

МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР
Московский ордена Ленина
и ордена Трудового Красного Знамени
государственный педагогический институт
имени В.И.Ленина

ЭКОЛОГИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ
ПОЧВЕННЫХ И НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Межвузовский сборник научных трудов

Москва 1986

УДК 591.5: 595.762.12

К.В.Макаров,С.Л.Егоров

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РОДА *CARABUS* (L.) Thoms
(Coleoptera, Carabidae)

МПШ им. В.И.Ленина, ИПИ АН СССР

Семейство Carabidae одно из крупных семейств жесткокрылых, характеризуется большим разнообразием биологии, чем обусловлен чрезвычайно большой диапазон жизненных форм. И.Х.Шаровой (1981) была предложена иерархическая, эволюционно-экологическая система жизненных форм имаго и личинок, при построении которой учитывались и морфологические признаки и черты экологии. Изучение проводилось по сериям видов и родов из различных триб и подсемейств с использованием морфометрических критериев. Следствием этого явилось создание системы жизненных форм, состоящей из классов, подклассов и групп, многие из которых гетерогенны таксономически и экологически.

Одним из ярких примеров такого гетерогенного подразделения является группа "хищники, ходящие, эпигеобионты (крупные) типа *Carabus*", представленная видами, приспособленными к длительным пешим перемещениям в поисках малоподвижной добычи. В связи с этим они характеризуются длинными ходильными ногами с утолщенными бедрами, с лапкой, вооруженной снизу крепкими шипиками и опорными коготками. Глаза небольшие, усики и щупальца довольно длинные. Крылья, как правило, редуцированные, надкрылья часто с усложненной скульптурой (7).

Настоящая работа посвящена анализу жизненных форм внутри

группы "хищники, ходящие эпигеобионты (крупные)" и обсуждению дивергенции жизненных форм в пределах рода *Carabus*. Изучение низших категорий жизненных форм может иметь большое значение для выяснения экологических причин и условий образования жизненных форм.

При выделении низших категорий жизненных форм главное внимание уделялось морфометрическим признакам, характеризующим форму тела. В качестве таких признаков были выбраны 8 параметров (индексов): 1 = ДН/ШН; 2 = ШН/ШП; 3 = ДН/ШН; 4 = ШН/ВТ; 5 = ДГ+ДН+ДН/ШН; 6 = общая длина тела (мм); 7 = ДН/ШГ; 8 = ДГ/ШГ (рис.1).

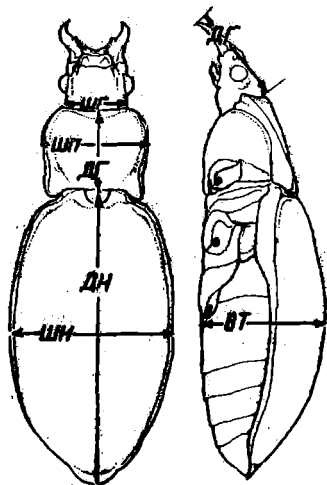


Рис.1. Схема промеров имаго

Условные обозначения: первая буква Д - длина; Ш - ширина; В - высота; вторая буква Г - голова; П - переднеспинка; Н - надкрылья; Т - тело.

Кроме того, использовались и два морфологических признака - скульптура и окраска покровов. Все измерения (кроме абсолютной длины) проводились по фотографиям, выполненными авторами. Всего было изучено более 400 экземпляров 149 видов рода *Carabus* и 45 видов других родов - представителей группы "хищники, ходящие, эпигеобионты (крупные)". Для обработки результатов использовались методы кластерного анализа. Вычисления проводились по алгоритму "ближнего соседа" (I) в основе которого лежит группировка видов в соответствии со степенью их морфологического сходства. Степень сходства оценивалась коэффициентом Маккара, для пользования которым было проведено ранжирование всех 10 параметров. Расчеты были

выполнены в ВЦ МЭТИ на комплексе "мера-100".

Пользуясь случаем, авторы выражают искреннюю благодарность д.б.н. О.М.Крыжановскому за консультации и помощь в работе с коллекциями ЗИНа АН СССР и проф. И. Шаровой за ценные замечания, высказанные в ходе работы.

В результате описанной математической процедуры была получена дендрограмма с 5 уровнями ветвления и выявлены значимые признаки для каждого уровня. В дальнейшем для упрощения работы все операции систематизации проводились с "центральными" видами - наиболее типичными представителями мономорфных групп видов, выделяемых на дендрограмме. Статистической обработкой начальных данных был "сконструирован" гипотетический морфологический тип, который в дальнейшем рассматривался как исходный в морфо-экологической радиации рода. Путем последовательного применения значимых признаков была получена иерархическая система, отражающая радиацию гипотетического морфотипа (рис.2). При этом параметры ряда видов (подродов *Carabus s.str.*, *Trachycarabus*, *Morphocarabus*, *Pachycarabus*, *Aptocarabus*), входящих в морфотип I, удовлетворяли требованиям "гипотетического" морфотипа. Вероятно, их следует считать наименее морфологически специализированными представителями рода. Как видно из схемы, радиация гипотетического морфотипа идет в основном по пути модификации общей формы тела и размеров, в то время как признаки, связанные с пищевой специализацией, имеют подчиненное значение. Наиболее вариабельными оказываются скульптура и окраска покровов, часто меняющиеся внутри морфотипов. Математическая обработка позволила выделить 18 морфотипов внутри рода *Carabus*. На рис.3 показаны диаграммы разброса наиболее информативных признаков для выделенных морфотипов. По форме тела, характеризующей в первую очередь, индексами I (рис. 3а) и 4 (рис. 3б), все исследованные виды *Carabus* разделены на три группы: уплощенные (морфотипы 6, 7; 8), умеренно-выпуклые (морфотипы I, 2, 3, 4, 5, 9) и выпуклые (морфотипы 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18). По величине тела выделены 3 группы: мелкие (до 20мм), средние (от 20 до 30 мм) и крупные (свыше 30 мм) - рис. 3в.

Особенности пищевой специализации наиболее полно отражались индексом 7 (рис. 3г) и в общих чертах соответствовали ранее предложенному разделению (II, I2, I3). Виды, питающиеся преимущественно слизнями и улитками и при этом выедающие их из раковин, характеризуются удлиненными усиками и ногами, узкой и вытянутой головой, длинными, выпрямленными мандибулами (рис. 4в) и суженной впереди переднеспинкой. Наиболее ярко эти признаки выражены у

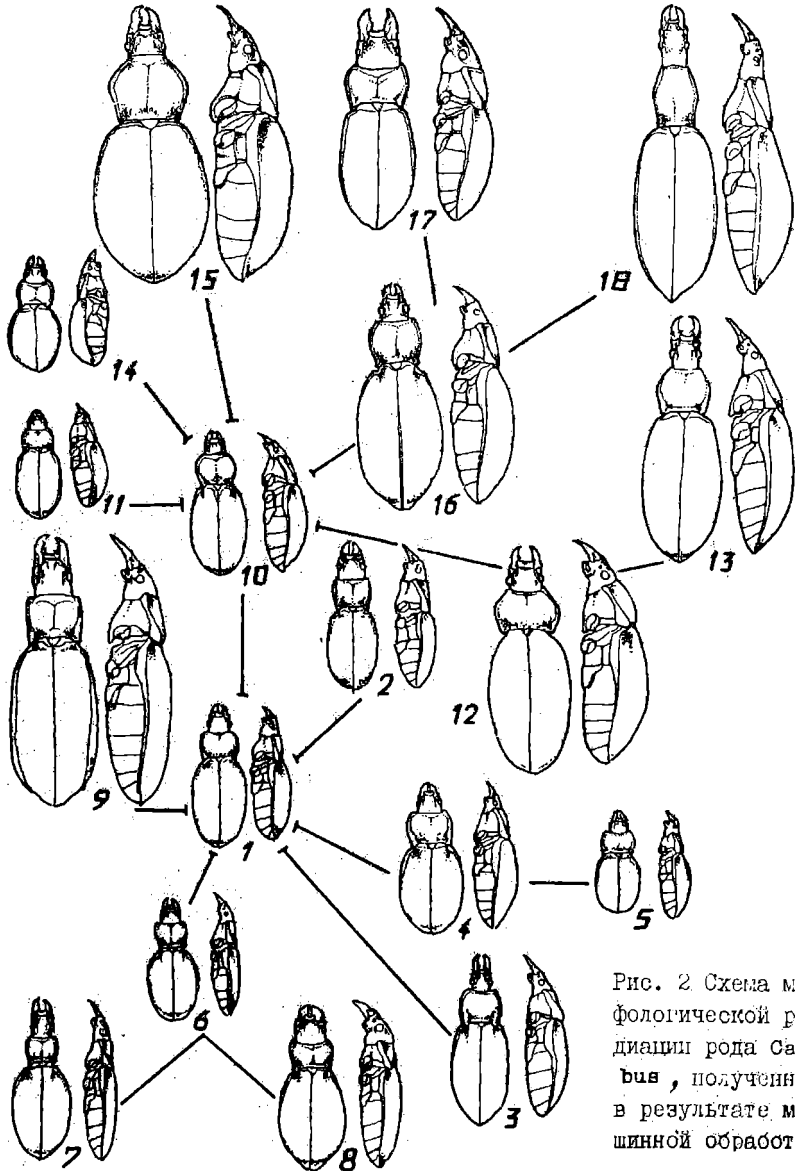


Рис. 2 Схема морфологической радиации рода *Sagarivus*, полученная в результате машинной обработки

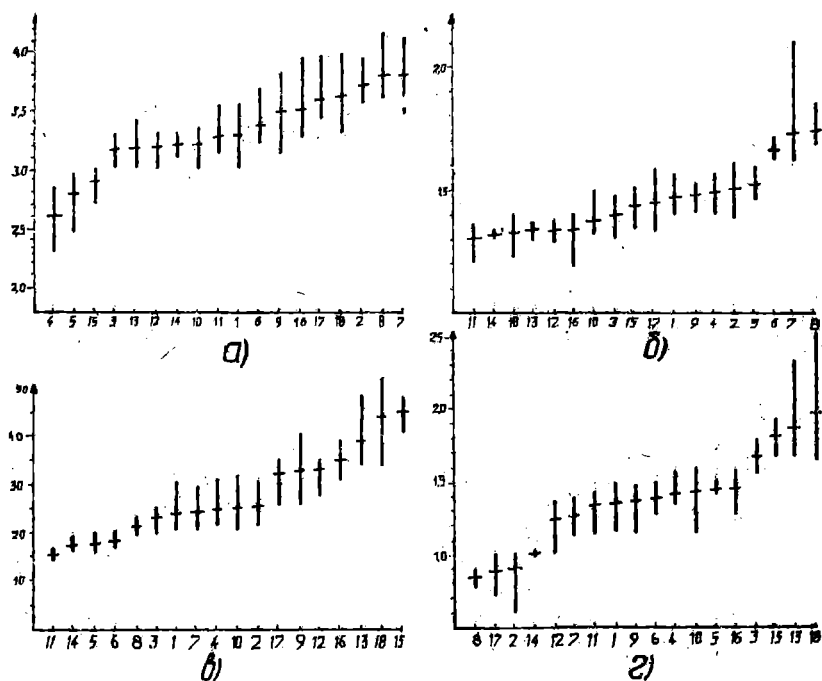


Рис.3. Диаграммы разброса некоторых морфологических показателей для выделенных морфотипов *Carabus* (по оси ординат - отложена абсолютная величина данного индекса, по оси абсцисс - номера морфотипов в порядке возрастания среднего значения индекса). а) индекс I (ДН/ДШ); б) индекс 4 (ШН/ВТ); в) индекс 6 (общая длина тела, мм); г) индекс 7 (ДЦ/ШГ). Условные обозначения см. на рис. I.

представителей трибы *Suchrini*, поэтому этот тип специализации известен под названием "пихризации" ("*Praetencarabi*" по Sturani, 1962).

Другое направление специализации - психризации - наблюдается у тех *Carabus*, которые извлекают моллюсков, разгрызая раковины. Оно представлено формами, обладающими сильно угловатой головой, массивными мандибулами со сглаженным моллярным зубцом (часто с дополнительными бугорками в дистальной части), приспособленными для разгрызания небольших, но прочных раковин (рис. 4а).

Большинство морфологически психризованных видов

(рис. 4б) либо является полифагами, либо у них может развиться пищевая специализация, связанная с доступностью определенных видов пищи или с направленным выбором пищевых объектов (9, 10).

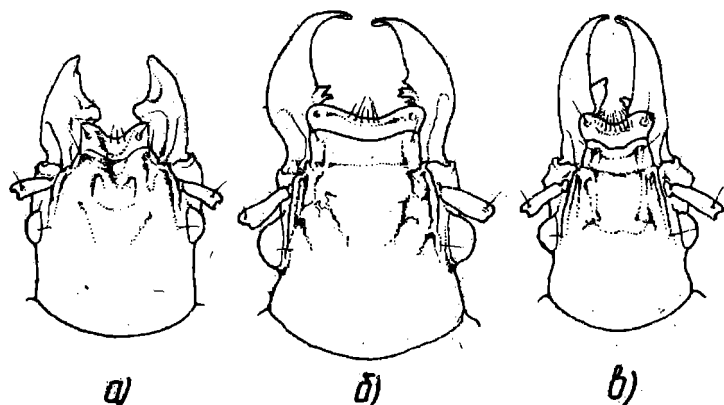


Рис.4. Форма головы и ротовых придатков у *Carabus*:

- а) пещенизованная форма — *C. (Cechenochilus) boeberi* Ac;
 б) морфологически не специализированная форма — *C. (Archicarabus) nemoralis* Müll.;
 в) пихризованная форма — *C. (Gonicarabus) tadjikistanus* Kryzn.

Уплощенные формы *Carabus* характеризуются высоким значением индекса 4 (более 1,6 — рис.3б) и небольшими размерами (не крупнее 30 мм). Все представители этой группы — обитатели горных лесов и субальпийско-альпийского пояса. Вероятно, уплощенная форма тела является результатом адаптации к движению в полостях рыхлой подстилки мертвопокровных лесов и в щебенчатой почве высокогорий. Морфотип 6 (подрода *Orinoscarabus*, *Microplectes*, *Kotribax*) представляет собой переходную группу, характеризующуюся мелкими размерами (до 20 мм) и не сильно уплощенным телом. Морфотипы 7 (подрода *Tribax*, *Detoplectes*, *Platyscarabus*, *Leptoplectes*) составляют более крупные и плоские формы, многие из которых обладают пихризованной головой. Небольшие, уплощенные, пещенизованные виды, обитающие преимущественно в субальпийско-альпийском поясе, составляют 8 морфотипов (подрода *Cechenotribax*, *Cechenochilus*, часть *Platyscarabus*: *C. (P.) irregularis*).

Умеренно выпуклые формы характеризуются большим разнообразием типов питания и передвижения, что отражается на их морфологии. Среди них выделяются морфологически неспециализированные обитатели лесов (преимущественно горных), питающиеся разнообразной пищей (морфотип 9 - подрода *Plectes*, *Chaetocarabus*, *Plesius*, часть *Apotomopterus*), два типа специализированных моллюскоядов: цихризоянные (морфотип 3 - подрода *Goniocarabus*, *Pseudocoptolabrus*, *Escoptolabrus*) и цехенизоянные (морфотип 2 - подрода *Calocschenus*, *Acathaicus*, *Cratocschenus*) и так называемые "абацетизованные" формы (I4). Последние, представленные на схеме морфотипами 4 и 5, состоят из видов, адаптированных к активному рытью почвы и характеризуются коренастым телом и мощной переднегрудью (индекс I = 2,7-2,9). Морфотипы 4 (подрода *Archicarabus*, *Acrocarabus*, *Semnocarabus*, *Tomocarabus*) и 5 (подрода *Hemicarabus*, *Semnocarabus* (часть), *Orbiocarabus* и др.) являются разными размерными группами. Вероятно, именно вследствие адаптации к рытью представители морфотипов 4 и 5 населяют самые разнообразные ландшафты: от тундры и равнинных лесов до горных степей.

Наибольшим разнообразием морфологии и экологии отличаются выпуклые формы, причем среди них наблюдается параллельное развитие некоторых специализаций. Наиболее примитивным из них является морфотип 10, включающий подрода *Archaeocarabus*, *Megodontus*, *Chryso-carabus* и др., и отличающийся от гипотетического только большей выпуклостью (индекс 4 менее I,40). Дальнейшая радиация этого морфотипа связана с уменьшением размера (морфотипы II, I4), увеличением размера при сохранении пропорций (морфотипы I2, I3), изменением пропорций (укорочение переднеспинки) с дальнейшей пищевой специализацией (морфотипы I6, I7, I8) и с развитием т.н. "процериации" (морфотип I5).

Морфотип 10 представлен разнообразными видами, среди которых выделяется группа степных и полупустынных (подрода *Pachystus*, *Cyclocarabus*, *Axinocarabus*), характеризующихся низким значением индекса 4 (менее I,3) и черными покровами со слаженной скульптурой. Мелкие, выпуклые виды (преимущественно представители подрода *Dioscarabus*), морфологические неспециализированные по типу питания, объединены в морфотип II. Морфотип I2 (подрода *Lamprostus*, *Lipaster*) - обитатели преимущественно субальпийско-альпийского пояса, характеризующиеся выпуклым, вальковатым телом (индекс 4 до I,35), покровами с нежной скульптурой и часто с более или менее сильным металлическим блеском. Крупные, сильно цихризоя-

важные виды с неизменными пропорциями включены в морфотип 13 (подроды *Macrothorax*, *Coptolabrus*, *Acoptolabrus*). Морфотип 14 (подроды *Cratocarabus*, *Alipaster*) - мелкие виды с выпуклыми надкрыльями и более или менее сильно утолщенной головой, обитатели в высокогорьях. Изменение пропорций и увеличение размеров приводит к формированию морфотипа 16, объединяющего виды, обитатели в горах, часто питающиеся моллюсками, но не обладающие выраженными признаками цихризации или цехенизации (подроды *Megodontus* (частью), *Apotomopterus* (частью), *Chrysocarabus*, *Macrogenus*). Их дальнейшая специализация к питанию моллюсками приводит к формированию сильно цихризованных (морфотип 18 - преимущественно подрод *Demaeter* и некоторые *Coptolabrus*, *Acoptolabrus*) и сильно цехенизованных (морфотип 17 - подроды *Eurachus*, *Cratoccephalus*, *Cathalicus*, *Hadrocarabus*: *C. riffensis*, *Pentophyrtus*) форм. При этом наблюдается и биотопическая дифференциация: цихризованные формы населяют низинные и горные леса Юго-Восточной Азии, а цехенизованные обитают преимущественно в степи и аридных редколесных гор Средней и Центральной Азии.

Процеризованные формы (12) представлены на нашей схеме исключительно видами подрода *Procerus* (морфотип 15) и характеризуются размерами более 40 мм. (рис. 3в), массивной переднеспинкой (индекс I менее 3,0) и слабо цихризованной головой (рис. 3а, в). Традиционно объединяемые в группу процеризованных форм представители подродов *Macrogenus*, *Apotomopterus* и *Procerustes* по названию относятся к другим морфотипам (12 и 16).

Таким образом, морфологическая радиация рода может быть представлена системой иерархических подразделений, где каждому уровню иерархически соответствуют определенные ведущие критерии. В отличие от классов, подклассов и групп жизненных форм, названия которых И.Х. Шаровой подчеркивают особенности биологии и экологии, новые морфотипы обозначены на основании ведущих морфологических критериев: форма тела, размеры и т. д. В соответствии с этим название каждого морфотипа будет выглядеть как комбинация характеристик, расположенных в порядке уменьшения их значимости (например - выпуклые, крупные, цихризованные).

Отдельные морфологические характеристики входят в состав диагнозов нескольких морфотипов, поэтому разнообразие комбинаций основных характеристик морфотипов может быть представлено в виде матрицы (табл.). Являясь следствием иерархической системы морфотипов, матрица лишь наглядно показывает совокупность комбинаций признаков, характеризующих морфотипы. При этом не все разновидности

Таблица

Морфологические типы рода *Carabus*, представленные в виде матрицы (цифры в скобках - номера морфотипов)

	Уплощенные	Умеренно-выпуклые	Выпуклые
Крупные	—	—	цихризов. (13, 15, 18)
	неспециализиров. (7)	неспециализир. (9)	неспециализир. (16, 12)
	—	—	цехенизов. (17)
Средние	—	цихризов. (2)	—
	неспециализир. (7)	неспециализир. (1, 4)	неспециализир. (16, 12)
	цехенизов. (8)	цехенизов (3)	—
Мелкие	—	—	—
	неспециализир. (6)	неспециализир. (5)	неспециализир. (11)
	—	—	цехенизов. (14)

сочетания, предусмотренные матрицей, существуют как реальные морфотипы в пределах рода *Carabus*.

Характер используемых признаков позволяет трактовать построенную матрицу как набор потенциально возможных морфотипов в пределах жизненной формы: "хищники, ходящие, эпигеобионты (крупные)" и использовать ее для демонстрации набора морфотипов, реализуемых представителями других таксонов, входящих в эту группу жизненных форм. В этом случае матрицу целесообразно представить в виде трехмерной решетки, а набор морфотипов, используемых данным таксоном - в виде сложной трехмерной фигуры (рис.5). Полученные результаты хорошо согласуются с наблюдаемой картиной замещения одного таксона другим в пределах той же жизненной формы в различных зонах. Виды родов трибы *Carabini*, чьи наборы морфотипов

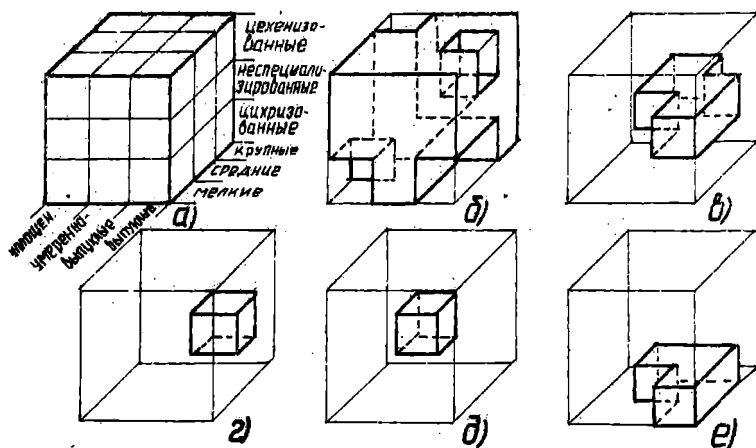


Рис. 5 Схема реализации морфотипов отдельными таксонами в пределах группы жизненных форм "хищники, ходящие, энтеобониты крупные". а) схема построения трехъярусной матрицы; б) род *Carabus*; в) род *Calosoma*, *Callisthenes*; г) род *Ceroglossus*; д) род *Pamborus*; е) триба *Sychrini*.

целиком перекрываются, разобщены географически, а виды трибы *Sychrini* представленные морфотипами, отличными от таковых у *Carabini*, заселяют совместно с видами *Carabini* леса Голарктики. Однако в отдельных случаях возможно совместное обитание видов одного морфотипа, если они размежеваны поведенчески и физиологически.

Виды других родов надтрибы *Carabitae*, представляющие группу жизненных форм "хищники, ходящие, энтеобониты (крупные)" в различных зоогеографических областях, вписываются в основную схему морфологической радиации рода *Carabus*. Например, азиатский *Pamborus* может быть помещен в морфотип 4, чилийско-патагонский *Ceroglossus* - в морфотип 10 (рис. 6 а, в), афротропический *Orinodromus* - в морфотип 12 (рис. 6 в, г). Представители таксономически более далекой группы - трибы *Sychrini*, как уже говорилось, образуют собственные морфотипы (рис. 5 е), хотя порой сходство занимаемых экологических ниш приводит к развитию отдельных сходных морфологических черт или даже к габиитуальной сходности. Таково, например, развитие сходной скульптуры у наиболее крупных *Sychrus* и цикризоданнных *Carabus* (рис. 7 в, г); габи-

туальное сходство *C. (Pletyscarabus) cychroides* Baud.
и *Cychrus italicus* (рис. 7 а,б).

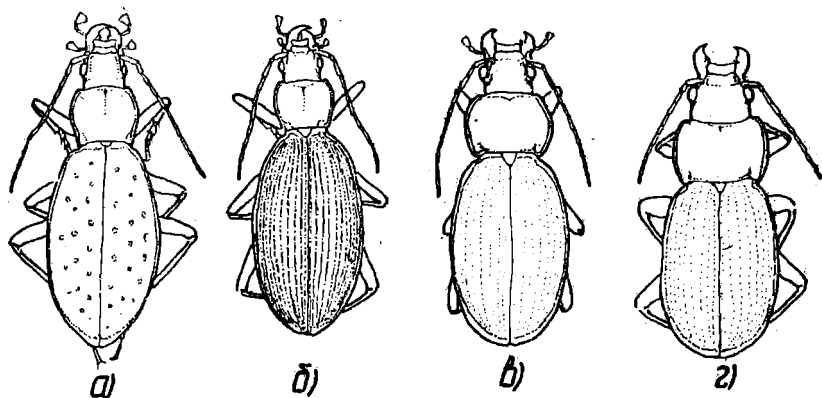


Рис. 6. Примеры развития сходной морфологии в различных родах трибы Carabini: а) *Carabus (Chrysocarabus) rutilans* Dej.; б) *Ceroglossus darwini* Hope; в) *Carabu. (Lamprostus) callyi* F.-W.; г) *Calosoma (Orinodromus) arrowi* Breun.

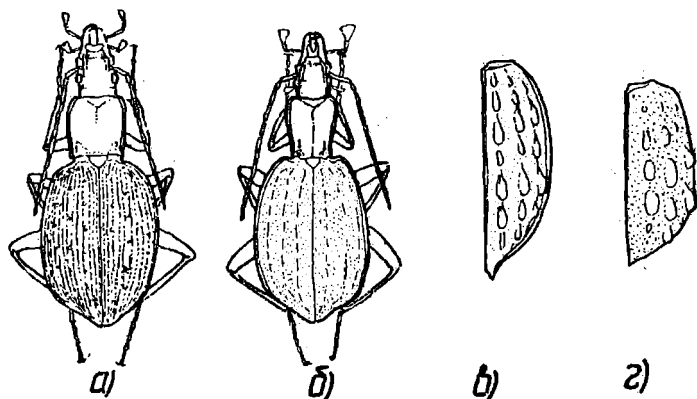


Рис. 7. Примеры развития сходной морфологии в трибах Carabini и Cychrini: а) *C. (Pletyscarabus) cychroides* Baudi; б) *Cychrus (s.str) italicus* Bon; в) *Carabus (Coptolabrus) ignimitella* H.Bat; г) *Cychrus tuberculatus* Harris.

Другие представители этой группы жизненных форм (некоторые виды триб Pterostichini, Panagaeini, Heliopini, Anthiini и др.), отражая морфологические особенности своих таксонов и черты адаптации к биотопам, не реализуемым видами Carabus (пустыни и др.), образуют своеобразные варианты морфотипов. Совпадая по основным параметрам (индексы 1, 3, 4, 6) с отдельными морфотипами Carabus (например, Nurus - с 1, Eudromus, Eucamptognathus, Grichosternus, Paraparus, Tefflus - с 4, Anthiini - с 10), они отличаются с одной стороны по второстепенным морфологическим характеристикам (индексы 2, 5, 7, особенности окраски и скульптуры), а с другой стороны - по принципиально важным, но малозаметным морфологическим структурам (строение передних ног, груди, гениталий и др.). Индекс 7, хорошо характеризующий особенности пищевой специализации в трибах Carabini и Sychrini, применительно к остальным трибам имеет иное значение.

Такое конвергентно возникающее сходство основных параметров позволяет считать представленную на табл. совокупность (учитывающую в основном эти параметры) как набор элементарных жизненных форм в пределах группы "хищники, ходячие, эпигеобионты (крупные)". Все выделенные морфотипы, таким образом, будут иметь более частный характер, т.е. отражать морфологическую радиацию таксонов сравнительно небольшого ранга.

Сооставление количества видов и морфотипов в основных ландшафтах (рис. 8) показывает, что максимальное богатство и разнообразие форм наблюдается в зоне горных лесов, что подтверждает мнение ряда авторов (3) о том, что именно эта зона является центром возникновения и ранней радиации рода. Дальнейшая радиация связана с дифференциацией экологических ниш в лесных биотопах и освоением открытых пространств. Адаптация к обитанию в открытых засушливых пространствах (степях и т.д.) в роде Carabus шла двумя способами: путем развития эфемероидных жизненных циклов, не сказывающегося на морфологии, и путем ухода от неблагоприятных условий в почву (закапыванием). Для всех видов такой стратегии характерна выпуклая форма тела (индекс 4 менее 1,3), черная окраска, сглаживание скульптуры, ночной образ жизни. Интересно, что рядом сходных черт морфологии (сглаженные покровы, сильно выпуклое тело, короткие ноги) обладают виды, освоившие иные открытые пространства (субальпийские и альпийские луга, тундра и т.д.). Вероятно, это вызвано некоторыми сходными особенностями условий в субальпийско-альпийской зоне и открытых аридных биотопах - резкие перепады температур, относительно короткий период, пригодный

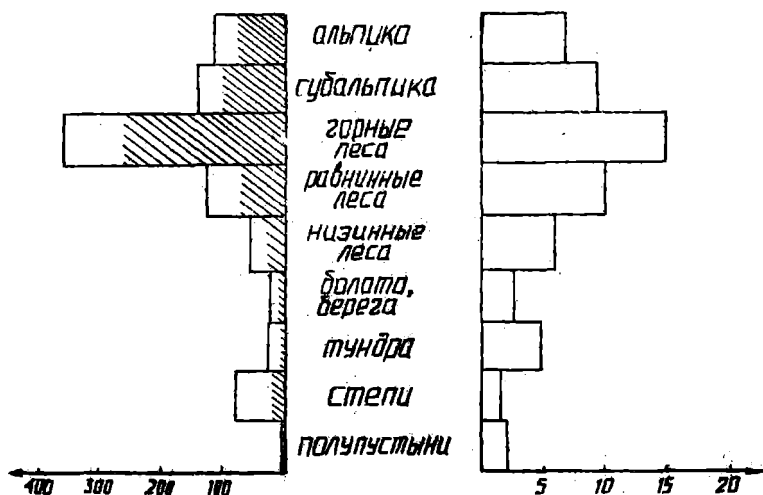


Рис.8. Гистограмма соотношения количества видов (слева) и разнообразия морфотипов (справа) рода *Carabus* в различных ландшафтах (по оси абсцисс отложено соответственно количество видов (приближенная оценка по литературным данным) – налево и число морфотипов – направо). Заштрихованные участки показывают количество видов группы *Carabi longimandibulari* в различных зонах

для жизни и развития особей, повышенное количество лучистой радиации и др. Этот вывод подтверждается и характером распространения близкого рода *Callisthenes*: его виды обитают либо только в аридных ландшафтах, либо только в субальпийско-альпийской зоне, либо и там и там одновременно, но никогда не встречаются в лесах.

Изучение морфотипов и элементарных жизненных форм в пределах рода *Carabus* позволяет судить и о возможных путях возникновения его экологической дивергенции. Часто в пределах рода выделяют две группы подродов – короткочелюстных (*Carabi brevimandibulari*) и длинночелюстных (*Carabi longimandibulari*) – имеющих, вероятно, филогенетическую природу (2). На схеме радиации морфотипов (рис.2) хорошо заметны два центра морфологической радиации – морфотип I (представленный преимущественно короткочелюстными *Carabus*) и морфотип IO (в основном состоящий из представителей длинночелюстных). Характерно, что длинночелюстные входят в состав 15-

морфотипов, а короткочелюстные — только 6, причем морфологическая радиация последних в большинстве ограничена пределами умеренно-выпуклых элементарных жизненных форм. Интересно, что оба центра морфологической радиации представлены видами, преимущественно обитающими в лесах. Вероятно, обе группы следует оценить как различные филогенетические ветви рода, независимо радиировавшие. При этом возникали отдельные параллельные морфологические адаптации, отражающие сходство занимаемых ярусов и типов передвижения. В отличие от короткочелюстных, являющихся полифагами, длинночелюстные *Carabus* способны питаться брехоногием моллюсками благодаря биохимическим особенностям пищеварительной жидкости, растворяющей защитную слизь моллюсков (4). Причем в зависимости от доступных видов моллюсков развивались (параллельно в разных под родах) различные морфологические адаптации к типу питания — цихризация и цехенизация. Степи, аридные редколесья и субальпийско-альпийскую зону, населенные мелкими моллюсками с толстой раковиной и маленьким устьем освоили цехенизованные формы, а равнинные и горные влажные леса, где встречаются крупные моллюски с тонкой раковиной и большим устьем — цихризованные. Представители обеих групп встречаются в широком диапазоне ландшафтов (степи, субальпика, и альпика, тундра и др.), хотя длинночелюстные виды населяют преимущественно горные участки и мало представлены в степях, тундрах и т.д., где большую часть представителей рода составляют короткочелюстные *Carabus*. Различия в морфологии, а также особенности распределения и экологии позволяют считать данные группы отдельными филогенетическими линиями, причем длинночелюстных — более древними и специализированными.

Обобщая вышесказанное, можно заключить следующее:

1. Впервые математическими методами выделены элементарные жизненные формы и морфотипы в пределах рода *Carabus*.
2. Разнообразие биологии видов рода *Carabus* отражено в их морфологии. Выделенные в пределах рода 18 морфотипов отражают свою морфо-экологическую радиацию. Освоение сходных местообитаний приводит к формированию сходных морфо-экологических типов. Как правило, виды, относящиеся к одному морфотипу, разобщены географически.
3. Параллелизм в морфо-экологической радиации групп короткочелюстных и длинночелюстных *Carabus* подтверждает их самостоятельность как различных филогенетических ветвей.
4. На основании сравнительного изучения морфологии видов рода *Carabus* и других родов выделены элементарные жизненные формы в

пределах группы "живники, ходящие эпигнеобионты". Как и более крупные подразделения, элементарные жизненные формы могут возникать конвергентно и параллельно.

Л и т е р а т у р а

1. Джонсон, 1961 - цит. по: сб. Проблемы искусственного интеллекта. - М., 1978
2. Крыжановский О.Л. Жуки-жужелицы рода *Carabus* Средней Азии. Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, - М.-Л., 1953, №52.
3. Крыжановский О.Л. Жуки подотряда Aderphaga сем. Rhysodidae, Trachypachidae, Carabidae (вводная часть, обзор фауны, СССР). Нов.сер. Фауна СССР. Местнокрылые. Т.1, вып. 2.-Л., 1983.
4. Старк В.Н. Примененне хищных насекомых как обоснование к применению их для борьбы с вредителями сельского хозяйства. - Сб. трудов ВИЭР, I, с. 121-125.
5. Стипрайс М.А. Выращивание жужелиц рода *Carabus* - В кн.: Фауна Латвийской ССР. - Рига, 1961, вып. III, с.147-162
6. Стипрайс М.А. Выращивание шести видов жужелиц рода *Carabus* - В кн.: Фауна Латвийской ССР. - Рига, 1964, вып. IV, с.97-108.
7. Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) - М., 1981, 360 с.
8. Brauning S. von. Monographie der Gattung *Carabus*. - Bestimmung - Tab. d. europ. Coleopteren, Troppau, 1932, H.104, S. 1-238; 1932, H.105, S.239-496; 1933, H.106, S.499-794; 1933, H.107, S.795-912; 1934, H.108, S.913-1112; H.109, S.1114-1360; 1937, H.100, S.1361-1610, 41 Taf.
9. Hengeveld R. Polyphagy, oligophagy and food specialisation in ground beetles (Coleoptera, Carabidae). - Neth. J. Zool., 1980a, vol. 30, №4, s. 564-584.
10. Hengeveld R. Food specialisation in ground beetles: an ecological or phylogenical process? (Coleoptera, Carabidae). - Neth. J. Zool., 1980b, vol.30, n4, s. 385-594
11. Krumbiegel I. Morphologische Untersuchungen über Rassenbildung. Zool. Jb. Syst., 1936, n 68, s. 105-174.
12. Krumbiegel I., Die Rudimentation. - Stuttgart, 1960.
13. Sturani M. Osservazione a ricerche biologiche sul genere *Carabus* Linnaeus (sensu lato) (Coleoptera, Carabidae). - Mem. Soc. ent. ital., Genova, 41 : p. 85-202, 1962.