

OSSERVAZIONI SULLA BIOLOGIA DI *VESPERUS MACROPTERUS*
(Coleoptera, Cerambycidae)

DANIELE SECHI (*)

INTRODUZIONE

Vesperus macropterus Sama, 1999 è una specie endemica della Sardegna, segnalata per la prima volta da Sama (1983) con il nome di *V. conicicollis* Fairmaire & Coquerel, 1866, specie distribuita nella Penisola Iberica e Marocco; successivamente lo stesso autore (Sama 1999), evidenziando alcune differenze morfologiche nelle popolazioni sarde, descrive per la Sardegna *V. conicicollis* ssp. *macropterus*; molto recentemente (Sama & Sechi 2010) quest'ultimo taxon viene elevato al rango di specie. *Vesperus macropterus* è diffuso nelle zone costiere e subcostiere della metà meridionale ed orientale della Sardegna, ed è sostituito nella parte settentrionale dell'Isola dalla specie congenere *V. luridus* (Rossi, 1794).

Nel presente lavoro vengono rese note alcune osservazioni biologiche effettuate su una popolazione di *Vesperus macropterus* del Cagliari-ritano, che hanno evidenziato una biologia riproduttiva del tutto inedita per l'intero genere *Vesperus* Dejean, 1821; anche nell'intento di stimolare studi futuri che contribuiscano a chiarire la filogenesi e la sistematica della sottofamiglia Vesperinae, da alcuni autori recenti considerata come famiglia a sé (Švácha, Wang & Chen 1997).

MATERIALI E METODI

La località oggetto di studio si trova in una zona subcostiera della Sardegna sud-orientale, in località Niu Crobu (comune di Quartu Sant'Elena, provincia di Cagliari), ad una quota di circa 90 m sul livello del mare (39°14'18''N - 09°18'45''E).

Il sito, incolto e soggetto a pascolo e transito di ovini, presenta una

(*) Via Francesco Cocco Ortu, 75 - 09128 Cagliari. E-mail: danisechi@tiscali.it

vegetazione costituita da macchia-gariga mediterranea degradata, con prevalenza di specie erbacee perenni (*Onopordon illyricum*, *Carlina corymbosa*, *Thapsia garganica*, *Euphorbia cupanii* e alcune graminacee tra cui *Hyparrhenia hirta*), radi arbusti di lentisco, fillirea, olivastro, calicotome, timo e timelea, a cui si associano numerose altre erbe annuali (fig. 1). La zona del sito dove si è osservato il maggior numero di femmine di *Vesperus macropterus* ha una copertura erbacea del 60-70%.

Il clima può essere classificato come subtropicale (Pinna 1971) con precipitazioni medie annue inferiori a 500 mm.

Tra la fine agosto e gli inizi di settembre, dal 2007 al 2010, è stata svolta un'intensa serie di ricerche nel sito dove, durante una caccia al lume, erano stati osservati numerosi maschi; tali ricerche hanno portato all'osservazione di una trentina di femmine, la gran parte delle quali in attività di deposizione e alcune durante la copula.

Alcune coppie sono state raccolte e depositate in terrari preparati con terra e residui vegetali provenienti dalla zona indagata, con lo scopo di poter meglio studiare l'intero ciclo biologico ed il comportamento degli adulti. Si sono utilizzati terrari di plastica trasparente tenuti all'aperto, coperti con reti molto fini, per imitare in tutto l'ambiente naturale e nello stesso tempo isolarli.

Sono state prelevate per intero e messe in vaso anche alcune delle piante dove si è svolta l'attività riproduttiva e dove sono avvenute le deposizioni delle femmine al fine di osservare l'attività larvale durante i primi stadi.

Rimando però la descrizione dell'uovo e delle larve di diverse età ad un successivo lavoro poiché attualmente una descrizione in tal senso risulterebbe incompleta non avendo sufficiente materiale di confronto.

OSSERVAZIONI IN CAMPO E IN LABORATORIO

Il periodo di attività degli adulti, che secondo Vives (2004, sub *V. conicicollis macropterus*) sarebbe compreso tra luglio ad agosto, in base alle mie osservazioni nella località oggetto di studio, va dalla seconda quindicina di agosto alla prima quindicina di settembre con una maggiore presenza di adulti di entrambi i sessi dal 25 agosto al 10 settembre.

Le femmine iniziano la loro attività circa due ore dopo il crepuscolo e rimangono in attività (per completare la deposizione) sino alle prime ore del mattino, specialmente nelle serate calde e senza vento; è stata invece riscontrata una drastica riduzione della presenza di adulti durante le



Fig. 1 – Sito di indagine.

serate ventose, probabilmente perché i maschi sono disturbati nell'individuare le femmine che pertanto non escono nemmeno dai loro rifugi nel terreno.

Le numerose osservazioni di femmine in attività riproduttiva hanno potuto svelare che questa specie depone esclusivamente sulle infiorescenze secche di piante erbacee.

Le femmine dopo essere uscite dal terreno, dove presumibilmente avviene la ninfosi, nelle prime ore della notte, salgono, arrampicandosi, su alcune piante erbacee ormai disseccate (per via del periodo di fine estate normalmente siccitoso nel Sud della Sardegna), dirigendosi verso le infiorescenze apicali, raggiunte le quali attirano i maschi; questi arrivano in volo e, sempre sulle infiorescenze, avviene l'accoppiamento e la deposizione. Questa localizzazione delle uova era finora sconosciuta per il genere *Vesperus* Dejean, 1821 infatti le femmine delle altre specie, tutte più o meno brachittere, depongono direttamente nel suolo o, come segnalato in *Vesperus xatarti* Mulsant, 1839, sulle screpolature della corteccia dei pini (Vives 2004).

La maggior parte delle deposizioni è avvenuta sui capolini di *Ono-*

pordon illyricum (Asteraceae), ma anche, e con frequenza via via decrescente, sulle infiorescenze di *Thymus capitatus* (Lamiaceae), di *Hyparrhenia hirta* (Poaceae) e sui capolini di *Carlina corymbosa* (Asteraceae).

Vista l'inusuale biologia di *Vesperus macropterus*, credo sia utile descrivere le osservazioni sulla deposizione nelle singole specie vegetali.

Onopordon: all'epoca delle deposizioni, i capolini sono ormai secchi e privi di acheni (fig. 2); le femmine risalgono il fusto verso i capolini più alti (fino a 1,60 cm di altezza) e, rimanendo aggrappate sulla parte esterna degli stessi, ne raggiungono la base delle brattee con il lungo e mobile ovopositore (fig. 3). Le uova vengono deposte in gruppetti di 5-20 tra le brattee più esterne e quelle interne del capolino, vicino al punto di inserzione delle stesse col ricettacolo. Ogni femmina depone ripetutamente alla base di numerose brattee (fig. 4).

Thymus: la deposizione avviene sulle infiorescenze secche (fig. 5), con uova inserite tra i singoli fiori.

Hyparrhenia: le femmine risalgono lungo i culmi di questa graminacea, sottili ma resistenti abbastanza da sorreggerne il peso. I culmi più sottili si flettono leggermente ma poi, terminata la deposizione, riprendono la posizione eretta originaria. Anche in questo caso le piante sono completamente secche. Una volta avvenuta la copula (fig. 6), l'ovopositore fora la superficie della gluma e, muovendosi al suo interno, depone le uova in file parallele e leggermente sovrapposte anche in gruppi numerosi di 30-40 lungo la metà basale della gluma (la metà apicale è libera) per una lunghezza di circa 2 cm; la deposizione avviene quindi sulla superficie interna della gluma che avvolge la spighetta. Le uova, come nel caso dell'*Onopordon*, risultano completamente protette e nascoste nei tessuti vegetali (figg. 7-10).

Carlina corymbosa: osservata un'unica femmina che deponeva al centro dell'infiorescenza secca. Non si è osservata la presenza di femmine né deposizioni su altre piante erbacee presenti sul sito come orzo selvatico (*Hordeum vulgare*) (Poaceae) che, all'epoca delle ovideposizioni, aveva però perso quasi tutta la spiga, o come asfodeli, *Thapsia garganica* (Apiaceae) o piante arbustive come cisto (*Cistus* spp.) (Cistaceae), *Phillyrea latifolia* (Oleaceae), lentisco (Anacardiaceae), *Calicotome spinosa* (Fabaceae) o arboree come l'olivo.

Sono inoltre state osservate alcune femmine vaganti al suolo ma mai in attività di deposizione diretta nel terreno (fig. 11).

A un anno di distanza sono state controllate e sezionate le piante di *Onopordon* dove erano avvenute le deposizioni e che erano state com-

pletamente prelevate. Iniziando dal capolino si è potuto osservare che le larve penetrano nei tessuti dirigendosi verso l'interno del capolino, che è risultato completamente eroso e, con un andamento centripeto raggiungono la zona centrale del ricettacolo dove iniziano una lunga discesa lungo tutto il fusto erbaceo ormai disseccato. L'interno del fusto risulta spugnoso ma si notano facilmente le erosioni dovute all'attività trofica delle larve. Sulla parte esterna del fusto sono presenti dei forellini circolari che fanno pensare che, durante la discesa, le larve non rimangano sempre all'interno del fusto e della radice, ma vi escano e rientrino ripetutamente, almeno in questa fase iniziale del ciclo. È verosimile che la discesa delle larve verso il suolo sia rapida poiché la dimensione delle gallerie e dei fori presenti sulla superficie del fusto (per tutta la sua lunghezza) e della radice sono costantemente della stessa dimensione (il che fa anche ipotizzare una limitata attività trofica) (figg. 12-15).

Questa eccezionale attività endofitica delle larve, che è possibile si verifichi anche sulla *Carlina*, è improbabile avvenga sul timo e sull'*Hyparrhenia* (che hanno steli di diametro ben più ridotto e, nel caso del Timo capitato, anche parzialmente ligneo), dove invece è più verosimile che le larve raggiungano rapidamente il terreno passando all'esterno dei tessuti vegetali o direttamente lasciandosi cadere.

La scarsa attività trofica osservata suggerisce che la scelta delle piante su cui deporre, più che da motivi alimentari, sia legata alla loro anatomia; in particolare, sembra che vengano scelte specie con infiorescenze che consentano alle uova di rimanere protette all'interno dei tessuti fiorali secchi (brattee, glume, etc.). Non si esclude infatti che ulteriori studi portino ad incrementare l'elenco delle specie note utilizzate per la deposizione, che saranno verosimilmente rappresentate da altre specie con una morfologia floreale funzionalmente simile a quella delle specie sopra citate.

La presente ricerca conferma che i maschi di *Vesperus macropterus* sono fortemente attratti dalla luce, mentre lo stesso non si può affermare per le femmine, le cui catture nei pressi delle fonti luminose sono, a mio avviso, del tutto casuali. Ulteriori studi, specialmente utilizzando la luce ultravioletta, potranno definire meglio il fototropismo delle femmine.

Un'altro importante tassello della biologia di *Vesperus macropterus*, che la presente ricerca si era prefissata di indagare, riguardava l'utilizzo delle ali nelle femmine poiché, pur essendo completamente sviluppate e apparentemente funzionali (Sama 1999), non è mai stata osservata una femmina in volo. Nonostante l'elevato numero di femmine osservate,



Figg. 2-5 – Capolini di *Onopordon* nel periodo di osservazione (2). Femmina in deposizione su capolino di *Onopordon* (3). Uova su capolino di *Onopordon* (4). Copula su *Hyparhenia* (5).

non si è in effetti mai riscontrato alcun volo attivo in nessuna di queste; si è però assistito ad un comportamento davvero interessante: una femmina, disturbata sul capolino di un *Onopordon* a circa 1 m di altezza dal suolo, ha aperto prima le elitre e poi le ali membranose per poi lasciarsi cadere al suolo utilizzando le ali per attutire la caduta.

Sono state osservate durante la notte diverse femmine predate dai ragni in appostamento sulla sommità delle piante o esemplari morti trasportati dalle formiche durante il giorno. Diversi maschi (e solo maschi)



Figg. 6-9 – Infiorescenza di timo (6). Femmina in ovideposizione su *Hyparrhenia* (7). Foro dell'ovopositore su spighetta di *Hyparrhenia* (8). Femmina in ovideposizione su *Hyparrhenia* (9).

sono stati osservati nelle ragnatele di *Argiope lobata* (Pallas, 1772) (Araneae, Araneidae). È possibile che una volta deposto e terminato lo “sforzo riproduttivo” le femmine siano più vulnerabili, specialmente quando iniziano ad agonizzare. Da segnalare inoltre anche la presenza nel sito di indagine di una numerosa popolazione di *Allocosa oculata* (Simon, 1876) (Araneae, Lycosidae) attivo predatore della specie secondo le mie osservazioni.

In laboratorio le femmine raccolte e tenute vive tendevano a deporre

nella parte alta del contenitore utilizzato per il trasporto, tra la superficie interna della parete del contenitore e il tappo.

Le femmine raccolte alle prime ore della notte erano sempre con l'addome rigonfio e con le pleure dilatate che apparivano di colore bianco per la presenza delle uova che si intravedevano in trasparenza. Tutte le femmine raccolte e collocate nella stessa notte in un piccolo terrario hanno deposto le uova in gruppetti nei primi 2,5 cm di terreno, completando la deposizione nel corso della prima notte in cui venivano prelevate; durante il giorno sono rimaste nascoste tra gli steli (senza infossarsi nel suolo), con l'addome sempre gonfio ma con le pleure traslucide da cui si poteva notare la cavità addominale completamente svuotata dalle uova. Già durante la notte successiva a quella di raccolta agonizzavano e morivano. È probabile che le femmine abbiano una vita brevissima anche in natura, considerando come quelle osservate alle prime ore della notte fossero sempre gravide di uova e in fase di deposizione sulle piante.

Anche i maschi, in base alle osservazioni effettuate durante la presente ricerca, hanno una vita immaginale breve, anzi forse ancor più breve di quella delle femmine. Quelli raccolti in natura (intorno alle femmine o attratti dalla luce), collocati insieme alle femmine, si sono rapidamente accoppiati per poi, già alle prime ore del mattino, presentare gli sterniti addominali imbruniti, un'attività vitale nettamente ridotta e gli ultimi antenomeri rigidi per l'imminente disidratazione. Tutti i maschi raccolti (una trentina) sono morti nel corso della prima notte. Ritengo che anche i maschi entrino in attività poco dopo il crepuscolo e muoiano ancor prima delle femmine, subito dopo l'accoppiamento.

DISCUSSIONE

Come già osservato da Sama (1983, 1999) e da Vives (2004) la femmina di *V. macropterus* è caratterizzata da ali membranose ben sviluppate e apparentemente funzionali (caso unico all'interno del genere *Vesperus*) (fig. 16). L'assenza del brachitterismo caratteristico per le femmine del genere *Vesperus* è già stato indicato come un carattere di notevole rilievo, ma sulla reale funzionalità delle ali nelle femmine di *V. macropterus* si sono fatte, fino a ora, solo ipotesi. La minore riduzione delle ali nelle femmine di *V. macropterus* rappresenta verosimilmente un carattere primitivo, che si aggiunge a quelli già descritti relativi alle strutture sclerificate del sacco interno (Sama, 1983).

L'osservazione della femmina che ha aperto le elitre e disteso le ali

membranose, come per attutire la caduta, fa rilevare ancora una certa capacità di utilizzo delle ali in *V. macropterus*, anche se non propriamente per attività di volo.

Le osservazioni presentate nel presente lavoro portano ad ipotizzare che il maggior sviluppo delle ali nelle femmine in *V. macropterus* possa essere legato alla sua peculiare etologia deposizionale, ben diversa da quella nota per le altre specie del genere *Vesperus*.

A differenza delle altre specie del genere, che depongono le uova nel terreno, in gruppi inclusi in un secreto che ha la duplice azione di collante e di impedire la disidratazione, *V. macropterus* non secerne alcuna sostanza funzionale alla protezione delle uova; in un ambiente arido come quello del sito di indagine (e caratteristico del Sud della Sardegna) alla fine dell'estate, le uova avrebbero infatti poche possibilità di sopravvivere alla disidratazione se venissero deposte, come di norma avviene nelle altre specie affini, negli strati superficiali del terreno.

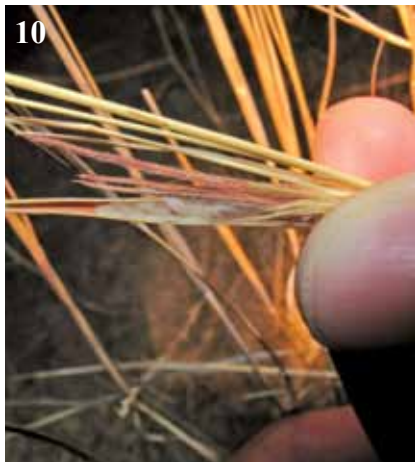
Dato il clima, e in particolare l'andamento medio delle precipitazioni del sud Sardegna, le uova devono inizialmente resistere in un ambiente particolarmente arido e siccitoso.

Nella notte tra il 6 e il 7 settembre 2008 si è verificata una modesta precipitazione e il pomeriggio dell'8 settembre si è osservata la presenza di piccole larve di I stadio neosgusciate (fig. 17) nelle brattee degli *Onopordon* dove erano avvenute diverse deposizioni nei 5-10 giorni precedenti; viceversa le uova deposte in cattività, che non hanno quindi subito l'influenza della precipitazione, non si erano ancora schiuse alla stessa data.

In *Vesperus macropterus* è possibile che l'adattamento all'ambiente xerico abbia portato alla deposizione all'interno delle infiorescenze come strategia per evitare la disidratazione di uova e larve neonate. Le uova possono così resistere parecchi giorni in attesa della prima pioggia per la schiusa. Ciò consente alle larve di iniziare la loro vita terricola in condizioni ottimali di umidità e contestualmente alla ripresa di attività radicale delle piante, che segue normalmente le precipitazioni autunnali.

Di particolare interesse risulta la fase endofitica svolta all'interno di *Onopordon*, dove fra l'altro sono state osservate la maggior parte delle femmine e delle deposizioni. Questa fase merita però ulteriori studi, in particolare per meglio comprendere l'importanza dell'attività trofica all'interno dei tessuti vegetali per le larve di I età, oltre che la durata e la dinamica dello spostamento delle larve dai capolini al suolo.

È infine possibile che ulteriori studi sulla biologia delle diverse spe-

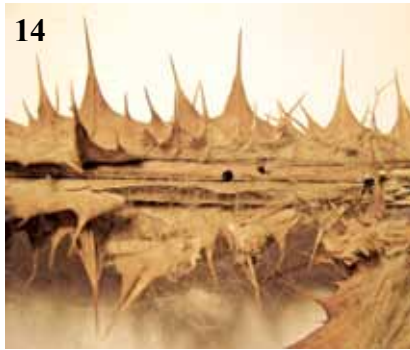


Figg. 10-13 – Uova su spighetta di *Hyparrhenia* (10). Femmina gravida vagante al suolo (11). Erosioni larvali su capolino di *Onopordon* (12-13).

cie di *Vesperus*, ed in particolare su alcune che manifestino un diverso grado di brachitterismo, possano portare alla luce nuove osservazioni (forse utili anche in chiave filogenetica), circa i rapporti tra grado di brachitterismo ed eco-etologia riproduttive.

A corollario di queste osservazioni, se si accetta la proposta di Švácha, Wang & Chen (1997) di considerare i Vesperidae una famiglia separata dai Cerambycidae allora è interessante confrontare la biologia di *Vesperus macropterus* con quella di *Philus antennatus* (Gyllenhal, 1817) (Vesperidae, Philinae).

Philus antennatus è una specie asiatica appartenente alla tribù dei Philini la cui morfologia e biologia larvale è stata descritta da Švácha, Wang e Cheng (1997) che propongono di inserire nella famiglia Vesper-



Figg. 14-17 – Erosioni larvali su fusto di *Onopordon* (14-15). Sviluppo elitra e ala membranosa in *Vesperus macropterus* femmina (16). Larve di I^a età su *Onopordon* (17).

ridae tre sottofamiglie: Philinae (regione sud est Asiatica e Africana), Anoplodermatinae (regione Neotropica) e Vesperinae (regione Mediterranea). Tralasciando le discussioni sistematiche sulla posizione delle sottofamiglie dei Vesperidae o sulle teorie che considerano i Vesperinae come famiglia a sé o come sottofamiglia di Cerambycidae, estranee alle finalità del presente lavoro, non si possono non notare alcune interessanti similitudini tra *Philus antennatus* e *Vesperus macropterus*.

Philus antennatus ha adulti ad attività notturna, maschi e femmine alati, ma solo i maschi sono stati osservati volare. Maschi e femmine non si nutrono. Gli accoppiamenti si svolgono sulle piante a 1,5-3 m di altezza (pini nel caso osservato da Švácha, Wang e Cheng), le deposizioni avvengono nelle screpolature della corteccia per mezzo del lungo ovopo-

sitore della femmina. Le larve si liberano degli involucri dell'uovo e si lasciano cadere al suolo dove iniziano la loro attività di larve terricole e possono causare gravi danni sino alla moria delle piante colpite. Le larve (come quelle del genere *Vesperus*) inizialmente sono molto attive, disperdendosi rapidamente nel suolo e solo dal II stadio iniziano una fase più sedentaria.

RINGRAZIAMENTI. Desidero porgere un vivo ringraziamento agli amici Piero Leo (Cagliari) e Andrea Liberto (Roma) per la revisione critica dell'elaborato e a Davide Cillo (Cagliari), fedele compagno delle mie ricerche. Al Prof. Ignazio Camarda (Dipartimento di Scienze Botaniche, Ecologiche e Geologiche, Università di Sassari) per l'identificazione della graminacea e ad Alessandro Bruno Biscaccianti (Roma), Francesco Vitali (Luxembourg), Gianfranco Sama (Cesena) e Robert A. Androw (Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania, USA) per i preziosi consigli ricevuti.

RIASSUNTO

Il presente lavoro fornisce un primo contributo alla conoscenza della biologia di *Vesperus macropterus* Sama, 1999 ed è basato su osservazioni in campo, effettuate in un sito della provincia di Cagliari. Le femmine di questa specie depongono le uova sulle infiorescenze disseccate di alcune piante erbacee anche a più di 1,5 m di altezza; le larve neonate raggiungono il terreno spostandosi sulla superficie o all'interno della pianta, a seconda della specie vegetale dove è avvenuta la deposizione. In nessuna altra specie del genere *Vesperus* Dejean, 1821 è mai stata osservata una tale biologia. Si ipotizza inoltre che esista una correlazione tra lo sviluppo delle ali membranose delle femmine e l'atipica strategia di ovideposizione della specie.

SUMMARY

Observations on the biology of Vesperus macropterus (Coleoptera, Cerambycidae).

This work provides a first contribution to the knowledge of the biology of *Vesperus macropterus* Sama, 1999, and is based on field observations made at a site in the province of Cagliari. The females of this species lay their eggs on dried inflorescences of various herbaceous plants up to 1.5 meter tall; newly hatched larvae travel to the soil moving on the surface or within the plant, depending on the plant species in which deposition occurred. This behaviour has not been observed in any other species of the genus *Vesperus* Dejean, 1821. It is finally hypothesized that a correlation occurs between the atypical ovideposition strategy of this species and the development of membranous wings in females.

BIBLIOGRAFIA

- DELLA BEFFA, G. 1911. I Coleotteri dell'agro torinese e loro rapporti colla vegetazione e l'agricoltura. Ann. R. Acc. Agr. Torino, 54: 69-346.
- DELLA BEFFA, G. 1931. I parassiti animali delle piante coltivate od utili. Vol. 1. Cerambycidae. Edizioni Hoepli, Milano, 1: 186.

- FABBRI, R.A. & J.M. HERNANDEZ. 1996. Il ciclo biologico dei *Dorcadion* Dalman, 1817 della Romagna a confronto con quello di altri Dorcadionini Thomson, 1860 spagnoli ed asiatici (Insecta, Coleoptera, Cerambycidae). Quad. Studi Nat. Romagna, 5:19-40.
- GRANDI, G. 1951. Introduzione allo studio dell'Entomologia. Edizioni Calderini, Bologna, I: 807, II: 812 pp.
- LOBL, I. & A. SMETANA. 2010. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6. Chrysomeloidea. Apollo Books, Stenstrup, 924 pp.
- PINNA, M. 1971. Precipitazioni medie annue, pp. 49-51, Tav. 21. Tipi di clima, pp. 56-57, Tav. 26. In: R. Pracchi & A. Terrosu Asole (eds.), Atlante della Sardegna, La Zattera Editrice, Cagliari.
- SAMA, G. 1983. *Vesperus conicollis* Fairmaire e Coquerel, 1866 specie nuova per la fauna italiana e note sulle specie italiane del genere (Coleoptera, Cerambycidae). Fragmenta entomologica, 17(1): 139-150.
- SAMA, G. 1999. Aggiunte e correzioni alla fauna dei Cerambycidae d'Italia (Insecta Coleoptera Cerambycidae). Quad. Studi Nat. Romagna, 11, suppl.: 41-56.
- SAMA, G. 1988. Fauna d'Italia, Vol. XXVI, Coleoptera Cerambycidae. Catalogo Topografico e Sinonimico. Edizioni Calderini, Bologna, XXXVI + 216 pp.
- SAMA, G. & D. SECHI. 2010. New nomenclatural acts (*Vesperus macropterus* Sama, 1999), p. 58. In I. Löbl & A. Smetana (eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 6. Apollo Books, Stenstrup, 924 pp.
- ŠVACHA, P. & M.L. DANILEVSKY. 1989. Cerambycoid Larvae of Europe and Soviet Union (Coleoptera, Cerambycidae). Part III, Acta Univ. Carol. (Biol.), 32 (1988) (1-2): 1-205.
- ŠVACHA, P., J. WANG & S. CHEN. 1997. Larval morphology and biology of *Philus antennatus* and *Heterophilus punctulatus*, and systematic position of the Philinae (Coleoptera: Cerambycidae and Vesperidae). Ann. Soc. entomol. Fr. (n.s.), 33 (3): 323-369.
- VIVES, E. 2004. Révision du genre *Vesperus* Dejean 1821 (Coleoptera: Cerambycidae). Ann. Soc. entomol. Fr. (n.s.), 40 (3-4): 437-457.