

УДК 595.762(479)

© 1992 г.

К. В. Макаров

ЛИЧИНКИ ЖУЖЕЛИЦ РОДА *CARABUS* L. (COLEOPTERA, CARABIDAE) ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН.

I. МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДРОДОВ

[K. V. MAKAROV. LARVAE OF THE CARABIDS OF THE GENUS *CARABUS* L. (COLEOPTERA, CARABIDAE) OF THE FAUNA OF RUSSIA AND NEIGHBOURING COUNTRIES. I. MORPHOLOGY OF LARVAE. A KEY TO THE SUBGENERA]

Личинки рода *Carabus* наиболее хорошо изучены среди личинок жужелиц. Еще в первой половине XIX в. появились работы, посвященные изучению их морфологии (Brulle, 1835, и др.). Последующие исследования касались в основном морфологии и экологии отдельных видов и лишь в 1905 г. появляется первая сводка по личинкам этого рода (Larouge, 1905). Позднее был опубликован ряд региональных сводок по личинкам *Carabidae* и в том числе — рода *Carabus* (Bengtsson, 1927; Larsson, 1941; Шарова, 1958, 1964; Sturani, 1962; Hürka, 1971; Михайлов, 1978). Единственной попыткой использования личиночных признаков для построения системы рода была работа Лапужа (Larouge, 1929), основанная на изучении личинок 55 видов. Недавно опубликованная определительная таблица личинок европейских *Carabus* (Arndt, 1985) включает 53 вида.

Из обитающих на территории бывшего СССР 272 видов рода (О. Л. Крыжановский, личное сообщение) сведения о личинках имелись лишь для 54 видов. Проведенная нами работа позволила выявить и идентифицировать личинок еще 108 видов.

В ходе накопления сведений о личинках этого рода процесс определения с использованием небольшого числа традиционных морфологических признаков все более усложняется. Это вызывает, с одной стороны, необходимость применения для определения новых признаков, а с другой — составление определительной таблицы подродов личинок рода *Carabus*.

В работе были использованы материалы по личинкам *Carabus* из коллекций кафедры зоологии Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина, Зоологического института РАН и Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова РАН, а также сборы С. К. Алексеева, И. А. Белоусова, В. Г. Грачева, В. М. Душенкова, А. С. Замотайлова, Т. К. Имехеновой, И. И. Кабака, В. Е. Карповой, А. Г. Ковалева, А. Н. Ковригина, В. А. Михайлова, В. Г. Мордковича, В. Г. Шиленкова и В. В. Янушева.

Автор искренне благодарен И. Х. Шаровой и О. Л. Крыжановскому за ценные советы, а также всем лицам, предоставившим свой материал для обработки.

В систематике личинок рода ранее использовались главным образом макроморфологические признаки (рис. 1). После разработки канадскими энтомологами (Goulet, 1977; Bousquet, Goulet, 1984) методики исследования тонкой морфологии личинок *Carabidae* (хетотаксия, микроскульптура) стало возможным значительное увеличение количества используемых признаков. Однако хетом личинок *Carabus* настолько отличается от типичного для семейства в целом, что чисто топологические критерии, использованные канадскими авторами, не позволяют провести надежную идентификацию хет. Изучение хетома личинок *Carabus* осложнено в силу значительной склеротизации покровов, связанной с ней редукцией ряда хет (=трихоидных сенсилл), а также с наличием многочисленных вторичных сенсилл и опорных структур — шипов и щетинок на вентральных склеритах и конечностях. Для исследования тонкой морфологии ряд личинок рода *Carabus* был заключен в раствор глицерина по стандартной методике (Goulet, 1977). На основании их изучения нами были разработаны критерии выделения первичных и вторичных сенсилл и установлены топологические закономерности расположения различных сенсилл в зависимости от мест прикрепления к кутикуле мышц и эндоскелета.

Первичные сенсиллы, онтогенетически наиболее ранние (Bousquet, Goulet, 1984), вероятно, являются необходимым минимумом чувствительных структур личинки и представлены многонейронными трихоидными, базиконическими, колоколовидными и плакоидными образованиями. Вторичные сенсиллы, как правило, возникают позднее в ходе онтогенеза и являются преимущественно специализированными одно- или двухнейронными структурами. В связи с этим первичные сенсиллы любого типа отличаются от вторичных формой и размерами кутикулярного канала (рис. 2, а, б). Даже в тех случаях, когда вторичные сенсиллы достигают значительных размеров (например, опорные шипы), они сохраняют специфическую форму порового канала (рис. 2, в). Кроме этого, вторичные сенсиллы характеризуются нерегулярным, большей частью несимметричным расположением на склерите.

Хетом головы. Голова личинок состоит из трех склеритов, разделенных тремя швами — фронтальным, эпикраниальным (=задний корональный) и медиогулярным, которые являются линиями расхождения склеритов при линьке (Du Porte, 1960; Hinton, 1963) и большей частью не совпадают с истинными швами, возникшими в результате слияния головных сегментов. Истинными швами могут считаться короткие проксимальные ветви фронтального шва — передний и задний фронтальные швы, остатки горловых (гулярных), зазатылочного, гипостомального и защечного (плевростомального) швов (рис. 1, б, в). Во всех остальных случаях границы между головными сегментами могут быть проведены лишь на основании дополнительных маркеров и часто весьма условны (рис. 3).

Хетом головной капсулы в общих чертах отражает ее сегментарный состав с учетом специфики группы (рис. 3). Так, увеличение площади прикрепления мандибулярных мышц вызывает редукцию сенсилл $PA_{4,5,6,b}$, а укорочение проксимального отдела височных склеритов приводит к полной или частичной редукции $PA_{10,c}$. Хетом лобного склерита сравнительно менее изменен, сильно редуцированы лишь сенсиллы $FR_{1,a}$, расположенные в области передней тенноториальной ямки [место прикрепления претенториума, образующего здесь передний (=дорсальный) мандибулярный мышцелок]. Из остальных первичных сенсилл чаще других редуцируются $FR_{c,f}$. $FR_{10,11}$ представлены небольшими шипиками, целиком погруженными в кутикулу. Умножение щетинок головы у личинок *Carabus* наблюдается лишь в виде исключения.

Хетом головных придатков отличается от генерализованного типа (Bousquet, Goulet, 1984) наличием дополнительных щетинок на втором членике антенн,

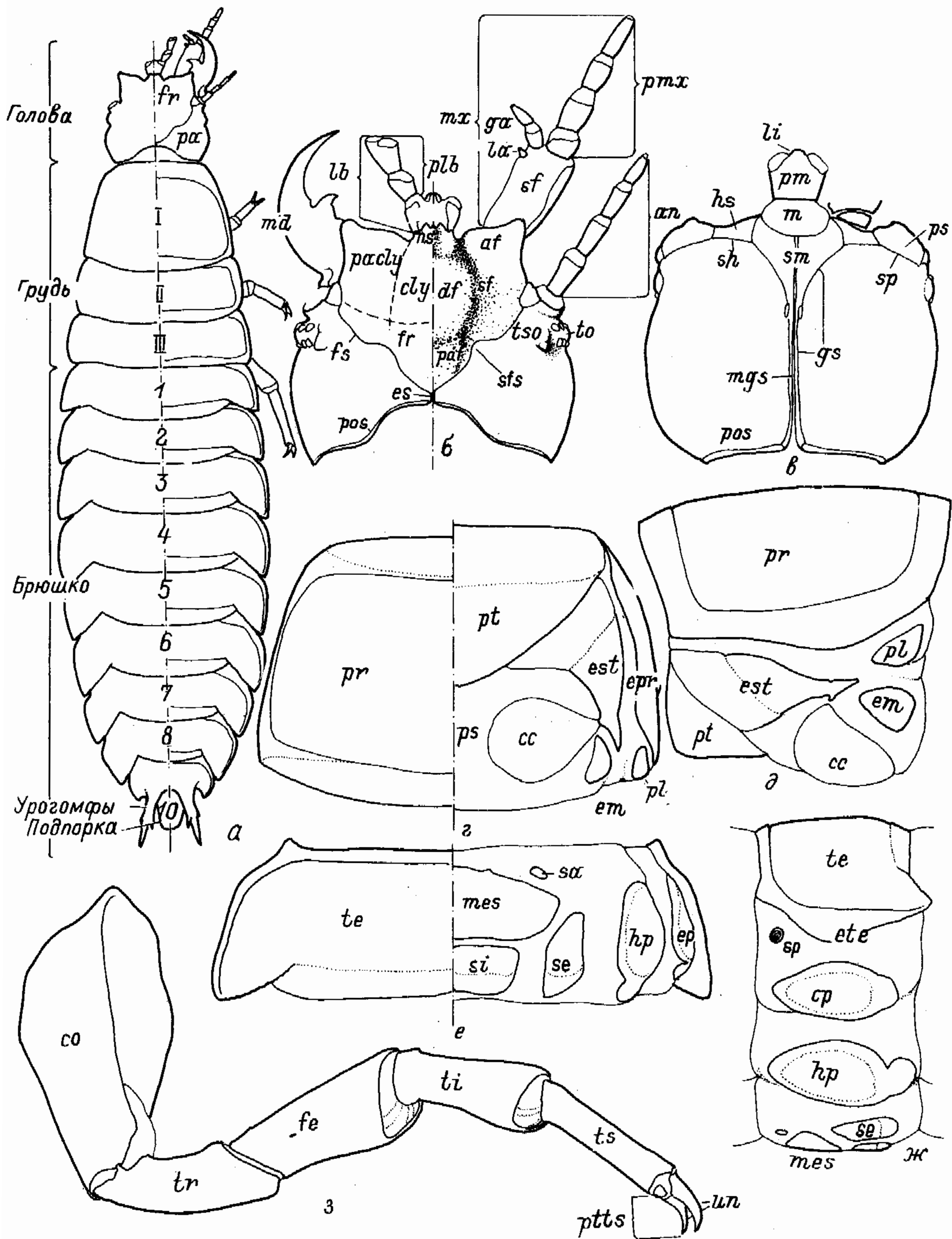


Рис. 1. *Carabus* L. Схема строения личинки.

a — общий вид, сверху; *б* — голова, сверху, левые антенна, максилла и правые мандибула, губной щупик не показаны; *в* — голова, снизу, придатки, кроме прементума, не показаны; *г* — переднегрудь, слева — сверху, справа — снизу; *д* — переднегрудь, сбоку; *е* — сегмент брюшка, слева — сверху, справа — снизу; *ж* — сегмент брюшка, сбоку; *з* — нога. *af* — лопасти параклипеуса, *an* — антенна, *ca* — антеннальная ямка,

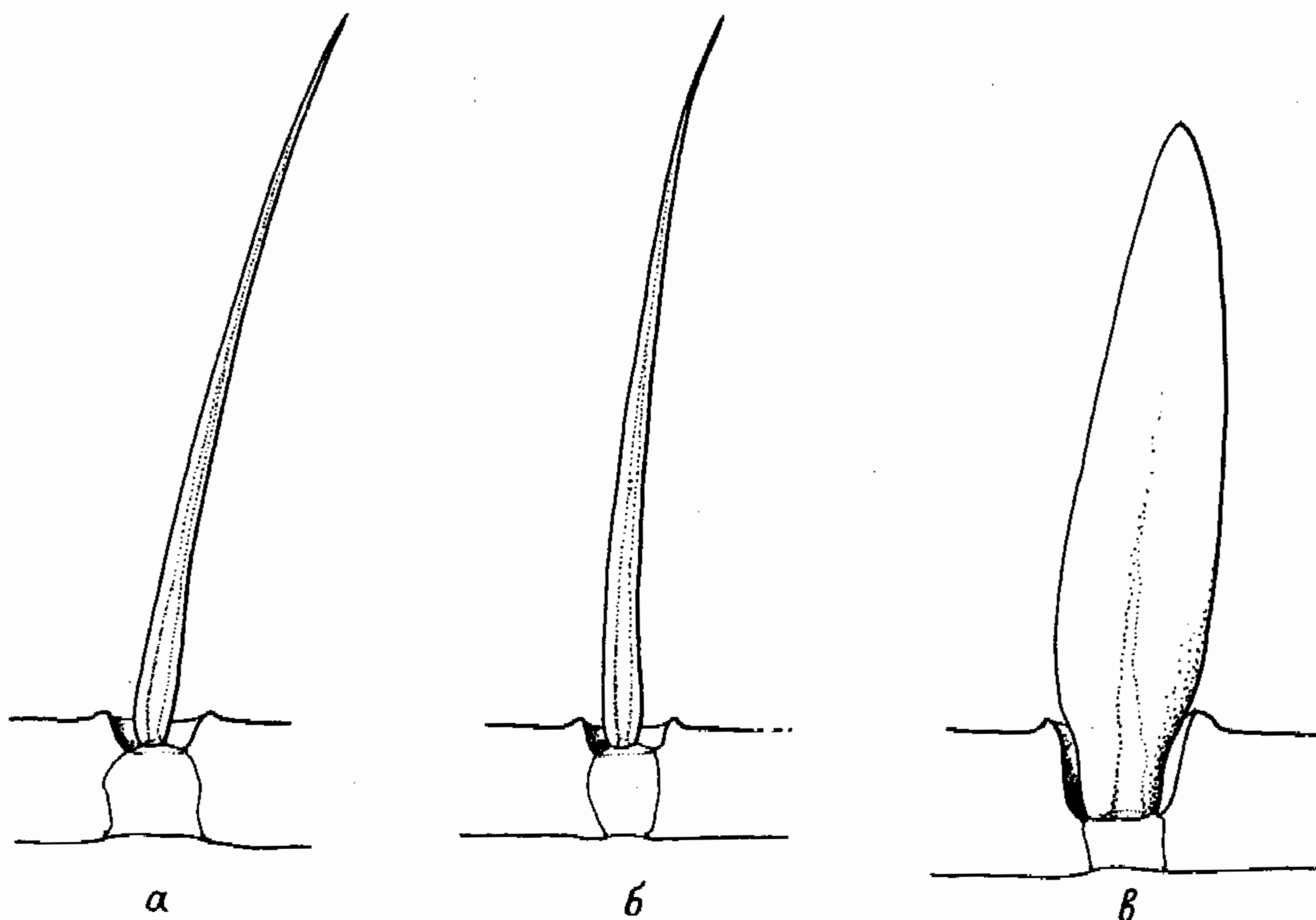


Рис. 2. *Carabus* L. Сенсиллы личинок.

a — первичная трихоидная сенсилла, *б* — вторичная трихоидная сенсилла, *в* — опорный шипик (вторичная модифицированная трихоидная сенсилла).

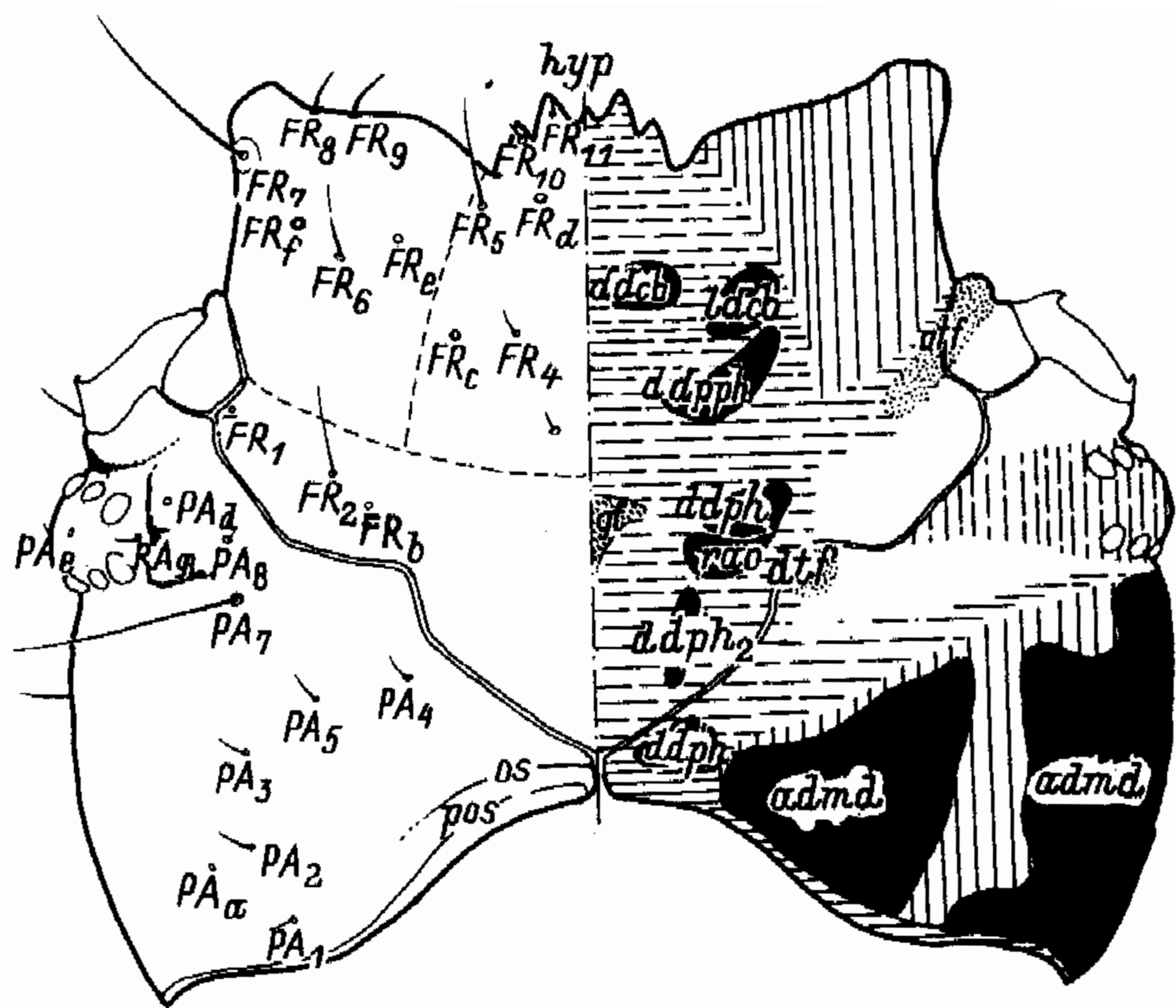
первом и третьем членике максиллярных щупиков, первом членике галей и губных щупиков, редукцией хет $MX_{4, 9, 11, 12}$ и видоизменением крупных вершинных сенсилл антенн, щупиков, галей (рис. 4). Характерно сильное развитие групп хет gLA , gMX , причем последние имеют характерную, так называемую расщепленно-суковидную форму (рис. 4, *n*).

Хетом грудных сегментов. Хетом вентральных склеритов в общих чертах соответствует генерализованному типу; на эпистернитах, эпимеритах и эпиплевритах часто имеются вторичные трихоидные или булавовидные сенсиллы — хеты (рис. 5, *б*). Напротив, первичные хеты тергитов в значительной мере редуцированы. Их минимальный набор — $PT_{2, 6, 9, 11, 12, a}$; $ME_{3, 4, 5, 6, 7, 9, 11, 12, 13, a}$; максимальный — $PT_{1, 2, 3, 6, 8, 9, 11, 12, 13, 14, a, b, i}$; $ME_{1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14, a, b, g}$ (рис. 5, *а*). Почти всегда развиты многочисленные вторичные сенсиллы.

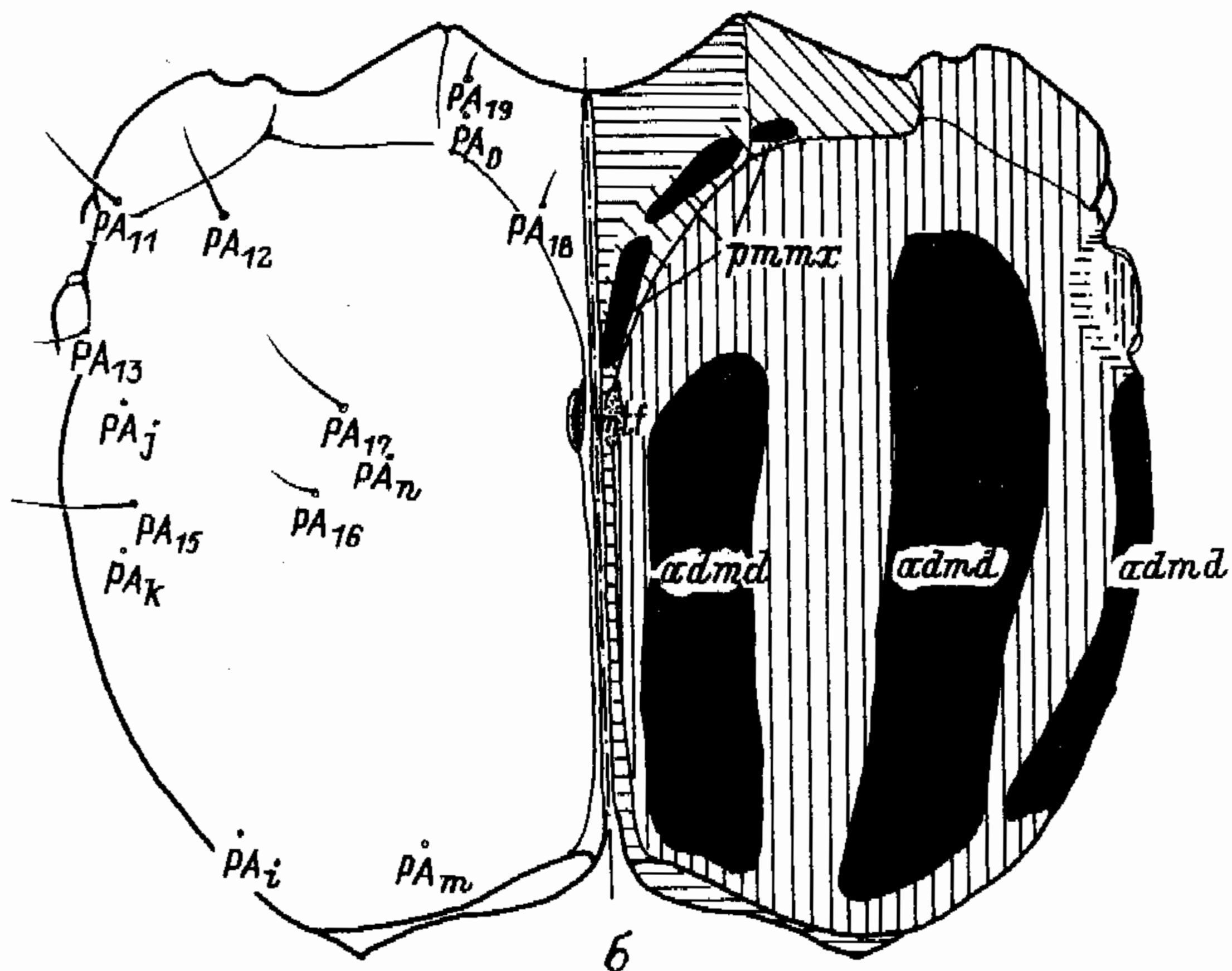
На ноге редуцирована лишь сенсилла TI_a . Характерной чертой личинок *Carabus* является хорошо развитая предлапка, состоящая из коготков и непарного склерита, несущего хеты $TA_{1, 2}$. Как правило, на передней поверхности тазика и на нижних поверхностях вертлуга, бедра, голени и лапки развиты многочисленные дополнительные опорные шипы (рис. 6), причем число шипов на задних лапках всегда больше, чем на передних и средних.

Хетом брюшка значительно отличается от генерализованного типа. Тергиты обладают значительно уменьшенным набором первичных сенсилл (минимальный — $TE_{1, 2, 3, 7, 10, 11}$; максимальный — $TE_{1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11}$), причем

cc — место прикрепления тазика, *cly* — клипеус, *co* — тазик, *df* — диск лба, *em* — эпимерит, *ep* — эпиплеврит, *epr* — эпиплевры переднеспинки, *es* — эпикраниальный шов, *est* — эпистернит, *ete* — эпиплевры тергита, *fe* — бедро, *fr* — лоб, *fs* — лобный шов, *ga* — галей, *gs* — горловой (гулярный) шов, *hs* — гипостом, *la* — лациния, *lb* — нижняя губа, *li* — язычок (лигула), *m* — подбородок, *md* — мандибула, *mes* — стернит, *mgs* — медиогулярный шов, *mx* — максилла, *ns* — назале, *pa* — височный склерит, *raf* — базальная часть лба, *pacly* — параклипеус, *pl* — плеврит, *plb* — нижнегубные щупики, *pm* — прементум, *pmx* — максиллярный щупик, *pos* — зазатылочный шов, *pr* — переднеспинка, *ps* — стернит переднегруди, *prts* — предлапка, *sa* — престернит, *se* — внешний постстернит, *sf* — лобные бороздки, *sfs* — синус лобного шва, *sh* — гипостомальный шов, *si* — внутренний постстернит, *sm* — подподбородок, *sp* — плевростомальный шов, *st* — стипес, *te* — тергит, *to* — глазной бугорок, *tr* — вертлуг, *ts* — лапка, *tso* — надглазничный бугорок, *un* — коготки.



a



b

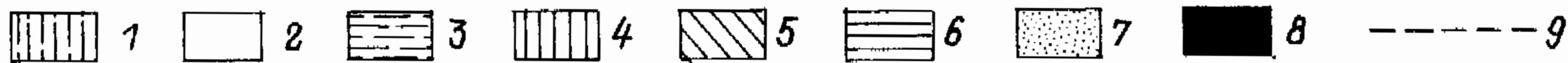


Рис. 3. *Carabus* L. Схема строения головы личинки.

a — сверху; б — сбоку. Слева на рисунках показаны первичные сенсиллы (номенклатура по Bousquet, Goulet, 1984), справа — сегментарные зоны, места прикрепления мышц и тенториума (интерпретация сегментарных зон и названий мышц приведены по работам: Bitsch, 1966; Das, 1937). *abmd* — разгибатель мандибулы, *admd* — сгибатель мандибулы, *atf* — передняя тенториальная ямка, *ddcb* — верхний расширитель цибариума, *ddph_{1, 2, 3}* — 1, 2 и 3-й верхние расширители глотки, *ddpph* — верхний расширитель предглотки, *dtf* — верхняя тенториальная ямка, *gf* — проекция лобного ганглия, *hyp* — гиподон, *mtf* — задняя тенториальная ямка, *os* — затылочный шов, *rmtx* — мышцы максиллы, *pos* — зазатылочный шов, *rao* — ретрактор цибариума, 1 — зона протоцефалона, 2 — зона дейтоцефалона, 3 — зона тритоцефалона, 4 — зона мандибулярного сегмента, 5 — зона максиллярного сегмента, 6 — зона лабиального сегмента, 7 — места прикрепления мышц, 8 — места прикрепления тенториума, 9 — граница параклипеуса, клипеуса и лба.

сохраняются только первичные сенсиллы трихоидного типа (хеты), а все остальные замещены многочисленными вторичными коническими сенсиллами (рис. 7, а). Все плевриты и вентриты личинок характеризуются развитием многочисленных дополнительных трихоидных сенсилл, индивидуальная нумерация которых не представляется необходимой. Для их обозначения введены дополнительные групповые символы (рис. 7, б).

Урогомфы (рис. 8, в) у личинок всех возрастов имеют только первичный набор хет (лишь UR_3 редуцирована) и слабо увеличенный набор крупных сенсилл. Для урогомф *Carabus* характерно увеличение базальной части, сильное развитие бугорков хет $UR_{4,5}$ и укорочение дистальной части.

Подпорка (пигидий, X сегмент). Как и все сегменты брюшка, характеризуется уменьшением количества первичных сенсилл тергита (обычный набор — $PY_{2,3,4,6,a,b}$) и развитием многочисленных добавочных хет на вентральной поверхности (gPY_7). Подобно урогомфам, базальная часть подпорки увеличена, а проксимальная — укорочена (рис. 8, а, б).

Возрастные стадии. Подобно большинству жужелиц, в онтогенезе виды *Carabus* проходят 3 личиночные стадии (возраста). Традиционные морфологические критерии для различения возрастов (индексы Эмдена, яйцевые зубчики) применительно к личинкам этого рода недостаточно надежны. Так, значения индексов d и j (Emden, 1942) у личинок с разным габитусом могут перекрываться на 50—70%. В связи с этим достоверное определение возраста личинок *Carabus* возможно только по комплексу признаков с учетом их таксономической принадлежности (см. таблицу).

Предлагаемая ниже определительная таблица включает 53 подрода рода *Carabus*. При ее составлении использовались в первую очередь признаки, мало зависящие от возраста личинки. Исключением является лишь количество хет в группах (gST_1 , gPY_7 и др.): у личинок 1-го и 2-го возрастов часть будущих хет может быть представлена бази- и целоконическими сенсиллами. В тех случаях, когда после названия подрода в скобках указан вид, диагноз подрода основан лишь на изучении личинки данного вида.

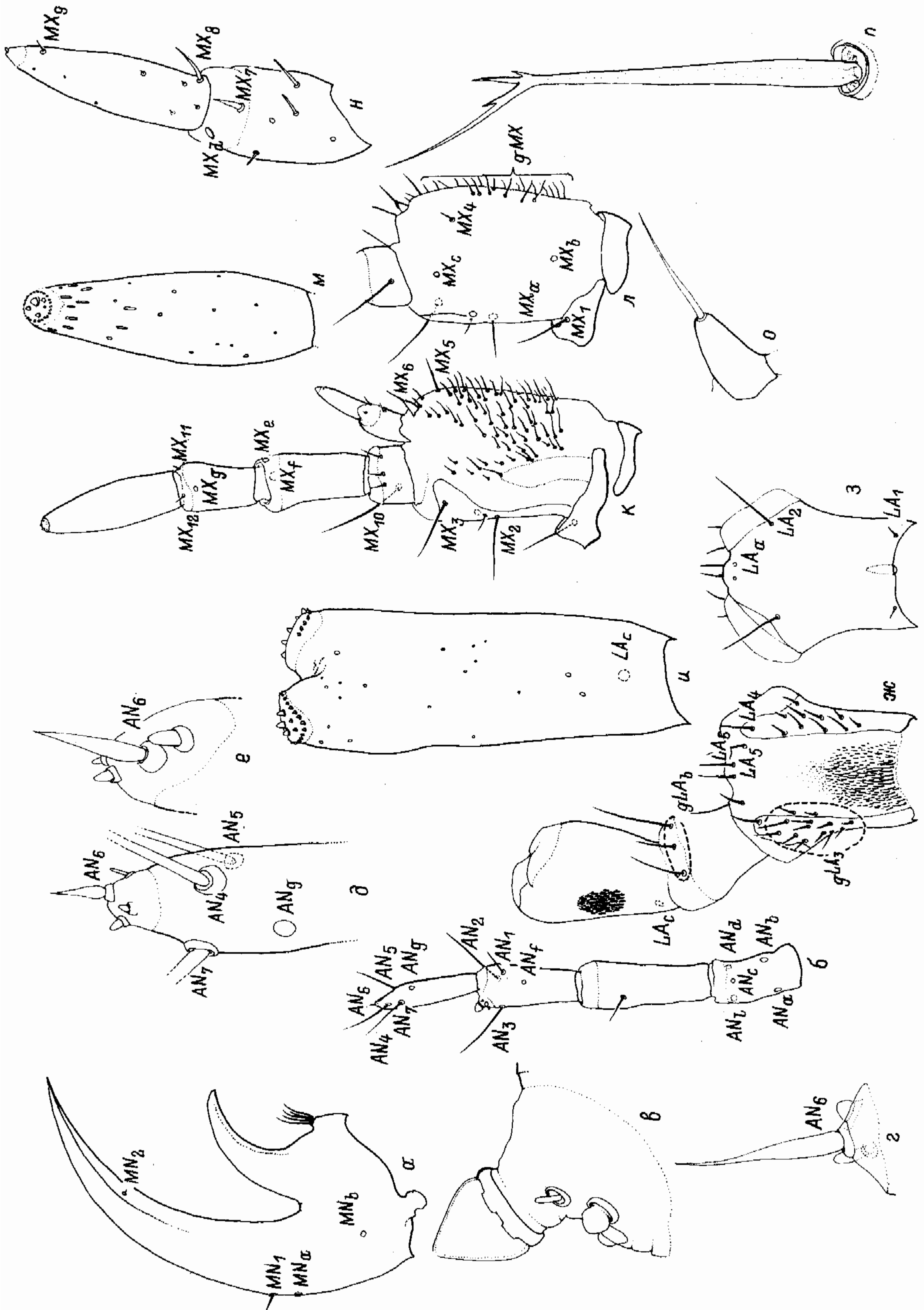
ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДРОДОВ CARABUS ПО ЛИЧИНКАМ

- 1 (38). Второй членик антенн на вершине без хет (группа *Carabi brevimandibulare*).
- 2 (15). Режущий край мандибул дистальнее ретинакулума без пологого зубца (рис. 9, а), назале никогда не бывает явно четырехзубчатым, гиподон

Отличительные признаки разных возрастов личинок жужелиц рода *Carabus*

Признаки	Возраст личинки		
	1-й	2-й	3-й
Отношение ширины головы к ширине переднеспинки	≥ 1	< 1	< 1
Наличие плеврального органа	+	\pm^*	—
Наличие яйцевых зубчиков	+	\pm	—
Наличие вторичных хет на лапке	—**	+	+
Наличие вторичных хет на вентритах	—***	+	+

Примечание. * — у личинок 1-го возраста в центре плеврального органа всегда есть темное пятно; у некоторых видов группы *Neocarabus sensu Bengtsson, 1927* плевральный орган есть и у личинок 2-го возраста, но он посередине светлый; ** — верно только для личинок группы *Archeocarabus sensu Bengtsson, 1927*; *** — у специализированных видов из группы *Neocarabus sensu Bengtsson, 1927* могут быть небольшие вторичные хеты на стернитах.



крупный, почти всегда хорошо выражен (рис. 9, *г, д*). Хеты $FR_{8,9}$ одиночные или редуцированы (группа подродов *Archeocarabus sensu Bengtsson, 1927*).

- 3 (12). Пары хет FR_{3-3} и FR_{4-4} сближены (рис. 9, *г*). Дополнительный зубец ретинакулума имеется, если отсутствует, то второй членик губных щупиков лишь с одной чувствующей площадкой. Хета TE_8 на боковых краях тергитов отсутствует.
- 4 (9). Задние углы 1—8-го стернитов без щетинок (рис. 9, *в*), gRY_7 с 1—2 парами хет.
- 5 (6). Хета PA_9 значительно короче PA_7 , приблизительно равна диаметру глазка. Церки сильно гранулированы. Личинки черные или темно-коричневые
 **Morphocarabus** Geh. + **Trachycarabus** Geh. (Личинки этих подродов морфологически очень близки и их разделение в соответствии с существующим разделением имаго нам не представляется возможным).
- 6 (5). Хета PA_9 лишь в 1.5—2 раза короче хеты PA_7 . Церки гладкие или слабо гранулированные. Личинки светлые, желтые или желто-коричневые.
- 7 (8). Хеты $PA_{2,3,11,12}$ почти такой же длины, как и $PA_{6,9}$. Церки гладкие, короткие, их латеральный зубец очень маленький, притупленный **Cryptocarabus** Reitt.
- 8 (7). Хеты $PA_{2,3,11,12}$ самое меньшее в 3—4 раза короче хет $RT_{6,9}$. Церки длинные, слабо гранулированные, их латеральный зубец хорошо выражен, заостренный **Ophiocarabus** Reitt.
- 9 (4). Задние углы 1—8-го стернитов хотя бы с одной хетой (рис. 9, *е*), gPY_7 более чем с 2 парами хет.
- 10 (11). Хеты $TE_{1,6}$ хорошо развиты, не короче или едва короче хет $TE_{7,10,11}$
 **Acrocarabus** Lap. (*C. callistenoides* Sem.).
- 11 (10). Хеты $TE_{1,6}$ редуцированы **Eucarabus** Geh. + **Carabus** s. str. L.
- 12 (3). Пары хет FR_{3-3} и FR_{4-4} более или менее удалены (рис. 9, *д*), дополнительный зубец ретинакулума часто отсутствует. На боковых краях тергитов хета TE_8 развита.
- 13 (14). Медиальные зубцы назале и гиподон слабо выступающие (рис. 9, *д*), надглазничный бугорок сглажен, 2-й членик губных щупиков с 2 сенсорияльными площадками на раздвоенной вершине, церки длиннее и тоньше, с почти одинаково развитыми зубцами **Archicarabus** Geh.
- 14 (13). Медиальные зубцы назале и гиподон сильно выступающие (аналогично показанным на рис. 9, *г*), надглазничный бугорок хорошо развит, 2-й членик губных щупиков с 2 сенсорияльными площадками на нераздвоенной вершине, церки короткие и толстые, их дорсальный зубец в 1.8—2.5 раза длиннее латерального **Mimocarabus** Geh.
- 15 (2). Режущий край мандибул дистальнее ретинакулума с пологим зубцом (рис. 9, *б*). Назале явственно четырехзубчатое, гиподон относительно меньше, никогда не выступает за вершины медиальных зубцов (рис. 10, *б, в*), Хеты $FR_{8,9}$ всегда хорошо выражены, часто на их месте образуется группа FR_{8-9} из 3—8 хет. (Группа подродов *Metacarabus sensu Bengtsson, 1927*).
- 16 (17). На боковых краях тергитов развита хета TE_9 ; $glST_1$ с 4—5 хетами,

Рис. 4. *Carabus* L. Строение придатков головы личинок.

а—г, к, л — *C. (Sphodristocarabus) janthinus* Ganglb.; *д, е, о, п* — *C. (Megodontus) exaratus* Quens.; *ж, з* — *C. (Plesius) staudingeri* Ganglb.; *м, н* — *C. (Tribax) schamyli* Hampre; *а* — мандибула сверху; *б* — антенна сверху; *в* — сенсорияльные придатки 3-го членика антенн; *г, д* — вершина 4-го членика антенн; *е* — сенсиллы на вершине 4-го членика антенн; *ж* — нижняя губа сверху, правый щупик не показан; *з* — прементум сверху; *и* — 2-й членик губного щупика сбоку; *к* — максилла сверху; *л* — стипес и кардо снизу; *м* — 4-й членик челюстного щупика сбоку; *н* — галей; *о* — лациния; *п* — щетинка из группы *gMX*. Обозначения сенсилл приведены по: Bousquet, Goulet, 1984.

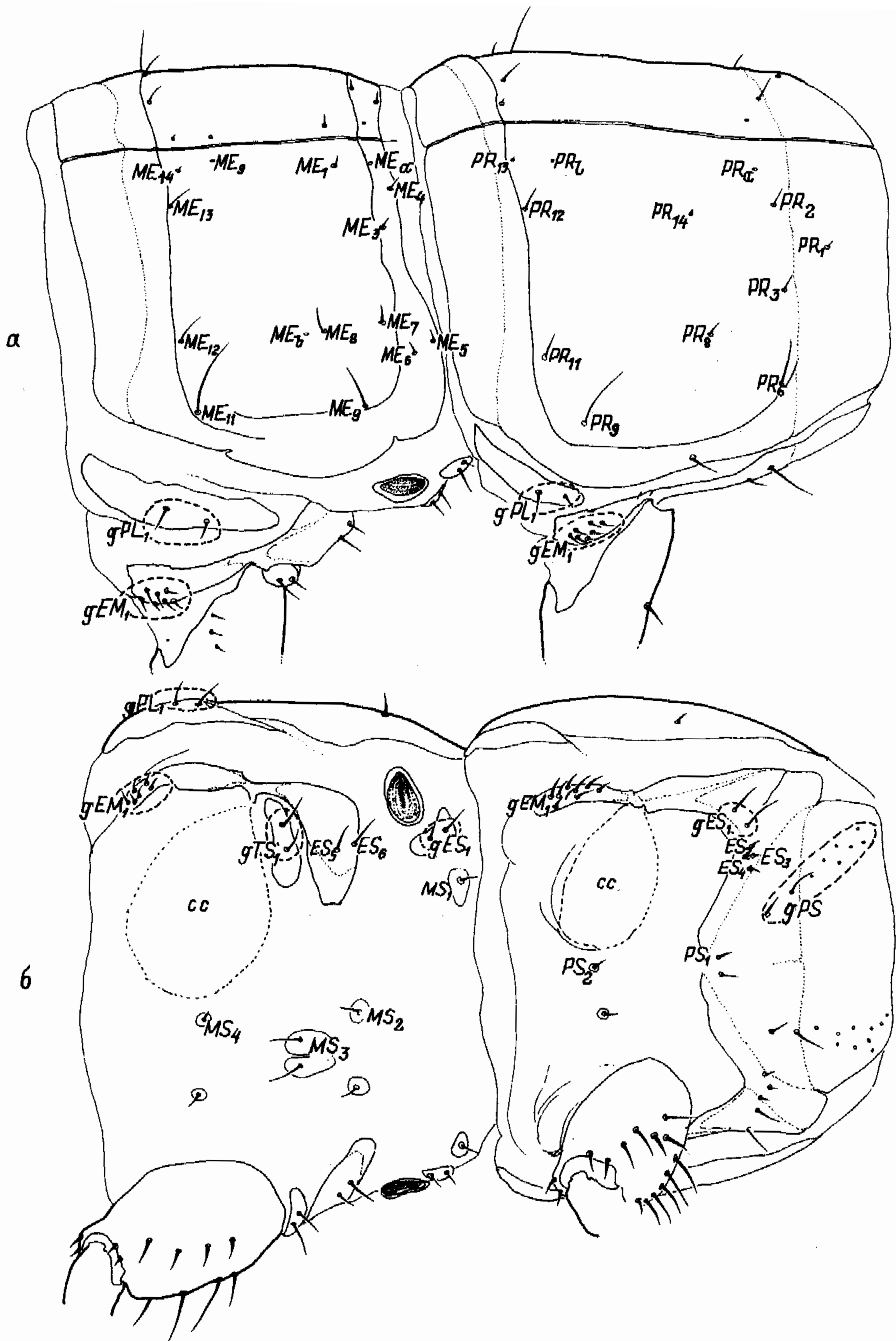


Рис. 5. *Carabus* L. Передне- и среднегрудь личинки.

a — сверху-сбоку; *б* — снизу-сбоку. Номенклатура сенсилл по: Vousquet, Goulet, 1984. Остальные обозначения, как на рис. 1.

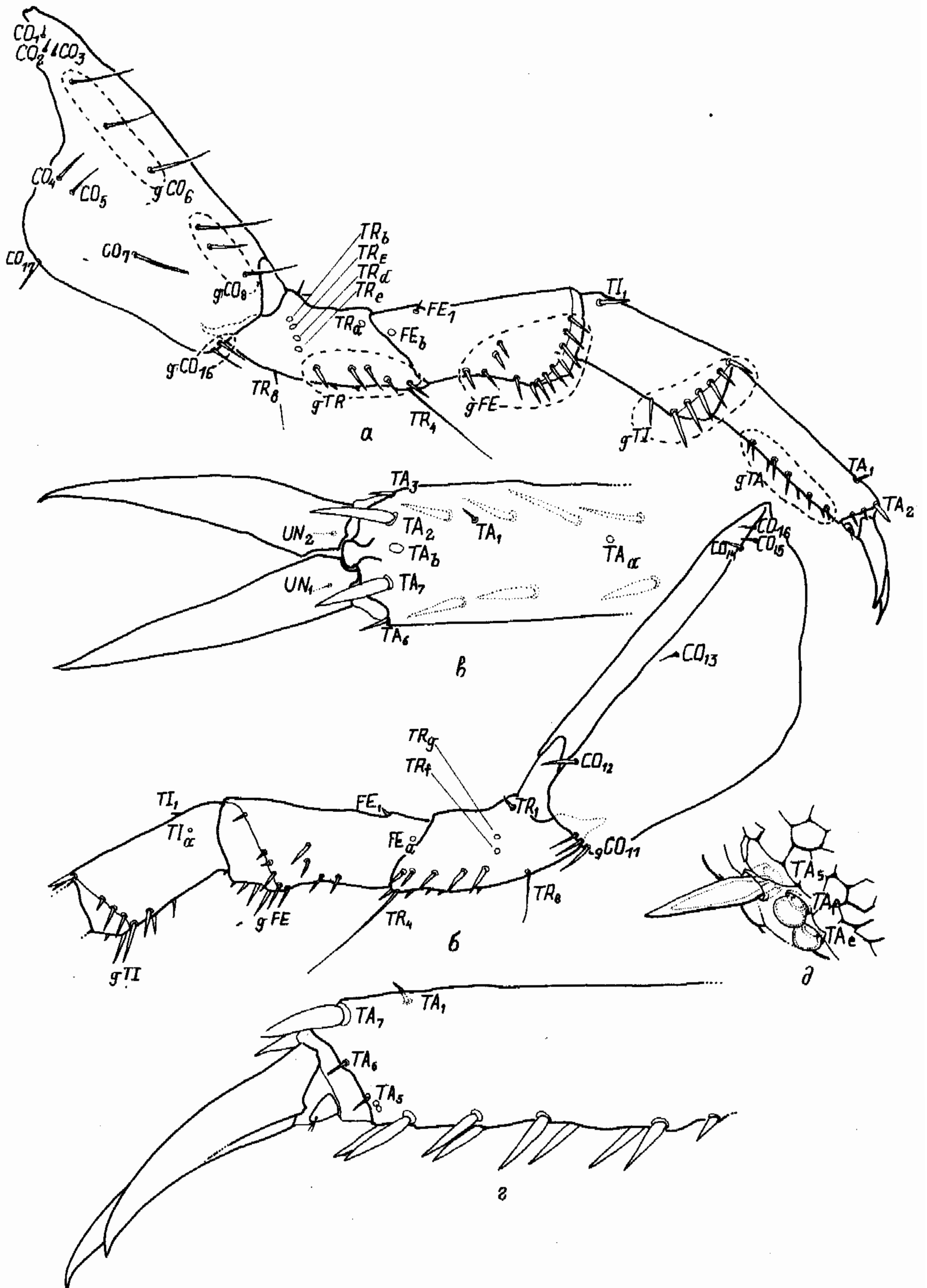


Рис. 6. *Carabus* L. Нога личинки.

a — общий вид спереди; *б* — общий вид сзади, лапка не показана; *в* — дистальная часть лапки сверху; *г* — то же сбоку; *д* — сенсиллы TA_5 — TA_e . Номенклатура сенсилл по: Bousquet, Goulet, 1984.

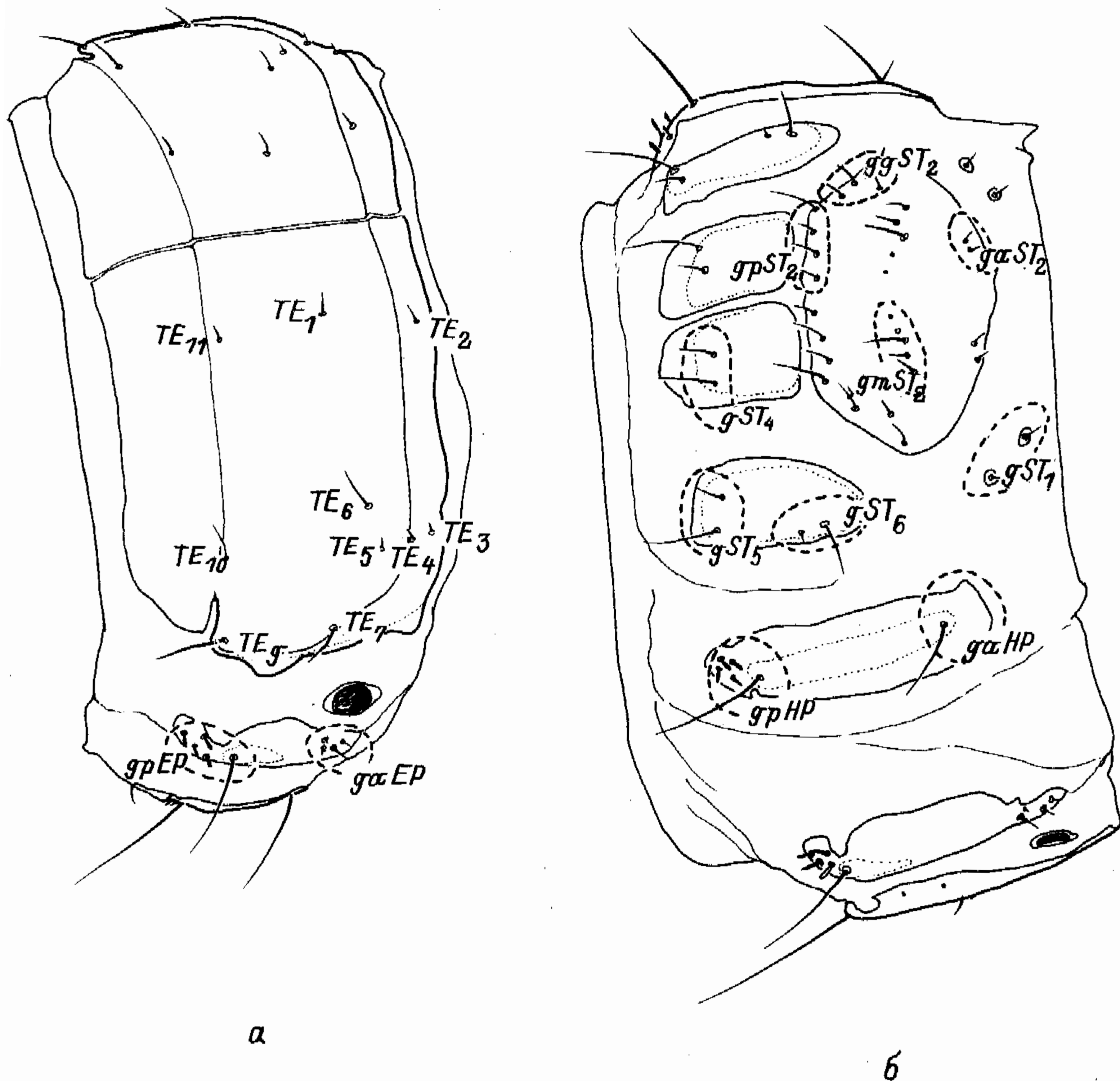


Рис. 7. *Carabus* L. Сегмент брюшка личинки.

a — сверху-сбоку; *b* — снизу-сбоку. Номенклатура сенсилл по: Bousquet, Goulet, 1984.

*gST*₄ — с 3 хетами, *gST*₅ — с 5 хетами (рис. 10, *d*). Церки длиннее диска 9-го сегмента, сильно гранулированы, с 2 крупными зубцами (рис. 10, *e*).

..... **Hemicarabus** Geh.
 17 (16). На боках тергитов развита хета *TE*₇, *glST*₁ и *gST*₄ лишь с 2 хетами, *gST*₅ — с 3 хетами. Церки иной формы.

18 (19). Внешние углы параклипеуса закруглены. Церки длинные и тонкие, с 2 почти одинаковыми зубцами (рис. 10, *a*)

..... **Leptocarabus** (*C. procerulus* Chd.)¹
 19 (18). Внешние углы параклипеуса более менее острые, оттянутые наружу. (рис. 10, *b*, *в*, *e*). Церки короче и толще, их латеральный зубец часто редуцирован.

20 (27). *gLA*₆ лишь с одной хетой, 4-й членик челюстных щупиков всегда с 1 чувствующей площадкой.

21 (24). На наружных постстернитах расположено по 2—3 хеты; *gPY*₇ не более чем с 7 хетами.

22 (23). Назале вытянутое, ширина его основания меньше длины (рис. 10, *б*),

¹ Диагноз подрода составлен только по литературным данным (Larouge, 1929).

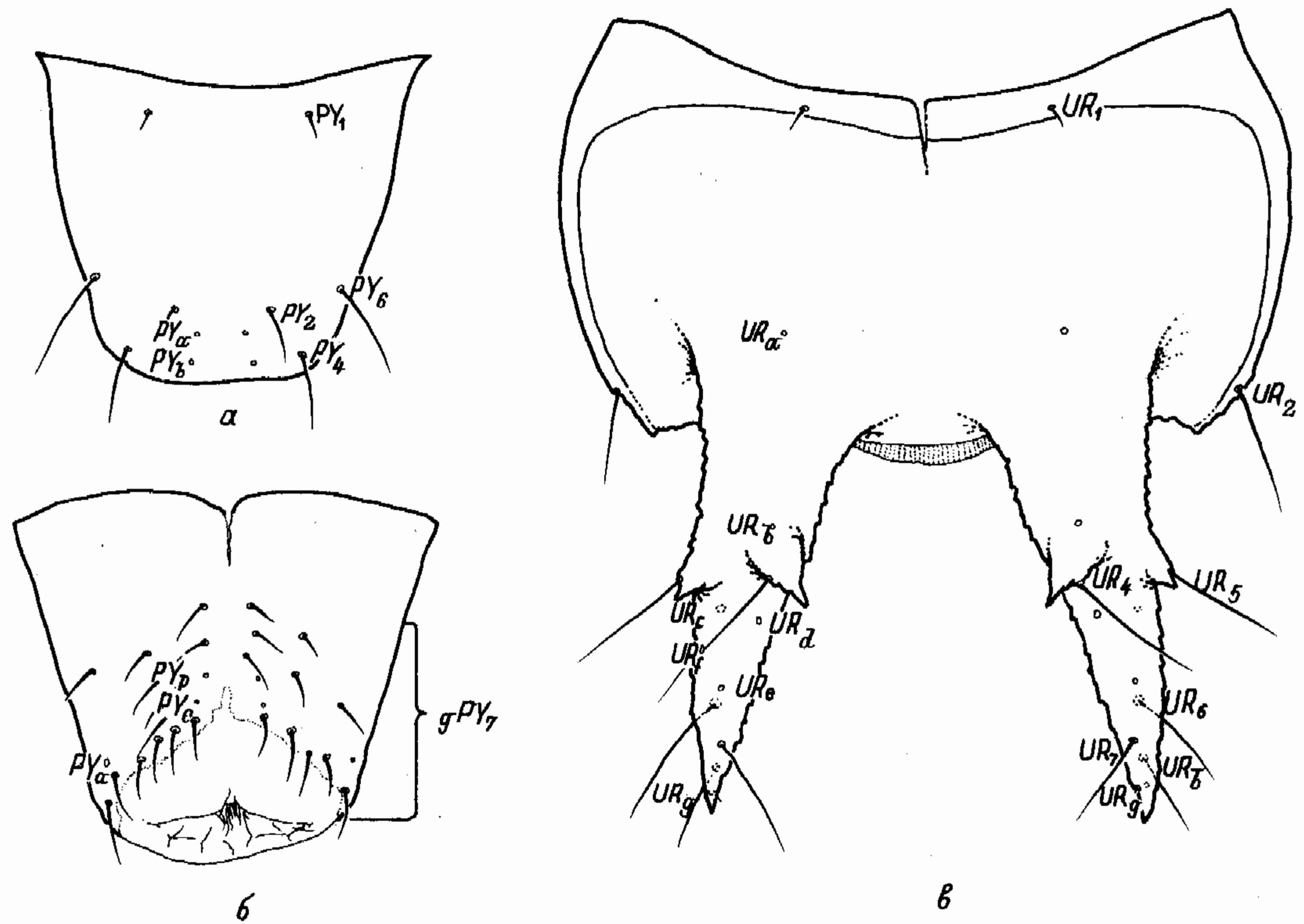


Рис. 8. *Carabus* L. Девятый и десятый сегменты брюшка личинки.

a — 10-й сегмент сверху; *б* — 10-й сегмент снизу; *в* — тергит 9-го сегмента. Номенклатура сенсилл по: Bousquet, Goulet, 1984.

- UR_2 находится на вершине задних лопастей 9-го тергита (рис. 10, *ж*). 2-й членик губных щупиков короче и шире, лопасти тергитов слабее выражены. 4-й членик антенн короткий, его длина превышает ширину в 2 раза **Diocarabus** Reitt.
- 23 (22). Назале короче и шире (рис. 10, *в*), UR_2 смещена к основанию 9-го тергита (рис. 10, *з*), 2-й членик губных щупиков удлиннен, 4-й членик антенн длиннее и уже, его длина приблизительно в 3 раза больше ширины **Pachycarabus** Geh.
- 24 (21). На наружном постстерните находится более 3 хет, gPY_7 не менее чем с 8 хетами.
- 25 (26). Хета UR_2 расположена почти посередине бокового края 9-го тергита (рис. 10, *и*) **Hidrocarabus** Thoms. (*C. problematicus* Herbst.).
- 26 (25). Хета UR_2 находится в задней трети бокового края 9-го тергита (рис. 10, *к*) **Orinocarabus** Kr.
- 27 (20). gLA_b с 2—5 хетами, 4-й членик челюстных щупиков часто с 2 чувствующими площадками (у подрода *Oreocarabus* — с 1), иногда сближенными и потому плохо заметными.
- 28 (31). gLA_b с 2 хетами, gPY_7 состоит из 2—4 хет.
- 29 (30). 4-й членик челюстных щупиков с 2 сближенными и слитыми чувствующими площадками, gFR_{8-9} состоит из 4—7 хет, наружные постстерниты с 3 хетами **Ulocarabus** Reitt.
- 30 (29). 4-й членик челюстных щупиков с 1 чувствующей площадкой на вершине, gFR_{8-9} состоит из 3—4 хет, наружные постстерниты с 1—2 хетами **Oreocarabus** Geh.

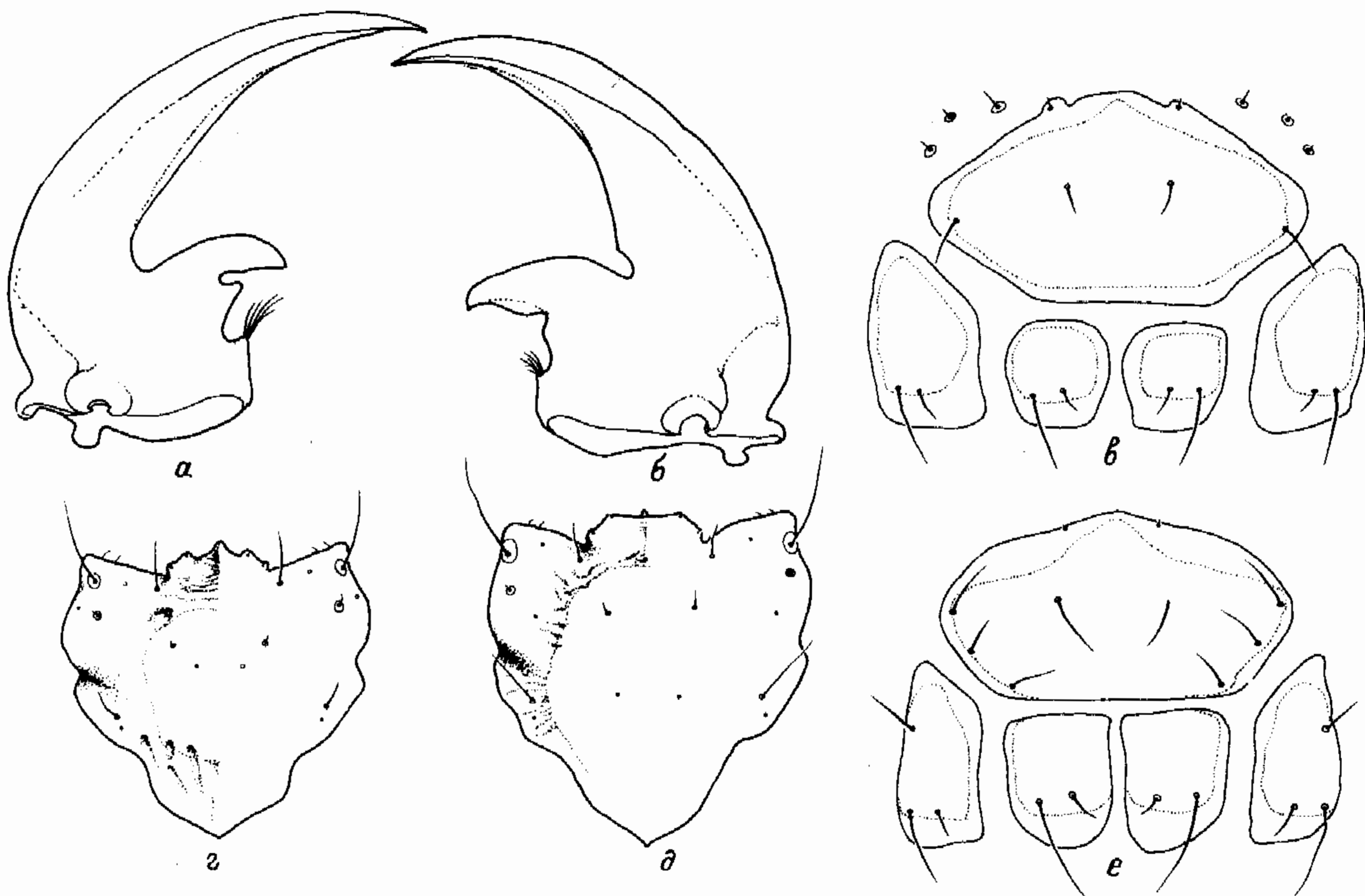


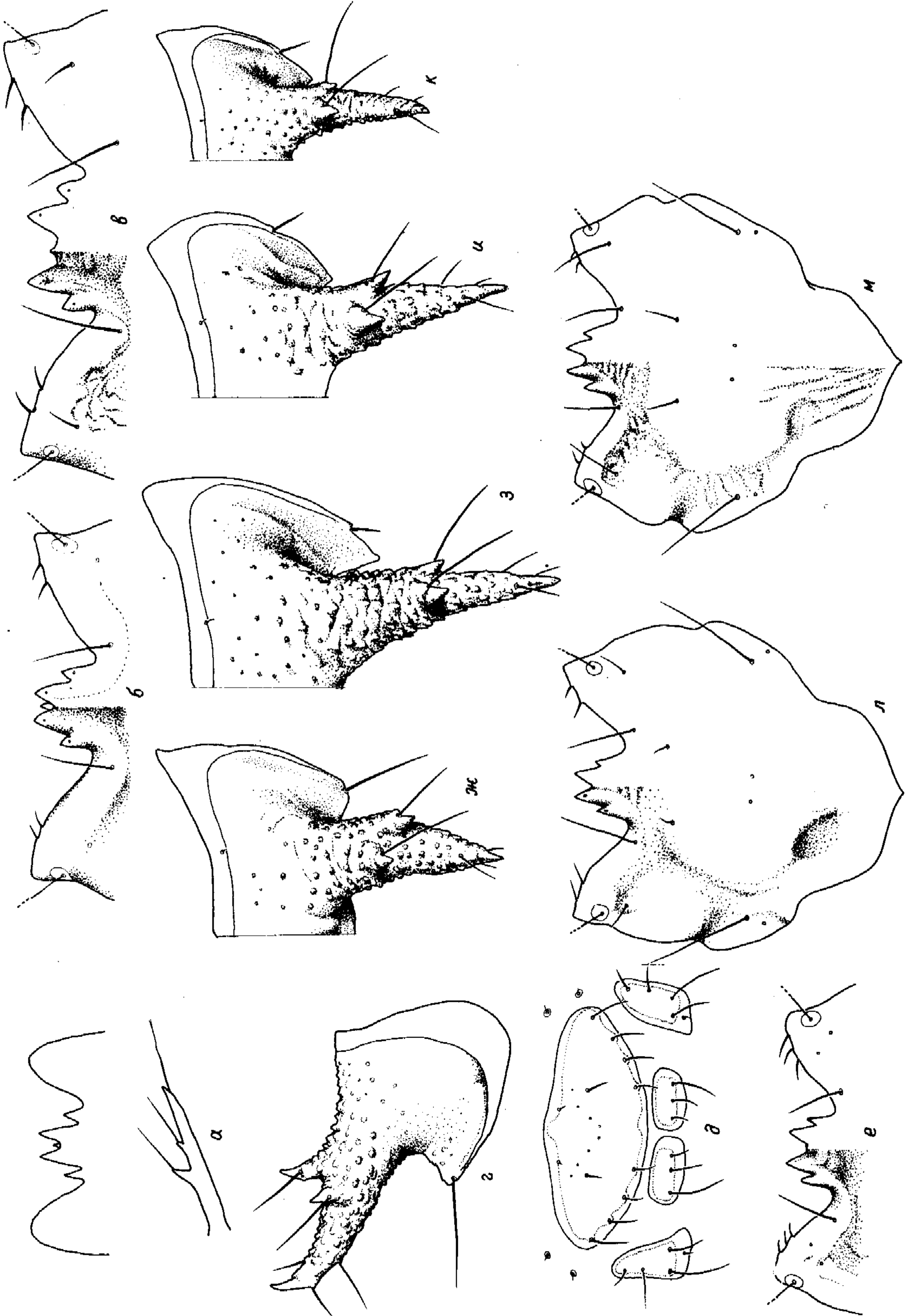
Рис. 9. *Carabus* L. Детали строения личинок.

a, в, г — *C. (Morphocarabus) hummeli* F.-W., *б* — *C. (Pachycarabus) koenigi* Ganglb., *е* — *C. (s. str.) leander* Kt., *д* — *C. (Archicarabus) nemoralis* Müll., *а, б* — мандибула сверху; *в, е* — стерниты 4-го сегмента брюшка; *г, д* — лобный склерит.

- 31 (28). gLA_b состоит из 3—5 хет, gPY_7 — из 4—7 хет.
- 32 (33). Хеты FR_8 и FR_9 одиночные (рис. 10, *м*), 4-й членик челюстных щупиков с 1 чувствующей площадкой на вершине **Aulonocarabus** Reitt. (*C. canaliculatus* Ad.).
- 33 (32). Имеется gFR_{8-9} с 3—6 хетами (рис. 10, *е*; 11, *о, е*), 4-й членик челюстных щупиков, как правило, с 2 чувствующими площадками на вершине.
- 34 (35). На боковых краях тергитов брюшка имеется довольно длинная хета TE_8 (рис. 11, *а*), хета UR_2 часто расположена почти на вершине задних лопастей 9-го тергита. Латеральный зубец церок большой, лишь в 1.5 раза меньше дорсального (рис. 11, *г*) **Semnocarabus** Reitt.
- 35 (34). На боковых краях тергитов брюшка расположена короткая хета TE_7 (рис. 11, *в*), UR_2 смещена к основанию 9-го тергита, латеральный зубец церок редуцирован (рис. 11, *д*).
- 36 (37). Гиподон хорошо выражен, далеко выступает за край медиальной вырезки назале (рис. 11, *б*), gLA_b с 4—7 хетами **Pachystus** Motsch.
- 37 (36). Гиподон сверху не виден (рис. 10, *е*), gLA_b состоит из 3 хет, а gFR_{8-9} — из 4—6 хет **Tomocarabus** Reitt.

Рис. 10. *Carabus* L. Детали строения личинок.

а — *C. (Leptocarabus) procerulus* Chaud.; *б, ж* — *C. (Diocarabus) truncaticollis* Esch.; *в, з* — *C. (Pachycarabus) koenigi* Ganglb.; *г, д* — *C. (Hemicarabus) macleayi* Dej.; *е* — *C. (Tomocarabus) scabripennis* Chd.; *и* — *C. (Hadrocarabus) problematicus* Herbst.; *к, л* — *C. (Orinocarabus) silvestris* Panz.; *м* — *C. (Aulonocarabus) canaliculatus* Ad.; *а* — передний край лобного склерита и церки; *б, в, е* — передний край лобного склерита, *г* — 9-й тергит сбоку; *ж, з—к* — 9-й тергит, правая половина, сверху; *д* — стерниты 4-го сегмента брюшка; *л, м* — лобный склерит, слева на рисунках показана скульптура [*а* — по Лапужу (Larouge, 1929), остальное — ориг.]



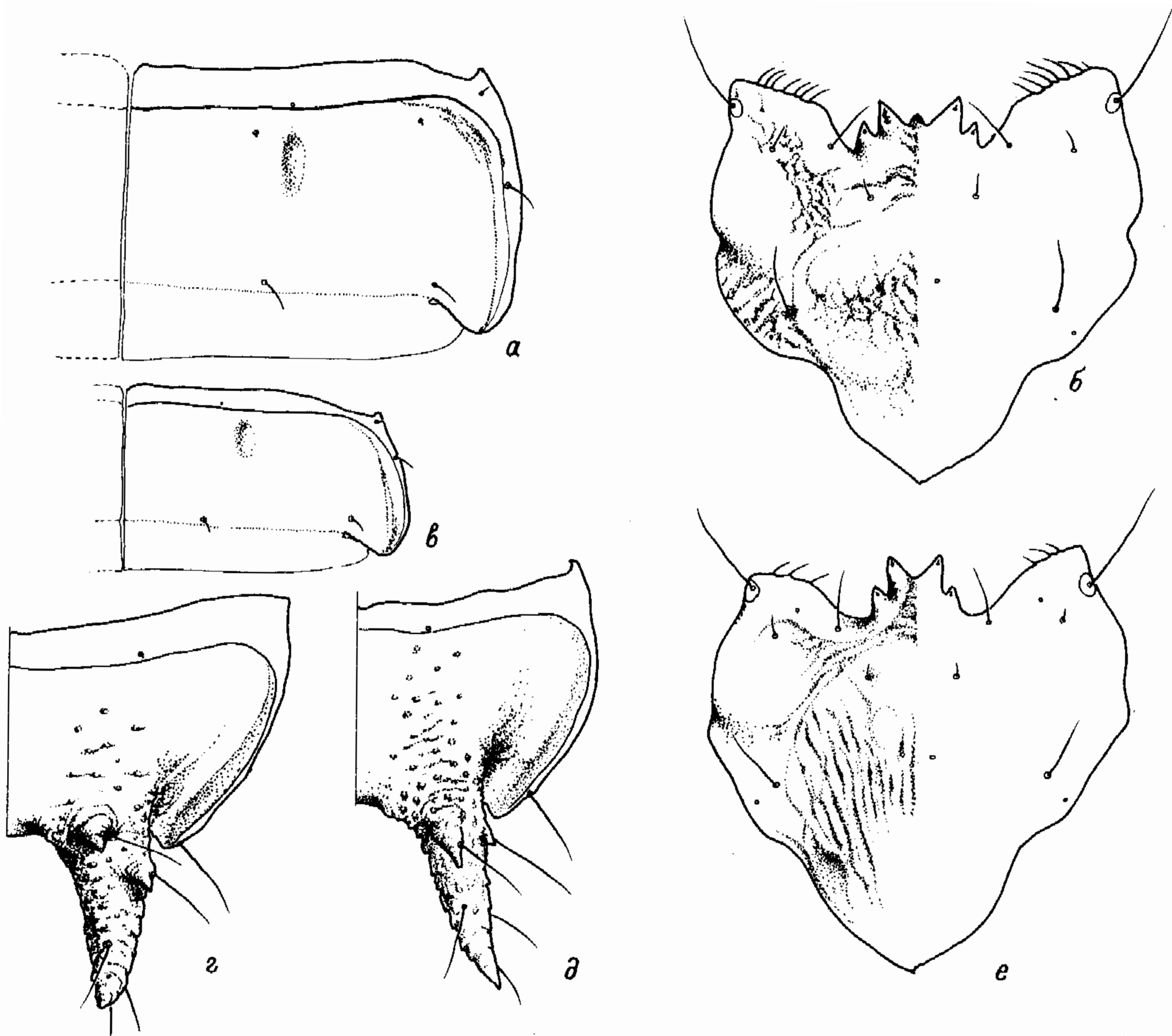


Рис. 11. *Carabus* L. Детали строения личинок.

a, c — *C. (Semnocarabus) erosus* Motsch.; *в, д* — *C. (Tomocarabus) krueberi* F.-W.; *б* — *C. (Pachystus) cribellatus* Ad.; *е* — *C. (Semnocarabus) transiliensis* Sem.; *a, в* — правая половина тергита 4-го сегмента брюшка; *б, е* — лобный склерит; *г, д* — 9-й тергит, правая половина.

- 38 (1). Второй членик антенн с дополнительными хетами (*Carabi longimandibulare* = группа подродов *Neocarabus* sensu Bengtsson, 1927).
- 39 (40). Хеты gLA_b , TE_{7-9} и хеты на вершине 1-го членика челюстных щупиков отсутствуют, UR_2 расположена на вершине задних лопастей 9-го тергита (рис. 12, *г*). Назале четырехзубчатое, с крупным хорошо выраженным гиподоном (рис. 12, *а*) **Hygrocarabus** Thoms. (*C. variolosus* F.).
- 40 (39). В gLA_b и на вершине 1-го членика челюстных щупиков имеется хотя бы по одной хете, UR_2 всегда смещена к основанию 9-го тергита (рис. 12, *д—ж*), назале не бывает явно четырехзубчатым (рис. 12, *б, в*).
- 41 (66). gST_5 и gST_4 максимум с 3 хетами (рис. 13, *п*).
- 42 (57). gST_5 с 3 хетами (у *Cechenotribax* — с 3—5), латеральный зубец есть, хотя бы небольшой.
- 43 (46). 2-й членик антенн лишь с 1 хетой, gST_4 с 2 хетами, назале в виде треугольного выступа, иногда с небольшой выемкой на вершине (рис. 12, *б, в*).
- 44 (45). Латеральный зубец церок развит, gST_1 лишь с 2 парами хет. Назале — рис. 12, *б* **Chrysocarabus** Thoms.

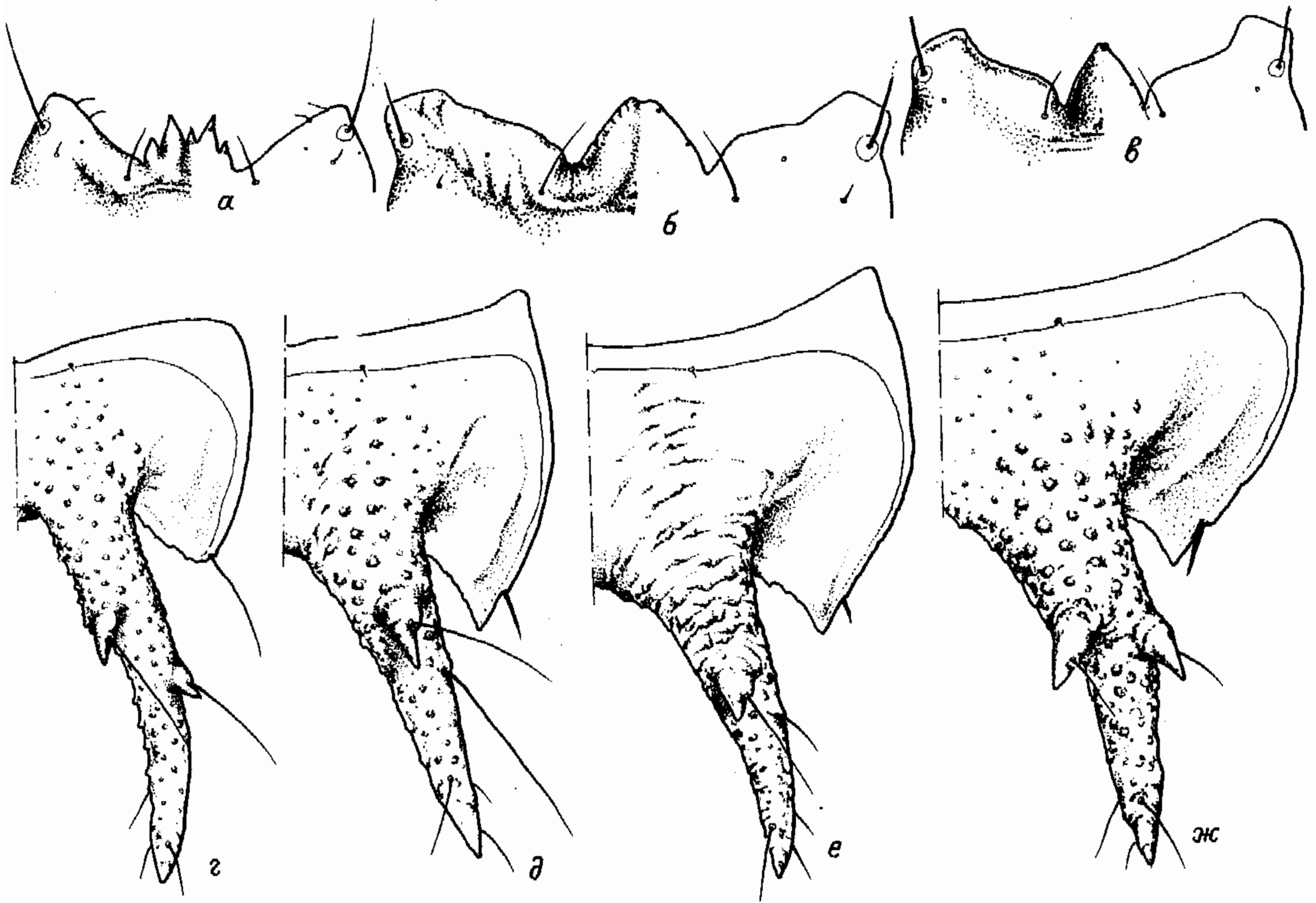


Рис. 12. *Carabus* L. Детали строения личинок.

a, z — *C. (Hygrocarabus) variolosus* F.; *в* — *C. (Sphodristocarabus) janthinus* Ganglb.; *б* — *C. (Chrysocarabus) auronitens escheri* Plird.; *д* — *C. (Cechenochilus) boeberi* Ad.; *е* — *C. (Megodontus) septemcarinatus* Motsch.; *ж* — *C. (Pachycranion) schoenherri* F.-W.; *a—в* — передний край лобного склерита, слева показана скульптура; *z—ж* — правая половина 9-го тергита.

- 45 (44). Латеральный зубец церок редуцирован, gST_1 с 3 парами хет. Назале — рис. 12, *в*. **Sphodristocarabus** Geh.
- 46 (43). 2-й членик антенн с 3—6 хетами, gST_4 обычно с 3 хетами, назале не бывает правильно треугольным.
- 47 (56). Внутренние постстерниты всегда разделены. Эпикраниальный шов редуцирован, церки более массивные (рис. 12, *д*).
- 48 (51). gLA_b состоит из более или менее одинаковых хет, $glST_1$ из 4 хет, на вершине 1-го членика челюстных щупиков расположены 5—6 хет.
- 49 (50). 1-й членик антенн с длиной (не менее $1/2$ длины склеротизованной части членика) хетой AN_c , gPY_7 более чем с 40 хетами **Cratocechenus** Reitt. (*C. akinini* Mor.).
- 50 (49). 1-й членик антенн без хет, gPY_7 менее чем с 30 хетами **Eotribax** Sem. (*C. ? eous* Mor.).
- 51 (48). gLA_b состоит из 1 крупной и 2 небольших хет, $glST_1$ представлена 2 (реже — 3 хетами), 1-й членик челюстных щупиков, как правило, с 3—4 хетами.
- 52 (53). gST_4 с 2, gST_5 — с 3—5 хетами. Голова едва уже переднеспинки; церки почти прямые, их апикальная часть явственно короче базальной **Cechenotribax** Sem. et Zn. (*C. petri* Sem. et Zn.).
- 53 (52). gST_4 и gST_5 с 3 хетами. Голова значительно уже переднеспинки; церки явственно изогнуты, их базальная часть короче апикальной.
- 54 (55). gPY_7 более чем с 25 хетами, латеральный зубец церок лишь немного меньше дорсального **Cratocarabus** Reitt.

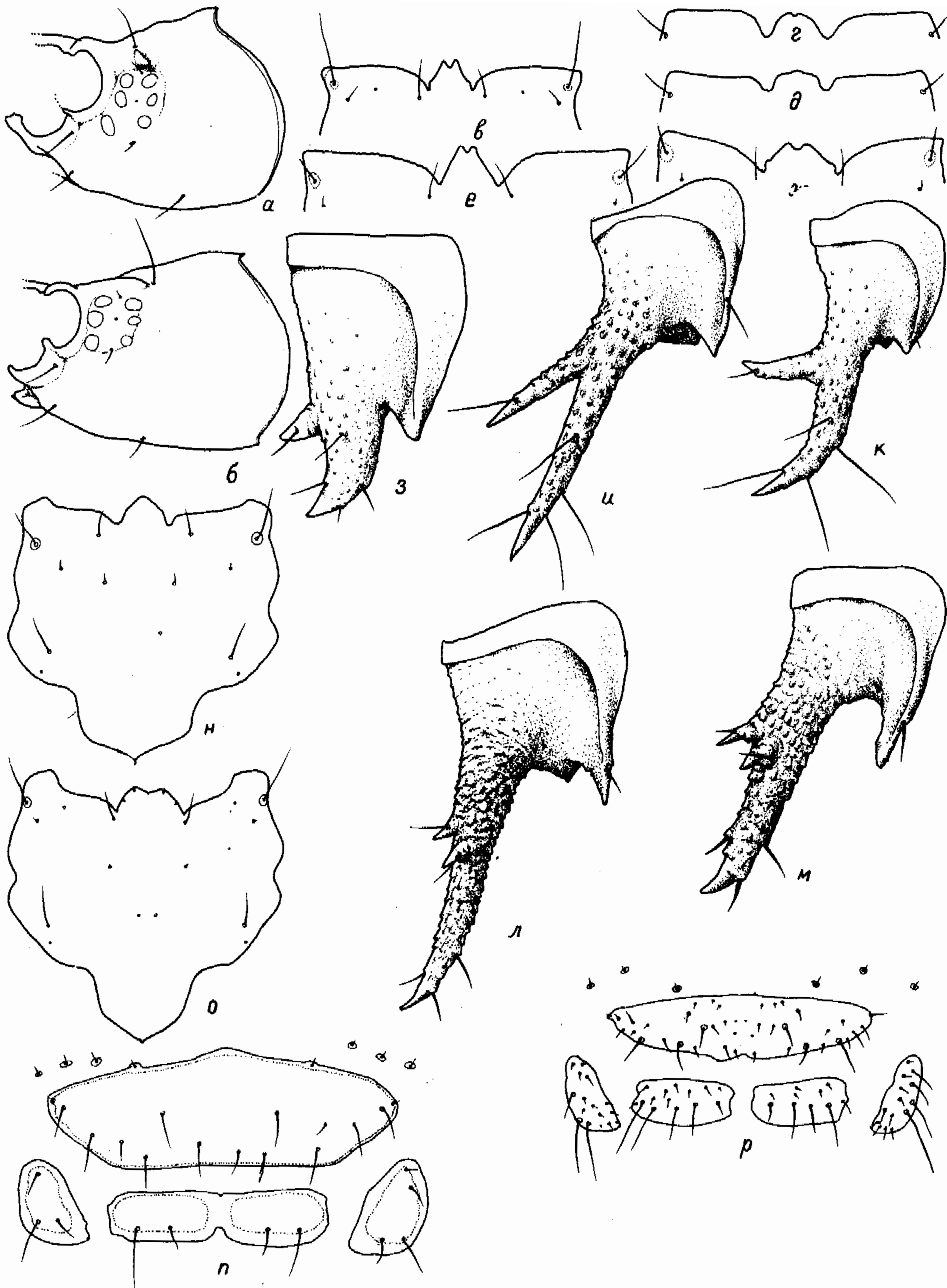


Рис. 13. *Carabus* L. Детали строения личинок.

а, н — *C. (Procrustes) coriaceus* L.; б, и, о — *C. (Microplectes) convallium* Starck; в — *C. (Chaetocarabus) intricatus* L.; г — *C. (Platycarabus) fabricii* Panz.; д — *C. (Platycarabus) irregularis* F.; е, л — *C. (Panthophyrtus) turcomanorum* Thieme; ж, м, р — *C. (Cyclocarabus) vernus* Sem. et Zn.; з — *C. (Lamprostus) calleji* F.-W.; к — *C. (Tribax) schamyli* Hampе; п — *C. (Eotribax) eous* A. Mor.; а, б — головная капсула сбоку; в—ж — передний край лобного склерита; з—м — 9-й тергит сбоку; н, о — лобный склерит; п, р — стерниты 4-го сегмента брюшка (г, д — по: Нурка, 1971, остальные — ориг.).

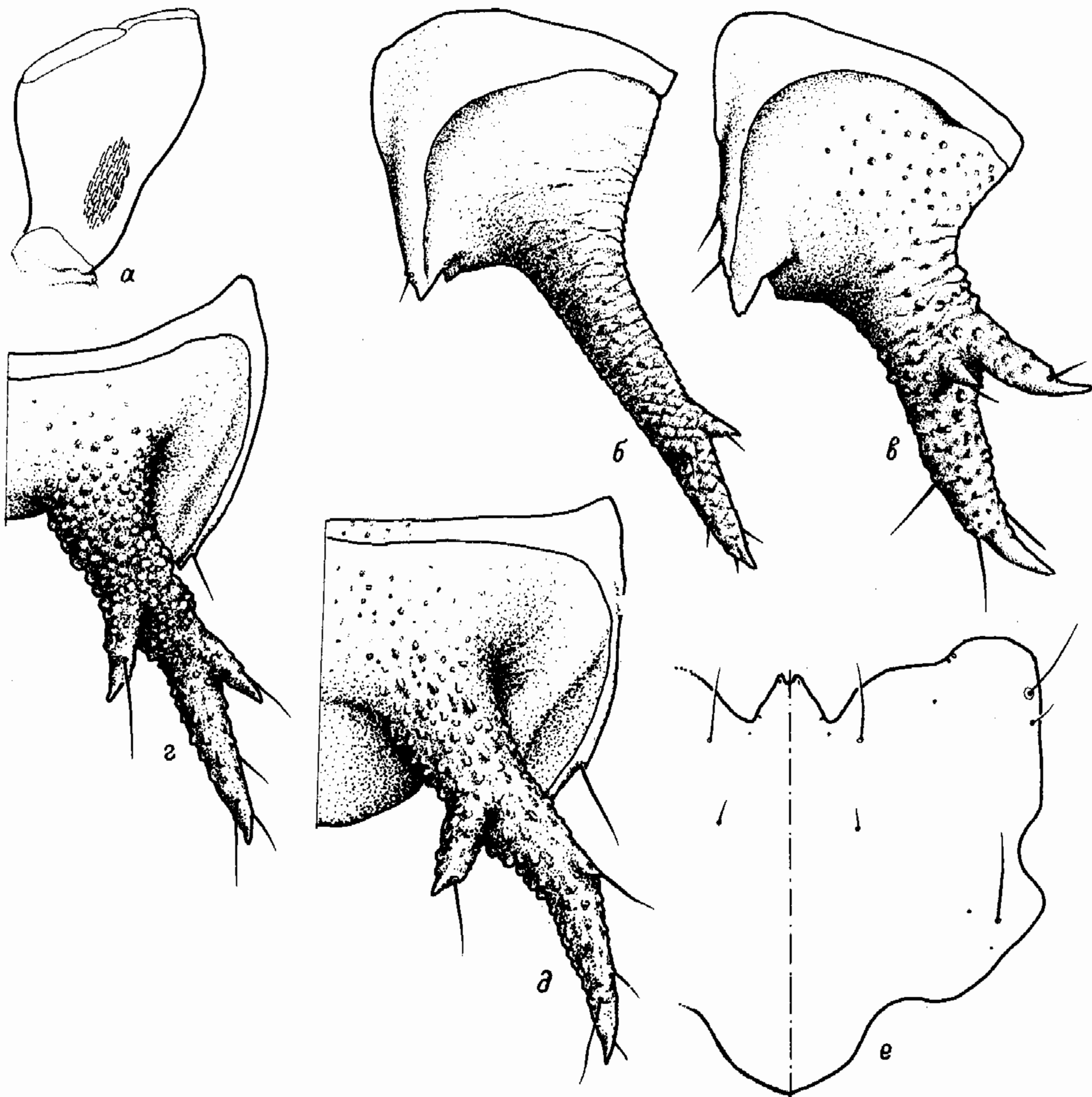


Рис. 14. *Carabus* L. Детали строения личинок.

a, ж, u, к — *C. (Eupachys) glyptopterus* F.-W.; *б, в, е* — *C. (Axinocarabus) fedtschenkoi* Sols.; *в* — *C. (Procerus) caucasicus* Ad.; *г, з, л* — *C. (Acoptolabrus) lopatini* A. Мор; *д* — *C. (Coptolabrus) smaragdinus* F.-W.; *а* — 2-й членик губного щупика, сбоку; *б, в* — тергит 9-го сегмента брюшка, сбоку; *г, д* — тергит 9-го сегмента брюшка, правая половина сверху; *е, ж* — лобный склерит, правая половина; *з, u* — 4-й тергит брюшка, правая половина; *к, л* — левые половина головной капсулы и максилла.

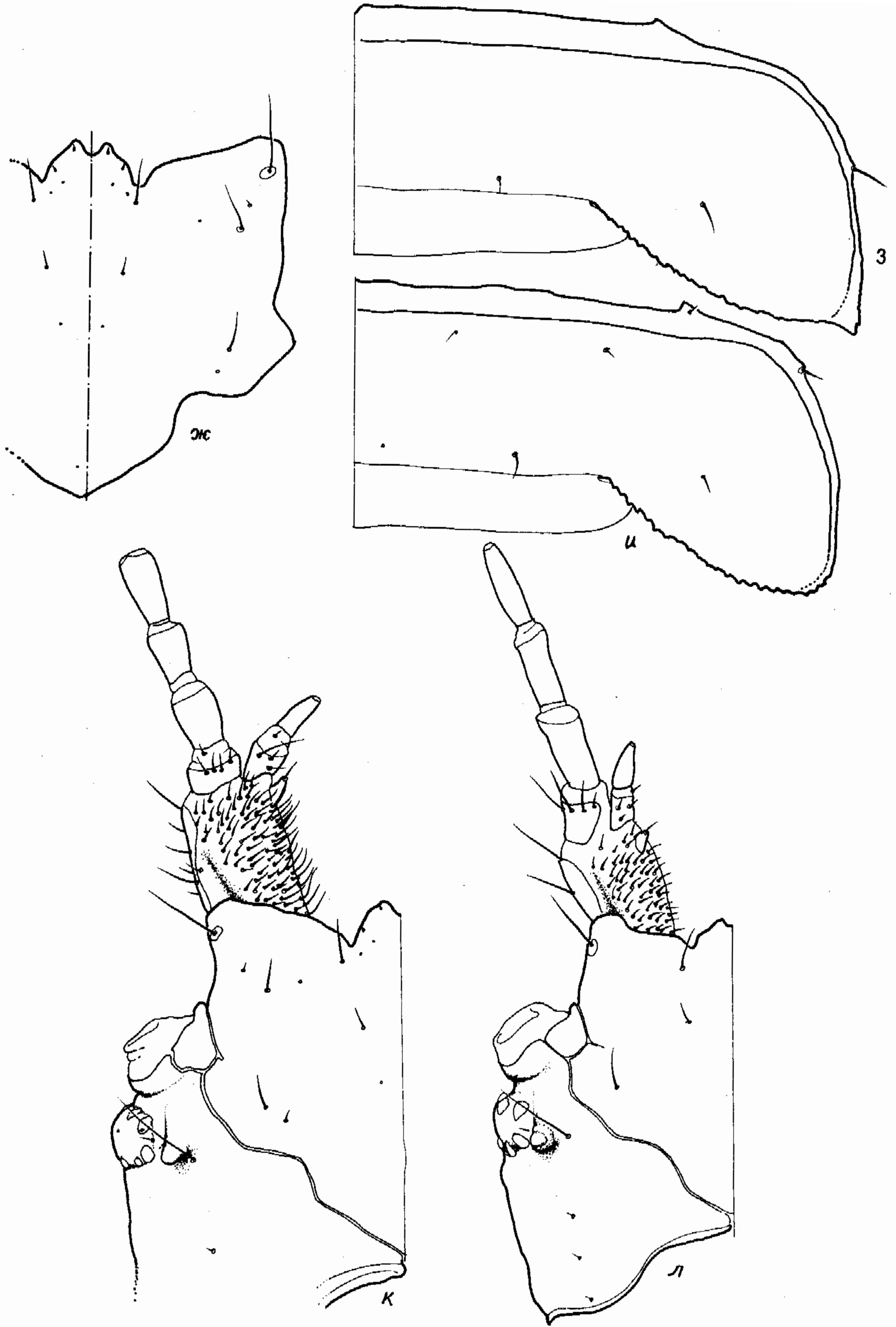


Рис. 14. (продолжение).

- 55 (54). gPY_7 менее чем с 20 хетами, латеральный зубец церок редуцирован (рис. 12, *д*) **Cechenochilus** Motsch.
- 56 (47). Внутренние постстерниты, как правило, слиты, эпикраниальный шов в среднем не короче диаметра 4-го членика антенн. Церки стройные (рис. 12, *е, ж*) **Megodontus** Sol. + **Pachycranion** Sol.
- 57 (42). gST_5 лишь с 2 хетами, латеральный зубец церок полностью редуцирован.
- 58 (59). Хета FR_6 расположена почти посередине между FR_4 и FR_7 . Надглазничный бугорок крупный, сильно выступающий (рис. 13, *а, н*) **Procrustes** Bon.
- 59 (58). Хета FR_6 приближена к FR_7 (рис. 13, *о*), надглазничный бугорок сглажен или отсутствует (рис. 13, *б*).
- 60 (61). gST_4 и gST_5 с 1 хетой каждая **Archiplectes** Gottw.
- 61 (60). gST_4 и gST_5 минимум с 2 хетами каждая.
- 62 (63). 1-й членик челюстных щупиков на вершине лишь с 1—2 маленькими хетами, 2-й членик антенн с хетой, церки короткие и толстые, с массивным дорсальным зубцом (рис. 13, *з*) **Lamprostus** Motsch.
- 63 (62). На вершине 1-го членика челюстных щупиков расположены 3—4 крупные хеты, церки длиннее и уже (рис. 13, *и, к*).
- 64 (65). Назале с вырезкой на вершине, церки почти прямые (рис. 13, *и*) **Microplectes** Reitt.
- 65 (64). Назале без вырезки на вершине, церки всегда более или менее изогнуты (рис. 13, *к*) **Tribax** Fisch. + **Microtribax** Gottw.
- 66 (41). gST_5 и gST_4 не менее чем с 4 хетами каждая (рис. 13, *р*).
- 67 (74). Передний край параклипеуса без S-образного изгиба (рис. 13, *в—ж*).
- 68 (71). На боковых краях тергитов брюшка имеются хеты TE_7 и TE_9 , 1-й членик губных щупиков лишь с 1 хетой LA_6 , на вершине 1-го членика челюстных щупиков — 1—2 хеты, 1-й членик антенн без хет.
- 69 (70). 4-й членик челюстных щупиков с 2 чувствующими площадками, на переднем крае назале имеется довольно глубокая вырезка (рис. 13, *в*) **Chaetocarabus** Thoms. (*C. intricatus* L.).
- 70 (69). 4-й членик челюстных щупиков с 1 чувствующей площадкой, вырезка на переднем крае назале мала или отсутствует (рис. 13, *г, д*) **Platycarabus** Mor.
- 71 (68). На боковых краях тергитов расположена лишь хета TE_7 (иногда удвоенная), на вершине 1-го членика губных щупиков находятся 1 длинная и 2—3 короткие хеты, 1-й членик челюстных щупиков минимум с 3—4 хетами, на 1-м членике антенн есть хотя бы одна хета.
- 72 (73). Назале почти равной длины и ширины (рис. 13, *е*), церки длиннее и тоньше (рис. 13, *л*) **Pantophyrtus** Thieme.
- 73 (72). Ширина назале почти в 2 раза больше длины (рис. 13, *ж*), урогомфы короче и толще (рис. 13, *м*) **Cyclocarabus** Reitt.
- 74 (67). Передний край параклипеуса S-образно изогнут (приблизительно, как на рис. 13, *н, о*).
- 75 (85). 1-й членик галеи с 3—5 дополнительными хетами, 4-й членик челюстных щупиков обычно с 2 хорошо отделенными друг от друга чувствующими площадками (исключение — subgen. *Acoptolabrus* Mor.), 2-й членик губных щупиков очень широкий, с 2 крупными чувствующими площадками почковидной формы (рис. 14, *а*).
- 76 (79). Хета FR_6 приближена к латеральному краю параклипеуса (рис. 14, *е*), 1-й членик губных щупиков с хетами, расположенными на склеротизованной части.
- 77 (78). Хета FR_3 редуцирована. Церки почти прямые, латеральный зубец едва намечен (рис. 14, *б*), тергиты брюшка по бокам несут лишь хеты TE_7 , вентриты покрыты короткими шипообразными хетами. Верх тела черный,

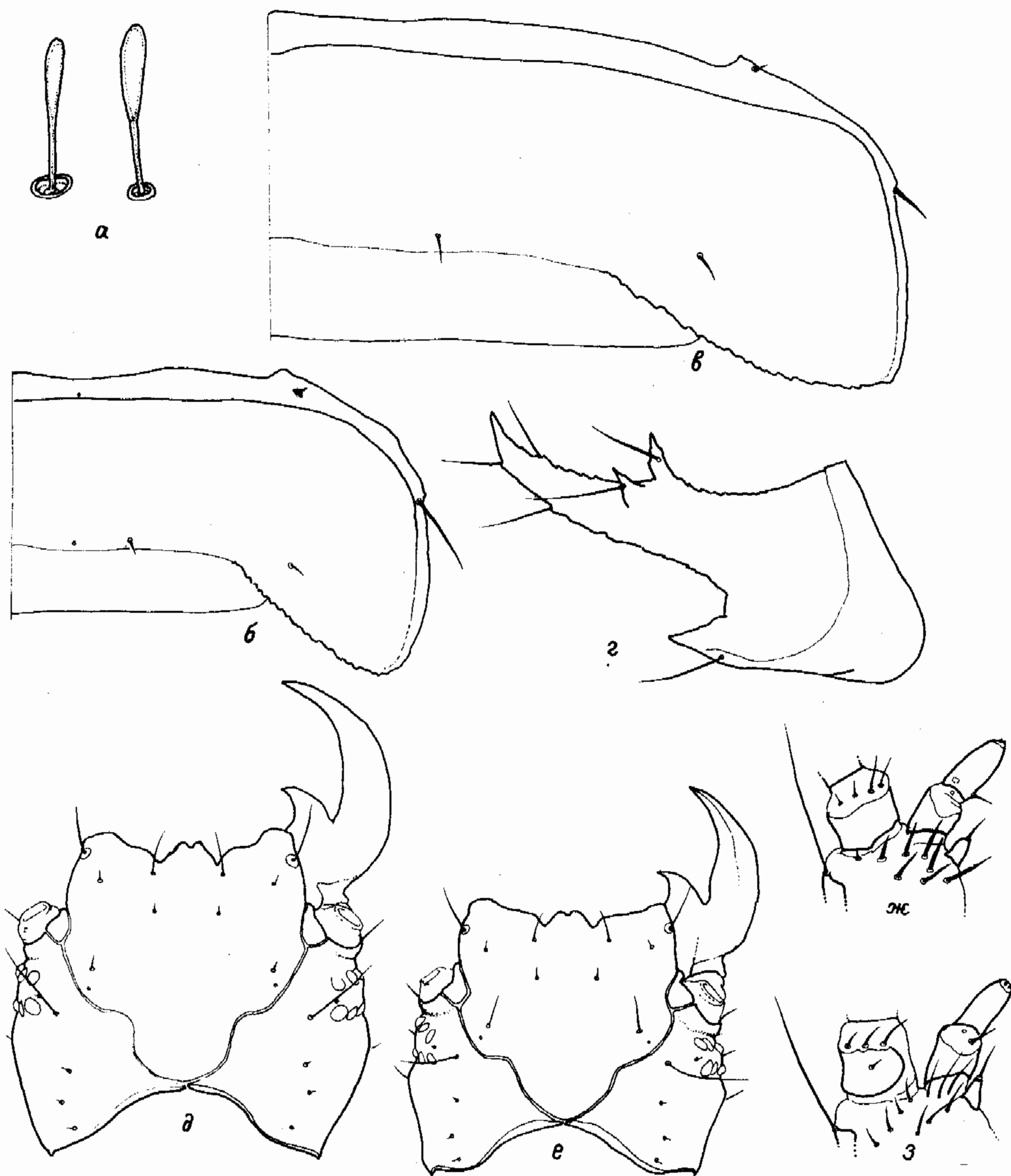


Рис. 15. *Carabus* L. Детали строения личинок.

a — *C. (Plesius) staudingeri* Ganglb.; *б* — *C. (Goniocarabus) gussakovskii* Kryzh. et Mich.; *в* — *C. (Cratocephalus) cicatricosus* F.-W.; *г, д* — *C. (Alipaster) pupulus* A. Mor.; *ж* — *C. (Cratophyrtus) turcosinensis* Mandl.; *з, е* — *C. (Pseudotribax) validus* Kr.; *а* — хеты FR_a (слева) и TE_7 (справа); *б, в* — правая половина 4-го тергита брюшка; *г, д* — головная капсула с правой мандибулой; *ж, з* — вершина стипеса; *е* — 9-й тергит сбоку.

со слабым металлическим блеском **Axinocarabus** Mor.
 78 (77). Хеты FR_3 развиты, церки довольно сильно изогнуты, их латеральный зубец крупный (рис. 14, *в*). Тергиты по бокам с 3—9 хетами, среди которых могут выделяться более крупные $TE_{7, 8, 9}$; вентриты покрыты длинными толстыми хетами. Верх тела с более или менее сильным металлически-синим блеском **Procerus** Dej.
 79 (76). Хета FR_6 расположена только хетами FR_7 и FR_4 (рис. 14, *ж*), 1-й членик губных щупиков только на вершине несет хеты.

- 80 (81). Задние углы тергитов брюшка округлены (рис. 14, *и*), челюстные щупики короче и толще, не длиннее лобного склерита (рис. 14, *к*), 1-й членик антенн без хет **Eupachys** Chaud. (*C. glyptopterys* F.-W.).
- 81 (80). Задние углы тергитов брюшка заострены (рис. 14, *з*), челюстные щупики длиннее и тоньше, не короче длины лобного склерита (рис. 14, *л*), 1-й членик антенн с 1—2 хетами.
- 82 (83). 4-й членик челюстных щупиков с 1 чувствующей площадкой, латеральный зубец церок почти такой же длины, как и дорсальный, церки очень грубо гранулированы (рис. 14, *г*) **Acoptolabrus** Mor.
- 83 (82). 4-й членик челюстных щупиков с 2 чувствующими площадками, латеральный зубец церок гораздо короче дорсального, грануляция церок слабее (рис. 14, *д*).
- 84 (85). Хеты TE_7 одиночные, челюстные щупики и антенны относительно короче, надглазничный бугорок сильно выступает вверх **Coptolabrus** Sol.
- 85 (84). Имеется gTE_7 из 4—7 хет, челюстные щупики и антенны очень длинные, надглазничный бугорок очень маленький, едва выступающий **Damaster** Kol. (*C. blapoides* Kol.).
- 86 (75). 1-й членик галеи без дополнительных хет, если с 1—2, то 4-й членик челюстных щупиков с 1 чувствующей площадкой.
- 87 (90). $gmST_1$ состоит из 3—5 хет, gPY_7 — не менее чем с 50 хетами, хеты $FR_{1,2}$, PA_9 , $TE_{1,6,10,11}$ булавовидные (рис. 15, *а*).
- 88 (89). Нижний глазок в заднем ряду значительно меньше соседних, нижняя губа короче, gLA_3 состоит из 10—15 хет, вторичная скульптура головной капсулы слабее **Deroplectes** Reitt.
- 89 (88). Нижний глазок в заднем ряду лишь немного меньше соседних, нижняя губа длиннее, gLA_3 состоит из 20—22 хет, вторичная скульптура головной капсулы грубая **Plesius** Sem.
- 90 (87). $gmST_1$ состоит из 1—2 хет, gPY_7 не более чем с 40 хетами, лишь хета PA_9 может быть булавовидной.
- 91 (92). Лациния на вершине с 2—3 хетами, 4-й членик губных щупиков с 2 чувствующими площадками, хеты gLA_b недифференцированы; хеты PR_{12} , ME_9 , TE_7 длинные (рис. 15, *б*) **Goniocarabus** Geh.
- 92 (91). Лациния на вершине лишь с 1 хетой, 4-й членик губных щупиков с 1 чувствующей площадкой, gLA_b состоит из 1 крупной и 2—3 небольших хет; PR_{12} ; ME_9 , TE_7 короче (рис. 15, *в*).
- 93 (94). 1-й членик антенн без хет (у *C. balassoglous* с 1 шиповидной хетой), $gmST_1$ с 1 (редко — с 2) хетами **Cratocephalus** Kirsch.
- 94 (93). 1-й членик антенн с 1—5 хетами, $gmST_1$ с 2 хетами.
- 95 (96). Зубцы церок относительно небольшие, их длина значительно меньше толщины основания церок (рис. 15, *г*), 1-й членик антенн на вершине с 3—5 хетами, виски в области хет PA_{14} слабовыпуклые (рис. 15, *д*) **Pseudotribah** Kr.
- 96 (95). Зубцы церок крупные, длина дорсального зубца не меньше толщины основания церок, 1-й членик антенн на вершине с 1—2 хетами, виски в области хет PA_{14} вздутые (рис. 15, *е*).
- 97 (98). Хета MX_8 расположена на соединительной мембране 1-го и 2-го члеников галеи (рис. 15, *ж*), хеты на вершине 1-го членика антенн хорошо развиты, не короче его диаметра; на боковой поверхности головы между хетами PA_{11} и PA_9 проходит тонкий продольный киль, эпиплевры средне- и заднеспинки с 1—2 хетами **Cratophyrtus** Reitt. (*C. turcosinensis* Mandl.).
- 98 (97). Хета MX_8 расположена в основании 2-го членика галеи (рис. 15, *з*);

хеты на вершине 1-го членика антенн маленькие, слабо различимые; киль на боковой поверхности головы отсутствует, эпиплевры средне- и заднеспинки без хет *Alipaster* Reitt. (*C. pupulus* Mor.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Михайлов В. А. Личинки жужелиц рода *Carabus* из Средней Азии // Зоол. журн. 1978. Т. 57, № 6. С. 851—856.
- Шарова И. Х. Личинки жуков-жужелиц, полезных и вредных в сельском хозяйстве // Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина. 1958. Т. 124, вып. 7. С. 4—164.
- Шарова И. Х. Семейство Carabidae — жужелицы // Определитель обитающих в почве личинок насекомых. (Под ред. М. С. Гилярова). М. 1964. С. 112—195.
- Arndt E. Larvenbestimmungsschlüssel der Carabus-Arten Europas (Col., Carabidae) // Ent. Nachrichten und Berichten. 1985. Bd 29, Hf. 2. S. 49—62.
- Bengtsson S. Die Larven der nordischen Arten von Carabus Lin. // Lunds Univ. Arrskr. N. F. Avd. 2. 1927. Bd 24, N 2. 87 S.
- Bitsch J. L'Évolution des structures céphaliques chez les larves de Coléoptères // Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.). 1966. Vol. 11, N 2. P. 255—328.
- Bousquet Y., Goulet H. Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera: Adephaga) // Canad. J. Zool. 1984. Vol. 62. P. 573—588.
- Breuning S. von. Monographie der Gattung Carabus // Bestimmungs-Tab. d. europ. Coleopteren., Troppau, 1932, Hf. 104, S. 1—238; Hf. 105, S. 239—496; 1933, Hf. 106, S. 499—794; 1933, Hf. 107, S. 795—912; 1934, Hf. 108, S. 913—1112; 1935, Hf. 109, S. 1113—1360; 1937, Hf. 110, S. 1361—1610.
- Brulle A. Histoire naturelle des insectes. T. V. Paris, 1835.
- Das G. The musculature and mouthparts of Insect larvae // J. Micr. Sci. 1937. Vol. 80. P. 39—80.
- Du Porte E. Evolution of cranial structure in adult Coleoptera // Canad. J. Zool. 1960. Vol. 38, N 3. P. 655—675.
- Emden F., van. A key to the genera of larval Carabidae (Col.) // Trans. Ent. Soc. London. 1942. Vol. 92. P. 1—99.
- Goulet H. Technique for the study of immature Coleoptera in glycerine // Coleopt. Bull. 1977. Vol. 31. P. 381—382.
- Hinton H. The ventral ecdysal lines of the head of endopterygote larvae // Trans. R. Ent. Soc. London. 1963. Vol. 115. P. 39—61.
- Hürka K. Die Larve der mitteleuropäischen Carabus- und Procerus-Arten // Rozpr. Čechosl. Akad. Věd, Řada Matem. a Přírodn. Věd. 1971. Ročn 80, sēs 8. S. 1—135.
- Ishikawa R. Notes on some basic problems in the taxonomy and phylogeny of the subtribe Carabina // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1973. Vol. 16, N 2. P. 191—215.
- Ishikawa R. A preliminary revision on the Carabogenici of the subtribe Carabina // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, ser. A (Zool.), 1979. Vol. 5, N 2.
- Lapouge G. de Tableux de détermination des larves de Carabus et de Calosomes // L'Echange, Rev. Linn. de Moulins. 1905. T. 21, N 248, p. 159—160; N 249, p. 164—165; N 250, p. 171—173.
- Lapouge G. de Coleoptera Adephaga: subfam. Carabinae. Wytsman (ed.) // Genera Insectorum. Bryxelles, 1929. Fasc. 192a. P. 1—129.
- Larsson S. Larven. In: Hansen V. Cicindelidae oy Carabidae, Köbenhavn, 1941. P. 243—360.
- Sturani M. Osservazione e ricerche biologiche sul genere Carabus Linnaeus (sensu lato) (Coleoptera, Carabidae) // Mem. Soc. Ent. Ital. 1962. Vol. 41. P. 85—202.

Львовский государственный педагогический институт
им. В. И. Ленина

Поступила 16 II 1989.

SUMMARY

Larvae of 162 species of the genus *Carabus* were investigated using the modern techniques. The general morphology and chaetotaxy are described in details. The principles of the sensitive structures homologization are worked out. A key to the 53 subgenera is provided.