

## Личиночные стадии жужелицы *Daptus vittatus* Fischer (Coleoptera, Carabidae, Harpalini)

## Larval stages of ground beetles *Daptus vittatus* Fischer (Coleoptera, Carabidae, Harpalini)

К. В. Макаров \*, В. Г. Шиленков \*\*

K. V. Makarov \*, V. G. Shilenkov \*\*

\* 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.

\*\* Иркутский государственный университет, кафедра зоологии беспозвоночных и гидробиологии, ул. Сухэ-Батора, 5, 66403 Иркутск, Россия

\*\* Irkutsk State University, Department of Invertebrate Zoology and Hydrobiology, Suche-Bator str. 5, 664003 Irkutsk, Russia

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: личинки, Coleoptera, Carabidae, *Daptus*

KEY WORDS: larvae, Coleoptera, Carabidae, *Daptus*.

**РЕЗЮМЕ.** Описаны личинки всех возрастов *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, отличающиеся группами шиповидных хет на I-V тергитах брюшка, положением  $MN_b$  и  $MN_c$ , усложненным хетомом тергитов груди. Гетерополихетоз тергитов груди и брюшка, а также заметно укороченные дистальные отделы ног, вероятно, отражают комплекс приспособлений к специфическому местообитанию. Сочетание относительно плезиоморфных и чрезвычайно специализированных признаков позволяет предполагать, что *Daptus* является ранним специализированным производным каких-либо примитивных Harpalini.

**ABSTRACT.** All larval stages of *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim are described. They characterize by the presence of group of spineform setae on abdominal tergites I-V, position of  $MN_b$  and  $MN_c$ , and the complicated chaetome of thoracal tergites. The heteropolychaetose of thoracal and abdominal tergites, and distinctly shortened distal part of legs are obviously adaptive features related to the very specific habitats. The combination of rather pleciomorphic and extremely specialized characters suggest, that *Daptus* is the very specialized derivate of certain primitive Harpalini.

### Введение

Личиночные стадии трибы Harpalini изучены относительно полнее по сравнению с другими группами жужелиц (Nebriini, Agonini, Lebiini и др.). Наиболее полные сведения имеются по личинкам *Ophonus* Dejean [Emden, 1920; Brandmayr, Ferrero & Zetto Brandmayr, 1980; Brandmayr & Zetto Brandmayr, 1981], *Acinopus* Dejean [Шарова, 1967] и

различным родам подтриб Stenolophina [Kemner, 1913; Habu, 1970; Hürka, 1975, 1997; Arndt, 1991; Matalin, 1996a,b; Маталин, 1998], Anisodactylina [Bøving, 1911, Chu, 1945; Dogger & Olson, 1966; Kirk, 1975, 1977; Bousquet & Tchang, 1992, Некулисяну, 1992] и другим [Gardner, 1936; Habu & Sadanaga, 1970; Brandmayr, 1975; Zetto Brandmayr & Brandmayr, 1978; Шарова, Макаров, 1983; Arndt, 1990; Hürka, 1992].

Личинки рода *Daptus* Fischer von Waldheim, занимающего обособленное положение в трибе, ранее не были известны. Идентификация была осуществлена на основе личинок, собранных на берегах оз. Соленое (Новосибирская обл.), где в массе встречались жуки *D. vittatus*. Значительные морфологические отличия этих личинок от известных нам Harpalini послужили основой для установления конспецифичности с имаго. Позднее серии идентичных личинок, так же собранных на берегах засоленных водоёмов, были найдены в материалах кафедры зоологии МПГУ, что позволило подтвердить исходный диагноз.

### Материал и методы

Всего исследовано 6  $L_1$ , 9  $L_2$  и 26  $L_3$  *D. vittatus*. Материал хранится на кафедре зоологии и экологии Московского Педагогического Государственного Университета (МПГУ), на кафедре зоологии Иркутского государственного университета (ИГУ) и в коллекциях Э. Арндта (E. Arndt, Bernburg, Germany: сЕА) и А. В. Пучкова (Институт зоологии НАН, Киев: кАП). Нумерация хет и сенсилл приведена по работе Буске и Гуле [Bousquet & Goulet, 1984] с дополнениями

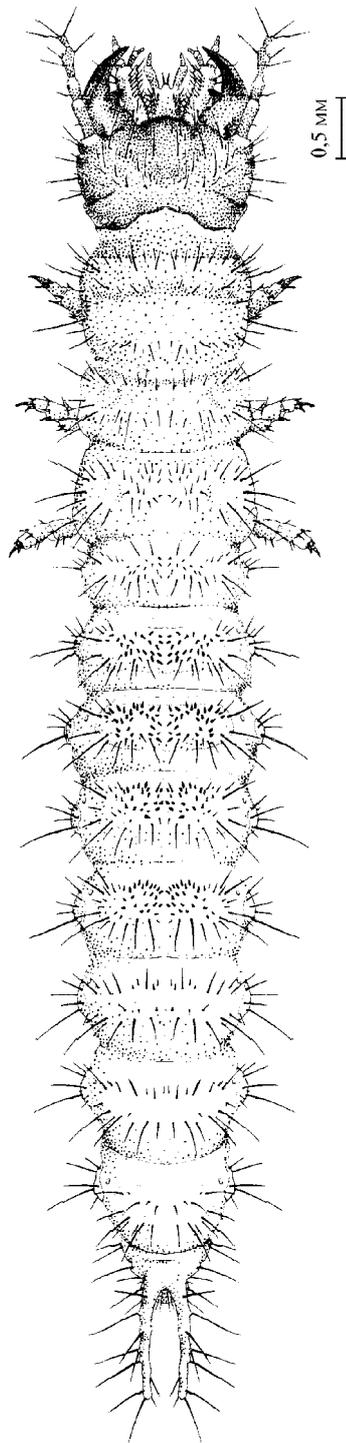


Рис. 1. *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, личинка III возраста, общий вид (сверху).

Рис. 1. *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, III stage larvae, habitus (dorsal view).

[Макаров, 1996]. Для более полной характеристики состояния хетомы в основу описания положены преимущественно признаки личинок старших возрастов.

## Результаты

### *Daptus vittatus* FISCHER VON WALDHEIM, 1824

МАТЕРИАЛ: 4 L<sub>2</sub>, 18 L<sub>3</sub> — Калмыкия: Черноземельский р-н, окр. п. Ленинский, 24–26.06.1981 leg. С. Утянская (МПУ, сЕА, КАП); 1 L<sub>1</sub> 3 L<sub>2</sub>, 1 L<sub>3</sub> — Калмыкия: оз. Лысый Лиман, 27.05.1977 leg. С. Утянская (МПУ); 1 L<sub>3</sub> — Калмыкия: оз. Зунда-Талга, тростники 31.05.1980 leg. С. Утянская (МПУ); 4 L<sub>1</sub>, 2 L<sub>2</sub>, 3 L<sub>3</sub> — Новосибирская обл.: Карасукский р-н, 5 км NW д. Осиновка 17.08.1971, leg. В. Шиленков (МПУ, ИГУ), 1 L<sub>3</sub> — Карасукский р-н, окр. С. Троицкое, оз. Кусчан, солончак 11.06.1988 А. Козлов (МПУ); 3 L<sub>3</sub> — Алтай, лесостепная зона, берег соленого озера, под солеросом 30.07.1967 (МПУ)

ОПИСАНИЕ. Габитус личинок III возраста показан на рис. 1. Для них характерно цилиндрическое тело, в профиль едва изогнутое С-образно. Покровы слабо пигментированы, лишь голова, сигиллы на переднеспинке, коготки и сочленения ног более или менее явно окрашены. Границы склеритов груди и брюшка очень слабые, большей частью незаметные.

Микроскульптура развита относительно слабо. На головной капсуле изодиаметрическая сеточка хорошо заметна лишь в области сигилл сгибателей мандибул, склериты тела и придатки практически лишены скульптуры.

Головная капсула (Рис. 2–3) типичная для представителей Nagralini. Рельеф слабо выражен, хорошо развита лишь эпикраниальная борозда. Назале многорядное, умеренно выступающее, выпуклое, с едва намеченной срединной выемкой. Число и форма зубцов непостоянны (Рис. 23–5), обычно 8–10 зубцов выделяются более крупными размерами и образуют дорсальный ряд. Передние углы параклипеуса тупые, закругленные, не достигают уровня вершины назале. Париегальные склериты по бокам равномерно округлены, эпикраниальный шов длинный — примерно равен второму членику антенн. Хетом полный, характерно сильное развитие гетерохетных групп на месте FR<sub>2</sub> и PA<sub>5</sub>–PA<sub>6,7,12</sub>, PA<sub>14</sub>–PA<sub>15</sub>. При этом gFR<sub>4</sub> состоит преимущественно из толстых шипиков, а gFR<sub>3</sub> обычно представлена 3–5 хетами, одна из которых расположена медиально. Хеты FR<sub>1</sub>, PA<sub>4</sub>, PA<sub>9</sub>, PA<sub>10</sub>, PA<sub>18-19</sub> длиннее, чем обычно у личинок Nagralini. Набор конических и плакоидных сенсилл мало отличается от генерализованного.

Хетотаксия головы личинок I возраста очень близка к генерализованному типу (Рис. 10), лишь хеты FR<sub>4</sub> представлены шипами.

Мандибулы (Рис. 2) умеренно утолщены, основание дистальной части и ретинакул зазубренные, однако у личинок I возраста эти зубцы могут быть неотчетливыми, а у личинок III более или менее сильно сточенными. Хетотаксия мандибул близка к нормальной, имеется лишь одна добавочная базальная хета — MN<sub>α</sub>.

Придатки головы (рис. 4–9) не обнаруживают заметных модификаций. Антенны обычного строения, без дополнительных хет. Сенсорный комплекс третьего членика состоит из крупного колоколовидного сенсория, колоколовидной, палочковидной и конической сенсилл. Вершина апикального членика помимо хет AN<sub>4,7</sub> несет палочковидную и две конические сенсиллы (Рис. 4).

Максиллы типичного для личинок Nagralini строения, с относительно коротким щупиком и модифицированным внутренним краем кардо. Характерная черта строения максиллы — очень маленькие вершинные членики щупика

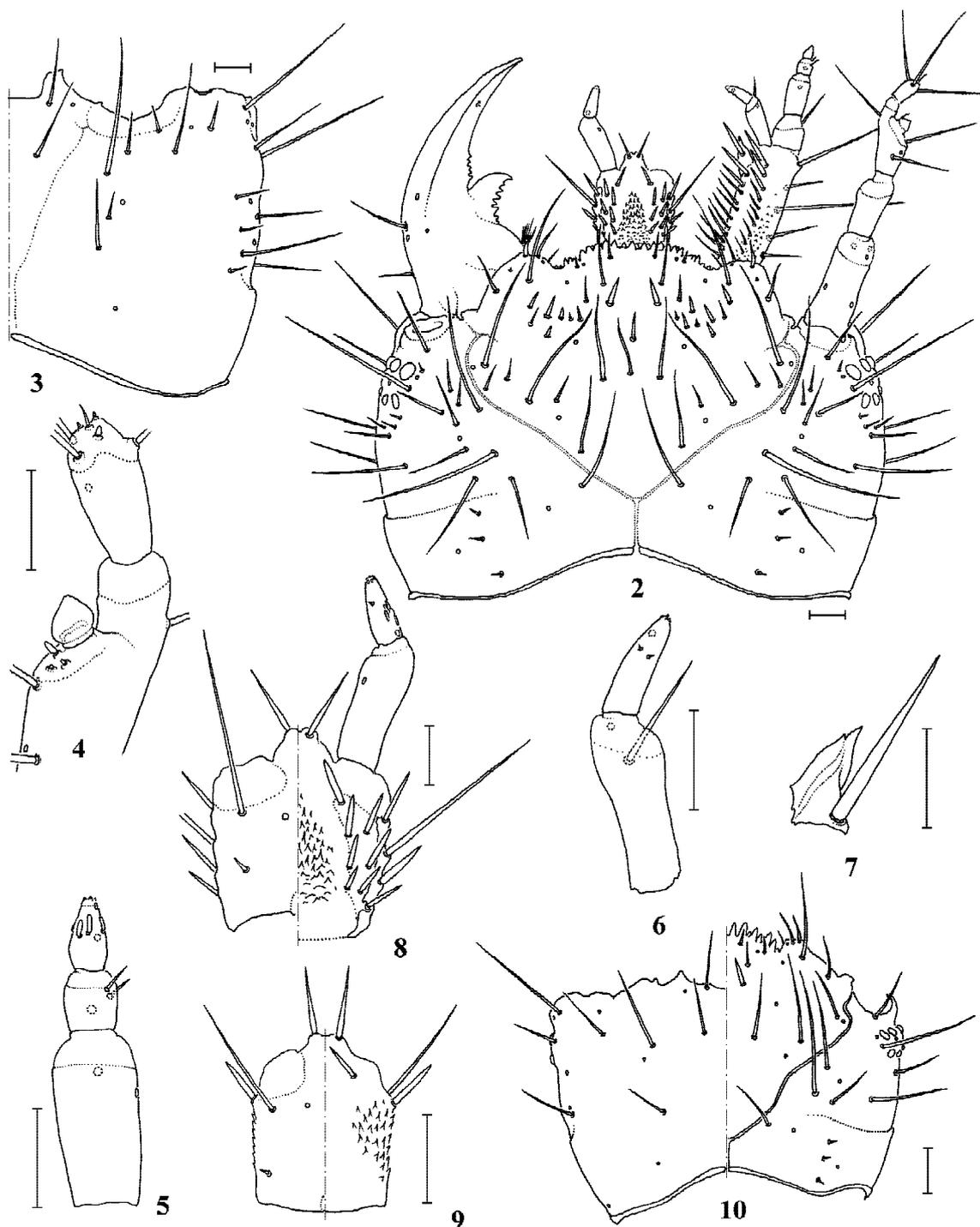


Рис. 2-10. Личинки *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, первый возраст (9-10), третий возраст (1-8): 2 — голова (сверху, правая мандибула, левая антенна и максилла не показаны); 3 — то же, левая половина (снизу, придатки не показаны); 4 — левая антенна, вершина 3-го и 4-й членик (сверху); 5 — 2-й-4-й членики челюстного щупика (сверху); 6 — левая галера (сверху); 7 — левая лациния (сверху); 8 — правая половина нижней губы (слева — снизу, справа — сверху); 9 — ментум (слева — сверху, справа — снизу); 10 — головная капсула (слева — снизу, справа — сверху). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 2-10. Larvae of *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, I stage (9, 10), III stage (1-8): 2 — head (dorsal view, right mandible, left antenna and maxilla are not shown); 3 — same, left half (ventral view, appendages not shown); 4 — left antenna, apex of 3rd and 4th antennomere (dorsal view); 5 — 2nd-4th maxillar palpomere (dorsal view); 6 — left galea (dorsal view); 7 — left lacinia (dorsal view); 8 — right half of labium (left — ventral, right — dorsal view); 9 — mentum (left — ventral, right — dorsal view); 10 — cephalic capsule (left — ventral, right — dorsal view). Scale bars 0.1 mm.

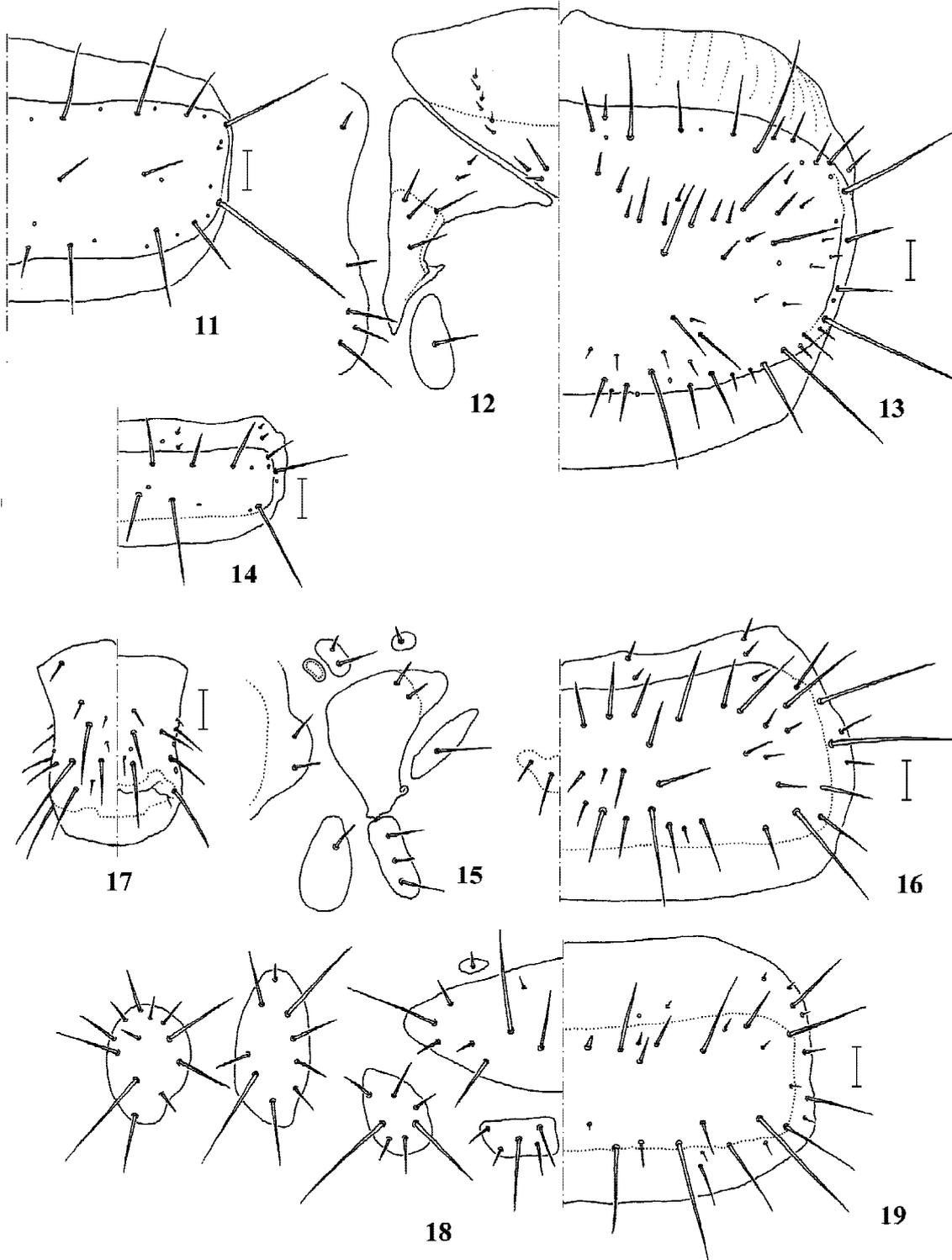


Рис. 13-19. Личинки *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, первый возраст (11, 14), третий возраст (12, 13, 15-19): 11, 13 — правая половина переднеспинки (сверху); 12 — склериты переднегруди (снизу); 14, 16 — правая половина среднеспинки (сверху); 15 — склериты среднегруди (снизу); 17 — X сегмент брюшка (слева — сверху, справа — снизу); 18 — плевриты и вентриты VI сегмента брюшка (снизу); 19 — тергит VI сегмента брюшка (сверху). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 13-19. Larvae of *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, I stage (11, 14), III stage (12, 13, 15-19): 11, 13 — right half of pronotum (dorsal view); 12 — prothorax (ventral view); 14, 16 — right half of mesonotum (dorsal view); 15 — mesothorax (ventral view); 17 — X abdominal segment (left - dorsal, right - ventral view); 18 — pleurites and ventrites of VI abdominal segment (ventral view); 19 — tergite of VI abdominal segment (ventral view). Scale bars 0.1 mm.

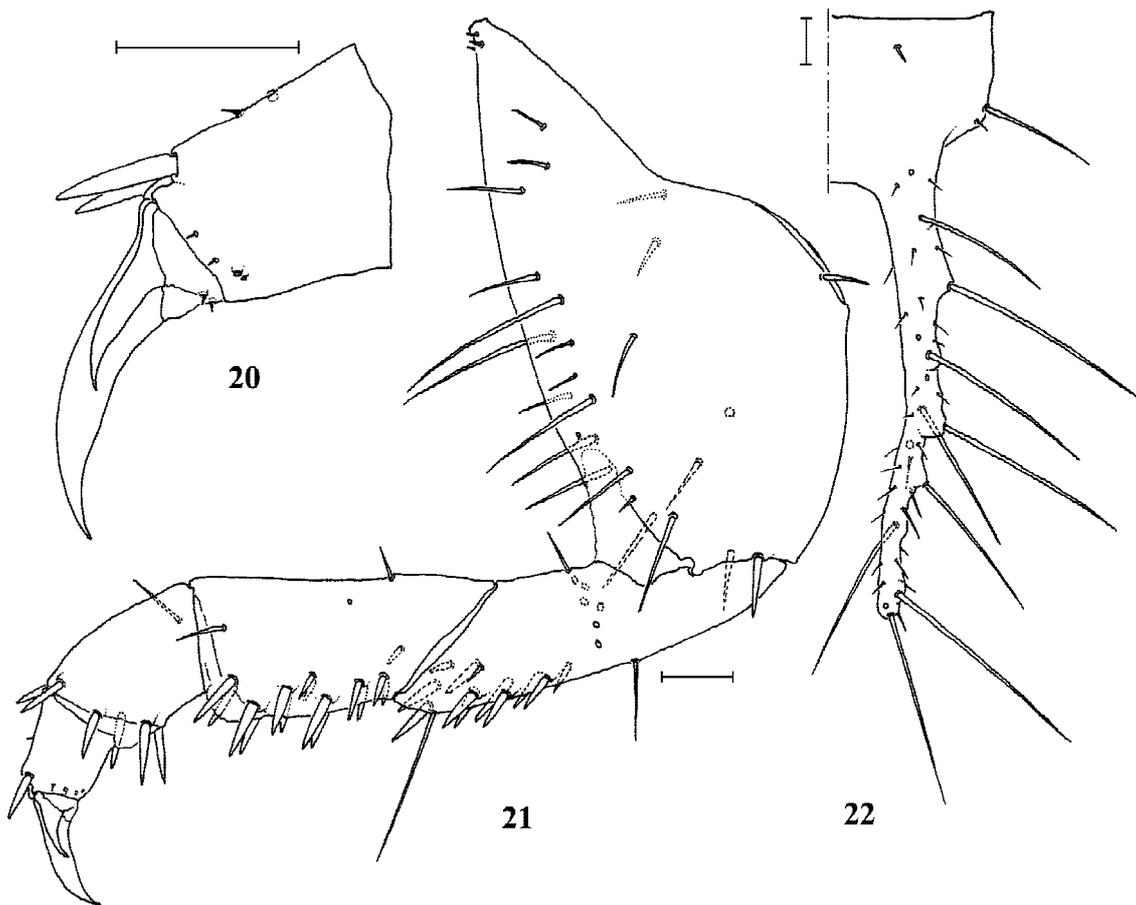


Рис. 20-23. Личинки *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, третий возраст: 20 — лапка (сзади); 21 — левая средняя нога (сзади); 22 — правая половина тергита IX сегмента брюшка и урогомфа (сверху). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Figs. 20-22. Larvae of *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, III stage: 20 — tarsus (posterolateral view); 21 — left middle leg (posterolateral view); 22 — right half of IX abdominal tergite and urogomph (dorsal view). Scale bars 0.1 mm.

(Рис. 5). Стипес максиллы с двумя более или менее правильными рядами из 8–12 хет, причем дистальные хеты каждого ряда в 1.5–2 раза длиннее и толще базальных. Лациния короткая, конусовидная, с острой вершиной. У недавно перелинявших личинок обычно несет 2–3 продольных гребня (Рис. 7), которые легко обламываются и стачиваются. Галея (Рис. 6) длинная, первый членик почти в два раза длиннее второго, хета  $MX_7$  длинная. Апикальный членик щупика с рыхлым кольцом широких пальцевидных сенсилл.

Нижняя губа (Рис. 8) со слабо удлинненным подбородком и хорошо развитым язычком. Как и у всех *Naupalini*, в области  $LA_4$ – $LA_5$  имеется лишь одна хета (из общих топографических соображений можно предполагать, что сохраняется  $LA_5$ ). Характерны короткие, заметно расходящиеся хеты  $LA_6$ ; щетинки  $LA_7$  и сенсиллы  $LA_6$  отсутствуют. У личинок старших возрастов латеральная часть прементума занята единой протяженной группой  $LA_{3,5}$ , состоящей из 8–11 толстых шиповидных хет. Латеральная группа сенсилл второго членика губного щупика представлена 1–2 коническим и двумя более или менее явственными рядами из 4–5 пальцевидных сенсилл, расположенными медиально и наполовину опоясывающие членик.

Тергиты груди (Рис. 13, 16) с увеличенным набором щетинок, на переднеспинке главным образом за счет групп  $PR_{2,3,6,12}$ . Хетом средне- и заднеспинки модифицирован значительно сильнее. Хетотаксия плевритов и вентритов близка к первичной [см. Bousquet & Goulet, 1984], лишь в  $gEM_1$  может быть до трех щетинок.

Нога (Рис. 21) массивная, коготки резко неравны (Рис. 20), шипики на вентральной поверхности лапки и голени отсутствуют, а на бедре и вертлуге представлены двумя нерегулярными рядами по 5–7 штук в каждом. Интересно отметить сильную редукцию хет  $TA_{3,6}$  (Рис. 20).

Хетомтергитов брюшка дифференцирован — у личинок старших возрастов I–V тергиты несут группы из 10–20 коротких шипообразных хет медиальнее сигилл дорсовентральных мышц (Рис. 26), а остальные — увеличенный набор обычных хет (Рис. 19). Хетом вентритов и плевритов (Рис. 18) значительно усложнен у личинок старших возрастов (особенно в  $gST_2$ ), а у личинок первого возраста близок к первичному. Урогомфы довольно длинные, почти в два раза длиннее X сегмента, с полным набором первичных хет, четырьмя вторичными макрохетами и многочисленными микрохетами, хорошо заметными в отраженном свете (Рис. 22). Десятый сегмент

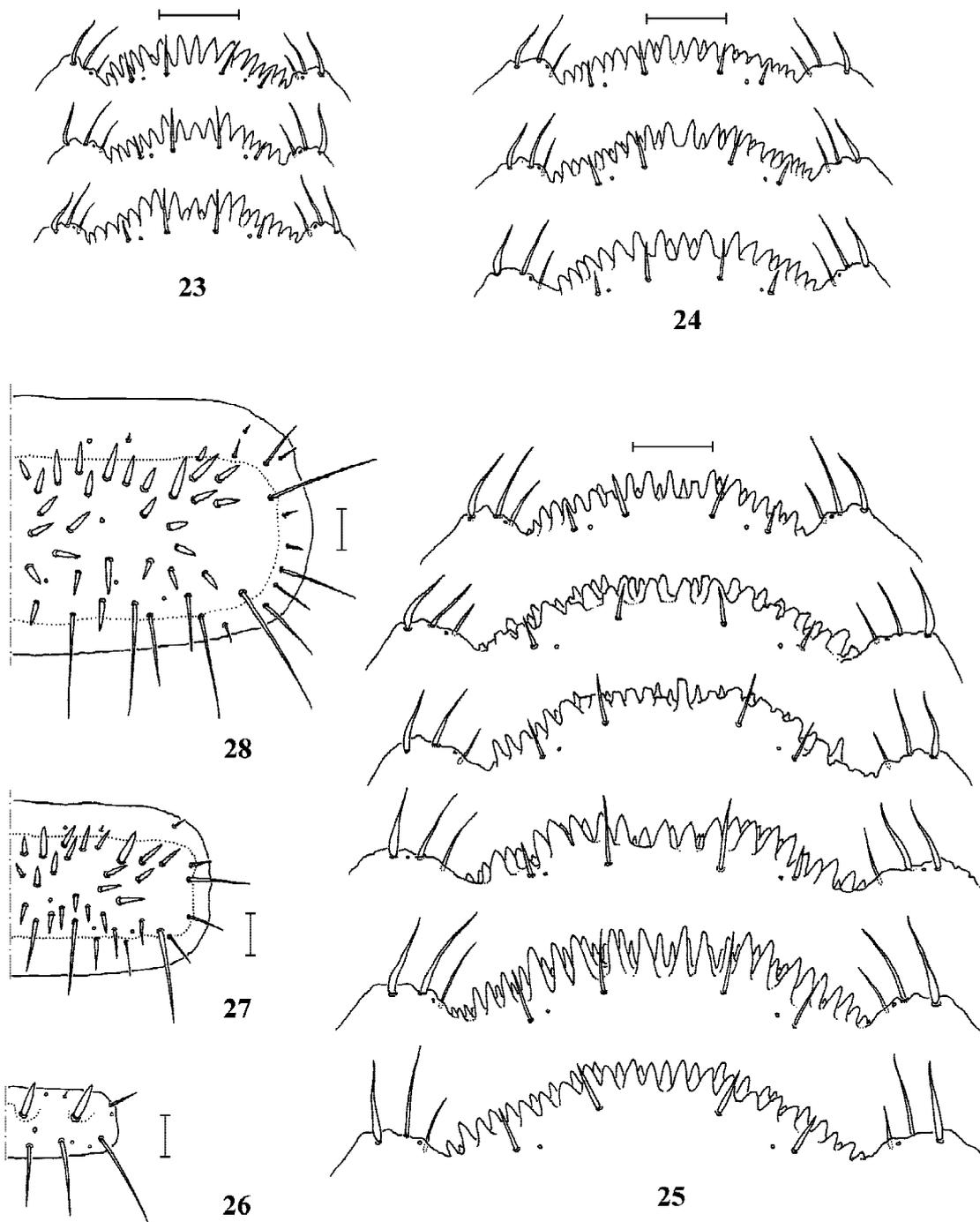


Рис. 23-25. Личинки *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, первый возраст (23, 26), второй возраст (24, 27), третий возраст (25, 28): 23-25 — назале (сверху); 26-28 — правая половина тергита IV сегмента брюшка (сверху). Масштабные отрезки 0.1 мм.

Рис. 23-25. Larvae of *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, I stage (23, 26), II stage (24, 27) III stage (25, 28): 23-25 — nasale, (dorsal view); 26-28 — right half of IV tergite (dorsal view). Scale bars 0.1 mm.

брюшка (подпорка, пигидий) массивный, не склеротизованный, на дорсальной поверхности несет значительное количество тонких вторичных хет, а на вентральной — gPY, из 3-4 пар щетинок (Рис. 17).

Различия возрастов хорошо выражены в хетотаксии (у личинки I возраста она очень близка к первичной [в смысле Bousquet & Goulet, 1984], форме назале (Рис. 23-25), размерах головной капсулы (ее ширина у личинки

первого возраста составляет 0.95–1.15 мм, у личинки второго возраста – 1.5–1.55, а у личинки третьего возраста – 1.7–1.8). Яйцевые зубчики в количестве 4–6 располагаются у внутреннего края фронтального шва позади лобных синусов.

**ДИАГНОЗ.** На уровне макроморфологических признаков личинки рода *Daptus* обладают всеми типичными чертами Harpalini: укороченная головная капсула с характерной эпикраниальной бороздой, короткий и широкий лобный склерит, многорядное назале, лациния с крупной субапикальной хетой, слабо склеротизованные тергиты тела с округленными углами, без латерального канта, ноги короткие, задний коготок уменьшен. Характерными для рода *Daptus* можно считать следующий набор признаков: базальная часть лацинии укорочена (Рис. 7), так что хета  $MX_6$  расположена почти на ее основании (сходное строение лацинии отмечено лишь у *Notiobia Petry* [Bousquet & Tchang, 1992]); апикальный членик максиллярного щупика маленький; ретинакул и базальная часть теребры зазубрены; внутренний коготок лапки сильно укорочен.

Значительное число признаков хетом демонстрирует типичное для Harpalini состояние. Таковы длинные хеты  $FR_1$ ,  $FR_3$ ,  $PA_4$ ,  $PA_{10}$ ,  $MX_7$ ,  $TE_{11}$ ; удвоенная хета  $FR_8$  (эта группа надежно маркируется сенсиллой  $FR_8$  [Макаров, 1996]); наличие лишь одной хеты в области  $LA_4$ – $LA_5$ , отсутствие  $LA_7$  и  $LA_9$ , относительно крупная (для личинок Harpalini) хета  $FR_6$ . Наряду с этим хетом личинок *Daptus* обладает и весьма специфическими признаками. В первую очередь это модификация хет  $FR_4$  и  $TE_1$ ,  $TE_6$  у личинок первого возраста и развитие гомологичных им групп лобных и тергалных шипов у личинок старших возрастов. Сенсиллы  $MN_b$  и  $MN_c$  сближены и смещены базально (у большинства других Harpalini  $MN_b$  лежит на уровне  $MN_1$  или немного выше ее, а  $MN_c$  расположена в дистальной части мандибулы). Тарзальные хеты  $TA_3$ – $TA_6$  уменьшены. Хетом тергитов груди необычно сложен, на диске развиты гетерохетные группы  $PR_8$ – $PR_{14}$  и  $ME_1$ – $ME_8$ .

## Обсуждение

По общему набору указанных дифференцирующих признаков личинок род *Daptus* занимает довольно обособленное положение среди Harpalini. Ряд особенностей описанных личинок выявляют его сходство с различными группировками в пределах трибы.

С представителями Stenolophina и Selenophorina его сближают такие признаки, как слабый рельеф головы – не выражены заглазничная борозда и продольные борозды в области хет  $PA_{7-8}$  и  $PA_{6-14}$ ; гомонимные зубчики дорзального ряда назале; относительно слабо развитый вторичный хетом придатков (нет дополнительных хет на первом и втором члениках антенн, на ногах); щетинки  $TA_{3,4}$  укорочены; максиллярная группа представлена лишь двумя рядами по 10–12 хет.

С другими Harpalini (Anisodactylina, Harpalina) личинки *Daptus* объединяет удлиненная хета  $FR_1$ , строение и хетотаксия нижней губы. Кроме того, с подтрибой Anisodactylina, кроме того, личинки *Daptus* сходны по отсутствию вторичных хет на антеннах и щупиках. Наиболее примитивные Anisodactylina

(род *Notiobia*) демонстрируют еще два признака, общих с *Daptus*: слабо вогнутое назале и отсутствием выраженных продольных борозд на парietальных склеритах.

В то же время набор, сенсиллапикальных члеников максиллярного и нижнегубного щупиков у *Daptus* можно охарактеризовать как примитивный в пределах всей трибы: пальцевидные сенсиллы широкие, расположены относительно регулярно, дополнительные плакоидные сенсиллы почти отсутствуют. Таким образом, наряду с четким морфологическим хиатусом, личинки *Daptus* демонстрируют некоторые черты сходства с наиболее плезиоморфными группами Harpalini [см. Noonan, 1973, 1976].

На фоне относительно многочисленных плезиоморфных черт многие признаки личинок *Daptus* носят явный характер специализации к прокладыванию ходов в переувлажненных субстратах. Таковы группы шиповидных хет на лобном склерите и II–V тергитах брюшка, гетерополихетоз склеритов груди и заметно укороченные дистальные отделы ног. Сходные пропорции ног известны, например, у таких специализированных копателей, как *Geopinus incrassatus* (Dejean) [Bousquet & Tchang, 1992]. В некоторых отношениях степень модификации хетом личинок *Daptus* не ниже, чем у таких специализированных представителей трибы, как Ditomina.

Обнаруженное сочетание относительно примитивных и чрезвычайно специализированных признаков не позволяет однозначно определить систематическое положение этого рода в трибе. Можно лишь предполагать, что *Daptus* является относительно ранним специализированным производным каких-либо примитивных Harpalini.

## Благодарности

Авторы выражают сердечную благодарность С. В. Утянской (Ростов-на-Дону) и А. Е. Козлову (Новосибирск) за предоставленный материал, а также Б. М. Катаеву (Санкт-Петербург) и А. В. Маталину (Москва) за ценные замечания в ходе подготовки рукописи. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (97-0448327 и 99-15-96169).

## Литература

- Маталин А. В. 1998. Личинки жужелиц рода *Dicheirotrichus* Jacq. (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных стран. I. Личинки подрода *Dicheirotrichus* Jacq. // Энтомологическое обозрение. Т.87. Вып.1. С.134–149.
- Некумисьяну З. 3. 1992. Морфология личинки *Diachromus germanus* L. // Известия Академии Наук Республики Молдова. Вып.2. С.50–53.
- Шарова И. Х. 1967. Личинки родов *Acinopus* Latr. и *Osinus* Motsch. (Carabidae, Coleoptera) и их систематическое положение // Зоологический журнал. Т.66. Вып.6. С.891–901.
- Шарова И. Х., Макаров К. В. 1983. Личинка жужелицы *Machozetus lehmanni* Men. (Coleoptera, Carabidae) // Энтомологическое обозрение. Т.62. Вып.3. С.524–528.

- Arndt E. 1990. Die Larve von *Parophonus maculicornis* (Duft.): Beschreibung und Discussion ihrer Merkmale unter phylogenetischen Aspekt (Insecta, Coleoptera, Carabidae, Harpalini) // Entomologische Abhandlungen Staatlichen Museum Tierkunde Dresden/ Dresden. Bd.53. Hf.10. S.143-150.
- Arndt E. 1991. Beschreibung der Larven mitteleuropäischer Stenolophina-Arten (Coleoptera, Carabidae, Harpalini) // Entomologische Nachrichten und Berichte. Bd.35. No.1. S.45-52.
- Bousquet Y. & Goulet H. 1984. Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera, Adephaga) // Canadian Journal of Zoology. Vol.62. P.573-588.
- Bousquet Y. & Tchong 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.
- 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.
- Brandmayr P. 1975. Note morfologiche sugli stadi preimmaginale die *Carterus (Sabienus) calydonius* Rossi // Bolletino della Societa Entomologica Italiana Genova. Vol.107. No.1-2. P.9-19.
- Brandmayr P., Ferrero E. & Zetto Brandmayr T. 1980. Larval versus imaginal taxonomy and the systematic status of the ground beetle taxa *Harpalus* and *Ophonus* (Coleoptera: Carabidae, Harpalini) // Entomologia Generalis. Vol.6. No.2-4. P.335-353.
- Brandmayr P. & Zetto Brandmayr T. 1981. Identificazione di larve del genere *Ophonus* Dejean, 1821 (sensu novo) e note bionomiche (Coleoptera, Carabidae) // Memorie della Societa Entomologica Italiana Genova. Vol.60. P.67-103.
- Chu H. F. 1945. The larvae of the Harpalinae Unisetosae (Coleoptera Carabidae) // Entomologica Americana. Brooklin Ent. Soc. Torre-Bieno R.J. Lancaster, PA. Vol.25. No.1. P.1-71.
- Dogger J. R. & Olson C. A. 1966. Larval characteristics of some North Dakota Carabids (Coleoptera: Carabidae) // Coleopterists Bulletin. Vol.20. No.3. P.91-96.
- Emden F. I. van 1920. Beschreibung der Larve von *Ophonus diffinis* Dej., nebst nachtrag zu meiner Beschreibung der Larve von *Pheropsophus hispanicus* Dej. (Col. Car.) // Archiv Naturgeschichte. Berlin. Vol.84. P.150-156.
- Gardner J. C. M. 1936. Immature stages of Indian Coleoptera (20. Carabidae) // Indian Forest Records. Delhi. Vol.2. No.9. P.181-203.
- Habu A. 1973. Carabidae: Harpalini (Insecta, Coleoptera) // Fauna Japonica. Keigaku Publishing Co. XIII+430 p.
- Habu A. & Sadanaga K. 1970. Description of some larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy fields (I) // Kontyû. Vol.38. No.1. P.9-23.
- Habu A. & Sadanaga K. 1970. Description of some larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy fields (II) // Kontyû. Vol.38. No.1. P.24-41.
- Húrka K. 1975. Larval diagnosis of the tribe Stenolophini and notes on the classification of the subfamily Harpalinae (Coleoptera, Carabidae) // Acta Entomologica Bohemoslovaca. Vol.72. P.247-256.
- Húrka K. 1992. The taxonomic status of *Semiophonus* (Col., Carabidae, Harpalini) and description of the larva of *Harpalus (Semiophonus) signaticornis* // Acta Entomologica Bohemoslovaca. Vol.89. P.29-34/
- Húrka K. 1997. The status of *Tetraplatypus* (Coleoptera: Carabidae: Stenolophina) and larval description of *Bradycellus ruficollis* and *B. verbasci* // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. Vol.61. P.191-197.
- Kemner N. A. 1913. Beiträge zur Kenntnis einiger schwedischen Kolepteren-larven. III. N13b. Systematische Beiträge // Arkiv för Zoologi. Bd.8. H.2-3. S.15-23.
- Kirk V. M. 1975. Identification of the larva of *Anisodactylus sanctaecrucis* a ground beetle found in South Dakota croplands (Coleoptera: Carabidae) // Coleopterists Bulletin. Vol. 29. No.4. P.353-354.
- Kirk V. M. 1977. Identification of the larvae of *Anisodactylus rusticus* and *Calathus gregarius* ground beetles found in South Dakota croplands // Coleopterists Bulletin. Vol. 31. No.3. P.279-280.
- Makarow K. V. 1996. Patterns of chaetome modifications in ground-beetles larvae (Coleoptera, Carabidae) // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. Vol.60. P.391-418.
- Matalin A. V. (1995)1996a. The larvae of the ground beetle *Bradycellus (Tachycellus) glabratus* (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) // Zoosystematica Rossica. Vol.4. No.2. P.279-291.
- Matalin A. V. 1996b. Review of the Palaearctic larvae of the genus *Stenolophus* (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. Vol.60. P.419-434.
- Noonan G. R. 1973. The Anisodactylines (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Harpalini): classification, evolution and zoogeography // Quaestiones Entomologicae. Vol.9. P.266-480.
- Noonan G. R. 1976. Synopsis of the supra-specific taxa of the tribe Harpalini (Coleoptera: Carabidae) // Quaestiones Entomologicae. Vol.12. P.266-480.
- Zetto Brandmayr T. & Brandmayr P. 1978. Morfologia preimmaginale e note bionomiche sue *Harpalus (Harpalophonus) circum-punctatus italicus* Schaum (Coleoptera Carabidae) // Bollettino dell' Istituto di Entomologia dell' Università di Bologna. Vol.34. P.65-74.