galathea 18/3 • Berichte des Kreises Nürnberger Entomologen • 2002 • S. 117 - 127
©Ges. Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

Zur Stammesgeschichte der Carabidae

(Erläuterungen und Ergänzungen zu aktuellen molekular-phylogenetischen Untersuchungen bei Carabidae)

FRANK KLEINFELD

Abstract: It is not possible talking about nature without using a basic taxonomy for all its creatures. Linnè's systematically order enabled us to catalogue biodiversity. But reality is different! DNA changes in time by mutations. Investigating related species this molecular clock allows to reconstruct phylogenetic trees, by using mitochondrial gene sequences. They reflect the dynamics in evolution and demonstrate that traditional determinations of organism's rank was by no means objective! Because development may run in different ways, e.g. parallel, silent, or irregular, modern taxonomy has to combine traditional morphological methods with genetical aspects in front of the distinct zoogeographical background. The author takes the ground beetle family *Carabidae*, to demonstrate the problems. The old Greek were right speaking of "pantha rei" which means everything is in motion.

Etwa seit Mitte der siebziger Jahre wurden vereinzelt genetische Untersuchungen an Carabini vorgenommen. Chromosomen-Analysen liegen schon aus dem Jahre 1963 vor. Die relevanten Arbeiten sind im Literaturverzeichnis A. aufgeführt. Wie aus den aufgeführten Arbeiten erkennbar wird, waren die jeweiligen Untersuchungsansätze und Fragestellungen uneinheitlich und entsprachen naturgemäß auch dem jeweiligen Stand der molekularbiologischen Technik. Diese erhielt erst mit der Entwicklung der "*Polymerase Kettenreaktion*" in den 80er Jahren ihren letzten Schliff. Auch wurden die Untersuchungen jeweils im Rahmen kleinerer Forschungsprojekte mit unterschiedlichen Fragestellungen angewandt, wie z. B. die Studien an *Chrysocarabus*-Arten belegen. Eine breit angelegte systematische Untersuchung einer größeren Insektengruppe nach einheitlichen Techniken und Kriterien fehlte bisher. Japanische Arbeitsgruppen haben in den Jahren 1997 bis 2002 die Gruppen *Cychrini*, *Ceroglossini* und *Carabini* mit Schwerpunkt *Carabus* systematisch genanalytisch untersucht (s. Literaturnachweis B). Deren Ergebnisse seien nachfolgend auszugsweise dargestellt und teilweise kommentiert. Ich denke, daß sie sinngemäß auch auf andere Insektenfamilien übertragen werden können und deshalb von breiterem Interesse sind. Spezielle

Ergebnisse hinsichtlich zoogeographischer Erkenntnisse bezüglich einzelner Länder, insbesondere des japanischen Raumes, bleiben im Folgenden außer acht. Vorangestellt werden zunächst einige Erläuterungen zu Grundlagen und Methodologie.

Methodik / Grundlagen Alle nachstehenden Ausführungen beruhen auf über 2000 Untersuchungen von Teilen der mitochondralen DNA (= m-DNA), genau genommen auf der vergleichenden Gen-Strukturanalyse der mitochondralen NADH-dehydrogenase der Unterform 5 (kurz als „ND5" bezeichnet). Es wird deren Basensequenz analysiert [1]). Die vollständige, ringförmige m-DNA enthält bei Tieren etwa 14-19 Kilobasen (= 14-19 kb), der analysierte Abschnitt der ND5 etwa 1,1 kb. (In einigen Fällen wurde zusätzlich noch als ein weiterer Bestandteil der m-DNA die Sequenz der „28SrDNA" untersucht). In der Zeitachse kommt es regelmäßig zu Veränderungen der Basensequenz, dabei wird eine Base durch eine andere ersetzt. Diese „Substitutionsrate" verläuft in der Zeitachse linear („molekulare Uhr"). Man bezeichnet die „Substitutionsrate" auch als „Evolutions-" oder „Mutationsrate". Das heißt, daß man, bei Kenntnis dieser Evolutionssrate, aus den vorgefundenen Veränderungen in der Basensequenz Rückschlüsse auf den Zeitpunkt ziehen kann, zu dem sich ein Taxon von seinen Ahnen abgespalten hat. Je höher die Substitutionsrate ist, je feiner ist die Zeitauflösung für die Stammbaumanalyse. Da diese Rate bei der m-DNA höher ist als bei Genen des Zellkernes hat sich für diese Fragestellungen die Untersuchung der m-DNA bewährt (der Grund dafür liegt wahrscheinlich in der geringeren Effizienz der Reparaturenzyme und der höheren Fehlerrate der mitochondralen DNA-Polymerase). Festgestellt sei, daß nicht das eigentliche Erbgut im Zellkern sondern ausschließlich das Erbgut der Mitochondrien analysiert wird (Mitochondrien werden ausschließlich mütterlich vererbt, wodurch deren Rekombinationsrate stark eingeschränkt wird. Mitochondrien können nur aus Mitochondrien durch Wachstum und Teilung hervorgehen – im Gegensatz zu allen anderen Zellorganellen. Ihr Aufbau und ihre Funktion sind bei allen tierischen Lebewesen praktisch identisch – und unverzichtbar für das Leben.) Aus den gefundenen Abweichungen in der Basensequenz kann man schließlich einen (mitochondralen) phylogenetischen Stammbaum der analysierten Tiere entwickeln. Je mehr Abweichungen in der Basensequenz der m-DNA gefunden werden, um so länger lief die Entwicklung der Lebewesen

---

[1] Berkanntlich kodiert ja die Abfolge der sogenannten ‚Basen' (Cytosin, Thymin, Guanin und Adenin) auf dem DNA-Molekül die Reihenfolge der Aminosäuren bei derEnzymsynthese (= genetischer Code).

getrennt – und sinngemäß umgekehrt.[2]) –KIMURA hat aus geologisch zeitlich gut definierten Ereignissen eine Evolutionsdistanz für die ND5 Analyse von 0,01 D = 3,6 Mill. Jahre ermittelt. Mit dieser „Meßlatte" sind alle Kladogramme der Arbeiten erstellt.

©Ges. f. Biologische Entomologie; download unter www.biologiezentrum.at

Die Tatsache, daß Mitochondrien mit ihrem eigenen Erbgut unverzichtbarer Bestandteil sowohl des *ersten* komplexen Zellorganismus [3]) als auch einer *jeden* heutigen Zelle sind, ermöglicht den Schluß, daß es neben der m-DNA auch nur *eine* ursprüngliche n-DNA (= Kern- [nucleus-] DNA) im Zellkern der *Urzelle* gegeben haben kann. Beide DNA's haben sich dann *gemeinsam* aber *nebeneinander* (nämlich in verschiedenen Zellorganellen, dem Nucleus bzw. den Mitochondrien) über die Zeit hinsichtlich ihrer Basensequenz modifiziert. Aus diesem „Ur-Einzeller" mit seinem „DNA-Grundmuster" hat sich schließlich durch evolutive Veränderungen im Erbgut die Vielfalt des heutigen Lebens entwickelt. Auf dieser Feststellung beruht das Prinzip und die Tauglichkeit molekularer phylogenetischer Untersuchungen an mitochondraler-DNA (die ja eigentlich die Erbsubstanz im Nucleus und weniger das Mitochondrium im Auge haben). Vereinfacht bedeutet das, daß eine identische Gensequenz der m-DNA zweier Lebewesen für eine identische n-DNA bei beiden steht – es sich bei den Untersuchten somit um die *gleiche* Art handeln muß (Ausnahmen siehe weiter unten).

Prinzipiell könnte man analoge Analysen auch mit n-DNA vornehmen. Sie ist dafür aber, wie oben schon kurz aufgeführt, weniger geeignet, unter anderem deshalb, weil ihre Substitutionsrate deutlich niedriger ist als die der ND5, die Zeitauflösung des Stammbaumes damit viel gröber würde.

1. ***Entwicklung der Carabidae*** – Zu Beginn des Alt-Tertiärs vor etwa 40-50 Mio. Jahren (Stufe: Eozän – 38-55 Mio. J.) kam es zu einer explosiven „Radiation"[4]) (adaptive Radiation nach einer Umweltkatastrophe?) der

---

[2] Die dargestellte Methode kann allerdings keine absolut sicheren phylogenetischen Aussagen treffen, weil sich aus den DNA- Vergleichen nicht *alle* früher erfolgten Mutationen entnehmen lassen, da die Rück- und Parallelmutationen nicht erfaßt werden können. Sie führen dennoch zusammen mit Befunden anderer Disziplinen zu gut abgesicherten phylogenetischen Schlußfolgerungen.

[3] Darunter ist der Zellaufbau der sog. „Eukaryonten" zu verstehen, in deren Grundplasma eine Fülle von Membransystemen (= Organellen) eingeschlossen sind: Zellkern, Mitochondrien, endoplasmatisches Reticulum etc. Im Gegensatz dazu stehen die primitiven Zellen der „Prokaryonten", in deren Grundplasma auch die Erbinformation „schwimmt" und nicht von einer Membran umgeben ist. Es fehlen die Zellorganellen. Vertreter der Prokaryonten sind die Bakterien.

[4] Evolutive Differenzierung einer Ausgangsart in mehrere neue, ökologische Nischen besetzende, Arten.

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

Carabidae. Es entwickelten sich aus gemeinsamen „Laufkäfer-Ahnen" neue Tribus: die *Carabini, Ceroglossini* und *Pamborini* einerseits sowie die *Cychrini* andererseits. In der Folgezeit spalteten sich die *Carabini* weiter auf in die *Calosomina* und die *Carabina*. Letztere wiederum entwickelten sich zu den neun Divisionen, die wir heute unterscheiden können: *Leptospinulati, Arciferi, Crenolimbi, Archicarabimorphi, Spinulati, Lipastromorphi, Latitarsi, Digitulati* und *Procrustimorphi*. Ähnlich dynamische Entwicklungen in, geologisch gesehen, kleinen Zeiträumen hat es in der Paläontologie mehrfach gegeben. Besonders bekannt geworden ist die kambrische Revolution mit ihrer sogenannten „*Edicarna* Fauna" Demgegenüber gab es auch mehrfach gewaltige Faunenschnitte, so etwa alle 26 Mio. Jahre im Karbon, Perm, Trias, Jura, Kreide und zuletzt im Tertiär. Grund dafür waren möglicherweise geologisch-metereologische Katastrophen wie Asteroiden-Einschläge, gigantischer Vulkanismus, Klimaverschiebungen etc.

In wie weit die „hot spots", Regionen besonderer Vielfalt von Fauna und Flora, hier im Kontext auch zu berücksichtigen sind, bleibt offen. Unklar ist oftmals, warum es - früher und auch heute - mancherorts und zu gewissen erdgeschichtlichen Epochen zu einer „Artenexplosion" kommt. Wann (und warum?) tickt das Erbgut manchmal gewissermaßen nur unhörbar und wann entfaltet es seine ungeahnten Möglichkeiten in Form, Vielfalt und Adaptation der Organismen?

2. *Phänotypus und mitochondrale Phylogenie verlaufen asynchron.*

Zunächst seien dieser Beobachtung einige Beispiele vorangestellt:

- Der in Japan lebende *C. (Limnocarabus) clathratus aeqatilis* ist entsprechend seiner ND5-Sequenz mit dem gleichfalls in Japan lebenden *C. (Leptocarabus) porrecticollis* sehr viel näher verwandt als mit dem *C. (L.) clathratus* vom eurasischen Festland von dem er sich vor langer Zeit getrennt hat. Bemerkenswert ist die nahe Verwandtschaft beider in ihrer ND5-Sequenz bei sehr unterschiedlichem Aussehen der beiden japanischen Arten. Die Artenbildung muß sich dementsprechend verhältnismäßig rasch nach Auftrennung der „*clathratus*"-Stammform vollzogen haben.

- Vertreter des Subgenus *Eocechenus* haben sich aus *Neoplesius*-Formen entwickelt („morphologische Transformation"). Ihre ND5-Sequenzen sind sehr ähnlich bis gleich, morphologisch hingegen bestehen beträchtliche Unterschiede.

©Ges. f. Biodiversitätsforschung; Download unter www.biologiezentrum.at

- Ähnliches gilt für die Arten *C. (Eccoptolabrus) exiguus* und *C. (Calocarabus) aristochroides*, die ebenfalls nahe verwandt sind bei sehr unterschiedlichem Habitus.
- Auch die phaenotypisch durchaus unterschiedlichen Vertreter der Subgenera *Leptocarabus* und *Rhigocarabus* haben nahe verwandte genetische Wurzeln
- *C. (Acoptolabrus) leechi* und *C. (Acoptolabrus) mirabilissimus* sind ND5-genetisch identisch bei deutlich unterschiedlichem Aussehen.
- *C. (Damaster) blaptoides capito* von der Insel Sado ist hinsichtlich seiner ND5-Gensequenz identisch mit *C. (D.) blaptoides* von der Insel Honshu. Andauernde räumliche Trennung führte hiert zu bemerkenswerten morphologischen Differenzen bei gleicher Gensequenz.
- *C. (HEMICARABUS) tuberculosus, C. (Hemicarabus) nitens* und *C. (Hemicarabus) macleayi* sind morphologisch unstrittig als drei Arten zu unterscheiden, liegen jedoch hinsichtlich Ihres ND5-Stammbaumes sehr nahe beieinander.

Man spricht bei den oben genannten Beispielen auch von einer „*rapiden morphologischen Differenzierung*", d. h. es kommt aus noch weitgehend unklarer Ursache in einem zeitlich nur kurz bemessenen Intervall zur Ausbildung morphologisch deutlich voneinander abweichender Formen („*Speziesbildung*") bei identischer oder kaum voneinander abweichenden ND-5-Sequenzen. Die Veränderungen in der Erbsubstanz der Organismen ergaben sich offenbar innerhalb einer relativ kurzen Zeitspanne. Dieser Zeitraum war zu kurz, um sich schon heute in einer unterschiedlichen ND5-Sequenz widerzuspiegeln (daher: identische ND5-Sequenz bei sehr unterschiedlicher Morphologie). Das heißt, die ND5-Sequenzänderung hinkt in Fällen einer „*rapiden morphologischen Differenzierung*" zeitlich hinterher. Wir können morphologisch zwar Arten unterscheiden, können diesen Schritt der Artenbildung jedoch (noch) nicht an der genetischen molekularen Uhr der ND5 nachvollziehen. [5]) Die genannten Vorgänge können sich sowohl sympatrisch als auch allopatrisch abspielen.

---

[5] Diese Beobachtung könnte für die Richtigkeit des „Punktualismus" in der Artenbildung sprechen. Diese Auffassung akzeptiert die Variation und Selektion als Erklärung evolutiven Wandels innerhalb von Populationen (= „Mikroevolution") unterstellt jedoch der Artenbildung zusätzliche Mechanismen (= „Makroevolution"). Gegensatz: „Gradualismus" – Modell der allmähliche Artenbildung, dem heute überwiegend der Vorzug gegeben wird.

3. ***Parallele Evolution*** („KONVERGENZ") - Darunter ist die Entwicklung ähnlicher Formen aus unterschiedlichen Wurzeln („clustern"[6]) im gleichen Umfeld oder gleichen Lebensgewohnheiten zu verstehen. Morphologische Ähnlichkeiten sind kein sicheres Indiz für einen gemeinsamen „Stammvater"

- Zum Beispiel ähneln sich *Cathaicus*, *Eupachys* und *Acathaicus* sehr. Alle haben jedoch unterschiedliche Vorfahren. So haben *Cathaicus* und *Coptolabrus* einen gemeinsamen Vorfahren (cluster); ebenso wie *Eupachys* und *Acoptolabrus* eine gemeinsame Wurzel haben. *Acathaicus* hat eine eigene Wurzel und ist nicht verwandt mit den beiden anderen Subgenera.

- Die japanischen *Leptocarabus-Formen* und die des chinesischen Festlandes haben unterschiedliche Wurzeln, während sie sich morphologisch einander sehr ähneln. Dies ist ein gutes Beispiel einer allopatrischen parallelen Evolution.

- Die Genitalmorphologie von *Apotomopterus* (Division: *Spinulati*) und *C. clathratus* (daher Division *Leptospinulati* Imura 1998) hat sich unabhängig voneinander zu ähnlicher Form entwickelt.

4. ***Silent Evolution*** – Darunter ist zwar ein Weiterticken der „molekularen Uhr" zu verstehen, jedoch verbunden mit kaum merklichen morphologischen Veränderungen („Verharren in Tradition"). Hierzu gehören z. B. die „lebenden Fossilien" (*Nautilus, Limulus, Latimeria, Neopilina* etc.).

Es besteht *keine* nachvollziehbare gesetzmäßige Beziehung zwischen dem Ausmaß der Veränderungen im Phänotypus und der verstrichenen Zeitspanne. Im diesem Sinne einer „*silent Evolution*" sind z. B. die *Tomocarabus*-Arten zu sehen, die seit über 14 Mio. Jahren im wesentlichen unverändert geblieben sind. Dies gilt z. B. auch für den *C. (Apotomopterus) sauteri,* der sich schon vor ca. 20 Mio. Jahre aufgespalten hat in eine Inselform (Taiwan) und die chinesischen Festlandformen, deren Habitus jedoch nur geringe Unterschiede („Subspecies") aufweisen. Ähnliche Beobachtungen kann man bei *C. (Oreocarabus) glabratus* machen. Populationen, die seit ca. 20 Mio. Jahren durch die Auffaltung der Alpen geographisch getrennt wurden, sind morphologisch kaum voneinander unterscheidbar, nur ND-5-

---

[6] „cluster" sind das genetische Potential, aus dem heraus sich das „Neue" weiter entwickelt hat. Anders ausgedrückt bedeuten verschiedene „cluster" unterschiedliche Stammformen.

genetisch sind Veränderungen objektivierbar. Sinngemäß übertragbar ist diese Beobachtung auch auf den großen Formenkreis des *C. (Megontontus) violaceus.*

Geographische Isolation von Populationen über lange Zeiträume müssen also nicht zwangsläufig zu morphologischen Änderungen des Phänotypus führen, wie wir sie vom Beispiel des *C. (D.) blaptoides* kennen.

Zwei weitere Beispiele für evolutiven „Stillstand" sind: *C. (Carabus) granulatus* bzw. *C. (Limnocarabus) clathratus* in Japan & Eurasien und *C. (Procrustes) anatolicus* und *C. (P.) anatolicus lycicus* auf Zypern bzw. dem anatolischen Festland).

5. ***Diskontinuierliche Evolution*** – Aus den vorliegenden Untersuchungen ergibt sich, daß die Dynamik der Artenbildung der *Carabini* nicht linear in der Zeitachse verläuft. Vielmehr stehen rascher morphologischer Differenzierung mancher Formen zu neuen Arten mit sehr großer Ähnlichkeit oder Identität ihrer ND5-Sequenzen Arten mit *„genetischem Stillstand"* gegenüber. Bei ihnen tickt zwar die molekulare Uhr nachweisbar weiter, der Phänotypus der Tiere ändert sich jedoch nur geringfügig (z. B. *TOMOCARABUS spec.*, *C. (APOTOMOPTERUS) sauteri* etc.). Hinzu kommen parallele Entwicklungen bei Arten verschiedener Herkunft, die jedoch unter ähnlichen ökologischen Gegebenheiten leben.

Es handelt sich somit bei der Evolution der Carabini um unregelmäßig ablaufende, multifaktorielle Entwicklungen unter vielfach noch unklaren exogenen und endogenen Bedingungen biologischer Systeme und deren Adaptationsfähigkeit im Ökosystem.

6. ***Konsequenzen für die Systematik*** - Was bedeuten nun die neuen Erkenntnisse für den systematisch tätigen Entomologen? IMURA, SU und OSAWA (1997) machen dazu eine bemerkenswerte Äußerung. Sie wird nachfolgend modifiziert wiedergegeben. Es wird darin unmißverständlich festgestellt, daß es kein *„objektives"* morphologisches Kriterium gibt, aus dem heraus eine Art oder Unterart definiert werden kann. Deshalb muß man neben den *„subjektiven"* Kriterien (wie bisher) jeweils auch taxonomische Überlegungen (‚*natürliche* Reihenfolgen') und zoogeographische Aspekte in die jeweilige systematische Entscheidung einfließen lassen.

Die molekularbiologische Entwicklungsgeschichte der Carabini bringt aus heutiger Sicht mit dem derzeitigem Untersuchungsansatz keine Lösung dieses Problems. Ein wesentlicher Grund dafür ist das Fehlen eines erkennbaren Zusammenhanges zwischen morphologischer Fortentwicklung und zeitlichem Ablauf der molekularen Uhr. Weiterhin müssen also bei fraglichen taxonomischen Entscheidungen (seien es Arten, Unterarten oder geographischen Formen) morphologische, taxonomische und zoogeogra-phischen Aspekte in die Überlegungen mit einbezogen werden müssen [7]).

Aus praktischen Erwägungen sind Definitionen neuer Subgenera oder Taxa, allein auf Grund von ND5-Sequenzanalysen bei ansonsten fehlenden morphologischen Unterscheidungskriterien kritisch zu überdenken. Hierfür gibt es inzwischen einige Beispiele. So wurden in der „*Acoptolabrus*-Gruppe" zwei neue, rein genanalytisch begründete Subgenera definiert. Ektoskeletal sind die Vertreter beider neuen Subgenera unschwer zu „*Acoptolabrus*" zu stellen. Analoges gilt für den *C. (Orinocarabus) latreilleianus* CSIKI für den das Subgenus *Cavazzutiocarabus* definiert wurde. In solchen und ähnlichen Fällen haben die neuen Subgenera, obgleich wissenschaftlich prinzipiell nicht unberechtigt, mehr akademischen Charakter und dienen weniger der praktischen systematischen Arbeit. Nur wenigen Entomologen dürfte ein modernes molekularbiologisches Labor zur Verfügung stehen.

Der Systematiker bleibt von den neuen Beobachtungen auch insofern nicht unberührt, als klar geworden ist, daß sein ‚subjektiver' Spielraum eher noch größer geworden ist – es bleibt dabei: Es gibt keine einzigen Wahrheiten, keine Dogmen in der Systematik. Sie ist letztlich nur eine Krücke zur Erlangung einer gewissen Übersicht über die Vielfalt des Lebens, sie stellt gewissermaßen den Versuch einer Momentaufnahme (‚*Realabstraktion*') in einem dynamischen biologischen System dar. Das Wissen ob dieser Schwierigkeiten sollte auch so manch engstirnigen Systematikerstreit relativieren. Womit die moderne biologische Forschung die antike griechische Erkenntnis, daß >*alles fließt*<, aufs Neue bestätigt. Beständig ist nur die Veränderung!

DANKSAGUNG: Herrn Helmut Schütze, Gleichen sei sehr herzlich für seine ergänzenden Anregungen und Hinweise gedankt.

---

[7] Arten lassen sich weder in ihrer räumlichen Verbreitung noch in ihrer zeitlichen Ausdehnung als essentiell-typologische Einheiten begreifen. Die Spezies stellt in der modernen Evolutionsbiologie eine „Realabstraktion" dar, einen Begriff, dem man Ausschnitte eines kontinuierlichen historischen Entwicklungsgeschehens zuordnet (WEHNER & GEHRING).

 ©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

ALLEMAND, R., MALAUSA, J.-C. 1984. Compatibilité génétique et distances phylétiques entre les espèce du genre *Chrysocarabus* THOMSON. *Ann. Soc. ent. France (NS)* **20**: 347-363.

ASSMANN, TH., NOLTE, O., REUTER, H. 1994. Postglacial colonization of middle Europe by *Carabus auronitens* as revealed by population genetics. In DESENDER, K. et al. (edit.), *Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Dordrecht*: 3-9.

LEQUET, A. 1987. Nouvelles données sur la génétique des *Chrysotribax* REITTER. *L'Entomologiste* **43**: 91-93.

MALAUSA, J. C., PUJANTE, Y., DRESCHER, J., ARMAND, J. 1984. Preuves génétiques de la synonymie de *Chrysocarabus punctatoauratus* GERM. avec *Chrysocarabus auronitens* FABRICIUS. *Nouvelle Revue d'entomologie (NS).* **1**: 359-363.

MOSSAKOWSKI, D., WEBER, F. 1972. Korrelationen zwischen Heterochromatingehalt und morphologischen Merkmalen bei *Carabus auronitens. Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **10**: 291-300

MOSSAKOWSKI, D., WEBER, F. 1976. Chromosomale und morphologische Divergenzen bei *Carabus lineatus* und *C. splendens*. 1. Ein Vergleich sympatrischer und allopatrischer Populationen. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **14**: 280-291.

PUISSÉGUR, C., BOUIX, G. 1963. Garniture chromosomique chez les genres *Chaetocarabus* THOMS. et *Chrysocarabus* THOMS. *C. R. Acad. Sc. Paris.* **256**: 1389-1392.

PUISSÉGUR, C. 1964. Recherches sur la genetique des *Carabes. Vie et Milieu. Suppl.* **18**: 1-288.

PUISSÉGUR, C. 1974. Quelques aspects du probleme genetique de la melanisation chez *Chrysocarabus solieri* DEJ. *Entomops.* **5**: 61-64.

PUISSÉGUR, C. 1977. Preuves genetiques de la separation specifique de *Chrysocarabus hispanus* et *Chrysocarabus rutilans. Entomops.* **43**: 71-80.

PUISSÉGUR, C. 1978. Preuves genetiques complementaires de la separation specifique de *Chrysocarabus (Chrysotribax) rutilans* DEJEAN. *Entomops.* No. **45**: 141-144.

SERRANO, J. 1986. A chromosome study of twenty species of Spanish *Carabid* beetles. *Genetica* **69**: 133-142.

VAJE, S. 1988. Stabilität der Artgrenze bei naheverwandten *Chrysocarabus* Formen: Differenzierung biochemischer Merkmale. *Dissertation Univ. Bremen, Fachber. Biologie/Chemie*, 156 SS.

WEBER, F. 1966. Beitrag zur Karyotypanalyse der Laufkäfergattung *Carabus* L. *Chromosoma Berlin* **18**: 467-476.

WEBER, F. 1968. Die intraspezifische Variabilität des hetero-chromatischen Armes eines Chromoms bei der Gattung CARABUS L. *Chromosoma Berlin* **23**: 288-308.

WEBER, F. 1971. Korrelierte Formveränderungen von Nukleolus und nukleolusassoziiertem Heterochromatin bei der Gattung *Carabus. Chromosoma Berlin* **34**: 261-273.

WEHNER, R., GEHRING, W. 1995: Zoologie. *Thieme* 23. Auflage. 861 SS:

 ©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

IMURA, Y., SU, Z.-H., KIM, C.-G, OSAWA, S.. 1998. Reorganization of the *Oreocarabus* Complex Based on Endophallic Morphology and Molecular Phylogeny. *Elytra*, **26:** 223-248.

IMURA, Y., SU, Z.-H., OSAWA, S. 2000. Phylogenetic Relationsships in the Division *Arciferi*. *Elytra*, **28**: 235-239.

IMURA, Y., SU, Z.-H., OSAWA, S. 1997. Morphology and Molecular Phylogeny of some Tibetan Ground Beetles belonging to the Subgenera *Neoplesius* and *Eocechenus*. *Elytra*, **25**: 231-245.

IMURA, Y., SU, Z.-H., OSAWA, S. 1998. Some *Cychrine* Species from Central Sichuan, China, Description of two New Species and Evolutionary Considerations. *Elytra*, **26**: 9-16.

IMURA, Y., SU, Z.-H., OSAWA, S. 2000. Phylogenetic Relationsships in the Division *Arciferi*. *Elytra*, **28**: 235-239.

IMURA, Y., SU, Z.-H., OSAWA, S. 2000. Phylogeny in the Division *Archicarabimorphi* as Viewed from Mitochondrial ND5 Gene Sequences. *Elytra*, **28**:223-228.

IMURA, Y., ZHOU H.-Z., OKAMOTO, M., SU, Z.-H.,OSAWA, S. 1998. Phylogenetic Relationships of Some Chinese Ground Beetles Belonging to the Subgenera Neoplesius, Pagocarabus and Aristocarabus, Based on Mitochondrial ND5 Gene Sequences. *Elytra*, **26**: 1-7.

IMURA, Y.,KIM,CH.-G.,SU,Z-H.,OSAWA, S. 1998. An Attempt at the Higher Classification of the *Carabina* (Coleoptera, *Carabidae*) Based on Morphology and Molecular Phylogeny, with Special Reference to *Aptomopterus*, *Limnocarabus* and *Euleptocarabus*. *Elytra*, **26**: 17-35.

KIM, CH.-G., IMURA, Y., OSAWA, S. 1999. Origin and Evolution of the *Apotomopterus* Ground Beetles as Deduced from Mitochondrial ND5 Gene Sequences. *Elytra*, **27**:643-649.

KIM, CH.-G.; ZHOU, H.-Z.; IMURA, Y., TOMINAGA, O., SU,Z.-H., OSAWA,S. 2000. Pattern of Morphological Diversification in the *Leptocarabus* Group Beetles as Deducted from Mitochondrial ND5 Gene and Nuclear 28S rDNA Sequences. *Mol. Biol. Evol.* **17**:137-145.

KIMURA, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* **16**: 111-120.

OSAWA, S, IMURA, Y. ET. AL. 1999. Evolution of the *Carabid* Ground Beetles. Adv. Biophys., **36**: 65-106.

OSAWA, S., SU, Z.-H., IMURA, Y. 2001. Notes on the Japanese *Calosomina*-species. „*Japanische Zeitschrift*", 277-279, 1. July 2001

OSAWA, S., ZHI-HUI,S., IMURA, Y. 2002. Molecular Phylogeny and Evolution of the *Carabid* Ground Beetles of the World. *Tetsugakushobo, Tokyo*, SS. 264

SU, Z.-H., IMURA, Y., TOMINAGA, O., OSAWA, S. 2000. Phylogeny in the *Crenolimbi* Ground-beetles as Deduced from Mitochondrial ND5 Gene Sequences. *Elytra* **28**:229-233.

TOMINAGA, O., SU, Z.-H.; KIM, C-G., OKAMOTO, M., IMURA, Y., OSAWA,S. 2000. Formation of the Japanese *Carabina* Fauna Inferred from Phylogenetic Tree of Mitochondrial ND5 Gene Sequences. *Journ. Mol. Evol.* **50**: 541-549.

ZHI-HUI SU, OHAMA, T., OKADA, S., NAKAMURA, K. N., ISHIKAWA, R., OSAWA, S. 1996. Geography-linked Phylogenie of the *Damaster* Ground Beetles Inferred from Mitochondrial ND5 Gene Sequences. *Journ. Molecular Evolution,* **42**:130-134.

ZHI-HUI SU, OHAMA, T.., OKADA, S., NAKAMURA, K. N., ISHIKAWA, R. OSAWA, S. 1996. Phylogenetic Relationships and Evolution of the Japanese *Carabinae* Ground Beetles Based on Mitochondrial ND5 Gene Sequences. *Journ. Molecular Evolution,* **42**:124-129.

ZHI-HUI, S., IMURA, Y., OSAWA, S. 2001. Evolutionary Diskontinuity of the *Carabine* Ground Beetles. *J. Mol. Evol.* **53**: 517-529.

Verfasser: Dr. Frank Kleinfeld
Uhlandstrasse 15
D-90768 Fürth

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Galathea, Berichte des Kreises Nürnberger Entomologen e.V.

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Kleinfeld Frank

Artikel/Article: Zur Stammesgeschichte der Carabidae (Erläuterungen und Ergänzungen zu aktuellen molekular-phylogenetischen Untersuchungen bei Carabidae) 117-127