

УДК 595.762.12:591.5

К. В. Макаров, Х. И. Атамурадов

БИОЛОГИЯ И ПРЕИМАГИНАЛЬНЫЕ СТАДИИ *CARABUS (MIMOCARABUS) ROSENI* (COLEOPTERA, CARABIDAE)

Биологія та преімагінальні стадії *Carabus (Mimocarabus) roseni* (Coleoptera, Carabidae). Макаров К. В., Атамурадов Х. І.— Опис морфологічних та біологічних особливостей личинок I—III віків, таблиця для визначення видів за ознаками личинок, диференціальний діагноз підроду *Mimocarabus* Geh. Обговорюється положення підроду в системі роду *Carabus*.

Ключові слова: Coleoptera, Carabidae, *Carabus*, *Mimocarabus*, личинки, систематика, Туркменистан.

Biology and Premature Stages of *Carabus (Mimocarabus) roseni* (Coleoptera, Carabidae). Makarov K. V., Atamuradov Kh. I.— A description of morphological and biological peculiarities of 1st—3rd instar larvae, key to species and differential diagnosis of subgenus *Mitocarabus* Geh. Systematic position of the subgenus in *Carabus* is discussed.

Key words: Coleoptera, Carabidae, *Carabus*, *Mimocarabus*, larvae, systematics, Turkmenistan.

Подрод *Mimocarabus* Geh in. 1885 включает 4 вида, распространенных от Малой Азии до Ирана. *Carabus roseni* Reitter, 1897, обитает в Центральном и Западном Копетдаге и в северо-восточном Иране (Крыжановский, 1953). Биология его почти не изучена, личиночные стадии не описаны. В то же время *C. roseni* вместе с близким *Carabus hemicalosoma* Semenov, 1903 представляют достаточно своеобразную для рода *Carabus* группу весенних эфемеров, изучение которых представляет интерес. Недавно для последнего вида был описан подвид *C. hemicalosoma gonbadensis* Deuve, 1991.

C. roseni ранее считался редким видом и был известен по одноразовому сбору Е. А. Шестоперова из ущелья Ай-Дере в Западном Копетдаге (Крыжановский, Атамурадов, 1989). Наши сборы в этом районе в 1985—1990 гг. дали лишь 2 экз. В последнее время этот вид был найден в окр. пос. Кара-Кала (Зап. Копетдаг), где оказался нередким.

Ниже приводится описание личинок трех возрастов и заметки о биологии *C. roseni*, дифференциальный диагноз подрода *Mimocarabus* Geh, и определительная таблица его видов по личинкам. Обсуждается положение подрода в системе *Carabus* L.

Биология имаго. По нашим наблюдениям весной 1991 г. имаго этого вида довольно обычны на въхолмленных предгорьях с ксерофитной растительностью в окр. пос. Кара-Кала и долине р. Сумбар, что подтверждается многочисленными поимками в 1991—1992 гг. (Д. А. Волков, Д. В. Обыдов, М. В. Шестопалов, личные сообщения). Кроме того, в июне 1992 г. жуки этого вида были собраны нами в темном ущелье Марат-чешме (Зап. Копетдаг).

Жуки активны днем, преимущественно с 10 до 15 ч, после чего большая их часть скрывается под корнями полыни *Artemisia badhysi* Krasch. et Licsz. или зарывается в верхние горизонты почвы. Питаются они гусеницами чешуекрылых и дождевыми червями *Allolobophora persiana* Misch., распространенными в Копетдаге, Бадхызе, Боль-

ших Балханах, Иране и Афганистане (Перель, 1979). Имаго *C. roseni* обладают своеобразным способом охоты на лютбрицид. Жужелицы в поисках добычи быстро бегают на оголенных склонах банров и, обнаружив свежие выбросы дождевых червей, замирают неподвижно. При движении субстрата у норки жуки передними ногами быстро разрывают рыхлую почву и схватывают червей, которых здесь же поедают.

Сезон активности имаго ограничен концом зимы и началом весны. Самые ранние находки датируются серединой января, самые поздние — началом мая (материалы коллекции МГПУ).

Биология личинок. Для изучения развития *C. roseni* в лабораторных условиях пара жуков 2.04.1991 была помещена в садок с почвой и растительностью, собранными на месте поимки. Уже через 3 дня самка прорыла ход под корнями полыни (*A. badhysi*) до дна аквариума и отложила примерно сотню бледно-палевых яиц. После откладки яиц она оставалась в почве и погибла спустя 10 дней. Самец держался преимущественно на поверхности, почти не питался и на 8-й день был найден мертвым.

Яйца крупные, продолговатые, их длина составляет 6,7—6,95, ширина — 1,4—1,6 мм. Обращает внимание их большая относительная величина (они лишь в 2,78 раза меньше длины тела имаго), нетипично вытянутая форма (среднее отношение длины к ширине 4,2—4,34) и сильно развитый хорион с грубой гексагональной скульптурой. Такой набор признаков впервые отмечается для яиц жужелиц. Обычно они в 4—9 раз меньше имаго и относительно шире (для большинства жужелиц отношение длины к диаметру колеблется в пределах 1,5—2,5 (Luff, 1981)). Хорион в целом того же типа, что и у европейских *Carabus*, однако перегородки ячеек у *C. roseni* развиты значительно сильнее и более склеротизованы, что придает яйцам палевый оттенок.

На 3-и сутки после кладки появилось около 60 личинок. Хотя в садке находились дождевые черви, личинки начали сразу поедать друг друга. Они концентрировались преимущественно в верхних слоях почвы, где активно прокладывали ходы в поисках добычи.

Через 2 дня в садке оставалось лишь 15 личинок, а на 3-и сутки — 2. Время развития личинки I возраста составило 3—5 дней: личинки II возраста развивались дольше, однако ни одна из них не закончила развитие. Последняя личинка погибла при линьке 15.05.1991.

Судя по датам находок личинок в природе (см. ниже), период размножения приходится на конец марта-начало апреля, а уже с середины апреля начинается оккулирование.

В целом жизненный цикл этого вида носит явственный эфемероидный характер. Об этом свидетельствуют крупные размеры яиц и, возможно, строение хориона; необычно быстрое для *Carabus* развитие эмбриона; высокая трофическая активность и находки личинок всех возрастов в природе в очень сжатые сроки.

Carabus (Mimocarabus) roseni Reitter, 1897

Материал. Личинка III возраста; юго-зап. Туркмения, Кара-Кала, предгорья, под камнем, 22.05.1952 (Крыжановский); личинка III возраста, Туркмения, Копет-Даг, хр. Сюнт-Хасардагский, июнь 1988 (Муратов); личинка II возраста, Туркмения, зап. Копет-Даг, окр. пос. Кара-Кала, 4.04.1990 (Данилевский); личинка I возраста и личинка III возраста, там же, 5.04.1990 (Шестопалов); выведенная личинка (см. выше), 15.05.1991 (Атамурадов, личинка II возраста); 2 личинки II возраста, Туркмения, окр. Кара-Кала, 8.04.1992 (Атамурадов). Материал хранится в ЗИН РАН (С.-Петербург) и на кафедре зоологии МГПУ (Москва). Таким образом, общий объем изученного материала составляет 3 личинки III возраста, 4 — II и 1 — I.

При описании личинки наряду с традиционными признаками (Шарова, 1958; Hürka, 1971) широко использовались методы хетотаксии (Bousquet, Goulet, 1984), модифицированные с учетом особенностей трибы *Carabini* (Makarov, 1991). Все обозначения на рисунках и в тексте соответствуют принятым в работе Bousquet et Goulet (1984). В основу общего очерка положено строение личинки III возраста, особенности личинок младших возрастов даны в сравнительном аспекте.

Рис. 1. *Carabus (Mimocarabus) roseni*, личинка III возраста, вид сверху.

Fig. 1. *Carabus (Mimocarabus) roseni*, 3rd instar larva, superior aspect.

Тело личинки (рис. 1) цилиндрическое, слабо суживающееся к концам. Лопасти тергитов и эпиплевриты слабо выдаются за общий контур. Массивные голова и церки, короткие придатки и сильные ноги свидетельствуют о ее способности к активному прокладыванию ходов в почве.

Окраска довольно темная, без металлического блеска. Голова, тергиты и ноги от коричневых до бурых, с затемненными сигиллами. Плевриты и вентриты светлее, от бледно-коричневых до соломенно-желтых, на эпистернитах груди выделяются почти черные сигиллы (рис. 3, 10, 12).

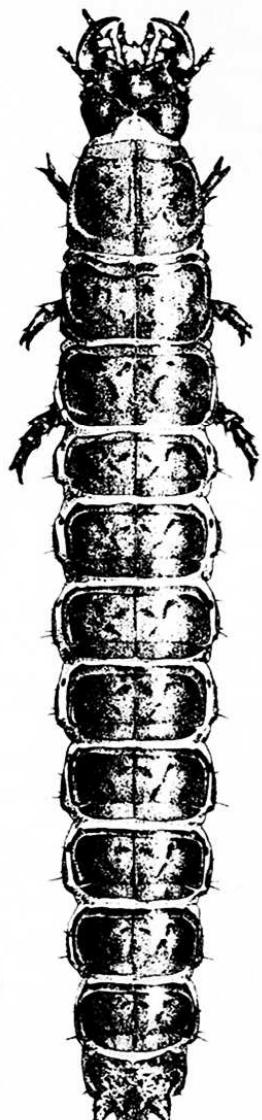
Скульптура выражена слабо: первичная изодиаметрическая сетчатость сохранилась лишь в области сигилл. Вторичная скульптура развита на дорсальной поверхности головы в виде системы борозд и ячеек, сосредоточенных в области клипеуса и базальной части лба (рис. 2) и на церках в виде довольно редких и крупных гранул с поперечными морщинками (рис. 4, 16).

Головная капсула широкая, поперечная, ее ширина приблизительно в 1,6 раза превосходит длину. Назале (рис. 2, 2a) с хорошо развитым гиподоном, не уступающим по размерам медиальным зубцам. Передний край параклипеуса почти прямой, его наружный угол заметно выступает. Надглазничный бугорок сильно развит, его высота примерно равна диаметру 1-го членика антенн (рис. 4a). Главный бугорок почти не выступает за контур головы. Хеты FR_{8,9,10,11} и сенсила FR_d редуцированы, FR_z короче диаметра 1-го членика антенн. Щетинки FR₆ и FR₇ расположены на округлых мембранных участках, явственно отделенных друг от друга (рис. 2). Базиконическая сенсила FR_c замещена щетинкой. Для париетальных склеритов характерно отсутствие хет PA_{4,5,6,8,10,15}; окологлазничные хеты PA_{9,13}, короткие (рис. 4a), заметно уменьшен набор сенсилл (рис. 2, 3, 4). В то же время сохраняются явственная хета PA₁₆, а PA_{14,17} обычно хорошо развиты.

Антennы (рис. 2, 5) короткие, не длиннее мандибул, сенсориальные придатки на вершине 3-го и 4-го члеников нормально развиты, хеты AN₁₋₇ явственно укорочены. В группе сенсилл на 1-м членике (AN_{a-c}) могут присутствовать 1, реже 2 короткие вторичные хеты, расположенные на округлых осветленных участках.

Мандибулы (рис. 2, 2, 4) типичного для личинок *Carabus* строения, добавочный зубец ретинакулума короткий, явственно намечен.

Максиллы (рис. 2, 6, 7) характеризуются относительно короткими щупиком и галеей. В отношении хетома следует отметить наличие дополнительных хет на 1-м членике галеи и 1—2-м члениках челюстного щупика (рис. 2, 7); gMX состоит из сравнительно редко расположенных коротких щетинок как на дорсальной, так и на вентральной стороне стипеса.

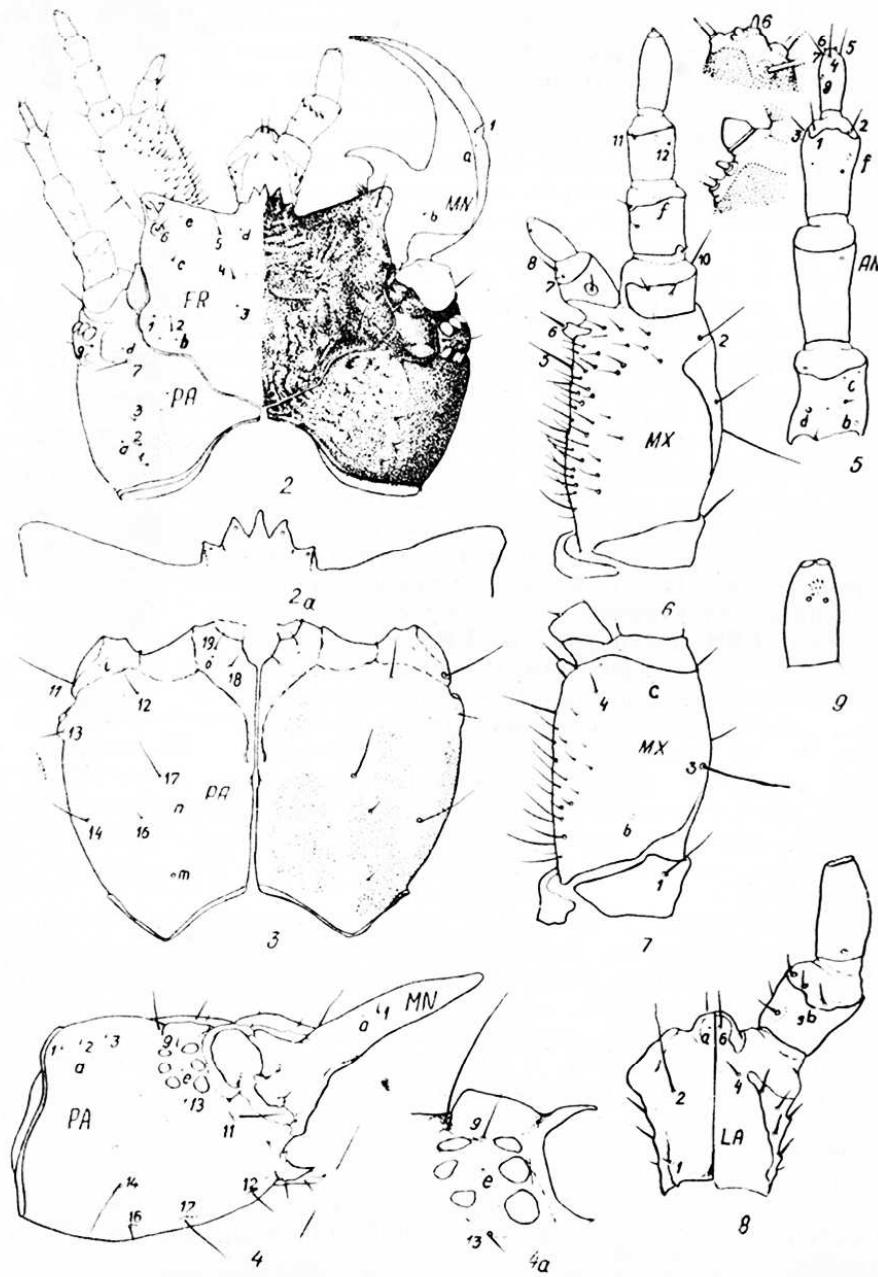


2 mm

Нижняя губа (рис. 2, 8, 9) обладает своеобразным хетомом: gLA₆ сильно развита и включает, кроме 2–3 щетинок в дистальной части первого членика щупика, еще 1–2, расположенных базальнее, 2-й членик губного щупика на вершине с 2 сближенными, слабо отделенными чувствительнымиплощадками и округлым сенсориальным полем на внешней стороне (рис. 2, 9).

Переднегрудь имеет типичный для личинок *Carabus* хетом: тергальные хеты сильно редуцированы (рис. 3, 11), а плевриты и вентрины с вторичными щетинками: gEM₁ включает от 2 до 4 хета, а gPS₁ — 2–3. Кроме этого, характерно наличие короткой хеты на эпиплеврах переднеспинки (рис. 3, 10).

Средне- и заднегрудь (рис. 3, 12, 13) обладает аналогичным образом модифицированным хетомом. На тергитах полностью редуцирова-



ны МЕ₁₀ и МЕ₁₄, на плевритах развита гЕМ₁. Характерно наличие довольно длинной МЕ и одиночных хет РЛ₁, ТН₁. Дыхальце передне- и среднегруди (рис. 4, 22) значительно крупнее дыхалец сегментов брюшка (рис. 4, 23).

Нога массивная, с короткими голеню и лапкой с сильно развитыми группами шипиков (рис. 4, 20). На тазике гСО₇, гСО₆, гСО₉ и гСО₁₀ состоят из слегка утолщенных хет, причем гСО₇ может включать от 3 до 5 щетинок. Вертулг несет длинные чувствительные щетинки ТР_{4,5} и группу ТР₂, представленную рядом из 4—6 шипиков наentralной поверхности. Бедра и голень с группами массивных шипиков на вершине. Характерно, что хета FE₁ также представлена группой из 3—4 шипообразных щетинок. Лапка нормального строения, на ее centralной поверхности расположено 2—3 пары шипиков, сенсиллы ТА_{b,c,d,e} не увеличены (рис. 4, 21).

Брюшко характеризуется относительно полным набором первичных чувствительных структур (рис. 3—4, 14—19). Типичный тергит (рис. 3, 15) обладает довольно сильно редуцированным хетом: ТЕ_{8,9} отсутствуют, а ТЕ₁ редуцирована до базиконической сенсиллы (хеты ТЕ_{4,5} имеются лишь на первом сегменте). Вентриты с типичным для *Carabus* набором щетинок: гСТ₂ включает 1 медиальную и 2 латеральных щетинки, а гСТ₅ две (редко одну) хеты. Гипоплевриты с парой длинных и 1—2 короткими триходидными сенсиллами (рис. 3, 14).

Церки (рис. 4, 16, 17) короткие, массивные, с 2 неравными зубцами, причем дорсальный сильно смещен внутрь. Первичные триходидные сенсиллы развиты слабо: UR₃ отсутствует, остальные хеты короткие, часто утолщенные, а UR₉ представлена слабо заметной конической сенсиллой. Часто UR₂ и хеты, расположенные на вершине церок, оказываются отломаны или сточены до основания.

Подпорка (Х сегмент брюшка) также массивная, с сильно развитой базальной частью (рис. 4, 18, 19). Вентральная группа гРУ₇ включает 4—7 пар длинных и до 10 коротких хет.

Отличие возрастных стадий. Личинки I возраста характеризуются относительно слабо выраженным латеральными зубцами назаде (рис. 4, 24), явственными яйцевыми зубчиками в базальной части лба, узкими серповидными мандибулами и длинными церками (рис. 4, 26). Их хетом отличается малым развитием групп хет: МХ_{2,3} и FE₁ одиночные, лапка снизу без шипиков, гСО₇ лишь с 2 хетами, а гІСТ₂ без хет или с 1 короткой хетой. Личинки II возраста в отношении хетома идентичны описанным выше личинкам III возраста. Они отличаются

◀

Рис. 2. (2—9). *Carabus (Mimocarabus) roseni*, детали строения головы личинки III возраста: 2 — голова сверху (левые мандибула и губной щупик, правые антенна и максилла не показаны, скульптура изображена только справа); 2а — передний край лобного склерита, сверху; 3 — головная капсула снизу (сигиллы показаны только справа); 4 — голова сбоку (придатки, кроме правой мандибулы, не показаны); 4а — область глазничного бугорка сбоку; 5 — левая антenna сверху (слева показаны увеличенные сенсиллы на вершинах 3-го и 4-го членников); 6 — правая максилла сверху; 7 — стипес левой максиллы снизу; 8 — нижняя губа (слева — снизу, справа — сверху, левый щупик не показан); 9 — 2-й членник нижнегубного щупника сбоку. Масштаб как на рис. 4.

Fig. 2. (2—9). *Carabus (Mimocarabus) roseni*, structural details of 3rd instar larva head: 2 — head, superior view, (left mandible and labial palpus, right antenna and maxilla not shown, only right side sculpture shown); 2a — frontal sclerite anterior margin, superior aspect; 3 — head capsule, inferior aspect (only right sigillulae shown); 4 — head, lateral aspect (appendages, except right mandible, not shown); 4a — ocular tubercle area, lateral aspect; 5 — left antenna, superior aspect (magnified apical sensillulae of 3rd and 4th segments are shown on the left side); 6 — right maxilla, superior aspect; 7 — left maxilla stipes, inferior aspect; 8 — inferior lip (left — inferior aspect, right — superior aspect, left palpus not shown); 9 — 2nd inferior lip segment, lateral aspect. Scale as on fig. 4.

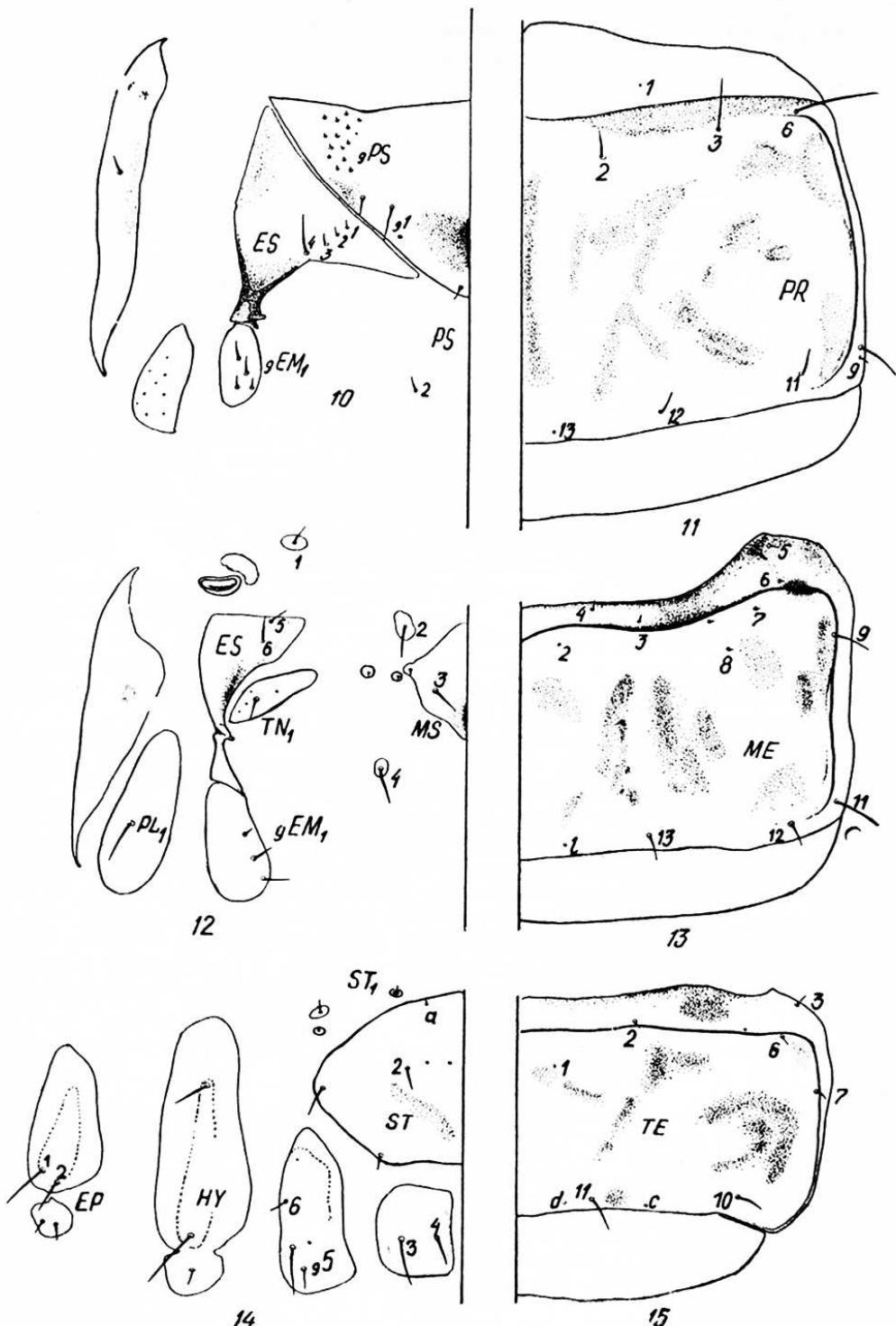


Рис. 3. (10—15). *Carabus (Mimocarabus) roseni*, строение сегментов тела личинки III возраста: 10, 11 — правая половина переднегруди (10 — снизу, 11 — сверху); 12, 13 — правая половина среднегруди (12 — снизу, 13 — сверху); 14, 15 — правая половина IV сегмента брюшка (14 — снизу, 15 — сверху). Масштаб как на рис. 4.

Fig. 3. (10—15). *Carabus (Mimocarabus) roseni*, body segment structure of 3rd instar larva: 10, 11 — prosternum right side (10 — inferior, 11 — superior aspect); 12, 13 — mesosternum right side (12 — inferior, 13 — superior aspect); 14, 15 — 4th abdominal segment right side (14 — inferior, 15 — superior aspect). Scale as on fig. 4.

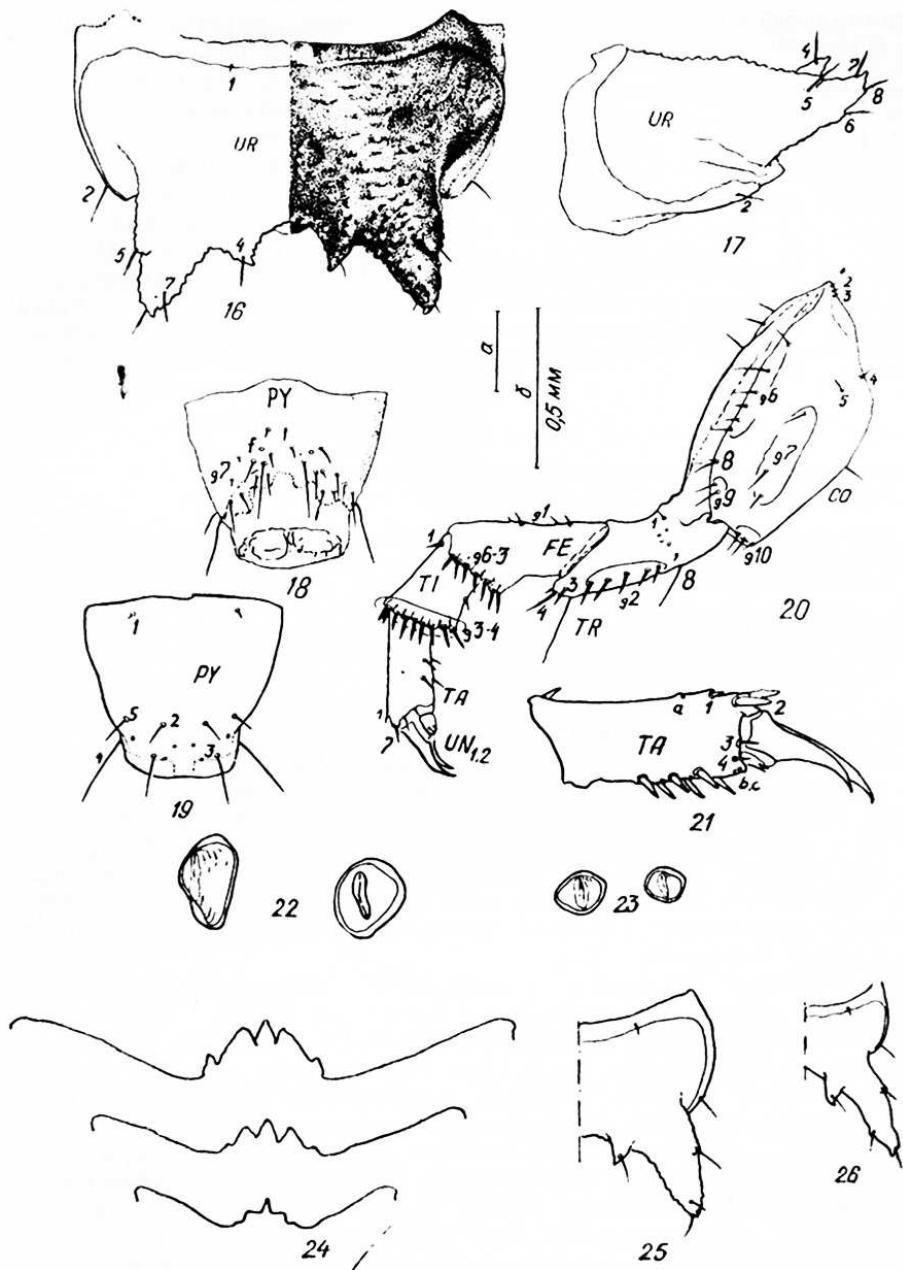


Рис. 4. (16—26). *Carabus (Mimocarabus) roseni*, детали строения личинок: 16—23—личинка III возраста, 25—личинка II возраста, 26—личинка I возраста; 16—IX тергит брюшка сверху (скульптура слева не показана); 17—то же, сбоку; 18, 19—X сегмент брюшка (18—снизу, 19—сверху); 20—правая средняя нога спереди; 21—лапка сзади; 22—дыхальца грудных сегментов; 23—дыхальца брюшных сегментов; 24—форма назала (сверху вниз—личинки III, II и I возраста); 25, 26—правая половина IX тергита брюшка, сверху. Масштаб: фигуры 2—4, 10—20, 25, 26 выполнены в масштабе «а», 2а, 4а, 5—9, 21—24—в масштабе «б».

Fig. 4. (16—26). *Carabus (Mimocarabus) roseni*, structural details of larvae: 16—23—3rd instar, 25—2nd instar, 26—1st instar; 16—9th abdominal tergite, superior aspect (left sculpture shown); 17—idem, lateral aspect; 18, 19—10th abdominal segment (18—inferior, 19—superior aspect); 20—right midleg, anterior aspect; 23—abdominal segment stigmas; 24—nasale shape (downwards 3rd, 2nd, 1st, instar larvae); 25, 26—IX abdominal tergite right side, superior aspect. Scale: figs 2—4, 10—20, 25, 26 in scale «а» 2а, 4а, 5—9, 21—24—scale «б».

Размеры головной капсулы личинок
Head Capsule Measurements of *C. rosei*
larvae

Возрастная стадия	Длина лобного склерита	Ширина головной капсулы
I	0,78	1,01
II	1,1—1,4	1,8—2,45
III	1,45—1,52	2,8—2,82

Приимечание. Длина лба измерялась от переднего края назале, ширина головы — как максимальная ширина между глазными бугорками.

явственными остатками яйцевых зубцов, формой назале (рис. 4, 24) и церок (рис. 4, 25). Основные промеры головной капсулы всех трех возрастов приведены в таблице.

До сих пор личинки подрода *Mimocarabus* были известны лишь по фрагментарным данным, относящимся к *C. maurus* A d. (Lapouge, 1929). Тщательное описание личинок *C. rosei* и перенесследование личинок *C. maurus* позволяют нам составить диагноз и предположить таблицу для определения известных личинок этого подрода.

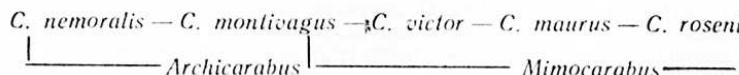
Таблица для определения личинок подрода *Mimocarabus*

Key to larvae of the subgenus *Mimocarabus*

- 1.2. Первый членник антенн и первый членник губного щупика с дополнительными хетами в хитинизированной части, добавочный зубец ретинакулума слабо выражен. Дыхальца грудных сегментов гипертрофированы, в gPY₇ 5—12 пар хет *C. rosei* R Tt.
- 2.1. Первый членник антennы и губного щупика без дополнительных хет, добавочный зубец ретинакулума отчетливый. Дыхальца грудных сегментов нормальные, хета FE₁ одиночная, в состав gPY₇ обычно входят 2—4 пары хет *C. maurus* A d.

Диагноз подрода *Mimocarabus* G e h. Личинки *Mimocarabus* характеризуются цилиндрическим телом с копательными конечностями. Назале явственно 5-зубчатое, церки короткие, с массивным дорсальным зубцом, смещенным внутрь. Надглазничные бугорки хорошо развиты, хета FE_{6,7} разделены, имеются короткие щетинки PA₁₆ и FRe, хеты FR_{8,9} отсутствуют. 2-й членник губных щупиков короткий, с 2 сближенными чувствительными площадками у вершины. Эпиплевры переднеспинки с дополнительной хетой, латеральные края брюшных тергитов лишь с одной щетинкой — TE₇.

По основным признакам личинок подрод *Mimocarabus* G e h. принадлежит к группе *Archeocarabus* (Bengtsson, 1927), в пределах которой наиболее сходен с личинками *Archicarabus* Seidl., *Morphocarabus* G e h. и *Trachycarabus* G e h. При этом сходство с двумя последними обусловлено, главным образом, адаптивными признаками (форма назале и церок, строение ног и ротовых придатков). Напротив, личинок *Mimocarabus* и *Archicarabus* объединяют особенности хетома, имеющие инадаптивный характер и относительно больший таксономический вес (Макаров, 1990а, б; Makarov, 1991): наличие TE₇ при отсутствии TE₉, развитие PA₁₆, дополнительные хеты в хитинизированной части первых членников антенн и губного щупика. Известных нам личинок этих подродов можно расположить в следующий ряд:



В этом ряду нарастают черты специализации личинок к активному прокладыванию ходов в почве, достигая максимального развития у *C. rosei*. При этом следует отметить как морфологические (сильно развитый гиподон, щипчики на ногах, массивные церки, почти не увеличенный хетом вентритов), так и физиологические адаптации: гипертрофия дыхальца грудных сегментов связана, вероятно, с интенсивной работой мышц ног в узких, слабо вентилируемых ходах.

Следует отметить, что начиная с 1932—1936 г.г., *Mimocarabus* G e h. сближали с *Trachycarabus* G e h., основываясь на габитуальном

сходство имаго (Breuning, 1932—1936). Позднее обосновываясь признаками гениталий самцов, род был разделен на несколько родов, причем *Mimocarabus* Ge h. вместе с *Trachycarabus* Ge h. оказался включенным в род *Lipaster* Motsch. sensu Ishikawa (Ishikawa, 1979), а *Archicarabus* Seidl.—в род *Ischnocarabus* Kr. sensu Ishikawa. Эту же трактовку, с небольшими изменениями, принял в своей обзорной работе Т. Дев (Deuve, 1991). По нашему мнению, значительное сходство в деталях строения хетома, наряду с четкими различиями в адаптивных структурах позволяет считать *Mimocarabus* Ge h. специализированным производным *Archicarabus* Seidl.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (93—04—20191).

- Крыжановский О. Л.* Жуки-жужелицы рода *Carabus* Средней Азии.—М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953.—Т. 52.—132 с.
- Крыжановский О. Л., Атамурадов Х. И.* Обзор фауны жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западного Копетдага и ее зоогеографические особенности. Сообщение 1 // Изв. АН ТССР, Сер. биол. наук.—1989.—1.—С. 8—17.
- Макаров К. В.* Таксономический анализ групп подродов *Archeocarabus* (Coleoptera: Carabidae: *Carabus*) на базе морфологии личинок // Фауна и экология жужелиц.—Кишинев, 1990а.—С. 44.
- Макаров К. В.* Роль микроморфологических признаков личинок в систематике жужелиц трибы *Carabini* (Coleoptera, Carabidae) // Успехи энтомологии в СССР: жестокрылые насекомые. Материалы X съезда ВЭО 11—15 сент. 1989.—Л., 1990б.—С. 84—87.
- Перель Т. С.* Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР.—М.: Наука, 1979.—272 с.
- Шаров И. Х.* Личинки жуков-жужелиц, полезных и вредных в сельском хозяйстве // Уч. зап. МГПИ им. В. И. Ленина.—1958.—124, вып. 7.—С. 4—165.
- Bengtsson S.* Die Larven der nordischen Arten von *Carabus* Lin. // Lunds Univ. Arrskr.—1927.—24, N 2.—S. 1—29.
- Bousquet Y., Goulet H.* Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera: Adephaga) // Can. Journ. Zool.—1984.—62.—P. 573—588.
- Breuning S.* Monographie der Gattung *Carabus* L. Teil I—IV // Best.-Tab. europ. Coleopt. Tropau.—1932—1936.—104—110.—1610 S.
- Deuve T.* La nomenclature taxonomique du genera *Carabus* // Bibl. entomol. Venette.—1991.—4.—198 p.
- Hurka K.* Die Larven der mitteleuropaeischen *Carabus*- und *Procerus*-Arten // Rozpr. Ceskoslovenske Akad. ved.—1971.—81, N 8.—136 s.
- Ishikawa R.* A preliminary revision of the Carabogenici of the subtribe Carabina (Coleoptera, Carabidae) // Bull. Nat. Sci. Mus. Ser. A (Zool.).—1979.—5, N 2.—P. 95—114.
- Lapouge G.* Coleoptera Adephaga, Fam. Carabidae // Genera Insectorum.—1929.—192.—P. 44—60.
- Luff M. L.* Diagnostic characters of the eggs of some Carabidae (Coleoptera) // Entomol. Scand.—1981.—15.—P. 317—327.
- Makarov K.* Employment of the larval morphological features in the systematics of the genus *Carabus* (L.) Thoms. // Fortrage der XII SIESS.—Кiev, 1991.—P. 295—299.

Московский педагогический ун-т
(129278 Москва)
Туркменское о-во охраны природы
(740012 Ашхабад)

Получено 19.02.93