

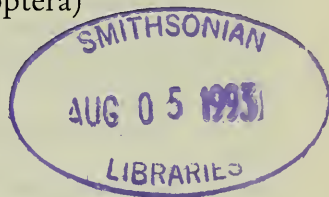
Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 488	56 S.	Stuttgart, 15. 4. 1993
----------------------------	--------	---------	-------	------------------------

Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera)

Phylogenetic Investigations of Morphological Characters
in Larval Carabidae (Insecta: Coleoptera)

Von Erik Arndt, Leipzig

Mit 26 Abbildungen und 3 Tabellen



Summary

1.) Larval characters of representatives of 39 tribes of Carabidae have been analyzed phylogenetically. In addition, characters of larvae of the adephagan families Rhysodidae, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Amphizoidae, Hygrobiidae, of Micromalthidae (Archostemata) and of 6 polyphagan families are taken into consideration.

2.) The phylogeny of the suborder Adephaga and of the family Carabidae is discussed. The results of this study suggest that the Adephaga form a monophyletic unit. The Carabidae (excluding Rhysodidae) + Dytiscoidea (Dytiscidae, Noteridae, Amphizoidae, and Hygrobiidae) form a monophyletic unit which is characterized by the presence of egg-bursters in the first larval instar (chapter 7.).

3.) The Trachypachidae are probably the sister-group of the Dytiscoidea (7.4.).

4.) The Carabidae (excluding Rhysodidae) are monophyletic (7.4.).

5.) A sister-group relationship between the Cicindelitae and the Loricitae is suggested by several common derived larval features (5.1.).

6.) The Metriitae and Paussitae form a monophyletic unit, which has separated very early from the rest of the Carabidae (5.3.).

7.) The Brachinitae are an old group and are possibly closer related to the Metriitae and Paussitae (5.3.3.).

8.) The Psydrinae (sensu ERWIN) are polyphyletic. The systematic placement of Psydrini remains unclear (5.4.2.).

9.) Patrobitae + Trechitae are monophyletic. The Trechini + Tachyina are monophyletic (5.4.2.3.).

10.) One larval synapomorphy supports the monophyly of the extensive subfamily Harpalinae if the Cnemacanthini are included (5.4.3.). The larval characters found in Platynini may come close to the groundplan of the Harpalinae.

11.) A monophyletic unit which comprises all members of the Pterostichini, Morionini, Callistini, Oodini, Licinini, Panagaeini, Peleciini, Harpalini, Cnemacanthini and Zabryni is

characterized by a significant synapomorphy. A part of the Platynini, which are certainly not monophyletic, is probably more closely related to this large group (5.4.3.1.).

12.) The Harpalini (including Amblystomini) and Cnemacanthini seem to form a monophyletic unit (Harpalidae sensu KRYZHANOVSKY). The definition and monophyly of these tribes is not entirely clear at present (5.4.3.1.).

13.) The monophyly of the Truncatipennia (Dryptitae, Anthiitae, Ctenodactylitae, Orthogoniitae, and Lebiitae) is doubtful. The monophyly of a group comprising the Platynini (in part), Lachnophorini, Odacanthini, Dryptini, Galeritini, Zuphiini, Perigonini, Cyclosomini, Masoreini, Mormolycini, and Lebiini is proposed as a working hypothesis. This group is characterized by the complete absence of the lacinia (5.4.3.2.).

14.) The relationship of the Ctenodactylini, Orthogoniini, and Graphipterini is quite unclear. (5.4.3.3.; 5.4.3.5.).

15.) Anthiini + Heliunini (Anthiitae) form a monophyletic unit which is characterized by significant synapomorphies in the larval stage (5.4.3.4.).

Zusammenfassung

1. Larvalmerkmale von Vertretern aus 39 Triben der Carabidae wurden phylogenetisch analysiert. Ferner wurden Merkmale von Larven aus den Adephegen-Familien Rhysodidae, Gyridae, Halpidae, Noteridae, Dytiscidae, Amphizoidae, Hygrobiidae, sowie von den Micro-malthidae (Archostemata) und 6 Familien der Polyphaga in die Diskussion einbezogen.

2. Die Phylogenie der Unterordnung Adephaga und der Familie Carabidae wird diskutiert. Die Ergebnisse bestätigen die Monophylie der Adephaga. Carabidae (ohne Rhysodidae) und Dytiscoidea (Dytiscidae, Noteridae, Amphizoidae und Hygrobiidae) bilden eine monophyletische Einheit, die durch die Ausbildung von Eizähnen im ersten Larvenstadium charakterisiert ist (Kapitel 7.).

3. Die Familie Trachypachidae ist wahrscheinlich die Schwestergruppe der Dytiscoidea (7.4.).

4. Die Carabidae (ohne Rhysodidae) sind monophyletisch (7.4.).

5. Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Cicindelidae und Loricitae wird durch verschiedene gemeinsam abgeleitete Larvalmerkmale nahegelegt (5.1.).

6. Metriitae und Pausitae bilden eine monophyletische Einheit, die sich sehr früh vom Rest der Carabidae abgespalten hat (5.3.).

7. Die Brachinitae sind eine sehr alte Carabidengruppe und möglicherweise näher mit den Metriitae und Pausitae verwandt (5.3.3.).

8. Die Psydriinae (sensu ERWIN) sind polyphyletisch. Die systematische Stellung der Tribus Psydriini ist unklar (5.4.2.).

9. Patrobitae + Trechitae bilden eine monophyletische Einheit. Trechini + Tachyina sind monophyletisch (5.4.2.3.).

10. Durch eine Synapomorphie der Larven läßt sich die Monophylie der umfangreichen Unterfamilie Harpalinae (inklusive Cnemacanthini) begründen (5.4.3.). Die Larvalmerkmale einiger Platynini kommen wahrscheinlich dem Grundplan der Harpalinae nahe.

11. Die Monophylie einer Gruppe, die alle Vertreter der Pterostichini, Morionini, Callistini, Oodini, Licinini, Panagaeini, Peleciini, Harpalini, Cnemacanthini und Zabryini einschließt, ist durch eine signifikante Synapomorphie begründet (5.4.3.1.).

12. Harpalini (inklusive Amblystomini) und Cnemacanthini scheinen eine monophyletische Einheit zu bilden (Harpalidae sensu KRYZHANOVSKY). Abgrenzung und Monophylie dieser Triben sind gegenwärtig noch unklar (5.4.3.1.).

13. Die Monophylie der Truncatipennia (Dryptitae, Anthiitae, Ctenodactylitae, Orthogoniitae und Lebiitae) ist zu bezweifeln. Die Monophylie einer Gruppe, die die Platynini (partim), Lachnophorini, Odacanthini, Dryptini, Galeritini, Zuphiini, Perigonini, Cyclosomini, Masoreini, Mormolycini und Lebiini umfaßt, wird als Arbeitshypothese postuliert. Die Gruppe ist durch das Fehlen der Lacinia charakterisiert (5.4.3.2.).

14. Die systematische Stellung von Ctenodactylini, Orthogoniini und Graphipterini ist unklar (5.4.3.3. und 5.4.3.5.).

15. Anthiini + Heliunini (Anthiitae) bilden eine monophyletische Einheit, die durch signifikante Synapomorphien im Larvenstadium gekennzeichnet ist (5.4.3.4.).

Inhalt

1. Einleitung	3
2. Material und Methoden	4
2.1. Material	4
2.2. Methoden	6
3. Allgemeine Merkmale der Carabidenlarve	6
3.1. Habitus	6
3.2. Kopf	6
3.3. Thorax	9
3.4. Abdomen	10
3.5. Chaetotaxie	11
4. Verteilung der larvalmorphologischen Merkmale innerhalb der untersuchten Taxa	12
4.1. Merkmale der Polyphaga, Archostemata und Adephaga	12
4.1.1. Verzeichnis der Merkmale	12
4.1.2. Merkmalsalternativen der Polyphaga, Archostemata und Adephaga	12
4.2. Merkmale der Carabidae	14
4.2.1. Verzeichnis der Merkmale	14
4.2.2. Merkmalsalternativen der Carabidae	14
5. Diskussion der larvalmorphologischen Merkmale der Carabidae	20
5.1. Unterfamilie Carabinae	20
5.1.1. Supertribus Nebriitae	21
5.1.2. Supertribus Loriceritae	21
5.1.3. Supertribus Cicindelitae	22
5.1.4. Supertribus Carabitae	23
5.1.5. Supertribus Omophronitae	24
5.2. Unterfamilie Scaritinae	25
5.2.1. Supertribus Migadopitae	25
5.2.2. Supertribus Elaphritae	25
5.2.3. Supertribus Promecognathitae	25
5.2.4. Supertribus Siagonitae	26
5.2.5. Supertribus Scarititae	26
5.2.6. Supertribus Pseudomorphitae	27
5.3. Unterfamilie Paussinae	27
5.3.1. Supertribus Metriitae	29
5.3.2. Supertribus Paussitae	29
5.3.3. Supertribus Brachinitae	30
5.4. Unterfamilien Broscinae + Harpalinae + Psydrinae (partim)	31
5.4.1. Unterfamilie Broscinae	31
5.4.2. Unterfamilie Psydrinae	31
5.4.3. Unterfamilie Harpalinae	34
6. Vergleich der Ergebnisse mit bestehenden systematischen Auffassungen bei den Carabidae	45
7. Rückschlüsse auf die Phylogenie der Adephaga	48
7.1. Gyrinidae	48
7.2. Rhysodidae	49
7.3. Haliplidae	49
7.4. Carabidae, Trachypachidae und Dytiscoidea	50
8. Literatur	51

1. Einleitung

Im Bestreben, die Klassifikation der Coleoptera durch eine konsequent phylogenetische Grundlage abzusichern, wurde in jüngerer Zeit eine rege Diskussion über die Stammesgeschichte der Adephaga geführt. Dabei ist lediglich die Monophylie der Adephaga unumstritten. Die Abgrenzungen der Untergruppen und deren Ver-

wandtschaftsbeziehungen werden dagegen äußerst kontrovers diskutiert. Den meisten dieser Untersuchungen liegen verschiedene Aspekte der Imaginalmorphologie zugrunde (siehe zum Beispiel BAEHR 1979, BELL 1982, BEUTEL & ROUGHLEY 1988, BILS 1976, BURMEISTER 1976, KAVANAUGH 1986 und NICHOLS 1985). Mit wachsender Kenntnis der Jugendstadien fließen aber zunehmend auch Ergebnisse der Larvalmorphologie in phylogenetische Betrachtungen ein. Nach einem ersten Versuch von CROWSON (1955) sind hier Arbeiten von BEUTEL & ROUGHLEY (1988) und RUHNAU (1986) zu nennen.

Die vorliegende Arbeit versucht, Hypothesen der Phylogenie der Carabidae anhand von Larvalmerkmalen zu prüfen.

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wäre ohne die Hilfe zahlreicher Kollegen nicht realisierbar gewesen. In erster Linie habe ich für die umfangreiche Unterstützung Dr. R. G. BEUTEL (Aachen) zu danken. Für viele fruchtbare Diskussionen und kritische Hinweise danke ich den Kollegen Prof. B. KLAUSNITZER (Dresden), Dr. M. BAEHR (München), Dr. Y. BOUSQUET (Ottawa) und Dr. F. HIEKE (Berlin). Darüber hinaus habe ich für die Leihgabe oder Überlassung von Larvenmaterial Dr. B. BURAKOWSKI (WARSCHAU), V. GOLLKOWSKI (Oelsnitz), M. HARTMANN (Erfurt), Prof. K. HURKA (Prag), Dr. C. JEANNE (Langon), Dr. L. LE SAGE (Ottawa), Prof. J. K. LIEBHERR (Ithaca), Dr. G. MÜLLER-MOTZFELD (Greifswald), Dr. K. NEMOTO (Tokyo), Dr. A. N. NILSSON (Umea), Prof. W. PAARMANN (Göttingen), Dr. J. PERNER (Jena), Dr. A. W. PUTSHKOV (Kiev), Dr. P. H. SCHNITTER (Halle), O. SORGE (Leipzig) und D. W. WRASE (Berlin) zu danken.

2. Material und Methoden

2.1. Material

Tabelle 1. Liste der untersuchten Taxa. — *Leihgaben*: ¹⁾ Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde; — ²⁾ B. KLAUSNITZER, Dresden; — ³⁾ Canadian National Collection, Ottawa; — ⁴⁾ R. G. BEUTEL, Aachen; — ⁵⁾ Zoologisches Museum, Berlin; — ⁶⁾ K. HURKA, Prag. — Alle anderen Larven befinden sich in der Sammlung des Autors.

Polyphaga

Cantharidae
Cantharis spec.

Silphidae
Silpha spec.
Phosphuga atrata Linné

Staphylinidae
Lathrobium longulum Gravenhorst
Xantholinus spec.
Falagria spec.

Histeridae
Paralister spec.

Hydraenidae
Helophorus spec.

Hydrophilidae
Hydrous piceus Linné¹⁾

Archostemata

Micromalthidae
Micromalthus debilis Le Conte¹⁾

Adephaga

Gyrinidae
Gyrinus opacus Sahlberg
Orectochilus villosus Müller

Haliplidae
Haliplus spec.

Noteridae
Noterus clavicornis De Geer²⁾

Dytiscidae
Acilius spec.
Agabus spec.²⁾
Colymbetes spec.
Hyphydrus ovatus (Linné)
Hydroporus palustris (Linné)

Amphizoa
Amphizoa spec.³⁾

Hygrobiiidae
Hygrobia hermanni (Fabricius)²⁾

Rhysodidae
Omoglymmius hamatus (Le Conte)⁴⁾

Trachypachidae

Trachypachus ?holmbergi Mannerheim

Carabidae

Nebrini (S. 21)

Leistus Frölich (4 Arten)
Pelophila borealis Paykull
Nebria Latreille (12 Arten)
Eurynebria complanata (Linné)

Opisthiini (S. 21)

Opisthius richardsoni Kirby⁴⁾

Notiophilini (S. 21)

Notiophilus Dumeril (6 Arten)

Loricerini (S. 21)

Loricera pilicornis (Fabricius)

Collyrini (S. 23)

Collyris Fabricius (3 Arten)¹⁾

Ctenostomatini (S. 23)

Pogonostoma spec.¹⁾
Ctenostoma Klug (5 Arten)¹⁾

Megacephalini (S. 23)

Tetracha Hope (2 Arten)¹⁾
Omus californicus Eschscholtz
Megacephala euphratica Latreille & Dejean
Amblychila Say (2 Arten)¹⁾
Oxychila tristis Fabricius¹⁾
Phaeoxantha cruciata Brullé¹⁾

Mantichorini (S. 23)

Mantichora Fabricius (2 Arten)¹⁾

Cicindelini (S. 23)

Myrmecoptera spec.⁵⁾
Odontochila Agassiz (8 Arten)¹⁾
Cicindela Linné (21 Arten)
Euprosopus Dejean (2 Arten)¹⁾
Prepusa punctum Klug¹⁾

Carabini (S. 24)

Calosoma Weber (6 Arten)
Carabus Linné (59 Arten)
Procerus Dejean (2 Arten)

Cydrini (S. 24)

Sphaeroderus lecontei Dejean
Cydrus caraboides (Linné)

Omophronini (S. 24)

Omophron Latreille (2 Arten)

Elaphrini (S. 25)

Elaphrus Fabricius (3 Arten)
Blethisa multipunctata (Linné)

Scaritini (S. 27)

Scarites Fabricius (2 Arten)

Clivinini (S. 27)

Clivina Latreille (2 Arten)
Dyschirius Bonelli (7 Arten)

Metriini (S. 29)

Metrius contractus Eschscholtz

Brachinini (S. 30)

Brachinus crepitans (Linné)

Broschini (S. 31)

Brosicus Panzer (2 Arten)

Patrobini (S. 32)

Patrobus Stephens (2 Arten)
Diplois Motschulsky (2 Arten)
Deltomerus tatricus (Miller)

Trechini (S. 33)

Trechus Clairville (8 Arten)
Trechoblemus micros (Herbst)

Bembidiini (S. 33)

Bembidion Latreille (20 Arten)
Asaphidion flavipes (Linné)
Tachys Stephens (3 Arten)

Pogonini (S. 33)

Pogonus spec.

Pterostichini (S. 34)

Poecilus Bonelli (7 Arten)
Pterostichus Bonelli (40 Arten)
Tapinopterus balcanicus Ganglbauer
Cyclotrachelus seximpressus Le Conte
Abacetus villiersianus Straneo
Abax Bonelli (4 Arten)
Molops Bonelli (2 Arten)

Morionini (S. 34)

Morion spec.

Callistini (S. 34, 36)

Chlaenius Bonelli (13 Arten)
Callistus lunatus (Fabricius)

Oodini (S. 34, 36)

Oodes helopioides (Fabricius)

Peleciini (S. 34, 37)

Eripus oaxacanus Straneo & Ball

Panagaeini (S. 34, 37)

Panagaeus Latreille (2 Arten)

Licinini (S. 34, 37, 38)

Licinus Latreille (6 Arten)
Badister Clairville (3 Arten)
Zargus crotchianus Wollaston

Harpalini (S. 34, 38, 40)

Bradycellus Erichson (3 Arten)
Trichocellus placidus (Gyllenhal)
Dicheirotichus Du Val (2 Arten)⁶⁾
Stenolophus Latreille (3 Arten)
Acupalpus Latreille (6 Arten)
Trichotichnus laevicollis (Duftschmid)
Parophonus maculicornis (Duftschmid)
Xestonotus lugubris Dejean
Notobia terminata Say
Diachromus germanus (Linné)
Anisodactylus Dejean (4 Arten)
Harpalus Latreille (15 Arten)
Pseudophonus Motschulsky (5 Arten)
Acinopus picipes Olivier
Nesacinopus solitarius Wollaston
Ophonus Stephens (11 Arten)

Zabrinini (S. 34, 38, 41)

Amara Bonelli (24 Arten)
Zabrus Clairville (3 Arten)

Platynini (S. 38, 41)

Synuchus Gyllenhal (2 Arten)
Platyderus Stephens (2 Arten)
Sphodropsis ghilianii (Schaum)
Antisphodrus Schauffuss (2 Arten)
Dolichus halensis (Schaller)
Thermoscelis insignis Chaudoir
Lindrothius Kurnakov (2 Arten)
Calathus Bonelli (10 Arten)
Agonum Bonelli (inklusive *Agonodromius* Reitter, 9 Arten)

Europhilus Chaudoir (4 Arten)
Platynus Bonelli (inklusive *Anchomenus* Bonelli, 8 Arten)
Tanystoma maculicollis Dejean
Antarctia spec.⁵⁾
 Odacanthini (S. 41)
Odacantha melanura (Linné)
 Dryptini (S. 41, 42)
Drypta dentata (Rossi)
 Galeritini (S. 41, 42)
Galerita ?janus (Fabricius)
 Masoreini (S. 41, 43)
Masoreus wetterhalli (Gyllenhal)

Lebiini (S. 41, 43)
Lionychus quadrillum (Duftschmid)
Microlestes minutulus (Goeze)
Syntomus spec.
Dromius Bonelli (4 Arten)
Lebia spec.
Cymindis Latreille (8 Arten)
Demetrias Bonelli (2 Arten)
 Anthiini (S. 44)
Thermophilum Hope (3 Arten)
 Orthogoniini (S. 45)
Orthogonius horni Wasmann¹⁾
 Graphipterini (S. 45)
Graphipterus serrator Forskäl.

2.2. Methoden

Die Larven nahezu aller zu untersuchenden Arten wurden ex ovo gezogen oder ihre Determination beruht auf ex ovo gezogenem Material. Sofern vom Autor selbst durchgeführt, erfolgte die Zucht nach den Methoden von GOULET (1976) und THIELE (1968). Die Untersuchung der in Alkohol konservierten Larven erfolgte nach Säuberung und Aufhellung in 10%iger KOH-Lösung unter einem Ringdeckgläschen in Glycerin, wobei sich die Dauer der KOH-Behandlung nach der Größe und Färbung der Larven richtete. Von Larvalexuvien und kleinen Larven (unter 8 mm Länge) wurden Dauerpräparate (Kanadabalsam oder Euparal) angefertigt. Es wurde Optik von CARL ZEISS Jena (Vergrößerung 25 bis 600×) benutzt. Die Terminologie der Larvalmerkmale (inklusive der Chaetotaxie) folgt ARNDT (1991a) und BOUSQUET (1985) sowie BOUSQUET & GOULET (1984). Die phylogenetische Terminologie und Methodik folgt Ax (1984, Kapitel F-I, K).

Systematische Begriffe und Abgrenzung der Taxa folgen der Klassifikation von ERWIN (1991).

3. Allgemeine Merkmale der Carabidenlarven

3.1. Habitus

Die Larven sind dem oligopoden Typ zuzuordnen, der Kopf ist prognath, der Körper meist parallelseitig (Abb. 1), erfährt in einigen Gruppen aber sekundär starke Umbildungen (zum Beispiel verbreiterte Kopf-Prothorax-Region bei Cicindelinae, verbreiterte Abdominaltergite und damit asselartiger Habitus bei Cychnini, Physogastri bei älteren ektoparasitisch lebenden Stadien der Brachinini, *Lebia*, Pseudomorphini und andere).

3.2. Kopf

Kopfseiten gerundet mit eingeschnürtem Nacken oder subparallel; – Frontale ein Sklerit (Labrum, Clypeus und Frons sind verschmolzen); – Nasale ursprünglich vorspringend mit 4 Zähnen, sekundär jedoch zum Teil stark transformiert (Zähne vervielfacht oder verschmolzen oder Nasale ganz flach, ohne Zähne); – Adnasale flach oder vorspringend; – Hinterwinkel des Frontale als Pars aboralis frontalis abgesetzt, diese im L₁ an den Seiten paarige Zähne oder Kiele (Eizähne) tragend; – vom Hinterrand des Frontale zum Hinterrand des Kopfes verläuft die Coronalnaht, die sekundär fehlen kann, das Frontale dann ± breit den Hinterrand des Kopfes erreichend; – Parietale anterior mit 6 Stemmata, diese teilweise sekundär reduziert, Stemmata zum Teil von tiefer Furche (Ocellarfurche) umgeben; – Parietale unterhalb der Stemmata glatt oder mit einer tiefen Querfurche (Cervikalfurche), sekundär

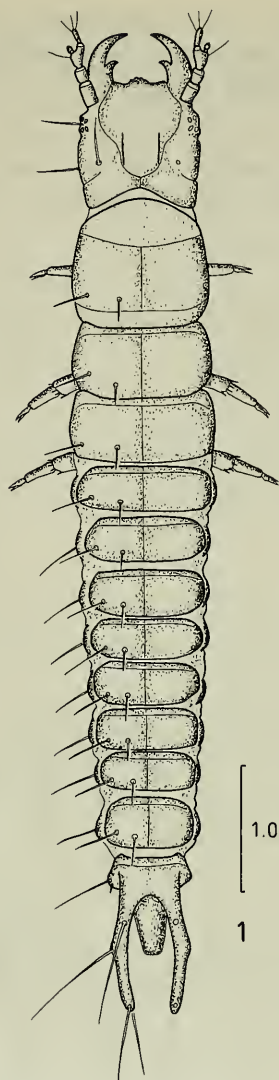


Abb. 1. *Thermoscelis insignis* Chaudoir, L₁; Habitus (nach ARNDT 1992). — Maßstrich: 1.0 mm.

auch mit einer oder mehreren Längsfurchen; — Antennen viergliedrig, das 3. Glied mit zwiebelartigem Sinnesanhang, der Sinnesanhang zum Teil reduziert (Abb. 2); — Mandibeln schlank mit einem Retinakulum am einfachen Innenrand, nur selten mit angedeutetem zweischneidigem Innenrand; — an der Basis der Mandibel Penicillus vorhanden oder fehlend; — Maxille mit Cardo, Stipes, konusförmiger, oft sekundär reduzierter Lacinia, zweigliedriger Galea und viergliedrigen Palpen, Basalglied der Maxillarpalpen meist breiter und kürzer als das folgende Glied (Abb. 3); — Labium nur mit Prämentum, einer unpaarigen Ligula und zweigliedrigen Labialpalpen (Abb. 4); — Palpiger mit dem Prämentum fusioniert, Submentum mit der ventralen Kopfkapselwand verschmolzen, Mentum membranös; — Ventralseite des

Frontalvorderrandes mit einem großen Zahn (Hypodon) oder einer Reihe kleiner Zähne, selten ganz glatt; – Hypopharynx hochgewölbt oder $\pm$ abgeflacht, am Vorderrand mit einem Saum $\pm$ langer Setae.

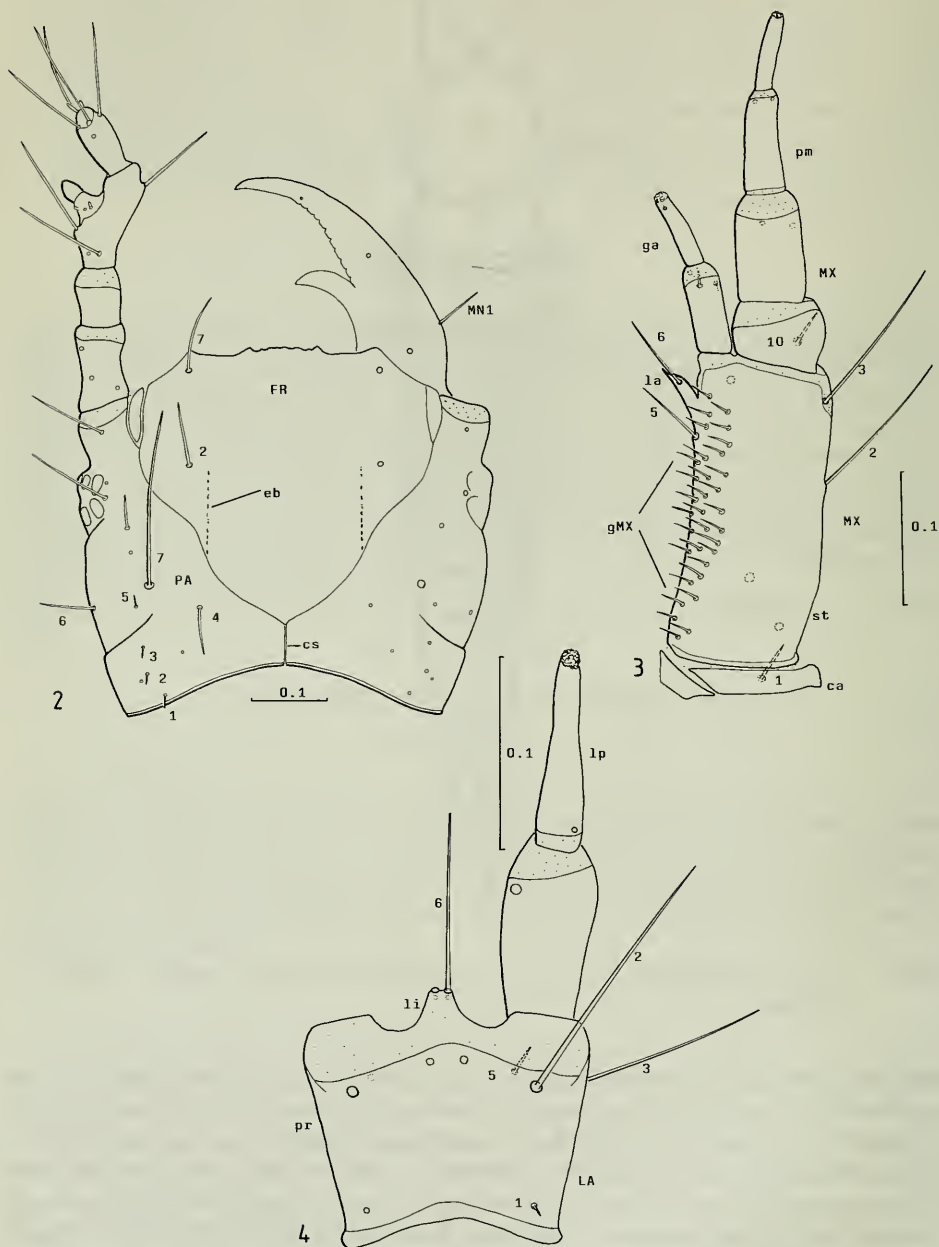


Abb. 2–4. *Agonum mülleri* (Herbst), L₁; Chaetotaxie (nach ARNDT 1991a). – 2. Kopfkapsel; – 3. Maxille (*ca*: Cardo, *ga*: Galea, *la*: Lacinia, *pm*: Maxillarpalpus, *st*: Stipes); – 4. Labium (*li*: Ligula, *lp*: Labialpalpus, *pr*: Prämentum). – Maßstrich: 0.1 mm.

3.3. Thorax

Dorsal mit paarigen Skleriten (Nota), die einen Kiel aufweisen, der das Präscutum markiert; Pronotum (Abb. 5) größer als Meso- und Metanotum (Abb. 6), $\pm$ abgerundet, letztere transvers; – Beine fünfgliedrig (Coxa, Trochanter, Femur, Tibia, Tarsus), mit zwei Klauen, sekundär eine Klaue reduziert oder Klauen zum Pulvillus umgebildet; – zwischen Pro- und Mesothorax liegt ein großes Stigma; – lateral und

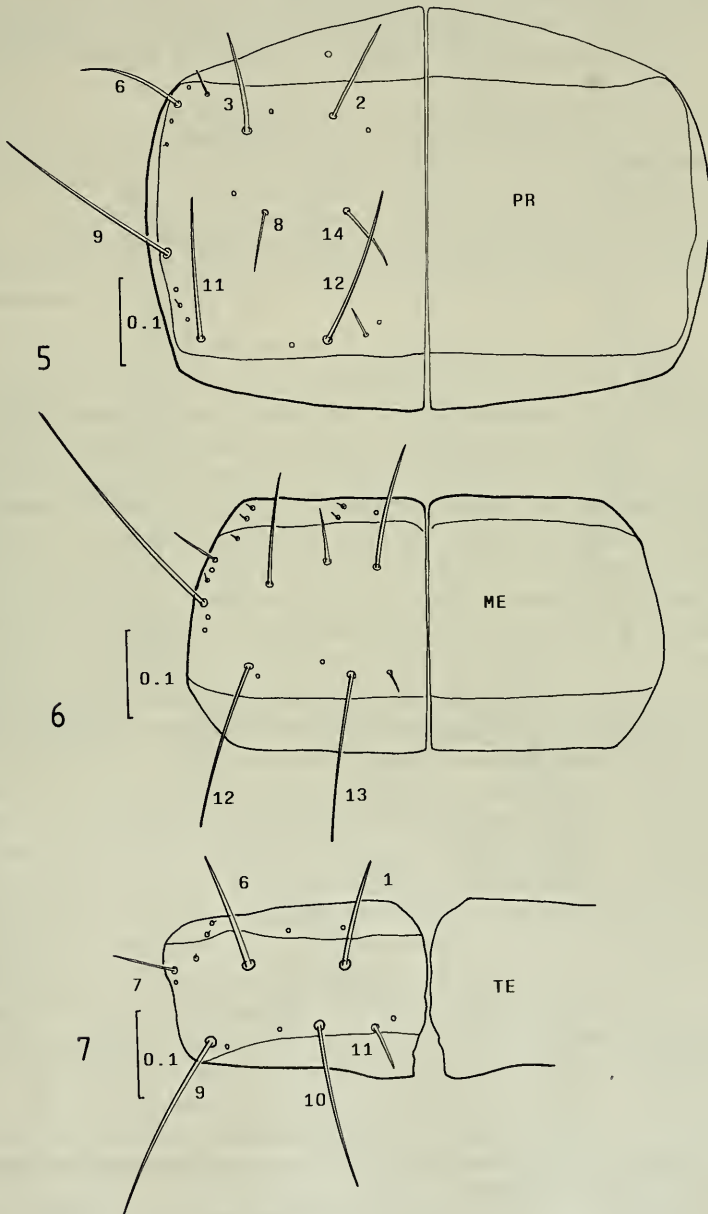
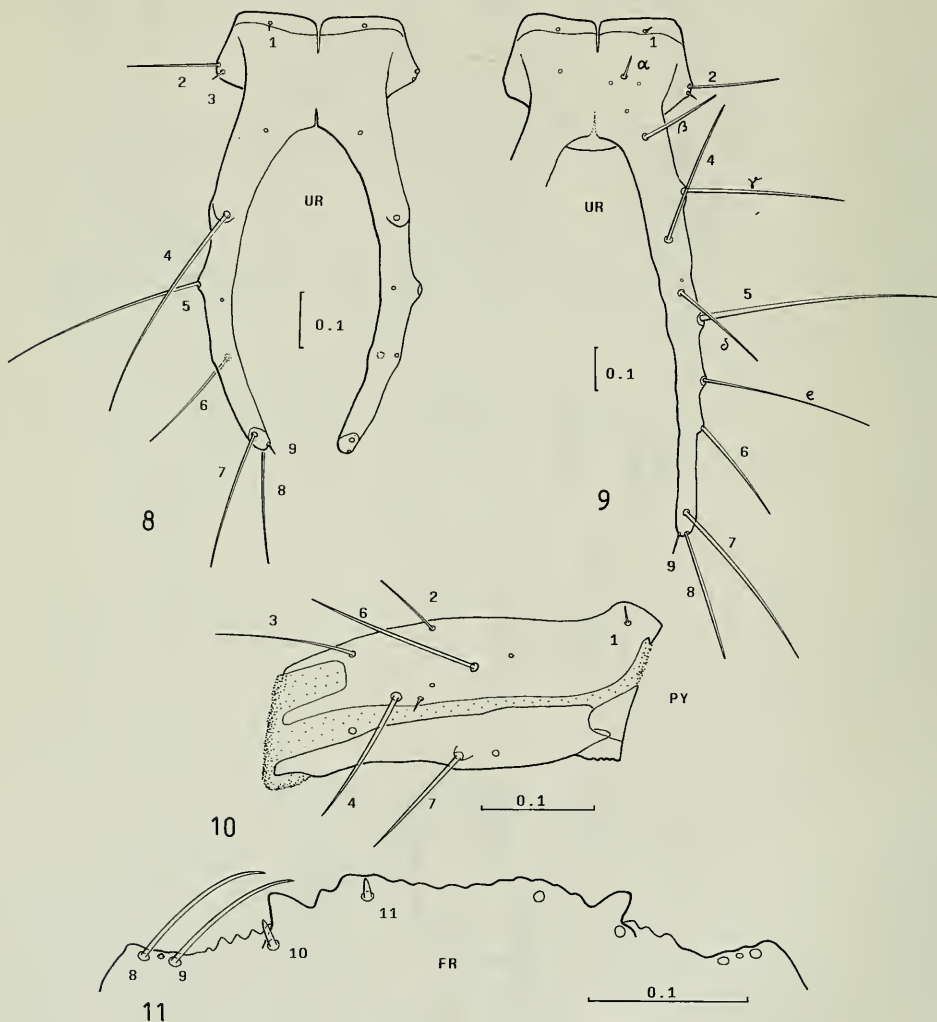


Abb. 5–7. *Agonum mülleri* L₁; Chaetotaxie (nach ARNDT 1991a). – 5. Pronotum; – 6. Mesonotum; – 7. Abdominaltergit I. – Maßstriche: 0.1 mm.

dorsal der Coxalbasis liegen 4 kleine Sklerite (Episternum, Epimeron, Trochantin und Pleurit, die letzten beiden nicht am Prothorax).

3.4. Abdomen

10 Abdominalsegmente, die ersten 8 dorsal mit paarigen Skleriten (Tergite, Abb. 7), die primär einen Kiel aufweisen, der das Präscutum abgrenzt; – an den ersten 7 Abdominalsegmenten je 2 laterale (Epipleurit, Hypopleurit) und 4 ventrale Sklerite (Mediansternit und die paarigen Anterior-, Innen- und Außensternite) ausgebildet; – seitlich liegen annulare Stigmen; – am 8. und 9. Segment fusionieren die



- Abb. 8–10. *Agonum mülleri*; Chaetotaxie (nach ARNDT 1991a). – 8 und 9. Urogomphi, L₁, L₃; – 10. Pygidium, L₁.
 Abb. 11. *Pterostichus strenuus* (Panzer), Chaetotaxie (nach ARNDT 1991a); Nasale und Adnasale, L₃. – Maßstriche: 0.1 mm (Abb. 2–11 zeigen die wichtigsten Chaetotaxie-Merkmale).

Sternite zu einer Platte; — das 9. Abdominaltergit apikal mit paarigen Anhänge (Urogomphi, Abb. 8, 9), diese fest mit dem Tergit verwachsen oder durch eine Membran getrennt, sekundär können die Urogomphi reduziert oder modifiziert sein; — das 10. Segment (Pygidium) konusförmig und unter dem 9. liegend (Abb. 10).

3.5. Chaetotaxie

Die Kodierung der Chaetotaxie erfolgt nach BOUSQUET & GOULET (1984) für das L_1 und nach BOUSQUET (1985) für die höheren Stadien.

Primäre Borsten und Poren sind Bildungen des ersten Stadiums und ihre homologen Strukturen in höheren Stadien; sie werden mit *arabischen Ziffern* (Borsten) und *lateinischen Buchstaben* (Poren) kodiert. — **Sekundäre** Borsten und Poren sind Strukturen der höheren Stadien, die dem ersten Stadium fehlen (mit *griechischen Buchstaben* kodiert). BOUSQUET & GOULET (1984) kodierten für das L_1 nur Borsten und Poren, die sie durch Außengruppenvergleich¹⁾ ermittelten. — Über das ancestrale Muster hinaus auftretende und nur für einige Taxa typische Strukturen werden als **zusätzliche Strukturen** bezeichnet. — Die Abb. 1–11 verdeutlichen die wichtigsten Borsten, zur genauen Lage aller Borsten und Poren siehe BOUSQUET (1985) und BOUSQUET & GOULET (1984).

Parietale (Abkürzung: *PA*) mit 15 (ancestralen, primären) Poren und 19 Setae, davon 10 dorso-lateral; — Frontale (*FR*) mit 7 Poren und 11 Borsten, die Setae $FR_{10, 11}$ liegen unterseits am Nasale, $FR_{8, 9}$ liegen unterseits am Adnasale, zwischen FR_8 und FR_9 befindet sich eine ancestrale, von BOUSQUET & GOULET (1984) nicht kodierte Pore (FR_g); — Antenne (*AN*) mit 7 Poren und 7 Borsten, wobei Antennomere I 5 Poren, Antennomere III 1 Pore und 3 Borsten und Antennomere IV 1 Pore und 4 Borsten (die apikal kronenförmig abstehenden AN_{4-7}) trägt; — an der Innenseite der Antennomere II liegt bei vielen Carabiden die sekundäre Borste AN_a ; — Mandibel (*MN*) an der Außenseite mit einer großen Borste (MN_1), darunter oft mit einer sekundären Borste (MN_a), präapikal eine weitere kleine, primäre Borste, dorsal zwei große Poren, lateral, unterhalb MN_1 eine dritte, kleine Pore; — Maxille (*MX*) mit 7 großen Poren, 12 Borsten und einem $\pm$ ausgedehnten Borstenfeld (gMX , Stipes-Innenseite), MX_1 ventral am Cardo, $MX_{2, 3}$ an der Stipes-Außenseite, MX_4 und 3 Poren ventral am Stipes, MX_5 unterhalb der Lacinia am Stipes, MX_6 an der Lacinia, $MX_{7, 8}$ und 1 Pore an der Galeomere I, MX_9 an der Galeomere II, MX_{10} ventral am Basalglied der Maxillarpalpen, 2 Poren an der Palpomere I, 1 Pore und $MX_{11, 12}$ apikal an der Palpomere II; die letzte Palpomere weist kleine, unregelmäßige Sinnesgrübchen, in einigen Taxa auch 1–2 nicht kodierte Setae auf; — das Prämentum des Labium (*LA*) mit einer Pore (ventral) und 7 Setae, in allen höheren Carabidentaxa ist die Borste LA_4 reduziert; die Labialpalpomeren tragen je 1 deutliche Pore, das Apikalglied daneben kleine unregelmäßige Grübchen oder nicht kodierte Setae; — Pronotum (*PR*) des Prothorax mit 14 (primären) Setae und 12 Poren, Episternum (*ES*) mit 4 Setae, Epimeron (*EM*) ventral mit 1 Borste, Prothorax ventral (Prosternit, *PS*) mit 2 Setae posterior und einem kleinen Borstenfeld (gPS) anterior; — Meso- und Metathorax: Meso- und Metanotum (*ME*) mit 14 Setae und 7 Poren, Episternum (*ES*) mit 3 Setae, Trochantin (*TS*) mit 1 Borste, Epimeron (*EM*) mit 1 Seta, Pleurit, (*PL*) mit 1 Borste; Meso- und Metathorax ventral (Meso- und Metasternum, *MS*) mit 4 Borsten; — Extremitäten: Coxa (*CO*) in fast allen Taxa mit 17 pri-

¹⁾ Außengruppen, englisch outgroups: die dem behandelten Taxon im System nahe stehenden Gruppen.

mären Borsten und 5 Poren, Trochanter (*TR*) mit 8 Borsten und 7 Poren, Femur (*FE*) mit 6 Borsten und 2 Poren (ventral teilweise in zwei oder vier Reihen sekundäre Borsten angeordnet), Tibia (*TI*) mit 7 Borsten und 1 Pore (zum Teil sekundäre Borsten wie am Femur), Tarsus (*TA*) mit 7 Borsten und 6 Poren, Klauen (*UN*) mit je 1 Borste; – Abdomen: Abdominaltergite I–VIII (*TE*) mit 11 (Tergit I) oder 9 (Tergite II–VIII) Borsten und 4 Poren; Tergit IX und Urogomphi (*UR*) mit 9 Borsten und 7 Poren sowie ursprünglich 5 sekundären Borsten (Abb. 8, 9); Epipleurit (*EP*) mit 2 Borsten; Sternite (*ST*) mit 6 Borsten (1 auf dem anterioren, 1 auf dem medianen, je 2 auf dem inneren und äußeren); Pygidium mit 7 Setae und 6 Poren. Weitere nicht kodierte sekundäre Borsten und Poren können an allen Körperteilen auftreten.

In der Chaetotaxie des Thorax und Abdomens lassen sich nach eigenen Untersuchungen einige Borsten zweifelsfrei homologisieren:

Borste TE_9 ist homolog zu ME_{12} und PR_{11} (? UR_7);

Borste TE_{10} ist homolog zu ME_{13} und PR_{12} (? UR_8);

Borste TE_{11} ist homolog zu ME_{14} und PR_{13} (? UR_9);

Borste TE_7 ist homolog zu ME_9 und PR_6 .

4. Verteilung der larvalmorphologischen Merkmale innerhalb der untersuchten Taxa

Im folgenden werden die Merkmale und ihre Ausprägung in den einzelnen Gruppen aufgelistet. Die Darstellung erfolgt aus Gründen der Übersichtlichkeit in Tabellenform.

4.1. Merkmale der Polyphaga, Archostemata und Adephaga

4.1.1. Verzeichnis der Merkmale

Tabelle 2 bringt die Merkmale, die für die Diskussion von Verwandtschaftsbeziehungen der Adephagen-Familien (Kapitel 7.) Bedeutung haben. Die erklärenden Merkmalsalternativen sind in Kapitel 4.1.2. aufgelistet.

4.1.2. Merkmalsalternativen der Polyphaga, Archostemata und Adephaga

Merkmal 1: Labrum, Clypeus, Frons

– 0 Labrum, Clypeus und Frons getrennt; – 1 Clypeus und Frons verschmolzen, Labrum isoliert; – 2 Labrum, Clypeus und Frons vollständig (zum Frontale) verschmolzen.

Merkmal 2: Eizähne

– 0 Eizähne fehlen; – 1 Eizähne als paarige Strukturen in den Hinterwinkeln des Frontale ausgebildet.

Merkmal 3: Borsten AN_{4-7} an der letzten Antennomere

– 0 deutlich ausgebildet und lang; – 1 reduziert.

Merkmal 4: Mola (an der Mandibel)

– 0 vorhanden; – 1 fehlt.

Merkmal 5: Mandibel-Innenseite

– 0 zwei Innenkanten; – 1 eine Innenkante; – 1* Mandibel mit Saugkanal.

Merkmal 6: Penicillus (an der Mandibelbasis)

– 0 fehlt; – 1 vorhanden.

Tabelle 2. Larvalmerkmale der Familien der Polyphaga, Archostemata und Adephaga. – Erklärung der Zeichen: – 0 plesiomorpher Zustand; – 1,2 abgeleiteter Zustand in Transformationsreihen; – * alternativer apomorpher Zustand; – / beide Merkmalszustände auftretend; – ? Merkmalslage unklar; – (-) Merkmal wurde nicht untersucht.

Taxon	Merkmal														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Cantharidae															
<i>Cantharis</i>	2	0	?	1	1	0	0	1*	1	1	0	1	-	0	4
Silphidae															
<i>Phosphuga</i>	0	0	1	1	1	0	0	1*	1*	1	2	1	-	0	0
<i>Silpha</i>	0	0	1	1	1	0	0	1*	1*	1	2	1	-	0	0
Staphylinidae															
<i>Lathrobium</i>	2	0	0	1	0	0	0	1	1	1	2	0	-	0	0
<i>Falagria</i>	0	0	0	1	1	0	0	1*	1*	1	2	0	-	0	0
<i>Xantholinus</i>	2	0	0	1	0	0	0	1	1	1	2	0	-	0	0
Histeridae															
<i>Paralister</i>	2	0	0	1	1	1	1*	1	1	1	2	1	-	?	0
Hydraenidae															
<i>Helophorus</i>	2	0	0	1	1	0	1*	1	1	1	1	1	-	0	3
Hydrophilidae															
<i>Hydrous</i>	0/1	0	1	1	0/1	0	1*	1	1	1	1	0	-	-	0
Micromalthidae															
<i>Micromalthus</i>	0	0	1	0	0	0	2	1*	1	0	0	0	-	-	?4
Gyrinidae															
<i>Orectochilus</i>	2	0	1	1	1*	0	0	0	0	0	2	1	0	?	4
<i>Gyrinus</i>	2	0	1	1	1*	0	0	0	0	0	2	1	0	?	4
Haliplidae															
<i>Haliplus</i>	2	0	1	1	1*	0	0	?1*	?0	0	2	0	?0	1	4
Noteridae															
<i>Noterus</i>	2	0	1	1	0	0	0	?1	1	0	2	1	0	?	?2
Hygrobiidae															
<i>Hygrobia</i>	2	1	1	1	0	0	0	1	2	0	2	1	?0	1	1*
Amphizoidae															
<i>Amphizoa</i>	2	-	1	1	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	1*
Dytiscidae															
<i>Acilius</i>	2	1	1	1	0/1*	0	0	?0	1	0	1	0	0	1	1*
<i>Agabus</i>	2	1	1	1	0	0	0	1	1	0	2	1	0	1	1*
<i>Colymbetes</i>	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	1*
<i>Hydroporus</i>	2	1	1	1	0	0	0	1	2	0	2	1	0	1	1*
<i>Hyphydrus</i>	2	1	1	1	0	0	0	1	2	0	2	1	0	1	1*
Rhysodidae															
<i>Omoglymmius</i>	2	-	0	1	0	0	1	1	2	0	2	1	-	0	4
Trachypachidae															
<i>Trachypachus</i>	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	-	1	2
Carabidae (38 Triben)	2	1	0	1	0/1	0/1	0	0/1	2(1)	0/1	0/1	0(1)	0/1	0	1(2-4)

Merkmal 7: Maxillarpalpenglied I (Palpifer sensu VAN EMDEN)

– 0 deutlich differenziert, ohne Anhänge; – 1 teilweise mit dem Stipes verschmolzen; – 1* deutlich differenziert und die Galea tragend.

Merkmal 8: Lacinia

– 0 deutlich ausgebildet; – 1 fehlend; – 1* mit Galea zur Mala fusioniert.

Merkmal 9: Galea

– 0 zweigliedrig; – 1 eingliedrig; – 2 fehlend; – 1* mit Lacinia zur Mala fusioniert.

Merkmal 10: Zahl der Klauen

– 0: 2 Klauen ausgebildet; 1: 1 Klaue ausgebildet.

Merkmal 11: Borstenfeld gMX (Stipes-Innenseite)

– 0 großes Borstenfeld; – 1 Einzelborsten vorhanden; – 2 Borstenfeld fehlt.

Merkmal 12: Ligula

– 0 deutlich ausgebildet; – 1 nicht deutlich ausgebildet.

Merkmal 13: Chaetotaxie der Coxa

– 0 Borste CO₁₈ (sensu NILSSON 1989) vorhanden; – 1 Borste CO₁₈ fehlt, Pore CO_e (sensu BOUSQUET & GOULET 1984) ausgebildet.

Merkmal 14: Stigmengröße

– 0 Thorakalstigma deutlich größer als die Stigmen des 2.–7. Abdominalsegments; – 1 Thorakalstigma und Abdominalstigmen etwa gleichgroß.

Merkmal 15: Urogomphi

– 0 Urogomphi gegliedert und beweglich am IX. Tergit inserierend (letztes Tergit modifiziert als Pygidium); – 1 Urogomphi ungegliedert, beweglich mit dem IX. Tergit verbunden; – 2 Urogomphi ungegliedert und fest mit dem IX. Tergit verwachsen; – 3 Urogomphi gegliedert und fest mit dem IX. Tergit verwachsen; – 4 Urogomphi fehlend; – 1* Urogomphi beweglich mit dem VIII. (letzten) Tergit verbunden, primär gegliedert.

4.2. Merkmale der Carabidae

4.2.1. Verzeichnis der Merkmale

Tabelle 3 bringt die Merkmale, welche für die phylogenetische Diskussion innerhalb der Familie Carabidae (Kapitel 5.) Bedeutung haben. Die Merkmalsalternativen sind in Abschnitt 4.2.2. aufgelistet.

4.2.2. Merkmalsalternativen der Carabidae

Merkmal 1: Primäre Borsten des Adnasale

– 0 Primäre Borsten FR₈, FR₉ ausgebildet (Abb. 11); – 1 FR₈, FR₉ fehlen.

Merkmal 2: Zusätzliche Borsten des Adnasale

– 0 außer FR₈, FR₉ keine Borsten am Adnasale ausgebildet; – 1 eine zusätzliche Borste zwischen FR₇ und FR₈ in den Winkeln des Adnasale; – 1* eine oder mehrere zusätzliche Borsten neben FR₉ am Vorderrand des Adnasale.

Merkmal 3: Borsten des Nasale

– 0 Borsten FR₁₀, FR₁₁ am Vorderrand des Nasale (vergleiche Abb. 11) deutlich ausgebildet; – 1 Borsten FR₁₀, FR₁₁ verlagert; – 2 Borsten FR₁₀, FR₁₁ fehlen.

Merkmal 4: Borsten der Mandibel (höhere Larvenstadien)

– 0 am Außenrand der Mandibel nur MN₁; – 1 am Außenrand der Mandibel Borste MN_α unterhalb von MN₁ deutlich.

Merkmal 5: Borste AN_α (höhere Larvenstadien)

– 0 Borste AN_α fehlt an der Innenseite des 2. Antennengliedes; – 1 Borste AN_α vorhanden.

Merkmal 6: Borstenfeld gMX am Stipes

– 0 Borstenfeld gMX deutlich ausgebildet mit mehr als 10 Borsten (meist 25 bis 100 Borsten, vergleiche Abb. 3); – 1 Borstenfeld gMX reduziert, nur vereinzelte Borsten vorhanden; – 2 Borstenfeld gMX fehlt.

Tabelle 3. Larvalmerkmale der Carabidae. — Zeichenerklärung wie in Tab. 2. Die Abkürzungen der speziellen Apomorphien werden auf S. 20 erklärt.

Taxon	Merkmal																										Spezielle Apomorphien
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Tetracha</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, Ga, StiSp, Mn
<i>Onus</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	1	2	1	0	0	0!	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, Ga, StiSp, Mn
<i>Megacephala</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, Ga, StiSp, Mn
<i>Amblychella</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, Ga, StiSp, Mn
<i>Oxycheila</i>	0	0	0	?	?	0/1	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, gsp.Bo, Ga, StiSp, Mn
<i>Phaeoxantha</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, Ga, StiSp, Mn
<i>Manichora</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, Ga, StiSp, Mn
<i>Mymecoptera</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, gsp.Bo, Ga, StiSp, Mn
<i>Odonochila</i>	0	0	0	?	?	0/1	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, gsp.Bo, Ga, StiSp, Mn
<i>Cicindela</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, gsp.Bo, Ga, StiSp, Mn
<i>Eutrochus</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, gsp.Bo, Ga, StiSp, Mn
<i>Prepupa</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, gsp.Bo, Ga, StiSp, Mn
<i>Pogonostoma</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, ?gsp.Bo, Ga, StiSp, Mn
<i>Ctenostoma</i>	0	0	0	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, gsp.Bo, Ga, StiSp, Mn
<i>Collyris</i>	?	?	?	?	?	?	0	1*	1*	0	0	2	1*	2*	2	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	3	Kopf, AsV, gsp.Bo, Ga, StiSp, Mn
<i>Metrius</i>	0	0	0	-	-	0	?	?	?	0	0	1	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	Abdnd
<i>Brachinus</i>	?	?	?	-	-	2	3	0	0	0	1	1*	2	2	2	0	0	1	2	1	1	0	1	1	1	1	Ant, Phys, (Sk)
<i>Omophron</i>	0	0	0	0	0	1	?	?	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1*	0	0	0	1	Li, Ga, Ti, UN, Ep, Hy
<i>Calosoma</i>	0	0	0	0	0/1	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	Sk, Ch, Ur, ANIII
<i>Carabus</i>	0/1	0	0	0	0/1	0	?	?	?	?	0	0	0	0(2*)	1	0/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	Sk, Ch, Ur, ANIII
<i>Procerus</i>	?	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	2*	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	Sk, Ch, Ur, ANIII
<i>Cychrus</i>	1	0	2	?	?	?	?	?	?	0	0	2	0	2	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	Sk, CH, Mn/Ms, ANIII, Ur
<i>Sphaeroderus</i>	1	0	2	0	?	?	?	?	?	0	0	2	0	2	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	Sk, CH, MN-Ms, ANIII, Ur
<i>Pelophila</i>	0	1*	0	1	1	0	?	?	?	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0/1	M 27: L ₁ =2, L ₃ =0
<i>Nebria</i>	0	0	0	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	TE ₆ , PR ₈ , ME ₂
<i>Eurynebria</i>	0	?	0	?	?	?	?	-	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	-	0	0	Nas, TE ₆ , PR ₈ , ME ₂
<i>Leistus</i>	0	0	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	Nas, StiSp, TE ₆ , PR ₈ , ME ₂
<i>Notophilus</i>	0/1	0	0	0	0	2	3	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	0	Ga, gsp.Bo, Ret, TE ₇ , TE ₈ , ME ₂
<i>Loricera</i>	?	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1*	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	Ur
<i>Elaphrus</i>	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	0	0	0	2*	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	

[Fortsetzung Tabelle 3]

		Merkmal																											
Taxon		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	Spezielle Apomorphien	
<i>Blethisa</i> <i>Scarites</i> <i>Dyschirius</i> <i>Clivina</i> <i>Brosicus</i>	0	?	0	0	0	0	0	?	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	Ur
	?	1	0	1	1	0	?	?	-	0	1	0	0	0	2*	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	Sk, ANIII, EP
	0	1	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	1*	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	Sk, Ur	
	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	1	2	0	1*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	Ur
	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	1	0	0	0	1/2*	0/2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	
<i>Bembidion</i> <i>Asaphidion</i> <i>Tachys</i> <i>Pogonius</i> <i>Trechus</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1/1*	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	UrBo
	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1*	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	UrBo, gsp.Bo
	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1*	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	UrBo, Plge
	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	-	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	UrBo
	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1*	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	?	1	1	1	UrBo, Plge, (Sk)
<i>Trechoblemus</i> <i>Patrobis</i> <i>Deltonerius</i> <i>Diplois</i> <i>Morion</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	2	1*	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	?	1	1	UrBo, Plge, (Sk)
	0	1	0	0	0	0	1	?	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	UrBo
	0	0	0	0	0	0	1	-	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	1	UrBo
	0	0	0	0	1	0	1	1	-	0	1	0	0	-	1	?	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	1	1	UrBo
	0	?	0	1	0	0	?	?	-	0	1	2	0	0	2	?	?	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Pocillus</i> <i>Perostichus</i> <i>Tapinopterus</i> <i>Cyclotrachelus</i> <i>Abacetus</i>	0	0/1	0	1	0/1	0	2	1	1	0	1	0	0/1*	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	0	0	0	1	0/1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	0	0	0	1	?	1	0	2	1	0	1	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	0	1*	0	1	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Abax</i> <i>Molops</i> <i>Synuchus</i> <i>Platydorus</i> <i>Sphodropsis</i>	0	1*	0	0	1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
	0	1*	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	2*	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	1/2	0	1	0/2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	
	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	
	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Anisophodrus</i> <i>Pristonychus</i> <i>Dolichus</i> <i>Thermoscelis</i> <i>Lindrothius</i>	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	0	-	0/1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	0	0	0/1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	0	0	0	1	1	0	2	1	0	1	0	0	0/1*	2/1	0	0	2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	
	0	1*	0	-	-	0	2	1	0	1	0	0	0	0/1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	
	0	1*	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0/1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	

[Fortsetzung Tabelle 3]

Taxon	Merkmal																										Spezielle Apomorphien
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Calathus</i>	0	1*	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0/1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Amara</i>	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0	0/2	0/1*	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Zabrus</i>	0	1	0	?	1	0	2	1	0	1	0	0	0/1*	?	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Agonomus</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	1
<i>Platynus</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1/2
<i>Europhilus</i>	0	0/1*	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Tarystoma</i>	0	0	0	0	0	0	?	1	0	1	0	0	0	0/1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Anarcius</i>	1	0	0	-	0	0	2	1	0	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Odacantha</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	2
<i>Dicheirotrichus</i>	0	1	0	0	1	0	0	2	1	0	1	0	1*	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichocellus</i>	0	1	0	0	1	0	0	2	1	0	1	0	1*	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Bradycellus</i>	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0	1	1*	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Senolophus</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	1*	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Acupalpus</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	1*	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichotichnus</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	1*	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Parophonus</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	1*	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Xestonotus</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	1*	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Notobia</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	1*	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Diachromus</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	-	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Anisodactylus</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	1*	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Harpalus</i>	0	1	0	0	?	0	2	1	0	1	0	0	1*	0/1	0	2	1	0	0	0	0	0/1*	0	0	0	0	1
<i>Pseudophonus</i>	0	1	0	?	0	0	2	1	0	1	0	0	1*	1*	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Actinopus</i>	0	0	0	0	?	1	0	2	1	0	1	0	1*	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Nesacnopus</i>	0	1	0	0	1	0	2	1	0	1	0	0	1*	0/1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ophonus</i>	0	1	0	?	0	0	2	1	0	1	0	0	1*	0/1*	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chlaenius</i>	0	1	0	1	?	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2*/1
<i>Callistus</i>	0	0	0	-	0	0	2	1	0	0	0	0	1*	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?
<i>Oodes</i>	0	0	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Panagaeus</i>	1	0	?	1	0	?	0	2	1	0	1	0	2	2	2	1	0	0	0	0	0/1	1	0	0	0	0	2*
<i>Eripus</i>	1	0	?	-	-	1	2	1	0	0	2	0	1*	2	2	1	0	0	2	1	1	0	1	1	1	1	1
																						</					

[Fortsetzung Tabelle 3]

Taxon	Merkmal																											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	Spezielle Apomorphien	
<i>Licinus</i>	0	1*	?2	0	?	?	?	1	1*	0	0	2	0	2	2	1	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	1	Kn, Nas, PA ₄
<i>Badister</i>	0	0	1	0	0	1	?	1	1*	0	0	2	0	2	2	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	Kn, Nas, PA ₄
<i>Zargus</i>	0	0	1	0	?	0	?	1	0	0	0	2	-	2	2	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2*	Kn, Nas, PA ₄
<i>Masoreus</i>	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	1*	2	2	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Lionychus</i>	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1*	1	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	(SK)
<i>Microlestes</i>	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0	1	1*	0/1	2	0	0	0	2	0	0	0/1	0	1	0	1	1	(SK)
<i>Syntomus</i>	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	1	1	1*	0/1*	2	0/2	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	2	(SK)
<i>Dromius</i>	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	1*	1*	2	2	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1/3	Sk
<i>Lebia</i>	0	0	0	-	0	1	2	1	0	0	1	1	1*	2*	0	0	0	0	2	1	1	2*	0	0	1	0	2	Sk
<i>Cymindis</i>	0	1*	0	0/1	0	1	2	1	0	0	0	0	1*	1*	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	2	Sk
<i>Demetrius</i>	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	1*	0	2	2	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	2	Pu (vKI)
<i>Drypta</i>	?	0	0	0	?	1	2	1	1	0	0	0	-	2*	2	2	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	2	Pu (bKI), Nas, Cs, Ep, Sk
<i>Galerita</i>	1	0	?1	1	?	1	?	-	1	0	0	0	-	1*	0	2	0	0	1	0	?1	0	1	-	0	0	2	Nas, Ant, Sui, LPI, Ch, Ep, St/Tc, Sk
<i>Graphipterus</i>	1	1	0	1	0	1	2	1	0	0	1	2	1*	2	2	2	0	0	0	0	1	2*	0	1	2	0	1	Phys, ANIII, Ta, gspBb
<i>Thermophilum</i>	0	1*	0	?1	?	0	?	-	0	0	0	1	0	2*	2	2	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	?0	Ch, La, Ant, ANIII, Ur, Ep, St/Tc
<i>Orthogonius</i>	0	1*	0	?1	0	0	2	-	0	0	2	2	-	1	0	2	0	0	0	0	?1	0	1	-	0	0	3	Phys

Merkmal 7: Borsten am Prämentum

–0 Borste LA₄ neben LA₅ am Prämentum unterhalb des Labialpalpenansatzes deutlich;
–1 Borste LA₄ fehlt, an der Ligula unterhalb der Basis von LA₆ eine winzige Seta LA₇ vorhanden;
–2 LA₄ fehlt, LA₇ unterhalb der Basis von LA₆ reduziert, nur noch als Pore sichtbar;
–3 LA₄ und LA₇ fehlen.

Merkmal 8: Coxalchaetotaxie

–0 Coxa mit 18 Borsten, Pore CO_e fehlt; –1 Coxa mit 17 Borsten, dorsal in der Nähe der Borste CO₆ befindet sich die Pore CO_e (?die reduzierte Borste CO₁₈); –1* Coxa mit mehr als 18 Borsten, die Zuordnung von CO_e ist unklar.

Merkmal 9: Form der Kopfkapsel

–0 Kopfkapsel ± rechteckig, zum Teil mit abgerundeten Kopfseiten; –1 Kopfkapsel mit starker Halseinschnürung, Kopf vom Pronotum deutlich abgesetzt; –1* Kopfkapsel stark transformiert, jedoch ohne abgesetzte Halseinschnürung.

Merkmal 10: Cervikalfurche

–0 fehlt –1 ausgebildet.

Merkmal 11: Stemmata

–0 6 Stemmata vorhanden; –1 1 bis 5 Stemmata deutlich oder als dunkler Pigmentmakel ausgebildet; –2 Stemmata fehlen.

Merkmal 12: Hinterwinkel des Frontale (1. Larvenstadium)

–0 U-förmig, Seiten parallel; –1 gebuchtet, Seiten konvex; –2 sehr breit, auffällig groß; –1* schmal, extrem gestreckt.

Merkmal 13: Eizähne

–0 Eizähne in Form von Mikrozähnen, die ± einzeln stehen oder zu einem Kiel fusionieren; –1 Eizähne aus Mikroskulpturelementen (Punktierung) bestehend; –2 Eizähne fehlen; –1* Eizähne aus einzelnen großen Kegeln bestehend.

Merkmal 14: Form des Nasale

–0 Nasale 4zählig; –1 Nasale gezähnt mit deutlich mehr als 4 Zähnen; –2 Nasale flach, ohne deutliche Zähne; –1* Nasale mit zwei deutlichen Zähnen; –2* Nasale vorspringend, ohne deutliche Zähne.

Merkmal 15: Ventrale Strukturen am Vorderrand des Labrums

–0 Zähnenreihe ausgebildet; –1 Hypodon ausgebildet; –2 keine Strukturen deutlich.

Merkmal 16: Form des Adnasale

–0 Adnasale flach, Adnasalwinkel deutlich ausgebildet; –1 Adnasale abgerundet, wenig vorspringend, kein deutlicher Winkel ausgebildet oder Winkel stumpf; –1* Adnasale stark vorspringend, zum Nasale hin stark abfallend.

Merkmal 17: Membranöse Binde am Stipes

–0 am Stipes lateroventral keine Binde ausgebildet; –1 am Stipes lateroventral eine membranöse Binde vorhanden.

Merkmal 18: Galea

–0 zweigliedrig; –1 eingliedrig.

Merkmal 19: Lacinia

–0 vorhanden; –1 reduziert (ringförmig); –2 ganz fehlend.

Merkmal 20: Ligula

–0 deutlich ausgebildet, apikal zwei lange Borsten tragend; –1 flach oder fehlend, nicht deutlich.

Merkmal 21: Borstensaum am Vorderrand des Hypopharynx

–0 deutlich sichtbar; –1 reduziert, undeutlich.

Merkmal 22: Mandibel

–0 Mandibel oberhalb des Retinakulums glatt oder leicht gezähnt; –1 Innenrand der Mandibel sägezahnförmig gekerbt; –2 Mandibel-Innenrand sägezahnförmig gekerbt, Ventral-

seite zusätzlich mit Zähnenreihe; –1* Mandibel-Innenrand oberhalb des Retinakulums mit einem oder mehreren großen Zähnen; –2* Mandibel ohne Retinakulum.

Merkmal 23: Penicillus

–0 vorhanden; –1 fehlt.

Merkmal 24: Größe des Thorakalstigmas

–0 Thorakalstigma größer als die Stigmen der Abdominalsegmente II–VII; –1 Thorakalstigma und Abdominalstigmen etwa gleich groß.

Merkmal 25: Klauen

–0: 2 Klauen vorhanden; –1: 1 Klaue vorhanden.

Merkmal 26: Urogomphi

–0 Urogomphi beweglich an das Tergit IX angefügt, ungegliedert; –1 Urogomphi fest mit Tergit IX verwachsen, ungegliedert; –2 Urogomphi fest mit dem Tergit IX verwachsen, sekundär gegliedert; –3 Urogomphi fehlen; –1* Urogomphi beweglich an das IX. Tergit angefügt, gegliedert; –2* Urogomphi beweglich an das Tergit IX angefügt, geißelförmig (Sklerotisierung löst sich in kleine bewegliche Strukturen auf).

Spezielle Apomorphien: Weit abgeleitete, nur in einzelnen Triben auftauchende Merkmalszustände in Tab. 3.

Abkürzungen: – *Abnd*: Abdomenende umgebildet; – *Ant*: Antenne modifiziert; – *ANIII*: Sinnesanhang an Antennomere III reduziert oder umgebildet; – *AsV*: 5. Abdominalsegment mit sklerotisierten Haken; – *Ch*: Chaetotaxie stark modifiziert; – *Cs*: Coronalnaht stark verlängert; – (*Cs*): Coronalnaht fehlt; – *Fe*: Vorderschenkel zahnförmig vorgezogen; – *FR₆*: Borste *FR₆* verlängert; – *Ep*: Epipleurit modifiziert; – *Ga*: Galea modifiziert; – *gMX*: Borstenfeld am Stipes in 2 Borstengruppen geteilt; – *gspBo*: Körper dorsal, zum Teil auch ventral mit gespaltenen, drüsenförmigen Borsten; – *Hy*: Hypopleurit fehlt; – *Kk*: Kopfkapsel charakteristisch abgerundet; – *Kl/Ta*: Klauen mit dem Tarsus fusioniert; – *Kn*: Kranialnaht auf der ventralen Kopfseite divergiert; – *Kopf*: Kopf und Prothorax zu einer Funktionseinheit umgebildet, Stemmata groß und ocellenförmig; – *La*: Lacinia modifiziert; – *Li*: Ligula modifiziert; – *LPl*: Labialpalpen vergrößert; – *ME₂*: Borste *ME₂* reduziert; – *Mn*: Prämentum modifiziert; – *Mn/Ms*: Mandibeln mit charakteristischer Mikroskulptur; – *MxP2*: Maxillarpalpen zweigliedrig; – *Nas*: Vorderrand des Frontale über das Merkmal M14, Tab. 3, hinaus stark modifiziert; – *PA₄*: Reduktion der Borste *PA₄*; – *PA₈*: Verlängerung der Borste *PA₈*; – *Phys*: Höhere Larvenstadien semiparasitisch, Körper physogastrisch umgebildet; – *PR₈*: Borste *PR₈* reduziert; – *Pu(vKl)* oder *Pu(bKl)*: Pulvillus an vorderer Klaue oder an beiden Klauen ausgebildet; – *PyS*: Pygidium kaudal mit Spornen; – *Ret*: Retinakulum der Mandibel stark vergrößert und gezähnt; – *Sk*: Körper stark sklerotisiert; – (*Sk*): Körper sehr schwach sklerotisiert; – *St/Te*: Sternit IX mit Tergit IX fusioniert; – *StiSp*: sklerotisierte Spange am Stipes ausgebildet; – *Ta*: Tarsus stark verlängert; – *TE_{6, 7, 8}*: Borsten *TE_{6, 7, 8}* reduziert; – *TI*: Chaetotaxie der Tibia modifiziert; – *UN*: Chaetotaxie der Klauen modifiziert; – *Ur*: Urogomphi über das Merkmal M26, Tab. 3, hinaus stark modifiziert; – *UrBo*: Zahl der sekundären UR-Borsten reduziert.

5. Diskussion der larvalmorphologischen Merkmale der Carabidae

Im folgenden werden nur Taxa berücksichtigt, deren Larven bekannt sind. Bezeichnung, Reihenfolge der Abhandlung und taxonomische Abgrenzung aller Gruppen erfolgen nach ERWIN (1991).

5.1. Unterfamilie Carabinae

Die Monophylie der Unterfamilie ist bisher nicht nachweisbar. Die Larven der Carabinae weisen eine große Formenvielfalt auf, Synapomorphien wurden nicht gefunden. Für die einzelnen Supertriben läßt sich die Monophylie belegen.

5.1.1. Supertribus Nebriitae

Für die Monophylie der Supertribus Nebriitae sprechen folgende wahrscheinliche Synapomorphien im Larvenstadium:

- !Borste TE_6 auf den Abdominaltergiten ist reduziert;
- !Borsten PR_8 auf dem Pronotum und ME_2 auf Meso- und Metanotum reduziert;
- Tergite mit stark punktierter Mikroskulptur.

Tribus Nebriini

Die Larven der Nebriini besitzen nur plesiomorphe Merkmale.

Tribus Opisthiini (nach LINDROTH 1960)

Bisher ist nur eine Gattung im Larvenstadium bekannt, die Larven sind sehr ähnlich denen der Nebriini. Folgende Merkmale müssen vorläufig als Autapomorphien für die Tribus betrachtet werden:

- Hypopleurit fehlt im L_1 (BOUSQUET 1986);
- Antennomere III verlängert, in allen Stadien multisetos, Antennomeren I und II in den höheren Stadien mit langen subapikalen Setae (im L_1 unbeborstet).

Der Hypopleurit wurde in mehreren Gruppen (konvergent) zurückgebildet, zum Beispiel bei *Omophron*.

Tribus Notiophilini

Die Larven der Notiophilini zeichnen sich durch folgende Autapomorphien aus:

- Nasale in ein großes Doppelhorn vorgezogen;
- Skleritspange dorsal am Stipes unterhalb des Palpifer (Abb. 16).

Ähnlich den Notiophilini weisen auch die Larven der Supertribus Cicindelitae eine Skleritspange dorsal am Stipes auf. Weitergehende Untersuchungen müssen zeigen, ob es sich bei diesem Merkmal um eine Autapomorphie des gesamten Verwandtschaftskreises, die in einigen Gruppen wieder verloren ging, oder um eine Konvergenz handelt.

5.1.2. Supertribus Loriceritae

Einzige Tribus Loricerini (eine Gattung: *Loricera* Fabricius)

Folgende Larvalmerkmale von *Loricera* müssen als Autapomorphien gelten:

- Endlied der Galea mit hyalinem Überzug (Abb. 17);
- gMX-Feld reduziert (4 Setae) (Tab. 2, M6);
- Reste der Lacinia und die Borsten MX_5 und MX_6 befinden sich ca. in Stipes-Mitte (Abb. 17; Tab. 2, M19);
- Borste FR_8 verlegt, FR_9 reduziert, porenförmig (Tab. 2, M1);
- Borste ME_2 reduziert;
- Retinakulum vergrößert, kammartig;
- Vorderrand des Hypopharynx nur mit zwei Borsten besetzt (Tab. 2, M21).

Weitere abgeleitete Merkmale – an Pronotum, Meso- und Metanotum, Tergiten, Sterniten und Epipleuren befinden sich gespaltene, drüsenartige Borsten; Pygidium kurz, kegelförmig – sind bei den Cicindelitae in gleicher Weise ausgebildet. Zur Bewertung dieser Merkmale siehe Kapitel 5.1.3.

Zwei plesiomorphe Merkmale der *Loricera*-Larve (Prämentum mit deutlich ausgebildeter Borste LA₄, Tab. 2, M7) und Coxa mit 18 Borsten (ohne Pore CO₈, Tab. 2, M8) sind ebenfalls sehr schwierig zu bewerten (siehe auch dazu Kapitel 5.1.3).

5.1.3 Supertribus Cicindelitae

Für die Supertribus können folgende Autapomorphien im Larvalstadium aufgeführt werden:

- Kopf + Prothorax kreisrunde, stark sklerotisierte Platte bildend, restlicher Körper fast rechtwinklig abgewinkelt, schwach sklerotisiert;
- Galea stark vergrößert (Abb. 18);
- Stipes mit sklerotisierter borstentragender Spange (Abb. 18);
- Prämentum dorsal von einer aus dem Hypopharynx ableitbaren Struktur überlagert (dieses Merkmal ist ähnlich bei *Leistus* ausgebildet);
- Abdominalsegment V dorsal und zum Teil lateral mit Stützhaken;
- Urogomphi fehlen;
- Stemmata stark vergrößert, ocellenförmig auf der Dorsalseite des Kopfes.

Eine große Zahl von Autapomorphien bei den Larven der Cicindelitae unterstreicht die Monophylie der Gruppe. Die weit abgeleiteten Merkmale geben jedoch auch Hinweise auf den möglichen Verwandtschaftskreis der Cicindelitae. Wie die Larven der Cicindelitae weisen die der Loriceritae gespaltene Borsten an Tergiten und Sterniten auf. Diese wurden bei nichtparasitischen Carabidenlarven nur in diesen beiden Gruppen und bei *Asaphidion* Latreille gefunden. Ähnlich ist auch die Ausbildung des Stipes bei den Loriceritae und Cicindelitae. Nur in diesen beiden Gruppen ist die Galea stark vergrößert und umgebildet. Ferner haben beide Gruppen ein kurzes, kegelstumpfförmiges Pygidium. Diese Merkmale können als Synapomorphien gewertet werden und machen eine nähere Verwandtschaft beider Gruppen wahrscheinlich. Eine konvergente Ausbildung der Apomorphien ist auf Grund der sehr unterschiedlichen Lebensweise beider Gruppen eher unwahrscheinlich.

Für einen möglichen Verwandtschaftskreis Nebriitae + Loriceritae + Cicindelitae – der einem Teil von ERWINS Unterfamilie Carabinae entsprechen würde – gibt die Larvalmorphologie Hinweise, es lassen sich aber keine sicheren Synapomorphien postulieren. Die Notiophilini weisen genau wie die Cicindelitae eine beborstete Skleritspange am Stipes auf (dieses Merkmal ist einzigartig unter den Carabidenlarven).

Sehr schwierig sind die Merkmale 7 und 8 (Tab. 3) bei Cicindelitae und Loriceritae zu bewerten. Larven beider Gruppen weisen im Gegensatz zu allen anderen Carabiden die Borste LA₄ am Prämentum auf (nach BOUSQUET & GOULET 1984 Grundplanmerkmal der Carabidae, somit hier plesiomorph). Die Loriceritae weisen 18 Coxalborsten auf, was ebenfalls als plesiomorph gelten muß. Die Cicindelitae haben mehr als 18 Coxalborsten, deren Homologisierung problematisch ist. Dieser Zustand läßt sich aus der plesiomorphen Ausprägung ableiten (18 Borsten, nur bei *Brachinus* noch sicher nachgewiesen – alle anderen Carabiden besitzen 17 Coxalborsten, was nach dem Außengruppenvergleich apomorph ist). Da keine weiteren Hinweise gefunden wurden, die eine tiefgreifende systematische Umstellung rechtfertigen, müssen diese Befunde sehr zurückhaltend behandelt werden.

Eine Gruppierung innerhalb der Cicindelitae ist schwierig, da die Differenzen zwischen Gattungen und Triben zum Teil nur gering und ohne hohen phylogenetischen

schen Wert sind. Die Megacephalini müssen als wahrscheinlich paraphyletische Gruppe angesehen werden. Teile dieser Tribus weisen Plesiomorphien auf, die allen anderen Gattungen und Triben verloren gingen: *Omus* Eschscholtz mit deutlicher Lacinia und gezähneltem Nasale (alle anderen Gattungen mit reduzierter Lacinia und in der Mitte ungezähneltem Nasale).

Ctenostomatini + Collyrini (alocosternale Phyle sensu HORN 1926) können auf Grund folgender Synapomorphien als monophyletische Gruppe und am weitesten abgeleitete Cicindelitae gelten:

- Klauen mit dem Tarsus verwachsen;
- Pygidium kaudal mit Spornen.

Innerhalb dieser monophyletischen Gruppe weisen die Triben Collyrini und Ctenostomatini Autapomorphien auf.

Tribus Collyrini

- Maxillarpalpus zweigliedrig;
- Vorderschenkel an der Spitze der Ventralseite zahnförmig ausgezogen.

Tribus Ctenostomatini

- Coronalsutur ganz fehlend.

Die Monophylie der verbleibenden Gruppe (Cicindelini + Mantichorini + Megacephalini, platysternale Phyle sensu HORN 1926) ist im Larvalstadium nicht sicher zu belegen. Den Cicindelini, Mantichorini und einigen Gruppen der Megacephalini fehlt der laterale Stützhaken am Abdominalsegment V, was eine Synapomorphie sein könnte, da die Gattungen *Omus* und *Oxychila* Agassiz (beide Megacephalini) diesen Stützhaken aufweisen.

Für die Monophylie der Tribus Cicindelini spricht ein autapomorphes Merkmal:

- Innenhaken und Medianhaken am 5. Abdominalsegment unterschiedlich gebaut, Innenhaken dornförmig, Außenhaken lang, gekrümmt (bei Mantichorini und Megacephalini sind beide Haken gerade, dornenförmig).

5.1.4. Supertribus Carabitae

Die Monophylie der Carabitae ist durch folgende Synapomorphien im Larvalstadium zu belegen:

- starke Sklerotisierung des gesamten Körpers;
- stark veränderte Chaetotaxie (Reduktion der Borsten, Erhöhung der Porenzahl);
- Sinnesanhang an Antennomere III sehr klein;
- zunehmende Reduktion der Urogomphi.

Tribus Ceroglossini (nach CEKALOVIC 1975)

Innerhalb der Supertribus weisen die Ceroglossini plesiomorphe Merkmale auf. Schlanke, beweglich an das Tergit IX angefügte Urogomphi (cf. Tab. 3, M26) sind plesiomorph. Die am Hals stark verengte Kopfkapsel könnte innerhalb der Carabinae ebenfalls der plesiomorphe Zustand sein (cf. Tab. 3, M9: Nebriitae). Bei *Carabus* und *Calosoma* wäre dann die Halseinschnürung sekundär rückgebildet.

Carabini + Pamborini + Cychrini

Die Monophylie dieser Gruppe ist durch die Sklerotisierung und vollständige Fusion der Urogomphi mit dem Tergit IX zu belegen (Tab. 3, M26). Innerhalb der Gruppe Carabini + Pamborini + Cychrini weisen die Carabini plesiomorphe Merkmale auf. Es wurden keine Autapomorphien der Carabini gefunden.

Tribus Carabini

Innerhalb der Carabini zeigt die Gattung *Calosoma* überwiegend plesiomorphe Merkmale (schmale Tergite ohne ausgezogene Hinterwinkel; helle, im ersten Stadium teilweise noch schwach sklerotisierte Urogomphibasis; 4zähnes Nasale).

Pamborini + Cychrini (nach MOORE 1966 und eigenen Untersuchungen)

Die Monophylie der Gruppe ist durch folgende Apomorphien wahrscheinlich:

- Verlängerung der Antennen;
- Verkürzung der Urogomphi und Reduktion der Borstenhöcker (Urogomphi kürzer als das IX. Tergit).

Tribus Pamborini

Diese Tribus weist innerhalb der Gruppe Pamborini + Cychrini plesiomorphe Merkmale auf.

Tribus Cychrini

- stark verbreiterte, den Körper überragende Tergite, dadurch Habitus asselartig;
- breites Retinakulum mit dornenartigen Mikroskulpturelementen;
- Nasale ganz flach, die Nasalsetae FR_{10} , FR_{11} sind reduziert (Tab. 3, M3);
- Reduktion der Urogomphi, die vom Tergit IX förmlich ummantelt werden.

5.1.5. Supertribus Omophronitae

Einzige Tribus Omophronini (eine Gattung: *Omophron* nach LANDRY & BOUSQUET 1984 und eigenen Untersuchungen)

Autapomorphien im Larvalstadium sind folgende Merkmale:

- !Lacinia etwa so lang wie die Galea;
- !Ligula etwa so lang wie die Labialpalpen;
- Pore La_a und Borste LA_6 im basalen Drittel der Ligula;
- Innenseite der Mandibel über dem Retinakulum mit einem großen Zahn (Tab. 3, M22);
- am Mittel- und Hinterbein liegen die Borsten TI_{22} und TI_{27} an der Basis der Tibia, nahe TI_1 ;
- !Borsten UN_1 und UN_2 platt und etwa 1.5mal länger als die Klaue;
- Epipleuren I–VII anterior mit paarigen drüsenartigen Platten;
- Hypopleurit im L_1 nicht ausgebildet;
- Spitze der Urogomphi im L_1 in hyalinem Appendix endend;
- die Borsten PY_1 , PY_2 und PY_6 fehlen am Pygidium.

Von diesen zahlreichen apomorphen Merkmalen im Larvenstadium findet man nur zwei (verlängerte Lacinia bei den Metriini; im L_1 reduzierter Hypopleurit bei den Opisthiini) in anderen Gruppen wieder, ohne daß daraus phylogenetische Beziehungen ableitbar wären (cf. LANDRY & BOUSQUET 1984). LANDRY & BOUSQUET (1984: 1562) geben für *Omophron tessellatum* Say eine gut sichtbare Seta LA_4 am Prämentum an. Dieses Merkmal ist untypisch für alle untersuchten Carabidae und

würde eine isolierte, ursprüngliche Stellung unterstreichen. Allerdings weist die europäische Art *O. limbatum* (Fabricius) lateral am Prämentum einige zusätzliche Borsten auf, was die eindeutige Identifikation von LA₄ unmöglich macht und den Wert des Merkmals relativiert.

Die larvalmorphologischen Ergebnisse (cf. Kapitel 7.4.) machen deutlich, daß *Omophron* nicht mit den Hydradephaga verwandt ist (siehe dazu BILS 1976, NICHOLS 1985 und RUHNAU 1986).

5.2. Unterfamilie Scaritinae

Die Unterfamilie Scaritinae sensu ERWIN (1991) ist polyphyletisch, da die Cnemanthini verwandtschaftlich den Harpalini nahestehen (siehe Kap. 5.4.3.1.). Jedoch auch nach Ausgliederung der Cnemanthini ist die Monophylie der Unterfamilie Scaritinae larvalmorphologisch nicht belegbar.

5.2.1. Supertribus Migadopitae

Bislang existieren nur Larvalbeschreibungen einer einzigen Gattung (*Loxomerus* Chaudoir in JOHNS 1974). Die Larven sind morphologisch sehr variabel, als eventuelle Autapomorphie könnte gelten:

- Retinakulum mit deutlichem basalen Zahn.

Die inhomogene Merkmalsausstattung der bekannten Migadopitae-Larven läßt allerdings die Paraphylie der Gruppe möglich erscheinen. Ein Teil der *Loxomerus*-Larven besitzt wie die Nebriitae eine deutliche Halseinschnürung, ein vielleicht gemeinsam abgeleitetes Merkmal.

Da derzeit nur drei Larven aus den Migadopitae bekannt sind und ihre Zuordnung teilweise unsicher ist, muß die Frage der systematischen Stellung weitgehend offen bleiben. Nach ERWIN (1985) verkörpert *Loxomerus* die adulten Grundplanmerkmale der Scaritinae + Paussinae.

5.2.2. Supertribus Elaphritae

Einzigste Tribus Elaphrini

Eine Autapomorphie im Larvalstadium ist:

- Umbildungen der Urogomphi (ausgezogene Borstenhöcker, multisetos).

5.2.3. Supertribus Promecognathitae

Einzigste Tribus Promecognathini

Nur die Larve einer amerikanischen Art von *Promecognathus* Chaudoir wurde beschrieben (BOUSQUET & SMETANA 1986). Folgende Merkmale müssen vorläufig als autapomorph für die Tribus gelten:

- Parietale, Mundwerkzeuge, Beinglieder, Nota, Terga, Urogomphi und Pygidium multisetos;
- Antennomere III apikal mit zwei kleinen Sinnesanhängen, diese flach, nicht zwiebelartig;
- Urogomphi keulenförmig, multisetos, nur die Setae UR₆, UR₇ und UR₈ als größere Borsten erkennbar (cf. Tab. 3, M26);
- Randbezirke der Tergite I–VI expandiert, sich bis auf die Tergalscheibe ausdehnend.

Keine der Apomorphien haben die Promecognathini mit den Scaritini gemeinsam, zu denen sie von einigen Autoren (BOUSQUET & SMETANA 1986, KRZYZHANOVSKY 1976) in eine Verwandtschaftsgruppe gestellt werden. Einige wahrscheinlich abgeleitete Merkmale von geringerem phylogenetischen Wert (Ligula fehlend, Penicillus fehlend) teilen die Promecognathini mit den Siagonitae – beide Gruppen werden auch von JEANNEL (1946) zusammengestellt. Nach gegenwärtigem Kenntnisstand sind aber keine klaren Synapomorphien abzuleiten.

5.2.4. Supertribus Siagonitae

Die Larvalmorphologie unterstützt die Annahme, daß die Siagonitae eine monophyletische Gruppe sind, die Triben weisen folgende Synapomorphien auf (nach ERWIN 1978 und MOORE 1972):

- Tergit IX sehr klein, lange fadenförmige Urogomphi tragend (Tab. 3, M26);
- Maxillarpalpenendglied stark umgebildet;
- Frontale verhältnismäßig klein und kurz, mit kleinen V-förmigen Hinterwinkeln und langer Coronalnaht (Tab. 3, M12);
- Ligula fehlt (Tab. 3, M20);
- Chaetotaxie auf Pronotum, Meso- und Metanotum und den Tergiten reduziert, nur eine lange Borste (TE₉);
- Borste MN₁ fehlt (Tab. 3, M4);

Eine reduzierte Ligula finden wir aber auch in zahlreichen anderen Triben (Brachinini, Loricerini, Peleciini, Lebiini, Dryptini), die Reduktion muß also mehrmals konvergent erfolgt sein. Geißelförmige Urogomphi treten ebenfalls konvergent in anderen Gruppen auf (Callistini, Licinini, Lebiini). Darüber hinaus weisen die Triben Autapomorphien auf.

Tribus Siagonini

Nur eine der beiden Gattungen im Larvalstadium bekannt: *Siagona* Latreille, nach MOORE 1972:

- Meso- und Metathorax und Abdomenende verengt, Körper insgesamt sehr abgeplattet, dadurch charakteristische Körperform;
- Sinnesanhang an Antennomere III reduziert (eventuell Synapomorphie der Siagonitae?);
- letzte Antennomere und Maxillarpalpomere sehr lang und dünn;
- Stemmata reduziert (1 Ocellus).

Tribus Enceladini (einzige Gattung: *Enceladus* Bonelli, nach ERWIN 1978)

- letztes Glied beider Palpen lateral mit linsenförmigen Sinnesfeldern;
- Dorsalkante der zweischneidigen Mandibel-Innenseite auf der ganzen Länge kurz beborstet.

Die nur etwa abdomenlangen, unbehaarten Urogomphi müssen innerhalb der Supertribus als plesiomorph (gegenüber den multisetosen, körperlangen Urogomphi der Siagonini) gelten.

5.2.5. Supertribus Scarititae

Zu den Scarititae zählt ERWIN (1991) die Triben Cnemacanthini, Scaritini und Clinivini. Nach der Larvalbeschreibung in VAN EMDEN (1942) müssen die Cnemacanthini in den Verwandtschaftskreis der Harpalitae gestellt werden, wie es bereits

KRYZHANOVSKY (1976) vorschlägt (siehe Kapitel 5.5.4.). Larvmorphologisch gibt es keine Hinweise auf eine nähere Verwandtschaft zwischen Cnemacanthini und einer anderen Scarititae-Gruppe. Nach Ausgliederung der Cnemacanthini lassen sich dennoch keine Synapomorphien für die restlichen Gruppen der Scarititae finden, da sich die Larven der Scaritini und Clivinini stark unterscheiden.

Folgende Autapomorphien können für die einzelnen Triben angegeben werden.

Tribus Scaritini (nach coll. ARNDT, NICHOLS 1986, PEYRIERAS 1976 und THOMPSON & ALLEN 1974).

- !Antennomere III ohne Sinnesanhang, mit flachem Sinnesfeld.

Die Reduktion des Sinnesanhang an Antennomere III wurde ähnlich bei den Morionini (Kapitel 5.5.1.) vollzogen. Nach der Beurteilung aller anderen Larvalmerkmale muß es sich dabei um eine Konvergenz handeln.

Tribus Clivinini

- Nur eine Klaue ausgebildet (Tab. 3, M25);
- Urogomphi reduziert oder abgeplattet, behaart.

5.2.6. Supertribus Pseudomorphitae

Einzigste Tribus Pseudomorphini (ERWIN 1981, LENKO 1972 und MOORE 1964, 1974)

Die Larven zeichnen sich durch eine hohe Zahl apomorpher Merkmale aus:

- Körper physogastrisch oder cicindeloid;
- Frontale breit den Hinterrand des Kopfes erreichend oder Hinterwinkel des Frontale V-förmig, an einem Punkt den Hinterrand des Kopfes erreichend (cf. Tab. 3, M12);
- Nasale flach konvex oder flach triangulär (Tab. 3, M14);
- Stemmata fehlen (Tab. 3, M11);
- Lacinia fehlt (Tab. 3, M19);
- Galea eingliedrig, klein (Tab. 3, M18);
- Chaetotaxie stark transformiert, Körper multisetos, Setae am Kopf gespalten oder papillenförmig (pilzförmig);
- Urogomphi fehlen (Tab. 3, M26).

Die Larvmorphologie kann mit dem gegenwärtigen Kenntnisstand wenig zur Frage der systematischen Stellung der Pseudomorphini beitragen. Einige der abgeleiteten Merkmale finden wir bei den Larven der Paussinae (Kapitel 5.3.) in ähnlicher Form (Physogastrie des Körpers durch semiparasitische Lebensweise mit allen davon ableitbaren Reduktionen und Umbildungen von Körperteilen, fehlende Lacinia, fehlender Penicillus). Eine konvergente Bildung aller dieser Merkmale ist nicht auszuschließen. Die Stellung der Pseudomorphini, in der Literatur kontrovers diskutiert (ERWIN 1981, DEUVE 1988, JEANNEL 1941), muß vorläufig offenbleiben (siehe auch Kapitel 6.). Für die Zugehörigkeit zu den übrigen Scaritinae gibt es keine Anhaltspunkte.

5.3. Unterfamilie Paussinae

Die Abgrenzung der Unterfamilie, dabei insbesondere die Stellung der Brachinitae wird kontrovers diskutiert. BOUSQUET (1986) und ERWIN (1991) stellen Brachinitae und Metriitae + Paussitae aufgrund adulter Merkmale (Bau und Funktion der Pygidialdrüsen) zusammen. Bei den Brachinitae und Paussitae + Metriitae lassen

sich im Larvenstadium keine klaren Synapomorphien feststellen. Damit ist die Monophylie der Unterfamilie larvalmorphologisch nicht belegbar. Als gemeinsame Entwicklungstendenz der Larven von Brachinitae und Paussitae + Metriitae können gelten:

- reduzierte oder fehlende Borste MX_6 (Lacinia-Borste);
- auffallend kleine Antennomere II;
- Körper in den höheren Stadien physogastrisch.

Diese Merkmale sind jedoch phylogenetisch nicht aussagekräftig genug, um sie als Synapomorphien der Gruppen zu bezeichnen. Sie können ausschließlich als Entwicklungstendenzen angesehen werden.

Kein Zweifel besteht an der Monophylie von Metriitae + Paussitae. Im Larvenstadium lassen sich folgende Synapomorphien belegen (nach BEUTEL 1992 b und eigenen Untersuchungen):

- VIII. und IX. Abdominalsegment charakteristisch umgebildet, Tergum VIII und Epipleurit IX fusioniert und zu einer Platte mit dem Epipleurit

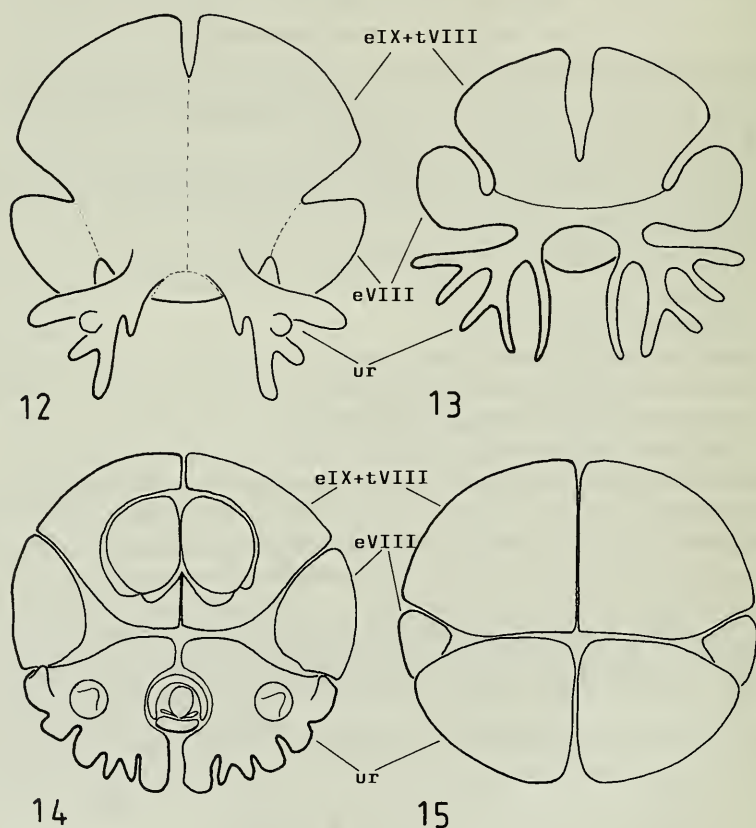


Abb. 12–15. Analplatten verschiedener Paussitae-Larven (e: Epipleurit, t: Tergit, ur: Urogomphi, VIII, IX: 8. und 9. Abdominalsegment). – 12. *Metrius contractus* Eschscholtz (nach BOUSQUET 1986); – 13. *Pachytelis* spec. (nach COSTA et alii 1988); – 14. *Physeia setosa* Chaudoir (BOUSQUET 1986); – 15. *Paussus kannegieteri* Wasmann (nach BOUSQUET 1986).

VIII umgebildet, an die sich distal verzweigte oder plattenförmige Urogomphi anschließen (Abb. 12–15); die Larve richtet diese drüsentragende Analplatte über den Körper kopfwärts (! einzigartig bei den Coleoptera);

- Stemmata auf 1 oder 0 reduziert (Tab. 3, M11, cf. BEUTEL 1992 b);
- Prämentum deutlich verlängert (BEUTEL 1992 b);
- Antennomere II verkürzt (BEUTEL 1992 b).

Die Transformationsrichtung von weitverzweigten Urogomphi, über weitgehend reduzierte Anhänge bis zu einer einfachen Analplatte (Abb. 12–15) läßt sich innerhalb des Verwandtschaftskreises gut nachvollziehen.

5.3.1. Supertribus Metriitae

Einzige Tribus Metriini

Die Larven der einzigen Gattung dieser Gruppe (*Metrius* Eschscholtz) zeichnen sich durch folgende Autapomorphie aus:

- Galea eingliedrig, Galeomeren offenbar fusioniert (Tab. 3, M18);

Die stark verästelten Urogomphi (Abb. 12) müssen als Grundplanmerkmal von Paussitae + Metriitae betrachtet werden.

5.3.2. Supertribus Paussitae

Als larvale Synapomorphie der Triben Ozaenini + Paussini kann (nach BEUTEL 1992b) gewertet werden:

- Nasale zu einem ungeteilten Vorsprung transformiert, Nasalzähne reduziert oder fusioniert (cf. Tab. 3, M14);

Zwei weitere von BEUTEL (1992b) angegebene Synapomorphien (Vorsprung am Stipes und Verkürzung der Lacinia) sind schwer zu bewerten. Das abgeleitete Merkmal „Epipleuren des VIII. und IX. Segments mit Tergum VIII fusioniert“ bei Larven der Metriini einerseits und Paussini + Teilen der Ozaenini andererseits muß als mögliche Konvergenz betrachtet werden, da auch adulte Merkmale für die Monophylie von Ozaenini + Paussini sprechen.

Tribus Ozaenini (nach COSTA et alii 1988, VAN EMDEN 1936, PAULIAN 1947)

Die Larven der Ozaenini zeichnen sich innerhalb der Supertribus durch plesiomorphe Merkmale aus:

- Epipleuren IX und Tergum VIII eine Platte bildend, das Sklerit deutlich von den Epipleuren VIII getrennt;
- Urogomphi astförmig (*Pachytelis* Perty) bis plattenförmig mit lobusartigen, reduzierten Ästen (*Physeia* Brullé, *Pseudozaena* Castelnau) (Abb. 13, 14).

Fehlende Autapomorphien lassen auf die Paraphylie der Tribus schließen (siehe auch BEUTEL 1992b).

Tribus Paussini (nach BRAUNS 1914, VAN EMDEN 1922, LUNA DE CARVALHO 1977, 1987, WASMANN 1918)

Als Autapomorphien für die Paussini müssen gelten:

- !Urogomphi plattenförmig, dadurch 6teilige Analplatte fast kreisrund (Abb. 15);
- Galea eingliedrig (Tab. 3, M18);
- Frontale erreicht den Hinterrand des Kopfes in breiter Front oder ist schwach sklerotisiert und nicht eindeutig zu separieren;

- !Mandibel-Innenrand mit $\pm$ membranösem, langem, subbasal inserierendem Fortsatz. (Das Vorhandensein des Fortsatzes ist unklar bei dem als primitiv geltenden *Heteropaussus* Thomson.) Der Fortsatz fehlt bei *Pentaplatarthrus* Westwood (BRAUNS 1914), da diese Larve sehr stark abgeleitet ist, kann eine sekundäre Reduktion des Fortsatzes angenommen werden.);
- Beinglieder in ihrer Beweglichkeit stark eingeschränkt (5gliedrig, starr verbunden bei *Platyrhopalopsis* Desneux oder weitgehend fusioniert, zweigliedrig bei *Heteropaussus*).

Die eingliedrige Galea wurde wahrscheinlich konvergent zu der Metriini-Larve gebildet. Innerhalb der Paussini werden einige Merkmale stark abgewandelt. Das betrifft neben der Verschmelzung der Beinglieder (siehe oben) auch die Maxillarpalpen. Einige Gruppen besitzen viergliedrige Maxillarpalpen (*Pentaplatarthrus*, *Platyrhopalopsis*, *Heteropaussus*), andere scheinbar dreigliedrige Maxillarpalpen (Basalglied mit Stipes fusioniert?) (*Granulopaussus* Kolbe, *Cochliopaussus* Kolbe, *Semipaussus* Wasmann, *Curtisipaussus* Kolbe, *Edaphopaussus* Kolbe, alle Angaben aus LUNA DE CARVALHO 1987).

5.3.3. Supertribus Brachinitae

[Nach eigenen Untersuchungen an *Brachinus* Weber sowie nach BOLDORI (1939), VAN EMDEN (1919) und HABU & SADANAGA (1965) (*Pheropsophus* Solier) und nach WAUTIER & VIALA (1967) (*Aptinus* Bonelli)]

Als Autapomorphien der Brachinitae können im Larvenstadium gelten:

- Vorderrand des Frontale weichhäutig mit Reduktion der ancestralen Beborstung (cf. BOUSQUET & GOULET 1984: 581) (Tab. 3, M14);
- Hinterwinkel des Frontale auffallend schmal, V-förmig bis nadelöhrförmig, mit reduzierten oder zu einem unpaarigen Gebilde verschmolzenen Eizähnen (Tab. 3, M13);
- Antennomere II klein, Antennomere III sehr groß und plump, mit großem Sinnesanhang;
- gMX-Feld fehlt (Tab. 3, M6);
- Lacinia fehlt (Tab. 3, M19);
- !Ligula fehlt, Borsten LA₃, LA₄ und LA₆ fehlen offenbar (Tab. 3, M20);
- !Urogomphi reduziert, stummelförmig oder fehlend (Tab. 3, M26); Verlagerung der Borste UR₄ von den Urogomphi auf das Tergum IX;
- Höhere Stadien physogastrisch mit weitgehenden Reduktionen der Kopf- und Körperanhänge, nach bisheriger Kenntnis 5 Larvalstadien.

Die von manchen Autoren vertretene Auffassung, daß Brachinitae und Paussitae nicht verwandt sind und daß vielmehr die Brachinitae eine weit abgeleitete, den Truncatipennia (Lebiini s. l.) nahestehende Gruppe darstellen (zum Beispiel CROWSON in BALL 1979, BELL 1967, BILS 1976, FORSYTH 1972, KRYZHANOVSKY 1976), läßt sich mit den untersuchten Merkmalen nicht untermauern. Die Larven der Brachinitae besitzen nicht die Synapomorphien der höheren Carabidae. Die hypothetische basale Position der Brachinitae wird durch folgende plesiomorphe Merkmale gestützt:

- Mandibel-Innenseite zweischneidig (bei Lebiini wie bei allen höheren Carabidae einschneidiger Mandibel-Innenrand);
- !Coxalborste CO₁₈ bei Brachinitae ausgebildet (bei allen höheren Carabidae fehlend; Tab. 3, M8).

5.4. Unterfamilien Broscinae + Psydrinae (partim) + Harpalinae

Die Broscinae + Harpalinae + Psydrinae (partim) bilden eine wahrscheinlich monophyletische Einheit, die durch folgende Grundplanmerkmale gekennzeichnet ist:

- Kopfkapsel rechteckig mit deutlicher Cervikalfurche (Abb. 2, Tab. 3, M10);
- Urogomphi fest mit dem IX. Tergit verwachsen, schlank, wenig nach innen gebogen (Abb. 8, 9, Tab. 3, M26).

Zahlreiche Vertreter der weiter abgeleiteten Harpalinae weichen sekundär von diesem Grundplan ab (umgebildete Kopfkapsel mit teilweise reduzierter Cervikalfurche, umgebildete oder reduzierte Urogomphi). Wahrscheinlich konvergent entstand die Cervikalfurche bei den Scaritini und Elaphrini.

Die Unterfamilie Psydrinae sensu ERWIN (1991) muß als polyphyletische Gruppe angesehen werden. Welche Taxa in das Monophylum Broscinae + Harpalinae + Psydrinae (partim) einzugliedern sind, zeigt Kapitel 5.4.2.

5.4.1. Unterfamilie Broscinae

Aus der Unterfamilie Broscinae sind bislang nur die Larven einer einzigen Tribus bekannt.

5.4.1.1. Supertribus Broscitae

Einzige Tribus Broscini

Wahrscheinlich ist folgendes Larvalmerkmal als Autapomorphie zu bewerten (nach coll. ARNDT, ANDERSEN 1968, VAN EMDEN 1942, HARRIS 1978, MORRE 1964 und TOWNSEND 1971, 1978):

- eine große Klaue ausgebildet, die ventral zwei deutliche Borsten trägt (ein Hinweis auf die Fusion beider Klauen?) (Tab. 3, M25).

Ähnlich wie die Scarititae (5.2.5.) variieren die Larven der Broscitae stark (Ausbildung des Penicillus, Sinnesanhang an Antennomere III, Pygidium, Cervikalfurche, Lacinia), wobei der weitere Verwandtschaftskreis nicht sicher zu bestimmen ist.

5.4.2. Unterfamilie Psydrinae

ERWIN (1985, 1991) faßt in seiner Unterfamilie Psydrinae 12 Triben in drei Supertriben zusammen, die bisher nicht in Zusammenhang gebracht wurden. Larvalmorphologische Ergebnisse zeigen, daß die Psydrinae in dieser Abgrenzung polyphyletisch sind. Die Rhysodini müssen herausgenommen werden, ihnen fehlen die Autapomorphien der Carabidenlarven. Vielmehr sind die Rhysodini als primitive Vertreter der Adephaga anzusehen (Kapitel 7.2.).

Auch ohne die Rhysodini ist die Monophylie der Psydrinae unwahrscheinlich.

5.4.2.1. Tribus Gehringiini (einzige Gattung *Gehringia* Darlington, nach LINDROTH 1960)

Aus der nicht sehr detaillierten Beschreibung von LINDROTH (1960) lassen sich folgende Merkmale als mögliche Autapomorphien der Gehringiini entnehmen:

- Ligula fehlt (Tab. 3, M20);
- gMX-Feld fehlt (Tab. 3, M6);
- Lacinia und die Borste MX₆ fehlen (Tab. 3, M19);

- Larven schwach sklerotisiert, keine deutlichen Tergite und Sternite ausgebildet;
- Urogomphi nur mit 4 primären Borsten und relativ kurz.

LINDROTH (1960: 38) weist bereits auf die Ähnlichkeit zwischen Gehringiini- und Brachinitae-Larven hin, hält diese aber für konvergente Bildungen. Das fehlende gMX-Feld am Stipes, die fehlende Lacinia und die schmalen, weit nach hinten gezogenen Frontalhinterwinkel könnten andererseits auf eine phylogenetische Beziehung zu den Patrobini + Trechitae (Kapitel 5.4.2.3.) hindeuten. Nach BEUTEL (1992a) ist jedoch eine nähere Verwandtschaft der Gehringiini mit diesen Gruppen (und damit eine Einordnung in die Psydrinae sensu ERWIN) auszuschließen. Die Klärung dieser Fragen muß vorläufig offenbleiben, eine Neuuntersuchung des Larvenmaterials wäre dringend notwendig.

5.4.2.2. Triben Psydrini, Melisoderini

Systematisch und phylogenetisch spielen die Psydrini eine wichtige, offenbar noch nicht ganz verstandene Rolle. Nach ERWIN (1985) verkörpern sie den adulten Grundplan für die Taxa, die der Autor in den Unterfamilien Psydrinae und Harpalinae zusammenfaßt. Larvalmorphologische Kenntnisse über die Psydrini liegen bislang nur durch eine oberflächliche Beschreibung von *Nomius* Castelnau (JEANNEL 1948) und *Melisodera* Westwood (MOORE 1964, von ERWIN 1991 in eine eigene Tribus Melisoderini gestellt) vor.

Besonders die Larve von *Nomius* weist innerhalb des Monophylums Broscinae + Harpalinae + Psydrinae plesiomorphe Merkmalszustände auf:

- Kopfkapsel rechteckig, wenig vorspringendes Nasale (Tab. 3, M9);
- Mandibel robust mit kleinem Retinakulum und glattem Innenrand (Tab. 3, M22);
- Borste AN_α vorhanden (Tab. 3, M5);
- Lacinia mit langer Borste MX₆ vorhanden (Tab. 3, M19);
- 2 Klauen ausgebildet (Tab. 3, M25);
- schlanke Urogomphi, in den höheren Stadien mit 9 langen Borsten (Tab. 3, M26);
- Cervikalfurche ausgebildet (Tab. 3, M10).

Die Larve von *Melisodera* Westwood dagegen besitzt keine Lacinia.

5.4.2.3. Patrobini + Trechitae

Patrobini und Trechitae stellen nach bisherigen Kenntnissen eine monophyletische Einheit dar, die bei den Adulten (siehe MÜLLER 1975) und bei den Larven durch Synapomorphien begründet werden kann. Als larvale Synapomorphien können gelten:

- Urogomphi in den höheren Stadien mit reduzierter Borstenzahl (UR₈ fehlt stets, meist noch weitere 1–2 sekundäre Setae);
- Lacinia vollkommen reduziert (Tab. 3, M19);
- Nasale (im typischen Fall) deutlich vorspringend, trilobiert (Abb. 22) oder gerundet (Tab. 3, M14).

Tribus Patrobini

Die Patrobini stehen möglicherweise den Trechitae als Schwestergruppe gegenüber, Autapomorphien der Larven der Patrobitae konnten aber nicht gefunden werden.

Nach der kurzen Beschreibung und den Abbildungen in JOHNS (1974) weisen auch die von den Patrobini abgetrennten Zolini typische Merkmale der Tribus auf

(Habitus, fehlende Lacinia, reduzierte Borstenzahl der Urogomphi, gerundetes Nasale). Genauere Aussagen läßt die Beschreibung jedoch nicht zu.

Supertribus Trechitae

Für die Trechitae lassen sich im Larvalstadium folgende Autapomorphien anführen:

- Kopf quadratisch, Cervikalfurche sekundär reduziert (Tab. 3, M10);
- nur eine Klaue ausgebildet (Tab. 3, M25).

Die Monophylie der Trechitae ist auch mit Synapomorphien bei den Adulten gut zu belegen (MÜLLER 1975). Über die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Trechitae herrscht noch Unklarheit. Die Untersuchung der Larven verdeutlicht, daß die Triben in ihrer bisherigen Abgrenzung nicht beibehalten werden können. Innerhalb der Supertribus findet man (mindestens) zwei Gruppen:

a) Trechini + Tachyina (bisher Tribus Bembidiini)

Diese Gruppe ist durch folgende wahrscheinliche Synapomorphien ausgezeichnet:

- Körper schwach sklerotisiert, Abdominaltergite kaum erkennbar;
- Kopfkapsel schmal, gestreckt, Hinterwinkel des Frontale schmal, V-förmig (Tab. 3, M12);
- Borstenfeld gMX höchstens mit 10 Setae (Tab. 3, M6);
- Endglieder der Palpen geteilt.

Sowohl bei den Trechini, als auch bei den Tachyina gibt es Vertreter mit (sekundär verschmolzenen?) ungeteilten Palpenendgliedern.

Einige Gattungen besitzen auffallende Plesiomorphien, was ihre ursprüngliche Stellung innerhalb der Supertribus verdeutlicht: *Tachyta* Kirby (Tachyina) und *Perileptus* Schaum (Trechini) haben noch zwei ausgebildete Klauen und ungeteilte Palpenendglieder.

Sowohl Trechini als auch Tachyina weisen im Larvenstadium Autapomorphien auf (die jedoch nicht in allen Gruppen geprüft werden konnten).

Tribus Trechini

- Pronotum, Meso- und Metanotum sklerotisiert, gut sichtbar, die Abdominaltergite schwach sklerotisiert, kaum von den membranbösen Teilen zu trennen (bei Tachyina Nota und Terga in gleicher Art sklerotisiert);
- AN_a ausgebildet (nach bisheriger Kenntnis innerhalb der Trechitae einmalig und deshalb als Autapomorphie zu werten, Tab. 3, M5).

Subtribus Tachyina

- Schmale Hinterwinkel des Frontale ziehen fast bis zum Hinterrand des Kopfes, Coronalsutur kurz oder fehlend (bei Trechini ist die Coronalsutur lang) (Tab. 3, M12).

Vollkommen ungeklärt ist die Stellung von *Ocys* Stephens (bisher Bembidiina, Larve unbekannt), dessen Images wie die von Trechini und Tachyina einen umgebogenen Nahtstreifen auf den Elytren besitzen, was als gute Synapomorphie von Trechini + Tachyina (+ *Ocys* Stephens?) angesehen werden kann. Die *Ocys*-Larve könnte mehr Aufschluß über den gesamten Verwandtschaftskreis bringen.

b) Triben Pogonini + Bembidiini (ohne Tachyina)

Die Larven beider Gruppen sind nur durch die Längenverhältnisse der ersten beiden Antennomeren zu trennen, ein Merkmal ohne phylogenetischen Wert. Die

Merkmale beider Gruppen müssen nach bisheriger Kenntnis als plesiomorph angesehen werden. Auch die Ausbildung der Borste MN_α (Tab. 3, M4), die in allen anderen Gruppen der Trechitae fehlt, ist sicher plesiomorph, da sie bei vielen Gruppen der Harpalinae auftritt. Eine nähere Verwandtschaft von Bembidiini (ohne Tachyina) und Pogonini ist nach MÜLLER (1975) durch Synapomorphien im Imaginalstadium zu belegen.

Schwierigkeiten bereitet sowohl unter Benutzung larvaler Kennzeichen (nur ein Hinweis von JEANNEL 1941:298 liegt vor) als auch adulter Merkmale die Einordnung der Merizodini. Die Larven dieser Gruppe besitzen nach JEANNEL am Pygidium zwei borstentragende Lobi (autapomorph) und – entgegen den Bembidiini – eine schmale Kopfkapsel, lassen aber andererseits die Synapomorphien der Tachyina + Trechini vermissen.

5.4.3. Unterfamilie Harpalinae

Die Unterfamilie Harpalinae (inklusive Cnemacanthini) ist ein Monophylum, das durch Autapomorphien der Adulten (siehe dazu DEUVE 1988) und eine larvale Autapomorphie zu begründen ist:

- Borste LA_7 an der Ligula reduziert, nur noch als ein Porenpaar direkt an der Basis von LA_6 erhalten (Tab. 3, M7).

Über die systematische Gliederung dieser extrem formenreichen Unterfamilie bestehen unterschiedliche Auffassungen (vergleiche Kapitel 6.). Die larvalmorphologischen Ergebnisse geben folgende Hinweise auf monophyletische Gruppen.

5.4.3.1. Triben Pterostichini, Morionini, Callistini, Oodini, Licinini, Panagaeini, Peleciini, Harpalini, Amblystomini, Cnemacanthini und Zabryni

Die hier zusammengefaßten Gruppen bilden wahrscheinlich eine monophyletische Einheit, die sich im Larvalstadium durch eine bemerkenswerte Synapomorphie auszeichnet:

- Stipes latero-ventral mit einer membranösen Binde, die möglicherweise als Relikt einer membranösen Stipes-Teilung zu bewerten ist (Tab. 3, M17; Abb. 19, 20).

Diese Binde fehlt den Platynini (= Agonini) und allen anderen Gruppen der Harpalinae. Innerhalb der unter 5.4.3.1. zusammengefaßten Taxa wird die Binde teilweise sekundär reduziert, so zum Beispiel schon innerhalb der Gattung *Pterostichus* s. l. Eine vollständige Teilung des Stipes (vielleicht ein Hinweis auf die Herkunft der membranösen Binde) ist bislang nur von einem einzigen Taxon bekannt (*Cnemacanthus* Gray, VAN EMDEN 1942:32). Die Ausbildung der Borste MN_α bei allen hier aufgeführten Taxa wird als Sympleisiomorphie bewertet, da sie auch bei Vertretern der Trechitae und einzelnen Platynini-Verwandten (Kapitel 5.4.3.2.) auftritt. Auch eine konvergente Ausbildung von MN_α in verschiedenen Taxa wäre denkbar.

a) Tribus Pterostichini

Innerhalb der unter 5.4.3.1. aufgeführten Gruppen weisen die Larven der Pterostichini vorwiegend plesiomorphe Merkmale auf. Die Merkmalsausstattung der Pterostichini-Larve dürfte dem Grundplan dieses Verwandtschaftskreises nahekommen.

b) Tribus Morionini (nach coll. ARNDT, JORGE-SILVA & COSTA 1983 und THOMPSON 1977)

Die Larven der Morionini weisen folgende Autapomorphien auf:

- Antennomere III mit einem flachen Sinnesfeld, ohne Anhang;

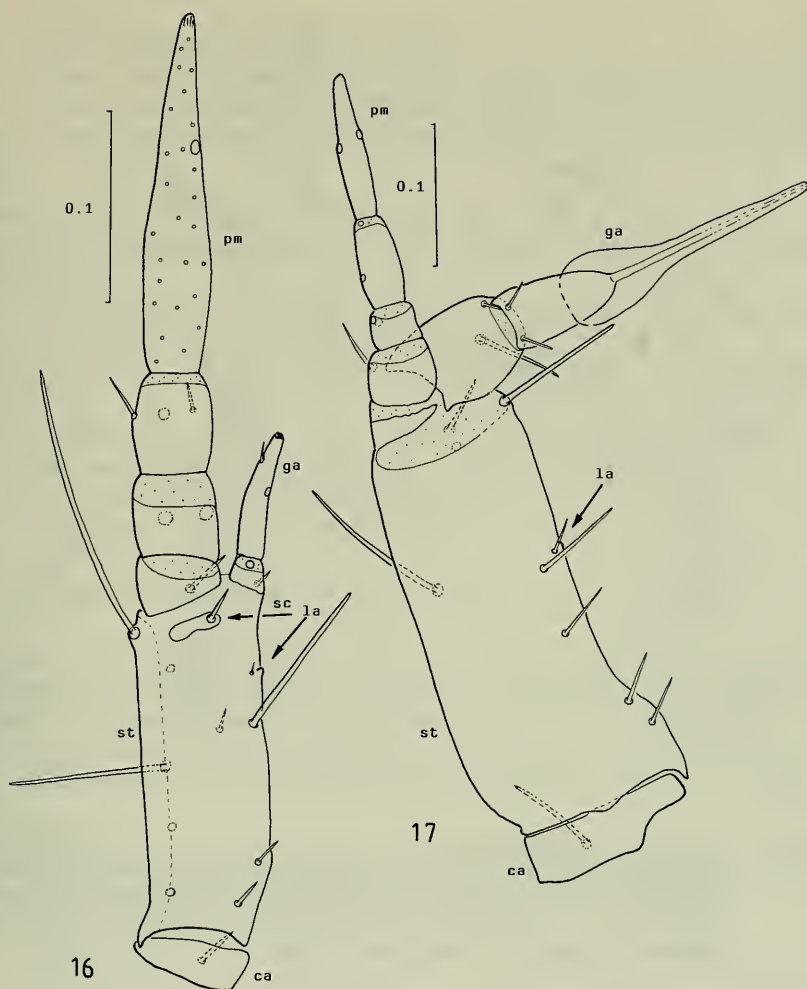


Abb. 16–17. Maxillen, L_1 (ca: Cardo, ga: Galea, la: Lacinia, mn: membranöse Binde am Stipes, pm: Maxillarpalpus, sc: Skleritspange am Stipes, st: Stipes). – 16. *Notiophilus biguttatus* Fabricius; – 17. *Loricera pilicornis* (Fabricius). – Maßstriche: 0.1 mm.

- Stemmata reduziert (Tab. 3, M11);
- Ligula fehlt, durch tiefen Ausschnitt ersetzt (Tab. 3, M20);
- Penicillus reduziert (Tab. 3, M23).

Der Antennenbau erinnert an die Gattung *Scarites*. Jedoch belegt die membranöse Stipes-Binde die Verwandtschaft mit den Pterostichini und den weiteren, unter 5.4.3.1. aufgeführten Gruppen, wie auch die Ausbildung der Cervikalfurche und der Bau der Urogomphi (Synapomorphien von Broscinae + Harpalinae + Psydrinae partim). Weitere abgeleitete Merkmale (reduzierte Ligula, Stemmata, Penicillus) der Morionini müssen als Anpassung der *Morion*-Larve an ihre Lebensweise (unter Rinde) betrachtet werden. Diese Merkmale wurden konvergent in verschiedenen Taxa reduziert.

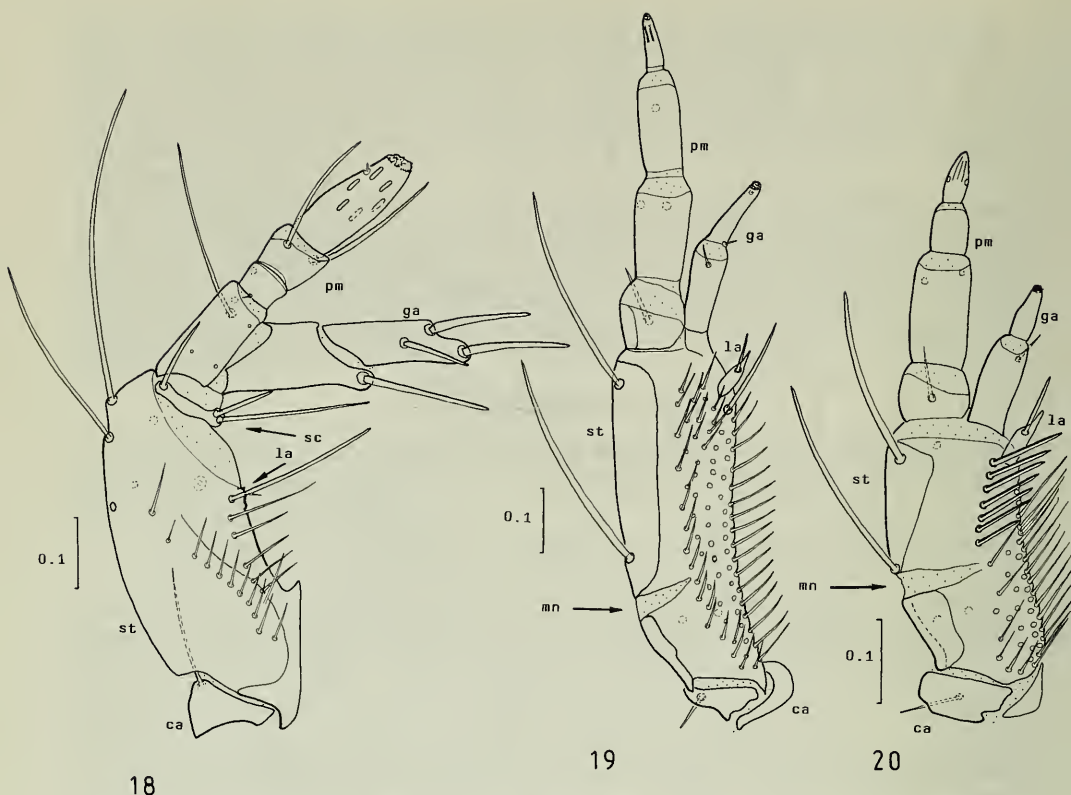


Abb. 18–20. Maxillen, L₁ (Abkürzungen wie in Abb. 16–17). – 18. *Cicindela silvatica* Linné (die Pfeile deuten auf die Skleritspange und auf das Rudiment der Lacinia); – 19. *Pterostichus burmeisteri* Heer (der Pfeil deutet auf die membranöse Binde); – 20. *Amara ingenua* (Duftschmid) (der Pfeil deutet auf die membranöse Binde). – Maßstriche: 0.1 mm.

c) Triben Callistini + Oodini + Licinini + Panagaeini + Peleciini

Nach bisheriger Kenntnis bilden diese fünf Triben eine monophyletische Gruppe, die durch Synapomorphien im Larvalstadium gestützt werden kann:

- starke Sklerotisierung des Körpers (bei Peleciini sekundär reduziert);
- sehr große Labialpalpen, oft stärker als Maxillarpalpen und mit isodiametralen Netzmaschen;
- große, kräftige Lacinia;
- Borste PA₄ reduziert oder fehlend.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Gruppe sind nicht geklärt. 5 der 10 Triben aus dem wahrscheinlichen weiteren Verwandtschaftskreis (Supertriben Callistitae + Panagaeitae sensu ERWIN 1991) sind im Larvenstadium noch unbekannt. Die Larvalmorphologie gibt vorläufig folgendes Bild:

Triben Callistini + Oodini

Callistini und Oodini besitzen zahlreiche für die unter c) zusammengefaßten Gruppen plesiomorphe Merkmale, bilden aber wahrscheinlich eine monophyletische Einheit, die durch eine larvale Synapomorphie gekennzeichnet ist:

- Nasale 5zackig (Abb. 26; Tab. 3, M14).

Die Callistini weisen sekundär die Tendenz zur Ausbildung geißelförmiger Urogomphi auf, bei den Oodini (bisher nur eine *Oodes*-Art im Larvenstadium bekannt, siehe ARNDT 1991a, LUFF 1980) springt das Nasale stärker kronenförmig hervor.

Triben Licinini + Panagaeini + Peleciini

Als Synapomorphien dieser Triben im Larvalstadium können folgende Merkmale angegeben werden:

- Frontale hinten ausgeweitet, verbreitert, Coronalnaht stark zurückgedrängt oder ganz fehlend (Tab. 3, M12);
- Nasale und Adnasale glatt, unbezahnt, sekundär weichhäutig (Tab. 3, M14);
- Vorderrand des Frontale im Nasalbereich mit charakteristischer Mikroskulptur (dornenförmig punktiert oder multipunktiert (Ausnahme: Peleciini – dort zumindest nicht deutlich);
- Ventralseite des Frontalvorderrandes ohne Zähnenstruktur im Nasalbereich (Tab. 3, M15);
- Borsten Fr_{10} und FR_{11} am Nasale verlagert oder ganz reduziert (Tab. 3, M3).

Die Larven der Panagaeini (ARNDT 1991a, VAN EMDEN 1942, LUFF 1980) weichen morphologisch sehr stark von *Eripus oaxacanus*, dem bisher einzigen Vertreter der Peleciini, dessen Larve detailliert beschrieben ist, ab (LIEBHERR & BALL 1990). Jedoch sind vielleicht folgende Merkmale synapomorph:

- Reduktionen der Borsten Fr_8 , FR_9 , FR_{10} und FR_{11} (Tab. 3, M1, M3).

Tribus Peleciini

Zahlreiche Autapomorphien können für die *Eripus*-Larve angegeben werden:

- Penicillus fehlt (Tab. 3, M23);
- Lacinia fehlt (Tab. 3, M19);
- Ligula fehlt (Tab. 3, M20);
- Stemmata reduziert (Tab. 3, M11);
- Urogomphi reduziert (Tab. 3, M26);
- nur eine Klaue ausgebildet, die ventral zwei Borsten trägt (Tab. 3, M25);
- Antennomere II sehr klein.

Ähnlichkeiten mit den Brachinini-Larven, die auch von LIEBHERR & BALL (1990) angeführt werden, sind nur oberflächlicher Natur und müssen als konvergente Bildungen aufgrund einer ähnlichen Lebensweise angesehen werden.

Tribus Panagaeini

Auch für die Panagaeini lassen sich Autapomorphien angeben:

- Mandibel-Innenrand sägeförmig, Mandibel-Basis mit mehreren Poren (Tab. 3, M22);
- Urogomphi keulenförmig, beweglich an das Tergum IX gefügt (Tab. 3, M26).

Die Stellung der in vieler Hinsicht stark abweichenden Gattung *Tefflus* Latreille ist fraglich. Die *Tefflus*-Larve besitzt fest mit dem IX. Tergit verschmolzene Urogomphi, eine glatte Mandibel-Innenseite, eine stark divergierende ventrale Kranialnaht (wie alle Licinini), ein geteiltes I. Antennenglied (wie *Licinus* Latreille).

Tribus Licinini

Die Licinini (ARNDT 1991c) haben extrem vielgestaltige Larven, wobei sich einige Formen kaum von den Panagaeini unterscheiden. Zwei Synapomorphien im Larvalstadium machen die Monophylie der Tribus wahrscheinlich:

- Kranialnaht an der ventralen Kopfseite $\pm$ stark divergierend;
- Mandibel am Innenrand kammartig gezähnt, Ventralseite dazu schuppenförmig gezähnt (Tab. 3, M22).

Alle anderen apomorphen Merkmale der Licinini-Larven sind entweder nur bei einigen Gattungen oder ganz ähnlich bei den Panagaeini ausgebildet.

Der Mandibel-Innenrand ist bei *Diplocheila* Brullé glatt, es handelt sich hierbei wahrscheinlich um eine sekundäre Reduktion der Zähnelung. Die Larve ist auch bei anderen Merkmalen (Form der Urogomphi) weit abgeleitet.

d) Triben Harpalini (+ Cnemacanthini) und Zabrinini

Über die weiteren mit den Harpalini näher verwandten Gruppen gibt es bisher keine konkreten Hinweise in der Literatur. Einen Ansatz können larvale Merkmale geben. Mögliche gemeinsam abgeleitete Grundplanmerkmale von Harpalini (inklusive Cnemacanthini) und Zabrinini sind der sehr ähnliche Bau des Nasale (Abb. 24, 25) und ein charakteristisch vorgezogenes Adnasale, ferner eine angedeutete Teilung des MX-Feldes sowie die abgerundete Kopfkapsel.

Besonders der komplizierte Bau des Nasale (unter einer Reihe großer Nasalzähne liegen ventral zwei weitere Reihen kleinerer Zähnchen) und das stark vorgezogene Adnasale bei den Zabrinini und vielen Vertretern der Harpalini kann als Synapomorphie gewertet werden und läßt eine nahe Verwandtschaft beider Gruppen vermuten. Auf Grund der membranösen Stipes-Binde in beiden Gruppen muß eine Zugehörigkeit zu einem Verwandtschaftskreis ohnehin als sicher gelten.

Gegen eine konvergente Bildung der Merkmale auf Grund phytophager Ernährungsweise bei Zabrinini und Harpalini gibt es gute Argumente. Die typische Ausbildung der Merkmale finden wir bei den Vertretern mit der ursprünglichen Merkmalskombination in beiden Gruppen, die als polyphag, bei den Harpalini sogar eher als zoophag einzustufen sind. Diese polyphagen Harpalini bewohnen darüber hinaus feuchte Biotope – sind also nicht an trockene Standorte angepaßt wie die Zabrinini und die weit abgeleiteten phytophagen Harpalini. Letztere weisen einen stark modifizierten Nasal- und Stipesbau auf.

Ferner lagen dem Autor Larven aus dem Freiland (nur 1. Stadium) zur Untersuchung vor, die Fundumständen (zusammen mit Adulten gefangen) und Größe entsprechend als Larven von *Antarctia* Dejean anzusprechen sind. Sie wiesen einerseits typische Merkmale der Harpalini (Nasal- und Adnasalbau, Abb. 23, gerundete Kopfkapsel, gedrungene Mandibel, gedrungene, breite Lacinia) aber andererseits auch der Platynini (Eizähne kielförmig, membranöse Binde am Stipes fehlt!, 2 schlanke, gleichlange Klauen) auf. CSIKI (1927–33) stellt *Antarctia* an das Ende seiner Platynini-Gruppen und es sollte in späteren Untersuchungen geprüft werden, ob eine phylogenetische Beziehung dieser Gruppen zu den Harpalini besteht.

Die komplizierten Befunde bei den Larven wie auch bei den Imagines lassen sich gegenwärtig durch folgendes phylogenetische Modell erklären: Zabrinini, Harpalini (+ Cnemacanthini) und ein Teil der sicher paraphyletischen Platynini bilden eine monophyletische Gruppe, welche wiederum mit den Pterostichini, Morionini, Callistini, Oodini, Licinini und Panagaeini (aufgrund der gemeinsam abgeleiteten mem-

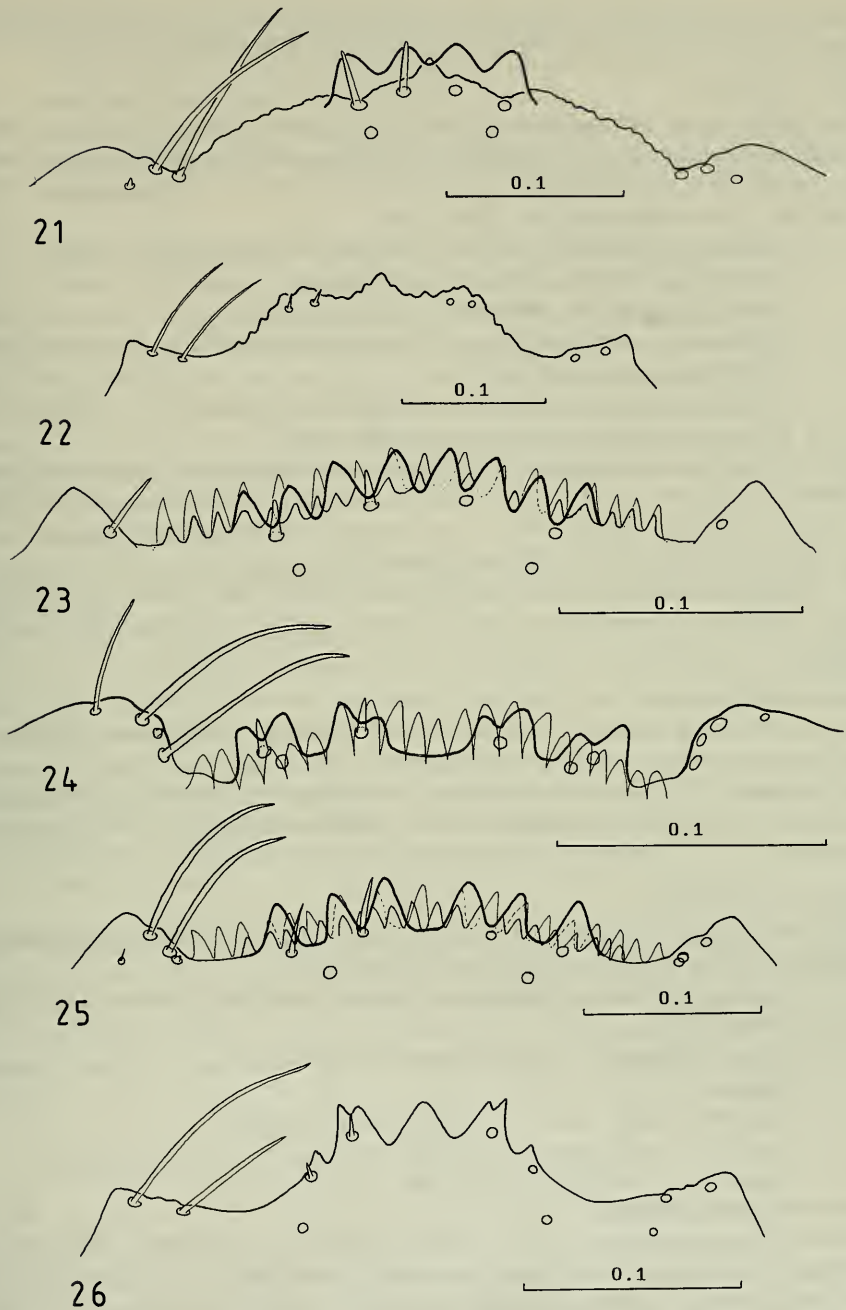


Abb. 21–26. Nasale und Adnasale, L₁. – 21. *Metrius contractus* Eschscholtz; – 22. *Patrobus atrorufus* (Stroem) (nach ARNDT 1991a); – 23. *Antarctia* spec.; – 24. *Trichocellus placidus* (Gyllenhal) (nach ARNDT 1991a); – 25. *Amara convexiuscula* (Marsham); – 26. *Oodes helopioides* (Fabricius) (nach ARNDT 1991a). – Maßstriche: 0.1 mm.

branösen Stipes-Binde) ein übergeordnetes Monophylum bilden. Bevor nicht neue Befunde dieses Modell erhärten, hat es jedoch nur hypothetischen Wert.

Tribus Harpalini

Die Abgrenzung der supragenerischen Taxa innerhalb der Harpalini ist bislang nicht befriedigend gelöst. Mutmaßliche Grundplanmerkmale der Harpalini sind bei weit abgeleiteten Larvenformen (Ditomina-Gruppen) verlorengegangen. Wahrscheinliche Autapomorphien der Tribus sind:

- Winkel des Adnasale mit einer zusätzlichen Borste (Tab. 3, M2);
- Borste FR_6 auf dem Frontale ist sehr groß;
- Borste PA_8 auf dem Parietale ist länger als PA_{10} ;
- Eizähne aus einzelnen kleinen Haken bestehend, die entlang der Coronalnaht liegen (Tab. 3, M13);
- im 1. Stadium gebauchte Hinterwinkel des Frontale (Tab. 3, M12);
- Pronotum anterior mit einem dunklen Kiel.

Die Tribus Harpalini schließt neben Formen mit zahlreichen Plesiomorphien weit abgeleitete Gruppen ein. Die Bewertung der Larvalmerkmale innerhalb der Harpalini diskutiert ARNDT (1990, 1991b). Demzufolge müssen die Stenolophina als eine dem Grundplan wahrscheinlich nahekommende Gruppe betrachtet werden. Die weit abgeleiteten Ditomina sind möglicherweise mit den Cnemacanthini (siehe unten) verwandt, so daß man dann von der Paraphylie der Harpalini ausgehen müßte.

Tribus Amblystomini

Die teilweise als eigene Tribus abgetrennte Gattung *Amblystomus* Erichson ist schwierig einzuordnen. Bislang liegt nur die Beschreibung einer *Amblystomus*-Art vor (GARDNER 1937). Diese Beschreibung rechtfertigt in jedem Fall die Auffassung von BASILEWSKY (1950) und ERWIN (1991), *Amblystomus* als Teil der Harpalini zu betrachten.

Tribus Cnemacanthini

Die Larve von *Cnemacanthus* Gray (von VAN EMDEN 1942 nach Freilandmaterial beschrieben) weist folgende abgeleitete Merkmale auf:

- Kopfkapsel breit und gestaucht, Frontale breit den Hinterrand des Kopfes erreichend;
- Larve gedrungen, mit gekrümmter Körperhaltung und kurzen Kopfhängen;
- Urogomphi sehr kurz, breit, ohne Borstenhöcker;
- Mandibeln gedrungen, mit breitem Außenrand;
- Thorax und Abdomen multisetos;
- Stemmata fehlend.

Alle sechs Merkmale finden wir auch bei der weit abgeleiteten Harpalini-Subtribus Ditomina (BRANDMAYR 1975, SHAROVA & MAKAROV 1983), Zahl und Komplexität der Merkmale lassen eine synapomorphe Bildung als möglich erscheinen. Die Cnemacanthini stellen demzufolge wahrscheinlich mit Teilen der (paraphyletischen) Harpalini eine monophyletische Einheit dar. Allerdings sind der geteilte Stipes der *Cnemacanthus*-Larve und der Bau der Parameren bei den Adulten (mit den Pterostichini vergleichbar) schwierig zu bewerten. Eventuell handelt es sich um plesiomorphe Merkmale. Die Untersuchung von neuem Material zur Lösung dieser Fragen wäre dringend notwendig.

Tribus Zabрини

Als larvalmorphologische Autapomorphien der Zabрини sind zu werten:

- Bau des Nasale (6zählig, Abb. 28, bei *Zabrus* und wenigen *Amara*-Arten senkundär abweichend, Tab. 3, M15);
- Borstenfeld gMX zweiteilig, apikal eine geordnete Reihe starker Borsten, zentral und basal ein ungeordnetes Feld dicht stehender Setae (Abb. 20, Tab. 3, M7).

5.4.3.2. Triben Lachnophorini, Odacanthini, Dryptini, Zuphiini, Galeritini, Perigonini, Cyclosomini, Masoreini, Mormolycini, Lebiini und Platynini (partim)

Die letzten 6 Supertriben im System von ERWIN (1991) umfassen die Platynini und weit abgeleitete, unter dem Sammelbegriff „Truncatipennia“ vereinte Gruppen. Die Abgrenzung der Supertriben ist bislang wenig zufriedenstellend gelöst, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen sind unklar. Larvalmorphologische Untersuchungen weisen darauf hin, daß die unter 5.4.3.2. zusammengefaßten Taxa eine monophyletische Gruppe bilden könnten. Dafür spricht eine mögliche Synapomorphie:

- Lacinia reduziert (Tab. 3, M19).

Dieses einfache Reduktionsmerkmal könnte jedoch auch mehrfach konvergent entstanden sein.

Die Larven der Platynini zeichnen sich durch zahlreiche Plesiomorphien aus und kommen in ihrer Merkmalsausstattung dem Grundplan der Unterfamilie nahe. Die Tribus „Platynini“ ist nicht monophyletisch, einzelne Gruppen der „Platynini“ sind mit verschiedenen Untergruppen der Harpalinae näher verwandt.

Triben Lachnophorini + Odacanthini

Lachnophorini + Odacanthini bilden eine monophyletische Einheit, die mit einer larvalmorphologischen Synapomorphie begründet werden kann:

- Nacken eingeschnürt, Cervikalfurche fehlt (Tab. 3, M9, M10).

LIEBHERR (1988) gibt darüber hinaus Synapomorphien der Imagines für diese Gruppen an. Nach LIEBHERR (1988) leiten sich Odacanthini + Lachnophorini direkt von den „Platynini“ ab, wofür jedoch keine Merkmale explizit angegeben werden. Larvale Merkmale sprechen dafür, daß Odacanthini + Lachnophorini mit Teilen der „Platynini“ auf eine nur ihnen gemeinsame Stammart zurückzuführen sind. Als hypothetische Autapomorphien dieser Gruppen können angegeben werden:

- Urogomphi gegliedert (Tab. 3, M26)
- Mandibel-Innenrand grob gezähnt (Tab. 3, M22).

Unklar ist gegenwärtig noch, welche der Platynini-Gruppen zum Verwandtschaftskreis der Odacanthini + Lachnophorini zu zählen sind. Diejenigen bekannten „Platynini“, welche die fraglichen Merkmale (gegliederte Urogomphi und grob gezählter Mandibel-Innenrand) aufweisen [*Platynus*-Gruppe (ARNDT, unveröffentlicht) und *Tanystoma* Dejean (LIEBHERR 1984)], haben eine deutlich ausgebildete Lacinia. Möglicherweise wurde die Lacinia innerhalb der „Platynini“ mehrfach unabhängig reduziert.

Tribus Odacanthini (nach coll. ARNDT, VAN EMDEN 1942, HABU & SADANAGA 1965, MOORE 1965)

Innerhalb der Gruppe Odacanthini + Lachnophorini weisen die Odacanthini mit den aus 3–5 Gliedern bestehenden Urogomphi einen plesiomorphen Merkmalszustand auf. Eine mögliche Autapomorphie ist jedoch:

- Nasale gedrunken, deutlich grob gezähnt, etwas vortretend (Tab. 3, M14).

Der plesiomorphe Zustand des Nasalbaus findet sich bei den „Platynini“ (Nasale nicht vorspringend, sehr fein gezähnt).

Die von manchen Autoren (zum Beispiel KRYZHANOVSKY 1976) abgetrennte Tribus Pentagonicini wird von LIEBHERR (1988) eingezogen und deren Gattungen zu den Odacanthini gestellt. Bislang ist nur eine Art der Pentagonicini (*Scopodes simplex* Blackburn) von MOORE (1965) im Larvenstadium beschrieben worden, die eine schwach gerundete Kopfkapsel (ohne Nackeneinschnürung und ohne Cervikal-furche), aber sonst Odacanthini-typische Merkmale aufweist. Eine phylogenetische Bewertung dieser Merkmale sollte jedoch erst nach Bekanntwerden weiterer Larven der früher unter Pentagonicini zusammengefaßten Gruppen vorgenommen werden.

Tribus Lachnophorini (nach LIEBHERR 1983)

Bisher wurde nur eine Art im Larvenstadium beschrieben. Als Autapomorphien der Tribus können vorläufig gelten:

- Nasale triangulär (Tab. 3, M14);
- Gliederung der Urogomphi in Auflösung begriffen, Urogomphi beweglich, geißelförmig, mit dem Tergit IX membranös verbunden (Tab. 3, M26).

Triben Dryptini, Galeritini und Zuphiini

Die Larven dieser drei in der Supertribus Dryptitae zusammengefaßten Gruppen (ERWIN 1991) weisen übereinstimmend lange, gegliederte Urogomphi (Tab. 3, M26) und eine am Nacken ± eingeschnürte Kopfkapsel (Tab. 3, M9) und damit habituelle Ähnlichkeiten auf. Ferner fehlt allen drei Gruppen der Penicillus (Tab. 3, M23). Dennoch scheint die nähere Verwandtschaft der drei Gruppen auf Grund der larvalmorphologischen Untersuchungen vollkommen zweifelhaft. Die übereinstimmenden Merkmale wurden auch in zahlreichen anderen Carabiden-gruppen (darunter anderen „Truncatipennia“-Gruppen) konvergent ausgebildet und der phylogenetische Wert dieser Merkmale ist gering. Andererseits sind die Unterschiede zwischen den drei Triben – obgleich nur wenige Arten im Larvalstadium bekannt sind – ganz prägnant. Es muß offenbleiben, an welcher Stelle der unter 5.4.3.2. aufgezählten Taxa die Dryptini, Galeritini und Zuphiini stehen sollten. Zahlreiche Autapomorphien können dagegen für die einzelnen Triben angegeben werden.

Tribus Dryptini (nach ARNDT 1991a und HABU & SADANAGA 1965)

- Nasale ganz glatt, konvex vorgewölbt (Tab. 3, M14);
- !an beiden Klauen ein Pulvillus ausgebildet;
- Coronalnaht sehr lang, länger als die halbe Kopfkapselbreite;
- Borstenfeld gMX fehlt (Tab. 3, M6);
- Ligula breit halbkreisförmig (Tab. 3, M20).

Tribus Galeritini (nach coll. ARNDT und COSTA et alii 1988)

- !Nasale überdimensional groß, in ein Doppelhorn ausgezogen;
- !Antennenmeren – besonders Antennomere I – stark verlängert, multisetos;
- Stipes stark verlängert, multisetos;

- Labialpalpen – besonders I. Palpomere – stark verlängert, multisetos;
- Sklerite des Thorax und Abdomens multisetos.

Tribus Zuphiini (nach VAN EMDEN 1942)

- !Adnasale über das Niveau der Nasale hervorspringend, nach innen gebogen, mit den Setae FR₈, FR₉ an seiner Außenseite;
- Mandibeln an der Basis verengt, ohne Retinakulum;
- !Antennomere III ohne Sinnesanhang, mit großem dorsalen und ventralem Sensorium, dieses länger als die halbe Antennomere;
- Endglieder der Palpen und der Galea ganz schmal und lang.

Die verwandtschaftliche Stellung der folgenden Taxa konnte nicht anhand von Synapomorphien im Larvenstadium geklärt werden.

Tribus Masoreini (nach ARNDT 1991a und HABU & SADANAGA 1965)

Die Masoreini weisen larvalmorphologisch zahlreiche Symplesiomorphien auf und sind von den ursprünglichen Vertretern der Lebiini (zum Beispiel *Microlestes* Schmidt-Goebel, *Lionychus* Wissmann) kaum zu trennen.

Tribus Cyclosomini (nach GARDNER 1937)

Bislang ist nur die Larve einer Art von *Tetragonoderus* Dejean bekannt. Soweit man der Beschreibung von GARDNER (1937) entnehmen kann, scheint sie wie die Masoreini-Larven vorwiegend plesiomorphe Merkmale aufzuweisen. Als autapomorphes Merkmal könnte ein zipfelartiger Auszug am Apex der I. Galeomere in Frage kommen. Doch muß der Wert dieses Merkmals an neuem Material geprüft werden.

Tribus Lebiini (nach ARNDT 1989, 1991a, CAPOGRECO 1989, VAN EMDEN 1942, ERWIN 1975, HABU 1981)

Synapomorphien für die unter Lebiini zusammengefaßten Gruppen wurden nicht gefunden. Neben ursprünglichen Formen (*Microlestes* Schmidt-Goebel, *Lionychus* Wissmann) stehen weit abgeleitete Gruppen in dieser Tribus (zum Beispiel *Dromius* Bonelli, *Lebia* Latreille, *Plochionus* Latreille & Dejean). Möglicherweise sind die Lebiini in der derzeitigen Abgrenzung eine paraphyletische Gruppierung.

Tribus Perigonini (nach GRASSÉ & JEANNEL 1941)

Bislang wurde die Larve einer einzigen Art von *Perigona* Castelnau bekannt, die der Beschreibung nach in allen Merkmalen einer ursprünglichen Trechini-Larve gleicht. Einige phylogenetisch relevanten Merkmale (zum Beispiel bei der Chaetotaxie) wurden von GRASSÉ & JEANNEL nicht untersucht. Nach DEUVE (1988) weisen auch die Imagines innerhalb der Harpalinae plesiomorphe Merkmalszustände auf. Eine Bewertung der Merkmale muß vorerst offenbleiben.

Tribus Mormolycini (nach VAN EMDEN 1942)

Autapomorphien im Larvalstadium sind:

- Kopfkapsel gerundet, mit V-förmigen Hinterwinkeln und langer Coronal-sutur;
- Nasale und Adnasale ganz flach;
- Mandibel gedrunken, Retinakulum nahe der Spitze;
- nur eine Klaue ausgebildet;
- Urogomphi klein, hornförmig, schlank, mit dünnen Haaren und wenigen langen Setae.

Nach der kurzen Beschreibung von VAN EMDEN (1942) ist es nicht möglich, die näheren Verwandten der Mormolycini zu bestimmen. Die Tribus ist weit abgeleitet und bildet möglicherweise einen isolierten Zweig innerhalb der unter 5.4.3.2. aufgeführten Gruppen.

5.4.3.3. Tribus Ctenodactylini

Die Larve der Ctenodactylini weist (nach der kurzen Beschreibung von VAN EMDEN 1942) plesiomorphe Merkmale auf (vergleiche die Situation bei den Platynini, 5.4.3.2.):

- Kopfkapsel gerundet, Cervikalfurche deutlich (Tab. 3, M10);
- Lacinia deutlich (Tab. 3, M19).

Die bislang bekannten Ctenodactylini-Larven haben viergliedrige Urogomphi (Tab. 3, M26). Dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß die Gruppe ebenfalls mit einem Teil der Platynini näher verwandt ist.

5.4.3.4. Triben Anthiini + Helluonini

Die Larven der Helluonini und Anthiini (ARNDT unveröffentlicht, BOUSQUET 1987 und VAN EMDEN 1942) zeichnen sich durch folgende Synapomorphien aus:

- !Antennomeren II und III nur durch eine einfache Membran getrennt oder fusioniert;
- Sinnesanhang an Antennomere III durch elliptische, wenig konvexe Sinnesfläche ersetzt;
- !Stipes apikal in einen Lobus auslaufend (medial excrescence sensu BOUSQUET 1987), dieser mit der Galeomere I fusioniert oder separat;
- Urogomphi gestaucht, multisetos.

Diese auffälligen Synapomorphien, von welchen die 1. und 3. sowie die Form der Urogomphi einmalig unter den Carabidenlarven ist, lassen sicher erscheinen, daß beide Gruppen zusammen eine monophyletische Einheit bilden. Von einigen möglichen Verwandten (Helluodini, Teile der Lebiini) sind die Larven jedoch noch unbekannt.

Die vollständige Fusion des II. und III. Gliedes und eine fehlende Sensorialfläche der Antenne sind Autapomorphien der Anthiini. Die vollständige Fusion des Stipeslobus mit der I. Galeomere und die fehlende Cervikalfurche sind Autapomorphien der Helluonini.

Vorläufig muß offen bleiben, ob es sich bei dem Stipeslobus (medial excrescence sensu BOUSQUET) nur um ein Derivat der Lacinia handelt, oder ob die Lacinia vollkommen reduziert ist. Beide Gruppen weisen noch weitere apomorphe Merkmale auf, die sie jedoch mit anderen „Truncatipennia“ teilen:

- Penicillus fehlt (auch bei den Dryptini, Galeritini, Zuphiini, Graphipterini und Orthogoniini, Tab. 3, M23);
- Sternit und Tergit am IX. Abdominalsegment fusioniert (auch bei Galeritini; Zuphiini nicht untersucht);
- Epipleurit fehlt am IX. Abdominalsegment oder ist mit dem Sternit fusioniert (auch bei den Dryptini, Galeritini; Zuphiini nicht untersucht).

Alle diese Merkmale sind von geringem phylogenetischen Wert, es ist aber nicht ausgeschlossen, daß die nächsten Verwandten von Anthiini + Helluodini in einer oder mehreren der aufgeführten Gruppen zu finden sind.

5.4.3.5. Triben Orthogoniini, Graphipterini

Orthogoniini und Graphipterini weisen eine gut ausgebildete Lacinia auf. Deshalb sind sie nicht zu den unter 5.4.3.2. zusammengefaßten Gruppen zu stellen. Orthogoniini und Graphipterini weisen eine ganze Reihe abgeleiteter Merkmalszustände auf:

- Frontale erreicht breit den Hinterrand des Kopfes (Tab. 3, M12);
- Cervikalfurche und Coronalsutur fehlen (Tab. 3, M10);
- Penicillus fehlt (Tab. 3, M23);
- Larven in den höheren Stadien physogastrisch mit vollkommen veränderter Chaetotaxie am Thorax und Abdomen;
- Urogomphi reduziert oder fehlend (Tab. 3, M26).

Es wäre momentan jedoch verfrüht, zu entscheiden, ob diese Ähnlichkeiten Ausdruck enger Verwandtschaftsbeziehungen sind. Sie können auch konvergent gebildet worden sein, da beide Gruppen eine ähnliche Lebensweise haben; die Orthogoniini leben thermitophil, die Graphipterini myrmecophil. Keines der Merkmale ist von sehr hohem phylogenetischem Wert.

Folgende Autapomorphien können für die Triben angegeben werden:
Tribus Orthogoniini (nach VAN EMDEN 1942 und coll. ARNDT)

- Stemmata fehlen (Tb. 3, M11);
- Gezähneltes Nasale und Adnasale leicht vorspringend (Tab. 3, M14);
- Beine relativ kurz mit nur einer kurzen Klaue (Tab. 3, M25);
- Urogomphi fehlen (Tab. 3, M26);
- Zusätzliche Borsten liegen am Vorderrand des Adnasale.

Tribus Graphipterini (nach coll. ARNDT)

- Nasale ganz flach, nicht deutlich (Tab. 3, M14);
- Mandibeln kantig, ohne Retinakulum, zwischen dorsaler und ventraler Innenkante mit deutlichem Kanal (Tab. 3, M22);
- Sinnesanhang an Antennomere III unsymmetrisch;
- Tarsus sehr dünn und lang.

6. Vergleich der Ergebnisse mit bestehenden systematischen Auffassungen bei den Carabidae

Über die historische Entwicklung des Systems der Carabidae gibt BALL (1979) einen guten Überblick. Nach BALL ist die von KRYZHANOVSKY (1976) vorgeschlagene Gliederung der Familie die bis dato modernste Auffassung, wenngleich KRYZHANOVSKY keine Merkmale für die Begründung seiner Aufstellung angibt. In jüngerer Zeit wurde von ERWIN (1985, aktualisiert 1991) eine Alternative angeboten, die auf einer kurzen Mermalsanalyse aufbaut. ERWIN führt dabei alle Carabiden auf Grundplanformen zurück, was sich in der neugeschaffenen Kategorie Division niederschlägt. KRYZHANOVSKYS große Unterfamilie Carabinae s. l. wird bei ERWIN in drei Divisionen und – abgesehen von den Paussinae – in 4 Unterfamilien aufgeteilt. ERWINS Verfahrensweise, die auf CSIKI (1927–1933) und JEANNEL (1941/1942) aufbaut, eröffnet neue Perspektiven und Diskussionsansätze. Die Merkmale mit welchen die Divisionen begründet werden, bedürfen jedoch einer Revision. Besonders deutlich wird letzteres in der Division Psydriformes.

Die larvalmorphologischen Ergebnisse können Teilaspekte sowohl ERWINS als auch KRYZHANOVSKYS Gliederungsvorschläge unterstützten und andere in Frage stellen. Die Hauptpunkte sind dabei folgende:

1. Es ist nicht gerechtfertigt, die Cicindelitae als eigene Familie oder Unterfamilie zu betrachten. Die Cicindelitae sind wahrscheinlich mit den Loriceritae verwandt. Auch in der Imaginalmorphologie gibt es Hinweise darauf. Bei genauer Betrachtung der Ergebnisse von BILS (1976) sprechen zwei mögliche Synapomorphien für eine nähere Verwandtschaft der beiden Gruppen: der Intersternalmuskel M8 ist reduziert und die Intersegmentalmembran zwischen den Segmenten VIII und IX ist ventral sklerotisiert. Letzteres Merkmal teilen die Loriceritae und Cicindelitae unter den Adephaga nur mit den Nebriini und Notiophilini. Es könnte als Synapomorphie dieser vier Gruppen gedeutet werden. Auch die Befunde von NICHOLS (1985) lassen diesbezügliche Schlüsse zu, besonders weil das Merkmal „Posterior procoxal closure“ eine andere Bewertung, als die durch den Autor getroffene, zuläßt. Vorläufig scheint es aus pragmatischen Gründen sinnvoll, Cicindelitae und Loriceritae in der Unterfamilie Carabinae (sensu ERWIN 1991) zu platzieren.

2. Metriitae + Paussitae sind monophyletisch und haben sich ebenso wie die Brachinitae sehr früh vom Rest der Carabidae abgespalten. Nach diesen Ergebnissen sind die Brachinitae nicht mit den weit abgeleiteten „Truncatipennia“ verwandt. Das unterstützt die Auffassung von BOUSQUET (1986), DEUVE (1988) und ERWIN (1991), die die Brachinitae auf Grund imaginaler Merkmale als Verwandte der Pausitae ansehen und die Eingliederung in die weit abgeleiteten Harpalinae ablehnen.

3. Die Unterfamilie Psydrinae sensu ERWIN (1991) (inklusive Rhysodini) ist polyphyletisch und muß vollkommen neu überdacht werden.

4. Die Harpalinae sensu CSIKI (1927–1933) (den Unterfamilien Broscinae + Harpalinae + Psydrinae partim bei ERWIN 1991 entsprechend) bilden eine monophyletische Einheit, die auch durch Synapomorphien im Larvalstadium zu unterstützen ist.

5. Patrobini + Trechini + Zolini + Pogonini + Bembidiini – dies entspricht den Supertriben Patrobitae und Trechitae sensu KRYZHANOVSKY (1976) – bilden eine monophyletische Einheit.

6. Die Unterfamilie Harpalinae (in der Abgrenzung sensu ERWIN 1991, aber inklusive der Cnemacanthini) ist eine monophyletische Einheit. Die Aufteilung der Unterfamilie in 9 oder 10 Supertriben in der gegenwärtigen Literatur (ERWIN 1991, KRYZHANOVSKY 1976) ist fragwürdig, da die Mehrzahl der Supertriben in den paraphyletischen Platynini wurzeln. Die bisherige Abgrenzung der Taxa ist darüber hinaus neu zu überdenken.

7. Die Harpalitae sensu KRYZHANOVSKY (1976) (inklusive der Cnemacanthini!) bilden wahrscheinlich eine monophyletische Einheit. Die Cnemacanthini wurden in der Vergangenheit an verschiedene Punkte des Systems gestellt. Bei CSIKI (1928) und VAN EMDEN (1942) stehen sie noch innerhalb der Broscini. ERWIN (1991) sieht in ihnen einen Vertreter der Scarititae, KRYZHANOVSKY (1976) stellt sie schließlich zu den Harpalitae. Letzteres scheint durch larvalmorphologische Synapomorphien mit Teilen der Harpalini gerechtfertigt.

8. Die Supertribus Pterostichitae in der Auffassung aller Autoren ist paraphyletisch und schließt einen Teil der nachfolgenden Supertriben phylogenetisch ein. Eine Vereinigung von Pterostichini und Platynini in einer Tribus (THOMPSON 1978, 1979) oder in einer Supertribus (KRYZHANOVSKY 1976) kann nur auf Grund von Sympleisomorphien erfolgen und ist unzulässig.

9. Pterostichitae (ohne Platynini!) + Panagaeitae + Callistitae + Harpalitae (inklusive Cnemacanthini) bilden wahrscheinlich eine monophyletische Einheit. Abgrenzung und Monophylie der Supertriben sind jedoch unklar. ERWIN (1991) stellt wie auch KRYZHANOVSKY (1976) die Licinini zu den Callistitae, Panagaeini + Peleciini jedoch zu den Panagaeitae. Synapomorphien von Licinini, Callistini und Oodini, die die Abgliederung der Callistitae begründen, konnten nicht gefunden werden.

CHAUDOIR (1846, in LIEBHERR & BALL 1990) vermutet eine nähere Beziehung der Promecognathini zu den Peleciini, was in jüngeren systematischen Arbeiten wenig Beachtung fand. Bislang wurde nur eine Larve der Tribus Promecognathini beschrieben (BOUSQUET & SMETANA 1986, vergleiche Kap. 5.2.3.). Diese Larve ist weit abgeleitet und erinnert habituell, im Bau der Urogomphi, der Kopfkapsel und des Frontale an eine Panagaeini-Larve. Da wir davon ausgehen, daß Peleciini und Panagaeini nah verwandt sind, muß eine Beziehung beider Gruppen zu den Promecognathini in späteren Untersuchungen geprüft werden.

10. Über die Herkunft der Zabrini besteht keine einheitliche Auffassung. HIEKE (mündliche Mitteilung) hält die Zabrini für Verwandte einer Platynini-Gruppe (*Platyderus*-Verwandtschaft s. l.), wofür unter anderem die Anordnung der Parameren spricht. Diese Meinung wird auch von KRYZHANOVSKY (1983) vertreten. BOUSQUET (briefliche Mitteilung) hingegen sieht in den Pterostichini die Verwandtschaft der Zabrini und gibt gekreuzte Epipleuren als gemeinsam abgeleitetes Merkmal des Verwandtschaftskreises an. Larvalmorphologisch werden scheinbar Verbindungen zu einer dritten Gruppe deutlich: den Harpalini. Aus den bisherigen Kenntnissen läßt sich nicht eindeutig ableiten, welche Stellung die Triben Platynini, Pterostichini, Zabrini und Harpalini zueinander haben.

11. Die Monophylie der Truncatipennia (Supertriben Dryptitae, Anthiitae, Orthogoniitae, Ctenodactylitae und Lebiitae sensu ERWIN 1991) ist fraglich. Die Abgrenzung dieser Supertiben ist in allen Klassifikationen bisher unbefriedigend.

12. Es konnten keine gemeinsamen Synapomorphien bei Graphipterini und Masoreini gefunden werden. Deshalb scheint es unbegründet zu sein, daß KRYZHANOVSKY (1976) beide Gruppen zu einer Supertribus vereinigt.

13. Die Supertribus Anthiitae ist wahrscheinlich ein Monophylum (Tribus Helluodini im Larvenstadium noch unbekannt!), das sich auch larvalmorphologisch durch Synapomorphien begründen läßt.

Die larvalmorphologischen Ergebnisse geben somit viele Hinweise für die phylogenetische Systematik der Carabiden. Eine Vielzahl der Fragen muß aber dennoch offenbleiben. Die beiden Hauptursachen dafür sind:

- Bei den „ursprünglichen“ Carabiden (Unterfamilien Carabinae und Scariatinae sensu ERWIN 1991) lassen die Larven eine große Formenvielfalt, aber keine klaren Synapomorphien erkennen.
- Eine hohe Anzahl von Taxa, darunter solche in „Schlüsselpositionen“, wie die Melaenitae, sind im Larvenstadium noch unbekannt. Mit zunehmender Erforschung der Carabiden, besonders der tropischen Taxa, wird gerade deshalb hier eine große Perspektive liegen.

7. Rückschlüsse auf die Phylogenie der Adephaga

Als Synapomorphie im Larvalstadium kann für die Adephaga die Verschmelzung von Labrum, Clypeus und Frons zum Frontale (Tab. 2, M1) und der Verlust der Mola an der Mandibel gelten (Außengruppenvergleich: Archostemata und viele Polyphaga weisen die Mola an der Mandibelbasis auf; Tab. 2, M5 und BÖVING & CRAIGHEAD 1931). Der Verlust der Mola bei einigen Gruppen der Polyphaga (Staphylinidae, Histeridae, Hydraenidae) erfolgte unabhängig von den Adephaga, die Mandibelmorphologie unterscheidet sich bei den genannten Polyphaga erheblich von derjenigen der Adephaga. Bei einigen Polyphagengruppen sind Labrum, Clypeus und Frons ebenfalls fusioniert (*Helophorus* Fabricius, Histeridae, einige Staphylinidae), was eine mehrfach konvergente Bildung des Frontale im Verlauf der Stammesgeschichte der Coleopteren wahrscheinlich macht. CROWSON (1955) führt als weitere Apomorphien der Adephaga noch die Bildung eines hypopharyngealen Skleroms und die Prognathie der Larven an. Nach den hier vorliegenden Ergebnissen ist wahrscheinlich beides symplesiomorph. Der Hypopharynx ist auch bei den meisten primitiven Polyphaga hervortretend und dicht mit Borsten besetzt. Zumindest die Anlagen für diese Bildung sind plesiomorph. Darüber hinaus gibt es Synapomorphien bei den Imagines.

Die Gliederung innerhalb der Adephaga wird kontrovers diskutiert (siehe dazu BAEHR 1978, BALL 1979, BELL 1966, 1967, 1982, BEUTEL & ROUGHLEY 1988, BILS 1976, BURMEISTER 1976, CROWSON 1955, KAVANAUGH 1986, NICHOLS 1985, REGENFUSS 1976, RUHNAU 1986). Dabei kristallisiert sich heraus, daß die klassische Teilung in „Hydradephaga“ (für alle adephagen Wasserkäfer) und „Geadephaga“ (für Rhysodidae, Trachypachidae und Carabidae) nicht aufrecht erhalten werden kann. Hauptstreitpunkt ist heute die Frage, ob die „Hydradephaga“ oder die Carabidae eine monophyletische Gruppe darstellen und mit dieser Frage gekoppelt, ob die Vorfahren der Adephaga auf dem Land oder im Wasser lebten (EVANS 1982, 1985, KAVANAUGH 1985, NICHOLS 1985, PONOMARENKO 1969, 1977, ROUGHLEY 1981).

7.1. Gyrinidae

Bereits BELL (1966) stellt in einer sehr interessanten Studie die Hypothese auf, daß die Hydradephaga in drei „Wellen“ unabhängig voneinander vom Landleben in aquatische Lebensräume übergegangen sind: Gyrinidae, Haliplidae und Dytiscoidea. Während BELL jedoch von der Monophylie der Hydradephaga ausgeht, weisen BEUTEL & ROUGHLEY (1988) an Hand zahlreicher Merkmale der Imagines nach, daß die Gyrinidae die wahrscheinliche Schwestergruppe aller anderen Adephaga sind. Die Adephaga (ohne Gyrinidae) zeichnen sich durch zahlreiche Synapomorphien als monophyletische Gruppe aus, die Gyrinidae weisen Autapomorphien auf, die in keiner anderen Familie zu finden sind. Die Larven der Gyrinidae unterstreichen diese isolierte Position. Eine auffällige Symplesiomorphie der Gyrinidae ist die große, gliedförmige Lacinia (BEUTEL & ROUGHLEY 1988, bei allen anderen Adephaga ist die Lacinia klein, rudimentär oder fehlend). Ferner können tiefe sklerotisierte Maxillengruben, Cardo groß und Cardo vom Stipes unabhängig adduzierbar als symplesiomorph für die Gyrinidenlarven angegeben werden (BEUTEL, briefliche Mitteilung). Autapomorphien bei den Larven der Gyrinidae sind die Tracheenkiemen, die fehlenden Urogomphi und die sklerotisierten Haken am Pygidium

(beide Merkmale fehlen allen anderen Familien), ferner fehlende Urogomphi (Tab. 2, M16).

Ein Schwestergruppenverhältnis von Gyrinidae und restlichen Adephaga ist demzufolge aufgrund larvaler und imaginaler Merkmale wahrscheinlich. Fossile Befunde unterstützen diese Hypothese zusätzlich (vergleiche BEUTEL & ROUGHLEY 1988, PONOMARENKO 1977). Diese wenigen Argumente zeigen bereits, daß die „Hydrade-phaga“ in ihrer Gesamtheit der adephagen Wasserkäfer keine monophyletische Gruppe darstellen.

7.2. Rhysodidae

Eine zweite Adephagengruppe, über deren Herkunft kontrovers diskutiert wird, sind die Rhysodidae. Folgende Larvalmerkmale der Rhysodidae müssen als autapomorph angesehen werden (nach BURAKOWSKI 1975, GRANDI 1956, VANIN & COSTA 1978, BEUTEL, mündliche Mitteilung und eigenen Untersuchungen):

- !Vorderabschnitt des Frontale vertikal gefaltet;
- !Labialpalpen rudimentär, klein, eingliedrig;
- !Coxa mit einer Furche, in die die angewinkelten Beine eingelegt werden;
- !Tergite kaum sklerotisiert; der Kiel, der das Prätergit abgrenzt, als sklerotisierte Zähnchenreihe erhaben;
- Ligula reduziert (Tab. 2, M12);
- nur eine Klaue ausgebildet (Tab. 2, M10);
- Stemmata fehlen;
- Reduktion der Urogomphi (Tab. 2, M16).

Die ersten vier Merkmale sind einzigartig unter allen Familien der Adephaga, die letzten vier sind Reduktionsmerkmale, die konvergent in verschiedenen Gruppen auftreten.

Einige Autoren halten die Rhysodidae für einen Teil der Carabidae (BAEHR 1975, BELL & BELL 1962, ERWIN 1985, 1991), jedoch fehlen den Rhysodidae alle Synapomorphien der Carabidae + Trachypachidae + Dytiscoidea und Carabidae (siehe Kap. 7.4). Strukturelle Ähnlichkeiten, die BELL & BELL (1962) und BAEHR (1975) zu den Scaritini (Carabidae) sehen, könnten die Rhysodidae durch ihre Lebensweise (im Holz) konvergent erworben haben.

In Übereinstimmung mit CROWSON (1955), BEUTEL & ROUGHLEY (1988) und BILS (1976) werden die Rhysodidae hier als eine sehr alte Adephagengruppe und mögliche Schwestergruppe aller restlichen Adephaga (ohne Gyrinidae) betrachtet.

7.3. Haliplidae

Eine dritte Gruppe, über deren phylogenetische Stellung Unklarheit besteht, sind die Haliplidae, die hier jedoch nur kurz erwähnt werden sollen. KAVANAUGH (1986) faßt sie als Schwestergruppe von Carabidae + Trachypachidae auf, BEUTEL & ROUGHLEY (1988: 395–396, Abb. 23–24) stellen sie mit ? als mögliche Schwestergruppe den Dytiscoidea + Trachypachidae gegenüber. Larvalmorphologisch sind sie, sicher bedingt durch ihre spezielle Lebensweise (sie ernähren sich von Algen), weit abgeleitet und lassen Synapomorphien der Carabidae + Trachypachidae + Dytiscoidea nicht erkennen. Sie sind die mögliche Schwestergruppe der Carabidae + Trachypachidae + Dytiscoidea.

7.4. Carabidae, Trachypachidae und Dytiscoidea

Für die Gruppen Carabidae s. l., Trachypachidae und Dytiscoidea sind im ersten Stadium in den Hinterwinkeln des Frontale paarige Skleritspangen oder -zähnen (sogenannte Eizähne, Tab. 2, M2) charakteristisch, was als gute Synapomorphie gelten kann. Das Fehlen von Eizähnen bei den Noteridae beruht wahrscheinlich auf einer sekundären Reduktion; nach gegenwärtigen Kenntnissen können wir davon ausgehen, daß die Noteridae Teil der Dytiscoidea sind. Innerhalb dieser Gruppe gibt es wahrscheinlich zwei große monophyletische Einheiten: Trachypachidae + Dytiscoidea + Carabidae s. l.

Über die Monophylie der Trachypachidae + Dytiscoidea besteht wenig Zweifel. BEUTEL & ROUGHLEY (1988) führen 3 synapomorphe Merkmale der Imagines für die Trachypachidae + Dytiscoidea an. Als Synapomorphie im Larvalstadium könnten die reduzierten Borsten AN₄₋₇ an der letzten Antennomere gelten (Tab. 2, M3). Dies ist allerdings ein Merkmal ohne hohen phylogenetischen Wert, welches sich bei den Gyrinidae und Haliplidae konvergent entwickelte. Innerhalb dieses Verwandtschaftskreises weisen die Larven der Trachypachidae (nur *Trachypachus* Motschulsky ist bekannt) überwiegend plesiomorphe Merkmale auf:

- Ligula flach gerundet (Tab. 2, M12);
- am Prämentum alle 7 Borsten, auch LA₄ deutlich ausgebildet (cf. BOUSQUET & GOULET 1984);
- Sinnesanhang an Antennomere III ausgebildet;
- Mandibel-Innenrand breit, mit zwei schneidenden Kanten (Tab. 2, M5).

Als Autapomorphie von *Trachypachus* müssen die hornförmigen Urogomphi angesehen werden.

Ein großer Streitpunkt ist gegenwärtig die Monophylie der Carabidae. BAEHR (1978), BILS (1976), BELL (1966), BURMEISTER (1976), ERWIN (1985), NICHOLS (1985) und RUHNAU (1986) sehen in den Carabidae eine paraphyletische Gruppe, in die Teile der Hydradephaga oder Rhysodidae oder sogar beide, Rhysodidae und Hydradephaga, eingegliedert werden sollten. Dafür gibt es aus larvalmorphologischer Sicht keinerlei Anhaltspunkte. RUHNAU (1986), der ebenfalls larvale Merkmale für seine Hypothese heranzieht, geht von der Monophylie der Hydradephaga aus, was mit Larval- und Imaginalmerkmalen, sowie mit fossilen Befunden zu widerlegen ist (siehe dazu BEUTEL 1989, KAVANAUGH 1985, PONOMARENKO 1969, EVANS 1982).

Die Carabidae werden hier als monophyletische Einheit angesehen. Die große Formenvielfalt der Familie macht es bislang allerdings schwer, larvalmorphologische Autapomorphien zu finden. Folgende Merkmale können als Autapomorphien angesehen werden:

- Reduktion der Borste LA₄ am Prämentum (Ausnahmen: Cicindelitae und Loriceritae?; es muß später geprüft werden, ob die Borsten in diesen beiden Gruppen zur Borste LA₄ des ancestralen Musters homolog sind!);
- Ausbildung einer Zähnenreihe oder eines Hypodons ventral am Vorder- rand des Frontale (dieses Merkmal ist bei Cicindelitae, Cychnini, Callistitae und einigen Lebiitae wahrscheinlich sekundär rückgebildet worden);
- ungegliederte Urogomphi (im ersten Stadium mit 5 langen Borsten) als apikale Anhänge des IX. Tergits (bei einigen Gruppen sekundär reduziert, bei den Paussinae sekundär transformiert).

Im Grundplan der Coleoptera sind die Urogomphi offensichtlich gegliedert und membranös mit dem letzten (IX.) Tergit verbunden. Innerhalb der Adephaga

finden wir diesen Zustand nur noch bei den Dytiscoidea, hier liegen die Urogomphi jedoch aufgrund der verringerten Segmentzahl am VIII. Tergit. Vom Grundzustand aus erfolgte die Transformation der Urogomphi in zwei verschiedenen Richtungen:

- 1. Fusion der Glieder zu ungegliederten Urogomphiästen oder
- 2. Fusion der gegliederten Urogomphi mit dem Tergit.

Von beiden Zuständen aus konnte eine zweite Transformationsstufe erreicht werden:

- 3. Tergit und ungegliederte Urogomphi sind fest verbunden.

Ungegliederte Urogomphi (Tab. 2, M16.1) können wir deshalb als Grundplanmerkmal und als Apomorphie der Carabidae ansehen, obwohl dieser Merkmalszustand in verschiedenen anderen Familien konvergent entstanden sein dürfte und ferner innerhalb der Carabidae vielfach verloren ging. 5 primäre UR-Borsten sind nach gegenwärtigen Kenntnissen eine gute Synapomorphie der Carabidae.

Im Imaginalstadium lassen sich nach den Angaben von KAVANAUGH (1985) zumindest zwei apomorphe Merkmale, die der Autor als Synapomorphien für die Carabidae und die fossilen Protorabinae angibt, für den Nachweis der Monophylie der Familie anführen:

- „Metacoxal width narrow (plesiomorph: Metacoxal width wide)“;
- „Male median lobe internal sac large, better developed (plesiomorph: internal sac short, slightly developed)“.

Insgesamt gibt es also gute Hinweise, die für die Monophylie der Carabidae (inklusive Cicindelitae und Paussitae) sprechen.

Nach den vorliegenden Ergebnissen ist die Entwicklungshypothese, die BEUTEL & ROUGHLEY (1988) für die Adephaga vorschlagen, als die wahrscheinlichste anzusehen. Nach dieser Darstellung können sowohl die Familien beibehalten, als auch die Monophylie der Taxa angenommen werden.

8. Literatur

- ANDERSEN, J. (1968): The larva of *Miscodera arctica* Paykull (Col., Carabidae). – Norsk ent. Tidsskr. 15: 71–74; Oslo.
- ANDERSON, W. H. (1936): A comparative study of the labium of coleopterous larvae. – Smithson. misc. Collns 95(13): 1–29; Washington.
- ARNDT, E. (1989): Beschreibung der Larve von *Lionychus quadrillum* (Duft.) und Bemerkungen zur Larvalsystematik der mitteleuropäischen Gruppen des Subtribus Dromiina (Insecta, Coleoptera, Carabidae: Lebiini). – Reichenbachia 27: 47–56; Dresden.
- (1990): Die Larve von *Parophonus maculicornis* (Duft.) (Insecta, Coleoptera, Carabidae: Harpalini): Beschreibung und Diskussion ihrer Merkmale unter phylogenetischem Aspekt. – Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden 53: 143–150; Dresden.
- (1991a): Carabidae. – In: KLAUSNITZER, B. (Hrsg.): Die Larven der Käfer Mitteleuropas. – pp. 45–141; Krefeld (Goecke & Evers).
- (1991b): Beschreibung der mitteleuropäischen Stenolophina-Arten (Coleoptera, Carabidae, Harpalini). – Ent. Nachr. Ber. 35: 45–52; Leipzig.
- (1991c): Beitrag zur Kenntnis der Licinini-Larven (Coleoptera, Carabidae). – Ent. Nachr. Ber. 35: 117–122; Leipzig.
- ARNDT, E. & K. HURKA (1992): Beschreibung von Larven der Gattungen *Lindrothius* Kurnakov und *Thermoscelis* Putzeys (Insecta, Coleoptera: Carabidae: Sphodrini) – Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden 54: 121–127; Dresden.
- AX, P. (1984): Das phylogenetische System. – 1–349; Stuttgart & New York (Fischer).
- BAEHR, M. (1979): Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. – Zoologica Stuttg. 44(130): 1–76; Stuttgart.

- BALL, G. E. (1979): Conspectus of carabid classification: history, holomorphology, and higher taxa. — In: ERWIN, T. L., BALL, G. E., WHITEHEAD, D. R. & A. L. HALPERN (eds): Carabid beetles: Their evolution, natural history, and classification. — pp. 63–111; The Hague (Junk).
- (1985): Reconstructed phylogeny and geographical history of genera of the Galeritini (Coleoptera: Carabidae). — In: BALL, G. E. (ed.): Taxonomy, phylogeny and zoogeography of beetles and ants. — pp. 276–321; Dordrecht (Junk).
- BASILEWSKY, P. (1950): Révision générale des Harpalinae d'Afrique et de Madagascar (Coleoptera, Carabidae). Premier Partie. — Anns. Mus. r. Congo belge (Sér. Zool.) 6: 1–283; Tervuren.
- BELL, R. T. (1964): Does *Gehringia* belong to the Isochaeta? (Coleoptera: Carabidae). — Coleopt. Bull. 18: 59–61; Washington.
- (1966): *Trachypachus* and the origin of Hydradephaga (Coleoptera) — Coleopt. Bull. 20: 107–112; Washington.
- (1967): Coxal cavities and the classification of the Adephaga (Coleoptera). — Ann. ent. Soc. Am. 60: 101–107; Columbus, Ohio.
- (1982): What is *Trachypachus* (Coleoptera: Trachypachidae)? — Coleopt. Bull. 36: 590–596; Gainesville, Florida.
- BELL, R. T. & J. R. BELL (1962): The taxonomic position of the Rhysodidae (Coleoptera). — Coleopt. Bull. 16: 99–106; Washington.
- BEUTEL, R. G. (1992a): Phylogenetic analysis of thoracic structures of Carabidae (Coleoptera: Adephaga) — Z. zool. Syst. EvolutForsch. 30: 53–74; Hamburg & Berlin.
- (1992b): Study on the systematic position of Metriini based on characters of the larval head (Coleoptera: Carabidae). — Syst. Ent. 17: 207–218; Oxford etc.
- BEUTEL, R. G. & R. E. ROUGHLEY (1988): On the systematic position of the family Gyrinidae (Coleoptera: Adephaga). — Z. zool. Syst. EvolutForsch. 26: 380–400; Hamburg & Berlin.
- BILS, W. (1976): Das Abdomenende weiblicher, terrestrisch lebender Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie. — Zoomorph. 84: 113–193; Heidelberg & Berlin.
- BÖVING, A. G. & F. C. CRAIGHEAD (1931): An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. — Entomologica am. (N. N.) 11: 1–351; Brooklyn, N. Y.
- BOUSQUET, Y. (1985): Morphologie comparée des larves de Pterostichini (Coleoptera: Carabidae): descriptions et tables de détermination des espèces du Nord-Est de l'Amérique du Nord. — Naturaliste can. 112: 191–251; Québec.
- (1986): Description of first instar-larva of *Metrius contractus* Eschscholtz (Coleoptera: Carabidae) with remarks about phylogenetic relationships and ranking of the genus *Metrius* Eschscholtz. — Can. Ent. 118: 373–388; Ottawa.
- (1987): Description of the larva of *Helluomorphoides praeustus bicolor* Harris with comments on the relationships of the Helluonini (Coleoptera: Carabidae). — Can. Ent. 119: 921–930; Ottawa.
- BOUSQUET, Y. & H. GOULET (1984): Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera: Adephaga). — Can. J. Zool. 62: 573–588; Ottawa.
- BOUSQUET, Y. & A. SMETANA (1986): A description of the first instar larva of *Promecognathus* Chaudoir (Coleoptera: Carabidae). — Syst. Ent. 11: 25–31; Washington, etc.
- BRANDMAYR, P. (1975): Note morphologiche sugli stadi preimmaginali di *Carterus (Sabienus) caldonius* Rossi (Coleoptera: Carabidae). — Boll. Soc. ent. ital. 107: 9–19; Florenz & Genua.
- BRAUNS, H. (1914): Descriptions of some new species of myrmecophilous beetles from southern Rhodesia. — Proc. Trans. Rhod. scient. Ass. (3)13: 25–32; Bulawayo.
- BURAKOWSKI, B. (1975): Descriptions of larva and pupa of *Rhysodes sulcatus* (F.) (Coleoptera: Rhysodidae) and notes on the bionomy of this species. — Anns. Zool. 32: 271–287; Warszawa.
- BURMEISTER, E. G. (1976): Der Ovipositor der Hydradephaga (Coleoptera) und seine phylogenetische Bedeutung unter besonderer Berücksichtigung der Dytiscidae. — Zoomorphologie 85: 164–257; Heidelberg & Berlin.

- CAPOGRECO, J. V. (1989): Immature *Lebia viridis* Say (Coleoptera: Carabidae): Bionomics, descriptions, and comparisons to other *Lebia* species. — *Coleopt. Bull.* 43: 183–194; Chicago.
- CEKALOVIC, K. T. (1975): Description de la larva y pupa de *Ceroglossus suturalis* (Fabr.), 1775 (Coleoptera, Carabidae). — *Boln Soc. Biol.* 51: 67–73; Santiago de Chile.
- CROWSON, R. A. (1955): The natural classification of the families of Coleoptera. — 1–187; London (Nathaniel Lloyd & Co. Ltd.).
- CSIKI, E. (1927–1933): Coleoptera, Carabidae. — *In*: JUNK, W. & S. SCHENKLING (Hrsg.): *Coleopterum Catalogus*. — (1927) 91: 1–314, 92: 315–622, (1928) 97: 1–226, 98: 227–346, (1929) 104: 347–528, (1930) 112: 529–738, (1931) 115: 739–1022, (1932) 121: 1023–1278, 124: 1279–1598, (1933) 126: 1599–1933, 127: 623–648; Berlin (Junk).
- COSTA, C., VANIN, S. A. & S. A. CASARI-CHEN (1988): Larvas de Coleoptera do Brasil — *Mus. Zool. Univ. São Paulo*, 1–447; São Paulo.
- DEUVE, T. (1988): Etude phylogénétique des Coléoptères Adepaga: redéfinition de la famille des Harpalidae, sensu novo, et position systématique des Pseudomorphinae et Brachinidae. — *Bull. Soc. ent. Fr.* 92: 161–182; Paris.
- DORSEY, C. K. (1943): The musculature of the labrum, labium and pharyngeal region of adult and immature Coleoptera — *Smithsonian misc. Collns* 103(7): 1–42; Washington.
- EMDEN, F. I. VAN (1936): Eine interessante, zwischen Carabidae und Paussidae vermittelnde Käferlarve. — *Arb. physiol. ang. Ent. Berl.* 3: 250–256; Berlin-Dahlem.
- (1942): A key to the genera of larval Carabidae (Col.). — *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 92: 1–99; London.
- ERWIN, T. L. (1975): Relationships to predaceous beetles to tropical forest wood decay. Part I. Description of the immature stages of *Eurycoleus macularis* Chevrolat (Carabidae: Lebiini). — *Coleopt. Bull.* 29: 297–300; Gainesville, Florida.
- (1978): The larva of neotropical *Enceladus gigas* Bonelli (Coleoptera: Carabidae: Siagoninae, Enceladini): with notes on the phylogeny and classification of some of the more primitive tribes of ground beetles. — *Coleopt. Bull.* 32: 99–106; Gainesville, Florida.
- (1981): A synopsis of the immature stages of Pseudomorphini (Coleoptera: Carabidae) with notes on tribal affinities and behavior in relation to life with ants. — *Coleopt. Bull.* 35: 53–68; Gainesville, Florida.
- (1985): The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. — *In*: BALL, G. E. (ed.): *Taxonomy, phylogeny and zoogeography of beetles and ants*. — pp. 437–472; Dordrecht (Junk).
- (1991): The ground-beetles of Central America (Carabidae), Part II: Notiophilini, Loricerini, and Carabini. — *Smithson. Contr. Zool.* 501: 1–30; Washington.
- EVANS, M. E. G. (1982): Early evolution of the Adepaga — some locomotor speculations. — *Coleopt. Bull.* 36: 597–607; Gainesville, Florida.
- (1985): Hydradepagan comparative morphology and evolution: Some locomotor features and their possible phylogenetic implications. — *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.* 137: 172–181; Philadelphia.
- FORSYTH, D. J. (1972): The structure of the pygidial glands of Carabidae (Coleoptera). — *Trans. zool. Soc. Lond.* 32: 249–309; London.
- GARDNER, J. C. M. (1937): Immature stages of Indian Coleoptera (Carabidae). — *Indian Forest Rec. (Entomology)* 2(9): 181–202; Neu Delhi.
- GOULET, H. (1976): A method for rearing ground beetles (Coleoptera: Carabidae). — *Coleopt. Bull.* 30: 33–36; Gainesville, Florida.
- GRANDI, G. (1956): Compagna di ricerche dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna nella „Foresta Umbra“ (Gargano). III. *Rhysodes germari* Ganglb. (Coleoptera, Rhysodidae). Documenti morfologici ed eto-ecologici. — *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna* 21: 179–195; Bologna.
- GRASSE, P. P. & R. JEANNEL (1941): Un carabique termitophile nouveau de l'Afrique Tropicale. — *Revue fr. Ent.* 8: 135–149; Paris.
- HABU, A. (1981): Larvae of two species of Lebiini (Coleoptera, Carabidae). — *Ent. Rev. Japan* 36: 63–73; Osaka.

- HABU, A. & K. SADANAGA (1965): Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (III). — Bull. natn. Inst. agric. Sci. Ser. (Japan) 19: 81–216; Tokyo.
- HAMMOND, P. M. (1979): Wing folding mechanisms of beetles, with special reference to investigations of Adephagan phylogeny (Coleoptera). — In: ERWIN, T. L., BALL, G. E., WHITEHEAD, D. R. & A. L. HALPERN (eds): Carabid beetles: Their evolution, natural history, and classification. — pp. 113–180; The Hague (Junk).
- HARRIS, A. C. (1978): The larva of *Brullea antarctica* (Coleoptera, Carabidae: Boscinae). — N. Z. Ent. 6: 401–405; Nelson.
- HORN, W. (1926): Cicindelidae. — In: JUNK, W. & S. SCHENKLING (Hrsg.): Coleopterorum Catalogus. — 86: 1–345; Berlin (Junk).
- JEANNEL, R. (1941, 1942): Coléoptères carabiques. — Faune Fr. (1941) 39: 1–571, (1942) 40: 572–1173; Paris.
- (1948): Sur deux larves de carabiques. — Revue Fr. Ent. 15: 74–78; Paris.
- JOHNS, P. M. (1974): Arthropoda of the Subantarctic Islands of New Zealand (1). Coleoptera: Carabidae. Southern New Zealand, Patagonian, and Falkland Islands, Insular Carabidae. — Jl R. Soc. N. Z. 4: 283–302; Wellington.
- JORGE-SILVA, M. E. & C. COSTA (1983): Larvae of Neotropical Coleoptera: V: Carabidae, Morionini. — Papéis Dep. Zool. S. Paulo 35: 1–10; São Paulo.
- KAVANAUGH, D. H. (1986): A systematic review of amphizoid beetles (Coleoptera: Amphizoidae) and their phylogenetical relationship to other Adephaga. — Proc. Calif. Acad. Sci. 44(6): 67–109; San Francisco.
- KRYZHANOVSKY, O. L. (1976): An attempt at a revised classification of the family Carabidae (Coleoptera) — Ent. Revue 55: 56–64; Washington.
- (1983): Käfer. — Fauna SSSR (N. S.) (1. Ausgabe) 1 (Nr. 128): 2–341; Leningrad. [in Russisch]
- LANDRY, J.-F. & Y. BOUSQUET (1984): The genus *Omophron* Latreille (Coleoptera: Carabidae): Redescription of the larval stage and phylogenetic considerations. — Can. Ent. 116: 157–169; Guelph, Ont. etc.
- LENKO, K. (1972): *Pseudomorpha laevissima*, um carabidae mirmecophilo (Coleoptera: Carabidae) — Studia entomologica 15: 439–444; Petropolis.
- LIEBHERR, J. K. (1983): Larval description of *Calybe (Ega) sallei* Chevrolat with a preliminary assessment of lachnophorine affinities (Carabidae, Lachnophorini). — Coleopt. Bull. 30: 81–83; Gainesville, Florida.
- (1984): Description of the larval stages and bionomics of the Tule Beetle, *Tanystoma maculicolle* (Coleoptera, Carabidae). — Ann. ent. Soc. Am. 77: 531–538; Columbus, Ohio.
- (1988): Redefinition of the supertribe Odacanthitae, and revision of the West Indian Lachnophorini (Coleoptera: Carabidae) — Quaest. Entomol. 24: 1–42; Edmonton.
- LIEBHERR, J. K. & G. E. BALL (1990): The first instar larva of *Eripus oaxacanus* Straneo & Ball (Coleoptera: Carabidae: Peleciini): indicator of affinity or convergence?. — Syst. Ent. 15: 69–79; Oxford etc.
- LINDROTH, C. H. (1960): The larvae of *Trachypachus* Mtsch., *Gehringia* Darl., and *Opisthius* Kby. (Col. Carabidae). — Opusc. ent. 25: 30–42; Lund.
- LUFF, M. L. (1980): The larvae of the British Carabidae (Coleoptera). VI. Licinini, Panagaeini, Chlaeniini and Oodini. — Entomologist's Gaz. 31: 177–194; London.
- LUNA DE CARVALHO, E. (1977): Coléoptères paussides du Muséum d'Histoire naturelle de Genève. 1^{re} note. (32^e contribution à l'étude monographique des paussides). — Revue suisse Zool. 84: 81–101; Genève.
- (1987): Essai monographique des coléoptères Protopaussines et Paussines. — Mems Inst. Invest. Cient. trop. 70: 1–1028; Lissabon.
- MOORE, P. B. (1964): Australian larval Carabidae of the subfamilies Broscinae, Psydriinae, and Pseudomorphinae (Coleoptera). — Pacif. Insects 6: 242–246; Honolulu.
- (1965): Australian larval Carabidae of the subfamilies Broscinae, Harpalinae, Licininae, Odacanthinae, and Pentagonicinae (Coleoptera). — Proc. Linn. Soc. N. S. W. 90: 157–163; Sydney.

- (1966): The larvae of *Pamborus* (Coleoptera, Carabidae) and its systematic position. – Proc. R. ent. Soc. Lond. (B) 35: 1–4; London.
- (1972): Description of the larva of *Siagona* (Coleoptera: Carabidae). – J. entomol. (B) 41: 155–157; Stockholm.
- (1974): The larval habits of two species of *Sphallomorpha* Westwood (Coleoptera: Carabidae, Pseudomorphinae). – J. Aust. ent. Soc. 13: 179–183; Brisbane.
- (1979): Chemical defense in Carabids and its bearing on phylogeny. – In: ERWIN, T. L., BALL, G. E., WHITEHEAD, D. R. & A. L. HALPERN (eds): Carabid beetles: Their evolution, natural history, and classification. – pp. 193–203; The Hague (Junk).
- MÜLLER, G. (1975): Zur Phylogenie der Bembidiini – Ent. Nachr. 19: 7–12; Leipzig.
- NICHOLS, S. (1985): *Omophron* and the origin of Hydradephaga (Insecta: Coleoptera: Adephaga). – Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 137: 182–201; Philadelphia.
- (1986): Description of larvae of Puerto Rican species of *Antilliscaris* Bänninger and notes about relationships and classification of *Antilliscaris* (Coleoptera: Carabidae: Scaritini: Scaritina). – Coleopt. Bull. 40: 301–311; Gainesville, Florida.
- PAULIAN, R. (1947): La larve de *Pseudozaena* (*Afrozaena*) *luteus* Hope (Col., Carab., Ozaenidae). – Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 19: 335–339; Paris.
- PEYRIERAS, A. (1976): Insectes coléoptères Carabidae Scaritinae. Biologie. – Faune Madagascar 41: 1–161; Paris.
- PONOMARENKO, A. G. (1969): Die historische Entwicklung der Archostemata. – Trudy paleont. Inst. 125: 1–240; Leningrad. [in Russisch]
- (1977): Unterordnung Adephaga. – In: L. V. ARNOLDI, (Hrsg.): Mesozoische Käfer. – Trudy paleont. Inst. 161: 1–204; Leningrad. [in Russisch]
- REGENFUSS, H. (1976): Die Antennen-Putzeinrichtung der Adephaga (Coleoptera), parallele evolutive Vervollkommnung einer komplexen Struktur. – Z. zool. Syst. EvolutForsch. 13: 278–299; Hamburg & Berlin.
- ROUGHLEY, R. E. (1981): Trachypachidae and Hydradephaga (Coleoptera): A monophyletic unit? – Pan-Pacif. Entomologist 57(1): 273–285; San Francisco.
- RUHNAU, S. (1986): Phylogenetic relations within the Hydradephaga (Coleoptera) using larval and pupal characters. – Ent. basiliensia 11: 231–271; Basel.
- SHAROVA, I. C. & K. V. MAKAROV (1983): Die Larve von *Machozetus lehmanni* Men. (Col., Carab.). – Ent. Obozr. 62: 524–528; Moskau. [in Russisch]
- THIELE, H.-U. (1968): Zur Methode der Laboratoriumszucht von Carabiden. – Decheniana 120: 335–341; Bonn.
- THOMPSON, R. G. (1977): A redescription of the larva of *Morion cordatus* Chaudoir (Coleoptera: Carabidae: Morionini). – Coleopt. Bull. 31: 159–164; Gainesville, Florida.
- (1979a): Larvae of North American Carabidae with a key to the tribes. – In: ERWIN, T. L., BALL, G. E., WHITEHEAD, D. R. & A. L. HALPERN (eds): Carabid beetles: Their evolution, natural history, and classification. – pp. 209–291; The Hague (Junk).
- (1979b): A systematic study of larvae in the tribes Pterostichini, Morionini, and Amarini (Coleoptera: Carabidae). – Bull. Ark. Univ. agric. Exp. Stn. No. 837: 1–105; Fayetteville.
- THOMPSON, R. G. & R. T. ALLEN (1974): Description of larval Carabidae. – I. – Coleopt. Bull. 28: 185–201; Gainesville, Florida.
- TOWNSEND, J. I. (1971): Entomology of the Aucklands and other islands south of New Zealand: Coleoptera: Carabidae: Broscini. – Pacif. Insects Monogr. 27: 172–184; Honolulu.
- (1988): Larva of *Bountya insularis* Townsend (Coleoptera: Carabidae) – N. Z. Ent. 11: 9–11; Nelson.
- VANIN, S. A. & C. COSTA (1978): Larvae of Neotropical Coleoptera. 2. Rhysodidae. – Papéis Dep. Zool. S. Paulo 31: 195–201; São Paulo.
- WASMANN, E. (1918): Über *Pleuropterus dohrni* Rits. und *lujae* Wasm. und die Larve von *Pleuropterus dohrni*. – Tijdschr. Ent. 60: 76–87; s'Gravenhage.
- WAUTIER, V. & C. VIALA (1967): La larve primaire d'*Aptinus displosor* (Dufour) – Coléoptère Carabique. – Bull. mens. Soc. linn. Lyon 36: 424–434; Lyon.

Anschrift des Verfassers:

Dr. ERIK ARNDT, Universität Leipzig, Fachbereich Biowissenschaften – Spezielle Zoologie/
Ökologie – Talstr. 33, D-O-7010 Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A \[Biologie\]](#)

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [488_A](#)

Autor(en)/Author(s): Arndt Erik

Artikel/Article: [Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae \(Insecta: Coleoptera\) 1-56](#)