

Carl H. Lindroth und sein Beitrag zur Carabidologie

Thorsten ASSMANN, Claudia DREES, Andrea MATERN & Hendrik J. W. VERMEULEN

Abstract: Carl H. Lindroth and his contribution to carabidology. – In 2007, the Society for Applied Carabidology (Gesellschaft für Angewandte Carabidologie) awarded the Carl H. Lindroth Prize for the first time. This event was established both to honour the life-work of especially committed present-day carabidologists and to pay tribute to the life-work of Carl H. Lindroth. Due to this occasion we give a brief overview of Lindroth's research in systematics and taxonomy, morphology, faunistics, biogeography, ecology, evolutionary biology and genetics of ground beetles. Our account focuses mainly on the pioneer work done by Carl H. Lindroth who is still one of the most cited and recognized carabidologists.

1 Einleitung

Im Jahre 2007 verlieh die Gesellschaft für Angewandte Carabidologie erstmals den Carl H. Lindroth-Preis. Diese Ehrung soll Anlass sein, neben dem Werk des ersten Preisträgers David Wrase (vgl. Beitrag von Müller-Motzfeld in diesem Band) auch das Lebenswerk von Carl H. Lindroth zu würdigen.

Der Schwede Carl Hildebrand Lindroth wurde am 8. September 1905 geboren und starb am 23. Februar 1979. Nach seiner Promotion im Jahre 1932 in Stockholm lehrte er Entomologie an Stockholms Hochschule bis 1947. Von 1951 bis zu seinem Tod war er Professor für Entomologie an der Universität Lund, wo er sich insbesondere mit der Naturgeschichte und Carabidologie in den nördlichen Breiten Eurasiens und Amerikas beschäftigte. Während das wissenschaftliche Werk sich in den ersten Jahrzehnten auf fennoskandische Laufkäferarten konzentriert, rücken nach der Veröffentlichung des Standardwerkes „Die fennoskandischen Carabidae“ (1945-1949) Fragen der nearktischen Fauna in den Vordergrund der Forschungen. Daneben bearbeitete Lindroth jedoch auch tropische Arten und andere Arthropodengruppen (z.B. Chelicerata). Würdigungen der Verdienste um den Fortschritt in der Carabidologie durch Lindroth und Nachrufe auf ihn wurden bereits vor längerer Zeit publiziert (DARLINGTON 1971b; 1971a; STEFFAN & THIELE 1980; BALL 1981). In diesem Beitrag möchten wir deshalb insbesondere seine Pionierarbeiten auf den unterschiedlichen Gebieten der Carabidologie würdigen. Wie bei kaum einem anderen Carabidologen war das Forschungsgebiet von Lindroth sehr breit gefächert und umfasste

- Systematik und Taxonomie, insbesondere zu Artengruppen der Holarktis mit nördlichem Verbreitungsschwerpunkt,
- Bestimmungsschlüssel für Laufkäfer Fennoskandiens, Nordamerikas und Englands,
- Morphologie, vor allem zur Nomenklatur der Genitalien bei Coleopteren,
- Faunistik, speziell der Laufkäfer Fennoskandiens und Nordamerikas,
- Biogeographie, insbesondere zu glazialen Refugialräumen und postglazialen Ausbreitungsprozessen sowie Fragen der Inselbiogeographie,
- Ökologie, von der experimentellen Analyse und Beschreibung der Habitatbindung von Carabiden bis zu Fragen der Ausbreitungsbiologie und Neozoe
- Evolutionsbiologie, mit Schwerpunkt auf Populationen in isolierten Lagen, und
- Genetik, insbesondere der Heredität von Flügelmorphismen.

2 Systematik und Taxonomie

Zu Beginn der wissenschaftlichen Arbeit fokussierte Lindroth auf skandinavische, aber auch weiter in der Paläarktis verbreitete Arten bzw. Artengruppen (z.B. LINDROTH 1943). Später besticht das systematische Werk durch akribisch durchgeführte Revisionen von Carabiden mit ihren detailreichen Zeichnungen. Insbesondere die detailreichen Abbildungen der Aedeagi, ohne die eine sichere Determination mancher Laufkäfer nicht möglich ist, waren ihrer Zeit weit voraus (vgl. Abb. 1). Darüber prägte das systematisch-taxonomische Werk von Lindroth eine nahezu detektivische Akribie,

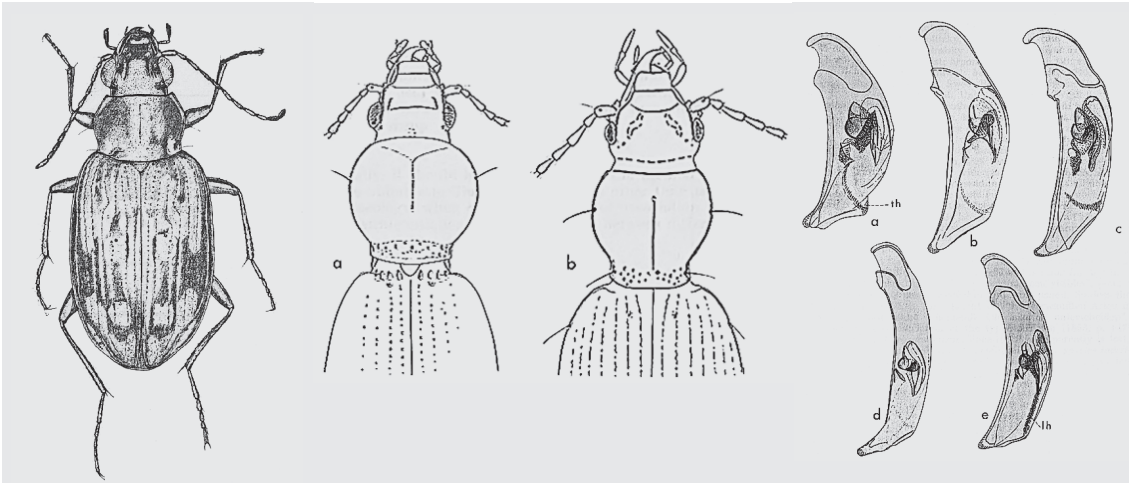


Abb. 1: Beispiele für Zeichnungen im systematisch-taxonomischen Werk von Lindroth (aus LINDROTH 1961b und LINDROTH 1962).

möglichst viele Typen zu sehen z. B. (LINDROTH 1955b). Vor einigen Jahrzehnten war der Zugang zu Typenmaterial viel schwieriger als heute, so dass wir oft die Mühen dieser Arbeit nicht mehr einschätzen können. Lindroth beschäftigte sich nicht nur mit Imagines, sondern auch mit Larven, von denen er einige beschrieb (z.B. LINDROTH 1960b). Eine Übersicht der ca. 80 von LINDROTH beschriebenen neuen Taxa ist der Arbeit von BALL (1981) zu entnehmen (*Carabus problematicus islandicus* HOLDHAUS, 1968 ist u.a. zu ergänzen). Nur wenige Namen sind präokkupiert bzw. stellen neue Synonyme dar.

3 Bestimmungswerke

Den meisten Carabidologen in Europa und Nordamerika sind die exzellenten Bestimmungswerke von Lindroth bekannt. Sie zeichnen sich durch eine prägnante Sprache sowie auf die wesentlichen Bestimmungsmerkmale fokussierende Abbildungen aus. Die wichtigsten Bestimmungstabellen sind sicherlich diejenigen über die Laufkäfer Kanadas und Alaskas sowie Englands und Fennoskandiens (LINDROTH 1961a; 1963a; 1966; 1968a; 1969b; 1969a; 1974a; 1985). Das zuletzt genannte Determinationswerk hinterließ Lindroth als Manuskript. Es wurde von einigen Coleopterologen vervollständigt und herausgegeben. Alle Bestimmungswerke von Lindroth weisen neben den Schlüsseln und Beschreibungen der Morphologie auch Informationen zur Biologie und Ökologie aus. Damit stehen sie in

der Tradition eines umfassenden Forschungsansatzes, für den Lindroth in der Carabidologie steht. Nicht zuletzt sind es gerade diese Informationen, die seine Bestimmungstabellen auch heute noch zu einem unentbehrlichen Werkzeug für Coleopterologen in Nordamerika und Europa machen.

4 Morphologie

Lindroth benutzte die Morphologie nicht nur, um systematisch-taxonomisch zu arbeiten oder Bestimmungstabellen zu erstellen, sondern klärte mit einer Publikation die Nomenklatur von Teilen der männlichen und weiblichen Genitalien bei Coleopteren (LINDROTH 1957b). Die klaren Definitionen und die Synonyme in Englisch, Deutsch, Französisch und Latein machen diese Arbeit zu einer seiner wichtigsten Arbeiten. Interessant ist auch eine Arbeit zur elytralen Mikroskulptur bei Carabiden. Hierbei wird deutlich, dass LINDROTH (1974b) nicht nur die unterschiedlichen elytralen Oberflächenstrukturen beschreiben wollte, sondern nach einer Erklärung für die Diversität suchte. (Bis heute ist die Bedeutung dieser Strukturen unseres Wissens nach noch ungeklärt.)

5 Faunistik

Für viele Fragestellungen der Ökologie und Biogeographie, ja manchmal auch der Evolutionsbiologie, sind gute Kenntnisse der Verbreitung von Arten notwendig. Vor diesem Hintergrund

Abb. 2: Die Teilnehmer des ersten Treffens europäischer Carabidologen (European Carabidologists' Meeting) in Wijster 1963 (DEN BOER 1971). Carl H. Lindroth ist die dritte Person von links.

(Personen auf dem Bild, von links nach rechts: Vlijm, Van der Aart, Lindroth, Stein, Wijmans, Hengeveld, Palmén, Van Dijk, Richter, Venema, Mook, Thiele, Tjallingii, Den Boer, Haeck, Neuman, Meijer)



ist das Engagement von Lindroth, möglichst viele Informationen zur historischen und aktuellen Verbreitung zusammenzutragen, auch zu verstehen. Insbesondere der zweite Band der Trilogie „Die fennoskandischen Carabidae“ zeugt von dieser faunistischen Arbeit (LINDROTH 1945b). Darüber hinaus sind die faunistischen Bestandserfassungen Neufundlands in diesem Zusammenhang anzuführen (LINDROTH 1955a).

Die sorgfältige faunistische Arbeit ermöglichte es Lindroth bereits 1972 Veränderungen in der Laufkäferfauna Skandinaviens während der zweiten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts festzustellen. Der im Süden Skandinaviens und an der nördlichen Ostsee feststellbare Anstieg der Frühjahrstemperaturen ist nach dieser Arbeit verantwortlich für die Arealexansion von *Ophonus puncticeps*, *Stenolophus mixtus* und *Acupalpus exiguus* nach Norden. Damit demonstrierte Lindroth auch für uns, dass mit faunistischer Arbeit wichtige Informationen zu den Auswirkungen von Klimaveränderungen erbracht werden können.

6 Biogeographie

Biogeographische Fragen interessierten Lindroth in besonderer Weise. Eindeutig lassen sich neben seinem Überblick über die Faunenbeziehungen zwischen Nordamerika und Europa (LINDROTH 1957a) zwei Schwerpunkte feststellen:



Abb. 3: Diskussionsrunde während des ersten Treffens europäischer Carabidologen (European Carabidologists' Meeting) in Wijster 1963 (DEN BOER 1971). Hinter dem Tisch: Palmén, Lindroth, Thiele, Neumann (teilweise verdeckt); gegenüber am Tisch: den Boer; ganz links: van Dijk und Richter.

- Identifizierung glazialer Refugialräume und postglaziale Expansionen sowie
- Inselbiogeographie.

Die Auswirkungen der Eiszeiten auf die aktuellen Verbreitungsgebiete waren bereits Forschungsgegenstand der ersten Veröffentlichungen von Lindroth. Insbesondere die 1935 erschienene Arbeit zur faunistischen Ähnlichkeit der Britischen Inseln und Skandinavien sowie die zur Verbreitung der borealpinen Arten in Europa sind hier anzuführen (LINDROTH 1935; LINDROTH & HOLDHAUS 1939). Die Schlussfolgerungen dieser Arbeiten wurden

weitgehend in der Wissenschaftswelt anerkannt, während die späteren Arbeiten zu eiszeitlichen Refugien in Skandinavien (u.a. auf Island) (LINDROTH 1968b; 1969c; 1970) heftig diskutiert und ein eiszeitliches Überdauern von Carabiden in Skandinavien während der letzten Eiszeit in der Regel von den meisten anderen Biologen abgelehnt wurden. Viele Schlussfolgerungen von Lindroth fußten auf den Häufigkeitsverteilungen geflügelter und ungeflügelter Morphen derselben Art. Weitergehende analytische Zugänge wie der über andere genetische Marker wurden erst verfügbar, als Lindroth auf diesen Forschungsgebieten nicht mehr sehr aktiv war. Gerade diese Ergebnisse belegen in den letzten Jahren jedoch, dass einige Arten durchaus im hohen Norden Europas die Eiszeiten überdauern konnten. Wenn Arten wie das Schneehuhn in der Lage waren auf Island die letzte Eiszeit zu überstehen (HOLDER et al. 1999), dann erscheint es sehr wahrscheinlich, dass auch Laufkäfer in diesen glazialen Lebensgemeinschaften vorkamen. Vor dem Hintergrund der neuen Ergebnisse erscheinen die Hypothesen von Lindroth folglich nicht abwegig, sondern aktueller denn je.

Wichtige verfügbare Informationen zum Verständnis aktueller Verbreitungsgebiete weisen Rekonstruktionen vergangener Umwelten mit ihren Faunen auf. Aus diesem Grund bearbeitete Lindroth mehrfach die Käferreste von Torflagerstätten oder Sedimentationshorizonte (LINDROTH & COOPE 1971).

Bei der Analyse der Laufkäferfauna von Inseln standen insbesondere Fragen der Kolonisierung im Vordergrund. Dies gilt sowohl für die Analyse der Fauna der Azoren als auch für die Neufundlands (LINDROTH 1960a; 1963b). Für das Verständnis von Verbreitungsgebieten bzw. Vorkommen von Laufkäfern entstanden auch die detektivisch anmutenden Analysen von Schiffsballast, mit dem Laufkäfer aus Europa nach Nordamerika transportiert wurden (LINDROTH 1957a). Nicht zuletzt diese Untersuchungen belegen, dass man eine kausale Analyse von Verbreitungen nur auf der Basis einer sorgfältigen Analyse der Verbreitungsbilder durchführen kann.

7 Ökologie

Vielleicht sollte Lindroth als der Pionier der „Laufkäfer-Ökologie“ bezeichnet werden. Im Gegensatz zu anderen „Leaders“ der Carabidologie (BALL

1979) fokussierte Lindroth in einem großen Teil seines Lebenswerkes auf die maßgebenden arealbegrenzenden Faktoren-Komplexe. Damit sind zwingend Fragen zu Autökologie und Ausbreitungspotenzial zu beantworten. Die in der ökologischen Forschung auf populationsdynamische Prozesse zielenden Analysen wurden überwiegend von jüngeren Carabidologen bearbeitet.

Einen großen Einfluss auf andere Carabidologen hatten die experimentell-analytischen Ansätze zur Habitatbindung von Laufkäfern. Die erste dieser Arbeiten war diejenige zum Verständnis der Verbreitung des thermophilen Laufkäfers *Oodes gracilis*, der in Fennoskandien nur lokal vorkommt (LINDROTH 1942). Zahlreiche weitere Analysen folgten in dem berühmten dritten Band der Trilogie „Die fennoskandischen Carabidae“ (LINDROTH 1949). Damit inspirierte Lindroth zahlreiche andere Carabidologen, u.a. auch Hans-Ulrich Thiele. Für das Verständnis von Verbreitungsgebieten sind auch Kenntnisse des Ausbreitungspotenzials essentiell. Die Analyse der Hinterflügelausbildung gehörte damit bei Lindroth zu einer „Standardanalyse“, die sich in nahezu allen seiner Faunenanalysen findet (z.B. LINDROTH 1945a).

Lindroth interessierte sich jedoch auch für zahlreiche andere Facetten der Ökologie von Laufkäfern. Dazu gehören Arbeiten zur Infektion von *Ophonus*-Arten durch Laboulbeniales (LINDROTH 1948) genauso wie die zur Bates'schen Mimikry von *Lebistina*-Arten, die in der Färbung Chrysomeliden der Gattungen *Polyclada* und *Diamphidia* ähneln (LINDROTH 1971). Da sich die Lebiinen von den Chrysomeliden ernähren, nehmen sie auch den von ihnen gebildeten Giftstoff Diamphidiatoxin bzw. Diamphotoxin (hydrophobes, basisches Protein mit einem Molekulargewicht von 50.000 bis 60.000) auf und werden so für Fressfeinde ebenfalls toxisch. Die Giftwirkung dieser Toxine wurde erst in den letzten Jahren analysiert (NEUWINGER 2004).

8 Evolutionsbiologie

Biogeographen mit Interesse an Systematik und Ökologie untersuchen zwangsläufig auch Grenzbereiche zur Evolutionsbiologie. Bei Lindroth fiel diese Arbeit in den Zusammenhang mit glazialen Refugien von *Carabus problematicus* (LINDROTH 1968b). Dazu vermaß er definierte Strecken von Tieren aus unterschiedlichen Populationen und

arbeitete die Ergebnisse statistisch auf. Auch wenn heute eine solche Arbeit mit anderen statistischen Werkzeugen bearbeitet werden würde, stellt dieser Ansatz doch eine deutliche Weiterentwicklung derjenigen von RENSCH (1943) und anderen älteren Autoren dar, die bereits die Eignung von Vertretern der Gattung *Carabus* für mikroevolutive Vorgänge erkannt haben.

Wir glauben, dass LINDROTH (1968b) mit der Beschreibung der Unterart *Carabus problematicus islandicus*, die er im Anschluss an eine morphometrische Analyse durchführte, für die *Carabus*-Systematik ein Vorbild sein müsste. Die meisten Kataloge mit Taxa subspezifischen Ranges weisen erhebliche Unterschiede auf. Die damit einhergehenden Konfusionen sind erheblich. Die Taxonomie unterhalb des Artstatus in der Gattung *Carabus* wird deshalb von Biologen immer weniger ernst genommen. Lindroth's Ansatz mit Hilfe einer morphologischen Analyse die Eigenständigkeit eines Taxons zu belegen, ist letztlich nichts anderes, als eine objektive Methode in die *Carabus*-Systematik einzuführen. Und gerade dieses objektive Moment fehlt bedauerlicherweise vielen „Bewertungen“ des Unterartstatus.

9 Genetik

Die auffällige Divergenz bei der Hinterflügelausbildung einiger Arten und ihre Interpretation im Zusammenhang mit Ausbreitungsprozessen und Inselbiogeographie (vgl. DARLINGTON 1943) musste zwangsläufig zu Untersuchungen über die genetischen Grundlagen führen. Durch Kreuzungsversuche konnte LINDROTH (1946) zeigen, dass die Ausbildung der Alae bei *Pterostichus anthracinus* durch einen einfachen diallelischen Mendelschen Erbgang bedingt ist. Beweise für die genetische Bedingtheit des Flügelpolymorphismus bzw. -dimorphismus sind Voraussetzung für Modelle, die auf Selektion beruhen und mikroevolutive Entwicklungen auf Inseln oder bei Ausbreitungsprozessen erklären.

10 Carl H. Lindroth – ein herausragender Carabidologe

Diese Übersicht mag belegen, dass Carl H. Lindroth ein außergewöhnlicher Carabidologe war, der zahlreiche methodische Ansätze verband, um insbesondere Verbreitungsgebiete von Arten verstehen

zu können. Sein Werk inspirierte und inspiriert auch heute noch zahlreiche Wissenschaftler. Dies belegen die Dedikationen von Tagungsbänden (Proceedings of the European Carabidologists' Meeting 1979 in Cologne: den BOER et al. 1979) sowie Büchern. So widmete ihm THIELE (1977) sein Hauptwerk „Carabid Beetles in Their Environment“, und selbst lange nach dem Tode von Lindroth zeigten LAROCHELLE & LARIVIÈRE (2003) in ihrer Einleitung, dass sie im Wesentlichen von Lindroth beeinflusst wurden. Auch andere Parameter, wie z.B. Hunderte angeführter Zitate in dem internationalen Referierorgan „Web of Science“ des „Institute for Scientific Information“ (ISI), zeigen Lindroth's nachhaltigen Einfluss auf die Biogeographie, Systematik und Ökologie. Mit der Verleihung der Carl H. Lindroth-Medaille möchte die Gesellschaft für Angewandte Carabidologie deshalb nicht nur die Träger dieser Auszeichnung, sondern auch den Namensträger der Medaille ehren.

Danksagung

Unserem akademischen Lehrer und Kollegen, Herrn Prof. em. Dr. Friedrich Weber, Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der Westfälischen Wilhelms Universität Münster, möchten wir auch an dieser Stelle für wertvolle Hinweise und Diskussionen herzlich danken.

Literatur

- BALL, G. E. (1979): Introduction – three leaders. In: T. L. ERWIN, G. E. BALL, and D. R. WHITEHEAD, (ed.): Carabid beetles: their evolution, natural history, and classification. Proceedings of the First International Symposium of Carabidology. – Dr. W. Junk The Hague, Boston, London: 1–5
- BALL, G. E. (1981): Carl H. Lindroth: contributions of a Swedish naturalist to systematics and biogeography in North America. – Entomologia Scandinavia Supplementum 15: 17–32.
- DARLINGTON, P. J. (1943): Carabidae of mountains and islands: data on the evolution of isolated faunas, and on atrophy of wings. – Ecological Monographs 13: 37–61.
- DARLINGTON, P. J. (1971a): Book review. The ground beetles (Carabidae, excluding Cicindelidae) of Canada and Alaska. – Systematic Biology 20: 367–368.
- DARLINGTON, P. J. (1971b): Modern taxonomy, reality, and usefulness. – Systematic Biology 20: 341–365.
- DEN BOER, P. J. (ed.) (1971): Dispersal and dispersal power of carabid beetles. – Veenman & Zonen, Wageningen.
- DEN BOER, P. J., H.-U. THIELE & F. WEBER (1979): On the evolution of behaviour in carabid beetles. – Miscellaneous Papers Landbouwhogeschool Wageningen 18: 1–222.

- HOLDER, K., MONTGOMERIE, R. & V. L. FRIESEN (1999): A test of the glacial refugium hypothesis using patterns of mitochondrial and nuclear DNA sequence variation in rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). – *Evolution* 53: 1936–1950.
- LAROCHELLE, A., & M.-C. LARIVIÈRE (2003): A natural history of the ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) of America north of Mexico. Pensoft, Sofia, Moscow.
- LINDROTH, C. H. (1935): The Boreo-British Coleoptera. A study of the faunistical connections between the British Isles and Scandinavia. – *Zoogeographica* 2: 579–634.
- LINDROTH, C. H. (1942): *Oodes gracilis* Villa. Eine thermophile Carabide Schwedens. – *Notulae Entomologicae* 22: 109–157.
- LINDROTH, C. H. (1943): Zur Systematik fennoskandischer Carabiden. – *Entomologisk Tidskrift* 64: 1–68.
- LINDROTH, C. H. (1945a): Die fennoskandischen Carabidae. I. Spezieller Teil. – *Goteborgs Kungliga Vetenskaps och Vitter Hets-Samhalles Handlingar Sjätte Följden. Ser. B* 4 (1): 1–709.
- LINDROTH, C. H. (1945b): Die fennoskandischen Carabidae. II. Die Karten. – *Goteborgs Kungliga Vetenskaps och Vitter Hets-Samhalles Handlingar Sjätte Följden. Ser. B* 4 (2): 1–277.
- LINDROTH, C. H. (1946): Inheritance of wing dimorphism in *Pterostichus anthracinus* Ill. – *Heredity* 32: 37–40.
- LINDROTH, C. H. (1948): Notes on the ecology of Laboulbeniaceae infesting carabid beetles. – *Svensk Botanisk Tidskrift* 42: 34–41.
- LINDROTH, C. H. (1949): Die Fennoskandischen Carabidae III. Allgemeiner Teil. – *Goteborgs Kungliga Vetenskaps och Vitter Hets-Samhalles Handlingar Sjätte Följden. Ser. B* 4: 1–911.
- LINDROTH, C. H. (1955a): The carabid beetles of Newfoundland, including the French islands St. Pierre and Miquelon. – *Opuscula Entomologica Supplement* 12: 1–120.
- LINDROTH, C. H. (1955b): Dejean's types of North American Carabidae (Col.). – *Opuscula Entomologica* 20: 10–34.
- LINDROTH, C. H. (1957a): The faunal connections between Europe and North America. – *Almqvist & Wiksell und John Wiley & Sons, Stockholm und New York*.
- LINDROTH, C. H. (1957b): The principle terms used for male and female genitalia in Coleoptera. – *Opuscula Entomologica* 22: 241–256.
- LINDROTH, C. H. (1960a): The ground beetles of the Azores (Coleoptera: Carabidae) with some reflexions on over-seas dispersal. – *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 13: 5–48.
- LINDROTH, C. H. (1960b): The larvae of *Trachypachus* Mtsch., *Gehringia* Darl. and *Opisthius* Kby. (Col. Carabidae). – *Opuscula Entomologica* 25: 30–42.
- LINDROTH, C. H. (1961a): The ground beetles (Carabidae excl. Cicindelidae) of Canada and Alaska. 2. – *Opuscula Entomologica Supplement* 20: 1–100.
- LINDROTH, C. H. (1961b): On *Miscodera* Eschz. and related genera (Col. Carabidae). – *Opuscula Entomologica* 26: 145–152.
- LINDROTH, C. H. (1962): Revision of the subgenus *Cbrysobracteon* Net., genus *Bembidion* Latr. (Col. Carabidae). – *Opuscula Entomologica* 27: 1–18.
- LINDROTH, C. H. (1963a): The ground beetles (Carabidae excl. Cicindelidae) of Canada and Alaska. 3. – *Opuscula Entomologica Supplement* 24: 201–408.
- LINDROTH, C. H. (1963b): The fauna history of Newfoundland. – *Opuscula Entomologica Supplement* 23: 1–112.
- LINDROTH, C. H. (1966): The ground beetles (Carabidae excl. Cicindelidae) of Canada and Alaska. 4. – *Opuscula Entomologica Supplement* 29: 409–648.
- LINDROTH, C. H. (1968a): The ground beetles (Carabidae excl. Cicindelidae) of Canada and Alaska. 5. – *Opuscula Entomologica* 33: 649–944.
- LINDROTH, C. H. (1968b): The icelandic form of *Carabus problematicus* Hbst. (Col. Carabidae) – A statistic treatment of subspecies. – *Opuscula Entomologica* 33: 157–182.
- LINDROTH, C. H. (1969): The ground beetles (Carabidae excl. Cicindelidae) of Canada and Alaska. 6. – *Opuscula Entomologica Supplement* 34: 945–1192.
- LINDROTH, C. H. (1969b): The ground beetles (Coleoptera excl. Cicindelidae) of Canada and Alaska. 1. – *Opuscula Entomologica Supplement* 35: I–XLVIII.
- LINDROTH, C. H. (1969c): The theory of glacial refugia in Scandinavia – Comments on present opinions. – *Notulae Entomologicae* 39: 178–192.
- LINDROTH, C. H. (1970): Survival of animals and plants on ice-free refugia during Pleistocene glaciations. – *Endeavour* 29: 129–134.
- LINDROTH, C. H. (1971): Disappearance as a protective factor: a supposed case of Bates'ian mimicry among beetles (Coleoptera, Carabidae and Chrysomelidae). – *Entomologia Scandinavia* 2: 41–48.
- LINDROTH, C. H. (1972): Changes in the Fennoscandian ground beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) during the twentieth century. – *Annales Zoologici Fennici* 9: 49–64.
- LINDROTH, C. H. (1974a): Coleoptera, Carabidae. – *Handbooks for the Identification of British Insects* IV (2): 1–148.
- LINDROTH, C. H. (1974b): On the elytral microsculpture of carabid beetles (Col. Carabidae). – *Entomologia Scandinavia* 5: 252–264.

- LINDROTH, C. H. (1985): The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. – Fauna Entomologica Scandinavica 15: 1–497.
- LINDROTH, C. H. & G. R. COOPE (1971): The insects from the interglacial deposits at Leveäniemi. – Sveriges Geologiska Undersökning Serie C 658 Appendix 2: 44–55.
- LINDROTH, C. H. & K. HOLDHAUS (1939): Die europäischen Koleren mit borealpiner Verbreitung. – Annalen des naturhistorischen Museums Wien 50: 123–293.
- NEUWINGER, H.-D. (2004): Tödliche Käferlarven: Das Pfeilgift der Kalahari-San. – Biologie in unserer Zeit 34: 88–94.
- RENSCH, B. (1943): Studien über Korrelation und klimatische Parallelität der Rassenmerkmale von *Carabus*-Formen. – Zoologisches Jahrbuch für Systematik und Ökologie 76: 103–170.
- STEFFAN, A. W., & H.-U. THIELE (1980): Professor Carl Hildebrand Lindroth phil dr, the explorer of circumarctic faunal relations and ground beetle ecology. – Entomologia Generalis 6: 97–105.
- THIELE, H.-U. (1977): Carabid beetles in their environments. – Springer, Berlin.

Anschriften der Verfasser

Prof. Dr. Thorsten ASSMANN
 Dr. Claudia DREES
 Dr. Andrea MATERN
 Institut für Ökologie und Umweltchemie
 Leuphana Universität Lüneburg
 Scharnhorststr. 1
 D-21335 Lüneburg
 Germany

Dr. Hendrik J. W. VERMEULEN
 Secretariaat Stichting WBBS
 NL-9409 TV Loon
 The Netherlands

