

Het voorkomen van *Chlaenius tibialis* en *C. nitidulus* in Nederland (Coleoptera: Carabidae)

J. G. M. CUPPEN & TH. HEIJERMAN

CUPPEN, J. G. M. & TH. HEIJERMAN, 2001. THE OCCURRENCE OF *CHLAENIUS TIBIALIS* AND *C. NITIDULUS* IN THE NETHERLANDS (COLEOPTERA: CARABIDAE). – *ENT. BER., AMST.* 61 (2): 17-25.

Abstract: The carabid *Chlaenius tibialis*, until recently in The Netherlands considered as a variety of *C. nitidulus*, is added to the Dutch list. Differential morphological characteristics between the three closely related species *C. nigricornis*, *C. nitidulus* and *C. tibialis* are described, and male and female genitalia are figured. On the basis of sclerites in the internal sac of the male genitalia, the three species can be easily distinguished. The spermatheca of the females only allows the separation of *C. nigricornis* from both other species. The distribution of *C. nitidulus* and *C. tibialis* extends over the southern and eastern part of the country; *C. tibialis* is confined to the vicinity of the main rivers, while *C. nitidulus* is less restricted. Our data strongly suggests that both *C. nitidulus* and *C. tibialis* are declining species: they were hardly collected after 1950. Phenology and habitats of *C. nitidulus* and *C. tibialis* are shortly described.

J. G. M. Cuppen, Leerstoelgroep Waterkwaliteitsbeheer en Aquatische Ecologie, Wageningen Universiteit, Ritzema Bosweg 32a, 6703 AZ Wageningen.

Th. Heijerman, Leerstoelgroep Diertaxonomie, Wageningen Universiteit, Binnenhaven 7, 6709 PD Wageningen.

Inleiding

De loopkeverfauna van Nederland en haar verspreiding is zeer goed bekend (Turin et al., 1977; Turin, 1990, 2000) en er worden dan ook zelden nieuwe soorten voor onze fauna gemeld. De laatste aanwinst voor onze fauna betreft *Bembidion rivulare* Dejean (Turin, 2000). Een soort waarvan het areaal kennelijk naar het noorden aan het verschuiven is, *Calodromius bifasciatus* (Dejean), werd recent door Felix & Van Wielink (2000) gemeld. Vaak ook betreffen nieuwe aanwinsten soorten die niet eerder als zodanig zijn onderkent, zoals de onlangs afgesplitste soorten binnen het geslacht *Asaphidion*: *A. curtum* (Heyden) (Muilwijk & Heijerman, 1991) en *A. stierlini* (Heyden) (Heijerman & Muilwijk, 1992). Ook de toevoeging van *Chlaenius tibialis* (Dejean), vooruitlopend op onze publicatie reeds vermeld in Turin (2000), berust op een afsplitsing van een andere soort, namelijk *Chlaenius nitidulus* (Schrank). Het ontbreken van *Chlaenius tibialis* op de Nederlandse soortenlijst tot op heden is het gevolg van de onduidelijke status van beide taxa in de literatuur: ze worden opgevat als twee verschillende soorten (bijvoorbeeld Freude, 1976; Hürka, 1996; Trautner, in

litteris 1999) of als één soort: *C. nitidulus* met als (kleur)variëteit *tibialis* (Jeannel, 1970; Turin et al., 1977; Trautner & Geigenmüller, 1987). Zelfs in de meer recente literatuur kunnen dus beide opvattingen worden aangetroffen.

Op 26 augustus 1998 werd één vrouwtje van het geslacht *Chlaenius* verzameld langs de oevers van een plas in de uiterwaarden van de Waal bij Deest (provincie Gelderland), welke met de tabel in Freude (1976) eenduidig tot *C. tibialis* (fig. 1) gedetermineerd kon worden. Het ontbreken van deze soort in Turin et al. (1977) en Turin (1990), terwijl Everts (1898) onder *C. nitidulus* reeds een var. *tibialis* noemt, vormde, samen met de onduidelijke status van beide taxa, de aanleiding voor ons onderzoek.

In dit artikel worden de in de literatuur gehanteerde morfologische kenmerken met elkaar vergeleken, gedetailleerde afbeeldingen van de mannelijke en vrouwelijke genitaliën gepresenteerd, en de verspreiding en habitat in Nederland besproken. Op basis van de interne structuren van het mannelijk genitaal en ondersteund door verschillen in de uitwendige morfologie komen wij tot de conclusie dat *C. nitidulus* en *C. tibialis* inderdaad afzonderlijke



Fig. 1. *Chlaenius tibialis*
(foto: Jürgen Trautner).

soorten zijn met een nagenoeg zelfde verspreidingspatroon in Nederland, maar een enigszins verschillende habitat.

Materiaal

Het door ons onderzochte materiaal omvat de museumcollecties van Naturalis (Leiden; NNM), het Zoölogisch Museum Amsterdam (ZMAN), het Laboratorium voor Entomologie (Wageningen Universiteit), het Noord-Brabants Museum te Tilburg en het Natuurmuseum Enschede; daarnaast de privé-collecties van J. Muilwijk (De Bilt), P. Poot (Maastricht), A. P. J. A. Teunissen (Vlijmen), W. J. Veldkamp (Eibergen) en beide auteurs. Het complete gegevensbestand van *C. nitidulus* (inclusief *C. tibialis*) zoals dat gebruikt werd voor de nieuwe loopkeveratlas (Turin, 2000), was voor ons beschikbaar. Dit betrof in totaal 197 records. Tussen dit bestand en het door ons samengestelde bestand voor beide soorten bestaan kleine discrepanties. Enkele kleinere collecties zijn door ons niet onderzocht; in de wel onderzochte collecties was materiaal soms niet terug te vinden en soms was er (nieuw, maar ook wel ouder) materiaal aanwezig dat niet in het door Turin gebruikte bestand genoemd wordt. Het totaal aantal beschikbare records, voor beide soorten samen, bedroeg 214.

Determinatie

Binnen het geslacht *Chlaenius* Bonelli wordt onder andere het subgenus *Chlaeniellus* Reitter onderscheiden. Dit subgenus omvat in Nederland vijf soorten, inclusief *C. tibialis*. Naast *Chlaenius tristis* (Schaller) en *C. vestitus* (Paykull), welke zeer eenvoudig te herkennen zijn, omvat het subgenus de drie nauwverwante soorten: *C. nitidulus*, *C. tibialis* en *C. nigricornis* Fabricius. Deze drie soorten worden gekenmerkt door een volledig groene bovenzijde van kop, halsschild en dekschilden, waarbij met name kop en halsschild meestal een bronskleurige gloed bezitten.

De determinatie (en taxonomische status) van deze drie soorten is in het verleden vooral gebaseerd op uitwendige morfologische kenmerken die met name de vorm van het halsschild, de puntering van de prosternale episternen en de mesosternale epimeren, en de kleur van poten en kopaanhangsels betreffen. Mannelijke genitaalkenmerken zijn volgens Lohse (1975; geen figuren) niet bruikbaar bij de determinatie van de soorten, terwijl Jeannel (1970) slechts afbeeldingen geeft van het mannelijk genitaal van *C. nigricornis* en *C. nitidulus*. In het laatste geval is het echter niet vast te stellen of het *C. nitidulus* of *C. tibialis* betreft. Uit deze afbeeldingen blijkt in elk geval dat er verschil bestaat in de vorm van de

top van de penis van *C. nigricornis* en de veronderstelde *C. nitidulus*. Afbeeldingen van de spermatheca van de vrouwtjes hebben wij niet kunnen vinden in de literatuur. Bovengenoemde kenmerken worden in het navolgende kort besproken.

Chlaenius nigricornis heeft vrijwel afgeronde achterhoeken van het halsschild, bij *C. nitidulus* zijn ze min of meer stomphoekig en bij *C. tibialis* rechthoekig. Op basis van alleen dit kenmerk is *C. nitidulus* soms moeilijk te onderscheiden van beide andere soorten.

De prosternale episternen en de mesosternale epimeren zijn bij *C. nigricornis* fijn en tamelijk dicht gepunteerd op een ruwe ondergrond en daardoor vrij mat; bij beide andere soorten is de puntering onregelmatig, dieper en ver uiteenstaand met daartussen fijnere punten, maar desondanks is de ondergrond glanzender.

De meest duidelijke verschilkenmerken tussen de soorten zijn de kleur van de poten, antennen en kaaktasters. Bij *C. nigricornis* zijn de antennen, met uitzondering van het eerste lid dat roodgeel is, en de kaaktasters

donker (zwart), terwijl de poten geelrood of zwart kunnen zijn. *Chlaenius nitidulus* heeft geelrode poten en kaaktasters, daarnaast zijn de eerste drie leden van de overigens donkere antenne geelrood. Tenslotte zijn bij *C. tibialis* de poten donker met geelrode tibiae (maar deze zijn distaal vaak donker gekleurd). De kaaktasters zijn donker, evenals de antennen met uitzondering van de twee of drie basale segmenten. Volgens Lohse (1975) en onze bevindingen zijn de kleurkenmerken zeer constant.

Op basis van structuurkenmerken is *C. nigricornis* dus goed van beide andere soorten te onderscheiden; onderscheid tussen *C. nitidulus* en *C. tibialis* is gebaseerd op meer variabele kleurkenmerken. Op enkele niet volledig uitgekleurde individuen na konden alle Nederlandse exemplaren van *C. nitidulus* en *C. tibialis* echter op kleur gedetermineerd worden.

Ondanks de opvatting van Lohse (1975) hebben wij toch de mannelijke genitaliën bestudeerd van de drie soorten (fig. 2-4). Onder een bepaalde hoek bekeken lijkt de top van de penis van *C. nigricornis* (fig. 4) iets rechter af-



Fig. 2. Mannelijke genitaliën van *Chlaenius nitidulus* in respectievelijk zij-, ventraal- en dorsaalaanzicht. [Male genitalia of *Chlaenius nitidulus* in lateral, ventral and dorsal view, respectively.]

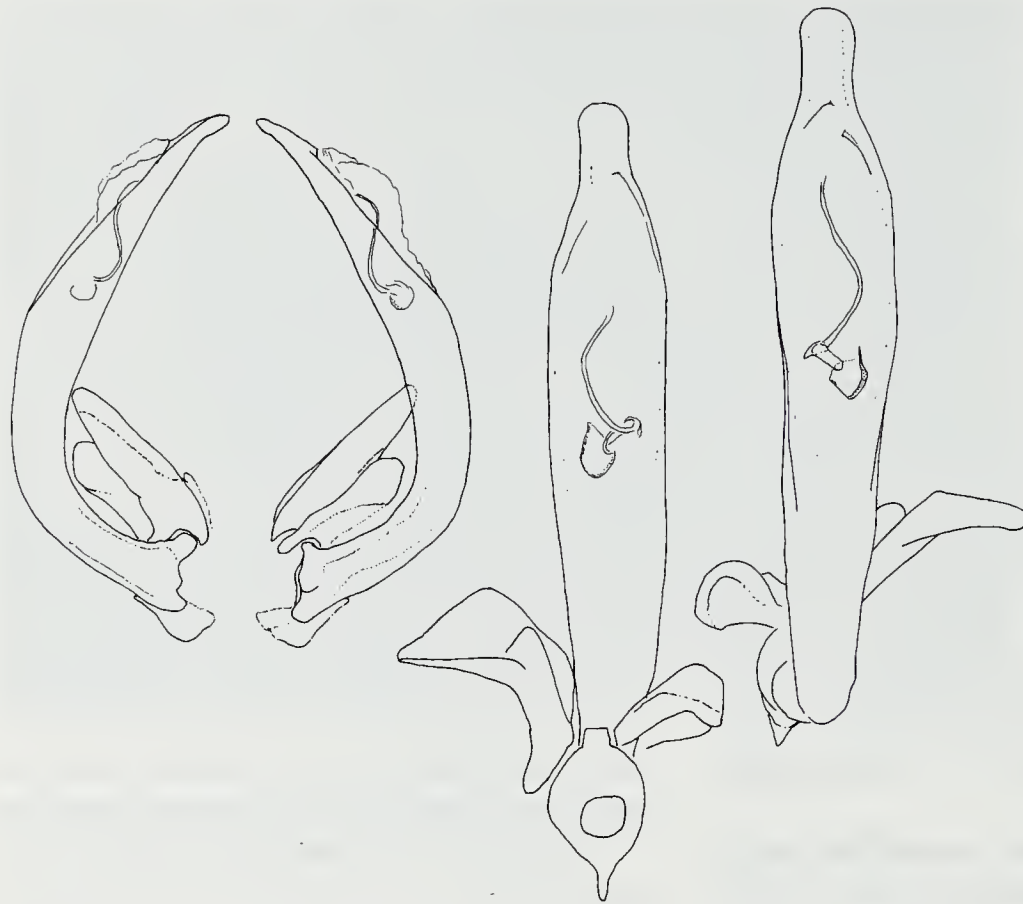


Fig. 3. Mannelijke genitaliën van *Chlaenius tibialis* in respectievelijk zij-, ventraal- en dorsaalaanzicht. [Male genitalia of *Chlaenius tibialis* in lateral, ventral and dorsal view, respectively.]

gesneden dan de meer afgeronde top van beide andere soorten. De top van de penis van *C. nigricornis* is bovendien veel minder versmald dan die van beide andere soorten. Het

flagellum (de lange inwendige scleriet in de interne zak) van *C. nigricornis* is minder bochtig dan de bijna s-vormige bocht die dit scleriet bij beide andere soorten beschrijft.

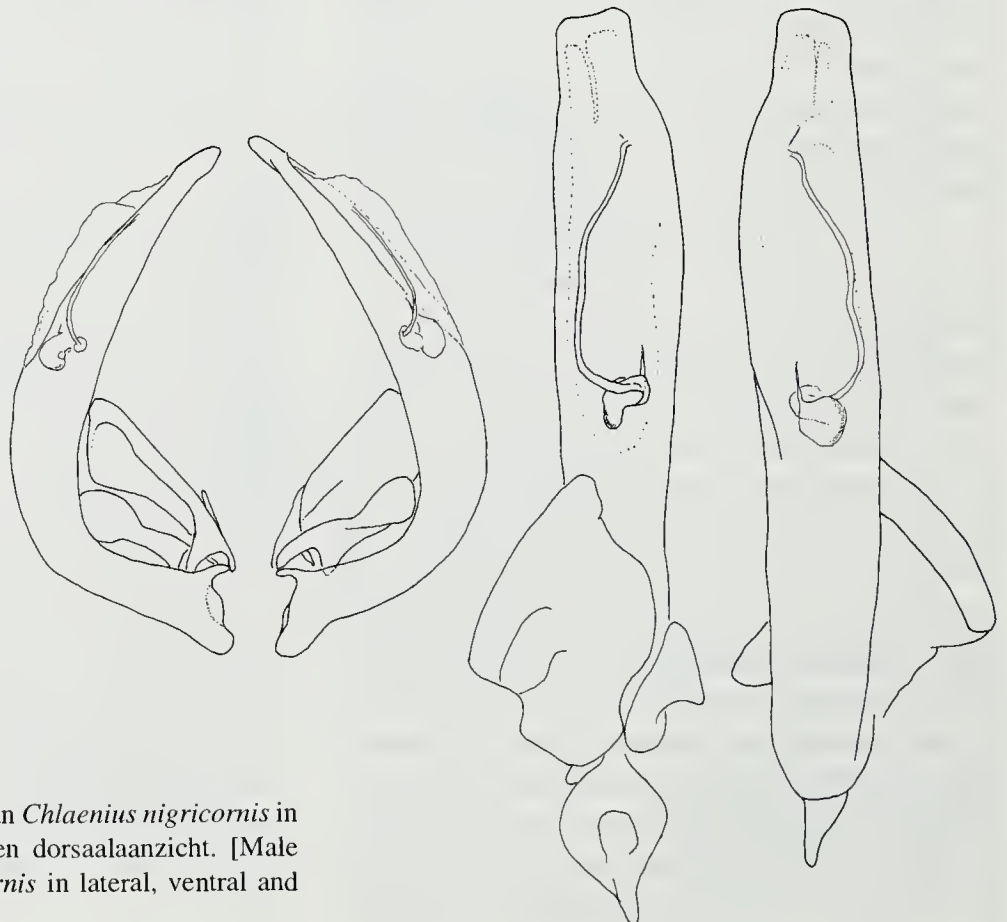


Fig. 4. Mannelijke genitaliën van *Chlaenius nigricornis* in respectievelijk zij-, ventraal- en dorsaalaanzicht. [Male genitalia of *Chlaenius nigricornis* in lateral, ventral and dorsal view, respectively.]

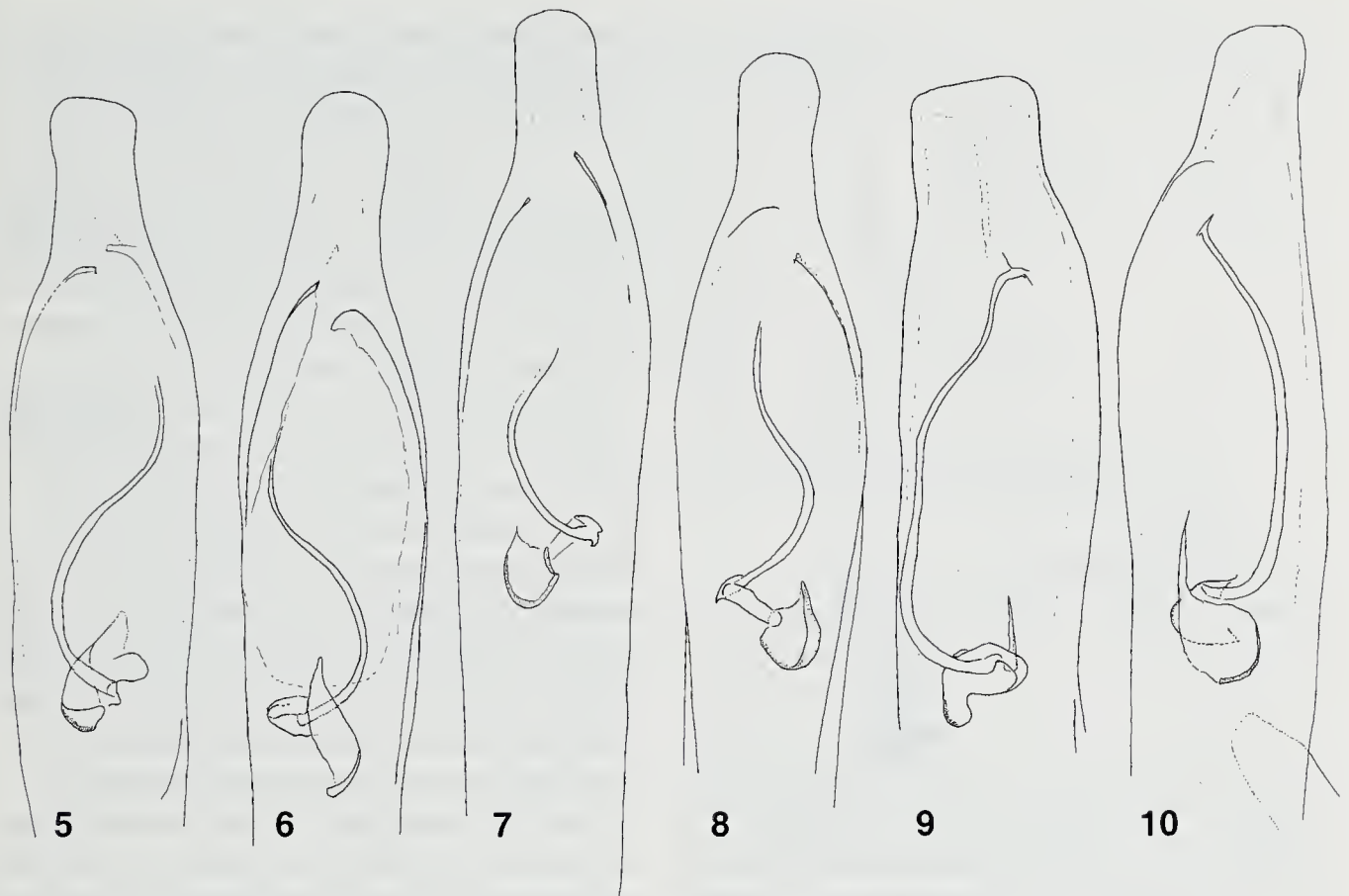


Fig. 5-10. Sclerieten van de inwendige zak van de aedeagus van *Chlaenius* in respectievelijk ventraal en dorsaal aanzicht. 5 & 6, *C. nitidulus*; 7 & 8, *C. tibialis*; 9 & 10, *C. nigricornis*. [Sclerites of the internal sac of *Chlaenius* in ventral and dorsal view, respectively. 5 & 6, *C. nitidulus*; 7 & 8, *C. tibialis*; 9 & 10, *C. nigricornis*.]

Tenslotte is het kleine scleriet aan de basis van het flagellum in alle drie soorten anders van vorm (fig. 5-10).

Bij de spermatheca van de vrouwtjes (fig. 11-13) zijn de verschillen tussen de soorten gering. Op grond van de vorm van de spermatheca lijkt het mogelijk om *C. nigricornis* van beide andere soorten te onderscheiden: bij *C. nigricornis* zien we bijvoorbeeld een zwak ontwikkelde appendix (het gedeelte van de spermatheca waar de uitmonding van de klier zich bevindt); deze is bij zowel *C. nitidulus* als *C. tibialis* sterker ontwikkeld. Er lijken ook verschillen te bestaan in de vorm van het reservoir tussen *C. tibialis* en *C. nitidulus*, maar het is de vraag in hoeverre dit constante verschillen betreft. We hadden van beide soorten slechts enkele exemplaren ter beschikking voor dissectie. Bovendien was het zeer lastig om uit oud en gedroogd materiaal de spermatheca te verwijderen. Ook Schuler (1962) constateerde dat het vrij prepareren van de spermatheca een moeizaam karwei is, dat ook

vaak kan mislukken. Er lijkt evenwel enige variatie in vorm te bestaan; hoe groot deze variatie is, en dus hoe bruikbaar de spermatheca

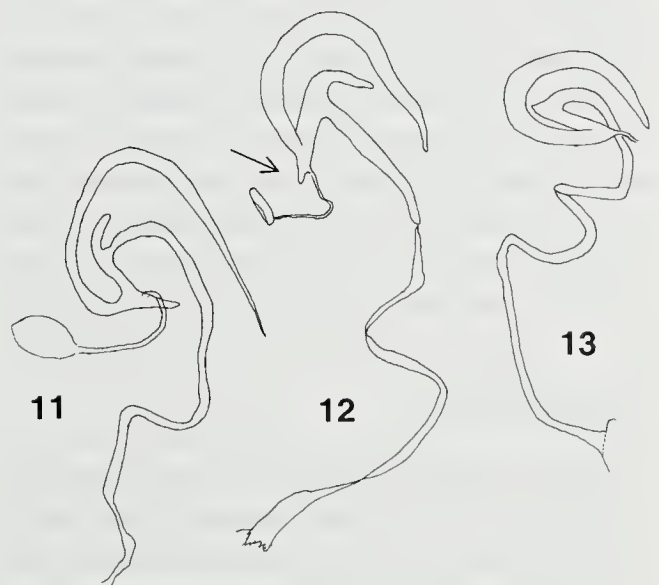


Fig. 11-13. Spermatheca van *Chlaenius*. 11, *C. nitidulus*; 12, *C. tibialis*; 13, *C. nigricornis*. De zogenaamde appendix wordt aangegeven met een pijl in fig. 12. [Spermatheca of *Chlaenius*. 11, *C. nitidulus*; 12, *C. tibialis*; 13, *C. nigricornis*. Appendix indicated by arrow in fig. 12.]



Fig. 14. Verspreiding van *C. nitidulus* in Nederland (kleine stippen: waarnemingen vóór 1950; grote stippen: (ook) waarnemingen sinds 1950). [Distribution of *C. nitidulus* in The Netherlands (small dots: records prior to 1950; large dots: (also) records since 1950).]

voor het onderscheid tussen beide soorten is, kan eerst vastgesteld worden nadat meer (vers) materiaal is onderzocht.

Uit bovenstaande blijkt dat *C. nigricornis* zowel in uitwendige als inwendige morfologische kenmerken en in kleur duidelijk verschilt van beide andere soorten. De combinatie van nagenoeg constante kleurverschillen in combinatie met de vorm van het scleriet aan de basis van het flagellum leiden tot de conclusie dat *C. nitidulus* en *C. tibialis* als zeer nauw verwante, maar wel aparte soorten beschouwd dienen te worden.

Verspreiding

Volgens Brakman (1966) omvat het verspreidingsgebied van *Chlaenius nitidulus* en *C. tibialis* tezamen de provincies Overijssel, Gelderland, Utrecht, Zuid-Holland, Noord-Brabant en Limburg. De verspreidingskaart van *C. nitidulus* in Turin et al. (1977) en Turin (2000) (ook beide soorten samen!) voegt hier de provincie Drenthe aan toe en laat zien dat de meeste vondsten Zuid-Limburg en het ge-

bied van de grote rivieren betreffen met daarnaast verspreide vondsten in Noord-Brabant, Zuid-Holland, Achterhoek en Twente.

Uit onze gegevens blijkt dat *C. nitidulus* (fig. 13) vooral wordt aangetroffen in Zuid-Limburg (op een zeer groot aantal vindplaatsen) en verder verspreid in de zuidelijke helft van ons land. Wij hebben niet al het materiaal uit Twente kunnen traceren in de door ons onderzochte collecties, en van Drenthe konden wij niets terugvinden. Het verspreidingspatroon van *C. tibialis* (fig. 15) lijkt op dat van *C. nitidulus*, maar verschilt toch enigszins. In Zuid-Limburg liggen alle waarnemingen in het westen (Maasdal) en ook in de rest van (zuidelijk) Nederland betreft het voornamelijk locaties in de nabijheid van de grote rivieren Maas, Waal, Rijn en IJssel, terwijl de meer inlands gelegen vindplaatsen ontbreken.

Uit Duitsland is *C. tibialis* recent bekend uit Bayern, Württemberg, Baden en de Pfalz, en daarnaast, van vóór 1950, uit het aan Nederland grenzende Nordrhein en Westfalen (Köhler & Klausnitzer, 1998), dus vooral uit het zuiden. *Chlaenius nitidulus* daarentegen is

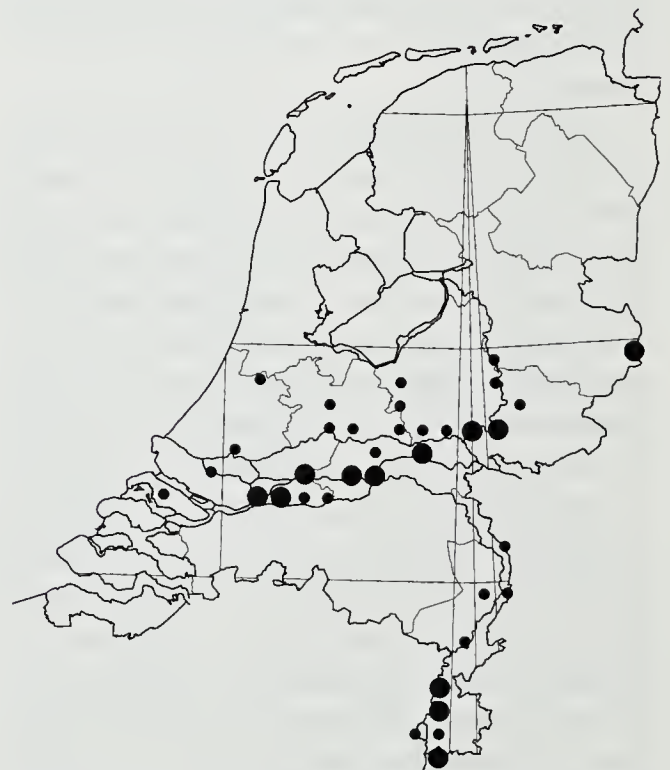


Fig. 15. Verspreiding van *C. tibialis* in Nederland (kleine stippen: waarnemingen vóór 1950; grote stippen: (ook) waarnemingen sinds 1950). [Distribution of *C. tibialis* in The Netherlands (small dots: records prior to 1950; large dots: (also) records since 1950).]

Tabel 1. Aantal hokken, records en exemplaren in drie perioden van *Chlaenius nitidulus* en *C. tibialis*. [Number of grids, records and specimens in three periods for *Chlaenius nitidulus* en *C. tibialis*.]

<i>Chlaenius nitidulus</i>				
	< 1950	1950-1975	> 1975	Som
Aantal hokken	22	8	1	25
Aantal records	109	13	3	125
Aantal exemplaren	138	15	3	156
<i>Chlaenius tibialis</i>				
	< 1950	1950-1975	> 1975	Som
Aantal hokken	27	9	4	36
Aantal records	66	17	6	89
Aantal exemplaren	89	20	6	115

bekend van vrijwel geheel Duitsland. Uit België, waar *C. tibialis* (nog) niet als aparte soort werd opgevat, is alleen *C. nitidulus* bekend van het Maas-, Brabant- en Lotharingendistrict (Desender, 1995). In de rest van Europa is *C. nitidulus* wijd verspreid met uitzondering van Engeland (waar de soort zeer zeldzaam in het zuiden was en waarschijnlijk uitgestorven is), een groot deel van Spanje en Scandinavië (Turin, 1981, 2000; Luff, 1998; Marggi, 1992a, b; Hürka, 1996). *Chlaenius tibialis* kent echter een veel beperkter verspreidingsgebied: Centraal-Europa inclusief de Alpen, Frankrijk en Noord-Spanje. De begrenzing in het oosten is nog niet duidelijk (Turin, 1981, 2000; Marggi, 1992a, b; Hürka, 1996).

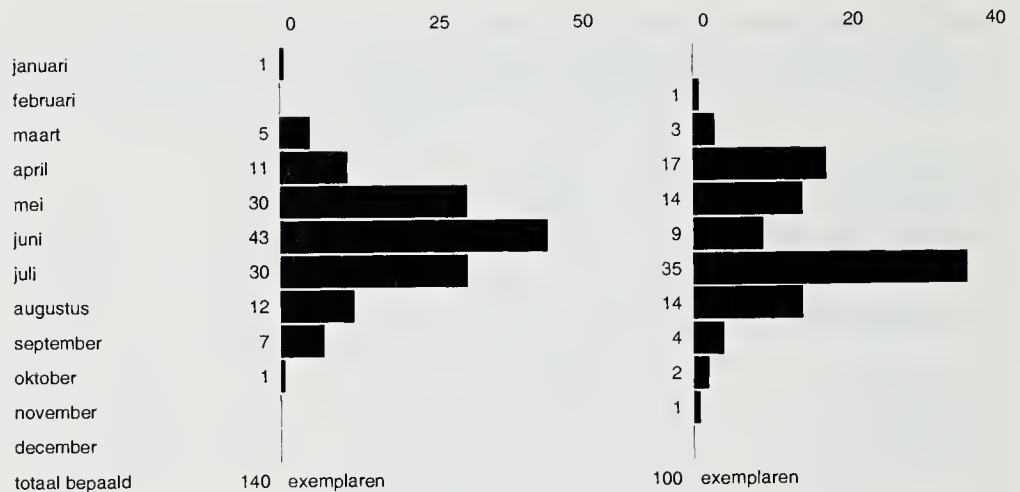
Habitat

Chlaenius nitidulus is een warmteminnende soort van aan de zon blootgestelde, vochtige kalk-, löss- en leemhellingen, bijvoorbeeld in kleigroeven en steile oevers langs de zee (Lohse, 1975). Volgens dezelfde auteur is *C. tibialis* een montane soort van rivier- en beekoevers, en ontbreekt ze volledig in de (Noord-Duitse) laagvlakte. Freude (1976) neemt deze habitatbeschrijvingen vrijwel letterlijk over. Everts (1898) noemt slechts rivieroevers als habitat in Nederland, voor beide soorten. Ook Hürka (1996) noemt het voorkomen van beide soorten langs de onbeschaduwde oevers van wateren, waarbij *C. nitidulus* vooral in laaglandgebieden (maar ook in heuvelgebieden) in weilanden en kleiafgravingen wordt aangetroffen, terwijl *C. tibialis* met na-

me van heuvelgebieden langs rivieren bekend is. Marggi (1992a), tenslotte, noemt *C. nitidulus* vooral voorkomend in heuvelgebieden (slechts in uitzonderlijke gevallen montaan), terwijl *C. tibialis* meer montaan is. Dit patroon in Zwitserland wordt ondersteund door verspreidingskaarten (Marggi, 1992b). Daarbij is *C. nitidulus* hygroofiel met een preferentie voor zware humusbodems zoals in aardappel- en tomatenvelden, terwijl *C. tibialis* uitgesproken vochtminnend is op leem-, zand- en grindbodems van groeven, onder stenen langs akker-randen, en wegbermen. De habitat kenmerken voor *C. nitidulus* genoemd in Freude (1976) kloppen niet met die in Zwitserland. Met name Lohse (1975) en Marggi (1992a) benadrukken de grote verschillen in de habitat van de beide soorten, waarbij de aanduidingen onderling echter nogal verschillen.

De habitats van beide soorten in Nederland vallen niet goed op te maken uit de etiketten van het onderzochte materiaal daar gegevens daaromtrent vrijwel altijd ontbreken. De aanduidingen akker (2x), westhelling (1x) en wegberm (1x) als habitat bij *C. nitidulus* wijzen wellicht op een wat minder vochtige habitat dan de termen aanspoelsel (2x), uiterwaard (2x) en Maas (6x) bij *C. tibialis*. De vindplaatsen (etiketgegevens) van *C. tibialis* suggereren een sterke binding aan de oevers van grote rivieren of in of bij uiterwaarden gelegen plas-sen, kolken en oude meanders. Incidenteel zijn *C. tibialis* en *C. nitidulus* langs de grote rivieren op dezelfde plaats en datum verzameld. Er bestaat dus in elk geval een gedeeltelijke overlap in habitat.

Fig. 16. Fenologie van respectievelijk *Chlaenius nitidulus* en *C. tibialis*, gebaseerd op het aantal exemplaren. [Phenology of *Chlaenius nitidulus* en *C. tibialis* respectively, based on the number of specimens.]



Fenologie

Volgens het diagram in Turin et al. (1977; voor *C. nitidulus* en *C. tibialis* tezamen) nemen de waarnemingen van februari tot augustus toe; daarnaast zijn er nog enkele oktoberwaarnemingen. Uit onze gegevens blijkt nagenoeg hetzelfde te gelden voor beide soorten: de grootste aantallen zijn waargenomen van april tot augustus, met incidentele vangsten in de rest van het jaar (fig. 16). Het fenogram voor *C. tibialis* lijkt een twee-topppige curve te vertonen, maar gezien de tamelijk lage aantallen zal dit waarschijnlijk niet significant zijn. Marggi (1992a) beschouwt waarnemingen in februari als bewijs voor het overwinteren in het adulte stadium. Het voorkomen van exemplaren met zachte dekschilden in augustus wijst op voortplanting in het voorjaar en vroege zomer.

Uit de verspreidingskaarten zou afgeleid kunnen worden dat beide soorten in de tweede helft van de vorige eeuw sterk achteruit zijn gegaan. Dit wordt bevestigd door het aantal records in drie verschillende tijdsperioden (tabel 1); na 1950 zijn beide soorten nauwelijks meer waargenomen in Nederland.

Discussie

Na de publicatie van Lohse (1975), waarin *Chlaenius tibialis* opnieuw werd afgesplitst van *C. nitidulus*, heeft het nog 25 jaar geduurd voordat deze opvatting in Nederland doordrong. Hiervoor kunnen twee redenen worden opgevoerd.

De eerste reden is het feit dat de afsplitsing vooral gebaseerd blijft op kleurkenmerken van poten, antennen en tasters, terwijl uitwendige morfologische verschillen, behalve de moeilijk interpreteerbare vorm van de achterhoeken van het halsschild, ontbreken. Zelfs in het mannelijk genitaal werden door Lohse (1975) geen verschillen gevonden. Door het onderzoek van de sclerieten van de interne zak is in het huidige onderzoek aangetoond, dat er in elk geval bij de mannetjes van *C. nitidulus* en *C. tibialis* kleine verschillen bestaan. Determinatie van onuitgekleurde vrouwtjes geeft echter ook nu nog steeds problemen, daar de spermathecae - toch al moeilijk te vinden - zeer sterk op elkaar lijken.

De tweede reden is de vermoedelijk zeer sterke achteruitgang van beide soorten in Nederland (Desender & Turin, 1986). De soorten worden eenvoudigweg nauwelijks meer verzameld, waardoor men ook niet met het mogelijke probleem geconfronteerd wordt. Bovendien hoeft men geen aandacht te schenken aan een donkergekleurde variëteit indien men eenduidig op *C. nitidulus* uitkomt bij determinatie.

Het door ons bewerkte materiaal is vooral afkomstig uit museumcollecties, die voornamelijk het oudere materiaal bevatten (Cuppen, 2000), terwijl het recent verzamelde materiaal nog in de collecties van de verzamelaars aanwezig is. Een gedeelte van dit recente materiaal is door ons niet bekeken. De gegevens wijzen echter zeer duidelijk op een sterke achteruitgaande trend. In de ons omringende landen staat *C. nitidulus* vanwege geconsta-

teerde achteruitgang op de Rode Lijsten (Hyman, 1992; Trautner & Müller-Motzfeld, 1995; Desender et al., 1995). Vooralsnog zijn de aangevoerde redenen voor de achteruitgang, zoals klimaatsveranderingen, vermessing, verstedelijking en toenemende recreatiedruk, niet overtuigend. Mogelijk kunnen de diverse natuurontwikkelingsprojecten langs beken en met name de grote rivieren bijdragen aan het omkeren van de achteruitgang in ons land.

Dankwoord

Wij danken Jürgen Trautner voor het beschikbaar stellen van de foto van *C. tibialis*. Jan Muilwijk (die tijdens museumwerk er achterkwam met hetzelfde probleem te zitten als wij), Dré Teunissen, Piet Poot, Wim Veldkamp en de conservatoren van de musea danken wij voor het beschikbaar stellen van hun collectiegegevens.

Literatuur

- BRAKMAN, P. J., 1966. Lijst van Coleoptera uit Nederland en het omliggend gebied. – *Monographieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging* 2: 1-219.
- CUPPEN, J. G. M., 2000. Distribution, phenology, food and habitat of *Hygrobia hermanni* in The Netherlands (Coleoptera: Hygrobiidae). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 60: 53-60.
- DESENDER, K., 1995. 1. Carabidae. In: *Enumeratio Coleopterorum Belgicae* (G. Coulon ed.) 1: 13-28.
- DESENDER, K., D. MAES, J.-P. MAELFAIT & M. VAN KERCKVOORDE, 1995. Een gedocumenteerde Rode Lijst van de zandloopkevers en loopkevers van Vlaanderen. – *Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud* 1: 1-208.
- DESENDER, K. & H. TURIN, 1986. Overeenkomsten en verschillen bij recente veranderingen in de samenstelling van de loopkeverfauna in vier West-Europese landen (Coleoptera, Carabidae). – *Nieuwsbrief European Invertebrate Survey, Nederland* 17: 23-32.
- EVERTS, E., 1898. *Coleoptera Neerlandica* 1: i-viii, 1-676. Nijhoff, 's-Gravenhage.
- FELIX, R. F. F. L. & P. S. VAN WIELINK, 2000. *Calodromius bifasciatus* nieuw voor de Nederlandse fauna (Coleoptera: Carabidae). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 60: 149-158.
- FREUDE, H., 1976. Familienreihe Adephaga (1). 1. Familie: Carabidae (Laufkäfer). In: *Die Käfer Mitteleuropas* (H. Freude, K. W. Harde & G. A. Lohse eds) 2: 1-302. Goecke & Evers, Krefeld.
- HEIJERMAN, TH. & J. MUILWIJK, 1992. *Asaphidion stierlini*, een derde soort uit de *A. flavipes* groep in Nederland (Coleoptera: Carabidae). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 52: 13-18.
- HŮRKA, K., 1996. *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*: 1-565. Kabourek, Zlín.
- HYMAN, P. S., 1992. *A review of the scarce and threatened Coleoptera of Great Britain* 1: ii, 1-484. UK Nature Conservation, Peterborough.
- JEANNEL, R., 1970. Coléoptères Carabiques, 2e partie. – *Faune de France* 40: 573-1173.
- KÖHLER, F. & B. KLAUSNITZER (eds), 1998. Verzeichnis der Käfer Deutschlands. – *Entomologische Nachrichten und Berichte (Dresden), Beiheft* 4: 1-185.
- LOHSE, G. A., 1975. Neuheiten der deutschen Käferfauna IX. – *Entomologische Blätter für Biologie und Systematik der Käfer* 71: 129-134.
- LUFF, M. L., 1998. *Provisional atlas of the ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Britain*: 1-194. Biological Records Centre, Huntingdon.
- MARGGI, W. A., 1992a. Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz (Cicindelidae & Carabidae) Coleoptera. – *Documenta Faunistica Helvetiae* 13 (1): 1-477.
- MARGGI, W. A., 1992b. Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz (Cicindelidae & Carabidae) Coleoptera. – *Documenta Faunistica Helvetiae* 13 (2): 1-243.
- MUILWIJK, J. & TH. HEIJERMAN, 1991. *Asaphidion curtum*, een tweede soort uit de *A. flavipes* groep in Nederland (Coleoptera: Carabidae). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 51: 145-152.
- SCHULER, L., 1962. La spermathèque des *Chlaenius* de France (Callistomorphi Jeannel) (Coleoptera). – *L'Entomologiste* 18: 77-86.
- TRAUTNER, J. & K. GEIGENMÜLLER, 1987. *Sandlaufkäfer. Laufkäfer*: 1-488. Margraf Publishers, Aichtal.
- TRAUTNER, J. & G. MÜLLER-MOTZFELD, 1995. Checkliste der Laufkäfer Deutschlands. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* 27: 96-105.
- TURIN, H., 1981. Provisional checklist of the European ground-beetles (Coleoptera, Cicindelidae & Carabidae). – *Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging* 9: 1-249.
- TURIN, H., 1990. Naamlijst voor de Nederlandse loopkevers (Coleoptera: Carabidae). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 50: 61-72.
- TURIN, H., 2000. De Nederlandse loopkevers, verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae). – *Nederlandse Fauna* 3: 1-666.
- TURIN, H., J. HAECK & R. HENGEVELD, 1977. Atlas of the carabid beetles of The Netherlands. – *Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen* 68: 1-228.