

Beitr. Ent.	Berlin	ISSN 0005-805X
43(1993)2	S. 237-318	18.06.1993

## Phylogenetisch-systematische Revision des Genus *Temnorhynchus* HOPE, 1837 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae: Dynastinae: Pentodontini)

### 1. Teil: Phylogenetische Analyse, mit Anmerkungen zur phylogenetisch-systematischen Methodologie

Mit 106 Abbildungen

FRANK-THORSTEN KRELL<sup>1</sup>

Eberhard-Karls-Universität, Zoologisches Institut, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie, Auf der Morgenstelle 28, D-72076 Tübingen, Germany

#### Abstract

For the phylogenetic analysis of the afrotropical/east-mediterranean genus *Temnorhynchus* HOPE, 1837 (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae: Dynastinae: Pentodontini) the ecological-adaptive and organismic relations of some structures of the head, especially the lamina epicranialis, the mouth parts, the pronotum, the legs, the alae, the aedeagus, the surface sculpture and the colouration are discussed. The value of these definable characters for phylogenetic systematics is mostly poor. On this basis the phylogenetic system is not completely recognizable.

The hypothetic phylogenetic system of *Temnorhynchus* is elaborated and shown in argumentation diagrams (cladograms). The genus consists of two monophyla, i.e. the subgenus *Temnorhynchodes* PRELL (six Madagascan species plus *T. retusus* and *T. scutiger*) and the subgenus *Temnorhynchus* s.str. (18 species), and of two species sedis incertae, i.e. *T. grandicornis* FAIRMAIRE and *T. cribratus* BATES. The former genus *Neotemnorhynchus* JANSSENS, 1949, is a junior synonym of *Temnorhynchus* HOPE. The genus group {*Dipelicus* HOPE + *Lonchotus* ARROW + *Ampotis* DECHAMBRE & MADGE} is postulated as the adelphotaxon (sister group) of *Temnorhynchus*.

Besides morphology, the chorology, biogeography, autecology, and phenology of the taxa are studied. The *Temnorhynchus* species seem to prefer sandy soil with high grasses such as sugar cane. The morphology of the head and the legs shows typical adaptations to sand-burrowing habits. The record of the damage of *T. coronatus* ("*sansibaricus*") to cocos palms is refuted.

#### Zusammenfassung

Für die konsequent phylogenetische Analyse des afrotropisch-ostmediterranen Genus *Temnorhynchus* HOPE, 1837 (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae: Dynastinae: Pentodontini) werden die ökologisch-adaptiven und organismischen Beziehungen einiger Strukturen des Kopfes, insbesondere der Lamina epicranialis, der Mundwerkzeuge, des Pronotum, der Beine, der Alae, des Aedeagus sowie der Oberflächenskulptur und der Färbung untersucht. Die Relevanz dieser durch den Taxonomen definierbaren Merkmale für die phylogenetische Analyse ist zumeist gering. Das phylogenetische System kann auf der vorliegenden Datengrundlage nicht vollständig erkannt werden.

Das hypothetische phylogenetische System des Genus *Temnorhynchus* wird in Argumentationsschemata ("Cladogrammen") dargestellt. Die Gattung umfaßt zwei Monophyla, die Untergattung *Temnorhynchodes* PRELL mit sechs madagassischen Arten sowie *T. retusus* und *T. scutiger*, die Untergattung *Temnorhynchus* s.str. mit 18 Arten und schließlich zwei Arten ungeklärter Verwandtschaft, *T. grandicornis* FAIRMAIRE und *T. cribratus* BATES. Die frühere Gattung *Neotemnorhynchus* JANSSENS, 1949, wird als jüngeres Synonym zu *Temnorhynchus* HOPE gestellt. Als Adelphotaxon von *Temnorhynchus* wird die Gattungsgruppe {*Dipelicus* HOPE + *Lonchotus* ARROW + *Ampotis* DECHAMBRE & MADGE} postuliert.

Neben der Morphologie werden Chorologie, Biogeographie, Autökologie und Phänologie der Taxa behandelt. Die rezenten Areale der Arten und Artengruppen werden unter Berücksichtigung palökologischer Befunde diskutiert. Die *Temnorhynchus*-

<sup>1</sup>Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. FRANK-THORSTEN KRELL, Universität Tübingen, Zoologisches Institut, Auf der Morgenstelle 28, D-72076 Tübingen

Arten scheinen sandigen Boden mit hohen Gräsern (z.B. Zuckerrohr) zu bevorzugen. Kopf und Beine zeigen typische Adaptationen an das Graben im sandigen Boden. Die Schädlingsmeldung von *T. coronatus* ("*sansibaricus*") an Kokospalmen wird widerlegt.

Key Words: Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae, Dynastinae, *Temnorhynchus* HOPE, *Neotemnorrhynchus* JANSSENS syn.nov., revision, phylogenetic analysis, theory of phylogenetic systematics, chorology, biogeography, ecological-adaptive relations, organismic relations.

## Inhalt

Abstract	237
Zusammenfassung	237
Key words	238
Inhalt	238
I. Einführung	239
II. Material, methodische Limitierungen und Methodologie	240
II.a. Material	240
II.b. Methodische Limitierungen	241
II.c. Methodologie	241
III. Die Stellung des Genus <i>Temnorhynchus</i> HOPE im System der Pentodontini	245
III.a. Die bisherige Klassifikation als Grundlage für den Versuch einer Systematisierung	245
III.b. Phylogenetische Analyse	246
III.c. Biogeographische Aspekte	248
IV. Die Merkmale: Form, Funktion und evolutiver Wandel	249
IV.a. Lamina epicranialis	250
IV.b. Ocularanthus	253
IV.c. Antennen	254
IV.d. Maxillen	254
IV.e. Apiculus der Mandibeln	256
IV.f. Labium	257
IV.g. Beine	257
IV.h. Pronotum	259
IV.i. Punktierung der Elytren und des Pronotum	259
IV.j. Färbung	260
IV.k. Alae	261
IV.l. Aedoeagus	261
V. Die Taxa: Phylogenetische Systematik und Chorologie	261
V.a. Untersuchtes Material, chorologische, phänologische und ökologische Auswertung	261
V.b. Zur phylogenetischen Auswertung des Materials	266
V.c. Das hypothetische System	266
1. Subgenus <i>Temnorrhynchodes</i> PRELL	266
1.1. Sammelgruppe ( <i>Temnorrhynchodes</i> s.str.)	267
1.1.1. <i>Temnorhynchus descarpentriensi</i> PAULIAN, 1946	268
1.1.2. <i>Temnorhynchus perrieri</i> FAIRMAIRE, 1899	268
1.1.3. <i>Temnorhynchus acutemarginatus</i> DECHAMBRE, 1976	268
1.1.4. <i>Temnorhynchus coquerelii</i> FAIRMAIRE, 1868	269
1.1.5. <i>Temnorhynchus truncatus</i> (KLUG, 1833) BURMEISTER, 1847	269
1.2. ( <i>T. repandus</i> + <i>T. scutiger</i> )	270
1.2.1. <i>Temnorhynchus repandus</i> BURMEISTER, 1847	271
1.2.2. <i>Temnorhynchus scutiger</i> KOLBE, 1905	272
?2. <i>Temnorhynchus</i> (sed.inc.) <i>cribratus</i> BATES, 1884	273
3. <i>Temnorhynchus</i> (sed.inc.) <i>grandicornis</i> FAIRMAIRE, [1900]	274
4. Subgenus <i>Temnorhynchus</i> s.str.	275
4.1. <i>Temnorhynchus rugatus</i> KOLBE, 1905	276
4.2. <i>Temnorhynchus flavipennis</i> ARROW, 1937	276
4.3. Sammelgruppe	277
4.3.1. <i>Temnorhynchus overlaeti</i> BURGEON, 1947	277
4.3.2. <i>Temnorhynchus stormsi</i> DUVIVIER, 1891	278
4.3.3. " <i>{T. coronatus + T. baal + T. sjoestedti}</i> "	279

4.3.3.1. <i>Temnorhynchus coronatus</i> (FABRICIUS, 1781) HOPE, 1837 -?Gruppe	280
4.3.3.2. ( <i>T. baal</i> + <i>T. sjoestedti</i> )	282
4.3.3.2.1. <i>Temnorhynchus baal</i> REICHE & SAULCY, 1856	282
4.3.3.2.2. <i>Temnorhynchus sjoestedti</i> KOLBE, 1910	284
4.3.4. Sammelgruppe	285
4.3.4.1. <i>Temnorhynchus luna</i> FAIRMAIRE, 1868	286
4.3.4.2. Sammelgruppe	286
4.3.4.2.1. <i>Temnorhynchus tridentatus</i> LANSBERGE, 1886	287
4.3.4.2.2. Sammelgruppe	288
4.3.4.2.2.1. <i>Temnorhynchus burgeoni</i> PAULIAN, 1946	289
4.3.4.2.2.2. <i>T. raffrayi</i> -Gruppe	290
4.3.4.2.2.2.1. <i>Temnorhynchus congoanus</i> PAULIAN, 1946	290
4.3.4.2.2.2.2. <i>Temnorhynchus minor</i> PAULIAN, 1946	291
4.3.4.2.2.2.3. <i>Temnorhynchus raffrayi</i> FAIRMAIRE, 1887	291
4.3.4.2.2.3. <i>Temnorhynchus zambeziensis</i> KRELL, 1992	292
4.3.4.2.2.4. <i>Temnorhynchus</i> sp. nov. KRELL, im Druck	293
4.3.4.2.3. Sammelgruppe	294
4.3.4.2.3.1. ( <i>T. clypeatus</i> + <i>T. elongatus</i> )	294
4.3.4.2.3.1.1. <i>Temnorhynchus clypeatus</i> KLUG, 1855	295
4.3.4.2.3.1.2. <i>Temnorhynchus elongatus</i> ARROW, 1937	297
4.3.4.2.3.2. <i>Temnorhynchus retusus</i> (FABRICIUS, 1781) HOPE, 1837	297
Danksagung	299
Literatur	299

## I. Einführung

Das Genus *Temnorhynchus* HOPE, 1837, (Lamellicornia, Dynastinae) umfaßt rezent 29 Species bzw. Subspecies, die in der afrotropischen und der madegassischen Region vorkommen. Lediglich das Areal einer Art, *Temnorhynchus baal* REICHE & SAULCY, liegt in der paläarktischen Region und reicht von der Arabischen Halbinsel über Nordostafrika bis zum Hoggar, nach Syrien, Kreta und Naxos. Nur wenige Arten werden häufig angetroffen, so *T. coronatus* (F.) und *T. tridentatus* LANSB., deren Verbreitungsgebiet sich zudem über weite Teile Afrikas erstreckt. Das Gros der Arten findet sich in den Sammlungen auch der großen Museen nur in wenigen Exemplaren, obwohl sie aufgrund ihrer Körperlänge von 9,5 mm bis annähernd 30 mm den Sammlern auffallen dürften.

Innerhalb der Dynastinae (Nashornkäfer, rhinoceros beetles) zeichnet sich das Genus *Temnorhynchus* HOPE durch die Ausbildung einer epicranialen, dorsoventralen, dorsad zumeist über das Niveau des Vertex erhobenen, flachen Platte aus (Fig. 12, p. 307; Fig. 53-77, pp. 312-314). Ähnliche Bildungen treten nur bei wenigen Gattungen der Dynastinae auf. Die meisten Taxa dieser Unterfamilie besitzen im Bereich der Epicranialnaht entweder keine Auszeichnung oder aber Höcker bis stark verlängerte Hörner. Aufgrund dieser gattungsspezifischen Kopfplatte, der Lamina epicranialis, können die *Temnorhynchus*-Arten leicht erkannt werden. Andererseits kann ein derartig eindeutiges Merkmal eine Stasis der Systematik bewirken. Die traditionell arbeitenden, typologischen Systematiker stellten *Temnorhynchus* an den Anfang der erarbeiteten Bestimmungstabelle<sup>2</sup>, die das Endziel der meisten taxonomischen und klassifikatorischen Abhandlungen darstellte (PAULIAN 1954: 1121; ENDRÓDI 1974: 5, 11f; BARAUD 1985: 558; DECHAMBRE 1986: 31). Damit war die Gattung ausgeschlüsselt, und weitere phänetische Ähnlichkeiten mit anderen Taxa mußten nicht berücksichtigt werden. Anders verfahren nur PÉRINGUEY (1901: 510), JANSSENS (1942: 8f) und FERREIRA (1966a: 13), doch Ansätze einer konsequent phylogenetischen Interpretation der systematischen Stellung von *Temnorhynchus* finden sich nicht. Erschwerend für die Gesamtbetrachtung der weltweit verbreiteten Pentodontini wirken sich die stets regional begrenzten Revisionen aus. Auch ENDRÓDI, der die Weltfauna der Dynastinae vollständig revidierte, erstellt für beinahe jede zoogeographische Region separate Tabellen

<sup>2</sup>d.h. in die erste oder zweite Alternative der behandelten Pentodontini-Genera.

(ENDRŐDI 1985). Die phänetischen Ähnlichkeiten aller bisher aufgestellten Genera sind somit nicht dokumentiert, was die Ausarbeitung einer phylogenetischen Analyse erschwert.

Aus der Kombination verschiedener Merkmalsausprägungen (character states), wie z.B. der Lamina epicranialis und der komprimierten und apikal verbreiterten Beine, können wir auf Psammophilie der Arten dieser Gattung schließen, was SWEENEY (1967: 40) in seiner Darstellung der autökologischen Ansprüche von *T. clypeatus* zumindest für diese Species bestätigt.

Die ökonomische Bedeutung der *Temnorhynchus*-Arten ist gering. So finden sie bei EVANS (1952) in der Liste der schädlichen Insekten des britischen Commonwealth keine Erwähnung. Im Jahre 1943 fällt *T. clypeatus* KLUG erstmalig als Schädling an Zuckerrohr (*Saccharum officinarum*) in Natal auf: "The adult beetles burrowed into the sticks, destroyed or damaged the eyes and killed many of the young shoots. [...] Damage to sugarcane would only take place if the setts were in the ground at the time when the adults were emerging. As this appears to take place over a short period only, the danger from this species is not great." (DICK 1943).

Später stellt SWEENEY (1966a; 1966b; 1967) nach seinen Untersuchungen in Zuckerrohr-Pflanzungen Swazilands, die auch die Larven berücksichtigten, fest:

"*Temnorhynchus clypeatus* is of considerable economic importance where it occurs, but fortunately this species is restricted to a certain habitat." (1967: 38).

Larven des zweiten und dritten Stadiums fressen an Wurzeln. Die Adulti ernähren sich ebenfalls von subterranean Teilen der Pflanzen (SWEENEY 1967: 53). Auch "*T. raffrayi*"-Larven wurden von SWEENEY (1967) im Boden der Zuckerrohrfelder gefunden, wobei es sich wahrscheinlich um *T. zambeziensis* KRELL handelte. Die von WILLCOCKS (1925: 207ff) für möglich gehaltene Schädlichkeit von *T. baal* im ägyptischen Zuckerrohranbau wurde von EZZAT & ATRIES (1969) nicht bestätigt. *T. coronatus* wurde von SARAIVA (1939: 109) in Moçambique und fälschlicherweise von MORSTATT<sup>3</sup> (1912: 256f) in Tanzania als schädlich in Kokos-Palmen gemeldet ("chewing of, and cutting off the stems" [SARAIVA, l.c.]), OBERHOLZER (1963: 85) konstatiert ernste Schäden an Erdbeerkulturen im Transvaal durch Larvenfraß von *Temnorhynchus coronatus*:

"The larvae occurred mainly at a depth of two or four inches underground and fed on the young succulent roots. In the absence of these they attacked the bark and wood of the older brown roots and the underground stems of the plants."

In den letzten fünfzig Jahren wurde das Genus *Temnorhynchus* von PAULIAN (1946) sowie von ENDRŐDI (1976) im Rahmen seiner Monographie der Weltfauna der Dynastinae typologisch revidiert. Die madegassischen Arten behandelt DECHAMBRE (1986). Nachdem ich in vorangehenden Arbeiten einige taxonomische Probleme diskutiert habe (KRELL 1992a, im Druck), sollen in der vorliegenden Studie auf dieser Grundlage die phylogenetischen Beziehungen der *Temnorhynchus*-Arten und -Artengruppen analysiert werden, um eine Diskussionsgrundlage für zukünftige Untersuchungen zu schaffen.

## II. Material, methodische Limitierungen und Methodologie

### II.a. Material

Nachstehend aufgeführte Institutionen stellten Material (ca. 1650 Individuen) zur Verfügung. Im folgenden wird nur noch durch deren "4-letter codens" (nach ARNETT & SAMUELSON 1986) auf den

---

<sup>3</sup>MORSTATT führt seine Meldungen von "*Oryctes cristatus* SNELL" und "*Temnorhynchus sansibaricus* KOLBE" folgendermaßen ein: "Kokospalmen. Das Bezirksamt Bagamoyo übersandte eine große Anzahl der dort gesammelten Nashornkäfer." Nähere Angaben über die Fundumstände und Art der Schädlichkeit finden sich nicht. Dennoch wird *zanzibaricus* als Kokos-Schädling von LEPESME (1947: 97, 447) und LE PELLEY (1959: 12) unter Berufung auf MORSTATT aufgeführt. Im ZMHB befindet sich ein Pärchen der genannten Serie aus Bagamoyo, von GEBIEN oder MORSTATT als *T. sansibaricus* determiniert (cfr. Fußnote in der Materialauflistung im 2. Teil dieser Arbeit). Es handelt sich bei beiden Exemplaren eindeutig um *T. clypeatus* KLUG, dessen Schädlichkeit an Kokospalmen bisher unbestätigt blieb.

## Verwahrungsort der jeweiligen Exemplare hingewiesen.

- BMNH: The Natural History Museum, Department of Entomology, Cromwell Road, GB - London SW7 5BD, England [früher: British Museum (Natural History)].
- DEIC: Deutsches Entomologisches Institut, Schicklerstraße 5, D-16225 Eberswalde-Finow.
- FTKC: Privatsammlung des Verfassers.
- HNHM: Zoological Department of the Hungarian Natural History Museum, Baross utca 13, H-1088 Budapest.
- ISNB: Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Rue Vautier 29, B-1040 Bruxelles.
- JSBC: Privatsammlung von Joachim Schulze, Mahlsdorfer Straße 98 c, D-12555 Berlin.
- MGFT: Entomologisches Institut, Museum G. Frey, (c/o Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstraße 21, D-81247 München).
- MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Entomologie, 45, rue Buffon, F-75005 Paris.
- MRAC: Musée Royal de l'Afrique centrale, Steenweg op Leuven, B-3080 Tervuren.
- SMFD: Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main.
- SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.
- SMTD: Staatliches Museum für Tierkunde, Augustusstraße 2, D-01067 Dresden.
- TMSA: Transvaal Museum, Paul Kruger Street, P.O. Box 413, Pretoria 0001, RSA.
- ZFMK: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König, Adenauerallee 150-164, D-53113 Bonn.
- ZMHB: Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Zoologisches Museum, Invalidenstraße 43, D-10115 Berlin.
- ZSMC: Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstraße 21, D-81247 München.

Zusätzlich werden folgende Sammlungen im Katalog (im 2. Teil der Revision) als Aufbewahrungsorte von typischem Material erwähnt:

- RPDC: Privatsammlung von Roger-Paul Dechambre, Paris.
- SAMC: South African Museum, Cape Town 8000, RSA.
- ZMUC: Zoological Museum, University of Copenhagen, DK-2100 København Ø.

## II.b. Methodische Limitierungen

Durch die Seltenheit der meisten *Temnorhynchus*-Arten und das völlige Fehlen von frischem oder gut fixiertem Material können in der phylogenetischen Analyse nur diejenigen Merkmale berücksichtigt werden, die betrachtet werden können, ohne den Zustand des Objektes merklich zu beeinträchtigen. Eine völlige Zerlegung der Objekte ist aus konservatorischen Gründen nur bei häufigeren Arten und bei Exemplaren einer größeren Serie vertretbar. Vergleichende Untersuchungen schwer zugänglicher Merkmale sind daher im vorliegenden Falle ausgeschlossen und wurden teilweise auch von der verleihenden Institution untersagt.

Maxillen und Aedoeagi wurden in gequollenem Zustand gezeichnet (Scheerpeltz-Lösung bzw. Aqua demineralisata), doch sind irreversible Verwindungen der Sklerite durch die vollständige und lange währende Austrocknung der zum Teil sehr alten Objekte nicht ausgeschlossen.

Die Alae wurden vom Körper entfernt und mit Hilfe einer Klebefolie auf Kartonplättchen geklebt (KRELL 1992b). Mikroskopische Präparate wurden aus sammlungstechnischen Gründen nicht angefertigt.

## II.c. Methodologie

Die phylogenetische Analyse wird nach HENNIGS (1982) Methodologie durchgeführt. Phylogenetische Analysen innerhalb einer Gattung wurden nicht häufig publiziert, was auch NAGEL (1987: 21) konstatiert, obwohl das Studium interspezifischer Verwandtschaftsverhältnisse den unmittelbaren Bezug der HENNIGSchen Methodologie zu den Prozessen der Mikroevolution bietet. Auch wenn wir uns durch die (oft vernachlässigte) Diagnostizierung von Grundplänen mittelbar mit interspezifischer Verwandtschaft befassen, können wir, aufgrund der unbekanntem Zahl von Aussterbeereignissen im Zeitraum zwischen dem Ende der Existenz der Stammart und dem rezenten Zeitschnitt, die synökologischen

Beziehungen und biogeographischen Konstellationen innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe nur durch das Studium der rezenten Arten erahnen. Die Schwierigkeiten, auf die der Versuch, die phylogenetischen Verhältnisse niederer Taxa zu diagnostizieren, in der Praxis trifft, wurden bereits von KLAUSNITZER (1974) erwähnt. Einige Punkte, die mir wichtig erscheinen, seien im folgenden kurz angesprochen.

#### Bestimmung der Lesrichtung

Die mangelnde Kenntnis der Phylogenie der Taxa der Pentodontini, die nicht einmal selbst als Monophylum diagnostiziert sind, erschwert den Außengruppenvergleich sehr. Es soll daher nicht versucht werden, eine Gruppe, etwa ein bestimmtes Genus, als Außengruppe zu bevorzugen, sondern übereinstimmende komplexe Strukturen innerhalb der Pentodontini zu suchen und deren Konvergenzwahrscheinlichkeit abzuschätzen. Das hypothetische Adelphotaxon von *Temnorhynchus* wird in Kapitel III diskutiert.

Innerhalb der Gattung *Temnorhynchus* wird die Lesrichtung primär durch Außengruppenvergleich bestimmt. Wenn dies nicht möglich ist, muß die innere Stimmigkeit nach dem Parsimonieprinzip entscheiden. Jedoch findet sich gerade in einer Gattung, d.h. innerhalb einer Gruppe enger phylogenetischer Verwandtschaft, ein größerer Anteil von Merkmalen, bei denen Homoplasien auftreten können, als dies bei höheren Taxa aufgrund von Anagenese und Aussterbeereignissen der Fall ist. Daher verliert das Parsimonieprinzip in der gegenwärtig häufig angewandten formalistischen Interpretation als Prinzip der Minimierung von Homoplasien an Bedeutung. Berücksichtigung finden muß ebenfalls das Ökonomieprinzip (PETERS & GUTMANN 1971; PETERS 1985), nach dem die Anagenese der Merkmale weitgehend ablaufen muß und das damit als evolutionsbiologisch begründetes Lesrichtungskriterium große Bedeutung besitzt. Mangelnde Kenntnis um Biologie, Ethologie und Autökologie erschweren jedoch die Beurteilung, welche der Ausprägungsalternativen eines Merkmals einen ökonomischen Vorteil im ökologischen und organismischen Gesamtzusammenhang bietet.

Wegweisend sind oftmals eher die Plesiomorphien als die Apomorphien, insbesondere wenn letztere sich in Reduktionen oder geringfügigen Modifikationen zeigen. Eine komplexe Struktur, die nach Außengruppenvergleich als plesiomorph erkannt wurde, kann, nachdem einmal vollständig reduziert, nur unter Hinzuziehung einer aufwendigen Zusatzhypothese<sup>4</sup> wieder im alten Zustand erscheinen. Zudem weist HALDANE (1958) darauf hin, daß "es für jeden Fall von progressiver Evolution, bei dem die Nachkommen eine höhere Komplexität in Aufbau und Verhalten aufweisen als ihre Vorfahren, zehn Fälle von regressiver Evolution gibt. Der Hauptgrund, warum die Evolution im Ganzen progressiv zu sein scheint, liegt daran, daß eine Art, die eine neue Fähigkeit erworben hat, mit größerer Wahrscheinlichkeit neue Arten aus sich entstehen läßt als eine Art, die bestehende Fähigkeiten verloren hat." (zitiert aus KIMURA 1987: 61).

Gänzlich verfehlt ist die Konsequenz, die transformierte Cladisten (pattern cladists) aus diesen Schwierigkeiten ziehen können, nämlich auf die Bestimmung von Lesrichtungen a priori (MEACHAM 1984) oder gar vollkommen zu verzichten, wie z.B. KOHLMANN & HALFFTER (1990: 7):

"For the present analysis all characters were coded as unordered, since sister groups in and outside *Canthonina* are not yet defined, thus rendering the character transformation series unknown. Character polarities can be determined subsequently by rooting the tree with an outgroup using the parsimony criterion ([...]). However, MEACHAM (1984) has argued that character polarities are not known with certainty. We consider that an analysis of character polarity under such circumstances would not be very informative, since we are analyzing only a few species and the results could be misleading. For this reason we have not attempted to determine character polarities."

<sup>4</sup>Die Zusatzhypothese verliert an Gewicht, wenn die Reduktion durch einen kleinen, additiven Schritt im morphogenetischen Prozeß, z.B. durch den vorzeitigen Stopp eines Determinationsstroms, bedingt wird. Ein kleiner additiver Schritt kann leicht gegenselektiert werden und verschwinden, so daß der nunmehr ungestörte Prozeß wieder ablaufen kann. Da über epigenetische Prozesse sehr wenig bekannt ist, kann über Konvergenzwahrscheinlichkeiten nur spekuliert werden.

Damit wird das grundlegende Theorem der konsequent phylogenetischen Systematik mißachtet, nur durch Autapomorphien konstituierte Monophyla in die Analyse eingehen zu lassen. MEACHAM (l.c.) erkennt zwar die fundamentale Bedeutung des einen gemeinsamen Vorfahren zweier Semaphoronten gleicher Merkmalszustände für eine genealogisch begründete Systematik, erfaßt jedoch nicht den grundlegenden Unterschied von Symplesiomorphien und Synapomorphien in ihrer Anwendbarkeit für die Diagnostizierung monophyletischer Taxa. Nur durch Synapomorphien können wir ein Monophylum diagnostizieren, und dies ist die Grundlage der konsequent phylogenetischen Systematik.

"Though most cladists would profess to be practising HENNIG's 'phylogenetic classification'<sup>5</sup>, one suspects that few of them have seriously read HENNIG. In practice, it seems to me that they owe more to the 'numerical taxonomists' of a previous generation that [sic!] to the German dipterist." (CROWSON 1991: 3).

Autoren, die die Lesrichtung nicht a priori diagnostizieren, befassen sich mit einer reinen Ähnlichkeitsanalyse, haben das Gebiet der Systematisierung verlassen und erstellen eine Klassifikation ohne ontologische Qualität.

#### Parsimonie und character weighting

Durch die geringen intraspezifischen Unterschiede in der Ausprägung der Merkmale ist ein Oszillieren zwischen zwei Zuständen im evolutionären Ablauf durchaus vorstellbar, z.B. zwischen schwächerer und stärkerer Elytralpunktierung, zwischen schwächerer und stärkerer Runzelung der Lamina, zwischen schwächerer und stärkerer Erweiterung des metatibialen Calcars etc. CROWSON (1991: 5) nennt dies phyletic 'noise'. Möglicherweise handelt es sich in derartigen Fällen nur um interspezifisch wechselnde Häufigkeitsverhältnisse der diversen Allele gleicher Loci im Polygensystem ohne Fixierung bzw. Elimination bestimmter Allele, so daß die Möglichkeit der Reversibilität nach der Isolation einer entsprechenden Population gegeben ist. Daß Homoplasien äußerst häufig auftreten können, wurde schon mehrfach ausdrücklich festgestellt (cfr. ARNOLD 1981: 21; HEISSIG 1981; BUTLER 1982: 236; GAULD & MOUND 1982: 81; PANCHEN 1982: 320; SÆTHER 1986: 7; WHEELER 1986: 103; WILLMANN mdl. Mitt. 1992). Die formalistische Anwendung einer auf strikte Parsimonie (Minimierung der Homoplasien) ausgerichteten (transformiert-)cladistischen Methodik ist insbesondere auf der interspezifischen Ebene eines Zeitschnittes höchst problematisch, da sie zwar ein sparsames, aber irreales "System" produziert. Diese Problematik überträgt sich, mehr oder weniger abgeschwächt durch Anagenese und unvorhersehbare Aussterbeereignisse im Zeitlauf, auf das System der höheren Taxa. Hier manifestiert sich gleichfalls dieser phyletic noise in einer hohen Anzahl von Homoplasien zwischen sicher diagnostizierten Monophyla (cfr. z.B. MINET 1991: 70).

Gewiß ist das Parsimonieprinzip (Ockham's razor) "like the validity of logic in nature, an assumption without science would not be possible" (GHISELIN 1966: 214f). Es darf jedoch nicht reduktionistisch auf eine Matrix gleichwertiger, als apomorph postulierter Merkmalsausprägungen angewandt werden (cfr. PANCHEN 1982), da die zugrundeliegenden Merkmale nicht gleichwertig sind. Unterschiedliche Komplexität der Merkmale, unterschiedliche Qualitäten der Verschiedenheit der Merkmalsausprägungen, unterschiedliche Konvergenzwahrscheinlichkeiten, epigenetisch/entwicklungsgenetisch bzw. ökologisch-adaptiv bedingt, müssen uns zu einer Wichtung der Merkmale (character weighting) führen. Erst nach dieser Wichtung kann das Parsimonieprinzip angewandt werden; eine Selbstverständlichkeit, auf die bereits SÆTHER (1986: 10f) bzw. ARNOLD (1981) und dort aufgeführte frühere Autoren explizit hinweisen. Die Wichtung kann nicht pauschal, etwa unter Einsatz eines Computer-Algorithmus, für die jeweiligen Merkmale aller Taxa einer untersuchten Gruppe erfolgen, sondern muß in jedem Taxon, bzw. in jeder EU (evolutionary unit) sensu MEACHAM (1984), unter Berücksichtigung der organismischen und ökologisch-adaptiven Bedingungen erneut überprüft werden, weil sich diese in jedem Taxon

<sup>5</sup>Korrektweise sollte hier der Terminus "Systematisierung" oder systematization Verwendung finden, da die HENNIGsche Methodologie eben nicht auf der Definition von Klassen (Klassifizierung), sondern auf der Diagnose von Individuen (im Sinne der Logik) beruht.

aufgrund seiner individuellen evolutiven Geschichte unterschiedlich darstellen. Die Qualität eines Merkmals für die phylogenetische Analyse ist in jeden Falle erneut festzustellen.

"Will man phylogenetische Systematik betreiben, so lebt man im ständigen Bewußtsein, daß jedes vergleichend-morphologische Ergebnis bezüglich seiner Relevanz im zugehörigen Gesamtgefüge überprüft werden muß. Die (für andere Zwecke durchaus ausreichende) statische Betrachtung von Einzelfakten weicht einer speziellen dynamischen, die sich an der historischen, schrittweisen Merkmalsentwicklung orientiert." (SCHLEE 1981: 15).

Die epigenetischen bzw. entwicklungsgenetischen Prozesse polygener Merkmalsausprägungen sind weitgehend unverstanden. Dennoch müssen wir versuchen, Merkmalen Priorität zu verleihen, deren interspezifische Differenzen auf umfangreicheren genetischen Unterschieden zu beruhen scheinen. Daß die postulierte Phylogenese aufgrund dieser erkenntnisbedingten Subjektivität ein Vorschlag und kein Endergebnis bleibt, ist nicht zu verleugnen.

Wichtig ist auch, nicht um jeden Preis jedes Taxon an eine fixierte Stelle des Cladogramms zu setzen, um ein vollständiges und endgültiges phylogenetisches System postulieren zu können. Zweifelhafte Synapomorphien und fehlende Autapomorphien bedingen Lücken im Cladogramm, die in der graphischen Darstellung nicht geschönt, sondern deutlich dargestellt werden sollten; cfr. auch KLAUSNITZER 1974: 506:

"In solchen Fällen sollte man den Wert des phylogenetischen Systems nicht durch übertriebene und ungerechtfertigte Genauigkeit herabmindern. Es ist besser, gegebenenfalls Fragezeichen zu setzen und solche Komplexe bis zur möglichen Klärung der interspezifischen Verknüpfungen als Artengruppe zu bezeichnen, als mit zweifelhaften Synapomorphien ein vollständiges Dendrogramm zu erzeugen."

Der große Vorteil der HENNIGSchen Methodik liegt darin, klar strukturierte Diskussionsgrundlagen zu liefern, die Ansatzpunkte für Kritik und Einbringen neuer Erkenntnisse bieten.

#### Biogeographie und Arealgeschichte

Biogeographische Argumente sollen nicht a priori in die phylogenetische Analyse einbezogen werden, da unsere Kenntnisse sowohl der Ökologie der rezent noch existierenden Species als auch der mesozoischen und känozoischen palökologischen Geschichte des Verbreitungsgebietes gering sind. Eine Fülle von Daten, vornehmlich Pollenanalysen, liegen zur quartären Palökologie des afrikanischen Kontinentes vor. Bedeutsam für Chorologie und Speciation silvicoler Arten ist hier insbesondere der postulierte Rückzug der Regenwaldgebiete während des letzten glazialen Maximums 18000 BP in mehrere Refugien (vor allem Cape Palmas, Cape Three Points, Niger Delta, Cameroon-Gaboon und Eastern Zaire; HAMILTON 1981, VAN ZINDEREN BAKKER 1982, MALEY 1987), wobei überdauernde Galeriewälder gleichfalls als Refugien dienen konnten (MEAVE et al. 1991). Ebenso muß beachtet werden, daß die Vegetation des Sahel erst seit 2000 BP dem heutigen Bild entspricht. 9000 BP verlagerten sich die humiden Vegetationsgürtel 400-500 km nordwärts (LÉZINE 1989a, 1989b). So kann die Arealgeschichte des späten Pleistozäns und des Holozäns erklärt werden. Die meisten Speciationsprozesse rezenter Adelphotaxa liefen jedoch früher im Pleistozän oder schon im Tertiär ab. Es ist nicht erwiesen, wenn auch vorstellbar, daß Speciationen in derart kurzen Zeiträumen von 10000 bis 20000 Jahren ablaufen können, daß man in den vorliegenden palökologischen Befunden Ansatzpunkte für die Erklärung von Speciationsprozessen rezenter Schwesterarten findet. NAGEL (1987: 213) postuliert, daß in der *Paussus humboldtii*-Superspecies (Coleoptera: Carabidae) die Speciationsprozesse in 6000 Jahren abliefen. ZERCHE (1990) bezweifelt unter der Berücksichtigung der vorliegenden Befunde bei anderen Taxa der Coleoptera diese extrem kurzen Zeitspannen. Jedoch auch bei Vertebraten existieren Beispiele für Speciationen in wenigen zehntausend oder gar wenigen tausend Jahren (FUTUYMA 1990: 276f).

Durch die häufigen klimatischen Oszillationen im Quartär Afrikas und die mangelnde Kenntnis der für die phylogenetischen Aufspaltungseignisse bedeutenden tertiären Verhältnisse ist es nicht möglich, ein umfassendes Szenario der Phylogenese von *Temnorhynchus* zu erarbeiten. Die wenigen bisher aus dem Tertiär bekannten Fakten erleichtern die Rekonstruktion in keiner Weise, da sie auf grundlegende Änderungen von Klima und Vegetationsverhältnissen hinweisen, die unübersehbare Are-

alverschiebungen und Aussterbeereignisse bedingt haben müssen. So war die Sahara vom Oligozän bis zum Miozän von tropischer Savannenvegetation bedeckt, und von Südafrika bis Zaire herrschten zu dieser Zeit aride Verhältnisse. Im frühen Tertiär finden wir in der Südsahara sogar innertropisches Klima (MALEY 1980). Ferner soll eine starke Ausbreitung offener Grasländer, verbunden mit einer Abnahme der Waldgebiete, im Pliozän Ost- und Südafrikas stattgefunden haben (VRBA 1985).

Wären sowohl die palökologische Geschichte des afrikanischen Kontinents als auch die gegenwärtigen autökologischen Ansprüche der rezent noch existierenden Species vollständig bekannt, könnten daraus abgeleitete zoogeographische Argumente dennoch nicht in die phylogenetische Analyse einfließen, da ohne jeglichen Fossilbericht nicht zu entscheiden ist, ob die Arten bei Umweltveränderung eher zur Migration oder zur anagenetischen Veränderung ihrer Autökologie tendierten.

Biogeographische Argumente können nur a posteriori zur Erhärtung und Erklärung der postulierten phylogenetischen Hypothesen verwandt werden.

### III. Die Stellung des Genus *Temnorhynchus* HOPE im System der Pentodontini

#### III.a. Die bisherige Klassifikation als Grundlage für den Versuch einer Systematisierung

Wie schon einleitend erwähnt, ist die systematische Stellung des Genus *Temnorhynchus* durch dessen einfache Determinierbarkeit nicht geklärt. Die Lamina epicranialis in Kombination mit fehlenden Apikalborsten der Metatibiae definierten bisher diese Gattung in der typologischen Klassifikation. Die Tendenz zur Ausprägung einer vertikalen Kopfplatte finden wir in verschiedenen Genera der Pentodontini, so in *Dipelicus* HOPE (Orientalis, Australis; Fig. 2-3), *Phyllognathus* ESCHSCHOLTZ (Palaearktis, Orientalis, Afrotropis), *Calicnemis* LAPORTE (Südeuropa), *Musurgus* VAULOGER (Nordafrika), andeutungsweise auch in *Lonchotus* ARROW (Madagascar; Fig. 4). Die adaptive Bedeutung einer flachen Kopfplatte für das Graben im sandigen Boden (s. Kap. IV.a.) bedingt jedoch eine hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit.

Wir betrachten die beiden diagnostischen Merkmale

- apikal ausgerandete, plane Lamina epicranialis in beiden Geschlechtern
- Reduktion der metatibialen Apikalborsten

als konstitutive Merkmale für *Temnorhynchus*, d.h. als Autapomorphien.

DECHAMBRE & MADGE ([1980]) postulieren in einer typologischen Diskussion *Temnorhynchus* als nächsten afrotropischen Verwandten des monotypischen äthiopischen Genus *Ampotis* DECHAMBRE & MADGE. Als übereinstimmende Merkmalsausprägungen beider Genera werden genannt:

- "having the armature of the head and pronotum strongly sexually dimorphic" sowie
- "metatibiae expanded".

Ein umfangreicher Sexualdimorphismus ist in der Tat nicht häufig bei Gattungen der Pentodontini. Die apikal erweiterten Metatibiae hingegen stellen eine Anpassung an das Graben dar und unterliegen daher einer hohen Konvergenz- bzw. Parallelismuswahrscheinlichkeit. Hier muß das Merkmal genauer analysiert werden. Die Metatibiae sind bei den beiden Genera (sowie bei *Lonchotus* und *Dipelicus*, s.u.) sehr ähnlich, wohingegen der Habitus der ebenfalls erweiterten Metatibiae von *Musurgus* und *Calicnemis* erhebliche Differenzen zeigt, insbesondere in der Anordnung und Ausprägung der distalen Borstenleisten. Dies muß in einer phylogenetischen Analyse der Pentodontini-Genera untersucht werden.

Als nächst verwandt zu *Ampotis* postulieren DECHAMBRE & MADGE (l.c.) die orientalisch-australische Gattung *Dipelicus* HOPE, die nicht nur die oben genannten Übereinstimmungen zeigt, sondern noch eine propygidiale Stridulationsfläche als gemeinsames Merkmal aufweist, welche bei *Temnorhynchus* fehlt. Propygidiale Stridulationsflächen kommen in diversen Gruppen der Pentodontini vor, deren Verwandtschaftsverhältnisse nicht geklärt sind. Daher kann auch diese Übereinstimmung ohne Klärung der Phylogenie der Pentodontini nicht gewertet werden.

Bezüglich des madegassischen Genus *Lonchotus* schreibt ARROW (1911a): "The genus is related to *Dipelicus*", ohne dies weiter auszuführen. Die Ähnlichkeit der epicranialen Skulptur der ♂♂ (Fig. 2, 4, p. 306) und der Ausprägung der Metatibiae scheinen ihm recht zu geben, so daß wir auch diese Gattung bei der Analyse der *Temnorhynchus*-Verwandschaft berücksichtigen wollen.

Alle anderen Genera, die eine Tendenz zur Ausprägung einer Lamina epicranialis zeigen, weisen deutliche Unterschiede in der Ausprägung der Metatibiae, der Protibiae, des Epicranium oder anderer Merkmale auf, die im Rahmen dieser Untersuchung nicht diskutiert werden können. Daher bleibt die Möglichkeit bestehen, daß die behandelten vier Genera ein Paraphylum darstellen. Das Adelphotaxon der vier Genera kann nicht diagnostiziert werden, so daß die Lesrichtungsbestimmung nicht durch eindeutigen Außengruppenvergleich durchgeführt werden kann.

### III.b. Phylogenetische Analyse

Im Argumentationsschema auf Fig. 1 werden die mutmaßlich apomorphen und plesiomorphen Merkmalsausprägungen als Arbeitshypothese dargestellt. In den folgenden Aufzählungen im Text werden die Apomorphien durch "•" gekennzeichnet, die bei den Pentodontini oder in *Temnorhynchus* mehrfach konvergent abgeleiteten Merkmalsausprägungen erhalten zusätzlich ein "\*", reine Reduktionen ein "R".

Synapomorphien von *Ampotis* + *Lonchotus* + *Dipelicus* + *Temnorhynchus*:

- (1) Die Sutura epicranialis ist mediiodorsal in einem breiten Bogen caudad abgelenkt (Fig. 5, 7). Der anterior der Sutura epicranialis gelegene Teil des Epicranium ist daher stark vergrößert. Er zeigt eine Tendenz zur dorsocraniaden Aufwölbung, so daß das Epicranium vor der Sutura mehr oder weniger steil abfällt. [Plesiomorph: Sutura epicranialis annähernd gerade, Epicranium gleichmäßig gewölbt.]
- (2) Cranialskulptur stark sexualdimorph, beim ♂ dorsad erweitert zu einer Horn- oder Doppelhornskulptur, deren anteriore Fläche nahezu plan ist (Fig. 2, 4, 6, 53-55, 58-64, 67-68, 70, 73, 75-77, pp. 306, 312-315). [Plesiomorph: Cranialskulptur ohne oder nur mit geringem Sexualdimorphismus.]

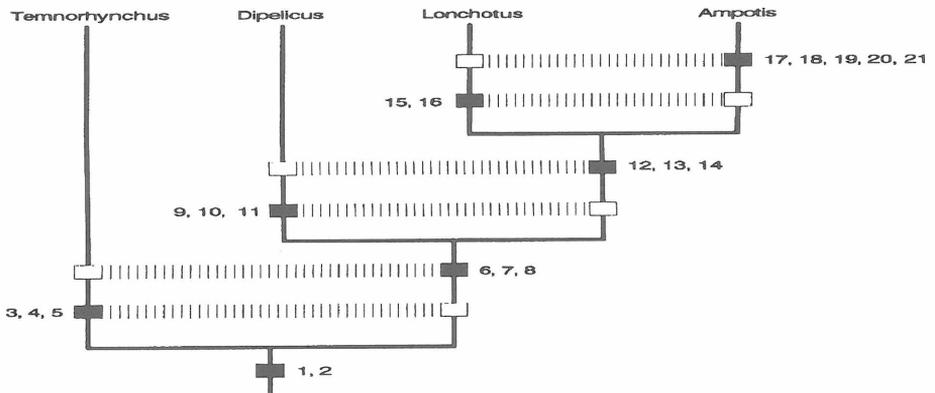


Fig. 1. Phylogenetisches Argumentationsschema 1: Phylogenetische Beziehungen der Gattung *Temnorhynchus* HOPE

Zu (1): Die Sutura epicranialis ist bei *Ampotis* und den ♂♂ von *Dipelicus* und *Lonchotus* median reduziert. Nur die (vorderen oder dorsalen?) Tentorialgruben sind kräftig ausgeprägt. Dies läßt vermuten, daß bei diesen Genera keine Hypertrophie<sup>6</sup> des Tentorium vorliegt, wie wir sie bei *Temnorhynchus* vorfinden (Fig. 12, p. 307). Ohne eine vergleichende Untersuchung des Tentorium bei den Pentodontini läßt sich die Lesrichtung der verschiedenen Ausprägungen von Naht und Sulcus nicht interpretieren, denn nach Außengruppenvergleich ist die Reduktion der Naht apomorph. Die Hypertrophie des Tentorium scheint als Anpassung an die Ausprägung einer Lamina ebenso apomorph zu sein. Dieser Konflikt läßt sich im Moment nicht lösen.

Möglicherweise steht auch *Phyllognathus* innerhalb der behandelten Gattungs-Gruppe. Er weist die beiden oben genannten Merkmalsausprägungen auf. Die apikad divergierende Lamina epicranialis einiger *Phyllognathus*-Arten ist wohl konvergent entstanden. Die Stellung von *Phyllognathus* kann erst im Rahmen einer Gesamtanalyse der Pentodontini ermittelt werden.

#### Autapomorphien von *Temnorhynchus*:

- (3) Hypertrophie der Epicranialfläche zu einer kräftigen, plattenförmigen Lamina in beiden Geschlechtern (Fig. 53-77, pp. 312-314); Tendenz zur Divergenz der Dorsalspitzen [einzigartig]. [Plesiomorph: Epicranialskulptur nur als Aufwölbung, nicht als Platte ausgeprägt.]
- \*R(4) Mittleres Dentikelpaar der Galea zu einem Dentikel verschmolzen (Fig. 13-17, 19-20, p. 307 f.) [unter der Voraussetzung, daß die Ausprägung bei *Dipelicus* (Fig. 10) plesiomorph ist und die umfangreiche Reduktion bei {*Ampotis* + *Lonchotus*} konvergent entstand]. [Plesiomorph: Mittlere Maxillardentikel getrennt.]<sup>7</sup>
- \*R(5) Reduktion der apikalen Borsten der Metatibiae (Fig. 104, p. 318). [Plesiomorph: Metatibiae mit vollständigem apikalem Borstenkranz.]

Zu (5): Wäre das partielle Fehlen der Borsten (wie bei *T. descarpentriesi*) plesiomorph, müßte sich die Beborstung bei {*Dipelicus* + *Lonchotus* + *Ampotis*} sekundär wieder vervollständigt haben. - Einzelne atavistische Borsten finden wir selten auch bei *T. grandicornis*, *T. cribratus* und *T. overlaeti*.

#### Synapomorphien von *Dipelicus* + *Ampotis* + *Lonchotus*:

- \*(6) ♂: Epicranialskulptur unpaar endend, d.h. Ausbildung eines anterior abgeflachten Hornes (Fig. 2, 4, 6, p. 306). [Plesiomorph: Epicranialskulptur wie beim ♀ paarig endend.]
- \*(7) Propygidium mit Stridulationsbereich. [Plesiomorph: Propygidium ohne Stridulationsbereich.]
- \*(8) Anterior-Bereich des Praementum verjüngt. [Plesiomorph: Anteriorbereich wie bei *Temnorhynchus* breit zweispitzig oder zweilappig endend.]

<sup>6</sup> Als Hypertrophien bezeichne ich rein phänomenologisch-deskriptiv jede Art von Vergrößerung eines Organs oder Körperbereiches, ohne auf die (unbekannten) physiologischen Grundlagen Rücksicht zu nehmen. Es wird nicht unterschieden zwischen der numerischen Hypertrophie, der Hyperplasie, die durch Zunahme der Zellzahl bei unveränderter Zellgröße entsteht, und der Hypertrophie s.str., die durch Zunahme des Zellvolumens bei gleichbleibender Zellzahl bewirkt wird (ZINK 1990: 741, 745).

<sup>7</sup> Anmerkung (nach Abschluß des Manuskripts) zu (4) und (13): Die Untersuchung der Maxillen bei *Lonchotus crassus* zeigte, daß hier zwei apikale und zwei ein wenig getrennt stehende Basaldentikel vorliegen. Dies ist sicherlich der plesiomorphe Zustand. Ich habe für die vorliegende Analyse hauptsächlich *Lonchotus lentus* BURM., die Typusart, untersucht. Somit ändert sich am Schwestergruppenverhältnis der *Lonchotus* und *Ampotis* nichts, sollte (13) eine Synapomorphie sein. Es bleibt ein bezüglich (13) plesiomorphes Paraphylum übrig, zu dem *Lonchotus crassus* gehört. Es ist nicht Thema dieser Arbeit, das phylogenetische System von *Ampotis* und *Lonchotus* zu ergründen. Erst in einer späteren phylogenetischen Analyse aller *Lonchotus*-Arten kann die systematische Stellung von *Ampotis* diagnostiziert werden.

Autapomorphien von *Dipelicus*:

- (9) Apikalglied der Palpi labiales oval erweitert [einzigartig]; Fläche des Labium median verengt und einen longitudinalen Wulst bildend, der wohl das Anlegen der vergrößerten Palpenendglieder erleichtert und daher nicht als separates Merkmal behandelt wird. [Plesiomorph: Apikalglied der Labialpalpen walzen- bis spindelförmig; Labium diskal flach und regelmäßig gewölbt.]
- \*(10) Vorderrand des Praementum konvex, Ausrandung geschwunden [findet sich bei mehreren Genera]. [Plesiomorph: Labium anterior ausgerandet.]
- \*(11) ♀: Hypertrophie der Epicranialsulptur zu einer Lamina (Fig. 3). [Plesiomorph: wie bei (3).]

Synapomorphien von *Lonchotus* + *Ampotis*:

- (12) Apikale Metatibialborsten verkürzt, lanzettförmig, fein ausgezogen zugespitzt [wohl einzigartig]. [Plesiomorph: Metatibialborsten lang und dünn.]
- R(13) Basale Dentikel der Galea reduziert (Fig. 8, 9, p. 307). [Plesiomorph: Drei basale Dentikel vorhanden (Fig. 10, 13-15, 19-20, p. 307f.).]
- \*(14) Schwache Erweiterung und Zuspitzung des Endgliedes der Palpi labiales [eventuell plesiomorph, d.h. Autapomorphie der Stammart von {*Lonchotus* + *Ampotis* + *Dipelicus*}; vielleicht auch konvergent in *Ampotis* und *Lonchotus* part. entstanden (nicht bei allen *Lonchotus*-Arten deutlich ausgeprägt).]

Autapomorphien von *Lonchotus*:

- (15) Stark ocellierte Elytralpunktierung [wohl einzigartig]. [Plesiomorph: Einfache oder nur angedeutet ocellierte Punktierung.]
- \*(16) ♂: Medianhöcker des Caudalrandes der Pronotumimpression geschwunden, oder aber geteilt und bilateral nach außen verschoben. [Plesiomorph: Medianhöcker vorhanden.]

Zu (16): Die plesiomorphe Ausprägung des Medianhöckers in der behandelten Gattungs-Gruppe kann nicht eindeutig bestimmt werden, da auch bei ♀♀ des *Temnorhynchus grandicornis* und bei ♂♂ des *T. repandus* ((46)) dieser Höcker paarig vorliegt. *Phyllognathus* zeigt eine ähnliche Ausprägung wie *Lonchotus*.

Autapomorphien von *Ampotis*:

- (17) Interelytraler Bereich des Scutellum cranial scharf gerandet [einzigartig]. [Plesiomorph: ohne craniale Randung.]
- (18) ♂: Vorderrand des Pronotum beidseitig im Bereich der Augen schmal und tief eingebuchtet (Fig.6, p. 306)[einzigartig]. [Plesiomorph: Pronotumvorderrand gleichmäßig gebogen (Fig.4, p. 306).]
- (19) ♂: Halsschildabsturzfläche behaart [einzigartig]. [Plesiomorph: Diskalfläche des Pronotum kahl.]
- (20) Anteriore ventrale Borstenreihe der Metafemora aufgelöst; Metafemora ventral diskal vollständig, mäßig dicht und lang behaart [wohl einzigartig]. [Plesiomorph: Metafemora ventral mit zwei vollständigen Borstenreihen.]
- \*R(21) Erweiterung des Metatarsomers I reduziert. [Plesiomorph: Metatarsomer I stark dreieckig erweitert.]

### III.c. Biogeographische Aspekte

Betrachten wir nur *Temnorhynchus*, *Ampotis*, *Lonchotus* und *Dipelicus*, so liegen ein äthiopisches (*Ampotis*), ein ostmediterrano-panafrikanisch-madegassisches (*Temnorhynchus*), ein madegassisches

(*Lonchotus*) und ein orientalisch-australisch-pazifisches Element (*Dipelicus*) vor.

Unter den australischen Taxa steht *Dipelicus* isoliert, so daß CARNE (1957: 25) diese Gattung zu den "recent invaders from the north" zählt. Die westliche Verbreitungsgrenze von *Dipelicus* liegt in Indien und Ceylon (ENDRÓDI 1969b). Die Indische Platte löste sich von Madagascar im Mittleren Jura oder in der Unteren Kreide (BRIGGS 1987: 160) oder bereits im Perm (HARTMANN 1982: 131). Unter der willkürlichen Prämisse, daß keine Ausbreitung über den arabisch-sindhischen Raum erfolgte, müssen wir das Aufspaltungsereignis zwischen der Stammart von *Dipelicus* und der Stammart des Adelphotaxons {*Ampotis* + *Lonchotus*} mit diesem tektonischen Ereignis zeitlich korrelieren. Eine Ausbreitung über den arabisch-sindhischen Raum war ab dem Burdigalium (Miozän, ca. 18 Mio.BP) möglich, da sich hier die Tethys schloß und eine Landverbindung zwischen der Afro-Arabischen Platte und Asien bestand (ADAMS et al. 1983, THOMAS 1985).

Auch über den Zeitraum der Loslösung Madagascars von der Afrikanischen Platte besteht keine Einigkeit. Nach HARTMANN (1982: 130) "wissen wir, daß Madagaskar vermutlich schon in der Permzeit, sicher aber seit der Trias, von Afrika getrennt war. [...] Ob zeitweilig Landverbindungen zwischen Afrika und Madagascar existierten, ist nicht nachweisbar [...]." Hingegen postulieren RABINOWITZ et al. (1983) nach magnetischen Messungen die Loslösung Madagascars im Mittleren Jura. BRIGGS (1987: 136) erstellt aufgrund biogeographischer und paläontologischer Daten ein "scenario, that would have Madagascar approach close to Africa in the Upper Permian, effect an actual connection in the Triassic, and drift away again by the Upper Jurassic." Seit der Kreide scheint die Isolation "totale et définitive" zu sein (PAULIAN 1975: 57). Madagascar befand sich vor der Separation im Bereich der Küsten Tanzanias, Kenyas und Somalias in Kontakt mit dem Kontinent (RABINOWITZ et al. 1983).

Möglicherweise ist auch das Aufspaltungsereignis zwischen der Stammart von *Lonchotus* und der Stammart von *Ampotis* mit der Separation von Madagascar und Afrika zeitlich zu korrelieren, so daß beide Taxa seit dem Oberen Jura oder der Unteren Kreide existieren könnten.

Aufgrund der Unsicherheit der Datierung plattentektonischer Ereignisse, der relativen Nähe Madagascars zum afrikanischen Kontinent und der daraus resultierenden unvollkommenen Isolation ist eine mehrmalige Invasion von Madagascar auf den Kontinent oder in entgegengesetzter Richtung vorstellbar. Diese Möglichkeiten werden bei den jeweiligen *Temnorhynchus*-Taxa diskutiert.

#### IV. Die Merkmale: Form, Funktion und evolutiver Wandel

"Specialization has been the winning strategy in science [...]. In theoretical models, it is generally assumed that specialization automatically reduces the fitness outside the special environment. The empirical evidence for this phenomenon in nature is so far not very compelling. Could this be a reflection to the well-known costs of scientific specialization?"

A.J. VAN NOORDWIJK (1990: 317), im Kapitel "Evolutionary Biology Is Not for Specialists".

Um die phylogenetische Analyse auf einer zuverlässigen Grundlage durchführen zu können, ist eine sorgfältige Merkmalsanalyse notwendig, d.h. eine evolutionsbiologische und organismische Deutung derjenigen Strukturen, die wir als Merkmale definieren können. Noch bevor wir Hypothesen bezüglich einer Wichtung und einer Lesrichtungsbestimmung der Merkmale erstellen können, müssen wir sorgfältig prüfen, wie wir die einzelnen Merkmale formulieren sollen (NEFF 1986). Im folgenden werde ich die vorhandenen morphologischen Strukturen auf ihre Verwendbarkeit für die phylogenetische Analyse untersuchen.

Vorab muß erwähnt werden, daß für die phylogenetische Analyse nur die imaginalen Semaphoronten betrachtet werden können, da das dritte Larvalstadium von nur drei Species bekannt ist, von *T. baal* REICHE & SAULCY (BISHARA 1958), *T. clypeatus* KLUG (SWEENEY 1967) sowie von *T. coronatus* (FABRICIUS) (OBERHOLZER 1963). Die ersten beiden Larvenstadien sowie Puppen sind nicht beschrieben. Material der präimaginalen Stadien lag dem Verfasser nicht vor.

Die interspezifischen Differenzen der Weibchen sind weitaus geringer als die der Männchen. Der Notwendigkeit von Zusatzhypothesen wird reduziert, wenn wir annehmen, daß die Merkmalsausprägungen der Weibchen im allgemeinen eher dem plesiomorphen Zustand der entsprechenden Verwandtschaftsgruppe nahekommen als die der Männchen. Alle Ähnlichkeiten der Weibchen durch Konvergenzen oder Parallelismen zu erklären, ist weniger wahrscheinlich. Doch müssen wir uns hüten, dies als Regel oder gar als Gesetz überzubewerten.

#### IV.a. Lamina epicranialis

Eine Lamina epicranialis, d.h. eine bilateral-symmetrische, dorsal erhabene, cranial abgeflachte Platte, findet sich in der Verwandtschaftsgruppe der Pentodontini nur bei den Species der Genera *Temnorhynchus*, *Dipelicus*, *Phyllognathus*, *Musurgus* und *Calicnemis*, in Vorstufen auch bei *Ampotis* und *Lonchotus*. Konvergente Bildungen in anderen Taxa der Lamellicornia sind dem Verfasser nicht bekannt. *Temnorhynchus* ist allein durch dieses Merkmal in der herkömmlichen typologischen Klassifikation definiert. Versuchen wir nun zu klären, welches Gewicht wir ihm bei der Diagnose der Monophyla im phylogenetischen System beimessen dürfen, welche adaptive Bedeutung es innehat.

Betrachten wir zunächst die äußere Anatomie der Lamina epicranialis von *Temnorhynchus*. Vor allem der anterior der Quersutur liegende Bereich des dorsalen Cranium ist dorsad aufgetrieben, senkt sich jedoch wieder abrupt zur Sutura. Diese Sutura erstreckt sich bei *T. grandicornis* dorsad auf die Caudal-seite der Lateralhörner, bildet auf halber Höhe einen Vorsprung und wendet hier. Bei den anderen Arten zieht die Sutura nicht derart weit auf die Hörner hinauf.

Die Topographie des Caput der Coleoptera ist durch die umfangreiche Reduktion der Suturen nur schwierig zu diagnostizieren. Zudem werden die Suturen oft durch Punktierung und Runzelung überlagert. Deutlich zu erkennen sind sie z.B. auf dem glatten, nur fein punktierten Kopf von *Cyclocephala carbonaria* ARROW (Fig. 11, p. 307) (Dynastinae: Cyclocephalini). Die Homologien dieser epicranialen Suturen sind nicht eindeutig geklärt (DENIS & BITSCH 1973: 333f). Nach SNODGRASS (1947: 27) und DUPORTE (1960) stellt die epicraniale Quernaht die Sutura frontoclypealis dar, so daß die Lamina, anterior dieser Naht liegend, rein clypeal gebildet wäre. Dies steht im Einklang mit DUPORTES Beobachtung, daß der Clypeus bei den "scarabeoids" stark erweitert ist (DUPORTE 1960: 660). Im Gegensatz dazu halten MATHUR et al. (1958; Coprinae: *Heliocoprins*) und KHATTAR (1965; Dynastinae: *Oryctes*) einen verdeckten, membranösen Bereich zwischen Epicranium und Labrum für den Clypeus.

Die Epicranialsutura ist bei *Temnorhynchus* vollständig, nur median manchmal undeutlich. Sie bildet auf ihrer gesamten Länge ein endocraniales, ventrad verlaufendes Phragma, das eine tentoriale Bildung, eine Hypertrophie entweder der vorderen oder der dorsalen Tentorialarme darstellt. Im ersten Fall wäre die Lamina tatsächlich der Clypeus, im zweiten Fall jedoch die Frons. NEL & SCHOLTZ (1990: 65) haben zwar das Tentorium von *Temnorhynchus* sp. untersucht, sprechen jedoch bezüglich des Phragmas nur von "additional tentorial structures". Bei *Cetonia aurata*, einem Vertreter der nahe verwandten Unterfamilie Cetoniinae, entspringen an den Rudimenten der Epicranialnaht keine tentorialen Strukturen (BÜRGIS 1981), auch existieren offenbar keine dorsalen Tentorialarme.

Bei den Dynastinae gabelt sich die Epicranialsutura lateral. Der anteriore Teil zieht vor dem Ocularcanthus auf die Ventralseite des Caput in Richtung der Antennenbasis<sup>8</sup>. In diesem Bereich befinden sich bei den Coleoptera die vorderen Tentorialgruben (cfr. BLACKWELDER 1936: 18; TANDON & BHARGAVA 1975: 170; BÜRGIS 1981: 192). Auch bei *Temnorhynchus* entspringen hier Strukturen, die als Tentorialarme interpretiert werden können (Fig. 12, p. 307 Pfeil). Dorsale Tentorialarme ent-

<sup>8</sup>Der laterale posteriore Teil der Epicranialnaht zieht caudad parallel oder tangential zum Augenrand und schwindet noch im Bereich des Augenrandes. Ähnliche Suturen findet DUPORTE (1960: 658) nur bei *Nicrophorus* F. (Silphidae), hier als Ansatzstellen der dorsalen Tentorialarme.

springen im allgemeinen auf den anterioren Tentorialarmen und ziehen bis an die Kopfkapsel in der Nähe der Antennenbasen (SNODGRASS 1935: 116), was für die Tentorialplatte der Lamina epicranialis zutrifft (Fig. 12). Erst eine genauere anatomische Untersuchung kann klären, ob die Tentorialplatte als Hypertrophie der dorsalen oder der anterioren Tentorialarme angesehen werden kann.

Aufgrund der Unsicherheit der Homologisierung bezeichnen wir die "lame frontale" PAULIANS (1946, 1954) und DECHAMBRES (1986) neutral als Lamina epicranialis.

Den oft als Clypeus angesehenen anterioren Bereich der Lamina bei *Temnorhynchodes* s.str. können wir aufgrund der Lage mit dem vor der anterioren Querkante befindlichen Bereich des dorsalen Cranium bei *Cheiroplatys* HOPE, *Aphonus* LÉCONTE, *Dipelicus* HOPE (Fig. 2, 3, p. 306), *Ampotis* DECH. & MADGE (Fig. 6, 7) und *Dasygnathus* MACLEAY homologisieren. Bei den meisten Genera der Pentodontini ist dieser Bereich median, d.h. zwischen den Clypealdentikeln, stark reduziert bis geschwunden.

Craniale Höcker und Hörner finden sich außer bei den Cyclocephalini, einigen Oryctoderini und Hexodontini in allen Tribus der Dynastinae. Sie sind jedoch zumeist als unpaare, mediane Strukturen ausgeprägt ("Nashornkäfer", "rhinoceros beetles"). Innerhalb der Pentodontini finden wir häufiger paarige dorsale Epicranialskulpturen, so bei Arten der Genera *Aphonodelus* KOLBE, *Alissonotum* ARROW, *Idioschema* ARROW, *Nimbacola* PAULIAN, oder aber Tendenzen zu breiten, leistenartigen Bildungen im Bereich der Epicranialsutur. Daher ist die Ausbildung einer Lamina epicranialis mit paarigem Apex durch historische Vorgaben (Präadaptation) erwartungsgemäß oder gar durch historische/phylogenetische constraints (sensu REIF et al. 1985: 239) zwangsläufig.

Bei den Laminæ der ♀♀ von *Temnorhynchus*, *Ampotis* und *Dipelicus* sowie bei den ♂♂ von *Temnorhynchus* sind zweispitzige Apices ausgebildet, die ♂♂ von *Ampotis* und *Dipelicus* tragen hingegen eine dreieckige Platte bzw. ein unpaares Horn. Die Tendenz zur Ausbildung einer einheitlichen Spitze findet sich auch bei ♂♂ von *Temnorhynchus cribratus* und bei manchen *T. retusus*, *baal* oder *coronatus* (sudanesische Populationen), deren apikale mediane Ausbuchtung oftmals schmal und wenig tief ist. Wir betrachten den übereinstimmenden Zustand bei den ♀♀ als plesiomorph, die Einspitzigkeit als apomorph (Synapomorphie für *Dipelicus* + *Ampotis* + *Lonchotus*).

Die Stammart von {*Dipelicus* + *Ampotis* + *Lonchotus* + *Temnorhynchus*} dürfte eine epicraniale Skulptur ähnlich wie die ♀♀ von *Lonchotus* oder *Ampotis* besessen haben: Der eventuell schon doppelt gehöckerte Medianbereich der Sutura epicranialis wird caudad verschoben bei gleichzeitiger Aufwölbung des Kopfes, wobei die Sutur als eine Knicklinie dient. Ein steil abfallender prä-suturaler Kopfteil entsteht, der sich bei zunehmender Abplattung und Senkrechtstellung immer besser zum Graben im lockeren, sandigen Substrat eignet, da sich die Angriffsfläche senkrecht zur Bewegungs- und Kraftrichtung vergrößert.

Die Autökologie des *Calicnemis latreillei* LAPORTE, der ebenfalls eine senkrechte anteriore Absturzfläche des Kopfes besitzt, wird in mehreren Studien behandelt (CAUSSANEL 1961, 1965, 1970; CAUSSANEL & DAJOZ 1967; CARRIERE 1988). Die psammobionte Species der westmediterranen und iberischen Küstendünen kann sich nach CAUSSANEL (1961: 47) nur in feuchten Sand eingraben und sich in diesem innerhalb einer bis eineinhalb Minuten vollständig eingraben. Innerhalb von sechs Minuten können 40 cm grabend überwunden werden. CALICNEMIS zeichnet sich somit als effektiver Gräber aus. CARRIERE (l.c.) vermutet gar, daß er obligat subterran lebt. Durch die zahlreichen eidonomischen Übereinstimmungen kann für *Temnorhynchus* auf gleiche Fähigkeiten und Ansprüche rückgeschlossen werden. Zudem wurden die Larven einer Art, *T. clypeatus*, als psammobiont beschrieben: SWEENEY (1967: 40) konstatiert:

"*Temnorhynchus clypeatus* [larva] is apparently intolerant of all except light sandy, rather acid, soils. [...] Soil from an area in this field where large aggregations of *T. clypeatus* larvae were found contained 67.5% coarse sand, 26.1% fine sand, 1.8% silt and 4.5% clay. The pH (CaCl<sub>2</sub>) was 5.76. In the insectary, [...] the survival rate was high in moist sand." "It is also to be found sometimes in alluvial soils near rivers where food is available." (SWEENEY 1966a: 3).

Auch *T. zambeianus* wurde in sandigem Boden aufgefunden (SWEENEY 1967: 79; als *T. raffrayi* ge-

meldet). Der Verfasser konnte ein ♀ des *T. repandus* beim außerordentlich schnellen Eingraben in lockeren Sand beobachten (cfr. KRELL 1986: 298). Betrachtet man die Verbreitungskarten von *T. flavipennis*, *T. rugatus* und *T. zambeianus* (KRELL 1992a: 333, 351), so fällt auf, daß die Fundpunkte zumeist an Flüssen oder See- und Meeresufer liegen, d.h. in Gebieten, in denen sandiger Boden anzutreffen ist. An den Fundorten von *T. zambeianus zambeianus* (Fig. 97 in KRELL 1992a: 351) herrschen fluviale bzw. sandige Böden vor (cfr. die pedologischen Karten von GOUVEIA & AZEVEDO (1949) und HARMSE (1978)). Daß diese Fundpunkt-Verteilung überwiegend durch die an Frischwasser und Reisemöglichkeiten gebundenen Routen der Expeditionen zu Kolonialzeiten bedingt ist, kann allerdings nicht ausgeschlossen werden. Aber auch nach Substratresten an Museumsmaterial (KRELL 1992a: 325) sowie weiteren Literaturangaben zufolge (NIKritIN 1974, BODENHEIMER 1934 [*T. baal*, Dünen], BURGEON 1947 [*T. sjoestedti*, im Sand]) können wir auf Psammophilie einiger, vielleicht sogar aller *Temnorhynchus*-Arten schließen.

Die runzelige Makroskulptur der Lamina bewirkt einen höheren Reibungswiderstand. Dies bedeutet einen höheren Kraftaufwand beim Schieben des Sandes, doch auch einen effektiveren Röhrenbau. Der Sand kann weniger leicht seitlich abfließen; das Tier schafft Hohlräume und wird nicht vollständig vom Sand eingeschlossen. Feuchtes und hochkohäsives Substrat (humöse oder lehmige Böden) kann hingegen mit Hilfe eines eher keilförmigen Kopf/Brust-Bereiches leichter zerteilt und überwunden werden (cfr. *Geotrupes*). Eine plattenförmige Struktur würde in diesem Falle eine Komprimierung und Verfestigung des vor ihr liegenden Substrates bewirken und ein Vordringen des Tieres verhindern. Über den Bau und die Funktion eventueller Röhren ist bei *Temnorhynchus* nichts bekannt. Somit kann nur spekuliert werden, daß auch beim Hinausbefördern des sandigen Abraumes aus der Röhre die Skulptur der Lamina ermöglicht, die Quantität des Transportgutes pro Arbeitsgang zu erhöhen. Eine Rauigkeit der Oberfläche finden wir ebenso auf den sandzugekehrten Innenseiten der Protibiae des psammophilen *Scarites buparius* FORSTER (Coleoptera: Carabidae), der diese "griffigen" Flächen als Schaufel verwendet (BAEHR 1979: 254).

Außer der Griffigkeit bietet die runzelige Punktierung durch ihre Wellblechstruktur eine höhere Druckfestigkeit. Bei *T. repandus*, der diese Struktur nicht besitzt, findet man gelegentlich eine eingedellte Lamina, die offenbar der Druckbelastung beim Schieben des Substrates nicht standhalten konnte.

Eine weitere, konträre Interpretationsmöglichkeit bietet sich an, wenn wir transversale Unebenheiten der Oberfläche als adhäsionsmindernde Struktur bei feuchtem Substrat betrachten, wie dies SCHMALFUSS (1977) in seinen Studien der transversalen Längsrippen der terrestrischen Isopoda postuliert. Feuchte Substratpartikel haften adhäsiv eher an glatten Oberflächen als an unebenen, die eine Kontaktflächenminimierung bewirken. Sowohl *T. repandus*, den ich selbst grabend im trockenen Sand beobachten konnte (KRELL 1986, s.o.), wie auch *T. clypeatus*, der sich nach SWEENEY (1967: 79) ausschließlich in sandigen Böden entwickelt, finden wir eine reduzierte Runzelung der Lamina epicranialis. Leider ist nicht bekannt, ob sich die Arten mit stark gerunzelten Laminae auch oder zum Teil ausschließlich in feuchten, humösen Böden entwickeln können. Gegen diese Interpretationsmöglichkeit spricht NIKRITINS (1974) Beobachtung, daß ein Großteil der Bewohner von Sandwüsten eine "granulierte Gesichtplatte" aufweisen. Nun finden wir bei den Pentodontini meines Wissens keine derartige Granulierung, wie sie bei den Aphodiini (Scarabaeidae) häufig auftritt, jedoch geht die grobe Punktierung des dorsalen Vorderkopfes oft in eine grobe Runzelung über, die der Granulierung vielleicht funktionell gleichzusetzen ist.

Die Funktion der vielfältigen epicranialen Hornstrukturen der Dynastinae, insbesondere der Oryctini und der Dynastini, und deren evolutionäre Geschichte sind nicht übereinstimmend geklärt. Wenn wir von einer ausschließlichen Adaptation der Epicranialskulpturen an den Grabevorgang ausgehen, läßt sich der zum Teil extreme Sexualdimorphismus, den wir auch bei *Temnorhynchus* vorfinden, nicht erklären. Die Weibchen der Dynastinae besitzen zumeist kein Horn, sondern nur kleine Höcker, anterior abschüssige Beulen oder spitze Kegel, obwohl sie zur Nahrungsaufnahme und vor allem zur Oviposition im Substrat mindestens ebenso gute Gräber sein müssen wie die Männchen. So ist davon

auszugehen, daß auch die Ausprägungsformen des Epicranium der Weibchen ein effektives Graben ermöglichen, sei es nun im Boden oder in Pflanzen, z.B. in Kokospalmen (DOANE 1913, GRESSITT 1953) oder im Zuckerrohr (EBERHARD 1979, DICK 1943 [*Temnorhynchus clypeatus*]). Bei den Männchen kommt als weitere Funktion die der Waffe in Rivalenkämpfen bzw. zur Störung der Copula durch "Aushebeln" des konkurrierenden Männchens hinzu (EBERHARD 1982: 420).

"The head horns of scarabs could [...] have developed from projections or ridges used initially as shovels for burrowing, especially if similar shoveling movements were used in pushing and throwing matches between males." (OTTE & STAYMAN 1979: 263).

Mächtige Hornbildungen unterliegen einem offenbar vollständigem Funktionswechsel und dienen nur noch dem intraspezifischem Kampf. So schließt EBERHARD (1979: 234, 250) die Beteiligung des Hornes am Grabevorgang (sowohl in der Nahrungspflanze Zuckerrohr als auch im Boden) bei *Podischnus agenor* (OL.) aus. MINCK (1916: 11, 27) berichtet hingegen:

"Wenn ich auch bei *Oryctes boas* in dem Kopfhorn eine Waffe vermute [es ist besonders mächtig, Verf.], so glaube ich nach meinen Beobachtungen, daß Horn und Area retusa beim [*Oryctes*] *nasicornis* ein Hilfsmittel zum Fortbewegen unter der Erde darstellen, ich vergleiche dieselben mit Spitzhacke und Pflug [Fußnote:] Ich denke hier an den Pflug zum Ziehen der Kartoffelfurchen. Tatsächlich habe ich an einzelnen Exemplaren Abnutzungen gefunden, die mich in der Annahme bestätigen."

MINCK (l.c.: 27) postuliert zudem einen Zusammenhang zwischen der Ausprägung des anterioren Bereiches des "Clypeus" und dem Substrat: Hartes Substrat sei korreliert mit einem spitzen, lockeres mit einem breiten anterioren Bereich des Caput. DOANE (1913) schildert detailliert den Grabevorgang des *Oryctes rhinoceros* im Vegetationskegel der Kokospalme. Das Horn diene hier zur Verankerung im pflanzlichen Gewebe beim Zerreißen der Epidermis durch die Mandibeln und beim Vorwärtsschieben. Da wir die eventuellen Kampfabläufe und -situationen der Männchen von *Temnorhynchus* nicht kennen, können wir die Ausprägungen der männlichen Laminae epicraniales nicht vollständig funktionell interpretieren. Da die Verpuppung subterran stattfindet, müssen aber auch die Männchen graben können. Die limitierenden Faktoren für die evolutive Veränderung (Hypertrophie) der Lamina bilden daher die Bodenverhältnisse, die Verpuppungstiefe und der Modus des Nahrungserwerbs. Möglicherweise können wir bei apikal stark ausgerandeten, d.h. bei in ihrer Fläche stark reduzierten Laminae (*T. coronatus*-?Gruppe) auf ein feuchteres, humöses Substrat schließen, wohingegen flächige Laminae (*T. clypeatus*, *T. repandus* z.B.) für Psammophilie sprechen. Der Nahrungserwerb der meisten Arten ist unbekannt, so daß auch hier keine vergleichenden Interpretationen möglich sind. Den Schadfraß von *T. clypeatus* an Zuckerrohr bildet DICK (1943) photographisch ab.

#### Fazit

Eine Lamina epicranialis ist für die psammotrope Fortbewegung vorteilhaft. Eine konvergente Bildung einer Lamina aus präadaptiven Strukturen, wie etwa der Kopfskulptur bei *Lonchotus* oder *Ampotis*, ist wahrscheinlich. Diese präadaptiven Strukturen können als signifikant für die phylogenetische Analyse betrachtet werden, nicht jedoch die sich daraus entwickelnden Laminae als solche. Die unterschiedlichen Ausprägungen der Laminae (einspitzig bzw. zweispitzig) besitzen wiederum phylogenetische Signifikanz, da die präadaptive Skulptur (*Ampotis* ♀) auf eine primäre Zweispitzigkeit hindeutet. Oberflächenskulptur und Umrißform der Lamina sind bedeutsam für die Diagnose der Species bzw. Subspecies, weil sie wichtige Parameter der Kontaktfläche zum Substrat darstellen und daher von hoher autökologischer Bedeutung sind. Da Speziationen von ökologischer Diversifizierung begleitet sein können, besitzt die Oberflächenskulptur für die phylogenetische Analyse interspezifischer genealogischer Beziehungen geringe Priorität. Aus den gleichen Gründen dürfen Übereinstimmungen der Umrißform nicht zu hoch bewertet werden.

#### IV.b. Ocularcanthus

Der Apikalbereich des Ocularcanthus ist oftmals aufgrund der grabenden Tätigkeit abgenutzt, ver-

flacht. Die nach Außengruppenvergleich als Plesiomorphie zu postulierende vollständige dorsale Behaarung des Ocularcanthus leidet durch das psammotrope Graben bis zur vollständigen Zerstörung, so daß die evolutive Reduktion dieser komplexen Struktur aus ökonomischen Gründen einen Selektionsvorteil darstellt. Diese Reduktion unterliegt daher einer hohen Konvergenzwahrscheinlichkeit. Die Erhaltung der Beborstung beruht möglicherweise auf einer Bevorzugung von feuchtem, nachgiebigem, weniger scharfkantigem Substrat durch die betreffenden Arten.

#### Fazit

Die Behaarung des Ocularcanthus kann vielfach konvergent reduziert sein und ist daher nur bei Vorhandensein als Plesiomorphie von phylogenetischer Signifikanz.

#### IV.c. Antennen

Bei *T. repandus* liegt ein antennaler Sexualdimorphismus vor. Die Antennomere des Clavus sind beim ♂ craniocaudal vergrößert. Auch bei *T. coquerelii*, *T. flavipennis* und *T. rugatus* scheint ein derartiger Dimorphismus ausgeprägt zu sein. Da jedoch genaue Messungen an mikroskopischen Präparaten und daher auch statistische Auswertungen (Signifikanztests) nicht durchgeführt werden konnten, verzichte ich auf die Verwendung dieses Merkmals für die phylogenetische Analyse.

Die Tendenz zur Symphysocerie wurde bereits an anderer Stelle ausführlich behandelt (KRELL 1992a). Als plesiomorph für die Dynastinae ist die Zehngliedrigkeit der Antennen anzusehen. Alle Reduktionen sind apomorph, wobei, wie bei allen meristischen Oligomerisierungen, eine hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit vorliegt.

Über den Zustand im Grundplan von *Temnorhynchus* kann keine sichere Aussage getroffen werden, doch ist eine Potenz zur Symphysocerie wahrscheinlich bereits (als Plesiomorphie) genetisch fixiert.

#### Fazit

Die Reduktion der Anzahl der Antennomere ist phylogenetisch ohne Belang.

#### IV.d. Maxillen

Die Maxillen finden in neueren systematischen Arbeiten über Lamellicornia kaum Beachtung. ENDRÓDI (1966: 48) schreibt hierzu:

"BURMEISTER legte einen sehr großen Wert auf die Form und Bezahlung der Maxillen, und darum wurden die Mundteile seitdem fast bei jedem Exemplar herauspräpariert und untersucht<sup>9</sup>. Ich will nicht bestreiten, daß an diesen gute spezifische Merkmale zu finden sind, aber es ist heutzutage, wo große Mengen von Exemplaren zur Determination gelangen, unmöglich, auch nur teilweise solche zeitraubenden Operationen durchzuführen, darum versuchte ich in dieser Arbeit andere, gleichwertige spezifische Merkmale in den Vordergrund zu stellen."

So bleiben die Maxillen in der Weltmonographie der Dynastinae nahezu unberücksichtigt.

Der Bauplan der Maxillen von *Temnorhynchus* und den verwandten Gattungen entspricht dem von CROWSON (1981: 27) beschriebenen Aufbau (Fig. 24, p. 308). Ob der apikale Teil allein durch die Galea bei vollständiger Reduktion der Lacinia oder aber durch die Verschmelzung von Galea und Lacinia (= Mala, NEL & DE VILLIERS 1988, NEL & SCHOLTZ 1990) gebildet wird, ist nicht zu entscheiden. Wir wollen diesen Teil willkürlich als Galea bezeichnen.

Wenden wir uns BURMEISTERS Handbuch (1847) zu, der auf Seite 8 seiner allgemeinen morphologischen Beschreibung der Xylophila, der heutigen Dynastinae, konstatiert:

<sup>9</sup>Das ist in dieser Generalisierung falsch. Nach Kenntnis des Verfassers berücksichtigen nur OHAUS und PAULIAN, mit Einschränkung auch MINCK die Mundwerkzeuge regelmäßig.

"Weniger mannigfaltig erscheinen die Unterkiefer, denn der einzige Theil, welcher bei ihnen Differenzen darbietet, ist der Helm [= Galea]. Zwar besteht er immer aus einer festen Hornmasse, allein bald ist er gezähnt, bald zahlos, bald lang und schmal geformt, bald kurz und breit, und dabei in der Regel auf der oberen gegen die Oberkiefer gewendeten Seite mit langem pinselförmigem Haarbusch bekleidet, nicht selten aber auch haarlos, oder mit einzelnen Borsten besetzt. Die Zähne des Helmes nehmen immer den inneren Rand desselben ein und erscheinen zuerst am oberen Ende als lang ausgezogene gekrümmte Spitze. Unter ihr treten dann typisch zwei Zähne auf und unter diesen in einer dritten Reihe drei, von welchen zwei mehr mit einander verwachsen sind. Die Normalzahl der Zähne ist also sechs. [...] sind weniger Zähne vorhanden, so schwinden theils die der mittleren, theils die der unteren Reihe [...]."

Eine ausführlichere Beschreibung der Mannigfaltigkeit der Merkmalsausprägungen bei den Lamellicornia als im BURMEISTERSCHEN Handbuch dürfte kaum zu finden sein. Die idealistische, prä-darwinistische Weltansicht des Autors mindert nicht den Informationswert seiner Beschreibungen. Nur noch PAULIAN (1954) gibt Beschreibungen der Maxillen der von ihm behandelten Genera der Dynastinae. Die Vielfalt der Ausprägungen der Galea innerhalb der Dynastinae erschwert einen Außengruppenvergleich, doch findet sich häufig ein Muster der Dentikelverteilung, das als "Bauplan", d.h. als typische Form ohne phylogenetische Aussagekraft und nicht etwa als Grundplanmerkmal, verstanden werden kann. Drei Reihen von Dentikeln liegen vor, von denen die basale drei (oder mehr), die mittlere einen (oder zwei) und die apikale zwei Dentikel (oder einen) umfaßt. Die Dentikel können teilweise in den Bereich einer anderen Reihe verschoben sein, sekundär geteilt oder reduziert sein. Eine basale Reihe von drei Dentikeln finden wir zum Teil in gleicher Ausprägung z.B. bei den Arten des Genus *Dipelicus* (Fig. 10, p. 307), bei *Pentodon dispar* und *Ruteloryctes morio*, so daß ich diese eigentümliche Struktur für plesiomorph halte. Ob die apikale oder die mediane Dentikelreihe oder beide primär aus zwei Dentikeln bestehen, ist im Rahmen dieser Arbeit nicht zu klären. CARNE (1957: 15) plädiert für einen einzigen Apikalzahn als ursprüngliche Ausprägung. Ich betrachte bezüglich der Gattungsgruppe {*Dipelicus* + *Ampotis* + *Lonchotus* + *Temnorhynchus*} die Ausprägungsform von *Dipelicus* (apikal: 2 / median: 2 / basal: 3) als ursprünglich. Sollte die Maxillenformel 1/2/3 plesiomorph sein, dann muß bei *Temnorhynchus*, *Lonchotus* und *Ampotis* ein Dentikel der Medianreihe apikal gewandert sein. Die Maxillenformel 2/2/3 könnte in diesem Falle als Autpomorphie von *Dipelicus* gedeutet werden.

Ich betrachte die Maxillen von *T. truncatus* (Fig. 20), *T. coquerelii* (Fig. 19), *T. descarpentriensi* (Fig. 15), *T. acutemarginatus* (Fig. 14) und *T. perrieri* (Fig. 13) aufgrund der trimeren basalen Dentikelreihe als plesiomorph, wohingegen die vierzähligen Maxillen der anderen Species (Fig. 22-39, pp. 308-310) auf sekundärer Reduktion beruhen ((?Syn-)Apomorphie). *T. repandus* besitzt eine auf zwei Dentikel reduzierte Basalreihe, einen Medianzahn und die beiden Apikalzähne und stellt somit eine intermediäre Form dar (Fig. 16-17). Die Reduktionen der Maxillen bei *T. repandus* und *T. scutiger* (Fig. 18) müssen im vorgeschlagenen Systementwurf als konvergente Synapomorphie betrachtet werden.

Leider findet sich in der sehr knapp gehaltenen "Comparative morphology of the mouthparts of adult Scarabaeoidea" von NEL & SCHOLTZ (1990) keine phylogenetische Betrachtung, so daß diese Arbeit hier nicht weiterhilft.

Die Dentikel der Galea sind oftmals deutlich abgenutzt. Da keine frisch geschlüpften, gezüchteten Individuen vorliegen, ist eine leichte Abnutzung auch bei den gezeichneten Maxillen nicht auszuschließen.

#### Fazit

Eine basale trimere Dentikelreihe der Galea, wie sie bei den madegassischen *Temnorhynchodes*-Arten vorliegt, wird als plesiomorph angenommen. Die Fünfzähligkeit bei *T. repandus* stellt ebenfalls gegenüber der Vierzähligkeit der übrigen *Temnorhynchus*-Arten einen ursprünglichen Zustand dar. Reduktionen beinhalten eine hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit, so daß der Ausprägung der Galea für die Diagnostizierung monophyletischer Gruppen keine Priorität eingeräumt werden darf.

Der Wert der Maxillen für die Artdiagnose muß durch umfangreichere Untersuchungen ermittelt wer-

den. Als komplexe und leicht zu präparierende Struktur sollen sie nicht in Vergessenheit bleiben, sondern regelmäßig untersucht und dargestellt werden.

#### IV.e. Apiculus der Mandibeln

Aus konservatorischen Gründen wurde ausschließlich der apikale Teil der Mandibeln vergleichend untersucht, für den NEL & DE VILLIERS (1988) den Terminus Apiculus vorschlagen. Der Apiculus ist sichtbar, ohne daß die Mandibeln aus der Kopfkapsel herauspräpariert werden müßten. Das Herauspräparieren der Mandibeln gestaltet sich schwieriger als das der Maxillen, da Teile des Ventralbereichs des Kopfes, vor allem die ventral liegenden Mundwerkzeuge, vollständig entfernt werden müssen. Wir finden innerhalb der Gattung *Temnorhynchus* sowohl distal einfach gerandete, apikal ausgeschweifte und spitz zulaufende Apiculi (Fig. 44) als auch die distal dreilappige Form (Fig. 40-41, p. 310), die wir in gleicher Ausprägung bei *Pentodon* HOPE oder *Pentodontoschema* PÉRINGUEY, sehr ähnlich bei *Heteroligus* KOLBE wiederfinden und die daher bezüglich *Temnorhynchus* plesiomorph sein dürfte. Apikal ausgeschweifte Apiculi mit nach außen gerichteter Spitze treten hingegen nur in *Temnorhynchodes* auf, was für deren Apomorphie spricht. Die Reduktion der Dreizähigkeit scheint konvergent zweimal oder dreimal aufgetreten zu sein. Bei *T. cribratus* (Fig. 43) finden wir die mehr oder weniger typische *Temnorhynchodes*-Apiculusform mit einem zumeist deutlichen Rudiment des Mediantentikels. Aufgrund der plesiomorphen Ausprägung eines beborsteten Ocularcanthus kann *T. cribratus* nicht in ein Taxon gestellt werden, das die Reduktion dieser Beborstung als bereits vor langer Zeit erworbene Synapomorphie besitzt (z.B. zu *T. repandus*). Außerdem zeigt die Ausprägung des Apiculus bei *T. congoanus* (Fig. 42), daß die Reduktion der Dreilappigkeit konvergent entstehen kann. Bei *T. grandicornis* sind die Dreilappigkeit und der Apikalbereich reduziert (Apomorphie (54)). Möglicherweise besteht ein funktioneller Zusammenhang zwischen dem Fehlen der Clypealdentikel und der Hervorhebung der mandibulären Apikaldentikel durch Reduktion der Median- und Basaldentikel der Mandibeln. Beide Merkmalsausprägungen treten gemeinsam auf mit Ausnahme des *T. grandicornis*. Bei *T. cribratus* finden wir bei Reduktion der Clypealdentikel eine deutliche Reduktion des medianen (anteapikalen) Mandibulardentikels. Es ist vorstellbar, daß die hervortretenden Apikaldentikel der Mandibeln die Funktion der fehlenden Clypealdentikel beim Grabevorgang oder bei der Lockerung des Substrates (cfr. DOANE 1913) übernehmen.

Eine Verstärkung bzw. Bezahnung des Lateralrandes des Apikalbereiches der Mandibeln findet man bei grabenden Arten verschiedener Insektengruppen, so z.B. auch bei den Ephemeroptera-Larven (STRENGER 1973). Die Beteiligung der Apiculi am Grabevorgang bzw. an der Zerkleinerung des Substrates ist bei *Temnorhynchus* bisher nicht dokumentiert worden, aber wahrscheinlich. BERTIN (1922: 152) schildert den Grabevorgang bei *Oryctes nasicornis* (L.) (Oryctini) als "petits mouvements de la tête de bas en haut", wobei die dorsal ausgehöhlten Mandibeln als Schaufeln dienen. Die Ausprägung der Außenseite der Mandibeln ist bei grabenden Insekten durch den Modus des Grabens bzw. des Zerkleinerns und durch die Substrateigenschaften bedingt (STRIGANOVA 1967, CYMOREK 1968: 164). Da das bevorzugte Substrat der einzelnen *Temnorhynchus*-Species unbekannt ist, kann über ökologisch-adaptive Aspekte hier nur spekuliert werden. Ein lateral gezählter oder gelappter Apiculus dient zum kratzenden Lockern des Substrates. Bei Arten, die in lockerem Boden leben, ist diese Funktion entbehrlich. Ein Eindringen in Sproßachsen oder dickere Wurzeln ist auch mit Hilfe der ausgezogenen Apikalspitze der ungelappten Mandibeln möglich.

#### Fazit

Der ungezähnte Außenrand des Apiculus wird als apomorph betrachtet, wobei jedoch zumindest einmal eine konvergente Tendenz postuliert wird. Die phylogenetische Aussage ist auch hier nicht eindeutig.

#### IV.f. Labium

Der anteriore Rand des Labium weist median eine Einkerbung auf. Seine beiden Lateralstücke sind bei *T. descarpentriasi*, *T. perrieri*, *T. acutemarginatus*, *T. coquerelii* und *T. truncatus* breit lappenartig verrundet (Fig. 7 in PAULIAN 1946: 3), bei *T. grandicornis* breit verflacht (Fig. 6 in PAULIAN 1946: 3), bei allen anderen Species hingegen mehr oder weniger spitz nach vorn ausgezogen, wobei der zwischen diesen Spitzen gelegene Ausrandungsbereich die Form einer nach vorn geöffneten Mengenklammer ({} ) besitzt (Fig. 152 in FERREIRA (1966)a: 129). Allein *T. scutiger* und *T. repandus* weisen eine (apomorphe oder plesiomorphe?) Zwischenform auf. Hier sind die beiden Lappen an der Spitze gewinkelt.

Eine lappenartige Verrundung der Lateralstücke finden wir z.B. bei den (ursprünglichen) Cyclocephalini und auch bei *Ruteloryctes morio*, der einzigen afrotropischen Art dieser Tribus, sowie bei *Heteronychus* BURMEISTER und *Lonchotus* ARROW (Pentodontini), so daß wir sie als plesiomorphen Zustand interpretieren. Die Zuspitzung der Lateralstücke und der eigentümliche Ausrandungsbereich sind daher als apomorph anzusehen, ebenso die starke anteriore Verjüngung des Labium ohne Ausrandung an der Spitze, wie wir sie bei anderen Genera der Pentodontini finden (*Ampotis*, *Dipelicus*, *Phyllognathus* etc.).

#### Fazit

Die Unterschiede zwischen plesiomorpher (abgerundeter) und apomorpher (spitzer) Ausprägung des Labialapex sind gering und fließend (cfr. *T. scutiger* und *T. repandus*). Durch Reduktion der apikalen Spitzen ist die apomorphe Ausprägungsform zwanglos in die plesiomorphe zu überführen. Da der plesiomorphe Zustand nicht eindeutig diagnostiziert ist (*T. grandicornis*, *T. scutiger* oder *Temnorhynchodes* s.str.), kann bezüglich dieses Merkmals nur eine einzige Synapomorphie ((57) *Temnorhynchus* s.str. + *T. cribratus*) postuliert werden.

#### IV.g. Beine

Nach aktuellen Vorstellungen waren Anpassungen an eine grabende Lebensweise oder zumindest die Fähigkeit zum Graben in lebenswichtigen Situationen (Eiablage/Nahrungsaufnahme) bereits im Grundplan der Lamellicornia vorhanden (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1977: 185; CROWSON 1981: 679; LAWRENCE & NEWTON 1982: 275; SCHOLTZ 1990: 1029). Sollte diese Hypothese zutreffen, war eine Besiedlung von Sandgebieten unter Berücksichtigung der historical/phylogenetic constraints zu allen Zeiten eher, d.h. ökonomischer (wegen Präadaption), durch Entwicklung einer sand-grabenden als einer sand-laufenden Lebensweise möglich. Bei den Dynastinae wurde mit einer Ausnahme der tunnelgrabende Typ verwirklicht, der "first morphologic type" MEDVEDEVs (1965: 477). Diese einzige Ausnahme stellen die madegassischen Hexodontini dar, bei denen sich möglicherweise der "'swimming' type of moving in sand", der "second morphologic type" MEDVEDEVs (1965: 482) ausgebildet hat [KÜHNELTs (1950: 193) "Sandschwimmer"]. Hier erfolgt die Fortbewegung durch den Sand ohne Errichtung eines röhrenförmigen Hohlraumes (cfr. DECHAMBRE 1986: 10).

Betrachten wir die Beinformen bei sand-grabenden Arten verschiedener Taxa der Lamellicornia, so stellen wir bemerkenswerte Konvergenzen fest (NIKRITIN 1974, PIERRE 1958, SCHMIDT 1950), die sich auch in weiteren Familien der Coleoptera, z.B. den Tenebrionidae (PIERRE 1958, KOCH 1961, MEDVEDEV 1965, FIORI 1968, DAJOZ 1984: 56-58), finden lassen und damit ihren adaptiven Charakter bestätigen:

- Die Tibiae verbreitern sich apikal mehr oder weniger stark, bei den Protibiae verbunden mit einer starken Abplattung.
- Die Meso- und Metatibiae besitzen außen schräg verlaufende, bedornete Kiele und apikal eine Plattform. Beides dient dem Nachhinterschieben des Sandes, der mit den Protibiae gelöst wurde.
- Die Femora sind komprimiert und sehr breit.

- Die Calcaria (Endsporne) der Meso- und Metatibiae verbreitern sich apikad zur Spatelform, die apikal ausgezackt sein kann (wie auch bei den psammobionten *Lepidochora eberlanzi* GEBIEN (Tenebrionidae) [KOCH 1961: 24] und *L. discoidalis* GEBIEN [COINEAU et al. 1982]).
- Die zum Graben benutzten Tarsen werden komprimiert und tragen lange, kräftige Borsten.
- Die Krallen werden bis zur Borstenform reduziert, wenn sie nicht, wie bei den Lamellicornia üblich, zum Festhalten während der Kopulation benötigt werden.

Schon DAHL (1884: 160) postuliert die Korrelation zwischen dem Vorhandensein von apikalen Tibien-spornen (Calcaria) und grabender Tätigkeit: "Man kann behaupten, dass überall da, wo Schienensporne vorkommen, auch mehr oder minder von Grabbeinen in unserem Sinne gesprochen werden kann." DAHLs Korrelation ist jedoch zu eng gefaßt, da nicht jede Ausprägung tibialer Apikalspore auf grabende Tätigkeit schließen läßt. Jedoch finden sich bei grabenden Arten immer stark ausgeprägte Calcaria (SCHMIDT 1950, KOCH 1961, MEDVEDEV 1965, NIKRITIN 1974).

Die Calcaria sind an der erweiterten Apikalfläche der Meso- und Metatibiae artikuliert und daher beweglich. Sie dienen als Widerlager gegen das Substrat. Aufgrund der geringen Kohäsion (trockener) Sandpartikel erweist sich hier ein breiter Calcar als effektiveres Widerlager als ein schmaler Dorn, der auf weniger Substat Kraft ausüben kann. Wohingegen durch höhere Kohäsion im (feuchten) humösen Boden auch nicht direkt vom Calcar berührte Substratpartikel an der auf das Bein ausgeübten Gegenkraft beteiligt sind, fließen trockene Sandpartikel leicht seitlich am Calcar vorbei, so daß nur die direkt hinter dem Calcar liegenden Partikel als Stütze dienen können. Daher ist die Fläche des metatibialen Calcars bei psammophilen Gräbern hochadaptiv, was für deren Vergrößerung eine hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit bedingt und die Diagnostizierung der Ausprägung im *Temnorhynchus*-Grundplan nahezu unmöglich macht. Da die spitz zulaufenden, unverbreiterten Calcaria des *coronatus*-Typs bei den meisten Genera der Pentodontini zu finden sind, betrachte ich diese Ausprägung als plesiomorph. Apikale Auszackungen der Calcaria sind bei *Temnorhynchus* und verwandten Gattungen nicht ausgebildet.

Die Adaptationen der Extremitätenformen bei den "inhabitants of well-consolidated sands (depressions between dunes and sand 'steppes')" (MEDVEDEV 1965: 481) unter den Tenebrionidae zeigen große Übereinstimmungen zu *Temnorhynchus*: Die Außenseiten der Protibiae tragen kräftige Zähne, nach MEDVEDEV das charakteristische Merkmal für diesen Ökotyp. Diese Ausprägung besitzt jedoch bei den Dynastinae geringere adaptive Signifikanz, da sie als Plesiomorphie ohne "Neuanschaffungskosten" verfügbar war (phylogenetic/historical constraint). Sie darf in diesem Falle nicht zu strengen Schlüssen auf die autökologischen Ansprüche des Merkmalsträgers herangezogen werden: Die Psammophilie darf zum Grundplan von *Temnorhynchus* gerechnet werden, die Konsistenz des bevorzugten Bodentyps muß für jede Species ermittelt werden.

Die antepikale distale Querleiste der Metatibia ist bei *Temnorhynchus descarpentriasi* (partiell), *T. perrieri*, *T. acutemarginatus*, *T. coquerelii*, *T. truncatus* sowie *T. retusus* (Fig. 104, p. 318) unbeborstet und gerade. Bei letzterem liegt Konvergenz vor. Konvergente Reduktionstendenzen zeigen auch *T. grandicornis*, *T. zambeianus* und einzelne Individuen anderer Species.

Die antepikale distale beborstete Querleiste der Mesotibiae berührt bei *T. zambeianus occidentalis* den Apikalrand, bei einigen Arten zeigt sie eine Näherungstendenz zum Apikalrand, die jedoch quantitativ kaum zu fassen ist. Plesiomorph ist, nach Vergleich mit anderen Genera der Pentodontini, eine deutliche Distanz zwischen dieser Kante und dem Tibialapex.

GEBIEN (1938: 34; 1939: 120) zeigt Art und Ausmaß der Abnutzung, die durch das Graben an den Protibiae von *Gonopus*-Arten (Tenebrionidae) hervorgerufen wird. Diese betrifft, apikal beginnend, zuerst die distalen Lateralzähne. In fortgeschrittenem Stadium verjüngt sich der Tibialapex zu einer proximalen Spitze. Die Tibia wird, dorsal betrachtet, säbelförmig. Eben solche umfangreiche Abnutzungserscheinungen finden wir in *Temnorhynchus*-Arten, z.B. bei *T. clypeatus*, *T. coronatus*, *T. sjoestedti*, *T. descarpentriasi* und *T. scutiger*, so daß wir auch hier auf ausgiebige Grabetätigkeit schließen können. Bei starker distal-apikaler Abnutzung werden auch die protibialen Calcaria betroffen. Deren

artdiagnostische Merkmalsausprägung ist dann nicht mehr erkennbar. Die metatibialen Calcaria verlieren durch Abnutzung sehr leicht ihre ursprüngliche Umrißform, da sie marginal abgeflacht sind.

#### Fazit

Form und Skulptur der Beine sind bei grabenden Tieren abhängig vom Substrat. Daher besitzen Merkmalsausprägungen der Beine hohe Priorität bei der Diagnostizierung von Arten und geringe Bedeutung für die Ermittlung der intraspezifischen Verwandtschaft.

#### IV.h. Pronotum

Die Absturzfläche (Depression) des Pronotum ist bei den ♂♂ deutlich konkav (Impression), zumeist mehr oder weniger stark eingedellt. Am Caudalrand dieser Impression, seltener am Lateralrand (*T. overlaeti*, *T. stormsi*), befinden sich Skulpturelemente, die für das Überleben des Individuums (die Viabilität), d.h. für Lokomotion und Nahrungsaufnahme, nicht essentiell sind, von ökologischer Diversifizierung bei der Speciation weniger stark beeinflußt werden und daher ein höheres Gewicht für die phylogenetische Analyse besitzen. Randwülste, Dentikel etc. eignen sich als konstitutive Synapomorphien. Deren Reduktion ist jedoch oftmals mit der Reduktion der Individualgröße gekoppelt, und zwar sowohl intra- als auch interspezifisch.

Ein angedeuteter, in jedem Falle craniad schwächer werdender Mediankiel der Pronotum-Absturzfläche kann bei *T. luna*, *T. coronatus*, *T. baal* und schwach bei *T. retusus* auftreten. Er eignet sich daher nicht, wie etwa von ENDRÓDI (1976: 240) behauptet, zur Differentialdiagnose von *T. luna* und *T. coronatus*. Bei *T. grandicornis* und vor allem bei *T. stormsi* ist dieser Kiel mitsamt dem medianen Höcker des caudalen Absturzrandes hypertrophiert.

#### Fazit

Da die geschlechtsspezifischen Pronotalskulpturen der ♂♂ in geringerem Maße ökologisch-adaptiv sein dürften, eignen sie sich für phylogenetische Interpretationen. Ihre Größenabhängigkeit ist aber zu beachten.

#### IV.i. Punktierung der Elytren und des Pronotum

Die ökologisch-adaptive Bedeutung einer cuticulären Punktierung (ohne Setae!) können wir vielleicht in den anti-adhäsiven Eigenschaften von Unebenheiten einer Oberfläche erkennen (SCHMALFUSS 1979), die aber bei meist sandigem, mehr oder weniger trockenem und daher nur schwach kohäsivem Substrat weniger bedeutsam sein können. Eine Reduktion der Punktierung zur Schaffung einer glatten Fläche, an der vorbeigleitende, trockene Sandpartikel wenig Widerstand finden, erleichtert psammotropes Graben und kann als evolutionärer Trend bei psammophilen bzw. psammobionten Gräbern betrachtet werden.

Starke Punktierung bei kleinen Formen kann auch durch nicht-adaptive, durch constructional/morphogenetic constraints (REIF et al. 1985) bedingte Effekte erklärt werden: Manchmal können wir beobachten, daß kleine Individuen einer Species, durchschnittlich kleinere Subspecies einer Species bzw. eine relativ zu ihrem Adelphotaxon kleinere Species stärkere Cuticularpunktierung aufweist, wie z.B. bei dem kleinen *Temnorhynchus zambeziensis* KRELL (im Vergleich zu *T. zambeziensis* KRELL). Die Morphogenese der Organe des Integuments, intensiv untersucht an antennalen Sensillen, ist entkoppelt von der Morphogenese der Cuticula bzw. deren Formgebung (STEINER & KEIL 1991, cfr. auch KRELL 1992a: 314f). Die borstenlose Punktierung der Individuen des Genus *Temnorhynchus* kann als Rudiment einer Borsten-Punktierung mit sensorischer Funktion

gedeutet werden<sup>10</sup>, da eine Elytralbehaarung in den meisten Familien bzw. Unterfamilien der Lamellicornia auftritt. Vielleicht weisen auch die stark punktierten *Temnorhynchus*-Arten kurz vor dem Schlüpfen noch eine schwache Elytralbehaarung auf, die bei mechanischer Beanspruchung, dem Auskriechen, sofort abgerieben wird, wie dies z.B. bei *Cetonia aurata* (L.) (Cetoniinae) festgestellt wurde (LIEBMANN 1909, eigene Beobachtungen). Der quantitative Umfang der Sensillenausstattung muß auch bei variierender Körpergröße ungefähr gleich bleiben, um die Individualfitness nicht zu verringern. Führen wir nun die Elytralpunktierung auf sensorischen Borstenbesatz zurück und nehmen wir eine Entkopplung der Morphogenesen von Elytralpunktierung und Elytrenform an, können wir erwarten, daß die Punktierung bei gleicher Quantität auf der geringeren Fläche kleinerer Individuen dichter und verhältnismäßig kräftiger erscheint, wenn keine ökologisch-adaptiven Zwänge dem entgegenstehen. Dies ist eine Möglichkeit, die es zu beachten gilt. Auch wenn die Cuticula-Punktierung mit dem Verlust der Borsten einem Funktionswechsel unterlag, können die morphogenetischen Bildungsmechanismen beibehalten werden.

Ausmaß und Qualität der Punktierung können vielfach sekundär reduziert sein, sowohl aus ökonomischen Gründen (Materialersparnis) als auch adaptiv (Erniedrigung des Reibungswiderstandes). Eine solche Reduktion scheint bei *T. repandus* vorzuliegen, da bei einigen Individuen Rudimente der flach-grubigen, zusammenfließenden Pronotalpunktur vorhanden sind, wie wir sie in kräftiger Ausprägung bei *Temnorhynchus* (s.str.) und *T. scutiger* finden.

#### Fazit

Die Cuticula-Punktierung besitzt aufgrund anzunehmender ökologischer Bedeutung bei zeitweise subterranean lebenden Arten Aussagekraft für die Diagnostizierung von Species und Subspecies (bzw. Morphoclines). Konvergenzen und Parallelismen verhindern eine Anwendung bezüglich größerer Verwandtschaftsgruppen. Daher ist ihre Priorität für die phylogenetische Analyse gering.

#### IV.j. Färbung

In den Vorarbeiten zu dieser Revision (KRELL 1992a: 334f) wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Interpretation der Färbung von thermophilen Coleoptera nicht einfach ist (cfr. "the black desert beetle paradox", CLOUDSLEY-THOMPSON 1978). So finden wir unter den tagaktiven Tenebrionidae in Wüstengebieten hauptsächlich schwarze Formen. Doch konnten TURNER & LOMBARD (1990) zeigen, daß der Einfluß der Färbung auf die Körpertemperatur vernachlässigbar gering ist. Der dunklen Färbung kommt bei *Temnorhynchus* wohl hauptsächlich kryptische Bedeutung zu. Dafür spricht auch die oft hellere Ventralseite der Tiere und die bei *T. clypeatus* nachgewiesene starke diurnale Photophobie (SWEENEY 1967: 78). Auch sind die unter dem Körper verborgenen Femora oftmals heller als die unter dem Körper hervorragenden Tibiae und Tarsi.

Welche Färbung wir im Grundplan von *Temnorhynchus* anzunehmen haben, ist nicht eindeutig, da zwar die meisten Pentodontini stark melanisiert sind, jedoch gerade bei den nahe verwandten Gattungen *Ampotis* und *Dipelicus* hellere Färbungen vorherrschen. Schwächere Melanisierung finden wir bei *T. flavipennis*, den untersuchten zentralafrikanischen *T. tridentatus*-Populationen, bei *T. scutiger* und *T. repandus*, *T. burgeoni*, *T. coquerelii* sowie bei einzelnen (immaturen ?) Individuen anderer Species. Die Ausfärbung dauert mehrere Tage (SWEENEY 1967: 76), so daß das Auffinden immaturer Adulti durchaus wahrscheinlich ist.

#### Fazit

Die sehr auffällige und einzigartige Färbung des *T. flavipennis* (Elytren gelb, Caput und Pronotum: dunkelbraun) ist sicherlich autapomorph. Ansonsten ist die Lesrichtung der Melanisierungsgrade bisher nicht festzustellen.

<sup>10</sup>Hier streifen wir den Bereich der historical/phylogenetic constraints sensu REIF et al. 1985.

#### IV.k. Alae

Die Wertigkeit der Aderung der Alae für die Diagnose von Arten bzw. für die intragenerische phylogenetische Analyse ist bei den Coleoptera kaum untersucht.

Innerhalb des Genus *Temnorhynchus* sind die Unterschiede in der Ausprägung der Aderung hauptsächlich durch die unterschiedliche Größe bedingt. Arten größerer Organismen besitzen größere Alae mit kräftigerer, stärker sklerotisierter Aderung. Diese größen- und funktionsabhängigen Differenzen sind phylogenetisch ohne Belang. Der einzige faßbare Unterschied besteht in der Ausprägung der  $A_{1b2}$  (WALLACE & FOX 1975) =  $Cu_4$  (BALTHASAR 1943) =  $Cu_1$  (SCHNEIDER 1975), die bei den großen *Temnorhynchodes*-Arten (Fig. 45-47, p. 311, Pfeile) und bei *T. grandicornis* (Fig. 48, Pfeil) deutlich stärker ausgeprägt ist als bei den großen *Temnorhynchus* (s.str.)-Arten (Fig. 49-51, Pfeile). Die Lesrichtung ist unbekannt.

#### Fazit

Die Alae tragen keine für die phylogenetische Analyse und die taxonomische Diagnose verwertbaren Merkmale.

#### IV.l. Aedoeagus

EBERHARD (1985: 1) konstatiert, daß die Genitalstrukturen der Tiere "both rapidly and divergently" evolvieren, d.h. das Genital "acquires a new form in each new species". So geeignet die Ausprägung des Aedoeagus zur Diagnostizierung und Determination der einzelnen Species bei den Coleoptera ist, so vorsichtig müssen wir phylogenetische Wertung und Wichtung vornehmen. Durch die schnelle Evolvierung steigt die Konvergenz- bzw. Parallelismus-Wahrscheinlichkeit. Insbesondere im vorliegenden Falle der wenig komplexen Aedoeagi der *Temnorhynchus*-Species dürfen wir dieses Merkmal nicht sehr hoch wichten und vornehmlich innerhalb kleiner Artengruppen und bei der Artdiagnostizierung berücksichtigen.

Die intraspezifische Variabilität des Aedoeagus wurde exemplarisch in KRELL (1992a) für *T. rugatus* KOLBE (pp. 330f), *T. flavipennis* ARROW (p. 331) und *T. zambeianus* KRELL (pp. 350, 355) dargestellt.

#### Fazit

Die Ausprägung des einfacher gebauten Aedoeagus ist von artdiagnostischer Relevanz, für die phylogenetische Analyse jedoch von untergeordneter Bedeutung.

### V. Die Taxa: Phylogenetische Systematik und Chorologie

Phylogenetische Argumentationsschemata: Fig. 78 (p. 262), Fig. 89 (p. 263), Fig. 96 (p. 264). Bisher nachgewiesene Gesamtverbreitung der Gattung: Fig. 52, p. 263.

#### V.a. Untersuchtes Material, chorologische, phänologische und ökologische Auswertung

In der Rubrik Untersuchtes Material werden nur Anzahl und Geschlecht der untersuchten Individuen angegeben. Die Etikettierung wird im Anhang I zum zweiten Teil dieser Arbeit zeichengenau wiedergegeben.

Die geographischen Koordinaten der Fundorte finden sich im Gazetteer, der ebenfalls im zweiten Teil dieser Arbeit publiziert werden wird. Bisher nicht lokalisierte Fundorte werden in <spitze Klammern> gesetzt.

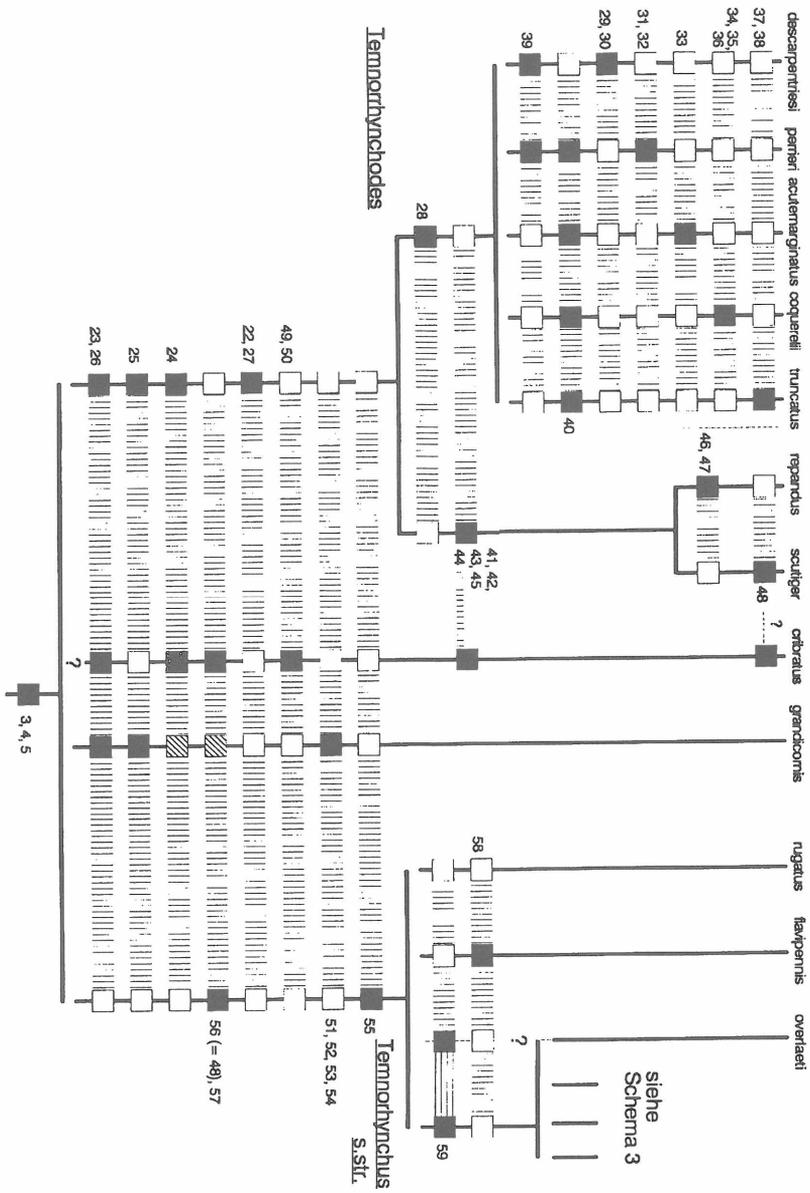
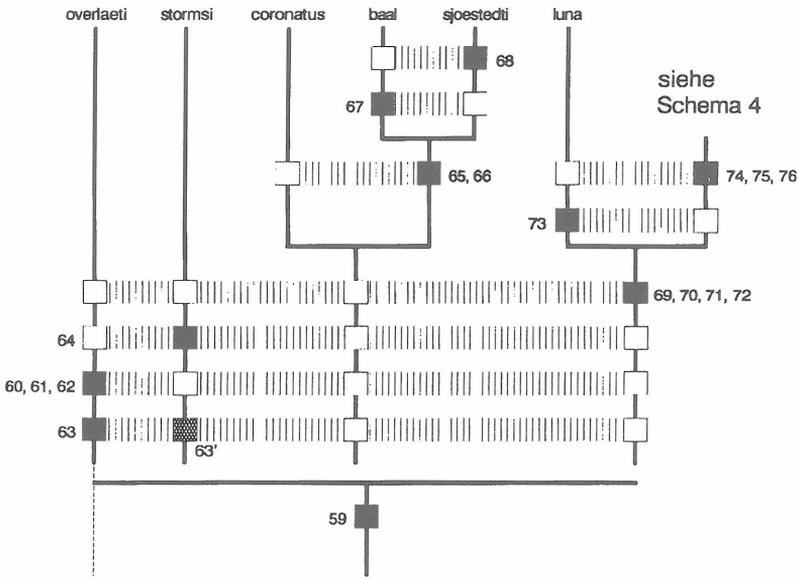


Fig. 78. Phylogenetisches Argumentationsschema 2



*Temnorhynchus* HOPE spp.

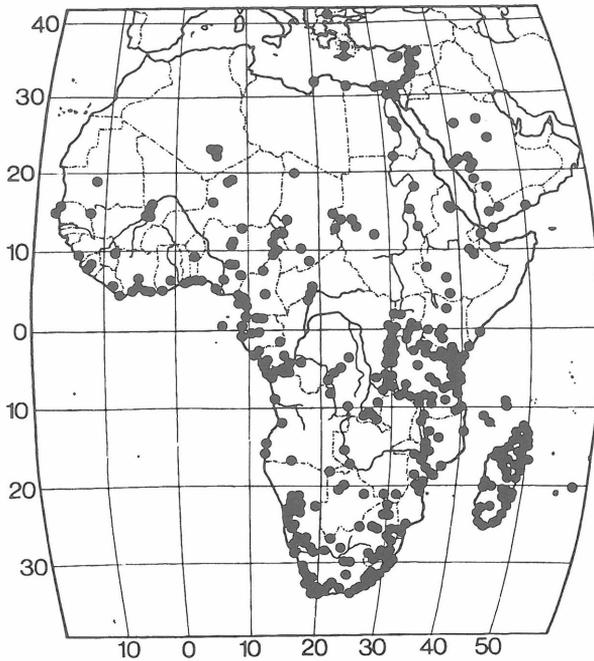


Fig. 89. Phylogenetisches Argumentationsschema 3.- Fig. 52. Bisher nachgewiesene Gesamtverbreitung von *Temnorhynchus* HOPE spp.

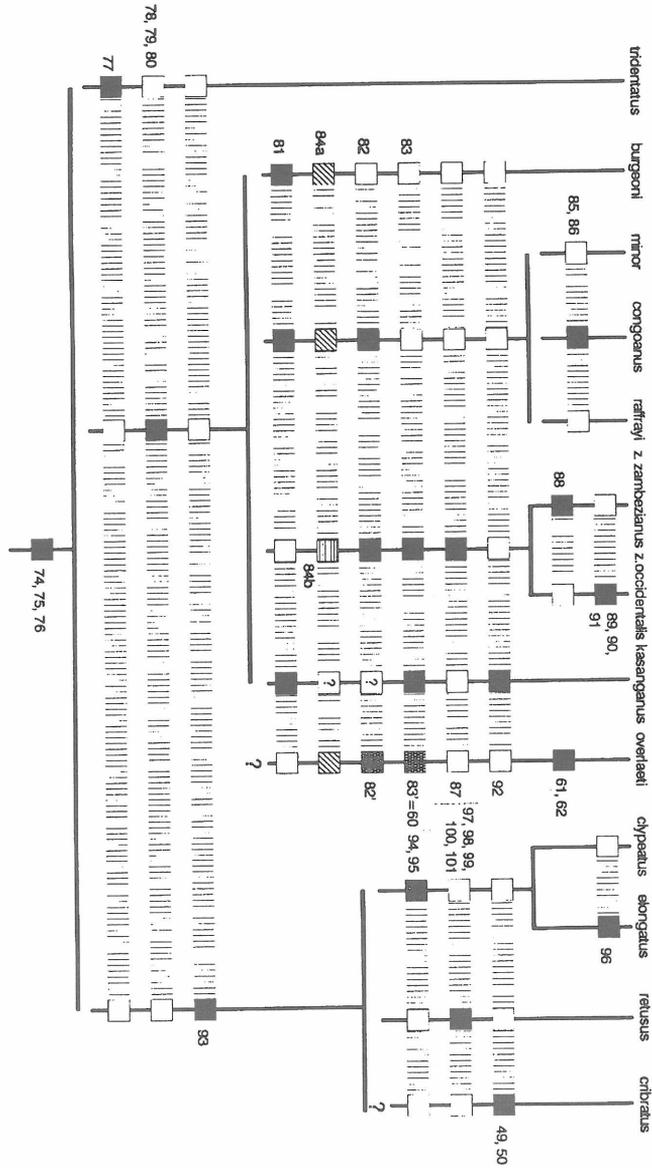


Fig. 96. Phylogenetisches Argumentationsschema 4

### Chorologische Auswertung

Aufgrund der geringen Zahl von Aufsammlungen auf dem afrikanischen Kontinent ist es nicht sinnvoll, wie etwa in lokalfaunistischen Untersuchungen bestimmter Gebiete (cfr. KRELL 1990), eine zeitliche Separation der Nachweise vorzunehmen. Daher unterbleiben auch redundante Literaturangaben. Vom Verfasser revidiertes Material besitzt Priorität und wird durch Vollkreise in den Verbreitungskarten dargestellt. Literaturangaben werden nur dann genannt und in den Karten verzeichnet, wenn sie sich auf noch nicht erfaßte Fundorte beziehen oder das genaue Funddatum enthalten. Sie erhalten unausgefüllte Kreise als Symbol. Die Literaturangaben in DECHAMBRE (1986) werden aufgrund der Kompetenz des Autors als Vollkreise in den Karten dargestellt. Große, unausgefüllte Kreise weisen auf hohe geographische Unschärfe der Fundortangaben hin. Publierte Erstnachweise für bestimmte (Staats-)Gebiete sollen hier nicht genannt werden.

Es ist zu beachten, daß die Verbreitungskarten Gesamtverbreitungen zeigen, die zum gegenwärtigen Zeitpunkt wohl nicht mehr zutreffen, da viele Biotope in den letzten hundert Jahren zerstört worden sein dürften. Zudem unterliegt das Klima in manchen Gebieten Afrikas in entomo-historischer Zeit Veränderungen oder gar Oszillationen (NICHOLSON 1978). Im nördlichen Südafrika herrschte gegen Ende des 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts milderes und feuchteres Klima (TYSON 1986: 59-61). Nach den vielschichtigen Untersuchungen von NICHOLSON (1978) herrschten im Sahel von 16. bis in das späte 18. Jahrhundert feuchtere Klimabedingungen als heute, ebenso im späten 19. Jahrhundert. FAURE & GAC (1981) weisen eine alle 31 Jahre periodische auftretende Trockenheit im Sahel nach. Die Südgrenze der Sahara verlagerte sich von 1980 bis 1984 um 240 km nach Süden und im folgenden Jahre wiederum um 110 km nach Norden (TUCKER et al. 1991). VOGT (1992) weist darauf hin, daß N'Djamena (Tschad) vor 30 Jahren von dichtem Wald umgeben war, der heutzutage nicht mehr existiert. RINGROSE & MATHESON (1992) ermitteln nach Auswertung von Satellitenaufnahmen (Landsat multispectral scanner, 1986/1987, 1989/1990) von insgesamt 310 000 km<sup>2</sup> großen Gebieten im westlichen und zentralen Sahel einen Rückgang der ursprünglichen Vegetationsdecke um 5 % - 9 % pro Jahr durch Desertifikation und Kultivierung. So könnten sich die Areale stenohygrer bzw. stenothermer Arten innerhalb kürzester Zeit nicht nur durch anthropogene Eingriffe, sondern auch durch natürliche Klimaschwankungen verändern.

Zusätzlich gilt es zu beachten, daß bezüglich eines wenig durchforschten Gebietes wie der afrotropischen Region die auf Karten zusammengestellten Fundpunkte nicht mit der Verbreitung der Art identisch sein müssen, auch wenn wir für die historische Zeit der entomologischen Sammeltätigkeit eine Gesamtverbreitung darstellen wollen. Wir wissen zwar, wo die Art vorkommt oder vorkam, können jedoch aus dem Fehlen von Nachweisen aus anderen Gebieten nicht auf deren Nicht-Vorkommen dort rückschließen. Die Ableitung der autökologischen Ansprüche aus den "Verbreitungs"-Karten, d.h. aus den Karten bekanntgewordener Nachweise, muß mit äußerster Vorsicht erfolgen.

Eine genauere Auswertung der Chorologie, eine fundiertere Interpretation der Arealsystem-Genesen soll an anderer Stelle erfolgen.

### Phänologische Auswertung

Noch schwieriger als die ökologisch-chorologische Auswertung stellt sich die phänologische Interpretation dar. Die zumeist fehlenden oder unvollständigen Funddaten bedingen eine äußerst spärliche Datengrundlage. Die weite Verbreitung über mehrere Vegetations- bzw. Klimazonen verbietet eine Zusammenfassung der bekannten Daten. Signifikante phänologische Unterschiede zeigen sich selbst zwischen den Naturräumen eines verhältnismäßig kleinen Gebietes wie Baden-Württemberg in Südwest-Deutschland (EBERT & RENNWALD 1991: z. B. 248, 316, 378, 414). Klima-Oszillationen wurden schon erwähnt.

Wollen wir die vorliegenden Daten der *Temnorhynchus*-Nachweise phänologisch auswerten, müssen wir sowohl das regionale wie auch das temporäre Klima berücksichtigen, was bei der geringen Datenmenge nicht sinnvoll erscheint. Auch bei außergewöhnlich großer Datenfülle, wie bei der

Erfassung baden-württembergischer Tagfalter, bestehen noch große Schwierigkeiten bei der phänologischen Auswertung (EBERT & RENNWALD 1991: 42-48). So können nur tendenzielle Korrelationen des Auftretens der Imagines zu den Trocken- bzw. Regenperioden ermittelt werden. Als klimatologische Vergleichsgrundlage werden die Klimadiagramme in WALTER & LIETH (1960-1966) verwendet.

### V.b. Zur phylogenetischen Auswertung des Materials

Aus der Merkmalsanalyse ist ersichtlich, daß die Datengrundlage keine vollständige und zuverlässige Diagnostizierung des phylogenetischen Systems ermöglicht. Der innerhalb niederer Kategorien übliche hohe Homoplasiegrad verhindert oft klare Entscheidungen (die Computerprogramme nach dem Parsimonieprinzip treffen könnten, ohne damit das Ergebnis wahrscheinlicher oder gar genauer zu machen).

Durch Außengruppenvergleich sind nur die folgenden Ausprägungen zuverlässig zu werten:

Plesiomorph für *Temnorhynchus* sind:

- Caput: Ocularcanthus beborstet.
- Maxillen: Basalreihe der Galea dreizählig.
- Caput: Anteriorer Querkiel (zumeist als Vorderrand ausgebildet) nicht in den Seitenrand der Lamina übergehend.

Apomorph für bestimmte Gruppen von *Temnorhynchus* sind:

- Metatibiae: Anteapikal-Leiste uneborstet, ungekerbt.
- Mandibeln: Apiculus lateral ungezähnt, vor dem Apex ausgerandet.
- Labium: Praementum apikal in Form einer Mengenklammer ({} ) ausgerandet.

Alle übrigen Merkmalsausprägungen müssen nach der inneren Stimmigkeit des Systems und wechselseitiger Prüfung gewertet werden.

### V.c. Das hypothetische System

#### 1. Subgenus *Temnorhynchodes* PRELL

Autapomorphien:

- (22) Anteriorer Bereich des Clypeus<sup>11</sup> ist auf die Ebene der Lamina epicranialis geklappt (Fig. 53-56, p. 312). [Plesiomorph: Anteriorer Bereich des Clypeus ist stumpfwinklig ventrocaudad von der Lamina epicranialis abgebogen, wie z.B. bei *Dipelicus* oder *Temnorhynchus* s.str.]
- R(23) Clypealdentikel reduziert (Fig. 53-56, p. 312). [Plesiomorph: Clypeusvorderrand median zweilappig (*Dipelicus*, Fig. 2-3, p. 306) oder in zwei Dentikeln endend (*Temnorhynchus* s.str., Fig. 58-77).]
- R(24) Anteapikaler (mittlerer) Lappen am Distalrand des Mandibularapiculus nahezu vollständig reduziert (Fig. 44, p. 310). [Plesiomorph: Mandibularapiculus distal dreilappig (Fig. 40-42, p. 310).]
- \*R(25) Beborstung des Ocularcanthus vollständig reduziert. [Plesiomorph: Ocularcanthus beborstet.]
- \*(26) Metacalcaria erweitert [Lesrichtung nur aus der Stellung im System erschlossen]. [Plesiomorph: Metacalcaria parallelschneidend oder spitz zulaufend.]
- \*R(27) Punktierung der Lamina epicranialis reduziert. [Plesiomorph: Lamina grob verrunzelt punktiert.]

Zu (22): Die epicraniale Verlagerung und Ausdehnung des vor der anterioren Clypealkante gelegenen Clypealbereichs ist sicherlich apomorph. Bei *Dipelicus*, *Lonchotus* und *Ampotis* ist dieser Bereich

<sup>11</sup>Im folgenden wird der anteriore dorsale Bereich des Epicranium aus praktischen Gründen als Clypeus bezeichnet. Ob dies korrekt ist, müssen zukünftige Forschungen erweisen (cfr p. 250f.).

noch caudad umgebogen und befindet sich daher nicht mit der Lamina auf einer Ebene. Bei *Dipelicus* und *Ampotis* ist er im Vergleich zu anderen Pentodontini vergrößert. Ähnlich der bei diesen Genera vorliegenden Ausprägung können wir uns die Ausgangsform für die oben und die im folgenden beschriebenen Ausprägungen bei *Temnorhynchus* vorstellen (Fig. 2-3, 6-7, p. 306). - Eine alternative Bildung des Anteriorbereichs der Lamina epicranialis liegt bei den Species von *Temnorhynchus* s.str. vor, die parallel zur obigen abgelaufen sein könnte. Hier sind die Clypealdentikel, die wir andeutungsweise bei *Dipelicus*, *Lonchotus* und *Ampotis* und deutlich bei vielen anderen Pentodontini finden, noch vorhanden. Der ventrale (anteriore) Bereich des Clypeus ist allerdings zwischen diesen Dentikeln, d.h. median, vollständig reduziert und nur noch lateral vorhanden (Fig. 58-77, pp. 312-314, Apomorphie (55)). Diese Ausprägung könnte die höhere Diversifikation der kontinentalen *Temnorhynchus* (s.str.)-Arten maßgeblich bedingt haben, da die hervorstehenden Clypealzähnen zur Lockerung des Substrats von Vorteil sind. Außerdem ist die Potenz zur Verrunzelung der Oberfläche, die die Druckfestigkeit erhöht, nur bei dieser Ausprägung gegeben. - Wie die Lamina bei *T. grandicornis* entstanden ist, bei dem Vorder- und Seitenrand plesiomorph, d.h. nicht ineinander übergehend, ausgeprägt ist, ist nicht festzustellen.

Zu (23): Beim einzigen untersuchten *T. acutemarginatus* sind noch entfernt stehende Clypealdentikel durch eine flache mediane Ausrandung angedeutet. Ob diese schwache Ausrandung als plesio- oder apomorph anzusehen ist, kann nicht entschieden werden.

Zu (24): Durch die Reduktion des mittleren Mandibularlappens tritt der apikale Lappen stärker hervor. Bereits auf p. 256 wurde darauf hingewiesen, daß ein funktioneller Zusammenhang mit der Reduktion der Clypealzähnen ((22)) vorliegen könnte. - Bei *T. cribratus* ist der mittlere Mandibularlappen reduziert (Fig. 43, p. 310), manchmal kaum mehr zu erkennen. Im Schema (Fig. 78) wird dieser Zustand durch ein graues Kästchen dargestellt.

Zu (25): Bei einem ♂ *T. descarpentriasi* befindet sich am Apex des linken Ocularcanthus noch eine kräftige Borste.

Zu (27): Bei *T. acutemarginatus* findet sich in lateralen eingedellten Bereichen der Lamina eine unregelmäßige, grobe Punktierung, die entweder ein Rudiment der ursprünglichen Strukturierung oder aber eine Apomorphie darstellt.

## Biogeographie

Außer *T. scutiger* und *T. repandus* sind alle *Temnorhynchodes*-Arten madegassische Endemiten. Einige Plesiomorphien, die sich nur hier erhalten haben, wie z.B. die unvollständige Reduktion der metatibialen Apikalborsten bei *T. descarpentriasi* oder die Ausprägung der Maxillen, könnten dafür sprechen, daß Madagascar das Entstehungszentrum von *Temnorhynchus* darstellt. Unterstützt wird diese Annahme durch das Verwandtschaftsverhältnis zur orientalischen Gattung *Dipelicus* und zur madegassischen Gattung *Lonchotus* (Fig. 1, p. 246).

### 1.1. Sammelgruppe (*Temnorhynchodes* s.str.)

Synapomorphie:

•\*(28) Anteapikale Metatibialleiste ungekerbt und ohne Borsten. [Plesiomorph: Anteapikale Leiste gekerbt und regelmäßig beborstet.]

Zu (28): *T. descarpentriasi* weist noch einige Borsten im Distalbereich dieser Leiste auf.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der *Temnorhynchodes*-Species sind nicht eindeutig zu diagnostizieren. Heterobathmien werden im Anschluß an *T. truncatus* (p. 270) diskutiert.

1.1.1. *Temnorhynchus (Temnorrhynchodes) descarpentriesi* PAULIAN, 1946

Untersuchtes Material: 8 Individuen (5 ♂♂, 3 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 79, p. 315):

MADAGASCAR: cfr. DECHAMBRE (1986: 47); ergänzend: Midongy Sud, Antananarivo.

Ergänzende Literaturangaben: MADAGASCAR: Fiarantsoa (PAULIAN 1946: 11; ENDRÓDI 1976: 248), Mahafaly (PAULIAN 1946: 11).

Phänologie:

Imagines in den feuchtesten Monaten festgestellt: VIII., XI.-III. (DECHAMBRE 1986: 47).

Autapomorphien:

•R(29) Borstenpunkte des Pygidium nahezu vollständig reduziert [einzigartig]. [Plesiomorph: Pygidium mit transversaler Borstenreihe.]

•\*(30) ♂: Hörner der Lamina epicranialis hypertrophiert (Fig. 53, p. 312). [Plesiomorphie: Hörner der Lamina beim ♂ nur wenig stärker entwickelt als beim ♀.]

1.1.2. *Temnorhynchus (Temnorrhynchodes) perrieri* FAIRMAIRE, 1899

Untersuchtes Material: 4 Individuen (2 ♂♂, 2 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 80, p. 315):

MADAGASCAR: cfr. DECHAMBRE (1986: 48). Zusätzlich: Isalo, <Mudjvals>.

Falsche Literaturangaben: ENDRÓDIS (1976: 247) Meldung für Tananarivo bezieht sich auf *T. descarpentriesi*, die für Mahatsinjo auf *T. acutemarginatus*.

Phänologie:

DECHAMBRE (l.c.) gibt keine phänologischen Daten an. Einziges bekanntes Funddatum: 18.III.

Autapomorphien:

•(31) Craniale Randung des Pronotum median konisch gehöckert [einzigartig]. [Plesiomorph: wohl ähnlich wie bei *T. descarpentriesi*, cfr. (39).]

•\*R(32) Medianhöcker des caudalen Randwulstes der Pronotumimpression reduziert. [Plesiomorph: Höcker vorhanden.]

1.1.3. *Temnorhynchus (Temnorrhynchodes) acutemarginatus* DECHAMBRE, 1976

Untersuchtes Material: 2 ♂♂.

Verbreitung (Fig. 81, p. 315):

MADAGASCAR: cfr. DECHAMBRE (1986: 43); zusätzlich: Mahatsinjo bei Antananarivo.

Phänologie:

Imagines VIII., X. und XII. (DECHAMBRE 1986: 43).

Autapomorphie:

•(33) Craniale Randung des Pronotum median caudad keilförmig auf die Absturzfläche ausgezogen; der apikale Bereich dieses Keils ist höckerartig erhaben [einzigartig]. [Plesiomorph: wohl ähnlich wie

bei *T. descarpentriensi*, cfr. (39).]

#### 1.1.4. *Temnorhynchus (Temnorhynchodes) coquerelii* FAIRMAIRE, 1868

Untersuchtes Material: 17 Individuen (9 ♂♂, 7 ♀♀, 1 ?).

Verbreitung (Fig. 82, p. 315):

MADAGASCAR: cfr. DECHAMBRE (1986: 45); ergänzend: Ivondro, Montagne d'Ambre, Faradofay.

Phänologie:

Imagines während der großen Regenzeit festgestellt: X.-II., (III.-)IV.-V. (DECHAMBRE 1986: 45, ergänzt). Ein trächtiges ♀ aus dem Amber-Gebirge vom IX./XII.

Autapomorphien:

- R(34) Basaler Zahn der Protibia stark reduziert bis geschwunden [einzigartig]. [Plesiomorph: Protibia lateral mit drei deutlich ausgeprägten Zähnen.]
- (35) Anteriorer Teil der Lamina epicranialis halbkreisförmig auf die Fläche der Lamina erweitert (Fig. 57 in DECHAMBRE 1986: 34) [einzigartig]. [Plesiomorph: Anteriorer Teil der Lamina schmal, streifenförmig (Fig. 53-56, p. 312).]
- \*(36) ♀: Pronotum mit Impression. [Plesiomorph: Pronotum beim ♀ regulär gewölbt.]

Zu (34): Der basale Zahn der Protibiae ist auch bei {*T. repandus* + *T. scutigera*} und *T. truncatus* relativ klein. Diese Merkmalsausprägung läßt sich jedoch nicht eindeutig abgrenzen, so daß die Verkleinerung des basalen Protibialzahnes in der phylogenetischen Analyse nicht berücksichtigt wird. Zu (36): Auch bei {*T. repandus* + *T. scutigera*} besitzt das Pronotum der ♀♀ eine Impression. Der Vorderrand der Lamina epicranialis des *T. coquerelii* ähnelt stark der Ausprägung bei den vorgenannten Arten. Diese Ähnlichkeiten beruhen wohl auf Konvergenz, da eine Neuentstehung vollständig gekerbter und beborsteter metatibialer Anteapikalleisten bei {*T. repandus* + *T. scutigera*} weniger wahrscheinlich ist.

#### Ökologie

"dans le sable" (Originalbeschreibung, FAIRMAIRE 1868).

#### 1.1.5. *Temnorhynchus (Temnorhynchodes) truncatus* (KLUG, 1833) BURMEISTER, 1847

Untersuchtes Material: 30 Individuen (16 ♂♂, 14 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 83, p. 315):

MADAGASCAR: cfr. DECHAMBRE (1986: 49); ergänzend: Ivoloina, Montagne d'Ambre, Sambava, Vohimarina, Antananarive, Fianarantsoa, Midongy Sud. - SEYCHELLES: Aldabra Island, cfr. DECHAMBRE (1986: 49); Assumption Island. - MAURICE: cfr. DECHAMBRE (1986: 49); Grand Baie (24.IX.1986), G. Gauba [oder: Gaube] (20.VIII.1981). JEAN VINSON (1906 - 1966), der zeit seines Lebens die Insektenfauna der Mascarenen erforschte (MAMET 1967), konnte *T. truncatus* nicht auf diesen Inseln nachweisen (VINSON 1967). Der Fund von P. VIETTE aus dem Jahre 1985, den DECHAMBRE (l.c.) erwähnt, sowie die oben erwähnten Funde aus den Jahren 1981 und 1986 sind möglicherweise das Resultat einer Einschleppung in den letzten 25 Jahren.

Ergänzende Literaturangaben: MADAGASCAR: Sarodrano (PAULIAN 1946: 10), Diego Suarez (ENDRÓDI 1976: 244).

**Phänologie:**

Imagines ganzjährig festgestellt; auf Madagascar bisher keine Funde im IX. (DECHAMBRE 1986: 49), dem trockensten Monat, jedoch bereits wieder in den ersten Tagen des X; auf Mauritius VIII. - X.

**Autapomorphien:**

- (37) Apex der Lamina epicranialis unpaar, mit zentraler Erhöhung (Fig. 60 in DECHAMBRE 1986: 34) [einzigartig]. [Plesiomorph: Lamina apikal paarig endend.]
- R(38) Anteriore Querkante der Lamina epicranialis lateral reduziert [einzigartig]. [Plesiomorph: Anteriore Kante diskal bis zum Seitenrand der Lamina reichend.]

**Ökologie**

Auf Mauritius im sandigen Boden aufgefunden.

**Heterobathmien in der Sammelgruppe 1.1. des Subgenus *Temnorhynchodes*:**

•(39) Bei den ♂♂ von *T. descarpentriasi*, *T. perrieri* und *T. acutemarginatus* ist der craniale Rand des Pronotum median leicht hypertrophiert. Bei *T. descarpentriasi* ♂ ist dieser Bereich leicht aufgetrieben, die weiterentwickelten Ausprägungen der beiden anderen Arten wurden bereits als Autapomorphien (31) und (33) behandelt. [Plesiomorph: Medianbereich des Cranialrandes des Pronotum auch beim ♂ nicht hypertrophiert, eventuell leicht unregelmäßig.]

•R(40) Bei *T. perrieri*, *T. acutemarginatus*, *T. coquerelii* und *T. truncatus* sind sowohl die Apikalborsten als auch die Borsten der Antepikalleiste der Metatibia vollständig geschwunden. [Plesiomorph: Im Distalbereich sind noch jeweils einige dieser Borsten vorhanden.]

Zu (40): Auch bei einem ♂ *T. grandicornis* sind noch ein bzw. zwei tief eingestochene Borstenpunkte im Distalbereich des Metatibia-Apex vorhanden, die vielleicht einen echten Atavismus darstellen. Die zugehörigen Borsten sind nicht (mehr) vorhanden.

Bei den madegassischen *Temnorhynchodes*-Arten läuft das Labium apikal breit zweilappig aus. Die Seitenlappen sind nicht zugespitzt, wie wir dies in unterschiedlicher Deutlichkeit bei den anderen *Temnorhynchus*-Arten vorfinden. Möglicherweise kann auch diese Lappigkeit als Synapomorphie der Sammelgruppe 1.1. gelten.

*T. coquerelii* und *T. truncatus* besitzen einen apikal abgeflachten Ocularcanthus, wie wir ihn bei *Ampotis*, *Dipellicus* und *Lonchotus* finden, dort allerdings dicht behaart. Eine noch extremere Abflachung finden wir in der folgenden Gruppe. Bei allen anderen *Temnorhynchus*-Arten endet der Ocularcanthus in einer erhöhten Ecke. Auch diese Ausprägung kommt in anderen Pentodontini-Genera vor, so z.B. bei *Pentodon* oder *Pentodontoschema*. Da die Abgrenzung eines apikal flachen von einem apikal erhöhten Ocularcanthus nicht immer eindeutig möglich ist (cfr. *T. cribratus*, *T. raffrayi*) und zudem die Lesrichtung ungewiß ist, soll dieses Merkmal nicht in die phylogenetische Analyse eingehen. Allein die extreme Verflachung bei *T. repandus* und *T. scutiger* wird als Synapomorphie (45) gewertet.

**1.2. {*T. repandus* + *T. scutiger*}****Autapomorphien:**

- (41) Hochovale Form der Lamina epicranialis (Fig. 1 und 5 in KRELL 1986) [einzigartig]. [Plesiomorph: wohl wie bei *T. acutemarginatus*.]
- (42) Kante zwischen dem anterioren Bereich des Clypeus und der Lamina geschwunden. [Plesiomorph: Kante kiel- oder stufenförmig.]

- \*R(43) Maxillenformel 2/1/2, d.h. 2 Maxillardentikel befinden sich in der Basalreihe. [Plesiomorph: 3 Maxillardentikel in der Basalreihe.]
- \*(44) Pronotum beim ♀ mit deutlich konkaver Absturzfläche. [Plesiomorph: Pronotum beim ♀ regulär gewölbt.]
- (45) Extreme apikale Verflachung des Ocularcanthus. Der Ocularcanthus geht apikal ohne Winkel, fließend in die Augenoberfläche über [einzigerartig]. [Plesiomorph: Ocularcanthus weniger stark verflacht oder kantig endend.]

Zu (42): Die Lamina epicranialis von *Temnorhynchus repandus* bzw. *T. scutiger* ist wohl nach dem *Temnorhynchodes*-Modus entstanden. Der dentikellose Vorderrand gleicht *T. coquerelii*. Die glatte Oberflächenstruktur findet sich in dieser Ausprägung ebenfalls bei *Temnorhynchodes*. Die anteriore Querkante des Clypeus schwindet lateral bei *T. truncatus*. Eine vollständige Reduktion der Kante in Kombination mit der Verschmälerung und Verlängerung der Lamina würde von einer *T. truncatus*- bzw. *T. coquerelii*-Lamina zu einer *T. repandus*-Lamina führen. Funktionelle Probleme vermag ich bei dieser Interpretation nicht zu erkennen. Die Form von Mandibeln (24) und Maxillen (43) spricht ebenfalls für die Stellung in *Temnorhynchodes* als Adelphotaxon aller madegassischer Arten. Bisher standen *T. scutiger* und *T. repandus* an undefinierter Stelle in *Temnorhynchus* s.str.

### Biogeographie

Die Trennung von {*T. repandus* + *T. scutiger*} vom madegassischen Adelphotaxon erfolgte wohl nach der Trennung von *Temnorhynchus* s.str. vom madegassischen Adelphotaxon. Die beiden kontinentalafrikanischen Taxa waren unterschiedlich erfolgreich. Bei *T. repandus* und *T. scutiger* findet man oft eine durch Bruch eingedellte Lamina. Möglicherweise stellte diese Konstruktionsschwäche der für das Graben und damit das Überleben essentiellen Struktur einen Selektionsnachteil gegenüber *Temnorhynchus* s.str. dar. Als Resultat existieren rezent nur zwei Arten des Subgenus *Temnorhynchodes* auf dem afrikanischen Kontinent, jedoch zwanzig Arten des Subgenus *Temnorhynchus* s.str.

*T. scutiger* kommt rezent nur im West Central refuge (COLYN et al. 1991; = Cameroon Gaboon Refuge nach KINGDON 1971: 65) vor. Unter Refugien versteht man ökologische Inseln (Regenwaldgebiete) im Pleistozän, die die Ausbreitungszentren der rezenten silvicolen Flora und Fauna bilden. Gleichzeitig stellen die Refugien aufgrund ihres Alters Zentren des Endemismus dar, in denen sich viele ursprüngliche Formen erhalten haben (KINGDON 1990: 10).

*T. repandus* ist, wie sich aus der Chorologie schließen läßt, nicht auf geschlossene Waldgebiete angewiesen, was seine weite Verbreitung (guineo-masai) sowohl pleistozän wie auch rezent begünstigt.

#### 1.2.1. *Temnorhynchus (Temnorhynchodes) repandus* BURMEISTER, 1847

Untersuchtes Material: 53 Individuen (26 ♂♂, 27 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 84, p. 315):

TANZANIA: Usambara. - ZAMBIA/ZIMBABWE: "N. West-Rhodesia" [am selben Exemplar: "[...] Togo", wird daher nicht in die Karte eingezeichnet]. - ZAIRE: ohne nähere Angaben. - KAMERUN: ohne nähere Angaben ("Kam", wahrscheinlich ist nicht der kleine Fluß Kam in Nigeria (Gongola) gemeint). - NIGERIA: Lagos, ohne nähere Angaben. - BÉNIN: Cotonou. - TOGO: Klein-Popo (Anécho), Baguida, ohne nähere Angaben. - GHANA: Busua. - CÔTE D'IVOIRE: ORSTOM Adiopodoumé, Bingerville, Port Bouët, Grand-Bassam, Tiassalé, ohne nähere Angaben. - GUINEA: Conakry. - LIBERIA: Cape Palmas, ohne nähere Angaben. - SIERRA LEONE: Mano - Salija. -- <Aadafoah>. Ergänzende Literaturangaben: GHANA: Bobiri (ENDRÓDI 1973: 202). - CÔTE D'IVOIRE: Lamto, Abidjan XII.1967 (FERREIRA 1970a: 10), Abidjan (ENDRÓDI 1976: 255). - LIBERIA: Sione (wohl

Sinoe County) (ENDRÓDI 1976: 255).

Phänologie:

Nachweise der Imagines während der beiden Regenzeiten: III.-V. (Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Bénin), IX.-XII. (Côte d'Ivoire, Ghana, Bénin, Nigeria).

Autapomorphien:

•(46) ♂: Medianhöcker des caudalen Marginalwulstes der Pronotum-Impression geschwunden (oder aber geteilt und bilateral verlagert) [in dieser Ausprägung einzigartig]. [Plesiomorph: ♂: Ein deutlicher Medianhöcker vorhanden.]

•\*(47) Grobe Punktierung des Pronotum reduziert. [Plesiomorph: Pronotum grob grubenartig punktiert, wie bei *T. scutiger*.]

Zu (46): Bei ♀♀ des *T. grandicornis* ist der Medianhöcker ebenso paarig, d.h. an der Spitze geteilt. Es kann nicht beurteilt werden, ob diese Ausprägung plesiomorph für *Temnorhynchus* ist (cfr. *Lonchotus*, (16)) oder mehrfach konvergent in der behandelten Artengruppe entstand. Die Ausprägung (46) ist jedoch in dieser einzigartigen Form sicherlich autapomorph.

Zu (47): Bei manchen Individuen finden sich noch flache Rudimente der grubenartigen, zusammenfließenden Punktierung, die allein die Interpretation der Lesrichtung bedingen.

Ökologie

Nach der Etikettierung und eigenen Beobachtungen (KRELL 1986) kann man auf nächtliche Aktivität schließen. Psammophilie ist wahrscheinlich.

1.2.2. *Temnorhynchus (Temnorrhynchodes) scutiger* KOLBE, 1905

Untersuchtes Material: 18 Individuen (7 ♂♂, 11 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 84, p. 315):

GABON: Rio Benito, ohne nähere Angaben. - CAMEROON: Douala, Kribi, Bibundi, Longji, Barombi-Station, ohne nähere Angaben.

Ergänzende Literaturangaben: GABUN: Ogooué (PAULIAN 1946: 14).

Falsche Literaturangaben: FERREIRAS (1966a: 143) Angabe "Manoh Salija" (Sierra Leone) bezieht sich auf *T. repandus*. Das Exemplar aus Tanzania, Bismarckburg (Kasanga) (ENDRÓDI 1976: 256), ist ein Paratypus des *T.sp. nov.* KRELL (im Druck), die vom gleichen Autor genannten Exemplare aus Tanzania, Ipiana bei Langenburg, sind wahrscheinlich kleine ♀♀ des *T. raffrayi* (oder aber des *T. zambeianus* KRELL), das Exemplar aus Gabun (ZMHB, ohne nähere Angaben) ist ein ♂ des *T. congoanus* (ENDRÓDI 1976: 255).

Phänologie:

Nur drei Funddaten von Imagines sind bekannt: 1.-12.II. (Bibundi), 20.V. (Douala), IX. (Longji).

Autapomorphien:

•\*R(48) Dentikel der Galea auf 2/0/2 reduziert (Fig. 18, p. 307). [Plesiomorph: Maxillenformel 2/1/2 (Fig. 16-17, p. 307).]

Die Parameren sind kürzer als beim Adelphotaxon *T. repandus*. Die Lesrichtung kann hier jedoch nicht diagnostiziert werden.

## Ökologie

Silvicol, nur in Regenwaldgebieten.

?2. *Temnorhynchus* (sed. inc.) *cribratus* BATES, 1884

Autapomorphien:

•(49) Anteapikalleiste der Metatibien dem Apex genähert [einzigartig]. [Plesiomorph: Anteapikalleiste weiter vom Apex entfernt.]

•(50) ♂: Lamina epicranialis birmenförmig, zur Spitze stark verengt, apikale Ausrandung reduziert [einzigartig]. [Plesiomorphie: Form ungefähr wie beim ♀ (Fig. 57, p. 312)].

Weitere Apomorphien:

•cfr.R(23) Clypealdentikel reduziert (Fig. 57, p. 312). [Plesiomorph: Clypeusvorderrand median zweilappig oder in zwei Dentikeln endend.]

•cfr.(24) Mittlerer Lappen des Mandibularapiculus reduziert (Fig. 43, p. 310). [Plesiomorph: Mandibeln deutlich dreilappig (Fig. 40-41, p. 310).]

•cfr.R(47) bzw. (55) Dentikel der Galea auf 2/0/2 reduziert (Fig. 22, p. 308). [Plesiomorph: Maxillenformel 2/1/3.]

•cfr.(57) Apex des Praementum wie bei *Temnorhynchus* s.str. ausgeprägt (cfr. p. 275).

Zu (23) und (24): Ob diese beiden zweifellos für *Temnorhynchus* apomorphen Merkmalsausprägungen konvergent oder einmal in diesem Genus entstanden sind, ist nicht zu entscheiden. Die Ausprägung der Mandibeln des *T. congoanus* (Fig. 42, p. 310) zeigt, daß eine Annäherung an die *Temnorhynchodes*-Form mehrfach entstanden sein kann.

Durch die Reduktion der Clypealdentikel besteht eine Ähnlichkeit der Laminae epicraniales von *T. cribratus* und {*T. repandus* + *T. scutiger*}. Diese drei Species könnte man als Monophylum (Synapomorphien (23), (24) (44) und (47)) betrachten, jedoch nur unter der Zusatzannahme, daß bei *T. repandus* der Mediandentikel der Maxillen sekundär neu entstanden ist. Andere Möglichkeiten scheiden durch die höhere Anzahl der notwendigen Zusatzannahmen (Homoplasien) aus. In diesem Falle wäre {*T. repandus* + *T. scutiger*} das Adelphotaxon zu *T. cribratus*. Das Adelphotaxon zur Gruppe dieser drei Species läßt sich nicht diagnostizieren.

Für eine relativ basale Abzweigung des *T. cribratus* könnten die beiden bei einem ♀ aus Tombouctou vorhandenen apikalen Metatibialborsten sprechen (Fig. 85a, p. 315), die für Atavismus oder hochplesiomorphe Allelverteilung sprechen könnten.

## Biogeographie

Eine phänogeographische Untersuchung dieses Taxons wird an anderer Stelle publiziert (KRELL, im Druck)

2.a. *T. cribratus cribratus* BATES, 1884

Untersuchtes Material: 47 Individuen (25 ♂♂, 22 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 85, p. 315):

RCA (Zentralafrikanische Republik): Bangassou - TCHAD: Bebedija (Bébédjá) [= Bebiya?] östlich Moundou. - CAMEROON: Maroua. - NIGERIA: Asaba, Onitsha, (Bantji -) Lokoja, Lower Niger (locus typicus).

Ergänzende Literaturangaben: Aufgrund der Diagnostizierung von *T. cribratus freyi* im Jahre 1961

durch ENDRÓDI können weitere Literaturangaben nur unter Vorbehalt aufgrund des Fundorts interpretiert werden. "Haut-Sénégal et Niger" (i.e. MALI): Djindjin près Goundam (Goodam), "Moyen-Niger", NIGER: Gaya - Say, sowie JERATHS (1964: 15) NIGERIA: Umuahia, Onitsha beziehen sich wohl auf *T. cribratus cribratus*. In GUINEA: Friguiaigbe près Kindia (PAULIAN 1946: 18) wurde wahrscheinlich *T. cribratus freyi* aufgefunden.

#### Phänologie:

Das Funddatum der Imago aus Bangassou, RCA, (XI.) liegt am Ende der Regenzeit, der Fund aus Bebedja, Tchad, (I.) jedoch im trockensten Monat des Jahres, in dem nahezu kein Niederschlag fällt; die nigerianischen Funde der Imagines (IV., VI., X., XII.) lassen sich nicht mit der Regenzeit korrelieren, da der Dezember zumeist der trockenste Monat ist.

### 2.b. *T. cribratus freyi* ENDRÓDI, 1961

Untersuchtes Material: 9 Individuen (5 ♂♂, 4 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 85, p. 315):

NIGERIA: Asaba, Onitsha. - GUINEA: <Mt. Gangan> nordwestlich Kindia, Kindia, <Grandes-Chutes>.

Ergänzende Literaturangaben: cfr. bei *T. cribratus* s.str.

Falsche Literaturangaben: Die Nachweise aus Nigeria (ENDRÓDI 1976: 257) beziehen sich auf die Nominatform, ebenso Bangassou (locus typicus von *T. cribratus* var. *aequatoris* ENDRÓDI).

#### Phänologie:

Die Funde der Imagines erfolgten in der Regenzeit: V.-VI., Anfang XI.

### 3. *Temnorhynchus* (sed. inc.) *grandicornis* FAIRMAIRE, [1900]

Untersuchtes Material: 7 Individuen (5 ♂♂, 2 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 86):

MADAGASCAR: cfr. DECHAMBRE (1986: 41), keine neuen Fundorte nachgewiesen.

Ergänzende Literaturangaben: Bélumbé (PAULIAN 1946: 13).

#### Phänologie:

Imago bisher nur im Januar (DECHAMBRE 1986: 41).

#### Autapomorphien:

•(51) Galea lappenartig mit einer kurzen, kräftigen Borste am Innenrand. Galea, Dististipes, Basistipes und Palpiger verschmolzen (Fig. 21, p. 310) [einzigartig]. [Plesiomorph: Galea am Innenrand mit mehreren Zähnnchen; Galea und Stipes nicht verschmolzen.]

•(52) ♂: Hörner der Lamina epicranialis hypertrophiert, am Hinterrand im Bereich der Umlenkung der Sutura epicranialis mit eckenartigem Absatz (Fig. 54 in DECHAMBRE 1986: 34). [Plesiomorph: Kürzere Hörner einer vornehmlich zum Graben verwendeten Lamina.]

•(53) ♂: Medianhöcker des Pronotum dorsocranial verlängert und hornartig vorragend [einzigartig]. [Plesiomorph: Medianhöcker als konischer Tuberkel ausgebildet.]

•(54) Die Lappen des Apiculus der Mandibeln reduziert; Apiculus apikal abgestutzt, stumpfwinklig endend (Fig. 2 in PAULIAN 1946: 3) [einzigartig]. [Plesiomorph: Apiculus der Mandibeln dreilappig, apikal ausgezogen, spitzwinklig endend (Fig. 40-41, p. 310).]

Weitere Apomorphien:

- cfr.(23) Clypealdentikel reduziert. [Plesiomorph: Clypeusvorderrand median zweilappig oder in zwei Dentikeln endend.]
- cfr.(25) Beborstung des Ocularcanthus vollständig reduziert. [Plesiomorph: Ocularcanthus beborstet.]
- cfr.(26) Metacalcaria erweitert. [Plesiomorph: Metacalcaria parallelseitig oder spitz zulaufend.]

Bei den ♀♀ dieser Species zeigt sich deutlich die plesiomorphe Ausprägung des Vorder- und Seitenrandes der Lamina epicranialis. Der Vorderrand biegt auf der Höhe des oberen Augen-Drittels im spitzen Winkel in Richtung des Ocularcanthus ab und geht nicht in den Seitenrand über, bildet jedoch keine deutliche, tiefe Rinne aus, wie wir sie bei *T. rugatus* und *T. flavipennis* vorfinden.

#### 4. Subgenus *Temnorhynchus* s.str.

Autapomorphien:

- \*R(55) Anteriorer Bereich des Clypeus zwischen den Clypealdentikeln reduziert (Fig. 58-77, pp. 312-314). [Plesiomorph: Anteriorer Bereich des Clypeus streifenförmig, median nicht reduziert (Fig. 53-56, p. 312).]

Zu (55): Möglicherweise kann auch die Lamina des *T. grandicornis* und des *T. cribratus* auf diese Weise entstanden sein, was durch die Reduktion der Clypealzähnen jedoch nicht mehr zu erkennen ist.

Weitere Apomorphien:

- \*(56=48\*) Galea mit 2/0/2 Dentikeln (Fig. 23-39, p. 309f.). [Plesiomorph: Maxillenformel 2/1/3 wie bei *Temnorhynchodes* (Fig. 13-15, 19-20, p. 307f.).]
- (57) Praementum apikal breit ausgerandet. Ausrandung in Form einer nach vorn geöffneten Mengenkammer ({}), beidseitig gezähnt. [Plesiomorph: Praementum median keilförmig eingeschnitten, beidseitig breit lappenförmig verrundet oder wie bei {*T. repandus* + *T. scutigera*} gewinkelt endend.]

Zu (56): Hier liegt sicherlich eine Konvergenz vor, denn sowohl bei *T. cribratus* als auch bei *T. scutigera* sind die Maxillen in gleicher Weise ausgeprägt (Fig. 22, 18, p. 307f.).

Zu (57): Auch bei *T. cribratus* finden wir eine derartige Form, cfr. Diskussion auf p. 273. *T. grandicornis* besitzt eine einzigartige Ausprägung des Praementum (Fig. 6 in PAULIAN 1946: 3) (im Argumentationsschema 2 (Fig. 78, p. 262) durch Schraffur markiert).

#### Biogeographie

Die Subgenera *Temnorhynchus* s.str. und *Temnorhynchodes* stehen wahrscheinlich in einem Schwestergruppenverhältnis (Fig. 78, p. 262). Die Isolation der beiden Taxa kann daher entweder mit der Trennung von Madagaskar vom afrikanischen Kontinent korreliert werden oder aber *Temnorhynchus* s.str. gründet auf einer einmaligen Einwanderung von Madagaskar aus.

Nun existieren auch zwei *Temnorhynchus* s.str.-Arten auf Madagaskar. Die geringe Variationsbreite des madagassischen *T. coronatus antiochus* weist auf eine kleine Gründer-Population (Founder-Effekt) hin, die aus ostafrikanischen Populationen stammte, in deren Variationsspektrum sie paßt. Möglicherweise ist auch *T. chypeatus* nach Madagaskar eingewandert. So sind diese beiden Vorkommen kein Argument gegen das oben postulierte Isolationsereignis.

#### 4.1. *Temnorhynchus* (s.str.) *rugatus* KOLBE, 1905

Untersuchtes Material: 39 Individuen (27 ♂♂, 12 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 87, p. 316):

LIBERIA: ohne nähere Angaben. - GUINEA: Kankan. - MALI: Massina. - BÉNIN: ohne nähere Angaben. - NIGERIA: Dikwa, Amagede, Ogoja. - CAMEROON: mittl. Sanaga, Esudan - Mamfe, Edéa, Gebiet nordwestlich des Cameroon Mountain. - RCA: Bangui, Sibut. - CONGO: Libenge, Kintélé.

Ergänzende Literaturangaben: Da die eindeutige Diagnostizierung erst in KRELL (1992a) erfolgte, können Literaturangaben (PAULIAN 1946, BURGEON 1947, VILLIERS 1955, FERREIRA 1966a) nicht berücksichtigt werden.

Falsche Literaturangaben: Die Angabe "Grana" (Kamerun, FERREIRA 1966a: 142) bezieht sich auf ein ♂ *T. flavipennis* aus Garua. Die Exemplare aus Sogoro/Sogone (= Logone)-Gore (Neu-Kamerun, i.e. Tchad), aus Banjo (Cameroon; ZMHB, nec coll. FERREIRA), sowie aus Berber (Barbar, Sudan) (FERREIRA 1966a: 142; ENDRÓDI 1976: 272) gehören zur *T. coronatus*-?Gruppe. Bei den Nachweisen aus <Mekwo> [Kwango], Kwamouth - Port Franqui [Francqui], Sassa und Sankuru [Kondue] (PAULIAN 1946: 32; BURGEON 1947: 300) handelt es sich nicht um *T. rugatus*, sondern um eine vermutlich neue Art, deren Beschreibung jedoch im Rahmen dieser Arbeit noch nicht erfolgen kann.

Phänologie:

Korrelationen zur Niederschlagsmenge können nicht festgestellt werden. Funde der Imagines: II. [Trockenzeit], IV., VI. [Regenzeit] (Guinea); XI. [Trockenzeit] (Mali); V. [Regenzeit], XI. [Anfang der Trockenzeit] (Nigeria); zwischen III. und VI. [erster, schwächerer Teil der Regenzeit] (Cameroon); II. [inmitten der Regenzeit, doch nimmt der Niederschlag im Februar im Gebiet um Kinshasa/-Brazzaville erheblich ab] (Congo).

Autapomorphien:

Bisher können keine Autapomorphien dieser Species diagnostiziert werden. Die Lesrichtung der Unterschiede in der Form des Aedoeagus ist nicht bestimmbar (cfr. KRELL 1982: 330f).

Ein ♂ aus "Kamerun" (ZMHB) besitzt einer außergewöhnlich hohe, annähernd rechteckige Lamina epicranialis mit flacher apikaler Ausrandung.

#### 4.2. *Temnorhynchus* (s.str.) *flavipennis* ARROW, 1937

Untersuchtes Material: 21 Individuen (14 ♂♂, 5 ♀♀, 2 ?).

Verbreitung (incl. Literaturangaben, cfr. KRELL 1992: 334) (Fig. 88, p. 316):

BURUNDI: Bururi. - CAMEROON: Maroua, Garoua. - NIGERIA: Niger-Delta (Forcados River), Warri, Onitsha, Umudike, Asaba, Bagana. - TCHAD: N'Djamena, Sarh, Niou - Kouno. - NIGER: Dungass. - MALI: Dogo, Diafabaré. - SENEGAL: Bakel.

Phänologie:

Eine Korrelation zur Niederschlagsmenge läßt sich nicht feststellen. Die Funddaten aus Mali (VI.--VIII.) liegen in der Regenzeit. Aus dem Tchad liegen Funde aus der Regenzeit (Sarh VII., Niou--Kouno VI.) und aus der Trockenzeit vor (N'Djamena XII.), desgleichen aus Nigeria: Die Individuen aus Bagana (I.) und vom Forcados-River (XII.-I.) wurden in der Trockenzeit, die aus Onitsha während des zweiten Höhepunktes der Regenzeit (VII.) gesammelt. Sollte das von der Expedition AUGÉRIAS-DRAPER gesammelte Individuum aus Mali vom Oberlauf des Niger stammen, wie andernorts vermutet

(KRELL 1992a: 334), wurde es während der hohen Trockenzeit erbeutet.

Autapomorphien:

•(58) Helle Körperfärbung; deutlicher Kontrast zwischen dunklerem Pronotum und helleren Elytren [einzigartig]. [Plesiomorph: Einförmig dunkelbraun gefärbt.]

Zu (58): Cfr. Kapitel IV.k. (p. 261).

### 4.3. Sammelgruppe

Synapomorphie:

•(59) Lamina epicranialis ganzrandig. [Plesiomorph: Vorderrand der Lamina biegt beidseitig zum Ocularcanthus ab und ist nicht mit dem Seitenrand verbunden (Fig. 28-31 in KRELL 1992a: 328).]

Zu (59): *T. overlaeti* steht durch die abweichende (abgeleitete) Eidonomie (Fig. 24-27 in KRELL 1992a: 324) relativ isoliert in *Temnorhynchus* s.str., so daß eine phylogenetische Interpretation schwierig ist. Umfangreicheres Material könnte helfen zu entscheiden, ob die Ganzrandigkeit bei *T. overlaeti* und den übrigen *Temnorhynchus* s.str.-Arten auf derselben Konstruktion beruht.

#### 4.3.1. *Temnorhynchus* (s.str.) *overlaeti* BURGEON, 1947

Untersuchtes Material: 4 Individuen (2 ♂♂, 2 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 90, p. 316):

ZAIRE: Kafakumba; nur vom locus typicus bekannt.

Phänologie:

Der Typus wurde im Dezember mitten in der Regenzeit gesammelt.

Autapomorphien:

•(60) Aushöhlung des Pronotum beim ♂ stark erweitert (Fig. 55 in KRELL 1992a: 324) [einzigartig]. [Plesiomorph: Pronotum niemals derart stark ausgehöhlt.]

•(61) Hinter der Epicranialnaht liegender Bereich des Cranium verlängert (Fig. 24 in KRELL 1992a: 324) [einzigartig]. [Plesiomorph: Kopf kurz, nicht langgestreckt.]

•(62) Augengröße reduziert [einzigartig]. [Plesiomorph: Augen relativ groß.]

Zu (60): Bei *T. overlaeti* finden wir auch beim ♀ eine Pronotum-Impression. Dies kann mit der starken Hypertrophierung der Skulptur (i.e. der Absturzfläche) des Pronotum bei dieser Species zusammenhängen und kann daher ohne phylogenetische Aussagekraft sein. Sollte jedoch die Impression des weiblichen Pronotum ein phylogenetisch bedeutsames Ereignis mit geringer Konvergenzwahrscheinlichkeit sein, wäre dies ein Indiz für die Zugehörigkeit *T. overlaeti* zur Sammelgruppe 4.3.4.2.2. (p. 288).

Die hochabgeleitete Ausprägung von Caput und Pronotum isoliert *T. overlaeti* von allen anderen Arten dieser Gattung. Wenn wir annehmen, daß die Ganzrandigkeit der Lamina epicranialis einmalig abgeleitet ist (59), steht er isoliert im Subgenus *Temnorhynchus* s.str. Zudem besitzt ein ♀ zwei Borsten dorsal am Apex der linken Metatibia. Diese Plesiomorphie ist entweder ein Atavismus, oder spricht für die Stellung außerhalb dieser Untergattung an nicht näher zu diagnostizierbarer Stelle.

Es erscheint nicht notwendig zu sein, beim bisherigen Kenntnisstand ein zusätzliches monotypisches

Subgenus *Neotemnorhynchus* für diese Species aufrechtzuerhalten. Stünde sie in *Temnorhynchus* s.str., würde dies eine Benennung der Taxa 4.3.2., 4.3.3. und 4.3.4. als Subgenera fordern. Stünde sie außerhalb *Temnorhynchus* s.str., ist die phylogenetische Verwandtschaft ungeklärt, und eine monotypische Untergattung besitzt in diesem Falle gegenwärtig keinen heuristischen Wert. Daß die ursprüngliche Definition der "Gattung" *Neotemnorhynchus*, die Neungliedrigkeit der Antennen, nicht zur Diagnose im phylogenetischen System ausreicht, wurde bereits in KRELL (1992a: 320f) dargelegt.

Es gilt daher folgende subjektive Synonymie:

*Temnorhynchus* HOPE, 1837

(Typus-Art: *Geotrupes retusus* FABRICIUS, 1781)

= *Neotemnorhynchus* JANSSENS, 1949 (syn. nov.)

(Typus-Art: *Temnorhynchus overlaeti* BURGEON, 1947)

Weitere Apomorphie:

•(63) Hypertrophie der vorderen Lateralränder der Pronotum-Impression (Fig. 24 in KRELL 1992a: 324). [Plesiomorph: Vordere Lateralränder nicht dorsad erweitert.]

Zu (63): Ähnliche Hypertrophien finden sich konvergent z.B. bei Species der Genera *Dipelicus* und *Phyllognathus*, nicht jedoch bei den ursprünglichen Species von *Temnorhynchus*. Eine ähnliche Ausprägung zeigt auch *T. stormsi* (im Schema gerastert dargestellt, (61'), Fig. 50 in PAULIAN 1946: 36), doch liegen die hypertrophierten Bereiche hier weiter caudal, so daß man Konvergenz annehmen kann.

#### 4.3.2. *Temnorhynchus* (s.str.) *stormsi* DUVIVIER, 1891

Untersuchtes Material: 38 Individuen (21 ♂♂, 17 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 91, p. 316):

TANZANIA: ohne nähere Angaben, Kasanga (Bismarckburg); Mahali Peninsula, Lupulunge Delta. - ZAIRE: Bukavu, Baraka, Mpala, Bauduoinville, Moba, <Kavimvira> (Uvira), Uvira, Albertville (= Kalemie), Lukunga-Tal (da möglicherweise das Lukuga-Tal gemeint ist, wird dieser Fundpunkt nicht in die Karte übertragen). - RWANDA: Gisenyi. - BURUNDI: Gitega, Rumonge.

Zusätzliche Literaturangaben: TANZANIA: Albertville 15.X.1946, XI-XII.1946, Plage d'Albertville 30.X.1946, Kasoje 15.XII.1946, Edith Bay (Lake Tanganyika) 23.VII.1946 Baraka plage 16.VI.1947 (JANSSENS 1952: 36). - BURUNDI: Usumbura (= Bujumbura) 25.-27.II.1953 (BASILEWSKY 1956: 359). - ZAIRE: Baie de Tembwe 14.-15.XII.1946 (JANSSENS 1952: 36). - Da ENDRÓDI (1976) auch wenig eindeutige ♀♀ als *T. stormsi* determinierte, werden die Angaben aus seiner Monographie nicht übernommen.

Phänologie:

Im nördlichen Teil des Areals herrscht nur eine kurze Trockenperiode im VI. oder VI.-VII. Aus diesen Monaten liegen nur einzelne Funde vor (Baraka 16.VI., Uvira VI.). Im mittleren und südlichen Teil des Areals herrscht eine maximale Trockenzeit von V.-IX., die jedoch im VIII. von einer Regenperiode unterbrochen sein kann. So lassen sich die Nachweise aus Albertville (VIII.) und Mpala (VII./VIII.) erklären. Alle übrigen Imagines wurden während der Regenzeit gesammelt.

Autapomorphien:

•(63') ♂: Hypertrophie der vorderen Lateralränder der Pronotum-Impression (Fig. 50 in PAULIAN

1946: 36). [Plesiomorph: Vordere Lateralränder nicht dorsad erweitert.]

•(64) ♂: Medianhöcker des Pronotum hypertrophiert, keilförmig craniad erweitert (Fig. 50 in PAULIAN 1946: 36). [Plesiomorph: Medianhöcker klein und konisch.]

Die Maximalausprägung der Beborstung des Ocularcanthus ist bei *T. stormsi* umfangreicher als bei der *T. coronatus*-?Gruppe. Der Canthus ist zumeist basad ausgedehnt behaart, während bei der *T. coronatus*-?Gruppe bei Individuen der west-, zentral- und südwestafrikanischen Populationen nur der Apex ein Borstenbüschel trägt. Die Canthus-Beborstung der südost- und ostafrikanischen Populationen der *T. coronatus*-?Gruppe ist ebenfalls basad ausgedehnt, doch in keinem Falle so kräftig und dicht wie bei *T. stormsi*. Die Canthus-Beborstung kann aber auch bei *T. stormsi* basal reduziert sein, so daß nicht alle Weibchen mit Hilfe dieses Merkmals determiniert werden können. Dennoch gilt<sup>12</sup>:

- Die meisten Weibchen des *T. stormsi* sind durch vollständige Beborstung (Plesiomorphie nach Außengruppenvergleich) des Ocularcanthus von *T. coronatus* zu trennen.
- Die anteriore Randung der Lamina epicranialis ist im Bereich zwischen Clypealdentikel und Ocularcanthus bei *T. stormsi* keilförmig erhaben, hinter dem Kiel ist die Lamina tief eingedrückt.
- Bei kräftig ausgeprägten ♀♀ konvergieren die Seiten der Lamina annähernd gerade, nicht konvex gebogen wie bei vielen ♀♀ der *T. coronatus*-?Gruppe. Die Hörnchen der Lamina können bei kräftiger Ausprägung länger ausgezogen sein als bei kräftigen ♀♀ der *T. coronatus*-?Gruppe.
- Das Pronotum ist bei den ♀♀ des *T. stormsi* im cranialen Drittel stark konvex gewölbt und beidseitig, lateral einer craniomedianen Depression, nahezu ausgebeult. Es ist jedoch nicht zu entscheiden, ob diese Ausprägung im Variationsspektrum der *T. coronatus*-?Gruppe enthalten ist. Zumeist ist das Pronotum bei letzterer regelmäßig gewölbt und nicht beulig aufgetrieben. (Es handelt sich hierbei um qualitative Ausprägungsalternativen, die nur durch den direkten Vergleich der Objekte deutlich zu erkennen sind und ohne Vergleichsmaterial zum Scheitern des Benutzers der Bestimmungstabelle führen können.)

### Ökologie

"dans le sable, près du lac Tanganika" (BASLEWSKY 1956: 360). Ripicole Art der Ufer des Lake Tanganyika, des Lake Kivu und des Lake Albert.

### Biogeographie

Es handelt sich, nach der Stellung im System zu urteilen, um eine Reliktpopulation, die möglicherweise im East Central Refugium (COLYN et al. 1991; = Central Refuge nach KINGDON 1971: 65) oder aber in einem überdauernden Uferwald (cfr. MEAVE et al. 1991) im Bereich des Rift Valley fortbestehen konnte und am Tanganyika-See eine Nische fand.

#### 4.3.3. "{*T. coronatus* + *T. baal* + *T. sjoestedti*}"

Diese Gruppe kann nicht durch eine eindeutige Autapomorphie diagnostiziert und konstituiert werden. *T. coronatus* und *T. baal* scheinen Adelphotaxa oder gar geographische Subspecies zu sein (siehe unten), was aber nicht durch Apomorphien, sondern durch die parapatrische Verbreitung und zunehmende Ähnlichkeit im Grenzgebiet begründet werden kann. Die Stellung des *T. sjoestedti* bzw. dessen Adelphotaxon wird unten diskutiert.

<sup>12</sup>Die Differentialdiagnose wurde im November 1991 erstellt. Einige vor diesem Zeitpunkt vom Verfasser als "*Temnorhynchus coronatus*-?Gruppe" determinierte ♀♀ könnten auch zu *T. stormsi* gehören.

### Biogeographie

Die *T. coronatus*-?Gruppe zeigt sudano-zambeizische Verbreitung (sensu CARPANETO & PIATELLA 1990: 281, Fig. 16) und meidet die Regenwaldgebiete (Fig. 92). Daher war der Genfluß innerhalb dieses Taxons von der Verinselung des Regenwaldes während des letzten glazialen Maximums nicht betroffen. Die weiträumige, kontinuierliche Verbreitung und die Häufigkeit der Individuen wird somit erklärbar. Durch ein über lange Zeit zusammenhängendes Areal werden zwar clinale Variationen möglich, Speciationsprozesse aber weniger gefördert.

Die fehlende Beborstung des Ocularcanthus ist außer der unterschiedlichen spezifischen Variationsbreite der Laminaform und der Pronotum-Depression beim ♀ das einzige differenzialdiagnostische Merkmal, das den saharo-arabischen/ost-mediterranen *T. baal* von der sudano-zambeizianischen *T. coronatus*-?Gruppe unterscheidet. Ein Individuum von der Arabischen Halbinsel zeigt jedoch noch Borsten auf dem Ocularcanthus. Die Individuen der arabischen *T. coronatus*-Populationen ähneln habituell *T. baal* noch stärker als die Individuen aus dem Sudan bzw. der westlichen Sahelzone (cfr. Zu (76)). Vielleicht existiert Genfluß, und *T. baal* und *T. coronatus* sind nur geographische Subspecies einer Species. Es ist anzunehmen, daß die Differenzierung der beiden Taxa im nordost-afrikanisch-arabischen Raum stattfand. Hier (und im Gebiet des Hoggar!) befinden sich die Grenz- oder gar Überlappungsbereiche der beiden Art-Areale. Die arabischen Populationen des *T. coronatus* haben sich in Körpergröße und Lamina-Umrißform (apomorph!) bereits *T. baal* angenähert. Das *T. baal*-Individuum mit der Ocularcanthus-Beborstung hat sich eine ursprüngliche Merkmalsausprägung erhalten, die sich bei den syrisch-mediterranen Populationen und den in Äthiopien aufgefundenen Individuen nicht mehr findet. Eine ausführliche Behandlung und taxonomische Interpretation der arabischen Populationen soll an anderer Stelle erfolgen (KRELL, in Vorbereitung b).

#### 4.3.3.1. *Temnorhynchus* (s.str.) *coronatus* (FABRICIUS, 1781) HOPE, 1837 -?Gruppe (incl. *T. coronatus antiochus* FAIRMAIRE, 1868)

Wie bereits in KRELL (1992a: 340f) dargestellt, betrachte ich die *T. coronatus*-?Gruppe als Sammelgruppe diverser "Formen". Eine phänogeographische Untersuchung kann im Rahmen dieser Arbeit nicht durchgeführt werden. So können wir den ontologischen Status von *T. coronatus* (F.) sensu auct. nicht klären.

Untersuchtes Material: 528 Individuen (232 ♂♂, 296 ♀♀) [inclusive 36 Individuen (14 ♂♂, 22 ♀♀) der ssp. *antiochus* Fairm.].

Verbreitung (Fig. 92, p. 316):

CYPRUS: Limassol<sup>13</sup>. - SAUDI ARABIA: Khamīs Mushayṭ, Ranya, Máshār, 'Ushayrah, Raushan (Wadi Bishah), Aṭ-Ṭā'if, Al-Quway'iyah, Buraydah, Hulaifa. - YEMEN/SAUDI ARABIA: Najran. - YEMEN: Shabwah, 'Adan, Wādī al-Masilah. - SUDAN: Al-Junaynah, Abu Nueima, Dady, Umm Tagouk, Kutum, Al-Fashir, Barbar, Blue Nile, <Zanguebar>. - DJIBOUTI: Obock. - ETHIOPIA: Asmera, Keren, Yabelo, Gambela, Dua Parma River, <Fegeg>, <Mui Game Reserve>. - KENYA: Kamozi (= Kaimosi?), Lamu, Witu/Kipini, Malindi, Mombasa, Diani Beach, Luitpoldkette, Ikutha, Mbungu, Sweetwaters Camp SW Nanyuki, Mito Andei (Tsavo Inn). - TANZANIA: Tanga, Bukoba, Lake Manyara, Pagani, Mikumi, Dar es Salaam, Bagamoyo, Lukuledi River, Madibira, Mpwapwa, Kwiwo, Longido, Langenburg, Ipiana, Ujiji, Kasanga (Bismarckburg), Ufipa highland, Mizizikaunga, Mwanza, Seronera Lodge, Upangwa, <Luiwa> (Deutsch Ost-Afrika), Lindi, Usambara, Nguela (=

<sup>13</sup>Beim chorologisch außergewöhnlichen Fund aus Zypern handelt es sich eindeutig um ein ♀ der *T. coronatus*-?Gruppe und nicht um *T. baal*. Das Vorkommen dieses Taxons auf Zypern wird an anderer Stelle besprochen (KRELL, in Vorbereitung a).

Ngwelo?), Kidugala, Kilimatinde, Urungu, Mikindani, Zanzibar. - TANZANIA/UGANDA/KENYA: Lake Victoria. - UGANDA: Entebbe, Mabira Forest, Masaka, Ibanda, (Ile) Buvuma. - BURUNDI/RWANDA: ohne nähere Angaben. - BURUNDI: Kigwena. - MALAWI: Blantyre, Chinthече, Mlanje. - MOÇAMBIQUE: Beira, Caia, Nova Chupanga, Tete, Chinde [als "Deutsch-Ost-Afrika" etikettiert]. - SWAZILAND: Hlatikulu. - RSA: Pretoria (Farm Roodeplaats), Ermelo, Ladybrand District, Hopetown, Citrusdal, Faure bei Stellenbosch, Tafelberg (bei Cape Town), Vanzylsrus, Upington, Keimoes, P.K. le Roux Dam, Beaufort West, Middelburg (Cape), Cape of Good Hope, Ceres, Clanwilliam, Limpopo, Letaba-Camp, Piet Retief, Cathedral Peak (Bergville district), New Hanover, Durban, Bell-Marley (Durban), Natal, Kaffraria. - NAMIBIA: Katima Mulilo, Onseepkans, Helmeringhausen, Aus, Sesiem Canyon, Omaruru, Windhoek, Windhoek - Waterberg, Daan Viljoen westl. Windhoek, Rehoboth, Okahandja, Gobabis, Keetmanshoop, Noachabeb (b. Grünau), Abachaus, Mabula (Sumpfland des Okavango), Namaland, "Herero". - BOTSWANA: Thamalakane bei Maun, Lake Ngami, R. Semowane. - ANGOLA: Nzargi, Porto Alexandre, Moçamedes, <Brucos>, Cuamato, Rio Cubal (Benguela). - ZAIRE: Rusizi (Westufer), Luebo, Kabalo, <Kavimvira> (Uvira), Uvira, Luki (Mayombe). - GABON: Mayumba (Majumba). - CAMEROON: Bogo - Bom, Maroua, Banyo, ohne nähere Angaben. - SÃO TOMÉ E PRÍNCIPE: São Tomé. - TCHAD: Goré (Logone), Ngouri, Iriba, <confl. du Chari et du Cameroun>, Enneri Yoo (Tibesti). - NIGERIA: Uba - Bama, Kaduna, Samaru. - NIGER: Air Massif: Zomo, Taqoui. - MALI: Lac Faguibine. - ALGERIA: Tamanrasset (Tamenghest), In Ecker (Iniker), <Takamine>. - LIBERIA: ohne nähere Angaben. - SENEGAL: Dakar, <Tiougoune>, ohne nähere Angaben. - MAURITANIA: Tidjikja. -- <Mayidi>.

ssp. *antiochus* FAIRM. - MADAGASCAR: cfr. DECHAMBRE (1986: 36), ergänzend: Lac Kinkony. Literaturangaben bezüglich dieser Artengruppe werden im Rahmen der vorliegenden Studie nicht ausgewertet, da Verwechslungen dieser vielgestaltigen "Art" mit *T. rugatus*, *T. luna*, oder mit *T. stormsi*-♀ vorkommen können. Die Auswertung der Literatur ist nur im Rahmen einer phänogeographischen Analyse des *coronatus*-Komplexes sinnvoll.

#### Phänologie:

Von diesem Taxon liegen die meisten Funddaten vor, doch gestatten die weite Verbreitung und die ungenügende Kenntnis der Taxonomie nur vorläufige, tendenzielle Aussagen.

Die Imagines der madagassischen Subspecies *antiochus* wurden in der Regenzeit (IX., XI. und I.-V.) nachgewiesen. Auch die Imagines der sudanesischen und tchadischen Populationen wurden in Monaten höherer Niederschlagsmenge aufgefunden (VI.-IX.). Nur das Individuum mit dem unbestimmten Fundort "Blue Nile" wurde im niederschlagslosen XII. gefangen. Die Imagines der westsahelischen Populationen treten zumeist in den feuchteren Monaten auf. Das Individuum vom Lac Faguibine hingegen wurde in der hohen Trockenzeit (II.) aufgefunden. Alle Imagines der ostafrikanischen Populationen (Kenya/Tanzania) wurden in den Monaten der Regenzeit gefunden bzw. nicht im trockensten Monat (kein Fund im VIII. bei Langenburg). Auch im südlichen Afrika lassen sich derartige Tendenzen erkennen: In durchschnittlich feuchteren Regionen treten die Imagines nicht in den trockensten Monaten auf, in den durchschnittlich arideren Gebieten treten sie nur in den feuchtesten Monaten auf.

Die arabischen Populationen wurden in den Monaten III.-VII., IX, XII. gefunden. Eine eindeutige Korrelation zur Niederschlagsmenge ist nicht möglich.

#### Ökologie

*T. coronatus*(-?Gruppe) ist die am häufigsten nachgewiesene und am weitesten verbreitete Art der Gattung. Möglicherweise ist ihr Erfolg nicht nur auf die oben (p. 280) erwähnte Meidung tropischer Regenwaldgebiete, sondern auch auf weniger spezialisierte ökologische Ansprüche zurückzuführen. Die Ausprägung der metatibialen Calcaria sowie die oftmals in zwei lange, dünne Hörner ausgezogenen Lamina epicranialis der ♂♂ (Fig. 60-63, 67, p. 313) sprechen weniger für Psammotropie/-biontie. Die ♀♀, die zur Eiablage zurück ins Substrat gehen müssen, tragen noch eine dafür geeignete Platte.

- Viele Lichtfänge weisen auf nächtliche Aktivität der Adulti hin. - Die Larven fressen subterrane Pflanzenteile (OBERHOLZER 1963, zitiert auf p. 240).

Zur Variabilität:

Der Typus von *T. natalensis* besitzt eine Borste laterodiskal auf der rechten Parameren-Spitze.

Die Lamina epicranialis des Typus von *T. sublaeveygus* (Fig. 40 in PAULIAN 1946: 31) aus Obock (Djibouti) gleicht in der Umrißform eher *T. coronatus antiochus* als den sudanesischen Formen von *T. coronatus*.

Das bisher fälschlich als Syntypus von *T. agysimbanus* angesehene ♂ aus Zanguebar (cfr. Anhang I, 2. Teil der Revision, Fußnote) entspricht in der Ausprägung der Lamina ebenso eher *T. coronatus antiochus* als den übrigen sudanesischen Individuen von *T. coronatus*.

#### 4.3.3.2. {*T. baal* + *T. sjoestedti*}

Autapomorphien:

•\*R(65) ♂: Reduktion des medianen Tuberkels des Pronotum. [Plesiomorph: Tuberkel wohlausgeprägt und konisch.]

•\*R(66) Reduktion der Beborstung des Ocularcanthus. [Plesiomorph: Ocularcanthus mehr oder weniger kräftig beborstet.]

Zu (65): Bei *T. sjoestedti* ist der Tuberkel zumeist vollständig geschwunden, bei *T. baal* ist er als kleine Beule noch vorhanden und erstreckt sich craniad in einem schwachen Kiel median auf die Absturzfläche.

Zu (66): Nur bei einem Individuum *T. baal* von der Arabischen Halbinsel ist der Ocularcanthus noch spärlich beborstet, so daß eine eindeutige Differenzierung von *T. coronatus* nur durch die Umrißform der Lamina möglich ist (cfr. "Zu (67)"). Bei allen übrigen untersuchten Individuen trägt der Canthus keinerlei Beborstung.

#### 4.3.3.2.1. *Temnorhynchus* (s.str.) *baal* REICHE & SAULCY, 1856

Untersuchtes Material: 120 Individuen (60 ♂♂, 59 ♀♀, 1 ?).

Verbreitung (Fig. 93, p. 316):

ETHIOPIA: Dire Dawa, Erythrea, ohne nähere Angaben. - SUDAN: Jebel (Jabal) Marra. - YEMEN: Şan'a - Beidha, <Wādi Tiban nw. Jabal Jihaf>. - EGYPT: Fā'id, Al-Iskandarīyah (Alexandria), <Sidi-Bishr> östl. Al-Iskandarīyah, Al-Qāhirah (Cairo), Al-Jīzah (Giza), Al-Uqşur (Luxor), Ramleh<sup>14</sup>, Ober- bzw. Unterägypten, ohne nähere Angaben. - ISRAEL: Ĥefa (Haifa), Tel Aviv-Yafo (Jaffa), Nazerat (Nazareth), Dayr al-Balaḥ (Deir el-Balah). - LEBANON: Bayrūt. - SYRIA: <Meshte Helou> bei Dimashq, Ḥalab (Aleppo), Lādikive (Al-Lādhiqīyah ?), ohne nähere Angaben. - GRAECIA: Kríti (Crete/Kreta), Nāxos, Cyclades ohne nähere Angaben. - GRAECIA/MAKEDONIA: Doiran. - ALGERIA: Idelès. -- <Mafsauka>, <Latueilla "Syria">.

Ergänzende Literaturangaben: SOMALIA: Daragodleh 25.VI.1963 (ENDRÓDI 1970: 75). - SYRIA: Latakié (= Latakia, Al-Lādhiqīyah) (PAULIAN 1946: 27). - LEBANON: Saida (ENDRÓDI 1969a: 193), Mangoras (Fluß) bei Bayrūt 8.IV.1904 (SAHLBERG 1913a: 53; 1913b: 126). - ISRAEL (incl. besetzte Gebiete): Nābulus (REICHE & SAULCY 1856: 370), Dunes near Tel Aviv, V., VII., X., XII (BODENHEIMER 1934: 219), <Boroma> (ENDRÓDI 1969a: 192). - EGYPT: Ismaīlia (PAULIAN 1946: 27);

<sup>14</sup>PAULIAN (1946) nennt Ramleh in "Syria". Es ist wohl das von SCHNEIDER (1871) besammelte Ramleh in Ägypten gemeint.

Ismailia X., Gebel Mansuria II., Salloum VIII., Burg El Arab IX., Ramleh V., VIII.-X., Cairo II., IX. (ALFIERI 1976: 217); Port Saïd (PAULIAN 1946: 27); Ain Musa ('Uyün Mūsā) 21.VII.1927 (Mittag bis Abend) (BODENHEIMER & THEODOR 1929: 41); mediterranean seacoast east of Al-Iskandarīyah to Abū Qīr, Sharkia, Qualiubia, <Gerga region> (BISHARA 1958: 502); Cairo 26.IX.1957, Abu Rawash (aff. Cairo) X.1957, Sohag 19.X.1957 (KASZAP 1959: 290 [det. ENDRÓDI] = ENDRÓDI 1969a: 192); El-Arisch (FAIRMAIRE 1868: 793). - SUDAN: Wadi Halfa (Nubien) I.-II. (PETROVITZ 1963: 452, ALFIERI 1976: 217)), Sennaar (= Sannar) (FAIRMAIRE 1868: 793, *sennaariensis*, <Zanguebar> (PAULIAN 1946: 27, *sennaariensis*). - LIBYA: Giuliana (Banghasi) V.1916 (ZANON 1922: 139). - CYPRUS: Famagusta, cfr. KRELL (in Vorbereitung a).

Falsche Literaturangaben: Die von FERREIRA (1966a: 127) publizierten Nachweise aus Uganda (Entebbe, Masaka, Mabira Forest, Ukambani [Kenya!]), Malawi (Mlanje) und Tanzania (Mizizikaung-a) beziehen sich auf die *T. coronatus*-?Gruppe. Das l.c. aufgeführte ♂ von der Ndala Mission (Tanzania, 33°15'E, 4°45'S, leg. CARPENTER I.1917) ist stark abgenutzt, so daß die Merkmale unkenntlich sind. Die Form der Lamina epicranialis entspricht der bei *T. baal*. Die von FERREIRA fehlbedingten Individuen sind relativ klein und besitzen eine relativ flach eingeschnittene Lamina epicranialis. Die unüberprüften Angaben von ENDRÓDI (1976: 271) für Zanzibar und von BENDERITTER (1915: 393) für Tanzania und Uganda dürfen bezweifelt werden. Erst eine phänogeographische Analyse der *T. coronatus*-Gruppe kann klären, ob die Populationen aus dem inneren Ost-Afrika, die sich dem Habitus des *T. baal* annähern, als eigene Subspecies benannt werden können.

#### Phänologie:

Hoggar: III. - Libya: V. - Egypt/Sudan: I.-II., IV.-V., VII.-X. - Somalia: VI. - Arabische Halbinsel: IX.-X. - Kleinasien: IV.-V., VII., X., XII. - Graecia: IV., VI.-VII. - Es ist keine Korrelation zur Niederschlagsmenge festzustellen.

#### Autapomorphie:

•\*(67)Die Lamina epicranialis ist apikal weniger tief ausgerandet (maximal 1/5 der Höhe) (Fig. 58, p. 312). [Plesiomorph: Lamina außerordentlich variabel (Fig. 60-67, p. 313)].

Zu (67): Die Variationsbreite der Ausprägung der Lamina epicranialis ist stark eingeschränkt. Die Form der Lamina des *T. baal* ähnelt den Ausprägungen, die wir in den nördlichsten *T. coronatus*-Populationen (Arabische Halbinsel, Sudan (Fig. 62), bzw. westliche Sahel-Zone) vorfinden. Möglicherweise findet sich das Adelphotaxon des *T. baal* in diesen Populationen, und die *T. coronatus*-?Gruppe wäre ein Paraphylum. Ob *T. baal* und *T. coronatus* distinkte Arten sind, kann auf dem aktuellen Kenntnisstand nicht entschieden werden.

Bei kräftiger Skulptur ist der caudale Medianbereich des Pronotum leicht abgeflacht.

#### Ökologie

"Auf dem Boden der Gärten" (SCHNEIDER 1871: 49). BODENHEIMER (1934: 219) fand die Art in Dünen nahe Tel Aviv ("Old dune with *Eragrostis*, *Oenothera*, etc."). "It prefers the light sandy soil" (HAFEZ & BISHARA 1961: 157).

#### Biogeographie (ergänzende Bemerkungen)

ENDRÓDIS (1976: 270) Diagnose von *T. baal sennaariensis* FAIRM. trifft auf die wenigen untersuchten Exemplare der südöstlichen Populationen (Sudan, Äthiopien) überwiegend nicht zu. Die Punktierung der Pronotum-Absturzfläche sowie der Ausprägung des pronotalen Medianhöckers scheint nicht eindeutig clinal zu variieren, so daß die Benennung einer eigenen Rasse aus dem Sudan und Äthiopien nicht notwendig ist. *T. sennaariensis* wird in der vorliegenden Studie nicht als distinktes Taxon

behandelt. Eine Synonymisierung des Namens *T. sennaariensis* FAIRM. mit *T. baal* soll jedoch nicht erfolgen, da diese erst nach umfangreichen phänogeographischen Untersuchungen und der Einsicht des typischen Materials verantwortlich durchgeführt werden kann.

Der Fund aus dem Hoggar weist auf eine Reliktpopulation hin, die auf ein kontinuierliches Areal bis nach Süd-Algerien während einer feuchteren Klimaperiode schließen läßt. LITTMANN (1988: 109) unterstreicht, "daß in keinem Raum der Sahara zu keiner Zeit des Betrachtungszeitraums [während der letzten 40000 Jahre] die generelle Aridität des Ökosystems in Richtung auf ein humides System durchbrochen wurde". Die feuchteren Phasen seien auch im zeitlichen Rahmen nur kurze Intervalle innerhalb der langfristigen Dominanz extremer Aridität. Gleichzeitig postulieren SCHULZ (1987) und NEUMANN & SCHULZ (1987) eine Nordverschiebung der Sahel-Savanne um mindestens 400 km bis ca. 19°/21°N im Gebiet Mali/Niger/Libyen in der Zeit von 8000 bis 6000 BP. LÉZINE (1989a [Sahel, Zusammenfassung], 1989b [Sénégal, Mauritania]) datiert diese Nordverschiebung auf 9000 BP. Erst 2000 BP stellen sich die heutigen Vegetationsverhältnisse im Sahel ein. RITCHIE & HAYNES (1987) datieren die pluviale Periode im Sudan auf 9500 bis 4500 BP.

So könnte der Hoggar zwischen 6000 und 8000 BP faunistisch mit dem Sahel verbunden gewesen sein und eine Kontinuität des *T. baal*-Areals vom Nil-Tal bis zum Hoggar existiert haben (cfr. Fig. 23 in LAUER & FRANKENBERG 1979: 48). Auch eine mehrfache Unterbrechung und Wiedervereinigung des *T. baal*-Areals ist vorstellbar, da VAN CAMPO et al. (1966) aus palynologischen Untersuchungen auf ein feuchteres Klima im Hoggar auch im Pleistozän schließen.

#### 4.3.3.2.2. *Temnorhynchus* (s.str.) *sjoestedti* KOLBE, 1910

Untersuchtes Material: 67 Individuen (30 ♂♂, 35 ♀♀, 2 ?).

Verbreitung (Fig. 94, p. 317):

KENYA: Lake Naivasha. - TANZANIA: Kilimandjaro, Moshi, Marangu, Rombo, Dar es Salaam, Kibosho, Lutindi, Machame, Arusha, Meru-Steppe, Lake Manyara, Hohenfriedeberg, Tewe, Mlalo, Usambara, Bukoba, Lake Victoria, Kisengi, nördl. Lac Tanganyika. - RWANDA: Gisenyi, Lac Kiwu (SE Ufer und ohne nähere Angaben). - ZAIRE: Kibati, Goma, Parc National Albert (Ruwenzori, Bugazia, riv. Mukandwe, Kanyabayongo, Plaine Semliki).

Ein stark abgenütztes ♀ aus dem HHNM könnte zu dieser Species gehören: "ETHIOPIA || AWASSA || S.BRELIN"<sup>15</sup>, "T. Fabr. || retusus || det.dr.Endrödi 1972" (in der Karte durch ein Fragezeichen markiert).

Ergänzende Literaturangaben: ZAIRE: Katanga (PAULIAN 1946: 25), Parc National Albert: Lac Mugunga (Nzulu Sake) II.1934 (JANSSENS 1942: 14), Moba I.1933, Kiambi (Burgeon 1947: 299). - TANZANIA: Kilema (Kilimandjaro), Mt. Meru, Bagamoyo (PAULIAN 1946: 25).

Phänologie:

I.-V., VII.-XII. Eindeutige Korrelationen zur Niederschlagsmenge sind nicht zu ermitteln.

Autapomorphie:

•(68) Eigentümliche Form der Lamina epicranialis (Fig. 59, p. 312). [Plesiomorphie: Hörner der Lamina stark ausgeprägt, wie bei *T. coronatus*, *T. rugatus*, *T. flavipennis* und *T. stormsi*.]

Zu (68): Ich vermute eine parallele phylogenetische Entwicklung der Form der Lamina bei *T. baal* und *T. sjoestedti* aus der bei der *T. coronatus*-?Gruppe gegebenen Grundlage.

<sup>15</sup>Zeilenschlüsse werden durch "||" dargestellt.

## Ökologie

"dans le sable au pied de plantes basses à rive du lac Tanganika" (BURGEON 1947: 299). Montane Art.

Die wenigen mutmaßlichen Apomorphien weisen auf ein Schwestergruppenverhältnis von *T. baal* und *T. sjoestedti* hin. Ob und wie sich dies mit dem obigen Verwandtschaftsverhältnis des *T. baal* mit den nördlichen *T. coronatus*-Populationen vereinbaren läßt, ist im Moment nicht zu klären. Es ist durchaus vorstellbar, daß (65) und (66) Parallelismen und keine Synapomorphien sind. In diesem Falle könnten *T. baal* und *T. sjoestedti* unabhängig aus kleinen, wenig variablen *T. coronatus*-Populationen hervorgegangen sein, doch ohne phänogeographische Analyse der *T. coronatus*-?Gruppe bleiben derartige Überlegungen Spekulation.

Zudem variieren bei *T. sjoestedti* die Proportionen der Parameren. Die parallele Grundform bleibt gleich, die relative Länge der Parameren ist aber unterschiedlich, was näher untersucht werden muß.

## 4.3.4. Sammelgruppe

Synapomorphien:

•R(69) Reduktion des verrunzelten Bereichs der Lamina epicranialis auf einen halbkreis- oder trapezförmigen anterioren Bereich (Fig. 69, 73-74, p. 314) [einzigartig, aber später wieder reduziert]. [Plesiomorph: Punktierung der Lamina bis in die Hörnchen verrunzelt.]

•\*(70) Tendenz zur Erweiterung der Metacalcaria. [Plesiomorph: Metacalcaria zugespitzt oder parallelseitig.]

•\*(71) Procalcaria spatelförmig, d.h. parallelseitig und apikal sehr kurz zugespitzt. [Plesiomorph: Procalcaria zugespitzt, die Seiten apikal konvergierend, wie z.B. bei *T. coronatus*.]

•(72) Lateralflächen der Parameren von dorsal sichtbar, d.h. Dorsalflächen vor allem kurz vor der Apikalkeule viel schmaler als die verbreiterten Ventralflächen. [Plesiomorph: Lateralflächen von dorsal nicht sichtbar.]

Zu (69): Deutliche Reduktionstendenzen der Runzelung finden wir bei *T. luna*, *T. tridentatus*, und nahezu vollständig bei *T. congoanus* (ähnlich auch bei *T. clypeatus* und *T. elongatus*, hier jedoch ist die Runzelung feiner: Apomorphie (95)). Bei kleineren Arten wird diese Merkmalsausprägung undeutlich bis zur vollständigen Verrunzelung. Das Merkmal ist hochgradig ökologisch-adaptiv, da es einen Bereich der Kraftübertragung vom Organismus auf das Substrat betrifft und daher von der Art des Substrates abhängt. Der Möglichkeit einer Reduktion der Runzelung von apikal her messe ich eine geringere Konvergenzwahrscheinlichkeit bei als der manifestierten Form der Ausprägung der Reduktion.

Zu (70): Die Metacalcaria des *T. luna* sind nicht erweitert, sondern parallelseitig spatelförmig. Wahrscheinlich ist dies die erste Tendenz einer Erweiterung. Als hochadaptives Merkmal (cfr. Kapitel IV.g.) unterliegt es einer hohen Konvergenzwahrscheinlichkeit.

Zu (71): Bei kleineren Arten werden die Procalcaria manchmal verkürzt. In der Sammelgruppe 4.3.4.2.3. nimmt die apikale Zuspitzung wieder zu, ohne den Zustand bei *T. coronatus* zu erreichen. Bei *T. luna* sind die Procalcaria präapikal sogar ein wenig erweitert.

Zu (72): Bei den großen Arten *T. luna*, *T. tridentatus* und *T. clypeatus* (Fig. 101, p. 318), weniger deutlich bei *T. elongatus* (Fig. 102, p. 318) finden wir diese Merkmalsausprägung. Bei den kleineren Arten dieser Gruppe sind die Parameren anders ausgeprägt. Die deutliche Übereinstimmung bei *T. luna*, *T. tridentatus* und auch bei *T. clypeatus* bewog mich zur Interpretation dieser Form als Synapomorphie. Da die Genitalstrukturen für die Diagnostizierung von Species bei weitem geeigneter sind als zur Konstituierung höherer Taxa, besitzt die Synapomorphie (72) nur geringes Gewicht.

4.3.4.1. *Temnorhynchus* (s.str.) *luna* FAIRMAIRE, 1868

Untersuchtes Material: 42 Individuen (9 ♂♂, 33 mutmaßliche ♀♀).

Verbreitung (Fig. 95, p. 317):

SENEGAL: St. Louis, ohne nähere Angaben ("Senegambia"). - LIBERIA: Cape Palmas. - CÔTE D'IVOIRE: Sassandra, <Vridi>, Grand-Bassam, Port Bouët. - NIGERIA: ohne nähere Angaben. - GUINEA ECUATORIAL: Bioko (Fernando Poo). - CAMEROON: Kribi (Pfeil auf der Karte: zwei ♀♀ sind möglicherweise Hybridformen zu *T. tridentatus*, vergleiche dort), Bibundi, Longji, nordwestl. Mt. Cameroon. GABOON: <Forêt Si-Banghi>, <Chartum>, Franceville. - ANGOLA: Luanda, ohne nähere Angaben. - RSA: Cape of Good Hope, Durban. - Bei den alten Funden aus Durban und vom Cape of Good Hope (RSA) handelt es sich jeweils um ein einzelnes ♀ ohne genauere Angaben. Es könnte sich in beiden Fällen um eine Fundortverwechslung oder um ein in die Hafenstadt verschlepptes Individuum handeln.

Ergänzende Literaturangaben: Nur PAULIAN (1946, 1954) diagnostizierte *T. luna* im Sinne des Verfassers (KRELL 1992a), nennt jedoch keine zusätzlichen Lokalitäten. In der Literatur findet sich nur noch eine unrevidierte Lokalität, Port Gentil in Gabon (ENDRÓDI 1976: 268).

Falsche Literaturangaben: Die Angaben ENDRÓDIS (1976: 268) bezüglich *T. luna* ab. *punctiluna* bzw. *T. luna erectilobus* beziehen sich auf die *T. coronatus*-?Gruppe, zu der beide vorgenannten Namen synonym stehen.

Phänologie:

Alle Funde der Imagines erfolgten in regenreichen Monaten. An den Fundorten in Westafrika herrschte Regenzeit (III., X.), an den Fundorten in Kamerun ist das Klima nahezu immerfeucht.

Autapomorphie:

•(73) Bei ♂♂ kräftiger Ausprägung: Punktförmiger anteapikaler Eindruck hinter dem Mediantuberkel des Pronotum [innerhalb von *Temnorhynchus* s.str. einzigartig]. [Plesiomorph: Hinter dem Mediantuberkel nicht eingedrückt.]

Zu (73): Ein derartiger Eindruck ist auch bei *T. grandicornis* und *T. descarpentriesi* vorhanden, nicht jedoch bei *T. rugatus*, *T. flavipennis*; es handelt sich wohl um einen Atavismus oder um eine echte Konvergenz.

Die Beborstung des Ocularcanthus ist stark reduziert, verglichen mit *T. overlaeti*, *T. stormsi*, *T. coronatus*-?Gruppe, aber auch mit *T. tridentatus*. Diese Reduktion ist wahrscheinlich autapomorph, soll jedoch aufgrund der hohen Konvergenz- bzw. Oszillationswahrscheinlichkeit nicht als konstitutive Autapomorphie gewertet werden.

Bezüglich Übergangs- oder Hybridformen vergleiche die Anmerkung bei *T. tridentatus* (p. 288).

4.3.4.2. **Sammelgruppe**

Synapomorphien:

•(74) Pronotum-Impression caudal von doppelbuchtigem Randwust begrenzt [einzigartig, aber später wieder reduziert]. [Plesiomorph: Pronotum-Impression caudal nicht gewulstet.]

•\*(75) Caudalbereich des Pronotum hinter der Impression median abgeflacht [später wieder reduziert]. [Plesiomorph: Caudalbereich des Pronotum median regulär konvex.]

•\*(76) Metacalcaria apikad stark erweitert. [Plesiomorph: Metacalcaria spatelförmig, und zwar parallelseitig oder apikad schwach erweitert.]

Zu (75): Bei *T. baal* mit kräftig ausgeprägter Skulptur findet sich konvergent eine ähnliche, aber

schwache Abflachung.

#### Biogeographie

Eidonomisch ähnelt *T. burgeoni* kleinen Individuen von *T. tridentatus*. *T. congoanus* ähnelt kleinen Individuen von *T. burgeoni*. Der Habitus von *T. tridentatus* wird aufgrund der Ähnlichkeit der ♀♀ mit *T. luna*-♀♀ als plesiomorph für diese Sammelgruppe postuliert. Folglich ist die Stammart von 4.3.4.2.2. aus Populationen kleiner Individuen der letzten gemeinsamen Stammart der Sammelgruppe 4.3.4.2. hervorgegangen. Aus den rezenten Arealen von *T. tridentatus* und *T. burgeoni* kann nicht auf eine geographische Isolation rückgeschlossen werden, da das Areal der erstgenannten Art das der zweitgenannten umschließt und wohl teilweise überlappt (Fig. 97 und 98, p. 317). Die Datengrundlage reicht nicht aus.

Das Areal des *T. congoanus* liegt im Regenwaldgebiet des West Central Refugium nördlich und parapatrisch zum *T. burgeoni*-Areal. Der Speciationsprozess dieser beiden Arten gründete vielleicht auf einer Differenzierung in eine kleinere Waldart (*congoanus*) und eine größere Savannenart (*burgeoni*). Synapomorphien der beiden Arten konnte ich jedoch nicht nachweisen. Aufgrund der geringen Variabilität (cfr. p. 291) könnte *T. congoanus* aus einer kleinen Gründer-Population hervorgegangen sein.

Wohl abhängig von den Bodenverhältnissen, entwickelte sich bei den savannenbewohnenden *T. raffrayi* und *T. minor* eine kräftiger verrunzelte Lamina epicranialis, bei der Wald-Art *T. congoanus* eine nahezu glatte Lamina. Es ist vorstellbar, daß alle drei Taxa ursprünglich geographische Subspecies einer Art waren und zusammen das Adelphotaxon zu *T. burgeoni* bildeten. Während der pleistozänen Expansion der Savannengebiete im Congobecken existierte keine Waldbarriere zwischen Tanzania und Dahomey, so daß *T. raffrayi* und *T. minor* in dieser Zeit eine Population gebildet haben könnten.

Die Stellung des *T. zambeianus* zu den besprochenen Arten ist ungeklärt.

#### 4.3.4.2.1. *Temnorhynchus* (s.str.) *tridentatus* LANSBERGE, 1886

Untersuchtes Material: 135 Individuen (82 ♂♂, 53 mutmaßliche ♀♀).

Verbreitung (Fig. 97, p. 317):

TANZANIA: Bagamoyo. - BURUNDI: Bururi. - NAMIBIA: Sossusvlei, Keetmanshoop, Kuiseb Canyon, Okahandja, <Abbabis>, Heusis, Homeb bei Gobabeb, Khan River (Damaraland), südl. Hereroland, ohne nähere Angaben. - ANGOLA: Luanda, ohne nähere Angaben; Cabinda: Lândana. - ZAIRE: Boma - Banana, Banana, Muanda, Vista, Région de Matadi, Kisantu, Stanley Pool - Lukolela, Kilwa - Lukonzolwa, Bunkeya. CONGO: Kuilu (= Kouilou), Loango. - GABON: Mayumba, <Forêt de Si-Banghi>, ohne nähere Angaben. - GUINEA ECUATORIAL: Bata. - CAMEROON: Bibundi, Victoria, Longji, Kribi ("Kibri"; Übergangsform zu *T. luna*, Hybride? Pfeil auf der Karte), ohne nähere Angaben, SJÖSTEDT-Expedition (cfr. KRELL 1992a: 329, Fußnote). - SÃO TOMÉ E PRINCIPE: São Tomé. - CÔTE D'IVOIRE: Grand-Bassam. - SIERRA LEONE: ohne nähere Angaben.

Ergänzende Literaturangaben: Die ♀♀ werden oft mit *T. luna* verwechselt. Exemplare des *T. burgeoni* werden oft für kleine Formen des *T. tridentatus* gehalten. Da PAULIAN als Autor des *T. burgeoni* die beiden Species nicht verwechselt haben dürfte und auch *T. luna* zutreffend diagnostizierte, werden seine Literaturangaben übernommen (aber cfr. "Falsche Literaturangaben"). - NAMIBIA: Damaraland: Otjimbingwe (= Otjimbingue), Swakop River (locus typicus des *T. bubalus*, PÉRINGUEY 1901: 538). - ANGOLA: Loango (wohl südlichster Teil der Loango-Küste, d.h. Küstenbereich von Cabinda [dies wurde in die Karte eingetragen], vielleicht aber auch Loangue, Fluß im NE Angolas) (PAULIAN 1946: 23). - GABON/EQUATORIAL GUINEA: Benito (Fluß von N-Gabon bis nach Mbini (= Rio Benito)

in Equat. Guinea) (PAULIAN 1946: 23). - GABON: Libreville, Samkita (= Sam-Quita) (Paulian 1946: 23). - GABON/CONGO: Ogowé (= Ogooué) (PAULIAN 1946: 23; nicht in der Karte vermerkt). - CONGO: Brazzaville (PAULIAN 1946: 23). - ZAIRE: Boma, Sankuru (PAULIAN 1946: 23). - BÉNIN: Parakou (?), PAULIAN 1946: 23).

Falsche Literaturangaben: Die von ENDRÓDI (1976: 266) genannten Lokalitäten Loango, Boma, Leopoldville, Stanley Pool und Caffraria beziehen sich auf *T. burgeoni*. Bei dem Nachweis aus Albertville (= Kalemie), V.1930 (PAULIAN 1946: 23, BURGEON 1947: 299), handelt es sich um *T. chypeatus*.

#### Phänologie:

Namibia: VIII.-XI. (Trockenzeit), I. (Regenzeit). - Cameroon/São Tomé: IX.-XI. (Regenzeit bzw. hohe Niederschläge). - Westliches Zaïre: I.-IV. (Regenzeit), VI., VIII. (Trockenzeit). - Östliches Zaïre: Ende der Trockenzeit (VIII.), Anfang der Regenzeit (X.), Ende der Regenzeit (V.). Es liegt keine deutliche Korrelation des zu den regulären Niederschlagsverteilungen vor. Die meisten Funde erfolgten jedoch während der Regenperioden.

#### Autapomorphie:

•(77) ♂: Form der Lamina epicranialis (Fig. 68, p. 314): Hörner bei kräftiger Ausprägung divergierend. [Plesiomorph: Hörner nicht divergierend.]

Zu (77): Bei den größten Individuen der ostafrikanischen Populationen der *T. coronatus*-?Gruppe und auch von *T. coronatus antiochus* finden wir oftmals eine apikale Divergenz der Lamina-Hörner der Lamina. Möglicherweise ist diese Ausprägung größenabhängig, denn auch bei kleinen *T. tridentatus* divergieren die Hörner nicht. Wenn wir davon ausgehen, daß sich die Arten der folgenden Sammelgruppe 4.3.4.2.2. aus Populationen kleiner Individuen der letzten gemeinsamen Stammart der Sammelgruppe 4.3.4.2. entwickelt haben, könnte der Zustand bei *T. tridentatus* plesiomorph sein. In diesem Falle könnten wir für diese Art keine Autapomorphie vorschlagen.

Der protibiale Calcar ist zwar kräftig ausgeprägt, erreicht aber nicht ganz die *luna*-Form.

Beim Lectotypus dehnt sich die der verranzelte Bereich der Lamina epicranialis nicht bis auf die Hörner aus. Er endet auf einer waagerechten Linie unterhalb der medianen Ausrandung.

Bereits in KRELL (1992: 339, Fußnote 2) wurde auf ein *T. luna*-♀ aus Kribi (Kamerun) hingewiesen, das mehrere dünne Borsten auf dem Ocularcanthus bis zu dessen Basis besitzt, eine für *T. tridentatus* typische Merkmalsausprägung. Nun liegt ein ♀ vom selben Fundort vor (Etikett: "Kibri"), das alle für *T. tridentatus* typischen Merkmalsausprägungen besitzt (KRELL 1992: 339), aber eine *luna*-typische Lamina epicranialis (wie Fig. 74, p. 314) und den *luna*-typischen Calcar der Protibiae. Vielleicht existiert im Gebiet Kribi eine Hybridpopulation oder eine Population von *T. luna*, die sich eine plesiomorphe Allelverteilung bezüglich der Ocularcanthus-Beborstung erhalten hat (Pfeil auf der Verbreitungskarte).

#### 4.3.4.2.2. Sammelgruppe

##### Synapomorphien:

•(78) ♀: Absturzfläche des Pronotum deutlich konkav. [Plesiomorph: Absturzfläche des Pronotum nur leicht verflacht.]

•\*R(79) Reduktion der Körpergröße. [Plesiomorph: Größer, cfr. *T. tridentatus*.]

•(80) Dorsalfäche der Parameren verbreitert. [Plesiomorph: siehe (72).]

Zu (78): Wenn in *Temnorhynchus* s.str. diese Ausprägung nur einmal entstanden ist, würde sich auch der isoliert stehende *T. overlaeti* (4.3.1.) als 4.3.4.2.2.4. in dieser Gruppe befinden. Daher ist er im

Argumentationsschema an dieser Stelle nochmals aufgeführt. Die Konkavität stellt wohl keine Neubildung, sondern eine Verstärkung der Ausprägungen bei *T. luna*, *T. tridentatus* bzw. *T. clypeatus*, *T. elongatus* und *T. retusus* dar. Auch bei diesen Arten ist der anteriore Bereich des Pronotum leicht verflacht, bei kräftig ausgeprägten *T. clypeatus* und *T. elongatus* sowie kleinen (!) *T. tridentatus* und *T. retusus* finden wir manchmal mediocranial eine kleine Delle bzw. eine schwache Längsrinne. Letzteres spricht ebenfalls für die oben (Zu (75)) erwähnte Vermutung über die Entstehung der Arten dieser Gruppe. In KRELL (1992a: 339) wurde als diagnostisches Merkmal für die ♀♀ von *T. luna* "Craniale Absturzfläche des Pronotum plan bis konkav" angegeben. Die Konkavität bei *T. luna* ist schwach und in keinem Falle mit den regelmäßigen und tiefen Aushöhlungen von z.B. *T. burgeoni* zu vergleichen.

Zu (79): Durch die hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit wenig stichhaltig.

Weitere Apomorphien/Heterobathmien:

•\*R(81) Ocularcanthus ohne Borsten. [Plesiomorph: Ocularcanthus beborstet.]

•R(82) Reduktion des Sexualdimorphismus in der Ausprägung der Lamina epicranialis: Die ♂♂ besitzen keine hornförmig ausgezogenen Spitzen (Fig. 72, p. 314). [Plesiomorph: Lamina der ♂♂ in zwei Hörnchen auslaufend (Fig. 58-64, 67-68, 70, 73, pp. 312-314).]

•\*R(83) Reduktion des Wulstes am caudalen Rand der Halsschildabsturzfläche. [Plesiomorph: Wulst vorhanden.]

•-(84a) Dorsalfläche der Parameren flach und breit, Parameren parallelseitig.

- (84b) Parameren apikal gekielt.

[Plesiomorph: Dorsalfläche der Parameren vor allem antepikal stark verschmälert, daher Apikalbereich schwach gekielt.]

Zu (81): Unterliegt hoher Konvergenzwahrscheinlichkeit (cfr. Apomorphien (25) und (66)). Möglicherweise ist diese Apomorphie eine Autapomorphie der Sammelgruppe 4.3.4.2., wenn die Beborstung bei *T. zambezius occidentalis* neu oder wieder erworben wurde. Vorstellbar ist dies durch die außergewöhnlich starke Punktierung dieses Taxons. Punkt und Haar sind wohl in den meisten Fällen zwei Teile eines Organs, einer Sensille. Die Morphogenese der beiden Teile ist daher sicherlich nicht vollständig entkoppelt. Eine Verstärkung der Punktierung kann somit Borsten in präferierten Bereichen wieder auftreten lassen, ohne daß eine völlige Neukonstruktion notwendig wäre (cfr. p. 259f).

Zu (82): Das ♂ von *T. sp. nov.* KRELL (im Druck) ist nicht bekannt. Bei *T. overlaeti* ist der Sexualdimorphismus in der Ausprägung der Lamina ebenfalls reduziert, jedoch unterscheidet sich die Form der Lamina merklich von der der übrigen Species dieser Sammelgruppe. Daher ist (82') gerastert dargestellt.

Zu (83): Von *T. sp. nov.* KRELL (im Druck) sind bisher nur drei ♀♀ bekannt. Bei ♀♀ ist der Wulst meistens schwächer ausgeprägt als beim ♂. Somit ist die Bewertung hier unsicher. - Bei *T. overlaeti* ist die Pronotalimpression hypertrophiert, so daß beim ♂ kein Wulst mehr erkennbar ist (60). Zwei untersuchte ♀ reichen nicht aus, um ein eventuelles Wulstrudiment im Variationsspektrum der Art nachzuweisen. - *T. zambezius* ist klein. Aufgrund der Ähnlichkeit zu *T. raffrayi*, von dem er äußerlich nur durch (83) unterschieden werden kann, interpretiere ich das Fehlen des Wulstes als Autapomorphie. *T. zambezius* besitzt aufgrund seiner geringen Größe nahezu ausschließlich negative Merkmalsausprägungen (Reduktionen) sowie artspezifische Ausprägungen von Merkmalen (Parameren), die für die phylogenetische Verwandtschaftsbestimmung nicht signifikant sind. Wenn die Ähnlichkeit von *T. raffrayi* und *T. zambezius* auf Konvergenz beruht, ist die systematische Stellung der letztgenannten Species nicht zu erkennen. - Bei *T. burgeoni* ist die Doppelbuchtigkeit des Pronotum-Wulstes in ähnlicher Ausprägung wie bei *T. tridentatus* vorhanden, was zu vielen Verwechslungen geführt hat. Bei *T. congoanus* und *T. raffrayi* ist diese Doppelbuchtigkeit schon reduziert, und bei *T. zambezius* ist der ganze Wulst reduziert. So könnte sich der evolutionäre Ablauf der Reduktion darstellen.

4.3.4.2.2.1. *Temnorhynchus* (s.str.) *burgeoni* PAULIAN, 1946

Untersuchtes Material: 63 Individuen (31 ♂♂, 32 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 98, p. 317):

RWANDA: Gisenyi. - RSA: Caffraria. - ANGOLA: Chinchoxo (Cabinda), Massabe (Cabinda), Fetish Rock, ohne nähere Angaben. - ZAIRE: Kinshasa, Boma, Lemfu, Kisantu, Kondue, Lusambo, Tshikapa, Kambove, Kambove - Lukafu, Bunkeya, Katanga, Banana. - CONGO: Brazzaville, Loango. - INDONESIA: Jawa (Fundortverwechslung?).

Ergänzende Literaturangaben: ZAIRE: Itouri, Maniéma, Sankuru (PAULIAN 1946: 17). - CONGO: Oubangui (PAULIAN 1946: 17), Brazzaville 29.XII.1963, 2.I.1964, 3.I.1964 (ENDRÓDI 1967: 110). - GABON: ohne nähere Angaben (PAULIAN 1946: 17). - SÃO TOMÉ (PAULIAN 1946: 17).

Falsche Literaturangaben: Beim Paratypus aus Kibati (Kivu) (PAULIAN 1946: 17, BURGEON 1947: 299) handelt es sich um ein ♂ des *T. sjoestedti*.

Phänologie:

Westliches Kongo-Gebiet: IV.-VI., VIII., X.-II. Hinterland von Zaïre: VII.-VIII., X.-XII, II.-IV.. - Rwanda: V.

Nahezu alle Imagines wurden in der Regenzeit aufgefunden, nur die Nachweise aus Kinshasa (VI.) und Boma (VIII.) liegen in der Trockenzeit.

Apomorphien (für Sammelgruppe 4.3.4.2.2.):

•(82), (84a).

Ob die einzigartige Ausprägung von schwach abgesetzten Spitzen der Hörnchen der Lamina epicranialis (Fig. 70, Pfeil, p. 314; Fig. 22 in PAULIAN 1946: 13) apomorph ist oder ob diese Form der Lamina schon bei der letzten gemeinsamen Stammart der Sammelgruppe 4.3.4.2.2. vorlag, ist nicht zu entscheiden. Daher sind eindeutige Autapomorphien nicht festzustellen.

4.3.4.2.2.2. *T. raffrayi*-Gruppe

Apomorphien (für Sammelgruppe 4.3.4.2.2.):

•(81), (82), (84a).

Eindeutige Autapomorphien sind auch für diese Gruppe nicht zu diagnostizieren.

4.3.4.2.2.2.1. *Temnorhynchus* (s.str.) *congoanus* PAULIAN, 1947

Untersuchtes Material: 8 Individuen (5 ♂♂, 3 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 99, p. 317):

GABON: Ht. et Moyen Ogooué, Port Gentil, Tchibanga. - CONGO: Loango.

Ergänzende Literaturangaben: ENDRÓDI (1976: 262) nennt Léopoldville (= Kinshasa) als Fundort für *T. raffrayi*; möglicherweise bezieht sich dieser Nachweis auf *T. congoanus*.

Phänologie:

Der einzige datierte Fund erfolgte in Port Gentil im XI. (Regenzeit).

Autapomorphien:

•R(85) Runzelung der Lamina epicranialis auf der ganzen Fläche reduziert. Lamina dadurch nur noch

fein eingestochen punktiert [in *Temnorhynchus* s.str. in dieser Ausprägung einzigartig]. [Plesiomorph: Lamina zumindest in anterioren Bereich verunzelt punktiert.]

•(86) Medianer und proximaler Lateral-Lappen des Mandibular-Apiculus immer voneinander entfernt (Fig. 42, p. 310) [in dieser konstanten, extremen Ausprägung einzigartig]. [Plesiomorph: Lappen der Mandibeln in gleichem Abstand zueinander (Fig. 40-41, p. 310)].

Zu (85): Bei einigen Individuen des *T. burgeoni* ist die Runzelung der Lamina ebenfalls reduziert, aber deutlicher rudimentär vorhanden als bei *T. congoanus*. Eine klare Trennung der Variationsspektren der beiden Arten scheint mir nicht möglich zu sein.

Zu (86): Tendenziell findet sich diese Form auch im Variationsspektrum von *T. burgeoni*, andeutungsweise auch bei *T. raffrayi*, wobei hier keine klare Abgrenzung möglich ist. Vielleicht ist (86) oder die Tendenz zu (86) eine Synapomorphie für *T. burgeoni*, *T. minor*, *T. congoanus* und *T. raffrayi*. - Wenn wir nicht die angenommene Lesrichtung der Mandibel-Ausprägung (cfr. (24)) umkehren, müssen wir annehmen, daß diese Form des Apiculus abgeleitet ist und nicht etwa den ersten Schritt zu einer Ganzrandigkeit darstellt. Betrachten wir nur die Form, so scheinen die Apiculi dieser Art die Zwischenform zwischen *Temnorhynchodes/T. cribratus* und den übrigen *Temnorhynchus* s.str.-Species zu bilden. Dies erscheint aufgrund des bis hierhin diagnostizierten Systems, d.h. unter Berücksichtigung der Verteilung der übrigen Merkmalsausprägungen, unwahrscheinlich. Jedoch zeigt diese Ausprägung, daß eine konvergente Entwicklung durchaus stattgefunden haben kann, in extremer Konvergenz z.B. bei *T. cribratus* (cfr. p. 256).

Sowohl bezüglich (85) als auch bezüglich (86) ist das Variationsspektrum bei *T. congoanus* erheblich geringer als bei *T. burgeoni*.

#### 4.3.4.2.2.2.2. *Temnorhynchus* (s.str.) *minor* PAULIAN, 1946

Untersuchtes Material: 1 ♂.

Verbreitung (Fig. 99, p. 317):  
BÉNIN: ohne nähere Angaben; nur 1 Exemplar bekannt.

Phänologie:  
Der einzige bekannte Fund ist undatiert.

Autapomorphien können anhand eines einzigen sehr kleinen Exemplars nicht diagnostiziert werden.

#### 4.3.4.2.2.2.3. *Temnorhynchus* (s.str.) *raffrayi* FAIRMAIRE, 1887

Untersuchtes Material: 45 Individuen (19 ♂♂, 18 ♀♀, 8 ?).

Verbreitung (Fig. 99, p. 317):  
TANZANIA: Zanzibar, Dar es Salaam, Morogoro, Bagamoyo, Kasanga (Bismarckburg). - SOMALIA: Kismaayo.

Ergänzende Literaturangaben (wegen der Diagnostizierung des *T. zambezius* KRELL im Jahre 1992 nicht sicher interpretierbar). Die von FERREIRA (1963: 747; 1966a: 140) aufgeführten Funde aus Moçambique (Maputo, 11.XI.1950; Marracuene, 18.IX.1950; Espungabera, 80 km S., VII.1954; Xinavane, XI.1950) könnten sich auf *T. zambezius zambezius* KRELL beziehen, ebenso die Funde aus Mhlume (Swaziland) von SWEENEY (1967: 45, 79). Diese werden in die Verbreitungskarte auf Fig. 99 als Fragezeichen eingetragen. Die Angabe ENDRÓDIS (1976: 262) über ein Vorkommen in Conakry (Guinea) wird nicht berücksichtigt und gründet vielleicht auf *T. minor*.

Falsche Literaturangaben: Alle Angaben PAULIANS (1946: 20) aus Moçambique, Zambia und Botswana beziehen sich auf *T. zambezius* KRELL bzw. *T. zambezius occidentalis* KRELL, ebenso die Lokalitäten Caia und Nyassa in FERREIRA (1966a: 140), Lorenço Marques (Maputo) und Ndumu (Natal) in ENDRÓDI (1976: 262). Bei dem von ENDRÓDI (l.c.) gemeldeten Beleg aus Stellenbosch (R.S.A.) handelt es sich um ein ♀ des *T. retusus*.

Phänologie:

Imagines: I., III., VII., IX. Nur der Fund aus Dar es Salaam (VII) erfolgte in der Trockenzeit.

Autapomorphien konnten bisher nicht festgestellt werden.

#### 4.3.4.2.2.3. *Temnorhynchus* (s.str.) *zambezius* KRELL, 1992

Untersuchtes Material: cfr. unter den Subspecies.

Apomorphien (für Sammelgruppe 4.3.4.2.2.):

- (84b) Parameren apikal erweitert. [Plesiomorph: Dorsalfläche der Parameren vor allem antepikal stark verschmälert, daher Apikalbereich schwach gekeult.]
- Skulptur des Pronotum reduziert: R(83) Caudalrand der Absturzfläche ohne Wulst; R(87) Absturzfläche beim ♀ plan, nicht konkav [unsicher, weil a posteriori aus der Stellung im System erschlossen]. [Plesiomorph: Caudalrand der Absturzfläche gewulstet; Absturzfläche beim ♀ konkav.]

Zu (84b): Das ♂ von *T. sp. nov.* KRELL (im Druck) ist nicht bekannt. Daher kann (84b) nur unter Vorbehalt als Autapomorphie des *T. zambezius* postuliert werden.

Zu (87): Sollte die angenommene Lesrichtung zutreffen, wäre dies die einzige zuverlässige Autapomorphie des *T. zambezius*.

Die postulierte Stellung dieser Species im System gründet sich auf größenbedingte Reduktionsmerkmale und ist daher unsicher (Reduktion der Größe, der Skulptur des Pronotum, der Lamina epicranialis, des Procalcars). Die große Ähnlichkeit zu *T. raffrayi*, die bei ♀♀ bis zur Unmöglichkeit einer sicheren Differenzierung führen kann, begründet die Arbeitshypothese einer genealogischen Nähe zur *T. raffrayi*-Gruppe. Die spezifischen Areale deuten auf eine geographische Differenzierung, vielleicht sogar auf einen früheren Rassenkreis hin (Fig. 99, p. 317).

Mit gleicher Unsicherheit können wir eine frühe Abzweigung annehmen, wofür der bei *T. z. occidentalis* zumeist beborstete Ocularcanthus (Plesiomorphie) spräche.

#### Ökologie

*T. zambezius* wurde vor allem an Flüssen gefunden (Fig. 99), d.h. im Bereich fluviatiler (oft sandiger) Sedimente (cfr. KRELL 1992a: 351). Die in Vergleich zu *T. raffrayi* und *T. congoanus* apikal stärker verbreiterten Metacalcaria weisen auf eine ausgeprägtere Psammophilie hin. Genaue Angaben zum Fundort des *T. z. occidentalis* aus dem Caprivi-Gebiet gibt UHLIG (mdl. Mitt., 1992): Lichtfang auf überschwemmtes Feuchtgebiet mit Schilf, Papyrus und anderen Gräsern, Boden sandig, stellenweise verschlammt, im Rücken befand sich eine Baumsavanne. Auch SWEENEY (1967: 79) weist "*T. raffrayi*" (wohl: *T. zambezius* s.str.) in Mhlume (Swaziland) im sandigen Boden von Zuckerrohrfeldern nach.

#### 4.3.4.2.2.3.a. *Temnorhynchus zambezius zambezius* KRELL, 1992

Untersuchtes Material: 45 Individuen (21 ♂♂, 22 ♀♀, 2 ?).

Verbreitung (Fig. 99, p. 317):

MOZAMBIQUE: Sikumba (Delagoa), Tambara, Sijal (?= Sinjal), Canxixe, Caia, Chemba, Quelimane, Nova Chupanga, Vale do Púngoè, Beira, Maputo, Luabo, ohne nähere Angaben ("Mozamb. Nyassa"). - MALAWI: Zomba, ohne nähere Angaben ("Nyassa"). - RSA: Ndumu Game Reserve, Leydsdorp. Ergänzende Literaturangaben: cfr. bei *T. raffrayi*.

Phänologie:

IX.-I., III.-V. Sollte es sich bei den von FERREIRA (1966a: 140) genannten *T. raffrayi* um *T. zambezi-  
anus* handeln, ist noch ein Nachweis vom VII. zu ergänzen. Nur dieser Fund liegt in der Trockenzeit.

Autapomorphien:

•\*R(88) Borsten und Einkerbungen der metatibialen Antepikal-Leiste reduziert. [Plesiomorph: Antepikal-Leiste regelmäßig gekerbt und beborstet.]

Zu (88): Die Reduktion tritt mehrfach konvergent auf, so bei *Temnorhynchodes* s.str., bei *T. grandicornis*, *T. retusus* und einzelnen Individuen anderer Species.

#### 4.3.4.2.2.3.b. *Temnorhynchus zambezi- anus* *occidentalis* KRELL, 1992

Untersuchtes Material: 6 Individuen (4 ♂♂, 2 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 99, p. 317):

ZAMBIA: Lealui. - BOTSWANA: Gaborone. - NAMIBIA: Mahango Game Reserve. Ergänzende Literaturangaben: cfr. bei *T. raffrayi*.

Phänologie:

Nur zwei datierte Imaginalfunde liegen vor. Der Nachweis im Mahango Game Reserve (II.) erfolgte in der Regenzeit, der aus Gaborone (IX.) gegen Ende der Trockenzeit.

Autapomorphien:

•(89) Apikalkeule der Parameren verstärkt und deutlich abgesetzt, parallelseitig (Fig. 100, 104 in KRELL 1992a: 355) [einzigartig]. [Plesiomorph: Apikalbereich der Parameren gekault, Keule jedoch vom Basalbereich nicht derart deutlich abgesetzt, aber apikad erweitert (Fig. 89, 92, 94, 96 in KRELL 1992a: 350).]

•(90) Oberflächenskulptur verstärkt: Runzelung der Lamina epicranialis stark, bis in die Apikalspitzen leisten- bzw. netzartig ausgeprägt (Fig. 98, 102, 105 in KRELL 1992a: 355) [einzigartig]; Punktierung verstärkt. [Plesiomorph: Lamina schwächer verrunzelt punktiert, Skulptur apikad schwächer werdend (Fig. 79 - 80 in KRELL 1992a)].

•(91) Antepikale Mesotibialleiste erstreckt sich bis zum Apex und berührt diesen [einzigartig]. [Plesiomorph: Antepikalleiste endet vor dem Apex.]

#### 4.3.4.2.2.4. *Temnorhynchus* (s.str.) sp. nov. KRELL, im Druck

Untersuchtes Material: 3 ♀♀.

Verbreitung (Fig. 90, p. 316):

TANZANIA: Kasanga (Bismarckburg).

Phänologie:

III. (Ende der Regenzeit).

Autapomorphie:

•(92)♀: Eiförmiger Umriß der Lamina epicranialis [in *Temnorhynchus* s.str. einzigartig]. [Plesiomorph: Umrißform wie Fig. 65, 69, p. 313.]

Zu (92): Eine ähnliche Umrißform finden wir selten bei sehr kleinen Individuen von *T. retusus*. Bei diesen ist die Beborstung der Anteapikalleiste der Metatibiae jedoch immer reduziert.

Nur aufgrund der Impression der Halsschildabsturzfäche beim ♀ (Synapomorphie (78) für 4.3.4.2.2.) vermute ich, daß sich *T. sp. nov.* KRELL (im Druck) an dieser Stelle des Systems befinden könnte. Die Abnutzung des anterioren Clypealbereichs und der Clypealdentikel verhindert eine zuverlässige Deutung.

4.3.4.2.2.75. *Temnorhynchus* (s.str.) *overlaeti* BURGEON, 1947

siehe 4.3.1., p. 277.

4.3.4.2.3. Sammelgruppe

Synapomorphien:

•(93) Clypealdentikel voneinander entfernt (Fig. 75-77, p. 314); der Abstand zwischen den Dentikeln ist größer als der Abstand eines Dentikels zur Höhe des Lateralrandes der Lamina [einzigartig]. [Plesiomorph: Clypealdentikel enger beieinander stehend (Fig. 58-74); der Abstand der Dentikel voneinander ist zumeist geringer, niemals aber deutlich größer als der Abstand eines Dentikel von der Höhe des Lateralrandes der Lamina.]

Biogeographie

Das Areal des *T. retusus* erstreckt sich von Zentral-Namibia bis Natal mit dem Schwerpunkt an der südlichen Küste Südafrikas, im Buschland des "Cape regional centre of endemism" (WHITE 1983) (bezüglich der nördlichen Einzelfunde cfr. p. 298.). Das Areal des mutmaßlichen Adelphotaxons (*T. clypeatus* + *T. elongatus*) liegt weiter nordöstlich im Buschland und den Savannen des östlichen und südöstlichen Afrika, und zwar hauptsächlich in Gebieten, in denen in drei aufeinanderfolgenden Monaten nicht weniger als 10 mm Niederschlag pro Monat fallen (cfr. BALINSKY 1962: 304, Karte 1); Areal-Überlappungen existieren an der Küste Südafrikas. Wenn die beiden Adelphotaxa aus einer allopatrischen Speziation hervorgingen, so lag der Isolationsbereich, wenn *T. elongatus* eine Reliktpopulation darstellt, südwestlich des Pondolandes. Dieser Isolationsbereich könnte eine Karoo-Steppe gewesen sein, die sich bei 50-60 % des rezenten Niederschlagsaufkommens von der Kalahari bis in den Küstenbereich um Port Elizabeth erstrecken würde (COOKE 1964: 20). Wenn *T. elongatus* eine erst kurzzeitig von *T. clypeatus* isolierte Population ist, kann der Isolationsbereich auch nordöstlicher liegen. Die Identität der Isolationsbarriere vermag ich für diesen Fall nicht zu ermitteln.

4.3.4.2.3.1. *T. clypeatus* + *T. elongatus*

Synapomorphien:

•(94) Verstärkung der Verflachung im mediocaudalen Bereich des Pronotum, verbunden mit einer Reduktion der Punktierung [einzigartig]. [Plesiomorph: Abflachung konvex, Punktierung hier leicht reduziert.]

•\*(95) Runzelung der Lamina epicranialis feiner. [Plesiomorph: Runzelung kräftig.]

Zu (95): Die feine Runzelung der Lamina epicranialis findet sich in dieser Ausprägung nur in diesem Taxon. Bei *T. scutiger* und *T. repandus* finden wir eine ähnliche feine, aber sehr flache Runzelung, die konvergent entstanden sein muß.

### Biogeographie

Sollte *T. elongatus* eine Reliktpopulation sein, lag der Isolationsbereich zwischen dieser Art und ihrem Adelphotaxon, *T. clypeatus*, wohl nordöstlich des Pondolandes (s.u.). *T. clypeatus* kann dann das Areal von *T. elongatus* sekundär wieder besiedelt haben und sich auch weiter nach Westen ausgebreitet haben.

#### 4.3.4.2.3.1.1. *Temnorhynchus* (s.str.) *clypeatus* KLUG, 1855

Untersuchtes Material: 93 Individuen (46 ♂♂, 46 ♀♀, 1 Ex.).

Verbreitung (Fig. 100, p. 317):

ETHIOPIA: Dire Dawa (auch SCOTT 1940: 9 (V.1935), det. ARROW). - SOMALIA: Kismaayo. - KENYA: Marsabit, Ikutha, Kibwezi. - UGANDA: ohne nähere Angaben. - RWANDA: Kisaka. - TANZANIA: Campi ya Simba, Neuwied, Dar es Salaam, Dar es Salaam - Kilosa - Iringa, Iringa, Mohoro, Rufiji-Delta, Nguru mts., Ukami, Morogoro, Gologolo mts., Kimamba, Kilimatinde, Bagamoyo, Buanji (Poroto Mountains), Tukuyu (Langenburg), Pare-Mountains, Chaya ("Tum-Tschaja"), Hale, Usagara, Usegua, Usambara, Zanzibar, Neu-Helgoland, Wandonde-Gebiet am Ruvuma, ohne nähere Angaben. - MALAWI: Mangochi, Zomba, ohne nähere Angaben. - MOÇAMBIQUE: Beira, Tete, Quelimane, mittl. Zambezi. - RSA: Durban, Cape of Good Hope, Nelspruit, Transvaal, ohne nähere Angaben. - ANGOLA: im Süden. - ZAIRE: Kirandu, Kalemie, Mpala, Moba, Kiambi.

Zusätzliche Literaturangaben: ETHIOPIA: Gambela (Illu-Babor) 1.XI.1975 (ENDRÓDI & SABATINELLI 1981: 65). - ETHIOPIA oder KENYA: Tana<sup>16</sup> (PAULIAN 1946: 28). - UGANDA: Queen Elizabeth National Park: Mweya 10.I.1965 (BLOCK 1967: 284, det. FERREIRA), Ounyor (= Bunyor), Butiaba (PAULIAN 1946: 28). - OSTAFRIKA: <Urugaru> (PAULIAN 1946: 28). - KENYA: Kiu (PAULIAN 1946: 28). - TANZANIA: Moshi (BURGEON 1947: 299), Mahali Peninsula 20.IX.1959 (FERREIRA 1966a: 130). - ZIMBABWE: Jessie Mine 10.I.1951, Lundi IV.1963 (FERREIRA 1966a: 131). - MADAGASCAR: cfr. DECHAMBRE (1986: 38). - ZAIRE: Albertville (Kalemie) 15.-30.X.1946, 10.XI.1946, Mulange 1.X.1947 (BURGEON 1947: 299; JANSSENS 1952: 36). - MOÇAMBIQUE: Guengere, Rio Vandúzi, Tambara, Chemba, Canxixe (PAULIAN 1946: 26), Mutuali 17.XI.1952 (ALVES 1954: 59, Determination durch Zeichnung abgesichert, daher als Vollkreis eingetragen), Quelimane (Mugogode) XI.1950, XII.1950, VI.1951, I.1952, 2.I.1953, Macuze VII.1957, Meponda VIII.1955, 19.XI.1959, Porto Amélia, Xinavane 28.XI.1952, Beira 21.V.1910 (FERREIRA 1963: 746), Beira 18.-21.VI.1948 (ALVES 1950: 176). - SWAZILAND: Malkerns, Mhlume, <Ubombo [in Swaziland?]> ([SWEENEY] 1966a, 1966b, SWEENEY 1967). - RSA: Kleinemonde (nahe Grahamstown), Port Saint Johns 24./30.X.I.1956 [locus typicus von *T. elongatus*, daher unsicher], Port Shepstone XII.1956, Port Elizabeth, Pietersburg, Pietermaritzburg, Pretoria, Wilderness<sup>17</sup> XII.1955, Bechuanaland 1.I.1961 (FERREIRA 1966a: 130f); Umzinto (Anfang I.1943) (DICK 1943). - Durch die Diagnostizierung von *T. elongatus* im Jahre 1937 können südafrikanische Meldungen vor diesem Datum (PÉRINGUEY 1901) nicht berücksichtigt werden. Die Angaben in ENDRÓDIS Monographie (1976: 253f) werden nicht übernommen,

<sup>16</sup>Es kann nicht entschieden werden, ob sich diese Angabe auf den Lake Tana in Etiopia oder um den Fluß Tana in Kenya bezieht, daher wird sie in der Karte nicht berücksichtigt.

<sup>17</sup>von FERREIRA unter "Ródesia" aufgeführt, daher in der Karte nicht berücksichtigt.

weil bei der Revision des von diesem Autor determinierten Materials einige Fehlbestimmungen bzw. Bestimmungen unsicherer Kümmerformen festgestellt wurden.

Falsche Literaturangaben: "Bismarckburg (ZMB)" in ENDRÓDI (1976: 253) bezieht sich auf *T. sp. nov.* KRELL, (im Druck). "Nyanza-See (ZMB)" (l.c.: 254) bezieht sich auf *T. sjoestedti*. "Leopoldville (MRAC)" und "Banana (ZMB)" (l.c.: 254) beziehen sich auf *T. burgeoni* ♀. Die Meldung aus Goma bzw. Ngoma (PAULIAN 1946: 28; BURGEON 1947: 299) beruht auf einem ♀ von *T. sjoestedti*.

#### Phänologie:

Ethiopia: V., XI. - Zaïre: X.-XI., V. (Regenzeit). - Kenya/Tanzania: XII.-VI. (Regenzeit). - Moçambique: XI.-I. (Regenzeit), V.-VIII. (Ende der Regenzeit, Trockenzeit). - RSA: X.-I. (Regenzeit) - Zimbabwe: I., IV. (Regenzeit). - Madagascar: X.-XII., III.-IV., VI. (DECHAMBRE 1986: 38).

Detaillierte Angaben zur Biologie der swasiländischen Populationen macht SWEENEY (1967: 76f), der im folgenden zitiert werden soll, da seine Publikation schwer zugänglich ist:

"Most eggs have been found in the field between October and January, but eggs are occasionally deposited, if conditions are suitable, between February and May. Thus while peak egg-laying occurs in November and December, some breeding may occur at other times of the year. [...] In the field first-instar larvae have been found in the same field in each month between September and June inclusive, with peak numbers between October and December. Second-instar larvae have been recorded in all months with the exception of October, while third-instar larvae have been found in every month of the year, the greatest numbers from April to September. [...] Pupae have been found uncommonly in the field, and only between October and January; teneral adults have been found much more frequently in the soil, however, than pupae and have occurred in field samples in small numbers in most months of the year. [...] In *T. clypeatus*, therefore, breeding appears to occur at most times of the year but there is a peak in the early rains (November/December); although normally development from egg to adult occupies no more than a year, the generations overlap so that often all stages occur in the ground at the same time. In addition it appears that the development of the larva may be extended in some cases so that individuals may take as long as a year and a half to possibly even two years to complete a life-cycle from egg to egg."

Nach SWEENEYs Laboruntersuchungen dauert das erste Larvenstudium zwischen 18 und 50 Tagen, das zweite 8 bis 10 Wochen und das dritte 2½ bis 10 Monate. Nur drei Puppen konnten beobachtet werden, deren Entwicklung 5 bis 7 Tage dauerte. Adulti überlebten im Labor maximal 122 Tage. Der erste Flug im Beobachtungszeitraum 1966/1967 erfolgte am 21.XI.1966.

Autapomorphien konnten bisher nicht nachgewiesen werden. Die Form der Lamina epicranialis ist zwar einzigartig (Fig. 75, p. 314), doch könnte die Form bei *T. elongatus*, dem Adelphotaxon, eine Reduktion darstellen (Fig. 76, p. 314), bzw. eine Teilmenge des Variationsspektrums von *T. clypeatus*. So besitzen vier sehr kleine Individuen vom Ostufer des Lac Tanganyika (Kalemie, Kirandu) die typische Lamina-Form von *T. elongatus*, das einzige ♂ jedoch kein hypertrophiertes Parameren-Zähnen. In diesem Falle wäre die Form auf Fig. 75 eine Synapomorphie von *T. clypeatus* und *T. elongatus*.

Die "ab. *punctiger*" (sensu ENDRÓDI) würde von KOLBE (1914: 368) als "Subspecies *punctiger* m." ohne Nennung der Species erstmals erwähnt, ohne je beschrieben worden zu sein. Erst ENDRÓDI (1976) ordnet nach Untersuchung des KOLBESchen Materials im ZMHB *punctiger* der Species *clypeatus* zu. Doch selbst der Lectotypus des *T. clypeatus* KLUG weist vor allem lateral eine flache, aber deutliche Runzelung auf.

#### Ökologie

Cfr. pp. 240, 251 und SWEENEY 1967.

## Biogeographie

Da das Variationsspektrum der madegassischen Populationen nicht untersucht werden konnte, kann keine Aussage getroffen werden, ob *T. clypeatus* nach Madagascar eingewandert oder hier vielleicht entstanden ist.

4.3.4.2.3.1.2. *Temnorhynchus* (s.str.) *elongatus* ARROW, 1937

Untersuchtes Material: 14 Individuen (10 ♂♂, 4 ♀♀).

Verbreitung (Fig. 90, p. 316):

RSA: Port Saint Johns (Pondoland), East London, Qolora Mouth, "Cap" [wurde aufgrund der geographischen Unschärfe nicht in der Verbreitungskarte verzeichnet].

Zusätzliche Literaturangaben: RSA: Caffraria (FERREIRA 1966b: 415; da eine Abbildung des Aedoeagus beigegeben wird, wird dieser Nachweis als Vollkreis in der Karte dargestellt).

Phänologie:

IV.-V., VIII.-IX., XI.-XII. (Regenperiode).

Autapomorphien:

•(96) Ventrobasale Lateralzähne der Parameren hypertrophiert [einzigartig] (Fig. 102, p. 318). [Plesiomorph: Lateralzähne kräftig, aber von durchschnittlicher Größe (Fig. 101, p. 318).]

Überprüfte Nachweise liegen nur aus dem Pondoland und aus der Gegend um East London vor. Ob es sich bei *T. elongatus* um eine distinkte Species oder um eine Lokalform des ost- und südafrikanischen *T. clypeatus* mit stark eingeschränktem Variationsspektrum handelt, kann bei der vorliegenden Datenlage nicht entschieden werden. Die abweichende Ausbildung der Parameren, die außerhalb des Variationsspektrums des *T. clypeatus* liegt, spricht für die Art-Eigenständigkeit des *T. elongatus*. Es kann ebenfalls nicht entschieden werden, ob *T. elongatus* aus einer Randpopulation des *T. clypeatus* hervorgegangen ist oder eine Reliktart mit überwiegend plesiomorphem Habitus darstellt. Daher ist die Lesrichtung der Entwicklung der Lamina epicranialis unbestimmbar (cfr. Diskussion bei *T. clypeatus*).

4.3.4.2.3.2. *Temnorhynchus* (s.str.) *retusus* (FABRICIUS, 1781)

Untersuchtes Material: 184 Individuen (99 ♂♂, 84 ♀♀, 1 ?).

Verbreitung (Fig. 103, p. 318):

SUDAN: Sannar. - ETHIOPIA: Bogos. - TANZANIA: Usambara. - OST-AFRIKA: ohne nähere Angaben. - RSA: Witsands 45 kkm SSW Olifantshoek, Port Nolloth, Yzerfontein, Skulpbank, 6 km E Lamberts Bay, Kotzesrus, Clanwilliam, Melkbosstrand, Cape Town, Cape of Good Hope, Kleinmount (= Kleinmond?), Tulbagh, Mamre, Stellenbosch, Franschhoek, Worchester, Darling, Algoabaai, Port Elizabeth, Addo, Riversdale, Willowmore, Camps Bay, Caffraria, Gembok Vlake Farm, Strandfontein Farm, Soutpan dunes, Natal, Philidelphia (= Philadelphia?; nicht in der Karte eingetragen). - NAMIBIA: Gobabeb, Okatumba-Ost.

Ergänzende Literaturangaben: RSA: Paarl, Malmesbury, Caledon, Prince Albert, Alexandria, Uitenhage (PÉRINGUEY 1901: 536), Hermanus 22.XII.1950, Hout Bay 5.XI.1950, 13.XII.1950, Upington 25.XI.1950, (ENDRÓDI 1960: 68), Cape Flats, Somerset West, Vogelfontein (nicht eingetragen), Stellenbosch 15.VII.1943, 6.IV.1961, 5.II.1944, V.1948, Robertson, Strand 13.IX.1947, 13.IV.1940, Clanwilliam X.1948, Tulbagh 20.V.1944, Wellington 26.IX.1928 (FERREIRA 1966a: 141), Middelburg

(da dieser Ortsname mindestens zweimal existiert, wird er in der Karte nicht berücksichtigt), Banhock (= Banhoek), Drakensberg (Cathedral Peak, Bergville Distr.) (ENDRÓDI 1976: 258). - NAMIBIA: Vellvor (= Velloor ?) (ENDRÓDI 1976: 258), "pays des Hottentots" (PAULIAN 1946: 26). - LESOTHO: "vallée du Haut-Orange" (PAULIAN 1946: 26). - AUSTRALIA: Albany 20.IX.1985 (ALLSOPP 1987). Falsche Literaturangaben: ENDRÓDIS (1976: 258) Meldungen über Nachweise aus MalaWi und Moçambique (Sikumba, Delagoa, Zambesi<sup>18</sup>) beziehen sich auf *T. zambeziensis* KRELL.

#### Phänologie:

Die meisten Nachweise aus dem südlichen Afrika erfolgten im Zeitraum IV.-XII. Nur ein Fund erfolgte im II. in Stellenbosch. Eine Korrelation zur Niederschlagsmenge läßt sich nicht erkennen. Die nördlichen Funde sind undatiert.

#### Autapomorphien:

- (97) Apex der schmalen Parameren stark divergierend [einzigartig]. [Plesiomorph: Parameren dicker, apikal schwach gekeult und schwach divergierend.]
- (98) Anteapikale Metatibialleiste unbeborstet und gerade (ohne Kerben) (Fig. 104, p. 318) [in *Temnorhynchus* s.str. einzigartig]. [Plesiomorph: Anteapikalleiste regelmäßig gekerbt und beborstet.]
- (99) Anteriore (ventrale) Metatibialleiste winkelig (Fig. 104, Pfeil) und zumeist distal reduziert [einzigartig]. [Plesiomorph: Anteriore Leiste vollständig.]
- (100) Sklerotisierung der ventralen apikalen Vaginalpalpen (VA) basal auf den Distalbereich erweitert (Fig. 105, Pfeile). [Plesiomorph: Ventrale apikale Vaginalpalpen nahezu oval (Fig. 87 in KRELL 1992a: 348).]
- (101) Ventralbereich des Parastipes der Maxillen äußerst lang behaart (Fig. 36, p. 310), überragen und verdecken die Galea [einzigartig]. [Borsten des Parastipes kürzer als die Galea und spärlicher (Fig. 13-20, 22-35, 37-39, pp. 307-310).]

Zu (98): Unbeborstete präapikale Metatibialleisten finden wir ebenfalls bei den Species des Subgenus *Temnorhynchodes*, tendenziell bei *T. zambeziensis zambeziensis* und bei einzelnen Individuen anderer Species, z.B. *T. sjoestedti*. Wir betrachten die Entfernung der Clypealidentikel voneinander als einmalig abgeleitet und die Reduktion der Leisten-Borsten als ökologisch-adaptiv (analog zur Reduktion der Apikalborsten der Metatibien) und daher in diesem Falle als konvergent. So ist dieses Merkmal kein Indiz für ein Schwestergruppenverhältnis zu *T. zambeziensis*.

Zu (99): Diese Ausprägung ist variabel. Bei den meisten Individuen findet sich distal zwischen dem proximalen und distalen Bereich der anterioren Leiste ein Winkel (Fig. 104, Pfeil). Der distale Bereich der Leiste ist unregelmäßig, geht oft in die grobe Skulptur der Tibialfläche über und verschwindet im Extremfall vollständig. Diese Reduktionstendenz ist einzigartig. Ein deutlicher Winkel existiert z.B. auch bei *T. overlaeti*.

Zu (100): Die Sklerotisierung kann auch bei *T. clypeatus* in dieser Weise erweitert sein, jedoch nicht derart umfangreich und derart konstant. Bei *T. retusus* hat sich diese Ausprägung durchgesetzt. Diese Fixierung wird als Autapomorphie betrachtet.

#### Biogeographie

Die Angaben aus Ost- und Nordost-Afrika (Bogos, Sanaar und Usambara) basieren auf alten Funden. Ob es sich um Fundortverwechslungen, einzelne Importe oder autochthone Vorkommen handelt, ist nach den vorliegenden Daten nicht mehr zu klären. Daß Verschleppungen durchaus möglich sind, beweist der Fund eines lebenden Pärchens dieser Species in Albany, Western Australia (ALLSOPP 1987).

<sup>18</sup>Ein weiteres ♀ dieses Fundorts aus dem ZMFK ist nicht sicher zu determinieren. Aufgrund der kurzen Behaarung des Stipes und der gekerbten anteapikalen Metatibialleiste kann es sich nicht um *T. retusus* handeln.

## Ökologie

Die Funde von ENDRÓDI-YOUNGA (HNHM) weisen auf nächtliche Aktivität und Psammophilie hin und bestätigen SWEENEYS (1967) Untersuchungsergebnisse auch für die Adulti dieser Gattung.

4.3.4.2.3.3. *Temnorhynchus cribratus* BATES, 1884

cfr. 2., p. 273.

Sollten bei dieser Species die Clypealdentikel und gleichzeitig die Mandibulardentikel autapomorph reduziert sein, könnte sie auch an dieser Stelle im System stehen, was sich jedoch nur durch die konvergierenden Apikalzähnen der Lamina epicranialis begründen ließe und durch den - schwer interpretierbaren - Vorderrand des Clypeus, der weit auseinanderstehende Dentikel vermuten läßt.

## Danksagung

Dank gebührt den Herren L. ÁDÁM und Dr. O. MERKL, Budapest, Dr. J. DECELLE und Dr. H.M. ANDRÉ, Tervuren, Dr. R.-P. DECHAMBRE, Paris, Dr. S. ENDRÓDY-YOUNGA, Pretoria, Dr. F. HIEKE, Dr. M. UHLIG und J. SCHULZE, Berlin, O. JÄGER, Dresden, D. KEMPSTER und M.D. KERLEY, London, J. MAUSER, Freiburg, Dr. W. SCHAWALLER, Stuttgart, Dr. G. SCHERER, München, Dr. R. ZUR STRASSEN, Frankfurt a.M., und Dr. L. ZERCHE, Eberswalde, für die Überlassung von Sammlungsmaterial zur Bearbeitung. Den Herren Dr. F. HIEKE, Dr. M. UHLIG und J. SCHULZE, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, M.D. KERLEY, The Natural History Museum, London, sowie Dr. R.-P. DECHAMBRE, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, schufen beste Arbeitsbedingungen während meiner Aufenthalte in ihren Institutionen. Herr Dr. P. BASILEWSKY, Tervuren, und Prof. A.E. AKINGBOHUNGBE, Ile-Ife, halfen bei der geographischen Lokalisierung einiger Fundorte. Herr R. BLECHSCHMIDT, Strausberg, übertrug die Arbeit Nikritins ins Deutsche. Herr Dr. S. ENDRÓDY-YOUNGA, Pretoria, korrigierte eine frühere Version der englischen Bestimmungstabelle, die im zweiten Teil dieser Arbeit enthalten sein wird. Die photographischen Arbeiten erledigte Frau M. HOHLOCH, Zoologisches Institut der Universität Tübingen. Frau cand. biol. MARION C. WILD verbrachte viele Stunden mit der Suche nach orthographischen Fehlern. Herrn Dr. G. MICKOLEIT und Herrn Prof. Dr. W. MAIER vom Lehrstuhl Spezielle Zoologie der Universität Tübingen danke ich für großzügige Unterstützung jedweder Art, vor allem für die Anerkennung meiner *Temnorhynchus*-Studien (KRELL 1992a, 1993, sowie der beiden Teile der vorliegenden Schrift) als Diplomarbeit der Fakultät für Biologie der Eberhard-Karls-Universität Tübingen. Herrn Dr. L. ZERCHE, Eberswalde, danke ich für die kritische Durchsicht der vorliegenden Arbeit.

## Literatur

- ADAMS, C.G. & GENTRY, A.W. & WHYBROW, P.J. 1983: Dating the terminal tethyan event. - Utrecht micropaleont. Bull. 30: 273-298.
- ALFIERI, A. 1976: The Coleoptera of Egypt. - Mém. Soc. ent. Egypte 5: 362 pp.
- ALLSOPP, P.G. 1987: An additional exotic dynastine *Temnorhynchus retusus* (F.) (Coleoptera: Scarabaeidae) in Australia. - J. Aust. ent. Soc. 26: 189-191.
- ALVES, M.L.G. 1950: Alguns escarabídeos de Moçambique. - Anais Jta Invest. colon. 5: 145-179.
- ALVES, M.L.G. 1954: Alguns escarabídeos de Moçambique - II. - Anais Jta Invest. colon. 9: 53-61, 5 pls.
- ARNETT, R.H. & SAMUELSON, G.A. 1986: The insect and spider collections of the world. - Gainesville: Brill/Flora & Fauna Publications. - 220 pp.
- ARNOLD, E.N. 1981: Estimating phylogenies at low taxonomic levels. - Z. zool. Syst. EvolForsch. 19: 1-35.
- ARROW, G.J. 1911a: A Synoptical Revision of the Dynastid Genus *Lonchotus*. - Ann. Mag. nat. Hist. (8) 8: 84-89.
- ARROW, G.J. 1911b: Notes on the Coleopterous Subfamily Dynastinae, with Descriptions of new Genera and Species. - Ann. Mag. nat. Hist. (8) 8: 151-176, pls 4-5.
- ARROW, G.J. 1937: Systematic notes on beetles in the subfamily Dynastinae with descriptions of a few new species in the British Museum collection (Coleoptera). - Trans. R. ent. Soc. Lond. 86: 35-57, pl. 1.
- BAEHR, M. 1979: Grabverhalten und Prothorax-Morphologie von *Scarites buparius* FORSTER als Beispiel für die Anpassung der Scaritini an die grabende Lebensweise (Coleoptera, Carabidae). - Zoomorph. 93: 245-263.
- BALINSKY, B.I. 1962: Patterns of animal distribution on the African Continent (summing-up talk). - Ann. Cape prov. Mus. 2: 299-310.
- BALTHASAR, V. 1943: Über die Nervatur des Hinterflügels der Lamellicornien. Eine phylogenetisch-systematische und

- vergleichend-morphologische Studie. - Věst. král. české Spol. nauk Třída mat. přír. 1942, XI: 44 pp.
- BARAUD, J. 1985: Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique du Maroc au Sinaï. - Encycl. ent. 46: 652 pp.
- BASILEWSKI, P. 1956: Contributions à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urundi (Mission P. BASILEWSKI 1953). XCI. Coleoptera Scarabaeidae Dynastinae, Geotrupinae, Orphninae et Hybosorinae. - Anns Mus. Congo Belge, in-8°, Zool. 51: 357-364.
- BENDERITTER, E. 1915: Scarabaeidae Dynastinae. - Pp. 387-398, pl. 6 in: Voyage de CH. ALLUAUD et R. JEANNEL en Afrique Orientale (1911-1912). Résultats scientifiques. Insectes Coléoptères, 12. - Paris.
- BERTIN, L. 1922: L'adaptation des pièces buccales aux régimes alimentaires chez les coléoptères lamellicornes. - Ann. Soc. linn. Lyon, N.S. 69: 145-159.
- BISHARA, S.I. 1958: Comparative morphology of some dynastid larvae injurious to agriculture in Egypt (Coleoptera: Scarabaeidae). - Bull. Soc. ent. Égypte 42: 501-514.
- BLACKWELDER, R.E. 1936: Morphology of the coleopterous family Staphylinidae. - Smithson. misc. Collns 94, 13: 102 pp.
- BODENHEIMER, F.S. 1934: Studies on the Ecology of Palestine Coleoptera: II. Seasonal and diurnal appearances and activity. - Bull. Soc. R. ent. Égypte 1934: 211-241.
- BODENHEIMER, F.S. & THEODOR, O. 1929: Allgemein zoologischer Bericht. - Pp. 20-44 in: BODENHEIMER, F.S. & THEODOR, O. (Hrsg.): Ergebnisse der Sinai-Expedition 1927 der Hebräischen Universität, Jerusalem. - Leipzig: Hinrichs. - VIII + 143 pp., 24 pls.
- BRIGGS, J.C. 1987: Biogeography and plate tectonics. - Devs Palaeont. Stratigr. 10: XI + 204 pp.
- BÜRGIS, H. 1981: Beitrag zur Morphologie des Kopfes der Imago von *Cetonia aurata* L. (Coleoptera, Insecta). - Zool. Jb. Anat. 106: 186-220.
- BURGEON, L. 1947: Catalogues raisonnés de la faune entomologique du Congo Belge. Coléoptères Dynastinae, Valginae, Melolonthinae p. p. - Anns Mus. Congo Belge C - Zoologie Série III (II), Tome 5: 277-340.
- BURMEISTER, H. 1847: Handbuch der Entomologie. 5. Band. Besondere Entomologie. Fortsetzung. Coleoptera Lamellicornia Xylophila et Pectinicornia. - Berlin: Enslin. - 584 pp.
- BUTLER, P.M. 1982: Directions of Evolution in the Mammalian Dentition. - Pp. 235-244 in: JOYSEY, K.A. & FRIDAY, A.E.: Problems of phylogenetic reconstruction. - Syst. Assn spec. Vol. 21.
- CARNE, P.B. 1957: A Systematic Revision of the Australian Dynastinae (Coleoptera: Scarabaeidae). - Melbourne: Division of Entomology, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Australia. - 284 pp.
- CARPANETO, G.M. & PIATTELLA, E. 1990: Analisi zoogeografica preliminare dei Coleotteri Scarabeidi della Somalia (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.). - Biogeographia 14.1988: 265-292.
- CARRIÈRE, J. 1888: Petite annonce et «connaissance» d'une espèce: à propos de *Callicnemis latreillei* CASTELNAU, 1832. - Bull. Soc. Sci. Nat 59: 22-25.
- CAUSSANEL, C. 1961: Observations biologiques sur *Callicnemis latreillei* LAP. A propos de la présence dans la région d'Arcahon. - P.-v. Soc. linn. Bordeaux 99: 45-51.
- CAUSSANEL, C. 1965: Recherches préliminaires sur le peuplement de coléoptères d'une plage sableuse atlantique. - Ann. Soc. ent. Fr., N.S. 1: 197-248.
- CAUSSANEL, C. 1970: Contribution à l'étude du peuplement d'une plage et d'une dune landaise. - Vie Milieu, Sér. C: Biol. terr. 21: 59-104.
- CAUSSANEL, C. & DAJOZ, R. 1967: Morphologie et biologie d'un coléoptère des plages sableuses: *Callicnemis latreillei* Cast. (Scarabaeidae, Dynastinae). - Cah. Nat., N.S. 23: 25-37.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. 1978: The black desert beetle paradox. - Entomologist's month. Mag. 113: 19-22.
- COINEAU, Y. & LANCASTER, N. & PRODON, R. & SEELY, M.K. 1982: Burrowing habits and substrate selection in ultrapsammophilous tenebrionid beetles of the Namib desert. - Vie Milieu 32:125-131.
- COLYN, M. & GAUTIER-HION, A. & VERHEYEN, W. 1991: A re-appraisal of palaeoenvironmental history in Central Africa: evidence for a major fluvial refuge in the Zaire Basin. - J. Biogeogr. 18: 403-407.
- COOKE, H.B.S. 1964: The Pleistocene environment in Southern Africa. - Pp. 1-23 in: DAVIS, D.H.S. (ed.): Ecological Studies in Southern Africa. - Monographiae biol. 14: Xxiv + 415 pp.
- CROWSON, R. 1981: The Biology of the Coleoptera. - London etc.: Academic Press. - Xii + 802 pp.
- CROWSON, R. 1991: A critique of current cladistics. - J. nat. Hist. 25: 3-5.
- CYMOREK, S. 1968: Adaptions in wood-boring insects: examples of morphological, anatomical, physiological and behavioural features. - Rec. 1968 a. Conv. br. Wood Pres. Assoc.: 161-170.
- DAHL, F. 1884: Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktionen der Insektenbeine. - Arch. Naturgesch. 50,1: 146-193, pls 11-13.
- DAJOZ, R. 1984: Les coléoptères ténébrionides des déserts. - Cah. Nat., N. S. 40: 25-67.
- DECHAMBRE, R.-P. 1986: Insectes Coléoptères Dynastidae. - Faune Madagascar 65: 215 pp.
- DECHAMBRE, R.-P. & MADGE, R.B. [1980]: A new genus and species of dynastine beetle from Ethiopia (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae). - Bull. Inst. fond. Afr. noire (A) 41.1979: 829-836.
- DELSON, E. (ed.) 1985: Ancestors: The Hard Evidence. Proceedings of the Symposium held at the American Museum of Natural History April 6-10, 1984 to mark the opening of the exhibition "Ancestors: Four Million Years of Humanity". - New York: Liss.
- DENIS, J.-R. & BITSCH, J. 1973: Structure céphalique dans les ordres des insectes. - Traité de Zoologie 8,1: 101-593.
- DICK, J. 1943: Two new insect pests of sugarcane in Natal. - S. Afr. Sugar J. 27: 212-213.

- DOANE, R.W. 1913: How *Oryctes rhinoceros*, a dynastid beetle, uses its horn. - Science 38: 883.
- DUPORTE, E.M. 1960: Evolution of cranial structure in adult Coleoptera. - Can. J. Zool. 38: 655-675.
- EBERHARD, W.G. 1979: The function of horns in *Podischnus agenor* (Dynastinae) and other beetles. - Pp. 231-258 in: BLUM, M.S. & BLUM, N.A. (eds): Sexual selection and reproductive competition in insects. - New York etc.: Academic Press.
- EBERHARD, W.G. 1982: Beetle horn dimorphism: making the best of a bad lot. - Am. Nat. 119: 420-426.
- EBERHARD, W.G. 1985: Sexual selection and animal genitalia. - Cambridge & London: Harvard University Press. - 244 pp.
- EBERT, G. & RENNWALD, E. (Hrsg.) 1991: Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1: Tagfalter I. - Stuttgart: Ulmer. - 552 pp.
- ENDRÓDI, S. 1960: Coleoptera: Melolonthidae. Subfamilia Dynastinae. - S. Afr. anim. Life 7: 34-82.
- ENDRÓDI, S. 1961: *Temnorhynchus Freyi* n.sp. (Dynastinae Col.). - Ent. Arb. Mus. G. Frey 12: 182-184.
- ENDRÓDI, S. 1966: Monographie der Dynastinae (Coleoptera, Lamellicornia). I. Teil. - Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden 33: 1-457.
- ENDRÓDI, S. 1969a: Monographie der Dynastinae. 4. Tribus: Pentodontini (Coleoptera, Lamellicornia). 2. Pentodontini der paläarktischen Region. - Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden 37: 148-208.
- ENDRÓDI, S. 1969b: Monographie der Dynastinae (Coleoptera, Lamellicornia, Melolonthidae). 4. Tribus: Pentodontini der orientalischen Region. - Ent. Arb. Mus. G. Frey 20: 403-479.
- ENDRÓDI, S. 1970: Coleoptera aus Nordostafrika. Melolonthidae: Dynastinae, Scarabaeidae; Hybosorinae, Orphninae, Dynamopinae. - Notul. ent. 50: 73-80.
- ENDRÓDI, S. 1973: Entomological Explorations in Ghana by Dr. S. ENDRÓDY-YOUNGA. 14. Lamellicornia (Coleoptera), I. - Annl. hist.-nat. Mus. natn. hung. 65: 195-229.
- ENDRÓDI, S. 1974: Monographie der Dynastinae (Col. Lamellicornia, Melolonthidae) 4. Tribus: Pentodontini der äthiopischen Region. - Ent. Arb. Mus. G. Frey 25: 4-108.
- ENDRÓDI, S. 1976: Monographie der Dynastinae (Col. Lamellicornia, Melolonthidae) 4. Tribus: Pentodontini der äthiopischen Region, III. - Ent. Arb. Mus. G. Frey 27: 118-282.
- ENDRÓDI, S. 1985: The Dynastinae of the World. - Budapest: Akadémiai Kiadó. - 800 pp., 46 pls.
- ENDRÓDI, S. & SABATINELLI, G. 1981: Risultati di spedizioni entomologiche in Etiopia: Scarabaeoidea Lucanidae e Melolonthidae (Coleoptera). - Quad. Accad. naz. Lincei 252: 61-65.
- EVANS, J.W. 1952: The Injurious Insects of The British Commonwealth (except the British Isles, India and Pakistan). With a Section on The Control of Weeds by Insects. - London: Commonwealth Institute of Entomology. - Vii + 242 pp.
- EZZAT, Y.M. & ATRIES, I.E. 1969: A survey of the insect fauna of sugar-cane fields in the U.A.R. - Bull. Soc. ent. Égypte 51.1967: 433-446.
- FAIRMAIRE, L. 1868: Notes sur les Coléoptères recueillis par CHARLES COQUEREL à Madagascar et sur les côtes d'Afrique, 1re Partie. - Ann. Soc. ent. Fr. (4) 8: 753-820.
- FAURE, H. & GAC, J.-Y. 1981: Will the Sahelian draught end in 1985? - Nature, Lond. 291: 475-478.
- FERREIRA, M.C. 1963: Catálogo dos coleópteros de Moçambique. - Revta Ent. Moçamb. 6: 1-1008.
- FERREIRA, M.C. (1966a): Contribuição para o estudo dos Dinastíneos africanos; V. Os Dinastíneos da região etiópica. - Revta Ent. Moçamb. 8.1965: 3-348.
- FERREIRA, M.C. 1966b: Dynastinae of the Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm. - Ark. Zool. (2) 18: 413-435.
- FERREIRA, M.C. 1970a: Contribuição para o estudo dos Dinastíneos africanos. IX. Dinastíneos da Costa do Marfím. - Novos Taxa ent. 78: 18 pp., 3 pls.
- FIORI, G. 1968. Risultati della missione entomologica dei Prof.ri G. FIORI ed E. MELLINI nel Nord Africa XXI. Le zampe dei Coleotteri Tenebrionidi adulti della Ghfbla (Tripolitania del Sud). - Studi Sass., Sez. III, 16: 331-361.
- FUTUYMA, D.J. 1990: Evolutionsbiologie. Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von BARBARA KÖNIG, Universität Würzburg. - Basel etc.: Birkhäuser. - (XVII) + 679 pp.
- GAULD, I.D. & MOUND, L.A. 1982: Homoplasy and the delineation of holophyletic genera in some insect groups. - Syst. Ent. 7: 73-86.
- GEBIEN, H. 1938: Die Tenebrioniden (Coleoptera Heteromera) der Namibwüste in Südwestafrika. - Abh. naturw. Ver. Bremen, 30,3/4: 20-107.
- GEBIEN, H. 1939: Körperbau und Lebensweise der Wüstentenebrioniden. - Verh. 7. int. Kongr. Ent. 1: 118-132.
- GHESELN, M.T. 1966: On Psychologism in the Logic of Taxonomic Controversies. - Syst. Zool. 15: 207-215.
- GOUVEIA, D.H.G. & AZEVEDO, Á.L. 1949: Características e Distribuição dos Solos de Moçambique. I - Carta Provisória dos Solos do Sul do Save. II - Esboço Pedológico de Moçambique. - Moçambique, Docum. Trimestr. 57: 5-43, pls + Karten.
- GRESSIT, J.L. 1953: The coconut rhinoceros beetle (*Oryctes rhinoceros*) with particular reference to the Palau Islands. - Bull. Bernice P. Bishop Mus. 212: Viii + 157 pp.
- HAFEZ, M. & BISHARA, S.I. 1961: Studies on the biology and ecology of *Pentodon bispinosus* KUST. in Egypt. I. The adult stage (Coleoptera: Scarabaeidae-Dynastinae). - Bull. Soc. ent. Égypte 45: 155-178.
- HALDANE, J.B.S. 1958: The Unity and Diversity of Life. (Sardar Vallabhbhai Patel Lectures). - Delhi: Government of India, Ministry of Information and Broadcasting. [nicht eingesehen, zitiert nach KIMURA 1987: 276]
- HALL, J.B. 1971: Problems in the compilation of a critical gazetteer to collecting localities in Ghana. - Mitt. bot. StSamml. Münch. 10: 491-496.
- HAMILTON, A.C. 1981: The quaternary history of African forests : its relevance to conservation. - Afr. J. Ecol. 19: 1-6.
- HARMSE, H.J. von M. 1978: Schematic soil map of southern Africa south of latitude 16°30'S. - Pp. 71-75, 1 Karte in: WERGER,

- M.J.A. (Ed.): Biogeography and ecology of southern Africa. - Monographiae biol. 31.
- HARTMANN, G. 1982: Gondwana und das rezente Faunenbild. - Verh. dt. zool. Ges. 75: 127-144.
- HEISSIG, K. 1981: Probleme bei der cladistischen Analyse einer Gruppe mit wenigen eindeutigen Apomorphien: Rhinocerotidae. - Paläont. Z. 55: 117-123.
- HENNIG, W. 1982: Phylogenetische Systematik. (Hrsg. W. HENNIG). - Pareys Studentexte 34: 246 pp.
- HIGGINS, L.G. 1963: Dates of publication of the Novara Reise. - J. Soc. Biblioph. nat. Hist. 4: 153-159.
- HOPE, F.W. 1837: The Coleopterist's Manual, containing the Lamellicorn Insects of LINNEUS and FABRICIUS. - London. - 125 pp., 3 pls.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN, S.M. 1977: Über die Phylogenie der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). - Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden 41: 135-200.
- JANSSENS, A. 1942: Dynastinae (Coleoptera Lamellicornia) Fam. Scarabaeidae. - Explor. Parc natn. Albert. Miss. G. F. de Witte 38: 50 pp., 3 pls.
- JANSSENS, A. 1949: Contribution à l'étude des Coléoptères Lamellicornes; I. Table synoptique et essai de classification pratique des Coléoptères Scarabaeidae. - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. 25,15: 30 pp.
- JANSSENS, A. 1952: Coleoptera Lamellicornia. - Résult. scient. Explor. hydrobiol. Lac Tanganika 3: 27-37.
- KASZAP, Z. 1959: Ergebnisse der zoologischen Aufsammlungen des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums in Ägypten im Jahre 1957. 5. Coleoptera. - Annl. hist.-nat. Mus. natn. hung. 51: 283-291.
- JERATH, M.L. 1964: Check list and distribution of Nigerian superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera). - Federal Department of Agricultural Research, Moor Plantation, Ibadan, Memorandum 77: 22 pp.
- KHATTAR, N. 1965: Morphology of the head capsule and mouth parts of the mature larva and adult of *Oryctes rhinoceros* LINNAEUS (Coleoptera). - J. anim. Morph. Physiol. 12: 143-158.
- KIMURA, M. 1987: Die Neutralitätstheorie der molekularen Evolution. Aus dem Englischen übertragen von MONIKA SPERLICH und Prof. Dr. DIETHER SPERLICH, Lehrstuhl für Populationsgenetik, Eberhard-Karls-Universität Tübingen. - Berlin & Hamburg: Parey. - 303 pp.
- KINGDON, J. 1971: East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. 1. - London & New York: Academic Press. - X + 446 pp.
- KINGDON, J. 1990: Island Africa. The Evolution of Africa's Rare Animal and Plants. - London: Collins.
- KLAUSNITZER, B. 1974: Anwendung der phylogenetischen Systematik innerhalb von Gattungen, dargestellt am Beispiel der Gattung *Helodes* LATREILLE, 1796 (Coleoptera, Helodidae). - Zool. Jb. Syst. 101: 479-559.
- KOCH, C. 1961: Some aspects of abundant life in the vegetationless sand of the Namib Desert dunes. Positive psammotropism in Tenebrionid-beetles. - J. S. W. Afr. scient. Soc. 15: 8-34, 76-92. [Auch als Reprint mit originaler Paginierung als No. 1. 1961 der Scientific Papers of the Namib Desert Research Station erschienen.]
- KOHLMANN, B. & HALFFTER, G. 1990: Reconstruction of a specific example of insect invasion waves: the cladistic analysis of *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) and related genera in North America. - Quaest. ent. 26: 1-28.
- KOLBE, H. J. 1914: Scarabaeiden. - Pp. 261-416 in: SCHUBOTZ, H. (Hrsg.): Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908 unter Führung ADOLF FRIEDRICHS, Herzogs zu Mecklenburg. 5. Zoologie III. - Leipzig: Klinkhardt & Biermann.
- KRELL, F.-T. 1986: Dynastinae auf Togo sowie Beschreibung einer neuen *Temnorhynchus*-Art (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae). - Entomofauna 7: 293-304.
- KRELL, F.-T. 1990: Scarabaeoidea (Coleoptera) aus Südwest-Deutschland II, nebst Darstellung des Kartierungskonzeptes. - Mitt. ent. Ver. Stuttgart 25: 46-65.
- KRELL, F.-T. 1992a: Verschmelzung von Antennomeren (Symphysocerie) als Regelfall bei *Temnorhynchus repandus* BURMEISTER, 1847, sowie phylogenetische, taxonomische, faunistische und nomenklatorische Anmerkungen zu diversen Taxa dieser Gattung (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae, Dynastinae, Pentodontini). - Dt. ent. Z., N.F. 39: 295-367.
- KRELL, F.-T. 1992b: Eine einfache Methode der Präparation der Hinterflügel (Alae) der Coleoptera. - Ent. Nachr. Ber. 36: 142.
- KRELL, F.-T., im Druck: Beschreibung von *Temnorhynchus kasanganus* nov. sp. sowie phänogeographische Diskussion und Beschreibung des Weibchens von *T. cribratus* BATES, 1884 (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae: Dynastinae: Pentodontini). - Bonn. zool. Beitr.
- KRELL, F.-T. (in Vorb., a): Chorologische Notizen über südeuropäische und nordafrikanische Lamellicornia. - Mitt. int. ent. Ver.
- KRELL, F.-T. (in Vorb., b): Revision of Dynastinae of the Arabian Peninsula. - Fauna Saudi Arabia.
- KÜHNELT, W. 1950: Bodenbiologie. Mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. - Wien: Herold. 368 pp., 3 pls.
- LAUER, W. & FRANKENBERG, P. 1979: Zur Klima- und Vegetationsgeschichte der westlichen Sahara. - Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz 1979,1: 61 pp.
- LAWRENCE, J.F. & NEWTON, A.E. 1982: Evolution and classification of beetles. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 261-290.
- LE PELLEY, R.H. 1959: Agricultural Insects of East Africa. A list of East African plant feeding insects and mites, with their host plants, their parasites and predators, giving distribution by territories and references to the literature, together with lists of stored products insects and introduced insects, mainly covering the period 1908 to 1956. - Nairobi: East Africa High Commission. - X + 307 pp.
- LEPESME, P. 1947: Les insectes des palmiers. - Paris: Lechevalier. - 904 pp.
- LÉZINE, A.-M. 1989a: Le Sahel : 20000 ans d'histoire de la végétation. - Bull. Soc. géol. Fr. (8) 5: 35-42.
- LÉZINE, A.-M. 1989b: Vegetational palaeoenvironments of northwest tropical Africa since 12000 BP: Pollen analysis of continental sedimentary sequences (Sénégal-Mauritania). - Palaeoecol. Afr. surround. Isl. 20: 187-188.

- LIEBMANN, W. 1909: *Cetonia aurata* L. [Kleine Mitteilungen 1] - Ent. Bl. 5: 214.
- LITTMANN, T. 1988: Jungquartäre Ökosystemveränderungen und Klimaschwankungen in den Trockengebieten Amerikas und Afrikas. - Bochumer geogr. Arb. 49: X + 210 pp., 4 Karten.
- MALEY, J. 1980: Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique: leur conséquence sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. - Pp. 63-86 in: WILLIAMS, M.A.J. & FAURE, H.: The Sahara and the Nile. Quaternary environments and prehistoric occupation in northern Africa. - Rotterdam: Balkema. - XVI + 607 pp.
- MALEY, J. 1987: Fragmentation de la Forêt dense humide africaine en extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. - Palaeoecol. Afr. surround. Isl. 18: 307-334.
- MAMET, J. R. 1967: In Memoriam JOSEPH LUCIEN JEAN VINSON (1906 - 1966). - Mauritius Inst. Bull. 4: 375-378, 1 pl.
- MATHUR, P.N. & KHATTAR, N. & MATHUR, V.D. 1958: Morphology of the head capsule and mouth parts of *Heliocopris bucephalus* FABRE (Coleoptera, Polyphaga, Scarabaeoidea, Scarabaeidae, Coprinae). - Proc. Indian Acad. Sci. (B) 48: 137-153.
- MEACHAM, C.A. 1984: The role of hypothesized direction of characters in the estimation of evolutionary history. - Taxon 33: 26-38.
- MEAVE, J. & KELLMAN, M. & MACDOUGALL, A. & ROSALES, J. 1991: Riparian habitats as tropical forest refugia. - Global Ecol. Biogeogr. Letters 1: 69-76.
- MEDVEDEV, G.S. 1965: Adaptations of leg structure in desert darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). - Ent. Rev., Wash. 44: 473-485.
- MINCK, P. 1916: Beitrag zur Kenntnis der Dynastiden. 8. Palaeartische Oryctiden (ad *nasicornis-grypus*-Gruppe). - Arch. Naturgesch. 82A,12: 9-38.
- MINET, J. 1991: Tentative reconstruction of the ditrysian phylogeny (Lepidoptera: Glossata). - Entomologica scand. 22: 69-95.
- MORSTATT, H. 1912: Beobachtungen über das Auftreten von Pflanzenkrankheiten im Jahre 1911. - Pflanze 8: 252-262, pl. 4.
- NAGEL, P. 1987: Arealssystemanalyse afrikanischer Fühlerkäfer (Coleoptera, Carabidae, Paussinae). Ein Beitrag zur Rekonstruktion der Landschaftsgenese. - Erdwissenschaftliche Forschung 21: 234 pp. - Stuttgart: Steiner.
- NEFF, N.A. 1986: A rational basis for a priori character weighting. - Syst. Zool. 35: 110-123.
- NEL, A. & DE VILLIERS, W.M. 1988: Mouthpart Structure in Adult Scarab Beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea). - Entomologia gen. 13: 95-114.
- NEUMANN, K. & SCHULZ, E. 1987: Middle Holocene savanna vegetation in the central Sahara - preliminary report. - Palaeoecol. Afr. surround. Isl. 18: 163-166.
- NICHOLSON, S.E. 1978: Climatic variations in the Sahel and other African regions during the past five centuries. - J. arid Envir. 1: 3-24.
- NIKOLAEV, G.V. 1987: Platinčatousye Žuki (Coleoptera, Scarabaeoidea) Kazachstana i Srednej Azii. - Alma Ata: Nauka. - 232 pp.
- NIKRIITIN, L.M. 1974: Morfoložičeskie tipy prisposoblenija k žizni v peskach u različnych grupp Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae). - Zool. Zh. 53: 1099-1100.
- NOORDWIJK, A.J. van 1990: The Methods of Genetical Ecology Applied to the Study of Evolutionary Change. - Pp. 291-319 in: WÖHRMANN, K. & JAIN, S.K. (Eds.): Population Biology. Ecological and Evolutionary Viewpoints. - Berlin etc.: Springer.
- ÖBERHOLZER, J.J. 1963: Description of the larva of *Temnorhynchus coronatus* F. (Dynastidae: Col.). - S. Afr. J. agric. Sci. 6: 85-90.
- ÖTTE, D. & STAYMAN, K. 1979: Beetle horns: some patterns in functional morphology. - Pp. 259-292 in: BLUM, M.S. & BLUM, N.A. (eds): Sexual selection and reproductive competition in insects. - New York etc.: Academic Press.
- PANCHEN, A.L. 1982: The use of parsimony in testing phylogenetic hypotheses. - Zool. J. Linn. Soc. 74: 305-328.
- PAULIAN, R. 1946: Le genre *Temnorhynchus* HOPE (Col. Scarabaeidae). - Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg. 22,7: 36 pp.
- PAULIAN, R. 1954: Coléoptères Dynastides, Chironides et Dynamopides de l'Afrique noire française. - Bull. Inst. fr. Afr. noire (A) 16: 1119-1221.
- PAULIAN, R. 1975: La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. - Mém. Mus. natn. Hist. nat., N.S. 88: 55-71.
- PÉRINGUEY, L. 1901: Descriptive catalogue of the Coleoptera of South Africa (Lucanidae and Scarabaeidae). - Trans. S. Afr. phil. Soc. 12: 1-563. [zugehörige Tafel 10=40 wohl 1902 erschienen]
- PETROVITZ, R. 1963: Ergebnisse der Zoologischen Nubien-Expedition 1962. Teil IX. Coleoptera - Lamellicornia. - Annl. naturh. Mus. Wien 66: 451-452.
- PETERS, D.S. 1985: Erneut vorgestellt: Das "Ökonomieprinzip". - Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges. 35 (Organismus und Selektion - Probleme der Evolutionsbiologie. 17. Arbeitsgespräch zu Fragen der Phylogenetik und Systematik in der Außenstelle Lochmühle, 25.-27. März 1983.): 143-152.
- PETERS, D.S. & GUTMANN, W.F. 1971: Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen. - Z. zool. Syst. EvolForsch. 9: 237-263.
- PIERRE, F. 1958: Écologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara nord-occidental. - Publs Cent. Rech. sahar., Sér. Biol. 1: 333 pp.
- RABINOWITZ, P.D. & COFFIN, M.F. & FALVEY, D. 1983: The Separation of Madagascar and Africa. - Science 220: 67-69.
- REICHE, L. & SAULCY, F. de 1856: Espèces nouvelles ou peu connues de Coléoptères, recueillies par M. F. DE SAULCY, membre de l'Institut, dans son Voyage en Orient. (Suite). - Ann. Soc. ent. Fr. (3) 4: 353-422, pl. 12.

- REIF, W.-E. & THOMAS, R.D.K. & FISCHER, M.S. 1985: Constructional morphology: the analysis of constraints in evolution. Dedicated to A. SEILACHER in honour of his 60. birthday. - *Acta biotheor.* 34: 233-248.
- RINGROSE, S. & MATHESON, W. 1992: The use of Landsat MSS imagery to determine the aerial extent of woody vegetation cover change in the west-central Sahel. - *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 2: 16-25.
- RITCHIE, J.C. & HAYNES, C.V. 1987: Holocene vegetation zonation in the eastern Sahara. - *Nature, Lond.* 330: 645-647.
- SÆTHER, O.A. 1986: The myth of objectivity - post-hennigian deviations. - *Cladistics* 2: 1-13.
- SAHLBERG, J. 1913a: Entomologiska forskningsresor uti trakterna vid östra Medelhavet företagna af JOHN SAHLBERG och hans son UNIO SAALAS under åren 1903 och 1904. - Öfvers. finska VetenskSoc. Förh. 55A,9: 76 pp.
- SAHLBERG, J. 1913b: Coleoptera mediterranea orientalia, quae in Aegypto, Palaestina, Syria, Caramania atque in Anatolia occidentali anno 1904 collegerunt JOHN SAHLBERG et UNIO SAALAS. - Öfvers. finska VetenskSoc. Förh. 55A,19: 282 pp.
- SARAIVA, A.C. 1939: A preliminary list of the insect pests of crops and fruit trees in Portugese East Africa. - *J. ent. Soc. sth. Afr.* 2: 101-114.
- SCHLEE, D. 1981: Grundsätze der phylogenetischen Systematik (Eine praxisorientierte Übersicht). - *Paläont. Z.* 55: 11-30.
- SCHMALFUSS, H. 1977: Morphologie und Funktion der tergalen Längsrippen bei Landisopoden (Oniscoidea, Isopoda, Crustacea). - *Zoomorph.* 86: 155-167.
- SCHMALFUSS, H. 1979: Constructional morphology of cuticular structures in crustaceans. - *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.* 157: 155-159.
- SCHMIDT, H. 1950: Beobachtungen an dünenbewohnenden Insekten. I. *Aegialia arenaria* FABR. (Scarabaeidae, Aegialiinae). - *Arb. Forschungsst. Spiekeroog Univ. Hamburg* 1: 27-32.
- SCHNEIDER, O. 1871a: Die Käferfauna von Ramleh bei Alexandrien. - *Sber. naturw. ges. Isis Dresden* 1871: 35-49.
- SCHNEIDER, P. 1975: Zum Faltungsmechanismus der Hinterflügel einiger Blatthornkäfer (Coleoptera: Scarabaeidae). - *Entomologica germ.* 1: 232-248.
- SCHOLTZ, C.H. 1990: Phylogenetic trends in the Scarabaeoidea (Coleoptera). - *J. nat. Hist.* 24: 1027-1066.
- SCHULZ, E. 1987: Die holozäne Vegetation der zentralen Sahara (N-Mali, N-Niger, SW-Libyen). - *Palaeoecol. Afr. surround. Isl.* 18: 143-161.
- SCOTT, H. 1940: Entomological Expedition to Abyssinia, 1926-7. Coleoptera, Scarabaeidae. - *Ann. Mag. nat. Hist.* (11) 6: 1-26.
- SHARP, D. 1873: Description de nouveaux genres et de nouvelles espèces de coléoptères Lamellicornes. - *Revue Mag. Zool.* (3) 1: 262-273.
- SNODGRASS, R.E. 1935: Principles of insect morphology. - New York & London: McGraw Hill Book Company. - Ix + 667 pp.
- SNODGRASS, R.E. 1947: The insect cranium and the "epicranial suture". - *Smithson. misc. Collns* 107,7: 52 pp.
- STEINER, C. & KEIL, T.A. 1991: Experimentelle Störung der Antennenastbildung beim Seidenspinner *Antheraea polyphemus*. - *Verh. dt. zool. Ges.* 84: 491.
- STRENGER, A. 1973: Die Mandibelgestalt der Ephemeridenlarven als funktionsmorphologisches Problem. - *Verh. dt. zool. Ges.* 66: 75-79.
- STRIGANOVA, B.R. 1967: Morphological adaptations of the head and mandibles of some coleopterous larvae burrowing solid substrates (Coleoptera). - *Beitr. Ent.* 17: 639-649.
- [SWEENEY, C.] 1966a: Sugar-cane beetle investigation. Notes on the distribution and prevalence of Scarabaeoidea together with the numbers of specimens of larvae examined. - *Malkerns Res. Stn Misc. Rep. No. 45*, Stencil No. 70: 5 pp. [Autorschaft nach SWEENEY 1967]
- 1966b: Sugar-cane beetle investigation. Additional notes on the distribution and prevalence of Scarabaeoidea in cane-fields. - *Malkerns Res. Stn Misc. Rep. No. 45*, Stencil No. 70a: 5 pp. [Autorschaft nach SWEENEY 1967]
- SWEENEY, C. 1967: The Scarabaeoidea associated with sugar-cane in Swaziland. An account of preliminary investigations into bionomics and control. August, 1965 - June, 1967. - Swaziland, Ministry of Agriculture, Research Bulletin 16: XII + 163 pp.
- TANDON, G.N. & BHARGAVA, S. 1975: Morphology of the head capsule and mouth parts of *Holotrichia consanguinea* BLANCHARD (Coleoptera : Scarabaeidae, Melolonthinae). - *Dt. ent. Z., N. F.* 22: 167-177.
- THOMAS, H. 1985: The Early and Middle Miocene Land Connection of the Afro-Arabian Plate and Asia: A Major Event for Hominoid Dispersal? - Pp. 42-50 in: DELSON, E. 1985.
- TUCKER, C.J. & DREGNE, H.E. & NEWCOMB, W.W. 1991: Expansion and Contraction of the Sahara Desert from 1980 to 1990. - *Science* 253: 299-301.
- TURNER, J.S. & LOMBARD, A.T. 1990: Body colour and body temperature in white and black Namib desert beetles. - *J. arid Envir.* 19: 303-315.
- TYSON, P.D. 1986: Climatic change and variability in southern Africa. - Cape Town: Oxford University Press. - Ix + 220 pp.
- VAN CAMPO, M. & GUINET, P. & COHEN, J. & DUTIL, P. 1966: Nouvelle flore pollinique des alluvions pléistocènes d'un bassin versant Sud du Hoggar. - *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 263: 487-490.
- VAN ZINDEREN BAKKER, E.M. 1982: African palaeoenvironments 18 000 yrs BP. - *Palaeoecol. Afr. surround. Isl.* 15: 77-99.
- VILLIERS, A. 1955: Coléoptères Dynastides de la Collection de l'Ifan. - *Bull. Inst. fr. Afr. noire (A)* 17: 1084-1091.
- VINSON, J. 1967: Liste chorologique des coléoptères des Mascareignes. - *Mauritius Inst. Bull.* 4: 299-372.
- VOGT, H.-H. 1992: Ausdehnung der Sahara schwankt. - *Naturw. Rdsch., Stuttgart* 45: 196-197.
- VRBA, E.S. 1985: Ecological and Adaptive Changes Associated With Early Hominid Evolution. - Pp. 63-71 in: DELSON, E. 1985.
- WALLACE, F.L. & FOX, R.C. 1975: A comparative morphological study of the hind wing venation of the order Coleoptera, Part I. - *Proc. ent. Soc. Wash.* 77: 329-354.

- WALTER, H. & LIETH, H. 1960-1966: Klimadiagramm-Weltatlas. - Jena: Fischer.
- WHEELER, Q.D. 1986: Character weighting and cladistic analysis. - Syst. Zool. 35: 102-109.
- WHITE, F. 1983: The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. - Paris: Unesco. - 356 pp.
- WILLCOCKS, F.C. 1925: The insect and related pests of Egypt. 2. Insects and mites feeding on gramineous crops and products in the field, granary, and mill. - Cairo: Sultanic Agricultural Society, Technical Section. - IX + 418 pp., 20 pls.
- ZANON, V. 1922: Contributo alla conoscenza della fauna entomologica di Bengasi. - Mem. Soc. ent. it. 1: 112-139.
- ZERCHE, L. 1990: [Buchbesprechung von:] NAGEL, P.: Arealssystemanalyse afrikanischer Fühlerkäfer. - (Erdwiss. Forschung; Bd. 21). - Stuttgart: Steiner-Verl. Wiesbaden GmbH, 1987. - Beitr. Ent. 40: 267-268.
- ZINK, C. (Bearb.) 1990: PSCHYREMBEL. Klinisches Wörterbuch mit klinischen Syndromen und Nomina Anatomica. 256., neu bearbeitete Auflage. - Berlin & New York: de Gruyter. - XXI + 1876 pp.

Anmerkung bei der Umbruchkorrektur: Da sich die Drucklegung der Originalbeschreibung der mehrfach im Text erwähnten neuen Art verzögerte, die nun später als die vorliegende Arbeit publiziert wird, wurde der neue Name aus dem Text wo immer möglich entfernt. Die Originalbeschreibung soll die Priorität besitzen (KRELL, im Druck).

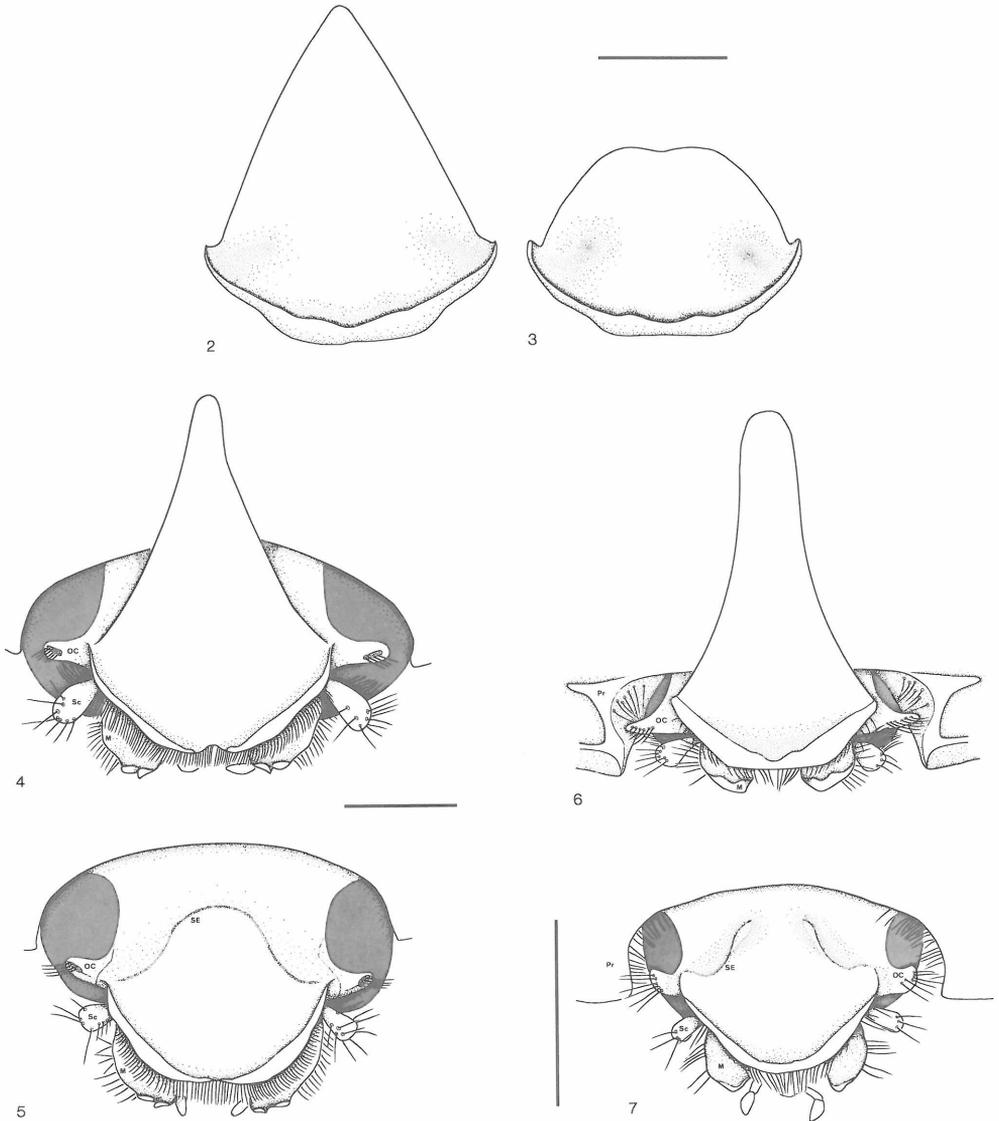


Fig. 2. *Dipelicus integriceps* (FAIRM.) ♂, Lamina epicranialis (ohne Fundort, ZMHB, det. ENDRÓDI 1968).- Fig. 3.: *Dipelicus montrouzieri salomonensis* ARROW ♀, Lamina epicranialis ("Salomo Archip || Shortlands Ins. || C. Ribbe", ZMHB, det. ENDRÓDI). - Maßstab = 2mm.- Fig. 4-5. *Lonchotus crassus* (KLUG) (det. ENDRÓDI 1972), Caput von vorn.- Fig. 4. ♂ ("Antanambé, || baie d'Antougil. || III. IV. 97. || (A. Mocquerys).", gelbes Quadrat mit kurzem Strich, ZMHB).- Fig. 5. ♀ ("crassus || Klug.\*", "Madagascar || Guodot || Nr. 12208" [Etikett neueren Datums], "vidit 1975 || R.-P. Dechambre", "Lecto- || Allotypus || Lonchotus || crassus Klug <Unterschrift ENDRÓDIS>"). - Maßstab = 2 mm. M = Mandibel; OC = Ocularcarthus; SE = Sutura epicranialis; Sc = Scapus.- Fig. 6-7. *Ampotis alticola* DECHAMBRE & MADGE, Caput von vorn.- Fig. 6. ♂ ("Kore Ethiopia || Pos. 38°56'E 7°13'N || Alt. 2700 metres || Date 12 - ii - 76 || Fikre B. Coll. || Ex Barley", "C.I.E. COLL. || A. 9268", "PARATYPE || Ampotis alticola || Dechambre & Madge", BMNH).- Fig. 7. ♀ ("Kore Ethiopia || Pos. 38°56'E 7°13'N || Alt. 2700 metres || Date 12 - ii - 76 || Fikre B. Coll. || Ex Barley", "C.I.E. COLL. || A. 8848", "PARATYPE || Ampotis alticola || Dechambre & Madge", BMNH). - Maßstab = 2 mm. M = Mandibel; OC = Ocularcarthus; SE = Sutura epicranialis; Sc = Scapus.



Fig. 8-10. Linke Maxille von ventral.- Fig. 8. *Lonchotus lentus* BURM. ♂ ("Madagas. || Coll. Jäger", SMNS).- Fig. 9. *Ampotis alticola* DECH. & MADGE ♂ (Daten wie oben).- Fig. 10. *Dipelicus integriceps* (FAIRM.) ♂ (Daten wie oben). - Maßstab = 1 mm. G = Galea.- Fig. 11. *Cyclocephala carbonaria* ARROW (det. ENDRÓDI 1964, "S.CATARINA || Joinville || Schmalz S.", "Höhe determ. || Cyclocephala || variolosa Brm.", "Cyclocephala || variolosa || Burm.", ZMHB), Caput dorsal. SE: Sutura epicranialis.- Fig. 12. *Temnorhynchus clypeatus* (F.) ("Kirantu. || Congo.", "♂", "ab. Klb. || punctiger || det.dr.Endrödi 1971", ZMHB), Caput von vorn, Lamina epicranialis teilweise entfernt. CD: Clypealdentikel; LE: Lamina epicranialis; MWZ: Mundwerkzeuge + zugehörige Muskulatur (nicht eingezeichnet); OC: Ocularcanthus; SE: Sutura epicranialis von innen, d.h. Verschmelzungslinie von Tentorium und Epicranium; T: Tentorium; Pfeil: siehe Text.- Fig. 13-18. *Temnorhynchus*, Maxillen von ventral.- Fig. 13. *T. perrieri* ♂, Madagascar, Isalo, BMNH, linke Maxille.- Fig. 14. *T. acutemarginatus* ♂, Madagascar, Mahatsinjo, HNHM, linke Maxille.- Fig. 15. *T. descarpentriesi* ♀, Madagascar, Antananarive, ZMHB, rechte Maxille.- Fig. 16-17. *T. repandus* ♀, Togo, Küste, ZMHB; 16. rechte Maxille; 17. linke Maxille.- Fig. 18. *T. scutigera* ♀, Kamerun, Bibundi, ZMHB, linke Maxille. - Maßstab = 1 mm.

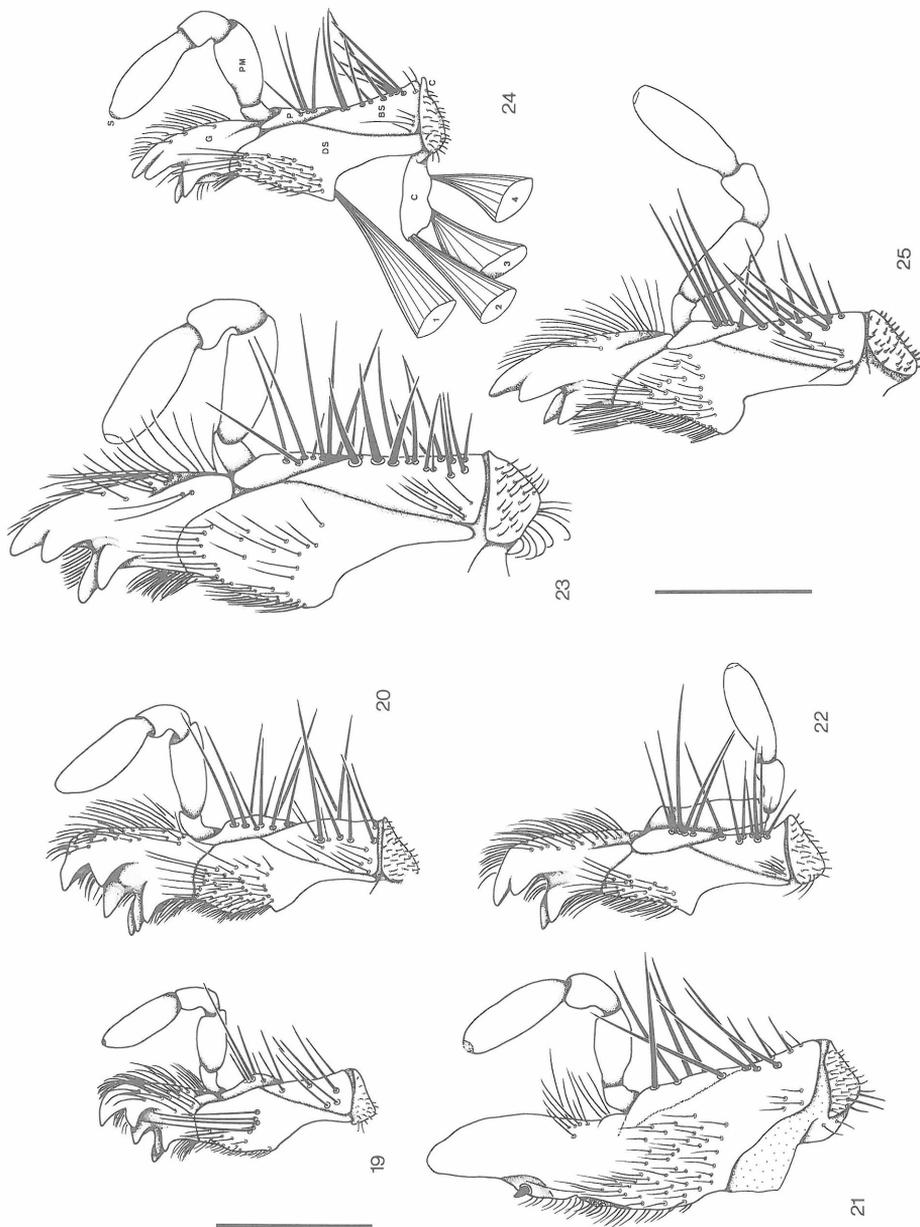


Fig. 19-25. *Temnorhynchus*, linke Maxille von ventral.- Fig. 19. *T. coquerelii* ♀, Madagascar, ZMHB.- Fig. 20. *T. truncatus* ♀, Madagascar, Fiarantsoa, ZMHB.- Fig. 21. *T. grandicornis* ♂, Madagascar.- Fig. 22. *T. cribratus* ♂, Tchad, Mondou, MRAC.- Fig. 23. *T. stormsi* ♂, Rwanda, Gisenyi, MRAC.- Fig. 24. *T. overlaeti* ♀, Zaire, Kafakumba, MNHN (BS: Basistipes (Stipes basalis); C: Cardo; DS: Dististipes (Stipes ventralis); G: Galea (Mala?); P: Palpiger (Stipes lateralis); PM: Palpus maxillaris; S: Sensillenfeld; 1: Musculus craniolacinalis (oder M. tentoriolacinalis); 2: Musculus tentoriocardinalis; 3: Musculus craniocardinalis externus; 4: Musculus craniocardinalis internus. (Muskeln nach BÜRGIS 1981).- Fig. 25. *T. flavipennis* ♂, Cameroon, Garoua, ZMHB. - Maßstab = 1 mm.

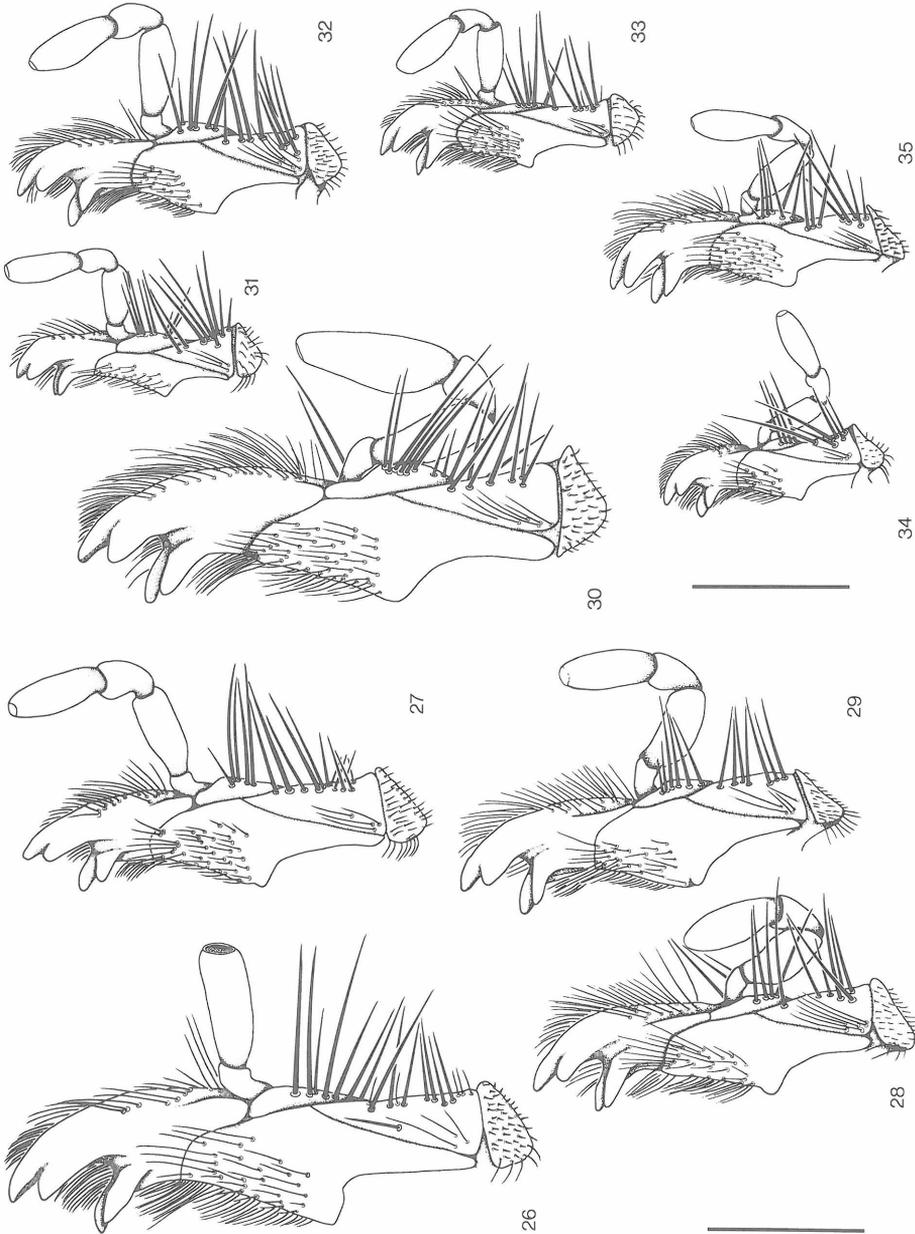


Fig. 26-35. *Temnorhynchus*, linke Maxille von ventral.- Fig. 26. *T. rugatus* ♀, Nigeria, Amagede, ZMHB.- Fig. 27. *T. coronatus*-?Gruppe ♂, Kenya, Malindi, FTKC.- Fig. 28. *T. baal* ♂, Algeria, Idelès, ZMHB.- Fig. 29. *T. sjoestedti* ♂, Tanzania, Machame, ZMHB.- Fig. 30. *T. tridentatus* ♂, D.S. W.Afrika, ZMHB.- Fig. 31. *T. congoanus* ♂, Gabon, ZMHB.- Fig. 32. *T. burgeoni* ♀, Paratypus, Zaïre, Kisantu.- Fig. 33. *T. raffrayi* ♀, Tanzania, Dar es Salaam, ZMHB.- Fig. 34. *T. zambeziensis occidentalis* ♂, Namibia, Mahango Game Reserve.- Fig. 35. *T. zambeziensis zambeziensis* ♂, Moçambique, Sikumba, ZMHB. - Maßstab = 1 mm.



Fig. 36-39. *Temnorhynchus*, linke Maxillen von ventral.- Fig. 36. *T. retusus* ♂, RSA, Tulbagh, TMSA.- Fig. 37. *T. clypeatus* ♂, Tanzania, Hale; ZMHB.- Fig. 38. *T. elongatus* ♂, RSA, "Cap", SMFD.- Fig. 39. *T. luna* ♂, Liberia, Cape Palmas; HNHM. - Maßstab = 1 mm.- Fig. 40-44. *Temnorhynchus*, Apiculus der Mandibeln von ventral.- Fig. 40. *T. retusus* ♂, RSA, Tulbagh, TMSA.- Fig. 41. *T. coronatus antiochus* ♂, Madagascar, Majunga, ZMHB.- Fig. 42. *T. congoanus* ♂, Gabon, Ht. et Moyen Ogooué, MNHN.- Fig. 43. *T. cribratus* ♂, Tchad, Mondou, MRAC.- Fig. 44. *T. repandus* ♂, Patria ?, ZSMC. - Maßstab = 1mm.

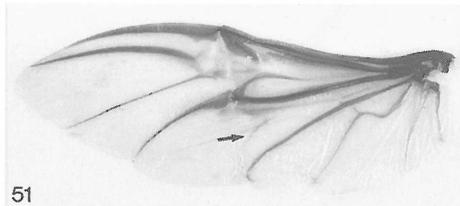
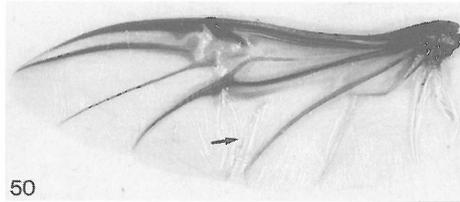
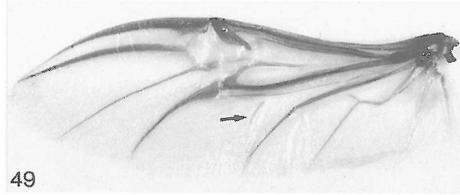
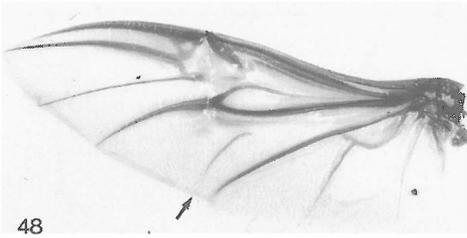
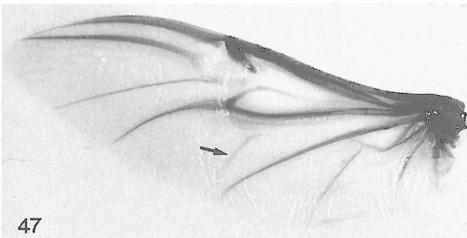
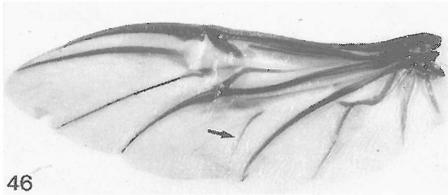
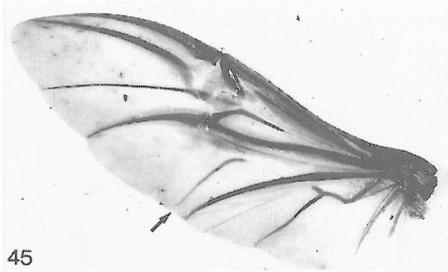


Fig. 45-48. Alac, links, auf annähernd gleiche Größe gebracht.- Fig. 45. *T. descarpentriesi* ♂, Madagascar, Antananarivo, ZMHB.- Fig. 46. *T. descarpentriesi* ♂, Madagascar, Midongy, ZMHB.- Fig. 47. *T. truncatus* ♂, Madagascar, Fiarantsoa, ZMHB.- Fig. 48. *T. grandicornis* ♂, Madagascar, ZMHB.- Fig. 49. *T. tridentatus* ♂, D.S.W. Afrika, ZMHB.- Fig. 50. *T. rugatus* ♀, Nigeria, Amagede, ZMHB.- Fig. 51. *T. clypeatus* ♂, Tanzania, Hale, ZMHB. - Pfeile: cfr. Text.

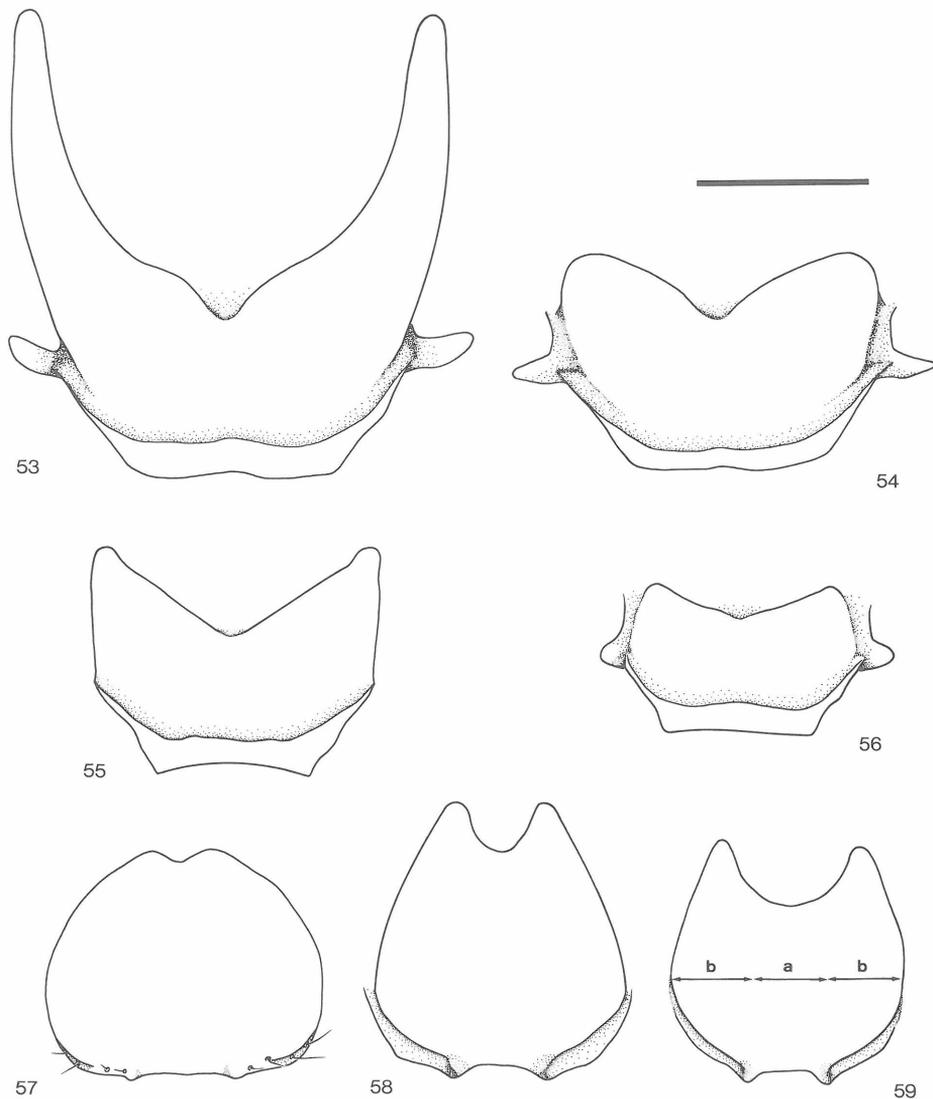


Fig. 53-59. *Temnorhynchus*, Lamina epicranialis.- Fig. 53. *T. descarpentriesi* ♂, Madagascar, Fiarantsoa, HNHM.- Fig. 54. *T. descarpentriesi* ♂, Madagascar, Midongy, HNHM.- Fig. 55. *T. acutemarginatus* ♂, Madagascar, Mahatsinjo, HNHM.- Fig. 56. *T. perrieri* ♂, Madagascar, Isalo, BMNH.- Fig. 57. *T. cribratus* ♀, Tchad, Mondou, MRAC.- Fig. 58. *T. baal* ♂, Graecia, Kreta, ZSMC.- Fig. 59. *T. sjoestedti* ♂, Tanzania, Machame, ZMHB. - Maßstab = 2 mm.

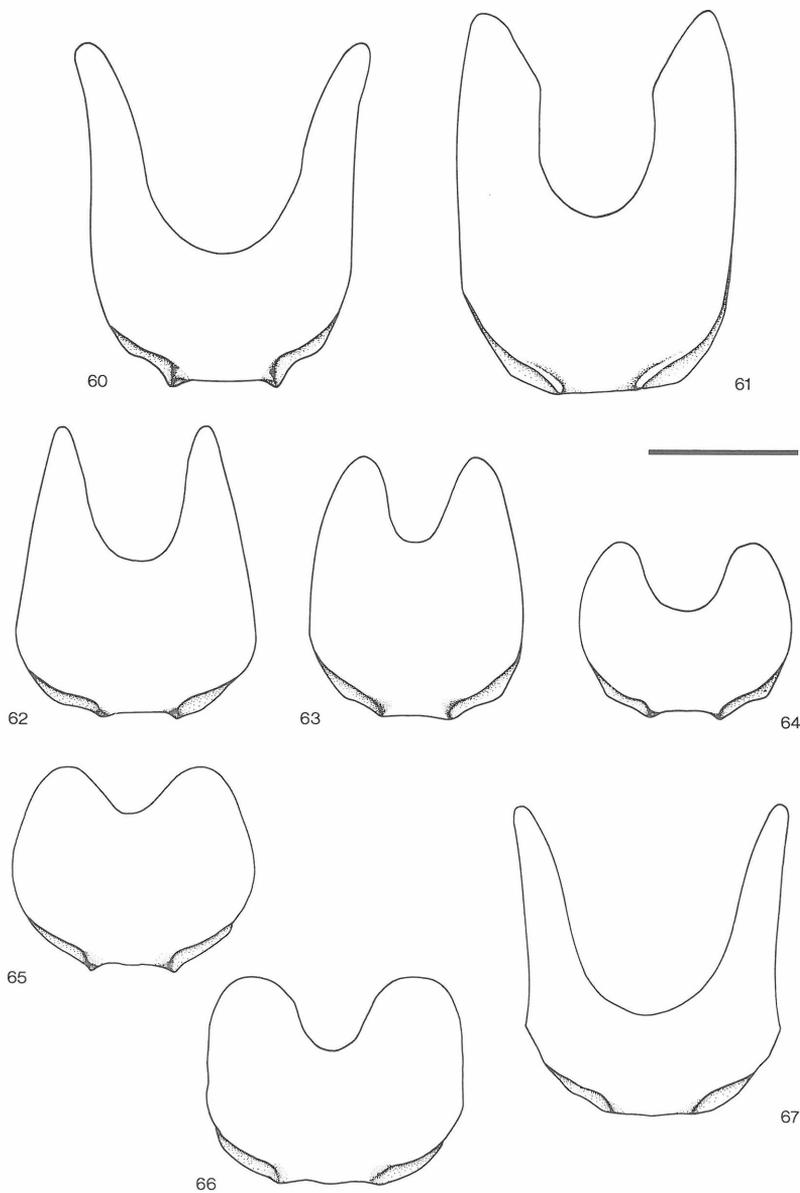


Fig. 60-67. *Temnorhynchus coronatus*-?Gruppe, Lamina epicranialis.- Fig. 60. ♂, Natal, ZMSC.- Fig. 61. ♂, Tanzania, Mpwapwa, BMNH.- Fig. 62. ♂, Sudan, Al-Junaynah, ZMSC.- Fig. 63. ♂, Tanzania, Madibira, ZMSC.- Fig. 64. ♂, Namibia, Sesriem Canyon, BMNH.- Fig. 65. ♀, Tchad, N'Gouri, MRAC.- Fig. 66. ♀, Kenya, Malindi, FTKC.- Fig. 67. *T. coronatus antiochus* ♂, Madagascar, Majunga, ZMHB. - Maßstab = 2 mm.

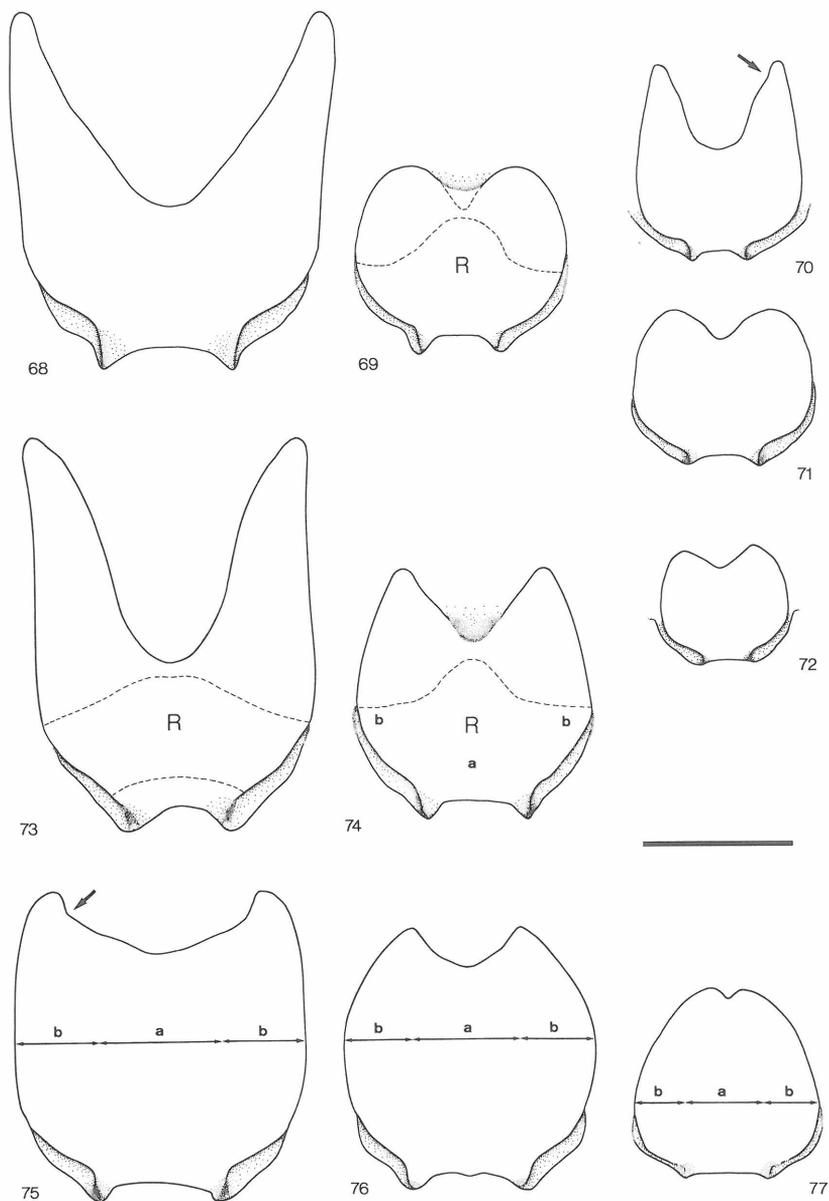
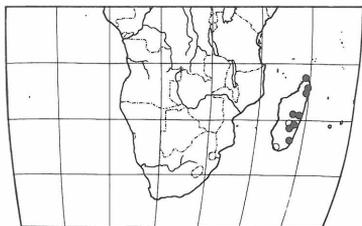
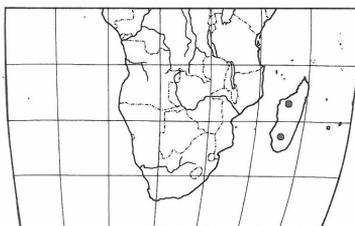


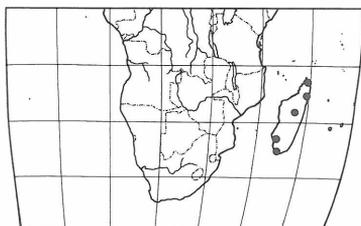
Fig. 68-77. *Temnorhynchus*, Lamina epicranialis.- Fig. 68. *T. tridentatus* ♂, Namibia, Okahandja, ZMHB.- Fig. 69. *T. tridentatus* ♀, Zaïre, Banana, SMFD.- Fig. 70. *T. burgeoni* ♂, Paratypus, Zaïre, Banana, MRAC.- Fig. 71. *T. burgeoni* ♀, Paratypus, Zaïre, Kisantu, MRAC.- Fig. 72. *T. congoanus* ♂, Gabon, Ht. et Moyen Ogooué, MNHN.- Fig. 73. *T. luna* ♂, Liberia, Cape Palmas, HNHM.- Fig. 74. *T. luna* ♀, Gabon, Franceville, HNHM.- Fig. 75. *T. clypeatus* ♂, D.O. Afrika, ZMHB.- Fig. 76. *T. elongatus* ♂, RSA, Port St. John, BMNH.- Fig. 77. *T. retusus* ♂, RSA, Tulbagh, TMSA. - Maßstab = 2mm. R = verrunzelter Bereich (nur bei 69, 73, 74 dargestellt). In Fig. 74: a: stark und bei jedem Individuum verrunzelter Bereich; b: zumeist schwächer verrunzelter Bereich (nicht beim gezeichneten Individuum).



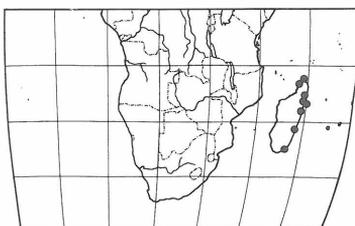
● *Temnorhynchus descarpentriesi* PAULIAN



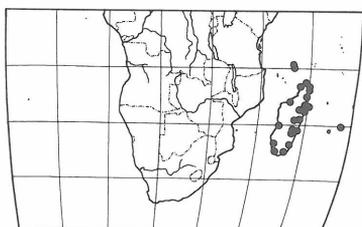
● *Temnorhynchus perrieri* FAIRMAIRE



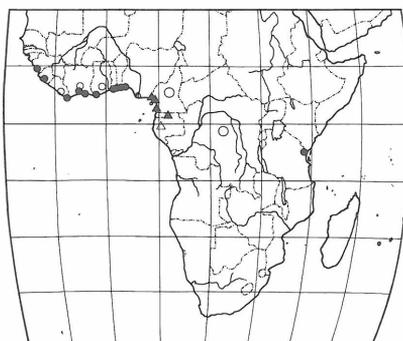
● *Temnorhynchus acutemarginatus* DECH.



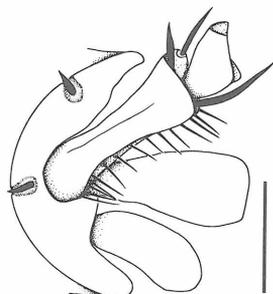
● *Temnorhynchus coquerelii* FAIRMAIRE



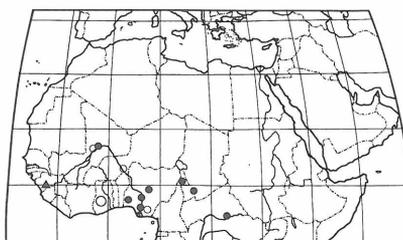
● *Temnorhynchus truncatus* KLUG



● *Temnorhynchus repandus* BURMEISTER  
▲ *Temnorhynchus scutiger* KOLBE

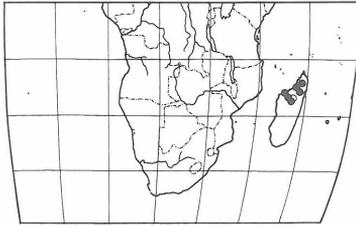


85a

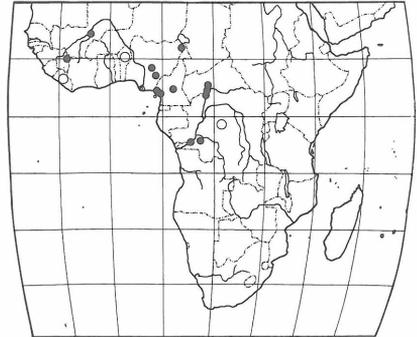


● *Temnorhynchus cribratus cribratus* BATES  
▲ *Temnorhynchus cribratus freyi* ENDRÖDI

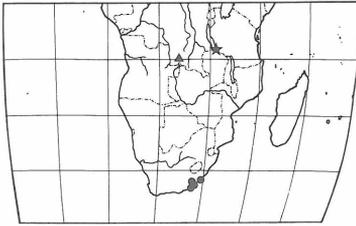
Fig. 79-85. Kartendarstellung der Nachweise: Vollkreise = Überprüfte bzw. gesicherte Determination. - Unausgefüllte Kreise = Literaturangabe.- Fig. 85a. *Temnorhynchus cribratus cribratus* ♀, Mali, Tombouctou, IRSN; Apex der linken Metatibia. - Maßstab = 1 mm.



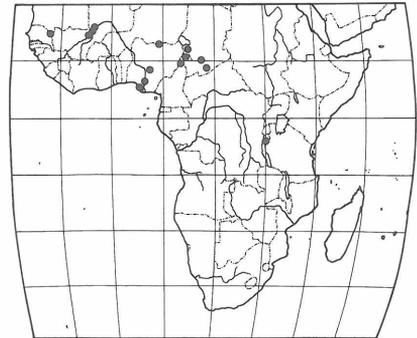
● *Temnorhynchus grandicornis* FAIRMAIRE



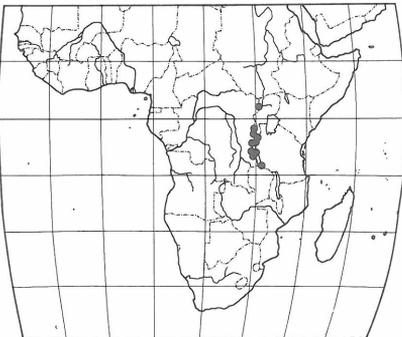
● *Temnorhynchus rugatus* KOLBE



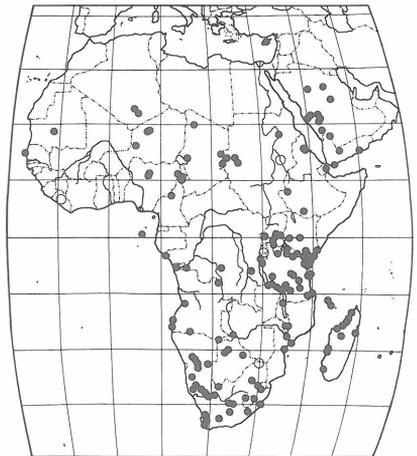
● *Temnorhynchus elongatus* ARROW  
▲ *Temnorhynchus overlaeti* BURGEON  
★ *Temnorhynchus kasanganus* KRELL



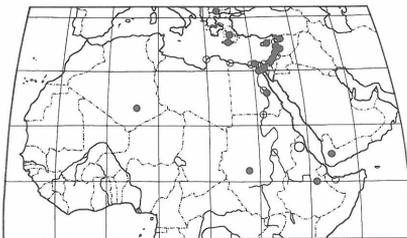
● *Temnorhynchus flavipennis* ARROW



● *Temnorhynchus stormsi* DUVIVIER

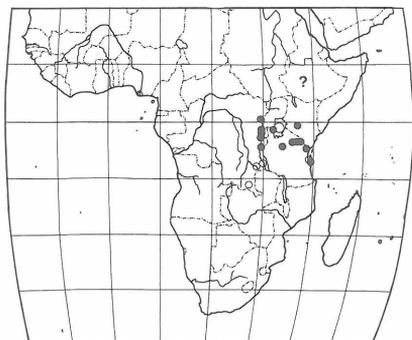


● *Temnorhynchus coronatus*-?Gruppe

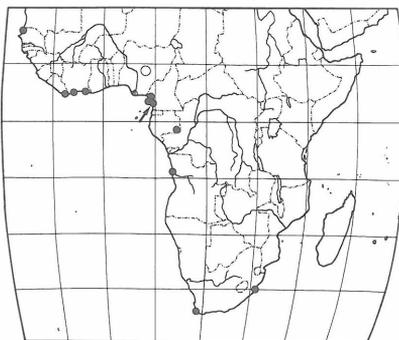


● *Temnorhynchus baal* REICHE & SAULCY

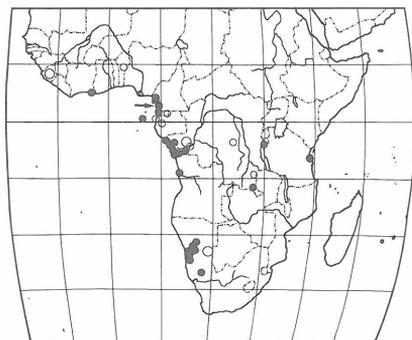
Fig. 86- 88, 90-93. Kartendarstellung der Nachweise:



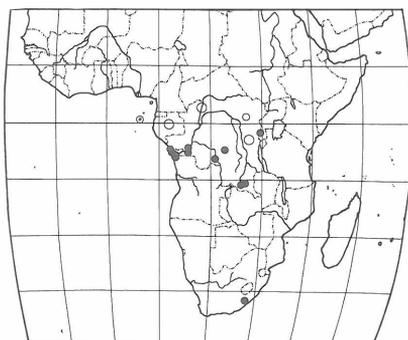
● *Temnorhynchus sjoestedti* KOLBE



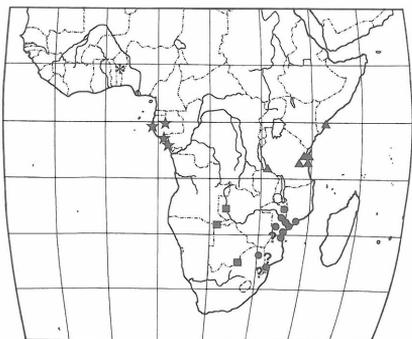
● *Temnorhynchus luna* FAIRMAIRE



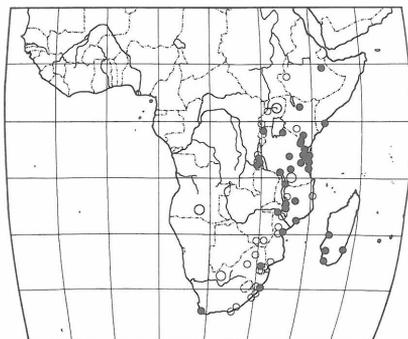
● *Temnorhynchus tridentatus* LANSBERGE



● *Temnorhynchus burgeoni* PAULIAN



● *Temnorhynchus zambeziensis* KRELL  
 ● ssp. *zambeziensis* s.str.  
 ■ ssp. *occidentalis* KRELL  
 ▲ *Temnorhynchus raffrayi* FAIRMAIRE  
 ★ *Temnorhynchus congoanus* PAULIAN  
 \* *Temnorhynchus minor* PAULIAN



● *Temnorhynchus clypeatus* (KLUG)

Fig. 94-95, 97-100. Kartendarstellung der Nachweise:

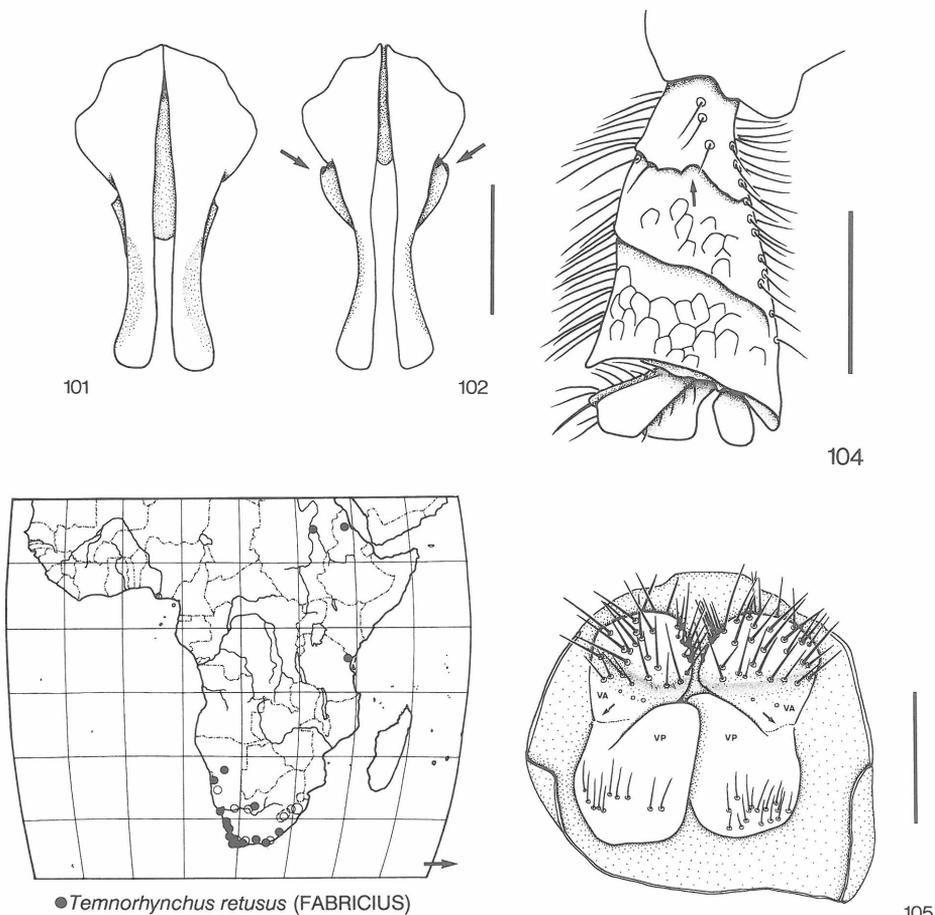


Fig. 101-102. Parameren von dorsal.- Fig. 101. *T. clypeatus* KLUG, Zanzibar, ZSMC.- Fig. 102. *T. elongatus*, "Cap", SMFD. - Maßstab = 1 mm.- Fig. 103. Nachweise von *T. retusus* (FABRICIUS).- Fig. 104. *T. retusus* ♀, ohne Fundort, ZSMC; Metatibia. - Maßstab = 2 mm.- Fig. 105. *T. retusus* ♀, Strandfontein Farm, TMSA; Genitalapparat von ventral. VA = ventrale apikale Vaginalpalpen. VP: ventrale proximale Vaginalpalpen. - Maßstab = 1 mm.