

Преемственность структур хетома у развивающихся с гиперметаморфозом личинок *Brachinus* Weber (Coleoptera: Carabidae)

Continuity of chaetom pattern in *Brachinus*-larvae developing with hypermetamorphosis (Coleoptera: Carabidae)

К.В. Макаров¹, Е.Е. Боховко²
K.V. Makarov¹, E.E. Bokhovko²

¹ Московский педагогический государственный университет, кафедра зоологии и экологии, ул. Кибальчича 6, корп. 5, Москва 129278, Россия.

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, кафедра энтомологии, Москва 119992, Воробьевы горы, Россия.

¹ Moscow State Pedagogical University, Department of Zoology & Ecology, Kibaltschitcha str. 6, build. 5, Moscow 129278, Russia.

² Moscow Lomonosov State University, Department of Entomology, Moscow 119992, Vorobiovy Gory, Russia.

KEY WORDS: larvae, chaetotaxy, morphology, adaptations, Coleoptera, Carabidae, Brachinini.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: личинки, хетотаксия, морфология, адаптации, Coleoptera, Carabidae, Brachinini.

ABSTRACT. Extrenal morphology and the chaetotaxy of all larval stages of carabid beetle *Brachinus elegans* Chaudoir, 1842 were studied. First larva of this beetle is triangulina-like, whereas larvae II and III are engorged, scarcely moving forms. In spite of hypermetamorphosis, the great continuity of chaetome composition was revealed. The analysis of the topology of chaetome elements during larval development allowed to ascertain follows: 1) the strong modification of the cephalic capsule is caused but the disproportional enlargement of basal regions of frontal and parietal sclerites; 2) body tergites increase in size proportionally; 3) pleurites and ventrites become hypertrophied; 4) the reduction and immobilization of leg segments have not effect on the set of their chaetome elements. There are two the most important tendencies in chaetome formation in *Brachinus* larvae during the ontogenesis: the weakening of sensorial and locomotory elements and the development of the supporting chaetome of abdominal ventrites and pleurites. The assessment of the transformation of different adaptive and nonadaptive structures enabled to select the taxonomically valuable features. Their application supports the hypothesis of the proximity of Brachinini to the group Truncatipenne within *Limbata conchifera*.

РЕЗЮМЕ. Описана морфология и хетотаксия личинок старших возрастов *Brachinus elegans* Chaudoir, 1842 показана высокая преемственность структур хетома в ходе гиперметаморфоза. Сравнение топологии гомологичных элементов хетома позволило установить, что изменение формы головной капсулы определяется неравномерным разрастанием основания фронтального и париетальных склеритов, тергиты тела пропорционально увеличиваются в размерах, а вент-

риты и плевриты гипертрофированы. Редукция и иммобилизация отделов конечностей не влияет на состав их хетома. Анализ хетотаксии позволил выделить по меньшей мере две тенденции развития хетома в онтогенезе *Brachinus*: ослабление сенсорных и локомоторных структур и развитие пассивно-опорного хетома абдоминальных вентритов и плевритов. Оценка трансформации адаптивных структур позволила провести отбор таксономически значимых признаков и подтвердить гипотезу о близости Brachinini к группе Truncatipenne в составе *Limbata conchifera*.

Триба Brachinini — своеобразная группа жуков с неясным систематическим положением. Необычные черты строения и образа жизни имаго послужили причиной неоднократного изучения морфологии и физиологии этой группы [Aneshanelsey et al., 1969; Eisner, 1959; Galián et al., 1990], а также обсуждения её родственных связей и таксономического статуса. Ранг этого таксона многократно менялся — от уровня подтрибы до подсемейства и даже семейства, а в разных классификациях Brachinini сближались то с наиболее плезиоморфными группами, то с наиболее продвинутыми [Крыжановский, 1983; Ball, 1979; Deuve, 1993; Ball et al., 1998].

Проблематичность этих трактовок усугубляется особенностями биологии Brachinini. Уже в конце XIX века были обнаружены личинки старших возрастов *Brachinus* Weber, 1801, паразитировавшие на куколках водных жуков [Wickham, 1893; цит. по: Dimmok & Knab, 1904]. На основании аналогий в образе жизни личинок для *Brachinus* предполагалось развитие с гиперметаморфозом и подвижной личинкой первого возраста. Позднее были описаны личинки первого возраста родов *Pheropsophus*

Solier, 1833 [Boldori, 1939; van Emden, 1919, 1920], и *Brachinus* [van Emden, 1942; Habu & Sadanaga, 1965; Wautier, 1963, 1964], которые не питались и вели себя подобно триунгулинами Meloidae. Полностью цикл развития и строение личинок старших возрастов североамериканского *Brachinus pallidus* Erwin, 1965 были изучены Ирвином [Erwin, 1966, 1967]. В дальнейшем биология этого и нескольких близких видов была изучена очень подробно [Juliano, 1983, 1984, 1985 a, b, 1986a, b]. Оказалось, что их метаморфоз удлинён и насчитывает пять личиночных стадий, при этом старшие возраста малоподвижны, обладают редуцированными конечностями и органами чувств и питаются куколками водных жуков (Hydrophilidae, Gyridae), разыскиваемых триунгулинами. Эти данные, вместе с краткими наблюдениями о развитии *Pheropsophus jesoensis* A. Morawitz, 1862 [Habu & Sadanaga, 1965], долгое время оставались единственными сведения о биологии личинок Brachinini и вызывали немало сомнений, поскольку местообитания многих *Brachinus* никак не связаны с водоёмами. Развитие европейских *Brachinus crepitans* (Linné, 1758) и *B. explodens* (Duftschmid, 1812) было изучено лишь в последние годы [Saska & Honek, 2004]. При этом выяснилось, что пищей для личинок старших возрастов служат куколки других видов жуужелиц.

Такие особенности образа жизни сильно осложняют изучение преимагинальных стадий Brachinini. К настоящему времени есть данные по морфологии личинок первого возраста шести европейских [Wautier, 1963, 1964] и одного японского вида *Brachinus* [Habu & Sadanaga, 1965], двух видов *Aptinus* Bonelli, 1810 [Wautier & Viala, 1967; Novorka, 1996] и нескольких палеотропических *Pheropsophus* [van Emden, 1919, 1920; Boldori, 1939; Habu, 1986; Habu & Sadanaga, 1965; Rajagopal & Kumar, 1993; Qu, 1996]. Именно признаки личинок первого возраста используются и в определительных таблицах [Bøving & Craighead, 1931; van Emden, 1942; Шарова, 1958, 1964; Hürka, 1978; Arndt, 1991; Luff, 1993; Макаров, 1994]. Известны краткие описания личинок старших возрастов *B. pallidus* [Erwin, 1967] и *Ph. jesoensis* [Habu & Sadanaga, 1965; Habu, 1986], причём в последнем случае авторы использовали и некоторые данные по хетотаксии.

Однако детали морфологии личинок Brachinini почти не изучены, неполные сведения о хетотаксии имеются только для личинки *Aptinus bombardae* (Illiger, 1880) [Novorka, 1996]. Хетотаксия и детали строения личинок старших возрастов остаются практически не изученными. В связи с этим значительный интерес представляет как подробное описание личинок старших возрастов, так и изучение морфологических перестроек личиночной фазы в онтогенезе *Brachinus*.

Морфология личинок Brachinini, при всём её своеобразии, отличается значительным консерватизмом, особенно у личинок первого возраста. Это позволяет обсуждать морфологическую характеристи-

ку рода *Brachinus* и онтогенетические изменения хетома на примере нескольких видов.

Основой для работы послужили личинки первого возраста, выведенные в лаборатории в разные годы от имаго *Brachinus crepitans* и *Brachinus plagiatus* Reiche, 1868. Личинки старших возрастов *Brachinus elegans* Chaudoir, 1842 были собраны в 2004 г. в Краснодарском крае Е.Е. Боховко. Материал хранится в коллекции кафедры зоологии и экологии Московского педагогического государственного университета (МПГУ) в 70% этиловом спирте, часть личинок для исследования хетотаксии заключена в препараты с жидкостью Фора-Берлезе или зупаралом.* Номенклатура хетома приведена по общепринятой схеме [Bousquet & Goulet, 1984].

Морфология личинок

Личинка первого возраста

МАТЕРИАЛ. *Brachinus crepitans*: Ю Азербайджан, Талыш, берег р. Истисучай, 1.II.1988 leg. В.Душенко, выведены 23.III.2988, Н.Козлов — 11L1 (№43.2-1.1 F), 28L1 (№43.2-1.2 Al); Ю Азербайджан, Ленкоранский р-н, окр. п.Миколан, берег р.Ленкоранчай 23.IV.2004 leg. К.Макаров, выведены 13.V.2004, А.Маталин — 3L1 (№43.2-1.3 Al), 1L1 (№43.2-1.4 Eu); breeding by F.I. van Emden from adults: Croydon, Surrey, leg. R.L. Coil — 1L1 (№43.2-1.5 F); *Brachinus plagiatus*: Молдавия, Кагульский р-н, окр. с.Рошу; выведены в лаборатории 19.VI.1984 leg. В.Карпова — 1L1 (№43.2-2.1 F).

ОПИСАНИЕ. Мелкие, камподеовидные, депигментированные, безглазые личинки с относительно короткими ротовыми придатками и урогомфами.

Окраска светлая, лишь голова и мандибулы коричнево-желтые, остальные части тела едва пигментированы, часто склериты брюшка едва отличимы от окружающей их кутикулы.

Микроскульптура в виде чешуеобразных кутикулярных шипиков развита на боковых поверхностях париеальных склеритов, в латеральных частях тергитов груди и, особенно, брюшка. Вероятно, они выполняют функцию яйцевых зубчиков, отсутствующих у личинок *Brachinus*. Кроме того, отдельные шипики развиты на поверхности стипеса, прементума, тазиков ног и X сегмента брюшка.

Голова (Рис. 1, 2) слегка удлинённая, параллельносторонняя, без выраженных борозд, глаза отсутствуют, антеннальное кольцо редуцировано. По литературными данным, личинки I возраста ряда видов *Brachinus* обладают более или менее развитыми глазными пятнами или глазами [Wautier & Viala, 1964; Erwin, 1967]. Фронтальные швы едва изогнуты, кпереди сильно утончаются, эпикраниальный шов очень короткий. Назале без зубцов, лишь намечено в виде слабо выступающей широкой округлой лопасти (Рис. 3).

Хетотаксия головы характеризуется отсутствием дополнительных щетинок и редукцией ряда сенсилл генерализованного набора в связи с упрощением назале: на переднем крае лба сохраняются только FR₁₁, несколько

* В перечне материала в скобках указан инвентарный номер личинок в коллекции МПГУ и обозначен способ хранения: Al — 70% раствор этанола; Eu — постоянный препарат в зупарале; F — препарат в жидкости Фора-Берлезе.

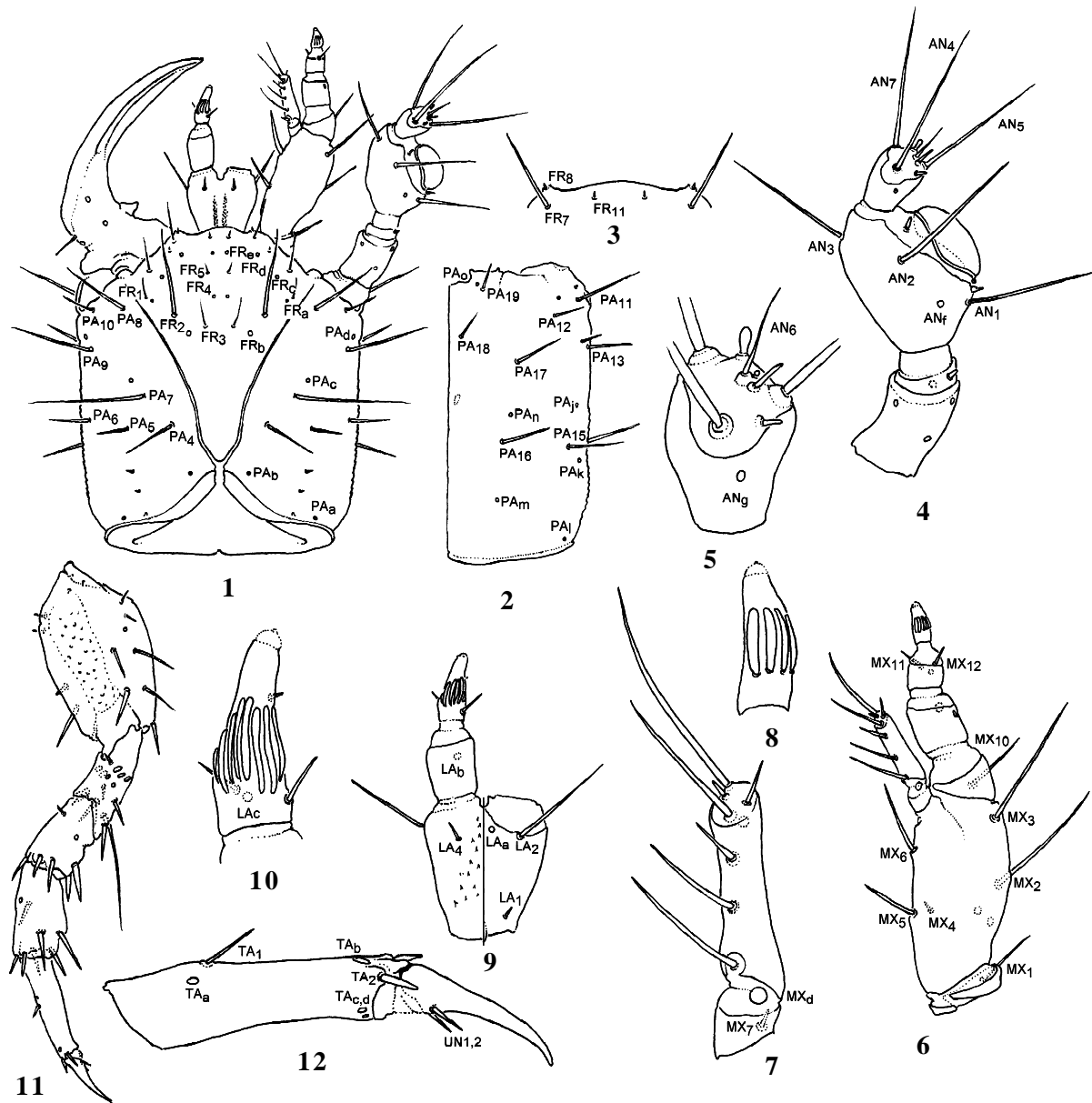


Рис. 1–12. *Brachinus crepitans* (L.), личинка первого возраста: 1 — голова (правые мандибула и губной щупик, левая максилла не показаны); 2 — левый париеальный склерит; 3 — назале; 4 — правая антенна; 5 — 4-й членик антенны; 6 — правая максилла; 7 — галей; 8 — 4-й членик челюстного щупика; 9 — нижняя губа (правый щупик не показан); 10 — 2-й членик нижнегубного щупика; 11 — средняя нога; 12 — лапка средней ноги; 1, 3–8, 10 — сверху; 2 — снизу; 9 — слева — сверху, справа — снизу; 11 — спереди и сверху; 12 — спереди.

Figs 1–12. *Brachinus crepitans* (L.), larva of I stage: 1 — head (right mandible and labial palp, left maxilla not showed); 2 — left parietalia; 3 — nasale; 4 — right antenna; 5 — 4th antennomere; 6 — right maxilla; 7 — galea; 8 — 4th maxillar palpomere; 9 — labium (right palp not showed); 10 — 2nd labial palpomere; 11 — middle leg; 12 — tarsus; 1, 3–8, 10 — dorsal view; 2 — ventral view, 9 — left — dorsal, right — ventral view; 11 — dorsolateral view; 12 — anterior view.

смешанные проксимально; FR_{9,10,g} отсутствуют, FR₈ представлена базиконической сенсилью. На диске лба, дистальнее хет FR₃, расположена пара сенсилл, которые Говорка [Новорка, 1996] считает рудиментами хет FR₄. Длина макрохет FR₂ составляет примерно 0,4 длины фронтального склерита. Для хетома париеальных склеритов характерно уменьшение размеров хет PA_{5,6,10} и увеличение — PA_{4,8}. При этом последняя хета заметно смещена дистально, располагаясь на уровне FR₂–FR₂.

Антенны четырёхчлениковые (Рис. 4), второй членик маленький, кольцевидный, третий гипертрофирован, его апикальный комплекс включает чрезвычайно развитый округлый сенсорий, занимающий большую часть мембраны, две конические и одну сферическую сенсилью. Вершинный членик антенн короткий, заметно расширяющийся к вершине, несёт усложнённый комплекс сенсилл, состоящий из хеты AN₆, двух палочковидных, одной булавовидной и одной сферической сенсилл (Рис. 5).

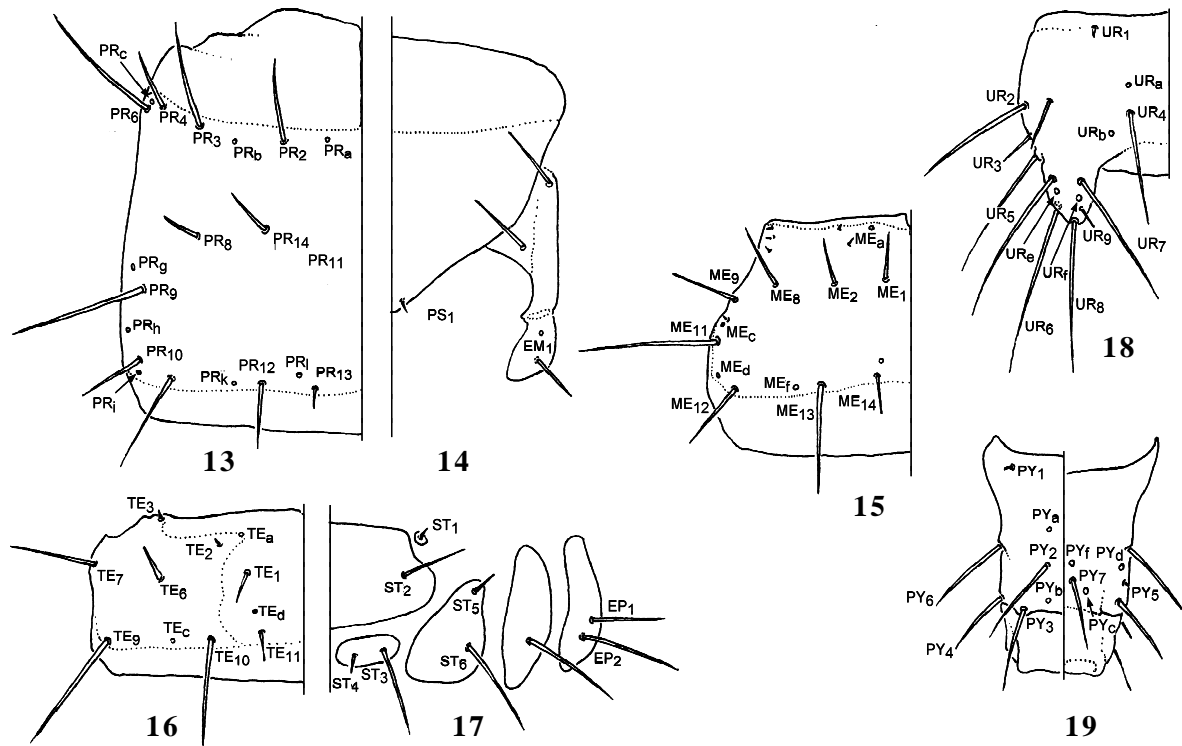


Рис. 13–19 *Brachinus crepitans* (L.), личинка первого возраста: 13 — левая половина переднеспинки; 14 — правая половина переднегруди; 15 — левая половина среднеспинки; 16 — левая половина IV тергита брюшка; 17 — правые плевриты и стерниты IV брюшного сегмента; 18 — левая половина IX тергита; 19 — X сегмент брюшка; 13, 15–16, 18 — сверху, 14, 17 — снизу, 19 — слева — сверху, справа — снизу.

Figs 13–19 *Brachinus crepitans* (L.), larva of I stage: 13 — left half of pronotum; 14 — right half of prosternum; 15 — left half of mesonotum; 16 — left half of tergite IV; 17 — right half of IV abdominal segment; 18 — left half of tergite IX; 19 — X abdominal segment; 13, 15–16, 18 — dorsal view, 14, 17 — ventral view, 19 — left — dorsal, right — ventral view.

Мандибулы довольно крупные, приблизительно равны длине фронтального склерита, с удлинённой дистальной частью, несущей два режущих кля, и очень коротким, треугольным ретинакулумом. Пенициллус отсутствует.

Максиллы характеризуются отсутствием gMX, сильным развитием хет MX_{11,12} (Рис. 6) и наличием крупных дополнительных щетинок на втором членике галеи, образующих группу gMX_{8–9}. Первый членик галеи и хета MX₇ сильно укорочены (Рис. 7). Вершинный членик челюстного щупика в медиальной части несёт группу крупных пальцевидных сенсилл (Рис. 8), апикальный комплекс представлен одной мелкой конической сенсиллой.

Строение нижней губы заметно отличается от типичного для жуужелиц (Рис. 9). В первую очередь, следует отметить полную редукцию язычка, расположенных на нём хет LA₆ и соседних LA₅. Кроме того, на пренемуме отсутствует хета LA₃, участвующая у большинства жуужелиц в образовании фильтрующего аппарата. Таким образом, нижняя губа *Brachinus* несёт только три хеты, соответствующие генерализованному набору — LA_{1,2,4} и все типичные плакоидные сенсиллы — LA_{a,b,c}. На фоне редукции хетома пренемума особенно заметна гипертрофия комплекса пальцевидных сенсилл второго членика губного щупика (Рис. 10), которые занимают большую часть его поверхности. Кроме них и LA_c, в состав этого комплекса входят коническая сенсилла и две микрохеты.

Циариум несёт комплекс микроструктур, включающий своеобразную базальную группу из пяти тесно расположенных сенсилл; его дорсальная поверхность с двумя длинными перистыми выростами, вершины которых почти достигают оснований хет LA₄ на нижней губе.

Склериты грудных сегментов (Рис. 13–15) типичного строения и несут набор хет, близкий к генерализованному; для них характерна редукция лишь некоторых некрупных латеральных сенсилл — PR_{5,7,d,f,j} и ME_{b,e}. Кроме того, отсутствуют хеты ES_{2–4}, а обычно крупные PS₁ заметно уменьшены.

Нога (Рис. 11, 12) в общем типичного для жуужелиц строения, со слегка удлинёнными дистальными отделами, претарзус с одним коготком, дополнительных хет нет. Характерно отсутствие TR₈, очень короткая FE₁ и латеральное положение TI₁. Лапка с одним коготком, несущим в основании длинные хеты UN_{1,2}; её апикальные хеты TA_{3–6} редуцированы и часто едва различимы даже при больших увеличениях (× 600–900).

Брюшко (Рис. 16–17) отличается слабо пигментированными склеритами, тергиты без переднего и латеральных килей, и большей, по сравнению с обычной для личинок жуужелиц, площадью медиостернита. В хетоме тергитов отсутствуют TE_{8,b}, эпиплевриты и стерниты с типичным набором хет, гипоплеврит с крупной дополнительной хетой.

Урогомфы очень короткие, не длиннее половины диска IX тергита (Рис. 18), с полным набором сенсилл,

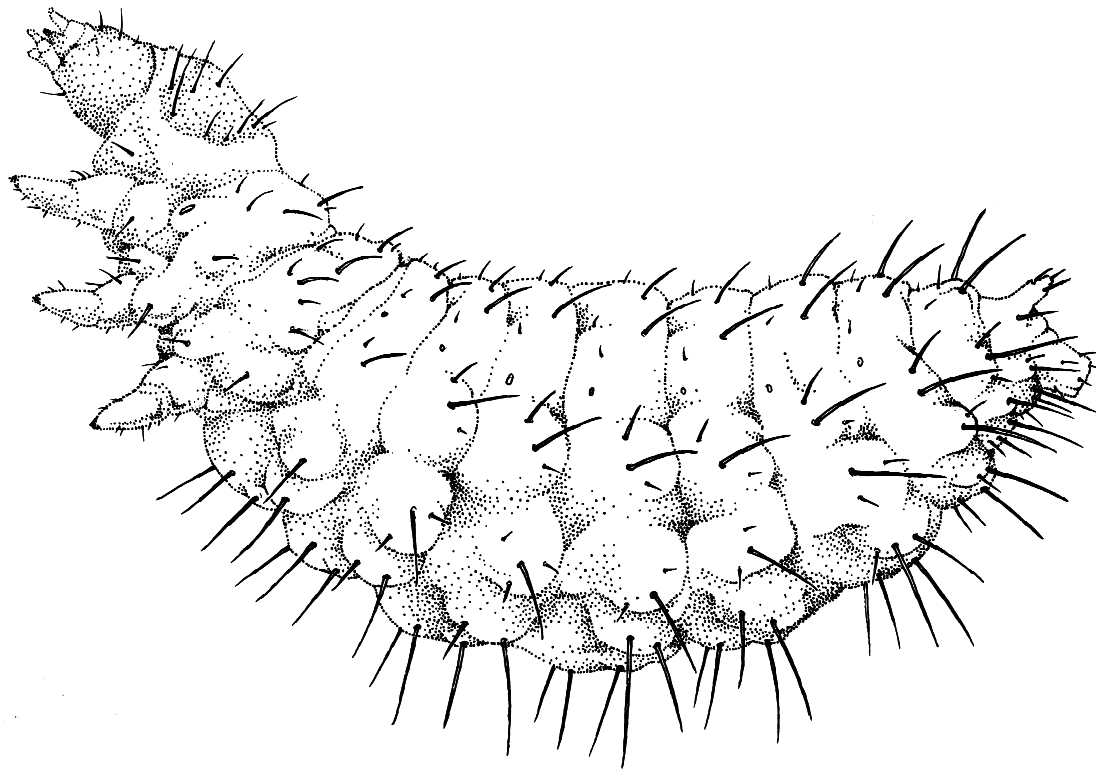


Рис. 20. *Brachinus elegans* Chaud., личинка третьего возраста: габитус, сбоку.
Fig. 20. *Brachinus elegans* Chaud., larva of III stage: habitus, lateral view.

причём UR₁ и UR₃ очень маленькие. Небольшая длина урогомф приводит к нестандартному расположению ряда хет. Так, медиальные хеты UR₅ оказываются приближенными к апикальному комплексу UR₇₋₉, от которого отделены лишь плакоидными сенсиллами UR_{e,f}.

Строение X сегмента (Рис. 19) соответствует типичному для личинок жуужелиц, дополнительные хеты отсутствуют, в области PY₇ имеется добавочная сенсилла; выворачивающиеся придатки без зубчиков.

Личинки старших возрастов

МАТЕРИАЛ: *Brachinus elegans*: Краснодарский край, окр. станции Старокорсунская, поле люцерны 9.VII.2004 leg. Е.Боховко — 2L3 (№43.2-3.1 и 43.2-3.2 Eu); та же этикетка, 1L3 (№43.2-3.3 Al); там же, 2.VII.2004 — 2L2 (№43.2-3.4 Al); та же этикетка, 1L1 [в процессе линьки] (№43.2-3.5 Al).

ОПИСАНИЕ. Депигментированные физиогастрические безглазые личинки с гипергнатической головой, укороченными дистальными отделами антенн и ротовых придатков, нечленистыми короткими ногами (Рис. 20).

Окраска светлая, все склериты очень тонкие, не выделяются на фоне кутикулы. Следы пигментации и склеротизации обнаруживаются только на мандибулах, в передней части головы и на переднеспинке.

Микроскульптура состоит из слабых шипиков, рассеянных на дорсальной поверхности головы, склеритов тела, базальных члениках ног и на подпорке; нигде, кроме назале, шипики не образуют явственных групп или полей.

Головная капсула (Рис. 21) поперечная, слабо суженная к основанию, с заметными вздутиями позади мандибул, из-за чего антеннальные ямки смещены на дорсальную поверхность. Фронтальные швы едва заметны, эпикраниальный шов отсутствует, так что основание лобного

склерита образует медиальную часть затылочного отверстия; борозды отсутствуют. Назале широкое, очень слабо склеротизованное, при фиксации часто меняет форму и образует складки.

Хетотаксия головы характеризуется укорочением большинства хет и увеличением расстояния между сенсиллами, что создает впечатление олигохетоза. При этом головная капсула несёт весь хетом, отмеченный у личинки первого возраста, за исключением ряда сенсилл цибариума. Хеты FR₂ не достигают 0,2 длины лобного склерита, подвижная часть хет PA₁-PA₃ очень короткая, по пропорциям соответствующая коническим сенсиллам (Рис. 21). Наиболее заметны топологические перестройки в базальной части головной капсулы: расстояние между хетами PA₄-PA₄ и PA₇-PA₇ возрастает в 1,5-1,7 раза, хеты PA₁-PA₃ смещаются на боковую поверхность париеальных склеритов. Сенсиллы, расположенные в области глазного бугорка (PA₉, PA_d, PA₁₃), оказываются на уровне антенн. Хетотаксия вентральной поверхности головы почти не изменяется.

Антенны конические (Рис. 23), с сильно расширенными базальными члениками и коническим 3-м антенномером. Последний несёт крупный уплощённый сенсорий и три конические сенсиллы, хеты AN₁-AN₃ очень короткие, их длина не превышает диаметр вершинной части членика. Щетинки последнего членика антенн также укорочены (Рис. 22), его апикальный комплекс, помимо короткой AN₆, включает лишь коническую и сферическую сенсиллы.

Мандибулы массивные, относительно короткие, их дистальная часть короче базальной, а общая длина едва достигает 0,5 длины лба. Ретинакулум треугольный, имеется пеницуллус из небольшого числа коротких шиповидных волосков.

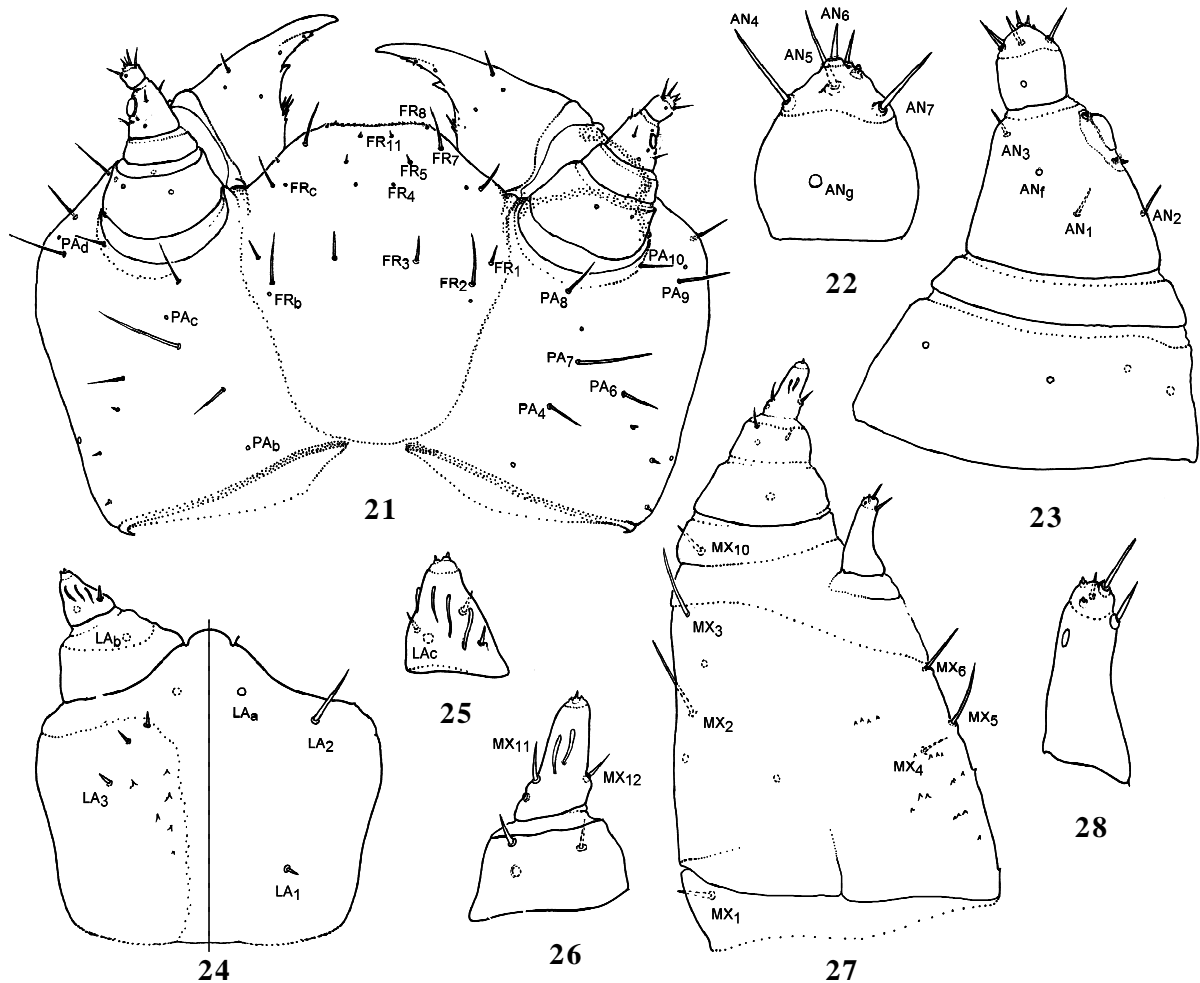


Рис. 21–28. *Brachinus elegans* Chaud., личинка третьего возраста: 21 — голова (максиллы и нижняя губа не показаны); 22 — 4-й членик антенны; 23 — правая антенна; 24 — нижняя губа (правый щупик не показан); 25 — 2-й членик нижнегубного щупика; 26 — 3-й и 4-й членики челюстного щупика; 27 — левая максилла; 28 — 2-й членик галеи; 21–23, 25–28 — сверху; 24 — слева — сверху, справа — снизу.

Figs 21–28. *Brachinus elegans* Chaud., larva of III stage: 21 — head (maxillae and labium not showed); 22 — 4th antennomere; 23 — right antenna (right palp not showed); 25 — 2nd labial palpomere; 26 — 3rd and 4th maxillar palpomeres; 27 — left maxilla; 28 — 2nd galeomere; 21–23, 25–28 — dorsal view; 24 — left — dorsal, right — ventral view.

Максиллы с массивным широким стипесом (Рис. 27), границы его сочленения с кардо, галеей и щупиком неясные. Щупик и галея короткие, конические, малоподвижные; первый членик галеи слит со стипесом.

По сравнению с личинкой первого возраста хетом максиллы характеризуется уменьшением числа хет на галее (здесь обычно сохраняется 2–3 мезохеты и 2 конические сенсиллы); относительным укорочением остальных хет и сокращением числа пальцевидных сенсилл на апикальном пальпмере (Рис. 26–28).

В строении нижней губы прослеживаются сходные изменения: прементум становится широким (его длина не превышает ширины), массивным (Рис. 24), щупики укорочены и расширены, особенно их базальный членик. В области хеты LA₄ обнаруживаются ещё две хеты, которые, возможно, соответствуют LA₃ и LA₅. Все хеты очень короткие, на вершинном членике щупика сохраняется только 3–4 пальцевидные сенсиллы (Рис. 25).

Цибариум с сокращённым числом хет и без базальной группы из сближенных сенсилл.

Грудные сегменты (Рис. 29–31) поперечные, слабо склеротизованы, без килей и складок. Набор дискальных сенсилл соответствует генерализованному, хотя относительная длина хет невелика. Латеральные сенсиллы, напротив, частью редуцированы. Так, на переднеспинке отсутствует PR_{5,7,10,e,f,h,I,j}; на средне- и заднеспинке — ME_{7,10} и большая часть базолатеральных сенсилл (ME_{c,d,e}). Хетотаксия плевритов и вентритов примерно соответствует описанной выше для личинки первого возраста, но хеты PS₁ крупнее и находятся в медиальной части склерита.

Нога сильно видоизменена (Рис. 32–33). Трохантер, бедро и голень сливаются друг с другом, мышелки отсутствуют, от исходных сочленений сохраняются лишь вентральная складка на границе таза и вертлуга, а также кольцевая складка в основании коготка, так что нога состоит лишь из трёх отделов с ограниченной подвижностью. Относительный размер хет также уменьшен (особенно — TA₁), однако их взаиморасположение сохраняется. По сравнению с личинками первого возраста, появ-

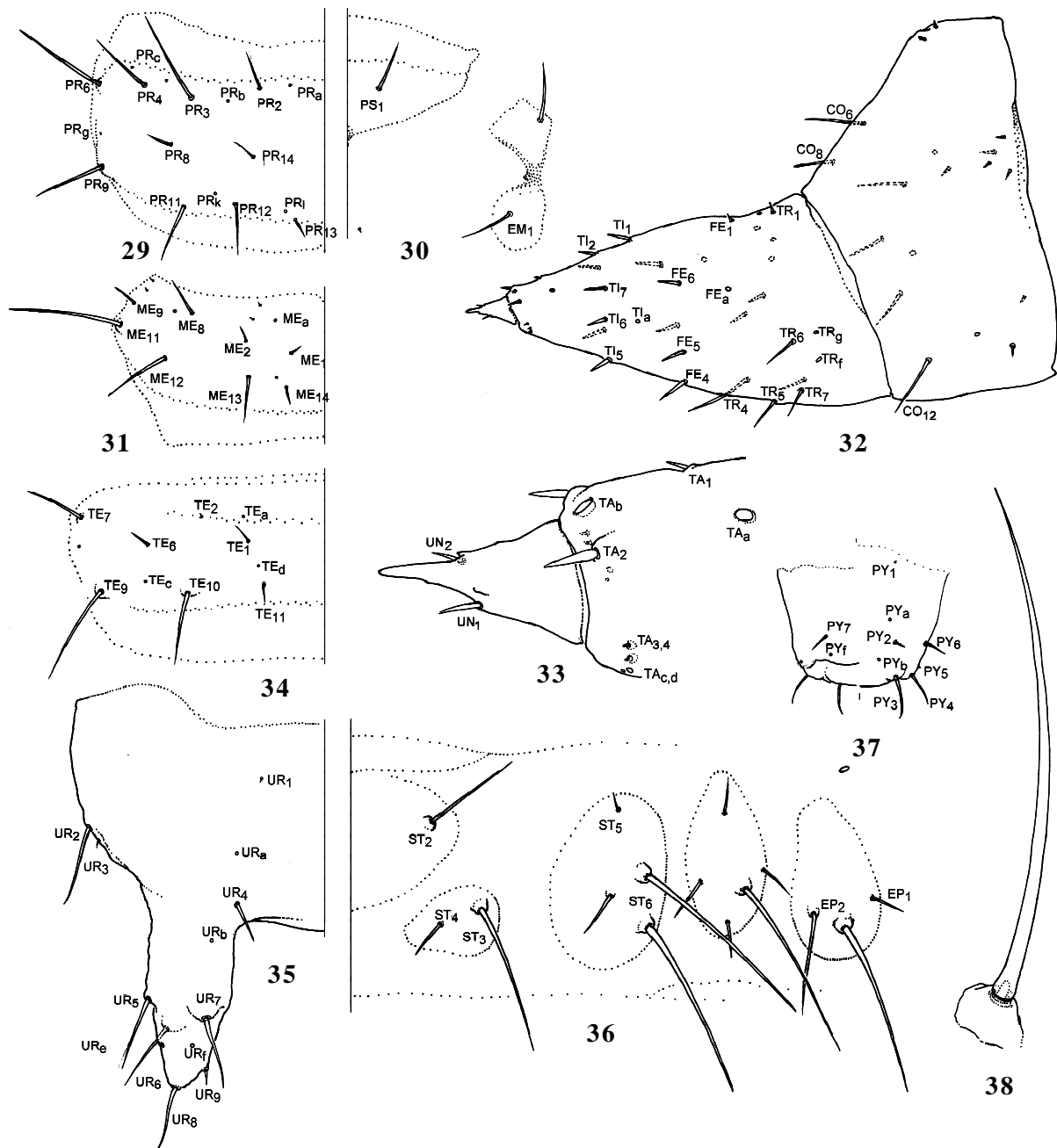


Рис. 29–38. *Brachinus elegans* Chaud., личинка третьего возраста: 29 — левая половина переднеспинки; 30 — правая половина переднегруди; 31 — левая половина среднеспинки; 32 — средняя левая нога; 33 — лапка; 34 — левая половина IV тергита брюшка; 35 — левая половина IX тергита; 36 — правые плевриты и стерниты IV брюшного сегмента; 37 — X сегмент брюшка; 38 — хета ST_4 ; 29, 31, 34–35 — сверху; 30, 34 — снизу; 32 — сзади; 33 — спереди; 37 — слева — снизу, справа — сверху.

Figs 29–38. *Brachinus elegans* Chaud., larva of III stage: 29 — left half of pronotum; 30 — right half of prosternum; 31 — left half of mesonotum; 32 — middle left leg; 33 — tarsus; 34 — left half of tergite IV; 35 — left half of tergite IX; 36 — right half of IV abdominal segment; 37 — X abdominal segment; 38 — seta ST_4 ; 29, 31, 34–35 — dorsal view; 30, 34 — ventral view; 32 — posterior view; 33 — anterior view; 37 — left — ventral, right — dorsal view.

ляется хета TR_8 , а $TA_{2,3}$ и $TA_{5,6}$ заметно крупнее. Дистальная часть коготка укорачивается, так что он становится коническим, в области хет UN_1 и UN_2 появляются бугорки и выступы (Рис. 33).

Развитие массивного брюшного отдела заметно скажется как на форме склеритов, так и на их хетотаксии.

Хотя границы мягких депигментированных склеритов зачастую обнаруживаются только по изменению характера складчатости кутикулы, можно понять, что вентриты и плевриты развиты значительно лучше и занимают большую площадь (Рис. 34, 36), чем у личинки первого возраста. При этом постстерниты и гипоплевриты фор-

мируют явственные выпуклые области (Рис. 20). Соответственно происходит и модификация хетома: тергальные хеты и сенсиллы, при сохранении генерализованного набора (кроме отсутствующих $TE_{8,b}$), уменьшаются в размерах и оказываются смещёнными на диск тергита. Вентральные и плевральные хеты, напротив, увеличены, на наружных постстернитах и плевритах появляются дополнительные щетинки. Обычно в gST_5 имеется 2–3 хеты, в gHY — одна макрохета и 3–4 мезохеты, в gEP_2 — две макрохеты. Длина всех макрохет достигает длины сегмента и они расположены на приподнятых склеротизованных основаниях, ограничивающих их подвижность (Рис. 38).

Урогомфы, как и у личинок первого возраста, короткие, с полным набором хет и уменьшенным числом плакоидных сенсилл (Рис. 35). Топология хет меняется мало — лишь $UR_{5,7}$ смещены к вершине; однако относительные размеры макрохет сильно уменьшаются — их длина не превышает длину самой урогомфы.

Х сегмент короткий, массивный (Рис. 37); дополнительных сенсилл нет, хеты генерализованного комплекса короткие.

Обсуждение

Триунгулиноподобные личинки первого возраста *Brachinus* сохраняют основные черты карабидных личинок. Их специализация связана с развитием крупного сенсория на 3-м антенномере, вероятно помогающего личинке отыскивать куколку хозяина [Wautier, 1964; Синицина, Чайка, 2003]. Кроме того, заметно относительное увеличение размеров трихидных и пальцевидных сенсилл на апикальных члениках щупиков. Аналогичные, хотя и не столь выраженные, тенденции отмечены для мелких эндогейных личинок Trechini и Tachyini. Сходство подчёркивается наличием у *Brachinus* в апикальном комплексе 4-го антенномера крупной булавовидной сенсиллы (Рис. 5). Эти особенности сенсорного аппарата, вероятно, связаны с ориентацией мелких безглазых личинок в почве.

Урогомфы личинок *Brachinus* характеризуются терминальным положением комплекса сенсилл $UR_{6,7,8,9,g}$ и смещением хет UR_4 на диск тергита, что позволяет трактовать их как исходно короткие, а не вторично редуцированные [Макаров, 2002].

В общем хетом этих мелких, не питающихся личинок, носит явно выраженные черты лаконизации [Makarov, 1996]. Единственная структура с явно усложнённой хетотаксией — галея, несущая ряд крупных дополнительных хет на внутренней поверхности апикального членика. Эта черта строения обнаруживается и у личинок рода *Aptinus* [Wautier & Viala, 1967; Novorka, 1996], но отсутствует у *Pheropsophus* [Boldori, 1939; Habu & Sadanaga, 1965]. Интересно, что у личинок старших возрастов *Brachinus* хетотаксия галеи упрощается и приближается к исходному типу — дополнительные хеты уменьшены в размерах и сохраняются только в вершинной части, где они входят в состав апикального комплекса сенсилл (Рис. 28). Можно полагать, что модификация хетома

галеи связана с прикреплением личинки первого возраста к куколке хозяина.

В связи с эктопаразитическим образом жизни у личинок старших возрастов *Brachinus* развиваются глубокие модификации в строении тела, особенно — головы и конечностей. Однако на фоне этих существенных перестроек многие структуры хетома сохраняют строгую преемственность.

Наиболее глубокие модификации претерпевает голова. Головная капсула сохраняет большинство генерализованных хет, однако их топология меняется, что позволяет проследить пути перестройки. Более консервативным оказывается фронтальный склерит, для которого отмечено лишь слабое укорочение и расширение базальной части. Parietalные склериты, напротив, трансформируются очень сильно (Рис. 21), главным образом за счёт расширения медиальных отделов и образования крупной вентролатеральной выпуклости в области хет PA_9 – PA_{13} . Эта морфологическая особенность не имеет ясной функциональной трактовки, так как не затрагивает мест прикрепления мышц ротовых органов. Заметной редукции подвергаются лишь наиболее специализированные сенсорные элементы хетома на 3-м антенномере и вершинных члениках щупиков, в том числе пальцевидные сенсиллы (Рис. 25–26).

Не смотря на то, что отделы ног срастаются, они сохраняют исходный набор сенсилл, хотя размер отдельных хет заметно уменьшен. Расположение хет ноги ясно показывает, что пропорции отделов сохранились прежними. Интересно, что у физиогастрических личинок Paussini (Рис. 43), обитающих в муравейниках и термитниках, видоизменение ноги протекает иначе: сохраняются мышечки трохантерального сочленения, а дистальные отделы конечности сильно укорочены [Макаров, 2002].

Полностью сохраняется набор и почти не меняется топология хет вентритов и плевритов брюшка, урогомф. Хетотаксия грудных тергитов также соответствует исходной, в то время как на брюшных тергитах дискальные хеты (TE_1 , TE_6 , TE_{11}) уменьшены. Напротив, часть вентральных хет заметно увеличена и, вероятно, обеспечивает опору массивного тела личинки. Утолщенные основания хет, увеличивающие прочность их сочленения в ущерб подвижности (Рис. 45–46), обнаружены также на сегментах брюшка физиогастрических личинок *Orthogonius* McLeay, 1825 [Макаров, 1998].

Таким образом, изучение морфологии и хетотаксии личинок *Brachinus* разных возрастов показывает относительный консерватизм состава элементов хетома. Сравнение топологии гомологичных элементов позволяет оценить масштабы морфологических перестроек личинок в ходе развития. Так, изменение формы головы обеспечивается главным образом диспропорциональным разрастанием медиальных частей склеритов (вероятно, связанное с усилением функции глоточного насоса). Укорочение и расширение тергитов тела, напротив, равномерно охватывает всю поверхность склерита. В целом морфоло-

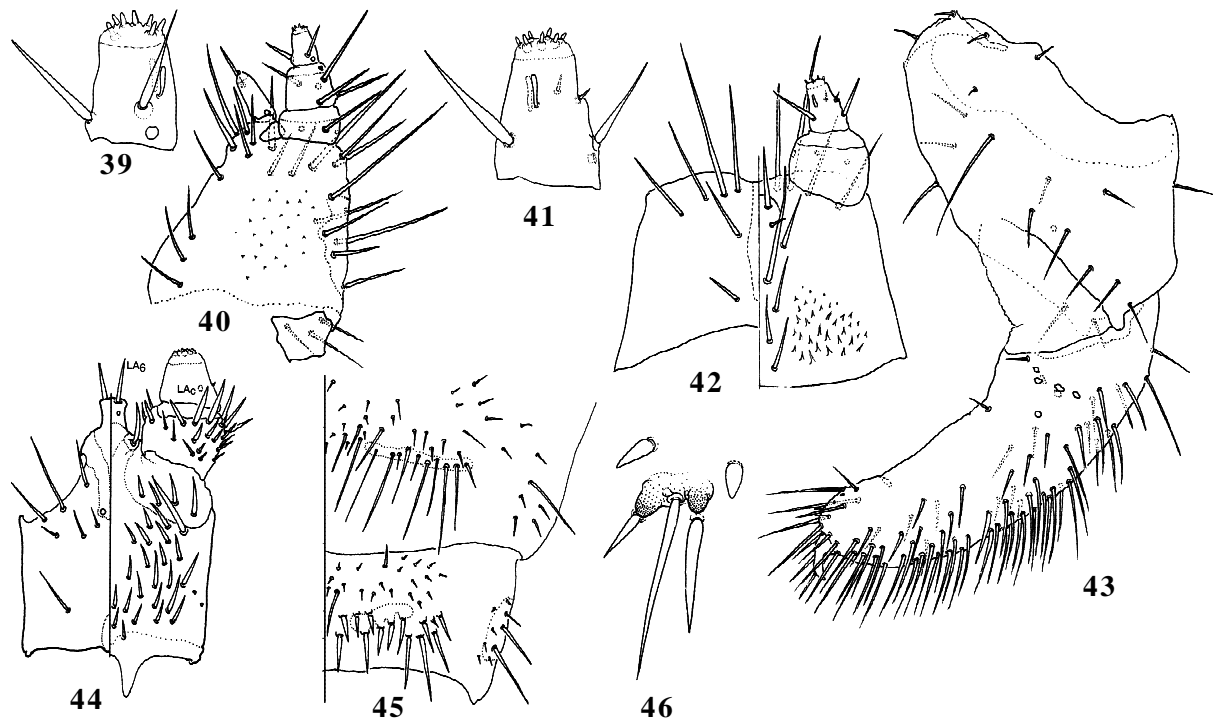


Рис. 39–46. Детали строения физиогастрических личинок жужелиц: 39–43 — *Paussus (Klugipaussus) aff. distinguendus* Reichensberger, 1925; 43–46 — *Orthogonius ? acutangulus* Chaudoir, 1862; 39 — 4-й членик челюстного щупика; 40 — максилла; 41 — 2-й членик губного щупика; 42, 44 — нижняя губа (левый щупик не показан); 43 — нога; 45 — VIII и IX стерниты брюшка; 46 — хета TE_{10} ; 39–41, 46 — сверху; 42, 44 — слева — снизу, справа — сверху; 43 — сзади; 45 — снизу.

Figs 39–46. Detail of physogastric carabids larvae: 39–43 — *Paussus (Klugipaussus) aff. distinguendus* Reichensberger, 1925; 43–46 — *Orthogonius ? acutangulus* Chaudoir, 1862; 39 — 4th maxillar palpomere; 40 — maxilla; 41 — 2nd labial palpomere; 42, 44 — labium (left palpomere not showed); 43 — leg; 45 — VIII and IX abdomina sternite; 46 — seta TE_{10} ; 39–41, 46 — dorsal view; 42, 44 — left — ventral view, right — dorsal view; 43 — posterior view; 45 — ventral view.

гия личинок старших возрастов характеризуется прогрессирующей редукцией всех придатков. Анализируя хетотаксию, удаётся выделить по меньшей мере ещё две тенденции: ослабление сенсорных и локомоторных структур и развитие пассивно-опорного хетомы абдоминальных вентритов и плевритов.

Оценка этих перестроек позволяет более строго подойти к отбору таксономически значимых признаков. Хотя роль признаков личинок в таксономии обсуждалась неоднократно, в том числе применительно к *Brachinini* [Arndt, 1993, 1998; Beutel, 1992, 1993], морфологическое своеобразие триунгулин *Brachinus* не позволило сблизить эту трибу ни с одной из групп жужелиц.

Ряд очень характерных черт строения (сенсорий 3-го антенномера, хетотаксия галеи, строение назале) сильно меняется в зависимости от стадии развития и образа жизни и, следовательно, не имеет существенного таксономического значения. Кроме того, часть признаков, указанных ранее как аутапоморфии *Brachinini* [Arndt, 1993, 1998]: отсутствие яйцевых зубчиков, форма лобного склерита, отсутствие хет FR_{10} , FR_{11} — на нашем материале и по ранее опубликованным данным [Boldori, 1939; Novorka, 1996] не подтверждаются. Личинки другого рода трибы — *Pheropsophus* отличаются от *Brachinus* об-

ширным комплексом признаков: редукцией ретинакулула, развитым эпикраниальным швом, двумя коготками, отсутствием урогомф и крайне своеобразным строением X сегмента [Boldori, 1939; Habu & Sadanaga, 1965]. Кроме того, личинки первого возраста этого рода характеризуются выраженным гиперхетозом, так что идентификация элементов хетомы возможна только по признакам личинок старших возрастов. Это заметно сокращает набор черт строения, пригодный для оценки таксономического положения *Brachinini* по признакам личинок.

В итоге, наиболее характерными морфологическими структурами личинок *Brachinini* следует считать неравномерную редукцию хетомы переднего края фронтального склерита; дифференцированные сенсиллы субапикального комплекса антенн и щупиков; первично короткие/неразвитые урогомфы.

Этот набор признаков позволяет отвергнуть предположение о близости *Brachinini* к базальным группам жужелиц [таким, как *Paussini* и *Metriini* — см. Moore, 1979; Bousquet, 1986; Erwin, 1991; Deuve, 1993]; тем более что синапоморфии личинок этих групп очень широки. Так, укорочение члеников щупиков и развитие крупных трихонидных сенсилл на апикальных пальпомерах обнаруживается и у *Paussini*, и у *Orthogoniini* (Рис. 39–42, 46).

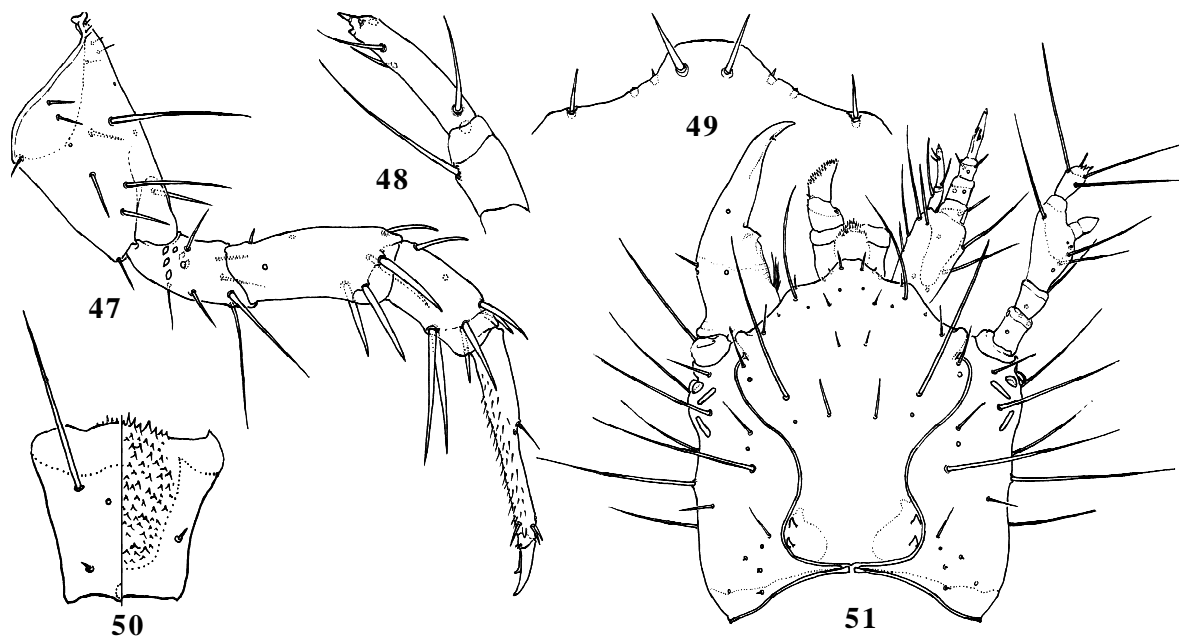


Рис. 47–51. *Lebia (Lamprias) chlorocephala* (Hoffmann, 1803), личинка первого возраста: 47 — нога; 48 — галея; 49 — назале; 50 — подбородок; 51 — голова (левая максилла, правые мандибула и губной щупик не показаны); 47 — спереди; 48–49, 51 — сверху; 50 — слева — сверху, справа — снизу.

Figs 47–51. *Lebia (Lamprias) chlorocephala* (Hoffmann, 1803), larvae of 1 stage: 47 — leg; 48 — galea; 49 — nasale; 50 — praementum; 51 — head (left maxilla, right mandibula and labial palp not showed); 47 — anterior view; 48–49, 51 — dorsal view; 50 — left — dorsal view, right — ventral view.

Дальнейшее уточнение положения дискутируемой группы встречает ряд трудностей. Строение урогомфа и, отчасти, претарзуса сближает *Brachinini* с *Dyschiriini* и *Broscini*. Однако для последних триб, как и для ряда им родственных, характерно упорядоченное расположение кольцевых групп плакоидных сенсилл на вершинных члениках щупиков. Гораздо больше общих признаков обнаруживается у *Brachinini* и представителей группы *Truncatipenne*. Среди личинок последних известны формы со сходным строением претарзуса, короткими урогомфами и т.п.

Много общих признаков обнаруживается у триунгилиноподобных личинок *Brachinus* и *Lebia*: крупные дополнительные хеты на втором членике галеи (Рис. 48); особенности хетома передней части лба (редуцированные FR_9 и FR_{10} , укороченные FR_{10}); сохранение одной пары хет на верхней поверхности прементума (Рис. 50), отсутствие gMX , проксимальное положение хеты TA_1 (Рис. 47). Особенного внимания заслуживает медиальный комплекс сенсилл фронтального склерита (Рис. 49, 51). У личинок *Lebia* хеты FR_4 уменьшены, а дистальнее ряда FR_d-FR_e обнаруживаются щетинки, вероятно гомологичные FR_{11} . Строго говоря, предложенная трактовка хет FR_4 , FR_5 , FR_{11} не единственно возможная. Не исключено, что гомологизация дискальных “пор” и хет FR_4 [Новорка, 1996] неверна и мы имеем дело с дополнительными, вторичными сенсиллами. Тогда следует признать, что у *Brachinus* назальные хеты FR_{10} и FR_{11} редуцированы полнос-

тью, а обозначенные Говоркой [1996] и нами хеты FR_{11} соответствуют FR_5 . Это допущение, однако, кажется маловероятным. Во-первых, условная линия, соединяющая сенсиллы FR_d-FR_e у личинок прочих жуужелиц надёжно разграничивает FR_5 (лежат проксимальнее линии) и FR_{11} (соответственно, дистальнее). Во-вторых, при общей лаконизации хетома личинок *Brachinus* предположение о возникновении дополнительных хет кажется искусственным. Принятие альтернативной системы обозначений, однако, не влияет на итоговую оценку — в любом случае паттерн элементов хетома лобного склерита у личинок первого возраста *Brachinus* и *Lebia* совпадает.

Хотя рассмотренные признаки несут значительную адаптивную нагрузку, они основаны на изменении гомологичных частей хетома. Маловероятно, чтобы такой комплекс сходных структур возник независимо у неродственных групп; более правдоподобным выглядит предположение о их параллельном развитии. Кроме того, у ряда групп *Lebiini* обнаруживается дополнительная хета в области коксального мышечка, ранее обозначенная Арндтом как CO_{18} и считавшаяся аутапоморфией *Brachinini* [Arndt, 1993]. При этом различия в строении сенсория антенн, хетотаксии тергитов тела и ног весьма велики, а дистальное положение хеты PA_8 , прослеживающееся у личинок разных возрастов всех известных родов *Brachinini*, надёжно отличают эти трибу.

Таким образом, наиболее адекватной, на наш взгляд, является характеристика *Brachiniini* как относительно раннего производного от общего филогенетического ствола *Limbata conchifera* и близкого к комплексу триб *Truncatipenne* в смысле Жаннеля [Jeannel, 1941]. Эта точка зрения высказывалась и ранее [Крыжановский, 1976; Bell, 1967; Beutel, 1992; 1993, 1998; Liebherr & Will, 1998].

По последним опубликованным данными [Saska & Honek, 2004] развитие личинок *B. crepitans* и *B. explotens* проходит на куколках жужелиц рода *Amara* Bonelli, 1810. В наших сборах личинки *B. elegans* также чаще всего обнаруживались на куколках *Amara*, однако часть особей развивалась на куколках *Anchomenus dorsalis* (Pontoppidan, 1763). Возможно, этот вид также является обычным кормовым объектом личинок *Brachinus*, о чём косвенно свидетельствует совпадение сроков их сезонной активности [Fazekas et al., 1999; Zaballo, 1985]. Развитие личинок *Brachinus* на куколках других видов жужелиц позволяет считать эту группу возникшей относительно поздно, вопреки мнению некоторых авторов [Erwin & Sims, 1989].

БЛАГОДАРНОСТИ. Авторы искренне благодарны А.В. Маталину за всестороннюю помощь в проведении работы и всем энтомологам, предоставившим материалы для обработки, особенно — В.Е. Карповой, Н.Г. Козлову, Т.А. Черняховской (Москва) и С.В. Утянской (Ростов-на-Дону). Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований № 03–04–49251 и НШ–2154.2003.4.

Литература

Крыжановский О.Л. 1983. Жуки подотряда Adephaga: семейства Rhyssodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть и обзор фауны СССР) // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т.1. Вып.2. Л.: Наука. 341 с.

Крыжановский О.Л. 1976. Опыт ревизии системы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Энтномол. обозр. Т.55. № 1. С.80–91.

Макаров К.В. 1998. Морфология термитофильных личинок *Orthogonius* и *Helluodes* и положение триб *Orthogoniini* и *Helluodini* в семействе жужелиц // Зоол. журн. Т.77. № 11. С.1285–1296.

Макаров К.В. 2002. Признаки хетотаксии в эволюционной морфологии личинок жужелиц // Russ. Entom. J. Vol.11. No.1 С.23–34.

Синицина Е.Е., Чайка С.Ю. 2003. Рецепторные органы личинок жужелиц (Carabidae, Coleoptera) // Энтномол. обозр. Т.82. Вып.2. С.276–288.

Шарова И.Х. 1958. Личинки жуков-жужелиц, 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. 1964. Семейство Carabidae — жужелицы // М.С.Гиляров (ред.) Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука С.112–185.

Aneshansley D., Eisner T., Widom J. & Widom B. 1969. Biochemistry at 100°C: explosive secretory discharge of bombardier beetles (*Brachinus*) // Science. Vol.165. P.61–63.

Arndt E. 1991. Carabidae // В. Klausnitzer (ed.) Die Larven der Käfer mitteleuropas. 1. Band. Adephaga. Krefeld: Goecke & Evers S.1–141.

Arndt E. 1993. Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera) // Stutt. Beitr. Naturk. Ser. A (Biologie). Hf.488. S.1–56

Arndt E. 1998. Phylogenetic investigation of Carabidae (Coleoptera) using larval chaetotaxy // G.E. Ball, A. Casale & A. Vigna Taglianti (eds.) Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Mus. reg. Sci. nat. Torino P.171–190.

Ball G.E. 1979. Conspectus of carabid classification: history, holomorphology and higher taxa // Erwin T.L., Ball G.E., Whitehead D.R. (eds.) Carabid beetles: their evolution, natural history and classification. P.63–111.

Ball G.E., Casale A. & Vigna Taglianti A. 1998. Introduction. // G.E. Ball, A. Casale & A. Vigna Taglianti (eds.) Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Mus. reg. Sci. nat. Torino. P.15–52

Bell R.T. 1967. Coxal cavities and the classification of the Adephaga (Coleoptera) // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol.60. No.1. P.101–107.

Beutel R.G. 1992a. Study on the systematic position of *Metriini* based on characters of the larval head (Coleoptera: Carabidae) // Systematic Entomology. Vol.17. No.3. P.207–218.

Beutel R.G. 1992b. Phylogenetic analysis of thoracic structures of Carabidae (Coleoptera: Adephaga) // Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch. Bd.30. Hf.1. S.53–74.

Beutel R.G. 1993. Phylogenetic analysis of Adephaga (Coleoptera) based on character of the larval head // Systematic Entomology. Vol.18. P.127–147.

Beutel R.G. 1998. Trachypachidae and phylogeny of Adephaga // G.E. Ball, A. Casale & A. Vigna Taglianti (eds.) Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Mus. reg. Sci. nat. Torino P.81–106.

Boldori L. 1939. Sulla larvula di *Pheropsophus africanus* Dej. // Riv. Biol. Coloniale. No.2. P.173–183.

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* Escholtz // Can. Entomol. Vol.118. No.4. P.373–388.

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.

Boving A.G. & Craighead F.C. 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera // Ent. Amer. N.S. Vol.11. Nos1–4. P.1–351.

Deuve Th. 1993. L'abdomen et les genitalia des femelles de Coleoptères Adephaga // Mém. Mus. natl. Hist. nat. Paris. N.S. Vol.155. P.1–184.

Dimmok G. & Knab F. 1904. Early stages of Carabidae // Springfield Mus. nat. Hist. Bull. Vol.1. P.1–56.

Eisner T. 1958. The protective role of the spray mechanism of the bombardier beetle, *Brachinus ballistarius* Lec. // J. Insect Physiol. Vol.2. P.215–220.

Emden F.I. van 1919. Beschreibung der Larve von *Pheropsophus hispanicus* Dej. // Entomol. Mitt. Berlin. Suppl. entomol. Bd.8. 34–38 S.

Emden F.I. van 1920. Nachtrag zu meiner Beschreibung der Larve von *Pheropsophus* Dej. // Arch. Naturgeschichte. (1918). Leipzig. Bd.84. S.156.

Emden F.I. van 1942. A key to the genera of larval Carabidae // Trans. Roy. Ent. Soc. London. London. Vol.92. P.1–99.

Erwin T.L. 1965. A revision of *Brachinus* of North America: Part I. The California species (Coleoptera: Carabidae) // Coleopt. Bull. Vol.19. No.1. P.1–19.

Erwin T.L. 1966. *Brachinus pallidus* Erwin, a carabid beetle with an entomophagous larva // Pan-Pac. Ent. Vol.42. P.73.

Erwin T.L. 1967. Bombardier beetles (Col. Car.) of North America Part II. Biology and behaviour of *Brachinus pallidus* Erwin in California // Coleopt. Bull. Vol.21. No.2. P.41–55.

Erwin T.L. 1991. The ground-beetles of Central America (Carabidae), Part II: Notiophilini, Loricerini and Carabini. // Smithsonian. Contrib. Zool. Vol.501 P.vi+30.

Erwin T.L. & Sims L.L. 1989. Carabid Beetles of the West Indies (Insecta, Coleoptera): a synopsis of the genera, and checklists of the tribes of Caraboidea, and of the West Indian species // Quaest. Entomol. Vol.20. No.4. P.351–466.

- Fazekas J., Kádár F., Sárospataki M. & Lövei G. 1999. Seasonal activity, and reproduction in the spring breeding ground-beetle species *Agonum dorsale* and *Brachinus expoldens* in Hungary (Coleoptera: Carabidae). // Ent. Gen. Vol.23. No.4. P.259–269.
- Galián J., Ortiz A.S. & Serrano J. 1990. Cytogenetics and cytotaxonomy of seven Iberian species of *Brachinus* Weber (Coleoptera, Carabidae) // Cytobios. Vol.63. No.254–255. P.185–192.
- Habu A. 1986. Redescription of larvae of *Pheropsophus jessoensis* Morawitz (Coleoptera, Carabidae) // Ent. Rev. Japan. Vol.41. No.2. P.113–122.
- 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. Vol.19. P.81–216.
- Hovorka O. 1996. Description of the first larval instar of *Aptinus bombarda* (Coleoptera: Carabidae: Brachinini) // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.60. No.4. P.381–384.
- Hürka K. 1978. Bestimmungstabellen für die Gattungen ausgewählter Käferfamilien 52. Cicindelidae — Carabidae // In: B.Klausnitzer (Ed.) Ordnung Coleoptera. (Larven). Dordrecht: Dr. W. Junk S.51–69.
- Jeannel R. 1941. Coléoptères Carabiques I. // Faune de France. T.39. Paris. 571 p.
- Juliano S.A. 1983. Body size, dispersal ability, and range size in North American species of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae) // Coleopt. Bull. Vol.37. No.3. P.232–238.
- Juliano S.A. 1984. Multiple feeding and aggression among larvae of *Brachinus lateralis* Dejean (Coleoptera, Carabidae) // Coleopt. Bull. Vol.38. No.4. P.358–360.
- Juliano S.A. 1985a. Habitat associations, resources, and predators of an assemblage of *Brachinus* (Coleoptera, Carabidae) from southeastern Arizona // Can. J. Zool. Vol.63. No.7. P.1683–1691.
- Juliano S.A. 1985b. The effects of body size on mating and reproduction in *Brachinus lateralis* (Coleoptera:Carabidae) // Ecol. Entomol. Vol.10. No.3. P.271–280.
- Juliano S.A. 1986a. Food limitation of reproduction and survival for populations of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae). Ecology. Washington. Vol.67. No.4. P.1036–1045
- Juliano S.A. 1986b. Resistance to desiccation and starvation of two species of *Brachinus* (Coleoptera:Carabidae) from south-eastern Arizona // Can. J. Zool. Vol.64. No.1. P.73–80.
- Liebherr J.K. & Will K.W. 1998. Inferring phylogenetic relationships within Carabidae (Insecta, Coleoptera) from characters of the female reproductive tract // G.E. Ball, A. Casale & A. Vigna Taglianti (eds.) Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Mus. reg. Sci. nat. Torino P.107–170.
- Luff M.L. 1993. The Carabidae (Coleoptera) larvae of Fennoscandia and Denmark // Fauna Ent. Scand. Vol.27. 186 p.
- Makarov K.V. 1994. A key to the genera of the ground-beetle larvae (Coleoptera, Carabidae) of the Palearctic region // Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino. Vol.12. P.221–254.
- Makarov K.V. 1996. Patterns of chaetome modifications in ground-beetle larvae (Coleoptera: Carabidae) // Acta Soc. Zool. Bohem. Vol.60. P.391–418.
- Moore B.P. 1979. Chemical defense in Carabids and its bearing on phylogeny // Erwin T.L., Ball G.E., Whitehead D.R. (eds). Carabid beetles: their evolution, natural history and classification. The Hague: Dr. W.Junk. P.193–203.
- Zaballos P.J.M. 1985. Paralelismo fenológico en *Brachinus variventris* Schaufuss, 1862 y *Anchomenus dorsalis* (Pontoppidan, 1763). (Coleoptera, Carabidae). // Actas do II Congresso ibérico de Entomologia. Supl. Bol. Soc. Port. Ent. Vol.3. P.85–92.
- Qu J. 1996. Morphology and first instar in four carabids (Coleoptera: Carabidae) // Entomotaxonomia. Vol.18. No.4. P.283–293.
- Rajagopal D. & Kumar P. 1993. Morphological characters of predatory larvae of eight species of Indian carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) // J. Entomol. Res. New Dehli. Vol.17. No.4. P.319–325.
- Saska P. & Honek A. 2004. Development of the beetle parasitoids, *Brachinus expoldens* and *B. crepitans* (Coleoptera: Carabidae) // J. Zool. Vol.262. P.29–36.
- Wautier V. 1963. La larve de *Brachinus* (*Brachinidius*) *nigricornis* Gebler, Coleoptera, Carabidae // Bull. mens. Soc. Linn. de Lyon. Vol.32. P.13–20.
- Wautier V. 1964. Larves primaires de *Brachinus* (Coléoptères Carabiques) obtenues en élevage // Bull. mens. Soc. Linn. de Lyon. Vol.33. P.350–362.
- Wautier V. & Viala C. 1967. La larve primaire d'*Aptinus displosor* (Defour), Coléoptère Carabique // Bull. mens. Soc. Linn. de Lyon. Vol.36. No.10. P.424–434.
- Wautier V. & Viala C. 1969. La longévité imaginale des *Brachinus* (Col., Car.) // Bull. Soc. entomol. France. Vol.74. P.9–13
- Wickham H.F. 1893. Description of the early stages of several North American Coleoptera. // Bull. Lab. Iowa. Vol.2. No.4. P.330–332.