

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

I. МОРФОЛОГИЯ

A. ИМАГО

Голова: головная коробка состоит из трех частей: эпикраниума, горла и наличника; эти части обычно отделены друг от друга швами. Наличник прикреплен к переднему краю верхней части эпикраниума—лбу, отделен от него швом и несет верхнюю губу. Горло кзади суживается в узкую пластинку (гулу) по всей длине нижней части головы, бока гулы примыкают к нижнему краю эпикраниума, отделены от него горловыми швами (рис. 1, 2). Вдоль расширенной вершины горла прикреплена нижняя губа, которая может быть отделена швом или, реже, спаяна с горлом. Гула всегда голая и без щетинок. От наличника или переднего края лба назад отходят лобные бороздки, которые могут полностью обогнуть глаза до висков. Расположение этих бороздок зависит от места прикрепления жевательных мускулов, которые проходят под ними и кончаются у внутренних отростков эпикраниума, расположенных под этими швами.

Хетотаксия: на голове нормально расположены следующие щетинки: четыре щетинки вдоль переднего края наличника; по две у внутреннего края глаз (предглазничные и надглазничные щетинки), нормально предглазничная расположена перед глазом, а надглазничная—за ним, но иногда обе щетинки передвигаются назад или исчезает предглазничная щетинка. Ряд щетинок имеется вдоль вершинного края горла. Одна—две пары щетинок расположены на эпикраниуме между нижним краем глаза и горлом (гулярные щетинки могут отсутствовать, рис. 1, 2).

У жужелиц глаза обычно развиты, но глазков не бывает; у некоторых форм, ведущих скрытый образ жизни (в земле или пещерах), глаза редуцированы, часто полностью.

Усики прикреплены между глазами и основанием верхних челюстей, под складкой лба, они нитевидные или четковидные, состоят всегда из одиннадцати члеников, никогда не несут ни булавы, ни утолщений, ни лопастей. У скакунов усики прикреплены на лбу. Первый членик часто крупнее прочих, обычно голый, но всегда с одной щетинкой.

Верхняя губа обычно поперечная, на своем переднем крае с щетинками, снизу она перепончатая и снабжена чувствительными органами.

Верхние челюсти (рис. 1, 4) большие и хитинизированные, в разрезе треугольные (соответственно у них отличают дорсальную, вентральную и наружную плоскости). Плоскости отграничены кантами, из них внутренний вооружен зубами и может быть разделен на три части: нижнюю (мола), представляющую острый режущий край,

часто покрытый волосками или зернами; ретинакул, с 2—3 зубцами, разными на обеих челюстях и входящими друг в друга при смыкании челюстей; вершинную (дистальную) часть канта, которая загнута внутри, снабжена режущим краем и заканчивается острием. У некоторых жувелиц, в Армении не встречающихся, между молой и рети-

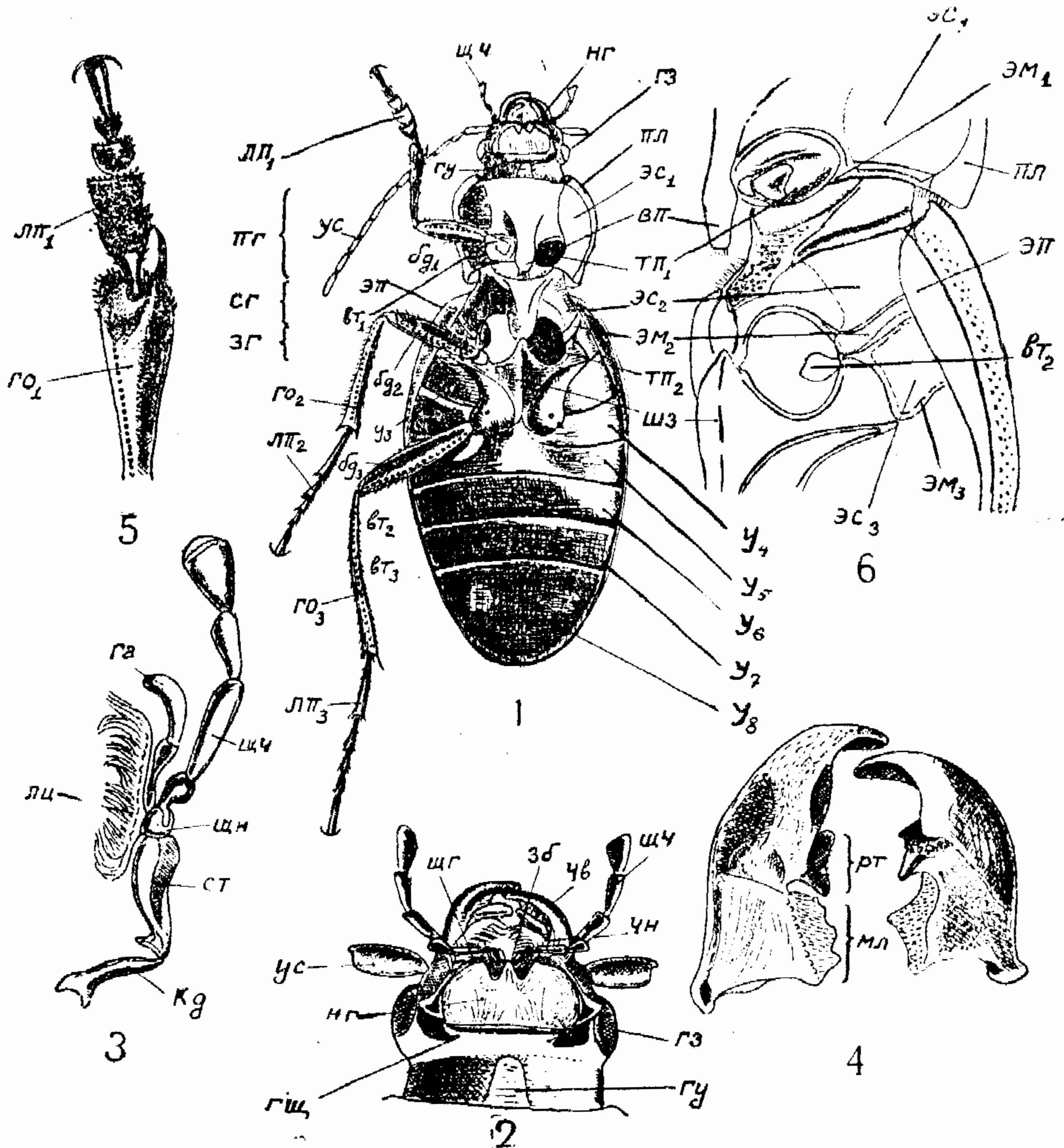


Рис. 1. *Carabus calleyi* Fisch. самец.

1. Вид снизу (правые конечности частично удалены) х 3. 2. Голова снизу х 7,5. 3. Правая нижняя челюсть сверху х 15. 4. Правая левая челюсть сверху х 15. 5. Левая передняя нога снизу—голень и лапка х 7,5. 6. Часть груди сбоку х 7,5.

бд—1, 2, 3—бедрa (передние, средние, задние); вл—выступ переднегрудь; вт—1, 2, 3—вертлуги (передние, средние, задние); га—галея; гз—глаз; го—1, 2, 3—голени (передние, средние, задние); гш—место (отсутствующей) гулярной щетинки; гу—гула; зб—зубец нижней челюсти; зг—заднегрудь; кд—кардо; лп—1, 2, 3—лапки (передние, средние, задние); лц—лациния; мл—мола; нг—нижняя губа; пг—переднегрудь; пл—плевры переднеспинки; рт—ретинакул; сг—среднегрудь; ст—стипес; тп—1, 2—тазиковые впадины (передние и средние); ус—усик; чв—челюсти верхние; чн—челюсти нижние; шз—шов заднегрудь; щг—щупики губные; щн—щетинконосец; щч—щупики челюстные; эм—1, 2, 3—эпимеры (передне-, средне- и заднегрудь); эп—эпиплевры надкрылий; эс—1, 2, 3—эпистерны (передне-, средне- и заднегрудь)

накулом имеется дополнительный зубец. Наружная плоскость верхней челюсти часто несет вдавление или бороздку, у вершины которой расположена щетинконосная пора (важный филогенетический признак).

Нижние челюсти (рис. 1, 3) состоят из кардо, стипеса, лацинии и галеи. Кардо представляет собой сегмент, входящий в глубокую впадину, ограниченную краем эпикраниума, горлом и нижней губой. Стипес длинный, несет ряд щетинок, иногда также своеобразные выросты (*Leistus*). К стипесу прикрепляются лациния и галея, а также челюстные щупики. Лациния имеет вид длинной пластинки, более или менее четко отделенной от стипеса, ее внутренний край вооружен по всей длине крупными шипиками и щетинками, а у вершины зубцом, который иногда (у скакунов) подвижен. Галея состоит из двух члеников, она прикреплена рядом с щупиком на вершине стипеса около лацинии, имеет форму короткого щупика. Челюстные щупики (*palpes*) всегда 4-члениковые, их 1-й членик очень короткий. Часть стипеса, на которой прикреплены щупик и галея, часто ограничена швом и в этом случае носит наименование щупиконосца (*palpiger*). Нижняя губа (рис. 1, 2) представляет двухлопастную пленку, которая образовалась благодаря слиянию двух, исходно симметричных отростков (аналогов стипеса нижней челюсти). Ее края глубоко вырезаны и часто несут простой или двойной центральный зубец, снаружи вырезка ограничена выступающими вперед боковыми лопастями. У некоторых жужелиц (*Tachys*) нижняя губа снабжена двумя глазчатыми выпуклостями, которые Жаннель (1941) склонен рассматривать как органы слуха. Эти выпуклости занимают около трети длины нижней губы и имеют вид глазчатых точек. Губные щупики состоят из трех члеников и прикреплены каждый к особому членику (щупиконосцу)—отростку нижней стороны нижней губы, поэтому щупики выглядят четырехчлениковыми. На предпоследнем членике губных щупиков имеется несколько щетинок, количество и расположение которых имеет большое филогенетическое значение. Над щупиконосцами расположен язычок, представляющий более или менее хитинизированный склерит, боковые края которого обычно загнуты в виде перепончатых придатков различной формы (*paraglossae*). Язычок у вершинного края обычно несет две длинные центральные щетинки и иногда также несколько коротких боковых щетинок. Его придатки голые или опушенные, на нижней губе часто имеется пара щетинок.

Переднеспинка представляет собой большой хитинизированный склерит, прикрывающий сверху переднегрудь, ее боковые края—плевры—загнуты вниз, на грудь. Обычно переднеспинка разделена надвое продольной срединной бороздкой, которая спереди и сзади не доходит до края, но отделена от него поперечной краевой бороздкой. У основания часто имеются боковые вдавления, которые, как правило, тем глубже, чем больше переднеспинка сужена кзади; вдавления часто разбиты на два или перерезаны продольными киями, из которых наиболее обычен внешний киль, отходящий от задних углов переднеспинки.

Хетотаксия переднеспинки сводится обычно к четырем щетинкам, из которых две расположены у задних углов, две другие—у передней трети бокового края. Вдоль края могут иметься еще дополнительные щетинки или реснички.

Переднегрудь (рис. 1, 6) состоит из нескольких склеритов, ограниченных четкими швами. Передние тазиковые впадины открытые или закрытые (в зависимости от того, достигают ли они заднего края груди или отделены от него узким склеритом), друг от друга отделены

срединным выступом переднегруди. Снаружи от впадин до плевр расположены эпистерны переднегруди, к их концу (вдоль заднего края впадин) заметны маленькие эпимеры, которые могут быть свободными (при открытых тазиковых впадинах) или прикрепленными дистальным концом к выступу переднегруди (при закрытых тазиковых впадинах). При закрытых тазиковых впадинах образуется замкнутая выемка, в которой может вращаться тазик и которая снутри обтянута кожистой перепонкой. В этой перепонке имеется длинная щель, в которой располагается большое дыхальце переднегруди. Иногда эта щель двойная. Можно полагать, что во время бега жужелицы воздух постоянно проникает в выемку. По мнению Жаннеля, у исходных жужелиц впадины были открытыми и закрылись у более эволюционированных форм.

Среднегрудь примыкает к переднегруди обычно непосредственно; иногда ее срединная часть вытянута в шейку (*pedunculus mesothoracis*), на которую прикреплена переднегрудь. В этом случае основание переднеспинки не касается надкрылий, и щиток расположен на шейке, а надкрылья плотно примыкают друг к другу вдоль всего шва до основного ската, но продолжены выше под переднеспинку (Семенов, 1903). Среднегрудь состоит из срединного щита и примыкающих к нему сбоку склеритов—эпимер и эпистерн. Шов, отделяющий эпистерны от щита, обычно частично сглажен, эпимеры узкие, расположены у заднего края эпистерн. Эти эпимеры могут достигать впадин средних тазиков и в этом случае они занимают все пространство от этих впадин до края эпиплевр надкрылий (табл. V, рис. 22) или же они укорочены, а впадины окаймлены лишь щитами среднегруди (табл. V, рис. 25). В первом случае эти впадины «закрытые», а во втором—«открытые». У рода *Symbionotum* впадины считаются закрытыми, но эпимеры неясственные, так что здесь налицо особая структура (табл. V, рис. 25). У *Scaritinae* строение впадин также особое, так как к тазику примыкает эпистерна среднегруди, а эпимера укорочена (табл. V, рис. 24); такие тазиковые впадины также считаются «открытыми», хотя они не тождественны прочим.

Строение склеритов среднегруди связано с расположением мускулатуры груди, в частности с таковой средних и задних ног, часть мускулатуры которых прикреплена к этим склеритам снутри, поэтому от этого строения зависит способ передвижения насекомых. Согласно нашим наблюдениям формы с «открытыми» средними тазиковыми впадинами обладают способностью при беге описывать крутые зигзаги («лавирующий бег»), чего у прочих жужелиц не наблюдается. Зато копательных конечностей у этих форм не бывает. Такое же строение заднегруди свойственно водным адефагам, которые также часто могут описывать зигзаги в воде. У форм с «закрытыми» средними тазиковыми впадинами копательные конечности обычны, но у жужелиц таковыми могут служить лишь передние ноги. Поскольку мускулатура этих ног прикреплена к переднегруди, следует полагать, что строение среднегруди у этих форм должно обеспечивать достаточную устойчивость тела при копании. Наиболее развиты копательные способности у подсемейства *Scaritinae*, у которых тело мало поворотливо, а движения прямолинейные. У прочих жужелиц копательные способности развиты в различной степени, но тем более, чем тело менее поворотливо, а бег всегда более или менее прямолинейный, хотя может быть и очень быстрым.

Заднегрудь состоит из срединного щита и двух пар склеритов, она длинная у крылатых форм и более или менее укорочена у бескрылых. Эпимеры заднегруди расположены за их эпистернами, они могут

быть отделены от эпистерн и тогда имеют вид поперечного валика, отграниченного тонким швом (табл. V, рис. 24, 25) или сливаться с эпистернами (рис. 1, б, табл. V, рис. 22). К заднегруди и ее склеритам прикреплена мускулатура задних ног и крыльев. Установлено (Tietze, 1963), что у бескрылых особей мускулатура редуцирована всегда, но она может быть таковой и при нормально развитых крыльях. Из европейских форм наибольшая редукция заднегруди наблюдается у рода *Cychnus*, все виды которого бескрылые.

Задние тазики поперечные, соприкасаются или отделены друг от друга лопастью заднегруди. Их внешний край обычно опирается об эпимеру заднегруди, иногда (*Trachyrachys*) достигает края эпиплевр.

В надкрыльях можно различать: 1) диск (надкрылье в собственном смысле слова); 2) его узкий основной отросток, снабженный артикуляционной поверхностью и прикрепленный к заднегруди; 3) загиб бокового края надкрылья—эпиплевр. Эпиплевр отходит от основного отростка, продолжен обычно до вершинного края, иногда даже до шовного угла, обычно голый, изредка волосистый, всегда без щетинок. У вершины эпиплевр часто искривлен; при этом киль, проходящий вдоль внутренней его части (невидимый снаружи), к концу изгибается наружу и сливается к вершине с боковым краем, который здесь загнут (как бы закрючен), изредка эпиплевр отсутствует (*Drypta*). В этой работе длина надкрылий измерена от плеча.

Основание надкрылья часто несет кайму, от которой отходят бороздки надкрылий. Между основанием надкрылья и этой каймой образуется плоский блестящий скат, по которому может скользить основание переднеспинки. У плеч эта кайма сходится с основным краем надкрылья под острым углом, который часто выступает наружу в виде зубца (плечевой зубец). У примитивных жужелиц эта кайма отсутствует. Форма плеч зависит от развития крыльев, у крылатых форм плечи выступающие, у бескрылых они более или менее широко закругленные. Боковой край надкрылий вдавлен по всей длине, вдоль этого вдавления снутри проходит восьмая бороздка. Между краем и этой бороздкой, а иногда на самой бороздке имеется ряд щетинконосных пор-хлыстов (*series umbilicata*); строение хлыстов отличается от строения обычных щетинконосных пор тем, что щетинконосная пора состоит из хитинизированного кольца с приподнятым краем-воротничком, окружающим центральное отверстие, из которого исходит щетинка, диаметр воротничка приблизительно в два раза больше диаметра щетинки. У хлыстов диаметр воротничка в пять-шесть раз больше диаметра очень тонкой щетинки-реснички, пространство, отграниченное этим воротничком, перепончатое, иногда ресничка исходит не из центрального бугорка, который всегда имеется, а независимо от него откуда-нибудь сбоку. Промежуточное строение между хлыстом и щетинконосной порой наблюдается у прищитковой щетинконосной поры.

Диск надкрылий гладкий или бороздчатый, зернистый, точечный и т. д. У исходного прародителя жужелиц надкрылья должны были иметь по восемь бороздок, которые принято считать от шва (первая бороздка пришовная). У щитка часто имеется дополнительная прищитковая бороздка, которая может быть расположена на втором (исходное положение) или на первом промежутке, у некоторых реликтовых экзотических жужелиц эта бороздка длинная, почти достигает вершины надкрылий (*Migadopinae*). Когда пришовная бороздка развита полностью, она продолжена вдоль вершинного края и затем загибается на диск. Конечный отрезок этой бороздки от шовного угла

называется возвратной бороздкой, он может быть связан с концом 5-й бороздки.

Боковой загиб надкрылий обычно образует дополнительную девятую бороздку, проходящую через хлысты. Эта бороздка не гомологична прочим и поэтому не входит в счет бороздок.

Хетотаксия надкрылий: кроме хлыстов и иногда отсутствующих щетинконосных пор, у основания прищитковых бороздок имеются дискальные щетинки и вершинные. Дискальные расположены на непарных промежутках бороздок, обычно на третьем, реже также на пятом, у некоторых примитивных форм также на первом и седьмом. Щетинки могут располагаться в середине промежутка или у края бороздки или по ее оси, иногда перемещаются на соседние промежутки. Исследованиями Жаннеля установлено, что непарные промежутки соответствуют исходным жилкам преобразованного в надкрылье крыла, первый, третий и пятый промежутки связаны с двумя кубитальными жилками, седьмой и девятый—с медиальной и радиальной. Из парных промежутков второй отделяет анальное поле исходного крыла от кубитального, а шестой—кубитальное от радиального. Чаще всего имеются 1—3 дискальные поры, расположенные на третьем промежутке.

Вершинные поры у исходных форм должны были стоять на непарных промежутках и зависеть от тех же жилок, как и дискальные, но впоследствии они значительно сдвинулись по-разному у разных групп. Что касается хлыстов бокового края, то их расположение также изменчиво. По мнению Жаннеля, у исходных форм хлысты должны были располагаться в один неправильный и беспорядочно распределенный ряд; но такое строение известно у сильно эволюционированных форм и сопряжено с редукцией краевых бороздок (например, у *Zuphium*), поэтому вряд ли его можно считать примитивным. По нашему мнению, у примитивных жужелиц имелся правильный ряд густых равноотстоящих хлыстов, причем надкрылья должны были иметь по восемь резких и цельных бороздок. Дальнейшая эволюция исходной формы приводит к исчезновению срединных хлыстов и обособлению двух пучков (плечевого и вершинного), а иногда к неравномерному распределению и сдвигу некоторых хлыстов. Количество хлыстов может достигнуть 50 с каждой стороны, изредка их нет вовсе (*Omopron*, *Miscodera*).

У ряда жужелиц (*Carabinae*, *Omoproninae*, *Nebria* и некоторые другие группы, на Кавказе не представленные) на надкрыльях имеются дополнительные бороздки и связанные с ними своеобразные скульптуры. Второй промежуток бороздок иногда резко расширен и несет у основания следы двух исчезнувших сверхсчетных бороздок (у *Notiophilus*). Иногда все парные промежутки удваиваются (*Loricera*), и тогда надкрылья имеют по 12 бороздок, или утраиваются так, что бороздок становится 16. Соответственно можно говорить о первичных (непарных, часто щетинконосных), вторичных и третичных промежутках, а у некоторых брызгунов и о четвертичных. Первичных промежутков имеется пять (соответствующих четырем бороздкам), вторичных—восемь (замещающих четыре парных), третичных—двенадцать и т. д.

У *Omopron* разделение парных промежутков разное для каждого первичного промежутка, то же наблюдается у самок плавунцов (*Dytiscus*). У брызгунов скульптура надкрылий достигает исключительного разнообразия. Наиболее простым и, вероятно, примитивным типом можно считать гомодинамное триплоидное строение надкрылий,

где имеется 16 бороздок с почти равноширокими промежутками (как у *Calosoma*). Если третичные промежутки удваиваются, создается пентаплоидное строение (*Charmosta*), которое у брызгунов не встречается; при этом строении на место каждого исходного парного промежутка приходится по пять бороздок. При гептаплоидном строении третичные промежутки утраиваются, так что на каждый исходный парный промежуток приходится 7 промежутков (1 вторичный, 2 третичных, 4 четвертичных, расположенных в порядке: 1—4—3—4—2—4—3—4—1). Если промежутки разной ширины, то такое строение называют гетеродинамным. В порядке исключения могут раздваиваться и первичные промежутки бороздок (у некоторых брызгунов, в Армении не встречающихся).

Крылья жужелиц обладают довольно постоянной системой жилкования, которая свойственна всей группе адефага. Но у мелких форм и у тех, крылья которых недоразвиты, жилки часто стерты (у одного и того же вида жужелиц могут иметься как крылатые, так и

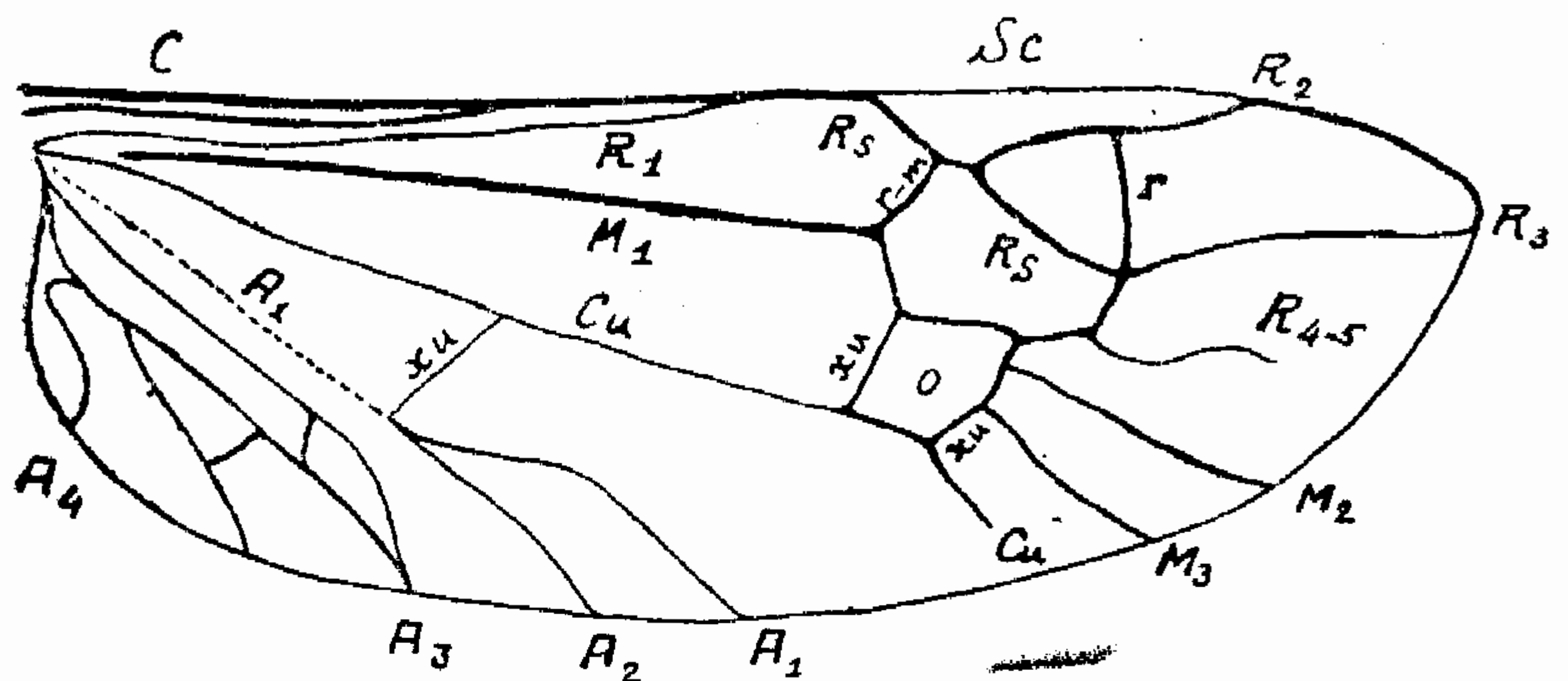


Рис. 2. Схематическое жилкование крыла у жужелиц.

А—1, 2, 3, 4—анальные жилки; С—костальная жилка; Сu—кубитальная жилка; М—1, 2, 3—медиальные жилки; О—вторая треугольная ячейка; R—1, 2, 3, 4—5—радиальные жилки; R_s—радиальный сектор; r—радиально-поперечная жилка; r-m—радиально-медиально поперечная жилка; Sc—субкостальная жилка; хii—поперечная жилка

бескрылые формы, а также особи с частично редуцированными крыльями). При нормально развитых крыльях различают: короткую костальную жилку, которая заметна лишь у места прикрепления крыла, а затем сливается с субкостальной. Эта последняя образует верхний край крыла. Ниже нее проходит вторая радиальная, у середины которой образуется более или менее замкнутая ячейка. Под ней проходит медиальная жилка, которая резко загибается на уровне изгиба крыла и окаймляет сверху вторую треугольную ячейку (*oblongum*), обычно примыкающую к первой ячейке. Изгиб медиальной жилки очень характерен для жилкования всех адефага, от него к краю крыла обычно отходят две короткие жилки, отделившиеся от медиальной. Ниже медиальной проходит кубитальная жилка, к вершине часто раздвоенная, и несколько анальных. Принятые нами обозначения соответствуют трактовке Жаннеля. Другие авторы выдвигали иную классификацию жилок. Хотя жилкование крыла у жужелиц изменчиво, его можно вывести из одной исходной схемы (King, 1956), изображенной на рис. 2.

Когда крылья редуцируются, сначала исчезают кубитальные и анальные жилки, то есть те, которые расположены на складывающейся части крыла, и это скачкообразно (мутационно).

Редукция крыльев отражается и на других частях тела: плечи закругляются, заднегрудь укорачивается, задняя часть тела уменьшается и расширяется, переднеспинка увеличивается в объеме, ее задние углы увеличиваются и становятся более выступающими, глаза уменьшаются за счет редукции их задней части.

Ноги (рис. 1) состоят из тазика, вертлуга, бедра, голени и лапки. Тазики передних и средних ног округлые, на задних продольные, обычно ни один тазик щетинок не несет, на них часто бывают маленькие хитинизированные отростки-трохантины, которые снаружи не видны. Вертлуги передних и средних ног короткие, треугольные, на задних ногах они большие и часто вытянуты в длинную лопасть, которая может опираться на бедро. На каждом вертлуге обычно по одной щетинке. Бедра сходные на трех парах ног, щетинконосные; голени разные и часто снабжены разными половыми или специфическими отличиями. У их вершины расположен пучок щетинок, из которых обычно две, реже три, много толще и крупнее прочих (шпоры). Шпоры передних голеней у примитивных жужелиц одинаковые и обе вершинные (рис. 1, 5). В процессе эволюции одна из этих шпор сдвигается назад к передней трети голени, боковой край которой между обоими шпорами образует вырезку, густо усаженную щетинками. Это образование является органом туалета и служит для чистки усиков, которые жужелица продевает в вырезку голени, а затем движением головы постепенно вытягивает так, что щетинки вырезки чистят как щетка усик почти по всей его длине. Лапки почти всегда пятичлениковые (четырёхчлениковые лишь у некоторых *Anillini*), последний членик с двумя коготками и центральным пучком щетинок, служащим органом чувств.

Брюшко образовалось путем специализации сегментов (уритов) первичных насекомых и состоит из шести видимых стернитов и восьми видимых тергитов. У всех жужелиц первый сегмент (урит) исходного предка редуцирован. От второго урита остался лишь маленький тергит. Шесть последующих уритов сохранились, но первые три более или менее срослись вместе, а первый из них прерван посередине впадинами задних тазиков. Последний тергит брюшка (пигидий) соответствует девятому уротергиту, его стернит скрыт в брюшке и состоит из двух хитинизированных склеритов, форма которых изменяется с полом; к нему прикреплены половые органы.

Дыхалец девять пар, из них одна пара крупных на груди. У личинки эти дыхальца находятся на среднегрудь, на стадии куколки они переходят на переднегрудь. Следующая пара дыхалец, также больших, расположена на первом видимом тергите брюшка, остальные дыхальца меньше и располагаются попарно на каждом сегменте.

Стридуляционный аппарат описан у разных жужелиц, он расположен на тергитах брюшка (*Elaphrus*) или надкрыльях (*Harpalus*), или на темени, которое трет о переднеспинку (*Platyderus*), или на задних бедрах (*Siagona*), которые трут о грудь, снабженную на этом месте штриховкой (ее нет у *S. europaea* Dej.).

Мужской половой аппарат (пенис) расположен внутри склерита, образованного девятым уритом. Этот склерит состоит из трубки, обычно загнутой в виде треугольника с закругленными углами. Пенис представляет более или менее хитинизированную трубку, внутри которой лежит внутренний мешок, вмещающий сперматофор (рис. 3). У

конца основной части пениса расположено основное отверстие, через которое проходит семенозвергательный канал. По этому каналу сперматозоиды поступают из семенников во внутренний мешок. Иногда над этим отверстием имеется хитинизированный гребень («основной гребень»), ограниченный швом. Над внутренним мешком в передней

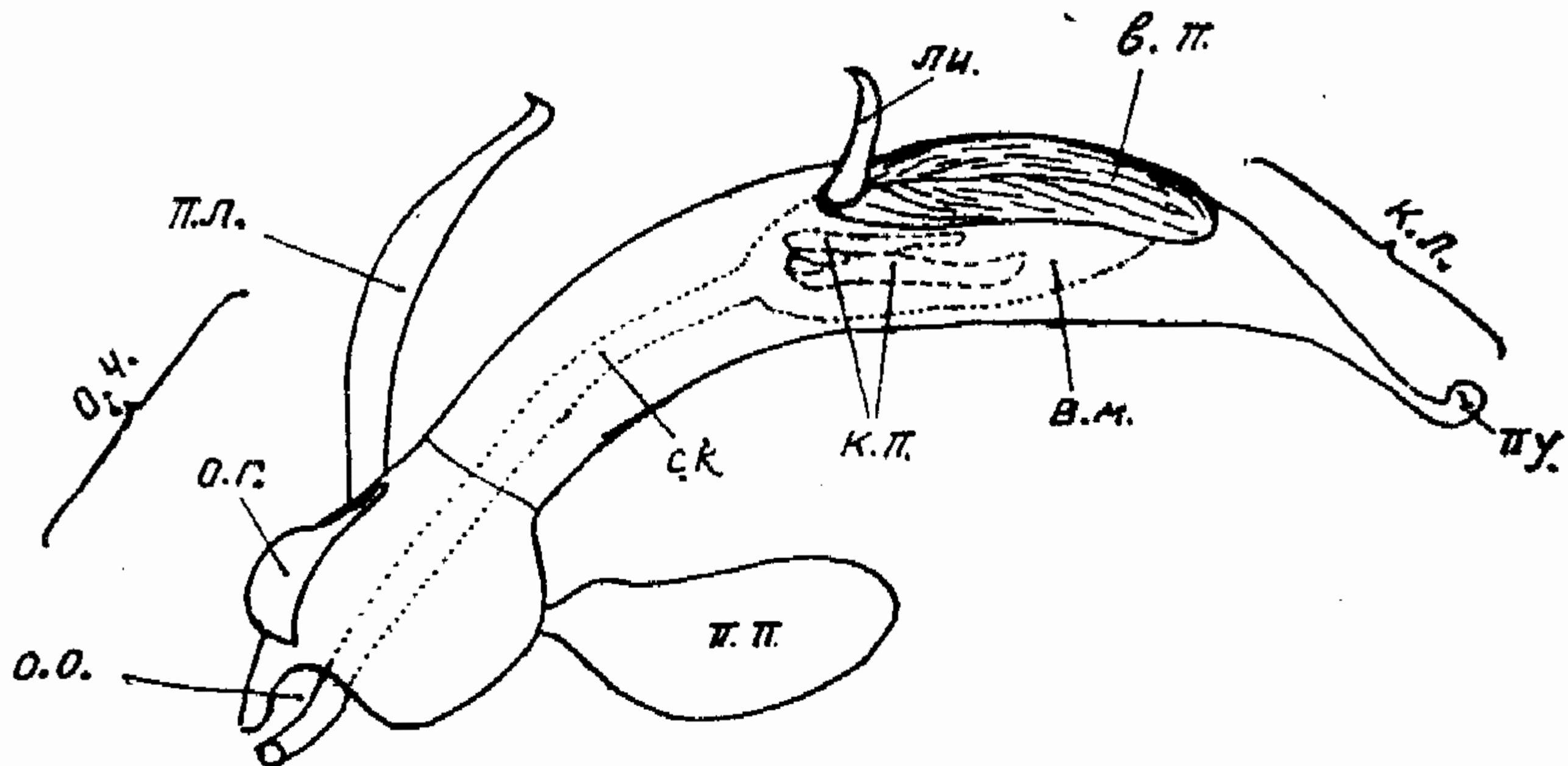


Рис. 3. Схема полового аппарата самца у жу желиц.

в. м.—внутренний мешок; в. п.—вершинное поле; к. л.—концевая лопасть; к. п.—копуляционные пластинки; ли.—лигула; о. г.—основной гребень; о. о.—основное отверстие; о. ч.—основная часть; п. л.—парамера левая; п. п.—парамера правая; пу.—пуговка вершинная; се—семенозвергательный канал

части пениса натянута большая перепонка, рассеченная продольно («вершинное поле»); через это поле при копуляции выпячивается внутренний мешок со сперматофором или спермиями. Дистально от этого поля расположена «концевая лопасть», иногда заканчивающаяся утолщением—«вершинной пуговкой». У основания пениса снизу прикрепляются два отростка—парамеры. При спаривании пенис поворачивается в «нормальное» положение, вершинное поле находится сверху, а парамеры снизу, в состоянии покоя пенис повернут на 180° по отношению к нормальному положению, а в брюшке он складывается на бок на 90° от нормального, входя в девятый урит наподобие лезвия перочинного ножа.

Из вершинного поля иногда (у красотелов) выступает придаток пениса—лигула, вершинная часть которой часто утолщена или искривлена. Эта лигула образуется за счет разрастания края внутреннего мешка. У брызгунов она также может иметься, но у них мала и обычно спрятана во внутреннем мешке (рис. 10).

Внутренний мешок расположен обычно внутри пениса, реже над ним (примитивное строение), в этом случае пенис имеет форму вогнутой чашечки, к которой внутренний мешок прикреплен перепонкой. Во внутреннем мешке образуется сперматофор, который выбрасывается из него или выдавливается при спаривании. Эта операция, очевидно, довольно трудоемкая, так как у большинства жу желиц существуют особые приспособления для ее облегчения. Для этой цели внутренний мешок внутри часто усажен хитинизированными отростками—шипами, пластинками, иногда длинными жгутиками, которые могут растягиваться, как пружины. Лигула играет, вероятно, ту же роль. Эти структуры имеют большое систематическое значение. Особенно характерны копуляционные пластинки, которые образуются путем слияния боль-

шого количества шипиков. Этих пластинок обычно две, иногда они слиты вместе.

У примитивных форм парамеры симметричны и сходны, их вершина несет пучок щетинок. Эволюция парамер шла путем редукции одной из них, очевидно, из-за асимметричного положения пениса в брюшке. При этом редуцируется та парамера, которая в брюшке лежит под пенисом. Конечное звено этой эволюции осуществлено у бомбардиров, где одна из парамер редуцирована полностью, а другая обмотана вокруг цилиндрического основания пениса.

У большинства жужелиц поворот пениса происходит справа налево, но иногда и в обратном направлении. Направление этого поворота обычно закреплено наследственно и характеризует роды и даже трибы, но иногда оба варианта встречаются у одного и того же вида (например, у волосистой жужелицы) и в этом случае редуцируется та парамера, которая лежит под пенисом.

В процессе эволюции жужелиц можно проследить ряд последовательных этапов в перестройке пениса, которые хорошо использованы филогенетиками (Жаннель). Однако эта эволюция протекает гетерохронно у разных групп жужелиц для разных частей полового аппарата. В пределах изучаемой нами фауны можно отметить следующие основные направления эволюции пениса. У исходных форм пенис должен был иметь форму вогнутой пластинки (полутрубки), к которой внутренний мешок прикреплялся сверху перепонкой. Такое строение среди жесткокрылых известно лишь у жужелиц и сохранилось у *Elaphrinae*, *Siagoninae* и *Deltomerini*. В дальнейшем боковые края полутрубки срачиваются над внутренним мешком с обоих концов, образуя трубку, сохраняющую внутренний просвет для выпячивания внутреннего мешка наружу (вершинное поле). У *Notiophilini*, *Carabinae*, *Broscinae* это поле простирается почти на всю длину внутреннего мешка, но по мере перехода пениса в асимметричное положение, длина этого поля сокращается. У более эволюционированных форм и пенис, и его вершинное поле асимметричны. Вооружение внутреннего мешка эволюционирует по-разному в разных группах жужелиц и, очевидно, параллельно, но с общим стремлением упрощения этого вооружения. Наиболее специализированные структуры свойственны примитивным формам: лигула у *Carabinae*, хитинизированный стержень (действующий наподобие поршня) у *Elaphrinae* и *Broscinae*; у *Notiophilus* на месте отсутствующего стержня заметно утолщение, рассматриваемое нами как его остаток. У рода *Dyschirius* часто имеется длинный жгут, не гомологичный стержню *Elaphrinae*, но выполняющий, вероятно, ту же функцию. Еще более длинный жгут, свернутый как пружина, известен у рода *Platyтарус*, весьма отдаленного систематически от *Scaritinae*.

Основная часть пениса также эволюционирует и это без видимой связи с прочими частями полового аппарата. Эта часть состоит из хитинизированного кольца, которое продолжено в виде склеротизированного придатка, часто четко отграниченного от кольца. Строение кольца довольно постоянное, кольцо выпуклое и несет выступ, к которому прикрепляются парамеры, двигательные мышцы которых обхватывают это кольцо. Придаток, наоборот, изменчив. У *Carabinae* он разделен осевой щелью на две равные лопасти, через эту щель проходит семеизвергательный канал. У рода *Nebria* он образует трубку, конически расширенную к концу. У рода *Leistus* эта трубка снабжена килеобразным гребнем, образовавшимся, по-видимому, путем слияния двух исходных лопастей друг с другом. У родов *Notiophilus* и

Elaphrus этот придаток сильно укорочен, у *Omophron* он образует своеобразный валик, у скакунов и *Siagoninae* он отсутствует. У рода *Scarites* он имеет такую же форму, как у брызгунов, но без основной щели, у *Clivina* он вытянут в более или менее длинную трубку, у *Dyschirius* он малоявственный, у *Broscus* он образует две лопасти, щель между которыми кончается полукруглым отверстием, но через это отверстие проходит не семенозвергательный канал, а стержень, о котором мы писали выше. У *Apotomus* этот придаток значительно редуцирован, стержня нет. У *Bembidiinae* придаток расположен как у *Omophron*, но в виде узкого гребня, которого, однако, нет у *Deltomerini*. Этот гребень отсутствует и у прочих жуужелиц. Таким образом, этот придаток, претерпев у примитивных форм значительную эволюцию, смысл которой неясен, у более прогрессивных упрощается.

Филогенетическое значение имеет также положение входного отверстия семенозвергательного канала. У примитивных форм оно осевое. Асимметричное положение отверстия имеется у *Broscinae*; у *Bembidiinae* оно приводит к образованию глубокой вырезки с одной стороны основной лопасти, которая, однако, отсутствует у *Deltomerini*. У более прогрессивных групп отверстие снова более или менее симметрично.

Эволюция парамер более четкая. У исходных форм (*Trachypachys*) парамеры сходны и симметричны. Почти симметричные парамеры свойственны *Carabinae*, *Omophroninae*, *Cicindelinae*, *Siagoninae*, *Scaritinae*; у *Nebria* левая парамера длинная, лентообразная, часто обволакивает пенис сверху, а правая короткая, треугольная. У *Notiophilini* и *Elaphrinae* левая парамера немного уже правой. У *Broscus* парамеры такого же типа, как у *Elaphrus*, но они резко различны, причем правая парамера по форме напоминает правую парамеру *Bembidion*. У *Apotomus* парамеры также сильно асимметричны, но почти равной длины. У *Bembidiinae* правая парамера заметно шире и крупнее левой (кроме *Deltomerini*). Опушение парамер также сильно изменяется. У *Carabinae*, *Nebriini*, *Notiophilini*, *Omophroninae* парамеры голые, у *Elaphrus* обе парамеры несут густую бахрому длинных ресничек, у *Broscus* левая парамера несет такую же бахрому, но правая голая, с одной вершинной щетинкой. Большая и длинная щетинка имеется на обеих голых парамерах скакунов. У *Siagona* вершина парамер опушена, а у *Cymbionotum*—голая. У рода *Scarites* вершина парамер густо опушена, у рода *Clivina* она несет три щетинки, а у рода *Dyschirius* щетинки могут и отсутствовать. У *Bembidiinae* вершина парамер несет несколько (обычно три-четыре) щетинок. У *Harpalinae* большая (обычно левая) парамера становится дискообразной и голой, без щетинок, а малая короче и уже, иногда иглообразная (*Zabrus*, *Amara*), обычно без щетинки (щетинки имеются лишь у экзотического рода *Agra*); у *Brachininae* правая парамера исчезла, а левая голая и свернута лентой вокруг основания пениса.

Строение пениса позволяет установить несколько направлений в эволюции жуужелиц, которые, однако, невозможно расположить в линейном порядке.

Мужские половые органы состоят из парных семенников и выводных протоков. Семенники жуужелиц, как и прочих адефага, образованы каждый одной длинной трубкой, свернутой в два плотных клубка, один у конца трубки (*testis*), а другой неподалеку от места соединения трубки с выводным протоком (*epididymis*). Весь аппарат состоит из двух ветвей, связанных каждая с одним семенником и с одной придаточной железой. Обе ветви сходятся вместе в семенозвергательный

канал, проникающий в пенис. Железы секретируют клейкую жидкость для сцепления сперматозоидов в сперматофоре или в спермиях. У некоторых жуужелиц сперматофор, очевидно, не образуется и сперматозоиды проникают пачками в семеприемник самки.

Половые органы самки состоят из двух яичников, образованных пучками многочисленных яйцевых трубок, связанных с общим яйцеводом. Оба яйцевода соединяются в один яйцеизвергательный канал, впадающий во влагалище. Яичники принадлежат к типу политрофно мероистическому, то есть состоят из трубок, в которых яйцеклетки чередуются со скоплениями питательных клеток (в телетрофных яичниках, свойственных жесткокрылым—*Polyphaga*, питательные клетки собраны в конечном участке трубки, и яйцевые клетки соприкасаются, у паноистических яичников более примитивных насекомых специальных питательных клеток в трубках не имеется).

По мере созревания яйца опускаются по яйцеводу до влагалища и там оплодотворяются сперматозоидами. Эти последние хранятся в семеприемнике (сперматеке)—извилистой трубке, расположенной у места впадения яйцевода во влагалище. В семеприемниках сперматозоиды могут сохраняться живыми очень долго, вероятно, даже больше года, и выходят оттуда по мере надобности.

Женские половые органы обычно снабжены несколькими хитинизированными частями: кольцом (*annulus receptaculi*), расположенным у выходного отверстия семеприемника, иглой (*apophysa vaginalis*), примыкающей снаружи к влагалищу и служащей, вероятно, для прикрепления мускулатуры.

Строение половых органов самок, в особенности сперматеки, у жуужелиц имеет таксономическое значение (Schuler, 1960—1965), хотя у одного и того же вида оно довольно изменчиво и, в частности, изменяется с возрастом имаго, а у близких видов часто сходно. Тем не менее оно может служить для распознавания многих видов, а также родов. По мнению Шюлера, особенности этого строения являются основным критерием рода, но приведенные им данные еще недостаточны для такого вывода.

Вторичные половые признаки у жуужелиц очень разнообразны. У самца часто бывают особые придатки: задние вертлуги могут быть зазубренными или вытянутыми в острие, бедра могут нести зубцы или ряды дополнительных щетинок, голени—шпы, изгибы, или щетки волосков; иногда (у некоторых *Lebia*) средние голени снабжены маленькой глубокой вырезкой, которая при спаривании зацепляется за боковой край надкрылий самки, вдоль которого самцы могут скользить как на рельсах. Передние, часто также и средние лапки самцов могут быть расширенными или снабженными присосками, обычно оба эти признака совмещаются.

Согласно Жаннелю (1941), у примитивных жуужелиц лапки были одинаковыми у обоих полов, расширены и покрыты снизу губчатой волосистостью. В дальнейшем лапки упростились у самок, а иногда и у самцов. У более примитивных современных форм низ лапок покрыт густыми волосками, образующими своего рода войлочную подушку. К вершине эти волоски расширены и способны выделять клейкую жидкость. У более эволюционированных форм это строение заменяется одним-двумя рядами сравнительно больших присосок с грибовидно расширенной вершиной. У *Bembidiini* эти присоски расширены лишь в одну сторону.

Вторичные половые отличия могут сказаться также в габитусе или окраске, например, надкрылья самки часто более матовые, чем у самца

(*Harpalus*); у некоторых видов рода *Carterus* голова самца вооружена выростами на верхних челюстях и на наличнике (такие выросты бывают лишь у форм, питающихся сапротрофно или фитотрофно, но не у хищников).

У некоторых жужелиц известны своеобразные aberrации, которые частично напоминают половые, но свойственны обоим полам. Так, у некоторых *Anillini* отдельные особи могут иметь аномально большую голову с расширенными и увеличенными верхними челюстями, удлинненными усиками и щупиками, причем левая часть головы больше правой. Такие особи чаще женского пола.

У *Pterostichus capitatus* Chaud. также встречаются особи с большой головой, что привело к описанию ряда видов (*erivanicus* Tschitsch, *cucujinus* Reitt.), но аномальные особи обычнее для мужского пола.

Б. МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНКИ

Голова (рис. 4, 5) обычно четырехугольная или овальная, сверху часто уплощена, иногда вдавлена, сзади может быть сужена в шейку (*Nebria*, *Odacantha* и т. д.). Она состоит из эпикраниума и наличника. Эпикраниум составляет всю головную коробку, его края снизу смыкаются друг с другом вдоль горлового шва. Горловой склерит обычно отсутствует (имеется у *Licinini*). Сверху заметны лобные бороздки в форме Y, расходящиеся кпереди (у *Licinini* бороздки сходятся у темени, следовательно, в форме V). Наличник имеет форму пятиугольника, врезывается в лоб углом. Передняя часть наличника трапециевидная, его передний край—назале—часто зазубрен, с зубцами и т. д., служит для копания. Форма назале—характерный признак, но следует учесть, что зубцы от копания стираются. У двух передних углов наличника имеется по щетинконосной поре. Значительное количество щетинок разбросано на эпикраниуме. Глазки обычные, часто с каждой стороны по шесть в два ряда. Усики обычно четырехчлениковые (изредка пяти- или трехчлениковые), у взрослых личинок часто более удлиненные, чем у молодых; третий членик усиков часто асимметричный и несет чувствительный пузырек. Форма верхних челюстей зависит от пищевого режима; они длинные и остроконечные у хищников, короткие и широкие у фитофагов; мола нет, на ее месте обычно имеется пучок волосков (*repicillum*); ретинакул нормально развит (отсутствует у бомбардиров), обычно с одним зубцом, реже с двумя. На внешнем скате челюстей часто имеется щетинка (ее нет у брызгунов). Кардо маленькое, стипес длинный и плоский, с щупиками, прикрепленными у вершины (лишь у *Anthia* щупики прикреплены сбоку стипеса, как у имаго). Наружный край стипеса с несколькими большими щетинками, внутренний—с рядом ресничек. Галея развита и похожа на толкий двухчлениковый щупик. Ниже галеи имеется шипик, который часто исходит из бугорочка, рассматриваемого как остаток лацинии. Челюстные щупики обычно трехчлениковые, у *Trechini* последний членик раздвоен, так что щупики четырехчлениковые. Они прикреплены к щупиконосцу, который иногда (у скакунов) очень большой и связан с большой и длинной галеей. Нижняя губа развита не полностью, состоит из предподбородка, несущего губные щупики и создавшегося путем слияния их щупиконосцев; настоящий подбородок более или менее редуцирован. Губные щупики обычно двухчлениковые, трехчлениковые у *Loricera* и *Dromius*, четырехчлениковые — у *Trechus*.

Грудь состоит из трех сегментов, первый из них обычно больше прочих и несет снизу большую полулунную площадку выравнивания—

простернум, на которую опирается голова. Этой площадки нет у *Nebrinae*, *Licinini* и некоторых других групп. На каждом сегменте можно различать тергальный щиток, два стернальных щитка и узкий надтазиковый щиток—трохантин, расположенный сбоку над тазиком; перед ним имеется эпистерна, а сзади—эпимера, оба этих склерита двойные (состоят из двух частей). Те или иные щитки могут сливаться

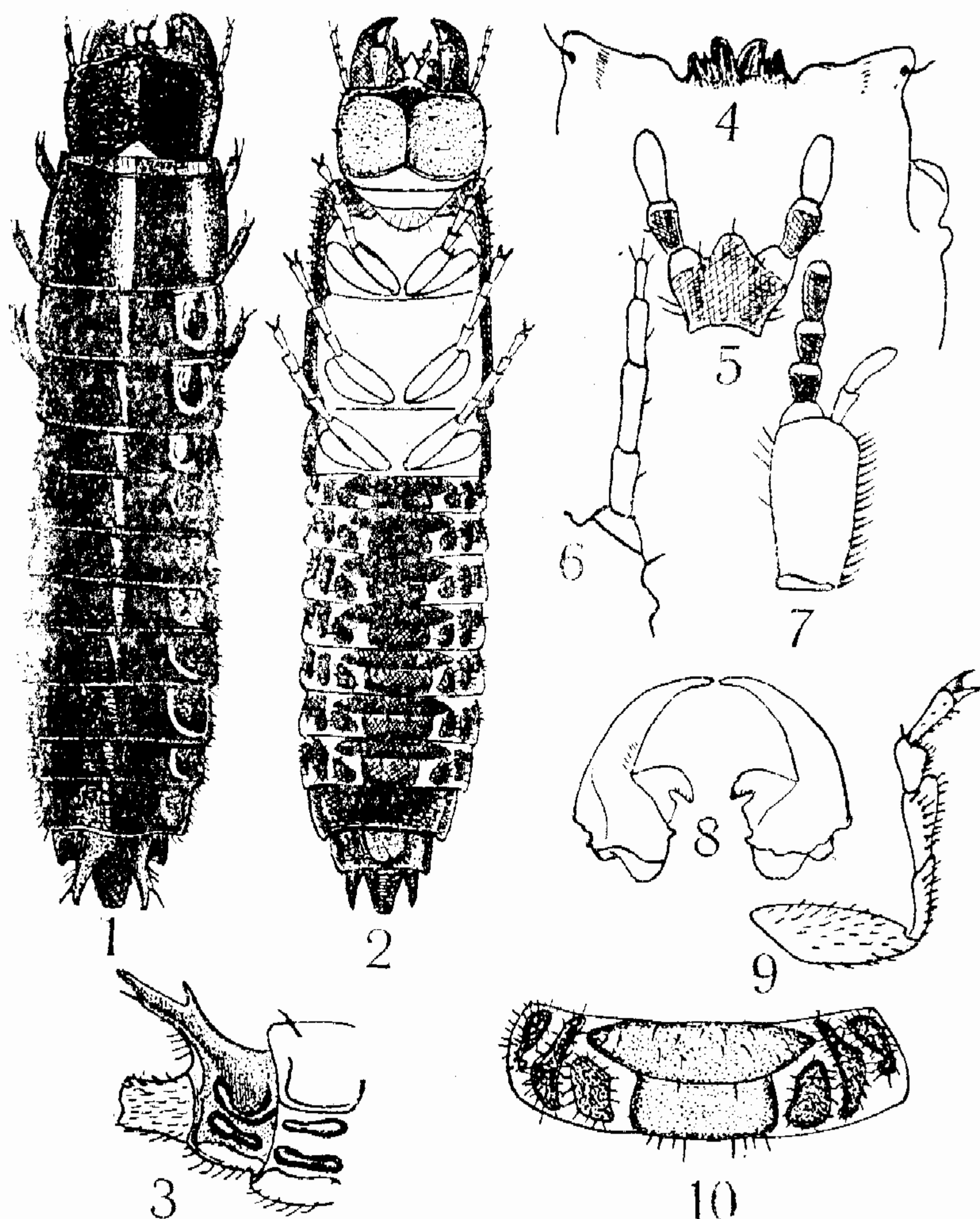


Рис. 4. Личинка красотела *Callisthenes brevisculus* Mnnh. 1—общий вид сверху; 2—общий вид снизу; 3—конец брюшка сбоку; 4—передний край наличника сверху; 5—нижняя губа снизу; 6—правый усик сверху; 7—правая нижняя челюсть снизу; 8—левая верхняя челюсть сверху (направо) и снизу (налево); 9—левая передняя нога снизу; 10—пятый сегмент брюшка снизу

друг с другом. На груди имеется лишь одна пара дыхалец, на среднегруди. На заднегруди заметен след еще одной пары. Дыхальца у жужелиц эллиптические или кольцеобразные.

Брюшко состоит из 10 сегментов, соответствующих 2—11-му ури-там. Первые восемь сегментов сходны и несут по паре дыхалец, два последних уже и длиннее предыдущих. На каждом сегменте можно различить: тергальный щиток, иногда очень широкий и прикрывающий

сегмент сверху полностью; один большой и два маленьких стернальных щитка (маленькие щитки иногда называют стернеллами), два боковых склерита, расположенных один над другим (паратергит и парастернит). Все щитки несут щетинки, некоторые из них могут быть слиты друг с другом. Девятый сегмент лишен дыхалец, вооружен иногда расчлененными придатками—урогомфами; урогомфы обычно длинные у личинок, развивающихся во влажной среде, более короткие у копающих

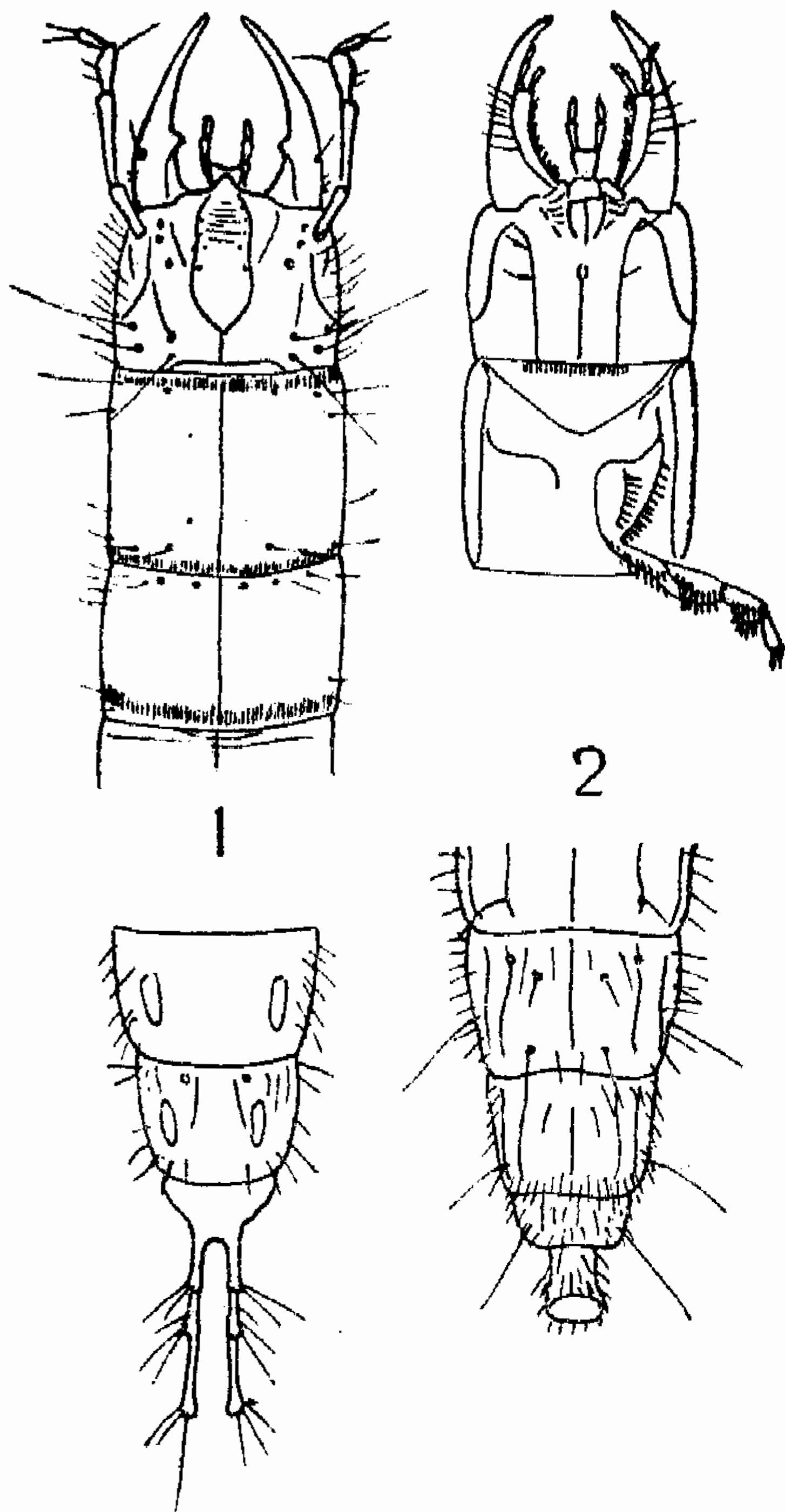


Рис. 5. Личинка *Scarites salinus* Dej.
1—вид сверху; 2—вид снизу

форм (*Carabinae*, *Scaritinae*), отсутствуют у паразитов (*Lebia*). Десятый сегмент вместе с остатками одиннадцатого (двенадцатого урита) представляет собой растягивающуюся трубку, расположенную между урогомфами, служащую для передвижения и могущую работать как присоска. Она несет заднепроходное отверстие (анус), ее края иногда вооружены крючками и пузырьками (*Lebia*, *Perigona*).

Ноги шестичлениковые, состоят из тазика, вертлуга, бедра, голени, лапки и претарзуса. Среди жесткокрылых шестичлениковые ноги известны лишь у адефага. Ноги трех пар сходны, но передние обычно короче прочих. Они часто вооружены шипами, иногда (щипавки) очень густыми, но лишены других копательных приспособлений. Лапки обычно голые, у *Panagaeini* волосистые, у *Carabinae*, *Nebriinae* и др.—с шипиками. Протарзус имеет вид одного коготка или двух коготков равной или неравной длины, а у *Omorhoniinae* они

снабжены двумя длинными чувствительными нитями. Иногда коготки кажутся двойными, но второй, меньший коготок является лишь измененной щетинкой голени (у вершины голени имеются две щетинки, из них одна иногда утолщена). Многие авторы рассматривают претарзус как коготок предыдущего членика—лапки. Но, согласно исследованиям Жаннеля (1941), такая трактовка неправильна, так как последний членик ноги снабжен особым мускулом, чего не бывает у коготка. Ногу личинок жужелиц Жаннель сравнивает с ногой ракообразного, называя медиусом то, что мы называли голенью. Такая трактовка неприемлема, так как строение ноги личинок жужелиц надлежит выводить из типа ноги *Apterygota*, известного также у некоторых гусениц и других личинок насекомых, откуда следует, что последний членик ноги, претарзус, гомолог дактилоподита ракообразных.

Первичная личинка (пиллус) отличается от вторичной наличием зубчиков на лобной пластинке, служащих для разрывания яичной скорлупы, а также иной относительной длиной члеников усиков, щупиков, ног и церк; иногда зубцы на наличнике заострены сильнее (у *Trechus*); у первичной личинки *Licinus* отсутствуют отростки паратергитов, столь характерные для вторичной. Хетотаксия также может изменяться. У некоторых (но не у всех) видов рода *Lebia* известен гиперметаморфоз. При этом первичная личинка нормальная, а вторичная, развивающаяся эктопаразитически на личинках листоедов, имеет укороченную голову и конечности, а также аномально расширенное брюшко. Гиперметаморфоз существует, вероятно, также у бомбардиров, но их онтогенез еще мало изучен.

Куколка свободная, ее брюшко подвижное, конечности отделены от тела. Тело часто мохнатое или несет выступы, имеющие целью изолировать куколку от земли в куколочной колыбельке. Голова согнута на грудь, чехлики крыльев и надкрылий расположены косо к оси тела, эти чехлики приблизительно равной длины и равно развиты у крылатых и бескрылых особей одного и того же вида. Брюшко десятичлениковое.

II. ЭКОЛОГИЯ

Хотя жужелицы заселяют разнообразнейшие биотопы, их экология довольно однородная. По типу питания можно различать хищников и фитофагов, но для большинства видов это деление искусственно, так как они питаются и растительной и животной пищей, а также сапрофаги. Однако красотелы—жуки и личинки питаются исключительно членистоногими, в большинстве случаев лишь гусеницами. Виды из рода *Cychrus* специализированные улиткоеды, а брызгуны из подрода *Procerus* питаются лишь слизняками. Пеуны питаются в основном злаками, личинка—листьями и корешками, а взрослые—зернами. Среди *Harpalini* и *Amarini* преобладает питание растительной пищей, хотя наблюдаются и исключения. Виды родов *Ditomus* и *Carterus* и подрода *Ophonus* рода *Harpalus* предпочитают зерна зонтичных. Виды рода *Dromius* живут в основном на деревьях за счет разных ксилофагов, а виды рода *Lebia* питаются личинками жесткокрылых, в основном листоедов. Многие лесные жужелицы, в том числе и хищники, очень падки на ягоды, в особенности на землянику.

У многих видов пища личинки и имаго разная, что часто связано со средой обитания этих фаз. Поскольку известно, в имагинальной фазе жужелицы питаются всегда.

Характер питания может также изменяться с климатом. Так, многие жужелицы в южной части своего ареала в основном хищники, а в северной—сапрофаги. Сапрофагия характерна для многих горных видов, в особенности среди родов *Nebria* и *Bembidion*, придерживающихся краев тающих снежников, в которых органические остатки сохраняются длительное время замороженными, часто в большом количестве, и при оттаивании потребляются разными насекомыми.

Цикл развития жужелиц короткий, в большинстве случаев в год бывает лишь одна генерация. Но, иногда, цикл развития растягивается на два года (*Zabrus spinipes* F.) или в год имеется до двух генераций (у *Amara*). В садках Стипрайсу (1961) удалось получить в год две генерации у некоторых брызгунов.

Цикл развития большинства европейских жужелиц, изученных в этом отношении (Larsson, 1939) можно распределить по двум типам. К

первому типу относятся виды, зимующие в стадии имаго, спаривающиеся и откладывающие яйца весной. Личинка развивается летом, за один-два месяца, взрослый жук появляется летом или осенью. Большинство видов этой группы—лесные. В частности к ним относятся многие брызгуны, красотелы и т. д.

Ко второму типу относятся виды, зимующие в фазе личинки. Жуки появляются весной или летом, спариваются и откладывают яйца позднее, чем в первой группе, личинки развиваются осенью и весной. Развитие личинки растягивается на значительное время, иногда длится больше года (например, у некоторых пеунов). Этот тип развития известен у ряда степных форм (например, из рода *Calathus*, пеунов), а также луговых (например, у *Pterostichus vulgaris* L.) и лесных. Однако разграничение этих двух типов, по-видимому, не всегда четкое. Так у некоторых брызгунов зимует имаго, а у других—личинка; если у них яйцекладка растянута из-за холодной весны, то личинка не успевает окуклиться до зимы и зимует даже у видов, нормально зимующих во взрослой стадии. Правда, смертность у зимующих личинок много выше, чем у имаго. В условиях теплого и сухого климата развитие усложняется благодаря обычной в этом случае летней диапаузе (эстивации), которая известна как у имаго, так и у личинки, и может привести к значительному удлинению цикла развития. Известно, также, что уже оформившиеся жуки могут длительное время оставаться в куколочной колыбельке. Ларссон уточнил фенологию многих жужелиц в Дании. Его данные по периоду деятельности имаго отмечены нами в специальной части для каждого вида, но в условиях Армении эти данные не всегда достоверны.

Яйца откладываются обычно в землю. Фаза яйца длится от нескольких дней до трех недель. Нормально личинка линяет два раза, в лаборатории и три (у красотелов). Окукление обычно в земле, стадия куколки длится до трех недель. Имаго может жить, спариваться и откладывать яйца много лет, но в природе он редко выживает более года.

Для всех жужелиц (жука и личинки) характерно наличие внешнего пищеварения, при котором поглощается лишь жидкая пища. При этом пища обливается слюной, содержащей протеолитические ферменты, затем из нее с помощью мандибул выдавливается жидкая фракция, засасываемая ртом. Такой способ питания позволяет использовать лишь незначительную часть питательных веществ жертвы, чем объясняется удивительная прожорливость жужелиц и имя адефага (по гречески—прожорливый). Так, вес жертвы, потребляемой брызгуном за сутки, значительно превосходит его собственный. Но многие виды вместе с жидкой пищей заглатывают также и твердую, что позволяет изучать их трофику по содержанию желудка. Исходные формы жужелиц питались, по-видимому, лишь жидкой пищей. Этот тип питания сохранился сейчас у брызгунов, красотелов и родственных. У плотинников (*Nebria brevicollis*), которые также принадлежат к примитивным формам, твердая пища разрывается на части, а затем заглатывается. У скакунов (Evans, 1965) пища разжевывается мандибулами, а затем выплевывается, в пищевод поступает лишь жидкая фракция. У большинства жужелиц наших полей (из родов *Harpalus*, *Amara*, *Calathus* и т.д.) твердая пища заглатывается и поступает в пищевод.

Половой процесс у всех жужелиц нормальный и протекает без особых брачных ухаживаний. Ни партеногенеза, ни живорождения у них не обнаружено, но у некоторых пещерных форм из трибы *Trechini* самка вынашивает в теле личинку почти до ее окукления, совсем

как у кукурузных двукрылых. У этих форм свободно питается лишь имаго. У многих жувелиц известны специальные приспособления для удержания самки самцом во время спаривания, в том числе расширенные членики лапок, часто снабженные присосками, разные выросты на голенях, которые могут быть искривленными и т. п.

Многие жувелицы на всех фазах развития проводят большую часть своего времени в почве, в которую охотно закапываются, затааскивают добычу, а некоторые фитофаги вырывают в ней норку для склада пищевых запасов. Личинки скакунов подстерегают добычу, прячась в норах.

За редкими исключениями, имаго охотится обычно на земле и там же собирает растительную пищу. Обитатели пустынь и степей обычно деятельны ночью, лесные и луговые виды могут охотиться днем или ночью, многие в зависимости от условий температуры и влажности, другие—лишь от освещения. Виды, развивающиеся на пляжах у текущих или стоячих вод, обычно деятельны днем. Время охоты может изменяться с зональностью. Количество видов, охотящихся ночью, тем больше, чем климат суше и жарче. Среди личинок можно различать виды, охотящиеся только на поверхности земли (или на растениях), и те, которые охотятся в почве. К первым относятся все примитивные виды (брызгуны, красотелы) и вообще личинки с твердыми окрашенными покровами верхней стороны тела. В почве питаются многие личинки бегунов (*Harpalini*), *Amarini* и др., по-видимому, все виды с мягкими непигментированными покровами. Однако многие из этих личинок охотятся ночью на поверхности земли. Личинки *Nebria* живут и охотятся в воде или во влажной почве.

Жувелицы распространены во всех странах и биотопах, в степях и лугах—очень богато, а в альпийской зоне горных массивов и в тундре богаче, чем большинство прочих семейств жесткокрылых. Для учета численности жувелиц необходимо применять специальные ловушки, техника изготовления которых за последнее время значительно улучшилась (Drift, 1959; Skuhgravy, 1956, 1957). Последние исследования показали, что в степи и в полях плотность популяций жувелиц очень высока и значительно выше, чем это допускалось до сих пор.

В Армении жувелиц можно распределить по следующим биоцено-тическим группировкам:

1. В лесах Армении жувелицы представлены удивительно бедно, что следует частично объяснить большой сухостью лесной подстилки в летнюю пору, соответственно большая часть лесных жувелиц придерживается берегов лесных ручьев. Для лесной фауны Армении характерны: *Carabus exaratus* Quens., *C. biebersteini* Mén., *C. scabrosus* Ol., *Leistus fulvus* Chaud., *Notiophilus* (3 вида), *Nebria nigerima* Chaud., *Bembidion incommodum* Net., *B. moschatum* Peyr., *B. lederi* Reitt., *B. articulatum* Panz., *B. decorum* Panz., *B. monticola* Strm., *B. tetrasemum* Chaud., *Tachyta nana* Gyll., *Trechus yatsenkokhmelevskyi* Khnz., *Harpalus aeneipennis* Fald., *Anisodactylus binotatus* F., *Bradycellus collaris* Payk., *Pterostichus oblongopunctatus* F., *P. niger* Schall., *Agonum obscurum* Herbst, *A. assimile* Payk., *A. nigrum* Dej., *A. fuliginosum* Panz., *Atranus collaris* Mén., *Lebia marginata* Geoffr., *Dromius linearis* Ol., *D. semiplagiatus* Reitt. etc.

2. Влажные пляжи берегов рек и стоячих вод привлекают большое количество видов; наиболее характерны из них в Армении следующие: на песке *Omophron limbatus* F., *Cicindela caucasica* Ad., *C. lunulata*

F., *Clivina ypsilon* Dej., *Dyschirius punctatus* Dej., *D. lucidus* Putz., *D. ruficornis* Putz., *Bembidion apicale* Mén., *B. azurescens* D. Torre, *B. punctulatum* Drap., *Elaphropus decoloratus* Chaud., *E. caraboides* Motsch., *Harpalus tristis* Tschitscher., *Abacetus quadripustulatus* Peyr., *Apristus subaeneus* Chaud. etc. На глине: *Cicindela fischeri* Ad., *Scarites terricola* Bon., *Harpalus brevisculus* Chaud., *Egadroma morio* Mén., *E. marginata* Dej., *Pterostichus subcoeruleus* Quens., *Chlaenius steveni* Quens., *Lionychus quadrillum* Duft. etc. На щебне: *Dyschirius hemiolcus* Chaud., *Bembidion schüppeli* Dej., *B. persicum* Mén., *Perileptus areolatus* Creutz., *Chlaenius flavipes* Mén., *C. coeruleus* Stev. etc. На песчаных пляжах Севана встречаются *Bembidion rivulare* Dej. и эндемичный вид *Dyschirius sevanensis* Khnz.

Берега рек в Армении заселены неравномерно, так как фауна жужелиц плохо уживается на участках с резкими паводками, столь обычными весной в зоне безлесных долин. Соответственно фауна этих долин богата в горностепной зоне (на высоте около 2000 м) выше больших паводков и в нижней части течения, где река течет по долине. В ущельях и оврагах, например, Касаха, Раздана, Веди, Арпы фауна жужелиц бедна, у берегов Аракса, наоборот, богата.

Фауна заболоченных мест состоит почти исключительно из видов, широко распространенных в Европе, как-то: *Carabus clathratus* L., *Elaphrus cupreus* Duft., *Bembidion varium* Ol., *B. obliquum* Strm., *Diachromus germanus* L., *Agonum livens* Gyll., *A. versutum* Gyll., *Chlaenius tristis* Schall., *Panagaeus crux-major* L.

Вокруг своеобразных прудов Лорийского плато встречаются степные элементы, как *Amara chaldoiri* Schaum, а вокруг Севана—*Elaphrus hypocrita* Semen. (азиатский вид).

3. Своеобразна фауна увлажненных солончаков, где весной, в связи с застаиванием талых вод, почва заболачивается, а летом высыхает, покрываясь слоем соли. Для этой среды характерны: *Siagona europaea* Dej., *Cymbionotum semelederi* Chaud., *Apotomus rufithorax* Pess., *Pogonus punctulatus* Dej., *P. luridipennis* Germ., *Tachys scutellaris* Steph., *Daptus vittatus* Fisch., *Anisodactylus pseudaeus* Dej., *Dichirotrichus ustulatus* Dej., *Acupalpus elegans* Dej., *A. fedtschenkoi* Tschitsch. (= *armeniaca* Lutshn.), *A. bradytoides* Reitt., *Pterostichus nitens* Chaud., *Chlaenius spoliatus* Rossi, *Zuphium olens* F., *Brachinus bajardi* Dej., *B. cruciatus* Quens., *B. hamatus* Fisch., *B. exhalans* Rossi etc.

4. Фауна полупустыни состоит в основном из элементов южного типа, встречающихся лишь местами в подходящих для нее стациях. Для этой фауны характерны: *Scarites salinus* Dej., *S. eurytus* Fisch., *S. planus* Bon., *Broscus cephalotes* L., *Penthus tenebrioides* Waltl, *Ditomis obscurus* Dej., *D. semicylindricus* Ploch., *D. eremita* Dej., большая часть видов родов *Carterus*, *Acinopus*, *Harpalus*, *Dichirotrichus discolor* Fald., *Gynandromorphus etruscus* Quens., *Amblystomus metallescens* Dej., *A. levantinus* Reitt., *Zabrus morio* Mén., *Z. tenebrioides* Goeze, *Z. rotundicollis* Mén., *Amara punctipennis* Reitt., *Pristonychus piceus* Motsch., *Platyderus umbratus* Mén., *Chlaenius festivus* F., *Cymindis picta* Pall., *C. andreae* F., *C. decora* Fisch., *Brachinus brevicollis* Motsch.

Настоящая фауна полупустыни, в особенности полынной, очень бедна и нехарактерна. Также бедна фауна фриганы, которая по своему составу близка к фауне полупустыни, но здесь встречается несколько характерных видов, как-то: *Bembidion ordubadense* Khnz., *B. menetriasi* Kol., *Trechus phryganobius* Khnz., *Pristonychus onthoporus* Khnz., *Metadromius signifer* Rtt. Большинство этих видов эндемично.

В зоне фриганы, смешанной с редколесьем, обычны: *Cicindela asiatica* Brullé, *Bembidion atlanticum* Woll., *Carterus oxygonus* Chaud., *Lebia holomera* Chaud., *L. trimaculata* Vill.

5. Фауна горной степи состоит из широко распространенных видов и лишена самобытности; здесь наиболее обычны: *Clivina fossor* L., *Bembidion lampros* Herbst, *Tachys bistriatus* Duft., *Harpalus sabulicola* Panz., *H. azureus* F., *H. rufipes* Deg., *H. affinis* Schrank, *H. distinguendus* Duft., *H. smaragdinus* Duft., *H. anxius* Duft., *H. serripes* Quens., *H. rufitarsis* Duft., *Acupalpus meridianus* L., *Zabrus trinii* Fisch., *Amara aenea* Deg., *A. apricaria* Panz., *Pterostichus cupreus* L., *Calathus melanocephalus* L., *C. fuscipes* Goeze, *Agonum dorsale* Pont., *Chlaenius vestitus* Payk., *Brachinus crepitans* L., *B. explodens* Duft. etc.

В горную степь местами проникают также субальпийские формы, спускающиеся сюда вдоль потоков. Горная фауна (альпийская и субальпийская) довольно богата и характерна. В альпийской зоне встречаются: *Nebria schlegelmilchi* Fald., *N. gotschi* Chaud., *Bembidion caucasicum* Motsch., *B. bipunctatum* L., *Trechus armenus* Khnz., *T. dzermukensis* Khnz., *T. angelicae* Reitt., *T. magniceps* Reitt., *Delto-merus khnzoriani* Kurnak. etc. Многие из этих видов эндемичны для Армении. Для горнолуговой зоны в целом характерны: *Carabus gotschi* Chaud., *C. cribratus* Quens., *C. tamsi* Mén., *C. stjernvalli* Mnnh., *Bembidion transparens* Gebl., *B. starki* Daws., *B. zaitzevi* Lutshn., *B. ellipticocurtum* Net., *B. armeniacum* Chaud., *Zabrus aurichalceus* Ad., *Amara cursitans* Zimm., *Pterostichus chydaeus* Tschitsch., *P. armenus* Fald., *Pristonychus mannerheimi* Kol., *Agonum brachyderum* Chaud., *Cymindis scapularis* Schaum, *C. intermedia* Chaud. etc. В этой фауне местные и кавказские эндемики перемешиваются с формами, пришедшими с севера, очевидно, за ледниковые периоды.

Жужелицы страдают от врагов и паразитов, а также от разных болезней. К сожалению, данные на этот счет немногочисленны. Можно, однако, полагать, что жужелицы паразитируются меньше большинства прочих насекомых (Théodorides, 1955), зато они в массе поедаются разными позвоночными.

Из паразитов жужелиц можно указать на тахину *Viviana cinerea* Fall., известную и из Армении; паразитирует на жужелицах и других жесткокрылых (Белановский)¹. Виды из родов *Freraea* и *Weberia*.

На скакунах паразитируют осы из семейства *Methocidae*. На разных жужелицах паразитируют некоторые гельминты, список которых можно найти в работе П. К. Сваджяна с соавторами (1964).

III. ЗНАЧЕНИЕ ЖУЖЕЛИЦ В СЕЛЬСКОМ ХОЗЯЙСТВЕ

Роль жужелиц в сельском хозяйстве значительна, но трудно поддается учету, так как многие виды одновременно и полезны и вредны. Основное значение имеет обычно имаго, который очень прожорлив и живет длительное время, в противовес личинке, которая питается всего несколько недель. Наиболее значительна роль жужелиц на полях, где они, в целом, полезны. В лесу жужелицы также играют большую роль, уничтожая много вредных насекомых.

Жужелиц, имеющих значение для человека, можно разделить на три категории. К первой относятся всецело полезные виды, в том числе:

¹ И. Д. Белановский, 1953, Тахины Украинской ССР, 11. Изд. АН УССР, 151.

1. Пахучий красотел (*Calosoma sycophanta* L.). Серьезнейший враг вредных волнянок (непарника, златогузки и др.), сильно размножается после вспышек этих бабочек и значительно способствует прекращению вспышек. Особенно эффективен в редколесье.

2. Красотел-инквизитор (*Calosoma inquisitor* L.). Как предыдущий, но более многояден, питаясь также пяденицами, кольчатым шелкопрядом и др., в лесу, в редколесье и на горных лугах.

3. Красотел коротенький (*Callisthenes brevisculus* Mnnh.). Серьезный враг окногины, особенно в горах (от 1500 до 2500 м над у. м.).

4. Мадейрский красотел (*Charmosta maderae* F.). Истребляет разных вредных гусениц в садах и на опушках лесов.

5. Брызгун-улитковод (*Carabus scabrosus* Ol.), питающийся слизнями в садах и у нижней опушки леса. Этот вид хорошо известен грузинским крестьянам, которые его выпускают в свои сады.

6. Брызгун Адамса (*Carabus adamsi* Voeb.), питающийся разными насекомыми, слизнями и червяками, часто в садах.

7. *Pterostichus cupreus* L. Обычная жужелица полей, в особенности злаковых; истребляет разных вредителей.

8. Ильмовая лебья (*Lebia scapularis* Geoffr.), питающаяся, вероятно исключительно, ильмовым листоедом (*Galerucella luteola* Müller), за счет которого развивается.

К этой категории принадлежат также разные виды родов *Pterostichus*, *Lebia*, *Dromius*, имеющие для человека второстепенное значение.

Ко второй группе мы относим несомненно вредные виды пеунов, наносящих в Грузии и Азербайджане большой убыток зерновым. В Армении массовому размножению пеунов препятствует слишком сухая осень, но и здесь в годы со сравнительно дождливой осенью пеуны могут дать опасные вспышки. В низменной зоне Армении опасны *Zabrus morio* Mén., *Z. rotundicollis* Mén., *Z. tenebrioides* Goeze; в горностепной *Z. trinii* Fisch.

К третьей категории следует отнести виды, которые частично полезны (как хищники) и частично вредны; эти виды повреждают колосья, сеянцы (в питомниках), ягоды (например, землянику), всходы. У них личинка менее вредна, чем имаго, так как она в основном хищник, а имаго многояден. В условиях Армении наибольшее значение имеют виды, чаще всего встречающиеся на окультуренных участках, а именно: *Acinopus picipes* Ol., *A. megacephalus* Rossi, *Harpalus sabulicola* Panz., *H. convexicollis* Mén., *H. rufipes* Deg., *H. griseus* Panz., *H. calceatus* Duft., *H. hospes* Strm., *H. affinis* Schrank, *H. distinguendus* Duft., *H. smaragdinus* Duft., *H. saxicola* Dej., *H. anxius* Duft., *H. serripes* Quens., *Amara aenea* Deg., *A. tescicola* Zimm., *A. saxicola* Zimm., *A. apricaria* Panz., *Calathus fuscipes* Goeze, *Calathus melanocephalus* L., *Dolichus halensis* Schall., *Agonum dorsale* Pontopp., *Brachinus* sp.

Сейчас еще невозможно составить себе представление о настоящем значении этих жужелиц в природе или культурах, но оно, несомненно, значительно. В частности, на полях и в лесной подстилке обилие жужелиц является лучшей гарантией против возможности размножения вредителей. Установлено, что при протравливании зараженных полей ядами фауна жужелиц сильно изреживается, что в конечном счете обычно приводит к усилению повреждений культуры на следующий год.

Еще в начале этого столетия жужелиц пробовали использовать для биологического метода борьбы. С этой целью с успехом были завезены в США пахучий красотел и красотел-инквизитор.

Методы борьбы против жуужелиц разработаны лишь для некоторых пеунов, но очень вероятно, что они применимы в целом и против других жуужелиц. Эти меры сводятся к следующему.

1. Опыливание мест концентрации вредителей, в особенности тотчас же после уборки хлебов, когда легко обнаружить эти места (обычно под скоплением соломы). Из ядов рекомендуют ДДТ (но лишь в сухую погоду), ГХЦГ, порошковидный Е-605 (фосфорноэстерный препарат) или Е-605—форте-паратон (опрыскиванием даже в дождливую, но теплую погоду), хлориндан, арсенат кальция.

2. В сильно зараженных участках ранняя глубокая осенняя вспашка с предплужником, окапывание участков ловчими канавами, опыливание или опрыскивание ядами.

3. Правильный севооборот (основной момент).

4. Опыливание семян гептахлором (Егорова, 1961)—наиболее экономный метод борьбы (литература по борьбе с пеунами приведена под родом—пеуны).

IV. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ

Систематика жуужелиц издавна привлекала внимание крупнейших специалистов—энтомологов, и можно сказать, что жуужелицы послужили той базой, на которой воспитывались более ста лет поколения систематиков по жесткокрылым. Однако до сих пор не существует общепринятой классификации жуужелиц, зато положение этого семейства в отряде жесткокрылых приблизительно установлено. Издавна был выделен естественный подотряд *Adephaga*, включающий, кроме жуужелиц, еще несколько семейств, которых можно распределить следующим образом (по Crowson, 1950, с изменениями):

1. <i>Rhysodidae</i>		}	наземные
2. <i>Paussidae</i>			
3. <i>Cicindelidae</i>	(скакуны)		
4. <i>Carabidae</i>	(жуужелицы)		
5. <i>Haliplidae</i>	(плавунчики, три рода)	}	водные
6. <i>Amphizoidae</i>	(один род)		
7. <i>Hygrobiidae</i>	(один род)		
8. <i>Dytiscidae</i>	(плавунцы)		
9. <i>Gyrinidae</i>	(вертячки)		

При этом Кроусон выделяет в особое семейство скакунов лишь «из уважения к традиции». Само семейство жуужелиц разделено Кроусоном на четыре подсемейства. В более ранней классификации Жаннел и Польян (R. Jeannel, R. Paulian, 1944) в подотряде адефага выделяют 6 надсемейств, 53 семейства и ряд промежуточных делений, причем семейство жуужелиц в понимании Кроусона разделено на 42 семейства. Однако порядок расположений семейств тот же, лишь *Rhysodidae* стоят ближе к водным формам.

Но если в систематике жуужелиц расхождения значительны, то в их филогении довольно четко прослеживается эволюция нескольких органов (пениса, груди, органа туалета), позволяющая расположить большинство групп достаточно естественно. Замечательно, что в тундре сохранился род *Trachypachus* который может рассматриваться как очень близкий к исходной анцестральной форме всех жуужелиц; у

этого рода пенис вполне симметричен, обе шпоры передних голеней вершинные и одинаковые, передние тазиковые впадины открытые, задние тазики продолжены до эпиплевр, а усики голые (эти два последних признака характерны для водных адефага, у прочих жужелиц не встречаются). Эволюция жужелиц идет по линии постепенного преобразования симметричного пениса в асимметричный с атрофией одной из парамер, постепенного развития органов туалета с одновременным сдвигом одной шпоры назад, превращения открытых передних тазиковых впадин в закрытые, с последующим изменением «открытых» средних тазиковых впадин в «закрытые», обособления эпимер заднегруди и т. д. Своеобразное строение лапок личинок *Otophron* расценивают иногда как атавистический признак (гомолог строения лапок некоторых ракообразных), но это допущение спорное. Аналогичное строение лапок известно у личинок рода *Perileptus*. Филогенетическое значение наличия двух щелей в выемке переднегрудных тазиков не совсем ясно. Во всяком случае, удвоение щелей у многих групп должно было произойти конвергентно и независимо друг от друга.

В этой работе мы в основном придерживаемся классификации Жаннеля, которая в целом продумана тщательно, но значительно снизили ранг всех его делений, включая в семейство жужелиц и скакунов, так как эти группы могут быть выведены из одного общего предка, не так уж сильно отличающегося от современного *Trachypachys*. В пределах изучаемой нами фауны семейство жужелиц разделено на одиннадцать подсемейств.

Достоверных древних остатков жужелиц неизвестно. В третичных отложениях найдено большое количество окаменелостей, отнесенных к современным родам, а иногда и видам. Так, в янтаре обнаружен прекрасно сохранившийся скакун, который почти неотличим от *Tetracha carolina* L., современного североамериканского скакуна, а также бегунчик, неотличимый от современного *Trechus quadristriatus* Schrank. Многие остатки надкрылий из палеогена вполне схожи с надкрыльями современных красотелов, в том числе европейских видов. Ископаемая форма современной *Amara familiaris* Duft. описана из олигоцена Германии, но правильность определения очень сомнительна. Из родов жужелиц, представленных в фауне Армении и известных из третичных отложений Европы или Северной Америки, можно назвать: род скакунов (около 50 видов), красотелы и сомнительные брызгуны (Jeannel, 1940), роды *Nebria*, *Elaphrus*, *Scarites*, *Bembidion*, *Harpalus*, *Amara*, *Pterostichus*, *Badister*, *Panagaeus*, *Polystichus*, *Lebia*, *Brachinus*; из янтара приводятся роды *Nebria*, *Clivina*, *Dyschirius*, *Bembidion*, *Trechus*, *Harpalus*, *Amara*, *Pterostichus*, *Calathus*, *Agonum*, *Chlaenius*, *Lebia*, *Dromius*, *Cymindis*, *Polystichus*.

В жужелицах можно видеть ветвь адефага, отделившуюся от форм, которые были близки к *Rhysodidae* и *Ozaeninae*. От этих последних произошли также *Paussinae*, а с *Rhysodidae* Кинг (King, 1956) сближает плавунчиков. В семействе жужелиц имеется и несколько независимых ветвей. Одна четкая ветвь с открытыми передними тазиковыми впадинами и неокаймленным основанием надкрылий отделилась от форм, очень близких к роду *Trachypachys* и образовала подсемейства *Carabinae* и *Nebriinae* (в нашем понимании этих подсемейств). Эта ветвь обособилась в северном полушарии, но издавна проникла в южное, хотя здесь эволюционировала мало. Другая ветвь возникла в южном полушарии, но дала маленькую ветку в северное. Для этой ветви характерно строение среднегруди, вытянутой в шейку, и закрытые передние тазиковые впадины. Исходные формы были,

вероятно, близки к современным *Ozaeninae* и *Metriinae*, более эволюционированы *Migadopinae* и *Elaphrinae*, это последнее подсемейство развилось в северном полушарии и дало лишь скудное потомство. От этих групп отделилось, с одной стороны, большое подсемейство *Scaritinae*, богато представленное в тропиках, и *Hiletinae*, а с другой—*Broscinae* и другие мелкие ветки. Подсемейство *Siagoninae* занимает промежуточное место. В этой группе прослеживается постепенное преобразование органов туалета, перестройка средних тазиковых впадин и пениса

Скакуны представляют другую самостоятельную ветвь, развившуюся также в основном в южном полушарии. Особняком стоит реликтовое подсемейство *Otophroninae*. Основная масса жувелиц произошла из ветви, исходные предки которой могли быть близкими к *Trachypachys*, но имели закрытые передние и средние тазиковые впадины, а также кайму вдоль основания надкрылий. От этой ветви отделяются многочисленные разветвления как в южном, так и в северном полушарии, из которых наиболее эволюционировали бомбардиры (*Brachininae*). „У *Caraboidea*, как и у всех групп, история которых восходит достаточно далеко в геологическое прошлое, существуют две значительно отличные друг от друга категории филогенетических линий. Одни занимают остатки Гондванского материка и представляют потомков видов или групп видов, которые эволюционировали на обломках этого старого материка за мезозой. Другие распространены в Голарктической области и их расцвет произошел в терциере, большинство из них происходит из древнего азиатского массива Ангариды, где их ветви дифференцировались за счет гондванских линий, заселивших это убежище за мезозой» (Jeannel, 1941, стр. 691). К группам, развивавшимся в основном на Гондванском материке, можно отнести: скакунов, *Otophroninae*, *Siagoninae*, *Scaritinae*, в особенности *Scaritini*, *Hiletinae*, *Broscinae*, *Callistini*, *Panagaeini*, *Masoreini*, *Labiini*, *Brachininae*, а также ряд других групп, на Кавказе не представленных. Из подсемейства *Carabinae* *Cychnini* и брызгуны голарктического происхождения, у красотелов наиболее древние формы свойственны Австралии и Голарктике, *Trachypachynae*, *Nebriinae*, *Elaphrinae*, *Bembidiinae* в основном развились в Голарктике.

Для жувелиц характерно обилие форм в умеренных зонах при сравнительной бедности, в том числе и примитивных форм, в тропиках.

В процессе эволюции многих групп наблюдается тенденция к переходу от животной пищи к растительной. Все примитивные формы—хищники, и нет причины сомневаться в том, что таковыми были также их исходные предки, которые к тому же должны были быть гигрофилами и заселять влажные леса (исходные *Carabinae* и *Notiophilini*) или пляжи (*Nebriinae*, *Elaphrinae*, *Otophroninae*, *Scaritinae*). У скакунов самые примитивные из существующих форм лесные и живут на деревьях. К прибрежным пляжам приурочены подроды *Pogonidium* и *Microserrullula*, считающиеся самыми примитивными представителями рода бегунчиков (*Bembidion*), и примитивные *Trechinae* (в том числе самый примитивный род—*Perileptus*). С прибрежной зоной связаны своеобразные *Apotomini*, а древний род *Nomius* типично лесной. По мере перехода к заселению более сухих и открытых местообитаний жувелицы стремятся все более питаться растительной пищей, в особенности зернами. Очень характерна в этом отношении большая триба *Harpalini*, у которой даже примитивные формы связаны с открытыми пространствами и охотно питаются зернами. Тем интереснее нахождение на Кавказе подрода *Harpaloxys* Reitter, виды которого живут

в лесу или в альпийских лугах, приспособившись, очевидно вторично, к более влажному биотопу—явление редкое среди жесткокрылых. Наконец, у наиболее эволюционировавших форм наблюдается переход к паразитическому образу жизни, к сожалению, еще недостаточно изученному.

Историю заселения Армении жужелицами следует начать с большой трансгрессии Нуммулитового моря в олигоцене, затопившей большую часть современной Армянской ССР. Очень вероятно, что от более древней субтропической фауны, которая могла уцелеть во время трансгрессии на отдельных островках, сохранилось сегодня очень немного. После морской регрессии Армения входит в континентальную связь с Анатолийской плитой, которая оставалась сушей с мела и должна была сохранить богатую фауну. В это время в Армению проникают восточномедиземноморские формы, которые и сейчас достаточно богато представлены в фауне Армении. В сармате Анатолийская плита входит в контакт с Балканами и западным Средиземноморьем, чем обеспечивается возможность обмена фаунами между этими странами. Характерным свидетелем этой миграции можно считать *Leistus fulvus* Chaud., известным из северо-западной Африки и Кавказа, где он обычен и широко распространен. Возможно, что тогда же на Кавказ проникает род *Deltomerus*, но, вероятно, с востока. Своеобразный *Pterostichus capitatus* Chaud. представляет интересное промежуточное звено между группой форм из Балкан и Грузии, с одной стороны, и Ирана—с другой. В сармате, вероятно, с запада проникают в Армению *Atranus collaris* Mén., *Gynandromorphus etruscus* Quens., *Apotomus* sp.

В киммерии сухой и теплый климат способствует миграции в долину Аракса пустынной фауны, в основном туранского происхождения, так как в это время с Тураном создается территориальная связь. По-видимому, тогда проникают в Армению пустынные представители подродов *Amathitis* и *Harpalodema* рода *Amara*, в том числе *A. fedtschenkoi* Tschitsch., ряд скакунов и др.

В киммерии устанавливается также территориальная связь со степной зоной СССР через Предкавказье; из этой зоны Армения заселяется многими степными формами, в особенности во время похолодания климата, наступившего после киммерия до апшерона.

Общее представление об основных зоогеографических элементах фауны жужелиц Армении можно составить по данным табл. 1, в которой виды распределены по биотопам (графы) и типам ареала (ряды). Каждый вид отнесен к тому биотопу, в котором он наиболее обычен в условиях Армянской ССР, хотя этот биотоп может значительно отличаться от предпочитаемого им биотопа в других странах (сравнить, например, данные об условиях нахождения *Gynandromorphus etruscus* Quens. и *Diachromus germanus* L. в специальной части этой работы).

Наиболее богата фауна жужелиц полупустыни, но эндемиков здесь всего четыре, причем *Ocys trechoides* Reitt. отнесен нами к полупустыне условно, так как его реальный биотоп неизвестен (может быть, берег Аракса?). *Amara punctipennis* Reitt. связан с пустыней красных глин сахарского типа, в Армении занимающей очень ограниченное место, туранского происхождения. Два прочих эндемика—*Pristonychus bicolor* Reitt. и *piceus* Motsch.—живут в норах грузунов, очевидно, выходцы из леса,—средиземноморского происхождения. В фауне хорошо выделяются наслоения древней восточномедиземноморской, туранской, европейской и других миграций.

Распределение жуужелиц Армянской ССР по биотопам

Типы ареалов	Биоценозы	Лес	Полупустыня	Фригана	Солончаки	Тугай и сазы	Болога	Аридное редко-лесье	Степи	Горные луга	Итого
Эндемики		7	4	5	2	2	—	—	2	11	33
Западнокавказские		3	—	—	—	—	—	—	—	7	10
Восточнокавказские		2	2	—	—	2	1	—	—	4	11
Панкавказские		7	2	—	—	3	1	—	—	4	17
Восточносредиземноморские		3	15	—	—	5	1	2	8	2	36
Эгеидо-туранские		1	25	1	7	12	1	1	—	1	49
Средиземноморские		2	8	—	3	10	—	—	—	3	26
Древнесредиземноморские		—	4	—	4	5	—	1	—	—	14
Европейские		13	11	—	1	6	3	2	4	4	44
Среднеевропейско-туранские		4	10	—	4	5	2	2	6	5	33
Европейско-сибирские		17	7	1	—	2	12	—	3	5	51
Южнопалеарктические		—	6	—	3	10	2	2	5	—	28
Палеарктические		6	3	—	1	5	7	1	25	—	48
Палеарктическо-тропические		—	2	—	1	1	—	—	—	—	4
Итого		65	99	7	26	68	30	11	53	50	409

Примечание. Из выделенных здесь групп панкавказская относится к видам, широко распространенным на Кавказе, а иногда и в смежных краях соседних стран; эгеидо-туранская относится к видам, известным из Средней Азии и с Кавказа, а также часто с юга Европейской части СССР или Передней Азии, некоторые виды встречаются и на Балканах; древнесредиземноморские виды распространены в Средиземноморье, Закавказье и Средней Азии, среднеевропейско-туранская группа содержит в основном степные формы, европейско-сибирская—лесные, южнопалеарктическая группа включает виды, распространенные в степной и субтропической зоне Палеарктики, палеарктическая группа содержит широко распространенные виды (в том числе и голарктические).

Хотя фауна фриганы очень бедна, здесь найдено несколько эндемиков, что свидетельствует о большой самобытности этой фауны, коррелирующей со своеобразием ее флоры. Из эндемиков два— *Trechus phryganobius* Khnzorian и *Pristonychus onthoporus* Khnz. по-видимому, лесного происхождения, *Bembidion ordubadense* Khnz.,— представитель древней переднеазиатской фауны аридного типа. В солончаках фауна довольно бедна, но очень характерна, туранского происхождения, как, по-видимому, и ее два эндемика: *Harpalus brevisculus* Chaud., и *Amara bradytoides* Rtt. Несколько видов—типичные обитатели лагун—в Армении должны были сохраниться с миоцена, когда долина Аракса была покрыта морем. К этим видам можно отнести *Pogonus luridipennis* Germ., *P. punctulatus* Dej., *Dichirotrichus ustulatus* Dej., а также *Bembidion rivulare* Dej., найденный у озера Севан.

Siagona europaea Dej. и *Zuphium olens* F. на восток распространены до тропиков, их распространение связано с литоральями Тетиса в миоцене. Эти виды огнесены нами к древнесредиземноморской фауне.

Более одной шестой видов жуужелиц Армении обитают на прибрежных пляжах рек (тугаи) или тростниковых болот (саз). Из эндемиков интересен *Dyschirius sevanensis* Khnz., найденный у берегов Севана, где он размножился в связи со спуском озера. Этот вид близок к *D. caspius* Chaud. и должен был проникнуть на Севан в миоцене во время последней морской трансгрессии, достигшей территории озера. *Mniphorus callistoides* Reitt. представитель типичного тропического рода, найден один раз, но в большом количестве у берега Аракса; остаток древней (нижнепалеогеновой?) фауны Армении. В целом фауна пляжей разнообразна и разновозрастна. В лесной фауне хорошо выделяется остаток древней местной фауны с семью местными эндемиками и группа более молодых верхнеплиоценовых пришельцев. Особое место занимает *Leistus fulvus* Chaud., о котором мы писали выше. В целом фауна лесов бедна, что следует в первую очередь объяснить местными особенностями климата, а затем чрезмерными рубками в прошлом, сильно испортившими древостой.

Степная фауна бедна и малохарактерна, более богата субальпийская. В альпийской фауне 11 эндемичных видов, в основном из рода *Trechus*, и несколько мигрантов из северных стран, но основное ядро альпийской фауны местное.

В целом фауну жуужелиц Армении можно рассматривать как производное ряда миграций от олигоцена до наших дней.

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Аверин В. Г., 1938. Хищные жуужелицы УССР и вопрос об использовании их для борьбы с вредителями. Записки Харьковск. с.-х. ин-та, т. I, вып. 4:1--37.
- Аверин В. Г., 1939. О жуужах-хищниках, врагах китайского шелкопряда. Записки Харьковск. с.-х. ин-та, т. II, вып. 1--2:601--609.
- Богачев А. В., 1934. Материалы к познанию фауны жуужков Апшеронского полуострова (с Я. Д. Киршенблатом). Тр. Азерб. фил. АН СССР, т. VII:14--17, 131--139.
- Гиляров М. С. и Шарова И. Х., 1954. Личинки жуужков скакунов. Зоол. журнал, т. XXXIII, вып. 3:598--615, 12 рис.
- Жигаев Г. Н., 1958. О яйцеде мелких хищных жуужелиц. Защита растений от вредителей и болезней, 6:56.
- Зайцев Ф. А., 1915. Материалы по фауне жесткокрылых Кавказа, 2. Notiophilina, Elaphrina и Eраctina. Изв. Кавк. Музея, т. XIX, вып. 2:135--144.

- Зайцев Ф. А., 1916. То же, 3, Scaritina. Там же, т. IX, вып. 2:231—242.
- Зайцев Ф. А., 1916. То же, 4, Lebiina-Galeritina. Там же, т. X, вып. 1:71—93.
- Зайцев Ф. А., 1916. То же, 5, Chlaenina. Там же, т. X, вып. 2:237—252.
- Зайцев Ф. А., 1918. Представители рода *Calosoma* Web. в фауне Кавказского края. Там же, т. XI, вып. 3—4:261—271.
- Иняева З. И. 1964. Враги жужелиц. Энт. обозрение, т. XLIII, вып. 3:553—567, 5 рис. Определитель обитающих в почве личинок насекомых. 1964. Под редакцией М. С. Гилярова. Изд. «Наука», М.:69, 105—195, рис. 84—169.
- Павловский Е. Н. и Теравский И. К., 1956. К анатомии жужелицы *Anthia manperheimi* Chaud. Энт. обозрение, т. XXXV, вып. 4:764—770.
- Свадзян П. К., Шмытова Г. Я. и Марджанян К. С., 1964. Жесткокрылые—промежуточные хозяева гельминтов, имеющих медицинское или ветеринарное значение. Тр. Самаркандск. ун-та, Н. С., № 147:5—73.
- Семенов А. П., 1903. О строении и значении шейки головогруды (*pedunculus mesothoracis*) некоторых жесткокрылых. Русск. энт. обозрение, т. III:85—88, 1 рис.
- Стипрайс М. А., 1961. Выращивание жужелиц рода *Carabus* L. Фауна Латвийск. ССР, III:147—162, 5 рис.
- Стипрайс М. А., 1964. Выращивание шести видов рода *Carabus* L. Фауна Латвийск. ССР, IV:97—108, 12 рис.
- Шарова И. Х., 1957. Личинки жуков красотелов. Зоол. журнал, т. XXXVI, вып. 6:878—884, 7 рис.
- Шарова И. Х., 1958. Личинки жуков-жужелиц (*Carabidae*), полезных и вредных в сельском хозяйстве. Уч. записки Моск. пед. ин-та им. В. И. Ленина, т. CXXIV:4—165, 142 рис.
- Шарова И. Х., 1960. Морфо-экологические типы личинок жужелиц. Зоол. журнал, т. XXXIX, вып. 5:691—708, 6 рис.
- Шуровенков Б. Г., 1962. Полевые хищники энтомофаги (*Coleoptera*, *Carabidae* и *Diptera*, *Asilidae*) и факторы, определяющие их эффективность. Энт. обозрение, 41, 4:763—780, 2 рис.
- Яблоков-Хнзорян С. М., 1963. Жужелицы Армении и их сельскохозяйственное значение. Изв. Министерства производства и заготовок с.-х. продуктов Арм. ССР, с.-х. науки, I (6-й год):59—71, 4 рис. (на арм. яз., русское резюме).
- Якобсон Г. Г., 1905. Жуки России и Западной Европы. СПб., Изд. А. Ф. Девриена: 182—412.
- Andrewes H. E., 1939. The generic names of British *Carabidae*. *Generic names of British Insects*. R. entom. Soc. Lond., VI:153—192.
- Antoine M., 1955—1959. *Coléoptères Carabiques du Maroc*, 1—3. *Mém. Soc. Sci. nat. et phys. Maroc*, 465 pp.
- Apfelbeck V., 1904. *Käferfauna der Balkanhalbinsel*, I, Berlin: IX+422 SS.
- Arnett R. H., 1960. *The Beetles of the United States*, I, 3 et 4:51—181, 2 fig.
- Balduff W. W., 1935. *The bionomics of entomophagous Coleoptera*. Verh. Swift and Co, St Louis, Chicago, N. Y., Indianapolis, 220 pp., 108 fig.
- Beams H. W. and Anderson E., 1961. Fine structure of introcellular ductules in certain glands of Carabid beetles. *J. Morphol.*, 109, n 2:159—171.
- Behelm D., 1942. Über den taxonomischen und isolierenden Wert der Forcepsvarietäten einiger Caraboidea. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 39:21—46.
- Bouix G., 1961. Atypisme et dégénérescence des spermatozoïdes dans le genre *Carabus*. *C. R. Acad. Sci.*, 252, n° 2:329—330.
- Bouix G., 1962. Phénomènes de dégénérescence dans les organes sexuels des Carabes. *Bull. Soc. zool. France*, LXXXVII, n 1:139—150, 1 pl.
- Burmeister F., 1939. *Biologie, Ökologie und Verbreitung der Europäischen Käfer*, 1—Caraboidea, Krefeld, 307 S S.
- Chaudoir M. et Hochhut J. H., 1846. *Énumération des Carabiques et Hydrocanthares recueillis pendant un voyage au Caucase et dans les provinces transcaucasiennes par le baron M. de Chaudoir et le baron A. de Gotsch*. Kiew, 286 pp.

- Crowson R.A.*, 1950. The classification of the families of British Coleoptera. Ent. mon. Mag., LXXXVI, n 1032: 149—157, 3 fig.
- Csiki E.*, 1927—1933. Caraboidea, in Junk und Schenkling, Coleopterorum Catalogus, n n 91, 92, 97, 98, 104, 112, 115, 121, 124, 126, 127: 1—1933.
- Darlington P.*, 1943. Carabidae of mountains and islands: Data on the evolution of isolated faunas and atrophy of wings. Ecolog. Monogr., XIII: 37—61.
- Dimmock G.* and *Knab F.*, 1904. Early stages of Carabidae. Bull. Springfield Museum, 1: 1—55, 4 pl.
- Dinther J. B. M. van*, 1964. Studies on the starvation capacities of some carabid species, Meded. Landbouwhogeschool en oprnoekingsstal, Gent, XXIX, n 3: 1088—1096.
- Drift J. van der*, 1959. Field studies on the surface fauna of forests. Bijdr. Dierkunde, XXIX: 79—103.
- Eastham L. E. S.* 1929. The postembryonic development of *Phenoserphus viator* Hal. (Proctotrupoidea), a parasite of the larva of *Pterostichus niger* (Carabidae) with notes on the anatomy of the Larva. Parasitology, XXI: 1—21.
- Eichler V.*, 1930. Chrzacze ocolicy Eczmiadzini. Polsk. Pismo entomol., VIII, n. 1—4 (1929): 141—183.
- Emden F. I. van*, 1936. Bemerkungen zur Classification der Carabidae. Entomol. Blätt., XXXII: 12—52, 11 fig.
- Emden F. I. van*, 1942. A key to the genera of larval Carabidae. Trans. R. entom. Soc Lond., XCII, n. 1: 1—99, 100 fig.
- Emden F. I. van*, 1950. Dipterous Parasites of Coleoptera. Ent. mon. Mag., LXXXVI, nn. 1033—1034: 182—206.
- Evans M. E.* 1965. The feeding method of *Cicindela hybrida* L. Proc. R. ent. Soc. Lond., (A): 61—66, 6 fig.
- Faldermann F.*, 1835. Additamenta entomologica ad Faunam Rossicum. Nouv. Mém. Soc. Nat. Mosc. IV, 310 pp, 10 tabl.
- Forbes W.T.M.*, 1922. The wing venation of the Coleoptera, Ann. entom. Soc. America, XV: 328—345.
- Ganglbauer L.*, 1898. Käfer Mitteleuropas, I. Wien: 1—557.
- Geiler H.*, 1956—1957. Zur Ökologie und Phänologie der auf mitteldeutschen Feldern lebenden Carabiden. Wiss. Z. Karl Marx Univ. Leipzig, Math.-Naturwiss. Reihe, VI: 35—61.
- Gersdorf E.*, 1937. Ökologisch—faunistische Untersuchungen über die Carabiden der mecklenburgischen Landschaft, Zool. Jahrb. (Syst., Ökol.), LXX, 1—2: 17—68.
- Greenlade P. J. M.*, 1964. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera.) J. animal Ecol., XXXIII, n. 2: 301—310.
- Iablokoff-Khnzorian S. M.*, 1963. Notes carabologiques. L'Entomologiste, XIX, n. 3: 60—76.
- Iablokoff-Khnzorian E.*, 1964. Notes carabologiques complémentaires. L'Entomologiste, XX, n. 5—6: 91—92.
- Jeannel R.*, 1925. Morphologie de l'élytre des Coléoptères adéphages. Biospeologica, LXIV: 1—84, pl. I—II.
- Jeannel R.*, 1941—1949. Faune de France. Coléoptères Carabiques. Paris, Lechevalier, n. 39 (1941). 1: 1—572, 1029 fig., n. 40 (1942), II: 573—1174, 368 fig.; n. 51 (1949). Suppl.: 1—52, 20 pl.
- King E. W.*, 1956. Wing venation in the Adephaga and its contribution to phylogeny. Proc. Iowa Acad. Sci., LXIII: 697—699.
- Kirchner H.*, 1964. Tageszeitliche Aktivitätsperiodik bei Carabinae. Z. vergl. Physiol. XLVIII, n. 4: 385—399.
- Klug H.*, 1958. Histo—physiologische Untersuchungen über die Aktivitätsperiodik bei Carabiden. Wiss. Z. Humboldt Univ. Berlin, VIII: 450.
- Kolenati F. A.*, 1845. Meletemata Entomologica, F. I. Insecta caucasicum distributione geographica: 17—81.
- Krumbiegel I.*, 1932. Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. Ein Beitrag

- zur Probleme der Artbildung und der geographischen Variationen. Zool. Jahrbüch., Systematik, LXIII: 183—280, 27 fig.
- Krumbiegel I.*, 1936. Morphologische Untersuchungen über Rassenbildung. Zool. Jahrbüch., Systematik, LXVIII: 105—178, 1 pl., 23 fig.
- Krumbiegel I.*, 1936. Sinnesphysiologische Untersuchungen an geographischen Rassen. Zool. Jahrbüch., Systematik, LXVIII: 179—204, 7 fig.
- Krumbiegel I.*, 1936. Untersuchungen über gleichsinnige geographische Variationen. Zool. Jahrbüch., Systematik, LXVII: 481—516, 6 fig.
- Krumbiegel I.*, 1949. Zur Rassenanalyse und systematischen Subtilforschung, nach Untersuchung an Carabiden. Entom. Blätter, 41—44(1945—48), 7—25, 3 fig.
- Larsson S. G.*, 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. Entomol. Meddelels, XX: 273—560.
- Lindroth G. H.*, 1945—1949. Die fennoskandischen Carabidae. Göteborgs Vetensk. Samh. Handl. (B), v. 4—Spezieller Teil, I: 709 SS., 1 Tab. (1945); ib., II, 272 SS(1945); ib. III, Allgemeiner Teil, 9115., 118 fig. (1949).
- Lindroth G. H.*, 1957. The Linnean Species of Carabid beetles. Journ. linn. Soc Lond., Zool, XLIII, n. 291: 325—341.
- Ménétries E.*, 1832. Catalogue raisonné des objets de Zoologie recueillis dans un voyage au Caucase et jusqu'aux frontières actuelles de la Perse. St. Petersburg, 271 pp.
- Papi F.*, 1955. Orientamento astronomico in alcuni Carabidi. Atti Soc. toscana sci. nat. Pisa, Mem. 62: 83.
- Pauly M.*, 1915. Mundwerkzeuge der Caraboidea. Arch. f. Naturgesch., LXXXI, A, n. 2: 1—102, 57 fig.
- Pertunen V.*, 1951. The humidity preferences of various Carabid species of wet and dry habitats. Ann. entom. Fenniae, XVII: 72—84.
- Puissegur G.*, 1953. Sur quelques parasites des Carabes. L'Entomologiste, IX: 65—68.
- Puissegur C.*, 1957. Hybrides expérimentaux des Carabes. Vie et Milieu, VIII: 173—199.
- Reichenbach-Klinke H.*, 1953. Der histologische Aufbau des Proventrikels des Adephaga und seine Bedeutung für die Taxonomie und Phylogenie. Mitt. Münchn. entom. Ges., XXXXIII: 262—305.
- Reitter E.*, 1908. Fauna germanica, I. Lutz'Verl., Stuttgart: 67—201, 17 fig., 31 Tab.
- Scherney F.*, 1955. Unsere einheimische Laufkäfer und ihre Bedeutung als Feinde wichtiger Schädlinge. Praktische Blätter f. Pflanzenb. u. Pflanzenschutz, V: 186—194.
- Schildknecht H.* und *Weis K. H.*, 1962. Die Abwehrstoffe einiger Carabiden, insbesondere von *Abax ater*. XII. Mitteil. üb. Insektenwehrstoffen. Z. F. Naturorsch., XVII, n. 7: 430—447.
- Schmidt G.*, 1954—1955. Physiologische Untersuchungen zur Transpiration und zum Wassergehalt der Gattung *Carabus*. Zool. Jahrbüch., Physiol., LXV: 459—495.
- Schmidt G.*, 1956. Der Stoffwechsel der Caraben und seine Bedeutung zum Wassergehalt. Zool. Jahrbüch., Physiol., LXVI: 273—294, 6 tab., 5 fig.
- Schuler L.*, 1960. Les spermathèques dans la tribu des Bembidinae Jeannel (Col., Trechidae). Revue. franç. entom., XXVII, fasc. 1: 24—48, 23 fig.
- Schuler L.*, 1961. L'utilisation des organes copulateurs dans la tribu des Bembidini Jeann. L'Entomologiste, XVII, n 4—5, 6: 79—111, 2 fig.
- Schuler L.*, 1962. La spermathèque des *Chlaenius* de France (Callistomorphi Jeannel), L'Entomologiste, XVIII, n 4: 77—97.
- Schuler L.*, 1963. La spermathèque chez les Harpalidae et les Pterostichitae de France. Revue franç. entom., XXX, fasc. 2: 81—103, 15 fig.
- Schuler L.*, 1965. Les organes génitaux chez les Coléoptères Carabiques de France. Bull. Soc. entom France, LXX, n. 5—6: 110—120.
- Silvestri F.*, 1904. Contributione alla conoscenza della metamorfosi della *Lebia scapularis* Fourcr. Redia, II: 66—83, 4 pl.
- Skuhravy V.*, 1956. Fallenfang und Markierung zum Studium der Laufkäfer. Beiträge z. Entomologie, VI: 285—287.

- Skuhravy V.*, 1957. Die Fallenfangmethode. Čas. Cs. Spol. entom., LIV:27—40.
- Skuhravy V.*, 1959. Die Nahrung der Feldcarabiden. Acta Soc. entom. Česk., LVI, n. 1:1—18, 5 tab., 5 Fig.
- Skuhravy V.*, 1959a. К изучению биологии полезных жуужелиц (на чешском яз.). Rozpravy Českosl. Akad. Ved., II, n. 69, 64 pp., 21 tab., 16 graph., fig.
- Sloane T. G.*, 1923. The classification of the family Carabidae. Trans. entom. Soc. Lond.: 234—250.
- Théodorides J.*, 1955. Contribution à l'étude des parasites et phorétiques des Coléoptères terrestres. Thèses présentées à la Faculté des Sciences Université Paris: 1—310 57 fig.
- Thiele H.*, 1961. Zuchtversuche an Carabiden. Zool. Anzeiger, 167, H. 9—12:431—441.
- Thiele, H.*, 1964. Experimentelle Untersuchungen über den Ursachen der Biotopbildung bei Carabiden. Z. Morphol. Ökol. Tiere, LIII:387—452.
- Thiele H. und Weber F.*, 1968. Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. Oecologia, 1: 315—355.
- Tietze F.*, 1963. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Flügelreduktion und Ausbildung des Metathorax bei Carabiden. Beiträge z. Entom., XIII, N. R. (1—2): 88—167, 34 fig.
- Weber F.*, 1968. Circadian Regel und Laufaktivität der Caraben. Oecologia, 1: 155—170.
- Williams G.*, 1959. Seasonal and diurnal activity of Carabidae, with particular reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. J. anim. Ecol., XXVIII:309—330.