

УДК 595.762 : 591.342.5

© К. В. Макаров и А. Г. Коваль

К БИОЛОГИИ ПЕЩЕРНОЙ ЖУЖЕЛИЦЫ
 JEANNELIUS BIRSTEINI LJOVUSCHKIN, 1963
 (COLEOPTERA, CARABIDAE, TRECHINI)

[К. В. МАКАРОВ и А. Г. КОВАЛЬ. ON THE BIOLOGY OF THE TROGLOBIONT CARABID,
 JEANNELIUS BIRSTEINI LJOVUSCHKIN, 1963 (COLEOPTERA, CARABIDAE, TRECHINI)]

Среди жуужелиц трибы Trechini выделяется обширная подтриба Trechina (около 2000 видов и примерно 100 родов), более половины (1060) видов которой имеют ярко выраженные адаптации к подземному и пещерному образу жизни (Casale et al., 1998). Скрытый образ жизни значительно осложняет изучение этих жуужелиц. Их личиночные стадии изучены значительно слабее, чем у многих групп карабид. Среди обобщающих работ в этой области можно выделить сводки Жаннеля (Jeannel, 1920) и Болдори (Boldori, 1932, 1958). В определителе личинок жуужелиц Европы (Hürka, 1978) приведено 28 родов Trechini, из которых 11 связано с пещерами.

Род *Jeannelius* Курнаков, 1959 эндемичен для Западного Кавказа и включает не менее 4 видов, известных из различных пещер (Kryzhanovskij et al., 1995). В настоящей работе приводятся данные по биологии *Jeannelius birsteini*, описание личинки третьего возраста этого вида и обсуждается его таксономическое положение в трибе Trechini.

Авторы выражают искреннюю признательность за помощь при подготовке настоящего сообщения известным специалистам: по Carabidae — И. А. Белоусову, И. И. Кабаку (Санкт-Петербург, Алма-Ата), М. Павези (Dott. Maurizio Pavesi, Milano, Italia), М. Гроттоло (Dott. Mario Grotto, Brescia, Italia), по геологии и карстоведению — Ю. С. Ляхницкому (Санкт-Петербург), а также В. А. Ковалю — сыну одного из авторов — за помощь при сборе материала в пещерах.

Jeannelius birsteini Ljovuschkin, 1963 был описан по материалу из 3 пещер Западного Кавказа (Левушкин, 1963). Голотип происходит из Воронцовской пещеры, а паратипы — из Ахунской и Белоскальской. Наши исследования показали, что *J. birsteini* распространен во многих пещерах Воронцовского и Ахунского карстовых массивов в зоне низкогорного карста Сочи. Температурные условия в этих пещерах довольно стабильны (см. таблицу), относительная влажность воздуха колеблется в диапазоне 90—100 %. Такие условия типичны для многих пещер Западного Кавказа (Тинтилозов, 1976).

За 13 лет (1988—2000 гг.) в этих пещерах было собрано около 1500 экз. имаго *J. birsteini* и лишь 3 экз. личинок. Имаго отлавливались вручную и ловушками типа ловушек Барбера (Barber, 1931) в частях пещеры с очень сырыми глинистыми отложениями. В таких местах обычно отмечались и небольшие лужицы и ванночки с водой. Здесь же наблюдалась и наибольшая численность ногохвосток (Collembola), которыми эти жуужелицы,

Характеристика пещер, населенных *Jeannelius birsteini* Ljovuschkin

Пещера	Высота входа, м над ур. м.	Температура, °С
Воронцовский карстовый массив		
Воронцовская	520	8.5—10
Лабиринтовая	550	8.5—11
Долгая	720	8.5—10.9
Псахо	270	11.5—15
Ахунский карстовый массив		
Ахунская	300	8—11
Белоскальская	180	10.5—12
Чертова Нора (дальняя часть)	55	13—15.5

по-видимому, питаются. Взрослые жуки довольно быстро бегали по горизонтальным поверхностям и сравнительно медленно перемещались по наклонным и вертикальным натечным образованиям (сталактиты, сталагмиты и пр.) вплоть до вертикальных поверхностей. В пещерах их можно было также наблюдать под обломками известняка, в трещинах и щелях. Кроме того, имаго *J. birsteini* присутствовали в других подземных полостях и микрополостях. Чаще всего это каверны (т. е. пустоты в горных породах изодиаметрической, неправильной или вытянутой формы размером от 1 мм до 50 см — Соколов, 1962; Дублянский, Андрейчук, 1991). Расположены такие пустоты в зонах дробления горных пород и в карстогенном заполнителе — в глинах и брекчиях. Благодаря свойствам горных пород *J. birsteini* способен обитать не только в пещерах. Так, по устному сообщению И. А. Белоусова, имаго этого вида обнаруживались им в том же районе в весенне-летний период под глуболежащими глыбами горной породы (чаще всего известняка). Таким образом, этот вид следует характеризовать как каверникольный (Casale et al., 1998).

Однако морфологические адаптации этой жужелицы практически исключают ее выход на поверхность почвы и соответствуют характеристике троглобионта, согласно классической работе Раковица (Racovitza, 1907). Относительно широкому распространению *J. birsteini* способствует довольно высокая по сравнению с другими троглобионтами экологическая пластичность этого вида. Например, по наблюдениям одного из авторов, другая троглобионтная жужелица — *Pseudaphaenops tauricus* Winkler — обитает в пещерах Крыма при узком диапазоне температур — 8—11°, в то время как *J. birsteini* населяет пещеры в районе Сочи с температурами в пределах 8—15.5°.

Личинки этого вида предпочитают участки с более сухими аэрированными суглинистыми отложениями. Все экземпляры были найдены в таких отложениях на глубине 20—40 см. В Воронцовской пещере личинки были найдены на расстоянии около 900, а в пещере Псахо — 150 м от ближайшего входа. Отсутствие личинок в сборах ловушками позволяет считать, что они не выходят на поверхность пещерных отложений. Питаются они, вероятно, энхитреидами (*Oligochaeta*, *Eпchytraeidae*), нередкими в этих местообитаниях и обнаруженными при раскопках вместе с личинками.

Материал. 3 личинки III возраста:¹ W. Caucasus, Sochi, Vorontsovskaya Cave, 17 VIII 1999, leg. A. G. Koval; там же, 17 VIII 2000, leg. A. G. Koval; W. Caucasus, Sochi, Psakho Cave, 24 VIII 1999, leg. A. G. Koval.

Габитус: личинки сильно удлиненные, с относительно короткими придатками и узкой головной капсулой (рис. 1). Тело цилиндрическое, едва сужающееся к концу. Окраска светлая, склериты слабопигментированные, лишь тергиты груди, ноги, голова и придатки заметно окрашены.

Микроскульптура слабо развита по всему телу. На голове и придатках микроскульптура отсутствует, лишь в основании максиллы и на кардо имеется группа шипиков. Тергиты брюшка и урогомфы с гребешками очень мелких зубчиков.

Головная капсула субквадратная (отношение длины к ширине 1—1.05), с относительно равномерно выпуклым боковым краем, без выраженных борозд и килей (рис. 2). Назале слегка асимметричное (рис. 3,4), сильно выступает вперед, составляет примерно 0.75 ширины переднего края параклипеуса. Латеральные зубцы назале очень крупные, формируют общий виллообразный выступ, медиальные — едва заметны. Наружные углы параклипеуса не выступают, слабо скошены. Антеннальное кольцо слабо обособлено, глазки отсутствуют. Лобные швы умеренно изогнутые, эпикраниальный шов составляет 0.23 длины лобного склерита. Хетотаксия² головы характеризуется умеренным гетерополихетозом: в области FR_4 , $FR_1—FR_2$ и базальнее FR_3 развиты немногочисленные добавочные конические сенсиллы, еще одна сенсилла лежит базальнее FR_1 . Дискальные хеты лба (FR_4 , FR_3) и медиальные хеты назале (FR_{11}) очень короткие, обычно короче диаметра апикального членика губного щупика. FR_2 и FR_7 примерно равной длины, составляют лишь 0.4 длины лобного склерита. FR_7 смещена к передним углам так, что расстояние $FR_7—FR_9$ не превышает расстояния $FR_8—FR_9$. Сенсиллы FR_4 смещены вперед и лежат на уровне оснований хет FR_8 или даже дистальнее, основания хет FR_1 , FR_2 и FR_3 лежат почти на одной линии. Дорсальный хетом париетальных склеритов характеризуется сходными модификациями (рис. 2). В области хет PA_4 , PA_5 , PA_7 и PA_8 развиты дополнительные конические сенсиллы. Длина макрохет PA_7 и PA_9 достигает 0.55 длины фронтального склерита. Необычно положение сенсилл PA_4 , PA_6 , смещенных латеробазально относительно обычной позиции.

Вентральный хетом головы (рис. 5) характеризуется наличием единичных добавочных микрохет в области PA_{14} , PA_{15} , PA_{17} и PA_{12} . Длина хет PA_{11} , PA_{17} и PA_{14} примерно соответствует длине PA_9 . Хета PA_{13} очень короткая, заметно короче PA_1 . Сенсилла PA_1 лежит почти у края затылочного шва.

Антенны 4-члениковые (рис. 2), соотношение длин члеников (средние величины) равно примерно 1 : 0.65 : 1.15 : 0.45. 2-й членик с субапикальной макрохетой, хеты $AN_1—AN_5$ умеренно длинные, едва длиннее 3-го членика антенн. На апикальном членике внутренняя хета (AN_7) лишь едва короче наружных хет. Сенсорный комплекс 3-го членика включает крупный овальный сенсорий, 2 палочковидные и 1 плакоидную сенсиллы (рис. 7). Апикальные сенсиллы (рис. 6) представлены 2 стилоконическими сенсиллами различной формы и 1 слабобулавовидной, которые окружают хету AN_6 .

Мандибулы умеренно изогнутые, без дополнительных зубцов (рис. 2) и микроскульптуры. Их латеробазальная поверхность без дополнительных хет; MN_2 очень короткая, имеет вид конической сенсиллы. Пенициллум почти достигает основания ретинакулума.

Максиллы (рис. 8) умеренно удлиненные, длина стипеса превосходит ширину примерно в 4.3 раза. Стипес равномерно склеротизован, лишь в основании дорсальной поверхности имеется небольшой слабосклеротизованный участок с кутикулярными зубчиками. Вершина стипеса на внутреннем крае слегка уплощена и расширена. Длина щупика составляет примерно 0.72 длины стипеса, его 2-й членик не короче 3-го и 4-го члеников, вместе взятых. Апикальный членик явственно подразделен кольцом сенсилл на 2 псевдосегмента. Соотношение длин члеников (средние величины) — 1 : 3.1 : 1.3 : 1.4. Длина галеи составляет половину длины щупика, ее базальный членик лишь немного длиннее апикального. Лациния отсутствует.

Хетом максиллы близок к типичному. Кардо с хетой MX_1 , длина которой не превышает половины ширины основания стипеса. Внутренний край стипеса с группой из 24 хет, образующих ряд, причем базальные 10—11 хет более длинные и заметно изогнутые, остальные отно-

¹ Оценка возрастной стадии предварительная, поскольку для личинок пещерных Trechini известны случаи сокращения развития.

² Здесь и далее номенклатура сенсилл приведена по Буске и Гуле (Bousquet, Goulet, 1984).

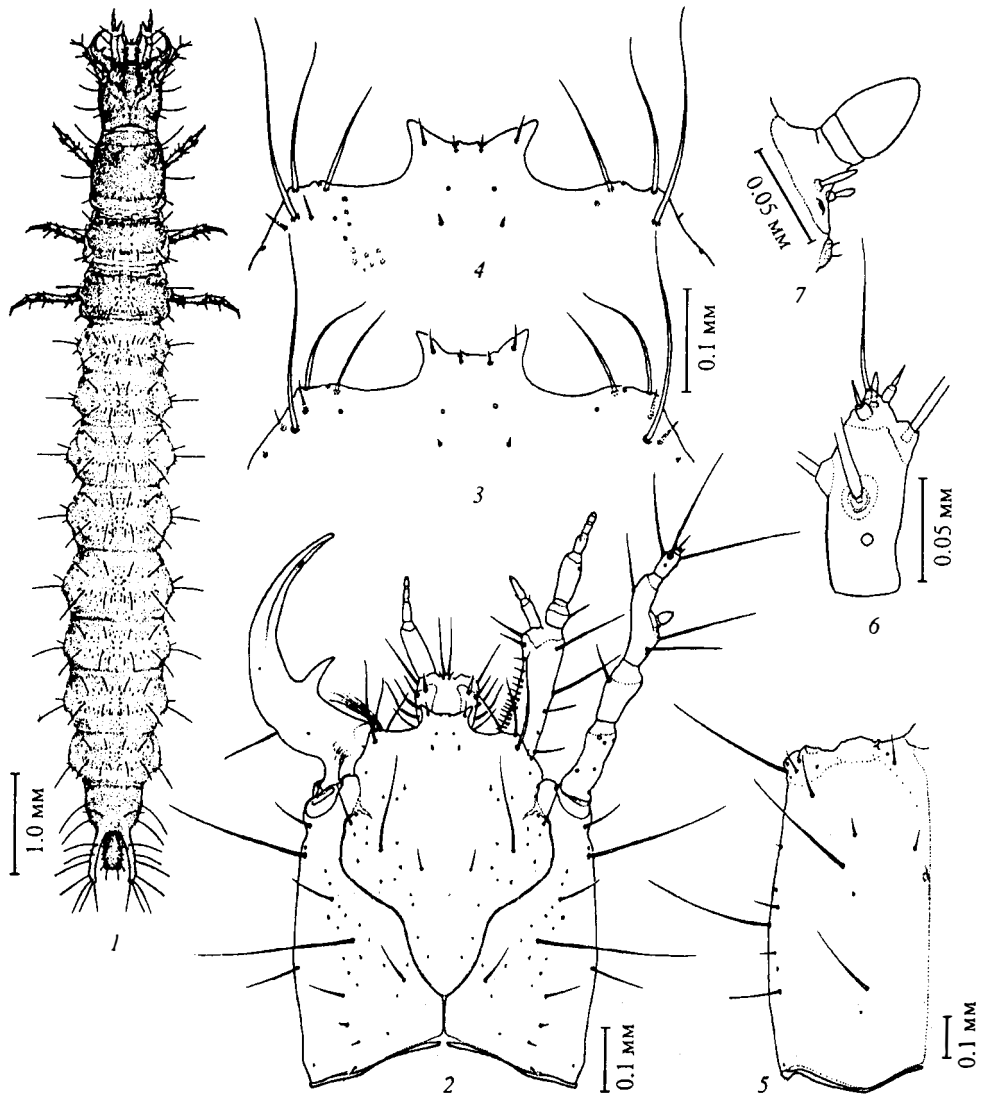


Рис. 1—7. *Jeannelius birsteini* Ljovuschkin, личинка III возраста.

1 — габитус; 2 — голова (левые антенна, максилла и правая мандибула не показаны) сверху; 3, 4 — назаде и передний край лба (особи из Воронцовской пещ.) сверху; 5 — правый парietальный склерит головы снизу; 6 — апикальный членик антенны сверху; 7 — вершина членика антенны сверху.

сительно короткие, слегка утолщенные. Хета MX_5 расположена на дорсальной поверхности стипеса, а MX_6 — на вентральной. Последняя почти в 2 раза длиннее MX_5 . Наружный край стипеса с длинными хетами MX_2 , MX_3 (их длина достигает 0.7 длины стипеса) и 2 дополнительными базальными мезохетами (gMX_2) (рис. 8). Расположение плакоидных сенсилл стипеса типичное. На щупике хеты MX_{11} и MX_{12} очень маленькие, в 3—4 раза короче диаметра последнего членика. Апикальный комплекс сенсилл представлен 3 колоколовидными и 1 конической, субапикальным — 6 пальцевидными, 1 плакоидной, 1 базиконической и 3—4 колоколовидными сенсиллами в борозде, разделяющей псевдосегменты (рис. 10). На галее хета MX_7 расположена почти субапикально, ее длина не превышает диаметр 1-го членика. Хеты MX_8 и MX_9 очень малы. Вершина 2-го членика галеи с 3 колоколовидными и 1 конической апикальными сенсиллами и 1 конической субапикальной (рис. 9).

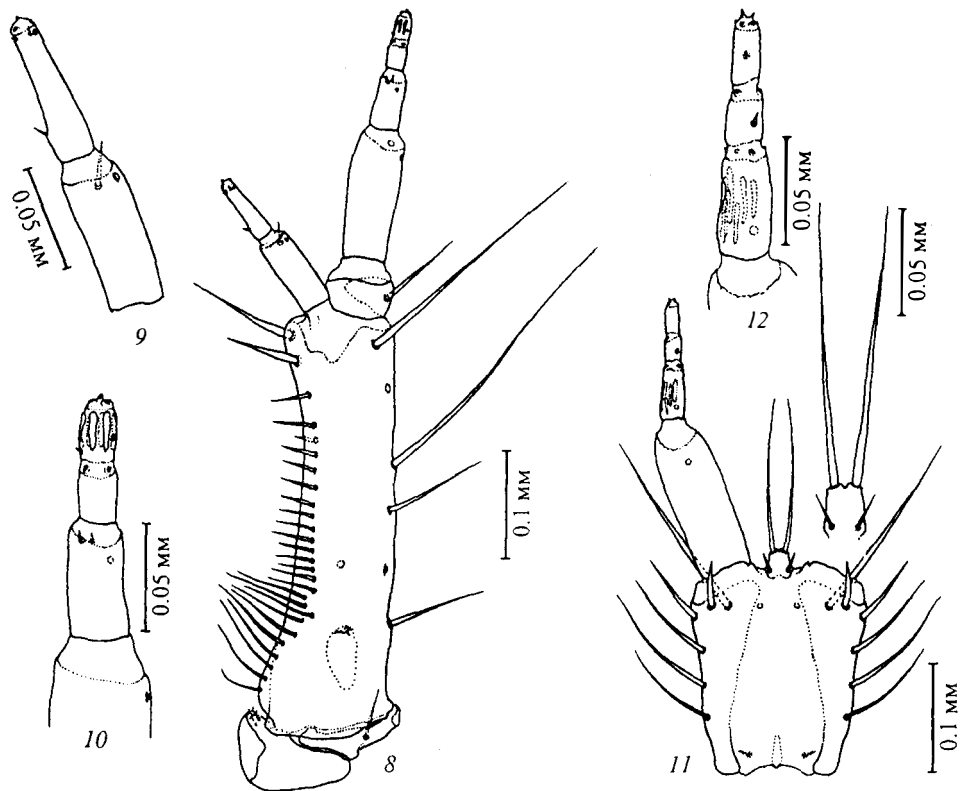


Рис. 8—12. *Jeannelius birsteini* Ljovuschkin, личинка III возраста.

8 — правая максилла сверху, 9 — галея, сверху, 10 — 3-й и 4-й членики челюстного щупика сверху, 11 — нижняя губа (правый щупик не показан) и лигула сверху, 12 — апикальный членик губного щупика сверху.

Нижняя губа (рис. 11) с едва вытянутым ментумом (его длина в 1.2 раза превосходит ширину) и хорошо развитым склеротизованным язычком. Щупик в 1.2—1.3 раза длиннее ментума, его 2-й членик в 0.76 раза короче 1-го, подразделен на 3 псевдосегмента. Длина хет LA_6 примерно равна длине 1-го членика щупика, хеты LA_2 в 1.3 раза длиннее. LA_7 хорошо развиты, расположены в основании язычка. Латеродорсальная поверхность ментума с более толстыми и короткими апикальными хетами LA_4 , LA_5 и группой LA_3 из 3 более тонких и длинных хет. Сенсорный комплекс 2-го членика щупика (рис. 12), помимо плакоидной сенсиллы LA_c , включает 7—8 пальцевидных сенсилл и 2 конические, расположенные примерно посередине длины 2-го и 3-го псевдосегментов, а также апикальный комплекс из 2 конических и 4—5 колоколовидных сенсилл. Борозды, разделяющие псевдосегменты, несут по 3—4 колоколовидные сенсиллы.

Грудные сегменты с относительно сильно склеротизованными тергитами и простернитом. Переднеспинка (рис. 14) слегка поперечная, ее ширина в 1.25 раза больше длины, боковые края слабо и равномерно округлены. Хетом характеризуется отсутствием сенсилл PR_c , PR_6 , PR_7 , PR_8 и малым количеством дополнительных сенсилл. Они представлены преимущественно микрохетами и базиконическими сенсиллами, расположенными в основном маргинально. Лишь между хетами PR_9 и PR_{14} имеется продольный ряд из 2—3 хет. Все латеральные макрохеты примерно равной длины, почти в 3 раза короче длины переднеспинки. Эпиплевры с 2 микрохетами — медиальной и базальной. Плевриты переднегруди с типичным набором сенсилл, причем все хеты имеют малые размеры. Простернит с группой из 3—4 мезохет у переднего края (рис. 13).

Средне- и заднеспинка поперечные, их ширина в 1.4—1.5 раза превосходит длину. Передний киль относительно слабо выражен (рис. 16). Сенсиллы ME_c и ME_e отсутствуют. В отличие от пронотума во вторичном хетоме преобладают мезохеты, расположенные в поперечном ряду

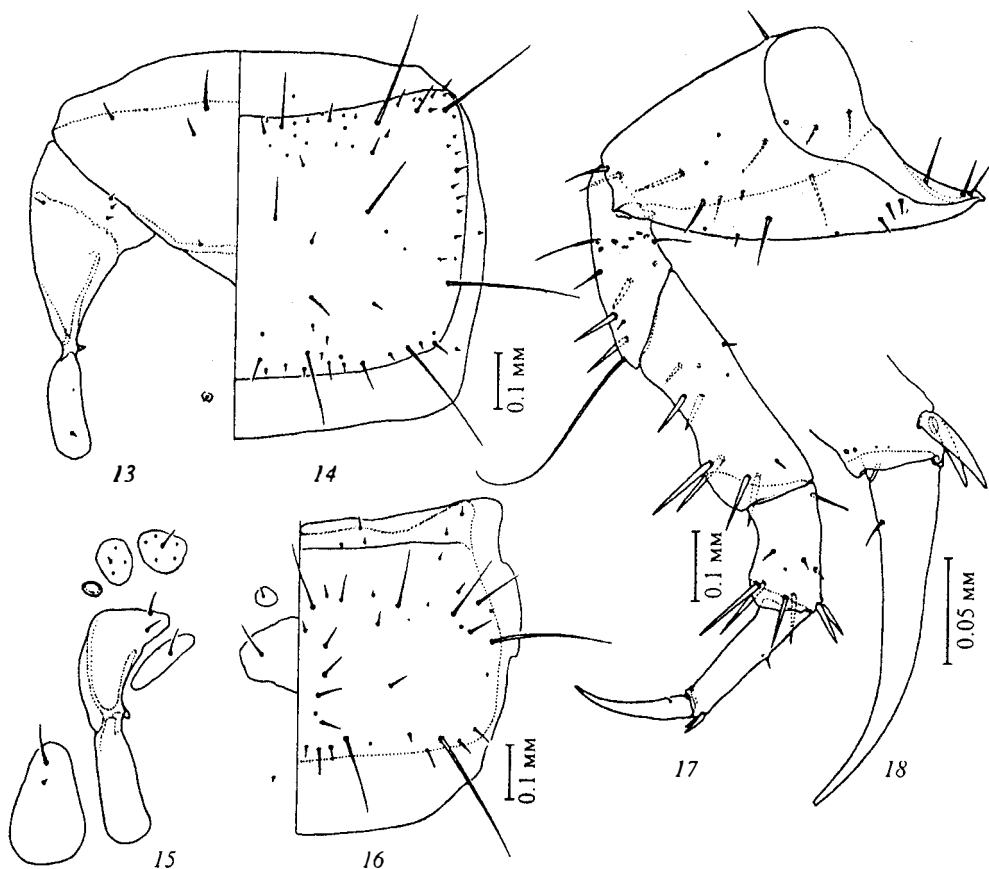


Рис. 13—18. *Jeannelius birsteini* Ljovuschkin, личинка III возраста.

13 — правая половина переднегруди снизу, 14 — правая половина переднеспинки сверху, 15 — правая половина среднегруди снизу, 16 — правая половина среднеспинки сверху, 17 — правая средняя нога сзади, 18 — вершина лапки сзади.

$ME_1—ME_8$, у заднего края склерита и медиального шва. Эпиплевры без хет. Хетом плевритов и вентритов (рис. 15) близок к генерализованному, лишь хета EM_1 отсутствует, MS_1 и ES_1 формируют группы из 1 хеты и 3—5 базиконических сенсилл.

Ноги относительно короткие, хорошо склеротизованы, с 1 крупным коготком (рис. 17), длина которого не менее $3/4$ длины лапки. Лапка значительно (в 1.7—2 раза) тоньше голени и бедра. Соотношение отделов ноги (средние величины) равна 1 : 0.53 : 0.69 : 0.34 : 0.41. Состав элементов хетомы ноги в общем соответствует генерализованному. На тазике развита микрохета CO_{17} . Хеты $CO_1—CO_3$ необычно крупные (их длина достигает диаметра лапки), расположены неравномерно — расстояние $CO_1—CO_2$ в 6—7 раз меньше, чем дистанция $CO_2—CO_3$. Дополнительные сенсиллы имеются лишь на бедре и голени (3 шиповидные хеты, расположенные вентральнее FE , и 3 небольшие щетинки, опоясывающие голень почти посередине длины). Коготок с 1 хетой ($?UN_2$), латероапикальные хеты лапки (TA_3, TA_4 и TA_5, TA_6) сильно редуцированы и представлены коническими сенсиллами, заметными лишь при большом увеличении (рис. 18). Длина вентроапикальных хет голени (TI_4, TI_5) и бедра (FE_3, FE_4) немного превосходит диаметр вершины голени.

Брюшные сегменты с очень слабо уплотненными склеритами. Тергиты без выраженных килей, с многочисленными дополнительными мезохетами (рис. 19). Характерен продольный ряд из 6—8 хет, лежащих параллельно медиальному шву. Самая длинная хета тергитов — TE_9 — лишь в 1.5 раза короче длины склерита. Сенсилла TE_6 отсутствует. Плевриты и вентриты также с многочисленными дополнительными мезохетами (рис. 19).

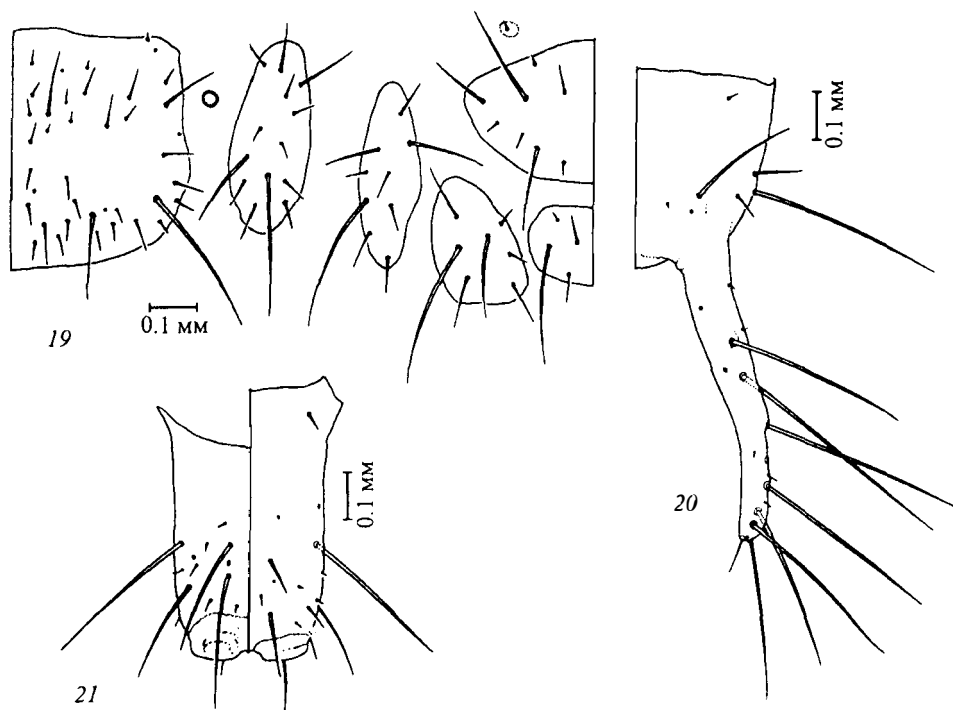


Рис. 19—21. *Jeannelius birsteini* Ljovuschkin, личинка III возраста.

19 — склериты правой половины IV сегмента брюшка; 20 — правая половина IX тергита брюшка сверху; 21 — X сегмент брюшка, слева — снизу, справа — сверху.

IX тергит без кия и выраженных задних углов, плавно переходит в урогомфы (рис. 20). Они лишь немного длиннее X сегмента, едва изогнутые, со слабыми узелками в области хет UR_4 и UR_5 . Хетом урогомф характеризуется наличием дополнительных мезохет в области UR_2 и макрохет вблизи UR_4 и UR_5 . Кроме того, на урогомфах имеется 6—8 едва заметных микрохет, расположенных равномерно по их длине. Длина макрохет составляет 0.55—0.64 длины урогомф.

X сегмент слабосклеротизован, без латеральных швов. Выворачивающиеся придатки снабжены очень мелкими зубчиками (рис. 21). Апикальное уровня хет PY_6 несет до 12 пар нерегулярно расположенных микрохет. Группа PY_7 образована 2 макрохетами, дорсальнее PY_4 имеется также дополнительная мезохета. Длина макрохет достигает 0.65 длины сегмента.

ОБСУЖДЕНИЕ

В общих чертах морфология личинок *Jeannelius* хорошо соответствует диагнозу трибы *Trechini* как по традиционным признакам (Emden, 1942; Шарова, 1958, 1964; Luff, 1985, 1993), так и по хетотаксии (Гребенников, 1999; Arndt et al., 1999). Среди макроморфологических признаков — это отсутствие лацинии, наличие одного коготка, подразделение апикальных члеников щупиков на псевдосегменты. Такие признаки хетома, как отсутствие ряда сенсилл тергитов груди и брюшка ($PR_{c,e,i,j}$, $ME_{c,e}$, TE_b), отсутствие хеты EM_1 на плевритах средне- и заднегруди, наличие дополнительной хеты на 2-м членике антенны и 2 хет в передних углах цибариума, хорошо соответствуют современному диагнозу трибы (Гребенников, 1999). Помимо этого, личинки *Jeannelius* обладают характерным для трибы набором апи-

кальных и субапикальных сенсилл антенн и хетомом абдоминальных склеритов.

В то же время описанные личинки сильно отличаются от большинства известных личинок Trechini отсутствием борозд и килей на головной капсуле, формой назале, относительно узким и равномерно изогнутым ретинакулумом и деталями хетотаксии. Характерно очень слабое развитие вторичного хетома, особенно на голове и пронотуме, где дополнительные элементы немногочисленны и представлены микрохетами и базиконическими сенсиллами. Очень специфично строение хет CO_1-CO_3 (рис. 17), малые размеры FR_3 , FR_1 и FR_5 (рис. 2), LA_5 (она составляет менее 1/4 длины LA_6 — рис. 11), отсутствие $MN\alpha$ и латеральных сенсилл урогомф UR_c и UR_e . Свообразным представляется и положение хет MX_5 и MX_6 , разделенных выступающим ребром внутреннего края стипеса (рис. 8).

Единственной из известных личинок Trechini, обнаруживающих определенное сходство с *Jeannelius*, является личинка *Allegrettia*, кратко охарактеризованная Болдори (Boldori, 1924) и позднее Жаннелем (Jeannel, 1926). Изучение экземпляра личинки *Allegrettia boldorii* Jeann. из коллекции Музея естественной истории в Милане (Museo Civico di Storia Naturale di Milano) показало наличие у этих родов ряда существенных общих признаков. Это в первую очередь весьма сходная хетотаксия головной капсулы (в том числе отсутствие базальных макрохет лба), лигулы и ног, а также сходное строение головной капсулы и мандибул. Возможно, наиболее значимым общим признаком (по сути — синапоморфией) личинок этих родов следует признать отсутствие макрохет в базальной части лба, характерных для личинок большинства Trechini.

Наряду с этим личинки *Allegrettia* обладают более развитым вторичным хетомом (например, дополнительные хеты имеются в области PA_6 , PA_{14} , PA_{16} ; диск IX тергита с медиальной макрохетой, урогомфы с 8—10 дополнительными микрохетами и т. п.). Отметим, что внешне сходная структура формируется у *Jeannelius* строением всего назале и, кроме того, сенсиллы FR_d расположены на назале, а у *Allegrettia* — лишь в его медиальной части, вследствие чего FR_d сохраняют исходное положение на фронтальном склерите.

Существуют две точки зрения на положение рода *Jeannelius* в трибе Trechini. Курнаков (Kurnakov, 1959) уже при описании этого рода поместил его в филетическую серию *Aphaenops*. В эту серию входит более 140 видов из 22 родов Trechini главным образом из Пиренеев, Альп и с Балканского полуострова, кавказский род *Meganophthalmus* Kurn., включающий 3 вида, и крымский *Pseudaphaenops* Winkl. с 2 видами. К числу альпийских афенопсоидных Trechini принадлежит и небольшой (всего 4 вида) род *Allegrettia* Jeann., населяющий пещеры Брешианских и Бергамских Альп на севере Италии (Casale, Laneyrie, 1982; Casale et al., 1998). При описании нового рода В. Н. Курнаков отметил значительное сходство габитуса и хетотаксии *Jeannelius* и *Allegrettia* Jeannel, 1928. В то же время следует отметить, что у обоих этих родов наблюдается агрегированное состояние плечевой группы умбиликальной серии. Но этот признак известен только у нескольких представителей серии *Aphaenops* (включая *Allegrettia*) и его наличие у представителей серии в целом является исключением.

Однако от всех афенопсоидных Trechini имаго *Jeannelius* резко отличаются нерасширенными передними лапками самцов. Это обстоятельство в сочетании с относительно слабой изученностью фауны Кавказа побудили Женнеля (Jeannel, 1960) поместить род *Jeannelius* в филетическую серию *Neotrechus* вместе с *Nannotrechus* Jeann. и *Cimmerites* Jeann.

До последнего времени филетическая серия *Neotrechus* включала более 90 видов из 11 родов, распространенных главным образом на Балканском

полуострове, Кавказе и в Турции (Casale, Laneyrie, 1982; Casale et al., 1998). Лишь недавно она пополнилась 7 родами и несколькими десятками новых видов, описанных с Кавказа и из Крыма (Belousov, 1998, 1999; Belousov, Zamotajlov, 1997). Наибольшее значение в прояснении ситуации с положением рода *Jeannelius* в системе трибы имеет описание 2 новых родов — *Caucasorites* Bel. et Zamot. и *Caucasaphaenops* Bel., и особенно вида *Caucasorites kovali* Bel. (Belousov, 1999). Самец последнего, обладая сходными с *Jeannelius* хетотаксией (агрегированное состояние плечевой группы умбиликальной серии) и строением эдеагуса, имеет 2 расширенных членика на передних лапках. Признаки этого вида позволяют связать *Jeannelius* с другими кавказскими представителями филогенетической серии *Aphaenops* (Belousov, 1999), что подтверждает мнение В. Н. Курнакова.

При значительном сходстве хетотаксии личинок родов *Jeannelius* и *Allegrettia* в целом они явно различаются деталями хетотаксии и строением назале. Внешнее сходство назале (отсутствие дополнительных зубцов, невыступающий гиподон) этих личинок обусловлено модификацией разных участков фронтального склерита. Можно ожидать, что в других родах этой линии будут обнаружены и иные варианты строения переднего края лба. Ряд других общих черт личинок *Jeannelius* и *Allegrettia* (форма мандибул, слабо развитый вторичный хетом), возможно, обусловлен лишь сходством образа жизни. Слабая изученность троглобионтных личинок Trechini пока не позволяет прояснить этот вопрос. Ориентируясь на пределы варьирования морфологических признаков у личинок трибы, можно предполагать, что значимыми для характеристики афенопсоидной линии Trechini окажутся по меньшей мере 3 признака личинок: отсутствие макрохет в базальной части лба, укороченные хеты LA_6 и редукция латеральных сенсилл (UR_c и UR_e) на урогомфах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гребенников В. В. Личинки жуков-жужелиц надтрибы Trechitae (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных стран. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 16 с.
- Дублянский В. Н., Андрейчук В. Н. Терминология спелеологии. Екатеринбург; Кунгур: УрО АН СССР, 1991. 202 с.
- Левушкин С. И. О фауне Trechini пещер Западного Закавказья // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 3. С. 251—255.
- Соколов Д. С. Основные условия развития карста. М.: Госгеотехиздат, 1962. 322 с.
- Тинтилозов З. К. Карстовые пещеры Грузии (морфологический анализ). Тбилиси: Мецниереба, 1976. 275 с.
- Шарова И. Х. Личинки жуков-жужелиц, полезных и вредных в сельском хозяйстве // Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина. 1958. Т. 12, вып. 7. С. 4—164.
- Шарова И. Х. Семейство Carabidae — жужелицы // Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964. С. 112—185.
- 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 (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia; Moscow: Pensoft, 1995. 271 p.
- Arndt E., Grebennikov V. V., Zaballos J. M. P. Description of the larvae of a representative of Anillina with a key to the Palaearctic genera of Bembidiini (Coleoptera: Carabidae) // Koleopt. Rdsch. Wien. 1999. Bd 69. S. 11—17.
- Barber H. S. Traps for cave-inhabiting insects // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1931. Vol. 46. P. 259—265.
- Belousov I. A. Le complexe générique de Nannotrechus Winkler du Caucase et de la Crimée (Coleoptera, Carabidae, Trechini). Sofia; Moscow; St. Petersburg: Pensoft, 1998. 256 p.
- Belousov I. A. A new genus and species of cave dwelling trechine beetles from the West Caucasus (Coleoptera, Carabidae, Trechini) // Advances in carabidology: papers dedicated to the memory of professor Oleg L. Kryzhanovskij. Krasnodar: Muiso, 1999. P. 165—182.
- Belousov I. A., Zamotajlov A. S. A new blind genus of tribe Trechini (Coleoptera, Carabidae) from the West Caucasus // Ent. Basilien. 1997. Vol. 20. P. 87—100.
- Boldori L. Contributio alla conoscenza della fauna cavernicola lombarda. Larva del Duvalius carminatii ssp. humeralis Dod. // Boll. Soc. Ent. Ital. 1924. Vol. 56, N 9/10. P. 145—148.

- Boldori L. Altri appunti sulle larve dei Trechini // Mem. Soc. Ent. Ital. Genova. 1932. Vol. 10, fasc. 2. P. 149—167.
- Boldori L. Larve dei Trechini. X // Mem. Soc. Ent. Ital. Genova. 1958. Vol. 37. P. 149—161.
- Bousquet Y., Goulet H. Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera, Adephaga) // Can. J. Zool. Ottawa. 1984. Vol. 62, N 4. P. 573—588.
- Casale A., Laneyrie B. Trechodinae et Trechinae du Monde. Tableau des sous-familles, tribus, series phylétiques, genres et catalogue général des espèces // Mém. Biospéol. 1982. T. 9. P. 1—226.
- Casale A., Vigna Taglianti A., Juberthie Ch. Coleoptera Carabidae // Encyclopaedia biospeologica. Moulis; Bucarest: Soc. Biospéologie, 1998. T. 2. P. 1047—1081.
- Emden F. I. van. A key to the genera of larval Carabidae // Trans. Roy. Ent. Soc. London. 1942. Vol. 92. P. 1—99.
- Húrka K. Bestimmungstabellen für die Gattungen ausgewählter Käferfamilien: Cicindelidae — Carabidae // Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. Ordnung Coleoptera (Larven). Hague: Dr. W. Junk, 1978. S. 51—69.
- Jeannel R. Les larves des Trechini (Coleoptera, Carabidae). Biospéologica 42 // Arch. Zool. Exp. Gén. 1920. T. 59. P. 509—542.
- Jeannel R. Monographie des Tréchinae. Morphologie comparée et distribution géographique d'un groupe de Coléoptères. I // L'Abeille. Paris. 1926. T. 32, fasc. 3. P. 221—550.
- Jeannel R. Révision des Trechini du Caucase (Coleoptera, Trechidae) // Mém. Mus. nation. Hist. Nat. Sér. A. Paris. 1960. T. 17, fasc. 3. P. 155—216.
- Kurnakov V. N. Les Trechini de la faune souterraine de l'Abkhazie // Revue Fr. Ent. Paris. 1959. T. 26, fasc. 4. P. 231—236.
- Luff M. L. The larvae of the British Carabidae (Coleoptera). VII. Trechini and Pogonini // Entomologist's Gaz. 1985. Vol. 36. P. 301—316.
- Luff M. L. The Carabidae (Coleoptera) larvae of Fennoscandia and Denmark / Fauna Ent. Scandinavica. Leiden; Copenhagen: Scand. Sci. Press, 1993. Vol. 27. 186 p.
- Racovitz E. G. Essai sur les problèmes biospéologiques. Biospéologica I // Arch. Zool. Exp. Gén. Sér. 4. 1907. T. 6, fasc. 7. P. 371—488.

Московский педагогический государственный университет
Москва;
Всероссийский научно-исследовательский институт
защиты растений,
г. Пушкин (Санкт-Петербург).

Поступила 6 VI 2001

SUMMARY

Biology and larval stages of the carabid genus *Jeannelius* are described for the first time. *Jeannelius birsteini* being able to live in the range of 8.0—15.5 °C shows a relatively high for troglobiont forms temperature tolerance. The larvae of *Jeannelius* have many distinctive features (the absence of sulci and carinae on the head capsule, situation of the macrochaetae in posterior part of the frons, short setae LA_5 , the structure and arrangement of the setae $CO_1—CO_3$, FR_4 and FR_5 etc.) being very similar to the larvae of the genus *Allegrettia*. The data on the larval morphology confirm the placement of this species to the aphaenopsoid group of the tribe Trechini.