Серия Крптобионты

Крптобионты подстилочные (типа *Synuchus*)

Крптобионты почвенно-трещинные (типа *Siagona*)

Крптобионты ботробионты (типа *Taphoxenus*)

Крптобионты троглобионты (типа *Duvalius*)

Подгруппа Вторичные афаги (типа *Aphaenops*)

4. Подкласс Стратогеобионты

А. Серия Гемикрптобионты

Гемикрптобионты скважники (типа *Dyschirius*)

Гемикрптобионты роющие с опорными урогомфами (типа *Carabus*)

Гемикрптобионты роющие с чувствующими урогомфами (типа *Brosicus*)

Гемикрптобионты роющие псаммофилы (типа *Anthia*)

В. Серия Крптобионты

Крптобионты роющие прибрежные (типа *Omophron*)

5. Подкласс Геобионты

А. Серия Гемикрптобионты

Гемикрптобионты почвенно-трещинные (типа *Parallelomorphicus*)

В. Серия Крптобионты

Крптобионты скважники (типа *Trechus*)

Крптобионты роющие с уплощенными урогомфами (типа *Clivina*)

Крптобионты роющие псаммофилы (типа *Scallophorites*)

6. Подкласс Ксилобионты

А. Серия Крптобионты

Крптобионты роющие (типа *Morion*)

7. Подкласс Норники-засадники

А. Серия Гемикрптобионты

Норники гемикрптобионты дендробионты (типа *Collyris*)

Норники гемикрптобионты геобионты (типа *Cicindela*)

Норники гемикрптобионты инквилины (типа *Graphipterus*)

В. Серия Крптобионты-инквилины

Норники крптобинты инквилины-термитофаги (типа *Orthogonius*)

Норники крптобинты инквилины-мирмекофаги (типа *Pseudomorpha*)

II. Класс Симфилы

1. Подкласс Геобионты

А. Серия Гемикрптобионты

Гемикрптобионты инквилины (типа *Pachyteles*)

В. Серия Крптобионты

Крптобионты мутуалисты (типа *Paussus*)

III. Класс Эктопаразитоидаы

А. Серия Крптобионты

Крптобионты паразитоиды куколок почвенных насекомых (типа *Brachinus*)

Крптобионты паразитоиды-оофаги (типа *Loxandrus*)

IV. Класс Миксофитофаги

1. Подкласс Стратобионты

А. Серия Гемикрптобионты

Гемикрптобионты бегающе-зарывающиеся (типа *Bradycellus*)

В. Серия Крптобионты

Крптобионты зарывающиеся (типа *Stenolophus*)

2. Подкласс Стратогеобионты

А. Серия Гемикрптобионты

Гемикрптобионты бегающе-роющие (типа *Curtonotus*)

3. Подкласс Геобионты

А. Серия Крптобионты

Крптобионты роющие почвенные (типа *Harpalus*)

Крптобионты роющие псаммофилы (типа *Harpalodema*)

V. Класс Фитофаги

1. Подкласс Стратогеобионты

А. Серия Гемикриптобионты

Гемикриптобионты бегуще-роющие забродные (типа *Zabrus*)

В. Серия Криптобионты

Криптобионты роющие офоноидные (типа *Ophonus*)

2. Подкласс Геобионты

А. Серия Криптобионты

Криптобионты роющие дитомоидные (типа *Ditomus*)

VI. Класс Мицетофаги

1. Подкласс Мицетобионты

Криптобионты мицетобионты (типа *Mormolyce*)

ва, 2002]. Накопленные данные по морфологии личинок потребовали внести ряд изменения по сравнению с предыдущими вариантами системы [Шарова, 1981, Sharova, 2008]: был добавлен ещё один уровень классификации — подгруппа — для личинок, специфические черты которых обусловлены узкой трофической специализацией. Соответственно, изменилась композиция системы, в частности упразднён класс «афаги», поскольку он включал короткоживущие стадии с нормально развитыми ротовым и локомоторным аппаратом, выполнявшие функцию отыскания хозяина или подходящего для окуливания места. Кроме того, добавлено значительное количество групп и серий.

Обзор системы жизненных форм жуелиц

I. Класс Зоофаги

Класс Зоофаги — хищные личинки жуелиц с острыми, удлинёнными мандибулами и хорошо развитыми органами чувств. Форма тела чаще всего камподеовидная. Личинки-зоофаги многообразны по адаптивным признакам в зависимости от трофической специализации, яруса обитания, типа движения и образа жизни.

I.1. Подкласс Фитобионты

Это хищные личинки жуелиц, обитающие в растительном ярусе. У типичных форм бегательные лапательные ноги с зубренными коготками и нередко с пульвиллами. У мелких подкорных обитателей ноги бегательные.

I.1.A. Серия Эпифитобионты дендробионты

К эпифитобионтам бегуще-лазательным относятся личинки жуелиц — обитатели влажных тропических и субтропических лесов, охотящиеся в кронах деревьев (трибы *Agrini*, *Calleidini*, *Catascopini*, частично *Lebiini*).

Эпифитобионты дендробионты камподеовидные (типа *Agra*)

ЛИТЕРАТУРА. Arndt, Kirmse & Erwin, 2001.

Камподеовидные личинки *Agra* Fabricius, 1801 (Рис. 3) обладают хорошо развитыми глазами, лапательными ногами с зубренными коготками и пульвиллами. Хорошо развит X сегмент, с выворачивающимся анальным придатком и крючьями. Урогомфы длинные, часто ложночленистые, антенны относительно короткие.

Эпифитобионты дендробионты гусеницевидные (типа *Parena*)

ЛИТЕРАТУРА. Habu, 1981; Habu & Sadanga, 1967; Hondo, 1984; Hondo & Morimoto, 1997.

Личинки *Parena* Motschulsky, 1859 имеют гусеницеобразное тело с длинными щетинками на тергитах и плевритах, бегательные ноги средней длины и склеротизованные урогомфы. Известно, что они питаются гусеницами, живущими в паутинных гнёздах [Hondo, 1984].

I.1.B. Серия Интрафитобионты

Интрафитобионты — личинки, обитающие под корой и в трещинах коры деревьев. Среди них выделяются несколько групп.

Интрафитобионты гемикриптобионты

скважники (типа *Dromius*)

МАТЕРИАЛ. *Dromius* Bonelli, 1810 — 2 spp.; *Paradromius* Fowler, 1887 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt, 1989; Casale, Giachino & Pantaleoni, 1996; Gardner, 1936; Luff, 1993; Mahar, Stehr & Simmons, 1983; van Emden, 1942; Zhou & Goyer, 1993.

Кортициколы-скважники (Рис. 4) — узкотелые, с короткими урогомфами, зубренными коготками и слабо склеротизованными покровами.

Интрафитобионты гемикриптобионты

трещинные (типа *Pogonoglossus*)

ЛИТЕРАТУРА. Moore, 1998.

Личинки *Pogonoglossus* Chaudoir, 1862 обладают сильно уплощённым телом и длинными урогомфами. Гемикриптобионты, с умеренно пигментированными покровами и развитыми глазами, что свидетельствует об их возможности перемещаться не только по трещинам, но и по поверхности коры.

Интрафитобионты криптобионты скважники

(типа *Tachyta*)

МАТЕРИАЛ. *Tachyta* Kirby, 1837 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt, 1989; Grebennikov, Maddison, 2000; Luff, 1993; van Emden, 1942; Шарова, 1958, 1964.

Обитающие под корой и в трухлявой древесине мелкие специализированные виды (*Tachyta*, *Porotachys* Netolitzky, 1914). Депигментированные камподеовидные личинки с редуцированными глазами, бегательными ногами и чувствующими урогомфами.

I.1.C. Серия Хортобионты

Хортобионты тигмобионты (типа *Askalaphium*)

ЛИТЕРАТУРА. Erwin & Medina, 2003; Erwin & White, 2012.

Хищные личинки с сильно уплощённым телом и своеобразными ногами, обитающие в пазухах листьев крупных приводных злаков. Необычная хетотаксия дистальных отделов ног *Askalaphium* Liebke, 1938 обеспечивает движение в целевидных полостях. Личинки *Leptotracheus* Latreille, 1829 — другого рода трибы *Stenodactylini* — менее специализированы и обладают нормальным хетомом ноги. Сходные с *Leptotracheus* адаптации обнаруживаются и у личинки *Demetrius* Bonelli, 1810.

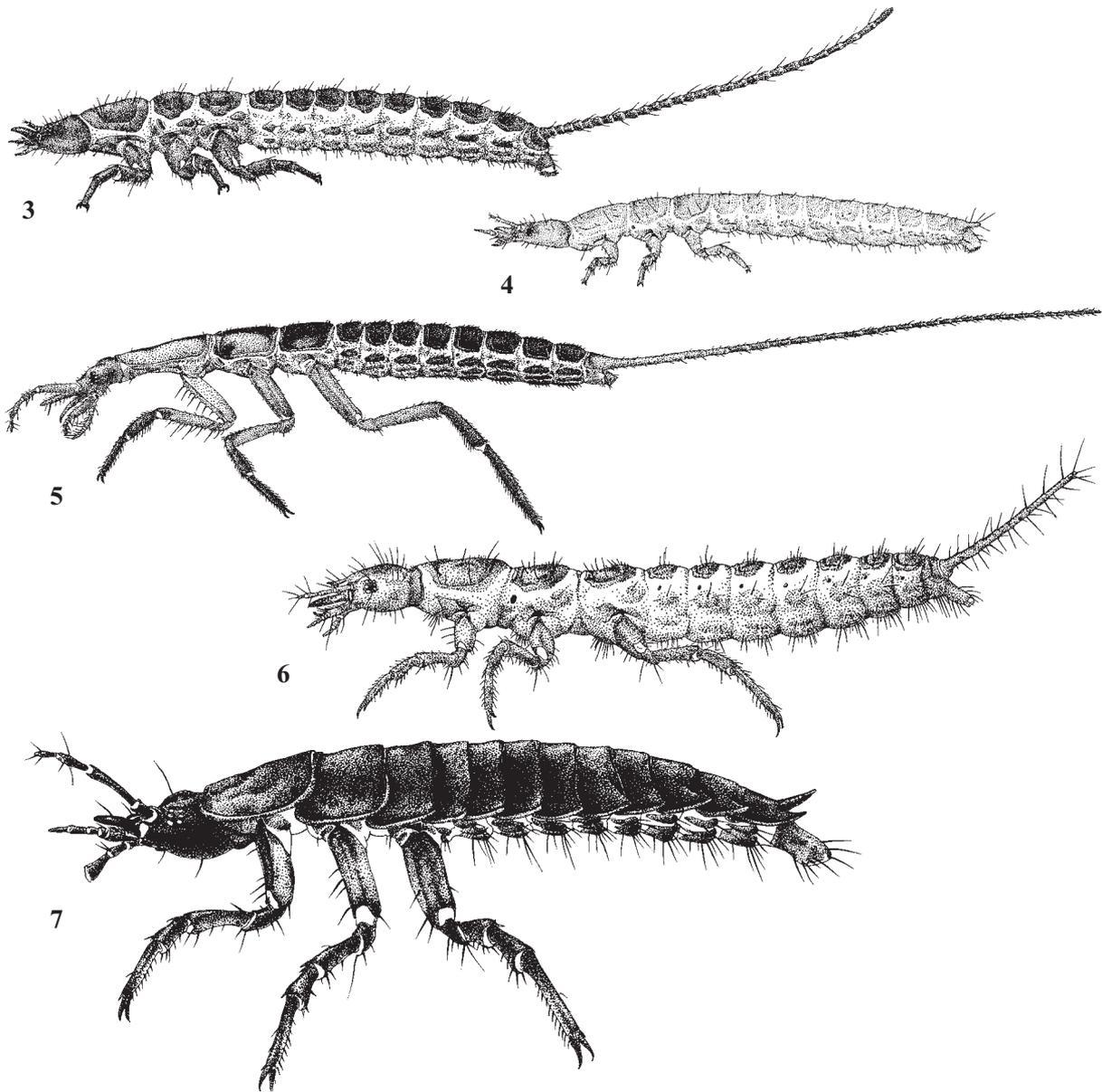


Рис. 3–7. Габитус личинок-зоофагов: 3 — эпифитобионт (*Agra* sp., реконструировано по Arndt et al., 2001); 4 — интрафитобионт (*Dromius* sp.); 5–7 — эпигеобионты (5 — *Galerita* sp.; 6 — *Nebria livida* (Linnaeus, 1758); 7 — *Cychropsis* sp.).

Figs 3–7. Habitus of zoophagous larvae: 3 — epiphytobiont (*Agra* sp., reconstruction after Arndt et al., 2001); 4 — intraphytobiont (*Dromius* sp.); 5–7 — epigeobionts (5 — *Galerita* sp.; 6 — *Nebria livida* (Linnaeus, 1758); 7 — *Cychropsis* sp.).

1.2. Подкласс Эпигеобионты

Личинки-эпигеобионты охотятся на поверхности почвы. У них длинные бегательные ноги, склеротизованные пигментированные покровы, хорошо развиты глаза и антенны. Подкласс подразделяется на группы с разным адаптивным обликом и образом жизни.

1.2.А. Серия Гемикриптобионты

Гемикриптобионты поверхностные (типа *Drypta*)

МАТЕРИАЛ. *Drypta* Latreille, 1796 — 2 spp., *Galerita* Fabricius, 1801 — 2 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt & Drechsel, 1998; Habu & Sadanaga, 1965; Kasahara & Miyano, 1997; Kirk, 1980; van Emden, 1942.

Камподеовидные личинки (трибы *Dryptini* и *Galeritini*) с очень длинными чувствующими, ложночленистыми

урогомфами и длинными ногами (Рис. 5). Обитают преимущественно в тропических и субтропических лесах и по берегам рек, охотятся за подвижной добычей.

Гемикриптобионты поверхностно-подстилочные (типа *Nebria*)

МАТЕРИАЛ. *Loricera* Latreille, 1802 — 1 sp., *Leistus* Frölich, 1799 — 5 spp., *Nebria* Latreille, 1802 — 11 spp., *Notiophilus* Dumeril, 1806 — 7 spp., *Chlaenius* (*Chlaenites* Motschulsky, 1860) — 1 sp.; *Callistus* Bonelli, 1810 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Bauer & Kredler, 1988; Bauer, 1979, 1982, 1986; Bousquet & Smetana, 1991. Hürka, 1966; Bousquet, 1987; Davies, 1963; Giachino, 1984; Luft, 1972, 1976, 1978, 1993; Spence & Sutcliffe, 1982; Šustek, 1993; Zetto Brandmayr et al, 1998, 2000; Макарова, Макаров, 1996

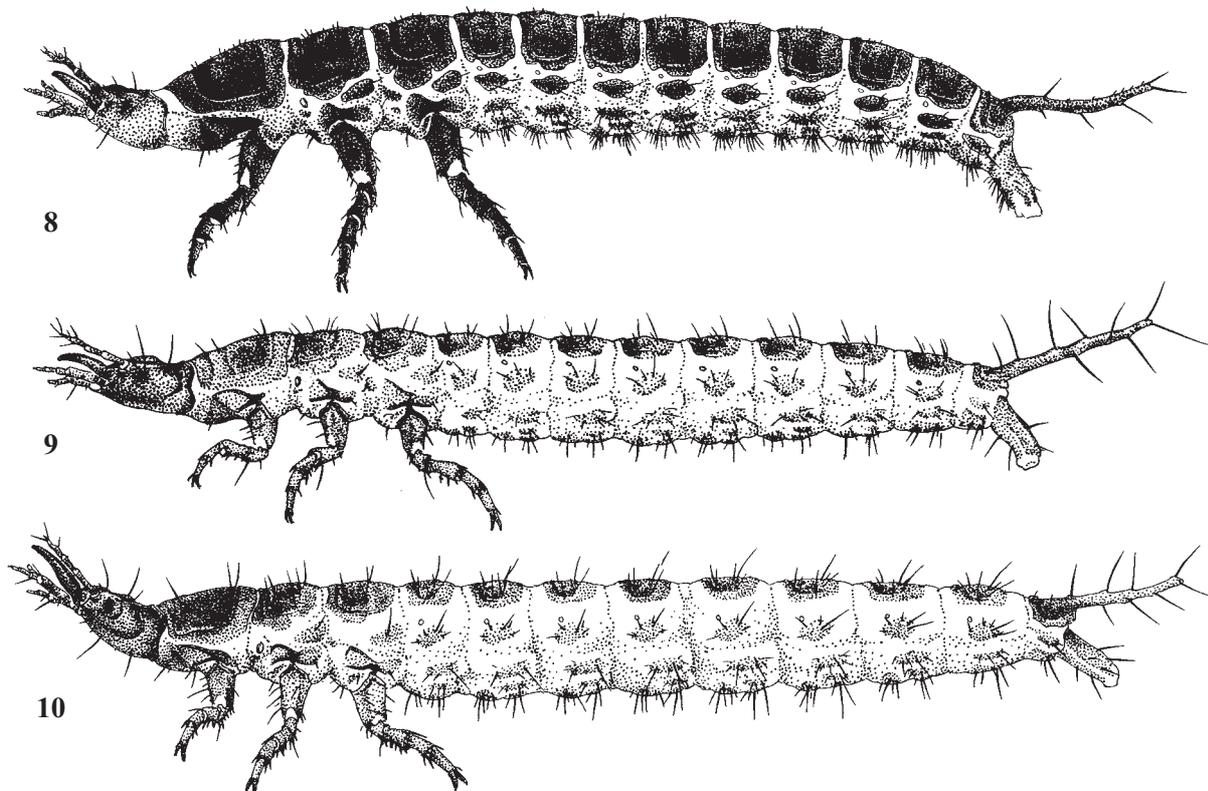


Рис. 8–10. Габитус личинок-зоофагов: 8 — гемикриптобионт поверхностно-подстилочный (*Chlaenius circumductus* Motschulsky, 1862); 9 — гемикриптобионт подстилочный (*Eucolpodes japonicum* (Motschulsky, 1860)); 10 — гемикриптобионт подстильно-почвенный (*Pterostichus leptis* Bates, 1883).

Figs 8–10. Habitus of zoophagous larvae: 8 — hemicyptobiont surface-litter (*Chlaenius circumductus* Motschulsky, 1862); 9 — hemicyptobiont surface (*Eucolpodes japonicum* (Motschulsky, 1860)); 10 — hemicyptobiont litter-soil (*Pterostichus leptis* Bates, 1883).

Приспособлены к хищничеству и движению на поверхности почвы, в подстилке и речных наносах, живут преимущественно во влажных местах. К этой группе относятся многие Nebriini, Notiophilini, Loricerini, некоторые представители Callistini и Lebiini. У них стройное тело, удлинённые бегательные ноги, длинные чувствующие уругомфы (Рис. 6). Окраска нередко контрастная — чёрная, с красными или жёлтыми пятнами. У многих видов длинные антенны и хорошо развитые глаза.

Внутри группы отчётливо выделяется подгруппа, специализированная к коллемболофагии. Коллемболофаги включают личинок из разных триб (Nebriini, Notiophilini, Loricerini), обладающих подвижной головой с узкой шеей, гипертрофированными зубцами назале (*Leistus* и *Notiophilus*) или видоизменённой максиллой (*Loricera*), что позволяет схватывать очень подвижную добычу (Bauer, 1982, 1984, 1988).

Гемикриптобионты поверхностно-почвенные (типа *Cychrus*)

МАТЕРИАЛ. *Cychrus* Fabricius, 1794 — 4 spp., *Cychropsis* Boileau, 1901 — 1 sp., *Carabus* (*Platycarabus* Morawitz, 1886) — 2 spp., *C. (Deroplectes* Reitter, 1895) — 2 spp., *C. (Coptolabrus* Solier, 1848) — 2 spp., *C. (Damaster* Kollar, 1836) — 2 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt, Mossakowski & Prüser, 1994; Busato, 2009; Casale & Vigna Taglianti, 1991; Cekalovic, 1981; Fradois, 1946; Kim & Park, 1999; Luff, 1969, 1993; Prüser & Arndt, 1995; van Emden, 1942; Макаров, 1987; Михайлов, 1977, 1978.

Цихроидные личинки (триба Cychrini, подроды *Platycarabus*, *Deroplectes*, *Coptolabrus* и *Damaster* из рода

Carabus) с уплощенным телом, широкими тергитами и короткими жесткими уругомфами (Рис. 7). Охотятся на поверхности почвы и часто приспособлены к питанию брюхоногими моллюсками.

1.3. Подкласс Стратобионты

Обитатели подстилки, верхнего слоя почвы, а также почвенных скважин, нор, пещер. Ноги, в отличие от эпигеобионтов, короче, однако дистальные отделы едва укорочены по сравнению с проксимальными. Среди стратобионтов (Рис. 8–11) различают две серии групп жизненных форм: с полускрытым (гемикриптобионты) и со скрытым (криптобионты) образом жизни.

1.3.А. Серия Гемикриптобионты

Личинки-гемикриптобионты охотятся на поверхности почвы и в подстилке. У них склеротизованные умеренно пигментированные покровы, хорошо развитые глаза, уругомфы чувствующие. Серия включает несколько групп, различающихся по адаптациям к обитанию в разных ярусах почвы.

Гемикриптобионты поверхностно-подстилочные (типа *Chlaenius*)

МАТЕРИАЛ. *Epomis* Bonelli, 1810 — 1 sp.; *Chlaenius* (s.str.) — 3 spp., *Panagaeus* Latreille, 1802 — 2 spp., *Tefflus* Leach, 1819 — 1 sp., *Pelophilus* Dejean, 1826 — 1 sp., *Odacantha* Paykull, 1798 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Andersen, 1970; Brandmayr, Bonaca & Zetto Brandmayr, 2010; Elron, Shlagman & Gasith, 2007; Habu & Sadanaga, 1963; Kobayashi, Kudagamage & Nugaliyadde, 1995; Lieb-

berr, 1983; Luff, 1993; Moore, 1962, 1971; Wizen & Gasith, 2011; Макарова, 2005.

Приспособлены к хищничеству и движению на поверхности почвы и в подстилке. К ним относятся многие представители Licinini, Panagaeni, Chlaeniini, часть Platynini, Lebiini и Odacanthini. Габитуально сходны с аналогичной группой эпигеобионтов (стройное тело, контрастная окраска, бегательные ноги, длинные антенны и урогомфы), но обладают существенно более короткими ногами (лапка в 1.5–2.0 раза короче тазика). Среди них отчётливо выделяются подгруппы, специализированные к относительно узкому кругу жертв: малакофаги и амфибиофаги.

Малакофаги представлены рядом родов трибы Panagaeni, для которых характерны узкая короткая голова и сильно зубчатый режущий край мандибул.

Подгруппа амфибиофаги представлена личинками рода *Eromis* [Wizen & Gasith, 2011] и, как минимум, ещё одним родом трибы Callistini (Moore, 1971). Это личинки с слабо-видными мандибулами и ретинакулом, позволяющими им удерживаться на коже молодых амфибий.

Гемикриптобионты прибрежные (типа *Elaphrus*)

МАТЕРИАЛ. *Elaphrus* Fabricius, 1775 — 7 spp., *Blethisa* Bonelli, 1810 — 2 spp., *Chlaenius* (*Chlaeniellus* Reitter, 1908) — 6 spp., *C.* (*Agostenus* Fischer von Waldheim, 1829) — 2 spp., *C.* (*Pelasmus* Fischer von Waldheim, 1829) — 1 sp., *Dinodes* Bonelli, 1810 — 2 spp., *Oodes* Bonelli, 1810 — 2 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Goulet, 1983; Habu & Sadanaga, 1963, 1965, 1971; Hürka, 1966; Lindroth, 1954; Luff, 1976, 1993; Макарова, 2001.

Включает представителей триб Elaphrini, Oodini и, частью, Chlaeniini. Обитают преимущественно на рыхлых почвах или во влажных биотопах. Покровы склеротизированы, окраска дорсальных склеритов чёрная (Рис. 8), нередко с жёлтыми пятнами.

Гемикриптобионты подстилочные (типа *Platynus*)

МАТЕРИАЛ. *Trachypachus* Motschulsky, 1845 — 1 sp., *Diacheila* Motschulsky, 1844 — 2 spp., *Asaphidion* Gozis, 1886 — 1 sp., *Bembidion* Latreille, 1802 — 11 spp., *Pogonus* Dejean, 1821 — 4 spp., *Cardiaderus* Dejean, 1828 — 1 sp., *Patrobis* Dejean, 1821 — 2 spp., *Diplois* Motschulsky, 1850 — 2 spp., *Deltomerus* Motschulsky, 1850 — 3 spp., *Platynus* Bonelli, 1810 — 1 sp., *Anchomenus* Bonelli, 1810 — 1 sp., *Agonum* Bonelli, 1810 — 12 spp., *Oxytelus* Chaudoir, 1843 — 1 sp., *Platyderus* Stephens, 1827 — 1 sp., *Olisthopus* Dejean, 1828 — 1 sp., *Calathus* (s.str.) Bonelli, 1810 — 2 spp., *Diplocheila* Brülle, 1834 — 1 sp., *Licinus* Latreille, 1802 — 3 spp., *Badister* Clairville, 1806 — 2 spp., *Synthomus* Hope, 1838 — 2 spp., *Microlestes* Schmidt-Gobel, 1846 — 2 spp., *Cymindis* Latreille, 1806 — 9 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Andersen, 1966; Arndt, 1989, 1991; Arndt & Beutel, 1995; Bousquet, 1985; Bousquet & Grebennikov, 1999; Grebennikov & Bousquet, 2002; Habu & Sadanaga, 1963, 1965; Houston & Luff, 1975; Hürka, 1969, 1972, 1986; Hürka & Smrž, 1981; Lindroth, 1954, 1960; Luff, 1985, 1993; Moore, 1962; Zamotajlov, 1994.

Личинки этой группы обитают в подстилке, реже охотятся на поверхности почвы. К ним относятся часть личинок из триб Bembidiini, Pogonini, Patrobini, Platynini, некоторые Sphodrini и Pterostichini. Окраска головы, грудных и брюшных тергитов бурая; тергиты неполностью закрывают дорсальную поверхность тела; склеротизация тела слабее, чем у личинок предыдущей группы. Ноги и урогомфы более короткие (Рис. 9).

Подгруппа специализированных малакофагов включает роды трибы Licinini, обладающие характерной узкой короткой головой с редуцированной затылочной областью и сильно зубчатыми мандибулами.

Гемикриптобионты подстилично-почвенные (типа *Pterostichus*)

МАТЕРИАЛ. *Poecilus* Bonelli, 1810 — 12 spp., *Pterostichus* Bonelli, 1810 — 52 spp., *Abax* Bonelli, 1810 — 3 spp., *Molops* Bonelli, 1810 — 1 sp., *Lindrothius* Kurnakov, 1961 — 2 spp.,

Thermoscelis Putzeys, 1873 — 1 sp., *Masoreus* Dejean, 1821 — 1 sp., *Corsyra* Dejean, 1825 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt, 1989; Arndt & Hürka, 1990, 1992; Bousquet, 1984, 1985; Cárdenas, Heras la & Bach, 1992; Cerruti, 1941; Desender & Panne, 1983; Habu & Sadanaga, 1961, 1963, 1965, 1969, 1971; Hürka, 1958, 2002; Kúrka, 1971; Leonardi, 1969; Luff, 1993; Raynaud, 1976; Thompson, 1979; Valdés, 2002; Witzke, 1974; Zetto Brandmayr & Marano, 1993, 1996; Бринёв, 2001.

К этой группе относятся многие Pterostichini (*Pterostichus*, *Abax*, *Molops*), некоторые Sphodrini (*Lindrothius*, *Thermoscelis*) и Masoreini. Они охотятся в подстилке и способны к зарыванию в почву. У личинок этой группы бегательные ноги крепкого сложения с опорными щетинками; склеротизованная голова и грудные тергиты; пигментация тергитов брюшка ослаблена. Придатки головы укорочены, урогомфы чувствующие, средней длины (Рис. 10). Личинки этой группы проникают в почву, раздвигая частицы почвы головой и отгребая их ногами, или используют естественные скважины.

В пределах группы отчётливо выделяются личинки, приспособленные к питанию дождевыми червями (подгруппа люмбрикофаги) и обладающие очень длинными мандибулами с узким и длинным ретинакулом, часто отогнутым дорсально (*Steropus*, *Abax*).

1.3.В. Серия Криптобионты

Личинки со скрытым образом жизни, обитающие в подстилке и в почве. У них депигментированные покровы; склеротизована только голова и переднеспинка, а остальные тергиты мягкие бледно-жёлтые. Глаза частично или полностью редуцированы.

Криптобионты подстилочные (типа *Synuchus*)

МАТЕРИАЛ. *Synuchus* Gyllenhal, 1810 — 3 spp., *Aphaonus* Reitter, 1887 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Brinev, 1999; Habu & Sadanaga, 1965; Lindroth, 1956; Luff, 1993; Шарова, 1964.

Личинки слабо пигментированные, с удлинённой головной капсулой, узким телом и довольно короткими ногами без выраженных адаптаций к рытью (Рис. 11).

Криптобионты почвенно-трещинные (типа *Siagona*)

ЛИТЕРАТУРА. Erwin, 1978; Grebennikov, 1999; Moore, 1972; Zetto Brandmayr et al., 2007.

Камподеовидные уплощённые личинки *Siagona* Latreille, 1804 с гибкими покровами и слабой пигментацией. У них отсутствуют глаза и развиты длинные чувствующие ложночленистые урогомфы, 4-й членик антенны удлинён, с ложной сегментацией. Личинки *Enceladus* Bonelli, 1813, обитающие в трещинах разрушающейся древесины, значительно менее специализированы и сходны с гемикриптобионтами подстилично-почвенными.

Криптобионты ботриобионты (типа *Taphoxenus*)

МАТЕРИАЛ. *Taphoxenus* Motschulsky, 1850 — 2 spp., *Eremosphodrus* Semenov, 1909 — 1 sp., *Pseudotaphoxenus* Schaufuss, 1865 — 2 spp., *Laemostenus* Bonelli, 1810 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Boldori, 1934, 1935; Ghidini, 1931; Jeannel, 1941; Верещагина, Макаров, 1986; Макаров, Коваль, 1995; Шарова, 1958, 1964.

Специализированные личинки — обитатели нор грызунов в степных и пустынных ландшафтах. К этой группе относятся многочисленные крупные Sphodrini из родов *Laemostenus*, *Taphoxenus*, *Sphodrus* Clairville, 1806. Личинки почти слепые, малоподвижные. Для *Taphoxenus* отмечено зимнее размножение и развитие личинок в норах грызунов в период зимней спячки последних.

Криптобионты троглобионты (типа *Duvalius*)

МАТЕРИАЛ. *Duvalius* Delarouzee, 1859 — 2 spp., *Jeannelius* Kurnakov, 1959 — 1 sp., *Allegettia* Jeannel, 1928 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Boldori, 1958; Bourne, 1975; Cabidoche, 1963, 1965; Casale & Marcia, 2007; Casale et al., 2010; Deleurance & Deleurance, 1964; Dudich, 1923; Ghidini, 1932; Giachino, 1981; Glaçon-Deleurance, 1960; Jeannel, 1920, 1926, 1941; Leonardi, 1966; May, 1963; Strouhal, 1949; Vigna Taglianti, 1967; Макаров, Коваль, 2003.

Группа включает большинство Trechini, а также некоторых Pterostichini (*Speomolops* Patrizi, 1955). Это крайне специализированные личинки, которые обитают в пещерах и характеризуются депигментированными покровами, нередко — гиперхетозом тела и довольно длинными ногами.

Подгруппа Вторичные афаги (типа *Aphaenops*)

У пещерных жуликов рода *Aphaenops* Bonvouloir, 1862 наблюдается живорождение личинки последнего возраста, которая не питается и вскоре окукливается. Морфологические адаптации этих личинок не отличаются от остальных троглобионтов, однако личинки *Aphaenops* не питаются и лишь ищут место куколочной камеры.

1.4. Подкласс Стратогеобионты

Обширная и разнообразная группа, объединяющая личинок с адаптациями как к прокладыванию ходов, так и к движению по полостям в почве. Большинство личинок этой группы — гемикриптобионты, нередко обладающие специализацией к движению в разных субстратах.

1.4.А. Серия Гемикриптобионты

Гемикриптобионты скважники (типа *Dyschirius*)

МАТЕРИАЛ. *Dyschirius* Bonelli, 1810 — 2 spp., *Dyschiriodes* Jeannel, 1941 — 5 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Bousquet, 1988; Luff, 1978, 1993.

Мелкие почвенные личинки трибы *Dyschiriini*, обитающие преимущественно по берегам водоемов и на рыхлых почвах. Тело цилиндрическое со склеротизированными пигментированными покровами, урогомфы редуцированы, короче X сегмента, ноги короткие, бегательные. При движении используют естественную скважность почвы.

Гемикриптобионты роющие с опорными урогомфами (типа *Carabus*)

МАТЕРИАЛ. *Calosoma* Weber, 1801 — 9 spp., *Callisthenes* Fischer von Waldheim, 1820 — 8 spp., *Carabophanus* Kolbe, 1895 — 1 sp., *Carabus* Linnaeus, 1758 — 181 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt, 1985; Arndt & Hürka, 1992; Bengtsson, 1927; Burgess, 1911; Busato & Casale, 2004; Habu & Sadanaga, 1965; Hürka, 1966; Luff, 1969, 1993; Moore, 1966; Rouge-mont, 1983; Schawaller, 1992; Sturani, 1962; Макаров, 1987, 1998, 1999, 2002; Макаров, Егоров, 1986; Михайлов, 1978; Шарова, 1957; Шилленков, Берлов, 1987; Яблоков-Хнзорян, 1962.

Личинки большинства *Carabini* с короткими массивными урогомфами, несущими 1–2 зубца (Рис. 13). Они характеризуются большим диапазоном ярусов обитания: бегают по поверхности почвы, зарываются в подстилку и в верхний слой почвы. У них темная окраска, олигохетоз, покровы сильно склеротизованы, тело почти цилиндрическое, хорошо развиты склериты брюшка. Их адаптации к рытью М.С. Гиляров [1949] сравнивал с таковыми у проволочников родов *Elater* Linnaeus, 1758 и *Selatosomus* Stephens, 1830, имеющих также крупные урогомфы. Они роют почву головой, отгребая ногами, а задний конец тела фиксируют урогомфами и X сегментом. Многие из них проявляют трофическую специализацию. Так, личинки *Calosoma* поедают в основном гусениц чешуекрылых, а *Carabus* — олигохет или моллюсков. В пределах трибы наблюдается широкий спектр адаптаций личинок — от близких к геобионтам до эпигеобионтам. Различные варианты жизненных форм личинок *Carabus* описаны ранее [Hürka, 1966; Макаров, 1985].

Гемикриптобионты роющие с чувствующими урогомфами (типа *Brosicus*)

МАТЕРИАЛ. *Brosicus* Panzer, 1813 — 4 spp., *Craspedonotus* Schaum, 1863 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Habu & Sadanaga, 1965; Luff, 1993; Moore, 1962; Шарова, Макаров, 1983.

К ним относятся мало специализированные личинки из трибы *Brosicini*, сохраняющие типичную для бегающих личинок камподеовидную форму тела с чувствующими урогомфами средней длины и бегательно-роющими ногами (Рис. 14). Зарываются в почву с помощью головы и ног, нередко подкарауливают добычу из своего укрытия. Глаза хорошо развиты. Встречаются на рыхлых почвах, в том числе — на пропашных землях.

Гемикриптобионты роющие псаммофилы (типа *Anthia*)

МАТЕРИАЛ. *Anthia* Weber, 1801 — 2 spp., *Miscodera* Eschscholtz, 1830 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Andersen, 1970; Arndt & Paarmann, 1999; Bousquet, 1986; Harris, 1978; Luff, 1993; Paarmann, 1979.

Специализированная группа роющих личинок триб *Anthiini*, *Helluonini*, некоторых *Brosicini* (*Brullea* Castelnau, 1867). Адаптации к рытью выражены у них в наличии опорных урогомф и эпиплевритов с множеством жестких щетинок, направленных назад, что обеспечивает поступательное движение в рыхлом субстрате. Окраска личинок часто двуцветная, хорошо развиты глаза. Их облик свидетельствует о возможности охотиться на поверхности песка и способности зарываться в почву. Набор этих черт проявляется в разной степени: личинки *Miscodera* (*Brosicini*) и *Termophilum* Basilewsky, 1950 (*Anthiini*) относительно слабо специализированы, а, соответственно, *Brullea* и *Anthia* — высоко специализированы.

1.4.В. Серия Криптобионты

Криптобионты роющие прибрежные (типа *Omophron*)

МАТЕРИАЛ. *Omophron* Latreille, 1802 — 2 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt, 1991; Jeannel, 1941; Larsson, 1941; Luff, 1978, 1993; Raynaud, 1936; Шарова, 1958, 1964.

Личинки, живущие в песчаной почве по берегам рек. К ним относятся только виды трибы *Omophronini*. Своеобразие адаптаций к рытью связано с рыхлым и влажным песчаным субстратом, в котором они передвигаются: голова склеротизированная, с сильно выступающим назале; ноги хорошо развиты, бедра с крепкими щетинками, голень сильно укорочена, а лапка относительно длинная, с маленькими коготками. Урогомфы чувствующие, укороченные. Окраска покровов желтая. Глазки имеются.

1.5. Подкласс Геобионты

Это специализированные личинки жуликов, активно прокладывающие ходы в почве. Они довольно разнообразны по форме тела и способам рытья, но для всех характерно наличие крепких бегающе-роющих или роющих ног, вооруженных шипами. У большинства личинок-геобионтов голова роющего типа, поверхность которой напоминает лопату, часто имеются опорные урогомфы. Мелкие личинки геобионтов-скважников обладают своеобразными адаптациями к активному передвижению в почве.

1.5.А. Серия Гемикриптобионты

Гемикриптобионты почвенно-трещинные (типа *Parallelomorpha*)

МАТЕРИАЛ. *Scarites* (*Parallelomorpha*) Motschulsky, 1849 — 2 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Habu & Sadanaga, 1963; Макаров, 2005; Шарова, 1958, 1964.

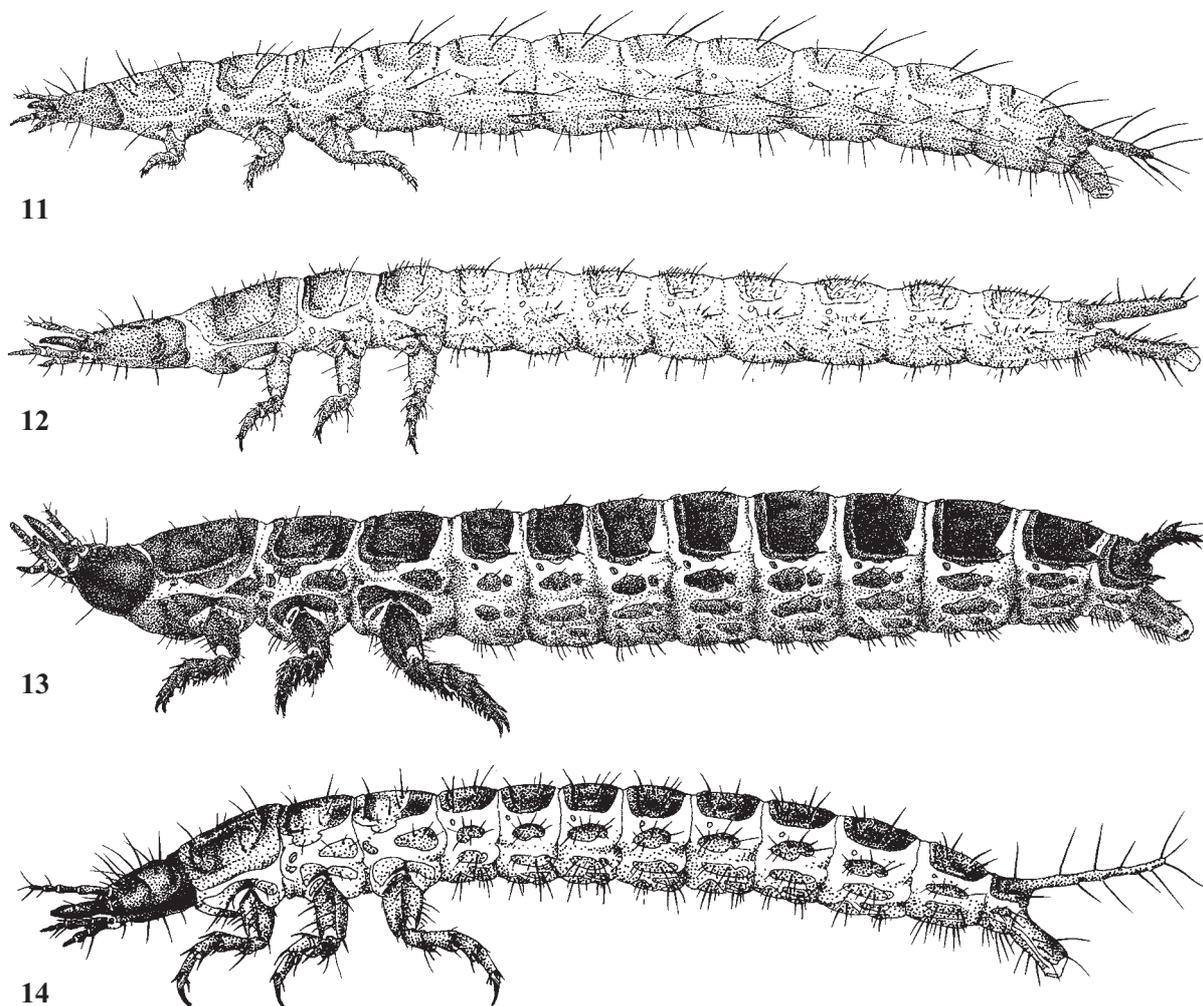


Рис. 11–14. Габитус личинок-зоофагов: 8 — стратобионт криптобионт (*Synuchus vivalis* (Illiger, 1798)); 9 — геобионт криптобионт (*Clivina fossor* (Linnaeus, 1758)); 10–11 — стратогеобионт гемикриптобионт (10 — *Calosoma denticolle* Gebler, 1833; 11 — *Brosicus cephalotes* (Linnaeus, 1758)).

Figs 11–14. Habitus of zoophagous larvae: 8 — stratobiont cryptobiont (*Synuchus vivalis* (Illiger, 1798)); 9 — geobiont cryptobiont (*Clivina fossor* (Linnaeus, 1758)); 10–11 — stratogeobionts hemicryptobionts (10 — *Calosoma denticolle* Gebler, 1833; 11 — *Brosicus cephalotes* (Linnaeus, 1758)).

К этой группе относится большинство видов трибы Scaritini. Это геобионты с камподоовидной формой тела, склеротизованными покровами и с роющими ногами. Голова уплощенная, лопатообразная, мандибулы удлиненные. Ноги с группами крепких щетинок. Урогомфы короткие, чувствующие. В пределах трибы Scaritini прослеживается переход от малоспециализированных форм, сходных с поверхностно-почвенными гемикриптобионтами, к высокоспециализированным видам, которые выделены в группу криптобионты роющие псаммобионты.

И.С.В. Серия Криптобионты

Криптобионты скважники (типа *Trechus*)

МАТЕРИАЛ. *Trechus* Clairville, 1806 — 7 spp., *Bembidion* (*Synechostictus* Motschulsky, 1864) — 2 spp., *Paratachys* Casey, 1918 — 1 sp., *Perigona* Castelnau, 1835 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt, 2000; Arndt, Grebennikov & Zaballo, 1999; Boldori, 1924, 1931, 1935, 1936, 1951; Bourne, 1975; Busulini, 1956; Cerruti, 1939; Giachino, 1984, 1985, 1989, 1990, 1991; Grebennikov & Luff, 1999; Grebennikov & Maddison, 2000; Grebennikov, 1996, 1999, 2002, 2008; Jeannel, 1926, 1941; Luff, 1985.

Группа объединяет мелких личинок, ведущих скрытый образ жизни в почве. Будучи малоразмерными скважниками, они обладают довольно слабыми адаптациями к движению в почве (особенно мелкие почвенные эндогеи из трибы Tachyini), депигментированными покровами, частично или полностью редуцированными глазами.

Криптобионты роющие с уплощенными урогомфами (типа *Clivina*)

МАТЕРИАЛ. *Clivina* Latreille, 1802 — 2 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Bousquet, 1996; Luff, 1978; Vanek, 1984.

Мелкие личинки трибы Clivinini — обитатели рыхлых почв. Обладают уплощенной склеротизованной головой, короткими ногами и плоскими урогомфами, образующими вместе с пигидием 3-х лопастную опору на заднем конце тела (Рис. 12).

Криптобионты роющие псаммофилы (типа *Scallophorites*)

МАТЕРИАЛ. *Scarites* (*Scallophorites* Motschulsky, 1858) — 1 sp.

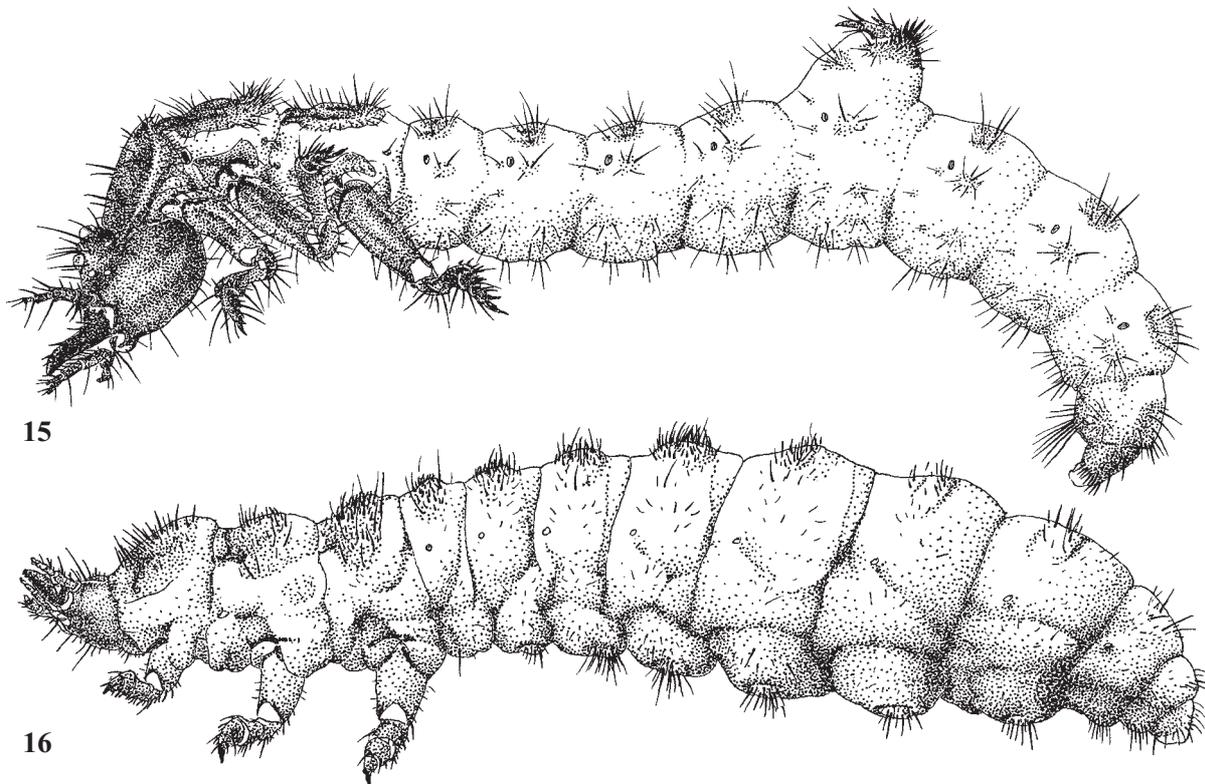


Рис. 15–16. Зоофаги. Габитус личинок-норников: 15 — S-образная личинка (*Cicindela sahlbergi* Fischer-Waldheim, 1824); 16 — мешковидная личинка (*Orthogonius* sp.).

Figs 15–16. Zoophages. Habitus of ambush predators: 15 — S-like larva (*Cicindela sahlbergi* Fischer-Waldheim, 1824); 16 — sacciform larva (*Orthogonius* sp.).

ЛИТЕРАТУРА. Nichols, 1986; Peyrieras, 1976; Макаров, 2005; Шарова, 1958, 1964.

Специализированные личинки трибы Scaritini (роды *Dinoscaris* Alluaud, 1902, *Prodyscherus* Jeannel, 1946, *Dyscaris* Banninger, 1937, подрод *Scallophorites* рода *Scarites* Fabricius, 1775) с уплощённой лопатообразной головой, копательными ногами с длинными рядами щетинок и плевритами с длинными опорными хетами.

1.6. Подкласс Ксилобионты

1.6.А. Серия Криптобионты

Криптобионты роющие (типа *Morion*)

МАТЕРИАЛ. *Morion* Latreille, 1810 — 2 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Bousquet, 2001; Emden, 1953; Jorge-Silva & Costa, 1983; Thompson, 1977, 1979.

Специализированные личинки преимущественно тропической трибы Morionini, внешне сходные с геобионтными Scaritini, но обитающие в разрушающейся древесине. Существенное морфоадаптивное отличие от последних — серии шипов на вентральной поверхности бедра и голени.

1.7. Подкласс Норники-засадники

Специализированные личинки жулици, живущие в создаваемых ими норах. Сочетаются адаптации к рытью и ловле добычи из засады. Голова, переднегрудь и ноги склеротизированы, а остальные части тела, находящиеся постоянно в норе — мягкие, депигментированные. Дистальные отделы ног сильно укорочены, урогомфы отсутствуют.

1.7.А. Серия Норники гемикриптобионты

Тело S-образное, с опорными крючками или шипиками на средних брюшных тергитах, образующих бугор;

задний конец тела загнут вентрально. Поэтому при движении в норе личинки опираются в одну стенку спинными крючками, а в другую — ногами и задним концом тела.

Норники геми криптобионты дендробионты (типа *Collyris*)

ЛИТЕРАТУРА. van Emden, 1935; Shelford, 1907.

Обитатели древесного яруса тропических лесов, выгрызающие норы в ветвях деревьев и кустарников. К группе относятся личинки триб Collyrini и Pogonostomini из подсемейства Cicindelinae. Они отличаются адаптациями к прогрызанию ходов в древесине.

Норники гемикриптобионты геобионты (типа *Cicindela*)

МАТЕРИАЛ. *Megacephala* Latreille, 1802 — 1 sp., *Cicindela* Linnaeus, 1758 — 11 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt & Cassola, 2000; Arndt & Putschkov, 1994; Costa & Vanin, 2010; Leffler, 1985; Oberpriller & Arndt, 2000; Palmer, 1976; Putschkov & Cassola, 1994; Putschkov & Dolin, 2005; Putschkov & Werner, 2007; Putschkov, 1997; Shelford, 1908; Spomer, Nabity & Brust, 2008; van Emden, 1942; Zetto Brandmayr, Marano & Paarman, 1993; Гиляров, Шарова, 1954, 1964; Пучков, 1990, 1991, 1992, 1993; Пучков, 1993.

Группу составляют личинки Cicindelini, Megacephalini и Manticorini. Тело S-образное с сильно развитым дорсальным бугром на V сегменте брюшка (Рис. 15). Глаза крупные, челюсти острые. Плоская поверхность головы вместе с переднеспинкой служит пробкой для норы, в которой находится депигментированное тело. Единичные виды *Odontocheila* Laporte, 1834 способны строить норы в стенках термитников [Costa & Vanin, 2010].

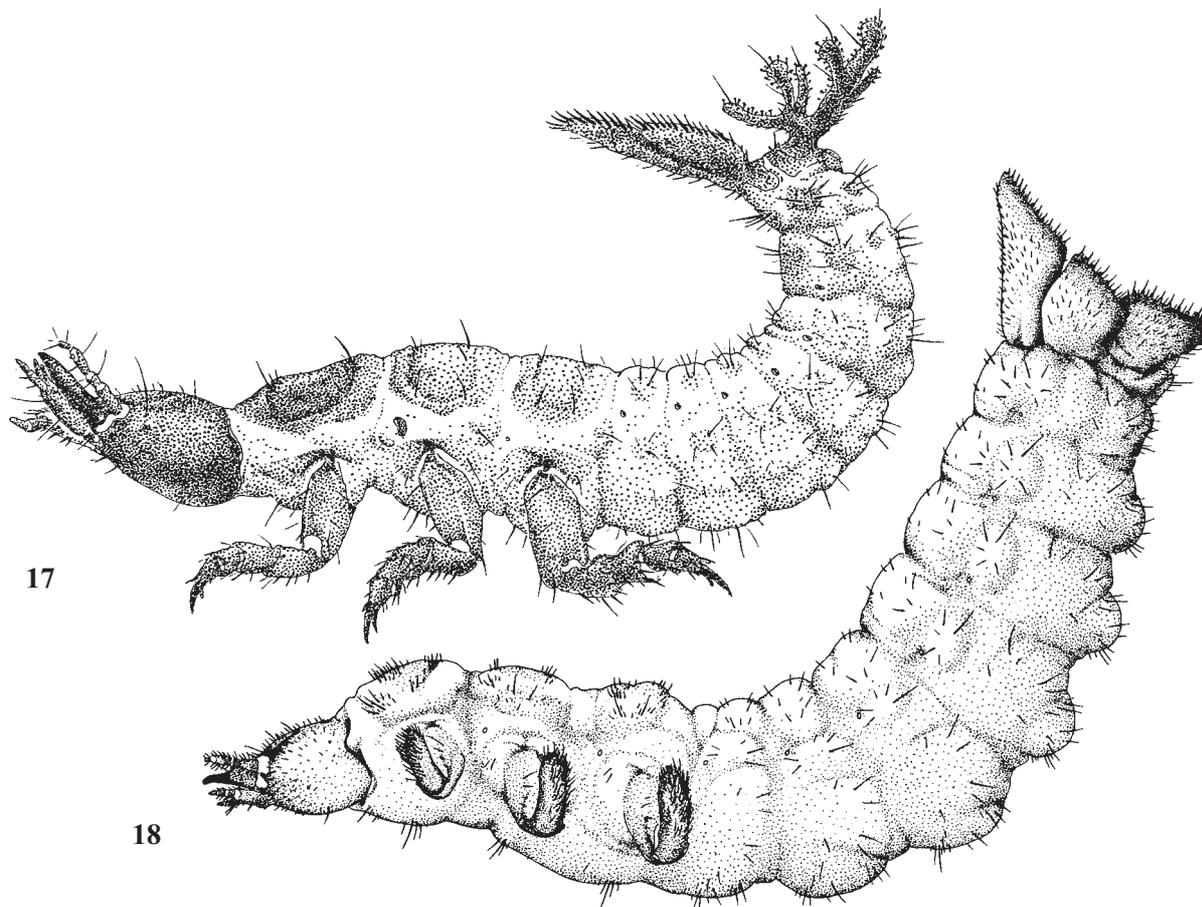


Рис. 17–19. Внешний вид личинок-симфилов: 17 — гемикриптобионт (*Pachyteles* sp., реконструкция по Vigna Taglianti et al., 1998; Di Giulio & Vigna Taglianti, 2001); 18 — криптобионт (*Paussus* sp.).

Figs 17–19. Habitus of symphilous carabid larvae: 17 — hemicryptobiont (*Pachyteles* sp., reconstruction after Vigna Taglianti et al., 1998; Di Giulio & Vigna Taglianti, 2001); 18 — cryptobiont (*Paussus* sp.).

Норники гемикриптобионты инквилины (типа *Graphipterus*)

ЛИТЕРАТУРА. Erwin, 1981; Paarmann, 1985; Paarmann, Erbeling & Spinnler, 1986; Zetto Brandmayr, Brandmayr et al., 1993; Zetto Brandmayr, Marano & Paarmann, 1993, 1994.

Личинки *Graphipterus* Latreille, 1802 живут в почвенных муравейниках, где строят вертикальные норки под камерами с личинками хозяина. Они способны высовываться из норы для схватывания челюстями личинок муравьев. Адаптации личинок *Graphipterus* к норному образу жизни сходны с таковыми у личинок Cicindelinae: S-образная форма тела, опорные шипики на брюшных тергитах и заднем конце тела. Сходное строение и образ жизни описаны для некоторых личинок Pseudomorphini [*Spallomorpha* Westwood, 1837, см. Erwin, 1981].

И.Б.В. Серия Норники криптобионты

Личинки с мешковидным телом и узкой, подвижной передней частью, мирмекофилы или термитофилы (Рис. 16). У них склеротизированы голова, грудь и ноги, а брюшко с мягкими депигментированными покровами, без урогоф. Глаза отсутствуют.

Норники криптобионты инквилины-термитофаги (типа *Orthogonius*)

МАТЕРИАЛ. *Orthogonius* Macleay, 1825 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Gardner, 1936; van Emden, 1942; Макаров, 1998.

К группе относятся крупные личинки трибы Orthogonini. Они живут в термитниках, где строят ловчую трубчатую нору, и питаются пробегающими мимо термитами. Ноги сильные, служат для частичного выдвигания тела личинки из норы для схватывания добычи.

Норники криптобионты инквилины-мирмекофаги (типа *Pseudomorpha*)

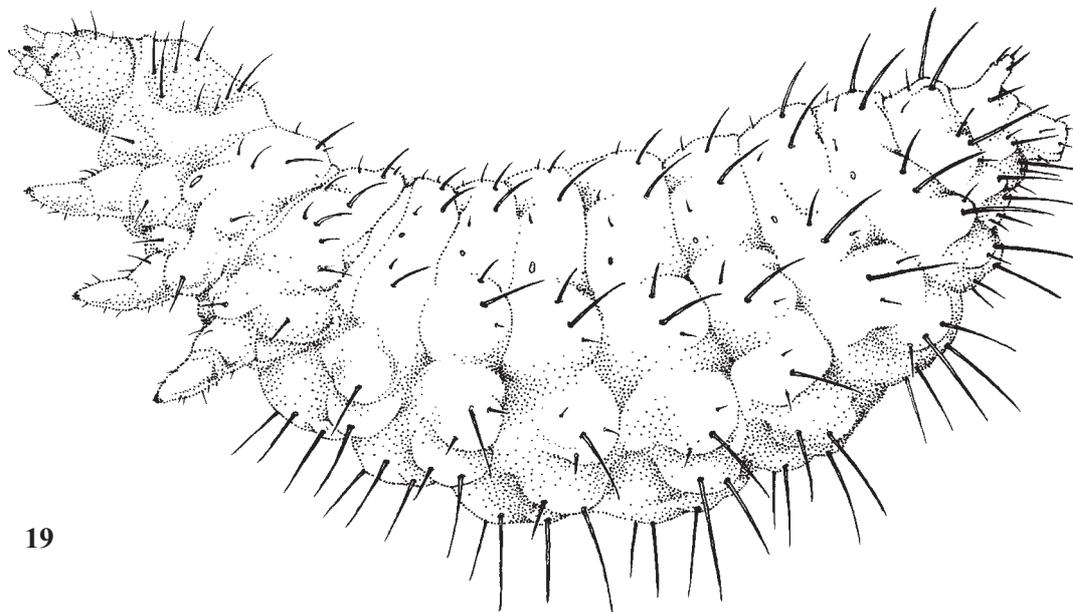
ЛИТЕРАТУРА. Baehr, 1997; Erwin, 1981; Lenko, 1972; Moore, 1962, 1974.

Инквилины-мирмекофаги — мелкие личинки, роющие защитные камеры в стенках ходов муравьев. Их образ жизни остаётся мало изученным [Erwin, 1981]. Форма тела у личинок этой группы сходна с таковой у инквилинов-термитофагов, но голова и переднеспинка покрыты специализированными хетами, служащими для защиты от муравьев.

II. Класс Симфилы

II.1. Подкласс Геобионты

Эти личинки из подсемейства Paussinae — инквилины или симбионты муравьев и термитов. У них имеются адаптации к привлечению жертв: модифицированные VIII–X сегменты брюшка образуют каудальный диск, покрытый железамы, выделения которых привлекают хозяев.



19

Рис. 19. Внешний вид личинки-эктопаразитоида (*Brachinus elegans* (Chaudoir, 1842)).
Fig. 19. Habitus of the ectoparasitoid carabid larva (*Brachinus elegans* (Chaudoir, 1842)).

II.1. А. Серия Гемикриптобионты

Гемикриптобионты инквилины (типа *Pachyteles*)

ЛИТЕРАТУРА. Ball & McCleve, 1990; Bousquet, 1986; Di Giulio & Vigna Taglianti, 2001; Moore & Di Giulio, 2006; Vigna Taglianti, Santarelli et al., 1996.

Личинки инквилинов подвижны, способны зарываться в субстрат, выставляя наружу округлый каудальный диск (Рис. 17) с протоками желез, секреты которых привлекают муравьёв. В пределах этой группы прослеживается переход от факультативных мирмекофилов (*Metrius* Eschscholtz, 1829; *Dhanya* Andrewes, 1919) к облигатным (*Goniotropis* Gray, 1832). Личинки способны изгибать тело кольцом, при этом голову с челюстями маскировать под каудальным диском, а затем захватывать муравьёв, лижущих выделения на диске. У большинства личинок этой группы глаза развиты, за исключением нескольких троглофильных видов [Vigna Taglianti, Santarelli et al., 1996].

II.1. В. Серия Криптобионты

Криптобионты мутуалисты (типа *Paussus*)

МАТЕРИАЛ. *Paussus* Linnaeus, 1775 — 1 sp.
ЛИТЕРАТУРА. Arndt & Beutel, 1994; Bøving, 1907; Di Giulio & Moore, 2004; Di Giulio et al., 2003; Di Giulio, 2008; Paulian, 1947; van Emden, 1922.

К ним относятся личинки Paussini (Рис. 18) и некоторые Ozaenini. Их мутуализм с муравьями проявляется в том, что хозяева кормят симбионтов, охраняют их, а взамен лакомятся привлекающими выделениями специальных желез на каудальном конце тела этих личинок. Пассивный образ жизни отражается в значительной редукции ног и органов чувств. Специализация к симфилии нарастает от Ozaenini к Paussini. Параллелизм адаптивных структур у этих триб приводит к образованию сходных жизненных форм у их личинок (например, *Physea setosa* Chaudoir, 1868 из Ozaenini и *Platyrhopalopsis* Desneux, 1905 из Paussini).

III. Класс Эктопаразитоиды

А. Серия Криптобионты

Криптобионты паразитоиды куколок почвенных насекомых (типа *Brachinus*)

МАТЕРИАЛ. *Brachinus* Weber, 1801 — 2 spp., *Mastax* Fischer von Waldheim, 1828 — 1 sp., *Lebia* Latreille, 1802 — 1 sp.
ЛИТЕРАТУРА. Boldori, 1939; Capogreco, 1989; Erwin, 1967, 1972; Habu, 1986; Habu & Sadanaga, 1963, 1965, 1971; Hovorka, 1996; Lindtroth, 1954; Saska & Honěk, 2004; Silvestri, 1904; van Emden, 1919; Wautier & Viala, 1967; Wautier, 1964; Макаров, Боховко, 2005.

Личинки жужелиц, развивающиеся со сменой жизненных форм в онтогенезе (Brachinini и подтриба Lebiina). Личинки I возраста камподеовидные с бегательными ногами и чувствующими уругомфами, не питаются и выполняют функцию поиска жертвы (куколок жуков) в почве. Личинки старших возрастов — эктопаразитоиды, развиваются в куколочной колыбельке жертвы (Рис. 19). Они резко отличаются физиогастрией, слабой склеротизацией, редукцией ног, уругомф и органов чувств.

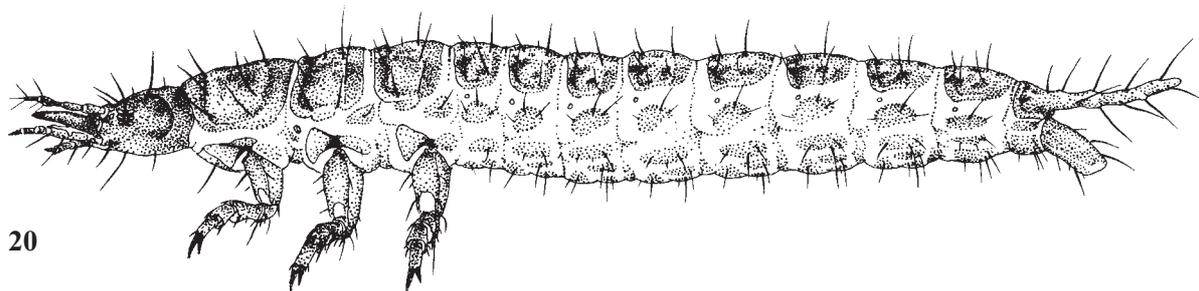
Криптобионты паразитоиды-оофаги

(типа *Loxandrus*)

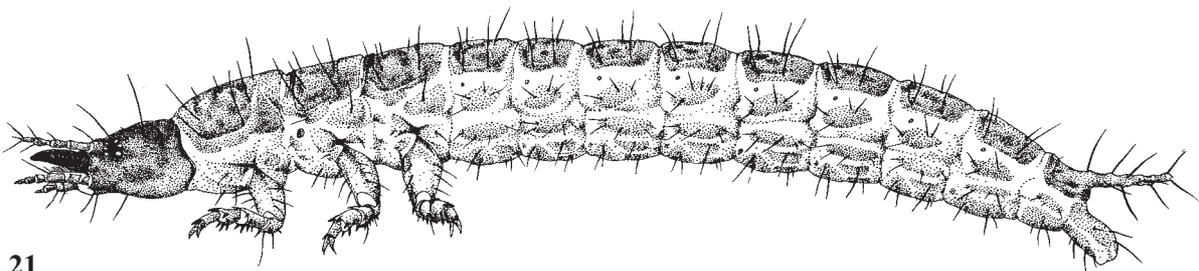
ЛИТЕРАТУРА. Costa, Vanin & de Carvalho, 2010
Недавно описанный *Loxandrus oophagus* Costa & Vanin, 2010 откладывает яйца в пенистую кладку икры лягушки *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799), развивающейся в пазухах листьев тропических растений. Личинки *L. oophagus* питаются икрой, они белые, слепые, без уругомф, с сильно укороченными ногами.

IV. Класс Миксофитофаги

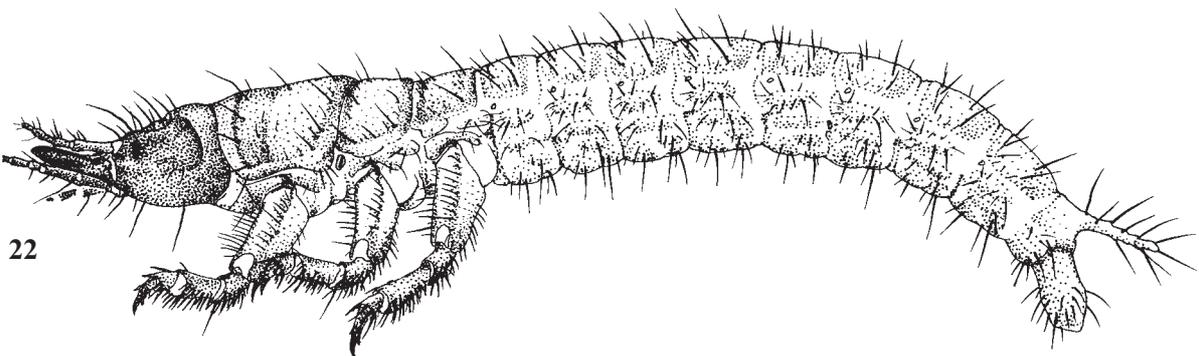
В питании этих личинок сочетается фитофагия и зоофагия. К ним относится большинство видов из триб Zabrinini и Harpalini. Мандибулы обычно массивные, короткие, с широкой молярной частью. Основание головы широкое, без шейного перехвата. Тело личинок-миксофитофагов камподеовидное, но массивное; ноги чаще бегательно-



20



21



22

Рис. 20–22. Габитус личинок-миксофитофагов: 20 — стратобионт гемикриптобионт (*Dicheirotichus ustulatus* (L. Redtenbacher, 1858)); 21 — стратогеобионт гемикриптобионт (*Curtonotus propinguus* (Ménétrié, 1832)); 22 — геобионт криптобионт (*Harpalus (Haploharpalus)* sp.).

Figs 20–22. Habitus of mixophytophagous carabid larvae: 20 — stratabiont hemicryptobiont (*Dicheirotichus ustulatus* (L. Redtenbacher, 1858)); 21 — stratogeobiont hemicryptobiont (*Curtonotus propinguus* (Ménétrié, 1832)); 22 — geobiont cryptobiont (*Harpalus (Haploharpalus)* sp.).

копательные с крепкими шипиками. Урогомфы чувствующие, немного превышающие длину X сегмента брюшка.

IV.1. Подкласс Стратобионты

Мелкие личинки, обитающие в подстилке и в верхнем слое почвы. Они склонны к сапрофагии, менее специализированы к использованию растительной пищи и рытью в почве. К этому подклассу относятся личинки трибы Harpalini из подтриб Stenolophina, Amblystomina, Selenophorina.

IV.1.A. Серия Гемикриптобионты

Гемикриптобионты бегающе-зарывающиеся (типа *Bradycellus*)

МАТЕРИАЛ. *Bradycellus* Erichson, 1837 — 1 sp., *Dicheirotichus* Jacquelin du Val, 1857 — 6 spp.
ЛИТЕРАТУРА. Hürka, 1997; Matalin, 1995; Маталин, 1998, 2001.

Живут в верхнем слое почвы и в подстилке, обладают пигментированными покровами, развитыми глазами (Рис. 20). Мандибулы типичные для слабо специализированных миксофитофагов: короткие, но не массивные с небольшим ретинакулом. Назале многозубчатое, ноги бегательные.

IV.1.B. Серия Криптобионты

Криптобионты роющие (типа *Stenolophus*)

МАТЕРИАЛ. *Stenolophus* Dejean, 1821 — 4 spp., *Acupalpus* Latreille, 1829 — 2 spp., *Amblystomus* Erichson, 1837 — 1 sp., *Parophonus* Ganglbauer, 1891 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt, 1990, 1991; Habu & Sadanaga, 1963, 1965, 1970; Hürka, 1975; Larsson, 1941; van Emden, 1942; Маталин, 1996; Шарова, 1964.

Слабо пигментированные (за исключением головы, переднеспинки и ног), личинки, ведущие скрытый образ жизни в верхнем слое почвы. От предыдущей группы отличаются более выраженными адаптациями к зарыванию в почву: ноги несут опорные шипики, назале со срединным выступом.

IV.2. Подкласс Стратогеобионты

Личинки этого подкласса занимают широкий диапазон ярусов обитания. Они бегают по поверхности и легко зарываются в рыхлую почву, в связи с чем обладают адаптациями к полускрытому образу жизни и прокладыванию ходов в почве.

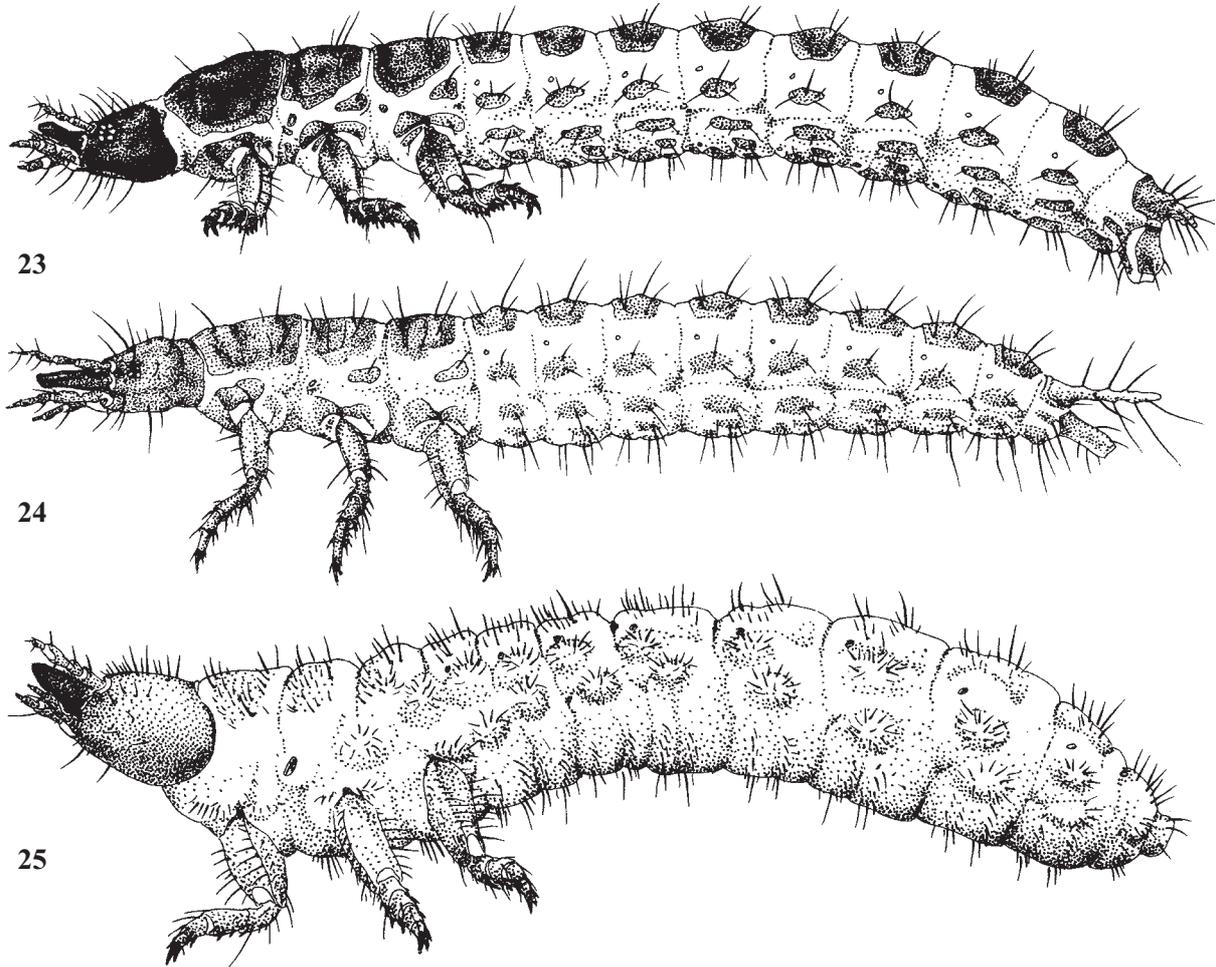


Рис. 23–25. Габитус личинок-фитофагов: 23 — стратогеобионт гемикриптобионт (*Zabrus* (s.str.) *tenebrioides* (Goeze, 1777)); 24 — стратогеобионт криптобионт (*Ophonus* sp.); 25 — геобионт криптобионт (*Ditomus calydonius* (P. Rossi, 1790), по Brandmayr, 1975).
Figs 23–25. Habitus of phytophagous scarabid larvae: 23 — stratogeobiont hemicryptobiont (*Zabrus* (s.str.) *tenebrioides* (Goeze, 1777)); 24 — stratogeobiont cryptobiont (*Ophonus* sp.); 25 — geobiont cryptobiont (*Ditomus calydonius* (P. Rossi, 1790), after Brandmayr, 1975).

IV.2.A. Серия Гемикриптобионты

Гемикриптобионты бегающе-роющие (типа *Curtonotus*)

МАТЕРИАЛ. *Curtonotus* Stephens, 1827 — 6 spp., *Amara* Bonelli, 1810 — 6 spp., *Anisodactylus* Dejean, 1829 — 3 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Arndt, Paarmann & Adis, 1996; Bílý, 1971, 1972, 1975; Bousquet & Tchang, 1992; Burakowski, 1967; Desender, 1988; Desender, Pollet & Goossens, 1986; Forssklhl, 1966; Habu & Sadanaga, 1963, 1965; Hürka & Ducháč, 1980; Kirk, 1975; Saska, 2005; Thompson, 1979; Zetto Brandmayr, Marano & Pizzolotto, 1994; Некулисяну, 1992.

У личинок этой группы довольно сильно пигментированные покровы, развитые глаза, чувствующие уромомфы (рис. 21). У них крепкие бегающе-роющие ноги с шипиками на вершине бедра и голеней. Сюда относятся виды трибы *Zabrini* (большая часть *Curtonotus*, часть *Amara* s.str.) и *Harpalini* (*Anisodactylus*, *Gynandrotarsus* LaFerte-Senectere, 1841, *Amphasia* Newman, 1836 и др.)

IV.3. Подкласс Геобионты

Постоянные обитатели почвы, ведущие скрытый образ жизни, имеющие выраженные адаптации к существованию в почве и к прокладыванию ходов.

IV.3.A. Серия Криптобионты

Криптобионты роющие почвенные (типа *Harpalus*)

МАТЕРИАЛ. *Harpalus* Latreille, 1802 — 16 spp., *Trichotichnus* A. Morawitz, 1863 — 1 sp., *Acinopus* Dejean, 1821 — 4 spp., *Daptus* Fischer von Waldheim, 1823 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Bousquet & Tchang, 1992; Habu & Sadanaga, 1965, 1970; Hürka, 1992, 1998; Hürka & Ducháč, 1980; Hürka & Papoušek, 2002; Moore, 1962; Знойко, 1929, 1935; Макаров, Шиленков, 2001; Шарова, 1967.

Включает личинок из триб *Harpalini* (*Harpalus*, *Daptus*, *Acinopus* и др.) и *Zabrini* (подрод *Bradytus* Stephens, 1827 рода *Amara*) и подобные. Ноги вооружены шипиками или рядами крепких щетинок. Покровы депигментированы, склеротизированы лишь голова, переднегрудь, ноги (Рис. 22). Глаза имеются.

Криптобионты роющие псаммофилы

(типа *Harpalodema*)

МАТЕРИАЛ. *Harpalodema* Reitter, 1888 — 2 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Bousquet & Tchang, 1992; Макаров, Бринев, 2001.

Группа личинок жуков, специализированных к передвижению в песке или в лёгких почвах. К ним относятся личинки-псаммобионты родов *Harpalodema* (*Zabrini*) и *Geopinus* LeConte, 1848 (*Harpalini*) со слабо пигментированными покровами.

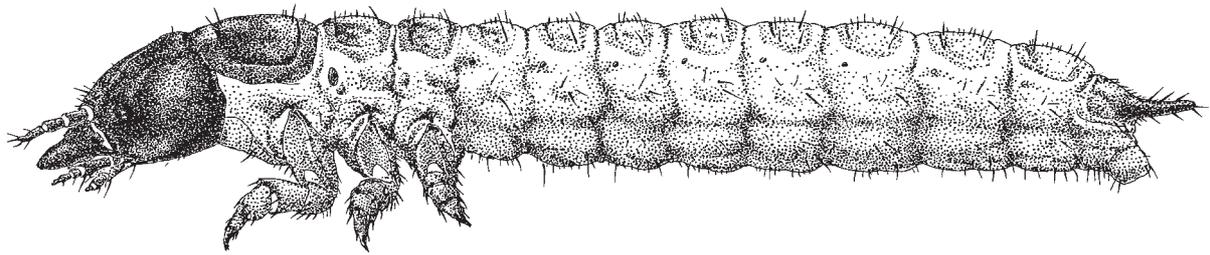


Рис. 26. Габитус личинки-мицетофага (*Mormolyce phylloides* Hagenbach, 1825; реконструкция по van Emden, 1942; Liefertnick & Wiebes, 1968).

Fig. 26. Habitus of the mycetophagous carabid larva (*Mormolyce phylloides* Hagenbach, 1825; reconstruction after van Emden, 1942; Liefertnick & Wiebes, 1968).

ванными покровами и многочисленными макрохетами на ногах и склеритах тела, образующими ряды и гребни.

V. Класс Фитофаги

Класс объединяет личинок из триб Zabrinini и Harpalini, приспособленных к фитофагии. Фитофаги обладают более специализированным ротовым аппаратом, чем миксофитофаги. В частности, типичны мандибулы с утолщённым и широким наружным краем и нередко раздвоенной вершиной. Некоторые из них питаются зелёными всходами, а большинство — семенами растений.

V.1. Подкласс Стратогеобионты

К этому подклассу относятся личинки жужелиц из триб Zabrinini и Harpalini, сочетающие черты, связанные с движением по поверхности и активным рытьём почвы.

V.1. А. Серия Гемикриптобионты

Гемикриптобионты бегуще-роющие забродные (типа *Zabrus*)

МАТЕРИАЛ. *Zabrus* Clairville, 1806 — 5 spp., *Amara* (*Zezea* Csiki, 1929) — 1 sp., *Curtonotus* — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Raynaud, 1976; Saska, 2004; Saska & Jaročik, 2001; Vomero, 1969; Арабаджиев и др., 1953; Знойко, 1929, 1935; Макаров, Гургенидзе, Рекк, 1991; Шарова, 1964.

Это типичные гемикриптобионты с темной окраской, способные как бегать по поверхности почвы, так и быстро зарываться в почву. Глаза хорошо развиты, ноги бегательно-копательные с крепкими коготками и опорными шипиками (Рис. 23).

Группа включает виды трибы Zabrinini: *Zabrus*, *Amara* (подроды *Zezea*, s.str.), некоторые *Curtonotus* (*C. desertus* Krynický, 1832).

V.1. В. Серия Крптобионты

Крптобионты роющие офоноидные (типа *Ophonus*)

МАТЕРИАЛ. *Ophonus* Dejean, 1821 — 8 spp., *Liochirus* Tschitscheriné, 1897 — 1 sp., *Amara* (*Xenocelia* Hieke, 2001) — 2 spp.

ЛИТЕРАТУРА. Brandmayr & Zetto Brandmayr, 1981; Hürka, 2001; Zetto Brandmayr & Brandmayr, 1975, 1978; Zetto Brandmayr, 1976, 1983, 1990.

Фитофаги, специализированные к питанию семенами растений (Рис. 24). К ним относятся многие личинки из трибы Harpalini (*Ophonus*, некоторые виды *Harpalus*) и некоторые Zabrinini (*Amara*: *Xenocelia*). Для ряда видов этой группы отмечена забота о потомстве.

Возможно, сюда же следует отнести и некоторых личинок Zabrinini, питающихся семенами гречишных и сложноцветных — *Amara* (*Bradytus*) *fulva* (O.F. Müller, 1776) [Колесников, 2010] и *Curtonotus giganteus* Motschulsky, 1844 [Sasakawa, 2010].

V.2. Подкласс Геобионты

V.2. А. Серия Крптобионты

Крптобионты роющие дитомоидные (типа *Ditomus*)

МАТЕРИАЛ. *Chilotomus* Chaudoir, 1842 — 1 sp., *Machozetus* Chaudoir, 1850 — 1 sp.

ЛИТЕРАТУРА. Brandmayr, 1974; Brandmayr & Zetto Brandmayr, 1974; Шарова, 1958, 1964; Шарова, Макаров, 1983.

Специализированные личинки подтрибы Ditomina (Harpalini), развивающиеся в норах с запасами семян, заготовленными имаго для своего потомства. Преимущественно эруковидные формы, со слабой пигментацией; глаза и урогомфы редуцированы (Рис. 25).

VI. Класс Мицетофаги

VI.1. Подкласс Фитобионты

Крптобионты мицетобионты (типа *Mormolyce*)

ЛИТЕРАТУРА. van Emden, 1942; Liefertnick & Wiebes, 1968.

Личинки *Mormolyce* Hagenbach, 1825 развиваются в древесных грибах тропических лесов Индомалайской области. Они питаются тканями грибов, прогрызая в них ходы. Мандибулы короткие массивные с ретинакулом, смещенным к вершине; ноги и урогомфы короткие (Рис. 26). По форме тела они сходны с личинками-ксилобионтами семейства Cerambycidae.

Адаптивная радиация личинок Carabidae

Предложенная система жизненных форм личинок Carabidae отражает их выдающееся морфо-экологическое разнообразие, превосходящее таковое во многих других семействах жуков. По типам питания личинки жужелиц более многообразны, чем имаго. Кроме зоофагов, миксофитофагов, фитофагов и симфилов, известных и среди имаго, среди личинок обособились специализированные мицетофаги и паразитоиды. Различие адаптаций у личинок и имаго жужелиц ещё более наглядно проявляется в типах движения и приспособлениях к обитанию в различных ярусах биогеоценозов. Соответственно, в ходе онтогенеза происходит смена жизненной формы у активных стадий [Шарова, 1981; Шарова, Макаров, 2007; Макаров, 1987].

Смена жизненных форм у имаго и личинок в онтогенезе позволяет судить о направлениях морфо-экологической эволюции семейства [Шарова, 1981]. От господствующей схемы онтогенеза у жужелиц (имаго и личинки — зоофаги), прослежива-

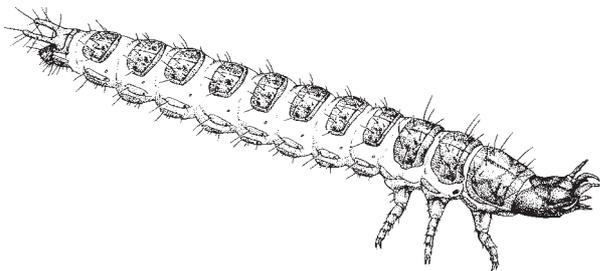


Рис. 27. Внешний вид личинки *Carabolarva jurassica* Ponomarenko, 1985 [по Макаров, 1995].

Fig. 27. Habitus of the larva *Carabolarva jurassica* Ponomarenko, 1985 [after Makarov, 1995].

ется постепенный морфологический переход к онтогенезу миксофитофагов, а от них к фитофагам с сопряженной трофической адаптацией у личинок и имаго. Другое направление сопряженных трофических адаптаций наблюдается у симфилов — мутуалистов и инквилинов. По сходству или различию занимаемых имаго и личинками ярусов в биоценозах у жувелиц-зоофагов отмечено несколько десятков вариантов схем онтогенеза [Шарова, 1981].

По набору плезиоморфных адаптаций и имеющимся данным по морфологии ископаемых карабидных личинок [Пономаренко, 1985; Макаров, 1995] можно предполагать, что исходной жизненной формой Caraboidea была малоспециализированная личинка зоофаг-гемикриптобионт, обладавшая камподеовидной формой тела, бегательными ногами, урогомфами средней длины, хорошо развитыми глазами и антеннами (Рис. 27). Исходной средой обитания подобных личинок, вероятно, были берега водоёмов и другие увлажнённые местообитания, а укрытием служили подстилка и верхний слой почвы.

От предковой группы жизненных форм личинок жувелиц прослеживается несколько путей их специализации. В соответствии с представлениями о филогении карабид разными авторами сейчас выделяется от 7 до 29 подсемейств Carabidae. Для большинства из них известны личинки, хорошо различающиеся по адаптивному облику. Мы принимаем систему О.Л. Крыжановского [1983], в которой жувелицы делятся на 10 подсемейств, причём наиболее разнообразное подсемейство — Carabinae — разделено на 22 надтрибы.

На схеме (рис. 28) показано, что от исходной жизненной формы зоофагов берут начало три направления адаптивной радиации, соответствующие образованию основных классов жизненных форм. Два из них привели к формированию резко уклонившихся жизненных форм: симфилов и эктопаразитов.

Накопление сведений по биологии личинок Paussinae в последние десятилетия [Di Giulio, 2008; Di Giulio, Fattorini et al., 2003; Di Giulio, Maurizi et al., 2011; Di Giulio & Moore, 2004, 2009; Di Giulio & Vigna Taglianti, 2001; Moore & Di Giulio, 2006; Moore, Song & Di Giulio, 2011] наглядно показало этапы

становления мирмекофилии у жувелиц — от свободноживущих, хищных гемикриптобионтов к факультативным и облигатным симфилам-криптобионтам. Этот эволюционный ряд основан на одной ключевой адаптации — наличии каудального железистого диска, образованного VIII–X сегментами брюшка и урогомфами, и демонстрирует быстрый регресс личинок при переходе к симфилии. Возникновение каудального диска на современном уровне знаний следует считать важнейшей апоморфией Paussinae. Монофилия и раннее обособление эволюционной линии Paussinae не вызывает сомнений.

Существенным морфологическим регрессом сопровождается становление жизненной формы эктопаразитов. Недавно обнаруженные [Vanin, Costa & de Carvalho 2010] эктопаразитоидные личинки *L. oophagus* депигментированы, слепые, без урогомф, с редуцированными ногами, тогда как личинки других видов рода *Loxandrus* LeConte, 1852 [Bousquet, 1985; Will, 2008] — типичные стратобионты. Таким образом, личинки-эктопаразитовиды формировались в разных группах жувелиц независимо на разной морфологической основе.

В пределах класса зоофагов дифференциация адаптивных типов основана преимущественно на способах локомоции в различных субстратах. Морфологически наиболее обособлены формы, чьё движение ограничено постоянным убежищем (норой).

Среди личинок жувелиц выявлено две обособленные морфоадаптивные серии — живущие в вертикальных и в горизонтальных норах. Обитатели вертикальных нор обладают характерными опорными структурами на тергитах средних сегментов брюшка и независимо формируются в трёх подсемействах жувелиц — Cicindelinae, Pseudomorphinae (*Spallomorpha*) и Carabinae (Graphipterini). Живущие в горизонтальных норах личинки не имеют таких опорных приспособлений и ассоциированы с гнездами муравьёв и термитов. Такой тип личинок возникает независимо в двух подсемействах — Pseudomorphinae и Carabinae (Orthogoniini).

Адаптивная радиация зоофагов связана, в первую очередь, с приспособлениями к локомоции в различных субстратах и ярусах — от крон деревьев до пещер. Весь спектр таких адаптаций можно наблюдать в самом большом подсемействе — Carabinae. Соответственно, большинство адаптивных изменений реализуется параллельно в разных трибах. Так, высоко специализированные эпигеобионтные личинки возникают в трибах Carabini, Cychrini, Nebriini, Loricerini, Notiophilini, Callistini, Dryptini, Galeritini.

У всех личинок жувелиц, способных к активному движению в почве, выявляется параллельное развитие адаптаций в связи с полускрытым и скрытым образом жизни: депигментация покровов, редукция глаз, увеличение числа и размеров контактных рецепторов. Эта тенденция проявляется как у зоофагов, так и в классах миксофитофагов и фитофагов.

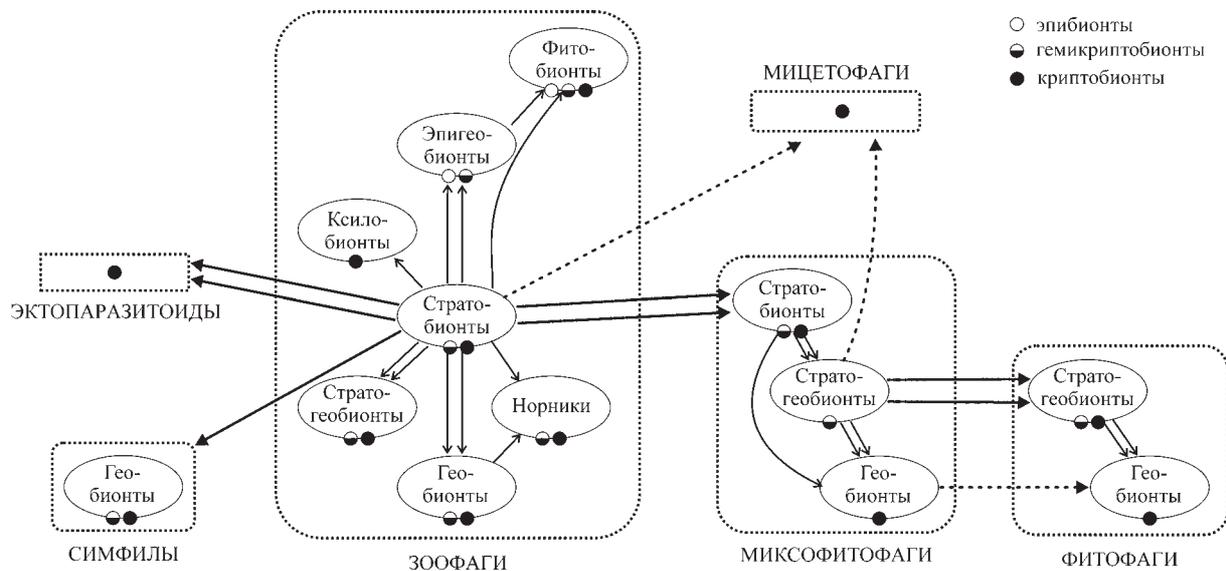


Рис. 28. Основные направления адаптивной радиации личинок жуужелиц. На схеме не отражены более частные адаптации, связанные с разными способами прокладывания ходов (у геобионтов) или трофической специализацией (преимущественно у эпи- и стратобионтов). Одинарные стрелки обозначают монофилетическое возникновение адаптивных форм, двойные – полифилетическое.

Fig. 28. Main trends of adaptive radiation of carabid larvae.

Наконец, ещё одно направление адаптивной эволюции личинок прослеживается от зоофагов-стратобионтов к классам жизненных форм с другим типом питания: миксофитофагам, фитофагам, а также к мицетофагам.

По пути специализации к миксофитофагии и фитофагии развивались параллельно трибы *Zabrinini* и *Harpalini* подсемейства *Carabinae*. Среди миксофитофагов наиболее примитивными являются стратогоеобионты, способные как активно зарываться в почву, так и питаться на её поверхности. Это гемикриптобионты с склеротизированными и пигментированными покровами (например, *Curtontus* из *Zabrinini* и *Anisodactylus* из *Harpalini*). Наивысшей степенью специализации среди миксофитофагов обладают геобионты, к которым относится большинство роющих криптобионтов из триб *Harpalini* и *Zabrinini*. Параллелизм среди представителей этого подкласса проявляется, например, у личинок *Harpalus* и *Bradytus* или у псаммофильных *Harpalodema* и *Geopinus*.

Класс фитофагов выделен нами в связи с накоплением сведений о широкой специализации жуужелиц к питанию семенами [Alcok, 1976; Brandmayr, 1974; Brandmayr & Zetto Brandmayr, 1974, 1981; Hartke, Drummond & Liebman, 1998; Kirk, 1972; Sasakawa, 2007, 2010; Saska, 2004, 2005; Saska & Jaročik, 2001; Zetto Brandmayr, 1976, 1983, 1990; Zetto Brandmayr & Brandmayr, 1975, 1978]. Подклассы фитофагов формировались, вероятно, параллельно на основе наиболее специализированных форм триб *Harpalini* и *Zabrinini*.

Происхождение мицетофагов остаётся дискуссионным. В частности, на современном уровне зна-

ний невозможно установить, возникли они как результат дальнейшей специализации миксофитофагов или представляют собой прямое производное зоофагов.

Спектры жизненных форм личинок *Carabidae*

Личинки жуужелиц обладают большим разнообразием адаптивных структур, часть из которых может дополнить комплекс диагностических признаков надвидовых категорий.

Исследование адаптивных и инадаптивных признаков личинок *Carabidae* к настоящему времени проведено на макро- и микроморфологическом уровнях (хетом, сенсорный аппарат, мускулатура, эндоскелет и др.). Сравнительно-морфологический анализ позволил охарактеризовать адаптации высоко специализированных жизненных форм, представленных одним таксоном, а также выявить параллелизмы и конвергенции представителей разных таксонов, личинки которых относятся к одной группе жизненных форм. В сравнительной морфологии личинок нами использовался метод спектров жизненных форм, который состоит в выявлении набора жизненных форм (в составе таксона или фауны) и определения доли видов, их представляющих.

С другой стороны, таксономические спектры основных категорий жизненных форм, в свою очередь, отражают метод их выделения на основе конвергенций и параллелизмов [Шарова, Макаров, 2008]. Среди высших категорий (классов) морфоадаптивной классификации лишь узко специализированные мицетофаги представлены одним родом *Mormolyce*. Параллелизмами в эволюции личинок

жужелиц обусловлены признаки большинства подклассов и серий жизненных форм, выделенных по ярусному принципу (с разной степенью пигментации покровов, разным соотношением дистантных и контактных рецепторов) или по специфике экологической ниши в пределах предпочитаемого яруса (с разной формой тела, головы и придатков). Обычно эти категории жизненных форм включают по несколько натриб и триб Carabidae.

Нами составлены спектры жизненных форм личинок жужелиц для таксонов разного ранга: 6 подсемейств, 19 надтриб и 23 триб подсемейства Carabinae. При этом каждому таксону свойственна или одна (морфоадаптивная монотипия) или несколько категорий жизненных форм личинок (морфоадаптивная политипия). Примеры морфоадаптивной монотипии личинок на уровне подсемейств единичны (Cicindelinae, Paussinae), на уровне триб — более обычны: Omophronini, Cychrini, Elaphrini, Loricerini, Brachinini. Морфоадаптивное разнообразие присуще многим трибам: Pterostochini, Scaritini, Bembidiini, Zabrinini, Harpalini, Lebiini и пр. Анализ спектров жизненных форм личинок подсемейств и триб Carabidae позволил выявить параллелизмы в признаках специализации ряда групп. При этом, выделение адаптивных признаков открывает возможности к уточнению таксономических диагнозов. Это важно, поскольку стремление большинства систематиков выделить монофилетичные таксоны приводит к дроблению системы, при котором многие важные синапоморфии таксонов основаны на явно адаптивных признаках. Вследствие этого современная система Carabidae становится более дробной, а ранги специализированных групп (например, Cicindelinae) неоправданно завышаются.

Признаки высоко специализированных личинок Cicindelinae часто используются для обоснования высокого (вплоть до отдельного семейства) статуса этой группы. Как показал морфоадаптивный анализ, значительная часть этих признаков далеко не уникальна и возникает у личинок жужелиц неоднократно. Этот таксон, безусловно, не заслуживает статуса отдельного семейства или подсемейства, а должен быть понижен в ранге и, вероятно, сближен с группой Carabini–Cychrini–Pamborini.

Открытие в 2010 г. эктопаразитоидов среди Carabinae показало, что адаптивные признаки личинок этой группы жизненных форм могут возникать на очень разной морфологической основе и относительно легко — в пределах одного рода. С учётом этих данных становится ясно, что различия личинок-эктопаразитоидов из Lebiini и Brachininae в действительности невелики. Вероятно, Brachininae близки к Lebiini и не заслуживают ранга подсемейства.

Не исключено, что соотношение числа видов и степени морфоадаптивного разнообразия может, в ряде случаев, служить мерой филогенетического возраста таксона. Большое количество видов при узких адаптивных спектрах — вероятный атрибут относительно молодых групп. В этом аспекте оцен-

ка морфо-адаптивного разнообразия личиночных стадий особенно важна, поскольку их признаки никак не связаны с репродуктивной изоляцией.

В экологических исследованиях спектры жизненных форм семейства Carabidae могут быть использованы для характеристики экологической структуры карабидофауны регионов, природных зон и высотных поясов, населения Carabidae в отдельных биогеоценозах и его смен в сукцессионных рядах. В частности, спектры доминирующих жизненных форм личинок и имаго могут быть использованы в классификации сообществ жужелиц и в экологической биоиндикации.

Первый опыт составления спектров жизненных форм личинок Carabidae для природных зон и зональных типов биогеоценозов показал закономерность увеличения разнообразия жизненных форм личинок с севера на юг Европейской части России, увеличение видового богатства миксофитофагов по сравнению с зоофагами, рост числа видов криптобионтов и сокращение — гемикриптобионтов, увеличение доли роющих форм [Шарова, 1981].

Дальнейшее накопление данных по морфологии, поведению и образу жизни личинок жужелиц позволит дополнить систему их жизненных форм и глубже изучить сопряженность процессов филогенной семьи и его адаптогенеза.

БЛАГОДАРНОСТИ. Авторы искренне благодарны всем коллегам, бескорыстно предоставлявшим в течение многих десятилетий свои материалы для изучения. А.В. Маталину и О.Л. Макаровой мы признательны за ряд замечаний, сделанных при обсуждении рукописи. Работа поддержана грантами РФФИ 09-04-01311-а и 12-04-01178-а.

Литература

- Арабаджиев Д., Балевики А., Дренски П., Захариева Б., Радаев Р. 1953. Вредные житни бегачи от рода *Zabrus* в България и борбата с тях // Тр. Инст. зоол. №2. С.1–109.
- Бринев А.Е. 2001. Личинки жужелиц подрода *Pseudoderus* Seidlitz, 1887, рода *Poecilus* Bonelli, 1980 (Coleoptera: Carabidae) // Русск. энтомол. ж. Т.10. Вып.3. С.241–252.
- Верецагина Т.Н., Макаров К.В. 1986. Жужелицы рода *Laemostenus* Bon. (Coleoptera, Carabidae) Кавказа. II. Личинки видов группы *L. koenigi* Rtt. // Энтомол. обзор. Т.65. Вып.2. С.367–373.
- Гиляров М.С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.: Наука. 127 с.
- Гиляров М.С., Шарова И.Х., 1954. Личинки жуков-скакунов (Cicindelidae) // Зоол. журн. Т.33. Вып.3 С.598–615.
- Знойко Д.В. 1929 Опыт краткого определителя личинок родов жужелиц, встречающихся в СССР, и описания личинок *Zabrus tenebrioides* Gz., *Harpalus pubescens* // Защ. раст. вред. болезн. Т.6. Вып.3–4. С.335–360.
- Знойко Д.В. 1935. Личинки большой хлебной (*Zabrus blapoides* Creutz.) и просяной (*Harpalus calceatus* Duft.) жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Энтомол. обзор. Т.25. Вып.3–4. С.232–238.
- Крыжановский О.Л. 1983. Жуки подотряда Adepaga: семейства Rhysodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР) // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т.1. Вып.2. Ленинград: Наука. 341 с.
- Макаров К.В. 1995. Новые данные о личинках юрских Caraboidea (Coleoptera, Adepaga) // Палеонт. журн. Вып.1. С.122–125.

- Макаров К.В. 1999. Морфологическая эволюция антеннального комплекса сенсилл личинок жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Пробл. почв. зоол. Мат-лы II (XII) Всеросс. совещ. по почвенной зоологии. М.: КМК. С.84–85.
- Макаров К.В. 2002. Изучение морфологических адаптаций почвообитающих личинок на примере жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Пробл. почв. зоол. Мат-лы III (XIII) Всеросс. совещ. по почвенной зоологии. М.: КМК. С.107–108.
- Макаров К.В. 2002. Морфологическая эволюция личиночной фазы и систематика жуужелиц трибы Carabini (Coleoptera, Carabidae) // XII съезд Русск. энтомол. о-ва. Тез. докл. Санкт-Петербург. С.223.
- Макаров К.В., Коваль А.Г. 1995. К биологии жуужелицы *Laemostenus tauricus* (Dejean, 1828) (Coleoptera, Carabidae) из крымской пещеры Кизил-Коба // Энтомол. обзор. Т.74. Вып.2. С.307–313.
- Макаров К.В. 1987. Личинки жуков-жуужелиц рода *Carabus* (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных стран. Сообщение I. Морфология личинок. Определительная таблица подродов // Энтомол. обзор. Т.71. Вып.4. С.752–774.
- Макаров К.В. 1987. Морфо-экологическая характеристика жизненных циклов жуужелиц рода *Carabus* (L.) Thoms // Жизненные формы и стратегии организмов и их использование для биоиндикации состояния жизненной среды. Тез. докл. Институт экологии ландшафтов АН СССР. С.22–23.
- Макаров К.В. 1987. Морфо-экологические типы личинок жуков-жуужелиц рода *Carabus* L // Пробл. почв. зоол. Тез. докл. IX Всес. сов. Тбилиси: Мецниереба. С.177–178.
- Макаров К.В. 1998. Морфология термофильных личинок *Orthogonius* и *Helluodes* и положение триб *Orthogoniini* и *Helluodini* в семействе жуужелиц // Зоол. журн. Т.77. Вып.11. С.1285–1296.
- Макаров К.В. 2002. Признаки хетотаксии в эволюционной морфологии личинок жуужелиц // Русск. энтомол. ж. Т.11. Вып.1. С.23–24.
- Макаров К.В. 2005. Личинки трибы Scaritini (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных стран // Русск. энтомол. ж. Т.14. Вып.3. С.169–201.
- Макаров К.В., Боховко Е.Е. 2005. Преимущество структур хетомы у развивающихся с гиперметаморфозом личинок *Brachinus* Weber (Coleoptera, Carabidae) // Русск. энтомол. ж. Т.14. Вып.4. С.263–274.
- Макаров К.В., Бринёв А.Е. 2001. Личинки рода *Harpalodema* Reitter (Coleoptera, Carabidae) и его положение в системе трибы Zabrinii // Русск. энтомол. ж. Т.10. Вып.3. С.273–288.
- Макаров К.В., Гургенидзе Л.Н., Рекк Н.Г. 1991. Описание личинки эндемичного кавказского вида *Zabrus (Pelor) trinii* F.-W. (Coleoptera, Carabidae) и диагноз подрода *Pelor* по личиночным признакам // Изв. АН Груз. ССР. Т.17. С.103–109.
- Макаров К.В., Егоров С.Л. 1986. Жизненные формы рода *Carabus* (L.) Thoms. (Coleoptera, Carabidae) // Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих. М.: МГПИ. С.10–25.
- Макаров К.В., Коваль А.Г. 2003. К биологии пещерной жуужелицы *Jeannelius birsteini* Ljovuschkin, 1963 (Coleoptera, Carabidae, Trechini) // Энтомол. обзор. Т.82. Вып.4. С.836–845.
- Макаров К.В., Шиленков В.Г. 2001. Личиночные стадии жуужелицы *Daptus vittatus* Fisher (Coleoptera, Carabidae, Harpalini) // Русск. энтомол. ж. Т.10. Вып.3. С.289–296.
- Макарова Е.В., Макаров К.В. 1996. Морфология личинки и систематическое положение рода *Callistus* (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. Т.75. Вып.6. С.857–863.
- Макарова Е.В. 2001. Новые и малоизвестные личинки жуков-жуужелиц рода *Chlaenius* Bonelli, 1810 (Coleoptera, Carabidae) // Русск. энтомол. ж. Т.10. Вып.3. С.297–308.
- Макарова Е.В. 2005. Личинка жуужелицы *Eromis dejeani* (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. Т.84. Вып.2. С.275–281.
- Маталин А.В. 1998. Личинки жуужелиц рода *Dicheirotichus* Jacq. (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных стран. I. Личинки подрода *Dicheirotichus* Jacq. // Энтомол. обзор. Т.77. Вып.1. С.134–150.
- Маталин А.В. 2001. Личинки жуужелиц рода *Dicheirotichus* Jacquelin du Val, 1857 (Coleoptera, Carabidae: Harpalini) фауны России и сопредельных стран. Сообщение II. Личинки подрода *Trichocellus* Granglbauer, 1892 // Русск. энтомол. ж. Т.10. Вып.3. С.309–322.
- Михайлов В.А. 1977. Личинки жуужелиц подрода *Axinocarabus* A.Mog. рода *Carabus* (Coleoptera, Carabidae) // Изв. Акад. наук ТаджССР. Сер. биол. н. Т.67. Вып.2. С.22–67.
- Михайлов В.А. 1977. Личинки жуужелиц подрода *Deroplectes* Rtt. рода *Carabus* (Coleoptera, Carabidae) // Изв. Акад. наук ТаджССР. Сер. биол. н. Т. 68. Вып.3. С.43–49.
- Михайлов В.А. 1978. Личинки жуужелиц рода *Carabus* из Средней Азии // Зоол. журн. Т.57. Вып.6. С.851–856.
- Некулисану З.З. 1992. Морфология личинки *Diachromus germanus* L. // Изв. Акад. наук Республики Молдова. Биологические и химические науки. Вып.2. С.50–53.
- Пономаренко А.Г. 1985. Жескокрылые из юры Сибири и Западной Монголии // Расницын А.П. (ред.). Юрские насекомые Сибири и Монголии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т.211. С.47–87.
- Пучков А.В. 1990. Личинки жуков-скакунов подродов *Lophyridia*, *Eugrapha*, *Cylindera* (Coleoptera, Carabidae) юго-запада европейской части СССР // Вестн. зоол. Киев. Вып.4. С.12–18.
- Пучков А.В. 1991. Личинки жуков-скакунов группы *Cicindela sylvatica* европейской части СССР // Зоол. журн. Т.70. Вып.5. С.149–156.
- Пучков А.В. 1992. Личинка жуужелицы *Harpalus (Artabas) splendens* (Coleoptera, Carabidae) // Вестн. зоол. Киев. Вып.5. С.70–73.
- Пучков А.В. 1993. Личинки жуков-скакунов (Coleoptera, Carabidae, Cicindelinae) подрода *Cicindela* s.str. Русской Равнины и Кавказа // Зоол. журн. Т.72. Вып.7. С.52–62.
- Пучков А.В. 1993. Личинки жуков-скакунов (Cicindelinae) подрода *Cicindela* s. str. Русской равнины и Кавказа // Зоол. журн. Т.72. С.52–62.
- Шарова И.Х. 1957. Личинки жуков-красотелов (*Calosoma*, Carabidae) // Зоол. журн. Т.36. С.878–884.
- Шарова И.Х. 1958. Личинки жуков-жуужелиц, полезных и вредных в сельском хозяйстве // Уч. зап. Моск. госуд. педагог. инст. им. В.И. Ленина. Т.12. Вып.7. С.4–164.
- Шарова И.Х. 1960. Морфо-экологические типы личинок жуужелиц (Carabidae) // Зоол. журн. Т.39. Вып.5. С.691–708.
- Шарова И.Х. 1964. Семейство Carabidae — жуужелицы // Гиляров М.С. (ред.). Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука. С.112–185.
- Шарова И.Х. 1967. Жизненные формы личинок жуужелиц и их эволюционные взаимоотношения // Эволюционная морфология личинок насекомых. М. Наука. С.56–80.
- Шарова И.Х. 1967. Личинки родов *Acinopus* Latr. и *Osimus* Motsch. (Coleoptera, Carabidae) и их систематическое положение // Зоол. журн. Т.46. С.891–900.
- Шарова И.Х. 1981. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука. 359 с.
- Шарова И.Х., 1981. Морфо-экологическая типизация жизненных циклов жуков-жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Тр. Всес. энтомол. о-ва. Т.63. С.59–61.
- Шарова И.Х. 2002. Экологическая радиация почвообитающих личинок насекомых // Пробл. почв. зоол. Мат-лы III (XIII) Всеросс. совещ. по почвенной зоологии. М.: КМК. С.197–198.
- Шарова И.Х., Макаров К.В. 1983. Личинка жуужелицы *Machozetus lehmanni* Mén. (Coleoptera, Carabidae) // Энтомол. обзор. Т.62. Вып.3. С.524–528.
- Шарова И.Х., Макаров К.В. 1983. О личинках жуужелиц рода *Brosicus* Panz. (Coleoptera, Carabidae) // Энтомол. обзор. Т.62. Вып.4. С.742–750.
- Шарова И.Х., Макаров К.В. 2007. Жизненные формы личинок жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) мировой фауны // Науч. тр. Моск. пед. гос. ун-та. Т.3. Физико-математические науки. М.: изд-во «Прометей». С.350–355.
- Шарова И.Х., Макаров К.В. 2008. Соотношение таксономической системы и системы жизненных форм личинок жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Тр. Ставропольск. отд. Русск. энтомол. о-ва. Вып.4. С.53–56.

- Шиленков В.Г., Берлов Э.Я. 1987. Описание личинки красотела *Callistenes elegans* Kirsch. (Coleoptera, Carabidae) из Казахстана // Энтомолог. обозр. Т.66. Вып.3. С.584–590.
- Яблоков-Хизорян С.М. 1962. Личинка красотела *Callistenes brevisculus* Mnnh. (Insecta, Coleoptera) // Изв. Акад. наук АрмССР. Биол. науки. Т.15. Вып.1. С.91–93.
- Alcock J. 1976. The behaviour of the seed collecting larvae of a carabid beetle (Coleoptera) // J. Nat. Hist. London. Vol.10. P.367–375.
- Altner H., Bauer T. 1982. Ultrastructure of a specialized, thrust-sensitive, insect mechanoreceptor: stimulus-transmitting structures and sensory apparatus in the rostral horns of *Notiophilus biguttatus*. // Cell Tissue Res. Vol.226. No.2. P.337–354.
- Andersen J. 1966. The larval stages of the genus *Bembidion* Latr. (Col. Carabidae). I. The larvae of the subgenus *Chrysobraceon* Net. and *B. dentellum* Thunb. // Norsk ent. Tidsskr. Vol.13. P.440–453.
- Andersen J. 1968. The larva of *Miscodera arctica* Payk. (Col., Carabidae) // Norsk ent. Tidsskr. Vol.15. P.71–74.
- Andersen J.M. 1970. The larva of *Pelophila borealis* Payk. (Col., Carabidae). // Astarte. Vol.3. P.87–95.
- Arndt E., Beutel R.G. 1994. Description of the larvae of *Paussus (Klugipaussus)* aff. *distinguendus* and *P.(Lineatopausus) afzelii* Westwood, 1885 (Coleoptera: Carabidae: Paussini) // Elytron. Vol.8. P.129–139.
- Arndt E., Beutel R.G. 1995. Larval morphology of *Systolosoma* Solier and *Trachypachus* Motschulsky (Coleoptera: Trachypachidae) with phylogenetic considerations // Ent. Scand. Vol.26. No.4. 439–446.
- Arndt E., Cassola F. 2000. Description of Prothymine tiger beetle larvae from South East Asia (Coleoptera Cicindelinae) // Boll. Soc. Entomol. Ital. Vol.132. P.105–115.
- Arndt E., Drechsel U. 1998. Description of the larva of *Trichognathus marginipennis* Latreille, 1829 (Coleoptera, Carabidae) // Mitt. Münch. Ent. Ges. Bd.88. S.19–24.
- Arndt E., Hürka K. 1990. Description of the larva of *Tapinopterus balcanicus* (Coleoptera, Carabinae, Pterostichini) // Acta Entomol. Bohem. Praha. Bd.87. S.204–208.
- Arndt E., Hürka K. 1992. Beschreibung von Larven der Gattungen *Lindrothius* Kurnakov und *Thermoscelis* Putzeys (Insecta, Coleoptera, Carabidae: Sphodrini) // Entomol. Abhandl. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. Dresden. Bd.54. Hf.2. S.122–127.
- Arndt E., Hürka K. 1992. Larval description of the *Pterostichus* subgenera *Myosodus* Fischer von Waldheim, *Eurymelanius* Reitter and *Orthomus* Chaudoir (Coleoptera, Carabidae) // Koleopt. Rdsch. Wien. Vol.62. P.5–12.
- Arndt E., Paarmann W. 1999. Natural history data and structural features of larvae of representatives of Anthiini (Coleoptera: Carabidae) with regard of their phylogenetic relationship // Ann. Zool. PAN. Vol.49. No.1–2. P.101–112.
- Arndt E., Putschkov A.V. 1994. Description of larvae of the tiger beetle *Lophyra*, *Habrodera* and *Neolaphyra* (Coleoptera: Cicindelidae) from Africa // Europ. J. Ent. Vol.91. No.4. P.407–418.
- Arndt E. 1985. Larvenbestimmungsschlüssel der *Carabus*-Arten Europas (Col., Carabidae) // Ent. Nachr. Bericht. Bd.29. Hf.2. S.49–62.
- Arndt E. 1989. Beschreibung der Larve von *Lionychys quadrillum* (Duft.) und Bemerkungen zur Larvalsystematik der mitteleuropäischen Gruppen des Subtribus Dromiina (Insecta, Coleoptera, Carabidae: Lebiini) // Reichenbachia. Bd.27. S.47–56.
- Arndt E. 1989. Die Larven der mitteleuropäischen *Abax* s.str.-Arten (Coleoptera, Carabidae: Pterostichini) // Beitr. Entomol. Berlin. Bd.39. Hf.2. S.255–270.
- Arndt E. 1990. Die Larve von *Parophonus maculicornis* (Duft.): Beschreibung und Discussion ihrer Merkmale unter Aspekt (Insecta, Coleoptera, Carabidae, Harpalini) // Entomol. Abhandl. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. Bd.53. Hf.2. S.143–150.
- Arndt E. 1990. Die Larve von *Parophonus maculicornis* (Duft.): Beschreibung und Discussion ihrer Merkmale unter phylogenetischen Aspekt (Insecta, Coleoptera, Carabidae, Harpalini). // Entomol. Abhandl. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. Bd.53. S.143–150.
- Arndt E. 1991. Beitrag zur Kenntnis der Licinini-Larven (Coleoptera, Carabidae) // Ent. Nachr. Bericht. Leipzig. Bd.35. Hf.2. S.117–121.
- Arndt E. 1991. Beschreibung der Larven mitteleuropäischer Stenolophina-Arten (Coleoptera, Carabidae, Harpalini) // Ent. Nachr. Bericht. Bd.35. S.45–52.
- Arndt E. 2000. Larvae of the subfamily Trechinae from the Southern Hemisphere (Insecta, Coleoptera, Carabidae) // Spixiana. Bd.23. Hf.1. S.85–91.
- Arndt E., Grebennikov V.V., Zaballos J.M.P. 1999. Description of the larvae of a representative of Anillina with a key to the Palaearctic genera of Bembidiini (Coleoptera: Carabidae) // Koleopt. Rdsch. Wien. Bd.69. S.11–17.
- Arndt E., Kirmse S., Erwin T.L. 2001. Arboreal beetles of neotropical forests: *Agra* Fabricius, larval descriptions with notes on natural history and behaviour (Coleoptera, Carabidae, Lebiini, Agrina) // Coleopt. Bull. Vol.55. No.3. P.297–311.
- Arndt E., Mossakowski D., Prüser F. 1994. Description of the larvae of the subgenus *Cathoplius* Thomson of *Carabus* L., with a key to North African *Carabus* larvae (Coleoptera: Carabidae) // Koleopt. Rdsch. Wien. Vol.64. P.21–25.
- Arndt E., Paarmann W., Adis J. 1996. Description of larvae and larval specializations to a specific food in the genus *Notiobia* Perty (Coleoptera: Carabidae) from Amazonian lowlands // Stud. Neotrop. Faun. Env. Vol.31. No.3–4. P.205–216.
- Baehr M. 1997. Revision of the Pseudomorphae of the Australian region. 1. The genera *Pseudomorpha* Kirby, *Adelotopus* Hope, *Cainogenion* Notman, *Paussotropus* Waterhouse, and *Gryptocephalomorpha* Ritsema. Taxonomy, phylogeny, zoogeography (Insecta, Coleoptera, Carabidae) // Spixiana. Suppl.23. P.1–508.
- Ball G.E., McCleve S. 1990. The Middle American genera of the tribe Ozaenini with notes about the species in southwestern USA and selected species from Mexico // Quaest. Entomol. Vol.26. No.1. P.31–116.
- Bauer T. 1979. The behavioural strategy used by imago and larva of *Notiophilus biguttatus* F. (Coleoptera, Carabidae) in hunting Collembola // den Boer P.J., Thiele H.U., Weber F. (eds.). On the evolution of behaviour in Carabid beetles. Miscellaneous papers Agricultural University Wageningen. Wageningen. P.133–142.
- Bauer T. 1982. Predation by a carabid beetle specialized for catching Collembola // Pedobiologia. Vol.24. No.3. P.169–179.
- Bauer T. 1982. Prey-capture in a ground-beetle larva // Amin. Behav. Vol.30. No.1. P.203–208.
- Bauer T. 1986. How to capture springtails on the soil surface. The method of *Loricera pilicornis* F. // Feeding behaviour and accessibility of food for Carabid beetles. P. 43–48.
- Bauer T., Kredler M. 1988. Adhesive mouthparts in a ground beetle larva (Coleoptera, Carabidae, *Loricera pilicornis* F.) and their function during predation // Zool. Anz. Vol.221. P.145–156.
- Bengtsson S. 1927. Die Larven der nordischen Arten von *Carabus* L. // Lunds. Univ. Årsskrift. N.F. Vol.24. No.2. P.1–89.
- Bílý S. 1971. The larva of *Amara (Celia) erratica* (Duft.) and notes to the bionomy of this species // Acta Entomol. Bohemoslov. Vol.68. No.2. P.89–94.
- Bílý S. 1972. The larva of *Amara (Amara) eurynota* (Panzer) (Coleoptera, Carabidae) and notes on the bionomy of this species // Acta Entomol. Bohemoslov. Vol.69. No.5. P.324–329.
- Bílý S. 1975. Larvae of the genus *Amara* (subgenus *Celia* Zimm.) from Central Europe (Coleoptera, Carabidae). Praha: Academia. Nakladatelství Československé akademie věd. 76 p.
- Boldori L. 1924. Contributio alla conoscenza della fauna cavernicola lombarda. Larva del *Duvalius carmantii* ssp. *humeralis* Dod. // Boll. Soc. entomol. Ital. Vol.56. No.9–10. P.145–148.
- Boldori L. 1931. Nuovi appunti sulle larve dei Trechini (Nota preliminare) // Le Grotte d'Italia. Milano. Vol.5. P.1–16.
- Boldori L. 1934. Appunti sulle larve degli Sphodrini. I. La larva dello *Sphodrus leucophthalmus* L. // Boll. Soc. entomol. Ital. Vol.66. P.102–111.
- Boldori L. 1935. Appunti sulle larve degli Sphodrini. II. La larva di *Antisphodrus maierei* Peyer // Bull. Soc. entomol. France. Vol.40. P.150–157.

- Boldori L. 1935. Appunti sulle larve dei Trechini. IV // Studi Trentini Sci. Nat. Acta Biol. Vol.16. P.61–67.
- Boldori L. 1936. Larve di Trechini. VII // Le Grotte d'Italia. Milano. Vol.2. No.1. P.93–99.
- Boldori L. 1939. Sulla larvula di *Pheropsophus africanus* Dej. // Riv. Biol. Coloniale. Vol.2. P.173–183.
- Boldori L. 1951. Larve di Trechini. VIII // Mem. Rass. Speleol. Ital. Vol.3. P.141–151.
- Boldori L. 1958. Larve di Trechini. X. // Memorie della Societa Entomologica Italiana. Vol.37. P.149–161.
- Bourne J.D. 1975. Morphologie de la larve de *Trichophaenops cerdonicus* Ab. (Coleoptera Carabidae: Trechinae) // Rev. suisse Zool. T.82. Fasc.1. P.163–167.
- Bousquet Y. & Grebennikov V.V. 1999. Description of adults and larvae of *Platypatrobus lacustris* Darlington (Coleoptera: Carabidae: Patrobini) with notes on relationships of the genus // Faberies. Vol.24. P.1–13.
- Bousquet Y. 1984. The subgenus *Steropus* Dejean (Coleoptera, Carabidae): adult and larval character states, with notes on taxonomic limits and relationships // Can. Entomol. Vol.116. No.12. P.1611–1621.
- Bousquet Y. 1985. Description of the larva of *Atronus pubescens* (Dejean) (Coleoptera: Carabidae) // Coleopt. Bull. Vol.39. No.4. P.329–334.
- Bousquet Y. 1985. Morphologie comparée des larves de Pterostichini (Col.: Carabidae): descriptions et tables des espèces du nord-est de l'Amérique du Nord. // Nat. Can. (Rev. Ecol. Syst.). Quebec. Vol.112. No.2. P.191–251.
- Bousquet Y. 1986. Description of first-instar larva of *Metrius contractus* Eschscholtz (Coleoptera, Carabidae) with remarks about phylogenetic relationships and ranking of the genus *Metrius* Eschscholtz // Can. Entomol. Vol.118. No.4. P.373–388.
- Bousquet Y. 1986. Description of the larva of *Helluomorphodes praeustus bicolor* Harris with comments on the relationships of the Helluonini (Coleoptera, Carabidae) // Can. Entomol. Vol.119. No.10. P.921–930.
- Bousquet Y. 1988. *Dyschirius* of America north of Mexico: description of new species with keys to species groups and species (Coleoptera, Carabidae) // Can. Entomol. Vol.120. P.361–387.
- Bousquet Y. 1996. Description of the larva of *Schizogenius lineolatus* (Coleoptera: Carabidae: Clivinini) // Acta Soc. Zool. Bohemoslov. Vol.60. No.4. P.347–353.
- Bousquet Y. 2001. Larval features of Morionini (Coleoptera, Carabidae) discussed: is the tribe more closely related to Scaritini or Pterostichini? // Russ. Ent. J. Vol.10. No.3. P.253–260.
- Bousquet Y., Goulet H. 1984. Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera, Adephaga) // Can. J. Zool. Vol.62. No.4. P.573–588.
- Bousquet Y., Smetana A. 1991. The tribe Opisthiini (Coleoptera, Carabidae): description of the larvae, note on habitat, and brief discussion on its relationships // J. N.Y. Entomol. Soc. Vol.99. No.1. P.104–114.
- Bousquet Y., Tchang J.-P. 1992. Anisodactylinae larvae (Coleoptera, Carabidae, Harpalini): description of genus-group taxa of eastern Canada and phylogenetic remarks // Can. Entomol. Vol.124. No.5. P.751–783.
- Bøving A.G. 1907. Om Paussiderne og Larven till *Paussus Kannegieteri* Wasm. // Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening I Kjøbenhavn. Vol.9. P.109–136.
- Brandmayr P. 1974. Le cure parentali di *Carterus (Sabienus) calydonius* Rossi (Coleoptera, Carabidae) // Atti Accad. Sci. Torino. Vol.108. P.811–818.
- Brandmayr P., Zetto Brandmayr T. 1974. Sulle cure parentali e su altri aspetti della biologia di *Carterus (Sabienus) calydonius* Rossi, cun alcune considerazioni sui fenomenomi di cura della prole sinoad oggi riscontrati in carabidi // Redia. Vol.55. P.143–175.
- Brandmayr P., Bonacci T., Zetto Brandmayr T. 2010. Larval morphology of *Epomis Circumcriptus* (Duftschmid, 1812) and of first instar E. dejean, 1831 (Coleoptera, Carabidae) with morphofunctional remarks // Zootaxa. No.2388 P.49–58.
- Brandmayr P., Zetto Brandmayr T. 1981. Identificazione di larve del genere *Ophonius* Dejean, 1821 (s.novo) e note bionomiche (Coleoptera, Carabidae) // Mem. Soc. Ent. Ital. Vol.60. No.2. P.67–103.
- Brinev A.E. 1999. *Aphaonus compressus* Rost, 1891 larval morphology and taxonomic position of the genus in the tribe Pterostichini (Coleoptera Carabidae Pterostichini) // A. Zamotajlov A., Sciake R. (eds.). Advances in Carabidology: Papers dedicated to the memory of professor Oleg L. Kryzhanovskij. P.227–284.
- Burakowski B. 1967. Biology, ecology and distribution of *Amara pseudocommunis* Burak. (Coleoptera, Carabidae) // Ann. Zool. PAN. Vol.24. No.9. P.485–526.
- Burgess A.F. 1911. Locomotion of the larva of *Calosoma sycophanta* // Ann. Entomol. Soc. Amer. Washington. Vol.4. P.173–179.
- Busato E. 2009. Biological cycle and larval morphology of *Cychnus cordicollis* Chaudoir 1835 (Coleoptera: Carabidae) // Ann. soc. entomol. Fr. (n.s.). Vol.45. No.2. P.177–186.
- Busato E., Casale A. 2004. Note sul ciclo biologico e sulla morfologia pre-imaginale di *Carabus (Macrothorax) planatus* Chaudoir, 1843, species endemica dell'Appennino siculo (Coleoptera, Carabidae) // Studi Trentini Sci. Nat. Acta Biol. Vol.81. P.177–187.
- Busulini E. 1956. La larva dell'*Orotrechus venetianus* (Winkl.) // Boll. Mus. civ. Stor. nat. Venezia. Vol.9. P.115–122.
- Cabidoche M. 1963. Morphologie larvaire de *Geotrechus gallicus* ssp. *assonensis* Jeannel // Anns. Spéléol. Moulis. Vol.18. P.305–308.
- Cabidoche M. 1965. Morphologie larvaire des *Lianoe* endogés // Anns. Spéléol. Moulis. Vol.20. P.105–116.
- Capogreco J.V. 1989. Immature *Lebia viridis* Say (Coleoptera, Carabidae): bionomics, descriptions, and comparions to other *Lebia* species // Coleopt. Bull. Vol.43. P.183–194.
- Cárdenas A.M., Heras A.M. de la, Bach C. 1992. Morfología larvaria de *Steropus (Corax) globosus* Fabricus, 1792 (Coleoptera: Carabidae) // Elytron. Vol.6. P.133–141.
- Casale A., Marcia P. 2007. Larval morphology of *Sardaphaenops adelphus* Casale, 2004 a highly specialized troglobitic beetle endemic to Sardinia (Coleoptera, Carabidae) // Subterranean Biology. Vol.5. P.35–42.
- Casale A., Vigna Taglianti A. 1991. Morphologie larvaire de *Cychnus cylindricollis* Pini (Coleoptera, Carabidae) avec de notes sur la biologie et l'écologie de l'espèce // Elytron. Suppl.5. P.95–106.
- Casale A., Di Giulio A., Marcia P., Molinu A. 2010. The third instar larva of *Speomolops sardous* Patrizi, 1955, a cave-dwelling molopine beetle endemic to Eastern Sardinia, with notes on its habitat (Coleoptera, Carabidae) // Ital. J. Zool. Vol.77. No.2. P.159–167.
- Casale A., Giachino P.M., Pantaleoni R. 1996. Life history and pre-imaginal stages of *Dromius meridionalis* (Coleoptera, Carabidae, Dromiini) in Sardinia // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.60. P.363–371.
- Cekalovic K.T. 1981. Descripcion de la larva y pupa de *Ceroglossus suturalis* (Fabr.), 1775 (Coleoptera-Carabidae) // Bol. Soc. Biol. Concep. Vol.51. No.2. P.67–73.
- Cerruti M. 1939. Larva del *Tacys parvulus* Dej. (Coleop. Carab.) // Mem. Soc. ent. Ital. Vol.17. P.121–124.
- Cerruti M. 1941. Larva di *Molops ovipennis* ssp. *istrianus* G. Müller (Coleoptera, Carabidae) // Mitt. Münch. Ent. Ges. Bd.31. S.938–943.
- Costa C., Vanin S.A. 2010. Coleoptera larvae fauna associated with termite nests with Emphasis on the "Bioluminiscent termite nests" from Central Brasil // Psyche. Vol.2010. ID.723947. P.1–12.
- Costa C., Vanin S.A., de Carvalho T.R. 2011. A new brasilian species of *Loxandrus* Le Conte, 1852, with description of immatures and notes on natural history (Coleoptera, Carabidae, Loxandriini) // Zootaxa. No.2745. P.30–42.
- Davies M.J. 1963. The larva of some British *Notiophilus* species (Coleoptera, Carabidae) // Entomol. Mon. Mag. No.99. P.206–209.
- Deleurance S., Deleurance E.P. 1964. Reproduction et cycle evolutif larvaire des *Aphaenops* (*A. cerberus* Dieck, *A. crypticola* Linder), insectes Coléoptères cavernicoles // C. R. Hebdom. Seanc. Acad. Sci. Paris. Ser.D. Sci.Nat. No.258. P.4369–4370.

- Desender K. 1988. The larvae of *Amara aenea* (De Geer, 1774) and *Amara familiaris* (Duftschmid, 1812) (Coleoptera, Carabidae) // Bull. Ann. Soc. Roy. Entomol. Belg. Vol.124. No.4–6. P.153–164.
- Desender K., Panne V. 1983. The larvae of *Pterostichus strenuus* Panzer and *Pterostichus vernalis* Panzer (Coleoptera, Carabidae) // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. Vol.113. No.2. P.139–154.
- Desender K., Pollet M., Goossens R. 1986. The larvae of *Amara curta* Dejean 1828 and *Amara tibialis* (Paykull, 1798) (Col., Carabidae) with notes on the life cycle of both species // Biol. Jb. Dodonaea. Vol.54. P.104–115.
- Di Giulio A. 2008. Fine morphology of the myrmecophilous larva of *Paussus kannegieteri* (Coleoptera: Carabidae: Paussinae: Paussini) // Zootaxa. No.1741. P.37–50.
- Di Giulio A., Fattorini S., Kaupp A., Vigna Taglianti A., Nagel P. 2003. Review of competing hypotheses of phylogenetic relationships of Paussinae (Coleoptera: Carabidae) based on larval characters // Syst. Ent. Vol.28. P.509–537.
- Di Giulio A., Maurizi E., Hlavác P., Moore W. 2011. The long-awaited first instar larva of *Paussus favieri* (Coleoptera: Carabidae: Paussini) // Eur. J. Entomol. Vol.108. P.127–138.
- Di Giulio A., Moore W. 2004. The first-instar larva of the genus *Arthropterus* (Coleoptera, Carabidae, Paussinae): implication for evolution of myrmecophily and phylogenetic relationships within the subfamily // Invert. Syst. Vol.18. P.101–115.
- Di Giulio A., Moore W. 2009. The first known larva of the Australian genus *Mystropomus* Chaudoir (Coleoptera: Carabidae: Paussinae) // Austral. J. Ent. Vol.48. P.140–148.
- Di Giulio A., Vigna Taglianti A. 2001. Biological observation on *Pachyteles* larvae (Coleoptera: Carabidae: Paussinae) // Trop. Zool. Vol.14. P.157–173.
- Dudich E. 1923. Die Larve von *Anophthalmus (Duvalites) hungaricus* Csiki // Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. Bd.20. S.162–165.
- Elron E., Shlagman A., Gasith A. 2007. First detailed report of predation on Anuran metamorphs by terrestrial beetle larvae // Herpetological Review. Vol.38. No.1. P.30–33.
- Emden F.I., van. 1919. Beschreibung der Larve von *Pheropsophus hispanicus* Dej. // Ent. Mitt. Bd.8. S.34–38.
- Emden F.I., van. 1922. Über die Larven der Paussiden und Beschreibung der Larve der *Paussus granulatus* Westwood (Col.) // Entomol. Blätter Biol. Syst. Käfer Bd.18. S.37–47.
- Emden F.I., van. 1935. Die Larven der Cicindelinae. I. Einleitendes und Alacosternale Phyle // Tijdschrift voor entomologie. Vol.78. P.134–183.
- Emden F.I., van. 1942. A key to the genera of larval Carabidae // Transaction of the Royal Entomological Society of London. Vol.92. P.1–99.
- Emden F.I., van. 1953. The larva of *Morion* and its systematic position // Proc. Hawai. entomol. Soc. Vol.15. P.51–54.
- Erwin T.L. 1967. Bombardier beetles (Coleoptera, Carabidae) of North America Part II. Biology behaviour of *Brachinus pallidus* Erwin in California // Coleopterist Bulletin Vol.21. P.41–55.
- Erwin T.L. 1978. The larva of neotropical *Enceladus gigas* Bonelli (Coleoptera, Carabidae, Siagoninae, Enceladini) with notes on the phylogeny and classification of some of the more // Coleopt. Bull. Vol.32. No.2. P.99–106.
- Erwin T.L. 1981. A synopsis of the immature stages of Pseudomorphini (Coleoptera, Carabidae) with notes on tribal affinities and behavior in relation to life with ants // Coleopt. Bull. Vol.35. No.1. P.53–68.
- Erwin T.L., Medina R.F., 2003. The Neotropical species *Askalaphium depressum* (Bates): Larval description, first diagnosis and illustrations of immature Ctenodactylini, with natural history notes on the genus and tribe (Coleoptera, Carabidae) // Zootaxa. No.273. P.1–15.
- Erwin T.L., White W.H. 2012. The Nearctic-Caribbean species *Leptotrachelus dorsalis* (Fabricius, 1801): Larval descriptions with a diagnosis of immature Ctenodactylini and natural history notes on the genus and tribe (Coleoptera, Carabidae) // ZooKeys. Vol.194. P.17–32.
- Forsskähl B. 1966. The larve of *Amara alpine* Fbr. (Coleoptera, Carabidae) // Not. Entomol. Vol.46. P.29–31.
- Fradois H. 1946. Sur la larve de *Cychrus rostratus* L. // Revue franç. Ent. Paris. Vol.13. P.49–52.
- Gardner J.C.M. 1936. Immature stages of Indian Coleoptera (20. Carabidae) // Indian Forest Records N.S. Vol.2. P.181–201.
- Ghidini G.M. 1931. Contributo alla conoscenza della fauna speo-entomologica bresciana. I. La larva dell'*Antispodrus boldorii* Dodero // Boll. Soc. entomol. Ital. Vol.63. P.40–43.
- Ghidini G.M. 1932. Osservazione biologiche sulla larva di *Speatre- chus carminatii* Dod. // Boll. Soc. entomol. Ital. Vol.64. P.42–45.
- Giachino P.M. 1981. La larva di *Duvalius carantii* (Sella) (Coleoptera, Carabidae) // Fragn. Entomol. Roma. Vol.16. No.1. P.31–37.
- Giachino P.M. 1984. Contributo alla conoscenza della morfologia larvale nel genere *Nebria*. Le larve di *Nebria orsinii* Villa, *N. apuana* Busi e Rivalta, *N. lareyniei* Fairmaire e *N. posthuma* K. e J. Daniel (Coleoptera, Carabidae) // Boll. Assoz. Rom. Entomol. Vol.39. P.63–76.
- Giachino P.M. 1984. Morfologia larvale nei *Trechus* del "gruppo *strigipennis*" // Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino. Vol.2. No.2. P.465–482.
- Giachino P.M. 1985. Morfologia larvale di alcuni *Trechus* alticoli delle Alpi Lepontini (Coleoptera, Carabidae) // Boll. Soc. entomol. Ital. Vol.117. No.8–10. P.161–171.
- Giachino P.M. 1989. Contributo alla conoscenza della morfologia larvale del genere *Trechus*. La larva di *Trechus schatzmayri* Focarile, 1949 (Coleoptera, Carabidae) // Riv. Piem. St. nat. Vol.10. P.131–135.
- Giachino P.M. 1990. Contributo alla conoscenza della morfologia larvale del genere *Trechus*. La larva di *Trechus aubei* Pandelle 1867 (Coleoptera, Carabidae) // Riv. Piem. St. nat. Vol.11. P.117–120.
- Giachino P.M. 1991. Contributo alla conoscenza dei *Trechus* alticoli del cantone Ticino — la larva di *Trechus schaumii* Pandelle, 1867 (Coleoptera, Carabidae) // Boll. Soc. Ticinese Sci. Nat. Vol.79. No.1. P.45–48.
- Giglio A., Ferrero E.A., Perrotta E., Tripepi S., Zetto Brandmayr T. 2003. Ultrastructure and comparative morphology of mouthpart sensilla in Ground Beetle larvae (Insecta, Coleoptera, Carabidae) // Zool. Anz. Bd.242. S.277–292.
- Glaçon-Deleurance S. 1960. Biologie et morphologie lairvaire de *Trichaphaenops gounelli* Bedel (Coleoptera Trechidae) // C.R. Séanc. Acad. Sci. Paris. Fasc.251. P.1234–1235.
- Goulet H. 1983. The genera of Holarctic Elaphrini and species of *Elaphrus* Fabricius (Coleoptera, Carabidae): classification, phylogeny and zoogeography // Quasteniones Entomologicae. Vol.19. P.219–482.
- Grebennikov V.V. 1996. Larvae of Bembidiini: subgenera *Synecho- stictus* and *Pseudolimnaeum* of the genus *Bembidion* and their taxonomic position (Coleoptera, Carabidae) // Zoosyst. Ross. Vol.5. P.263–272.
- Grebennikov V.V. 1996. Description of the first instar larva of *Thalassophilus longicornis* (Coleoptera: Carabidae: Trechodina) // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.60. No.4. P.373–379.
- Grebennikov V.V. 1999. Larvae of the supertribe Siagonitae: genera *Siagona* Latreille and *Enceladus* Bonelli (Coleoptera: Carabidae). // Koleopt. Rdsch. Wien. Bd.69. S.1–10.
- Grebennikov V.V. 1999. Larvae of Zolini (Coleoptera: Carabidae): genera *Ooapterus* Guérin-Méneville and *Idacarabus* Lea // Coleopt. Bull. Vol.53. No.3. P.245–252.
- Grebennikov V.V. 2002. Description of the first-instar larva of *Geocharidius* (Coleoptera, Carabidae, Trechitae) with a discussion of the phylogeny of the subtribe Anillina // European Journal of Entomology Vol.99. P.523–527.
- Grebennikov V.V. 2008. *Tasmanitachoides* belongs to Trechini (Coleoptera: Carabidae): discovery of the larva, its phylogenetic implications and revised key to Trechitae genera // Invert. Syst. Vol.22. P.479–488.
- Grebennikov V., Luff M. 1999. Morphologica study of *Perileptus* larvae (Coleoptera Carabidae Trechitae) // Zamotajlov A., Sciake R. (eds.). Advances in Carabidology: Papers dedicated to the memory of professor Oleg L.Kryzhanovskij. Krasnodar: MUIISO Publisher. P.153–164.

- Grebennikov V.V., Bousquet Y., 2002. Larvae of Pogonini (Coleoptera, Carabidae): genera *Pogonus*, *Pogonistes*, *Cardiaderus* and *Thalassotrechus* // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.63. P.427–441.
- Grebennikov V.V., Maddison D.R. 2000. Larvae of Bembidiini (Coleoptera, Carabidae): subtribes Tachyina and Xystostomina // Europ. J. Ent. Vol.97. No.2. P.223–240.
- Habu A. 1981. Larvae of two species of Lebiini (Coleoptera, Carabidae) // Ent. Rev. Japan. Vol.36. No.1. P.63–73.
- Habu A. 1986. Redescription of larvae of *Pheropsophus jessoensis* Morawitz (Coleoptera, Carabidae) // Ent. Rev. Japan. Osaka. Vol.41. No.2. P.113–122.
- Habu A., Sadanaga K. 1961. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy fields (I) // Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. (Japan). Ser.C. Tokyo. Vol.13. P.207–248.
- Habu A., Sadanaga K. 1963. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (II) // Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. (Japan). Ser.C. Tokyo. Vol.16. P.151–179.
- Habu A., Sadanaga K. 1965. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (III) // Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. (Japan). Ser.C. Tokyo. Vol.19. P.81–216.
- Habu A., Sadanaga K. 1967. Description of some larva of the *Parena* (*Parena*) *perforata* (Bates) with some notes on its life history (Carabidae) // Kontyû. Vol.35. P.391–397.
- Habu A., Sadanaga K. 1969. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (Suppl. I) // Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. (Japan). Ser.C. Tokyo. Vol.23. P.113–143.
- Habu A., Sadanaga K. 1970a. Description of some larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy fields (I) // Kontyû. Vol.38. P.9–23.
- Habu A., Sadanaga K. 1970b. Description of some larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy fields (II) // Kontyû. Vol.38. P.24–41.
- Habu A., Sadanaga K. 1971. Description of some larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy fields (III) // Kontyû. Vol.39. P.159–166.
- Harris A.C. 1978. The larva of *Brullea antarctica* (Coleoptera, Carabidae, Broscinae) // New Zealand Entomologist. Vol.6. P.401–405.
- Hartke A., Drummond F., Liebman M. 1998. Seed feeding, seed caching, and burrowing behaviors of *Harpalus rufipes* De Geer larvae (Coleoptera: Carabidae) in the Maine potato agroecosystem // Biol. Contr. Vol.13. No.2. P.91–100.
- Hondo M. 1984. Foraging strategy of *Parena perforata* Bates (Coleoptera: Carabidae), the predator of the mulberry tiger moth, *Spilarctia imparilis* Butler (Lepidoptera: Arctiidae): responses to the prey density and relationships between prey consumption and growth rate // Jap. J. Ecol. Vol.34. No.4. P.457–466.
- Hondo M., Morimoto N. 1997 Effect of predation by the specialist predator, *Parena perforata* Bates (Coleoptera: Carabidae) on population changes of the mulberry tiger moth, *Thanatarctia imparilis* Butler (Lepidoptera: Arctiidae) // Appl. Ent. Zool. Vol.32. No.2. P.311–316.
- Houston W.W.K., Luff M.L. 1975. The larvae of the British Carabidae (Coleoptera), III. Patrobini // Ent. Gaz. Vol.26. P.59–64.
- Hovorka O. 1996. Description of the first larval instar of *Aptinus bombardaria* (Coleoptera: Carabidae: Brachinini) // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.60. No.4. P.381–384.
- Hürka K. 1958. Beschreibung der larven von *Pterostichus negligens* spp. *negligens* Sturm und *Pterostichus morio* spp. *carpathicus* Kult (Col.: Carabidae) // Acta Soc. Entomol. Čechosl. Prague. Vol.55. P.7–11.
- Hürka K. 1966. Die Larven der mitteleuropäischen *Carabus*- und *Procerus*-Arten // Rozprawy Československé akademie věd. Řada matematických a přírodních věd. Vol.80. P.1–136.
- Hürka K. 1966. Zur Kenntnis der Larven der mitteleuropäischen *Chlaenius*-Arten // Acta Entomol. Bohem. Vol.63. P.203–212.
- Hürka K. 1969. Über die Larven der mitteleuropäischen *Cymindis*-Arten (Col., Carabidae) // Acta Entomol. Bohemoslov. Vol.66. P.100–108.
- Hürka K. 1972. Die Larve von *Deltomerus tatricus* (Miller) (Col.: Carabidae) // Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer. Krefeld. Bd.68. Hf.2. S.86–88.
- Hürka K. 1975. Larval diagnosis of the tribe Stenolophini and notes on the classification of the subfamily, Harpalinae (Coleoptera, Carabidae) // Acta Entomol. Bohemoslov. Vol.72. No.7. P.247–256.
- Hürka K. 1986. Larval taxonomy and breeding type of Palearctic *Cymindis* (Coleoptera Carabidae) // Acta Entomol. Bohemoslov. Vol.83. P.30–61.
- Hürka K. 1992. The taxonomic status of *Semiophonus* (Col., Carabidae, Harpalini) and description of the larva of *Harpalus* (*Semiophonus*) *signaticornis* // Acta Entomol. Bohem. Vol.89. No.1. P.29–34.
- Hürka K. 1997. The status of *Tetraplatypus* (Coleoptera, Carabidae, Stenolophina) and larval description of *Bradycellus ruficollis* and *B. verbasci* // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.61. P.3. P.191–197.
- Hürka K. 1998. Larval taxonomy, development and diet of *Amara* (*Amara*) *famelica*, *A. (A.) littorea* and *A. (A.) proxima* (Coleoptera: Carabidae: Amarina) // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.62. No.2. P.105–113.
- Hürka K. 2001. Larva of *Amara misella*, breeding type, and suprageneric classification of the species (Coleoptera Carabidae, Amarina) // Russ. Ent. J. Vol.10. No.3. P.261–264.
- Hürka K. 2002. First instar larva of *Xenion ignitum* (Coleoptera: Carabidae: Pterostichini) and the phylogenetic relationships of the genus // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.66. P. 31–36.
- Hürka K., Ducháč V. 1980a. Larvae and the breeding type of the Central European species of the subgenera *Bradycellus* and *Pseudobradycellus* (Coleoptera, Carabidae, *Amara*) // Acta Entomol. Bohemoslov. Vol.44. No.3. P.166–182.
- Hürka K., Ducháč V. 1980b. Larval descriptions and the breeding type of the central European species of *Amara* (*Curtonotus*) (Coleoptera, Carabidae) // Acta Entomol. Bohemoslov. Vol.77. P.258–270.
- Hürka K., Papoušek Z. 2002. *Harpalus* larvae (Coleoptera: Carabidae: Harpalina): description of several species and taxonomic remarks // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.66. P.99–119.
- Hürka K., Smrž J. 1981. Diagnosis and bionomy of unknown *Agonum*, *Batenus*, *Europhilus* and *Idiochroma* larvae (Col., Carabidae, *Platynus*) // Věst. Čs. Společ. Zool. Vol.45. No.4. P.255–276.
- Jeannel R. 1920. Biospéologica 42. Les larves des Trechini // Arch. Zool. Expér. Gén. Liv.59. P.509–542.
- Jeannel R. 1926. Monographie des Tréchinæ. Les Larves des Tréchinæ // L'Abeille. Liv.32. Fasc.3. P.375–392.
- Jeannel R. 1941–42. Coléoptères Carabiques. I. // Faune de France. Lechevalier, Paris. T.39–40. P.1–1173.
- Jorge-Silva M.E., Costa C. 1983. Larvae of Neotropical Coleoptera. V: Carabidae, Morionini // Pap. avuls. zool. Sao Paulo. T.35. No.1. P.1–10.
- Kasahara S., Miyano S. 1997. The larva of *Drypta fulveola* Bates (Coleoptera, Carabidae) // Elytra. Tokyo. Vol.25. No.1. P.147–150.
- Kim J.L., Park S.O. 1999. Larval stages and morphology of *Damaster* (*Coptolabus*) *smaragdinus branickii* (Coleoptera: Carabidae) // Entomol. Sci. Vol.2. No.4. P.525–529.
- Kirk V.M. 1972. Seed-catching by larvae of two ground beetles *Harpalus pennsylvanicus* and *H. erraticus* // Ann. Entomol. Soc. Amer. Washington. Vol.65. No.6. P.1426–1428.
- Kirk V.M. 1975. Identification of the larva of *Anisodactylus sanctaerucis* a ground beetle found in South Dakota croplands (Coleoptera: Carabidae) // Coleopt. Bull. Vol.29. No.4. P.353–354.
- Kirk V.M. 1980. Identification of the larva of *Galerita janus* a ground beetle found in South Dakota croplands (Coleoptera, Carabidae) // Coleopt. Bull. Vol.34. No.4. P.367–368.
- Kobayashi M., Kudagamage C., Nugaliyadde L. 1995. Distribution of larvae of *Ophionea indica* Thunberg (Carabidae), a predator

- of the rice gall midge *Orseolia oryzae* (Wood-Mason) in paddy fields of Sri Lanka // Jap. Agric. Res. Quart. Vol.29. P.89–93.
- Kůrka A. 1971. Larvae of the Czechoslovak species of the genus *Calathus* Bonelli (Coleoptera, Carabidae) // Acta Entomol. Bohem. Vol.68. P.233–262.
- Larsson S.G. 1941. Larver // Hansen V. (ed.). Danmarks Fauna. Biller XI, sandspringere og lřbebiller Kobenhavn. Vol.47. P.243–360.
- Leffler S.R. 1985. The tiger beetle genus *Omus* Eschscholtz: larval characters and their implications // Cicindela. Vol.17. No.4. P.53–66.
- Lenko K. 1972. *Pseudomorpha laevis* (Wood-Mason) (Coleoptera, Carabidae) // Studia Entomol. T.15. P.439–444.
- Leonardi C. 1966. Descrizione della larva dell' *Orotrechus springeri* (Müller) (Coleoptera, Trechinae) // Boll. Soc. entomol. Ital. Vol.96. P.105–113.
- Leonardi C. 1969. Descrizione delle larve di *Molops senilis* Schaum e *Typhlochromus stolzi* (Holz) et note sulla sistematica larvale di questi due generi Pterostichini (Col. Carabidae) // Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova. Ser.2. Vol.77. P.609–625.
- Liebherr J.L. 1983. Larval descriptions of *Calybe (Ega) sallei* (Chevrolat) with a preliminary assessment of lachnophorine affinities (Carabidae, Lachnophorini) // Coleopt. Bull. Vol.37. P.245–260.
- Liefwinck M.A., Wiebes J. 1968. Notes on the genus *Mormolyce* Hegenbach (Coleoptera, Carabidae) // Bijdragen tot de Dierkunde Vol.38. P.59–68.
- Lindroth C.H. 1960. The larvae of *Trachypachus* Motsch., *Gehringia* Darl., and *Opisthius* Kby. (Col. Carabidae) // Opusc. Ent. Vol.25. P.30–42.
- Lindroth C.H. 1954a. A revision of *Diachlia* Motsch. and *Blethisa* Bon. // Lunds Universitets Årsskrift Vol.50. P.1–28.
- Lindroth C.H. 1954b. Die Larve von *Lebia chlorocephala* Hoffm. (Coleoptera, Carabidae) // Opusc. Ent. Vol.19. P.29–33.
- Lindroth C.H. 1956. A revision of the genus *Synuchus* Gyllenhal (Coleoptera, Carabidae) in the widest sense, with notes on *Pristosia* Motschulsky (*Eucalathus* Bates) and *Calathus* Bonelli // Trans. Roy. Entomol. Soc. London. Vol.108. P.485–576.
- Luff M.L. 1969. The larvae of the British Carabidae (Coleoptera), I. Carabini and Cychrini // Entomologist. Vol.102. P.245–263.
- Luff M.L. 1972. The larvae of the British Carabidae (Coleoptera), II. Nebriini // Entomologist. Vol.105. P.161–179.
- Luff M.L. 1976. The larvae of the British Carabidae (Coleoptera), IV. Notiophilini and Elaphrini // Entomologist. Vol.27. P.51–67.
- Luff M.L. 1978. The larvae of the British Carabidae (Coleoptera), V. Omphronini, Loricini, Scaritini and Broscini // Entomol. Gaz. Vol.29. P.265–287.
- Luff M.L. 1985. The larvae of the British Carabidae (Coleoptera), VII. Trechini and Pogonini. // Entomol. Gaz. Vol.36. P.301–312.
- Luff M.L. 1993. The Carabidae (Coleoptera) larvae of Fennoscandia and Denmark // Kristensen N.P. (ed.). Fauna Ent. Scand. Leiden – Copenhagen: E.J. Brill. Vol.27. P.1–186.
- Mahar J.M., Stehr F.W. & Simmons G.A. 1983. Description of larvae and notes about the life habits of *Dromius piceus* Dejean (Coleoptera, Carabidae, Lebiini) // Coleopt. Bull. Vol.37. P.23–26.
- Makarov K.V. 1996. Patterns of chaetome modifications in ground-beetle larvae (Coleoptera: Carabidae) // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.60. P.391–418.
- Matalin A.V. 1995. The larvae of the ground beetle *Bradycellus (Tachycellus) glabratus* (Coleoptera, Carabidae, Harpalini) // Zoosyst. Ross. Vol.4. P.279–291.
- Matalin A.V. 1996. Review of the Palaearctic larvae of the genus *Stenolophus* (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.60. P.419–434.
- May B.M. 1963. New Zealand cave fauna. I. The larva of *Duvaliomimus mayae* Britton 1958 (Coleoptera, Carabidae, Trechinae) // Trans. Roy. Soc. New Zealand Vol.3. P.145–150.
- Moore B.P. 1962. Australian larval Carabidae of the subfamilies Broscinae, Psydrinae and Pseudomorphae (Coleoptera) // Pacific Insects. Vol.6. No.2. P.242–246.
- Moore B.P. 1966. The larva of *Pamborus* (Coleoptera, Carabidae) // Proc. Royal Ent. Soc. Lond. Ser.B. Taxonomy Vol.35. No.1–2. P.1–4.
- Moore B.P. 1971. Notes on an extraordinary blood-feeding carabid larva (Coleoptera) from Port Elizabeth // Ann. Natal Mus. Vol.20. P.479–482.
- Moore B.P. 1972. Description of larvae of *Siagona* (Coleoptera, Carabidae) // J. Entomol. Ser.B. Vol.41. No.2. P.155–157.
- Moore B.P. 1974. The larval habits of two species of *Spallomorpha* Westwood (Coleoptera, Carabidae, Pseudomorphae) // J. Austral. Ent. Soc. Vol.13. P.179–183.
- Moore B.P. 1998. The enigmatic tribe Physocrotaphini Chaudoir (Heliudini auct.) (Coleoptera, Carabidae) // Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Muss. reg. Sci. nat. Torino. P.369–380.
- Moore B.P. 1962. Australian larval Carabidae of the subfamilies Harpalinae, Licininae, Odacanthinae and Pentagonicinae // Proc. Linn. Soc. New South Wales. Vol.90. P.158–163.
- Moore W., Di Giulio A. 2006. Description and behaviour of *Goniotropis kuntzeni* larvae (Coleoptera, Carabidae, Paussinae, Ozaenini) and key to genera of Paussinae larvae // Zootaxa. No.1111. P.1–19.
- Moore W., Song X., Di Giulio A. 2011. The larva of *Eustra* (Coleoptera, Paussinae, Ozaenini): a facultative associate of ants // ZooKeys. Vol.90. P.63–82.
- Nichols S.W. 1986. Descriptions of larvae of Puerto Rican species of *Antilliscaris* Bänninger and notes about relationships and classification of *Antilliscaris* (Coleoptera: Carabidae: Scaritini: Scaritina) // Coleopt. Bull. Vol.40. No.4. P.301–311.
- Oberpriller R.G., Arndt E. 2000. On the biology of *Manticora Fabricius* (Carabidae: Cicindelinae), with a description of the larva and taxonomic notes // Tijdschr. Ent. Bd.143. Hf.1. S.71–89.
- Paarmann W. 1979. A reduced number of larval instars as an adaptation of the desert carabid beetle *Thermophilum (Anthia) sexmaculatum* to its arid environment // On the evolution of behaviour in Carabid beetles. Miscellaneous papers Agricultural University Wageningen: H. Veenman & B.V. Zonen P.113–117.
- Paarmann W. 1985. Larvae preying on ant broods: an adaptation of the desert carabid beetle *Graphipterus serrator* Forskål (Coleoptera, Carabidae) to arid environments // J. Arid Environ. Vol.9. No.3. P.210–214.
- Paarmann W., Erbeling L., Spinnler K. 1986. Ant and ant brood preying larvae: an adaptation of Carabid Beetles to an arid environments // Carabid beetles: Their adaptations and dynamics. Gustav Fisher Verlag. P.79–90.
- Palmer M. 1976. Natural history and behavior of *Pseudoxychila tarsalis* Bates // Cicindela. Vol.8. P.61–92.
- Paulian R. 1947. La larve de *Pseudozoaena (Afrozoaena) luteus* Hope (Coleoptera, Carabidae, Ozaeninae) // Bull. Mus. Hist., Nat. Sect.A. Zool. Biol. Ecol. Anim. Vol.2. P.335–339.
- Peyrieras A. 1976. Insectes Coléoptères Carabidae Scaritinae. II. Biologie. // Faune de Madagascar. Paris: Orstom–CNRS. Liv.41. P.1–161.
- Prüser F., Arndt E. 1995. Description of the larva of *Ceroglossus chilensis* Eschscholtz, 1829 (Insecta: Coleoptera) // Stud. Neotrop. Faun. Env. Vol.30. No.4. S.229–235.
- Putchkov A.V. 1997. Description of the larva of *Thopeutica clara* (Schaum, 1860) (Coleoptera, Cicindelidae) // Zeitschr. Arbeitsgem. Österr. Entomol. Wien. Bd.49. Hf.1–2. P.45–46.
- Putchkov A.V., Cassola F. 1994. The larvae of tiger beetles from Central Asia (Coleoptera, Cicindelidae) // Boll. Mus. civ. Stor. nat. Verona. Vol.18. P.11–43.
- Putchkov A.V., Dolin V.G. 2005. Description of the larva of the tiger beetle *Pogonostoma majunganum* (Coleoptera, Cicindelidae) // Vestn. Zool. Vol.39. No.1. P.35–38.
- Putchkov A.V., Werner K. 2007. Larval morphology of the subgenus *Megacephala* s.str. (Coleoptera, Cicindelidae) // Vestn. Zool. Vol.41. No.2. P.175–179.
- Raynaud P. 1936. Contribution à l'étude des larves: *Omophron limbatum*. Les *Pterostichus* Bon. // Miscelanea entomol. Vol.37. No.8. P.33–48.

- Raynaud P. 1976. Stades larvaires. Famille Pterostichidae (Coléoptères, Carabidae) // *Nouv. Revue Entomol.* Liv.6. No.1. P.19–24.
- Rougemont G.M., de. 1983. Contributions a la connaissance de la faune de l'Ethiopie 3. Les larves de Calosomes récoltées par Clarke et de Rougemont (Coleoptera, Carabidae) // *Rev. Zool. Afric.* Vol.97. 641–646.
- Sasakawa K. 2007. Laboratory studies on larval feeding habits of *Amara macronota* (Coleoptera: Carabidae: Zabrinini) // *Appl. Ent. Zool.* Vol.42. No.4. P.669–674.
- Sasakawa K. 2010. Field observations of climbing behavior and seed predation by adult ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a lowland area of the temperate zone // *Env. Ent.* Vol.39. No.5. P.1554–1560.
- Saska P. 2004. Carabid larvae as predators of weed seeds: granivory in larvae of *Amara eurynota* (Coleoptera, Carabidae) // *Comm. Agric. Appl. Biol. Sci.* Vol.69. P.27–33.
- Saska P. 2004. Larvae of the nominotypical subgenus *Amara* (Coleoptera, Carabidae) // *Acta Soc. Zool. Bohem.* Vol.68. P.191–234.
- Saska P. 2005. Contrary food requirements of the larvae of two *Curtonotus* (Coleoptera: Carabidae: Amara) species // *Ann. appl. Biol.* Vol.147. P.139–144.
- Saska P., Honěk A., 2004. Development of the beetle parasitoids, *Brachinus explondes* and *B. crepitans* (Coleoptera, Carabidae) // *J. Zool.* Vol.262. P.29–36.
- Saska P., Jaročik V., 2001. Laboratory study of larval food requirements in nine species of *Amara* (Coleoptera, Carabidae) // *Plant Prot. Sci.* Vol.37. P.103–110.
- Schawaller W. 1992. The larva of *Carabus (Meganebrius) pseudo-harmandi* Mandl, 1965 (Coleoptera: Carabidae) from the Nepal Himalayas // *Elytron. Suppl.*5. P.159–166.
- Sharova I.Ch. 2008. Adaptive radiation of carabid larvae (Coleoptera, Carabidae) // Penev L., Erwin T., Assmann T. (eds.). *Back the Roots and Back to the Future (Towards a New Synthesis amongst Taxonomic, Ecological and Biographical Approaches in Carabidology)*. Proc. European Meeting, Blagoeograd, 2007. Sofia–Moscow. P.285–304.
- Shelford V. 1907. The Larva of *Collyris emarginatus*, Dej. // *Trans. Roy. Ent. Soc. London.* Vol.55. P.83–90.
- Shelford V. 1908. Life histories and larval habits of the tiger beetles (Cicindelidae) // *J. Linn. Soc. Zool. London.* Vol.30. P.157–184.
- Silvestri F. 1904. Contribuzione alla conoscenza della metamorfosi e dei costume della *Lebia scapularis* con descrizione dell'apparato sericiparo della larva // *Redia.* T.2. P.68–84.
- Spence J.R., Sutcliffe J.F. 1982. Structure and feeding in larvae of *Nebria* (Coleoptera, Carabidae) // *Can. J. Zool.* Vol.60. No.10. P.2382–2394.
- Spomer S.M., Nabity P.D., Brust M.L. 2008. Larval description of *Cicindela (Dromochorus) pruina* (Casey) (Coleoptera: Carabidae: Cicindelinae) with notes on habitat and adult behaviour // *Coleopt. Bull.* Vol.62. No.1. P.37–41.
- Strouhal H. 1949–50. Die Larve des *Trichaphaenops (Arctaphaenops) angulipoennis* Meixn. (Coleoptera, Carabidae) // *Ann. Naturh. Mus. Wien.* Wien. Bd.57. S.305–313.
- Sturani M. 1962. Osservazioni e ricerche biologiche sul genere *Carabus* Linnaeus (*sensu lato*) (Col. Car.) // *Mem. Soc. Ent. It.* Vol.41. P.85–202.
- Šustek Z. 1993. Description of the 3-rd instar larva of *Nebria jockischi* (Coleoptera, Carabidae) // *Biologia. Bratislava.* Vol.48. No.5. P.519–522.
- Thompson R.G. 1977. A redescription of the larva of *Morion cordatus* Chaudoir (Coleoptera: Carabidae, Morionini) // *Coleopt. Bull.* Vol.31. No.2. P.159–164.
- Thompson R.G. 1979. A systematic study of the larvae in the tribes Pterostichini, Morionini and Amarini (Coleoptera, Carabidae) // *Bull. Agric. Stat. University of Arcansas.* No.837. P.1–105.
- Valdés P.R. 2002. Larval and pupal characteristics of *Macracanthus brevicillus* (Chevrolat) (Coleoptera: Carabidae: Masoreini) // *Coleopt. Bull.* Vol.56. No.2. S.310–314.
- Vanek S. 1984. Larvae of the Palaearctic species *Clivina collaris* and *Clivina fossor* (Coleoptera, Carabidae, Scaritini) // *Acta Entomol. Bohem.* Vol.81. P.99–112.
- Vigna Taglianti A. 1967. La larva del *Duvalius lepinensis* (Coleoptera, Carabidae) // *Fragm. Entomol. Roma.* Vol.5. P.153–163.
- Vigna Taglianti A., Santarelli F., Di Giulio A., Oliverio M. 1998. Phylogenetic implications of larval morphology in the tribe Ozaenini (Coleoptera, Carabidae) // *Phylogeny and classification of Caraboidea*. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). P.273–296.
- Vomero V. 1969. Descrizione della larva dello *Zabrus Orsinii* (Col. Car.) // *Fragm. Entomol. Roma.* Vol.6. No.2. P.183–199.
- Wautier V. 1964. Larves primaires de *Brachinus* (Coléoptères Carabiques) obtenues en élevage // *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon.* Liv.33. P.350–362.
- Wautier V., Viala C. 1967. La larve primaire d'*Aptinus displosor* (Defour), Coléoptère Carabique // *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon.* Liv.36. Fasc.10. P.424–434.
- Will K. 2008. A new species of *Loxandrus* Leconte (Coleoptera: Carabidae: Loxandriini) from South America // *Ann. Carnegie Mus.* Vol.77. No.1. P.205–210.
- Witzke G. 1974. Die Larve von *Pterostichus (Platysma) niger* (Schaller 1783) // *Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer. Krefeld.* Bd.70. S.5–11.
- Wizen G., Gasith A. 2011. Color variability and body size of larvae of two *Epomis* species (Coleoptera, Carabidae) in Israel, with a key to the larval stages. // *ZooKeys.* Vol.119. P.37–52.
- Zaitsev A.A. 2007. Thoracic endoskeleton of carabid larvae (Coleoptera, Carabidae) // Penev L., Erwin T. & Assmann T. (eds.). *Back to the Roots and Back to the Future. Towards a New Synthesis amongst Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology*. Proc. XIII Europ. Carabidologists Meeting. Sofia–Moscow: Pensoft Publish. P.159–171.
- Zamotajlov A.S. 1994. The carabid genus *Deltomerus* Motschulsky, 1850 of the Caucasus, 3. Description of new species and preliminary diagnoses of larvae (Coleoptera: Carabidae) // *Zoosyst. Ross.* Vol.3. No.1. P.75–95.
- Zetto Brandmayr T., Brandmayr P. 1978. Morfologia pre-immaginale e note bionomiche sue *Harpalus (Harpalophonus) circum-punctatus italus* Schaum (Coleoptera Carabidae) // *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna.* Vol.34. P.65–74.
- Zetto Brandmayr T., Marano I. 1993. Descrizione larvali dei generi *Stomis* Clairville, *Metapedius* Fiori e *Platyderus* Stephens (Coleoptera, Carabidae, Pterostichinae) // *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna.* Vol.48. P.27–43.
- Zetto Brandmayr T., Marano I. 1996. Larval morphology and notes on bionomy of *Myas chlybaeus* (Coleoptera, Carabidae) // *Acta Soc. Zool. Bohem.* Vol.60. No.4. P.469–477.
- Zetto Brandmayr T. 1976. Studi sulla fitofagia nei Carabidi spermofagia larvale di *Ophonus ardosiacus* Lutsh. (Coleoptera, Carabidae) // *Atti XI Congr. naz. ital. Ent. Sorrento.* P.59–64.
- Zetto Brandmayr T. 1983. Life cycle, control of propagation rythm and recdundity of *Ophonus rotundicollis* Fairm. et Lab. (Coleoptera, Carabidae, Harpalini) as an adaption to the main Feeding plant *Daucus carota* L. (Umbelliferae) // *The synthesis of field studies and laboratory experiment.* Rep. IV meeting Europ. Carabidol. P.93–103.
- Zetto Brandmayr T. 1990. Spermophagous (Seed eating) ground beetles: first comparison of the diet and ecology of the Harpaline genera *Harpalus* and *Ophonus* (Coleoptera, Carabidae) // *The Role of Ground Beetles in ecological and environmental studies.* Intercept Publishers. P.307–316.
- Zetto Brandmayr T., Belfiore T., Bonacci T., Giglio A., Perrotta E. 1998. Fine morphology of *Chlaenius* larvae: a reinforced sensorial set as adaptation to particular life-stiles (Coleoptera, Carabidae) // IX-th European Carabidologists Meeting, 26–31 July Cosenza, Italy. Abstracts. P.44.
- Zetto Brandmayr T., Bonacci T., Perrotta E. 2000. Morphology and distribution pattern of sensory receptors in the larvae of two carabid beetles, *Chlaenius vestitus* and *Chlaenius velutinus* (Coleoptera, Carabidae, Chlaeniini) // *Natural history and applied ecology of carabid beetles.* Proc. IX European Carabidologists' Meeting. Pensoft. P.95–102.
- Zetto Brandmayr T., Brandmayr P. 1975. *Biologia di Ophonus puncticeps* Steph. (Coleoptera, Carabidae): cenni sulla fitofagia

- delle larve e loro etologia // Ann. Fac. Sci. Agr. Univ. Torino. Vol.9 P.421–430.
- Zetto Brandmayr T., Brandmayr P., Marano I., Paarman W. 1993. The larva of *Graphipterus serrator* (Forskål, 1975) (Coleoptera, Carabidae, Graphipterini): description and functional morphology // Trop. Zool. Vol.6 (2) P.299–312.
- Zetto Brandmayr T., Giglio A., Marano I., Brandmayr P. 1998. Morphofunctional and ecological features in carabids (Coleoptera) larvae // Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Mus. reg. Sci. nat. Torino. P.449–499.
- Zetto Brandmayr T., Marano I., Paarman W. 1993. Hypotheses concerning the preying behaviour of the larvae of *Graphipterus serrator* Forskål, a myrmecophilous carabid beetle // Ethology Ecology & Evolution. Special Issue. Vol.3 P.119–124.
- Zetto Brandmayr T., Marano I., Paarman W. 1994. *Graphipterus serrator*: myrmecophilous carabid beetle with mandibular succtorial tube in the larva // Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Series Entomologica. Kluwer Academic Publisher. P.87–90.
- Zetto Brandmayr T., Marano I., Pizzolotto R. 1994. Larval morphology and bionomy of *Amara (Leirides) alpestris* Villa (Coleoptera, Carabidae) // Gortania. Atti Mus. Friul. Stor. Nat. Udine. Vol.16. P.187–202.
- Zetto Brandmayr T., Mazzei A., Tabarico F., Giglio A., Bauer T., Brandmayr P. 2007. The larva *Siagona europea* Dejean, 1986: Morphology and collecting technique for a subterranean blind “running ant killer” (Coleoptera, Carabidae) // Ital. J. Zool. Vol.74. No.3. P.239–245.
- Zhou J., Goyer R.A. 1993. Descriptions of the immature stages of *Calleida viridipennis* (Say) and *Plochionus timidus* Haldeman (Coleoptera: Carabidae: Lebiini) // Coleopt. Bull. Vol.47. No.3. P.233–242.