Zeitschrift: Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel

Herausgeber: Entomologische Gesellschaft Basel

Band: 43 (1993)

Heft: 2

Artikel: Die Leistus-Arten der Oreobius Gruppe : Systematik, Taxonomie und Verbreitung (Coleoptera, Carabidae : Nebriinae)

Autor: Assmann, T.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1042935

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Mitt. Entom. Gesellschaft Basel 43 (2) : 42-68 1993

Die *Leistus*-Arten der *Oreobius*-Gruppe : Systematik, Taxonomie und Verbreitung (Coleoptera, Carabidae : Nebriinae)

Th. ASSMANN

Fachgebiet Ökologie, Fachbereich Biologie/Chemie, Universität Osnabrück, Barbarastraße 11, D-49076 Osnabrück, Deutschland.

S. HEINE

Abteilung für Morphologie der Tiere, Gebäude der Verhaltensforschung, Universität Bielefeld, Morgenbreede 45, D-33615 Bielefeld, Deutschland.

Abstract

The *Leistus* species of the *Oreobius* group : systematic, taxonomy and distribution. — New material of *L. punctatissimus* BREIT 1914 and *L. pyrenaeus* KRAATZ 1863 formerly known only in one or very few individuals is studied. In conjunction with type material we described both species. *L. punctatissimus* is distinguished not only by the forms of the male genital and the elytrons but also by strong punctuation. Therefore, this species cannot be a synonym of *L. ovipennis* CHAUDOIR 1876. A new key with figures is given for all species of this group. Due to the lack of constant characters, the subgenera *Oreobius* DANIEL 1903 and *Leistophorus* REITTER 1905 are synonyms of *Pogonophorus* LATREILLE 1802. The *Oreobius* species are regarded as a group in the subgenus *Pogonophorus*. The biological species concept is used to determine the species status of *L. spinibarbis* FABRICIUS 1775 and *L. montanus* STEPHENS 1828 in relation to the *Oreobius* group. The distribution of the *Oreobius* species is described and discussed in connection with the concept of HOLDHAUS concerning endemics and postglacial colonists ("Rückwanderer über kurze und weite Distanz").

Zusammenfassung

Von *L. punctatissimus* BREIT 1914 und *L. pyrenaeus* KRAATZ 1863, die bisher nur in einem oder wenigen Individuen bekannt waren, liegt nun weiteres Material vor, das zusammen mit Typusmaterial Anlaß zu einer neuen Beschreibung gab. *L. punctatissimus* zeichnet sich durch die Form des männlichen Genitals und der Flügeldecken sowie durch starke Punktierung aus und stellt kein Synonym zu *L. ovipennis* CHAUDOIR 1876 dar. Ein neuer Bestimmungsschlüssel mit Abbildungen wurde für die Arten dieser Gruppe aufgestellt. Aufgrund des Fehlens konstanter Merkmale stellen die Untergattungen *Oreobius* DANIEL 1903 und *Leistophorus* REITTER 1905 Synonyme von *Pogonophorus*

LATREILLE 1802 dar. Die *Oreobius*-Arten werden als eine Gruppe innerhalb des Subgenus *Pogonophorus* aufgefaßt. Unter Berücksichtigung des biologischen Artkonzeptes wird der Artstatus von *L. spinibarbis* FABRICIUS 1775 und *L. montanus* STEPHENS 1828 in Bezug zur *Oreobius*-Gruppe festgestellt. Die Verbreitung der *Oreobius*-Arten wird dargestellt und im Zusammenhang mit dem von HOLDHAUS vorgestellten Konzept über Endemiten und postglaziale Ausbreiter („Rückwanderer über kurze oder weite Distanz") diskutiert.

1. Einleitung

Die Gattung *Leistus* umfaßt in Europa 36 Arten, von denen 9 in eine Gruppe zu stellen sind, die DANIEL 1903 als Untergattung *Oreobius* abgrenzte. Zwei Jahre später zog REITTER (1905) diese Untergattung ein. Von einer Reihe anderer Autoren (z. B. BREIT 1914, LOMPE 1989) wurde bzw. wird diese Untergattung jedoch anerkannt. Ganz anders bewertete HORVATOVICH (1971) die *Oreobius*-Arten, da er alle Arten dieser Gruppe und die Formen der *montanus* STEPHENS 1828- und *spinibarbis* FABRICIUS 1775-Gruppen zu einer polytypischen Art (*Leistus spinibarbis*) zusammenfaßte.

Ein wesentlicher Grund für die zur Zeit herrschenden systematischen Unklarheiten ist die schlechte Verfügbarkeit von Material, da die meisten *Oreobius*-Arten nur in wenigen oder sogar nur in einem Exemplar vorliegen. Da das Typusmaterial von einigen Arten verschollen oder aber nicht zugänglich ist bzw. war, kannten viele Autoren, die sich mit dieser Gruppe beschäftigten, nur einen Teil der Arten (z. B. REITTER 1905, LAZORKO 1954, HORVATOVICH 1971). Dies trifft in besonderem Maße auf *Leistus punctatissimus* und *L. pyrenaeus* zu. Nun liegen von diesen beiden Arten zusätzliche Tiere vor, so daß wir neue Beschreibungen und Abbildungen erstellen konnten. Da einige *Oreobius*-Arten nur unter Vorbehalt von LAZORKO (1954) in einer Bestimmungstabelle aufgenommen wurden, haben wir eine neue Tabelle erarbeitet, die alle bis jetzt bekannten Arten dieser Gruppe berücksichtigt. An Hand des nun vorliegenden Materials diskutieren wir auch die systematische Stellung der *Oreobius*-Arten innerhalb der Gattung *Leistus*. Zusätzlich möchten wir Verbreitung, Habitatbindung und Flügelreduktion dieser Tiere in einen Zusammenhang stellen.

2. Spezieller Teil

Leistus punctatissimus BREIT 1914

Für die Originalbeschreibung dieser Art lag ein Weibchen vom Passo di Rolle (Cadorische Dolomiten) vor, das von dem Wiener Anton OTTO

gesammelt wurde. Nach dem bisherigen Kenntnisstand war kein weiteres Exemplar dieser Art bekannt („... nota unicamente di questa località in un solo esemplare femmina", MAGISTRETTI 1965, CASALE mdl. Mitt.). Auch bei umfangreichen faunistisch-ökologischen Untersuchungen am Rolle-Paß und seiner Umgebung wurde diese Art bisher nicht wieder nachgewiesen (BRANDMAYR & ZETTO-BRANDMAYR 1988, BRANDMAYR & PIZZOLOTTO 1987).

Der Typus befindet sich in der Sammlung FREY und besteht nur noch aus Kopf und Prothorax. PERRAULT (1982) untersuchte den Typus und stellte *L. punctatissimus* BREIT als Synonym zu *L. ovipennis* CHAUDOIR 1876. Einen Vergleich der männlichen Genitale konnte PERRAULT (1982) nicht durchführen, da der Typus von BREIT ein Weibchen ist.

Weil in der Originalbeschreibung auf einige wichtige Merkmale nicht eingegangen wurde, war die systematische Stellung dieser Art sehr unsicher : Das relativ kurze 3. Fühlerglied spricht für die Zugehörigkeit zur Untergattung *Leistophorus* REITTER. Trotzdem stellte BREIT (1914) diese Art in die Untergattung *Oreobius* DANIEL. Da über die Einlenkung der Kehlborsten nichts in der Originalbeschreibung ausgesagt wurde, konnte die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Untergattung nicht geklärt werden (LAZORKO 1954). Uns lag nun ein Männchen vom Fundort des Holotypus vor. Damit ergab sich auch die Möglichkeit, die Form des männlichen Genitals für die Untersuchungen heranzuziehen.

Vorliegendes Material : 1 Männchen, Rolle-Paß, Tir. mer., 14. VII. 02 (=1902) ; Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde. 1 Weibchen (Typus), ex Orig. Samlg. J. BREIT, Wien, Rolle Tirolis, Zoologische Staatssammlung München.

Beschreibung : Gestalt langgestreckt, schlank ; 7,6 mm lang. Dunkelbraun, die Körperanhänge (besonders Taster, Fühler, Mandibeln und Labrum) heller durchscheinend. Die ganze Oberseite weist eine Mikroskulptur auf, die auf dem Kopf und Halsschild isodiametrisch und auf den Flügeldecken leicht quermaschig und unregelmäßig ausgebildet ist.

Kopf groß, schmaler als der Halsschild. Clypeus mit 6 Borsten (das längste Paar außen, das kürzeste innen), Vorderrand an der Mittellinie eingeschnitten. Labrum mit 1 Borstenpaar ; Runzeln sind besonders stark am Vorder- und den beiden Seitenrändern ausgebildet ; Punktierung des Labrums nicht so stark wie auf der Stirn. Stirn nur schwach gewölbt, kräftig punktiert (auch in der Mitte), jederseits der Augen mit Längsrunzeln und -furchen, die nicht sehr stark ausgebildet sind. Augen halbkugelig vorstehend. Kopf hinter den Augen gleichmäßig verengt. Schläfen gerunzelt, wenig punktiert. Das dritte Fühlerglied erreicht 2/3

der Länge der 5. Fühlergliedes. Zumindest die ersten 5 Fühlerglieder langgestreckt (die übrigen Fühlerglieder fehlen dem vorliegenden Tier).

Halsschild 1,5 mal so breit wie lang. Vorderrand leicht bogenförmig, durchgehend gerandet. Vorderecken breit verrundet, nur wenig vorstehend. Seitenrand breit gerandet und aufgebogen. Die Seiten herzförmig ausgeschweift ; der konkave Schwung erst im basalen Viertel vor den spitzwinkligen Hinterwinkeln. Die Halsschildbasis zu den Seiten nach hinten ausgezogen. Punktierung der Basis, am Vorderrand und an den Seiten sehr kräftig ; an der Basis z. T. verrunzelt. Die Punkte auf der Halsschildmitte sind nicht so kräftig wie am Rande, aber sehr zahlreich. Ein Paar Marginalseten ist an der breitesten Stelle des Halsschildes im äußeren Randbereich vorhanden.

Flügeldecken im Umriß langoval, fast elliptisch ; eine Flügeldecke 3,2 mal so lang wie breit (gemessen vom Scutellum- zum Flügeldeckenende und an der breitesten Stelle der Flügeldecken). Schultern nur schwach angedeutet. Der Basalrand ist jederseits schwach abgeschrägt und bildet ein kleines Basalzähnchen aus. Flügeldeckenstreifen deutlich ausgebildet und vorne und in der Mitte stark punktiert. Die Zwischenräume vorne deutlich gewölbt, hinten abgeflacht, vorne und in der Mitte ausgesprochen stark punktiert, einige Punkte sind so kräftig wie die in den Flügeldeckenstreifen ; stellenweise sind 2 Punkte nebeneinander auf den Zwischenräumen ; im apikalen Drittel weniger stark punktiert. Neben dem Skutellarstreif vereinigen sich 1. und 2. Flügeldeckenstreifen, die ebenso den Basalrand wie der 3. bis 5. Flügeldeckenstreifen erreichen. Der 6. Flügeldeckenstreifen erreicht ebenfalls den Basalrand, doch ist er dort nicht so kräftig wie der 5. ausgebildet. Die anderen Streifen erreichen den Basalrand nicht. Der Flügeldeckenseitenrand ist schwach abgesetzt. Die Series umbilicata besteht aus 4 oder mehr relativ kleinen Seten (schlecht erhalten bei dem vorliegenden Exemplar). Ein Präapikalpunkt ist vorhanden. Die Epipleuren sind im basalen Drittel kräftig punktiert und relativ breit.

Die Flügelrudimente schwach sklerotisiert. Nur 0,64 mal so lang wie eine Flügeldecke (gemessen von der Scutellum-Hinterecke zum Flügeldeckenende). Flügelgelenk (Radialbereich) fehlt vollständig (auch ein Rudiment nicht vorhanden).

8 kräftige Kehlborsten, die einzeln in einem flachen Bogen auf dem Grunde der Kehle eingefügt sind. Kinnzahn mit 2 Spitzen, auf denen je eine Borste inseriert.

Episternen und Sternite der Vorder-, Mittel- und Hinterbrust stark punktiert (auch die Mitte der Vorderepisternen). Die ersten beiden

Abdominalsternite punktiert, das 3. Sternit außen ebenfalls deutlich punktiert.

Beine kräftig, im Vergleich mit verwandten Arten relativ kurz.

Penis langgestreckt. Das apikale Ende asymmetrisch breit abgeflacht und zwischen den beiden gegenüberliegenden Seiten der Spitze eine sattelförmige Einbuchtung. Apex des Penis punktiert.

Abbildungen : Habitus (Abb. 1), Kopf und Halsschild des Typus (Abb. 2), Flügel (Abb. 3), männliches Genital in Seitenansicht (Penis mit linker Paramere, Abb. 4), Penis in Aufsicht auf das Präputialfeld (Abb. 5).

Nach dem vorliegenden Männchen kann *L. punctatissimus* kein Synonym zu *L. ovipennis* darstellen, da die Formen der männlichen Genitale vollkommen verschieden sind (vgl. die Abbildungen des männlichen Genitals von *L. ovipennis* bei LAZORKO 1954 und PERRAULT 1991). Die Gularborsten inserieren bei *L. punctatissimus* zudem nicht auf einer Erhebung wie bei *L. ovipennis* („Insertion des soies gulaires par une fine carène peu élevée." PERRAULT 1991). Zusätzlich unterscheiden sich die beiden Arten durch die Form der Flügeldecken und im Ausmaß der Punktierung.

Leistus pyrenaeus KRAATZ 1863

L. pyrenaeus wurde nach einem Pärchen, das 1863 von Michel Nou am Canigou (Ostpyrenäen) gefunden wurde, beschrieben und zunächst nicht mehr wiederaufgefunden (JEANNEL 1941, BONADONA 1971 : „non repris depuis 1863"). Den bisher einzigen Wiederfund (1967 in der Nähe des „Cortales-Gletschers" am Canigou) haben DE MIRE & MENIER 1978 publiziert. Aus den spanischen Pyrenäen war die Art bisher nicht bekannt (JEANNE & ZABALLOS 1986). Die typischen Exemplare lagen nur wenigen Spezialisten vor (DANIEL 1903, BÄNNINGER nach LAZORKO 1954), und die meisten Bearbeiter haben diese Art nicht gesehen (REITTER 1905, JEANNEL 1941, LAZORKO 1954, HORVATOVICH 1971). Wir konnten den noch vorhandenen Syntypus des Deutschen Entomologischen Instituts, Eberswalde, untersuchen, der zugleich das einzige Exemplar dieser Art in der Sammlung Kraatz darstellt (ZERCHE in litt.). Außerdem liegen uns zwei Weibchen von der spanischen Seite des Pic de Segre vor.

Vorliegendes Material : 1 Weibchen, Syntypus ; Pyrenaeen, Canigou, bon. spec. DANIEL vid. ; Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde. 2 Weibchen : Ostpyrenäen, Pic de Segre (auf der spanischen Seite), 2750 m, 21.6.1991, leg. Pavel HRUSA und Thorsten ASSMANN.

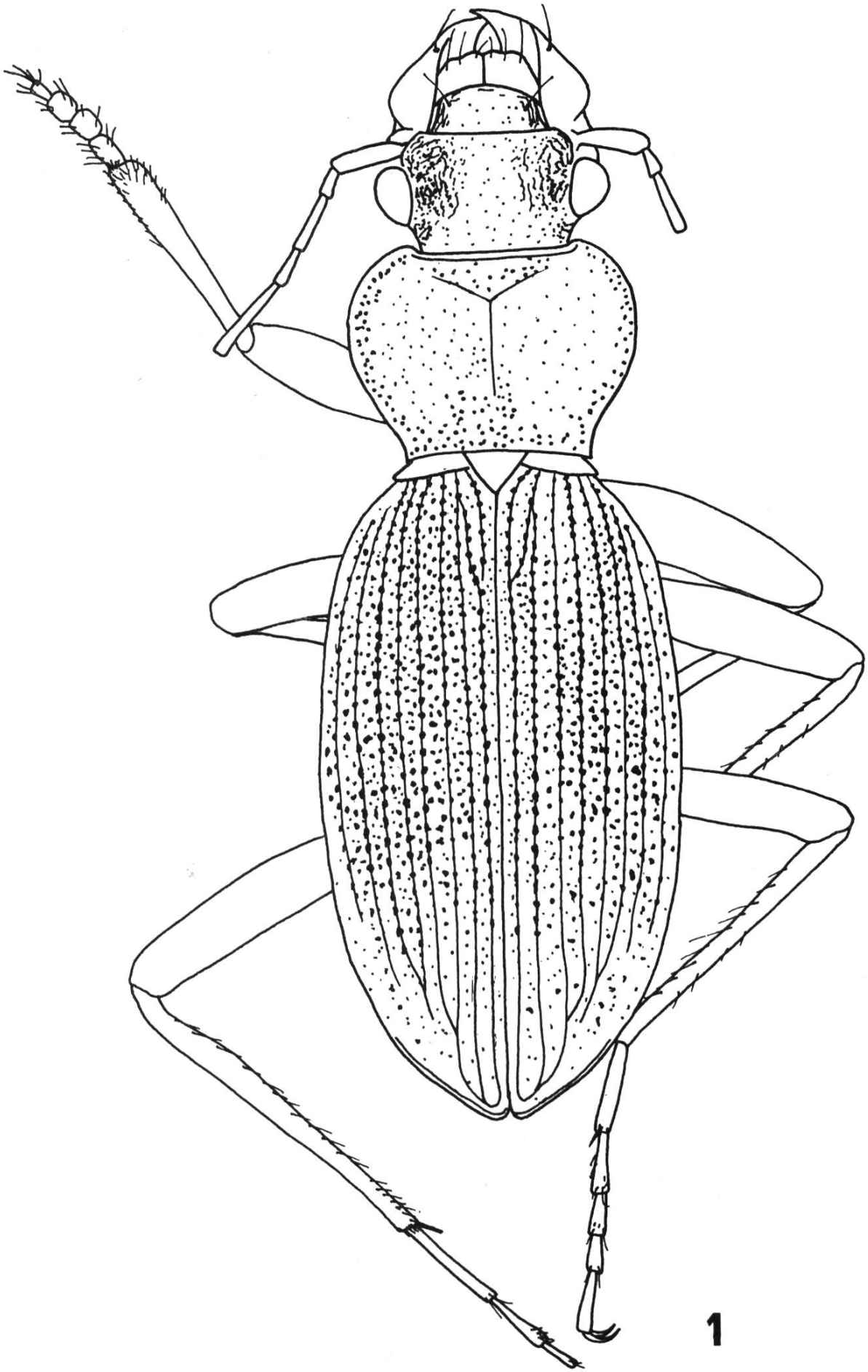
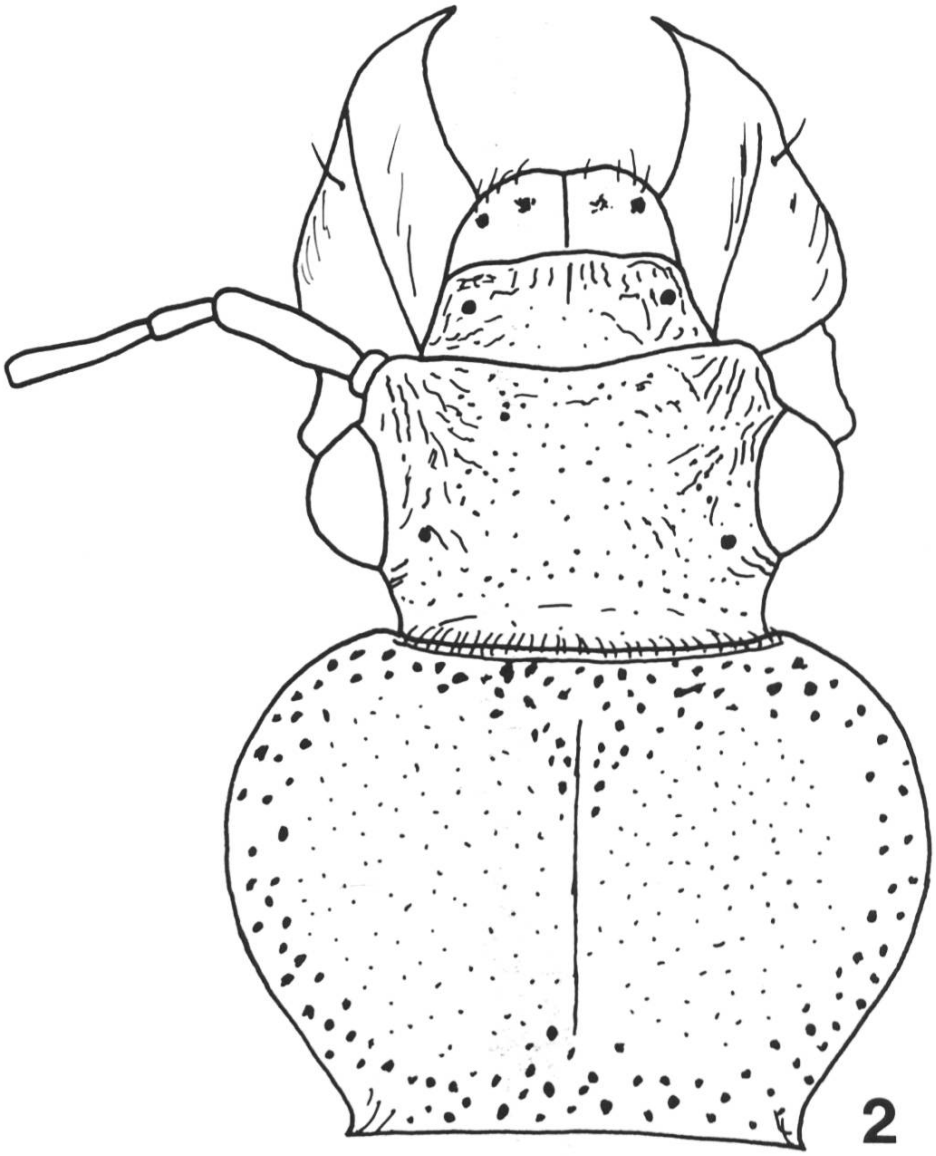


Abb. 1. *L. punctatissimus.*



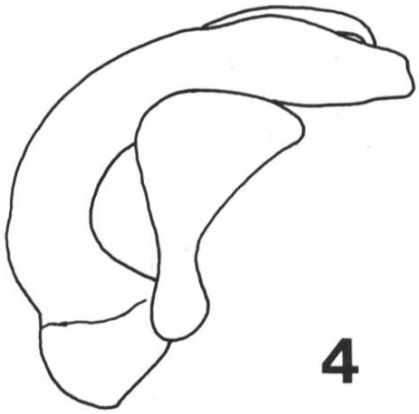


Abb. 2-5. — 2. *L. punctatissimus*, Kopf und Halsschild des Typus. 3. Ala von *L. punctatissimus*. 4. Männliches Genital von *L. punctatissimus*. 5. Männliches Genital von *L. punctatissimus* ohne Parameren in Aufsicht auf das Präputialfeld.

Beschreibung : Gestalt sehr langgestreckt ; 8-9,5 mm lang. Mittel- bis dunkelbraun, Körperanhänge (Taster, Fühler, Beine und Labrum) sowie Stirnmitte, Halsschild- und Flügeldeckenrand und -naht heller braun. Schwach bläulicher oder blauvioletter Metallglanz auf den Flügeldecken. Die ganze Oberseite weist eine deutliche Mikroskulptur auf, die aus isodiametrischen Maschen besteht.

Kopf groß, aber schmaler als der Halsschild. Clypeus mit 6 relativ dünnen, langen Borsten (das längste Paar außen, das kürzeste innen) ; Vorderrand variabel, in der Mitte eingebuchtet oder gleichmäßig gerundet. Labrum jederseits mit einer langen Borste ; die beiden Seiten etwas stärker, der Vorderrand schwach gerunzelt ; Punktierung sehr undeutlich. Stirn nur schwach gewölbt, deutlich punktiert (auch in der Mitte), Wangen mit Längsrunzeln, die deutlich ausgebildet sind. Augen halbkugelförmig vorstehend. Kopf hinter den Augen zunächst stark, dann nur so schwach verengt, daß der Eindruck einer leichten Einschnürung entsteht. Schläfen deutlich gerunzelt und punktiert. Basis der Supraorbitalborste deutlich eingedrückt. Fühler lang, zurückgelegt die Mitte der Flügeldecken erreichend, das 3. Fühlerglied sehr langgestreckt (entweder genauso lang wie das 5. oder wenigstens die 0,83-fache Länge des 5. Fühlergliedes erreichend).

Halsschild langgestreckt (1,3 mal so breit wie lang). Vorderrand nur in der Nähe der stark verrundeten Vorderecken gerandet. Seitenrand relativ schmal und nicht stark aufgebogen. Eine Marginalseta wahrscheinlich nicht vorhanden (ebensowenig ein Porenpunkt für eine solche Seta erkennbar, obwohl die anderen Seten vollständig bei den Tieren vom Pic de Segre erhalten sind). Die Halsschildseiten bis zum basalen Viertel oder Fünftel gleichmäßig gerundet, im basalen Bereich gerade verengt oder schwach konkav. Halsschildhinterecken trotzdem relativ spitz, da der Basalrand an den Enden nach hinten ausgezogen ist. Punktierung an der Basis und am Vorderrand kräftig ; der Seitenrand schmal, aber kräftig punktiert. Auf der Halsschildscheibe deutlich feiner, aber gleichmäßig punktiert.

Flügeldecken langgestreckt, eine Flügeldecke mehr als 3 mal so lang wie breit (gemessen vom Scutellum- zum Flügeldeckenende und an der breitesten Stelle der Flügeldecken) ; hinten stark, fast bauchförmig erweitert ; die größte Breite hinter oder im Bereich der Flügeldekkenmitte ; nach vorne gleichmäßig verengt, ohne Andeutung einer Schulterbeuge. Basalrand relativ gerade, am Ende leicht nach vorne abgebogen, das Basalzähnchen sehr kräftig, spitz und manchmal sogar im spitzen Winkel nach hinten gerichtet.

Flügeldeckenstreifen deutlich ausgebildet und punktiert, am Apex nur schwach punktiert. Die Flügeldeckenzwischenräume vorne nur schwach gewölbt, hinten abgeflachter ; bis kurz vor dem Apex punktiert (diese Punkte sehr viel feiner als die Punkte in den Flügeldeckenstreifen). 1. und 2. Flügeldeckenstreifen vereinigen sich an der Basis oder kurz davor und erreichen wie der 3. und 4. Flügeldeckenstreifen die Basis. Der 5. Flügeldeckenstreifen erreicht nur manchmal die Basis. Der 6. Flügeldeckenstreifen endet deutlich vor der Basis (auf Höhe des 4. bis 6. Punktes des 5. Flügeldeckenstreifens). 7. und 8. Flügeldeckenstreifen erreichen die Basis in der Regel nicht, der 7. beginnt näher an der Basis als der 6. Flügeldeckenstreifen. Manchmal befinden sich im Randbereich der Flügeldecken unterhalb der Basis einzelne Punkte, die jedoch keine furchenartige Verbindung zu den äußeren Flügeldekkenstreifen aufweisen. Der Flügeldeckenseitenrand ist schmal abgesetzt. Die Series umbilicata besteht aus 5 bis 9 unregelmäßig angeordneten Porenpunkten. Ein Präapikalporenpunkt ist vorhanden. Die Zahl der Porenpunkte im 3. Flügeldeckenintervall schwankt zwischen 2 und 5. In der Nähe des Scutellums, wo sich 1. und 2. Flügeldeckenstreif vereinigen, findet sich ein zusätzlicher borstentragender Porenpunkt. Die Epipleuren sind schwach punktiert und weisen manchmal eine Längsimpression auf.

Fügelrudiment mäßig sklerotisiert. Ca. 0,75 mal so lang wie eine Flügeldecke (gemessen von der Scutellum-Hinterecke zum Flügeldekkenende), ca. 2,5 mal so lang wie breit. Ein rudimentäres Flügelgelenk (Radialbereich) ist am Apex vorhanden.

8 kräftige Kehlborsten, die einzeln in einem flachen Bogen auf dem Grunde der Kehle eingefügt sind. Kinnzahn mit 2 Spitzen, auf denen je eine Borste inseriert.

Episternen und Sternite der Vorder-, Mittel- und Hinterbrust stark, die Mitte der Vorderepisternen schwächer punktiert. Die beiden ersten Abdominalsternite punktiert.

Lange, schlanke Beine.

Abbildungen : Habitus (Abb. 6), Flügel (Abb. 7).

3. Bestimmungstabelle

Die *Oreobius*-Arten weisen ein sehr variables Exoskelett auf. Auch die Form des Penis unterliegt z. T. einer gewissen Variabilität und zeigt keine auffälligen Differenzierungen zwischen den einzelnen Arten (vgl. Abb. bei Lazorko 1954, Horvatovich 1971, Pulpan & Reska 1977 und de Mire & Menier 1978). Aus diesem Grund ist die Determina-

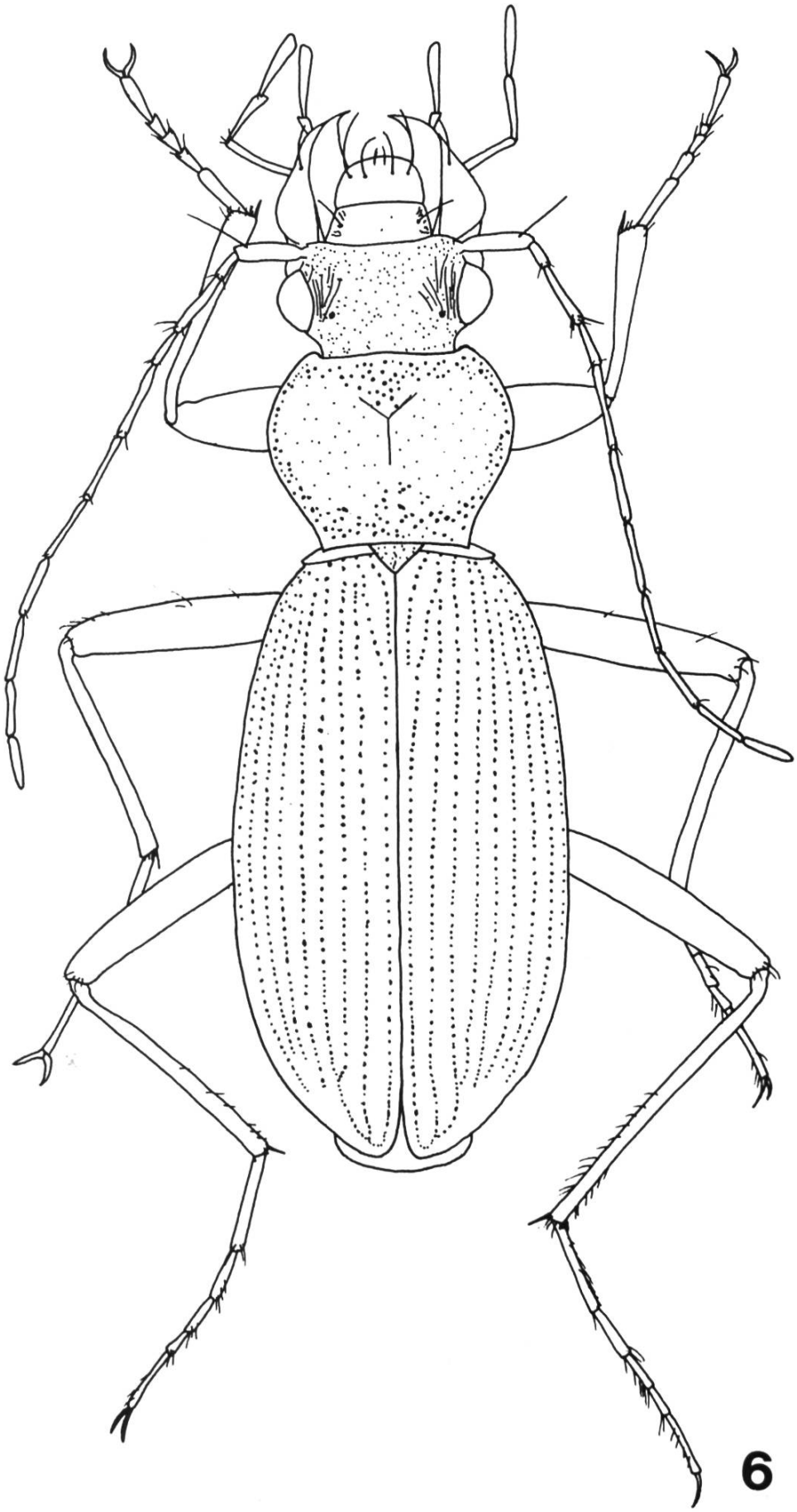


Abb. 6. *L. pyrenaeus*.

Abb. 7. Ala von *L. pyrenaeus*.

tion der Arten nicht immer einfach, und nach Möglichkeit müssen mehrere Merkmale für eine Bestimmung herangezogen werden. Um die Bestimmungen zu erleichtern, haben wir einige Arten gezeichnet (Abb. 1, 6, 8-12). Habitus-Abbildungen von zwei Holotypen sind bei LAZORKO (1954) und PULPAN & RESKA (1977) zu finden.

1. Postangularseta oder wenigstens deutliche Kerbe in den Halsschildhinterecken vorhanden. Oberseite zweifarbig : Kopf und Halsschild rötlich bis braun mit minimalem Metallschimmer, die Flügeldecken metallisch blau mit bräunlichem Unterton. Kopf, Halsschild (inkl. Halsschildmitte) und Flügeldeckenzwischenräume stark punktiert ..... *noesskei* BÄNNINGER
- Keine Postangularseta oder Kerbe in den Halsschildhinterwinkeln vorhanden. Wenn solche Borsten auftreten, sind sie meistens nur einseitig vorhanden und die Tiere oberseits nicht zweifarbig 2
2. Das 3. Fühlerglied erreicht nur 2/3 der Länge des 5. Fühlergliedes (Abb. 1, 2). Punktierung der Flügeldeckenzwischenräume z.T. so stark wie die Punkte in den Flügeldeckenstreifen ..... *punctatissimus* BREIT
- Das 3. Fühlerglied nur wenig kürzer als das 5. Fühlerglied, mindestens 0,7 mal so lang wie das 5. Fühlerglied (Abb. 6, 7-11). Punktierung der Flügeldeckenzwischenräume nicht so stark wie die Punkte in den Flügeldeckenstreifen 3
3. Flügeldecken ohne Mikroskulptur. Die Flügeldeckenstreifen grob punktiert, die Zwischenräume stark gewölbt, aber nicht punktiert. Halsschildmitte glatt. Pechschwarz, stark glänzend, Flügeldecken intensiv dunkelblau metallisch glänzend ... *austriacus* SCHAUBERGER
- Flügeldecken wie die gesamte übrige Oberseite mit deutlich erkennbarer Mikroskulptur (50 fache Vergrößerung) 4

4. Einzelne Flügeldecken nicht 3 mal so lang wie breit, sondern kürzer (Quotient „Scutellum-Hinterecke - Flügeldeckenende / maximale Breite einer Flügeldecke“ < 3). Relativ breite, etwas stärker gewölbte, hell- bis mittelbraune Art mit leichtem bläulichen Schimmer (Abb. 11) ..... *glacialis* FIORI
- Einzelne Flügeldecken über 3 mal so lang wie breit (Quotient > 3) 5
5. 5. und 6. Flügeldeckenstreifen sind weit vor der Basis miteinander verschmolzen, so daß nur ein gemeinsamer Streifen, aber kein 6. Zwischenraum bis zur Basis reicht. Halsschildseiten vor den Hinterwinkeln nicht konkav ausgeschweift, die Hinterecken deshalb stumpf, fast abgerundet erscheinend ..... *ucrainicus* LAZORKO
- 5. und 6. Flügeldeckenstreif in der Regel nicht vor der Basis vereinigt. Halsschildseiten vor den Hinterwinkeln meistens konkav ausgeschweift, die Halsschildhinterecken deshalb spitz 6
6. Halschild ohne Marginalseta. Der 6. Flügeldeckenstreif endet weit vor dem Flügeldeckenbasalrand (auf Höhe des 4. bis 6. Punktes des 5. Flügeldeckenstreifes). Auch der 7. und 8. Flügeldeckenstreif enden oft vor der Flügeldeckenbasis. Manchmal finden sich zwischen dem Flügeldeckenbasalrand und dem Ende des 6. Flügeldeckenstreifens Einzelpunkte, die nicht durch eine Furche mit anderen Punkten in Verbindung stehen. Zähnchen des Basalrandes steht sehr spitz vor. Große mittel- bis dunkelbraune Art (über 8 mm lang) mit schwachem, bläulichen oder violetten Metallschimmer auf den Flügeldecken und ohne Andeutung einer Schulterbeuge. Flügeldekkenintervalle mit starker Mikroskulptur und unregelmäßiger Punktierung. Halsschild im basalen Bereich schwach konkav oder gerade verengt (Abb. 6) ..... *pyrenaeus* KRAATZ
- Halsschild mit Marginalseta. Der 6. Flügeldeckenstreifen erreicht die Flügeldeckenbasis oder endet 2 bis 3 Punkte vor der Basis. Am basalen Ende des 6. Flügeldeckenstreifens sind die Punkte durch eine deutliche Furche miteinander verbunden. Der 7. bzw. 8. Flügeldeckenstreifen erreicht den Flügeldeckenbasalrand in der Regel. Die Schulterbeuge ist zwar schwach, aber noch erkennbar ausgebildet 7
7. Schenkel auffallend dunkler als die Schienen gefärbt. Rechte Paramere basal in Richtung Penisspitze gebogen (Abb. 12) ..... *rousi* PULPAN & RESKA
- Schenkel und Schienen in der Regel gleich gefärbt. Rechte Paramere symmetrisch geformt (Abb. 13) 8
8. Größere Formen (7,5-9 mm lang). Punktierung der Flügeldeckenstreifen sehr stark. Schulterbeugen deutlicher ausgebildet. Die ein-

zelnen Flügeldecken ungefähr 3- bis 3,3mal so lang wie breit. Oberseite weniger stark chagriniert und deshalb etwas stärker glänzend 9

- Kleinere Art (6,5 bis 7,5 mm lang, nur selten länger). Punktierung der Oberseite schwächer. Schultern stärker verrundet. Die einzelnen Flügeldecken im Durchschnitt 3 mal so lang wie breit. Oberseite stärker chagriniert (Abb. 10) ..... *gracilis* FUSS

9. Im Schulterbereich stärker verengte Flügeldecken. Im Durchschnitt etwas größer (8-9 mm lang). Halsschild breiter, Halsschildseiten im Basalteil geradlinig oder nur schwach konkav verengt (Abb. 8) ..... *apfelbecki imitator* BREIT

- Schulterbeuge deutlicher ausgebildet. Im Durchschnitt etwas kleiner (7,5-9 mm lang). Halsschildseiten meistens stärker herzförmig ausgeschweift (Abb. 9) ..... *apfelbecki* s. str. GANGLBAUER

4. Systematische Stellung der *Oreobius*-Arten

DANIEL (1903) stellte für *Leistus*-Arten mit folgenden Merkmalen die Untergattung *Oreobius* auf : Seitenrand des Halsschildes normalerweise nur mit Marginalseta, ohne Postangularseta, Schultern sehr stark abgerundet, Flügel verkümmert. Zusätzlich weisen diese Arten Merkmale auf, die auch für die Untergattung *Pogonophorus* LATREILLE 1802 charakteristisch sind (vgl. BÄNNINGER 1925) : Langes 3. Fühlerglied und einzeln eingelenkte Gularborsten (Abb. 15). Arten der Untergattung *Leistophorus* REITTER 1905 haben dagegen ein verkürztes 3. Fühlerglied und Gularborsten, die auf einem mehr oder weniger stark erhobenen Kamm inserieren (Abb. 16).

Eine Einteilung in diese drei Untergattungen ist aus mehreren Gründen nicht möglich :

1. Die Postangularseta ist zwar bei den meisten „*Oreobius*"-Arten nicht vorhanden, aber bei einer Art tritt sie regelmäßig (*L. noesskei*) und bei einer anderen sporadisch und z.T. nur einseitig auf (*L. apfelbecki*).

2. Die abgerundeten Schultern sind sicherlich ein Merkmal, das mit der Flügelreduktion korreliert ist. Dies wird deutlich, wenn man die nächsten Verwandten der „*Oreobius*"-Arten mit berücksichtigt : *L. spinibarbis* weist die am stärksten ausgebildeten Schultern auf und ist zugleich die Art mit den größten Flügeln (Alae 1,5 mal so lang wie die Flügeldecken oder länger). *L. montanus* besitzt deutlich kleinere Flügel und gleichzeitig stärker abgerundete Schultern (Abb. 12, Alae ungefähr so lang wie Flügeldecken oder kürzer). Bei den *Oreobius*-Arten sind die Flügel sicherlich nicht mehr flugtauglich, und bei ihnen sind auch die Schultern der Flügeldecken am stärksten verrundet (Abb. 1, 3, 6, 7).

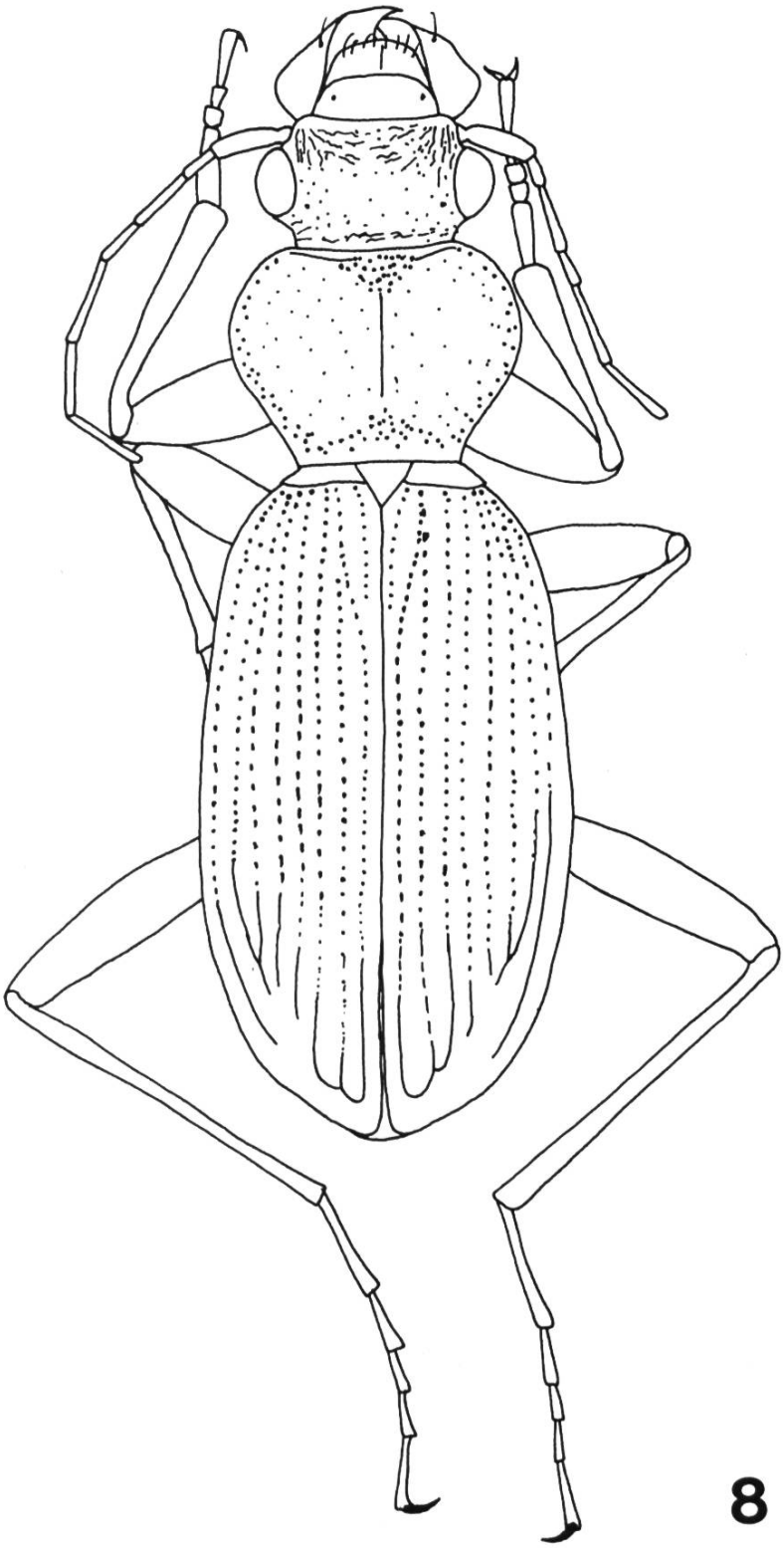


Abb. 8. *L. apfelbecki imitator.*

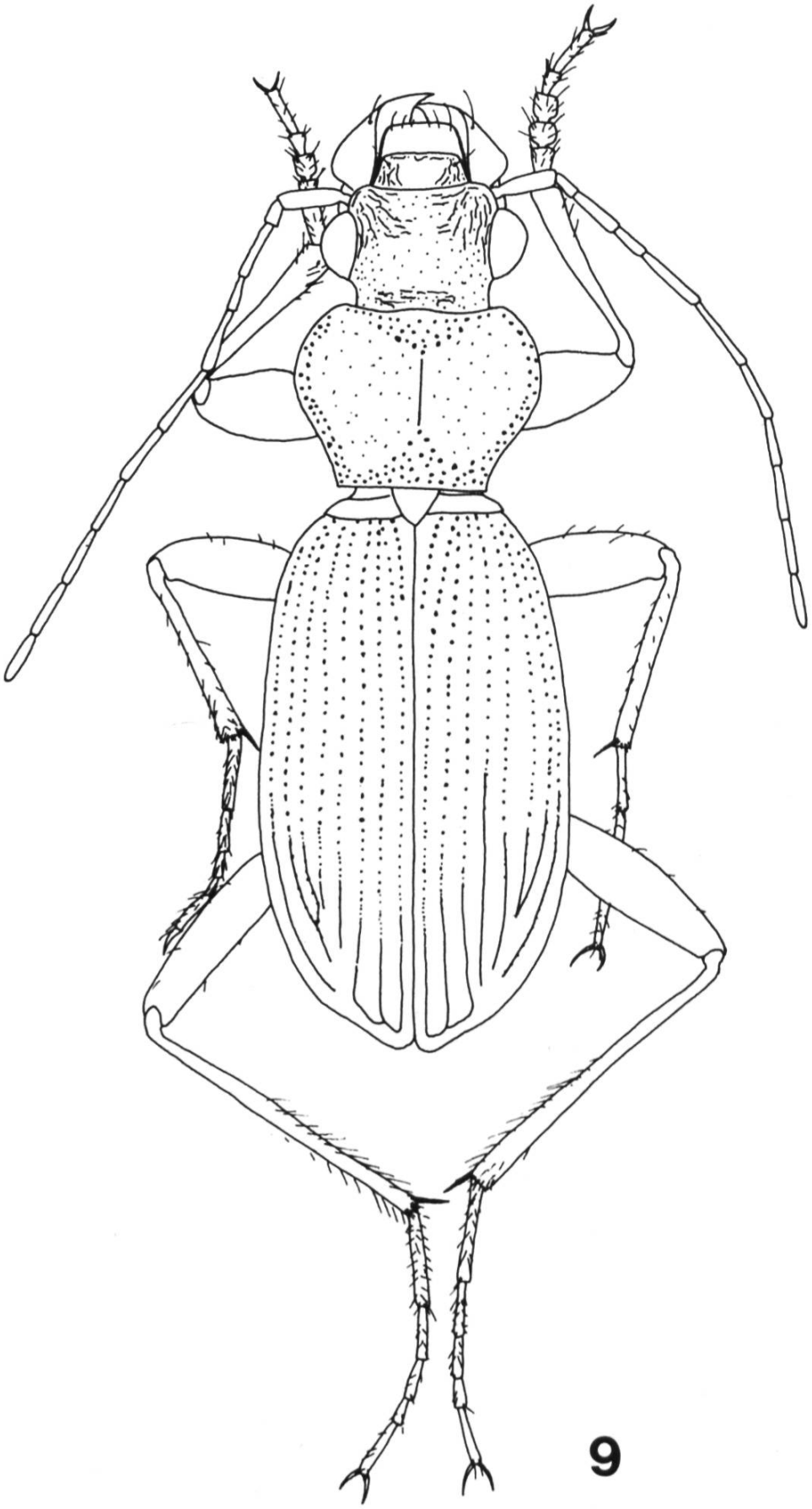


Abb. 9. *L. apfelbecki s. str.*

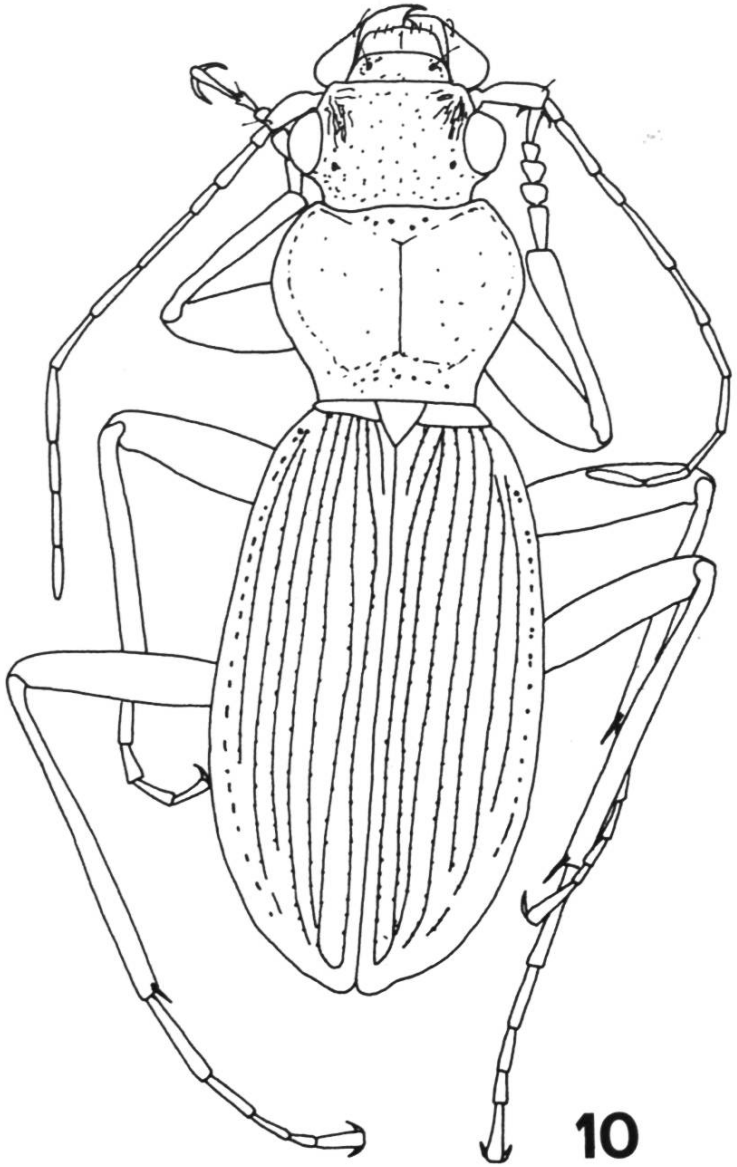


Abb. 10. *L. gracilis*.

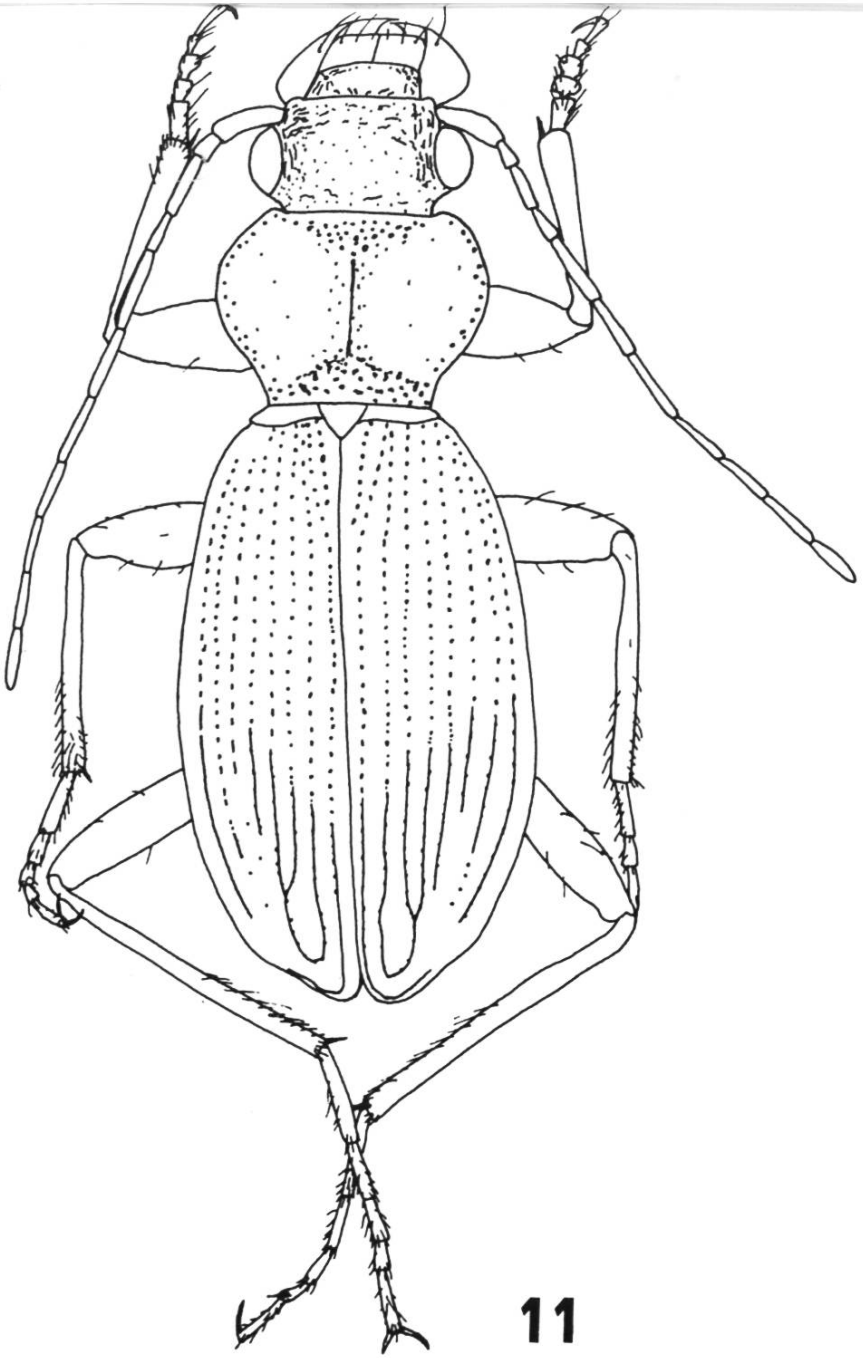


Abb. 11. *L. glacialis*.

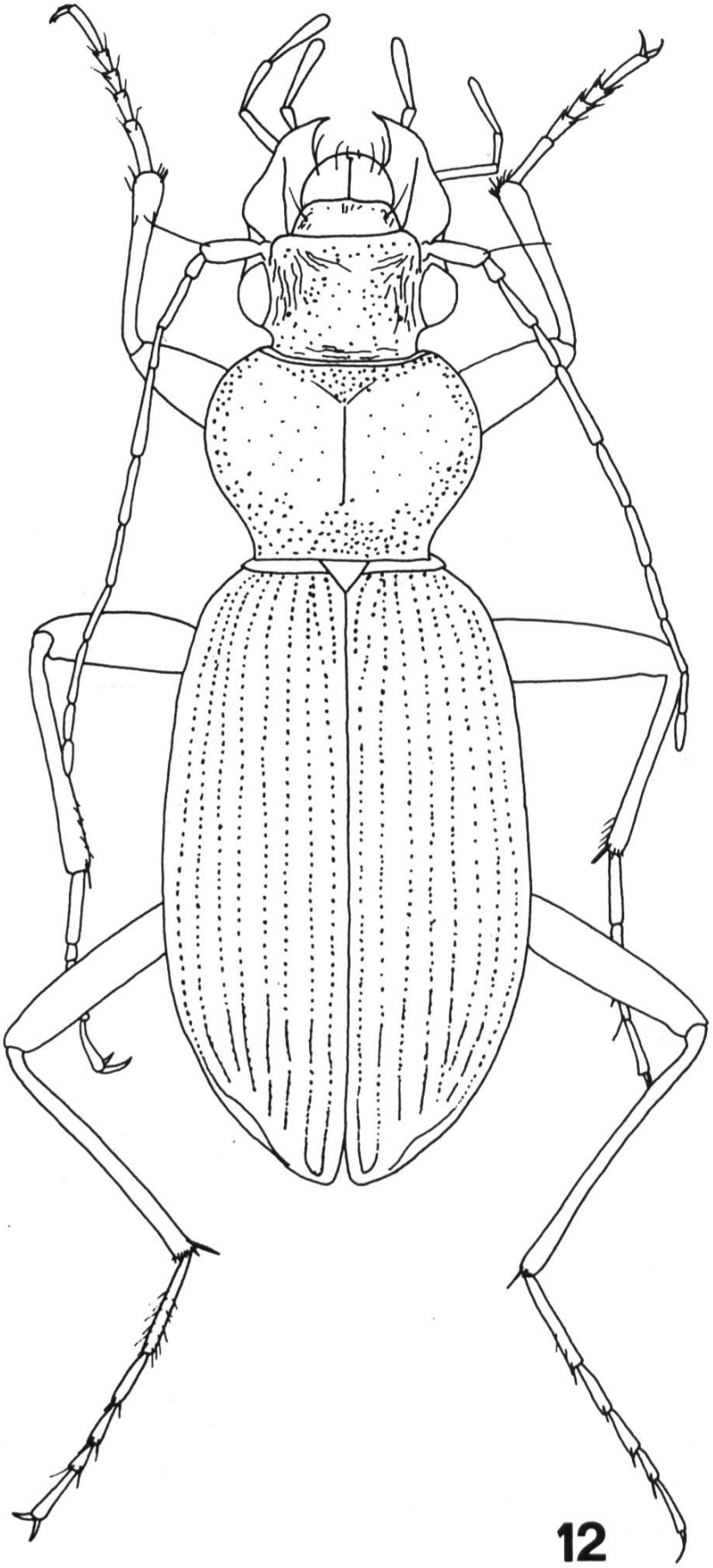


Abb. 12. *L. montanus.*

Abb. 13-14. — 13. Rechte Paramere von *L. rousi*. 14. Rechte Paramere von *L. gracilis* (beide nach PULPAN & RESKA 1977, verändert).

Auch bei anderen *Leistus*- und *Nebria*-Gruppen läßt sich eine solche Korrelation zwischen Schulterbeuge und Flügelausbildung beobachten. Da Flügelreduktion unabhängig voneinander aufgetreten sein kann, existiert kein Merkmal, das eine phylogenetisch begründbare Trennung von *Oreobius* und *Pogonophorus* rechtfertigt. *Oreobius* DANIEL ist deshalb ein jüngeres Synonym von *Pogonophorus*.

3. Die systematische Stellung von *L. punctatissimus* ist nicht eindeutig. Diese Art weist zwar mit dem kurzen 3. Fühlerglied ein Merkmal der Untergattung *Leistophorus* auf, andererseits sprechen die Form des männlichen Genitals und die Einlenkung der Kehlborsten für eine Zugehörigkeit zur Untergattung *Pogonophorus*. Aufgrund dieser Merkmalskombination steht *L. punctatissimus* zwischen den beiden Untergattungen. Die Längenverhältnisse des 3. und 5. Fühlergliedes variieren innerhalb der *Oreobius*-Arten so stark (z. B. bei *L. glacialis*), daß diesem Merkmal keine diagnostische Bedeutung zugeschrieben werden kann. Eine gute Trennung der beiden Untergattungen ist also nicht möglich. *Leistophorus* REITTER stellt also ebenfalls ein Synonym von *Pogonophorus* dar.

Unsere Bewertung der diagnostischen Merkmale, die bisher zur Einteilung dieser drei Untergattungen benutzt wurden, führt trotz abweichender Argumentation zum gleichen Ergebnis wie PERRAULT (1980, 1982): *Oreobius* und *Leistophorus* stellen Synonyme von *Pogonophorus* dar. Um diese umfangreiche Untergattung möglichst einfach bearbeiten zu können, ist eine Einteilung in Artengruppen notwendig. Eine Gliederung der Untergattung hat bereits PERRAULT (1982) vorgeschlagen. Abweichend von seiner Gruppierung schlagen wir vor, die *Oreobius*-Arten jedoch als eigenständige Gruppe zu betrachten, da sie sich nicht nur habituell von den nächsten Verwandten (*L. montanus*-, *L. spinibarbis*-Gruppen) abtrennen lassen, sondern auch ökologisch

eine einheitliche Gruppe bilden, die sich durch ausschließliches Vorkommen auf steinigen, wasserzügigen Böden (Petrophilie, vgl. HOLDHAUS 1954, LINDROTH 1949, BRANDMAYR 1983) und ihre Bindung an Lebensräume oberhalb der Waldgrenze auszeichnen. Aufgrund dieser Gemeinsamkeiten erscheint es uns zweckmäßig, weiterhin die Bezeichnung „*Oreobius*" zur Benennung dieser auch ökologisch charakterisierten Gruppe beizubehalten.

HORVATOVICH (1971) stellte alle Arten der *Oreobius*-Gruppe als Unterarten zu *Leistus spinibarbis*. Auch die Arten der *montanus*-Gruppe faßte er nur als Unterarten auf. Auch wenn es außer Frage steht, daß die Arten des Subgenus *Pogonophorus* nahe miteinander verwandt sind, muß man doch davon ausgehen, daß es sich um mindestens 3 Arten handeln muß, da in vielen Gebieten Europas 3 unterschiedliche Formen ohne Hybride sympatrisch vorkommen (Abb. 17-19). Jeweils zwei dieser Arten können außerdem syntop auftreten : *L. spinibarbis* als thermophile Art (vgl. BARNER 1949) bevorzugt tiefe Lagen, lebt besonders in Südeuropa aber auch in der montanen Stufe, in der auch *L. montanus* vorkommt (eigene Beobachtungen). Diese Art wird in den Hochgebirgen bis zur alpinen Zone (Monte Marguareis : 2600 m, BONADONA 1971, Monte Rosa-Massiv : 2400 m, eigene Beobachtungen) gefunden und erreicht so Höhen, in denen die *Oreobius*-Arten leben. Nach dem biologischen Artkonzept (vgl. MAYR 1967, 1975) sind also *L. spinibarbis* und *L. montanus* unterschiedliche Arten, die außerdem von „*Oreobius*" abzutrennen sind. Ob die einzelnen *Oreobius*-Formen Arten oder Unterarten darstellen, läßt sich nicht eindeutig entscheiden, da sie allopatrisch leben. Um nicht ungenügend begründete Veränderungen in der Systematik durchzuführen, haben wir uns in der Bewertung dieser Taxa an der Arbeit von LAZORKO (1954) orientiert.

5. Verbreitung der *Oreobius*-Arten

Sieht man von zwei Ausnahmen ab, leben alle *Oreobius*-Arten in eiszeitlichen Refugialräumen, die während der Eiszeiten nicht vergletschert waren und in denen die Umweltbedingungen auch während der Maximalvergletscherung noch so günstig waren, daß hier relativ viele Tier- und Pflanzenarten leben konnten. Diese „massifs de refuge" zeichnen sich insbesondere durch das Vorkommen von Endemiten aus (HOLDHAUS 1954). Besonders gute Indikatoren der Refugialgebiete sind Blindkäfer, da diese Tiere aufgrund ihrer extremen Habitatbindung nicht in der Lage sind, die Höhlen- und Spaltensysteme, in denen sie leben, zu verlassen.

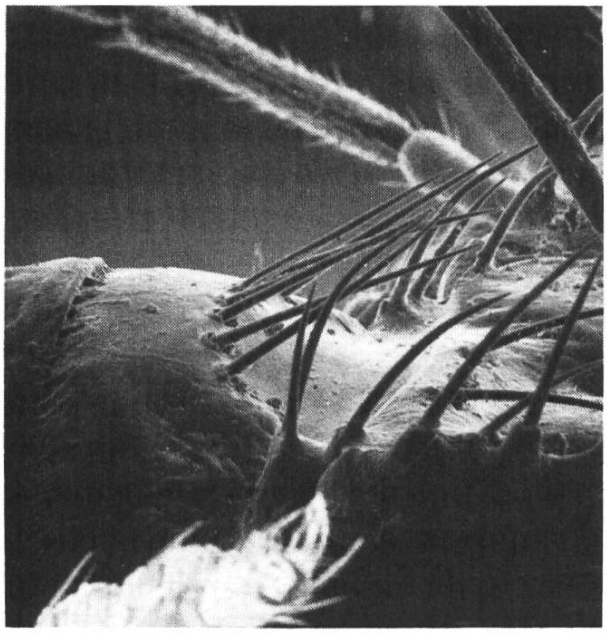


Abb. 15. Einzeln eingelenkte Gularborsten ; *L. spinibarbis* (50fache Vergr.).

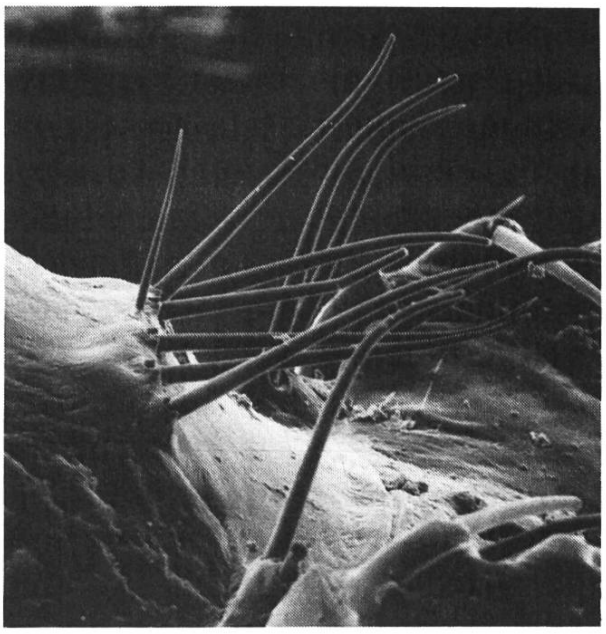
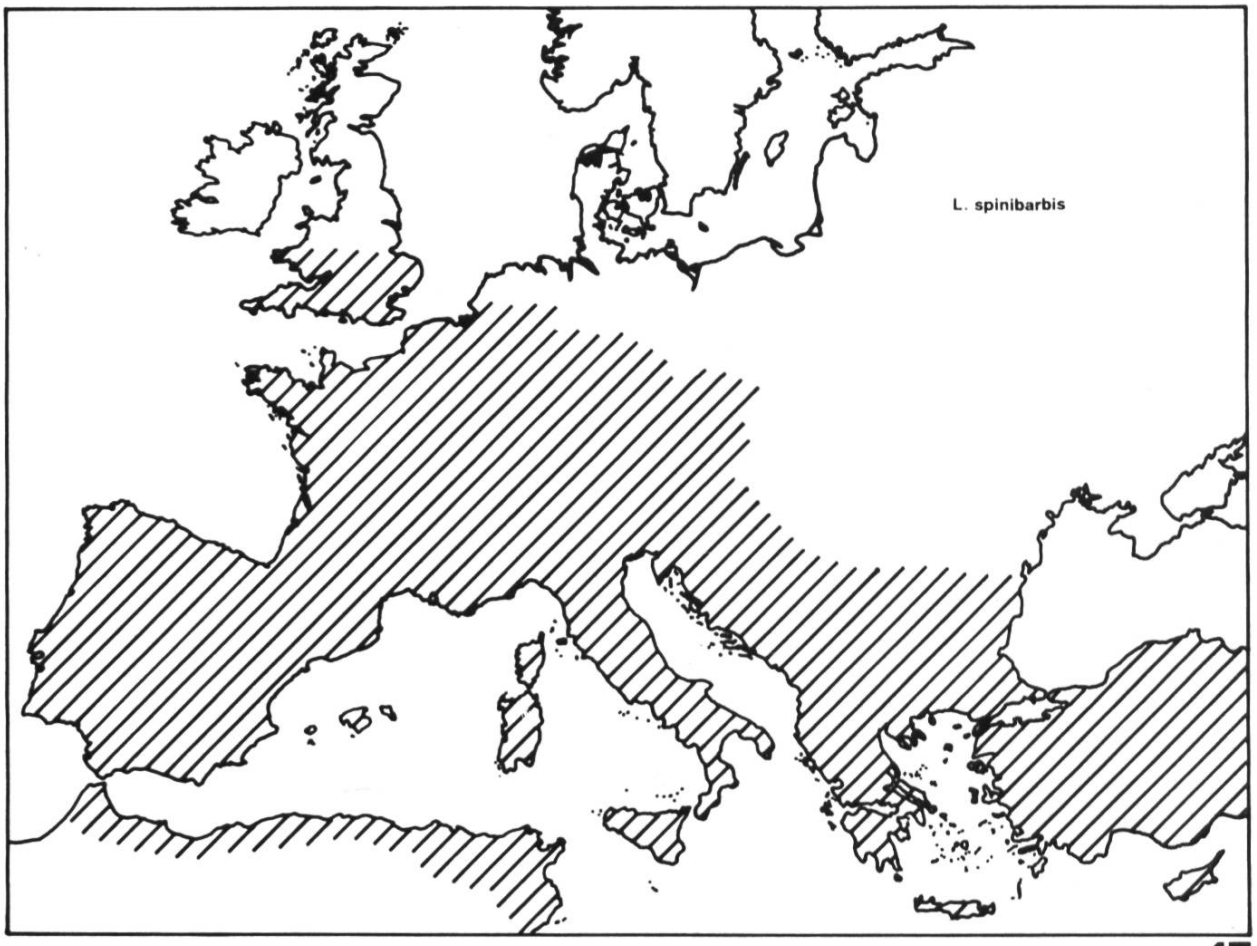


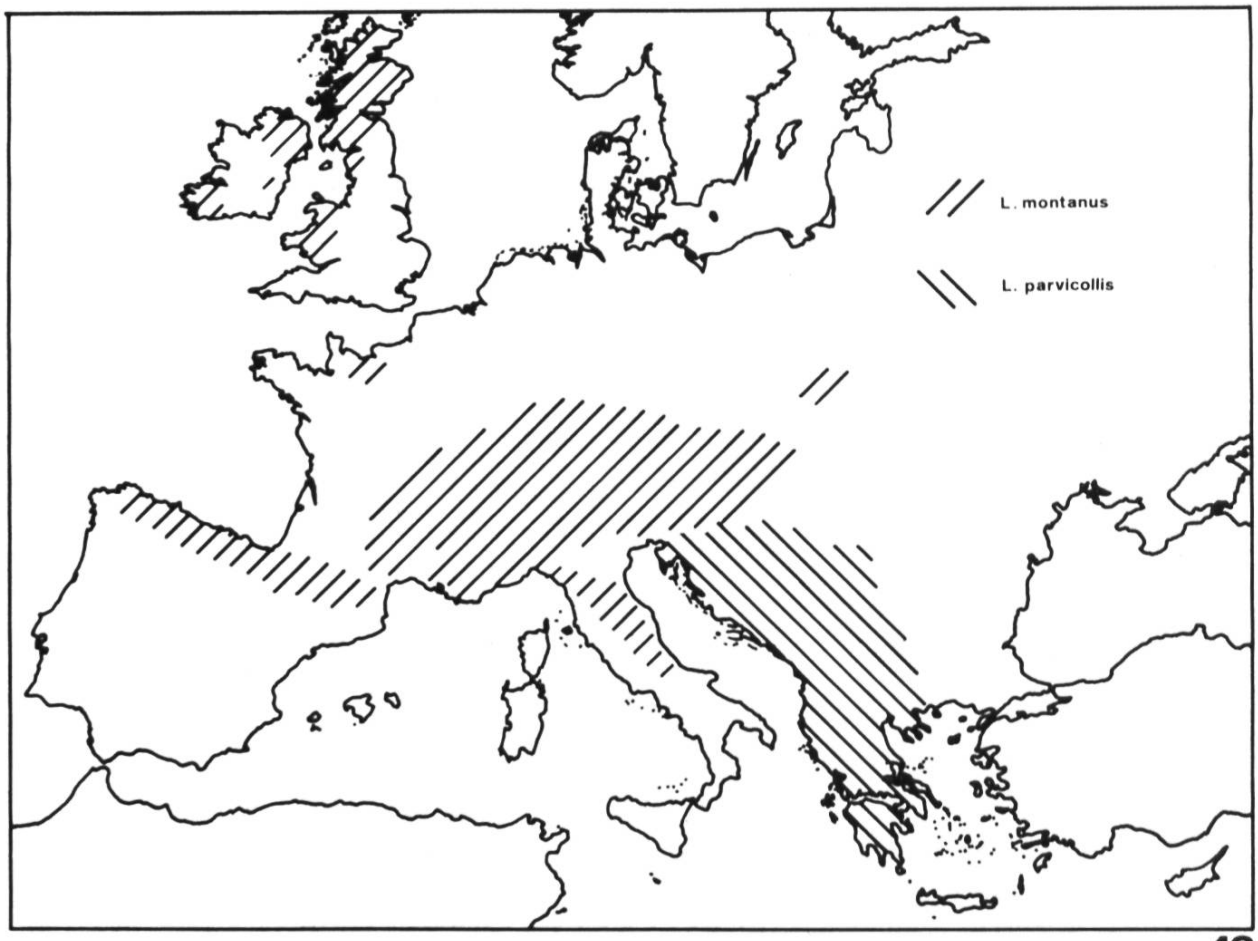
Abb. 16. Auf einem Kamm inserierende Gularborsten ; *L. nitidus* (50fache Vergr.).

Für die meisten Gebiete, in denen *Oreobius*-Arten leben, sind Blindkäfer nachgewiesen (für die Abruzzen, Ostpyrenäen, Karpathen, die Südostalpen, den südlichen Taurus und das Herzegowina, MAGISTRETTI 1965, BONADONA 1971, HOLDHAUS 1954, CSIKI 1946, CASALE & LANEYRIE 1982, u. a.). Besonders beeindruckend ist die Kongruenz des Auftretens von Blindkäfern (und mikrophthalmen Arten) einerseits und *Oreobius*-Arten andererseits in den Karpathen und nordöstlichen Ostalpen. In diesen Gebieten reicht das Auftreten beider Gruppen auffallend weit in Richtung Norden (Abb. 19, 20).

Neben den Arten, die nur in den „massifs de refuge" vorkommen, leben 2 Formen auch in ehemals vergletscherten Bereichen. Es handelt sich dabei um *L. apfelbecki imitator* und *L. punctatissimus*. Während die östlichen Fundpunkte von *L. a. imitator* in den östlichen Karawanken und Julischen Alpen noch im Bereich eiszeitlicher Refugialräume liegen, aus denen zahlreiche Blindkäfer nachgewiesen wurden (MANDL 1940, MAGISTRETTI 1965), befinden sich die westlichen Nachweise (z. B. Lienzer Dolomiten) in Gebieten, die während der letzten Eiszeit fast völlig von Eis bedeckt waren und unvergletscherte Bereiche nur als Nunataker aufwiesen (VAN HUSEN 1987). Dieses Verbreitungsgebiet ähnelt sehr dem anderer Arten, die sich ebenfalls postglazial aus den Refugialräumen am Südostrand der Alpen westlich in die devastierten Areale hin ausgebreitet haben (z. B. *Cychrus schmidti*). *L. a. imitator*

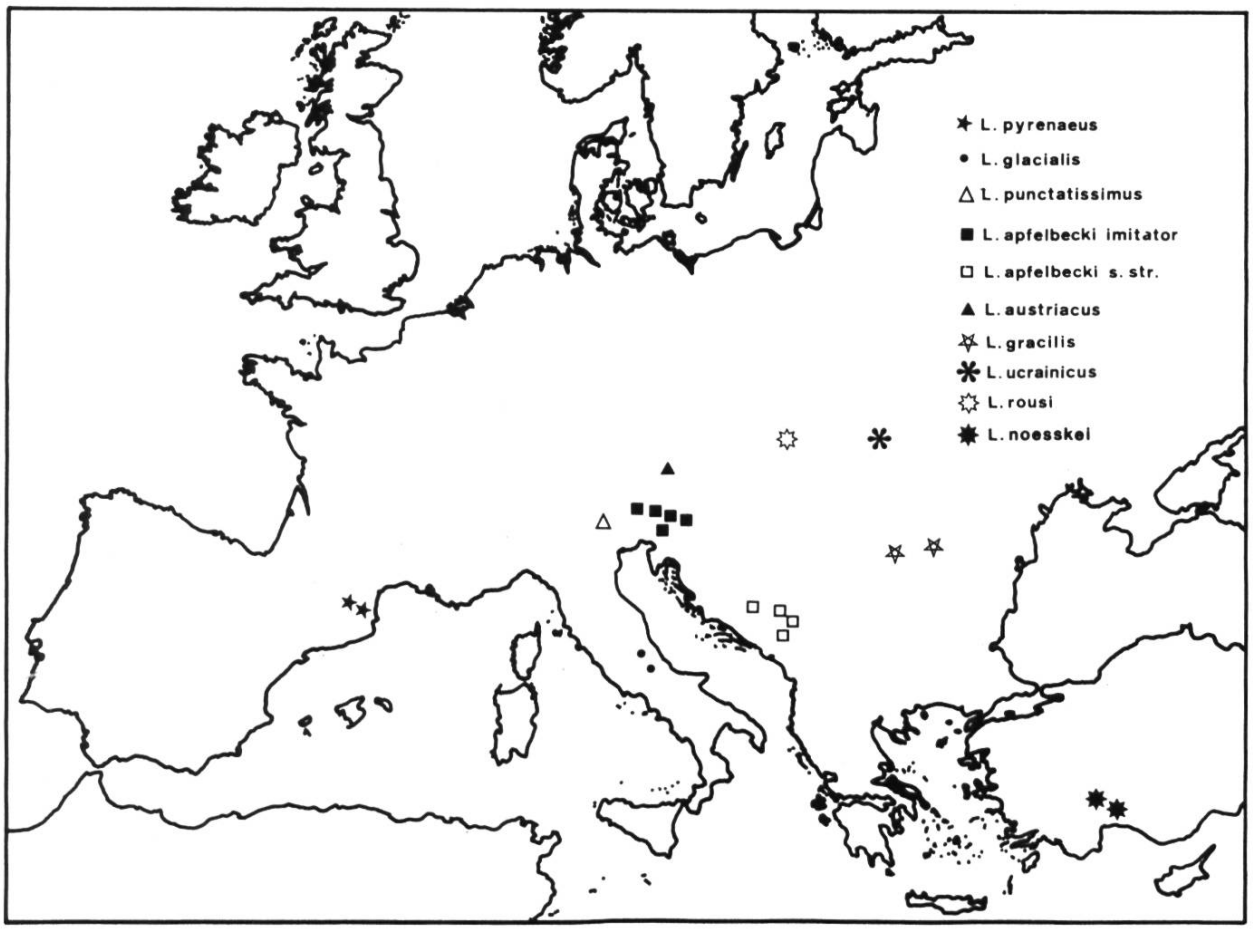


17

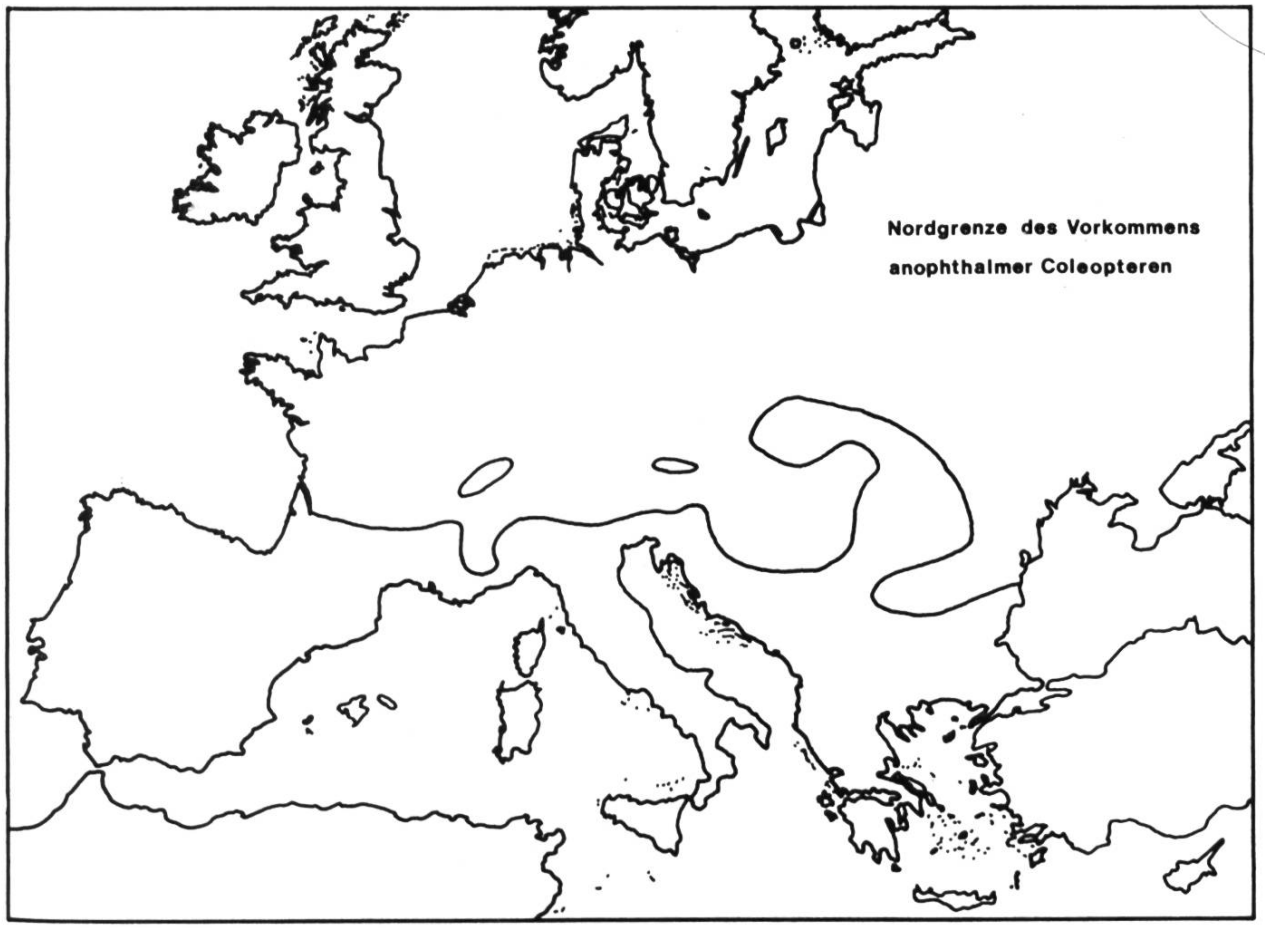


18

Abb. 17-18. — 17. Verbreitung von *L. spinibarbis* (nach Angaben mehrerer Autoren). 18. Verbreitung von *L. montanus* und *L. parvicollis* (nach Angaben mehrerer Autoren und Museumsmaterial).



19



20

Abb. 19-20. — 19. Verbreitung der *Oreobius*-Gruppe (nach Angaben mehrerer Autoren und eigenem Material). 20. Nordgrenze der Verbreitung anophthalmer Coleopteren in Europa ; Areale mit Blindkäfern nördlich der kontinuierlichen Linie sind ebenfalls dargestellt (HOLDHAUS 1954, verändert nach Verbreitungsangaben von BONADONA 1971 und CASALE & LANEYRIE 1982). Wahrscheinlich auf Verschleppung zurückzuführende Meldungen nördlich dieser Linie z. B. von Anillinen sind nicht berücksichtigt.

ist deshalb ein „Rückwanderer auf kurze Distanz“ im Sinne von HOLDHAUS (1954).

Die Verbreitung von *Leistus punctatissimus* ist nur ungenügend bekannt, da bisher nur zwei Tiere vom Passo di Rolle vorliegen (vgl. 2.). (Die von HOLDHAUS (1954) geäußerten Zweifel an der Richtigkeit der Fundortangabe von Anton OTTO erscheinen nicht mehr gerechtfertigt, nachdem nun ein zweites Exemplar vom Rolle-Paß vorliegt.) Der Rolle-Paß war während der letzten Eiszeit vergletschert (VAN HUSEN 1987). *L. punctatissimus* muß also aus einem (noch unbekannten) Refugialgebiet, das er vielleicht gemeinsam mit anderen stenöken Arten besiedelte, die nördlich nur bis zum Rolle-Paß vorkommen (z. B. *Duvalius breiti*), eingewandert sein und könnte deshalb ebenfalls als „Rückwanderer über kurze Distanz“ bezeichnet werden.

Endemismus ist ein in der europäischen Laufkäferfauna weit verbreitetes Phänomen. Auch die meisten Endemiten des Mittelmeerraumes sind (bei den Carabiden) zum überwiegenden Teil auf die mittleren und höheren Bergregionen beschränkt. Nach den Verbreitungsangaben in den Faunistiken und check lists (z. B. TURIN 1981) muß ungefähr die Hälfte der europäischen Laufkäfer als Endemiten bezeichnet werden. Für andere Käferfamilien (z. B. Staphylinidae, Pselaphidae, Curculionidae) dürften vergleichbar große Anteile festzustellen sein (vgl. z. B. WINKLER 1924-1932). Angesichts der weiten Verbreitung dieses Verbreitungstyps drängt sich die Frage nach dessen Ursache auf.

Für die *Oreobius*-Arten ist wahrscheinlich die Habitatbindung ein wesentlicher Faktor, der zum Endemismus geführt hat. Wie bereits erwähnt (vgl. 4.), sind alle Arten petrophil, d.h. an steinige, wasserzügige Böden gebunden. An den ausnahmslos sehr hoch gelegenen (alpinen) Fundplätzen sind die Tiere zudem nicht kontinuierlich verbreitet, sondern auf feucht-kühle, aber nicht staunasse Bereiche beschränkt (vgl. Angaben von HOLDHAUS 1954, DE MIRE & MENIER 1978, eigene Beobachtungen). Diese Lebensräume weisen nach BRANDMAYR (1983) ein hohes Ausmaß an dynamischer Stabilität („ecological succession“) und geringe Schwankungen der Wasserbilanz des Bodens („water or moisture stability“) auf. Diese zwei Faktoren minimieren das Aussterberisiko der Populationen und führen zusammen mit der strikten Habitatbindung zu einem Erlöschen langflügeliger Formen in einem di- oder polymorphen Genpool : Träger der Allele, die Makropterie bedingen, verlassen die Populationen mit relativ großer Wahrscheinlichkeit. So steigt ständig der Anteil brachypterer Formen im Genpool (vgl. DEN BOER 1970, DEN BOER *et al.* 1980). Der Verlust der Flugfähigkeit bei den

Oreobius-Arten ist demnach wahrscheinlich eine Folge der Lebensraumstabilität.

Fehlende Flugfähigkeit und Stenökie können jedoch Endemismus nicht generell erklären; denn auch brachyptere Arten, die keine große Schwankungsbreite der Umweltfaktoren vertragen, konnten postglazial ihr Verbreitungsgebiet erheblich ausdehnen (z. B. *Leistus piceus*). Zu diesem Problem haben HOCKMANN *et al.* (1992) neuerdings eine interessante Hypothese vorgestellt, die sich aus der Entdeckung von zwei unterschiedlichen Bewegungsmustern bei Carabiden ableitet. Beim „directed movement" zeigen die Tiere ein weitgehendes Konstanthalten einer individuellen Laufrichtung über längere Zeit, während „random walk" sich durch häufig wechselnde Winkel der Laufrichtung mit vergleichsweise kleiner Luftliniendistanz pro Zeiteinheit auszeichnet (BAARS 1979). Bei den Endemiten könnte das „directed movement" durch einen Eliminationsprozeß, vergleichbar dem Beispiel der Evolution zur Brachypterie, verloren gegangen sein. Andere Arten mit großen Verbreitungsgebieten haben sich nach dieser Hypothese ihr Ausbreitungspotential mit der Fähigkeit zur langanhaltenden Einhaltung einer Laufrichtung bewahrt.

Bei unseren bisherigen Betrachtungen gingen wir davon aus, daß die Ausbreitungsfähigkeit eine Eigenschaft von Arten ist. Populationsgenetische Befunde an *Carabus auronitens* zeigen jedoch, daß auch Populationen einer Art sich in dieser Hinsicht unterscheiden können (ASSMANN *et al.* 1993). Neben Refugialpopulationen, die sich postglazial nicht oder nur unbedeutend ausgebreitet haben, also Endemiten darstellen, weist diese Laufkäferart mindestens eine Population auf, die sich von Südfrankreich aus weit in Richtung Norden ausgebreitet hat und damit das Verhalten eines „Rückwanderers über große Distanzen" zeigt. Da keine ökologischen Barrieren für die Ausbreitung der endemischen Population erkennbar sind, müssen andere Eigenschaften (z. B. Verhaltensweisen, s. oben) als Erklärungsmöglichkeit herangezogen werden. Da auch andere Laufkäfer (z. B. *Carabus splendens* und *Carabus hispanus*) Verbreitungsmuster aufweisen, für die Unterschiede im Ausbreitungspotential der einzelnen Populationen postuliert werden müssen, ist dieses Phänomen wahrscheinlich weiter verbreitet, als man zunächst annehmen möchte.

Die hier untersuchten nahe verwandten Formen zeigen als Endemiten (z. B. *L. rousi*) bzw. „Rückwanderer", die sich ausgebreitet haben (z. B. *L. a. imitator*), unterschiedliche Verbreitungsmuster. Möglicherweise sind diese unterschiedlichen Verbreitungstypen durch Differenzierungen im Ausbreitungspotential begründet.

Danksagungen

Allen Museen und Forschungsinstituten, die uns leihweise ihr *Oreobius*-Material zur Verfügung gestellt haben, möchten wir an dieser Stelle danken : Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde ; Naturhistorisches Museum Wien ; Oberösterreichisches Landesmuseum, Linz ; Zoologische Staatssammlung, München. Für vielfältige Unterstützung durch Hinweise und Material möchten wir folgenden Herren unseren herzlichen Dank aussprechen : P. Brandmayr (Cosenza), A. Casale (Sassari), F. Gusenleitner (Linz), P. Hrusa (Saarlouis), P. Pellegrini (Osnabrück), G.-G. Perrault (Paris), G. Scherer (München), H. Schönmann (Wien) und L. Zerche (Eberswalde).

Literatur

Assmann, T., Reuter, H. & Nolte, O., 1993. Postglacial colonization of middle Europe by *Carabus auronitens* F. as revealed by population genetics (Coleoptera, Carabidae). In K. Desender (Ed.), Carabid beetles : ecology and evolution. Kluwer Academic Press, Dordrecht.

Baars, M. A., 1979. Patterns of movement of radioactive carabid beetles. *Oecologia* (Berlin) **44** : 125-144.

Bänninger, M., 1925. Neunter Beitrag zur Kenntnis der Carabinae : die Nebriini. *Entomolog. Mitteilungen* **14** (2) : 180-195, (3/4) : 256-281, (5/6) : 329-343.

Barner, K., 1949. Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld II. *Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westf.* **12** (2) : 1-28.

Den Boer, P., 1970. On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Col. Car.). *Oecologia* (Berl.) **4** : 1-28.

Den Boer, P., Van Huizen, T. H. P., Den Boer-Daanje, Aukema, B. & Den Bieman, C. F. M., 1980. Wing polymorphism and dimorphism in Ground Beetles as stages of an evolutionary process (Coleoptera : Carabidae). *Entom. gen.* **6** (2/4) : 107-134.

Bonadona, P., 1971. Catalogue des Coléoptères carabiques de France. *Nouv. Revue Ent.* (Suppl.) : 1-177.

Brandmayr, P., 1979. Ricerche ecologico-faunistiche sui Coleotteri Geoadefagi della Ruiserva Naturale Regionale della „Val Alba" (Moggio Udinese, Friuli). *Gortania-Atti Museo Friul. Storia Nat.* **1** : 163-200.

Brandmayr, P., 1983. The main axis of the coenoclinal continuum from macroptery to brachyptery in carabid communities of the temperate zone. Report 4th Symp. Carab. '81 : 147-169.

Brandmayr, P. & Pizzolotto, R., 1987. Aspetti zoocenotici e biografici dei popolamenti a Coleotteri Carabidi nella fascia alpina delle Vette di Feltre (Belluno). *Biogeographia* **8** : 713-743.

Brandmayr, P. & Zetto-Brandmayr, T., 1988. Comunita a coleotteri carabidi delle Dolomiti Sudorientali e delle Prealpi Carniche. *Studi Trentini di Scienze Naturali* **64** (Suppl.) : 125-250.

BREIT, J., 1914. Beschreibung zwölf neuer paläarktischer Coleopteren-Formen aus der Familie Carabidae. *Col. Rundschau* **3** : 155-170.

CASALE, A. & LANEYRIE, L., 1982. Trechodinae et Trechinae du Monde. *Mem. Biospeol.* **9** : 1-226.

CSIKI, E., 1946. Die Käferfauna des Karpaten-Beckens. 1. Allg. Teil und Caraboidea. Budapest.

DANIEL, K., 1903. Bestimmungstabellen der europäischen Koleopteren LII. *Münch. Kol. Zeitschrift.* **1** : 155-173.

HOLDHAUS, K., 1954. Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. *Abh. zool. bot. Ges. Wien* **18** : 1-493.

HOCKMANN, P., MENKE, K., SCHLOMBERG, P. & WEBER, F. 1992. Untersuchungen zum individuellen Verhalten (Orientierung und Aktivität) des Laufkäfers *Carabus nemoralis* im natürlichen Habitat. *Abh. Westf. Mus. Naturk.* **54** (4) : 65-98.

HORVATOVICH, S., 1971. Taxonomic and zoogeographic investigations on the subspecies of *Leistus spinibarbis. Ann. Hist.-Nat. Musei Nation. Hungarici* **63** : 165-176.

VAN HUSEN, D., 1987. Die Ostalpen in den Eiszeiten. Geologische Geschichte Österreichs, Geologische Bundesanstalt, Wien.

JEANNE, C. & ZABALLOS, J. P., 1986. Catalogue des Coléoptères carabiques de la Péninsule Ibérique. *Bull. Soc. Linn. Bordeaux* (Suppl.) : 1-186.

JEANNEL, R., 1941. Coléoptères Carabiques I. Faune de France **39** : 1-571.

LAZORKO, W., 1954. *Leistus ucrainicus* spec. nov., eine neue Carabiden-Art aus der Ukraine mit einer Übersicht der bisher bekannten Arten der „*Oreobius*"-Gruppe (Col. Carabidae). *Entom. Arbeiten aus dem Museum Gg. Frey* **5** : 81-91.

LINDROTH, C. H., 1949. Die Fennoskandischen Carabidae. Allgemeiner Teil. *Kungl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handling.* Ser. B **4** (3) : 1-911.

LOMPE, A., 1989. Ergänzungen und Berichtigungen zu Freude-Harde-Lohse „Die Käfer Mitteleuropas", Band 2 (1976) in LOHSE, G. A. & LUCHT, W. H., Die Käfer Mitteleuropas, Band 12 (1. Supplementband). Goecke, Krefeld.

MAGISTRETTI, M., 1965. Coleoptera : Cicindelidae, Carabidae. In : Fauna d'Italia. Edizioni Calderini, Bologna.

MANDL, K., 1940. Die Blindkäferfauna der Karawanken. *Koleopterologische Rundschau* **26** (1/2) : 25-36.

MAYR, E., 1967. Artbegriff und Evolution. Parey, Hamburg, Berlin.

MAYR, E., 1975. Grundlagen der zoologischen Systematik. Parey, Hamburg-Berlin.

DE MIRE, P. B. & MENIER, J.-J., 1978. Un des derniers mythes du Mont Canigou : le *Leistus pyrenaeus* (Col. Carabidae), *L'Entomologiste* **34**, 1-5.

PERRAULT, G.-G., 1980. Le genre *Leistus* (FROEHLIG) (Col. Carabidae), II. Division en sous-genres. *Bull. Soc. Linn. Lyon* **49** (7) : 456-464.

PERRAULT, G.-G., 1982. Le genre *Leistus* (FROEHLIG) (Coeleoptera, Carabidae, Nebriini), IV. Le sous-genre *Pogonophorus* LATREILLE : Division en groupes d'espèces. *Bull. Soc. Linn. Lyon* **51** (6) : 169- 175.

PERRAULT, G.-G., 1991. Le genre *Leistus* FROEHLIG (Coleoptera Carabidae Nebriini), XVI - Le groupe de *L. spinibarbis* F.. *Bull. Soc. linn. Lyon* **61** (1) : 15-24.

PULPAN, J. & RESKA, M., 1977. *Leistus rousi* sp. n. aus der Slowakei (Coleoptera, Carabidae). *Annotationes Zoologicae et Botanicae* **118** : 1-5.

REITTER, E., 1905. Zur systematischen Gruppeneinteilung des Coleopteren-Genus *Leistus* FRÖHLIH und Übersicht der mir bekannten Arten. *Wiener Ent. Zeitung.* **24** : 209-225.

TURIN, H., 1981. Provisional checklist of the European ground-beetles (Coleoptera : Cicindelidae & Carabidae). *Monografieen ned. ent. Vereen*, **9** : 1-249.

WINKLER, A., 1924-1932. Catalogus Coleopterorum Regionis Palaearcticae. Wien.