

# Biogeographisch-phylogenetische Untersuchungen an Hochgebirgslaufkäfern zur Erkundung der Umweltgeschichte des Himalaya-Tibet Orogens

Joachim SCHMIDT

Vortrag anlässlich der Verleihung des Gerd Müller-Motzfeld Preises durch die Gesellschaft für Angewandte Carabidologie anlässlich ihrer 15. Jahrestagung, Fulda, 2.-4. März 2012

**Abstract:** The influence of the Himalayan-Tibetan orogen (HTO) on the global radiation budget and planetary circulation is evident. However, controversy surrounds some geoscientific questions of supra-regional importance, e.g., the extension of Pleistocene glaciers, the last glaciation maximum (LGM) temperature depression, and the timing of the uplift of certain parts of the HTO to significant heights. The presented paper points to the particular suitability of ground beetles as paleo-environmental proxies in the high mountains. It demonstrates possibilities and discusses how biogeography and phylogeny of ground beetles can actively participate in resolving issues and problems of geosciences relating to the HTO. Results of previous studies and work in hand are summarized: 1) Based on local endemism in the semi-edaphic *Trechus* ground beetle fauna of southern central Tibet, the LGM ice sheet hypothesis could be rejected. 2) Using the extensive ecological and vertical distributional data sets from these endemics, an LGM summer temperature depression of 3-4 K could be calculated for southern central Tibet. This new approach made it possible to narrow down the range significantly compared to the values of 0-6 K reported in the literature. 3) Carabidological contributions to the HTO uplift history are at a preliminary stage. Due to the enormous diversity of species and species groups of ground beetles in the HTO, involving a huge amount of effort in taxonomy, phylogeny, systematics, and last but not least in field work activities, and given the high complexity of the mountain system from a geological viewpoint, only some partial aspects regarding this important topic could be worked out up to now. The preliminary results in carabidology are summarized as follows: a) No evidence has been found for Cretaceous or Paleogene elements in the ground beetle fauna of the HTO. It has thus been concluded that the uplift of the Tibet Plateau began after the early Cenozoic. b) Different centres of early evolution of the ground beetle fauna were identified for the southern margin of the HTO as well as for adjacent parts of the mountain system. It is therefore likely that the uplift of the plateau was predated by the uplift of the separate parts of the HTO. c) Along the southern margin of the HTO the central portion was probably an independent centre of evolution which subsequently influenced the adjacent mountain regions. Therefore, high altitude environments seem to have developed earlier in the southern central HTO than in the easterly and westerly adjacent parts of the mountain system. d) Based on a phylogeographical analysis and a preliminary molecular-clock calibration of the Himalayan endemic *Ethira* clade of the genus *Pterostichus*, the development of high montane forests (which stand at an altitude of up to approx. 3000 m) on the southern margin of the HTO dates back to the early to middle Miocene. e) Recent distributional patterns of several evolutionary lineages of ground beetles lead to the hypothesis of Tibetan origin of a significant part of the Himalayan fauna. If this hypothesis is supported by further investigations, it must inevitably be concluded that the High Himalaya was uplifted at a later date than the northerly adjacent Tibetan Himalaya. An extension of the phylogenetic and biogeographical investigations to include additional ground beetle species groups, the consideration of additional DNA segments in the phylogeographical analyses, and the examination of available fossil data in order to calibrate the molecular clock of the relevant species groups are prerequisites for more detailed contributions of carabidology to the orogenesis and environmental history of High Asia.

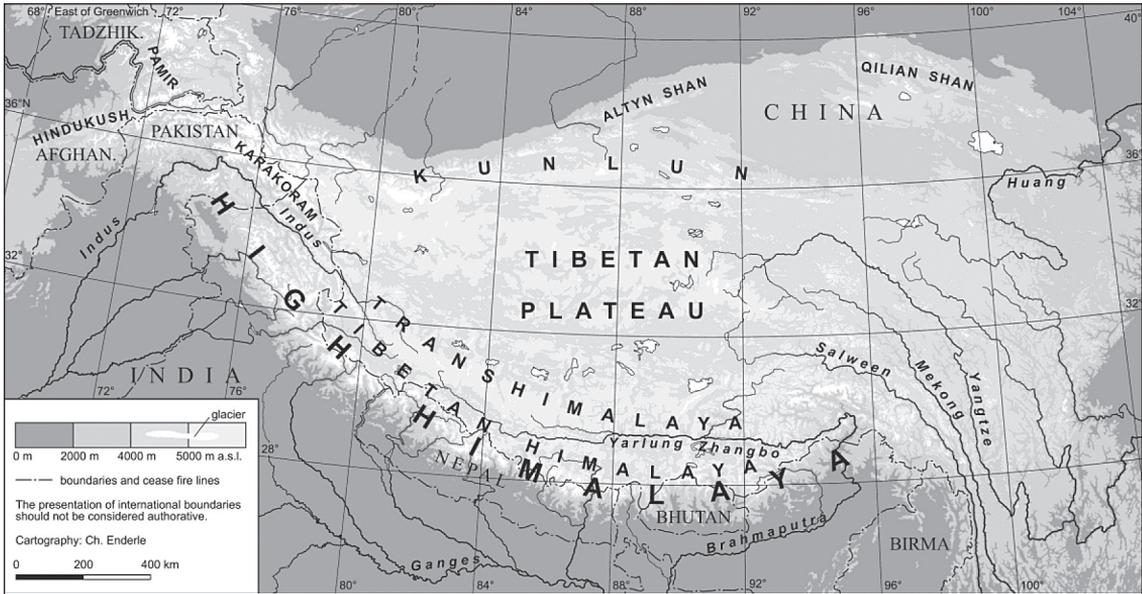


Abb. 1: Geographische Übersicht zum Forschungsgebiet Hochasien mit der Lage der wichtigsten Abschnitte des Gebirgskomplexes.

## 1 Einleitung

Das Himalaya-Tibet Orogen (HTO) und die unmittelbar angrenzenden Gebirge bilden mit Abstand die größte zusammenhängende Hochgebirgsregion der Erde, das sogenannte Hochasien (Abb. 1). Diese Gebirgsmasse hat einen erheblichen Einfluss auf den Strahlungshaushalt der Erde und auf die atmosphärische Zirkulation (z.B. KUTZBACH et al. 1989; RAYMO & RUDDIMAN 1992; MOLNAR et al. 2010). Deshalb sind detaillierte Kenntnisse über die Genese des Gebirgssystems notwendig, um die Ursachen der bedeutenden globalklimatischen Veränderungen im Verlaufe des späten Känozoikums interpretieren zu können, die zu einem nicht unerheblichen Teil auf diese Orogenese zurückzuführen sind. Hieraus lassen sich nicht zuletzt auch Rückschlüsse auf aktuelle und zukünftige Klimaänderungen treffen.

Eine schier unübersehbare Fülle geowissenschaftlicher Literatur beschäftigt sich mit der Abfolge und der Dynamik der känozoischen Heraushebung der verschiedenen Teile des Gebirgssystems, mit dem Umfang der quartären Vereisungen und den sich aus diesen Prozessen ableitenden Umwelt- und Klimaänderungen. Dabei wird deutlich, dass bis heute Problemstellungen von zum Teil erheblicher erd- und klimageschichtlicher Relevanz kontrovers diskutiert werden. In vielen wichtigen Details ungenügend beantwortete Fragenkomplexe sind z.B. folgende:

- Welche Ausdehnung erreichten Gletscher und Kältewüsten während der quartären Eiszeiten und vor allem im letztglazialen Maximum (LGM)? Wie stark war die maximale Temperaturabsenkung in verschiedenen Teilen Hochasiens?
- Wann und in welcher Reihenfolge wurden die einzelnen Teile des HTO in signifikante Höhen gehoben? Seit wann besitzen sie ihre aktuelle Meereshöhe?

Die Ursachen für die Kontroversen scheinen in den besonderen Schwierigkeiten zu liegen, die sich bei der Verwendung verschiedener „Klimaproxys“ (indirekte Klimazeiger) und geowissenschaftlicher Verfahren zur Bestimmung einer Paläo-Erhebung in diesem extremen und in seiner Genese außergewöhnlichen Hochgebirgskomplex ergeben. Somit sind alle Beiträge, die zu einer Verbesserung der Kenntnisse der Paläoumwelt Hochasiens führen können, von überregionaler Bedeutung.

Der vorliegende Beitrag basiert auf meinem Vortrag zur 15. Jahrestagung der Gesellschaft für Angewandte Carabidologie (GAC) am 2. März 2012 in Fulda, welcher die Ergebnisse meiner kumulativen Dissertation am Fachbereich Geographie der Universität Marburg (SCHMIDT 2011) zusammenfasste. Ziel dieser Arbeit war es, rezente Hochgebirgs-Laufkäfer mittels morphologisch und molekulargenetisch ba-

sierter phylogenetischer und biogeographischer Analysen sowie mittels ökologischer und verbreitungsbio-logischer Grundlagenhebungen als neue Paläoumweltproxys für die Hochasienforschung zu etablieren. Der Fokus lag dabei auf den eingangs erwähnten zentralen geowissenschaftlichen Problemstellungen, wobei Antworten zu folgenden drei konkreten Fragen gefunden werden sollten:

- Welche Aussagen lassen sich zu den Grenzen der LGM-Vereisung auf dem Tibetischen Plateau und im Himalaya treffen?
- Wie stark war die LGM-Temperaturabsenkung in Süd-Tibet?
- Welche Rückschlüsse lassen sich hinsichtlich Zeitmaß und Abfolge der Hebung der einzelnen Teile des HTO ziehen?

Zur Auseinandersetzung mit diesen Fragestellungen stehen über 20 Jahre Erfahrungen aus eigenen Feldforschungen in Hochasien zur Verfügung, die im Pamir-Gebirge (1989–90) begannen und im Nepal-Himalaya (1992–2012) und Tibet (2007–2011) kontinuierlich fortgesetzt wurden. Desweiteren konnte in diesem Zeitraum das Laufkäfer-Material aus allen internationalen Museen und Privatsammlungen mit bedeutenden Hochasiensammlungen berücksichtigt werden. Dies zusammengekommen lieferte die Grundlage für zahlreiche Artengruppen-Revisionen (Literaturübersicht ist beim Autor zu erfragen), die wiederum eine unerlässliche Basis für die biogeographischen Auswertungen darstellten. Molekulargenetische Analysen erfolgten 2007–2011 am Fachbereich Biowissenschaften der Universität Rostock an ausgewählten Artengruppen zur detaillierten Ergänzung und kritischen Überprüfung der Ergebnisse der taxonomisch wesentlich breiter angelegten morphologischen Untersuchungen.

Im Folgenden werden die genannten Fragestellungen in einem jeweils eigenen Kapitel kurz aufgegriffen und die Ergebnisse der Laufkäferstudien zusammengefasst. Zur geographischen Orientierung dient Abbildung 1. In die Diskussion fließen auch neue Erkenntnisse ein, die aus der weiteren intensiven Auseinandersetzung mit dem Thema seit der Erarbeitung meiner Dissertation resultieren. Zuvor erscheint es aber notwendig auf jene Eigenschaften explizit hinzuweisen, welche die besondere Eignung der Laufkäfer für die Darstellung von Paläoumweltszenarien in den Hochgebirgen der warmtemperierten und tropischen Regionen der Erde herausstellen.

## 2 Laufkäfer als Paläoumweltproxys der Hochgebirgsforschung

Heute lebende Laufkäfer sind für Fragestellungen der Paläogeographie und Paläoklimaforschung in Hochgebirgen ganz offensichtlich hervorragend geeignet. Sie erfüllen alle grundlegenden Voraussetzungen, die man an eine rezente Indikatorgruppe für einen derart komplexen und dynamischen Lebensraum stellen muss (SCHMIDT 2011):

### 2.1 Flächendeckendes Vorkommen verbunden mit hoher Diversität

Laufkäfer kommen außerhalb dauerhaft eisbedeckter Gebiete in allen Teilen des HTO vor. Sie sind in allen Höhenstufen von den subtropischen Tälern bis in das Hochalpin jeweils artenreich vertreten. Die weltweit höchsten Vorkommen von Käfern sind aus dem Transhimalaya bekannt und werden durch Laufkäfer repräsentiert: In 5600 m Höhe wurden am Nyainqentanglha Shan noch drei Arten gefunden (SCHMIDT 2009). Praktisch steht eine enorme Vielzahl von unterschiedlich angepassten Arten für die Indikation zur Verfügung.

### 2.2 Enge Begrenzung des artspezifischen, temperaturbedingten Vertikalareals

Keine Laufkäferart besiedelt alle Höhenstufen der Himalaya-Abdachung. Im Übergang von der unteren Montanstufe zum Hochmontan (Bergnebelwald) vollzieht sich bereits ein sehr scharfer Wechsel der Laufkäferfauna. Selbst die Laufkäferfauna der Hochmontanstufe und jene der Alpinstufe sind vertikal subzoniert. Die meisten Arten besitzen ein Vertikalareal, welches nur einen Teil der tatsächlichen vertikalen Erstreckung dieser Höhenstufen einnimmt. Berücksichtigt man die Gründe für die Ausbildung vertikaler Arealgrenzen, zeigt sich deren enorme biindikative Bedeutung. So wie die nördliche und südliche Verbreitung der Käferarten primär durch ihre jeweilige Toleranz gegenüber einem bestimmten Temperaturbereich begrenzt wird (LINDROTH 1949; COOPE 1986; ATKINSON et al. 1987), so bestimmt dieser Faktor das Vertikalareal der Laufkäfer im Hochgebirge entsprechend. Dabei sind aber folgende wichtige Einschränkungen zu berücksichtigen: Erstens kann in der nördlichen Hemisphäre

nur die durchschnittliche Juli-Temperatur wegen der isolierenden Wirkung der winterlichen Schneebedeckung und wegen der starken Temperaturvariabilität im Frühling und im Herbst eine Aussage über das tatsächliche Wärmebedürfnis der Carabiden liefern (LINDROTH 1949). Zweitens sind die effektiv auf Laufkäfer wirkenden Faktoren immer mikroklimatischer Natur (LINDROTH 1949), womit der Topographie und der Vegetationsbedeckung eine bedeutende temperaturbeeinflussende Rolle zukommt. Letztlich wird die Verteilung tatsächlich besiedelter Standorte einer Art innerhalb ihres potentiellen Vertikalareals vorrangig durch die Faktoren Feuchte (vgl. LINDROTH 1949; THIELE 1974) und Erreichbarkeit limitiert (siehe Ausführungen zur eingeschränkten Ausbreitungsfähigkeit, unten).

### 2.3 Geringe Nahrungsspezialisierung

Laufkäfer sind ganz überwiegend unspezialisierte Räuber oder Aasfresser. Ihre Verbreitung wird damit kaum durch das Vorkommen bestimmter anderer Arten von Organismen limitiert, die als Nahrung dienen, sondern viel stärker durch Faktoren des Standortklimas. Diese Grundvoraussetzung zur Verwendung bestimmter Organismengruppen zur Rekonstruktion von Paläoklimabedingungen wurde bereits von HEBERDEY (1933) und ATKINSON et al. (1987) formuliert.

### 2.4 Eingeschränkte Ausbreitungsfähigkeit

Passive Verbreitung über Vektoren spielt bei Laufkäfern im Hochgebirge kaum eine Rolle. Denkbar ist dies nur sehr kleinräumig, z.B. für überlebende Individuen einer Talquerung bei Bergstürzen und Murenabgängen. Dagegen scheint es eine biologische Regel zu sein, dass Entwicklungslinien der Laufkäfer im Verlaufe der Anpassung an den Hochgebirgslebensraum obligatorische Flugunfähigkeit evolvierten. Dabei kommt es sowohl zu einer Reduktion der Hautflügel und der Flugmuskulatur als auch – und das ist für die biogeographische Analyse entscheidend – zu einer unumkehrbaren Umgestaltung des Exoskelettes. So werden die Metepisternen, welche wichtige Ansatzstellen der Flugmuskulatur sind, stark verkürzt<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Dies ist leicht kenntlich und liefert in der morphologischen Analyse den eindeutigen Hinweis auf die obligatorische Flugunfähigkeit einer Art. Im Unterschied dazu besitzen die zahl-

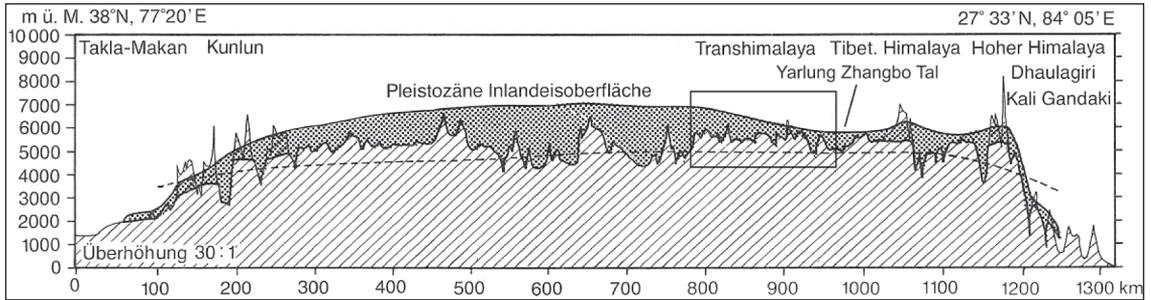
Fehlendes Flugvermögen verursacht bei Hochgebirgs-Laufkäfern eine extreme Reduzierung der Fähigkeit zur Ausbreitung. Arten bzw. Entwicklungslinien, die auf obligatorisch flügellose Vorfahren zurückgehen, müssen ihre Areale somit ‚zu Fuß‘ erobern. Die Vielzahl potentieller Barrieren im Hochgebirge (zu hoch aufragende Gebirgskämme, zu tief hinab reichende Schluchten, Gletscher, Kältewüsten, trockene Felsflanken und Schutthalden, reißende Flüsse etc.) stellt der Ausbreitung solcher Linien einen enormen Raumwiderstand entgegen. Die heutige Lage des Areals einer obligatorisch flügellosen Laufkäferart oder –gruppe steht somit immer in einem engen Zusammenhang mit der geomorphologischen und klimatischen Entwicklung des von ihr besiedelten Gebirges. Die enorme Vielzahl lokaler Endemiten im Himalaya und in Tibet, die sich häufig als Angehörige von Schwärmen geographisch vikariierender, allopatrisch entstandener Arten bzw. Unterarten identifizieren lassen (Neoendemiten-Schwärme sensu MARTENS 1993), liefern deshalb ein außerordentlich ergiebiges Forschungsfeld für die historische Biogeographie und molekulargenetische Phylogeographie.

### 2.5 Relativ guter faunistisch-ökologischer und systematischer Bearbeitungsstand

Voraussetzung für jede biogeographische Analyse einer Fauna sind eingehende Kenntnisse darüber, welche Arten im betrachteten Gebiet vorkommen, wie diese innerhalb des Gebietes und darüber hinaus verbreitet sind, welche Habitatsansprüche sie besitzen, zu welchen Verwandtschaftsgruppen sie gehören und wie diese Verwandtschaftsgruppen insgesamt verbreitet sind. Ideal wären eingehende phylogenetische Kenntnisse zu den betrachteten Gruppen (Schwestertaxa, Stammbäume). Letzteres kann für die Laufkäfer Hochasiens derzeit nur sehr eingeschränkt gelten. Auch steht man hier immer noch einer großen Zahl unbeschriebener Arten und undefinierter Gruppen gegenüber. Dennoch gehören Laufkäfer zu den wenigen der besonders artenreichen Tiergruppen, deren Systematik und faunistisch-ökologischer Kenntnisstand inzwischen so weit fortgeschritten ist, dass eine biogeographische Bearbeitung der Fauna des HTO möglich erscheint.

---

reichen fakultativ geflügelten/ungeflügelten Arten der kaltemperierten und borealen Faunen lange Metepisternen!



**Abb. 2:** Das ca. 2,4 Millionen km<sup>2</sup> umfassende tibetische LGM-Eisschild nach KUHLE (1982-2012, verändert aus KUHLE & ROESRATH 1990) im Profil Takla Makan – westlicher Zentral-Himalaya. Nur einzelne > 5500 m hohe Gipfel des Transhimalaya und > 6000 m hohe Gipfel des Tibetischen Himalaya ragen aus dem geschlossenen Eisschild hervor; diese Felsen müssen lebensfeindliche Kältewüsten gewesen sein und standen somit als Refugien (im Sinne der Nunataker-Theorie) nicht zur Verfügung. Im Süden dringen mächtige Durchbruchstalglätscher (hier im Tal des Kali Gandaki) weit an die Südabdachung des Himalaya vor. Die gestrichelte Linie deutet den vermuteten Verlauf der klimatischen LGM-Schneegrenzlinie an. Der umrahmte Bereich des Transhimalaya dient der geographischen Zuordnung des in Abb. 3 dargestellten Untersuchungsgebietes.

Berücksichtigt man vorrangig den zuletzt aufgeführten Punkt, würden Höhere Pflanzen und Moose (vgl. MIEHE 1991), Vögel (WEIGOLD 2005; MARTENS et al. 2011), Amphibien und Reptilien (SCHLEICH & KÄSTLE 2002), Tagfalter (MANI 1986; SMITH 1994) und Blatthornkäfer der Tribus Sericini (AHRENS 2004) vermutlich ebenfalls ins Blickfeld rücken. Alle diese Gruppen verstoßen jedoch gegen mindestens zwei der weiter oben aufgeführten Kriterien. Keine einzige dieser Gruppen erfüllt die Forderung nach einer stark eingeschränkten Ausbreitungsfähigkeit. Allein diese Tatsache macht die Rekonstruktion von Arealen früherer orogener Phasen aus der heutigen Verbreitung der Entwicklungslinien schwierig, wenn nicht gar unmöglich. Vermutlich erfüllen gegenwärtig nur die Laufkäfer alle genannten Grundvoraussetzungen zur Bioindikation der Paläogeographie und Paläoklimatologie Hochasiens gleichermaßen gut.

### 3 Erkundung der eiszeitlichen Vergletscherung Hochasiens mit Hilfe lokalendemischer Laufkäfer

#### 3.1 Ausgangslage und Hypothesen

Das Ausmaß der eiszeitlichen Vergletscherungen Hochasiens ist bis heute heftig umstritten. Inzwischen gehen die meisten Autoren in den Geowissenschaften davon aus, dass die LGM-Gletscherbedeckung über die exponierten Massive nicht wesentlich in das Plateau hinein bzw. über die westlichen, südlichen und östlichen Abdachungen hinaus ragte (siehe Zu-

sammenfassung in OWEN et al. 2008). Ganz im Gegensatz dazu postuliert KUHLE (diverse Arbeiten seit 1982, zuletzt 2012) eine umfassende Plateauvergletscherung mit der Ausbildung eines bis zu 2000 m mächtigem Eisschildes, welches in Form eines Eisstromnetzwerkes weit nach Osttibet und an die Himalaya-Südabdachung gereicht haben soll (Abb. 2). Nimmt man diese Auffassung als Ausgangspunkt für eine biogeographische Studie, so lassen sich folgende Arbeitshypothesen formulieren:

Alle zentralen Teile Hochasiens unterlagen einer eiszeitlichen Auslöschung der Fauna (tabula rasa) und werden heute ausschließlich von ausbreitungstarken Arten besiedelt, welche das LGM in der Peripherie des Gebirgssystems (südliche und westliche Abdachungen des Himalaya, Ostabdachung des Tibetischen Plateaus) überdauert haben. Dabei handelt es sich weitgehend um fakultativ flugfähige Arten. Unter den obligatorisch flugunfähigen Gruppen haben sich ausschließlich besonders laufaktive Arten (Gattung *Carabus*) im Verlauf des Holozäns in Teile des Plateaus hinein ausgebreitet. Alle anderen Arten obligatorisch flugunfähiger Gruppen, vor allem die kleinen semiedaphischen Arten (z.B. *Trechus*), kommen ausschließlich in den peripheren Gebirgsgütern vor.

Die Grundlagen zur Annahme dieser Hypothese ergeben sich aus den Ergebnissen umfassender Studien zu den Auswirkungen der Eiszeiten auf die Fauna Europas (HOLDHAUS 1906, 1912, 1954; HEBERDEY 1933; LINDROTH 1931, 1935). Da die Diversität der Laufkäferarten und -gruppen im HTO unvergleichlich höher ist als im gesamten nördlichen Europa inklusive der Alpenregion, können von der biogeographischen Analyse der Laufkäfer Hochasiens beson-

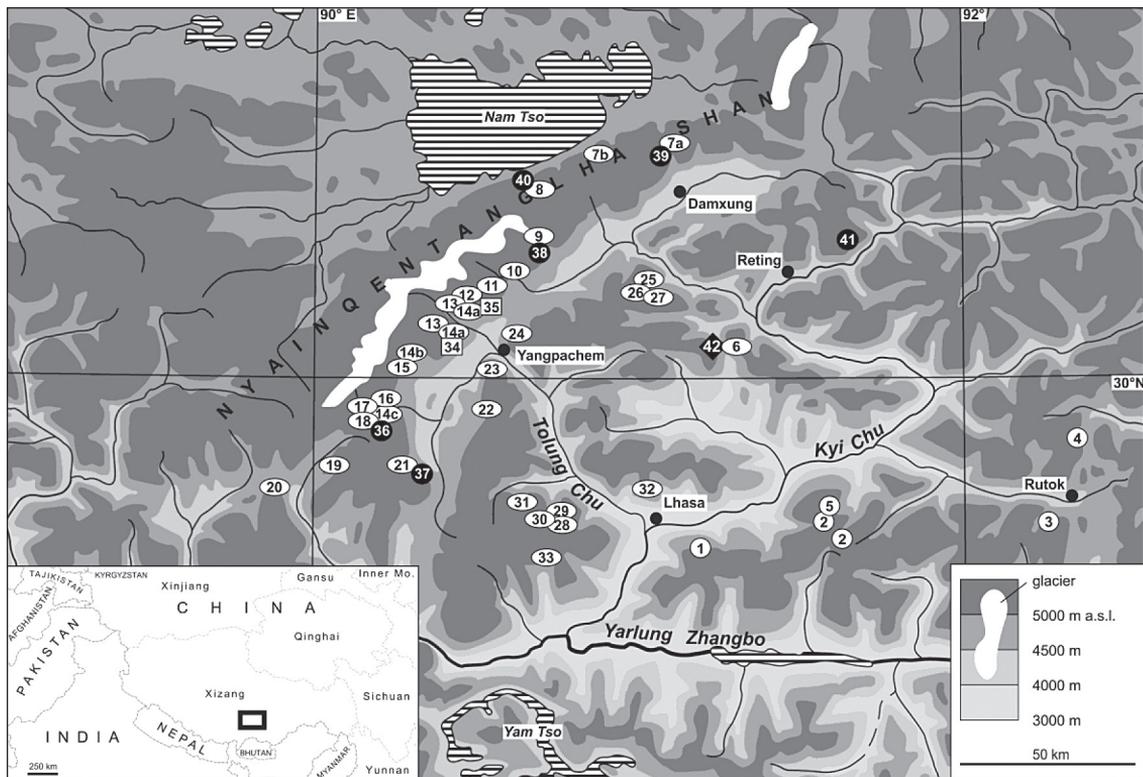


Abb. 3: Fundorte von 45 Mikroareal-Endemiten der Gattung *Trechus* im zentralen Transhimalaya (jede Zahl entspricht einer Art, hinzugefügte Buchstaben weisen auf verschiedene Unterarten einer Art). Die Areale aller Taxa sind so winzig, dass die hier verwendete punktförmige Darstellung im gewählten Maßstab der Realität nahe kommt. Für nur drei der Taxa (2, 13, 14a) konnten je zwei nahe beieinander liegende Vorkommen in verschiedenen Seitentalsystemen nachgewiesen werden. Die verschiedenen Zeichen kennzeichnen separate Entwicklungslinien: Weißer Kreis: *wrzecionkoi*-Gruppe. Weißes Oval: *antonini*-Gruppe. Weißes Rechteck: *solhoeyi*-Gruppe. Schwarzer Kreis: *dacatraianus*-Gruppe. Schwarze Raute: *Setitrechus* (nach Schmidt et al. 2011 ergänzt durch Ergebnisse der Feldkampagne 2011 und durch Daten aus DEUVE 2005).

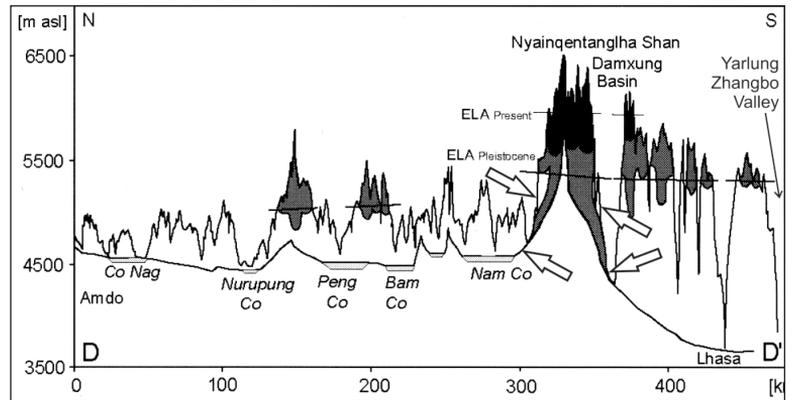
ders aussagekräftige Ergebnisse zur Ausdehnung der LGM-Vergletscherung erwartet werden.

### 3.2 Methode

Eine Untersuchung der Laufkäfervorkommen im Transhimalaya Zentral-Tibets stellt eine ideale Möglichkeit dar, um die Eisschildhypothese zu überprüfen. Der Transhimalaya lag nach KUHLE (1982-2012) inmitten des Eisschildes, aus welchem nur einzelne Felsgrate oberhalb 5500 m Höhe hinausragten, die unter den herrschenden Bedingungen des Eisschildes lebensfeindliche Kältewüsten gewesen sein müssen (Abb. 2). Zum Ausgangszeitpunkt der Untersuchungen waren aus diesem Gebiet neben mehreren *Carabus*-Arten (zusammengefasst in SCHÜTZE & KLEINFELD 2007) bereits Vorkommen sehr kleiner ungeflügelter Laufkäfer bekannt geworden, z.B. aus der Amara-Untergattung *Bradytulus* (HIEKE 2003)

und aus der Gattung *Trechus* (DEUVE 1996, 1997a, 2005). Die Eisschildhypothese erfordert für jede einzelne dieser Arten eiszeitliche Refugien in den tiefen Lagen des Yarlung Zhangbo Tales im Südosten des Plateaus, denn der kürzeste Weg nach Süden ist sowohl durch den Tibetischen Himalaya als auch durch den Hohen Himalaya überaus wirksam versperrt (Abb. 1). Die Spuren der nacheiszeitlichen Ausbreitung dieser Arten von ihren hypothetischen Refugien in Südost-Tibet bis zu den heutigen Vorkommen in Zentral-Tibet müssen zwangsläufig durch die Existenz weiterer Vorkommen in den zahllosen hoch aufragenden Bergketten entlang des Yarlung Zhangbo und seiner Seitenflüsse sichtbar werden. Diese sind nämlich mit denselben hochmontanen, subalpinen und hochalpinen Habitaten ausgestattet. Auf Basis dieser Vorbetrachtungen wurde Süd- und Zentral-Tibet in den Jahren 2007–2011 viermal aufgesucht und die Laufkäferfauna aller Höhenstufen in

**Abb. 4:** Nord-Süd-Querschnitt durch das Tibetische Plateau zwischen Amdo und dem Yarlung Zhangbo-Tal mit Darstellung der aktuellen (schwarz) und der LGM-Vergletscherung (grau) nach LEHMKUHL & OWEN (2005, verändert). Die in dieses Schema eingefügten Pfeile weisen auf potentielle Refugialgebiete der alpinen Bodenfauna am Nyainqentanglha Shan, die sich sowohl am Talboden als auch an den eisfreien Bergflanken erstrecken konnten. Die klimatische Schneegrenzlinie (ELA) lag nach dieser Darstellung auch im LGM deutlich über 5000 m Höhe. Demnach wäre auch an der Nordflanke des Nyainqentanglha Shan die LGM-Überdauerung einzelner hochalpiner Arten wahrscheinlich.



verschiedenen Abschnitten des Transhimalaya und Tibetischen Himalaya beiderseits des Yarlung Zhangbo insgesamt 15 Wochen lang eingehend kartiert.

### 3.3 Ergebnisse der Laufkäferstudien und Diskussion

Die Ergebnisse der Laufkäferkartierungen sind exemplarisch für den zentralen Teil des Transhimalaya und für die hochalpinen semiedaphischen *Trechus*-Arten dieses Gebietes in Abb. 3 dargestellt (die Arten der *Trechus thibetanus*-Gruppe sensu SCHMIDT 2009 sind in dieser Darstellung nicht berücksichtigt). Folgende Beobachtungen sind biogeographisch besonders aufschlussreich:

Das Alpin im zentralen Transhimalaya einschließlich des Nyainqentanglha Shan ist durch extremen Lokalendemismus (Mikroareal-Endemismus) geprägt. Die weitaus meisten semiedaphischen *Trechus*-Arten sind endemisch in einzelnen Seitentälern der verschiedenen Teilmassive, die jeweils nur wenige Quadratkilometer Fläche einnehmen. Nur für sehr wenige Arten ließen sich Areale nachweisen, die sich über mehrere unmittelbar angrenzende Seitentäler erstrecken. Damit besitzt keine einzige dieser Arten ein Areal, das sich über beide Talseiten des Yarlung Tsangpo erstreckt. Auch gibt es keine einzige semiedaphische *Trechus*-Art, deren Areal sich entlang des Kyi Chu, Dolung Chu oder anderer Flusstäler und deren Bergflanken vom Yarlung Tsangpo nach Norden zum Nyainqentanglha Shan ausdehnt. Alle untergeordneten Talsysteme bzw. die separierten Bergzüge besitzen eine jeweils eigene Ausstattung an Mikroareal-Endemiten.

Die Ergebnisse lassen vermuten, dass noch sehr viele weitere, bislang unentdeckte Mikroareal-Endemiten semiedaphischer *Trechus* im zentralen Transhi-

malaya existieren. Große Teile dieses Gebirgssystems sind erst grob durchsucht. Während der Geländearbeiten 2007–2011 erbrachte nahezu jede Untersuchung eines Seitentalsystems den Nachweis einer oder mehrerer neuer Arten. Die scheinbaren Lücken in der *Trechus*-Verbreitung, wie sie z.B. aus Abb. 3 hervorgehen, sind somit noch unerforschte Gebirgsabschnitte und deshalb mit hoher Wahrscheinlichkeit durch weitere, bislang unbekannte Arten besetzt. Große Gebiete westlich des Nyainqentanglha Shan und nordöstlich Lhasa sind noch gänzlich unerforscht. Ähnlich sind die Untersuchungsergebnisse in allen anderen obligatorisch ungeflügelten Laufkäfergruppen auf dem Tibetischen Plateau, nur dass der Grad des Lokalendemismus bei den semiedaphischen *Trechus* am extremsten ausgeprägt ist. Dies steht zweifellos im Zusammenhang mit den allgemein höheren Standortansprüchen der im Lückensystem feuchter Böden aktiven *Trechus* im Vergleich zu den epedaphischen Laufkäferarten der alpinen Steppen. Für letztere steht grundsätzlich mehr Fläche als potentieller Lebensraum zur Verfügung, was mögliche Ausbreitungsbarrieren schmälert oder deren Wirkung mildert. Aber selbst in der Gattung *Carabus*, die im Transhimalaya und im Tibetischen Himalaya mit der Untergattung *Neoplesius* Reitter, 1896 vertreten ist und die in diesem Gebiet ihren zonalen Verbreitungsschwerpunkt in der subalpinen Stufe hat, ließ sich mittels molekulargenetischer Untersuchungen für den in Abb. 3 gezeigten Abschnitt des Transhimalaya Lokalendemismus für einzelne Seitentalsysteme nachweisen (Veröffentlichung in Vorbereitung).

Diese Datenlage spricht eindeutig gegen die Existenz eines LGM-Eisschildes über Hochasien. Der Lokal- und Mikroareal-Endemismus flugunfähiger Laufkäfer macht eine umfassende Vergletscherung Tibets gänzlich unwahrscheinlich. Selbst im Gebiet des

zentralen Transhimalaya standen für die alpinen Arten kaltzeitliche Refugien in der Nähe ihrer heutigen Vorkommen zur Verfügung. Die Vergletscherung erstreckte sich in diesem Gebiet somit nicht über die jeweiligen Teilmassive hinaus. Sollten LGM-Gletscher in den Seitentälern einzelner Gebirgsabschnitte bis in die Haupttäler hinab gereicht haben, dann waren die darüber liegenden Talflanken mindestens im unteren Seitentalabschnitt eisfrei, lagen weit unterhalb der klimatischen Schneegrenze und standen als alpiner Lebensraum zur Verfügung.

Damit stützen die Laufkäferbefunde die Ergebnisse geomorphologischer Studien in Südtibet von LEHMKUHL et al. (2002), KLINGE & LEHMKUHL (2004) und LEHMKUHL & OWEN (2005), die eine wesentlich eingeschränktere LGM-Vergletscherung postulieren (vgl. Abb. 4). Die Täler des Transhimalaya waren nach Auffassung dieser Autoren weitgehend eisfrei. Auch am exponierten Nyainqentanglha Shan sollen eisfreie Flächen am Talboden und an den Bergflanken existiert haben, die weit unterhalb der klimatischen Schneegrenzlinie lagen. Die LGM-Refugien der Alpinafauna lassen sich nach den vorliegenden Ergebnissen der Laufkäferstudien in die Ergebnisse dieser geomorphologischen Arbeitsgruppe konfliktfrei übertragen. Demnach wäre auch an der Nordabdachung des Nyainqentanglha Shan zum 4730 m über dem Meeresspiegel gelegenen zentraltibetischen See Namtso die LGM-Überdauerung hochalpiner Arten möglich gewesen. Die aktuelle Laufkäfer-Datendichte ist in diesem Gebiet für abschließende biogeographische Schlussfolgerungen aber noch zu dünn. Es sind drei Taxa bekannt geworden, für die Lokalendemismus an der Nordabdachung dieses Gebirgszuges angenommen wird (Taxa 7b, 8, 40 in Abb. 3). Da die gegenüberliegende Südflanke des Nyainqentanglha Shan am konkreten Gebirgsabschnitt aber nicht hinreichend genau untersucht werden konnte, bleibt zunächst offen, ob diese Taxa nicht auch dort vorkommen. Eine nacheiszeitliche Arealerweiterung von der Süd- an die Nordflanke kann derzeit noch nicht ausgeschlossen werden. Diese Frage könnte relativ einfach durch weitere Laufkäfererkundungen im Gebiet geklärt werden.

Inzwischen gibt es auch Laufkäferbefunde aus dem Tibetischen und dem Hohen Himalaya, die belegen, dass Ausdehnung und Mächtigkeit der LGM-Vergletscherung in diesen Teilen des Orogens wesentlich geringer gewesen sind, als von KUHLE (1982–2012) postuliert wurde (SCHMIDT 2007, 2009). Phyloge-

graphische Analysen bestätigen die Ergebnisse morphologischer Studien und weisen nach, dass lokalen-demische Haplotypen auch nördlich des Himalaya-Hauptkammes vorkommen (SCHMIDT et al. 2012).

Die bisherigen Ergebnisse biogeographischer Untersuchungen in Tibet zeigen, dass artenreiche Verwandtschaftsgruppen flugunfähiger Laufkäfer außerordentlich gut zur Kartierung der LGM-Vereisungsgrenzen Hochasiens geeignet sind. Vermutlich ist es auf dieser Basis möglich, die maximalen Eisrandlagen in vielen Teilen des HTO durch Ausweisung der Lage der LGM-Glazialrefugien mit hoher Genauigkeit darzustellen. Damit wäre die Biogeographie rezenter Hochgebirgslaufkäfer eine ideale Ergänzung zur geomorphologischen Hochgebirgsforschung. Voraussetzung hierfür sind natürlich die genaue Kenntnis der Lage der rezenten horizontalen und vertikalen Arealgrenzen aller Taxa der untersuchten Gruppen sowie ein adäquater Kenntnisstand der Systematik dieser Gruppen. Dies ist bislang nur in Teilen erfüllt. Das exemplarisch untersuchte Gebiet im Transhimalaya und weitere Teile des Orogens sind immer noch nicht flächendeckend erforscht, und große Teile Hochasiens stellen noch „weiße Flecken“ dar. Zusätzlich bietet die Molekulargenetik die Möglichkeit, sowohl die morphologischen Erhebungen zu überprüfen, als auch die Verbreitung solcher Entwicklungslinien darzustellen, die morphologisch nicht identifizierbar sind. Auf dieser Basis könnte eine noch höhere Genauigkeit bei der Ausweisung der LGM-Refugien erreicht werden.

Außerdem deutet sich in den vorliegenden Resultaten bereits an, dass es mit Hilfe biogeographischer phylogenetischer Untersuchungen an rezenten Laufkäfern sogar möglich wäre, Kenntnisse über die Maximalvergletscherung früherer Eiszeiten des Quartärs zu gewinnen. Morphologische Studien ergaben, dass die semiedaphischen *Trechus*-Arten des Transhimalaya zu mindestens fünf verschiedenen Entwicklungslinien gehören, die alle endemisch für dieses Gebirge bzw. für Zentral-Tibet sind (SCHMIDT 2009, siehe auch Abb. 3). Basierend auf den Befunden zum stammesgeschichtlichen Alter in anderen Laufkäfergruppen (zusammenfassend in HIEKE 1983; ELIAS 1994; COOPE 2004) ist es wahrscheinlich, dass die Entstehung dieser *Trechus*-Linien bereits vor dem Quartär begann. Ein solches Szenario schließt eine umfassende Plateauvergletscherung Tibets auch in früheren quartären Vereisungsperioden aus. Sollte es auf Basis molekulargenetisch gestützter phylogenetischer Studien möglich werden, Stammbäume zu

erzeugen und die für bestimmte Gebirgsabschnitte endemischen Laufkäfer-Kladen zu datieren, dann wäre für solche Fragestellungen ein ideales Handwerkszeug geschaffen. Dieses Projekt steht im Fokus der weiteren eigenen Forschungsarbeiten zur Klima- und Umweltgeschichte in Hochasien.

## 4 Angewandte Carabidologie für die Bestimmung der LGM-Temperaturabsenkung

### 4.1 Ausgangslage und Hypothesen

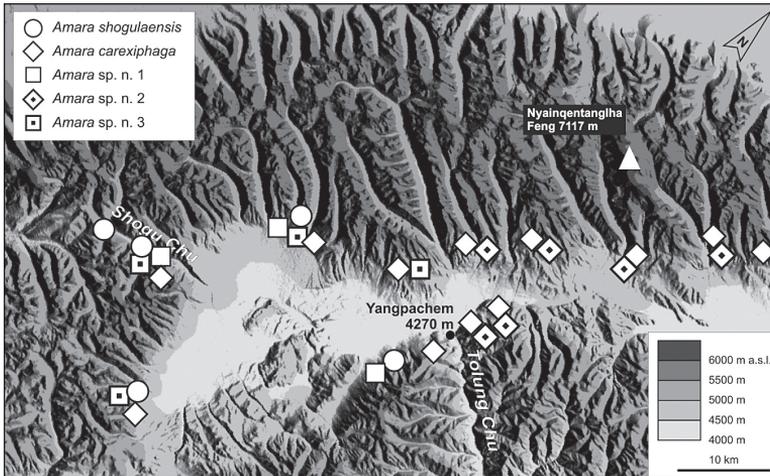
Wegen der erheblichen Differenzen in den Auffassungen verschiedener Autoren zur letztglazialen Maximalvereisung Hochasiens verwundert es nicht, dass auch die Frage nach der regionalen und lokalen LGM-Temperaturabsenkung (LGM- $\Delta T$ ) in den Geowissenschaften bislang nicht befriedigend gelöst wurde. Tatsächlich scheint die Auseinandersetzung mit diesem Thema aufgrund von Unsicherheiten mit den verwendeten Paläoklima-Proxys in Hochasien mit noch erheblich größeren Schwierigkeiten behaftet zu sein. Beispielsweise wird die in vielen Arbeiten verwendete Lage der klimatischen Schneegrenzlinie (ELA) als Temperaturzeiger von anderen Autoren abgelehnt, da diese in tropischen Gebirgen ebenfalls stark vom Niederschlag und der Bewölkung abhängt, was zu lokaler Entkopplung von Temperatur und ELA führen kann (KASER & OSMASTON 2002). Als weitere Proxys dienen z.B. Sauerstoffisotope in Eisbohrkernen und interkristallinen Salzen, die Verbreitung von Dauerfrostböden und damit verbundenen geomorphologischer Erscheinungsformen sowie Pollenanalysen aus sedimentären Ablagerungen (Übersicht in SCHMIDT et al. 2011). Verschiedene Klimamodelle verwenden geomorphologische (BÖHNER & LEHMKUHL 2005; HEYMAN 2010) bzw. pollenanalytische Proxydaten (LIU et al. 2002; ZHENG et al. 2004) zur Ableitung der LGM- $\Delta T$  auf dem Tibetischen Plateau. Die meisten Autoren liefern nur Jahresmittelwerte für die LGM- $\Delta T$  (mit einer Spanne zwischen 0 und 10 K), die in ökologischer Sicht kaum aussagekräftig sind. In einem relativ kleinen Anteil der verfügbaren Literatur finden sich Temperaturszenarien für den LGM-Sommer, wobei die angegebenen  $\Delta T$ -Werte eine Spanne von 0 bis 6 K einnehmen (vgl. SCHMIDT et al. 2011).

Eine derart große Spanne der LGM- $\Delta T$  ermöglicht keine Vorstellungen von den tatsächlichen Um-

weltverhältnissen zum Zeitpunkt maximaler Abkühlung auf dem Tibetischen Plateau. Szenarien von 0-1 K LGM- $\Delta T$  suggerieren, dass sich die Umweltbedingungen im Vergleich zu heute kaum verändert haben. Sommertemperaturen, die 6 °C und mehr unter dem heutigen Durchschnitt liegen, würden zu einer Absenkung der alpinen Höhenstufe um mindestens 900 m geführt haben, womit in weiten Teilen Tibets auch an Standorten ohne Gletscherbedeckung eine lebensfeindliche Kältewüste existiert haben müsste. Dies hat seine Ursache in der topographischen Situation, wobei große Teile des Plateaus in Höhen von 4500 m und mehr gelegen sind. Mit Blick auf die Topographie um das Damxung-Becken am Nyainqentanglha Shan (Abb. 3 und 5) wird beispielsweise deutlich, dass die alpine Laufkäferfauna (Vertikalverbreitung 4800–5600 m) schon bei Sommertemperaturen von 5 °C unter dem heutigen Durchschnitt (entspräche einer Höhenstufenabsenkung von 720–900 m) zum großen Teil auf die unteren Talabschnitte des Dolung Chu und des Kyi Chu abgedrängt worden wäre. Bei diesen Überlegungen ist zu berücksichtigen, dass sich die generelle Topographie des betrachteten Gebietes (Höhenlage, Exposition der Hanglagen) seit dem letzten Hochglazial sicher nicht verändert hat. Zudem existiert im Alpen keine Vegetationsdecke, welche signifikante Abweichungen zwischen makroklimatischer und mikroklimalischer  $\Delta T$  herbeiführt. Die regionale Temperaturänderung des Makroklimas muss sich also unmittelbar auf die alpine Bodenfauna ausgewirkt und somit zu einer Verschiebung der vertikalen Arealgrenzen geführt haben.

Diese Ausgangslage führte mit Blick auf die in Kapitel 3 zusammengefassten Ergebnisse zur Lage der LGM-Refugien der Laufkäfer sowie unter Berücksichtigung bislang unpublizierter Daten zur Verbreitung der Laufkäfer Tibets zu folgenden Arbeitshypothesen:

Da alpine Mikroareal-Endemiten der Laufkäfer auch in solchen Teilen des Gebirgssystems nachweisbar sind, deren minimale Talbodenhöhe über 4300 m liegt, müssen diese Arten das LGM im betreffenden Gebirgstal überdauert haben, weshalb die LGM- $\Delta T$  in Südtibet unter 5 K lag. Da es in diesen Gebirgstälern aber keine Mikroareal-Endemiten mit Bindung an die Subalpinstufe gibt, sondern nur Lokal- und Regionalendemiten mit +/- ausgedehnten Arealen in einzelnen oder mehreren Talsystemen (Abb. 5), müssen diese Arten während der Kaltzeiten in die unteren Abschnitte der Talsysteme verdrängt worden sein. So-



**Abb. 5:** Fundorte von fünf im Transhimalaya bei Yangpachem endemischen Arten der *Amara*-Untergattung *Bradytulus*. Zur geographischen Übersicht siehe Abb. 3. Die Areale dieser Arten umfassen mehrere Seitentäler und in den meisten Fällen auch beide Seiten des Haupttals.

mit lag die LGM- $\Delta T$  in Südtibet signifikant über 0 K.

## 4.2 Methode

Die besondere topographische Situation auf dem Tibetischen Plateau und eine umfassende Kartierung und Revision der *Trechus*-Arten dieses Gebietes (SCHMIDT 2009 und Ergebnisse der Feldkampagne 2011) boten die Möglichkeit zur Entwicklung einer einfachen Formel zur Ableitung der regionalen LGM- $\Delta T$  (SCHMIDT et al. 2011):

$$\Delta T = \Delta A * I_r$$

Dabei entspricht  $\Delta A$  der vertikalen Verschiebung der Arealgrenzen seit dem LGM und  $I_r$  dem vertikalen Temperaturgefälle (lapse rate). Für letzteres wurden für den betrachteten Untersuchungsraum Werte von 0,55 K/100 m (GIDDINGS 1980) bis 0,69 K/100 m (DU et al. 2007) publiziert. Die vertikale Arealverschiebung seit dem LGM lässt sich für die einzelnen Mikroareal-Endemiten theoretisch aus der Höhendifferenz zwischen der rezenten oberen Arealgrenze und dem Boden des Haupttales ableiten. Der so ermittelte Wert entspräche der maximal möglichen vertikalen Arealverschiebung des Endemiten bei Abkühlung, denn jede weitere Temperaturabsenkung hätte entweder eine horizontale Arealverschiebung (Verdrängung aus dem Gebirgsabschnitt) oder ein Aussterben zur Folge gehabt. Tatsächlich dürfte dieser Grenzwert aber höchstens in Einzelfällen erreicht worden sein. Stattdessen ist davon auszugehen, dass für eine längerfristige Überdauerung der Arten in ihren LGM-Refugien eine gewisse vertikale Erstreckung des Areals notwendig ist. Dies lässt sich auch aus den

rezenten Verbreitungsdaten ableiten. Beispielsweise erstreckt sich das Areal von *Trechus astrophilus* (Nr. 12 in Abb. 3) im Budha Seitental am Nyainqentanglha Shan nördlich Yangpachem von etwa 5100 m bis 5600 m, jenes von *T. solboeyi* (Nr. 14a in Abb. 3) im selben Tal von etwa 4800 m bis 5100 m. Das endemische Vorkommen dieser Mikroareal-Endemiten im selben Seitental des oberen Dolung Chu zeigt, dass *T. astrophilus* auch im LGM ein ausgedehntes Vertikalareal besessen haben muss, das wohl kaum von seiner heutigen Dimension abwich. Selbst wenn die Temperaturabsenkung so stark war, dass die obere Arealgrenze von *T. solboeyi* im Bereich des Talbodens bei Yangpachem (4300 m) lag, für diese Art somit der Grenzwert der vertikalen Arealverschiebung erreicht war, dann stand für *T. astrophilus* noch das gesamte temperaturbedingte 500 m-Vertikalareal zur Verfügung. Die Verwendung der oberen rezenten Arealgrenze zur Berechnung von  $\Delta A$  verursacht somit in den meisten Fällen zu hohe LGM- $\Delta T$ -Werte.

Eine andere Überlegung führte zu der Annahme, dass die untere rezente Arealgrenze der Mikroareal-Endemiten zur Berechnung von  $\Delta A$  realistischere LGM- $\Delta T$  liefert: Arten, deren potentielle untere Arealgrenze in Kaltzeiten im Bereich des Talbodens oder sogar tiefer lag, sollten heute im Normalfall beide Talseiten in größeren Talabschnitten besiedeln, da für sie die Ausbreitungsbarriere „Tal mit zu hoher Sommer-Bodentemperatur“ vorübergehend nicht existierte. Tatsächlich gibt es dafür im betrachteten Untersuchungsraum zahlreiche Hinweise. In Abb. 5 sind solche Tal-querenden Areale beispielhaft für fünf flügellose Endemiten des Damxung-Beckens aus der *Amara*-Untergattung *Bradytulus* eingezeichnet. Die

rezente Untergrenze des Vertikalareals liegt bei diesen Arten zwischen 4500 m und 4700 m und damit zwar deutlich über dem Talboden, aber mindestens 100 m unter jener der Mikroareal-endemischen *Trechus*. Letztere dürften im Gegensatz zu den genannten *Bradytulus* mit ihrer unteren Arealgrenze den Talboden also nie erreicht haben. Der aus der rezenten unteren Arealgrenze der *Trechus*-Mikroareal-Endemiten errechnete Wert für die  $\Delta A$  ist demzufolge ebenfalls etwas zu hoch, dürfte der realen LGM-Arealverschiebung aber sehr nahe kommen.

Bei der Verwendung der rezenten unteren Arealgrenze zur Berechnung von  $\Delta A$  ist jedoch aus folgenden Gründen Vorsicht geboten: Mit Blick auf die extrem ausbreitungsschwachen semiedaphischen *Trechus* ist es denkbar, dass trotz temporärer, potentiell geeigneter Klimaverhältnisse am Talboden aufgrund lokaler extremer geomorphologischer und/oder hydrodynamischer Bedingungen (z.B. talverschließende

Gletscherströme, reißende Gletscherflüsse) eine Talquerung oder anderweitige horizontale Arealerweiterung unmöglich war. Eine Berechnung der  $\Delta A$  liefert dann zwangsläufig zu niedrige Werte. Folglich ist die Ableitung der LGM- $\Delta T$  aus der rezenten Verbreitungsgrenze einer einzelnen Art unzulässig. Da im Untersuchungsgebiet jedoch Verbreitungsdaten für eine große Anzahl von Mikroareal-Endemiten zur Verfügung stehen, lässt sich eine realistische LGM- $\Delta T$  aus der Wertespanne der für die einzelnen Arten ermittelten  $\Delta A$  ableiten.

### 4.3 Ergebnisse der Laufkäferstudien und Diskussion

Aus den Verbreitungsdaten von 19 Mikroareal-Endemiten der Gattung *Trechus* am zentralen Nyainqentanglha Shan wurde eine maximal mögliche vertikale Arealverschiebungen von 450–800 m ermittelt (SCH-

**Tab. 1:** Berechnung der maximal möglichen vertikalen Arealverschiebung  $\Delta A$  und der letztglazialen maximalen Juli-Temperaturabsenkung LGM- $\Delta T$  aus der Vertikalverbreitung von 21 Mikroareal-Endemiten nach SCHMIDT et al. (2011) ergänzt durch Daten der Feldkampagne 2011. Es wurden nur die Arten des zentralen Nyainqentanglha Shan berücksichtigt. Zur Berechnung der LGM- $\Delta T$  wurde die in der Literatur für den Untersuchungsraum publizierte Wertespanne von 0,55 K/100 m (Giddings 1980) bis 0,69 K/100 m (Du et al. 2007) berücksichtigt. In Klammern gesetzte Werte liefern unrealistisch hohe  $\Delta T$  (siehe Text).

Taxon*	Rezente Vertikalverbreitung [m]**	Talboden [m]	$\Delta A$ [m]	$\Delta T$ [K] (0,55K)	$\Delta T$ [K] (0,69K)
<i>Trechus astrophilus</i> (12)	5100-5600	4300	800	(4,4)	(5,5)
<i>T. bastropi</i> (36)	5000-5350	4500	500	2,8	3,4
<i>T. budhaensis</i> (13)	5000-5400	4300	700	(3,8)	(4,8)
<i>T. folwarcznyi</i> (18)	5000-5450	4500	500	2,8	3,4
<i>T. rarus</i> (17)	5000-5200	4500	500	2,8	3,4
<i>T. religiosus</i> (10)	5100-5500	4600	500	2,8	3,4
<i>T. solboeyi</i> (35)	4800-5100	4300	500	2,8	3,4
<i>T. yak shogulaensis</i> (14c)	5000-5400	4500	500	2,8	3,4
<i>T. yak</i> ssp. n. (14b)	5000-5300	4500	500	2,8	3,4
<i>T. yak yak</i> (14a)	5000-5300	4300	700	(3,8)	(4,8)
<i>T. yeti</i> (16)	5100-5300	4500	600	3,3	4,1
<i>Trechus</i> sp. n. 1 (9)	4900-5350	4450	450	2,5	3,1
<i>Trechus</i> sp. n. 2 (38)	5000-5350	4450	550	3,0	3,8
<i>Trechus</i> sp. n. 3 (24)	4950-5350	4300	650	3,6	4,5
<i>Trechus</i> sp. n. 4 (22)	4950-5400	4350	600	3,3	4,1
<i>Trechus</i> sp. n. 5 (37)	5000-5500	4500	500	2,8	3,4
<i>Trechus</i> sp. n. 6 (21)	4950-5400	4500	450	2,5	3,1
<i>Trechus</i> sp. n. 7 (15)	5000-5300	4500	500	2,8	3,4
<i>Trechus</i> sp. n. 8 (34)	4950-5100	4300	650	3,6	4,5
<i>Trechus</i> sp. n. 9 (11)	4900-5350	4400	500	2,8	3,4
<i>Trechus</i> sp. n. 10 (23)	4850-5150	4300	550	3,0	3,8

\* Den Taxa in Klammern beigefügte Zahlen entsprechen denen in der Verbreitungskarte der Abb. 3.

\*\* Zur Angleichung an die im Gelände erreichbare Genauigkeit wurde die untere festgestellte Arealgrenze auf 50 m nach unten abgerundet, die obere entsprechend aufgerundet.

MIDT et al. 2011). Eine im Sommer 2011 durchgeführte Exkursion in dasselbe Gebiet erbrachte die Nachweise von zwei weiteren Mikroareal-Endemiten und eine Bestätigung dieses Ergebnisses. Die Daten wurden in Tabelle 1 zusammengefasst. Für das Damxung-Becken in Südtibet ergibt sich damit ein Juli-LGM- $\Delta T$  Wert von 2,5–4,4 K bei einem Temperaturgefälle von 0,55K/100 m bzw. von 3,1–5,5 K bei einem Temperaturgefälle von 0,69K/100 m. Eine kritische Analyse der Verbreitungsdaten ermöglicht eine weitere Eingrenzung der errechneten Wertespanne. Bei drei der insgesamt 21 Taxa ist eine vertikale Arealverschiebung von mindestens 700 m erforderlich, damit deren untere Arealgrenze den Boden des Haupttals erreicht. Die daraus abzuleitende Temperaturabsenkung würde die untere Arealgrenze aller anderen Arten theoretisch unter Talbodenhöhe drücken. Dies sollte zumindest bei einem Teil der Arten zur horizontalen Arealerweiterung im Damxung-Becken geführt haben. Da das nicht der Fall war, muss davon ausgegangen werden, dass die Juli-LGM-  $\Delta T$  geringer ausfiel und dass die untere Arealgrenze der erwähnten drei Arten auch während des LGM noch relativ weit oberhalb des Talbodens lag. Damit sind diese Arten für die Berechnung der LGM- $\Delta T$  nicht geeignet. Durch Weglassen dieser Arten ergeben sich korrigierte Juli-LGM- $\Delta T$  Werte von 2,5–3,6 K (0,55K/100 m) und 3,1–4,5 K (0,69K/100 m).

Mit diesen Laufkäfer-basierten Berechnungen konnte die aus der Literatur ermittelte Wertespanne von 0–6 K für die Juli- LGM- $\Delta T$  erheblich eingegrenzt werden. Die verbliebene Ungenauigkeit ist kaum größer als jene, die durch die abweichenden Literaturangaben zum physikalischen Parameter regionales Temperaturgefälle erzeugt werden. Hieraus ergibt sich eine Aufgabenstellung für die Klimatologie, denn ähnliche Probleme treten im gesamten Gebirgssystem auf.

Die Belastbarkeit unserer Ergebnisse konnten wir bereits anhand von Verbreitungsdaten südtibetischer Reliktwälder nach molekulargenetischen Untersuchungen im *Juniperus tibetica*-Hybridkomplex (Tibet-Wacholder) von OPGENOORTH et al. (2010) prüfen. Aus topographischen Gründen sind nur drei der Populationen aussagekräftig. Diese liefern eine Wertespanne für die Juli-LGM- $\Delta T$  von 2,6–4,1 K (SCHMIDT et al. 2011), welche die aus den *Trechus*-Daten ermittelten Werte auffallend gut stützen.

Ein Vorteil der Hochgebirgs-Laufkäfer in ihrer Eigenschaft als Paläoumwelt-Proxy ist es, dass die abgeleitete Wertespanne der regionalen Juli-LGM-

$\Delta T$  durch weitere Erkundungen verringert werden kann. Hierfür gibt es zwei Gründe: Zum einen gibt es zweifellos noch viele unentdeckte endemische Arten im Untersuchungsgebiet. Zum anderen bieten molekulargenetische Untersuchungen die Möglichkeit zur Identifikation morphologisch indifferenter, lokaler Haplotypen. Ein weiterer Vorteil ergibt sich aus der Möglichkeit zur Erstellung eines umfassenden Netzes der regionalen LGM- $\Delta T$  für Hochasien. Die Anwendbarkeit des neuen Proxy ist nicht an punktuelle Vorkommen von Lagerstätten gebunden sondern überall dort gegeben, wo lokaler Endemismus ausgeprägt ist. Damit lässt sich diese Methode auch in anderen Hochgebirgen anwenden, die durch Lokalemismus geprägt sind. Ein dritter Vorteil gegenüber anderen Proxys der LGM-Umweltforschung ergibt sich aus der Tatsache, dass die Arbeit mit rezenten Laufkäferarten keine Datierungsprobleme birgt. Die aus den Verbreitungsdaten der Endemiten ermittelten  $\Delta T$ -Werte beziehen sich zwangsläufig auf den tiefsten Temperaturpunkt der letzten Kaltzeit im jeweiligen Refugialgebiet und damit auf das LGM.

## 5 Carabidologische Beiträge zur Klärung der Hebungs-schichte Hochasiens

### 5.1 Ausgangslage

Die Antworten der Geowissenschaften auf die Fragen, seit wann die einzelnen Abschnitte des HTO hochmontane und alpine Lebensräume besitzen und wann sie ihre aktuellen Meereshöhen erreichten, gehen so weit auseinander, dass eine historisch orientierte biogeographische Analyse einer Artengruppe oder Faunenkomponente fast unmöglich erscheint. Um hierüber einen Eindruck zu verschaffen, gebe ich im Folgenden einen sehr gerafften Überblick durch Auswahl einiger wichtiger Meinungen aus der großen Fülle der Literatur zu diesem Thema.

In jüngerer Zeit häufen sich Publikationen, in denen eine signifikante Erhebung am Südrand des Orogens bereits in der Oberkreide und zu Beginn des Känozoikums, also bereits vor der Indo-Asiatischen Kollision, postuliert wird (z.B. MURPHY et al. 1997: 3000-4000 m; KAPP et al. 2007: "high-elevation Lhasaplano"; MOLNAR et al. 2010: ca. 4000 m). Andere Autoren fanden Hinweise dafür, dass Südtibet in dieser Epoche nahe dem Meeresspiegel lag (ZHANG 2000) oder über eine geringe Erhebung verfügte

(z.B. WANG 2004: < 1000 m; HETZEL et al. 2011: < 1300–2300 m), bei welcher sich aufgrund der geographischen Lage keine hochmontanen Lebensräume entwickeln konnten. Den Zeitpunkt der Plattenkollision datieren die meisten Geologen auf das Paläozän – frühe Eozän (z.B. HARRISON et al. 1992; ROYDEN et al. 2008; Molnar et al. 2010), ALI & AITCHISON (2004) jedoch auf das Oligozän. Vor 40 Millionen Jahren (Mittleres Eozän) sollen die südlichen und zentralen Teile des Plateaus bereits 5000 m aufgeragt sein (WANG et al. 2008). MULCH & CHAMBERLAIN (2006) nehmen für diesen Zeitpunkt eine Erhebung von 4000 m wenigstens für Südtibet, aber auch für den Tibetischen Himalaya an. Letzterer war nach WANG et al. (2008) jedoch Teil einer separaten Erhebung, die zusammen mit dem Hohen Himalaya erst im Miozän begann.

Eine frühe, signifikante Erhebung Süd- und Zentral-Tibets sowie des Tibetischen Himalaya wird vor allem durch Analyseergebnisse von Sauerstoffisotopkonzentrationen in Kalksedimenten gestützt (z.B. GARZIONE et al. 2000; ROWLEY et al. 2001; CURRIE et al. 2005; ROWLEY & CURRIE 2006; SAYLOR et al. 2009). SPICER et al. (2003) kommen auf Basis einer Analyse fossiler Pflanzenreste im Transhimalaya zu einem ähnlichen Ergebnis und postulieren, dass Tibet eine Erhebung von ca. 4000–6000 m seit 15 Millionen Jahren besitzt. ZHOU et al. (2007) haben dieselbe Paläoflora mit anderen Methoden untersucht und nehmen ihre Entstehung in einer Höhe von maximal 3000 m an. Derart unterschiedliche Interpretationen von Daten aus denselben Sedimentationsgebieten des HTO finden sich auch an anderer Stelle.

Im besonders starken Kontrast zu den Szenarien einer bereits im Paläogen erfolgten, bis in alpine Höhen reichenden Hebung Tibets stehen die Ergebnisse mehrerer chinesischer Arbeitsgruppen. Beispielsweise postuliert CHEN (1981) auf der Basis von 7 Millionen Jahre alten *Hipparion*-Fossilien im Gyirong-Becken in Südtibet eine subtropische Fauna und eine Erhebung dieses Gebirgsabschnittes von nur 700–1000 m. WANG et al. (2006) liefern nach Kohlenstoffisotopen-Analysen im Zahnschmelz fossiler Herbivore aus derselben Ablagerung eine Höheangabe von < 2900–3400 m (die bereits oben genannten Geologen SAYLOR et al. 2009 berechnen auf Basis von Sauerstoffisotopen-Analysen für das Gyirong-Becken eine Erhebung von > 4000–4500 m seit ca. 9 Millionen Jahren!). Untersuchungen der Sedimentation und Fossilien der Terrassen des Gelben Flusses (Huang Ho, Abb. 1) in Nordost-Tibet führen LI (1991) zu der

Annahme, dass die Erhebung des Plateaus vor 2 Millionen Jahren weniger als 2000 m betrug. Auf Basis von palynologischen Befunden postulieren XU et al. (2009) das Auftreten von Wäldern in einem warm-feuchten Klima in Südwest-Tibet noch vor 100.000 Jahren. Diese Wälder hätten sich nur in einer deutlich geringeren Höhe im Vergleich zu heute entwickeln können. ZHANG et al. (2000) fassen die Ergebnisse verschiedener chinesischer Arbeitsgruppen zusammen und kommen zu Ergebnis, dass das Plateau selbst zum Beginn des Holozäns (10.000 Jahre) noch 300–700 m tiefer gelegen haben muss, als heute.

Hier kann keine Wertung über die Leistungsfähigkeit der verschiedenen geophysikalischen, geomorphologischen, sedimentologischen und paläontologischen Paläoumwelt-Proxys vorgenommen werden. Die geowissenschaftliche Literatur nimmt dazu ausführlich Stellung. Es besteht jedoch die berechtigte Frage, ob die Biogeographie rezenter Organismen, statt auf tatsächliche Durchbrüche in den Entscheidungen zu bislang widersprüchlichen geowissenschaftlichen Ergebnissen zu warten, nicht selbst klärende Beiträge zur känozoischen Hebungs- und Umweltgeschichte des HTO leisten kann. Es erscheint doch offensichtlich, dass sehr unterschiedlich entwickelte hochmontane und alpine Faunen erwartet werden können, wenn ihnen Zeiträume von 40, 20 oder nur 2 Millionen Jahren zur Adaptation und eigenständigen Phylogenese zur Verfügung standen. Man muss sich nur vorstellen, dass der erstere Wert etwa dem Alter der Baltischen Bernsteinfauna entspricht, der letztere den Schätzungen für das Alter vieler heute lebender Laufkäferarten (vgl. HIEKE 1983; ELIAS 1994; COOPE 2004). Diese einfachen Überlegungen bildeten den Ausgangspunkt für eine kritische Auseinandersetzung mit der Genese der Laufkäferfauna des HTO. Aufgrund der enormen Arten- und Gruppendiversität der Laufkäfer und des damit verbundenen hohen Aufwandes für die taxonomische und phylogenetisch-systematische Basisarbeit sowie aufgrund der hohen Komplexität des Gebirgssystems kann die Aufgabenstellung natürlich erst in einigen vordergründigen Aspekten angerissen werden.

## 5.2 Methode

Die Bearbeitung des Themas erfolgt in mehreren aufeinander aufbauenden Schritten, wobei die basalen Arbeitsabläufe durch die sich im Verlauf von weiteren Feldexkursionen und Revisionsarbeiten ständig

verbessernde Datenbasis beibehalten werden, was zur kontinuierlichen Ergänzung bzw. Korrektur der weiteren Schritte führt:

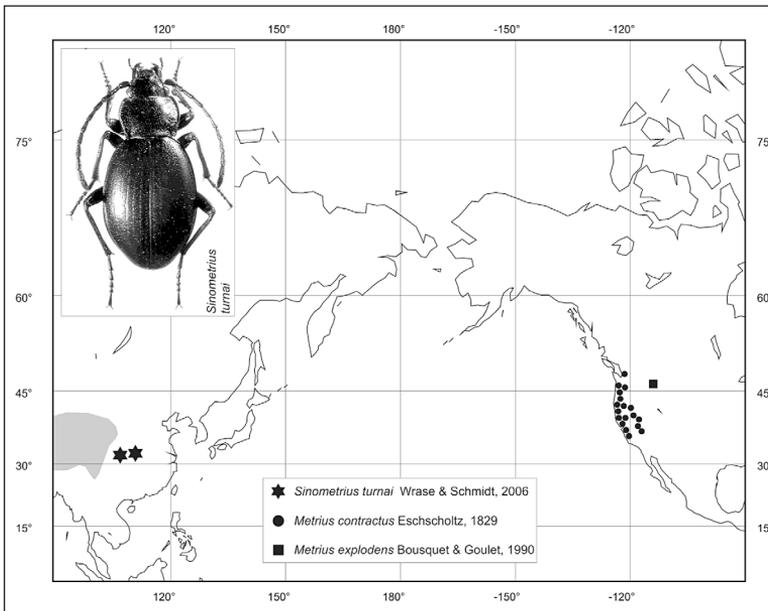
- Datensammlung zur horizontalen und vertikalen Verbreitung sowie zur Habitatbindung aller hochmontanen und alpinen Laufkäferarten des HTO (eigene Geländeerhebungen, Daten aus Museumsbeständen und Literatur).
- Beschreibung der neuen Taxa und Erarbeitung phylogenetisch-systematischer Artengruppen-Revisionen auf morphologischer Basis.
- Erstellung von molekulargenetischen Phylogeographien für ausgewählte Artengruppen; Auswahl der Gruppen nach dem Stand der phylogenetisch-systematischen Vorkenntnisse und der Materialverfügbarkeit.
- Kalibrierung der molekularen Uhr: Auswertung weltweiter Fossilbefunde und Suche nach weiteren Möglichkeiten zur Datierung der phylogenetischen Ereignisse in den verschiedenen Gruppen.
- Entwicklung von Modellen der raum-zeitlichen Arealgenese der jeweiligen Artengruppen und Ableitung von Umwelt- und Hebungsszenarien.

In den meisten Gruppen konzentrieren sich die Arbeitsabläufe derzeit noch auf die basalen Schritte. Inzwischen liegt eine phylogeographische Analyse einer artenreichen Laufkäfergruppe vor, die eine bergsgeschichtlich bedeutsame Hypothese über die Herkunft der Bergwaldfauna des Hohen Himalaya

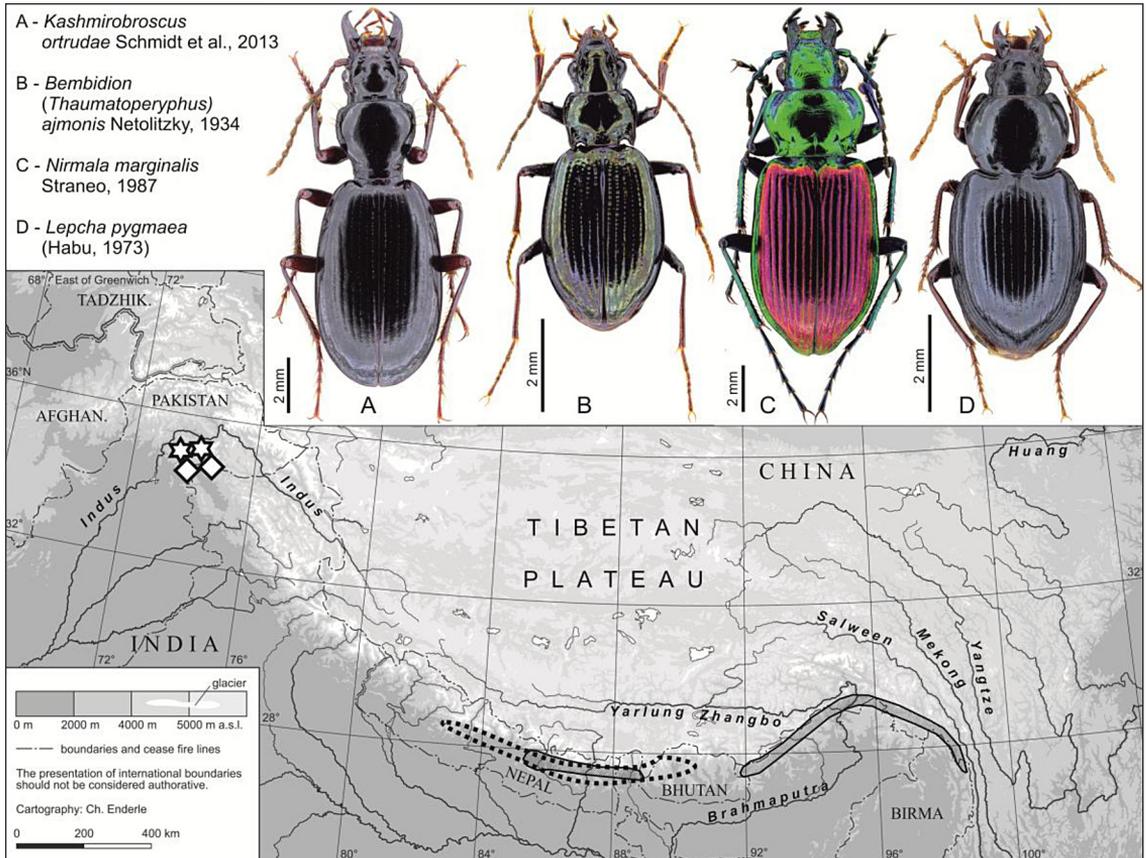
testet (SCHMIDT et al. 2012). Ein Fortgang der Arbeiten ist an weitere Forschungsreisen sowie an zeit- und geldaufwändige Laborarbeiten gebunden, was nur im Rahmen einer längerfristigen Projektförderung möglich ist.

### 5.3 Ergebnisse der Laufkäferstudien und Diskussion

a) **Es gibt vermutlich keine spätkreidezeitlichen und frühkänozoischen, montanen Faunenelemente im HTO.** – Diese Aussage beruht auf dem Eindruck einer relativ „jungen“ Gebirgsfauna des HTO. Wenn die terrestrische Entwicklung eines in niederen Breiten gelegenen, reliefreichen Gebietes bis in das frühe Känozoikum oder in die Oberkreide reicht, dann sollte sich dieses Gebiet durch einen hohen Anteil an endemischen Laufkäfergruppen mit supragenerischem Rang auszeichnen. Solche Verhältnisse sind z.B. für Australien, Afrika, Südostasien und das südliche Nordamerika auffällig. Die Laufkäferfauna Hochasiens besitzt dagegen nur wenige endemische Gruppen höheren taxonomischen Ranges. Typisch sind für das Gebirgssystem sehr artenreiche endemische Gruppen, die als Subgenera zu holarktischen Gattungen gestellt werden. Es gibt aber auch endemische Gattungen, vor allem aus der Tribus Platynini und Patrobini, die eine enge Beziehung zur Ostasiatischen Fauna aufweisen und deren phylogenetisches Alter vielleicht nicht



**Abb. 6:** Amphipazifisches Areal der Tribus Metriini (verändert aus WRASE & SCHMIDT 2006). Die zwei Arten der Gattung *Metrius* Eschscholtz, 1829 leben in den Nordamerikanischen Kordilleren, die monotypische Gattung *Sinometrius* WRASE & SCHMIDT, 2006 im zentralchinesischen Guanmian Shan östlich des Himalaya-Tibet Orogenes (schattierte Fläche).



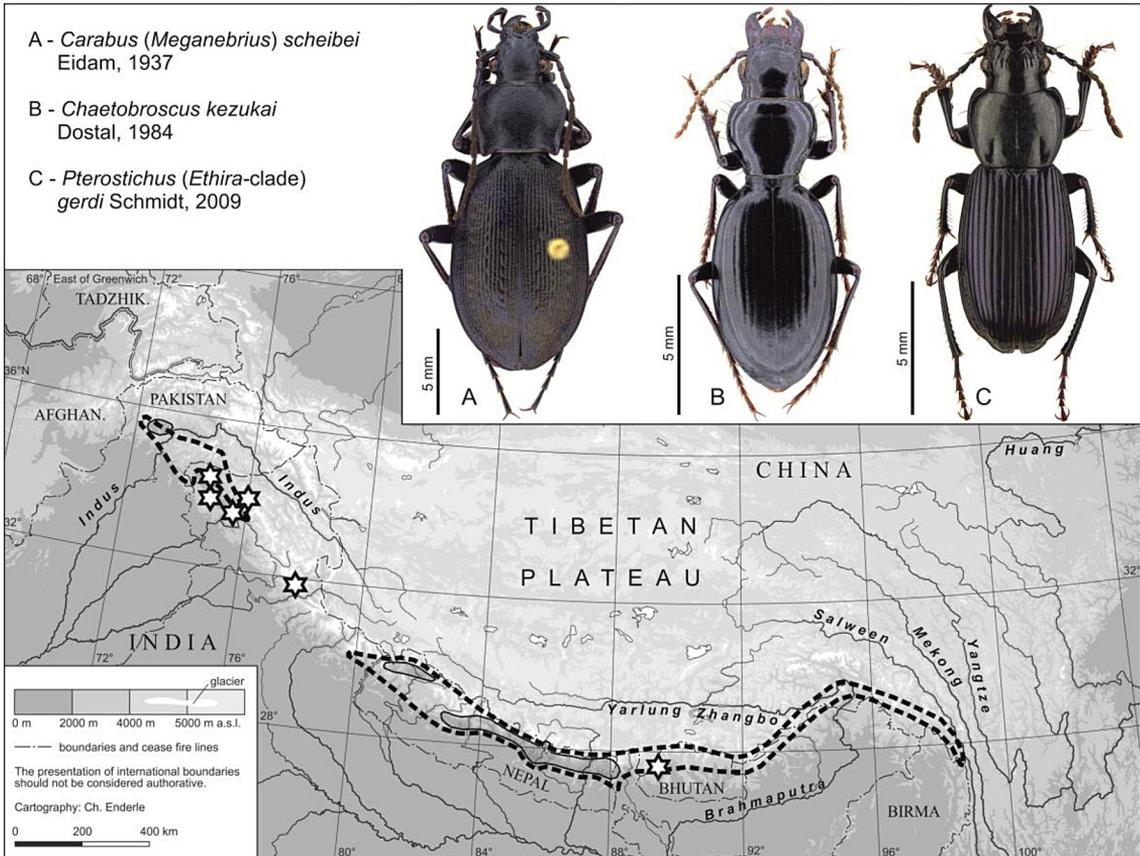
**Abb. 7:** Areale von vier im Himalaya endemischen Artengruppen. **Sterne:** Gattung *Kashmirobrosicus* SCHMIDT, WRASE & SCIAYK, 2013 (Broscini) mit zwei Arten im Nordwest-Himalaya; **Rauten:** Untergattung *Thaumatoperypus* Netolitzky, 1935 der Gattung *Bembidion* mit zwei Unterarten im Nordwest-Himalaya; **Punktlinie:** Gattung *Lepcha* Andrewes, 1930 (Platynini) mit ca. 30 großenteils noch unbeschriebenen Arten im Zentral- und Osthimalaya; **schraffierte Gebiete:** Gattung *Nirmala* Andrewes, 1930 (Pterostichini) mit sechs (drei davon unbeschriebenen) Arten im Zentral-Himalaya und *N. marginalis* Straneo, 1987 im Osthimalaya und im angrenzenden Gaoligongshan.

höher ist, als das mancher infragenerischen Linie. Letztlich liefert die Zuordnung einer Gruppe zu einer taxonomischen Rangstufe keine Aussage zum tatsächlichen phylogenetischen Alter.

Eine Laufkäfergruppe in Hochasien, der sicher ein hohes phylogenetisches Alter bescheinigt werden kann, ist *Sinozulus* Deuve, 1997. Die Gattung ist der einzige Vertreter der Tribus Zolini in der nördlichen Hemisphäre und ist mit fünf sehr nah verwandten, streng allopatrisch verbreiteten, hochmontanen Arten am Ostrand des Plateaus in den chinesischen Provinzen Sichuan und Gansu verbreitet (BELOUSOV & KABAK 2005). DEUVE (1997b) vermutet eine seit dem Jura isolierte Entwicklung von *Sinozulus* auf einer Tibetischen Platte nach deren Abriss von Gondwana. SCHMIDT (2011) hält es dagegen für wahrscheinlicher, dass es sich um eine Reliktlinie einer in den

älteren Berglandschaften Ostchinas ehemals weiter verbreiteten Gruppe der Zolini handelt. Unabhängig davon, welches Szenario letztlich zutrifft, die heutigen Arten konnten erst infolge geographischer Vikarianz im Zuge der Hebung und Gebirgsdifferenzierung evolvieren. Der Beginn dieser terminalen *Sinozulus*-Kladogenese könnte also mit dem Alter der hochmontanen Lebensräume in Ostt Tibet korrelieren. Dagegen liefert das Gesamtalter der Linie seit ihrer Abspaltung von der heute noch lebenden südhemisphärischen Schwestergruppe keinen Hinweis auf Gebirgsbildungsprozesse in Asien. Dies Beispiel zeigt, dass eine Abschätzung des Alters des HTO aus phylogenetisch und geographisch derart stark isolierten Paläoendemiten unmöglich ist.

Der einzige bislang verwertbare Hinweis zur ostasiatischen Laufkäfer-Biogeographie im Übergang



**Abb. 8:** Areale von drei im Himalaya endemischen Artengruppen, die durch starke Disjunktionen geprägt sind. **Schraffierte Gebiete:** *Carabus*-Untergattung *Meganebrius* Kraatz, 1895 mit 20 Arten im Nepal-Himalaya und zwei Arten im Nordwest-Himalaya; **Sterne:** Gattung *Chaetobrosclus* Semenov, 1900 (Broschini) mit drei teilweise polytypischen Arten im Nordwest-Himalaya und *C. bhutanensis* Morvan, 1980 im Osthimalaya; **Punktlinie:** *Ethira*-Clade der Gattung *Pterostichus* mit 10 Arten und Unterarten der Untergattung *Ethira* Andrewes, 1936 im Nordwest-Himalaya und 78 Arten und Unterarten der Untergattung *Pseudethira* Sciaky, 1996 im Zentral- und Osthimalaya mit dem angrenzenden Gaoligongshan.

Kreide-Känozoikum ergibt sich aus der Entdeckung von *Sinometrius turnai* Wrase & Schmidt 2006 (Tribe Metriini) im Guanmian Shan im Westen der chinesischen Provinz Hubei östlich des Tibetischen Plateaus. Die Schwestergruppe *Metrius* Eschscholtz, 1829 lebt mit zwei Arten in den Kordilleren im Westen Nordamerikas (Abb. 6). Die Tribe Metriini entstand wahrscheinlich bereits in der Kreidezeit; das heutige Disjunktareal ist das Resultat einer Areal-expansion der ausbreitungsstarken (sehr wahrscheinlich geflügelten) Stammart einer der beiden rezenten Linien (WRASE & SCHMIDT 2006). Die Autoren nehmen die Entstehung der Metriini in Asien und eine sekundäre Ausbreitung in die sich seit der Späten Kreide auffaltenden Kordilleren an. Sollte im Übergang Kreide-Känozoikum ein Gebirge auch im Gebiet des heutigen Süd-Zentralasiens existiert haben

(z.B. „high-elevation Lhasaplano“, KAPP et al. 2007), dann würden sich Vertreter dieser Tribe aufgrund der größeren geographischen Nähe vermutlich auch dort etabliert haben. Dass es im Gebiet des heutigen HTO keine Metriini gibt lässt folgende alternative Rückschlüsse zu: Entweder es gab keine derart frühe reliefreiche Festlandsentwicklung mit einer signifikanten Erhebung vor der Indo-Asiatischen Kollision (vgl. ZHANG 2000; WANG 2004), oder ein primäres Gebirgsareal wurde noch vor der Heraushebung des eigentlichen HTO wieder eingeebnet. Nach den vorliegenden Verbreitungsdaten der Laufkäfer lässt sich jedenfalls schlussfolgern, dass es im südlichen Zentralasien keine kontinuierliche Entwicklung einer Bergwaldfauna seit der Späten Kreide oder seit dem frühen Känozoikum gegeben hat.

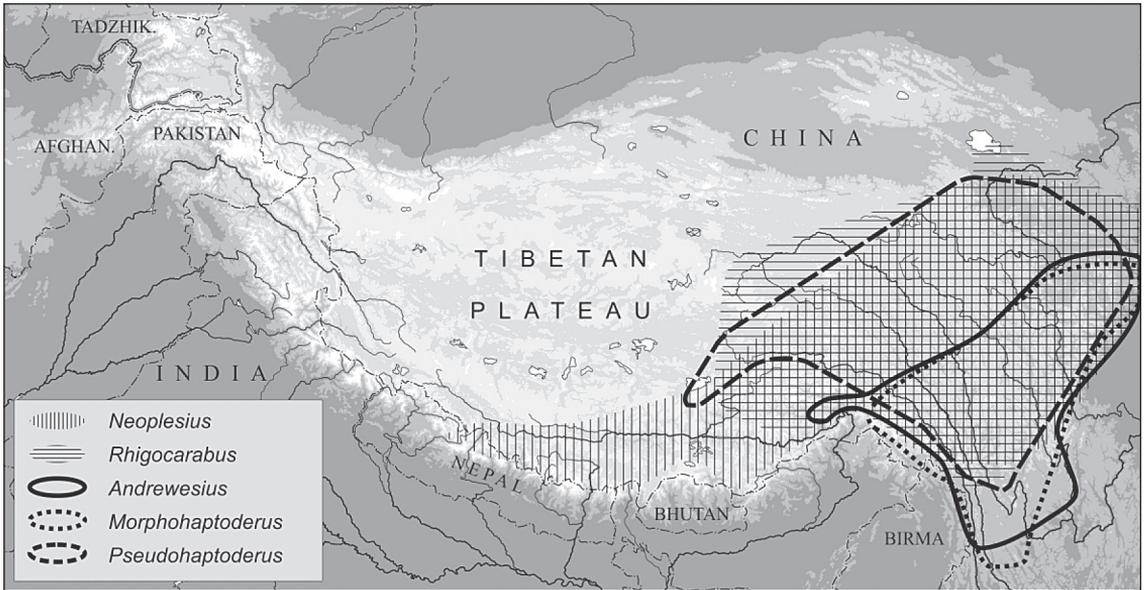


Abb. 9: Beispiele für Areale osttibetischer Artengruppen: *Carabus* Subgenus *Neoplesius* Reitter, 1896 (ca. 20, oft polytypische Arten); *Carabus* Subgenus *Rhigocarabus* Reitter, 1896 (32, oft polytypische Arten); *Andrewesius* Jedlička, 1932 (Tribus Platynini, ca. 35, teilweise noch unbeschriebene Arten); *Pterostichus* Subgenus *Morphohaptoderus* Tschitscherine, 1898 (26 Arten); *Pterostichus* Subgenus *Pseudohaptoderus* Tschitscherine, 1888 (drei, teilweise polytypische Arten).

**b) Der Plateau-Anhebung ging vermutlich eine separate Hebung einzelner Gebirgstteile voraus.** – Diese Aussage gründet auf der Feststellung, dass bestimmte Abschnitte des HTO durch Faunenelemente charakterisiert werden, die keine entwicklungs-geschichtlichen Bezüge zu anderen Teilen des Orogens aufweisen. Besonders deutlich wird dies bei einer Analyse der Laufkäferfauna des Himalaya. Es muss paradox erscheinen, dass es zahlreiche im Himalaya endemische Artengruppen gibt, obwohl sich die Gebirgslebensräume in den unmittelbar angrenzenden Abschnitten des HTO kontinuierlich fortsetzen (vgl. Abb. 1). Bei Höheren Pflanzen und bei flugfähigen oder anderweitig ausbreitungsstarken Tierartengruppen (z.B. Schmetterlinge, Vögel, Säugetiere), deren Areale sich stärker an den jeweiligen ökologischen Bedingungen ausrichten können, treten supraspezifische Endemismen im Himalaya zwar auch auf, sie treten aber gegenüber anderen Verbreitungstypen viel stärker in den Hintergrund. Für solche Artengruppen finden die Lebensräume im Hohen Himalaya eine kontinuierliche Fortsetzung in Ostt Tibet und umgekehrt; das gleiche gilt für die Lebensräume im Nordwesthimalaya, Hindukush und Pamir (vgl. WEIGEL 1969; MEUSEL & SCHUBERT 1971; MANI 1974, 1986; MARTENS 1979, 1993; MIEHE 1991; WEIGOLD 2005). Das Einzugsgebiet des Indus am

Nordwestrand des Himalaya und das des Brahmaputra am Ostrand des Himalaya bilden für viele primär flügellose Laufkäfer-Artengruppen jedoch eine Arealgrenze. Auch ist das Gesamtareal vieler Artengruppen auf nur kleine Himalaya-Abschnitte begrenzt (siehe Beispiele in Abbildung 7 und 8).

Aus biogeographischer Sicht ist es besonders interessant, dass die Schwestergruppen aller der in den Abb. 7 und 8 beispielhaft aufgeführten Taxa (und vieler weiterer Himalaya-Endemiten) entweder gar nicht in den unmittelbar angrenzenden Gebirgsregionen Mittelasien, Osttibets oder Indochinas vorkommen, oder als weiter verbreitete, nicht an das Hochmontan gebundene Taxa einen bedeutenden Arealanteil außerhalb Hochasiens besitzen. *Thaumatoperyphus*, *Chaetobrosicus*, *Nirmala* und *Lepcha* sind Beispiele für Entwicklungslinien mit jeweils isolierter phylogenetischer Position innerhalb einer Großgattung (*Bembidion*), Subtribus (*Brosicina*) bzw. Tribus (*Pterostichini*, *Platynini*). Das in einem kleinen Gebirgsabschnitt am Indus-Durchbruch endemische Taxon *Kashmirobrosicus* (Abb. 7) wurde als Schwestergruppe der sinopazifisch verbreiteten Broscini-Gattung *Eobrosicus* identifiziert (SCHMIDT et al. 2013). Die Schwestergruppe des besonders artenreichen *Ethira*-Clades (Abb. 8) ist zwar noch unklar, jedoch deutet sich auf Basis einer vorläufigen phylogeographischen

Studie der Gattung *Pterostichus* an, dass diese ebenfalls nicht in Hochasien vorkommt.

Besonders krass zeigt sich die biogeographische Eigenständigkeit des Himalaya bei Betrachtung der Verbreitungsverhältnisse in der Gattung *Carabus*. So wurde *Meganebrius* (Abb. 8) im Rahmen einer umfassenden molekulargenetischen Analyse als eine terminale Linie der Latipalpi-Gruppe identifiziert (DEUVE et al. 2012), womit eine westpaläarktische (altmediterrane) Herkunft des Anzestors dieser Untergattung sicher ist. Dieselbe Studie belegt auch die altmediterrane Abstammung der zweiten, im Himalaya endemischen *Carabus*-Untergattung *Imaibius* Bates, 1889. Andere Artengruppen dieser außerordentlich formenreichen Gattung fehlen im Hohen Himalaya. Damit steht dieser Teil des HTO in einem bemerkenswerten Kontrast zu den Verhältnissen in den unmittelbar angrenzenden Gebirgen. Es ist wohl eines der auffälligsten Paradoxien in der Himalaya-Tibet Biogeographie, dass die enorme Vielfalt an *Carabus*-Entwicklungslinien gar keinen Einfluss auf die Himalaya-Fauna gehabt hat, und dies, obwohl es unter den flügellosen Laufkäfern Hochasiens keine besseren Läufer gibt! So stoßen die an *Carabus*-Arten und –Artengruppen besonders reichhaltig ausgestatteten Gebirgsregionen Südosttibets in breiter Front an den Osthimalaya. Dennoch hat keine dieser Taxa Arealanteile im Hohen Himalaya. Einzig die polytypische, tibetische Art *C. wagrae* Fairmaire, 1882 aus der Untergattung *Neoplesius* Reitter, 1896 hat ihr Areal über das Yarlung Zhangpo-Tal weiter nach Süden ausgedehnt und dringt mit einigen Unterarten über die Transverstätler teilweise bis an den Hauptkamm des Hohen Himalaya vor, ohne diesen aber zu überschreiten (Abb. 9). Es gibt in der tibetischen Fauna sehr viele Artengruppen der Laufkäfer, die ihre südwestliche Arealgrenze im Einzugsgebiet des Yarlung Zangbo bzw. Brahmaputra oder den angrenzenden Gebirgen haben, also praktisch in „Sichtweite“ zum Hohen Himalaya leben (Beispiele in Abb. 9).

Die hier beschriebenen biogeographischen Phänomene lassen für die Hochmontanlebensräume am Südrand des HTO neben denen in Osttibet eine primäre eigenständige Entwicklung vermuten. Dies lässt sich am besten durch separate Hebungen der verschiedenen Teile des Gebirgssystems erklären. Die ursprüngliche Bergwaldfauna Südtibets war vermutlich durch eine +/- ausgedehnte tropische oder subtropische Flach- oder Hügellandlandschaft von anderen Gebirgsregionen im Osten (Osttibet, Zentralchina, Indochina) geographisch separiert (falls Osttibet zu

diesem Zeitpunkt überhaupt schon entsprechend angehoben war). Diese Hypothese wird durch den geowissenschaftlichen Befund einer enormen Verkürzung der Nord-Süd-Erstreckung des HTO seit der Indo-Asiatischen Plattenkollision gestützt, die zwischen Himalaya und Qilian Shan bis zu 1400 km betragen haben soll (YIN & HARRISON 2000). Ein von MULCH & CHAMBERLAIN (2006) präsentiertes geologisches Modell, das die gemeinsame Anhebung von Tibetischem Plateau und Teilen des Himalayas postuliert und bereits im Oligozän zu einem ca. 4000 m aufragenden gemeinsamen Gebirgskomplex mit Karakorum, Zentraltibet, Transhimalaya, Tibetischem Himalaya und Teilen Osttibets geführt haben soll, muss dagegen zurückgewiesen werden. Hieraus würden andere Verbreitungsverhältnisse der heute lebenden Laufkäfergruppen resultieren.

**c) Am Südrand des HTO erreichte vermutlich der zentrale Teil zuerst hochmontane Höhen.** – Zentral-Himalaya-Endemismus ist ein weiteres Paradoxon in der Himalaya-Biogeographie der Laufkäfer, das bei Betrachtung der gegenwärtigen orographischen Situation kaum erklärlich scheint. Ein typisches Beispiel ist die Platynini-Gattung *Lepcha* Andrewes, 1930 (siehe Abb. 7), doch gibt es zahlreiche weitere Taxa mit einem ähnlichen Verbreitungsbild. Die Pterostichini Gattung *Nirmala* Andrewes, 1930 gehört ebenso dazu, obwohl dieses Taxon auch im gesamten Osthimalaya und im angrenzenden Gaoligongshan vertreten ist (Abb. 7). Dieser Ostteil des Gattungsareals wird jedoch nur durch eine Art (*N. marginalis* Straneo, 1987) repräsentiert, welche die Schwesterart (oder Unterart) der in Sikkim-Ostnepal endemischen *N. odelli* Andrewes, 1930 ist. Alle anderen sechs Arten der Gattung kommen nur im Zentral-Himalaya vor. Der Osthimalaya wurde von dieser Gruppe also sekundär besiedelt. Für viele weitere Laufkäfergruppen gibt es solche Hinweise auf ein Entstehungszentrum im zentralen Teil des südlichen HTO und mit offensichtlich sekundärer Arealausdehnung entlang der Nordwest-Ost-Erstreckung des Gebirgssystems. Vermutlich gehören auch Laufkäfergruppen mit bemerkenswerten Zentral-Himalaya/ Nordwest-Himalaya-Disjunktarealen dazu, wie die *Carabus*-Untergattung *Meganebrius* Kraatz, 1895 und das Monophylum *Ethira*-Clade der Gattung *Pterostichus* (Abb. 8, vgl. auch SCHMIDT et al. 2012). Solche Verbreitungsphänomene lassen sich erklären, indem man, wie im vorgehenden Abschnitt ausgeführt, die enorme Nord-Süd-Verkürzung des HTO im Verlauf der Orogenese berücksichtigt und dabei annimmt, dass sich

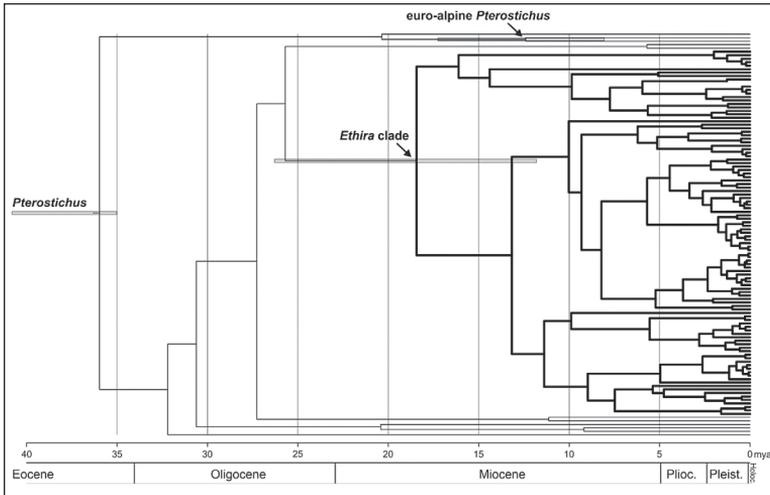
die Indus-Yarlung Zhangbo-Furche nördlich des Himalaya (vgl. Abb. 1) allmählich verschmälerte und anhub. Auf diese Weise muss die Hochmontanfauna des Transhimalaya genauso wie jene an der Nordabdachung des Tibetischen Himalaya allmählich nach Nordwesten (Indus-Tal) bzw. Osten (Brahmaputra-Tal) aus Südtibet heraus gedrängt worden sein. Faunenelemente mit einer derartigen Arealgeschichte müssen heute zwangsläufig im Umfeld der geologisch alten Transversalstäler gehäuft auftreten, z.B. in der Kashmir-Region, wo der Indus den Gebirgskomplex durchbricht. Eine solche Häufung von endemischen Linien im Einzugsgebiet des Indus, die sich teilweise aus zentral-himalayanischen Gruppen ableiten, wird bei einer Analyse der Himalaya-Laufkäferfauna sehr deutlich (z.B. *Ethira*, vgl. SCHMIDT et al. 2012; weitere Beispiele in Abb. 7 und 8). Die Hypothese der Verdrängung südtibetischer Faunenelemente an die Südabdachung des heutigen Hohen Himalaya als eine Folge der känozoischen Orogenese in diesem Teil des HTO kann die beobachteten biogeographischen Paradoxien ohne weitere Zusatzannahmen erklären (siehe auch Abschnitt e).

**d) Die hochmontane Entwicklung am Südrand des HTO begann vermutlich im Frühen bis Mittleren Miozän.** – Wir haben eine phylogeographische Analyse des *Pterostichus*-Monophylums *Ethira*-Clade zum Anlass genommen, erstmals eine Schätzung für das Alter einer im Himalaya endemischen Entwicklungslinie der Laufkäfer zu liefern (SCHMIDT et al. 2012). Die Analyse basiert auf einem ca. 1440 Basenpaaren (bp) langen Abschnitt des mitochondrialen COI-Gens und 2 Abschnitten der kerngenomischen ribosomalen DNA (1920–1980 bp des 18S rRNA-Gens und 1020–1080 bp des 28S rRNA-Gens). Sie berücksichtigt 75 Populationen von 46 Arten und Unterarten aus dem *Ethira*-Clade sowie zahlreiche potentielle Außengruppen aus der Gattung *Pterostichus* (43 Arten) und potentiell verwandten Gattungen der Tribus Pterostichini (13 Arten). Dabei hat mein Kollege Lars Opgenoorth (Universität Marburg) den Informationsgehalt in der Sekundärstruktur der 18S rRNA und 28S rRNA bei der Stammbaumberechnung berücksichtigt („doublet model“ für die „stem“-Region der rRNA nach SCHÖNIGER & VAN HAESELER 1999), wodurch sich viele der basalen Verzweigungen besser auflösen ließen, als dies in vorgehenden phylogenetischen Studien der Gattung *Pterostichus* möglich war (SASAKAWA & KUBOTA 2005, WILL & GILL 2008). Die Monophylie des zunächst morphologisch definierten *Ethira*-Clades (= *Ethira* Andrewes, 1936

+ *Pseudethira* Sciaky, 1996, SCHMIDT 2006) erhielt in den phylogenetischen Analyseverfahren der DNA-Sequenzdaten eine maximale Stützung. Leider ist die Schwestergruppe dieses Himalaya-Endemiten noch immer unbekannt.

Diese Phylogenie wurde einer Altersschätzung der cladogenetischen Ereignisse zugrunde gelegt (SCHMIDT et al. 2012). Aufgrund großer Unsicherheiten über das Zeitmaß in der Evolution ribosomaler Gensequenzen wurde die Berechnung auf Basis der Sequenzdaten des COI-Gens durchgeführt. Aber auch die Angaben zur Geschwindigkeit der Sequenzentwicklung mitochondrialer Gene schwanken in der Literatur erheblich, z.B. 0.0152 Mutationen/ Millionen Jahre pro Linie bei *Trechus* der Kanarischen Inseln nach CONTRERAS-DIAZ et al. (2007), 0.0046 im Tribus Sphodrini nach RUIZ et al. (2009), 0.0108–0.0162 bei *Carabus* nach ANDÚJAR et al. (2012). Deshalb wurde die molekulare Uhr für *Pterostichus* an zwei Knoten im Stammbaum kalibriert (Abb. 10): Erstens ist *Pterostichus* aus dem Baltischen Bernstein bekannt (KLEBS 1910, WEITSCHAT & WICHARD 1998), womit sich ein Mindestalter der Gattung von 35–42 Millionen Jahre ergibt (POINAR 1992, KAPLAN et al. 1977 zitiert in PERKOVSKY et al. 2007). Zweitens wurde die Euro-alpine Orogenese zugrunde gelegt. Wir gehen davon aus, dass die Evolution der Euro-alpinen *Pterostichus* mit der Entwicklung hochmontaner Lebensräume in Europa unmittelbar verbunden ist. Hochmontan-Wälder existieren in Europa seit ca. 15 Millionen Jahren (MAI 1995). Da für die Analyse Sequenzdaten von zwei Vertretern Euro-alpiner *Pterostichus* zur Verfügung standen, die sehr unterschiedliche Entwicklungslinien innerhalb dieser Gruppe repräsentieren (*P. fasciatopunctatus* (Creutzer, 1799), *P. ebenus* (Quensel, 1806)) wurde die Trennung dieser Linien als der mögliche Zeitpunkt der Entwicklung von hochmontanen Lebensräumen in Europa festgelegt. Die mit beiden Kalibrierungspunkten verbundenen Unsicherheiten wurden bei der Berechnung der Divergenz-Zeiträume der *Pterostichus*-Linien berücksichtigt (Details siehe SCHMIDT et al. 2012).

Für das erste cladogenetische Ereignis im Himalaya-Endemiten *Ethira*-Clade konnte auf diese Weise ein Alter von 12–26 Millionen Jahren ermittelt werden (Abb. 10). Wenn man davon ausgeht, dass das HTO ab dem Zeitpunkt der Entwicklung hochmontaner Lebensräume von borealen Faunenelementen besiedelt wurde, dann dürfte dieser Zeitpunkt dem der ersten *Ethira*-Cladogenese unmittelbar vorausgegangen sein. Dies ist durch folgende Beobachtung



**Abb. 10:** Schematische Darstellung des Ergebnisses einer Berechnung der Divergenzzeiten von *Pterostichus*-COI-Haplotypen mittels Bayes'scher Analyse (verändert nach SCHMIDT et al. 2012). Der durch den *Ethira*-Clade repräsentierte Teil des Baumes ist durch größere Strichstärken hervorgehoben. Zur besseren Übersichtlichkeit sind die 95%-Konfidenzintervalle des Knotenalters (graue Balken) nur für den *Ethira*-Clade sowie für jene Taxa ausgewiesen, die zur Kalibrierung der molekularen Uhr dienen.

wahrscheinlich: Hochmontan-Habitats liegen in tropischen oder subtropischen Gebirgen nie als geschlossenes Band vor, sondern sind durch Zertalung +/- stark geographisch separiert, was die Cladogenese in den ausbreitungsschwachen Laufkäfergruppen enorm antreiben muss und vermutlich die Hauptursache für die extreme Artenvielfalt im HTO ist. Die phylogeographische Analyse des *Ethira*-Clades liefert hierfür eindrucksvolle Belege (SCHMIDT et al. 2012): Jede Bergkette an der Südabdachung des Hohen Himalaya weist für jede Art dieser Gruppe einen eigenen COI-Haplotypus auf. Auf den Vikarianz-Endemismus und die Bildung von Artenschwärmen in verschiedenen Gruppen himalayischer Bodenarthropoden hat bereits MARTENS (1993) eindrucksvoll hingewiesen. Im subtropischen miozänen Alpenraum dürfte dies nicht anders gewesen sein.

Auf Grundlage der Divergenzzeit-Berechnungen im *Ethira*-Clade dürfte der Südrand des HTO eine Höhe von ca. 2700–3200 m frühestens im Unteren Oligozän, vermutlich aber erst im Frühen bis Mittleren Miozän erreicht haben und damit erstmals Hochmontan-Habitats zur Verfügung gestellt haben. Diese Höhe liegt 1000–1500 m über der heutigen unteren Arealgrenze aller *Pseudethira*-Arten im Zentral-Himalaya. Diese Differenz ergibt sich aus der Tatsache, dass das Klima im Frühen bis frühen Mittleren Miozän im Durchschnitt noch bis zu 6 K wärmer war als heute (BUBENZER & RADTKE 2007) und dass der Südrand des Orogens in südlicheren Breiten gelegen haben muss (SEARLE 1996; YIN & HARRISON 2000; DECELLES et al. 2002). Setzt man kontinuierliche weitere Hebung am Südrand des HTO

voraus, so passt die mittels Laufkäferdaten ermittelte Zeitspanne der Entwicklung der Bergwaldfauna zu den Ergebnissen der Sauerstoffisotop-Analysen in Kalksedimenten (GARZIONE et al. 2000; ROWLEY et al. 2001; SAYLOR et al. 2009). Nach diesen Autoren lagen Teile des Himalaya nördlich des heutigen Hauptkammes vor 8–11 Millionen Jahren in Höhen von ca. 4000–6000 m. Das bereits im Abschnitt b) zitierte Modell von MULCH & CHAMBERLAIN (2006), wonach der Tibetische Himalaya mit Südtibet eine Höhe von ca. 4000 m schon im Eozän erreicht haben soll, wird dagegen auch aus dieser Betrachtungsweise der Laufkäferdatenlage unwahrscheinlich.

Das aus den Laufkäferdaten errechnete Zeitintervall für die beginnende Entwicklung einer Bergwaldfauna am Südrand des HTO ist eine erste, sehr grobe Annäherung und kann zukünftig auf verschiedene Art und Weise überprüft bzw. eingengt werden (SCHMIDT et al. 2012). Erstens ist es möglich, die Phylogenie der Gattung *Pterostichus* durch Einbeziehung weiterer Innen- und Außengruppen-Taxa und durch Hinzuziehung weiterer Gene in die molekularen Analysen genauer darzustellen. Das Auffinden der rezenten Schwestergruppe des *Ethira*-Clades und die sichere Darstellung des ersten cladogenetischen Ereignisses im *Ethira*-Stammbaum liefern letztlich die Eckdaten für den Zeitraum, in welchem die Evolution dieses Himalaya-Endemits begann. Zweitens ist es notwendig, die bestehenden Kalibrierungspunkte abzusichern und weitere in den Stammbaum einzufügen. Dazu gehört eine umfassende phylogeographische Bearbeitung der Euro-alpinen *Pterostichus* zur genauen Darstellung der basalen Cladogenese in

dieser Gruppe. Dazu gehört außerdem die Analyse der verfügbaren Laufkäferfossilien auf phylogenetischer Basis. Die beste Grundlage liefert hierfür der Bernstein, da er in vielen Fällen eine Analyse von stammesgeschichtlich wichtigen Merkmalen erlaubt. Wegen der relativ großen Anzahl von Laufkäfer-Inklusen ist vor allem der Baltische Bernstein relevant. Außerdem fällt dessen Entstehung mit den biogeographisch bedeutsamsten geologischen Ereignissen im Känozoikum zusammen oder geht ihnen unmittelbar voraus. Viele der als Inklusen im Baltischen Bernstein erhaltenen Arten dürften deshalb Vertreter rezenter Gruppen sein. Leider ist der Bearbeitungsstand dieses Fossilienbestandes sehr ungenügend. Zwar gibt es zahlreiche Nennungen rezenter Laufkäfergattungen aus verschiedenen Bernsteinsammlungen, so auch *Pterostichus* (KEILBACH 1982), doch wurden nur wenige der Inklusen auf phylogenetischer Basis hinreichend kritisch analysiert, so dass ihre Einordnung in rezente Gattungen als gerechtfertigt erscheint (*Protopaussus* aus dem Dominikanischen Bernstein: NAGEL 1997; *Bembidion* und *Calathus* aus dem Baltischen Bernstein: ORTUÑO & ARILLO 2009, 2010). Drittens ist eine Erweiterung der phylogeographischen Untersuchungen auf andere im Himalaya endemische Gruppen notwendig, um die am *Ethira*-Clade entwickelten Hypothesen zu überprüfen. Auf diese Weise kann auch die im Fossilienbestand akkumulierte Information besser ausgenutzt werden. Z.B. haben alle drei oben genannten, sicher aus Bernsteininklusen identifizierten Gattungen rezente Vertreter im Gebiet des HTO, *Bembidion* und *Calathus* sind außerdem artenreich im Hochmontan vertreten.

**e) Der Hohe Himalaya ist vermutlich das jüngste Gebirge am Südrand des HTO.** – Bereits im Abschnitt c) wurde auf zwei Paradoxien in der Biogeographie der Laufkäfer des Hohen Himalaya hingewiesen: Zentral-Himalaya-Endemismus und extreme Arealdisjunktionen in primär flügellosen Artengruppen. Es ist praktisch unmöglich, solche Areale mit den klassischen Modellen der Faunengese in diesem Teil des HTO zu erklären. Diese Modelle postulieren eine kontinuierliche Besiedlung des Hohen Himalaya ausgehend von den primären Entstehungszentren der Artengruppen in Mittel- und Zentralasien, Westchina (Osttibet), Indochina und dem tropischen Indien (MANI 1974; MARTENS 1993). Abgesehen von den tropisch-indischen Taxa, die ohnehin keine Vertreter in der hochmontanen Laufkäferfauna haben, müssten die verschiedenen anderen Faunenelemente den Gebirgsbogen des Hohen Himalaya von Ost nach West

oder umgekehrt besiedelt haben. Gerade bei den primär flügellosen Laufkäfergruppen wären deshalb die ursprünglichen Arten entweder im Osten oder im Westen des heutigen Gebirgssystems zu erwarten; auch die Artenzahlen innerhalb der Gruppen dürften dieses Muster aufweisen. Tatsächlich sehen die Arealbefunde in den meisten der primär flügellosen Laufkäfergruppen des Himalaya aber anders aus; Beispiele sind in den vorgehenden Abschnitten genannt worden.

In der ersten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts hat WEIGOLD (2005; postum veröffentlichtes Manuskript) auf Basis umfangreicher Studien über die Vogelwelt Hochasiens die Auffassung vertreten, dass Tibet in einer früheren orogenetischen Phase ein eigenständiges Entwicklungszentrum dargestellt hat. Hieraus soll sich ein Teil der heutigen Fauna des Himalaya und Osttibets ableiten. Die Frage nach der Herkunft der in Teilen des Hohen Himalaya (manchmal in eng begrenzten Bergregionen) endemischen Laufkäfer-Artengruppen führten SCHMIDT (2003, 2006) und SCHMIDT & HARTMANN (2009) zu der Hypothese des „tibetischen Elements in der Himalayafauna“. Diese besagt, dass es eine primäre Entwicklung der Artengruppen in Südtibet (Tibetischer Himalaya und/oder Transhimalaya) gab und dass eine sekundäre Diversifizierung nach Einwanderung in den Hohen Himalaya erfolgte. Diese Hypothese geht somit davon aus, dass der ursprüngliche Südrand des HTO nicht durch den Hohen Himalaya sondern durch die unmittelbar nördlich angrenzenden Teile des Gebirgssystems gebildet wurde. Das heutige Fehlen rezenter Vertreter der betreffenden Gruppen in Südtibet muss eine sekundäre Erscheinung und die Folge der gravierenden Umweltveränderungen durch Hebung des Hohen Himalaya und die daraus folgende Regenschattenwirkung sein (Monsunstau an der Himalaya-Südabdachung und Austrocknung Südtibets).

Diese Hypothese wurde mit der phylogeographischen Analyse des *Ethira*-Clades aufgegriffen, und ihre Grundannahmen wurden überprüft (SCHMIDT et al. 2012). Die Monophylie der Gruppe, der Endemismus aller Entwicklungslinien des Clades in jeweils kleinen Abschnitten des Gebirges, der Endemismus basaler Linien im zentralen Teil des Himalaya sowie die weiträumigen Arealdisjunktionen zwischen verwandten Linien des Clades wurden bestätigt. Eines der wichtigsten biogeographischen Ergebnisse dieser Studie ist, dass verwandte Entwicklungslinien nicht auch geographisch benachbart sein müssen. Letzteres

erwies sich eher als Ausnahme, was eine starke Stützung der Hypothese einer Südtibet-Entstehung dieser Himalaya-Laufkäfer darstellt. Sollte der *Ethira*-Clade sich zunächst in Südtibet differenziert haben und dann mit verschiedenen Linien von Norden aus den quer zu Tibet aufsteigenden Hohen Himalaya über seine Transvertäler besiedelt haben, dann sollten Arealdisjunktionen in diesen Linien die Regel sein. Und genau das ist nach den vorliegenden Untersuchungen der Fall (SCHMIDT et al. 2012).

Mit Blick auf die scheinbar enormen Schwierigkeiten der Geowissenschaften, die Frage nach dem Alter dieses höchsten Gebirges der Welt zu beantworten, schreiben die Geologen MULCH & CHAMBERLAIN (2006) im Wissenschaftsjournal „Nature“: „The elevation history of Everest and the High Himalayan peaks has yet to be unraveled“. Die bisherigen biogeographischen Untersuchungen an Laufkäfern können das Alter des Hohen Himalaya noch nicht enträtseln. Dennoch lässt sich zumindest jetzt schon ein relatives Alter feststellen: Wenn der Südrand des HTO zunächst ohne den Hohen Himalaya im Unteren oder Mittleren Miozän eine Höhe von ca. 3000 m erreicht und eine Bergwaldfauna entwickelt hat (Abschnitt d), dann sind die Ketten des Hohen Himalaya vermutlich erst im ausgehenden Miozän oder zu Beginn des Pliozäns in vergleichbare Höhen angehoben worden, also zu einem Zeitpunkt, als alle rezenten, heute entlang des Hohen Himalaya disjunkt verbreiteten Linien des *Ethira*-Clade bereits entwickelt waren (vgl. Abb. 10). Eine umfassendere phylogeographische Analyse, die weitere Artengruppen primär flügelloser Laufkäfer und eine größere Anzahl verschiedener geeigneter Gene berücksichtigt, dürfte zu erheblich genaueren Aussagen über die räumliche und zeitliche Abfolge der Gebirgsbildung kommen.

## Danksagung

Der Vegetationsgeograph und Hochasienforscher Prof. Dr. Georg Miehe (Marburg) forderte mich vor zehn Jahren im Verlauf einer Tagung in Erfurt auf, die Faunengenese der Himalaya-Laufkäfer nicht nur mit Hilfe der geologischen Literatur herzuleiten, sondern aus der Phylogenie und Verbreitung rezenter Arten eigene Rückschlüsse zur Umweltgeschichte Hochasiens zu ziehen. Ihm und den anderen Mentoren meiner Arbeit, Prof. Dr. Jochen Martens (Mainz), Prof. Dr. Torstein Solhøy† (Bergen), Dr. Ralph Bastrop (Rostock), meinen hilfreichen Freunden und Kollegen Matthias Hartmann (Erfurt), Dr. Lars Opgenoorth

(Marburg), David W. Wrase (Berlin) und nicht zuletzt meinem viel zu früh verstorbenen väterlichen Freund und Lehrer Prof. Dr. Gerd Müller-Motzfeld (Greifswald) gebührt mein aufrichtiger Dank für die langjährige und vielfältige Unterstützung. Ich danke Jon Cooter (Oxford) für die Korrektur der englischen Zusammenfassung und einem anonymen Gutachter für die hilfreichen Anmerkungen. Die Arbeiten zur Identifikation von LGM-Refugien und maximaler Höhenstufenabsenkung in Südtibet wurden durch die DFG gefördert (MI 271/20-1). Ich danke der Gesellschaft für Angewandte Carabidologie und ihren Mitgliedern für die Verleihung des Müller-Motzfeld-Preises 2012.

## Zusammenfassung

Trotz der zweifellos hohen Bedeutung des Himalaya-Tibet Orogens (HTO) für den Strahlungshaushalt und die atmosphärische Zirkulation in der jüngeren Erdgeschichte sind wesentliche geowissenschaftliche Fragestellungen erst ungenügend gelöst und zum Teil heftig umstritten. Hierzu gehören die Fragen nach dem Umfang der pleistozänen Vereisung, der regionalen Temperaturabsenkung während des letztglazialen Maximums (LGM) und dem Ablauf der känozoischen Hebungsgeschichte. Der vorliegende Beitrag verweist auf die besondere Eignung der Laufkäfer als Paläoumwelt-Proxys in Hochgebirgen. Es werden Möglichkeiten aufgezeigt, wie sich die Biogeographie und Phylogenie der Laufkäfer an der Lösung der offenen Fragen beteiligen kann, und erste Ergebnisse werden vorgestellt.

- 1) Anhand einer Untersuchung der Verbreitungsverhältnisse der semiedaphischen, flügellosen *Trechus*-Arten Tibets konnte nachgewiesen werden, dass selbst die zentralen Teile des südlichen Plateaus durch Mikroareal-Endemismus geprägt sind. Dadurch lässt sich die Bildung einer umfassenden, letztglazialen Plateauvergletscherung ausschließen und eine entsprechende Hypothese aus der Geomorphologie zurückweisen.
- 2) Aus den rezenten Arealgrenzen der alpinen Mikroareal-Endemiten im zentralen Transhimalaya und den lokalen geographischen Verhältnissen (Höhe des Talbodens) lässt sich die maximal mögliche temperaturbedingte Arealabsenkung ableiten. Hieraus kann die LGM-Temperaturabsenkung berechnet werden, die mit ca. 3-4 K die bisher aus der geowissenschaftlichen Literatur verfügbare Wertespanne erheblich eingrenzt.

- 3) Die carabidologischen Beiträge zur Hebungsgeschichte des HTO müssen aus der Entwicklungsgeschichte der Laufkäfer insgesamt abgeleitet werden. Die enorme Diversität der Laufkäfer dieses Gebietes erfordert einen hohen Aufwand für die feldbiologische Erkundung und für die taxonomische und phylogenetische Basisarbeit. Deshalb konnten bislang nur einzelne Teilaspekte zu diesem interessanten Themenkomplex bearbeitet werden. Die vorläufigen Ergebnisse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:
- a) Die Hebung Tibets in hochmontane Höhen begann vermutlich erst deutlich nach dem Beginn des Känozoikums, da keine spätkreidezeitlichen und frühkänozoischen Faunenelemente mit entsprechenden Umweltsprüchen im HTO nachweisbar sind.
  - b) Da sich verschiedene primäre Entwicklungszentren der Laufkäferfauna im Gebiet des HTO identifizieren lassen, ging der Plateau-Anhebung wahrscheinlich eine separate Hebung einzelner Abschnitte des Gebirgssystems voraus.
  - c) Am Südrand des HTO scheint nur der zentrale Teil ein eigenständiges Entwicklungszentrum gewesen zu sein. Vermutlich wurde zuerst dieser Teil in hochmontane Höhen gehoben.
  - d) Eine phylogeographische Analyse des im Himalaya endemischen *Ethira*-Clades der Gattung *Pterostichus* lässt unter Zugrundelegung einer provisorischen Kalibrierung der molekularen Uhr vermuten, dass die hochmontane Entwicklung (ca. 3000 m NN) am Südrand des HTO im Frühen bis Mittleren Miozän begann.
  - e) Die rezenten Verbreitungsverhältnisse der verschiedenen Entwicklungslinien der im Himalaya endemischen Gruppen führen außerdem zu der Hypothese ihres süd tibetischen Ursprungs. Daraus lässt sich ableiten, dass der Hohe Himalaya jünger ist, als die unmittelbar nördlich angrenzenden Gebirgsregionen des HTO.

Die Ausweitung der phylogenetischen und biogeographischen Untersuchungen auf weitere Artengruppen der Laufkäfer, die Berücksichtigung zusätzlicher DNA-Abschnitte und die Auswertung des Fossilienbestandes zur Kalibrierung der molekularen Uhr sind

die Voraussetzungen für weiterführende Beiträge der Carabidologie zur Hebungs- und Umweltgeschichte Hochasiens.

## Literatur

- AHRENS, D. (2004): Monographie der Sericini des Himalaya (Coleoptera: Scarabaeidae). – 534 S.; Dissertation. de, Verlag im Internet, Berlin.
- ALI, J.R. & J.C. AITCHISON (2004): Problem of positioning Paleogene Eurasia: a review; efforts to resolve the issue; implications for the India-Asia collision. – In: CLIFT, P., WANG, P., KUHN, W. & D. HAYES (Hrsg.): Continent-Ocean Interactions Within East Asia Marginal Seas: 23–35; Geophysical Monograph Series 149; Washington.
- ANDÚJAR, C., SERRANO, J. & J. GÓMEZ-ZURIA (2012): Winding up the molecular clock in the genus *Carabus* (Coleoptera: Carabidae): assessment of methodological decisions on rate and node age estimation. – BMC Evolutionary Biology 12: doi:10.1186/1471-2148-12-40.
- ATKINSON, T.C., BRIFFA, K.R. & G.R. COOPE (1987): Seasonal temperatures in Britain during the past 22,000 years, reconstructed using beetle remains. – Nature 325: 587–592.
- BELOUSOV, I.A. & I.I. KABAK (2005): New *Sinozonus* species from China (Coleoptera, Carabidae). – In: KONSTANTINOV, A., TISHECHKIN, A. & L. PENEV (Hrsg.): Contributions to systematics and biology of beetles. Papers celebrating the 80th birthday of Igor K. Lopatin: 199–218; Pensoft Publishers, Sofia.
- BÖHNER, J. & F. LEHMKUHL (2005): Environmental change modelling for Central and High Asia: Pleistocene, present and future scenarios. – Boreas 34: 220–231.
- BUBENZER, O. & U. RADTKE (2007): Natürliche Klimaänderungen im Laufe der Erdgeschichte. – In: ENDLICHER, W. & F.-W. GERSTENGARBE (Hrsg.): Der Klimawandel – Einblicke, Rückblicke und Ausblicke (Klimawandel): 17–26; Potsdam.
- CHEN, W.-Y. (1981): Natural environment of the Pliocene Basin in Gyrong, Xizang. – Geological and Ecological studies of Qinghai-Xizang Plateau (Science Press, Beijing) 1: 343–352.
- CONTRERAS-DIAZ, H.G., MOYA, O., OROMI, P. & C. JUAN (2007): Evolution and diversification of the forest and hypogean ground-beetle genus *Trechus* in the Canary Islands. – Molecular Phylogenetics and Evolution 42: 687–699.
- COOPE, G. R. (1986): Coleoptera analysis. – In: BERGLUND, B.E. (Hrsg.): Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology: 703–713; John Wiley & Sons Ltd., Chichester, New York, Brisbane, Toronto.
- COOPE, G.R. (2004): Several million years of stability among insect species because of, or in spite of, Ice Age climatic instability? – Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences 359: 209–214.
- CURRIE, B.S., ROWLEY, D.B. & N.J. TABOR (2005): Middle Miocene paleoaltimetry of southern Tibet: Implications for the role of mantle thickening and delamination in the Himalayan orogen. – Geology 33: 181–184.
- DECELLES, P.G., ROBINSON, D.M. & G. ZANDT (2002): Implications of shortening in the Himalayan fold-thrust belt for uplift of the Tibetan Plateau. – Tectonics 21 (6): 12/1–12/25.
- DEUVE, T. (1996): Nouveaux *Trechus* du Tibet et des régions limitrophes (Coleoptera, Trechidae). – Bulletin de la Société entomologique de France 101 (1): 65–70.

- DEUVE, T. (1997A): Nouveaux Trechini du Tibet et des régions limitrophes (Coleoptera, Trechidae). – Revue Française d'Entomologie (Nouvelle série) 19 (3-4): 139–154.
- DEUVE, T. (1997B): *Sinozulus yuae* n. gen., n. sp., premier représentant des Zolinae dans l'hémisphère Nord (Coleoptera, Trechidae). – Bulletin de la Société entomologique de France 102 (1): 31–37.
- DEUVE, T. (2005): Descriptions de nouveaux Trechini de la Chine centrale et du plateau Tibétain (Coleoptera, Trechidae). – Coléoptères 11 (25): 305–317.
- DEUVE, T., CRUAUD, A., GENSON, G. & J.-Y. RASPLUS (2012): Molecular systematics and evolutionary history of the genus *Carabus* (Col. Carabidae). – Molecular Phylogenetics and Evolution 65: 259–275.
- DU, M., KAWASHIMA, S., YONEMURA, S., YAMADA, T., ZHANG, Z., LIU, J., LI, Y., GU, S. & Y. TANG (2007): Temperature distribution in the high mountain regions on the Tibetan Plateau – Measurement and simulation. – In: OXLEY, L. & D. KULASIRI (Hrsg.): MODSIM 2007 International Congress on Modelling and Simulation: 2146–2152; Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand.
- ELIAS, S.A. (1994): Quaternary insects and their environments. – 284 S.; Smithsonian Institution Press, Washington, London.
- GARZIONE, C.N., DETTMAN, D.L., QUADE, J., DECELLES, P.G. & R.F. BUTLER (2000): High times on the Tibetan Plateau: Paleoelevation of the Thakkhola graben, Nepal. – Geology 28: 339–342.
- GIDDINGS, L. E. (1980): The physical environment of the highlands. – In: MANI, M.S. & L.E. GIDDINGS (Hrsg.): Ecology of highlands: 11–34; Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston, London.
- HARRISON, T.M., COPELAND, P., KIDD, W.S.F. & A. YIN (1992): Raising Tibet. – Science 255: 1663–1670.
- HEBERDEY, F. (1933): Die Bedeutung der Eiszeit für die Fauna der Alpen. – Zoogeographica 1 (3): 353–412.
- HETZEL, R., DUNKL, L., HAIDER, V., STROBL, M., VON EYNATTEN, H., DING, L. & D. FREI (2011): Peneplain formation in southern Tibet predates the India-Asia collision and plateau uplift. – Geology 39 (10): 983–986.
- HEYMAN, J. (2010): Palaeoglaciology of the northeastern Tibetan Plateau. – Doctoral dissertation 2010, Department of Physical Geography and Quaternary Geology, Stockholm University [summary]. – [http://www.glims.org/glacierdata/data/lit\\_ref\\_files/heyman2010.pdf](http://www.glims.org/glacierdata/data/lit_ref_files/heyman2010.pdf).
- HIEKE, F. (1983): Die historische Entwicklung der Käfer (Coleoptera). Entomologische Nachrichten und Berichte 27: 105–158.
- HIEKE, F. (2003): Die *Amara*-Arten des Subgenus *Bradytulus* Tschitscherin, 1894 (Insecta: Coleoptera: Carabidae). – In: HARTMANN M. & H. BAUMBACH (Hrsg.): Biodiversity and Natural Heritage of the Himalaya: 107–194; Verein der Freunde und Förderer des Naturkundemuseums Erfurt e.V., Erfurt.
- HOLDHAUS, K. (1906): Über die Verbreitung der Koloepieren in den mitteleuropäischen Hochgebirgen. – Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien 56: 629–639.
- HOLDHAUS, K. (1912): Kritisches Verzeichnis der borealpinen Tierformen (Glazialrelikte) der mittel- und südeuropäischen Hochgebirge. – Annalen des Naturhistorischen Hofmuseums in Wien 37: 123–293 + 18 Tafeln.
- HOLDHAUS, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. – Abhandlungen der Zoologischen Gesellschaft Wien (Wagner, Innsbruck) 18: 1–493.
- KAPP, P., DECELLES, P.G., LEIER, A.L., FABIJANIC, J.M. HE, S., PULLEN, A. & G.E. GEHRELS (2007): The Gangdese retroarc thrust belt revealed. – GSA Today: v. 17, no. 7, doi: 10.1130/GSAT01707A.1.
- KASER, G. & H. OSMASTON (2002): Tropical glaciers. – 207 S.; University Press, Cambridge.
- KEILBACH, R. (1982): Bibliographie und Liste der Arten tierischer Einschlüsse in fossilen Harzen sowie ihre Aufbewahrungsorte. Teil I. – Deutsche Entomologische Zeitschrift, N.F. 29 (1-3): 129–286.
- KLEBS, E.H.R. (1910) Über Bernsteineinschlüsse im Allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. – Schriften der Königlich-Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg i. Pr. 51: 217–242.
- KUHLE, M. (1982): Was spricht für eine pleistozäne Inlandvereisung Hochtibets? – Sitzungsberichte und Mitteilungen der Braunschweigischen Wissenschaftlichen Gesellschaft, 6 (Sonderband: Die Chinesisch/Deutsche Tibet-Expedition 1981, Braunschweig-Symposium vom 14.-16.04.1982): 68–77.
- KUHLE, M. & C. ROESRATH (1990): Geographie und Geologie der Hochgebirge. – 160 S.; Alpin-Lehrplan 11, Deutscher Alpenverein in Zusammenarbeit mit dem Oesterreichischen Alpenverein, München, Wien, Zürich.
- KUHLE, M. (2012): High glacial (LGP, LGM, MIS 3-2) ice cover in the middle Marsyandi Nadi and the Damodar-Himal down to the junction of the Nar Khola and the Marsyandi Khola (N of Annapurna Himalaya). – In: HARTMANN, M. & J. WEIPERT (Hrsg.): Biodiversity and Natural Heritage of the Himalaya: 9–46; Verein der Freunde und Förderer des Naturkundemuseums Erfurt e.V., Erfurt.
- KUTZBACH, J.E., GUETTER, P.J., RUDDIMAN, W.F. & W.L. PRELL (1989): The sensitivity of climate to late Cenozoic uplift in southern Asia and the American west: numerical experiments. – Journal Geophysical Research 94: 18393–18407.
- LEHMKUHL, F., KLINGE, M. & A. LANG (2002): Late Quaternary glacier advances, lake level fluctuations and aeolian sedimentation in Southern Tibet. – Zeitschrift für Geomorphologie, Supplementband 126: 183–218.
- LEHMKUHL, F. & L.A. OWEN (2005): Late Quaternary glaciation of Tibet and the bordering mountains: a review. – Boreas 34: 87–100.
- LI, J. (1991): The environmental effects of the uplift of the Qinghai-Xizang Plateau. – Quaternary Science Reviews 10: 479–483.
- LINDROTH, C.H. (1931): Die Insektenfauna Islands und ihre Probleme. – 599 S.; Inaugural-Dissertation, Uppsala.
- LINDROTH, C.H. (1935): The Boreo British Coleoptera. A study of the faunistic connections between the British Isles and Scandinavia. – Zoogeographica 2 (4): 579–634.
- LINDROTH, C.H. (1949): Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. III Allgemeiner Teil. – Göteborgs Kungliga Vetenskaps- och Vitterheds-Samhälles Handlingar 4 (3): 1–911.
- LIU, J., YU, G. & X. CHEN (2002): Palaeoclimate simulation of 21 ka for the Tibetan Plateau and Eastern Asia. – Climate Dynamics 19: 575–583.
- MAI, D.H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. 691 S.; G. Fischer, Jena, Stuttgart, New York.
- MANI, M.S. (1974): Ecology and Biogeography in India. – 773 S.; Junk Publishers, The Hague.
- MANI, M.S. (1986): Butterflies of the Himalaya. – 181 S.; Oxford & IBH Publ., New Dehli.
- MARTENS, J. (1979): Die Fauna des Nepal-Himalaya – Entstehung und Erforschung. – Natur und Museum 109: 221–252.
- MARTENS, J. (1993): Bodenlebende Arthropoden im zentralen Himalaya: Bestandsaufnahme, Wege zur Vielfalt und ökologische Nischen. In: SCHWEINFURTH, U. (Hrsg.): Neue Forschungen im Himalaya: 231–250; Steiner, Stuttgart.

- MARTENS, J., TIETZE, D.T. & M. PÄCKERT (2011): Phylogeny, biodiversity, and species limits of Passerine birds in the Sino-Himalayan region – a critical review. – *Ornithological Monographs* 70: 64–94.
- MEUSEL, H. & R. SCHUBERT (1971): Beiträge zur Pflanzengeographie des Westhimalajas. 1. Teil: Die Arealtypen. – *Flora* 160: 137–194.
- MIEHE, G. (1991): Der Himalaya, eine multizonale Gebirgsregion. – In: WALTER, H. & S.-W. BRECKLE (Hrsg.): *Ökologie der Erde*, Band 4. Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen außerhalb Euro-Nordasiens: 181–230; Gustav Fischer, Stuttgart.
- MOLNAR, P., BOOS, W.R. & D.S. BATTISTI (2010): Orographic Controls on Climate and Paleoclimate of Asia: Thermal and Mechanical Roles for the Tibetan Plateau. – *Earth and Planetary Sciences* 38: 77–102.
- MULCH, A. & C.P. CHAMBERLAIN (2006): The rise and growth of Tibet. – *Nature* 439: 670–671.
- MURPHY, M.A., YIN, A., HARRISON, T.M., DURR, S.B., CHEN, Z., RYERSON, E.J., KIDD, W.S.F., WANG, X. & X. ZHOU (1997): Did the Indo-Asian collision alone create the Tibetan plateau? – *Geology* 25: 719–722.
- NAGEL, P. (1997): New fossil paussids from Dominican amber with notes on the phylogenetic systematics of the paussine complex (Coleoptera: Carabidae). – *Systematic Entomology* 22: 345–362.
- ORTUÑO, V.M. & A. ARILLO (2009): Fossil carabids from Baltic amber – I – A new species of the genus *Calathus* Bonelli, 1810 (Coleoptera: Carabidae: Pterostichinae). – *Zootaxa* 2239: 55–61.
- ORTUÑO, V.M. & A. ARILLO (2009): Fossil carabids from Baltic amber – II – A new subgenus of *Bembidion* Latreille 1802 (Coleoptera: Carabidae: Bembidiini). – *Annales de la Société Entomologique de France (Nouvelle série)* 46 (1-2): 189–192.
- OWEN, L.A., CAFFEE, M.W., FINKEL, R.C. & Y.B. SEONG (2008): Quaternary glaciation of the Himalayan-Tibetan orogen. – *Journal of Quaternary Science* 23: 513–531.
- PERKOVSKY, E.E., RASNITSYN, A.P., VLASKIN, A.P. & M.V. TARASCHUK (2007): A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples. – *African Invertebrates* 48: 229–245.
- POINAR, O.P. (1992): *Life in amber*. – 350 S.; Stanford University Press, Stanford.
- RAYMO, M.E. & W.F. RUDDIMAN (1992): Tectonic forcing of late Cenozoic climate. – *Nature* 359: 117–122.
- ROWLEY, D.B. & B.S. CURRIE (2006): Paleo-altimetry of the Late Eocene to Miocene Lunpola basin, central Tibet. – *Nature* 439: 677–681.
- ROWLEY, D.B., PIERREHUMBERT, R.T. & B.S. CURRIE (2001): A new approach to stable isotope-based paleoaltimetry: implications for paleoaltimetry and paleohypsometry of the High Himalaya since the Late Miocene. – *Earth and Planet Science Letters* 188: 243–268.
- ROYDEN, L.H., BURCHFIEL, B.C. & R.D. VAN DER HILST (2008): The geological evolution of the Tibetan plateau. – *Science* 321: 1054–1058.
- RUIZ, C., JORDAL, B. & J. SERRANO (2009): Molecular phylogeny of the tribe Sphodrini (Coleoptera: Carabidae) based on mitochondrial and nuclear markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50: 44–58.
- SASAKAWA, K. & K. KUBOTA (2005) Cryptic species of the subgenus *Morphnosoma* Lutshnik (Coleoptera : Carabidae; genus *Pterostichus*) from Japan. *Entomological Science* 8: 389–404.
- SAYLOR, J.E., QUADE, J., DETTMAN, D.L., DECELLES, P.G., KAPP, P.A. & L. DING (2009): The late Miocene through present paleoelevation history of southwestern Tibet. – *American Journal of Science* 309: 1–42.
- SCHLEICH, H.H. & W. KÄSTLE (2002): Amphibians and reptiles of Nepal. – 1201 S.; Gantner Verlag, Ruggell.
- SCHMIDT, J. (2003): Neue und interessante Laufkäferarten der Gattung *Xestagonum* Habu, 1978 aus dem Himalaya (Insecta: Coleoptera: Carabidae). – In: HARTMANN, M. & J. WEIPERT (Hrsg.): *Biodiversity and Natural Heritage of the Himalaya*. Vol. 1.: 85–106; Verein der Freunde und Förderer des Naturkundemuseums Erfurt e.V., Erfurt.
- SCHMIDT, J. (2006): Die *Pterostichus*-Arten des Subgenus *Pseudethira* Sciaky, 1996, in Zentral- und West-Nepal (Coleoptera, Carabidae): Taxonomie, Phylogenie, Biogeographie. – In: HARTMANN, M. & J. WEIPERT (Hrsg.): *Biodiversity and Natural Heritage of the Himalaya*. Vol. 2: 179–243; Verein der Freunde und Förderer des Naturkundemuseums Erfurt e.V., Erfurt.
- SCHMIDT, J. (2007): Neue *Pseudethira*-Funde im Annapurna-Massiv im westlichen Zentral-Nepal-Himalaya mit Hinweisen zur Lage von Glazialrefugien im oberen Kali Gandaki- und Marsyangdi Khola-Tal (Coleoptera, Carabidae, *Pterostichus*). – *Veröffentlichungen Naturkundemuseum Erfurt* 26: 13–25.
- SCHMIDT, J. (2009): Taxonomic and biogeographical review of the genus *Trechus* Clairville, 1806, from the Tibetan Himalaya and the southern central Tibetan Plateau (Coleoptera: Carabidae: Trechini). – *Zootaxa* 2178: 1–72.
- SCHMIDT, J. (2011): Biogeographisch-phylogenetische Untersuchungen an Hochgebirgslaufkäfern: Ein Beitrag zur Umweltgeschichte des Himalaya-Tibet Orogens. – 80 S. + Anhänge; Dissertationsschrift am Fachbereich Geographie der Philipps-Universität, Marburg.
- SCHMIDT J. & M. HARTMANN (2009): *Pristosia* Motschulsky, 1865 from the Nepal Himalaya: Taxonomy and Biogeography (Coleoptera: Carabidae: Sphodrini). – *Zootaxa* 2009: 1–26.
- SCHMIDT, J., OPGENOORTH, L., HÖLL, S. & R. BASTROP (2012): Into the Himalayan exile: The phylogeography of the ground beetle *Ethira* clade supports the Tibetan origin of forest-dwelling Himalayan species groups. – *PLoS ONE* 7(9): e45482. doi:10.1371/journal.pone.0045482.
- SCHMIDT, J., OPGENOORTH, L., MARTENS, J. & G. MIEHE (2011): Neoendemic ground beetles and private tree haplotypes: two independent proxies attest a moderate LGM summer temperature depression of 3 to 4K for the southern Tibetan Plateau. – *Quaternary Science Reviews* 30: 1918–1925.
- SCHÖNIGER M. & A. VON HAESLER (1999): Toward assigning helical regions in alignments of ribosomal RNA and testing the appropriateness of evolutionary models. – *Journal of Molecular Evolution* 49: 691–698.
- SCHÜTZE, H. & F. KLEINFELD (2007): Die Caraben Chinas – Systematik – alle Taxa – Lexikon aller literaturbekannt Fundorte. 3. völlig neubearbeitete Auflage. – 332 S.; Verlag Peks, Schwanfeld.
- SEARL, M.P. (1996): Geological evidence against large-scale pre-Holocene offsets along the Karakoram Fault: Implications for the limited extrusion of the Tibetan Plateau. – *Tectonics* 15 (1): 171–186.
- SMITH, C. (1994): *Butterflies of Nepal (Central Himalaya)*. – 368 S.; Craftsman Press, Bangkok.
- SPICER, R.A., HARRIS, N.B., WIDDOWSON, M., HERMAN, A.B., GUO, S., VALDES, P.J., WOLFE, J.A. & S.P. KELLEY (2003): Constant elevation of southern Tibet over the past 15 million years. – *Nature* 42: 622–624.
- THIELE, H.U. (1974): Physiologisch-ökologische Studien an Laufkäfern zur Kausalanalyse ihrer Habitatbindung. – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 1973: 39–54.
- WANG, P. (2004): Cenozoic deformation and the history of sea-land interactions in Asia. – In: CLIFT, P., WANG, P., KUHN, W. & D. HAYES (Hrsg.): *Continent-Ocean Interactions within East Asia Marginal Seas*: 1–20; Geophysical Monograph Series 149; Washington.

- WANG, Y., DENG, T. & D. BIASATTI (2006): Ancient diets indicate significant uplift of southern Tibet after ca. 7 Ma. – *Geology* 34 (4): 309–312.
- WANG, C., ZHAO, X., LIU, Z., LIPPERT, P.C., GRAHAM, S.A., COE, R.S., YI, H., ZHU, L., LIU, S. & Y. LI (2008): Constraints on the early uplift history of the Tibetan Plateau. – *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105 (13): 4987–4992.
- WEIGEL, I. (1969): Systematische Übersicht über die Insektenfresser und Nager Nepals nebst Bemerkungen zur Tiergeographie. – *Khumbu Himal* 3 (2): 149–196.
- WEIGOLD, H. (2005): Die Biogeographie Tibets und seiner Vorländer. – *Mitteilungen des Vereins sächsischer Ornithologen* 9, Sonderheft 3: 1–445.
- WEITSCHAT, W. & W. WICHARD (1998): Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. – 256 S.; Pfeil-Verlag, München.
- WILL, K.W. & A.S. GILL (2008): Phylogeny and classification of *Hyphes auctorum* (Coleoptera: Carabidae: Pterostichini: *Pterostichus*). – *Annals of Carnegie Museum* 77: 93–127.
- WRASE, D.W. & J. SCHMIDT (2006): A first representative of the tribe Metriini in the Palaearctic: *Sinometrius* gen. nov. *turnai* spec. nov. (Coleoptera, Carabidae, Metriini). – In: HARTMANN, M. & J. WEIPERT (Hrsg.): Biodiversity and Natural Heritage of the Himalaya. Vol. 2.: 315–324; Verein der Freunde und Förderer des Naturkundemuseums Erfurt e.V., Erfurt.
- XU, R., CAI, X., ZHANG, Y., SHAN, L. CHEN, Y., QI, J. & G. WANG (2009): Impact on phased uplift of Tibetan Plateau on environmental changes since late Middle Pleistocene: Palynological records in the three terraces of Middle Shiquan River. – *Frontiers of Earth Science in China* 3 (4): 402–410.
- ZHENG, Y.Q., YU, G., WANG, S.M., XUE, B., ZHUO, D.Q., ZENG, X.M. & H.Q. LIU (2004): Simulation of paleoclimate over East Asia at 6 ka BP and 21 ka BP by a regional climate model. – *Climate Dynamics* 23: 513–529.
- ZHANG, K.J. (2000): Cretaceous palaeogeography of Tibet and adjacent areas (China): tectonic implications. – *Cretaceous Research* 21: 23–33.
- ZHANG, D., FENGQUAN, L. & B. JIANMIN (2000): Eco-environmental effects of the Qinghai-Tibet Plateau uplift during the Quaternary in China. – *Environmental Geology* 39 (12): 1352–1358.
- ZHOU, Z., YANG, Q. & K. XIA (2007): Fossils of *Quercus* sect. *Heterobalanus* can help explain the uplift of the Himalayas. – *Chinese Science Bulletin* 52 (2): 238–247.

Manuskripteingang: 13.2.2013

### Anschrift des Verfassers:

Dr. Joachim Schmidt  
Lindenstr. 3a  
D – 18211 Admannshagen  
Email: schmidt@agnum.de

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Angewandte Carabidologie](#)

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Schmidt Joachim

Artikel/Article: [Biogeographisch-phylogenetische Untersuchungen an Hochgebirgslaufkäfern zur Erkundung der Umweltgeschichte des Himalaya-Tibet Orogens 41-66](#)