

## Die Taxonomie der Insekten wird neue Wege gehen müssen. Eine Forderung, beleuchtet an einer Gruppe aus der Tribus der Carabini. Fragmenta Carabologica 11 (Carabidae, Col.)

Von Karl MANDL, Wien

„... Es ist daher heute nicht mehr möglich, Zoogeographie zu betreiben, ohne die Ergebnisse der Paläontologie, Geologie, Paläogeographie und Paläoklimatologie in großem Umfange zu berücksichtigen...“  
(Aus H.FRANZ: „Die geographische Verbreitung der Insekten“).

### Einleitung

Das Wort Taxonomie bedeutet soviel wie Ordnungsgesetz, abgeleitet von taxis (Ordnung) und nomos (Gesetz). MAYR-KRAUS (1975) geben für diesen Begriff folgende Definition: „Taxonomie ist die Theorie und Praxis der Klassifikation der Organismen“. Dasselbe, glaubt man, ist auch die Systematik. Nicht ganz. Die gleichen Autoren definieren sie so: „Systematik ist die wissenschaftliche Untersuchung der Arten und der Vielgestaltigkeit der Organismen und sämtlicher Beziehungen zwischen ihnen“. Der Unterschied liegt also im Wörtchen „wissenschaftlich“.

Fast drei Viertel aller bekannten Tierarten sind Insekten (Abb.1). Sie alle wurden beschrieben, katalogisiert, systemisiert u.s.w. Die überwiegende Mehrheit der Entomologen beschäftigt sich ausschließlich mit Fragen der Systematik bzw. Taxonomie. Diese beiden Begriffe halten manche Autoren für synonym, andere hingegen unterscheiden zwischen ihnen.

Beschreibt ein Autor z.B. eine noch unbekannte Käferart, so bedeutet das, daß zu den so und sovielen bekannten Arten eine weitere hinzukommt. Findet dieser Autor für seine neue Art keine Gattung, in die er sie stellen könnte, dann schafft er zusätzlich eine neue, und zu den schon bekannten Gattungen kommt eine weitere hinzu. Das bringt der Wissenschaft keine neuen Erkenntnisse. Beschrieben soll eine neue Art jedoch werden.

Das Endziel ist auf alle Fälle, Ordnung in die Vielzahl der Lebewesen zu bringen. Das kann nur durch ein System erfolgen. Die Grundlage des Systems ist bekannt, die Unterteilung jedem Wissenschaftler geläufig, die Terminologie desgleichen. Die Insekten sind eine Klasse. Auch die nächst niedrigeren Kategorien, wie Ordnung und Familie, bieten in der Regel keine Schwierigkeiten. Die beginnen erst mit Gattung und Art bzw. mit der Untergattung und Unterart. Der Auftrag heißt also:

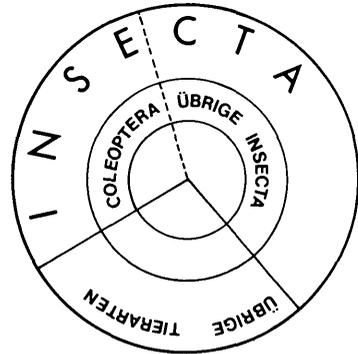


Abb.1: Anteil der beschriebenen Insektenarten an der Gesamtzahl der beschriebenen Tierarten.

## Ordnung schaffen – aber wie?

An die Einordnung nach taxonomischen Gesichtspunkten werden zwei gegensätzliche, einander widersprechende und grundsätzlich unvereinbare Anforderungen gestellt: Einerseits sollen sowohl die in der Natur vorhandenen Beziehungen zwischen den Sippen in möglichst objektiver, naturgemäßer Weise wiedergegeben werden („natürliches System“), andererseits soll ein möglichst bequemes, leicht handhabbares, übersichtliches und stabiles Ordnungsgefüge gewährleistet sein („praktisches, aber künstliches System“).

Ein natürliches System soll es ermöglichen, aus der Rangstufe und Stellung jedes Taxons ein Höchstmaß an Information über dessen Merkmale und deren Schwankungsbreite zu entnehmen, sowie ein Maximum an Voraussagemöglichkeit bestimmter Merkmalsausprägungen zu gestatten. Die Schwierigkeiten eines solchen Systems liegen in der Erfassung möglichst vieler Merkmale (die einzelnen Disziplinen liefern dazu fast täglich neues Material), deren Sichtung und Gewichtung ohne EDV fast nicht mehr zu bewerkstelligen ist. Ein solches, auf Ähnlichkeiten basierendes, phänetisches System wäre zwar das natürlichste aller Systeme, aber einem ständigen Wechsel unterworfen und nicht sehr praktikabel.

Von den meisten Biologen wird die Konstruktion eines phylogenetischen Systems als die Hauptaufgabe des Systematikers angesehen. Ihr liegt die biologische, das heißt echte genealogische Verwandtschaft der Organismen (also deren Phylogenese) zugrunde. Diese aber läßt sich manchmal nur mit einiger Wahrscheinlichkeit angeben, ist oft mühevoll und setzt überdies Kenntnisse aus vielen Disziplinen voraus. Außerdem ist in jedem konkreten Fall abzuklären, ob das Vorhandensein derselben bestimmenden Merkmalsausprägung bei verschiedenen Taxa ein Hinweis auf genealogische Verwandtschaft ist oder die Folge paralleler oder konvergenter Evolution, ob es ein ursprüngliches oder abgeleitetes Merkmal ist u. a. m. Ähnlichkeiten spielen bei diesem kladistischen System (Einordnung nach der Lage des Verzweigungspunktes im phylogenetischen Stammbaum) eine untergeordnete Rolle.

Sucht man aber nach einem Einteilungsprinzip, das nichts anderes ermöglichen soll, als ein Einordnen in Schubladen, dann ist die Stabilität das wichtigste Kriterium. Stützt man sich dabei auf willkürlich ausgewählte Merkmale, ist diese Methode sicherlich praktikabel, darf aber keinen Anspruch auf Wissenschaftlichkeit erheben.

## Die Quadratur des Kreises

Viele entomologische Taxonomen leben in der Illusion, diesen beiden Gesichtspunkten gleichzeitig Rechnung tragen zu können, doch ist diese Auffassung in Wirklichkeit logisch unmöglich. In der Praxis führt dieser Kompromiß als Folge einer schlecht durchdachten Prinzipienfrage zu Systemen, die bei strenger Anwendung ausschließlich wissenschaftlicher Kriterien als logisch fragwürdige Konstruktionen von unklarem Aussagewert bezeichnet werden müssen.

Solche nicht durchdachte Systeme erfüllen weder die eine noch die andere Anforderung, sind weder übersichtlich noch praktikabel und bilden schon gar nicht in wissenschaftlicher Weise die natürlichen Verhältnisse ab.<sup>1</sup>

Wie eingangs angedeutet, verzichten die meisten Entomologen bei ihren taxonomischen Arbeiten auf jedes nähere Eingehen auf Herkunft, Ausbreitungswege, Artenwandel, ökologische Einnischung, populationsgenetische und andere Untersuchungen der von ihnen

1) Der Text vom ersten Absatz des mit „Ordnung schaffen – aber wie?“ bis hierher ist großteils einer Studie „Biologische Systematik – kein Thema für die Schulbiologie?“ (i. l.) entnommen. Deren Verfasser ist Univ. Doz. Dr. N. A. FISCHER, Institut für Botanik, Universität Wien. Botaniker haben offensichtlich Probleme ähnlicher Art.

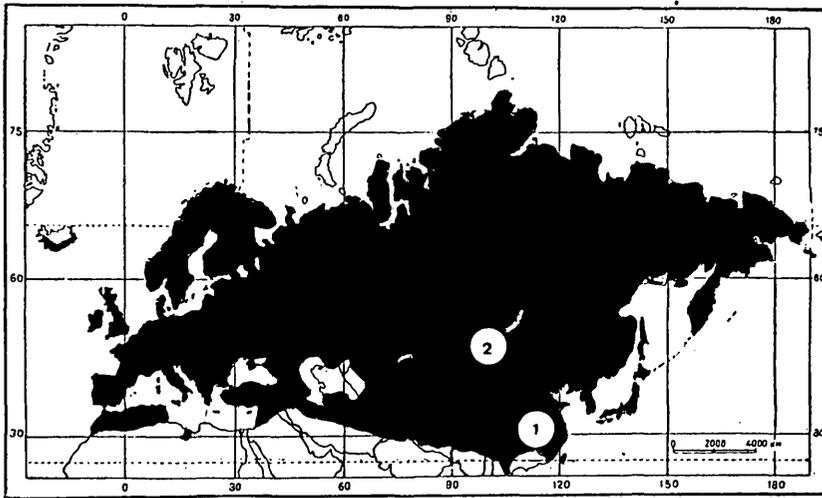


Abb. 2: Verbreitungskarte der Arten der Gattung *Carabus* L. in Eurasien und Nordafrika. Primäres (1) und sekundäres (2) Evolutionszentrum. (Nach KRYSHANOWSKY 1953).

bearbeiteten Objekte. Es fehlen also die notwendigen Erkenntnisse, und die Voraussetzungen für die Ausarbeitung eines Systems nach den geforderten Richtlinien sind heute noch nicht gegeben.

Allgemeinzooologen können mit solchen Systemen nichts anfangen. Das mag wohl einer der Hauptgründe sein, warum die Entomologie im allgemeinen, die Entomotaxonomie aber im besonderen bei vielen Zoologen in Mißkredit geraten ist. Der Graben zwischen den Erwartungen dieser und dem Gebotenen der Entomologen ist tief. Angesichts der Tatsache, daß die Insekten mit ihren über 750.000 Arten drei Viertel aller beschriebenen Tierarten stellen, dürfen sich die Allgemeinzooologen mehr und tiefer schürfende Ergebnisse erwarten.

### Neue Aspekte durch Paläodisziplinen

Wenn man die von FRANZ für zoogeographische Arbeiten geforderte Miteinbeziehung diverser Disziplinen (siehe Motto) auch für systematische Arbeiten verlangt (ich sehe keinen Grund, das nicht zu tun), dann eröffnen sich Möglichkeiten zu einer völlig neuen Form einer Systembildung zu kommen, die im Gegensatz zum erstbesprochenen, wissenschaftlich einwandfreien, aber nicht praktikablen System sehr wohl durchführbar ist. Im Gegensatz zur Schubladensystematik darf sie aber vollen Anspruch auf Wissenschaftlichkeit erheben. Das an einem Beispiel zu erproben, soll im Folgenden versucht werden.

### Das Subgenus *Procrustes* BON. als Beispiel

Mir war im Jahr 1965 vom Forschungs-Unternehmen Nepal-Himalaya die Aufgabe übertragen worden, die von der Forschungsgemeinschaft in Nepal erbeuteten Tiere der Unterfamilie Carabinae der Familie Carabidae zu bearbeiten. Die Primärliteratur über die bis dahin bekannten drei Arten war mager, die Sekundärliteratur nicht viel üppiger. Als Katalog stand mir der in BREUNINGs Standardwerk „Monographie der Gattung *Carabus* L.“ enthaltene zur Verfügung. Die drei *Carabus*-Arten waren in der VI. Sectio *Meganebrius* des Subgenus *Oreocarabus* GÉHIN untergebracht. Mich störte diese Einreihung, weil ich

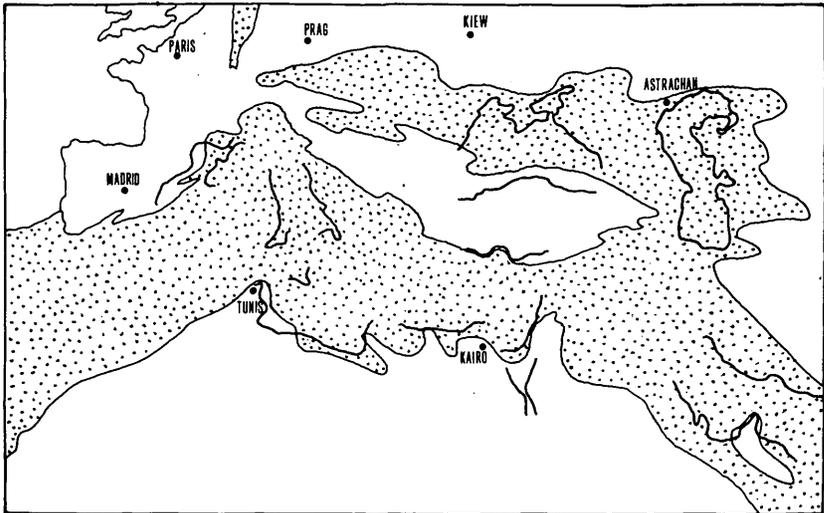


Abb. 3: Land- und Wasserverteilung im Nahen und Mittleren Osten während des Oberoligozäns (vor 25 bis 23 Millionen Jahren). Die punktierten Stellen sind Meere: Paratethys und Mediterran. (Nach RÖGL & STEININGER 1983).

an dem mir vorliegenden Material keine Beziehung zwischen den Arten der Sectio *Meganebrius* und dem Subgenus *Oreocarabus* finden konnte. Die mir zugestandene Frist für die Ablieferung des Manuskripts war nicht ausreichend, um diese Frage zu prüfen. Ich verschoob sie daher auf spätere Zeiten und kam erst 1985 dazu. Schon 1965 erwog ich einen Zusammenhang der Meganebrii mit der an ihr Verbreitungsgebiet westlich anschließenden Sectio *Imaibius*, die zur Untergattung *Procrustes* BONELLI gehört. Ein morphologischer Nachweis der Abstammung gelang mir dann 1985 (Fragmenta Carabologica 8(1): 59). Das Subgenus *Procrustes* wähle ich jetzt als Beispiel für eine der Möglichkeiten der Behandlung des im Titel aufgezeigten Problems.

#### Das Evolutionszentrum der Gattung *Carabus* L.

BREUNING (1932-1936) hat in seiner Monographie der Gattung *Carabus* sehr überzeugend die ursprünglichen (primitiven) und die abgeleiteten (progressiven) Merkmale der Gattung zusammengestellt. Als Ergebnis kommt er zu dem Schluß, daß das Subgenus *Apotomopterus* HOPE jenes sein könnte, das der Urform des ganzen Genus am nächsten stehen dürfte, somit das Verbreitungsgebiet dieser Gattung, das südliche China, auch das Evolutionszentrum der Gattung gewesen sein könnte. Von diesem Raum aus verbreitete sich die Gattung über nahezu ganz Eurasien, über die Beringstraße bis Mittelamerika und über Europa nach Nord-Afrika, östlich bis Tunis und südlich bis zum Rand der Sahara (Abb. 2). Im zentralen Asien entstand ein sekundäres Evolutionszentrum, das, einer heute dort lebenden Art, *sajanus* BREUNING nach zu schließen, in einem weiten Raum rund um das Sajangebirge gelegen sein dürfte. *Carabus sajanus* gehört zur Sectio *Megodontus* und diese zum Subgenus *Procrustes* BONELLI, so daß man annehmen darf, das Subgenus *Procrustes* hat seine Urheimat auch im sajanischen Raum gehabt. Das ist der eine Fixpunkt in den Überlegungen dieser Studie. Als zweiten Fixpunkt betrachte ich die heutigen Verbreitungsgebiete der Finalformen. Zwischen dem sekundären Evolutionszentrum und dem Verbreitungsgebiet der jeweiligen Finalform liegt der Ausbreitungsweg und die während der Ausbreitung schrittweise erfolgte Evolution.

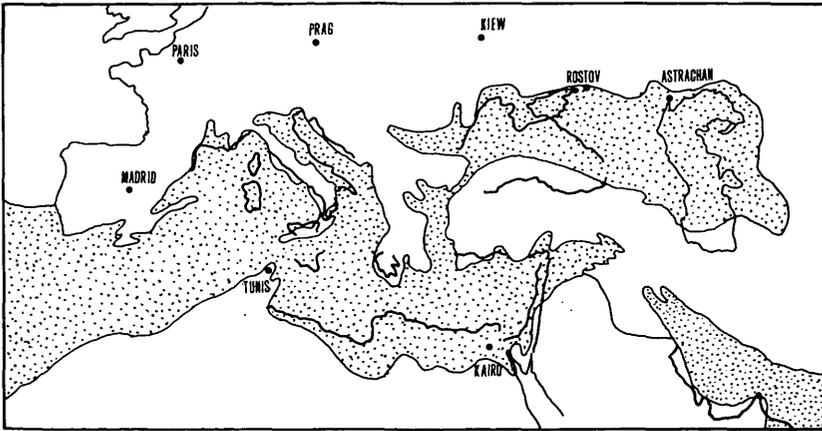


Abb. 4: Land- und Wasserverteilung im Nahen und Mittleren Osten während des Obermiozäns (vor 11.8-10.5 Millionen Jahren). Die punktierten Stellen sind Meere: Paratethys, Mediterran und Indopazifik. (Nach RÖGL & STEININGER 1983).

BREUNING stellt zu seinem Subgenus *Procrustes* acht Sektionen, von denen ich eine, *Pseudocranion* SEM., weil in China beheimatet, als nicht hierher gehörig, weglasse. Es verbleiben die nachstehend angeführten sieben Sektionen: *Imaibius* BATES; *Megodontus* SOLIER; *Procrustes* s.str. BONELLI; *Procerus* DEJEAN; *Lamprostus* MOTSCHULSKY; *Chaetomelas* THOMSON und *Oxycarabus* SEMENOW. Die Unterscheidungsmerkmale in der BREUNING-schen Tabelle sind brauchbar, nur bei *Procrustes* s.str. müsste es heißen: „ . . . Oberlippe dreilappig, bei einer Art manchmal auch nur zweilappig. . . .“.

Das Sajangebirge ist Teil eines vor über 260 Millionen Jahren durch eine paläozoische Plattenkollision entstandenen Kettengebirges, das sich vom Iran bis zur Beringstraße erstreckt und den asiatischen Kontinent von Südwesten bis Nordosten teilt. Entlang der Westabdachung der dicht einander folgenden Gebirgsketten (der für diese Studie allein relevante Raum) entstanden hier Millionen Generationen von *Carabus*-Arten, die sich ausbreiteten, zu weiteren Arten evolvierten und wieder ausstarben. Fossile Reste, die diese Hypothese erhärten würden, sind noch keine gefunden worden. Rezentere Arten, die als Nachfahren ihrer Urarabern angesehen werden können, nur wenige. Hier sei noch einmal die rezente Art *Carabus (Megodontus) sajanus* BREUNING genannt. Die Ausbreitungsmöglichkeit der Urarabern dieses Raums fand ihr Ende an der Nordküste der Thetys, die weit über die Kreideperiode hinaus den Südrand der euroasiatischen Tafel bespülte. „ . . . Noch im Oberoligozän war der afroarabische Kontinent vom eurasiatischen Festland durch eine weite, offene Meeresverbindung zwischen Indopazifik und Atlantik vollkommen getrennt. . . .“ (RÖGL & STEININGER 1983: 143 und Tafel 3) (Abb. 3). „ . . . Im Oberen Miozän wurden die Verbindungen zur Paratethys und zum Levantebecken endgültig unterbrochen. . . . Damit wurde die Landverbindung zwischen Eurasien und Afrika nun endgültig hergestellt. . . .“ (dieselben l.c.: 150 und Tafel 12) (Abb. 4).

Zur Vervollständigung des Bildes vom Ablauf der Erdgeschichte zwischen Oberoligozän und Obermiozän im Nahen und Mittleren Osten sei noch ein Satz der eben zitierten Autoren wiedergegeben: „ . . . Mit Beginn des Mittelmiozäns setzte eine über das gesamte Mediterran und große Teile der Paratethys reichende marine Transgression ein. . . .“ (l.c.: 148 und Tafel 8) (Abb. 5). Trotz ihrer relativ kurzen Dauer könnte diese Transgression die Ursache der restlosen Vernichtung einer im Untermiozän kurzfristig vielleicht möglich gewesen Besiedlung durch eine Bodenfauna in diesem Raum gewesen sein. Das Fehlen

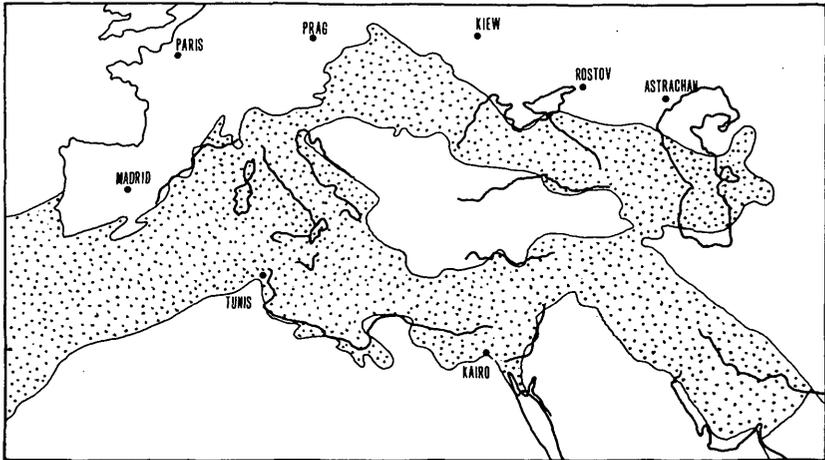


Abb.5: Land- und Wasserverteilung im Nahen und Mittleren Osten während des Mittleren Miozäns (vor 16.8 bis 15.8 Millionen Jahren). Die punktierten Stellen sind Meere: Paratethys, Mediterran und Indopazifik. (Nach RÖGL & STEININGER 1983).

von rezenten *Carabus*-Formen würde für diese Annahme sprechen. Aus dem Raum zwischen dem Zagrosgebirge und der Palmyrasenke habe ich noch keine einzige Art zu Gesicht bekommen.

Damit sind nun die Voraussetzungen für die Bearbeitung der Taxa des Subgenus *Procrustes* in Raum und Zeit gegeben. Die verwendeten Fundorte entstammen fast durchwegs der Monographie BREUNINGS, da die neuere Literatur zumeist auf die Faunistik ausgerichtet ist und Staatsgrenzen berücksichtigt. Ein Satz wie: „... Damit ist für das Staatsgebiet der Türkei das Vorkommen beider Arten dokumentiert ...“ (HEINZ 1983) gehört in keine wissenschaftlich sein wollende Publikation. Und obendrein ist die Aussage unrichtig. Interessanter wäre gewesen, zu erfahren, ob die betreffende Art den Nordrand der Arabischen Platte und damit den Südrand der Tauriden, die einer völlig anderen geologischen Formation angehören, überschreitet.

Der Ursprung war für alle Sektionen der Untergattung *Procrustes* das sekundäre Entwicklungszentrum im Raum um das Sajagebirge. Wo die Abspaltung der einzelnen Sektionen erfolgte, kann nicht einmal annähernd angegeben werden. Daher habe ich auf der Abb. 6 den Ausbreitungsweg bis zum Raum südlich des Kaspisees als gemeinsam angenommen und mit den Zahlen 1 bis 5 bezeichnet. Tatsächlich leben heute dort bloß Nachfahren der Sectio *Megodontus*, für welche die Zahl 5 steht. Erst im Raum um die Südwestecke des Kaspisees erscheinen rezente Formen, deren weitere Ausbreitungswege mit den Zahlen 1 bis 4 bezeichnet sind. Aus dem Kärtchen kann also herausgelesen werden, welchen Ausbreitungsweg die Urformen der rezenten Arten genganen sind (Abb. 6).

## Die Ausbreitungsgruppen (Sektionen im Sinne BREUNINGS)

### 1. Sectio: *Lamprostus*

Ich beginne mit der Sectio *Lamprostus*. Ein Weg führte vom Elburs über das Talyschgebirge, also knapp an den Rand des Kaukasus, ein zweiter über das Armenische Gebirge an den Nordrand des Schwarzen Meeres, ein weiterer an dessen Südrand (Pontisches Gebirge) und über das südliche Anatolien bis Europa (Bulgarien) und ein vierter und letzter Weg über das

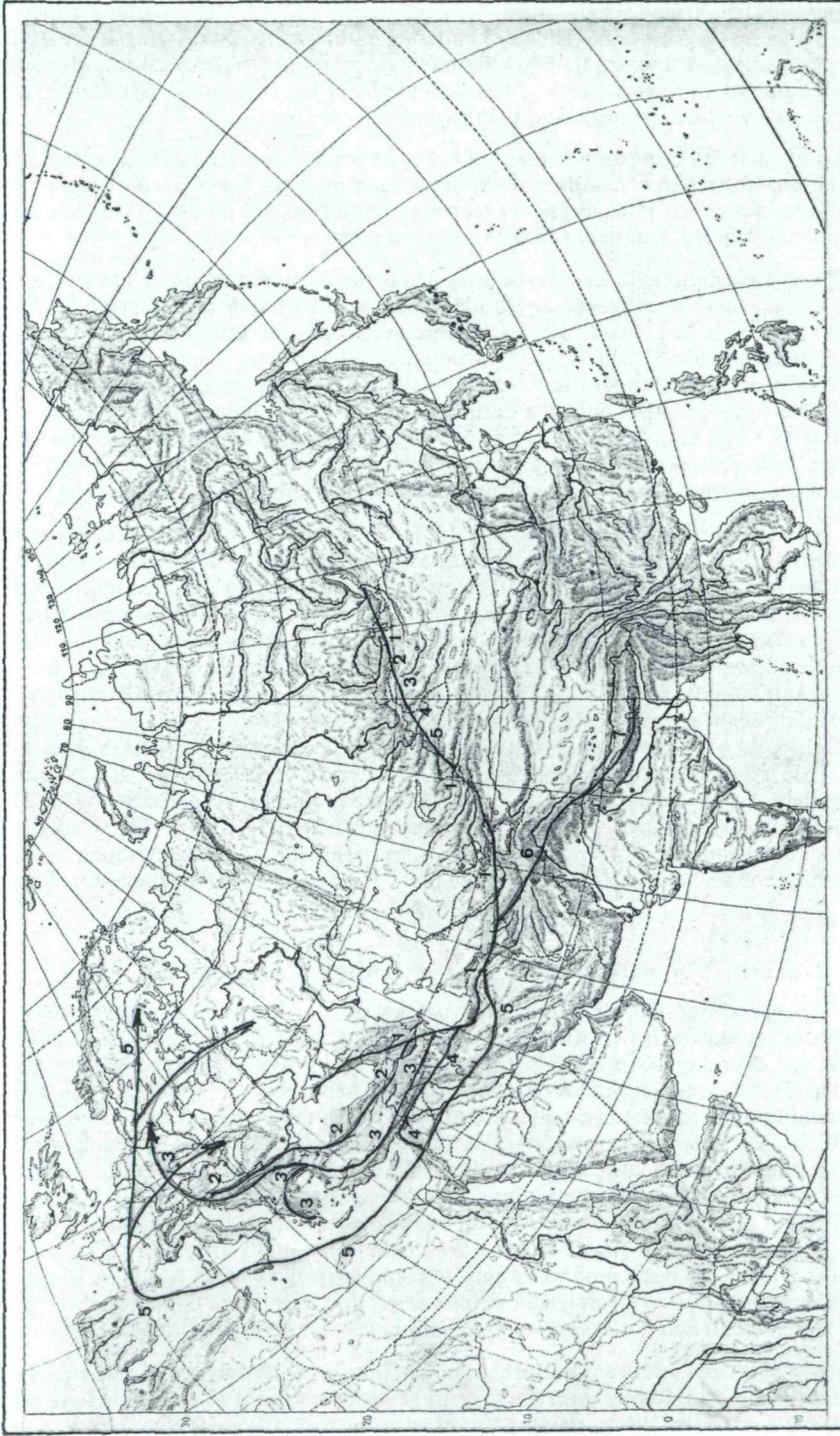


Abb. 6: Die Ausbreitungswege der Sektionen der Untergattung *Procrustes* bis zu den Lebensräumen der rezenten Taxa.

1: Kaukasus; 2: Pontisches Gebirge bis Europa (Bulgarien); 3: Syrien, Anatolien, südliches Europa (Taygetos) und fast ganz Europa; 4: Zagrosgebirge, Syrien bis Libanon; 5: Zagrosgebirge, Syrien und über das im Mittleren Miozän ausgetrocknete Mittelmeer bis Nordwestspanien und von da über fast ganz Europa; 6: Iran, Hindukusch, Karakorum, Himalaya; 7: Nepal-Himalaya bis Sikkim.

Zagrosgebirge und den Armenischen Taurus bis zur syrischen Küste. Diese Gruppe bildete nur drei Arten, die, im Gegensatz zu jenen der anderen, immer bunt metallisch glänzenden, ausnahmslos schwarz sind und zusätzlich Abdominalsporen besitzen. Der Raum zwischen dem Herkunftsraum, dem Kaspiseegebiet, und dem heutigen Lebensraum in Syrien ist leer (vermutlich durch die Miozäntransgression ausgelöscht).

Diesen Gegensatz hat BREUNING bemerkt und ihm dadurch Rechnung getragen, daß er die drei Arten am Ende seiner *Lamprostus*-Serie in geschlossener Folge anführt. Daß die Ursache der Verschiedenheit in einer anders gearteten Evolution während der Ausbreitung auf einem anderen Weg lag, wußte er (1936!) natürlich nicht.

Die Reihung der Taxa innerhalb der Gattung in BREUNINGs Monographie ist unverständlich, weil in keiner Weise konsequent; sie erfolgt weder zeitlich (nach dem Zeitpunkt der Beschreibung), noch örtlich (nach der geographischen Lage des Fundorts), noch nach allenfalls vermuteten verwandtschaftlichen Beziehungen. Die Sectio *Lamprostus* beginnt mit der Art *torosus* FRIVALDSKY, rein zufällig mit der phylogenetisch wahrscheinlich jüngsten Art. Die phylogenetisch ältesten befinden sich irgendwo in der Mitte. Das gleicht einem mit den Zweigen und Ästen in den Boden eingegrabenen Stammbaum. Für die Systematik einer Untergruppe der Gattung *Carabus* gibt diese Vorgangsweise keine Aufklärung, da die Wurzeln eines Stammbaums keine genealogische Information geben können.

Eine zweite größere Publikation liegt aus dem Jahre 1978 vor. Sie stammt von der Autorengemeinschaft HEINZ und BLUMENTHAL. Auf Anfrage erfuhr ich, daß der Beitrag des zweitgenannten Autors sich bloß auf die Zurverfügungstellung und Auswertung seiner Sammlung durch den erstgenannten Autor beschränkte. Für den Text alleinverantwortlich ist HEINZ. Über den sachlichen Inhalt habe ich mich in meiner Arbeit „Die Geschichte des *Carabus bonplandi* MEN.“ geäußert (1983). Hier möchte ich nur auf einen Satz hinweisen, der nicht den Tatsachen entspricht: „... weil hiezu ein erheblich größeres Grundlagenwissen von Seiten der Geologie her notwendig wäre. ...“. Die Geologen haben in diesem ölhöffigen Gebiet eine geradezu unbewältigbare Arbeit geleistet, wie aus dem Verzeichnis der 185 Titel stratigraphischer Publikationen im Literaturverzeichnis der RÖGL und STEININGERSchen Arbeit „Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys“ (1983) zu ersehen ist. Ganz Anatolien liegt zwischen diesen beiden Tethysbuchten. Der Wert der HEINZschen Publikation für die Wissenschaft ist praktisch null, die Beschreibung einer neuen Art und mehrerer neuer Unterarten bereichert hingegen die Schubladensystematik.

## 2. Sectio: *Procrustes* s.str. einschließlich *Chaetomelas*

Als nächste Gruppe wähle ich die Sectio *Procrustes* s.str. Sie lebt mit einer rezenten Art, *talyschensis*, im südwestlichen Kaspiseewinkel im Talyschgebirge und über den Elburs bis zum östlicher gelegenen Kopet Dagh. Ihr Ausbreitungsweg ist der gleiche wie der der letztgenannten Dreier- Artengruppe des *Lamprostus*, das heißt über das Zagrosgebirge und den schon erwähnten leeren Raum bis Syrien. Von dort führt der weitere Ausbreitungsweg über das südliche Anatolien, den Bosphorus bis Europa, das fast zur Gänze besiedelt wird. Die Aufsplitterung ist beträchtlich, die Evolution durch Bildung körperlich auffallend großer Arten charakterisiert. Die Besiedlung der drei großen Mittelmeerinseln Cypern, Rhodos und Kreta durch je eine eigene Art ist erwähnenswert. Eine explosionsartige Evolution einer Art (*coriaceus* L.) findet dann in West-Anatolien und Europa statt. Auf eine Art, *punctatus* GÉHIN, sei noch besonders hingewiesen; sie ist die einzige Art dieser Gruppe, die manchmal eine nur zweilappige Oberlippe zeigt, und durch ihre Größe und Skulptur einer mit ihr sympatrisch vorkommenden *Chaetomelas*-Art auffallend ähnelt.

Diese Tatsache läßt eine weitere Schlußfolgerung wahrscheinlich werden. Irgendwo an einem Ort des Ausbreitungsweges vom Zagrosgebirge bis Syrien wird es eine Gabelung gegeben haben, die die Urform des *punctatus* hervorgebracht hat. Aus einer Randpopulation

dieses entstand dann durch weitere Evolution die *Chaetomelas*-Gruppe. Die Gruppe besteht aus nur vier Arten, die vom Nur Dagh (Amanusgebirge) bis zum äußersten Norden von Israel leben.

### 3. Sectio: *Procerus*

Anschließend an die Sectio *Procrustes* (einschließlich *Chaetomelas*) wähle ich als nächste die Sectio *Procerus* DEJEAN. Eine Art, *elbursianus* MANDL, wurde im Elburs-Gebirge entdeckt. Diese Sectio ist also wie *Procrustes* auch nur mit einem Taxon in diesem Raum vertreten. Drei Ausbreitungswege führten Formen der Sectio nach dem Westen: Der nördlichste über den Kaukasus bis zur Krim. Ein zweiter über den armenischen Taurus an die Südküste des Schwarzen Meeres und von dort nach Europa und ein dritter Weg wieder über das Zagrosgebirge nach Syrien und Israel. Nur diese letzte und zwei rein europäische Arten erkennt BREUNING als eigene Arten an. Alle anderen Formen vereinigt er in seiner Art *scabrosus*. Die Ausbreitungsgeschichte läßt erkennen, daß *scabrosus* in drei bis vier gute Arten zerfallen dürfte, wenn man außer seinen morphologischen Eigenschaften noch zusätzlich die Herkunft berücksichtigt. Daß das Areal vom Kaukasus bis zum Balkan und von der Nordküste des Mittelmeeres bis zur Nordküste des Schwarzen Meeres der Siedlungsraum nur einer Art mit so und so vielen Randpopulationen, also Subspezies, die miteinander in Genfluß stehen oder gestanden haben, sein soll, ist mehr als unwahrscheinlich. Daher trenne ich auch meinen *elbursianus*, den ich als *scabrosus*-Rasse beschrieben habe, wenn auch mit dem Vorbehalt, daß es sich bei ihm um eine bona species handeln könne, von *scabrosus* ab und ändere den Status in den einer eigenen Art: *Carabus (Procerus) elbursianus* MANDL nov. stat. Genauer betrachtet besitzt er einen normal gebauten Halsschild, der weder nach vorn verengt noch quer, also der Gehäuseöffnung der jeweils als Nahrung dienenden Schneckenart angepaßt ist, und eine „aus regelmäßigen Perlenreihen bestehende Flügeldeckenskulptur, die feiner als bei jeder anderen Form ist“. Mit diesem ursprünglichen Merkmal erweist sich *elbursianus* als die phylogenetisch älteste aller bekannten *Procerus*-Formen, was nach dem Fundort zu erwarten war (Abb. 7). Wo die Abzweigung von einer noch älteren Formenreihe stattfand, ist leider nicht ermittelbar.

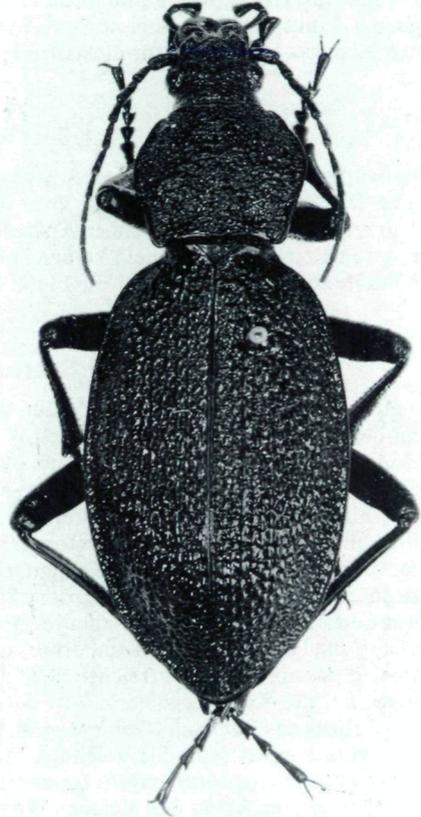


Abb. 7: *Carabus (Procerus) elbursianus* MANDL

Der Elburs-*Procerus*-Fund ist ein Glücksfall, da er das dort vorhanden zu sein scheinende kleine Evolutionszentrum einmal mehr bestätigt. Sein Fundort ist sehr präzise angegeben, die Entdecker heißen E. Pfeiffer und W. Forster (MANDL 1958). Das Tier erwarb G. Frey, der es BREUNING zum Beschreiben übergab. Obwohl dieser sah, daß es sich um eine noch unbeschriebene Form handelte, lehnte er die Beschreibung mit der Begründung, daß der Fundort falsch sei, ab. Er sah keine Möglichkeit, das Tier irgendwo zwischen seinen *sca-*

*brosus*-Rassen einzureihen. Seiner Ansicht nach müßte es eine *scabrosus*-Rasse sein, die Möglichkeit, daß es eine neue Art sein könnte, schloß er aus. Frey gab daraufhin das Tier mir zur Beschreibung, die 1958 erfolgte, und nicht 1953, wie HEINZ zweimal (1985) schreibt.

Meine Meinung zu diesem Fall ist folgende: Nicht Pfeiffer und Forster haben den Fundort verwechselt, sondern BREUNING glaubte, ihn dort suchen zu müssen, wo er anscheinend die Entstehung der ganzen Sectio *Procerus* annimmt, nämlich irgendwo in Anatolien oder im Kaukasus. HEINZ folgte ihm in dieser Ansicht. Die Urheimat der Sectio *Procerus* dürfte über das Elbursgebiet hinaus noch viel weiter östlich zu suchen sein, aber doch auf dem Ausbreitungsweg, den ich für die ganze Untergattung *Procrustes* annehme.

#### 4. Sectio: *Oxycarabus*

Eine weitere Sectio, *Oxycarabus* SEMENOW, siedelt vom östlichen Anatolien bis zum Bosphorus. Die Sectio besteht aus nur zwei Arten. Wo ihre Urform entstanden ist, kann nicht gesagt werden, vermutlich nicht in Anatolien, sondern viel weiter östlich. Die beiden rezenten Arten gleichen oder ähneln keiner Spezies aus irgendeiner anderen *Procrustes*-Section. Ich beschränke mich daher auf die bloße Feststellung ihrer Existenz.

#### 5. Sectio: *Megodontus*

Mit *Megodontus*, der letzten Sectio der Untergattung *Procrustes*, schließe ich die Betrachtung der Serie nach neuen Gesichtspunkten ab. BREUNING führt 21 Arten der Sectio *Megodontus* an und nennt Eurasien ganz allgemein als deren Verbreitungsgebiet. Ein großer Teil der Arten lebt östlich des Gebirgskettenzugs von Persien bis zur Beringstraße und bleibt hier nur erwähnt, um deren enormes Verbreitungsgebiet zu zeigen. Ihre Betrachtung würde eine eigene Bearbeitung erfordern. Hier sollen nur jene angeführt werden, deren rezente Formen sich westlich des genannten Gebirgszuges ihren Lebensraum schufen. Vom sekundären Entwicklungszentrum, dem Sajangebirge, aus sind mehrere Gruppen westwärts gewandert, deren Finalformen heute in Westsibirien leben. Ich führe einige Räume an: Das Irtytschgebiet, der Raum um Irkutsk, um Barnaul und Ust-Kamenogorsk. Eine schon einmal genannte Gruppe erreichte über den Kopet Dagh und das Elbursgebirge den Südwestwinkel des Kaspiseegebiets. Von dort aus muß eine weitere Gruppe über den Armenischen Taurus das Pontische Gebirge erreicht haben und dann von dort bis zum adriatischen Raum vorgestoßen sein. Sie zeichnet sich durch eine besonders rauherunzelte Flügeldeckenskulptur aus (*bonvouloiri*-, *croaticus*-, *caelatus*-Gruppe). Ob die Urformen zweier weiterer rezenter Arten den gleichen Weg benutzten oder über den Norden des Schwarzen Meeres ihre heutigen Verbreitungsgebiete, die Krim einerseits (*gyllenhali*) und die Transylvanischen Alpen andererseits (*planicollis*) erreichten, ist ungewiß.

Die Gabelung des Ausbreitungsweges im Armenischen Gebirge, die einerseits die Formen zum Kaukasus führte, andererseits zum Pontischen Gebirge, läßt etliche Arten in beiden Räumen aufscheinen. Zur Artenbildung kam es dabei nicht immer, wohl aber zur Bildung von Subspezies. Genannt seien hier die beiden *Megodontus*-Formen *septemcarinatus* und *exaratus*. Letztere findet sich nur im Kaukasusgebiet bis Kuban, erstere teilweise im gleichen Raum, zusätzlich aber auch im Pontischen Gebirge (Trapezunt).

Auf der Abb. 8 sind die Namen der Taxa mit Zahlen und die der Fundorte (wegen ihrer großen Zahl manchmal nur zum Teil) mit schwarzen Scheibchen eingetragen. Auch die Ausbreitungswege der jeweiligen Urformen zu den heute lebenden Endformen sind durch eine der Wahrscheinlichkeit nahekommenen Linie ersichtlich.

Von den westwärts gewanderten Formen bleiben somit nur noch eine zu besprechen: Die heutige Art *violaceus* L. Die ihren morphologischen Eigenschaften nach zu schließen phylogenetisch älteste der rezenten Formen gehört zu Subspezies *purpurascens* F. Sie lebt in

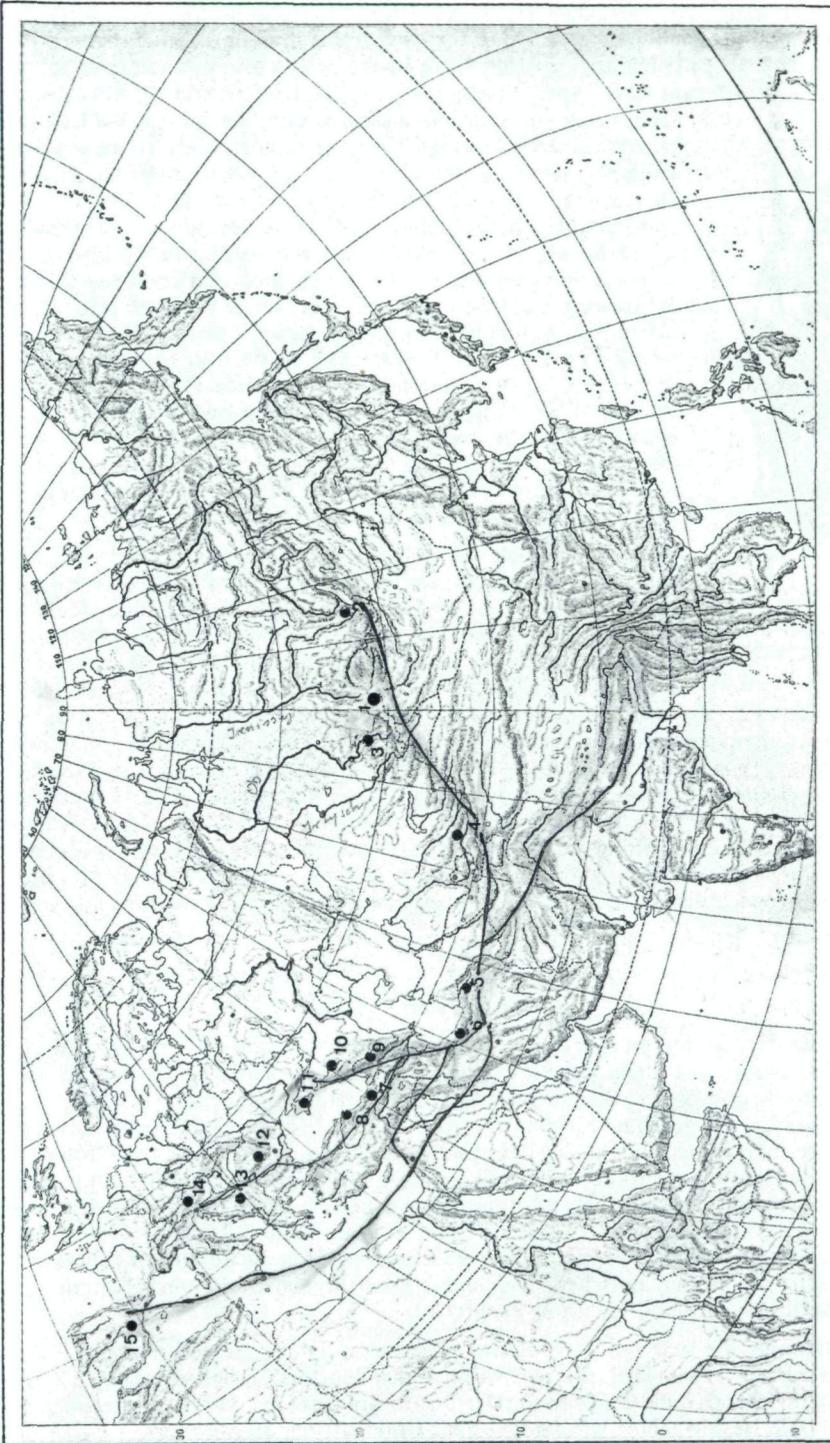


Abb. 8: Die Ausbreitungswege der Arten der Sectio *Megodonthus*.

- 1: Sajangebirge: *sajanus*; 2: Irkutsk: *schoenherri*, 3: Barnaul (Kusnezk) (Altaigebirge): *imperialis*, *obovatus*; 4: Semipalatinsk: *leachi*, *imperialis*; 5: Kopet-Dagh: *stroganowi*; 6: Elburs: *persianus*; 7: Pontisches Gebirge: *septemcarinatus*; 8: Pontisches Gebirge (Trapezunt): *bomvoutloiri*; 9: Kaukasus: *exaratus*; 10: Kaukasus-Abchasien: *septemcarinatus*, *exaratus*; 11: Krim: *gyllenhalii*; 12: Transsylvanische Alpen: *planicollis*; 13: Balkan: *croaticus*, *caelatus*; 14: Gebiet nördlich der Adria: *caelatus*; 15: Nordost-provinzen der Iberischen Halbinsel: *violaceus purpurascens*.

den Nordost-Provinzen der Iberischen Halbinsel. Diese feststehende Tatsache wirft ein schwer zu lösendes Problem auf. Die Urform des *purpurascens* muß in recht ähnlicher Ausbildung im sekundären Entwicklungszentrum vorhanden gewesen sein und erreichte, ohne ersichtlich zu evolvieren, auf ihrem Ausbreitungsweg den Iran. Dort scheint die Abspaltung



Abb.9: *Carabus (Parimaibius) anami* LEDOUX

jener Form zustande gekommen zu sein, die man als die Urform jener zwei rezenten *Megodontus*-Arten betrachten muß, die den Beginn einer nach unten verlängerten Kinnzahnplatte zeigen. Das dürfte zwischen Oberem Oligozän und Unterem Miozän stattgefunden haben, denn im Mittleren Miozän, als der Hindu-kusch bereits so hoch aufgefaltet war, daß er für Caraben notwendige Biotope, also Wälder, besaß, muß in diesem Raum eine *Megodontus*-Urform gelebt haben, deren rezenter Nachkomme in Ost-Afghanistan entdeckt wurde: *Carabus (Parimaibius) anami* LEDOUX (1977). Siehe Abb. 9. Sie zeigt zwar eine schon sehr deutlich ausgebildete Kinnzahnplatte (Kennzeichen der *Imaibii* s.l.), doch ihr äußeres Erscheinungsbild ist von dem einer spanischen *purpurascens*-Rasse praktisch nicht zu unterscheiden. Sogar die ansehnliche Größe von über 30 mm ist die gleiche. Über das weitere Schicksal der Formen dieses Seitenzweiges wird am Schluß der Studie noch kurz zu berichten sein.

Nun aber zurück zur *violaceus-purpurascens*-Urform. Die Tethysbucht war noch nicht verlandet, so daß ihr Ausbreitungsweg an ihrer Nordküste sein Ende finden mußte. Eine Möglichkeit der Ausbreitung der gesamten Bodenfauna wäre vielleicht im Unteren Miozän gegeben gewesen, so daß der heutige syrische Raum besiedelt werden konnte, doch hat die im Mittelmiozän eintretende Transgression diese Fauna wieder vernichtet. Eine Restpopulation ist bis heute noch nirgendwo gefunden worden. Erst über 2000 km weiter im Westen, in den Nordost-Provinzen Spaniens, taucht diese *violaceus-purpurascens*-Form in anscheinend unveränderter, also primitiver Ausbildung wieder auf. Der Weg dorthin konnte nur über das im Obermiozän für etwa eine halbe Million Jahre ausgetrocknete Mittelmeer führen (Abb. 10). Die Starrheit der primitiven Erscheinung der rezenten iberischen *purpurascens*-Formen blieb bis heute erhalten, aber einige hundert Kilometer nördlich weicht sie einer geradezu explosiven Evolution in jeder Ausbreitungsrichtung, die die Besiedlung fast ganz Europas zur Folge hatte.

## Ergebnisse

In dieser Studie wird wohl zum ersten Mal der Versuch unternommen, Erkenntnisse diverser Paläodisziplinen, vor allem der Paläogeographie, für systematische Zwecke zu verwenden. Erprobt wurde dieses Vorhaben an der Untergattung *Procrustes* BONELLI der Gattung *Carabus* L., also an einer Gruppe von Arten, die nahe miteinander verwandt sein müssen. Konnte man bisher annehmen, daß die Systematik dieser Gruppe von Großlaufkäfern keine oder nur unwesentliche offene Fragen birgt, so zeigt sich, daß dies ein Irrtum ist. Die neue Betrachtungsweise hat Informationen geliefert, deren Inhalt und Umfang wohl kaum erwartet werden konnte. Wenn man Sektionen im Sinne BREUNINGS überhaupt einen phylogenetischen Aussagewert zubilligen will, dann müßten die Sektionen *Procrustes* und *Megodontus* die Rollen tauschen. Das heißt, *Procrustes* s.str. ist ein Abkömmling einer *Megodontus*-Urform und nicht umgekehrt.

Eine zweite Gruppe, die sich von *Megodontus* abgespalten hat, ist die der *Imaibii* s.l. und letztendlich auch die *Meganebrii*, die nachweislich aus den *Imaibii* hervorgegangen sind. Damit aber steht fest, daß die Einordnung der Sectio *Meganebrius* bei der Untergattung *Oreocarabus* falsch ist. Sie gehört wie *Imaibius* zur Untergattung *Megodontus*.

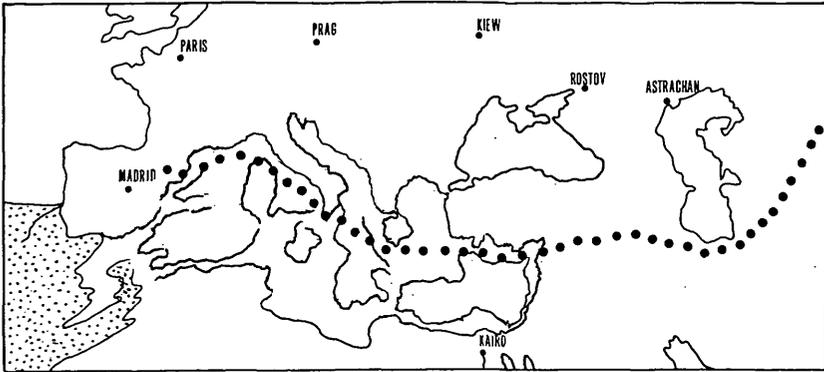


Abb. 10: Land- und Wasserverteilung im Mediterrangebiet während des Obermiozäns (vor 6.0 bis 5.5 Millionen Jahren). Umrandete Gebiete im trockenen Mittelmeerbecken sind Salzseen. Die Linie schwarzer Scheibchen kann dem wahrscheinlichen Ausbreitungsweg der Urform des *Carabus (Megodontus) violaceus purpurascens* nahekommen. Punktierter Fläche links: Atlantik.

Auch die Ausbreitung der einzelnen Taxa einiger Sektionen auf mehreren Wegen muß bei der Reihung im System berücksichtigt werden. Östlicher auftretende Formen müssen phylogenetisch älter als westlicher lebende Taxa sein.

Die Ursprungspopulation, aus der die Formengruppe der heutigen Untergattung *Procrustes* hervorgegangen ist, muß eine Form gewesen sein, die den Eigenschaften der Sectio *Megodontus* am ehesten nahekommt. Aus dieser Urpopulation werden dann durch schrittweise Evolution alle weiteren Populationen hervorgegangen sein, die das morphologische Bild der rezenten Taxa prägen. In einem genealogischen System würde dann *Megodontus* als Subgenus zu werten sein und *Procrustes* als eine der aus ihm hervorgegangenen Sektionen. Wann und wo die Abspaltung stattgefunden hat, kann nur bei der Sectio-*Imaibius* mit Gewißheit gesagt werden. Die folgende Reihung könnte der Realität nahekommen: *Imaibius* s.l., *Procerus*, *Procrustes*, *Chaetomelas*, *Lamprostus* und *Oxycarabus*. Nach *Imaibius* s.l. wären die Sektionen *Parimaibius*, *Lithariophorus*, *Imaibius* s.str., *Tropidocarabus*, *Meganebrius* und *Parameganebrius* einzuschalten.

### Schlußbemerkungen zur Nomenklatur

Um verständlich zu bleiben, habe ich mich der BREUNING'schen Kategorienbezeichnung bedient, die von SEMJONOFF stammt. Da die betreffende Abhandlung nur in den wenigsten Bibliotheken vorhanden ist, gebe ich die relevanten Stellen (SEMENOV 1910:16) im Faksimile wieder:

Was die Nomenklatur der Rassen anbetrifft, so muß man sich an die schon auf den zoologischen Congressen aufgestellten Regeln halten, sie also einfach trinomial bezeichnen: *Felis catus caucasicus* Satun., *Carabus violaceus aurolimbatus* Dej., *Paeonia wittmaniana tomentosa* Lomak.

In den faunistischen und floristischen Verzeichnissen müssen die Rassen als Äquivalente der Arten figurieren, indem sie sich von den letzteren nur durch ihre trinomialen Bezeichnungen unterscheiden.

Wenn es als unumgänglich angesehen werden sollte, in einigen Fällen besonders kleine local-geographische Einheiten, welche von mir als *Völker* bezeichnet werden, hervorzuheben, so könnte man diese Benennungen von der Rassen-Bezeichnung durch den Buchstaben *n* oder die Abkürzung „*nat.*“ (= *natio*) trennen; zum Beispiel: *Carabus alpestris hoppei* Germ. Ganglb. *n. tyrolensis* Krtz.

Das im letzten Satz gebrachte Beispiel ist ein quaternärer Name und widerspricht eindeutig dem Artikel 5 der IRZN. Um den von SEMJONOFF geschaffenen, quaternären Namen doch verfügbar zu machen, schreibt ihn BREUNING folgendermaßen: *Carabus (Orinocarabus) alpestris (hoppei) tyrolensis* Krtz. Nach Artikel 6 der IRZN wird der zwischen runden Klammern stehende Subgenusname nicht mitgezählt. Analog, folgert BREUNING, darf auch der zwischen runden Klammern stehende Subspeziesname nicht mitgezählt werden. Somit bleiben von den ursprünglichen fünf Namen nur drei übrig und er muß als ternär verfügbar sein.

BREUNINGS Vorschlag ist klug, weil logisch. Er bietet die beste Möglichkeit, kleine und kleinste geographische Einheiten eindeutig zu bezeichnen. Interessanterweise habe ich die „natio“-Bezeichnung auch in einer Publikation über Schnecken gefunden. Auch diese Tiergruppe bildet kleinste geographische Rassen. Andererseits ist die Kategorie „natio“ eine Ausnahme, und Ausnahmen sind, weil störend, nirgends gerne gesehen. Man wird also warten müssen, wie sich das über die Nomenklatur zu befindende Kollegium, die Internationale Nomenklaturkommission, zu dieser Frage äußern wird. Man wartet seit 1932. Die Carabologen aber haben das Recht, zu erfahren, ob als nationes beschriebene Formen verfügbar sind oder der Synonymie verfallen. Auch in der Code-Ausgabe von 1985 wird nur von „variety“ und „form“ gesprochen, der Terminus „natio“ wird totgeschwiegen. Der Grund wird wohl darin liegen, daß diese Bezeichnung für die kleinste geographische Einheit nicht als infrasubspezifisch und damit als nicht verfügbar erklärt werden kann, weil dem die Definition durch SEMJONOFF im Wege steht. Dem Leser, dem die Originalarbeit nicht zur Verfügung steht, sei nachstehend auch diese im Faksimile zur Kenntnisnahme zur Verfügung gestellt.

Auf diese Weise erhalten wir folgende Gradation der von mir vorgeschlagenen untersten taxonomischen Einheiten.

Die Art ( <i>species</i> ) . . . . .	}	= proles im Sinne Korshinskys, d. h. geographische Einheiten.
Die Rasse oder Unterart ( <i>subspecies</i> ) . . . . .		
Das Volk ( <i>natio</i> ) . . . . .		
Die Morphe ( <i>morpha</i> ) . . . . .	}	= nicht geographische Variationen K. Jordans.
Die Aberration ( <i>aberratio</i> ) . . . . .		

Daraus geht eindeutig hervor, daß der Terminus „natio“ als geographische Einheit subspezifisch und nicht infrasubspezifisch zu werten ist. Trotzdem empfehle ich, ihn nicht zu verwenden, weil er ein Ausnahmefall ist und nur bei den wenigsten Tiergruppen sinnvoll angewandt werden kann. Allgemeinzoologen, denen solche Fälle unbekannt sind, wissen mit dem Begriff „natio“ nichts anzufangen und stehen ihm ratlos gegenüber. In Hinkunft mögen Carabologen den gut gemeinten Rat befolgen und ihre den SEMJONOFFschen „nationes“ entsprechenden Formen als Subspezies beschreiben. Auch den Terminus „sectio“ empfehle ich nicht zu verwenden, sondern die im Artikel 10(e) der IRZN vorgeschlagene Kategorienbezeichnung Subgenus.

Wenn auch in den IRZN der Terminus „natio“ nicht einmal verbal erwähnt wird, so ist das doch kein Freibrief dafür, die beiden Termini „variety“ und „form“ in „natio und Varietät“ umzumünzen und sie als „nomenklatorisch nicht wirksam“ zu bezeichnen (HEINZ 1978:15). Das beweist eine Informationslücke hinsichtlich der Literatur. „Nationes“ sind und bleiben, auch wenn sie nach 1961 publiziert wurden, von der Definition her Subspezies.

2) MAYR-KRAUS (1975) erwähnen die Bezeichnung „natio“ nur ein einziges Mal (S.49) im Absatz „3.3.6. Infrasubspezifische Kategorien“, anscheinend in Unkenntnis der SEMJONOFFschen Definition (siehe zweites Faksimile). Damit setzen sie sich in Widerspruch zu ihrer eigenen Aussage [l. c. S.308: Zitat des Art. 45d(ii) der IRZN 1962 (45f(ii) 1985)]. Im Literaturverzeichnis von MAYR-KRAUS ist weder SEMJONOFF (SEMENOW) (Publikation 1910) noch BREUNING (Monographie der Gattung *Carabus* L.) als interpretierender Autor enthalten.



Die durch die Plattendrift seit mindestens zwanzig Jahren bekannten Ausbreitungsbilder und Verbreitungswege lassen einen Satz wie den im Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen 1985:142 als anachronistisch erscheinen: „... Die Gattung *Molops* ist mit Ausnahme einer *piceus*-Rasse, die den Bosphorus bis in die westlichen Pontischen Gebirge überschreitet, ausschließlich auf Europa beschränkt und weist im Nahen bis Fernen Osten keine näheren Verwandten auf...“. Das ist falsch, denn es kamen Hunderte und Aberhunderte von Laufkäferarten aus dem Nahen und dem Fernen Osten über das Pontische Gebirge und über den Bosphorus nach Europa. Die Ausbreitung fand also in entgegengesetzter Richtung statt und es ist ganz und gar nicht unwahrscheinlich, daß *Molops*-Arten (keine Subspezies des *piceus* oder des *elatus*) im Kaschmir-Himalaya leben.

Die vorstehende Abb.11 zeigt Europa im Fröhertitir als eine Insellandschaft im damals noch offenen Tethys-Ozean, der vom Pazifik über den Atlantik wieder zum Pazifik reichte, in dem die schon weitgehend aufgefalteten Gebirge als Inseln aus dem Meer ragten. Keine Landschaft, die eine autochthone Fauna beherbergen konnte, mit Ausnahme von einigen zirkumpolaren Arten weit im Norden. *Molops*-Arten entstanden hier sicher nicht.

### Dank

Ich möchte die Studie nicht abschließen, ohne den beiden Herren Dr. Rögl und Dr. Steinger meinen herzlichsten Dank für die Hilfe auszusprechen, die sie mir mit ihrer weit in die Erdgeschichte zurückgreifenden Arbeit über den „Zerfall der Tethys in Paratethys und Mediterran“ leisteten. Sie gaben mir damit die Möglichkeit, die Ausbreitungswege einer großen Laufkäfergruppe räumlich und zeitlich darstellen zu können. Um sie in der vorliegenden Publikation in Schwarz-Weiß drucken lassen zu können, habe ich Frau Dr. Frank gebeten, die Farbtafeln in Schwarz-Weiß-Skizzen umzuzeichnen, was sie in selbstloser Weise mit ausgezeichnetem Erfolg durchführte. Auch der Genannten möchte ich daher hier nochmals meinen aufrichtigen Dank sagen.

### Zusammenfassung

Am Beispiel der Untergattung *Procrustes* der Gattung *Carabus* L. wird gezeigt, wie sich im Rahmen paläogeologischer und paläoklimatischer Gegebenheiten eine Gruppe von Großlaufkäfern ausgebreitet hat und dabei in verschiedenem Maß evoluierte. Die möglichen Ausbreitungswege bis zu den heutigen Finalformen werden in Übereinstimmung mit geohistorischen Erkenntnissen rekonstruiert und vorhandene Lücken in der zu erwartenden Formenkette zu erklären versucht. Eindeutige Fehler im geltenden System der ausgewählten Gruppe werden aufgedeckt und richtiggestellt.

### Summary

The systematic of many groups of insects especially of the beetles is not scientific and can not satisfy the general zoologist because not giving a real picture of the descendance of the taxa. On the example of the subgenus *Procrustes* of the genus *Carabus* L. shall be shown the evolution and migration of this group of ground beetles during the Miocene period considering the palaeogeographical and palaeoclimatical conditions.

### LITERATUR

- BREUNING, St. v., 1932-1936. Monographie der Gattung *Carabus* L. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. 104.-109. Heft. E.Reitter, Troppau.
- FRANZ, H. & BEIER, M., 1970. Die geographische Verbreitung der Insekten. In: Handbuch der Zoologie IV. Arthropoda – 2. Hälfte: Insecta (Zweite Auflage), 1. Teil: Allgemeines. W. de Gruyter, Berlin.

- HEINZ, W., 1983. Zur Kenntnis der Verbreitung der Untergattung *Chaetomelas* der Gattung *Carabus* L. Entomologische Zeitschrift mit Insektenbörse 93 (9): 119-122.
- HEINZ, W., 1985. Falsche Fundortangaben und ihre Folgen. Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen 34 (4): 142-143.
- HEINZ, W. & BLUMENTHAL, C. L., 1978. Versuch einer systematischen Neugliederung der mit *Carabus (Lamprostus) torosus* FRIV. und *spinolai* CRIST. et JAN verwandten Formen. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A, Nr. 315: 1-31.
- INTERNATIONAL TRUST FOR ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1985. International Code of Zoological Nomenclature, Third Edition, London.
- KRYSHANOWSKY, O. L., 1953. Die Laufkäfer des Mittleren Asien (Gattung *Carabus*). Bestimmungsbücher zur Fauna der UdSSR. Herausgegeben vom Zoologischen Institut der Akademie der Wissenschaften der UdSSR. Verlag der Akademie der Wissenschaften, Moskau-Leningrad (russisch).
- LEDOUX, G., 1977. Description de trois espèces nouvelles de *Carabus* d'Afghanistan. Nouvelle Revue d'Entomologie 7 (3): 267-272.
- MANDL, K., 1958. Ein neuer *Procerus* aus Persien (Col. Carab.). *Carabus (Procerus) scabrosus elburianus* ssp. nov. Ent. Arb. Museum Frey, Tutzing, 9: 934-935.
- MANDL, K., 1982. Synopsis der Subgenera *Meganebrius* KRAATZ und *Parameganebrius* MANDL des Genus *Carabus* LINNÉ. Entomologica Basiliensia 7: 156-213.
- MANDL, K., 1983. Die Geschichte des *Carabus bonplandi* MËN. Entomologica Basiliensia 8: 108-117.
- MANDL, K., 1985. Fragmenta Carabologica 7. Wiederherstellung und Revision des Subgenus *Tropidocarabus* KRAATZ des Genus *Carabus* L. und Bemerkungen zu einigen Taxa des Subgenus *Imaibius* BATES s. l. Entomologica Basiliensia 10: 85-122.
- MANDL, K., 1985. Fragmenta Carabologica 8. Evolution und Ausbreitung zweier *Carabus*-Subgenera: *Meganebrius* KRAATZ und *Imaibius* BATES s. str. mit einer Revision der letzteren. I. Einleitung und Allgemeiner Teil. Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österr. Entomologen 37 (1/2): 55-63; *ibid.* 1986. II. Spezieller Teil. 37 (3/4): 99-110.
- MANDL, K., 1985. Fragmenta Carabologica 9. Die auf der Balkan-Halbinsel heimischen Formen des *Carabus violaceus* L., ihre phylogenetische Entwicklung und geographische Ausbreitung. I. Teil. Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel 35 (3): 96-120. II. Teil. *Ibid.* 35 (4): 123-148.
- MANDL, K., 1987. Fragmenta Carabologica 6. Revision der Untergattung *Chaetomelas* THOMSON der Gattung *Carabus* L. Beiträge zur Entomologie (der Akademie der Landwirtschaftlichen Wissenschaften der D.D.R.) 37 (1): (Im Druck).
- MANDL, K., 1987. Ein Beitrag zum Verständnis der Käferfauna im himalayenischen Raum; ihre Herkunft und Ausbreitung (Cicindelidae und Carabidae, Col.). 1. Teil. Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österr. Entomologen 38 (3/4): 65-77. 2. Teil. *Ibid.* 39 (1/2): 41-48.
- MANDL, K., 1987. Evolution in kleinen Schritten, gezeigt an Populationen einer Großlaufkäfergruppe des himalayenischen Raums. Fragmenta Carabologica 10: Sitzungsberichte der Österr. Akademie der Wissenschaften. Mathem.-Naturw. Klasse, (im Druck).
- MAYR, E. & KRAUS, O., 1975. Grundlagen der zoologischen Systematik. P. Parey, Hamburg, Berlin.
- RÖGL, F. & STEININGER, F. F., 1983. Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Annalen des Naturhistorischen Museum Wien 85/A: 135-163.
- SEMENOV-TIAN-SHANSKY, A., 1910. Die taxonomischen Grenzen der Art und ihre Unterabteilungen. 24 S. Friedländer & Sohn, Berlin.
- THENIUS, E., 1981. Das „Gondwanaland“ Eduard Suess' 1885. Der Gondwanakontinent in erd- und biowissenschaftlicher Sicht. Mitteilungen der Österreichischen Geologischen Gesellschaft 74/75, 1981/82: 76 (erschienen 1981).

Anschrift des Verfassers      DDr. Karl MANDL,  
Weißgerberlande 26/13,  
A - 1030 Wien.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen](#)

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Mandl Karl

Artikel/Article: [Die Taxonomie der Insekten wird neue Wege gehen müssen. Eine Forderung, beleuchtet an einer Gruppe aus der Tribus der Carabini. Fragmenta Carabologica 11 \(Carabidae, Col.\). 81-97](#)