

Pterostichus nigrita, ein Komplex von Zwillingarten

Von Doris Koch, Köln

Pterostichus nigrita, a complex of sibling species.

Summary:

Pterostichus nigrita is comprised of three species, *Pterostichus nigrita* Paykull 1790, *Pterostichus rhaeticus* Heer 1837 and *Pterostichus mukdenensis* Breit 1933. This was determined by means of cross-breeding and morphological studies.

Males can be distinguished by the form of the right paramera and the preputional sac, females by the form of the sclerotized part of sternum eight or the sculpture of the elytral surface. Illustrations and a classification key are included in this paper.

Whereas *Pterostichus nigrita* occurs in the whole palearctic region to the 85th degree north, with its western border in Ireland, *Pterostichus rhaeticus* is found only in Europe including Iceland and the Faroe Islands, but not in southern France, southern Italy and Spain. A yellowish-red-legged variety of *Pterostichus nigrita* called forma *rufifemoratus* Stephens 1828 was found only in Ireland and a physiologic-ecological race of *Pterostichus rhaeticus* lives in northern Sweden. *Pterostichus mukdenensis*, formerly thought to be a subspecies of *Pterostichus nigrita*, is a valid species, endemic in the surroundings of Mukden, Manchuria.

Einleitung

Kreuzungsexperimente mit Populationen von *Pterostichus nigrita* aus Köln und vom Niederrhein (Rees) ergaben, daß es sich bei *Pterostichus „nigrita“* in Wirklichkeit um Zwillingarten handeln muß (Koch & Thiele 1980). Diese Tatsache veranlaßte mich zu einer Revision dieser Sammelart.

In der Literatur finden sich mehrere Hinweise auf im Zusammenhang mit *Pterostichus nigrita* stehenden „Arten“, Unterarten und Variationen (Formen).

PAYKULL beschrieb im Jahre 1790 *Pterostichus* (damals noch *Carabus*) *nigrita*. Somit steht ihm die Priorität zu. 1792 wurde *Pterostichus nigrita* nochmals beschrieben, von FABRICIUS, welcher PAYKULL falsch zitierte

(FABRICIUS 1792)¹⁾. STEPHENS erwähnte 1828 eine neue Art, die wie ein rotschenkliger *Pterostichus nigrita* aussah und nannte sie *Pterostichus rufifemoratus*. HEER beschrieb 1837 die Art *Pterostichus rhaeticus*, nach GANGLBAUER (1892) nur eine kleine Varietät von *Pterostichus nigrita*. BREIT meldete 1933 eine Subspecies von *Pterostichus nigrita*, die er nach dem Fundort *mukdenensis* nannte. Und schließlich erwähnten BUCCIARELLI & SOPRACORDEVOLLE 1958 zwei Formen von *Pterostichus nigrita*, die sie α und β nannten und anhand der Form der rechten Paramere der Männchen unterschieden.

GANGLBAUER (1892) zitierte noch zwei weitere mit *Pterostichus nigrita* identische „Arten“: *Pterostichus confluent* Panz. und den auch von SCHATZMAYR (1942—43) als anomalen *Pterostichus nigrita* angesehenen *Pterostichus excavatus* Boudier Guér. Auf diese beiden Exemplare verzichtete ich bei meiner Revision, da sich die Beschreibung beider „Arten“ auf Mißbildungen zu beziehen scheint, die auch in unseren Laborzuchten vorkommen.

Die Typus-Exemplare von *Pterostichus nigrita* Paykull 1790, Fabricius 1792, *Pterostichus rhaeticus* Heer 1837 und *Pterostichus mukdenensis* Breit 1933 wurden mir von Museen zur Untersuchung überlassen. Auch lagen mir zwei Exemplare von *Pterostichus rufifemoratus* vor. BUCCIARELLI & SOPRACORDEVOLLE sonderten keine Typusexemplare aus, doch konnte ich die beiden durch Kreuzungsversuche als verschiedene Biospecies identifizierten Populationen der α - (Rees) und β - (Köln) Form zuordnen, indem ich ihre rechten Parameren untersuchte (Koch & Thiele 1980) (Abb. 1 A, B).

Erwähnenswert ist, daß alle oben aufgeführten Typusexemplare (außer *Pterostichus rufifemoratus*) sowie die α - (Rees) und β - (Köln) Art nach dem Bestimmungsschlüssel von FREUDE, HARDE und LOHSE (1976) zur Art *Pterostichus nigrita* gehören. Außerlich finden sich keine Unterscheidungsmerkmale, wenn man von Größenunterschieden und dem etwas stärkeren Glanz des *Pterostichus mukdenensis* absieht.

1. *Pterostichus nigrita* Paykull 1790

1a. Lectotypus: ♀

Maße:

Gesamtlänge: 11,5 mm; Elytrenlänge: 6,53 mm;

Halsschildlänge: 2,38 mm; Kopflänge: 2,11 mm;

Elytrenbreite: 2,33 mm; Halsschildbreite: 3,36 mm.

Paratypus: ♀

Maße:

Gesamtlänge: 11,0 mm; Elytrenlänge: 6,34 mm;

¹⁾ FABRICIUS zitierte PAYKULL in seiner „Beschreibung“ von *Pterostichus nigrita* falsch, indem er behauptete, PAYKULL habe ihn unter dem Namen *Carabus striatus* beschrieben (Entomologia systematica, Seite 158).

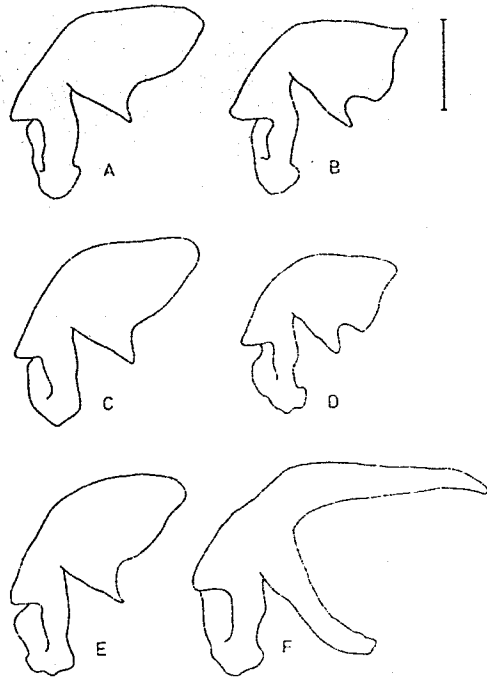


Abb. 1. Skizzen der rechten Paramere. Maßstab = 0,5 mm.

Fig. 1. Sketches of right paramere. Scale line equals 0,5 mm.

- A. Ein Tier aus Rees (Niederrhein), welches nach BUCCIARELLI & SOPRACORDEVOLLE der α -Form zuzuordnen ist.
An individual from Rees (Lower Rhine), belonging to the β -form of *Pterostichus nigrita* after BUCCIARELLI & SOPRACORDEVOLLE.
- B. Ein Tier aus Köln, nach BUCCIARELLI & SOPRACORDEVOLLE zur β -Form gehörend.
An individual from Cologne, representing the β -form of *Pterostichus nigrita* after BUCCIARELLI & SOPRACORDEVOLLE.
- C. Ein Individuum aus Vallox-Säby, Paykulls Herrenhof in Upland, Schweden.
An individual from Vallox-Säby, Paykull's estate in Upland, Sweden.
- D. Heers Typus-Exemplar von *Pterostichus rhaeticus*.
Heer's *Pterostichus rhaeticus* type individual from Nufenen, Switzerland.
- E. Ein *Pterostichus nigrita rufifemoratus*-Exemplar der Coll. Buckle aus Belfast, Irland.
A *Pterostichus nigrita rufifemoratus* individual from Belfast, Ireland (Coll. Buckle).

Halsschildlänge: 2,47 mm; Kopflänge: 2,16 mm;
Elytrenbreite: 2,21 mm; Halsschildbreite: 3,23 mm.

Jungtier, daher weniger typisch.

Fundort und Datum unbekannt; eventuell 1790 auf Paykulls Herrenhof Vallox-Säby, Upland, Schweden. Paykull leg. In Coll. Paykull, Riksmuseet Stockholm, Schweden.

Gustav PAYKULLS Originalbeschreibung findet sich in der Monographia Caraborum Sveciae auf Seite 129/30, Uppsala 1790. Obwohl er hierin auch Männchen erwähnt, liegen als Typusexemplare nur Weibchen vor. Das machte eine Zuordnung zu den als α und β bezeichneten Biospecies zunächst unmöglich. Später fand sich jedoch auch für die Weibchen der beiden Arten ein sicheres Unterscheidungsmerkmal, und zwar die Form des sklerotisierten Teils des achten Sternits der Weibchen.

Es zeigte sich, daß PAYKULL die von mir als α bezeichnete Art beschrieb. Diese Art wird den Namen *Pterostichus nigrita* Paykull 1790 behalten.

Ergänzende Beschreibung:

Sklerotisierter Teil des achten Sternits der ♀♀ charakteristisch geformt, relativ robust und breit (Abb. 2A, C). Rechte Paramere der Männchen mit komplizierter charakteristischer dreidimensionaler Form. Schaufel länglich und schmal, nur schwach zur Basis hin abgewinkelt (Abb. 1A, C).

Präputialsack des Penis groß, relativ lang, mit deutlich abgesetzter Vorderer Aussackung. Meist mit Dornenfeld, seltener mit einzelnen, stets langen, stark sklerotisierten Dornen auf der Vorderen Aussackung, oft auch in der Nähe des Gonoporus (seitlich oder oberhalb), selten auch auf dem Unteren Lappen (Abb. 3A). Typisch ist der bedornete Präputialsack mit 1 bis 3 Dornenfeldern. (Beziehungen zu den anderen Arten werden zum Schluß aufgezeigt!)

1b. *Pterostichus nigrita rufifemoratus* Stephens 1828

Die „Art“ *Pterostichus rufifemoratus* ist eine Varietät von *Pterostichus nigrita* Paykull mit rötlichgelben Beinen, besonders Femora, die anscheinend nur in Irland vorkommt. Das Typusexemplar der Coll. HALLIDAY (STEPHENS 1829) aus der Umgebung von Belfast ist, wie die Nachforschungen von Dr. O'CONNOR vom Irischen Natio-

Text zu Abb. 1

- F. Breits Lectotypus von *Pterostichus „nigrita“ mukdenensis*, jetzt *Pterostichus mukdenensis*.
Breit's *Pterostichus „nigrita“ mukdenensis* (now *Pterostichus mukdenensis*) lectotype individual.

nalmuseum ergaben, verschollen. Mir lag ein Exemplar aus der Coll. BUCKLE vom selben Standort vor (Mus. Dublin, Irland) und ein neueres von Dr. LUFF, Universität Newcastle, das er zusammen mit schwarzbeinigen Exemplaren in der Nähe von Blessington/Wicklow fing. Dr. O'CONNOR teilte mir außerdem die Existenz einer Population nahe Dublin mit. Der Form der rechten Paramere und des Präputialsackes nach gehören beide von mir untersuchten Exemplare von *Pterostichus rufifemoratus* zur Art *Pterostichus nigrita* Paykull (Abb. 1E).

2. *Pterostichus rhaeticus* Heer 1837

2a. Lectotypus: ♂

Maße:

Gesamtlänge: 9,5 mm; Elytrenlänge: 5,31 mm;
Halsschildlänge: 2,09 mm; Kopflänge: 1,80 mm;
Elytrenbreite: 1,92 mm; Halsschildbreite: 2,87 mm.

Paratypus: ♀

Maße:

Gesamtlänge: 11,0 mm; Elytrenlänge: 5,73 mm;
Halsschildlänge: 2,30 mm; Kopflänge 1,92 mm;
Elytrenbreite: 2,04 mm; Halsschildbreite: 2,93 mm.

Paratypus: ♀

Maße:

Gesamtlänge: 11,0 mm; Elytrenlänge: 6,16 mm;
Halsschildlänge: 2,30 mm; Kopflänge: 1,92 mm;
Elytrenbreite: 2,14 mm; Halsschildbreite: 3,17 mm.

Fundort: Nufenen im Rheinwald, 5000' s. m., subalpin, Datum unbekannt, evtl. 1837.

HEER leg. In Coll. HEER (Der Katalog zu der Coll. HEER ist nicht von HEER!), ETH Zürich, Schweiz.

Oswald HEERS Originalbeschreibung befindet sich in „Die Käfer der Schweiz, Teil 2, 1. Lieferung“, Seite 52, O. HEER 1837.

Sowohl das ♂ als auch die von HEER hinterlegten ♀♀ gehören der Form der rechten Paramere und des Präputialsacks sowie der Form des sklerotisierten Teils des achten Sternits nach zur β -Species. HEER hat mit *Pterostichus rhaeticus* also tatsächlich eine neue Art beschrieben. Die bisher β genannte Art heißt nun *Pterostichus rhaeticus* Heer 1837 (Abb. 1B, D; 2B, D; 3B).

Ergänzende Beschreibung:

Sklerotisierter Teil des achten Sternits der ♀♀ charakteristisch geformt, relativ zierlich und schmal (Abb. 2B, D). Rechte Paramere der ♂♂ ähnlich wie bei *Pterostichus nigrita* geformt, jedoch mit

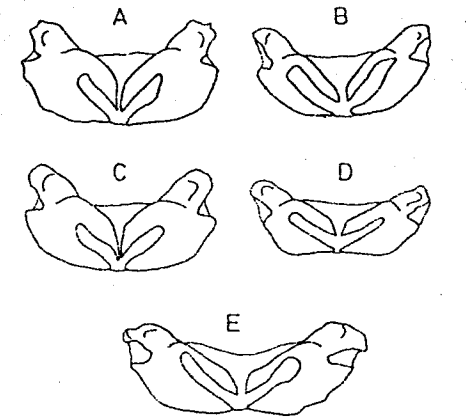


Abb. 2. Skizzen des achten weiblichen Sternits. Maßstab = 1,0 mm.

Fig. 2. Sketches of female sternum eight. Scale line equals 1,0 mm.

A. Rees (Niederrhein).

Rees (Lower Rhine).

B. Köln.

Cologne.

C. Lectotypus von Paykulls *Pterostichus nigrita*.

Paykull's *Pterostichus nigrita* lectotype individual.

D. Paratypus von Heers *Pterostichus rhaeticus*.

Heer's *Pterostichus rhaeticus* paratype individual.

E. Paratypus von Breits *Pterostichus mukdenensis*.

Breit's *Pterostichus mukdenensis* paratype individual.

kleinerer, kürzerer und breiterer Schaufel, die stärker zur Basis hin abgewinkelt ist (Abb. 1B, D).

Präputialsack des Penis klein, gedrunken. Vordere Aussackung hebt sich kaum ab, ist nicht so deutlich ausgeprägt wie bei *Pterostichus nigrita* und normalerweise völlig unbedornet. Nur selten treten meist kleine, rudimentäre, schwach sklerotisierte Dornen auf der Vordere Aussackung, in der Nähe des Gonoporus oder auf dem Unteren Lappen auf (Abb. 3B).

3. *Pterostichus mukdenensis* Breit 1933

3a. Lectotypus: ♂

Maße:

Gesamtlänge: 13,0 mm; Elytrenlänge: 7,63 mm;
Halsschildlänge: 2,95 mm; Kopflänge: 2,33 mm;
Elytrenbreite: 2,69 mm; Halsschildbreite: 3,78 mm.

Paratypus: ♂

Maße:

Gesamtlänge: 12,75 mm; Elytrenlänge: 7,50 mm;
Halsschildlänge: 2,90 mm; Kopflänge: 2,10 mm;
Elytrenbreite: 2,47 mm; Halsschildbreite: 3,48 mm.

Paratypus: ♂

Maße:

Gesamtlänge: 12,5 mm; Elytrenlänge: 7,26 mm;
Halsschildlänge: 2,74 mm; Kopflänge: 2,40 mm;
Elytrenbreite: 2,59 mm; Halsschildbreite: 3,78 mm.

Paratypus: ♂

Maße:

Gesamtlänge: 12,5 mm; Elytrenlänge: 7,26 mm;
Halsschildlänge: 2,66 mm; Kopflänge: 2,30 mm;
Elytrenbreite: 2,52 mm; Halsschildbreite: 3,60 mm.

Paratypus: ♀

Maße:

Gesamtlänge: 15,0 mm; Elytrenlänge: 8,11 mm;
Halsschildlänge: 2,95 mm; Kopflänge: 2,64 mm;
Elytrenbreite: 2,93 mm; Halsschildbreite: 4,09 mm.

Fundort: Mukden, Mandschurei. Datum: evtl. 1933. BREIT leg. In Coll. BREIT, Mus. Frey, Tutzing, Bundesrepublik Deutschland.

Josef BREIT beschrieb *Pterostichus nigrita mukdenensis* als Subspecies von *Pterostichus nigrita* in der Koleopterologischen Rundschau Bd. 19, März 1933, Seite 68. Als Längenmaß gab er 12–15 mm an.

Aufgrund der morphologischen Unterschiede zu *Pterostichus nigrita* und *Pterostichus rhaeticus* erscheint es mir sinnvoll, *Pterostichus mukdenensis* in den Rang einer Art zu erheben, zumal er sich stärker von *Pterostichus nigrita* und *Pterostichus rhaeticus* unterscheidet als diese untereinander, was besonders für die Männchen zutrifft.

Ergänzende Beschreibung:

Sehr groß (12–15 mm), mit stark lackglänzenden glatten Elytren. Unter dem Binokular sind bei 80facher Vergrößerung nur leichte, wellenlinienförmige Eindrücke auf den Elytren sichtbar. Im Gegensatz dazu sind die Elytren bei *Pterostichus nigrita* und *Pterostichus rhaeticus* stärker skulpturiert. Durch starke wellenlinienförmige Eindrücke entstehen bei diesen Arten halbkugelige Erhebungen auf den Streifen der Elytren (Abb. 4A, B). Sklerotisierte Teil des achten Sternits des ♀ ähnelt dem von *Pterostichus rhaeticus*. *Pterostichus rhaeticus*-♀♀ sind jedoch viel kleiner, höchstens 11,5 mm

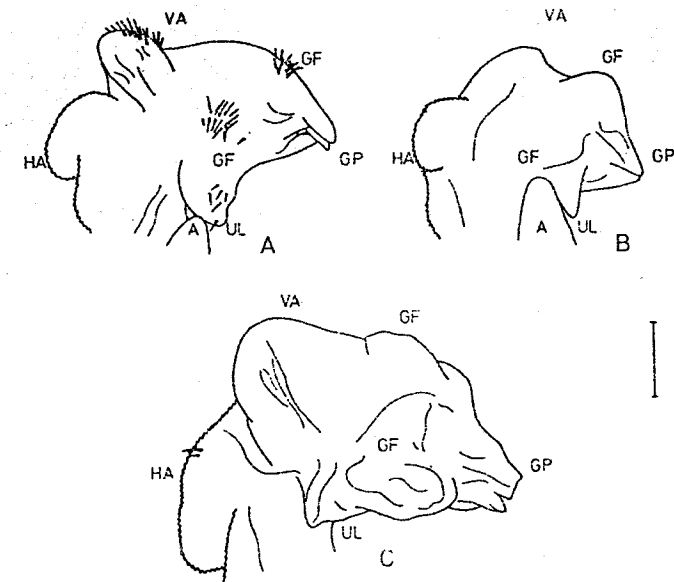


Abb. 3. Skizzen des Präputialsacks. Maßstab = 0,5 mm.

Fig. 3. Sketches of the preputial sac. Scale line equals 0,5 mm.
VA = Vordere Aussackung, HA = Hintere Aussackung,
GP = Gonoporus, GF = Gonoporenfeld, UL = Unterer Lappen,
A = Apex.

- A. Rees (*Pterostichus nigrita*).
Rees (*Pterostichus nigrita*).
- B. Köln (*Pterostichus rhaeticus*).
Cologne (*Pterostichus rhaeticus*).
- C. Breits *Pterostichus mukdenensis* Lectotypus.
Breit's *Pterostichus mukdenensis* lectotype individual.

Gesamtlänge. Daher ist auch das Sternit bei *Pterostichus rhaeticus* kleiner (Abb. 2D, E). Das einzige Unterscheidungsmerkmal neben der Größe ist also bei dem ♀ der lackartige Glanz der Elytren, hervorgerufen durch die Oberflächenstruktur. Rechte Paramere der ♂♂ weicht in ihrer Form stark von der der beiden anderen Arten ab. Eine Schaufel fehlt. An ihrer Stelle sitzt eine Gabel (Abb. 1F), deren Abwinkelung zur Basis etwa der der Schaufel bei *Pterostichus nigrita* entspricht.

Präputialsack des Penis ähnelt dem von *Pterostichus nigrita* mit ausgeprägter Vorderer Aussackung und länglicher Form, ist jedoch

größer und im typischen Fall (bei 3 von 4 ♂♂) unbedornt. Beim Lectotypus fanden sich zwei rudimentäre Dornen auf der Hinteren Aussackung (Abb. 3C).

Die Kreuzbarkeit von *Pterostichus mukdenensis* mit den beiden anderen Arten halte ich nicht für möglich, weshalb mir die Erhebung in den Artrang sinnvoll erscheint.

Beziehungen zwischen den drei Arten des *Pterostichus nigrita*-Komplexes:

Pterostichus nigrita ist im Durchschnitt größer als *Pterostichus rhaeticus*. Das gilt zumindest für Individuen vom gleichen geographischen Breitengrad. Die Varietät *rufifemoratus* von *Pterostichus nigrita* kommt nur in Irland vor und ist deutlich an den gelblichroten Femora zu erkennen.

Die ♂♂ von *Pterostichus nigrita* unterscheiden sich durch die Form der rechten Paramere von denen der beiden anderen Arten (Abb. 1). Die ♀♀ von *Pterostichus nigrita* haben ein charakteristisch geformtes achtes Sternit (Abb. 2 A, C). *Pterostichus mukdenensis* ist größer als *Pterostichus nigrita* und besitzt besonders glatte, lackglänzende Elytren, aufgrund einer charakteristischen Skulpturierung (Abb. 4). Man fand ihn bisher nur in Mukden, Mandschurei.

Bisher galt die Sammelart *Pterostichus „nigrita“* als sehr weitverbreitete Art, die im ganzen paläarktischen Raum vorkommt. Das gilt jedoch für keine der drei Arten dieses Komplexes. *Pterostichus rhaeticus* Heer kommt nur in der Westpaläarktis (Europa) bis zum Ural hin vor, einschließlich der Shetland-Inseln, der Färöer und Islands. Im Norden reicht die Verbreitung bis fast zum Nordkap (LINDROTH 1945). Hierbei handelt es sich jedoch um eine andere physiologische Rasse (vielleicht auch Teil einer Kline), deren Grenze nach Süden hin unbekannt ist. Im Süden erreicht *Pterostichus rhaeticus* anscheinend nur den 42. nördlichen Breitengrad, wie ich für Italien nachweisen konnte. *Pterostichus nigrita* Paykull ist über die gesamte Paläarktis verbreitet. Die westliche Grenze ist jedoch Irland, die nördlichste liegt zwischen 62° und 65° n. Br. und südlich kommt er noch in Nord-Marokko vor. Östlich reicht sein Gebiet mindestens bis zum Ussuri, nach ISHIKAWA (schriftl. Mitt. von 1981) bis nach Japan.

Pterostichus mukdenensis Breit scheint ein Endemit zu sein, da er bisher nur in der Umgebung von Mukden, Mandschurei, gefunden wurde.

Das weite Überschneidungsgebiet der Areale von *Pterostichus nigrita* und *Pterostichus rhaeticus* läßt vermuten, daß beide Arten zumindest an einigen Standorten sympatrisch sind. Nachgewiesen wurde diese Tatsache für das Ufer des Ottersmaar im Braunkohlegebiet Hambacher Forst nahe Jülich. Dort wurden beide Arten in derselben Barberfalle gefangen. Außer diesen beiden kommen dort auch die *Melanius*-Arten *Pterostichus anthracinus* und *minor* vor.

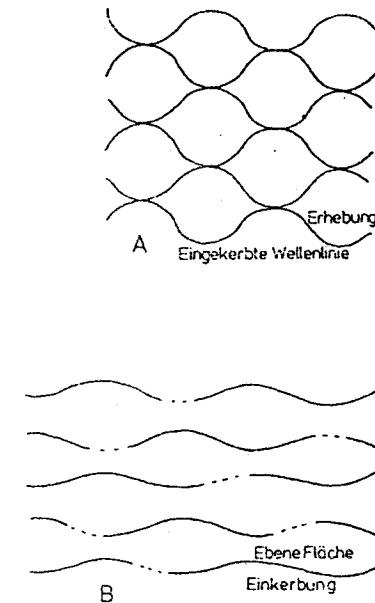


Abb. 4. Skizzen der Elytrenoberflächenskulptur bei 80facher Vergrößerung unter dem Binokular gesehen.

Fig. 4. Sketches of the elytral surface microsculpture under binoculars (80 X).

A. *Pterostichus nigrita*.

B. *Pterostichus rhaeticus*.

Ergänzende Bestimmungstabelle für die drei Arten, zur Einfügung S. 198, Bd. 2, F. H. L.: „Die Käfer Mitteleuropas.“

(60) Rechte Paramere ♂ wie Abb. 1A → (61)

Abb. 1B → (62)

Abb. 1F → (64)

Achtes Sternit ♀ wie Abb. 2A → (61)

Abb. 2E → (63)

(61) *Pterostichus nigrita*. Präputialsack bedornt, mit deutlicher Vorderer Aussackung (Abb. 3A). Alae gut entwickelt, z. T. flugfähig. Verbreitet in Europa, Marokko, Kleinasien, Kaukasus, Sibirien, Ussuri-gebiet, Japan. In ME überall und meist häufig. Rotbeinige Form (*rufifemoratus*) in Irland. Eurytop an Ufern, besonders an Carex-Stellen.

(62) *Pterostichus rhaeticus*. Präputialsack unbedornt, Vordere Aussackung undeutlich (Abb. 3B). Alae kleiner als bei *nigrita*, meist flugunfähig.

- Verbreitet in Nord- und Mitteleuropa, Island, Färöer. Fehlt in Spanien, Südfrankreich, Süditalien. Kommt auch in Hochmooren vor.
- (63) Groß, 13–15 mm Gesamtlänge, lackglänzende, kaum skulpturierte Elytrenoberfläche (80fache Vergrößerung), (Abb. 4B) → (64).
Kleiner, 10–12 mm Gesamtlänge, deutlich strukturierte Elytrenoberfläche (Abb. 4A) → (62).
- (64) *Pterostidius mukdenensis*. Präputialsack unbedornt, aber mit deutlicher Vorderer Aussackung (Abb. 3C). Sehr gut entwickelte Alae, daher wahrscheinlich flugfähig. Endemit in der Umgebung von Mukden, Mandschurei.

Danksagung

Ich danke allen Kollegen, die mich durch persönliche Ratschläge und Zusendung von Literatur und Tiermaterial bei meinen Untersuchungen unterstützt haben. Auch danke ich für die Erlaubnis, das Typusmaterial zu sezieren.

Insbesondere danke ich:

Herrn Dr. P. BRANDMAYR, Universität Triest; Herrn Prof. Dr. O. KRAUS, Universität Hamburg; Herrn Dr. P. LINDSKOG, Riksmuseet Stockholm; Herrn Dr. M. LUFF, University of Newcastle Upon Tyne; Herrn Dr. O. MARTIN, Zoologisk Museum Kopenhagen; Herrn Dr. J. P. O'CONNOR, National Museum Dublin; Herrn Prof. Dr. W. SAUTER, ETH Zürich; Herrn Prof. Dr. G. SCHERER, Biol. Staatssammlung München; Herrn Prof. Dr. H.-U. THIELE, Universität Köln.

Literatur:

- BREIT, J. (1933): Beitrag zur Kenntnis des Carabiden-Genus *Pterostidius* Bon. — Koleopterol. Rundschau 19: 67–70; Wien.
- BUCCIARELLI, I. & SOPRACORDEVOLE, C. (1958): I *Platysma* della Laguna Veneta del subg. *Melanis* con riferimento alle altre specie italiane del sotto genere. Contributo alla conoscenza dei *Pterostidiini* (Col. *Carabidae*). — Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia 11: 187–206; Venezia.
- FABRICIUS, J. C. (1792): Entomologia systematica emendata et aucta. — C. G. Proft, Kopenhagen.
- FREUDE, H., HARDE, K. W. & LOHSE, G. A. (1976): Die Käfer Mitteleuropas, Band 2, Adephaga 1 (302 Seiten). — Verlag Goecke und Evers, Krefeld.
- GANGLBAUER, L. (1892): Die Käfer von Mitteleuropa 1 (557 Seiten). — Gerold-Verlag, Wien.
- HEER, O. (1837): Die Käfer der Schweiz. — Petitpierre, Neuchatel.

- JUNK, W. & SCHENKLING, S. (1926–1927): Coleopterorum Catalogus. *Carabidae* 1: W. Horn: *Carabidae*, *Cicindelinae*. Berlin: Junk, 1926.
E. Csiki: *Carabidae*, *Carabinae*. Berlin: Junk, 1927.
- KOCH, D. & THIELE, H.-U. (1980): Zur ökologisch-physiologischen Differenzierung und Speziation der Laufkäfer-Art *Pterostidius nigrita* (Coleoptera: *Carabidae*). — Entomologia Generalis 6: 135–150; Stuttgart — New York.
- LINDROTH, C. H. (1945): Die Fennoskandischen *Carabidae*; eine tiergeographische Studie, Band 1, spezieller Teil. — Meddelanden från Göteborgs Musei Zoologiska Avdelning 109 (710 Seiten); Göteborg.
- PAYKULL, G. (1790): Monographia Caraborum Sveciae (138 Seiten). — J. Edman, Uppsala.
- SCHATZMAYR, A. (1942–43): Bestimmungs-Tabellen Europäischer Käfer. Fam. *Carabidae*. — Koleopterol. Rundschau 5: 1–144; Wien.
- STEPHENS, J. F. (1828): Illustrations of British Entomology, Mandibulata, Vol. I. — Baldwin & Cradock, London.
- (1829): A Systematic Catalogue of British Insects (388 pages). — Baldwin & Cradock, London.
- THIELE, H.-U. (1977): Differences in measurement of day-length and photoperiodism in two stocks from subarctic and temperate climates in the carabid beetle *Pterostidius nigrita* F. — Oecologia 30: 349–365; Berlin.
- (1979): Intraspecific differences in photoperiodism an measurement of day length in *Pterostidius nigrita* Paykull (Coleoptera, *Carabidae*). — Miscell. Papers Agric. University Wageningen 18: 53–62; Wageningen.