

Признаки хетотаксии в эволюционной морфологии личинок жужелиц

Chaetotactic markers in the evolutionary morphology of carabid larvae

К. В. Макаров
K. V. Makarov

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

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

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

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

РЕЗЮМЕ. На основе сравнительного изучения хетомы личинок 562 видов жужелиц показаны возможности использования признаков хетотаксии в качестве микромаркеров при анализе трансформаций экзоскелета. Применение миромаркеров (отдельных сенсилл или их групп) позволяет выявить конвергенции в строении головной капсулы, ног и урогомф. Выдвинута гипотеза о различных способах формирования назале личинок в семействе Carabidae (разрастание края фронтального склерита либо результат слияния элементов скульптуры).

ABSTRACT. On the basis of the comparative investigation of the larval chaetotaxy in 562 carabid species of the perspectives of the employment of chaetotactic features as micro-markers of exoscelet transformation were demonstrated. The treatment of micro-markers (separate sensillae or their groups) allows to reveal the convergences in the structure of the head capsule, legs and urogomphs. the hypothesis for different ways in the origin of the nasale in Carabidae (the frontal sclerite protrusions or the product of the fusion of sculpture elements) was proposed.

Введение

Жужелицы — одно из наиболее крупных и разнообразных семейств жесткокрылых насекомых. Число видов этого семейства оценивается цифрами от 20 до 40 тысяч [Крыжановский, 1983; Egwin, 1985]. В то же время, это и одно из самых древних семейств жесткокрылых, обособившееся, возможно, уже в триасе. По ряду оценок [Пономаренко, 1977; Egwin, 1981] уже в мелу его дивергенция на уровне подсемейств и триб в основном завершилась.

Длительность эволюции семейства и его высокая экологическая пластичность обусловили развитие сложной системы морфо-экологических типов, основанной на массовых случаях конвергенции и параллелизма. Анализ этих адаптивных типов впер-

вые был проведен И.Х.Шаровой, разработавшей систему жизненных форм жужелиц и показавшей основные пути морфо-экологической эволюции семейства [Шарова, 1981].

Обилие морфологических конвергенций у жужелиц сильно затрудняет работу систематиков. В частности, это выражается в наличии большого числа обособленных таксонов высокого ранга с проблематичными родственными связями (которым часто придают ранг самостоятельных семейств) и предельно усложненной таксономической структурой. Так, в классификации жужелиц [Erwin, Sims, 1989] использовано 6 рангов надродовых таксонов. Предпринимавшиеся в последние два десятилетия попытки привлечения разнообразных анатомических, цитогенетических и биохимических признаков не уловили ситуацию.

В области методологии систематики жужелиц доминирующие позиции принадлежат кладизму и близким к нему подходам. Исключительно на кладистических принципах построены, например, работы Liebherr [1991, 1992] и Maddison [1993] и др. Лишь единичные исследования [Belousov, 1998, Beutel, 1998] используют различные методы реконструкции филогении.

Постулируемые в рамках кладизма принципы подразделения неизбежно приводят к увеличению числа уровней классификации, дроблению таксонов и чрезмерному обособлению специализированных (обладающих большим числом аутопоморфий) форм. Следствием этого, например, являются почти бесконечные дискуссии о статусе «уклоняющихся» групп жужелиц — комменсалов, паразитоидов (Pausinae, Brachininae, Methriinae и др.). Работы такого плана могут быть основаны на признаках морфологии имаго [Baehr, 1979; Bell, 1982; Bils, 1976; Kavanaugh, 1986; Nichols, 1985; Beutel, 1992; Bils, 1976; Deuve, 1993; Hlavač, 1972–1975 и др.], личинок [Arndt, 1993; Arndt, Putschkov, 1997; Гребенников, 2000], биохимических параметрах [Vogler, Pearson, 1996] и др. Зача-

стью решения о гомологии и полярности признаков остаются, в сущности, условными и нередко предполагают произвольное количество исключений (реверсий и параллелизмов). Вследствие этого кладистические реконструкции лишь претендуют на точность и значительно увеличивают число разрывов в филогенетическом дереве.

А этой связи особое значение приобретает качество отбора и оценки признаков. Кажется более актуальным не столько расширение набора используемых признаков, сколько тщательное изучение закономерностей их модификаций. В отношении морфологических структур это — исследование их функциональных взаимосвязей, развития в онтогенезе, морфогенетических корреляций и пр. Только такие знания могут служить основой для оценки гомологии и построения трансформационных рядов признаков. Очевидно осложнен анализ признаков, изученных у относительно небольшого числа групп и, как правило, отдельных представителей (например, биохимические или генетические признаки). В этом случае ожидаемая оценка заведомо оказывается под влиянием существующей системы, к которой «привязаны» изученные таксоны.

Поэтому в настоящее время классические морфологические признаки, такие как строение склеритов тела, крылового аппарата, гениталий, по-прежнему имеют важнейшее значение. Изучение различных биохимических, цитологических и физиологических признаков находится ещё в стадии накопления данных и результаты их применения должны трактоваться с осторожностью. Напротив, современные представления о морфологии личинок жуужелиц выгодно отличаются разработанной теоретической базой оценки гомологий и методов выявления морфогенетических рядов признаков.

Возможности использования в систематике жуужелиц признаков личинок, как еще одного выражения генотипа, хорошо известны [Goulet, 1979; Stammer, 1957; Viedma & Nelson, 1976; Arndt, 1989]. Изучение личинок жуужелиц неоднократно привело к пересмотру классификации семейства на разных ее уровнях [Arndt, 1989b, 1993; Liebherr, Ball, 1990; Bousquet, Smetana, 1991; Beutel, 1991, 1992, 1993]. Однако, лишь в работе Э. Арндта [Arndt, 1993] предпринята попытка построения гипотезы о филогении всего семейства жуужелиц по признакам личинок.

Появление методики изучения кутикулярных сенсорных структур [Bousquet, Goulet, 1984] открыло новый этап в изучении личинок. Благодаря возможности хетотаксии на порядок увеличилось число признаков, доступных для филогенетического анализа.

Исходно система идентификации сенсилл базировалась только на основе их взаимного расположения [Bousquet, Goulet, 1984] у личинок I возраста. Однако по меньшей мере ряд причин затрудняют при этом точное обозначение сенсилл [см. Макаров, 1996]. Позднее были предложены обозначения для некоторых «вторичных» хет [Bousquet, 1985], в ре-

зультате чего возникла тенденция рассматривать и их как гомологичные элементы наравне с «первичным» [Arndt, 1993], что еще больше осложнило идентификацию сенсилл. Кроме того, на основе статистического анализа морфометрии щетинок [Бринев, 1995, 1998] было показано, что сила коррелятивной связи между хетами не зависит от расстояния между ними. Таким образом, идентификация щетинок только на основе их взаимного расположения ненадежна.

Для преодоления всех этих трудностей при идентификации элементов хетома были применены новые методы с привлечением дополнительных маркеров. Метод сигиллотаксии [Макаров, 1989, 1991, 1993] основан на использовании в качестве маркера сигилл — мест прикрепления мышц и эндоскелета. На этих участках расположены модифицированные эпидермальные клеточки, продуцирующие тонофибриллы, благодаря чему сигиллы заметно отличаются от окружающей кутикулы пигментацией и скульптурой. Другой способ — привлечение для диагностики кутикулярных образований довольно стабильных функциональных объединений (обычно это сочетание трихонидной и колоколовидной сенсилл). Комбинируя эти методы, удастся надежно идентифицировать (и тем самым гомологизировать) почти все структуры хетома.

Совокупность критериев идентификации и гомологизации элементов хетома делают возможным дальнейшее изучение морфо-функциональных перестроек различных структур личинок. Существенно, что собственно хеты и по крайней мере часть других сенсилл дифференцируется на относительно ранних стадиях эмбриогенеза, когда не закончилось формирование основных швов головы, сочленений ног и видоспецифические признаки личинок еще не выражены [Тихомирова, 1974, 1991]. Это обстоятельство показывает, что гомологичные сенсиллы личинок можно использовать в качестве микромаркеров для изучения перестроек макроморфологических структур.

Целью данной работы было продемонстрировать маркирующие возможности хетотаксии личинок для анализа эволюционных преобразований в семейства Carabidae.

Материал и методы

Основным материалом для работы послужила коллекция кафедры зоологии и экологии МПГУ, основанная И.Х. Шаровой. Кроме того, были изучены личинки из коллекций Зоологического института РАН (Ст.-Петербург), Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН Украины (Киев), Института зоологии и паразитологии им. Е.Н. Павловского АН Таджикистана (Душанбе), Института зоологии АН Грузии (Тбилиси), Зоологического музея СО РАН (Новосибирск), Палеонтологического института РАН (Москва), Лейпцигского университета, материалы лаборатории почвенной зоологии Института

Таблица. Характеристика изученного материала

Триба	Род (число изученных видов)
TRACHYPACHINI	<i>Trachypachus</i> Motschulsky, 1844 (1)
MEGACEPHALINI	<i>Megacephala</i> Latreille, 1802 (1)
CICINDELINI	<i>Cicindela</i> Linnaeus, 1758 (11)
OMOPHRONINI	<i>Omophron</i> Latreille, 1802 (1)
NEBRINI	<i>Pelophila</i> Dejean, 1826 (1), <i>Leistus</i> Froelich, 1799 (3), <i>Nebria</i> Latreille, 1825 (11)
NOTIOPHILINI	<i>Notiophilus</i> Dumeril, 1806 (7)
CARABINI	<i>Calosoma</i> F.Weber, 1801 (9), <i>Callisthenes</i> Fischer-Waldheim, 1821 (8), <i>Carabophanus</i> Kolbe, 1895 (1), <i>Carabus</i> Linnaeus, 1758(189)
CYCHRINI	<i>Cychnus</i> Fabricius, 1774 (4)
ELAPHRINI	<i>Diacheila</i> Motschulsky, 1845 (2), <i>Blethisa</i> Bonelli, 1810 (2), <i>Elaphrus</i> Fabricius, 1775 (7)
LORICERINI	<i>Loricera</i> Latreille, 1802 (1)
SCARITINI	<i>Scarites</i> Fabricius, 1775 (7)
CLVININI	<i>Clivina</i> Latreille, 1802 (2)
DYSCHIRINI	<i>Dyschirius</i> Bonelli, 1810 (2), <i>Dyschiriodes</i> Jeannel, 1941 (5)
BROSCINI	<i>Broscus</i> Panzer, 1813 (4), <i>Miscodera</i> Eschscholtz, 1830 (1)
TRECHINI	<i>Epaphius</i> Stephens, 1827 (2), <i>Trechus</i> Clairville, 1806 (5), <i>Jeannelius</i> Kurnakov, 1959(1)
TACHYINI	<i>Tachys</i> Stephens, 1829 (2), <i>Tachyta</i> Kirby, 1837 (1)
BEMBIIDINI	<i>Asaphidion</i> DesGozis, 1886(1), <i>Bembidion</i> Latreille, 1802 (11)
POGONINI	<i>Pogonus</i> Dejean, 1822(2)
PATROBINI	<i>Patrobus</i> Dejean, 1821 (2), <i>Diplous</i> Motschulsky, 1850 (2)
DELTOMERINI	<i>Deltomerus</i> Motschulsky, 1850 (2)
MORIONINI	<i>Morion</i> Latreille, 1810 (1)
PTEROSTICHINI	<i>Poecilus</i> Bonelli, 1810 (12), <i>Pterostichus</i> Bonelli, 1810 (52), <i>Aphaonus</i> Reitter, 1887 (1), <i>Abax</i> Bonelli, 1810 (2), <i>Molops</i> Bonelli, 1810 (1)
SPHODRINI	<i>Calathus</i> Bonelli, 1810 (9), <i>Pseudotaphoxenus</i> Schaufuss, 1865 (2), <i>Taphoxenus</i> Motschulsky, 1864 (1), <i>Eremosphodrus</i> Semenov, 1908 (1), <i>Laemostenus</i> Bonelli, 1810 (6)
PLATYNINI	<i>Agonus</i> Bonelli, 1810 (10), <i>Platynus</i> Bonelli, 1810 (1), <i>Oxypselaphus</i> Chaudoir, 1843 (1), <i>Anchomenus</i> Bonelli, 1810 (1), <i>Olisthopus</i> Dejean, 1828 (1), <i>Synuchus</i> Gyllenhal, 1810 (2), <i>Platyderus</i> Stephens, 1828 (1), <i>Onycholabis</i> Bates, 1873 (1)
AMARINI	<i>Amara</i> Bonelli, 1810 (15), <i>Harpalodema</i> Reitter, 1888 (2), <i>Curtonotus</i> Stephens, 1828 (8), <i>Zabrus</i> Clairville, 1806(5)
HARPALINI	<i>Anisodactylus</i> Dejean, 1829 (3), <i>Bradycellus</i> Erichson, 1837 (1), <i>Dicheirotichus</i> Jacquelin du Val, 1857 (8), <i>Stenolophus</i> Stephens, 1828 (4), <i>Acupalpus</i> Latreille, 1829 (2), <i>Daptus</i> Fischer-Waldheim, 1824 (1), <i>Trichotichnus</i> Morawitz, 1863 (1), <i>Parophonus</i> Ganglbauer, 1892 (2), <i>Harpalus</i> Latreille, 1802 (16), <i>Acinopus</i> Dejean, 1821 (4), <i>Ophonus</i> Dejean, 1821 (8), <i>Liochirus</i> Tschitschérine, 1897 (1), <i>Machozethus</i> Chaudoir, 1850 (1), <i>Chilotomus</i> Chaudoir, 1842 (1), <i>Amblystomus</i> Erichson, 1837 (1)
PERIGONINI	<i>Perigona</i> Castelnau, 1835(1)
PANAGAEINI	<i>Panagaeus</i> Latreille, 1802 (2), <i>Tefflus</i> Leach, 1819 (1)
CALLISTINI	<i>Callistus</i> Bonelli, 1810 (1), <i>Epomis</i> Bonelli, 1810 (1), <i>Dinodes</i> Bonelli, 1810 (1), <i>Chlaenius</i> Bonelli, 1810 (13)
OODINI	<i>Oodes</i> Bonelli, 1810 (1)
LICININI	<i>Diplocheila</i> Brullé, 1834 (1), <i>Licinus</i> Latreille, 1802 (2), <i>Badister</i> Clairville, 1806 (2)
MASOREINI	<i>Masoreus</i> Dejean, 1821 (1)
CORSYRINI	<i>Corsyra</i> Dejean, 1825 (1), <i>Discoptera</i> Semenov, 1889 (1)
ODACANTHINI	<i>Odacantha</i> Paykull, 1798 (1)
LEBINI	<i>Lebia</i> Latreille, 1802 (1), <i>Demetrius</i> Bonelli, 1810 (1), <i>Dromius</i> Bonelli, 1810 (1), <i>Paradromius</i> Fowler, 1886 (2), <i>Syntomus</i> Hope, 1838 (2), <i>Charopterus</i> Motschulsky, 1839 (1), <i>Microlestes</i> Schmidt-Gobel, 1846 (2), <i>Cymindis</i> Latreille, 1806 (9)
ORTHOgoniINI	<i>Orthogonius</i> McLeay, 1885 (1)
ANTHINI	<i>Anthia</i> F.Weber, 1801 (2)
DRYPTINI	<i>Drypta</i> Latreille, 1796 (2)
GALERITINI	<i>Galerita</i> Fabricius, 1801 (2)
HELLUODINI	<i>Helluodes</i> Westwood, 1847 (1)
BRACHININI	<i>Brachinus</i> F.Weber, 1801 (2)
PAUSSINI	<i>Paussus</i> Linnaeus, 1775 (1)

проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН (Москва), кафедры зоологии Иркутского университета. Были изучены также сборы личинок, любезно переданные для обработки С.К.Алексеевым, Э.Ардтом (E.Arndt), Х.И.Атамурадовым, И.А.Белоусовым, О.Э.Берловым, А.Е.Бриневым, Д.А.Волковым, В.Г.Грачевым, В.В.Гребенниковым, М.Н.Громыко, С.Ю.Грюнталем, Л.Н.Гургенидзе, Р.А.Дудко, В.М.Душенковым, А.С.Замотайловым, Т.К.Имехеновой, И.И.Кабаком, С.В.Казанцевым, В.Е.Карповой, А.Г.Ковалем, А.Н.Ковригиным, Е.В.Комаровым, Н.Н.Котеленцем, Д.А.Ломакиным, А.В.Маталиным, И.В.Мельником, В.М.Михайловым, В.Г.Мордковичем, И.В.Муратовым, А.А.Плутенко, А.В.Пучковым, Н.Г.Рекк, Т.Е.Россолимо, Л.Б.Рыбаловым, В.И.Савицким, В.Г.Шиленковым, Я.В.Харамбура, В.В.Янушевым, О.А.Хрулевой и др.

Общий объем изученного материала составляют личинки 562 видов 102 родов, принадлежащих 42 трибам (Таблица). Все материалы хранятся в коллекции личинок жужелиц на кафедре зоологии и экологии МПГУ

Методы сбора, фиксации и изготовления препаратов в общем соответствуют традиционным [Lengerken, 1921; Шарова, 1958; Стипрайс, 1971; Goulet, 1977 и др.] и были описаны нами ранее [Макаров, 1989].

Компьютерная обработка данных проводилась с использованием пакетов программ STATISTICA 5.0 for Windows, NT SYS 1.70 и FoxPro (версии 2.0–7.0).

Обозначения сенсилл приведены по традицион-

ной схеме [Bousquet, Goulet, 1984] с некоторыми уточнениями [Makarov, 1996]. Теоретические аспекты хетотаксии личинок карабид кратко охарактеризованы ниже.

В отношении номенклатуры семейства принят вариант классификации жужелиц, приведенный в «Фауне СССР» [Крыжановский, 1983] с некоторыми изменениями [Kryzhanovskij et al., 1995].

Результаты и обсуждение

Головная капсула.

Морфологические перестройки головной капсулы и ротовых придатков служат как интегральным показателем для оценки морфологических адаптаций [Шарова, 1960, 1981; Zetto Brandmayr et al., 1998], так и для реконструкции филогении [Arndt, 1993, 1998].

Одна из типичных адаптаций личинок жужелиц к активному рытью почвы — укорочение головной капсулы — наблюдается у представителей триб Carabini, Zabryni, Harpalini, Masorein и др., но происходит различными путями. Так, сравнение расположения сенсилл показывает, что в трибе Carabini уменьшение длины головы достигается за счет сокращения парietального отдела, а у Harpalini — фронтального (Рис. 1, 2). Значительная часть поверхности парietальных склеритов у представителей Carabini занята сигиллами сильно развитых мандибулярных мышц, поэтому уменьшение размеров этого отдела сопровождается редукцией ряда сенсилл (PA_{4,6,b}).

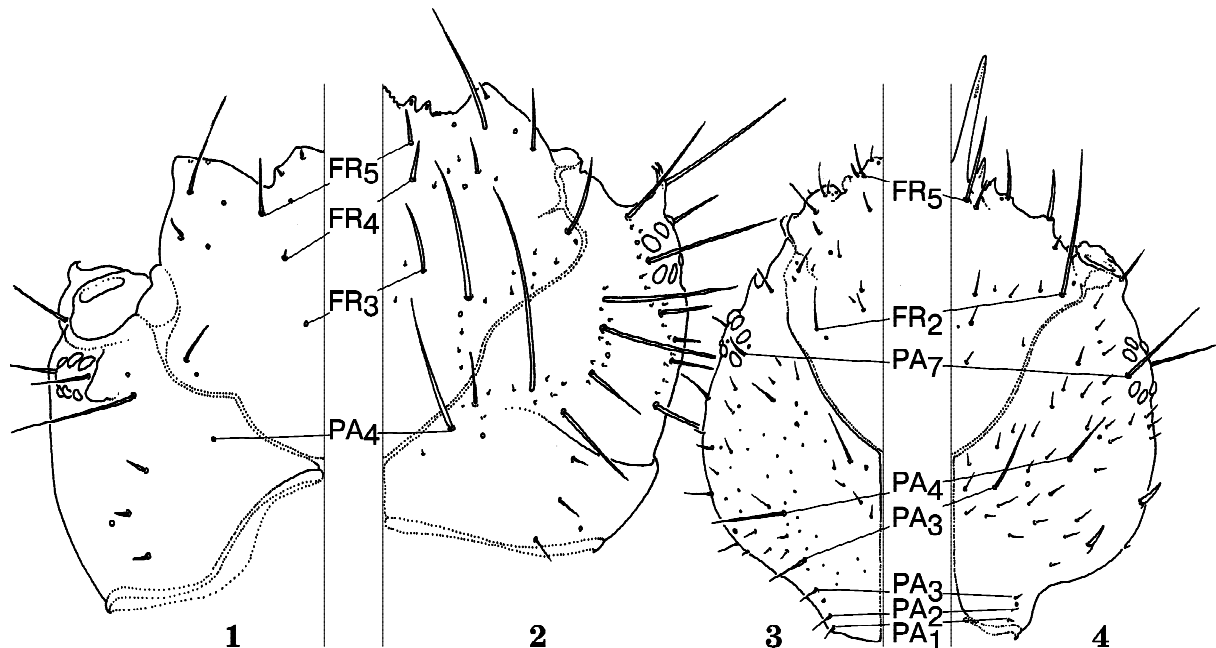


Рис. 1–4. Изменение пропорций отделов головной капсулы в разных трибах жужелиц: 1 — Carabini: *Carabus subparallelus* Ballion, 1878; 2 — Harpalini: *Anisodactylus signatus* (Panzer, 1798); 3 — Dryptini: *Drypta dentata* (Rossi, 1790); 4 — Notiophilini: *Notiophilus rufipes* Curtis, 1829. Обозначены и соединены прямыми только наиболее важные гомологичные сенсиллы.

Fig. 1–4. Changes in head capsule of some carabid larvae: 1 — Carabini: *Carabus subparallelus* Ballion, 1878; 2 — Harpalini: *Anisodactylus signatus* (Panzer, 1798); 3 — Dryptini: *Drypta dentata* (Rossi, 1790); 4 — Notiophilini: *Notiophilus rufipes* Curtis, 1829. Design and connect with line only significant homologically sensillae.

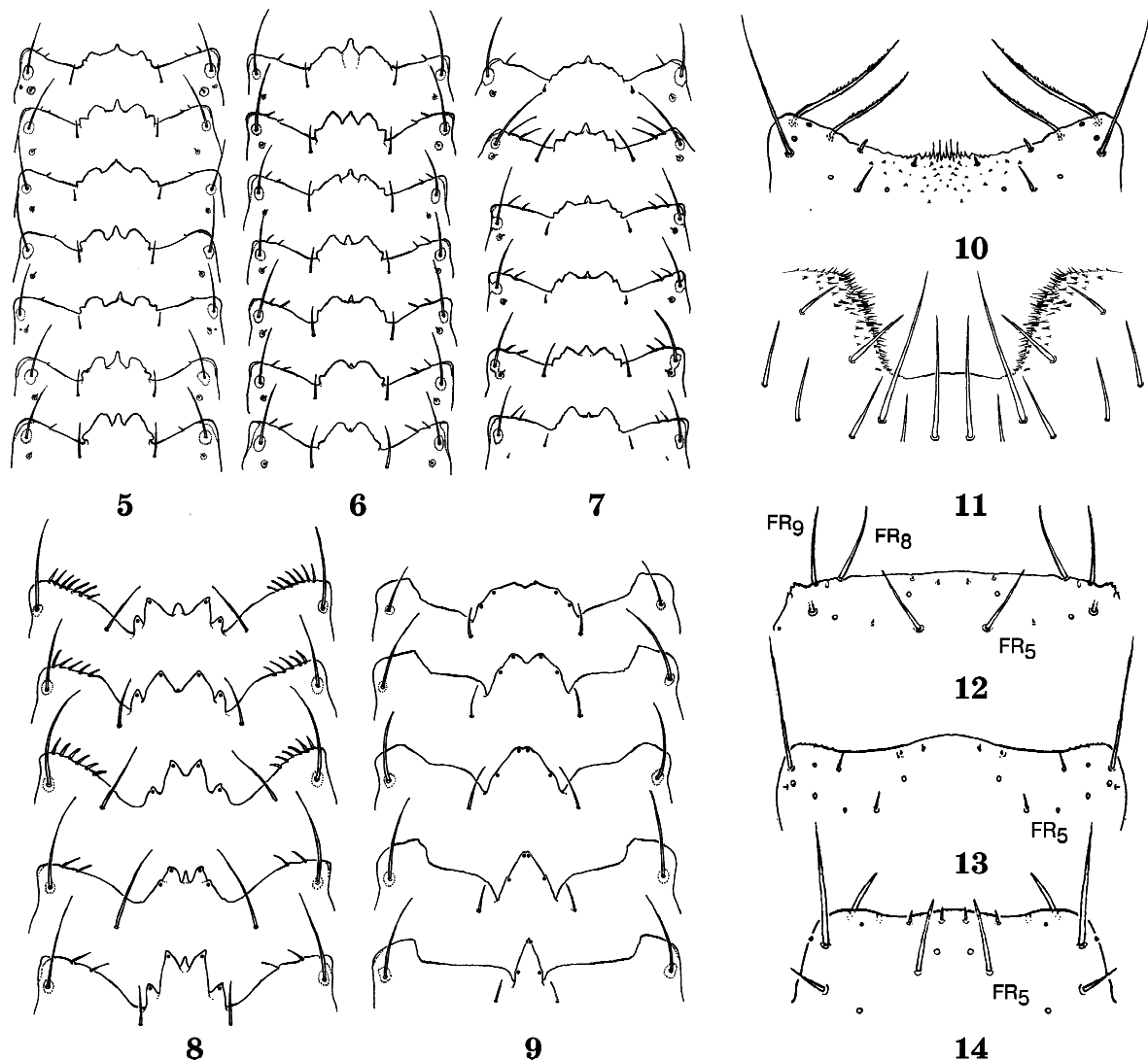


Рис. 5-14. Строение назале и переднего края фронтального склерита в разных группах жужелиц: 5-9 — модификации назале у близкородственных видов *Carabus* Linnaeus, 1758 (5 — в пределах подрода *Morphocarabus* Géhin, 1885, 6 — в пределах подрода *Trachycarabus* Géhin, 1885, 7 — в пределах подродов *Eucarabus* Géhin, 1885 (s.l.) и *Carabus* s.s.tr.); 10, 11 — модификации назале у не родственных видов *Carabus* (точками обозначены хеты FR₁₀ и FR₁₁); 10, 11 — строение назале у личинок, питающихся жидкой пищей; 12-14 — упрощённое назале. 5, сверху вниз — *C. odoratus* Motschulsky, 1844; *C. hummeli* Fischer-Waldheim, 1832; *C. bennigi* Fischer-Waldheim, 1817; *C. aeruginosus* Fischer-Waldheim, 1822; *C. regalis* Fischer-Waldheim, 1822; *C. hampei* Küster, 1846; *C. excellens* Fabricius, 1798; 6, сверху вниз — *C. sibiricus* Fischer-Waldheim, 1822; *C. estreicheri* Fischer-Waldheim, 1822; *C. besseri* Fischer-Waldheim, 1822; *C. bosphoranus* Fischer-Waldheim, 1823; *C. haeres* Fischer-Waldheim, 1823; *C. scabriusculus* Olivier, 1795; *C. planus* Géhin, 1885; 7, сверху вниз — *C. ullrichi* Germar, 1824; *C. cumanus* Fischer-Waldheim, 1823; *C. arvensis* Herbst, 1784; *C. stscheglowi* Mannerheim, 1827; *C. granulatus* Linnaeus, 1758; *C. cancellatus* Illiger, 1798; 8, сверху вниз — *C. cribellatus* Adams, 1812; *C. bessarabicus* Fischer-Waldheim, 1823; *C. linnei* Panzer, 1812; *C. clathratus* Linnaeus, 1761; *C. variolosus* Fabricius, 1787; 9, сверху вниз — *C. fossiger* Chaudoir, 1877; *C. schoenherri* Fischer-Waldheim, 1822; *C. auronitens* Fabricius, 1792; *C. janthinus* Ganglbauer, 1887; *C. morbillosus* Fabricius, 1792; 10 — Licinini: *Badister bullatus* (Schrank, 1798); 11 — Paussini: *Paussus* sp.; 12 — *Masoreus wetterballi* (Gyllenhal, 1813); 13 — *Cycbrus caraboides* (Linnaeus, 1758); 14 — *Panagaeus cruxmajor* (Linnaeus, 1758).

Fig. 5-14. Nasale and clypeofrontal region of some carabid larvae. 5, from top — *C. odoratus* Motschulsky, 1844; *C. hummeli* Fischer-Waldheim, 1832; *C. bennigi* Fischer-Waldheim, 1817; *C. aeruginosus* Fischer-Waldheim, 1822; *C. regalis* Fischer-Waldheim, 1822; *C. hampei* Küster, 1846; *C. excellens* Fabricius, 1798; 6, from top — *C. sibiricus* Fischer-Waldheim, 1822; *C. estreicheri* Fischer-Waldheim, 1822; *C. besseri* Fischer-Waldheim, 1822; *C. bosphoranus* Fischer-Waldheim, 1823; *C. haeres* Fischer-Waldheim, 1823; *C. scabriusculus* Olivier, 1795; *C. planus* Géhin, 1885; 7, from top — *C. ullrichi* Germar, 1824; *C. cumanus* Fischer-Waldheim, 1823; *C. arvensis* Herbst, 1784; *C. stscheglowi* Mannerheim, 1827; *C. granulatus* Linnaeus, 1758; *C. cancellatus* Illiger, 1798; 8, from top — *C. cribellatus* Adams, 1812; *C. bessarabicus* Fischer-Waldheim, 1823; *C. linnei* Panzer, 1812; *C. clathratus* Linnaeus, 1761; *C. variolosus* Fabricius, 1787; 9, from top — *C. fossiger* Chaudoir, 1877; *C. schoenherri* Fischer-Waldheim, 1822; *C. auronitens* Fabricius, 1792; *C. janthinus* Ganglbauer, 1887; *C. morbillosus* Fabricius, 1792; 10 — Licinini: *Badister bullatus* (Schrank, 1798); 11 — Paussini: *Paussus* sp.; 12 — *Masoreus wetterballi* (Gyllenhal, 1813); 13 — *Cycbrus caraboides* (Linnaeus, 1758); 14 — *Panagaeus cruxmajor* (Linnaeus, 1758)

Поверхностно-подстилочные формы личинок, специализированные к охоте на особенно подвижную добычу, часто обладают развитым шейным перехватом. Однако в разных группах жукелиц его формирование осуществляется разными способами. Так, в трибах *Dryptini* (Рис. 3) и *Galeritini* шейный перехват формируется за счет разрастания затылочной области черепа, что приводит к смещению назад комплекса хет $PA_{4,7}$ и увеличению расстояния между PA_7 и PA_9 . У личинок *Nebriini* и *Notiophilini* (Рис. 4) в образовании шейного сужения принимает участие преимущественно височный отдел, что сопровождается смещением хет $PA_{4,7}$ вперед и уменьшением расстояния PA_7 и PA_9 . А в трибах *Odacanthini* и, частично, *Platynini*, перехват формируется в результате сильного развития височной борозды.

Многие традиционные диагностические признаки личинок жукелиц связаны со строением назале, величина и форма которого могут сильно меняться в пределах триб и родов.

Стабильное взаиморасположение хет $FR_{10,11}$ и сенсилл $FR_{d,e,g}$ позволяет проследить пути перестройки назале даже в случаях его крайней модификации. Так, в пределах обширного рода *Carabus* известны разные формы назале — от пяти или четырех зубчатого до однолопастного. При этом даже в пределах одного подрода (Рис. 5–7) выявляются значительные модификации. Изучение топологии хет $FR_{10,11}$ (Рис. 8–9) позволило показать, что все эти формы сводятся к исходному 4-х зубчатому типу [Макаров, 1989] и проследить параллельные ряды возникновения сходных типов назале в разных подродовых группах *Carabus*.

В разных группах жукелиц могут возникать весьма сходные структуры назале, зачастую отражающие трофическую специализацию личинок. Так, питание преимущественно жидкой пищей приводит к формированию выемчатого назале, снабженного фильтром из микротрихий (Рис. 10, 11), у таких неродственных таксонов, как *Raussini* и *Licinini*.

Упрощение строения назале, известное у личинок триб *Cychrini*, *Panagaeini* и *Masoreini*, сопровождается образованием сходной формы переднего края лба (Рис. 12–14). Конвергентный характер такого строения назале может быть выяснен на основе хетотаксии. Так, для *Cychrini* (Рис. 13) характерна полная редукция сенсилл $FR_{8,9,g}$ и латеральное положение небольших хет FR_5 ; у *Panagaeini* (Рис. 14) редукции подвергаются только FR_9 , причем хеты FR_5 сохраняют типичное строение и месторасположение. Наконец, для *Masoreini* (Рис. 12) характерно сохранение полного хетомы переднего края лба.

Нередко медиальная часть фронтального склерита образует характерный зазубренный выступ (Рис. 15–17), форма которого может быть весьма сходна у личинок разных триб. Сравнение расположения хет $FR_{10,11}$ показывает, что у *Harpalini* (Рис. 17) этот выступ формируется только медиальной частью переднего края лба, лежащей конутри от хет FR_{11} ;

у *Elaphrini* (Рис. 16) в его образовании принимают участие внутренние части параклипеуса (примерно до уровня хеты FR_3), а у *Omophronini* (Рис. 15) — почти весь передний край лобного склерита между хетами FR_9 .

Для поверхностно-подстилочных личинок, охотящихся на мелких, подвижных жертв (таких, как ногохвостки), характерно образование длинных зубцевидных выростов назале, несущих на вершине хеты. Эта тенденция отчетлива прослеживается в трибе *Nebriini*, где известны как относительно мало-специализированные (собственно *Nebria* — рис. 18), так и высокоспециализированные формы (*Leistus* — рис. 20). Образование зубцов назале происходит в значительной мере за счет передней части лба, вследствие чего сенсиллы $FR_{d,5,4}$ оказываются вынесены далеко вперед. У других специализированных коллембофагов (*Loricerini*, *Notiophilini*) зубцы образуются как выросты переднего края лба непосредственно в области хет FR_{10} и FR_{11} (Рис. 21) или между ними (Рис. 19).

Личинки трибы *Galeritini* обладают назале (Рис. 23), внешне весьма сходным с таковым у *Nebriini* и, особенно, *Notiophilini*. Однако его происхождение связано с областями лба, лежащими позади назале. При этом хеты $FR_{10,11}$ оказываются лежащими на вентральной стороне зубцевидных выступов, а их апикальную часть занимают крупные хеты FR_5 . Таким образом, в этом случае зубцевидные выступы не являются собственно назале. Принципиально сходное строение переднего края лба и у личинок *Dryptini*, однако выросты на нем значительно менее развиты (Рис. 22).

Кроме того, на примере личинок триб *Licinini*, *Callistini*, *Oodini* и ряда других удается проследить постепенное формирование зубцов назале в результате слияния отдельных зубчиков микроскульптуры кутикулы. В простейшем случае хеты $FR_{10,11}$ довольно крупные, расположены на дорзальной поверхности лба и их основание не связано с какими-либо выростами (Рис. 24). Нередко эти хеты (особенно латеральные FR_{10}) уменьшены, и их основание окружено кутикулярными зубчиками (Рис. 25). Последние могут сливаться между собой с образованием характерной “воронки”, на дне которой находится основание хеты (Рис. 26). В результате хеты $FR_{10,11}$ оказываются погружены в толщу кутикулы, часто почти на всю длину (см., например, Рис. 21). Аналогичные процессы прослеживаются также для многогорядного назале *Harpalini* и части *Zabrini*.

Таким образом, в пределах морфологического разнообразия личинок карабид, строение и функции назале достаточно разнообразны. В целом становление такой структуры, как назале, обычно связывается с одновременным приспособлением к прокладыванию ходов в почве и хищничеству [Гиляров, 1949; Стриганова, 1966]. Мофрологическая специализация и функциональная роль назале при прокладывании ходов в почве очевидна, например, для личинок ряда *Carabus* (из подродов *Archiplectes* Gottwald, 1982,

Lipaster Motschulsky, 1865, *Trachycarabus* Gйhin, 1885), трибы Omophronini и др. В то же время, специализированные роющие геобионты из трибы Scaritini не обладают подобными адаптациями. Особенности питания личинок приводят к возникновению сходных морфологических типов назале в разных группах жужелиц. Так, назале (при участии эпифаринкса) образует фильтрующий аппарат у личинок триб Cychrini, Panagaeini, Licinini и Paussini. Для Nebriini показано [Spence, Sutcliffe, 1982], что назале и гиподон образуют структуру, обеспечивающую ори-

ентацию жертвы относительно ротового аппарата и разрушение её покровов. Аналогичное строение и функцию назале демонстрируют личинки триб Notiophilini и Galeritini.

На фоне такого широкого спектра специализаций остается неясным вопрос о происхождении и исходном типе назале. В литературе высказывались разные точки зрения о исходном варианте назале у карабид. Так, Томпсон [Thompson, 1979] предполагал плезиоморфным выступающее округлое назале без зубцов, а Beutel [1991] — четырех-зубчатое.

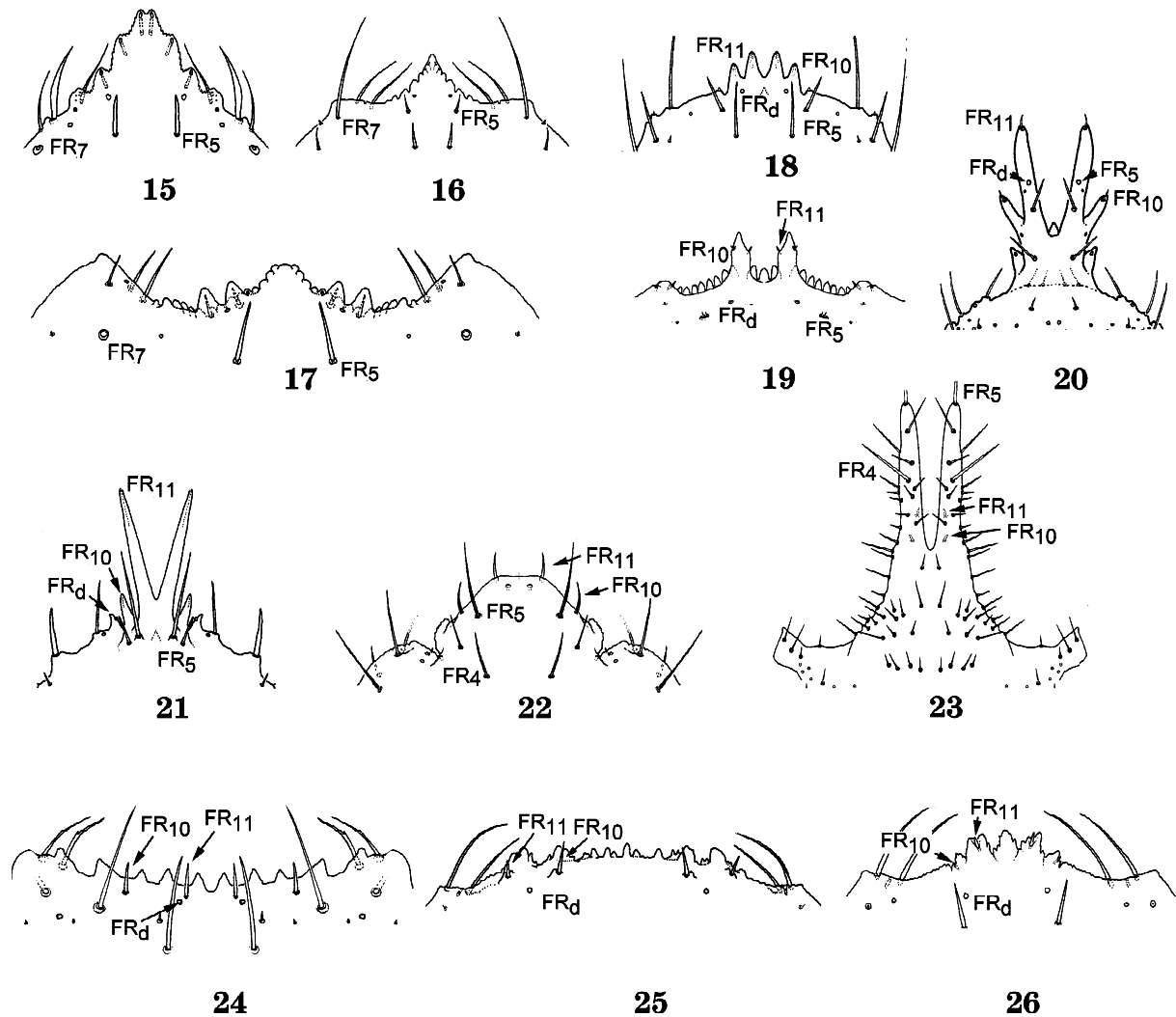


Рис. 15–26. Строение назале и переднего края фронтального склерита в разных группах жужелиц: 15–17 — структура медиальной лопасти; 18–23 — образование зубцевидных выростов переднего края лба в разных группах жужелиц; 24–26 — образование зубчиков назале в разных группах жужелиц. 15 — *Omophron limbatus* (Fabricius, 1776); 16 — *Elaphrus splendidus* Fischer-Waldheim, 1828; 17 — *Anisodactylus signatus* (Panzer, 1798); 18 — *Nebria frigida* R.Sahlberg, 1844; 19 — *Loricera pilicornis* (Fabricius, 1775); 20 — *Leistus ferrugineus* (Linnaeus, 1758); 21 — *Notiophilus rufipes* Curtis, 1829; 22 — *Drypta dentata* (Rossi, 1790); 23 — *Galerita feae* Bates, 1892; 24 — *Trachypachus holmbergi* Mannerheim, 1853; 25 — *Chlaenius costulatus* Motschulsky, 1859; 26 — *Oodes helopioides* (Fabricius, 1792). Обозначены только наиболее важные гомологичные сенсиллы.

Fig. 15–26. Nasale and clypeofrontal region of some carabid larvae: 15–17 — medial part of nasale; 18–23 — protrusion of anterior margin of frontale in some carabid larvae; 24–26 — structure of nasal toots. 15 — *Omophron limbatus* (Fabricius, 1776); 16 — *Elaphrus splendidus* Fischer-Waldheim, 1828; 17 — *Anisodactylus signatus* (Panzer, 1798); 18 — *Nebria frigida* R.Sahlberg, 1844; 19 — *Loricera pilicornis* (Fabricius, 1775); 20 — *Leistus ferrugineus* (Linnaeus, 1758); 21 — *Notiophilus rufipes* Curtis, 1829; 22 — *Drypta dentata* (Rossi, 1790); 23 — *Galerita feae* Bates, 1892; 24 — *Trachypachus holmbergi* Mannerheim, 1853; 25 — *Chlaenius costulatus* Motschulsky, 1859; 26 — *Oodes helopioides* (Fabricius, 1792).

Еще менее очевидна функциональная роль “примитивного” назале — скудные сведения о мезозойских личинках карабоморф [Макаров, 1995] не позволяют предполагать их глубоких специализаций к роющему образу жизни и т.п. Вероятно, эволюционное становление назале не следует связывать со специализацией к типу питания или движения.

Изученные нами морфологические ряды изменений фронтального отдела черепа показывают, что образование назале может быть вызвано перестройкой системы анатомических корреляций в черепе вследствие про- или гипернатического положения

головы, характерного для личинок большинства карабид. При этом функционально необходимая мускулатура (аддукторы мандибул и глоточный насос) смещается вперед, что делает невозможным сохранение мышц и области приращения подвижной губы и наличника.

Разнообразие типов назале и частая не-сводимость друг к другу образующих его элементов позволяют предполагать независимое формирование этой структуры в разных группах жужелиц. Исходя из данных сравнительного анализа хетотаксии можно предполагать, что назале личинок жужелиц фор-

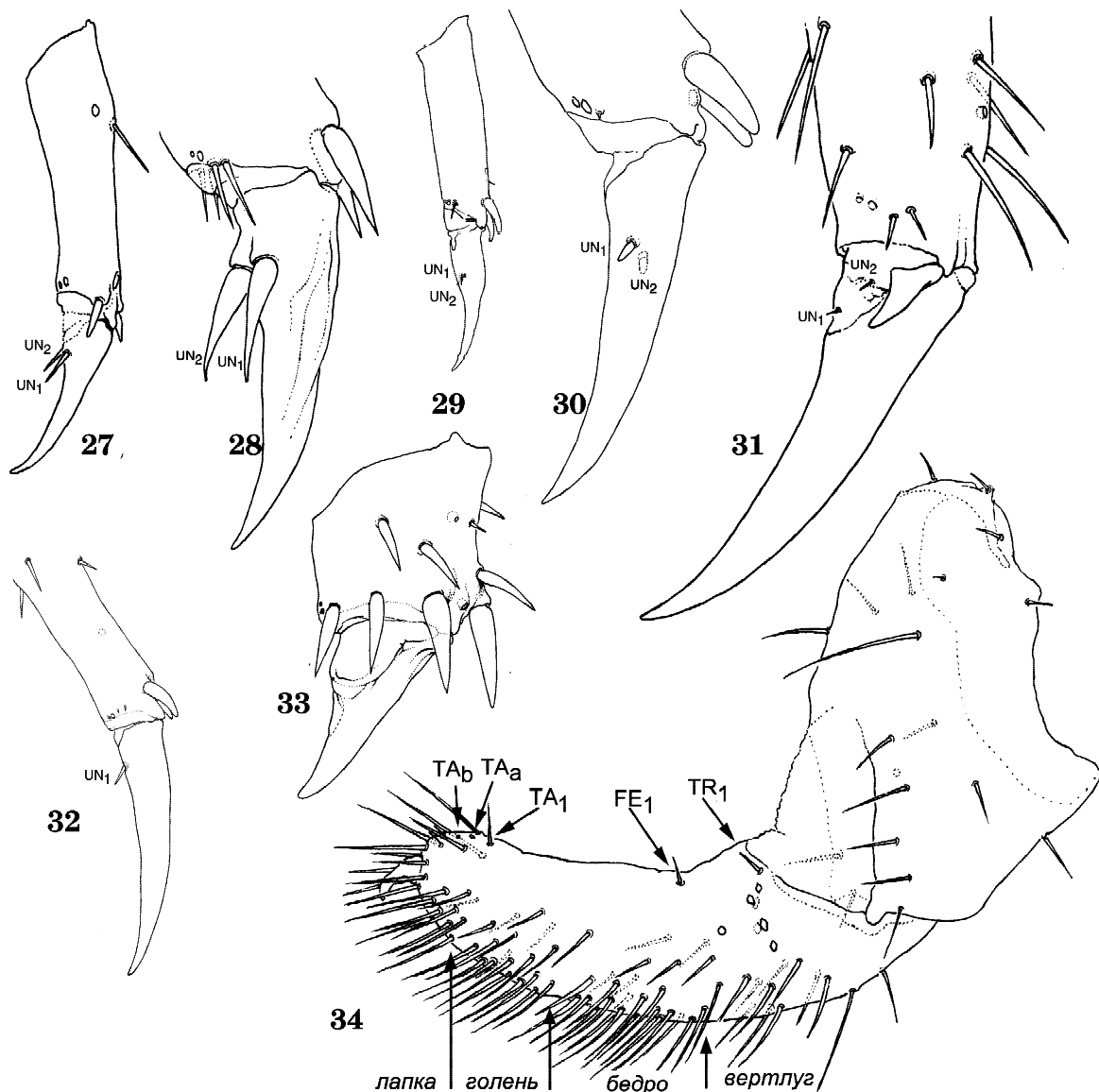


Рис. 27–34. Хетотаксия в анализе модификаций строения ног личинок жужелиц: 27–33 — разные пути образования однокоготного претарзуса; 34 — нога личинки *Paussus* sp., стрелками показаны границы слившихся отделов. 27 — *Brachinus crepitans* (Linnaeus, 1758); 28 — *Miscodera arctica* (Paykull, 1798); 29 — *Dyschirius baicalensis* Motschulsky, 1844; 30 — *Clivina fossor* (Linnaeus, 1758); 31 — *Helluodes taprobanae* Westwood, 1847; 32 — *Trechus rubens* (Fabricius, 1792); 33 — *Orthogonius? acutangulus* Chaudoir, 1878. Обозначены только наиболее важные гомологичные сенсиллы.

Fig. 27–34. Chaetotaxy in analysis of carabid legs: 27–33 — pretarsus with one claw; 34 — leg of larvae *Paussus* sp., arrows show boundaries of merged segments. 27 — *Brachinus crepitans* (Linnaeus, 1758); 28 — *Miscodera arctica* (Paykull, 1798); 29 — *Dyschirius baicalensis* Motschulsky, 1844; 30 — *Clivina fossor* (Linnaeus, 1758); 31 — *Helluodes taprobanae* Westwood, 1847; 32 — *Trechus rubens* (Fabricius, 1792); 33 — *Orthogonius? acutangulus* Chaudoir, 1878.

мируется в ходе двух процессов: 1) образования выростов на различных участках лобного скелита, 2) слияния зубчиков микроскульптуры кутикулы. Нередко прослеживаются обе тенденции, причем внешне сходные результаты могут достигаться различными путями.

Нога.

Анализ хетотаксии ног позволяет оценивать различные преобразования лапки и конечности в целом, например при полной или частичной редукция её отделов.

Так, в большинстве подсемейств жужелиц известны формы, личинки которых имеют один коготок на лапке. Часто строение коготка является диагностическим признаком таксонов ранга трибы. Например, наличие двух шиповидных хет в основании единственного коготка — характерный признак (а согласно Arndt, 1993, даже синапоморфия) трибы Broscini. В то же время, в ряде триб один из коготков может быть сильно уменьшен (Logicerini, Sphodrini, Harpalini, Helluodini, Anthiini). Более того, в пределах одной трибы Trechini известны роды, личинки которых имеют один или два коготка.

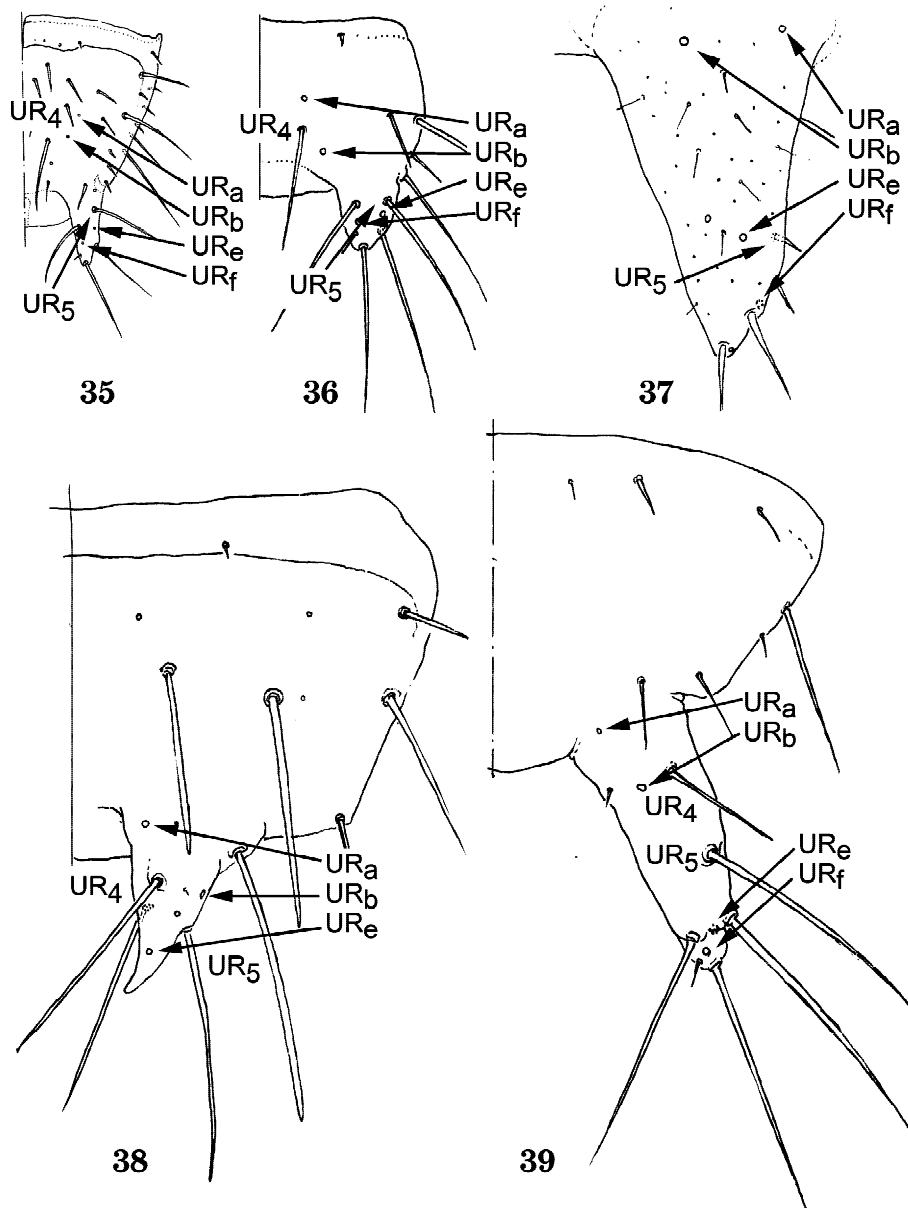


Рис. 35–39. Примеры коротких урогомф у личинок разных групп жужелиц: 35 — *Dyschirius baicalensis* Motschulsky, 1844; 36 — *Brachinus crepitans* (Linnaeus, 1758); 37 — *Cyclus caraboides* (Linnaeus, 1758); 38 — *Trachypachus holmbergi* Mannerheim, 1853, 39 — *Paradromius linearis* (Olivier, 1795). Обозначены только наиболее важные гомологичные сенсиллы.

Fig. 35–39. Shortened urogomps of some carabid larvae. 35 — *Dyschirius baicalensis* Motschulsky, 1844; 36 — *Brachinus crepitans* (Linnaeus, 1758); 37 — *Cyclus caraboides* (Linnaeus, 1758); 38 — *Trachypachus holmbergi* Mannerheim, 1853, 39 — *Paradromius linearis* (Olivier, 1795).

Сравнительное изучение строения претарзуса показало, что уменьшение одного из коготков не всегда сопровождается редукцией соответствующей хеты — UN_1 или UN_2 . У многих “однокоготковых” личинок, например из надтрибы *Trechitae*, имеется лишь одна хета (Рис. 32). Она расположена на задней поверхности коготка (соответствует внутренней у “двухкоготковых” личинок) и, следовательно, гомологична хете UN_1 . Таким образом, в данном случае можно говорить о редукции заднего коготка.

У многих личинок других групп жужелиц в основании единственного коготка сохраняются обе

хеты — UN_1 и UN_2 (Рис. 27–30). Можно предполагать, что в этом случае происходило срастание коготков друг с другом и со склеритом претарзуса. Структуры такого рода известны у представителей триб *Brachinini*, *Broscini*, *Dyschiriini*, *Clivinini* и *Orthogoniini*. Последние демонстрируют весь спектр переходов в строении коготков. Степень их слияния различается не только у разных видов рода, но и на разных парах ног личинок одного вида. Интересно, что традиционно сближаемые (в основном по имагинальным признакам приспособления к рытью почвы) трибы *Scaritini*, *Dyschiriini* и *Clivinini* харак-

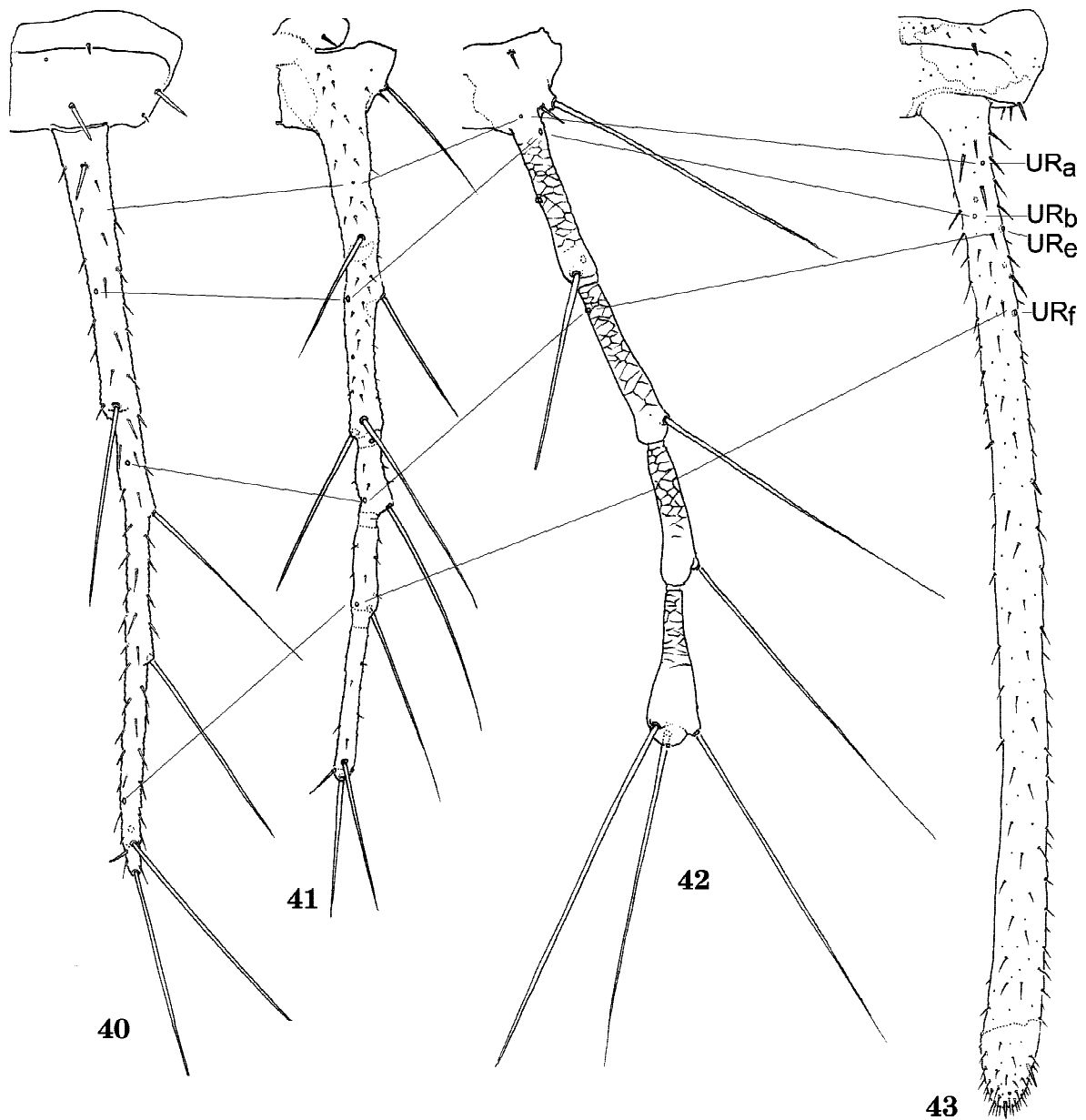


Рис. 40–43. Примеры длинных урогомф у личинок разных групп жужелиц: 40 — *Notiophilus rufipes rufipes* Curtis, 1829; 41 — *Odacantha melanura* (Linnaeus, 1767); 42 — *Lebia ?chlorocephala* (Hoffmannsegg, 1803); 43 — *Panagaeus cruxmajor* (Linnaeus, 1758). Обозначены только наиболее важные гомологичные сенсиллы.

Fig. 40–43. Long urogomps of some carabid larvae: 40 — *Notiophilus rufipes rufipes* Curtis, 1829; 41 — *Odacantha melanura* (Linnaeus, 1767); 42 — *Lebia ?chlorocephala* (Hoffmannsegg, 1803); 43 — *Panagaeus cruxmajor* (Linnaeus, 1758).

теризуются различной структурой претарзуса и коготков. Функциональное значение преобразования претарзуса во многом остается неясным.

В подвергшейся сильной редукции ноге личинки *Raussus* внешне удается различить лишь три отдела (Рис. 34), причем все дистальные слиты друг с другом. Сравнение взаимного положения сенсилл дорзальной поверхности и сигилл сгибателей лапки и предлапки позволяет приблизительно установить границы вертлуга, бедра, голени и лапки. При этом становится ясно, что слияние отделов сопровождается сильным укорочением лапки и голени.

Урогомфы.

Варианты модификации IX сегмента брюшка личинок жужелиц связаны в основном с формированием урогомф различной формы.

Исследование их хетотаксии показало, что необходимо различать первично короткие и вторично укороченные урогомфы. Для первых характерно сохранение терминального комплекса сенсилл UR_{7,8,9,g} и расположение хет UR_{4,5} на диске тергита. Такой тип урогомф обнаружен у личинок жужелиц триб *Dyschiriini* и *Brachiniini* (Рис. 36, 37).

Вторично укороченные урогомфы (Рис. 38–39) характеризуются редукцией терминального комплекса щетинок, при этом базальные хеты UR_{4,5} сдвинуты дистально и располагаются на самих урогомфах. Этот тип преобразования урогомф обнаружен у личинок *Trachyrachini*, *Sarabini*, *Sychrini* и части *Lebiini* (подтриба *Dromiina*).

Удлинение урогомф часто сопровождается образованием вторичных члеников, гомо- и гетерополихетозом. Однако в разных трибах карабид удлинение может происходить за счет преимущественно базального (*Notiophilini* — Рис. 40), медиального (*Nebriini*, *Odacanthini*, часть *Lebiini* — Рис. 41, 42) или дистального (*Panagaeini* — Рис. 43) отделов. Более или менее выраженный полихетоз удлиненных урогомф нередко мешает надежно гомологизировать хеты, поэтому наибольшее значение в морфологическом анализе принадлежит нетрихоидным сенсиллам.

Обсуждение

Таким образом, использование микромаркеров позволяет обсуждать гомологии отдельных структур экзоскелета и изучать пути формирования сильно модифицированных адаптивных структур. Применение хетотаксии увеличивает объективность таких традиционных методов, как построение морфогенетических рядов признаков и выявление и полярирование. Одновременно становится возможным количественный анализ различий на основании статистической оценки относительных координат маркеров.

Особо следует оговорить возможность распознавания конвергентного сходства отдельных структур, например укорочения или удлинения урогомф. Выявляемые при этом различия в способах реализации

того или иного приспособительного признака можно расценивать как проявление морфогенетических закономерностей, не связанных с адаптивным модусом эволюции. Не исключено, что выявляемые таким методом инадаптивные, по сути, черты следует считать важнейшими критериями родства.

Эти обстоятельства вкупе с несколько меньшим, по сравнению с имаго, экологическим разнообразием, делает изучение личинок чрезвычайно ценным инструментом для реконструкции филогении и построения естественной классификации.

БЛАГОДАРНОСТИ. Считаю своим приятным долгом выразить благодарность коллективу кафедры зоологии и экологии МПГУ и сотрудникам лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН. Приношу глубокую благодарность всем российским и зарубежным коллегам, передавшим свои материалы для обработки, особенно — И.А. Белоусову, А.С. Замотайлову, И.И. Кабаку, А.Г. Ковалю, Е.В. Комарову, А.В. Пучкову, Л.Б. Рыбалову, В.Г. Шиленкову и др. Многими ценными советами в ходе выполнения работы автор обязан И.Х. Шаровой, О.Л. Крыжановскому и Б.Р. Стригановой.

Литература

- Бринев А. Е., 1995. Анализ изменчивости топологии сенсорных структур личинок жужелиц. МПГУ им. В.И.Ленина, Каф. зоологии и экологии. Дипломная работа 1995. 75 с.
- Бринев А.Е. 1998. Анализ изменчивости топологии сенсорных структур личинок жужелиц // Проблемы энтомологии в России. Материалы XI съезда РЭО. Т.1. С.46–47.
- Гиляров М.С., 1949. Особенности почвы как Среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.—Л., Наука. 279 с.
- Гребенников В.В. 2000. Личинки жуков-жужелиц надтрибы *Trechitae* (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных стран // Автореф. канд. дисс. С.1–16.
- Крыжановский О.Л., 1983. Жуки подотряда *Adephaga*: семейства *Rhysodidae*, *Trachyrachidae*; семейство *Sarabidae* (вводная часть и обзор фауны СССР) // Фауна СССР, Жесткокрылые. Т.1. вып.2. Л.: Наука. 341 с.
- Макаров К.В., 1989. Личинки жуков-жужелиц трибы *Sarabini* (Coleoptera, Carabidae) фауны СССР. Автореф. канд. дисс., М. С.1–18.
- Макаров К.В., 1990. Таксономический анализ группы подродов *Archeocarabus* (Coleoptera, Carabidae: Carabus) на базе морфологии личинок // Фауна и экология жужелиц. Тез. докл. III Всес. карабидол. сов., Кишинев. С. 44.
- Макаров К.В., 1990. Роль микроморфологических признаков личинок в систематике жужелиц трибы *Sarabini* (Coleoptera, Carabidae) // Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые. Материалы X съезда ВЭО, 11–15 сентября 1989. Ленинград, ЗИН АН СССР. С.84–87.
- Макаров К.В., 1992. Личинки жуков-жужелиц рода *Sarabus* (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных стран. Сообщение I. Морфология личинок. Определительная таблица подродов // Энтомол. обозр. Т.71. №.4. С.752–774.
- Макаров К.В., 1995. Новые данные о личинках юрских *Saraboidae* (Coleoptera, Adephaga) // Палеонт. журн. №.1. С.122–125.
- Стипрайс М.А. 1961. Выращивание жужелиц рода *Carabus* L. / Фауна Латвийской ССР. Т.20. С.147–162.
- Стриганова Б.Р., 1966. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. М., Наука. 125 с.
- Тихомирова А.Л. 1974. Строение личинок стафилинид в свете явлений эмбрионизации и дезэмбрионизации // Зоол. журн. 1974. Т.53. №.8. С.1187–1195.

- Тихомирова А.А. 1991. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. Москва: Наука. 168 с.
- Шарова И.Х., 1958. Личинки жукелиц, полезных и вредных в сельском хозяйстве // Учен. зап. Моск. Гос. Пед. Инст. им. Ленина. Т. 124. С. 1–165.
- Шарова И.Х., 1960. Морфо-экологические типы личинок жукелиц (Carabidae) // Зоол. журн. Т.39. С.691–708.
- Шарова И.Х., 1981. Жизненные формы жукелиц (Coleoptera, Carabidae). М., Наука. 360 с.
- Arndt E., 1989. Laufkäferlarven (Coleoptera, Carabidae) als Gegenstand phylogenetischer Untersuchungen // Ent. Nachr. Ber. Bd.33. Hf.6. S.255–260.
- Arndt E., 1993. Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera) // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A. Bd.488. S.1–56.
- Arndt E. 1998. Phylogenetic investigation of Carabidae (Coleoptera) using larval chaetotaxy // Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Museo In: Regionale di Scienze Naturali. P.171–190.
- Arndt E., Putschkov A.V., 1996/97. Phylogenetic investigation of Cicindelidae (Insecta: Coleoptera) using larval morphological characters // Zool. Anz. Bd.235. S.231–241.
- Baehr M., 1979. Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera, ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Adephega (Coleoptera, Insecta) // Zoologica. Bd.44. Hf.4. S.1–76.
- Belousov I.A. 1998. Le complexe générique de *Nannotrechus* Winkler du Caucase et de la Crimée (Coleoptera, Carabidae, Trechini) // Revision of the Caucasian Trechini, 1. PENSOFT Series Faunistica. PENSOFT. 256 p.
- Beutel R. G., 1991. Larval head structures of *Omophron* and their implications for the relationships of Omophronini (Coleoptera: Carabidae) // Entomologica Scandinavica. Vol.22. №1. P.55–67.
- Beutel R. G., 1992a. Larval head structures of *Omoglymmius hamatus* and their implications for the relationships of Rhysodidae (Coleoptera: Adephega) // Entomologica Scandinavica. Vol.23. №2. P.169–184.
- Beutel R. G., 1992b. Phylogenetic analysis of thoracic structures of Carabidae (Coleoptera: Adephega) // Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch. Bd.30. Hf.1. S.53–74.
- Beutel R. G., 1992c. Study on the systematic position of Metriini based on characters of the larval head (Coleoptera: Carabidae) // Systematic Entomology. Vol.17. №3. P.207–218.
- Beutel R. G., 1993. Phylogenetic analysis of Adephega (Coleoptera) based on characters of the larval head // Systematic Entomology. Vol.18. P.127–147.
- Beutel R.G. 1998. Trachypachidae and phylogeny of Adephega // Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Museo Regionale di Scienze Naturali. P.81–106.
- Bils W., 1976. Das Abdomende weiblicher, terrestrisch lebender Adephega (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie // Zoomorphologie. Bd.84. Hf.2. S.113–193.
- Bousquet Y., 1985. Morphologie comparee des larves de Pterostichini (Coleoptera: Carabidae): description et tableaux de determination des especes du nord-est de l'Amerique du Nord // Nat. Can. Vol.112. P.191–251.
- Bousquet Y., Goulet H., 1984. Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera, Adephega) // Can. J. Zool. Vol.62. P.573–588.
- Bousquet Y., Smetana S., 1991. The tribe Opisthiini (Coleoptera: Carabidae): Description of the larvae, note on habitat and brief discussion on its relationships // J. New York Entomol. Soc. Vol.99. №1. P. 104–114.
- Deuve T., 1993. L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Adephega // Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle. Vol.155. P.1–184.
- Erwin T.L., 1981. A synopsis of the immature stages of Pseudomorphini (Coleoptera: Carabidae) with notes on tribal affinities and behavior in relation of life with ants // Coleopt. Bull. 1981. Vol.37. P.53–68.
- Erwin, T. L. 1985. The taxon pulse: A general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles // In: G. E. Ball (ed.), Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants. A volume dedicated to the Memory of Philip Jackson Darlington, Jr. (1904–1983). Dordrecht, Dr. W. Junk. P.437–472.
- Erwin T.L., Sims L.L. 1984. 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. №4. P.351–466.
- Goulet H. 1979. Contributions of characters of larvae to systematics of Carabidae // In: Erwin T.L., Ball G.E. & Whitehead D.R. (eds.) Carabid beetles: their evolution, natural history and classification. Boston: W.Junk Publishers. P.205–208.
- Goulet H., 1977. Technique for the study of immature coleoptera in glycerine // Coleopt. Bull.31. P.381–382.
- Hlavač T.F. 1972. The prothorax of Coleoptera: origin, major features of variation // Psyche. Vol.79. P.123–149.
- Hlavač T.F. 1975. The prothorax of Coleoptera (except Bostrichiformia–Cucujiformia) // Bull. Mus. Comp. zool. Vol.147. P.137–183.
- Kavanaugh, D. H. 1986. A systematic review of amphizoid beetles (Amphizoidae: Coleoptera) and their phylogenetic relationships to other Adephaga // Proceedings of the California Academy of Sciences. Vol.44. №6. P.67–109.
- Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G. A Checklist of the Ground-Beetles of Russia and Adjacent Lands. PENSOFT Publ., 1995. 271 p.
- Lengerken, H. von. 1921. *Carabus auratus* und seine Larve // Arch. Naturgesch. Ser. A Bd.87. S.31–113.
- Lieberr J.K. 1986. Cladistic analysis of North American Platynini and revision of the *Agonum extensicolle* species group (Coleoptera: Carabidae) // University of California. Publ. Entomol. Vol.106. P.1–198.
- Lieberr J.K. 1991. Phylogeny and revision of the Anchomenus clade: the genera *Tetraleucus*, *Anchomenus*, *Sericoda* and *Elliptoleus* (Coleoptera: Carabidae: Platynini) // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol.202. №4. P.1–163.
- Lieberr, J. K. and G. E. Ball. 1990. The first instar larva of *Eripus oaxacanus* Stranco and Ball (Coleoptera: Carabidae: Peleciini): Indicator of affinity or convergence? // Systematic Entomology. Vol.15. №1. P.69–79.
- Maddison D.R. 1993. Systematics of the Holarctic beetle subgenus Bracteon and related *Bembidion* (Coleoptera: Carabidae). Bull. Mus. Comp. Zool. Vol.153. №3. P.143–299.
- Makarov K.V. 1996. Patterns of chaetome modifications in ground-beetle larvae (Coleoptera: Carabidae) // Acta Soc. Zool. Bohemoslov. Vol.60. P.391–418.
- Nichols, S. W. 1985. *Omophron* and the origin of Hydradephega (Insecta: Coleoptera: Adephega). Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia Vol.137. P.182–201.
- Spence J.R., Sutcliffe J.F. 1982. Structure and feeding in larvae of *Nebria* (Coleoptera, Carabidae) // Can. J. Zool. Vol.60. P.2382–2394.
- Stammer, H.J. 1957. Bedeutung der Larvalsystematik für Entomologie // Ber. ü. Wanderversamml. Dtsch. Ent. Dtsch. Akad. Landw. wiss., Berlin. S.151–155.
- Thompson, R.G. 1979. A systematic study of the larvae in the tribes Pterostichini, Morionini and Amarini (Coleoptera: Carabidae) // Bull. Agricultural Station, University of Arkansas. №837. 105 p.
- Viedma, M.G. & M.L. Nelson. 1976. Significance of the morphological characters used in higher level of natural classification of Coleoptera larvae // Ent. News. Vol.87. P.249–255.
- Vogler A.P., Pearson D.L. 1996. A molecular phylogeny of the tiger beetles (Cicindelidae): congruence of mitochondrial and nuclear rDNA data sets // Molecular Phylogenetics and evolution. Vol.6. P.321–338.
- Zetto Brandmayr T., Giglio A., Marano I., Brandmayr P. 1998. Morphofunctional and ecological features in carabid (Coleoptera) larvae // In: Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Museo Regionale di Scienze Naturali. P.449–4990.