

**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
(Carabidae, Col.)**

Von Karl MANDL, Wien

Die *Carabus*-Untergattung *Meganebrius* KRAATZ, mit der ich mich jahrelang beschäftigte, bevor ich die Studien mit einer Synopsis abschließen konnte, schien mir ein Fremdkörper in der ostasiatischen Faunenwelt zu sein. Sie ist es auch, da sie mit dem Himalayagebirge kausal zusammenhängt, das erst im Tertiär entstanden ist und seine Entstehung der Norddrift der Indischen Platte des ehemaligen Gondwana-Kontinents und seiner Anschweißung an die eurosibirische Tafel verdankt. Dabei erfolgte eine Hebung und Faltung der Erdrinde, die zur Gebirgsbildung mit Gipfelerhebungen bis über 8000 m führte. Auch die Zeit dieses Geschehens kann mit ziemlicher Genauigkeit festgelegt werden. Ich zitiere aus PAPP, 1959: 290: „... Der Anfang der Gebirgsbildung des Himalaya (in Westpakistan und Nordindien) brachte im Obereozän, das ist vor mehr als 50 Millionen Jahren, weitgehende geographische Veränderungen, doch ist örtlich noch marines Eozän nachweisbar ...“. Die Besiedlung mit *Carabus*-Arten kann also erst in viel späterer Zeit erfolgt sein, als die Feuchtwälder bereits bestanden haben und die entsprechenden Biotope schufen. Das dürfte im oberen Oligozän oder im untersten Miozän gewesen sein, zahlenmäßig ausgedrückt vor 24 bis 22 Millionen Jahren.

Die Gebirgsbildung erfolgte nicht überall gleichzeitig, sie begann im Westen und setzte sich nach Osten fort und ist auch heute noch nicht abgeschlossen. Als vorläufiges östliches Ende dieses gewaltigen Gebirges kann man dessen Abdachung gegen den Graben des Brahmaputra ansehen. Als westliche Grenze das relativ junge Durchbruchstal des Indus zu betrachten ist vielleicht aus praktischen Erwägungen gerechtfertigt, sachlich aber nicht begründet. Geologisch ist der Hindukusch die natürliche Fortsetzung des Himalaya nach Westen. Im Norden ist das Karakorumgebirge eine der Parallelfaltungen zum Himalaya.

Mit der Gebirgsbildung setzt auch schon die Abtragung und damit die Zertalung ein. Es folgt die Besiedlung mit Pionierpflanzen, die Humusbildung und endlich die Entstehung der Wälder. Erst mit dem Wald werden jene Biotope geschaffen, die der Bodenfauna die Besiedlungsmöglichkeit geben und ihren Fortbestand und ihre weitere Entwicklung gewährleisten. Der hier allein interessierende Bestandteil der Bodenfauna sind die Formen der Gattung *Carabus*. Da die Gebirgsbildung erst im Tertiär stattfand, ist die Frage berechtigt, woher kamen diese Arten? Caraben verlangen feuchtwarme, lichte Wälder als Biotop, den ihnen die Indische Platte sicher nicht bot. Aus dem Süden kamen sie daher nicht. Aus dem Norden aber auch nicht, denn wenn auch im sibirischen Tafelland Caraben leben, so lag der an das sich bildende Gebirge grenzende Teil, das Tibetische Hochland, zu hoch, um eine Besiedlung von dorthier zu ermöglichen. Sie konnte erst erfolgen, als der Himalaya bereits so hoch aufgefaltet war, daß eine Einwanderung angenommen werden könnte. Sie erfolgte zwar, aber erst viel später und hielt sich in äußerst bescheidenen Grenzen, beschränkt überdies auf die über der Waldzone liegende Zone der Grasheide oder Steppe.

Von Osten her ist eine Besiedlung schon deshalb ausgeschlossen, weil es dort keine Wälder gab, die *Carabus*-Arten Biotope anbieten konnten, da diese sich erst mit der Entstehung des Gebirges, zeitverschoben, bilden konnten. So bleibt nur die Annahme, daß die Einwanderung der *Carabus*-Formen und die Besiedlung von Westen her erfolgen mußte.

Folgt man dem Streichen des Himalaya auf einer Landkarte nach Westen, dann ist dessen Fortsetzung der Hindukusch und weiter ein Gebirgszug am Nordrand der Persischen Wüste, der Kopet Dagh und der Elburs. Die beiden letztgenannten Gebirge sind heute von zwei Arten der Untergattung *Megodontus* besiedelt, die sich von allen übrigen *Megodontus*-Arten durch eine sehr auffällige Eigenschaft unterscheiden. Beide besitzen an der Unterseite des Kinnzahns eine nach unten vorstehende Verlängerung, eine ausgesprochene Kinnzahnplatte.

Nun hat BATES (1889) für eine neue *Carabus*-Art aus Kaschmir, die er als *barysomus* beschrieb, zusätzlich ein neues Subgenus *Imaibius* geschaffen, das er auf bei beiden Geschlechtern einheitlich gestaltete, nicht verbreiterte Vordertarsen und auf eine, wie vorher beschrieben, nach unten verlängerte Kinnzahnplatte begründete. „ . . . Mentum dente magno valde elevato et compresso, apice truncato . . . “ (der Kinnzahn sehr kräftig erhöht und zusammengedrückt, an der Spitze abgestutzt). Es war ihm also sichtlich unbekannt geblieben, daß eine *Megodontus*-Art (*stroganowi* ZOUBKOW, 1837) die gleiche Eigenschaft aufwies. Das aber hat weitgehende taxonomische Folgen. Man muß dann für *Carabus dardiellus* BATES, den BATES nicht, wohl aber ROESCHKE (1907), BREUNING (1935) und alle nachfolgenden Autoren durch eine erweiterte Beschreibung, praktisch einzig und allein wegen einer vorhandenen Kinnzahnplatte, zu *Imaibius* einbezogen, ein neues Subgenus suchen. Dafür bietet sich das von KRAATZ 1895 (als Gattung begründete!) Subgenus *Tropidocarabus* an. Auch das für *Carabus gridellii* von BREUNING (1958) geschaffene Subgenus *Parimaibius* muß wiederhergestellt werden und für *Carabus caschmirensis* REDTENBACHER und seine Verwandten muß ein neues Subgenus geschaffen werden. Das habe ich in einer im Druck befindlichen Arbeit besorgt und hierfür den Namen *Lithariophorus* gewählt.

Will man aber den hier vorgeschlagenen Weg für eine saubere Lösung des angeführten taxonomischen Problems nicht akzeptieren, dann bleibt als Alternative nur die von LAPOUGE durchgeführte Vermehrung der Formen des Subgenus *Imaibius* sensu ROESCHKE um die heute wieder bei *Megodontus* stehenden Formen um *Carabus stroganowi*. Ob diese Lösung dem Ordnungsprinzip besser dient, ist eine andere Frage.

Diese Sachlage mußte einmal so ausführlich dargestellt werden, weil anscheinend alle sich mit den *Imaibii* im weitesten Sinn beschäftigenden Autoren der Meinung sind, *dardiellus* (einschließlich *granulisparus*) sei von BATES zusammen mit *barysomus* als Spezies zum Subgenus *Imaibius* beschrieben worden. Das kann man tatsächlich glauben, wenn man sich auf die Ausführungen BREUNINGS (1935) allein verläßt. Daraus muß leider der Schluß gezogen werden, daß keiner der Autoren es der Mühe wert gefunden hat, die Originalbeschreibung BATES' sich zu beschaffen und zu lesen.

Zweifellos ist diese in ihrer Form etwas variierende Kinnzahnplatte ein Merkmal, das für die Erkennung und Zuordnung einer Form sehr schätzenswert ist. Die Frage, ob es auch eine entwicklungsgeschichtliche Bedeutung besitzt, muß allerdings verneint werden. Irgend einen Selektionsvorteil, den sie für das Individuum haben könnte, sehe ich nicht. Der weitaus größere Teil der Caraben kommt auch ohne dieses Organ aus. Im übrigen ist diese veränderte Kinnzahnplatte bei anderen Carabengruppen zumindest in Ansätzen auch anzutreffen, zum Beispiel bei allen Formen der von MORAWITZ (1891:40-42) als *Procrustogenici* bezeichneten Gruppe.

Dieser einmalige Fall des Vorkommens einer relativ kleinen Carabengruppe in einem genau determinierten Gebiet und sonst nirgends schafft die Möglichkeit, die Evolution dieser

Gruppe örtlich und zeitlich verfolgen zu können. Das durchzuführen, habe ich mir zur Aufgabe gestellt, wozu aber vorerst noch einige Voraussetzungen fehlen. Die wichtigste dieser Voraussetzungen ist die sichere taxonomische Abgrenzung jeder einzelnen beschriebenen Form, sei es eine Subspezies, eine Spezies oder eine übergeordnete Kategorie. So klein die Gruppe auch ist (es dürften nicht viel über drei Dutzend Namen vergeben worden sein), so groß ist die Verwirrung. Ich habe in einer demnächst erscheinenden Studie vorerst die Gruppeneinteilung geändert. Statt eines einzigen Subgenus *Imaibius* BATES (sensu ROESCHKE) verwende ich noch drei weitere: *Tropidocarabus* KRAATZ (1895), das für eine mit *Car. dardiellus* BATES synonyme Art gegründet, von ROESCHKE (1907) aber eingezogen wurde; *Parimaibius* BREUNING (1950), für *Car. gridellii* gegründet, von LEDOUX (1980) eingezogen; und endlich ein neues Subgenus *Lithariophorus* für *caschmirensis* REDTENBACHER und seine nächstverwandten Arten, wobei die genannte Art zur Untergattung-Typusart erklärt wurde. Diese Gruppe wurde von HEINZ 1983:90-96 in genügend ausführlicher Weise besprochen und bereitet keine Schwierigkeiten. In der gleichen Studie habe ich die wiederhergestellte Untergattung *Tropidocarabus* einer Revision unterzogen. In der vorliegenden Studie erfolgt eine Revision des nun eingeschränkten Subgenus *Imaibius* BATES s.str. An die vierte und letzte Gruppe, die Arten der Untergattung *Parimaibius* BREUNING, rühre ich nicht, da ihr taxonomischer Zustand wohl wegen absolut unzureichenden Materials, so unbefriedigend er derzeit ist, solange nicht verbessert werden kann, als neues Material in genügender Menge nicht beschafft werden kann.

Der eingangs erwähnte Zusammenhang, das heißt die Abstammung der *Megodontus*- und der *Imaibius*-Formen von einer gemeinsamen Urform, ist durch das oben Gesagte erhärtet. Auch der Raum, in dem die Spaltung in die zwei Äste erfolgte, ist ersichtlich: Er muß irgendwo zwischen dem heutigen Elbursgebirge sowie dem Kopet Dag (dem Lebensraum von *stroganowi*) einerseits und dem damals sicher noch nicht so hoch aufgewölbten Hindukusch (dem heutigen Westareal der *Parimaibii*) andererseits gelegen sein.

Die phylogenetisch älteste Gruppe der vier genannten Untergattungen ist eindeutig die Formengruppe der Untergattung *Parimaibius*¹. Ihre bisher westlichsten Vertreter leben in Ost-Afghanistan (Nuristan) und sind den *Megodontus*-Arten phänotypisch durchaus ähnlich. LEDOUX (1977:269) beschreibt und bildet eine neue Art *anami* ab, die lebhaft an die ssp. *purpurascens* des *Car. (Megodontus) violaceus* erinnert. Sogar die Größe mit 25-32 mm ist die gleiche und durchaus beachtlicher als die der weiter im Osten lebenden Arten.

Im oberen Miozän, also vor etwa 12 bis 9 Millionen Jahren, erreichten die *Parimaibius*-Arten den Raum zwischen dem 73. und 74.°E, ein Gebiet mit einem extrem feuchtwarmen Klima. Ich gebe nachstehend dessen Schilderung aus KOLLAR und REDTENBACHER (1844:396) im Wortlaut wieder: „... während durch keine bedeutende Erhöhung abgehalten von der Süd- und Südwestküste Vorderindiens bis zum 30.°n. B. hinauf die heißen Luftströmungen, vorzüglich von der indischen Küste her, bis zu dem bemerkten Breitengrade, ein wahrhaft tropisches Klima erzeugen, welches nach Freiherrn von Hügels Aussage zwischen dem 27. und 30. Grad viel heißer und drückender ist, als in der Nähe des Aequators auf Java, Ceylon, der malabarischen Küste u.s.w. Kein Wunder, wenn unter solchen Verhältnissen in der bereits subtropischen Zone und noch weiter hinauf in den tiefen Tälern, noch wahre tropische Produkte vorkommen...“. Dieses Klima wird im Miozän, als das Gebiet infolge der Polwanderung auf der Breite von Bombay lag, noch extremer gewesen sein.

1) *Parimaibius* ist eine der Empfehlung II/11 der IRZN widersprechende Wortzusammensetzung aus einem lateinischen Bestandteil „par“ (= gleich) und einem griechischen „imaibius“ (im Himalaya /himaon/ lebend). Die richtige Schreibweise wäre *Paraimaibius* (para = neben). Leider kann der Beweis für einen Druckfehler nicht erbracht werden (BREUNING verwendet das Wort dreimal), so daß der Name *Parimaibius* seine Gültigkeit behält. Er ist so wenig schön wie die Wörter Subgattung oder Unterspezies.

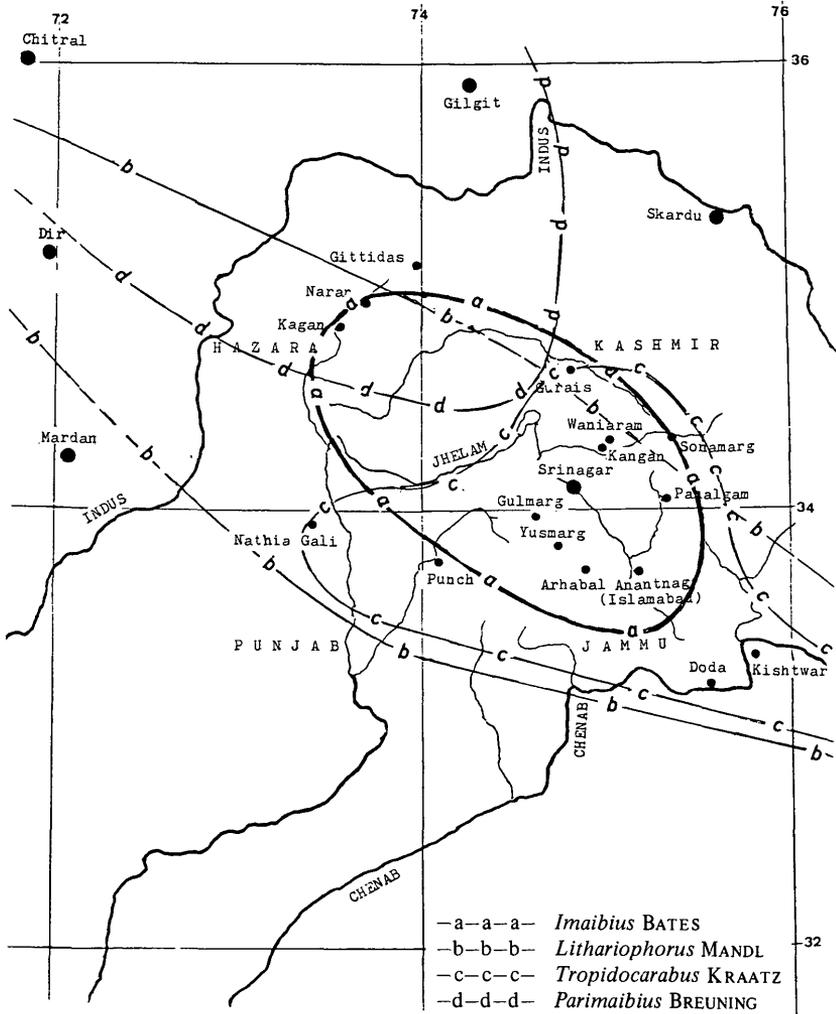


Abb. 1. Lebensräume der Formen der vier Subgenera der *Imaibius* s.l.-Gruppe.

Mit dem Eintritt in diesen Raum haben sich evolutionäre Veränderungen von außergewöhnlichem Ausmaß eingestellt. Aus einer Verbreitungskarte der Gesamtgruppe, also der *Imaibii* sensu lato, kann folgendes abgelesen werden:

1. Die *Parimaibius*-Arten (—d—d—) beenden ihre weitere Ausbreitung in allgemein südöstlicher Richtung. Das Kagantal und dessen gedachte Verlängerung nach Nordosten scheint die östliche Verbreitungsgrenze der *Parimaibii* zu sein. Eine nach einem weiblichen Exemplar aus der Umgebung von Pahalgam beschriebene Art *kolahoiensis* LE-DOUX (1980) dürfte eine *Tropidocarabus*-Form sein. Die Zuteilung zu dieser oder jener Untergattung kann (derzeit) nur nach dem männlichen Genitalorgan mit Sicherheit erfolgen.

2. In diesem Raum haben sich mehrere Arten aus der *caschmirensis*-Gruppe (—b—b—) (*Lithariophorus* MANDL) entwickelt, die mehr oder weniger auf das Gebiet zwischen dem

74.°E, dem 34.°N und dem Swattal konzentriert sind. Nur die Nominatform *caschmirensis* hat sich weit nach Südosten ausgebreitet und soll bereits in den Provinzen Himachal Pradesh und Uttar Pradesh erbeutet worden sein (HEINZ 1983:90; DEUVE 1985:115).

3. Rund um das heutige Kaschmir-Becken und stellenweise etwas darüber hinaus haben sich die Formen des Subgenus *Imaibius* BATES s. str. (-a-a-) gebildet, bleiben auf diesen Raum beschränkt und weiten ihr Siedlungsgebiet nach keiner Richtung aus.

4. Die weitere Ausbreitung der Imaibii s.l. erfolgt durch die Gruppe der *Tropidocarabus*-Arten (-c-c-) und verläuft in der durch das Streichen des Gebirges vorgezeichneten Richtung. Der äußerste südöstliche Fund einer Art dieser Untergattung ist die Umgebung des Rarasees in West-Nepal: *cavifrons* MANDL. Das weiter östlich gelegene Gebiet Nepals ist relativ gut erforscht und hat keinen weiteren Fund einer *Tropidocarabus*-Art erbracht. Hier scheint sich eine neuerliche Umbildung der Gruppe ereignet zu haben. Darüber später.

Ob zwischen der Ostgrenze des Verbreitungsgebietes des *Car. (Tropidocar.) boysi* (praktisch identisch mit der Ostgrenze Indiens gegen Nepal) und dem Gebiet um den Rarasee in West-Nepal (dem Lebensraum des *cavifrons*) noch weitere *Tropidocarabus*-Arten vorkommen oder nicht, ist völlig unklar. Gefunden wurde, soweit bekannt, noch keine, weil anscheinend kein Sammler je diesen Raum exploriert hat.

Doch habe ich an den aus dem östlich des Rarasees liegenden Raum stammenden *Meganebrius*-Arten eine bisher nicht beobachtete Eigenschaft festgestellt. Anscheinend besitzen alle im Großraum des Kali Gandaki-Tals lebenden Arten zwar nicht den ausgesprochenen *Imaibius*-Kinnzahn, jedoch eine zumindest als verdickte Kinnleiste zu bezeichnende Erhöhung, die mit einem zwar kurzen, aber dennoch deutlich wahrnehmbaren, rechtwinkligen Zahn endigt. Sie ist in verschiedenen starker Ausbildung z. B. an folgenden Arten zu beobachten: *Car. (Meganebrius) alanstivelli* MORVAN, *colasianus* MORVAN und *quinlani* MANDL. Vermutlich werden auch die in diesem Raum noch lebenden weiteren *Meganebrius*-Arten diese Eigenschaft zeigen. Ich kenne sie leider nicht. Keine solche Leiste zeigen die noch weiter östlich lebenden Formen, wie etwa die Rassen des *Car. (Meganebrius) wallichi* HOPE oder die des *indicus* FAIRMAIRE.

Damit ist die Frage der Ostgrenze der Imaibii s.l. geklärt: Sie liegt im Raum um den Rarasee in West-Nepal. Ob der Fund einer als *Imaibius* beschriebenen neuen Art *isabellae* LASSALLE (1985) aus dem Massiv des Manaslu tatsächlich zu *Imaibius (Tropidocarabus?)* gehört, müßte erst bestätigt werden. Die Beschreibung des Kinnzahns, der charakteristischen Eigenschaft aller Imaibii s.l. ist alles andere als überzeugend: „... dent du mention massive, terminée par une pointe épaisse qui parvient au niveau des épilobes...“. Diese Beschreibung entspricht eher der von mir an den westlichen *Meganebrius*-Arten festgestellten verdickten Kinnleiste. Auch die grazile Körpergestalt ist die einer *Meganebrius*-Art (*quinlani*). Im Gebiet zwischen Rarasee und Manaslu wurde trotz intensiver Explorierung kein weiterer *Tropidocarabus* entdeckt. Überdies ist festgestellt, daß die Ostgrenze der Imaibii s.l. keinesfalls abrupt endet; Randpopulationen haben für einen praktisch nahtlosen Übergang der Imaibii in die *Meganebrii* gesorgt. Auch die Zeit, in der die Entstehung der *Meganebrii* stattfand, kann mit ziemlich großer Genauigkeit festgestellt werden. Das Kali Gandaki-Tal ist heute eine unüberschreitbare Grenze zwischen den westlich dieses lebenden *Tropidocarabus*-Arten und den östlich siedelnden *Meganebrius*-Arten. Dieses Durchbruchstal ist erst im Quartär entstanden (FRANZ, mündl. Mitteilung), daher also wesentlich unter zwei Millionen Jahre alt.

Die *Meganebrius*-Arten besiedeln die Nebelwälder von Zentral- und Ost-Nepal und reichen mit ihrer letzten Art, *indicus* FAIRMAIRE s. str. etwas über Nepals Grenze mit Sikkim hinaus. Die aus ihr sicher erst im Pleistozän entstandene Gruppe der *Parameganebrius*-Arten reicht ebenfalls bis an die Ostgrenze (mit Sicherheit), ob und wie weit darüber hinaus, ist eine noch offene Frage. Die Herkunft der *Meganebrii* s.l. aber ist restlos geklärt. Sie entstammen der großen Gruppe der Procrustogenici und stehen daher als 6. Sectio

des Subgenus *Oreocarabus* (bei BREUNING) fehl am Platz. Sie gehören (wenn man bei BREUNINGS Einteilung bleiben will) als eigene Sectio zwischen Sectio 3 und Sectio 4 zum Subgenus *Procrustes*.

Der Rest meiner Ausführungen gehört der Revision der Formen des Subgenus *Imaibius* BATES s.str.

Die Zerreiung eines ursprnglich einheitlichen Lebensraumes wird auch fr die *Imaibius* s.str.-Gruppe die wesentliche Ursache fr die Bildung neuer Formen gewesen sein. Mutation, Selection und Isolation sind die treibenden Krfte fr die Evolution. Im Falle des *Car. barysomus* und seiner Verwandten sind wir noch etwas besser ber Ort und Zeit des Ablaufs der Evolution informiert. *C. barysomus* mu aus einer Randpopulation der *Parimaibii* entstanden sein, aus der sich die heutigen stlichsten *Parimaibius*-Arten sowie auch *barysomus* entwickelt haben. Genauer die phylogenetisch lteste Rasse des *barysomus*, die ssp. *hazarensis* DEUVE. Sie besitzt keine auffllig abfallenden Schultern, einen mig eingebuchteten Halsschildseitenrand mit nicht auswrts gerichteten Hinterecken und eine grobverworrene Flgeldeckenskulptur. Ihr Siedlungsgebiet liegt auerhalb des heutigen Kaschmirbeckens, was betont werden soll.

Carabus barysomus setzt seine Ausbreitung nach Osten weiter fort und erreicht jenen Raum, in dem die explosive Evolution aller dort ansssigen Formen stattfand. Auch *barysomus* unterliegt diesem Trend und evoluiert zu einer neuen Form *barysomus* s.str. Der von ihm besiedelte Raum drfte das gesamte heutige Kaschmirbecken gewesen sein. Am Westrand seines Verbreitungsgebietes bildete er eine weitere, extrem evoluierte Form *heroicus* SEMENOW und am Ostrand eine nicht viel weniger evoluierte Form *huegeli* ROESCHKE. Beide Rassen zeichnen sich durch weitestgehende Einebnung der Flgeldeckenskulptur aus, die bei *heroicus* bis zur vlligen Gltte fhrte und nur mehr aus Reihen groer und tiefer Gruben besteht.

Die Ausweitung des Lebensraumes des *barysomus* und seine Evolution zu den geschilderten Randpopulationen drfte ins untere Pliozn reichen, also vor rund acht Millionen Jahren erfolgt sein. Im oberen Pliozn fand dann ein tektonisches Ereignis statt, der Einbruch des Kaschmirbeckens (FRANZ 1980), wodurch das Schicksal dieser Art weitgehend beeinflt wurde. Das Becken wurde berflutet und alle in diesem Raum lebenden Populationen wurden ausgelscht. Es erhielten sich nur die an den Rndern des Stausees lebenden Populationen, die auch heute noch dort ansssig sind. Sie sind praktisch voneinander rumlich geschieden, da zumindest der Jelamflu ein unberwindliches Hindernis bildet. Die Fundstellen bilden einen Bogen um den Rand des Beckens von Arhabal ber Yusmarg, Tangmarg, Gulmarg bis Gurais.

Zweifellos mssen aber auch *barysomus*-Populationen noch weiter am Hang des Himalaya nach Sden vorgestoen sein, denn anders wre das heutige Vorkommen von evoluierten *barysomus*-Formen bis in den Raum von Daksum (am Hang des Kishtwar Panjai zum Chenab) und Doda nicht zu erklren. Das Verschwinden des *barysomus* s.str. und die Bildung neuer, evoluierteter Formen wird vermutlich eine Folgewirkung der Kaltzeiten sein, die ja auch in diesem Raum starken Einflu auf das Leben der Tiere haben muten. Den Charakter dieses Klimas und dessen Folgen schildert FRANZ (1980) folgendermaen: „... Ein zunehmender arider Klimacharakter bewirkte zunchst Entwaldung und in deren Gefolge intensive Erosion. Schlielich wurde Flugstaub abgelagert, wobei die Lablagerungen mindestens dreimal durch Phasen der Bodenbildung unterbrochen wurde ...“. Bodenbildung bedingt das Vorhandensein von Wald. Somit ist also mindestens dreimal der Wald und mit ihm die Fauna verschwunden und wieder gekommen. Ein derartiger Wechsel des Klimas mute auf die Evolution auch der *barysomus*-Populationen seinen Einflu haben.

Auer der vorhin bereits erwhnten Rasse *huegeli* ist im Kangantal eine weitere evoluierte Form entstanden, die ich im speziellen Teil dieser Studie als *solidisculptus* beschreiben werde. Ihre Entstehung kann mit einem weiteren Satz aus FRANZ' Arbeit begrndet wer-

den: „ In diesen (kalt-ariden) Klimaperioden war das Kaschmirbecken zweifellos waldfrei und der Wald, wenn überhaupt vorhanden, auf geschützte Tallagen in den das Becken umgebenden Gebirgen beschränkt“. Refugien also, von denen eines in der Umgebung von Waniaram vorhanden gewesen sein mußte.

Für die zweite Rasse, *huegeli* ROESCHKE, gilt dasselbe, nur müssen in ihrem Lebensraum mehrere Refugien vorhanden gewesen sein, was aus ihrem rezenten Verbreitungsgebiet hervorgeht. Die in den niedrigeren Lagen vorhanden gewesenen sind allgemein bekannt (Pahalgam, Daksum, Doda). Ein Refugium jedoch bedarf einer besonderen Erwähnung. Es liegt abseits jeglicher Siedlung und überdies sehr hoch. ROST umschreibt es mit folgenden Worten auf dem Etikett eines Tieres: „ nordöstlich von Islamabad, im nordöstlichen Randgebirge, in 8-10.000 Fuß“. Dieses Exemplar, das kleinste und glatteste von allen aus der Typenserie, befindet sich im Naturhistorischen Museum in Wien. Ein auch nur halbwegs ähnlich glattes Individuum wurde von keinem der heutigen Sammler wiedergefunden. Es beweist, daß es auch bergwärts ein Refugium gegeben haben muß, das nicht nur ein Überdauern, sondern zusätzlich eine weitere Evolution bewirkte. Hierzu noch ein Satz von FRANZ: „ Hingegen gibt es in Kaschmir oberhalb der alpinen Waldgrenze eine artenreiche heliophile Bodenfauna, deren Vertreter nicht unter die rezente Waldgrenze herabsteigen. Sie ist offenbar alt und konnte sich im waldfreien Areal oberhalb der Waldgrenze über das Pleistozän hinweg erhalten, weil die hohen Gebirgslagen in Kaschmir auch während der Kaltzeiten nur in beschränktem Umfang vergletschert waren“.

Daß in den Wärmeperioden zwischen den Kaltzeiten ein Herabsteigen der über der Waldgrenze lebenden sowie ein Bergwärtssteigen der Talpopulationen stattgefunden hat, kann weder bestätigt noch verneint werden. Die Wahrscheinlichkeit ist jedoch gegeben und damit die Wiederaufnahme des Genflusses. So mag die Skulptureigenschaft der Flügeldecken der ROESCHKESchen Typenserie von einem Ort irgendwo um Pahalgam erklärt werden, die mit der der Stücke aus Pahalgam der modernen Sammler nicht vollkommen übereinstimmt, jedoch aus der Beschreibung ROESCHKES herauslesbar ist. Eine Trennung durch eine Namensgebung der extrem skulptierten Populationen wäre daher nicht sinnvoll. Bemerkenswert soll jedoch, daß sich genau das gleiche Bild bei *Tropidocarabus subpunctulus* ROESCHKE wiederholt.

Zusammengefaßt ist das Ergebnis meiner Studie folgendes: Das gesamte Gebiet des Himalaya, einschließlich des Hindukusch und des Karakorum, wird nur von Formen der Imaibii (s.l.), die ihre Herkunft nachweislich von den Megodonti herleiten, und von Formen der Meganebrii (s.l.), die eindeutig Abkömmlinge der Imaibii sind, besiedelt.

Es ist daher gerechtfertigt, diese *Carabus*-Arten als typische Vertreter der Himalayafauna zu bezeichnen. Tatsächlich wurde für die Flora des Himalayagebietes bereits 1972 von DOBRIMEZ (siehe MARTENS 1979:225) eine eigene „Himalayanische Region“ geschaffen und MARTENS beansprucht diese Sonderstellung auch für die Tierwelt, zumindest für die Arthropodenfauna. Auf Seite 241 bringt MARTENS ein sehr aufschlußreiches Bild, das im Faksimile nachstehend wiedergegeben wird.

Damit wird die Frage aufgerollt, gehören die wenigen anderen, zwar im Himalayagebiet lebenden, aber weder zu den Imaibii noch zu den Meganebrii gehörigen Arten dieses Genus auch zu den himalayanischen Arten oder nicht? Es handelt sich um zwei Arten des Subgenus *Pagocarabus* MORAWITZ, um eine Art des Subgenus *Trachycarabus* REITTER und um eine Art des Subgenus *Makalubius* MANDL, 1985. *Pagocarabus* lebt mit 14 weiteren Arten im tibetischen Raum bis zur Nordmongolei, *Trachycarabus* ist ein eurosibirisches Subgenus und *Makalubius* hat seine nächsten Verwandten in China (*Apotomopterus* und *Archaeocarabus*). Alle Arten dieser drei Subgenera sind also im paläarktischen Raum weit verbreitet und als marginale Eindringlinge des himalayanischen Raums zu betrachten.

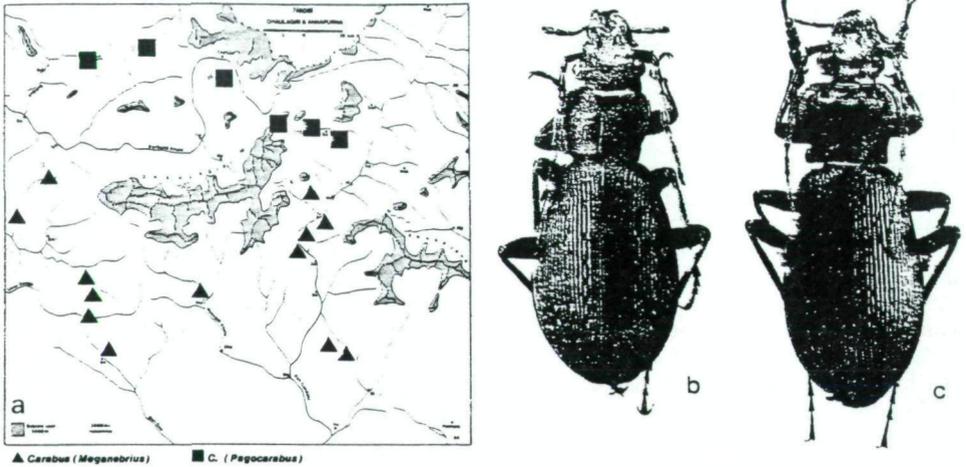


Abb. 2. Faksimile aus MARTENS 1979. Die Fauna des Nepal-Himalaya, Seite 241. – a: Die Fundorte der beiden *Carabus*-Untergattungen *Meganebrius* und *Pagocarabus* im Dhaulagiri-Annapurna-Gebiet (nach den Aufsammlungen von J. Martens). – b: Ein Vertreter der Untergattung *Pagocarabus*, *C. (P.) wagaе* (Dolpo, Aufstieg zum Paß Namu La. 4300-4450 m). – c: Ein Vertreter der Untergattung *Meganebrius*, *C. (M.) quinlani* (Dhorpatan, 3000 m). – Aufn. b, c: H. LUMPE.

Die Einheitlichkeit der Carabenfauna des Himalaya vom Hindukusch bis Sikkim ist also erwiesen. Auch ihre Herkunft ist restlos geklärt. Ihre Evolutionsgeschichte ist in großen Zügen ebenfalls bekannt, wird aber Evolutionsforschern vielleicht die Möglichkeit geben, Einzelheiten hinsichtlich des Ablaufs und der Zielrichtung der Evolution zu erkennen. Ich denke da vor allem an den Verlust von Skulpturelementen (Intervallen), beachtliche Vergrößerung der Primärgruben, aber auch der Körperlänge.

LITERATUR

- BATES, H. E., 1889. On new Species of the Coleopterous Family Carabidae, collected by Mr. J. H. Leech in Kashmir and Baltistan. Proceedings of the Zoological Society of London, p. 210-212.
- BREUNING, St. von, 1932-1935. Best.-Tab. europ. Col. 104.-110. Heft. Monographie der Gattung *Carabus* L. Troppau.
- BREUNING, St. von, 1958. Ein neuer *Carabus* aus der Ausbeute der Italienischen Karakorum-Expedition. Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste (1958-1959). 21: 166-168, fig. 1.
- DEUVE, T., 1985. Liste descriptive des Carabes du sous-genre *Imaibius* Bates. Miscellanea entomologica 1984 (1985) (50): 109-129.
- FRANZ, H., 1980. Studien über Terrassen, Lössen und Böden des Kaschmir-Beckens, ein Beitrag zur Quartärgeschichte des Himalaya. Mitteilungen der Österreichischen Geographischen Gesellschaft 122(1): 97-106.
- HEINZ, W., 1983. Synopsis der *Carabus*-Arten Pakistans und der westlichen indischen Teile des Himalayas. Entomologica Basiliensia 8: 99-100.
- HÜGEL, C. Frh. v., 1844-1848. Kaschmir und das Reich der Siek. 4 Bände. Stuttgart, Hallbergersche Verlagsbuchhandlung.
- KOLLAR, V. und REDTENBACHER, L., 1844. Aufzählung und Beschreibung der von Frh. C. von Hügel auf seiner Reise durch Kaschmir und das Himalayagebirge gesammelten Insecten. I: 396.

- KRAATZ, G., 1895. Über die Carabiden-Gattung *Imaibius* Bates. Deutsche Entomologische Zeitschrift (2): 363-369.
- LAPOUGE, G. V. de, 1929. Carabidae, Subfam. Carabinae 1. Teil. In Genera Insectorum von P. WYTSMAN, pars 192: 466.
- LASSALLE, B., 1985. Trois nouveaux *Imaibius* et *Meganebrius* du Nepal Central. Nouv. Revue Entomologie (N.S.) 2.
- LEDOUX, G., 1977. Description de trois espèces nouvelles de Carabes d'Afghanistan. Nouvelle Revue d'Entomologie VII(3): 267-272.
- LEDOUX, G., 1980. Quatre nouveaux *Imaibius* du Cachemire indien. Nouvelle Revue d'Entomologie X: 235-238.
- MANDL, K., 1974. Sieben neue *Carabus* (*Meganebrius*-) Arten aus Nepal. Entomologische Blätter 70(4): 171-189.
- MANDL, K., 1982. Synopsis der Subgenera *Meganebrius* Kraatz und *Parameganebrius* Mandl des Genus *Carabus* Linné. Entomologica Basiliensia 7: 156-213.
- MANDL, K., 1985. Fragmenta Carabologica 5: Ein neues Subgenus der Gattung *Carabus* L.: *Makalubius*. Zeitschrift d. Arbeitsgem. Österr. Entomologen 36: 116-118.
- 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. (Im Druck).
- MARTENS, J., 1979. Die Fauna des Nepal-Himalaya. Entstehung und Erforschung. Natur und Museum 109(7): 221-243.
- MORAWITZ, A., 1891. Mélanges Biologiques. Académie des Sciences de Saint Pétersbourg 13(1): 40-42.
- PAPP, A., 1959. Handbuch der Stratigraphischen Geologie III. Tertiär I. Teil, p. 290. F. Ehnke-Verlag, Stuttgart.
- REDTENBACHER, L., 1848. Coleoptera - Carabici. In C. Frh. v. HÜGEL: Kaschmir und das Reich der Siek IV: 499.
- ROESCHKE, H., 1907. Caraborum Subgenus *Imaibius* Bates. Deutsche Entomologische Zeitschrift (6): 541-559.
- SEMENOV-TIAN-SHANSKY, A., 1906. Novae Caraborum species e Kashmir. Revue Russe d'Entomologie 4(3-4): 266-269 und 395.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Karl MANDL
Weissgerberlande 26/13
A - 1030 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: [37](#)

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

Artikel/Article: [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 \(Varabidae, Col.\). 55-63](#)