

Личинки рода *Harpalodema* Reitter, 1888 (Coleoptera, Carabidae) и его положение в системе трибы Zabrinii

Larvae of carabid genus *Harpalodema* Reitter, 1888 (Coleoptera, Carabidae) and its position within Zabrinii

К. В. Макаров, А. Е. Бринева
K. V. Makarov, A. E. Brineva

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, адаптации, псаммобионты, Coleoptera, Carabidae, Zabrinii, *Harpalodema*, определительные таблицы

KEY WORDS: larvae, morphology, adaptations, psammobionts, Coleoptera, Carabidae, Zabrinii, *Harpalodema*, key

РЕЗЮМЕ. Впервые описаны личинки рода *Harpalodema* Reitter, сильно отличающиеся от других Zabrinii морфологическими адаптациями к передвижению в песке: обильным опушением, длинными дорсоапикальными хетами бедра, голени и вершины урогомф, редуцированными коготковыми хетами. Общий набор признаков личинок *Harpalodema* свидетельствует о родовом статусе этого таксона. На основании анализа морфоадаптивных признаков других групп Zabrinii обнаружено наличие в пределах *Amara* двух хорошо очерченных групп подродов и предположен сборный характер *Curtonotus*. Дана определительная таблица родов и подродов трибы Zabrinii.

ABSTRACT. At first time the larvae of carabid genus *Harpalodema* Reitter were described. They are distinguished from other Zabrinii by morphological adaptations to the movement in sand: the rich setation, the long dorsoapical setae on femorae, tibiae and urogomph apex, the reduced claw setae UN₁ and UN₂. The feature set in larvae of *Harpalodema* argues the generic status of this taxon. The analysis of morphoadaptive characters in Zabrinii evidences the presence within *Amara* two well separated groups of subgenera and reveals the compound nature of *Curtonotus*. The key to the genera and subgenera of tribe Zabrinii was given.

Род *Harpalodema* Reitter, 1888 включает около десятка видов, распространенных в аридных областях Палеарктики. Все представители рода – специализированные псаммобионты [Hieke, 1993].

Впервые личинки *Harpalodema* были упомянуты в определительной таблице родов палеарктических Carabidae [Makarov, 1994] на основании изучения одного экземпляра личинки третьего возраста *Harpalodema lutescens* Reitter, 1888, собранного в 1986 г. в Калмыкии. Лишь значительно позднее в результате полевых работ

авторов в Нижнем Поволжье были собран дополнительный материал по личинкам этого рода. Выведение имаго позволило подтвердить исходную идентификацию и выявить личинок еще одного представителя рода – *Harpalodema fausti* Reitter 1888.

Материал и методы

Всего изучено 15 личинок *H. fausti* и 3 – *H. lutescens*. Шесть личинок и два экзювия смонтированы в постоянные препараты (эупарал). Для сравнения использованы личинки других родов трибы Zabrinii: *Amara* Bonelli (18 видов, 7 подродов), *Curtonotus* Stephens (8 видов), *Zabrus* Clairville (5 видов). Материал хранится в коллекции кафедры зоологии и экологии МПГУ (МПГУ) и в коллекции А. В. Пучкова (каП).

Кроме этого, проанализированы данные многочисленных описаний представителей рода *Amara* [Kemner, 1912; Boldori, 1935; Habu, Sadanaga, 1963; Burakowski, 1967; Thompson, 1979; Bílý, 1972; Raynaud, 1976; Desender, Pollet & Goossens, 1986; Desender, 1988], в том числе из подродов *Celia* Zimmermann [Bílý, 1971, 1975]; *Bradytus* Stephens [Boldori, 1935; Raynaud, 1976; Hürka & Ducháč, 1980a; Habu, Sadanaga, 1965]; *Percosia* Duftschmid [Schiödt, 1867; Знойко, 1929], а также *Curtonotus* [Habu, Sadanaga, 1965; Forsskåhl, 1966; Hürka & Ducháč, 1980b], близкий к нему *Leirides* Putzeis (Zetto Brandmaier, Marano & Pizzolotto, 1994) и *Zabrus* (Bøving, 1911; Знойко, 1929, 1935, Арабаджиев и др., 1953; Vomer, 1969; Epperlein & Wetzel, 1985; Макаров, Гургенидзе & Рекк, 1991). Помимо данных описаний, использовались признаки, приведенные в определительных таблицах личинок жуелиц (Emden, 1942; Hürka, 1978; Larsson, 1941, 1968; Шарова, 1958; 1964; Arndt, 1991; Luff, 1993).

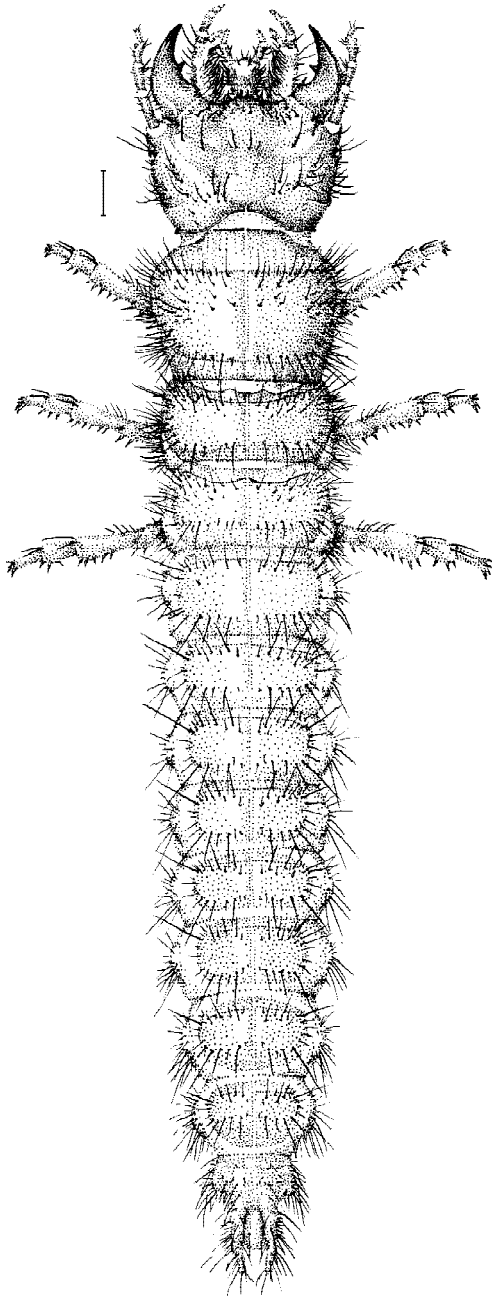


Рис. 1. *Harpalodema fausti* Reitter, личинка третьего возраста (сверху). Масштабный отрезок 1.0 мм.

Fig. 1. *Harpalodema fausti* Reitter, larvae of III stage (dorsal view). Scale bar 1.0 mm.

Номенклатура названий жуелиц принята по “A checklist of the ground-beetles...” [Kryzhanovskij et al., 1995]. Нумерация хет и сенсилл приведена по И.Буске и А.Гуле [Bousquet, Goulet, 1984] с некоторыми уточнениями [Bousquet, 1985; Makarov, 1996]. В связи со значительной модификацией хетона у *Harpalodema* описание составлено в основном по признакам личинок старших возрастов.

Род *Harpalodema* Reitter 1888

ОПИСАНИЕ. Слабо пигментированные личинки с цилиндрическим телом, равномерно сужающимся к IX сегменту (Рис. 1). Урогомфы и придатки головы относительно короткие, ноги довольно длинные. В целом, габитуально напоминают личинок трибы Harpalini.

Головная капсула светло-желтая, область назале и вершины мандибул затемнены – коричневые или коричнево-бурые. Тергиты тела окрашены слабо, грудные от светло-коричневых до темно-желтых, брюшные – едва выделяющиеся, сероватые. Вентриты и частью плевриты по окраске не отличаются от окружающей кутикулы.

Большая часть склеритов тела, ноги, мандибулы, антенны, щупики и значительная часть головной капсулы лишены микроскульптуры, тогда как почти все межсклеритные мембраны несут очень мелкие нерегулярные зубчики (Рис. 2). Головная капсула с четкой изодиаметрической сеточкой лишь на сигиллах (Рис. 4), на тергитах аналогичная сетчатость развита значительно слабее. Кроме того, тергиты брюшных сегментов, начиная с IV, несут сначала редкие, а к вершине брюшка – довольно частые микроскопические зубчики, нередко образующие короткие (из 2–5 штук) ряды (Рис. 3). На внутреннем крае кардо и в основании стипеса имеется группа зубчиков, стипес несет полосу тупых бугорков, параллельную наружному краю (Рис. 50). Дорсальная мембрана прементума с многочисленными шипиками, короткими в основании и длинными в дистальной части.

Головная капсула (Рис. 5, 23, 44) субквадратная, заметно сужающаяся к основанию, с четкой глубокой височной бороздой, вентролатеральная ветвь которой едва выражена. Продольные борозды позади глаз развиты только у личинок старших возрастов, особенно хорошо у *H. lutescens* (Рис. 44). Лобные швы с неглубокими синусами, эпикраниальный шов короткий, короче или едва длиннее диаметра четвертого членика антенн. Глазной бугорок невысокий, но четко отграниченный от парietальных склеритов. Антеннальное кольцо едва намечено у личинок старших возрастов. Назале (Рис. 6, 24, 25, 45) сложное, многорядное, дорсальный ряд обычно заметно выпуклый, его латеральные зубцы простые, медиальные – несимметрично расщеплены на вершине. Изредка один или оба медиальных зубца имеют лишь одну вершину. Под дорсальным рядом лежат 2–4 ряда более мелких зубчиков. Снаружи от дорсолатеральных зубцов расположено 5–9 зубцов среднего размера, переходящих в вентральный ряд.

Хетотаксия головы у L_1 близка к генерализованному типу. Хеты FR_3 длинные, их вершины почти достигают основания назале, FR_4 и FR_5 короткие, сближены друг с другом. Коническая сенсилла FR_f и хета FR_6 смещены медиально, последняя находится примерно на линии, соединяющей FR_1 и FR_7 . На параклипеусе сенсилла FR_g расположена на дорсальной поверхности лобного склерита медиальнее основания FR_9 (Рис. 5). Хеты FR_{10} и FR_{11} довольно длинные, обычно слегка изогнутые, не выступают за передний край медиальных зубцов назале. Хетом парietальных склеритов характеризуется заметное удлиненными макрохетами $PA_{4,5,6,9}$, причем PA_9 в 3–4 раза длиннее PA_{13} (Рис. 7). У личинок первого возраста дополнительные хеты имеются только в области FR_8 и PA_6 , тогда как личинки старших возрастов характеризуются выраженным гетерополихетозом (Рис. 23, 44). У них добавочные хеты формируют на лобном склерите

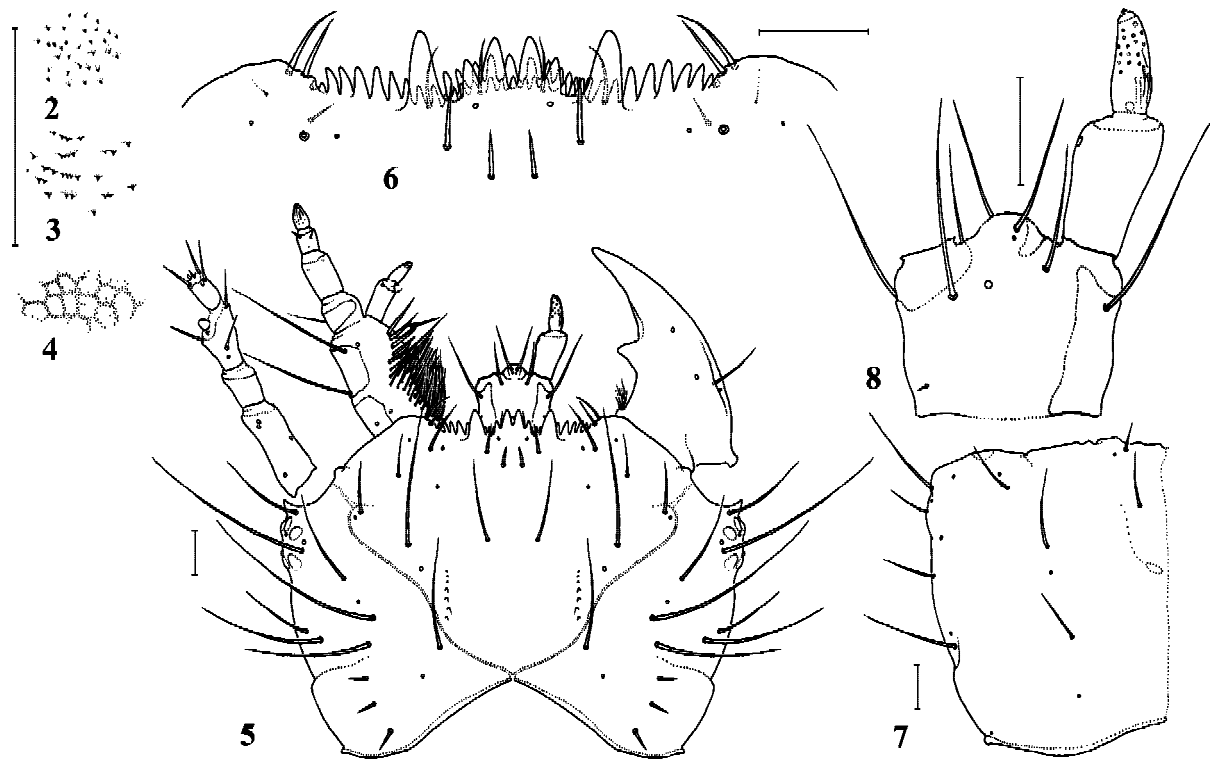


Рис. 2-8. *Harpalodema fausti* Reitter, личинка первого возраста: 2 — микроскульптура межтергитной мембраны; 3 — микроскульптура диска IX тергита; 4 — микроскульптура сигилл головной капсулы; 5 — голова (левая мандибула, правая антенна, максиллы и нижняя губа не показаны; сверху); 6 — назале (сверху); 7 — левый париеальный склерит (снизу); 8 — нижняя губа, (правый щупик не показан, слева — сверху, справа — снизу). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 2-8. *Harpalodema fausti* Reitter, larvae of I stage: 2 — microsculpture of intertergal membrane; 3 — discal microsculpture of tergite IX; 4 — sigillae microsculpture of cephalic capsule; 5 — head (left mandible, right antenna, maxilla and labium not showed; dorsal view); 6 — nasale (dorsal view); 7 — left parietale (ventral view); 8 — labium (right palpus not showed, left — dorsal, right — ventral view). Scale bars 0.1 mm.

два поперечных ряда: в области FR_6 – FR_4 и в области FR_3 . Париеальные склериты с более или менее выраженными продольными группами хет преимущественно на дорсальной поверхности: PA_4 , PA_5 – PA_7 – PA_8 и PA_6 . Вентральная поверхность головы (Рис. 26, 46) лишь с немногими добавочными хетами и сенсиллами в области PA_{14} – PA_{15} .

Мандибулы довольно длинные, со слабо изогнутой дистальной частью и небольшим треугольным ретинакулумом (Рис. 5, 23, 44). Пенициллус нормально развит. Латеральная поверхность мандибул с продольной бороздой, в базальной части которой расположены дополнительные хеты gMN_1 . Хета MN_2 редуцирована.

Антенны (Рис. 5, 27, 47) не короче или едва короче мандибул. Их базальный членик самый длинный, соотношение остальных отделов меняется у личинок разных видов и возрастов (Табл. 1). Первый и второй членики у личинок старших возрастов с 1–5 дополнительными хетами. Хеты AN_1 – AN_3 и AN_4 , AN_5 , AN_7 короткие, не превышают длины четвертого членика. Субапикальный комплекс сенсилл на третьем членике представлен относительно крупным сенсорием, двумя модифицированными коническими и одной колоколовидной сенсиллой (Рис. 10, 28, 49). Вершина четвертого членика, помимо короткой хеты AN_6 , несет две–три модифицированные конические сенсиллы (Рис. 9, 29, 48).

Максилла типичного для *Zabrini* строения с мембранозной перевязью и группой из 5–8 толстых щетинок в дистальной части (Рис. 11, 32, 50). Лациния длинная, с острой вершиной, едва короче первого членика галеи. Галея двучлениковая, достигает половины длины челюстного щупика. Апикальный членик галеи в 1.5–1.7 раза короче базального. Щупик крупный, у личинок старших возрастов примерно в 1.2 раза короче. Хетотаксия максилл близка к типичной. Помимо дифференцированной gMX следует отметить относительно длинные хеты MX_{11} – MX_{12} и наличие дополнительных мезохет в группах MX_2 и MX_3 . Галея без дополнительных сенсилл, на вершине обычно развиты три конические сенсиллы, окруженные четырьмя колоколовидными (Рис. 12, 33, 51). Апикальный членик щупика в базальной половине покрыт 10–20 плакоидными сенсиллами, в дистальной — несет кольцо из 6–10 пальцевидных сенсилл (Рис. 34, 52). Вершинный комплекс образован несколькими десятками тесно расположенных конических сенсилл.

Нижняя губа (Рис. 8, 30, 53) обычного строения. Прементум слабо поперечный (отношение его ширины к длине составляет 1.0–1.1), с несильно выступающим широким язычком. Второй членик щупика примерно вдвое уже и в 2.0–2.5 раза короче первого. Хета LA_4 отсутствует,

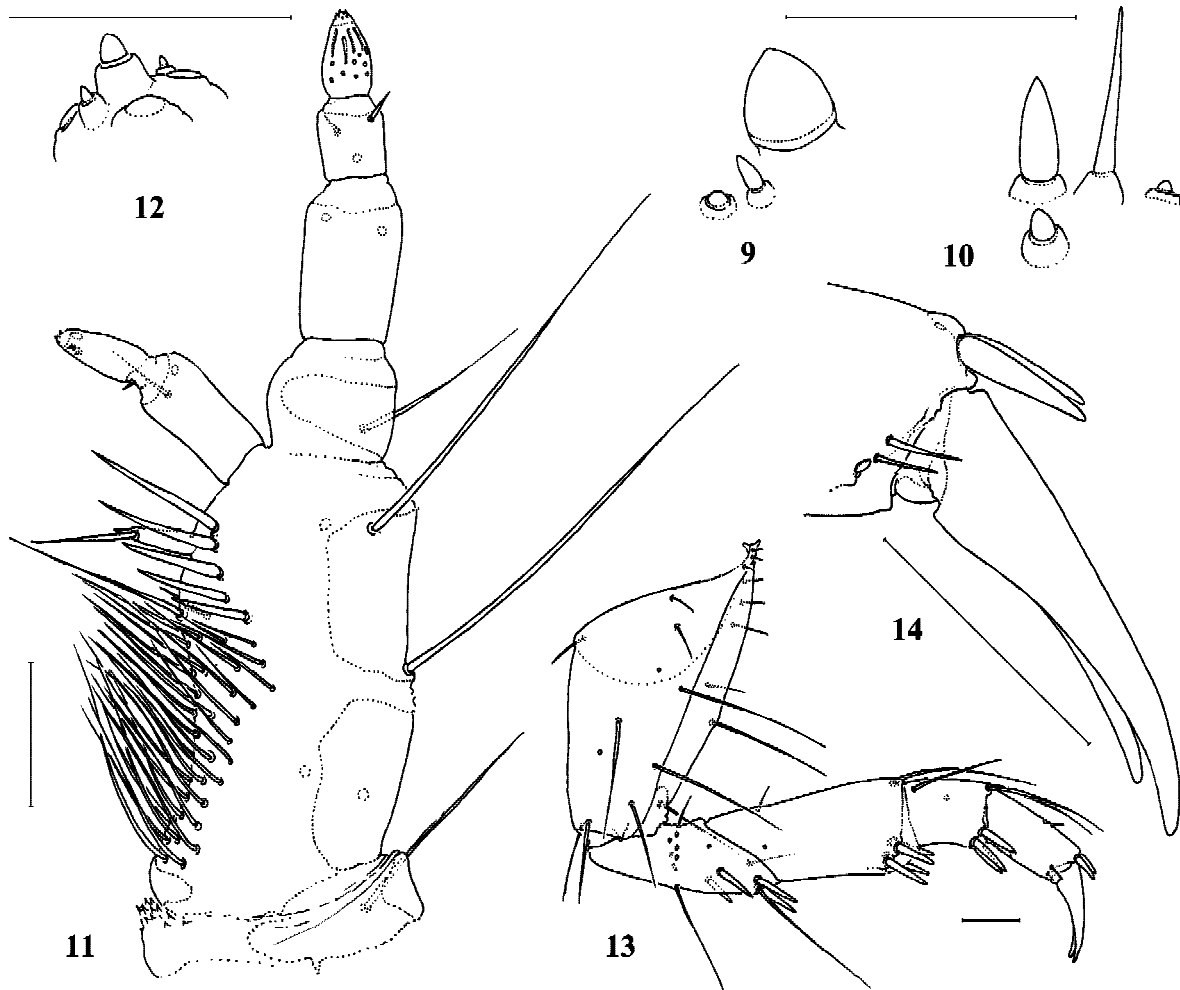


Рис. 9-14. *Harpalodema fausti* Reitter, личинка первого возраста: 9 - апикальные сенсиллы четвертого членика антенн (сверху); 10 - сенсиллы третьего членика антенн (сверху); 11 - правая максилла (сверху); 12 - апикальные сенсиллы гаеи (сверху); 13 - левая нога (спереди); 14 - вершина лапки (спереди). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 9-14. *Harpalodema fausti* Reitter, larvae of I stage: 9 - apical sensillae of fourth antennomere (dorsal view); 10 - sensillae of third antennomere (dorsal view); 11 - right maxilla (dorsal view); 12 - apical sensillae of galea (dorsal view); 13 - middle left leg (anterolateral view); 14 - apical part of tarsus (anterolateral view). Scale bars 0.1 mm.

сенсилла LA_6 имеется. У личинок первого возраста макрохета LA_3 одиночная, у личинок старших возрастов представлена дорсалатеральной группой из 12-30 хет. Базальный членик щупика с 4-5 макрохетами, располагающимися преимущественно на наружной поверхности. На вершине второго членика развита апикальная группа конических сенсилл, аналогичная сенсиллам на вершине челюстного щупика. Базолатеральная поверхность несет группу из 6-8 пальцевидных сенсилл, дистальная часть членика с многочисленными плакоидными сенсиллами (Рис. 31, 54)

Грудные сегменты широкие, поперечные. Переднеспинка (Рис. 15, 36, 55) обратно-трапецевидная, ее наибольшая ширина находится в передних углах. Кили не выражены, граница склеротизованной и мембранозной части четкая. Отношение ширины склеротизованной части к длине составляет 2.5-2.8. Среднеспинка (Рис. 17, 38, 57) и заднеспинка более поперечные (3.1-3.9), с хорошо выраженными передними килими. Плевриты и вентриты груди типичного строения (Рис. 16, 18, 37, 39, 56, 58), границы стернитов едва различимы. Хетом личинок

старших возрастов сильно усложнен за счет образования маргинальных гетерохетных групп ($PR_{2,3}$, $PR_{6,9}$, $PR_{11,12}$ на переднеспинке, ME_{1-8} , ME_{9-11} , ME_{12-13} на средне- и заднеспинке) и дискальной группы PR_8 (Рис. 36, 55). Кроме того, многочисленные мезо- и макрохеты располагаются на эпиплеврах переднеспинки; эпиплевры среднеспинки лишь с 3-5 хетами (Рис. 38, 57). У личинок первого возраста хетом генерализованного типа, лишь хеты PR_4 и PR_{10} заметно удлинены (Рис. 15). Плевриты, даже у личинок первого возраста, с дополнительными хетами: в gEM_1 входит от 3-4 макрохет (у личинки первого возраста) до 10-17 мезо- и макрохет (у личинок старших возрастов) и т.д. (Рис. 16, 18, 37, 39, 56, 58). Грудные стерниты у личинок первого возраста с обычным набором хет, у прочих - с небольшим количеством добавочных щетинок.

Ноги (Рис. 13, 35, 59) относительно длинные, с удлиненными вертлугом, бедром (Таблица 1) и двумя равными коготками. Набор хет и сенсилл ног личинок первого возраста (Рис. 13) идентичен генерализованному, однако пропорции отдельных щетинок своеобразны. На

Таблица 1.
Морфометрические показатели личинок рода *Harpalodema* Reitter
Table 1.
Morphometri data of larvae of the genus *Harpalodema* Reitter

Признак	<i>H. lutescens</i>	<i>H. fausti</i>		
	L3	L1	L2	L3
Ширина головной капсулы, мм	6.2-6.3	2.2	3.5-3.9	4.1-4.4
Соотношение длин члеников антенны	1:0.4:0.4:0.2	1:0.4:0.6:0.3	1:0.5:0.7:0.3	1:0.4:0.5:0.3
Соотношение длин члеников челюстного щупика	1:1.5:0.9:0.8	1:1.8:0.9:0.9	1:1.8:1.2:1	1:1.6:0.7:0.6
Соотношение длин члеников губного щупика	1:0.6	1:0.7	1:0.5	1:0.4
Соотношение длин члеников галей	1:0.6	1:0.7	1:0.7	1:0.6
Соотношение длин отделов ног	1:0.6:0.6:0.3:0.2	1:0.6:0.6:0.2:0.3	1:0.5:0.6:0.3:0.3	1:0.5:0.6:0.3:0.2

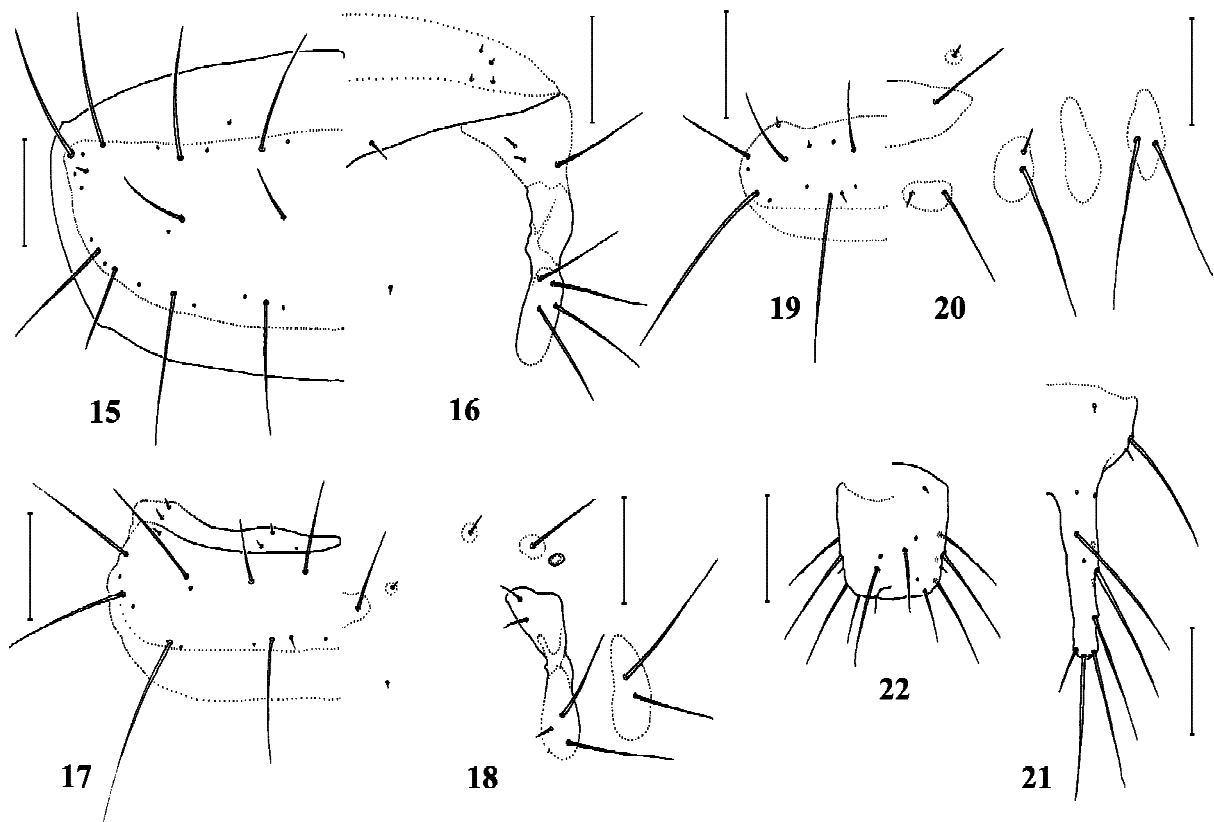


Рис. 15-22. *Harpalodema fausti* Reitter, личинка первого возраста: 15 – левая половина переднеспинки (сверху); 16 – левая половина переднегруди (снизу); 17 – левая половина среднеспинки (сверху); 18 – левая половина среднегруди (снизу); 19 – левая половина тергита IV сегмента (сверху); 20 – левые стерниты и плевриты IV сегмента (снизу); 21 – правая половина IX тергита и ургомфа (сверху); 22 – X сегмент брюшка (слева – снизу, справа – сверху). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 15-22. *Harpalodema fausti* Reitter, larvae of I stage: 15 – left half of pronotum (dorsal view); 16 – left half of prothorax (ventral view); 17 – left half of mesonotum, (dorsal view); 18 – left half of mesothorax (ventral view); 19 – left half of tergite IV (dorsal view); 20 – left half of IV abdominal segment (ventral view); 21 – right half of tergite IX and urogomph (dorsal view); 22 – X abdominal segment (left – ventral, right – dorsal view). Scale bars 0.1 mm.

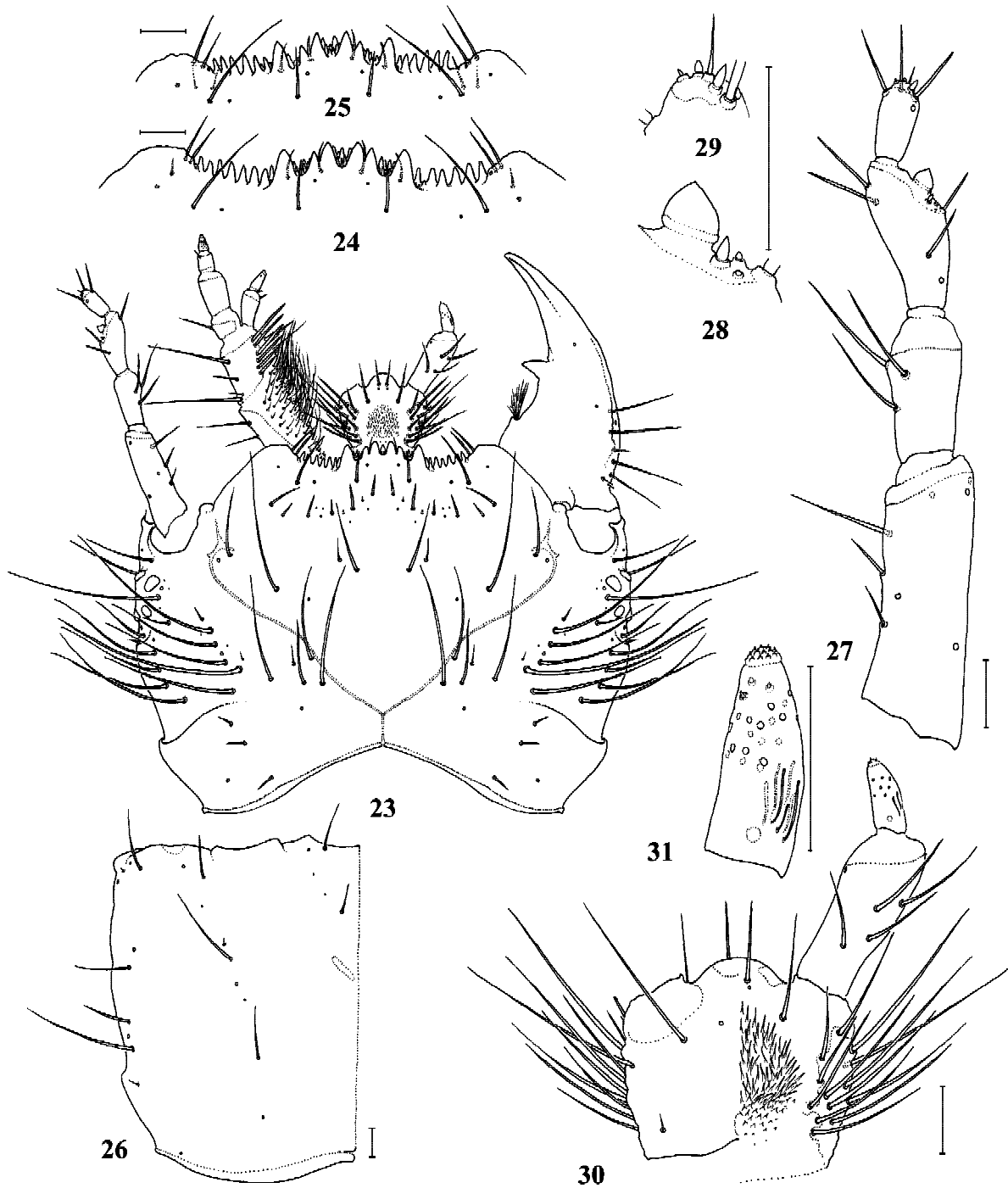


Рис. 23-31. *Harpalodema fausti* Reitter, личинки второго (25) и третьего (23, 24, 26-31) возраста: 23 — голова (левая мандибула, левый губной щупик, правая антенна и максилла не показаны; сверху); 24, 25 — назале (сверху); 26 — правый парietальный склерит (снизу); 27 — правая антенна (сверху); 28 — сенсиллы третьего членика антенны (снизу); 29 — апикальные сенсиллы четвертого членика антенны (сверху); 30 — нижняя губа (левый щупик не показан; слева — снизу, справа — сверху); 31 — второй членик губного щупика (сверху). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 23-31. *Harpalodema fausti* Reitter, larvae of II stage (25) and III stage (23, 24, 26-31): 23 — head (left mandible, left labial palpus, right antenna and maxilla not showed; dorsal view); 24, 25 — nasale (dorsal view); 26 — right half of parietale (ventral view); 27 — right antenna (dorsal view); 28 — sensillae of third antennomere (ventral view); 29 — apical sensillae of fourth antennomere (dorsal view); 30 — labium (left palpus not showed; left — ventral, right — dorsal view); 31 — second labial palpomere (dorsal view). Scale bars 0.1 mm.

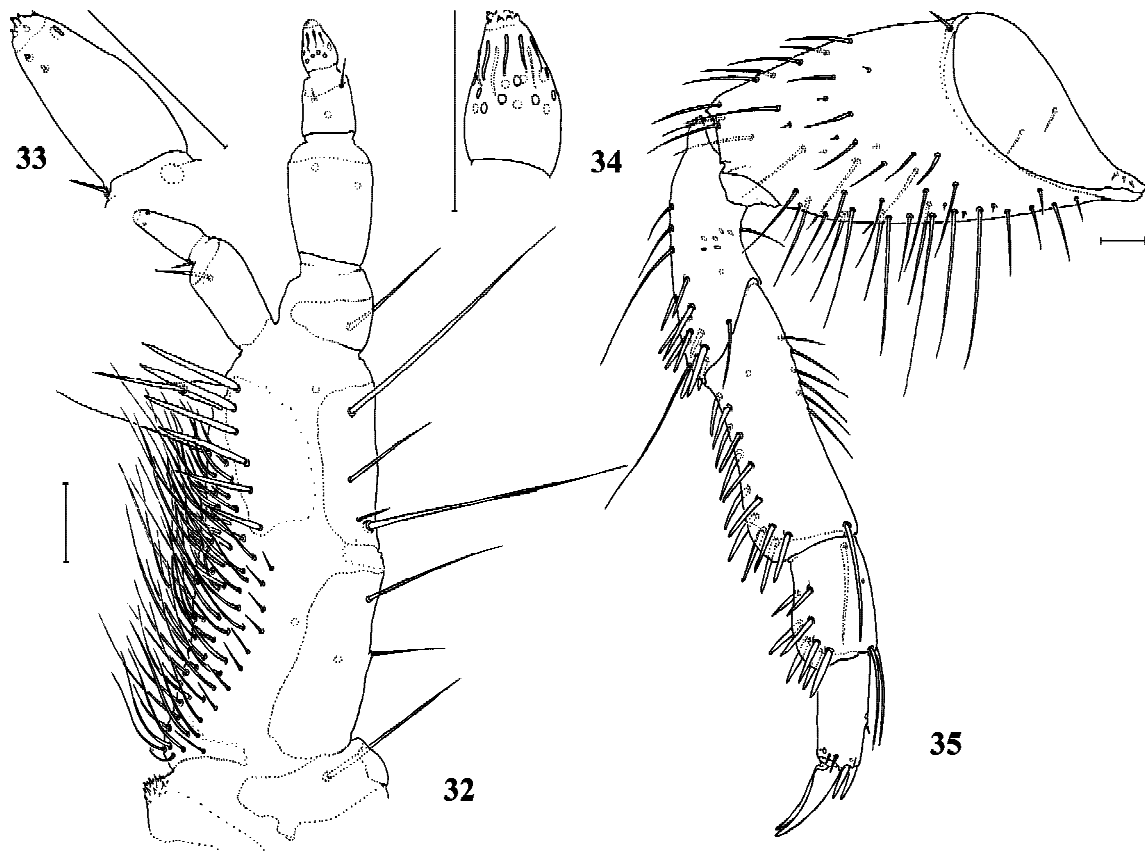


Рис. 32-35. *Harpalodema fausti* Reitter, личинка третьего возраста: 32 – правая максилла (сверху); 33 – апикальный членок галеи (сверху); 34 – четвертый членок челюстного щупика (сверху); 35 – правая средняя нога (сзади). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 32-35. *Harpalodema fausti* Reitter, larvae of III stage: 32 – right maxilla (dorsal view); 33 – apical joint of galea (dorsal view); 34 – fourth palpomere of maxilla (dorsal view); 35 – middle right leg (posterolateral view). Scale bars 0.1 mm.

тазике хеты CO_{10} и CO_{11} тонкие, далеко выступают за край вертлуга; ряд дорзальных хет (FE_6 , PI_1 , PI_2 и PI_7) очень длинные, их вершины заходят за передний край соответствующего отдела; хета TR_6 тонкая, щетинковидная. Хеты TR_4 и TR_8 примерно равной длины, в 1.5-2 раза длиннее диаметра вершины вертлуга. Вентроапикальные хеты лапки (TA_3 – TA_6) заметно удлинены; сенсиллы TA_5 и TA_7 крупнее, чем TA_4 и TA_6 (Рис. 14). Обе коготковые щетинки (UN_1 , UN_2) отсутствуют. У личинок старших возрастов хетом ног сильно модифицирован, хотя основные особенности пропорций хет сохраняются. На тазике все щетинки, кроме проксимальных CO_1 – CO_5 и CO_{14} – CO_{16} замещены гетерохетными группами, вертлуг, бедро и голень с вентральными группами шипообразных хет, кроме того на дорзальной поверхности бедра имеется gFE_1 из 6–10 мезохет (Рис. 35, 59). Тарзальные хеты (TA_3 – TA_6) относительно крупнее (Рис. 60).

Склериты брюшка отличаются слабой хитинизацией. Передний киль на тергитах слабо выражен, латеральный слабо различим только в базальной половине (Рис. 19, 40, 61). Границы стернитов едва намечены, эпи- и гипоплеврит не разделены. Хетотаксия у личинок первого возраста близка к генерализованному варианту, существенные отличия сводятся к частичной редукции TE_8 и очень длинной EP_1 , не уступающей EP_2 . У личинок второго и третьего возраста постстерниты сохраняют почти стандартный набор хет, мезостернит с немногими добавочными

мезохетами. Гипо- и, особенно, эпиплевриты с многочисленным добавочными мезо- и макрохетами (Рис. 20, 41, 62). На эпиплевритах I–IX сегментов число добавочных хет постепенно возрастает, достигая нескольких десятков на IX сегменте (Рис. 64). Десятый сегмент брюшка относительно короткий, более или менее цилиндрический. У личинок первого возраста лишь одна добавочная хета (базальнее PY_6), у остальных – латеральная поверхность с группой макрохет PY_4 – PY_5 . Характерно, что при этом вторичные хеты мало развиты на дорзальной и вентральной поверхности (Рис. 22, 43, 65).

Урогомфы относительно длинные, примерно в 1.2–1.6 длиннее X сегмента, плавно сужающиеся, без выраженных щетинконосных бугорков. Ординарный хетом личинки первого возраста (Рис. 21) отличается лишь относительно длинной хетой UR_9 (она только в 3–3.4 раза короче UR_7 , UR_8). Личинки старших возрастов с многочисленными (до нескольких десятков) добавочными мезо- и макрохетами (Рис. 42, 63).

ВОЗРАСТНЫЕ ОТЛИЧИЯ. Все стадии развития известны только для *H. fausti*. Личинки первого возраста отличаются сериями яйцевых зубчиков в базальной части лба (Рис. 5), относительно более длинными придатками и конечностями (Табл. 1), меньшим числом зубцов в вентральных рядах назале (Рис. 6) и слабо модифицированным хетом: дополнительные хеты имеются лишь в gFR_6 , gPA_8 и gEM_1 .

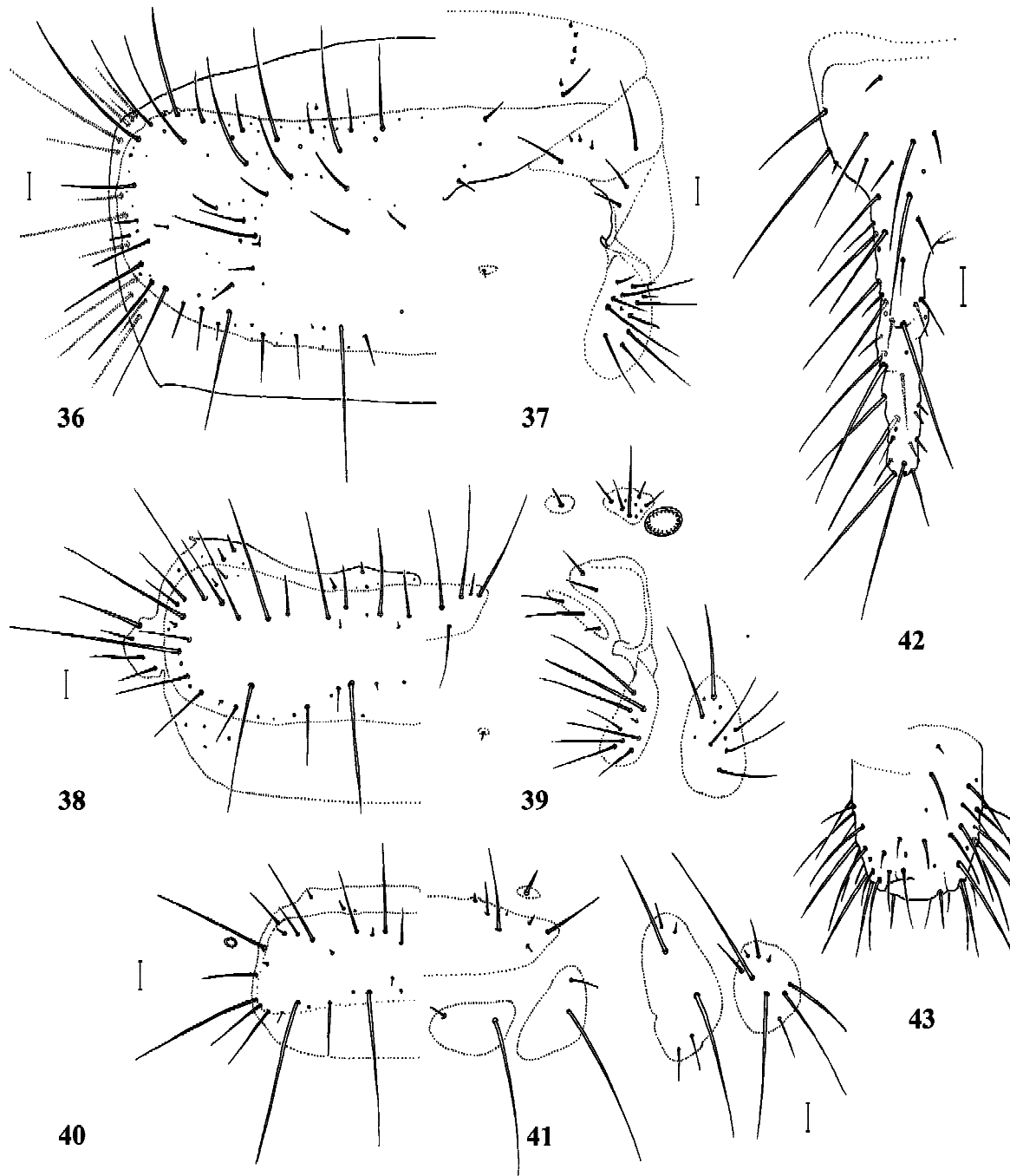


Рис. 36-43. *Harpalodema fausti* Reitter, личинка третьего возраста: 36 – левая половина переднеспинки (сверху); 37 – левая половина переднегруди (снизу); 38 – левая половина среднеспинки (сверху); 39 – левая половина среднегруди (снизу); 40 – левая половина тергита IV сегмента брюшка (снизу); 41 – левые плевриты и вентриты IV сегмента брюшка (снизу); 42 – левая половина IX тергита брюшка и урогомфа (снизу); 43 – X сегмент брюшка (слева – снизу, справа – сверху). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 36-43. *Harpalodema fausti* Reitter, larvae of III stage: 36 – left half of pronotum (dorsal view); 37 – left half of prothorax (ventral view); 38 – left half of mesonotum (dorsal view); 39 – left half of mesothorax (ventral view); 40 – left half of tergite IV (ventral view); 41 – left half of IV abdominal segment (ventral view); 42 – left half of tergite IX and urogomph (ventral view); 43 – X abdominal segment (left – ventral, right – dorsal view). Scale bars 0.1 mm.

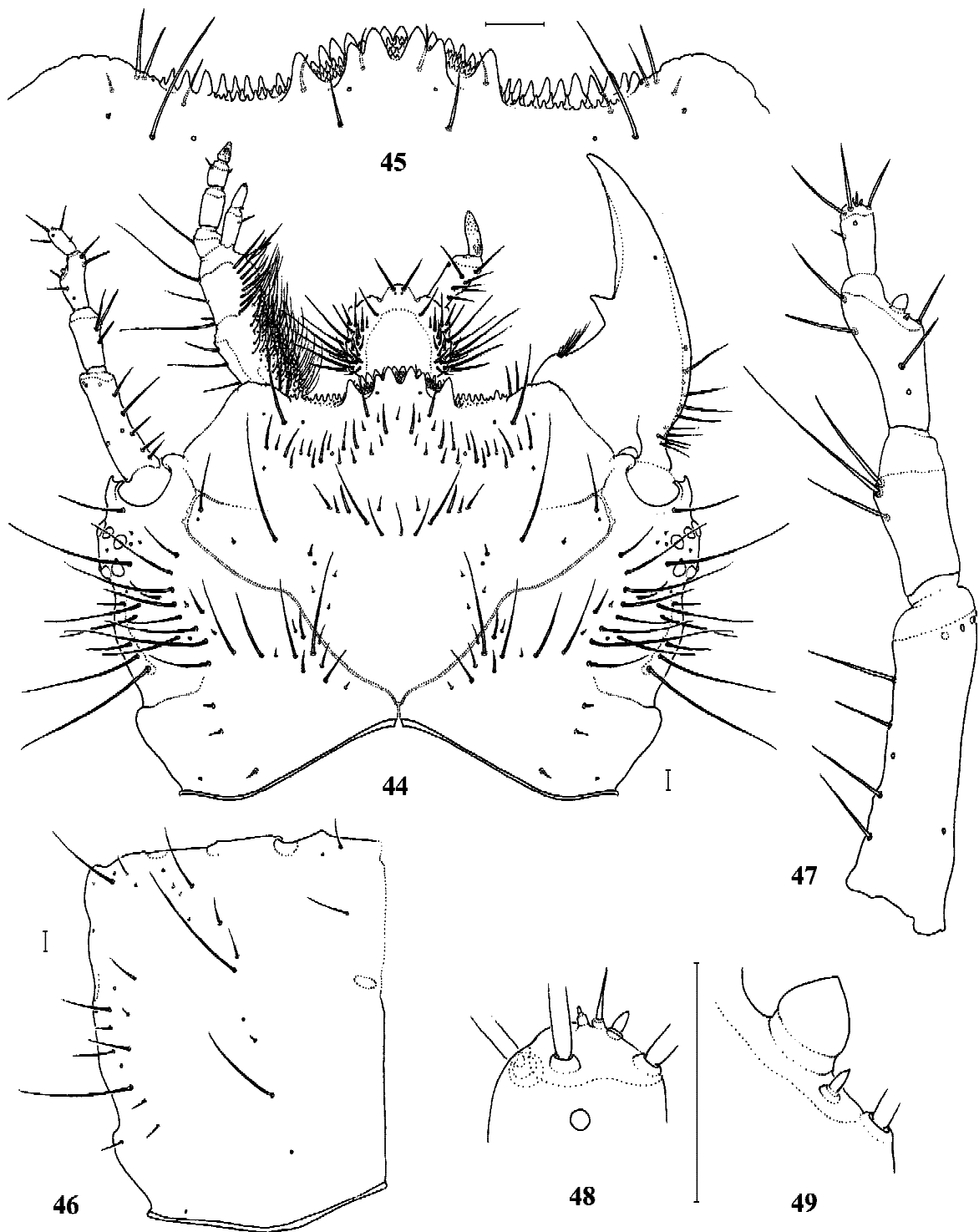


Рис. 44-49. *Harpalodema lutescens* Reitter, личинка третьего возраста: 44 – голова (левая мандибула и губной щупик, правая антенна и максилла не показаны, сверху); 45 – назале (сверху); 46 – правый парietальный склерит (снизу); 47 – правая антенна (сверху); 48 – апикальные сенсиллы антенны (сверху); 49 – сенсиллы третьего членика антенны (сверху). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 44-49. *Harpalodema lutescens* Reitter, larvae of III stage: 44 – head (left mandible and labial palpus, right antenna and maxilla not showed, dorsal view); 45 – nasale (dorsal view); 46 – right parietale (ventral view); 47 – right antenna (dorsal view); 48 – apical sensillae of antenna (dorsal view); 49 – sensillae of third antennomere (dorsal view). Scale bars 0.1 mm.

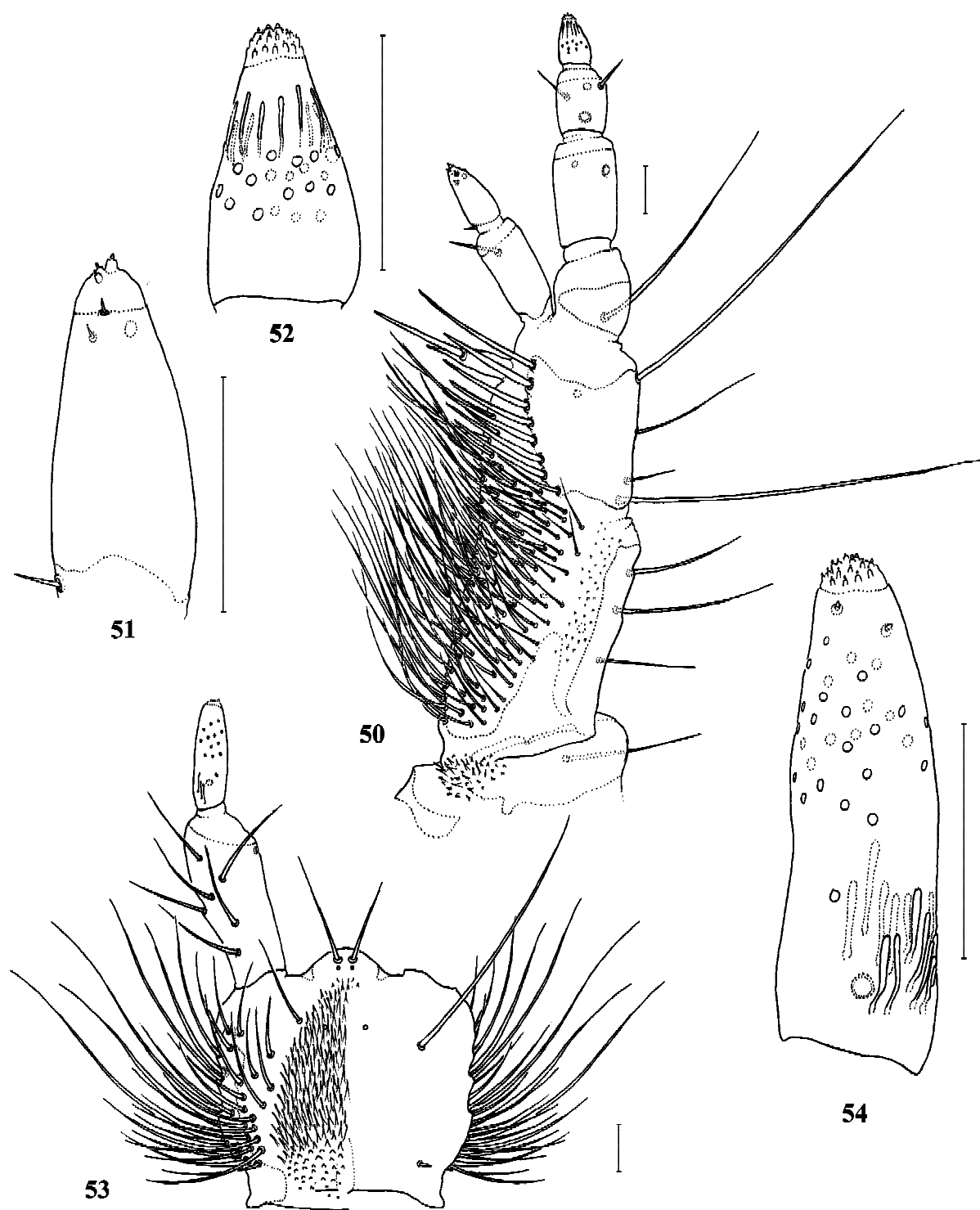


Рис. 50-54. *Harpalodema lutescens* Reitter, личинка третьего возраста: 50 — правая максилла (сверху); 51 — второй членик галеи (сверху); 52 — четвертый членик челюстного щупика (сверху); 53 — нижняя губа (правый щупик не показан; слева — сверху, справа — снизу); 54 — второй членик губного щупика (сверху). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 50-54. *Harpalodema lutescens* Reitter, larvae of III stage: 50 — right maxilla (dorsal view); 51 — second galeomere (dorsal view); 52 — fourth palpomere of maxilla (dorsal view); 53 — labium (right palpus not showed; left — dorsal, right — ventral view); 54 — второй членик губного щупика (dorsal view). Scale bars 0.1 mm.

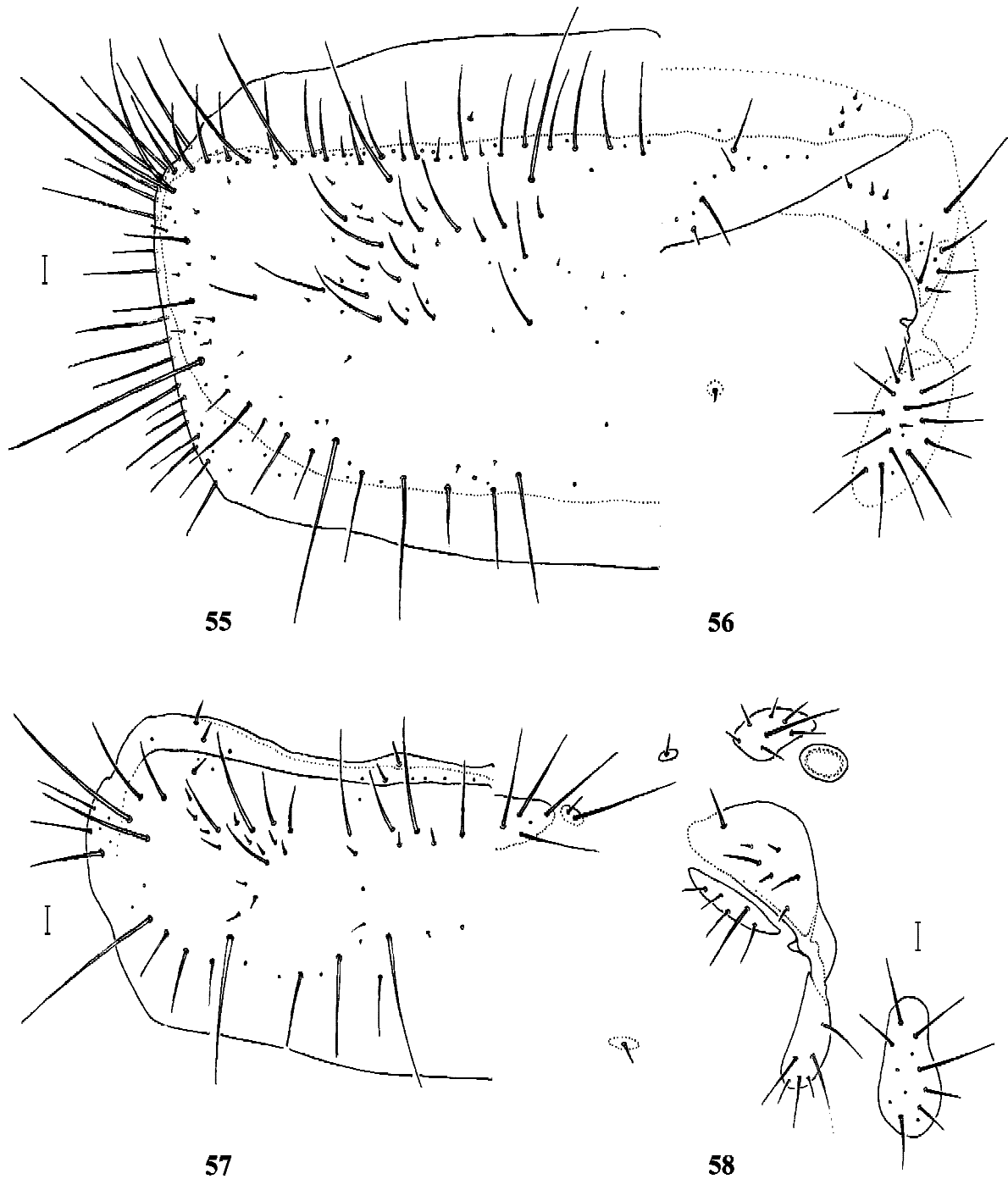


Рис. 55-58. *Harpalodema lutescens* Reitter, личинка третьего возраста: 55 — левая половина переднеспинки (сверху); 56 — левая половина переднегруди (снизу), 57 — левая половина среднеспинки (сверху), 58 — левая половина среднегруди (снизу). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 55-58. *Harpalodema lutescens* Reitter, larvae of III stage: 55 — left half of pronotum (dorsal view); 56 — left half of prothorax (ventral view), 57 — left half of mesonotum (dorsal view), 58 — left half of mesothorax (ventral view). Scale bars 0.1 mm.

Личинки второго и третьего возраста различаются размерами головной капсулы, пропорциями придатков и ног (Табл. 1), степенью модификации хетомы (Табл. 2).

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ. От всех известных по личинкам родов трибы *Zabrini* *Harpalodema* отличается суженой головной капсулой с глубокой

височной бороздой (Рис. 5, 23, 44), длинными хетами UR_9 (Рис. 21, 42, 63, 72), FE_6 , TI_1 , TI_2 и TI_7 (Рис. 13, 35, 59), редукцией коготковых щетинок (UN_1 и UN_2). Личинки старших возрастов, кроме того, отличаются гетерополихетозом, особенно грудного отдела (Рис. 15-18, 36-39, 55-58) и уругомф.

Таблица 2.
Хетотаксия личинок *Harpalodema fausti* Reitter
Table 2.
Chaetotaxy of larvae of *Harpalodema fausti* Reitter

Группа хет	L ₂	L ₃
Число хет на первом членике антенн	1-2	3-4
Число хет на втором членике антенн	3	3-4
Число хет на первом членике губных щупиков	4-5	5-7
Число хет в gMN ₄	3	4-5
Число хет в gMX ₂	2	2-3
Число хет в gMX ₃	3	3-4
Число хет в gFR ₃	3-4	3-5
Число хет в gFR ₄ -FR ₆	7-10	9-11
Число хет в gPA ₄	3-4	5
Число хет в gPA ₆	3	4
Число хет в gPA ₇	4-5	4
Число хет в gPA ₈	3	4
Число хет в gFE ₁	10-16	6
Дополнительные вентральные шипы на вертлуге	1 пара	2-3 пары
Дополнительные вентральные шипы на бедре	3-4 пары	4-5 пар
Число хет в gPY ₃₋₅	10-14	13-18
Число хет в gEP	6-9	8-11
Число хет в gHY	7-9	10-14
Число хет в gPL ₁	3-4	4-6

К числу важных диагностических особенностей личинок рода следует отнести характерную форму назале (Рис. 6, 24, 25, 45), мандибулы с выпрямленной дистальной частью (Рис. 5, 23, 44) и довольно длинные конечности. Ряд характерных черт хетомы дополняют основной набор дифференцирующих признаков. Это многочисленные конические сенсиллы на вершине челюстных и губных щупиков (возможно, выполняющие важную функцию гигрорецепторов в связи с образом жизни личинок), длинные тонкие CO₁₀ и CO₁₁, щетинковидная TR₆, удлинённые TA₃-TA₆ (Рис. 13, 35, 60) и необычно длинная хета EP₁ (Рис. 20), почти не уступающая EP₂. Этот признак явно заметен только у личинок первого возраста: у личинок старших возрастов в связи с гиперхетозом (Рис. 40, 62) различить EP₁ и EP₂ не удастся.

Harpalodema lutescens Reitter, 1888

Материал: 1L₃ — Калмыкия, Черноземельский р-н, 25 км СВ г. Елисты, 18.09.1986, leg. О.Макарова; 1L₃ и её экзувий L₃ (окуклилась 22.05.1999) — Астраханская обл., Красноярский р-н, окр. ст. Досанг, закрепленные пески, 14.05.1999, leg. К.Макаров, А.Бринев; (МПУ, № 28.2-1.1 - 28.2-1.3, 2 препарата)

ОПИСАНИЕ. Крупные личинки с широкой головной капсулой и относительно узким брюшком. Назале сильно выдается вперед, его медиальная часть с 4–5 рядами мелких зубчиков (Рис. 45). Комплексы сенсилл на третьем и четвертом членике антенны упрощены (Рис. 48, 49). Второй членик губного щупика немного длиннее половины первого членика (Рис. 53). Хеты MX₁₁ и MX₁₂ крупные, примерно равной величины (Рис. 50). Передне-

спинка сильно сужена к основанию, gPR8 включает 12–16 хет (Рис. 55). Средне- и заднеспинка широкие (отношение ширины склеротизованной части к длине около 3.2); трохантин средних и задних ног с 5–6 хетами. Нога с относительно короткой лапкой (ее длина не превышает длины голени) и удлинённым тазиком (Рис. 59). Хета TI₁ достигает $\frac{2}{3}$ от длины голени. Тергиты брюшка в заднем ряду несут 4–7 дополнительных мезохет, эпиплевриты обычно более чем с 12 хетами (Рис. 61, 62). Мезостернит относительно узкий, поперечный. Урогомфы утолщены в основании и средней части, слегка изогнуты во внутрь (Рис. 63) и покрыты многочисленными (более 40) хетами.

Harpalodema fausti Reitter 1888

Материал: 1L₁, 12L₂, 2L₃, 1 экзувий L₃ (окуклилась 18.05.1999) — Астраханская обл., Красноярский р-н, окр. ст. Досанг, закрепленные пески, 15.05.1999, leg. К.Макаров, А.Бринев (МПУ, № 28.2-2.1 - 28.2-2.6, 4 препарата; 1L₂ в КАП).

ОПИСАНИЕ. Личинки с умеренно расширенной головой и передней частью тела (Рис. 1). Назале слабо выдается вперед, несет 2–3 (редко четыре) ряда вентральных зубчиков (Рис. 24). Третий и четвертый членики антенн с полным набором сенсилл (Рис. 28, 29). Длина апикального членика губных щупиков составляет менее $\frac{1}{2}$ длины базального членика (Рис. 30). Хеты MX₁₁ и MX₁₂ обычно разного размера и относительно не крупные (Рис. 32). Тергиты груди менее поперечные (Рис. 36, 38), чем у *H. lutescens* и с менее развитым дополнительным хетомом. Трохантин средних и задних ног лишь с тремя хетами. Нога с относительно широким тазиком, длина лапки примерно равна длине голени (Рис. 35). Вершина хеты TI₁ почти достигает вершины голени. Тергиты брюшка с немногими (две-три) мезохетами в заднем ряду (Рис. 41), эпиплевриты обычно менее чем с 10 щетинками. Урогомфы слабо утолщены, почти прямые, покрыты приблизительно 25-30 хетами (Рис. 42).

МЕЖВИДОВЫЕ ОТЛИЧИЯ. Отсутствие в нашем материале личинок первого и второго возраста *H. lutescens* не позволило провести полного сравнения видов. Для личинок третьего возраста различия в размерах (Табл. 1) и хетотаксии вполне очевидны. Особенно важным представляются различия в строении назале (Рис. 24, 45), пропорциях члеников губного щупика (Рис. 30, 52) и наборе сенсилл в апикальном комплексе третьего и четвертого членика антенн (Рис. 28, 29, 48, 49).

Обсуждение

В целом, морфологические особенности личинок *Harpalodema* отражают, в первую очередь, адаптации к обитанию в толще песка. Это — сильный гетерополихетоз, укороченные дистальные отделы ног, широкая головная капсула и расширенная переднегрудь (Рис. 1). В отношении хетотаксии особенно показательны опущение эпиплевритов IX сегмента брюшка, подпорки и тазиков (Рис. 35, 59, 64, 65): у последних хеты на заднебоковом крае длиннее и гуще, чем на переднем. У личинок жуужелиц, прокладывающих ходы в плотном грунте, обычно передняя поверхность тазика несет большое количество шиповидных щетинок, подпорка преимущественно с вентральными группами хетам,

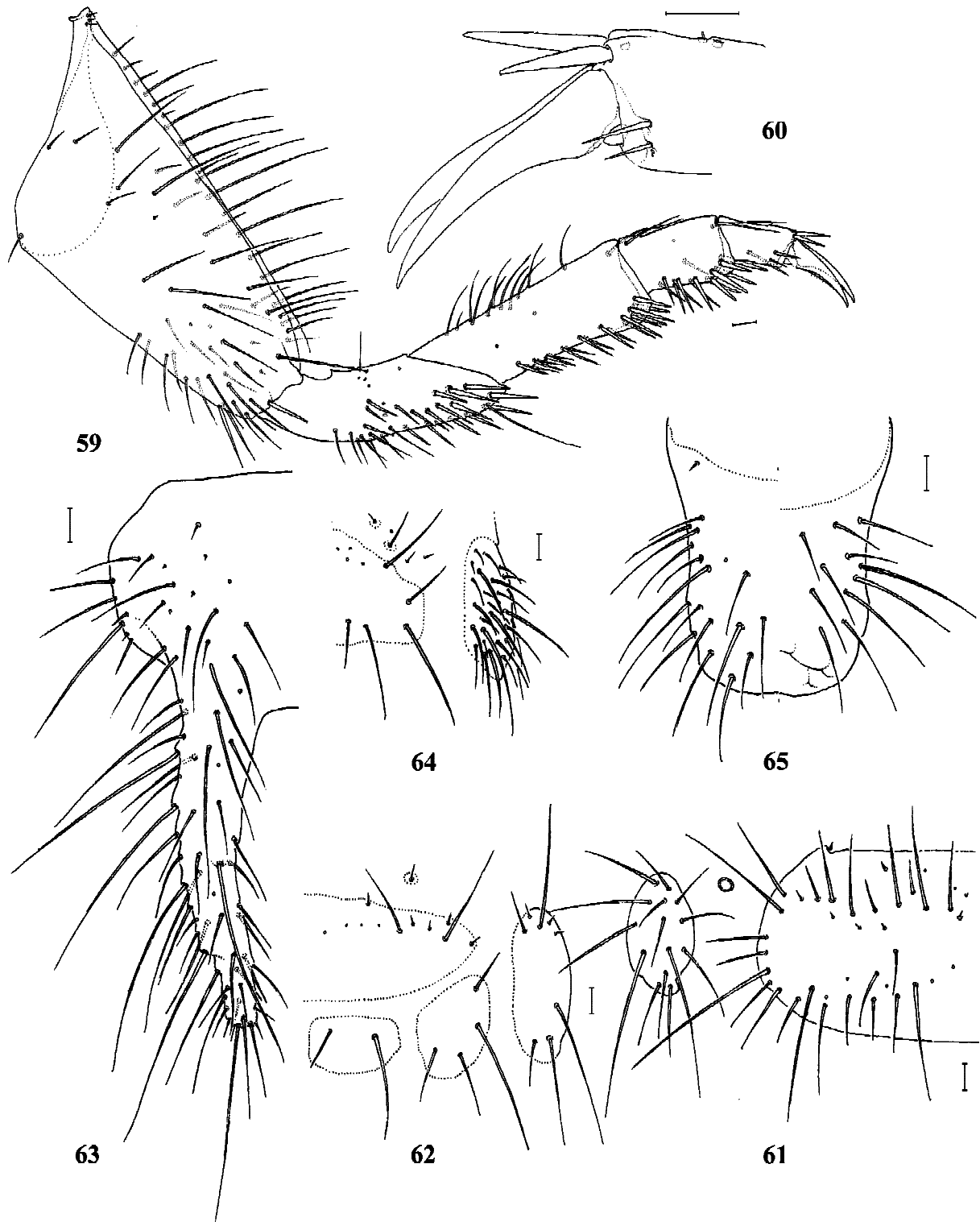


Рис. 59-65. *Harpalodema lutescens* Reitter, личинка третьего возраста: 59 – левая средняя нога (спереди); 60 – вершина лапки (спереди), 61 – левая половина тергита IV сегмента брюшка (сверху); 62 – левые вентриты и плевриты IV сегмента брюшка (снизу); 63 – левая половина IX сегмента брюшка и урогомфа (сверху); 64 – левые вентриты и плевриты IX сегмента брюшка (снизу); 65 – X сегмент брюшка (слева – сверху, справа – снизу). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 59-65. *Harpalodema lutescens* Reitter, larva of III stage: 59 – middle left leg (anterolateral view); 60 – apex of tarsus (anterolateral view), 61 – left half of abdominal tergite IV (dorsal view); 62 – left half of IV abdominal segment (ventral view); 63 – left half of IX abdominal segment and urogomph (dorsal view); 64 – left half of IX abdominal segment (ventral view); 65 – X abdominal segment (left – dorsal, right – ventral view). Scale bars 0.1 mm.

а хетом эпиплевритов на IX сегменте мало отличаются от прочих.

Подобные адаптивные черты в разном сочетании встречаются и у других жуужелиц, например *Scaritini* (*Scallophorites* Motschulsky), *Harpalini*, *Masoreini* (*Corsyra* Dejean) и пр. Особенно велико адаптивное сходство описанных личинок со специализированными представителями трибы *Harpalini* (*Osimus* Motschulsky, *Geopinus* LeConte, *Haploharpalus* Schaubberger и т.п.). В то же время, такие важные структурные признаки как строение максилл и коготков однозначно свидетельствует о принадлежности *Harpalodema* к трибе *Zabrinini*.

Высокая степень морфологической специализации пока не позволяет оценить уровень родства *Harpalodema* с другими таксонами *Zabrinini*. Следует отметить, что более или менее сходные специализированные структуры личинок известны в разных под родах *Amara* (например, *Bradytus*, *Parapercosia* Tschitschérine). Наиболее значимыми аутопоморфиями *Harpalodema* представляются строение головной капсулы и редукция коготковых хет UN_1 и UN_2 – эти признаки не имеют аналогов в трибе. Пожалуй, единственным плезиоморфным признаком *Harpalodema* следует считать наличие у личинок первого возраста множественных яйцевых зубцов.

Оценивая взаимоотношения *Harpalodema* с родом *Amara*, необходимо заметить, что под родовая система последнего разработана ещё не полностью. В последние годы, благодаря работам Ф. Гике [Hieke, 1993–2001], многие сложные вопросы систематики *Amara* были успешно разрешены, в частности проведено разделение обширного под рода *Celia* на под роды и видовые группировки.

Согласно нашим данным по морфологии личинок и с учетом ранее опубликованных сведений разные под роды демонстрируют очень разную степень морфологической обособленности. При этом многие признаки личинок, на которых основана дискриминация под родовых групп *Amara*, явно отражают морфологические адаптации, преимущественно к особенностям движения в разных субстратах. Таковы форма головной капсулы, состояние эпикраниального шва, строение назале, модификации хетомы дистальных отделов ног, урогомф, плевритов. Например, четырехзубчатое назале встречается у *A. (Paracelia) quenseli* Schoenherr и *A. (Percosia) equestris* Duftschmid; удлиненные дорсоапикальные хеты голени – у *A. (Parapercosia) taurica* Motschulsky и видов под рода *Bradytus*; увеличенное число хет на эпиплеврах и плевритах тела – у *A. (Acrodon) brunnea* Gyllenhal и ряда *Curtonotus*, редукция эпикраниального шва – у под родов *Bradytus* и *Celia*. При этом различия между видовыми группами нередко оказываются более четкими, чем между под родами. Например, среди *Curtonotus* группа видов, близких к *C. aulicus* (Panzer) сильно отличается от прочих частичной редукцией хет PA_8 , TE_1 , TE_6 , положением сенсиллы FR_8 и пр. Таким образом,

складывается впечатление, что некоторые под роды *Amara* объединяют неродственные, конвергентно сходные виды. В сочетании с адаптивным характером диагностических признаков это обстоятельство крайне осложняет трактовку филогенетических связей в пределах рода.

Проведенное детальное изучение личинок *Zabrinini* выявило несколько вариантов хетотаксии параклипеуса. По этому признаку в пределах *Amara* s.l. удастся выделить две группы таксонов. Первая обладает обычным для жуужелиц положением сенсиллы FR_8 между хетами FR_8 и FR_9 и включает под рода *Amara* (s. str.), *Zezea* и виды группы *aulicus* из состава *Curtonotus*. Возможно, к этой группе принадлежит и *Acrodon*. Вторая группа характеризуется медиальным положением FR_8 , лежащей конутри от FR_9 . Она объединяет под рода *Celia*, *Xenocelia* Hieke, *Paracelia*, *Bradytus*, *Percosia*, *Parapercosia* и все остальные виды *Curtonotus*. По этому признаку *Harpalodema* близка именно ко второму комплексу.

Предварительное сопоставление наших данных по морфологии личинок с современным взглядом на систему рода *Amara* позволяет сделать несколько заключений:

- *Harpalodema* целесообразно придавать статус самостоятельного рода, а не под рода в составе *Amara*;
 - *Curtonotus* является сборной группой, особого статуса заслуживает группа видов, близких к *C. aulicus*;
 - по признакам личинок *Acrodon* является хорошо обособленным под родом *Amara*;
 - в пределах *Amara* можно предварительно выделить две группы под родовых таксонов, различающихся особенностями хетотаксии параклипеуса.
- Для определения родов и под родов личинок трибы *Zabrinini* может служить следующая таблица.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ И ПОД РОДОВ ТРИБЫ ZABRINI ПО ЛИЧИНОЧНЫМ СТАДИЯМ

1. Латеральные части назале образуют парные выступы, иногда несущие следы зубцов (Рис. 66). Хеты FR_8 и FR_9 мелкие, различимы лишь при большом увеличении *Zabrus* Clairville
— Назале с 4–6 крупными дорсальными зубцами (Рис. 67, 68). Хеты FR_8 , FR_9 всегда хорошо развиты 2
2. Голова заметно сужена к затылку, височные борозды глубокие, с сильным базальным кантом (Рис. 5, 23, 44). Хеты UN_1 и UN_2 отсутствуют; FE_6 , T_1 , T_2 и T_7 очень длинные (Рис. 69); UR_9 значительно длиннее половины UR_8 (Рис. 72) *Harpalodema* Reitter
— Голова более или менее округлая, височные борозды слабые или отсутствуют, их базальный край едва выступает. Хеты UN_1 и UN_2 имеются; FE_6 , T_1 , T_2 и T_7 различных размеров, но всегда заметно короче (Рис. 70, 71); UR_9 короче половины UR_8 обычно сравнима с диаметром урогомф у их вершины (Рис. 73–75) 3
3. Большая часть хет толстые, длинные, шиповидные. UR_9 в 1.5–2 раза длиннее диаметра урогомф у вершины (Рис. 73). Назале с шестью зубцами, эпикраниальный шов редуцирован. На лапках хеты TA_3 и TA_6 очень

- длинные, достигают середины коготка, шиповидные (Рис. 70) *Amara (Parapercosia)* Tschitschérine
- Большинство хет обычной формы. UR₉ сравнима с диаметром урогомф у вершины. (Рис. 74–75). Назале с шестью или четырьмя зубцами, эпикраниальный шов различного размера. Хеты TA₃, TA₆ на лапках не достигают середины коготка (Рис. 71) 4
4. Назале с четырьмя зубцами в дорсальном ряду (Рис. 67) 5
- Назале с шестью зубцами в дорсальном ряду (Рис. 68), медиальные зубцы иногда попарно сближены 6
5. Урогомфы очень короткие, едва длиннее диска IX тергита *Amara (Percosia)* Zimmermann
- Урогомфы длиннее, не короче 1.5 длины диска IX тергита. *Amara (Paracelia)* Bedel
6. Хета UR₉ очень короткая, короче 1/3 диаметра вершины урогомф (Рис. 75) 7
- Хета UR₉ длиннее, обычно составляет 0.5-1.3 диаметра урогомф у вершины (Рис. 74) 8
7. Первый членик губных щупиков и лобный склерит в области FR₃ с дополнительными хетами *Curtonotus* Stephens
- Первый членик губных щупиков и лобный склерит в области FR₃ без дополнительных щетинок *Leirides* Putzeys
8. IX стернит с 1-2 парами добавочных хет в медиальной части. Головная капсула расширена в основании, эпикраниальный шов редуцирован. Ретинакулум относительно небольших размеров. Хеты FE₆, TI₁, TI₂ и TI₇ длинные, тонкие (Рис. 71) *Amara (Bradytus)* Stephens
- IX стернит без добавочных хет в медиальной части. Головная капсула с наибольшей шириной в средней

- части, эпикраниальный шов развит или редуцирован (у *Celia*). Ретинакулум нормальных размеров. Хеты FE₆, TI₁, TI₂ и TI₇ иной формы 9
9. Личинки старших возрастов с многочисленными добавочными хетами, базальная часть лба с параллельными рядами мезохет *Amara (Acrodon)* Zimmermann
- Личинки старших возрастов с умеренным гетерополихетозом, базальная часть лба всегда без дополнительных хет 10
10. Эпикраниальный шов очень короткий или редуцирован, сенсилла FR₈ расположена медиальнее хеты FR₉. Личинки, как правило, слабо пигментированы *Amara (Celia)* Zimmermann + *Xenocelia* Hieke
- Эпикраниальный шов не короче диаметра четвертого членика антенн, сенсилла FR₈ расположена между хетами FR₈ и FR₉. Личинки, как правило, заметно пигментированы. 11
11. Дорсальный киль мандибулы утолщен, вершина мандибулы обрубленная или с выемкой (Рис. 76) ... *Amara (Zezea)* Csiki
- Дистальная часть мандибулы обычного строения *Amara (Amara)* Bonelli

БЛАГОДАРНОСТИ. Авторы признательны А. В. Пучкову (Киев), О. Л. Макаровой и О. А. Хрулевой (Москва) за предоставленные для обработки личинки. Эта работа была завершена во многом благодаря обширному материалу до личинкам Zabrinii, собранному на кафедре зоологии МПГУ усилиями проф. И. Х. Шаровой и ее учеников. Всем им авторы приносят искреннюю благодарность.

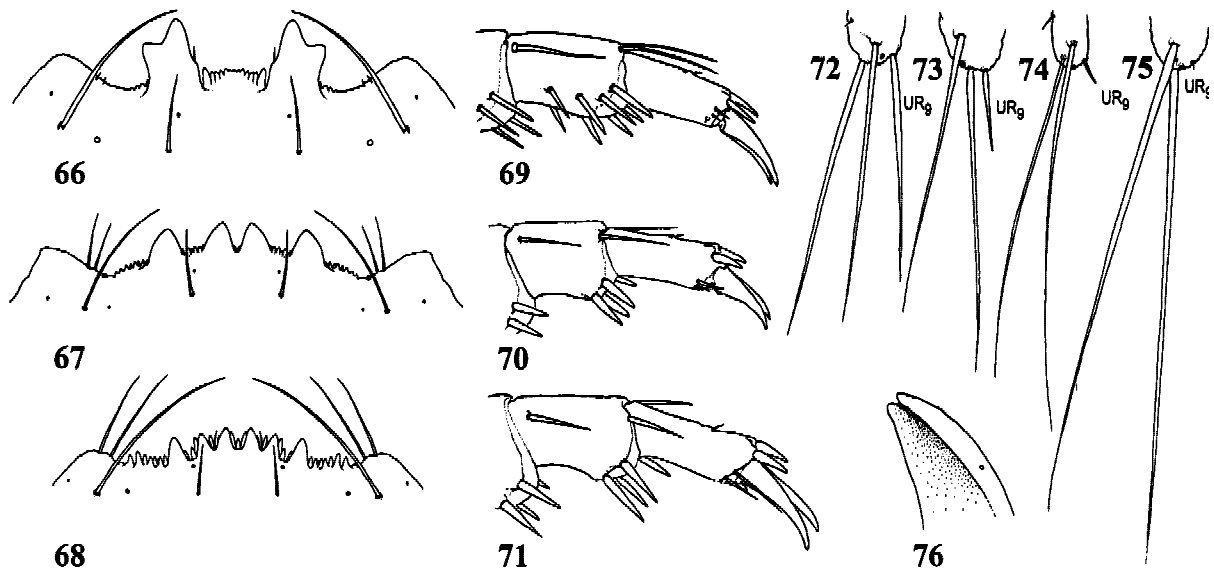


Рис. 65-76. Диагностические признаки личинок трибы Zabrinii, 66 - *Zabrus tenebrioides* Goeze; 67 - *Amara (Percosia) equestris* (Duftschmid); 68 - *Amara (Acrodon) brunnea* (Gyllenhal); 69, 72 - *Harpalodema fausti* Reitter; 70, 73 - *Amara (Parapercosia) taurica* (Motschulsky); 71 - *Amara (Bradytus) majuscula* (Chaudoir); 74 - *Amara (s.str.) ovata* (Fabricius); 75 - *Curtonotus aulicus* (Panzer); 76 - *Amara (Zezea) plebeja* (Gyllenhal); 66-68 - назале (сверху); 69-71 - голень и лапка (спереди); 72-75 - вершина урогомф (сверху), 76 - вершина мандибулы (спереди).

Figs. 66-76. Diagnostic characters of larvae of tribe Zabrinii, 66 - *Zabrus tenebrioides* Goeze; 67 - *Amara (Percosia) equestris* (Duftschmid); 68 - *Amara (Acrodon) brunnea* (Gyllenhal); 69, 72 - *Harpalodema fausti* Reitter; 70, 73 - *Amara (Parapercosia) taurica* (Motschulsky); 71 - *Amara (Bradytus) majuscula* (Chaudoir); 74 - *Amara (s.str.) ovata* (Fabricius); 75 - *Curtonotus aulicus* (Panzer); 76 - *Amara (Zezea) plebeja* (Gyllenhal); 66-68 - nasale (dorsal view); 69-71 - tibia and tarsus (anterior view); 72-75 - apical part of urogomph (dorsal view), 76 - apex of mandible (anterior view).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 99-15-96169, 00-04-49300) и государственной программы "Университеты России".

Литература

- Знойко Д. В. 1929. Опыт краткого определителя личинок родов жуужелиц, встречающихся в СССР, и описания личинок *Zabrus tenebrioides* Gz., *Harpalus pubescens* // Защита растений от вредителей и болезней. Т.6. No.3/4. С.335-360.
- Знойко Д. В. 1935. Личинки большой хлебной (*Zabrus blapoides* Creutz.) и просяной (*Harpalus calceatus* Duft.) жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Энтомологическое обозрение. Т.25 No.3/4. С.232-238.
- Макаров К. В., Гургенидзе Л. Н. & Рекк Н. Г. 1991. Описание личинки эндемичного кавказского вида *Zabrus (Pelor) trinii* F.-W. (Coleoptera, Carabidae) и диагноз подрода *Pelor* по личиночным признакам // Известия Академии наук ГрузССР. Серия биологическая. Т.17 No.2. С.103-109.
- Шарова И. Х. 1958. Личинки жуков-жуужелиц, полезных и вредных в сельском хозяйстве // Ученые записки Московского государственного педагогического института им. В.И.Ленина. Т.12. No.7. С.4-164.
- Шарова И. Х. 1964. Семейство Carabidae - жуужелицы // Определитель обитающих в почве личинок насекомых. Наука. С. 112-185.
- Арабаджиев Д., Балевики А., Дренски П., Захариева Б. & Радев Р. 1953. Вредните житни бегачи от рода *Zabrus* в България и борбата с тях // Труды на Института по зоология. Кн.2. С.1-109.
- Arndt E. 1991 a. Familie Carabidae. S.45-141 // In: B. Klausnitzer (Ed.) Die Larven der Käfer Mitteleuropas 1. Band Adephega. Krefeld: Goecke & Evers. 273 S.
- Bilý S. 1971. The larva of *Amara (Celia) erratica* (Duft.) and notes to the bionomy of this species // Acta Entomologica Bohemoslovaca. Vol.68. No.2. P.89-94.
- Bilý S. 1972. The larva of *Amara (Amara) eurynota* (Panzer) (Coleoptera, Carabidae) and notes on the bionomy of this species // Acta Entomologica Bohemoslovaca. Vol.69. No.5. P.324-329.
- Bilý S. 1975. Larvae of the genus *Amara* (subgenus *Celia* Zimm.) from Central Europe (Coleoptera, Carabidae) // ACADÉMIA. Nakladatelství Československé akademie věd. 1-76 p.
- Boldori L. 1935. Larva di *Amara*. Nota preliminare // Bollettino della Società Entomologica Italiana. Genova. Vol.67. P.150-151.
- Bousquet Y. & Goulet H. 1984. Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera, Adephega) // Canadian Journal of Zoology. Vol.62. No.4. P.573-588.
- Bousquet Y. & Tchang J.-P. 1992. Anisodactylinae larvae (Coleoptera: Carabidae: Harpalini): descriptions of genus-group taxa of eastern Canada and phylogenetic remarks // The Canadian Entomologist. Vol.124. No.5. P.751-783.
- Bousquet Y. 1985. Morphologie comparée des larves de Pterostichini (Col.: Carabidae): descriptions et tables des espèces du nord-est de l'Amérique du Nord // Naturaliste Canadien. Liv.112. P.191-251.
- Boving A. G. 1911. Nye Bidrag til Carabernes Udviklingshistorie. II. Larver af Slægterne *Tachypus*, *Trechus*, *Clivina*, *Zabrus*, *Anisodactylus* // Entomologiske Meddelelser. Vol.2 No.4. P.129-180.
- Burakowski B. 1967. Biology, ecology and distribution of *Amara pseudocommunis* Burak. (Coleoptera, Carabidae) // Annales Zoologici PAN. Vol.24. P.485-526.
- Desender K. 1988. The larvae of *Amara aenea* (De Geer, 1774) and *Amara familiaris* (Duftschmid, 1812) (Coleoptera, Carabidae) // Bulletin et annales de la Société Royale Belge d'Entomologie. Vol.124 P.153-164.
- Desender K., Pollet M. & Goossens R. 1986. The larvae of *Amara curta* Dejean 1828 and *Amara tibialis* (Paykull, 1798) (Col., Carabidae) with notes on the life cycle of both species // Biologische Jahrbucher Dodonaea. Vol.54. P.104-115.
- Emden F.I. van 1942. A key to the genera of larval Carabidae // The Transaction of the Royal Entomological Society of London. Vol.92. P.1-99.
- Epperlein K. & Wetzel Th. 1985. Möglichkeiten zur Alterbestimmung von Larven des Getreidelaufkäfers (*Zabrus tenebrioides* Goeze) // Beiträge zur Entomologie. Bd.35. S.415-418.
- Forsskähl B. 1966. The larva of *Amara alpina* Fbr. (Col. Carabidae) // Notulae Entomologicae. Vol.46. P.29-31.
- Habu A., Sadanaga K. 1963. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (II) // Bulletin of the National Institute of Agricultural Sciences. Series C: Plant pathology and entomology. Vol.16. P.151-179.
- Habu A., Sadanaga K. 1965. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (III) // Bulletin of the National Institute of Agricultural Sciences. Series C: Plant pathology and entomology. Vol.19. P.81-216.
- Hieke F. 1993. Die Untergattung *Harpalodema* Reitter, 1888, von *Amara* Bon. Sowie über *Amara*-Arten anderer Subgenera (Coleoptera, Carabidae) // Deutsche Entomologische Zeitschrift. N.F. Bd.40. No.1. S.1-160.
- Hieke F. 1996. Revision der *Amara*-Untergattung *Amathitis* Zimmerman, 1832 (Coleoptera, Carabidae) // Coleoptera (Schwanfelder Coleopterologische Mitteilungen). Bd.54. S.1-98.
- Hieke F. 1999. The *Amara* of the subgenus *Reductocelia* Lafer, 1989 (Coleoptera Carabidae Zabrinii) // Advanced in Carabidology: Papers dedicated to the memory of professor Oleg L.Kryzhanovskij. MUIISO Publisher. P.333-362.
- Hieke F. 2000. Revision einiger Gruppen und neue Arten der Gattung *Amara* Bonelli, 1810 (Coleoptera: Carabidae) // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. Bd.92. S.41-143.
- Hírka K. 1978. Bestimmungstabellen für die Gattungen ausgewählter Käferfamilien 5.2. Cicindelidae - Carabidae // Klausnitzer B. (Ed.) Ordnung Coleoptera. (Larven). The Hague: Dr. W. Junk. S. 51-69.
- Hírka K. & Duchác V. 1980a. Larvae and the breeding type of the Central European species of the subgenera *Bradytes* and *Pseudobradytes* (Coleoptera, Carabidae, *Amara*) // Acta Entomologica Bohemoslovaca. Vol.44 P.166-182.
- Hírka K. & Duchác V. 1980b. Larval descriptions and the breeding type of the central European species of *Amara (Curtonotus)* (Coleoptera: Carabidae) // Acta Entomologica Bohemoslovaca. Vol.77. P.258-270.
- Kemner N. A. 1912. Beiträge zur Kenntnis einiger schwedischen Koleopteren Larven. I // Arkiv för Zoologi. Bd.7. S.1-31.
- Kryzhanovskij O. L., Belousov I. A., Kabak I. I., Kataev B. M., Makarov K. V. & Shilenkov V. G. 1995. A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae) // Series faunistica. Vol. 3 Pensoft. P.1-271.
- Larsson S. G. 1941. Larver // Danmarks Fauna. Biller XI, sandspringere og løbebiller. Vol.47. P.243-360.
- Larsson S. G. 1968. Løbebillernes larver // Danmarks Fauna. Biller XXIV, sandspringere og løbebiller. Vol.76. P.282-243.
- Luff M. L. 1993. The Carabidae (Coleoptera) larvae of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomologica Scandinavica. Vol.27. P.1-186.
- Makarov K. V. 1994. A key to the genera of the ground-beetle larvae (Coleoptera, Carabidae) of the Palearctic region // Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali. Vol.12. No.1. P.1-33.
- Makarov K. V. 1996. Patterns of chaetome modifications in ground-beetle larvae (Coleoptera: Carabidae) // Acta Societa Zoologica Bohemoslovaca. Vol.60 P.391-418.
- Raynaud P. 1976. Stades larvaires. Famille Pterostichidae (Coleopteres, Carabidae) // Nouvelle Revue d'Entomologie. Liv.6. No.1. P.19-24.
- Schiodte J. C. 1867. De metamorphosi Eleuteratorum observationes. Bidrag til Insecternes Udviklingshistorie // Naturhistorisk Tidsskrift. Vol.3. No.4. P.415-552.
- Thompson R. G. 1979. A systematic study of the larvae in the tribes Pterostichini, Morionini, and Amarini (Coleoptera: Carabidae) // Bulletin of Agricultural Station, University of Arkansas. Vol.837. P.1-105.
- Vomero V. 1969. Descrizione della larva dello *Zabrus Orsinii* (Col. Car.) // Fragmenta entomologica. Vol.6. No.2. P.183-199.
- Zetto Brandmayr T. & Marano I., Pizzolotto R. 1994. Larval morphology and bionomy of *Amara (Leirides) alpestris* Villa (Coleoptera, Carabidae) // Gortania - Atti Museo Friulano di Storia Naturale. Undine. Vol.16. P.187-202.