

Die Schwarzkäfer (Tenebrionidae) Jordaniens

W. WAITZBAUER, K. PUSCHNIG & B. PETUTSCHNIG

Abstract: The black beetles (Tenebrionidae) of Jordan. — From a generally point of view tenebrionid beetles occur with an extraordinary species richness in all hot and dry habitats like steppe, semi desert an desert ecosystems. This is a result of a longterm adaptation on extreme climatic conditions as high temperatures, scarcity of water over longer periods of the year. The substrate, mainly soft sand, requires specific morphological adaptations of the whole body especially the extremities. Tenebrionids also have developed many ecophysiological and ethological specializations to keep cool, to protect against the strong radiation and to gain water, either by metabolism or from the environment. The tenebrionid fauna of Jordan is characterized by high species diversity in consequence of the geographical location of the country with different bioclimatic or biogeographical regions but our knowledge about total diversity is still incomplete. This study reports the actual faunistic status of Jordan's black beetle fauna which includes now 110 species.

Key words: Black beetles, darkling beetles, Tenebrionidae, Coleoptera, faunistics, morphological adaptations, Jordan.

Einleitung

Die Tenebrionidenfauna Jordaniens ist erst ansatzweise erforscht. Erste coleopterologische Berichte über den Vorderen Orient stammen unter anderem von REICHE & DE SAULCY (1857) und HART (1891). In den von REITTER (1915, 1916) veröffentlichten Bestimmungstabellen wird die Verbreitung mancher Arten im heutigen Jordanien angegeben. Zu erwähnen sind hier noch die Arbeiten von PEYERIMHOFF (1920). BODENHEIMER (1935) widmet den Schwarzkäfern in seiner Zusammenfassung der Fauna Palästinas ein kurzes Kapitel, in dem erste zoogeographische Ansätze zu finden sind. Über Tenebrioniden Palästinas hat KOCH (1935) publiziert, über arabische Arten SCHUSTER & GEBIEN (1938). Einige neue Arten aus dem Wadi Araba beschreibt KOCH (1940a), gefolgt von biogeographischen und taxonomischen Studien über ungeflügelte Tenebrioniden (1940b, c, d). GRIDELLI (1953a, b) stellt Forschungen über die Tenebrioniden Arabiens an, ARDOIN (1978) über *Adesmia*-Arten vom Sinai, aus Israel und Jordanien. Wichtige Hinweise auf

Fundorte in Jordanien sowie eine zoogeographische Bearbeitung des Themas findet man in der Zusammenfassung der arabischen Tenebrionidenfauna durch KASZAB (1979, 1981, 1982). SCHAWALLER (1982) behandelte auszugsweise verschiedene Tenebrionidenarten aus dem Vorderen Orient, darunter auch Jordanien und hat auch eine Revision der westpaläarktischen Tenebrioniden begonnen (1987, 1990). Neuere Arbeiten über die Tenebrionidenfauna des Vorderen Orients liefert CARL (1990, 1992a, b). SCHWARZ (1994) vergleicht ausführlich und reich illustriert zwei Leitarten der südjordanischen Wüste einschließlich ihrer Larvenstadien hinsichtlich ihrer ökologischen Einischung in unterschiedliche Lebensräume. Der derzeit aktuellste Beitrag zur Faunistik der Familie stammt von KATBEH-BADER (1996) und stellt eine Aufarbeitung von über 1400 Individuen der Sammlung des Insect Museum at the University of Jordan in Amman dar und umfasst 27 Gattungen mit 41 Arten.

Als zusätzliche und wichtige Informationsquellen für den vorliegenden Überblick zur Faunistik und Zoogeographie der

Tab. 1: Artenliste Tenebrionidae. M = mediterran, SA = saharo-arabisch, ST = sumerisch-turanisch, IT = irano-turanisch, S = sumerisch, AA = afro-asiatisch, E = Endemit, AfrTrop = afrotropisch, K = Kosmopolit

Art	zoogeogr. Stellung	Art	zoogeogr. Stellung
<i>Adelostoma subtile subtile</i>	M	<i>Mesostena angustata</i>	SA
<i>Adelostoma sulcatum</i>	M	<i>Mesostena longicornis</i>	SA
<i>Adesmia bicarinata</i>	SA, AfrTrop	<i>Mesostena nabathaea</i>	SA
<i>Adesmia cancellata</i>	IT, AfrTrop	<i>Mesostena puncticollis</i>	SA, IT
<i>Adesmia carinata</i>	SA, AfrTrop	<i>Micipsa grandis</i>	SA
<i>Adesmia cothurnata</i>	SA, AfrTrop	<i>Micipsa philistina</i>	SA
<i>Adesmia dilatata</i>	SA, AfrTrop	<i>Microtelus careniceps</i>	M
<i>Adesmia metallica syriaca</i>	SA	<i>Microtelus interstitialis</i>	M
<i>Adesmia montana</i>	SA, AfrTrop	<i>Microtelus lethierryi</i>	M
<i>Adesmia montana montana</i>	SA, AfrTrop	<i>Odoncemis praelongus</i>	M
<i>Adesmia ulcerosa</i>	SA, M?	<i>Opatrioides punctulatus</i>	ST, AA, SA, M, IT
<i>Akis elevata</i>	SA	<i>Oxycara ardoini</i>	SA
<i>Akis elevata sculptor</i>	SA	<i>Oxycara breviusculum</i>	SA
<i>Akis latreillei</i>	M	<i>Oxycara laevigatum</i>	SA
<i>Akis subtricostata</i>	M	<i>Pachyscelis rotundata</i>	M
<i>Alphitobius diaperinus</i>	K	<i>Pachyscelis villosa</i>	M
<i>Amnodeis confluens</i>	M	<i>Paraplatyope arabica</i>	SA
<i>Anemia asperula</i>	AA	<i>Pimelia adriani</i>	E, SA, M
<i>Anemia brevicollis</i>	AA	<i>Pimelia arabica</i>	SA
<i>Anemia sardoa</i>	AA	<i>Pimelia arabica arabica</i>	
<i>Anemia submetallica</i>	AA	<i>Pimelia arabica edomita</i>	
<i>Apentanodes arabicus edomitus</i>	S	<i>Pimelia bajula</i>	M
<i>Blaps cribrosa crassa</i>	M	<i>Pimelia derasa derasoides</i>	SA
<i>Blaps kollari kollari</i>	M	<i>Pimelia edura</i>	SA
<i>Blaps polychresta</i>	M	<i>Pimelia jausseni</i>	E
<i>Blaps taeniolata</i>	M	<i>Pimelia laevidorsis</i>	SA, M
<i>Blaps tenuicollis</i>	M	<i>Pimelia orientalis</i>	SA, M
<i>Calyptopsis solierei</i>	M	<i>Pimelia roseni</i>	E
<i>Clitobius oblongiusculus</i>	SA	<i>Pimelia schusteri</i>	E
<i>Crypticus gibbulus</i>	M	<i>Prionothea coronata ovalis</i>	SA
<i>Dailognatha crenata</i>	IT	<i>Proscheimus arabicus</i>	S
<i>Dailognatha planata</i>	M	<i>Scaurus aegyptiacus</i>	SA
<i>Dendarus pauper</i>	M	<i>Scaurus puncticollis syriacus</i>	SA
<i>Dichillus nitidulus transjordanicus</i>	IT	<i>Scleron armatum</i>	SA, AA
<i>Drosochrus costatus costatus</i>	AA	<i>Scleron fossulatum</i>	M, AA
<i>Erodius edomitus</i>	SA, M	<i>Scleron sulcatum</i>	M, AA
<i>Erodius freyi</i>	SA, M?	<i>Stenosis fulvipes</i>	M
<i>Erodius octocostatus</i>	SA, M	<i>Stenosis peyerimhoffi</i>	M
<i>Erodius octocostatus octocostatus</i>	SA, M	<i>Tenebrio obscurus</i>	M
<i>Erodius reichei reichei</i>	SA, M	<i>Tentyria discicollis</i>	SA
<i>Erodius rothi rothi</i>	SA, M	<i>Tentyria laticollis</i>	SA
<i>Erodius rothi wohlberedti</i>	SA, M	<i>Tentyria palmeri</i>	M
<i>Erodius servillei</i>	SA, M	<i>Tentyria puncticeps</i>	SA
<i>Eutagenia smyrnensis</i>	SA	<i>Tentyria sculptissima</i>	M
<i>Gonocephalum controversum</i>	SA, AfrTrop	<i>Thriptera asphaltidis</i>	SA
<i>Gonocephalum perplexum</i>	M	<i>Trachyderma hispida</i>	SA, M
<i>Gonocephalum prolixum</i>	M	<i>Trachyderma parvicollis</i>	SA, M
<i>Gonocephalum rusticum</i>	M, IT	<i>Trachyderma philistina</i>	SA, M
<i>Gonocephalum sorcinum</i>	SA	<i>Trachyscelis tenuestriatus</i>	SA
<i>Hegeterocara arabica</i>	SA	<i>Tribolium castaneum</i>	K
<i>Himatismus villosus</i>	IT	<i>Tribolium confusum</i>	K
<i>Leichenum pulchellum</i>	M	<i>Zophosis complanata</i>	AA, SA
<i>Lobodera oblongopunctata</i>	IT	<i>Zophosis farinosa</i>	AA, SA
<i>Mesomorphus longulus</i>	M	<i>Zophosis persica</i>	M, AA
		<i>Zophosis punctata</i>	M, AA
		<i>Zophosis quadricostata</i>	M, AA, SA

Schwarzäfer Jordaniens wurden die Protokolle langjährig durchgeführter Exkursionen und Feldkurse (BACHMANN & SPADINGER 1990, ALBERT et al. 1994, SPADINGER et al. 1995, 1996, 1998, WATZKA et al. 1999, 2000, 2002) verwendet. Um ihre ständige Zitierung im folgenden Textteil zu vermeiden, wurden die spezifischen faunistischen Informationen über 12 Jahre mit Ergänzung durch eigene Artenlisten und Sammlungsbestände unter WAITZBAUER (2002) summiert. Sehr wertvolle Unterlagen stellen die bisher unveröffentlichten Fundortlisten des Jordan Natural History Museums (JNHM) in Irbid dar, die in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt wurden.

Zusätzlich sei angemerkt, dass seit Jahren Arbeiten zur Faunistik der Tenebrionidenfauna Jordaniens und ökophysiologische Fragestellungen (Fetthaushalt und Nahrungskonsum) an ausgewählten Arten, sowie Aufzuchten der weitgehend unbekannten Larvalstadien (Kenntnis der Larvalmorphologie) verschiedener Arten an der Universität Wien durchgeführt werden. Die Studie von SCHWARZ (1994) wie auch die nachfolgenden Abbildungen durch PUSCHNIG entstammen diesem Projekt.

Zusammenfassend leisten alle hier genannten wissenschaftlichen Artikel wertvolle Beiträge zur Kenntnis der Tenebrionidenfauna Jordaniens, doch können sie erst der Beginn einer intensiven Analyse des zu erwartenden Artenreichtums sein, der in bisher nur wenig besammelten, z. T. auch entlegenen Landesteilen noch kaum erfasst ist (Basaltwüste nahe der syrisch-irakischen Grenze, gesamter Nord-Süd-Bereich der Badia, Halbwüste zwischen Ma'an und der Depression von Al Jafra, südliche Grenzbereiche zu Saudi Arabien und weite Bereiche der unzugänglichen Gebirge am östlichen Grabenrand). Wie somit unschwer erkennbar ist, umfassen diese bisher noch ungenügend erforschten Landschaften große Anteile der Landesfläche Jordaniens.

Es sei hier noch betont, dass im vorliegenden Artikel auf taxonomische Probleme kaum Rücksicht genommen werden kann. Aus neueren Arbeiten (u. a. CARL 1990) wird ersichtlich, dass einige Gattungen einer dringenden Revision bedürfen. Ebenso ist aus den vorhin genannten Gründen die

geographische Verbreitung vieler Arten noch sehr ungenügend bekannt. Für Mängel, die aber auf den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse zurückzuführen sind, wird der fachkundige Leser um Nachsicht gebeten.

Zoogeographie

Schon BODENHEIMER (1935, 1937) stellte fest, dass die Schwarzkäfer wohl eine der auffälligsten Tiergruppen Palästinas sind und insbesondere in den Wüstengebieten durch ihre Individuendichte auffallen. POR (1975) stellte fest, dass in dieser Gruppe das paläoeremische Faunenelement überwiegt. Wenn man unter diesem allerdings nur eremiale saharo-arabische Arten (Verbreitung gesamte Sahara nach Osten bis Westindien), saharo-arabische Arten (östliche Sahara bis Arabische Halbinsel) und iranisch-turanische Arten der Steppen und Halbwüsten (Verbreitung über den Irak bis nach Persien) zusammenfasst, vernachlässigt man allerdings die keineswegs geringe Bedeutung der zahlreichen Arten mediterraner Herkunft. Diese sind zwar ursprünglich keine traditionellen Wüstenbewohner, zählen aber zum festen Faunenbestand eremialer Lebensräume wie der Sahara, der Arabischen Wüsten und sogar Mittelasiens (KASZAB 1981) (siehe nachfolgend). Aus Sicht der Zoogeographie ist deshalb die Einordnung solcher Taxa als „mediterran“ oft fraglich und sollte kritisch analysiert werden, wie das wohl auch für andere Tiergruppen mit ähnlicher Verbreitung notwenig erscheint (POR 1975). Der Zwiespalt, ob man Taxa eher nach ihrer aktuellen Verbreitung oder nach dem Ausbreitungszentrum einzelner Arten einer zoogeographischen Region zuordnen soll, wird hier wieder deutlich (vgl. Kap. Zoogeographie). Neben den vorangenannten Faunenelementen wird bei Tenebrioniden (wohl auch bei anderen Tiergruppen) noch ein weiteres, sumerisches, unterschieden (KASZAB 1981, SCHAWALLER 1982). Die sumerische Faunenregion umschließt das Gebiet vom Zweistromland im Osten bis einschließlich des Sinai im Westen und reicht vom Südrand der Türkei bis an den Nordrand der Arabischen Halbinsel, schließt aber den mediterranen Küstenstreifen Israels aus.

Im paläoarktischen Bereich der Arabischen Halbinsel ist innerhalb der Tenebrioniden sowohl ein starker Einfluss mediterraner als auch saharo-arabische Faunenelemente klar feststellbar (KASZAB 1981). Sie alle sind als aridophile Bodenbewohner mit hohem Anpassungsgrad an Hitze und Trockenheit charakterisiert.

Zu den Gattungen mit mediterranem Verbreitungsschwerpunkt (gesamter Mittelmeerraum und vom Mittelmeerklima beeinflusste angrenzende Landstriche) zählen *Adelostoma*, *Akis*, *Blaps*, *Dichillus*, *Erodius*, *Eutagenia*, *Microtelus*, *Pimelia*, *Stenosis*, *Tentyria* (KASZAB 1981) und als ostmediterranes Element *Dailognatha* (SCHAWALLER 1982). Sie stoßen oft erstaunlich weit aus dem Mittelmeerraum nach Osten oder Süden vor – wie z. B. *Blaps* bis in das eremische Mittelasien oder die artenreiche Gattung *Pimelia* bis in die afrikanisch-tropischen Savannen, nach Arabien und östlich sogar bis nach Indien (KASZAB 1981). Womöglich wäre diese Gattung auch in Anbetracht ihrer Entstehungsgeschichte zum afroasiatischen Typ zu stellen (siehe unten).

Saharo-arabisch (gesamter Bereich der Sahara einschließlich der Wüsten auf der Arabischen Halbinsel) verbreitet sind *Ammogiton*, *Mesostena*, *Oxycara*, *Tentyrina*, *Thraustocolus*, *Trachyderma* und *Thriptera* (KASZAB l.c., SCHAWALLER l.c.).

Die Gruppe der sumerischen Faunenelemente (Vorderer Orient) bilden die Gattungen *Prochoma* (SCHAWALLER l.c.), *Amnodeis*, *Apantanodes*, *Capricephalius*, *Paraplatyope*, *Piestognathoides*, *Proscheinus* und *Stegastopsis* (KASZAB l.c.). Obwohl Jordanien nach KASZABS Angaben im Zentrum dieser Faunenregion liegen müsste, konnten hier noch nicht alle Gattungen nachgewiesen werden.

Die rein irano-turanischen Faunen-Elemente (iranisch-turanische: dem Wüstengürtel nördlich vorgelagerte baumlose Steppenzone, die von Nordafrika bis Nordwestindien reicht) sind – wie auch bei anderen Tiergruppen – selten und kann möglicherweise auf ihren expansiven Charakter zurück geführt werden. Vertreter der Gattungen *Microdera* und *Lobodera* können als solche gelten (KASZAB l.c.).

Andere Gattungen sind rezent weit über den afroasiatischen Raum verbreitet. BO-

DENHEIMER (1935) erklärt das folgendermaßen: Die Familie der Tenebrionidae könnte in Zentralasien entstanden sein und von dort zwei Wege der Ausbreitung eingeschlagen haben. Eine erste ältere Emigration führte die Adesmiinae, Pimeliinae und andere Unterfamilien bis in die afrotropische Region, wo neue Arten entstanden, die wiederum weit in die saharo-arabische Region eindrangen. In der heutigen Verbreitung ähneln sie damit palaeotropischen Faunenelementen anderer Tiergruppen, jedoch mit anderem Ausgangszentrum. KASZAB (1981) spricht den Adesmiini allerdings vorsichtig afrikanischen Ursprung zu, auch wenn die Gruppe gegenwärtig in Asien (bis Burma) weit verbreitet ist.

Eine andere Gruppe, darunter die Blaptinae und Akidinae, soll nur langsam nach Westen gewandert und von Nordosten in die saharo-arabische Region vorgestoßen sein. Eine besondere reiche Entwicklung erfuhren diese Unterfamilien dann in der Ostmediterraneis. Dem weitverbreiteten afro-asiatischen Typ werden von KASZAB (1981) von den in Jordanien vorkommenden die Gattungen *Adesmia*, *Anemia*, *Drosocrus*, *Opatrioides*, *Scleron* und *Zophosis* zugeordnet.

Echte afrotropische Elemente, die für den Südwesten Arabiens kennzeichnend sind, konnten nur in Ausnahmefällen bis in den Norden der Arabischen Halbinsel vordringen, etwa bis in das Wadi Araba und zum Toten Meer. *Anemia granulata*, *Opatriinus niloticus* und *Gonocephalum simplex* z. B. werden von KASZAB (l.c.) dieser Gruppe zugeordnet. Ob auch andere *Gonocephalus*-Arten die in Jordanien vorkommen (*G. controversum*, *G. perplexum*, *G. rusticum*, *G. soricinum*) hierher zu stellen sind, bleibt ungeklärt.

Als Vertreter der Tenebrioniden mit kosmopolitischer Verbreitung gelten die Vorratsschädlinge der Gattungen *Tribolium* und *Alphitobius*.

Endemismus auf Gattungsniveau – wie er für das zentrale und südliche Arabien charakteristisch ist (KASZAB l.c.) – scheint am Nordrand der arabischen Halbinsel selten zu sein, jedenfalls fehlen solche Gattungen bei den von SCHAWALLER (1982, 1993)

bis jetzt revidierten Gruppen. Die derzeit noch weitgehend ungenügende Erforschung der Tenebrionidenfauna des Vorderen Orients lässt es nicht zu, über in Jordanien endemische Taxa zu spekulieren.

Überlebenskünstler in Hitze und Trockenheit

Von insgesamt 25.000 bekannten Tenebrioniden-Arten leben weltweit rund drei Viertel in den altweltlichen Trockensteppen und Wüstengebieten. Durch verschiedene Spezialisierungen morphologischer, stoffwechselfunctionaler und ethologischer Art sind viele Arten ideal an das Leben unter ariden Umweltbedingungen angepasst.

Bereits in den Ländern rund um das Mittelmeer ist ihre Artenzahl hoch, doch vermehrt sich diese mit der Kargheit der Lebensbedingungen in den südlich angrenzenden Vorräumen des saharischen Wüstengürtels, in den Steppen und Wüsten der Arabischen Halbinsel und den eremialen Räumen Vorder- bis Zentralasiens. Selbst in absolut lebensfeindlichen zentralen Wüstenbereichen trifft man noch auf einzelne Vertreter.

Zahlreiche Adaptationsmechanismen stellen die erfolgreichen Strategien zur Bewältigung auch extremer Lebensbedingungen im ariden bis hyperariden Wüstenklima mit geringen Nahrungsressourcen dar. Vorrangig ist dabei stets die Regulierung des Wärme- und Wasserhaushaltes. Auf der Basis solcher, allen heißen Wüsten und Halbwüsten gemeinsamen Umweltfaktoren, konnten sich daher bei verschiedenen, systematisch und räumlich oft weit von einander entfernten Artengruppen analoge Lebensformen entwickeln. Solche Spezialisierungen werden aber auch von der Zeitdauer bestimmt, die nötig ist, um diese genetisch zu fixieren. Daher wird die bereits seit dem Tertiär bestehende und 20-25 Millionen Jahre alte Wüste Namib an der Südwestküste Afrikas von etwa 200 Tenebrioniden-Arten besiedelt, welche über lange Zeiträume eine Fülle spezifischer Anpassungen entwickeln konnten. So haben einzelne Arten einen so hohen Grad an Spezialisierung erreicht, dass sie nachts von den Kämmen küstennaher Dünen kondensierten Tau als Trinkwasser „ernnten“ oder Gräben anlegen,

an deren Wänden der Tau abperlt (HAMILTON & SEELY 1976).

Gegensätzlich dazu besitzt die Sahara mit ihrer enormen Größe von 9,1-9,5 Millionen km² (einschließlich der mittlerweile halbwüstenartigen sahelischen Randzone, HEATWOLE 1995) hingegen nur 63 Arten, da sie mit einem Alter von 5000-6000 Jahren geologisch noch sehr jung ist (LIGHTON 1991). Daher ist auch der Anteil echter Wüstenspezialisten gering und begrenzt sich auf die weiten Bereiche der sandigen Ergs, da das Überleben im instabilen Lebensraum der Sanddünen entsprechende Anpassungen erfordert. Die Wüstenräume der Arabischen Halbinsel sind zwar ähnlich einzustufen (SCHWARZ 1994), doch sind sie älter und haben an ihren Außengrenzen Verbindung zu anderen zoogeographischen Zentren, wie im vorangehenden Abschnitt bereits festgestellt wurde.

Das Überleben in der Wüste erfordert vielseitige Adaptationen an die Substratbeschaffenheit, an die Vegetationsarmut, welche die monotonen und nährstoffarmen Nahrungs-Ressourcen begrenzt, jedoch vorrangig an langzeitige Hitze und Trockenheit. Immerhin können die Sommertemperaturen in zentralen Wüstenbereichen der Sahara Rekordwerte von 58 °C (Lufttemperatur im Schatten, LE HOUÉROU 1986) und unvorstellbare 82,5 °C auf dem Boden erreichen (LARMUTH 1984). Aber selbst unter „normalen“ mikroklimatischen Bedingungen beträgt die Bodentemperatur im Wüstensommer noch immer lebensfeindliche 70 °C (WEHNER 1989). Hohe Temperaturen setzen bereits im Frühjahr ein und halten bis in den Herbst an. So wurden bereits Anfang April im Wadi Rum auf der Sandoberfläche 48,2 °C (Sonne) bzw. 36,6 °C (Schatten) registriert (WATZKA et al. 1999). Die relative Luftfeuchtigkeit – ein Maß für die Trockenheit – sinkt dann sogar unter 10 %. Entsprechend hoch wäre dann ohne Gegenmaßnahmen der lebensbedrohliche Feuchtigkeitsverlust.

Die nachfolgende, sehr geraffte und vereinfachte Zusammenstellung zahlreicher Spezialisierungen, die es den Schwarzkäfern ermöglichen, eine Existenz auch unter widrigen Außenbedingungen erfolgreich zu bestehen ist nötig, um die großen ökologi-

schen und physiologischen Leistungen dieser kleinen schwarzen Käfer würdigend in das richtige Licht zu stellen.

Funktionsmorphologische Anpassungen erfassen die gesamte Körperform, sowie spezifische Ausbildungen der Kutikula, welche die gefährliche Überhitzung des Körpers durch auftreffende Wärmestrahlung zum größten Teil verhindern. Wirkungsvoll wird diese durch eine spezifische Ausbildung der Körperdecke, der Kutikula, unterbunden, deren weitere Funktion darin besteht eine effektive Barriere gegen Wasserverlust zu bilden (LOUW & SEELY 1982). Die Kutikula kann nun einerseits verdickt sein, besitzt strahlungszerteilenden Oberflächenskulpturen durch Höcker, Leisten, Runzeln oder Warzen, eine harte äußere Zementschicht und eine Wachsschicht. Die Wachsschicht ist für den Wärmehaushalt von besonderer Bedeutung (CLOUDSLEY-THOMPSON 1962). Sie stellt einen grauen, bläulich-weißlichen oder sogar strahlend weißen Überzug mit stark reflektierender Wirkung dar und ist in dieser Form speziell auf den großen Flügeldecken ausgebildet. Ganz oder weitgehend weiße Tenebrionidenarten, wie sie in der Namib oder in den Eremialräumen Zentralasiens vorkommen, gibt es weder in der Sahara, noch in den Wüsten der arabischen Halbinsel; auch eine solche Spezialisierung benötigt lange Zeiträume und kann nicht in wenigen Jahrtausenden erfolgen. Graublaue Wachsüberzüge findet man in Jordanien an frisch geschlüpften *Adesmia*-Arten, etwa *Adesmia montana* und *A. stoeckleini*. Die große Mehrzahl der Tenebrioniden ist – dem deutschen Namen entsprechend – jedoch schwarz gefärbt.

Das Funktionsprinzip der schwarz-weißen Färbung dient der Temperaturregulation und beruht auf dem physikalischen Gegebenheiten, dass ein schwarzer Körper rasch die gesamte auftreffende Wärmestrahlung absorbiert, Wärme aber ebenso rasch wieder verliert. Ein weißer Körper hingegen erwärmt sich wesentlich langsamer, speichert dann aber auch die Wärme um vieles länger. Die Folge ist eine spezifische Trennung der Aktivitätsphasen schwarzer und weiß gefärbter Arten und damit die zeitlich unterschiedliche Nutzung der Nahrungsressourcen, wodurch auch eine zu große inter-

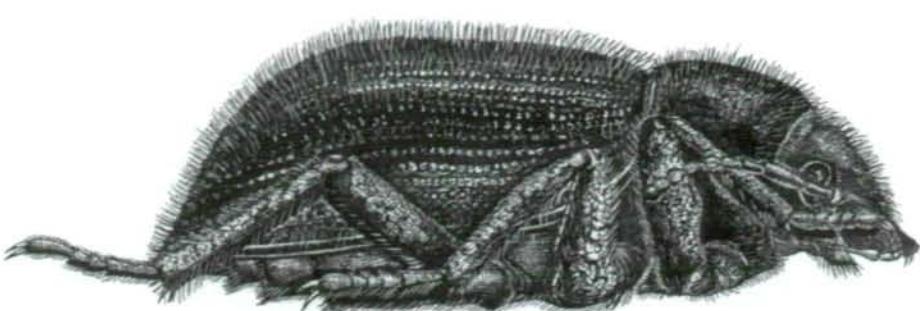
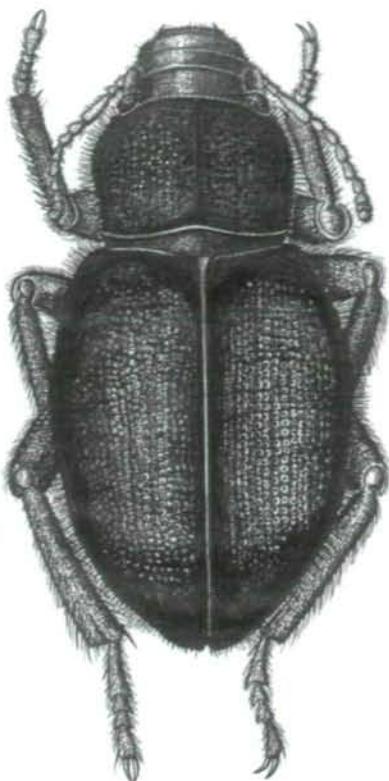


Abb. 1: *Thriptera crinita* ist eine dämmerungsaktive, am gesamten Körper dichte behaarte Art der Steppen und sandigen Halbwüsten.

spezifische Konkurrenz vermieden wird. Der Wirkungsgrad dieses Systems beträgt bis zu 95 % (HAMILTON 1974). Bei altersmäßig bedingter Abnützung der Wachsschicht verändert sich mit dieser die Farbe.

Es sei aber auch darauf verwiesen, dass auffällige weiße Musterungen der Oberseite, durch Wachsbeschuppung auch bei anderen Wüstenkäfern Jordaniens auftreten, wie etwa den Laufkäfern *Graphopterus minutus* oder *Thermophilum duodecimguttatum*.

Die mit der Verstärkung der Aridität eines Lebensraumes korrelierte Ausbildung eines vollkommenen Verdunstungsschutzes erfolgt durch: Reduktion dünner Intersegmentalhäute durch gegenseitige Überlappung der dorsalen Segmentplatten (Tergite) auf dem Hinterleib (Abdomen); komplexe Verfaltung der meistens getrennten Flügeldecken (Elytren) zu einem einheitlichen, hochgewölbten Schild; und daher Bildung eines sg. Subelytralraumes mit wärmeisolierendem Luftpolster. Dieser Hohlraum dient vermutlich als Expansionsraum bei Ausdehnung der unter den Elytren weichen Tergithäute nach der Aufnahme größerer Wassermengen (CLOUDSLEY-THOMPSON 1991).



Abb. 2: *Pimelia jaussenii* bewohnt vorwiegend die sandigen Halbwüsten Südjordaniens.



Abb. 3: *Paraplatyope arabica* aus dem Wadi Rum ist ein typischer Dünenbewohner mit gezähnten Grabbeinen.

Speziell die oft kugeligen Vertreter der Gattung *Pimelia* (Feistkäfer) verdeutlichen dieses Prinzip; auffällige Vergrößerung der seitlichen Umschlagränder der Elytren, den Epipleuren, wodurch diese den Hinterleib weit umgreifen und bis auf deren Ventralseite reichen können. Die üblicherweise an den Hinterleibssegmenten seitlich mündenden Atmungsöffnungen (Stigmen) werden dadurch auf die Oberseite des Abdomens in den Subelytralraum verlagert. Geschützt vor Staub und Sand liegen sie in tiefen Mulden (Atrien) und sind durch die Ausbildung kompliziert gestalteter Mündungsbereiche (Crypten) mit bäumchenartigen kutikulären Bildungen gegen Wasserverlust und Verschmutzung gut geschützt. Zusätzlich verstärken Verschlussmechanismen der Stigmenöffnungen diesen Effekt.

Die Sanddünen bewohnenden (psammobionten) Arten sind nach ihrem Lebensraum, der Dünenoberfläche oder unterschiedlichen Tiefenzonen, deutlich differenziert. Unabhängig von ihrer systematischen Zugehörigkeit weist ihr Habitus zahlreiche morphologische Anpassungen der Körperform und Körperanhänge – wie Fühler und Extremitäten – an den Lebensraum auf, welche ihre Zuordnung zu charakteristischen Öko-Morphotypen ermöglichen; dazwischen existieren Übergangsformen (ERNEGGER 1994).



Abb. 4: *Prionotheca coronata* ssp. *ovalis* aus dem Wadi Rum ist eine hochspezialisierte Sandform. Die Nominatform ist über die gesamten sandigen Bereiche der Sahara verbreitet und ist eine der größten Tenebrionidenarten.

Sandläufer

bewegen sich ständig auf der Substratoberfläche, vergraben sich nur sehr flach während der kalten Nachtstunden und der Mittagszeit.

Brustabschnitt und Hinterleib sind deutlich von einander abgesetzt, die Elytren häufig strukturiert und behaart, beborstet oder beschuppt (Abb. 1–4). Die Fühler sind lang, ihre Glieder deutlich von einander abgesetzt, die Endkeule ist meist lang und dicht behaart – ein Staubschutz für die Sen-

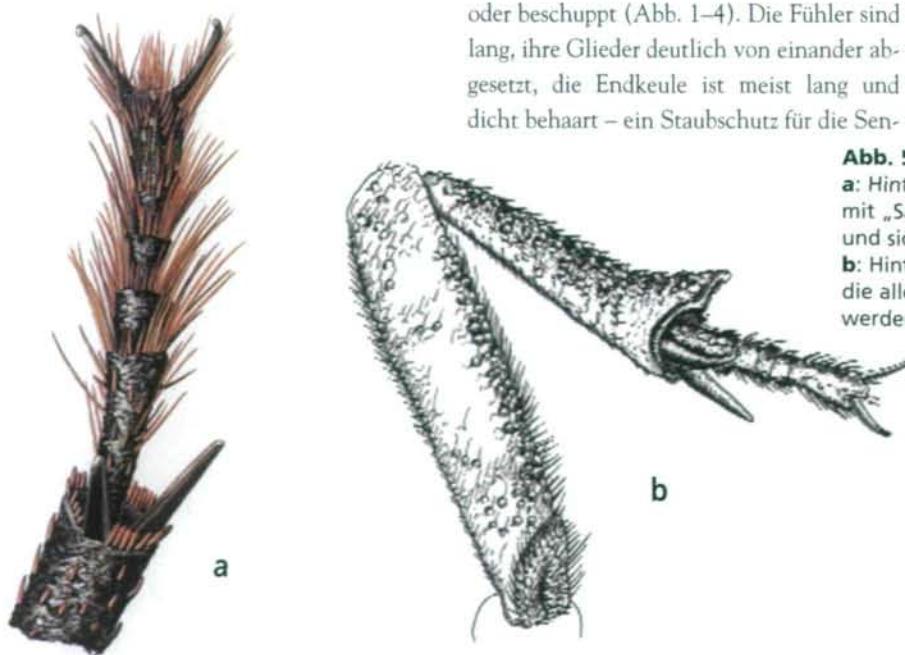


Abb. 5: Beinformen psammobionter Tenebrioniden:

- a:** Hinterbein von *Prionotheca coronata* und Detail mit „Sandschuhen“ an den Fußgliedern zur raschen und sicheren Bewegung auf lockerem Sand.
- b:** Hinterbein von *Pimela jausseni* mit Sandschuhen, die allerdings nur aus kurzen Borsten gebildet werden.

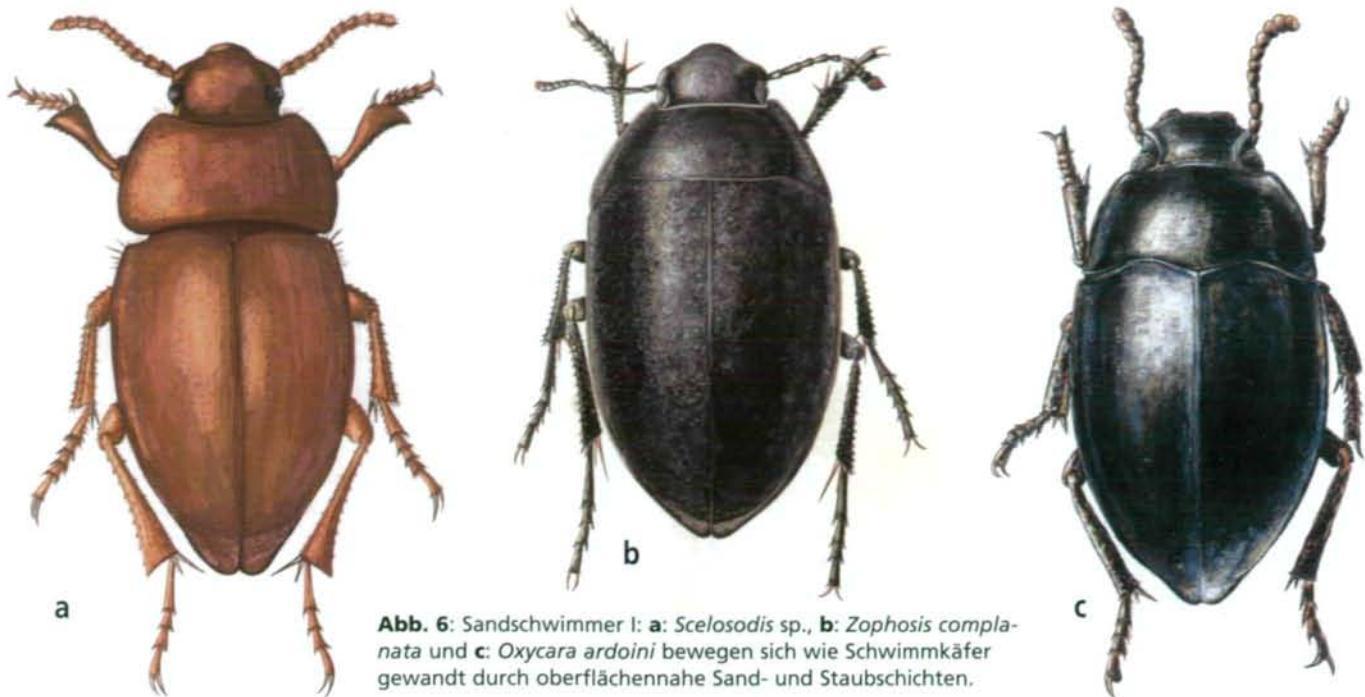


Abb. 6: Sandschwimmer I: **a:** *Scelosodis* sp., **b:** *Zophosis complanata* und **c:** *Oxycara ardoini* bewegen sich wie Schwimmkäfer gewandt durch oberflächennahe Sand- und Staubschichten.

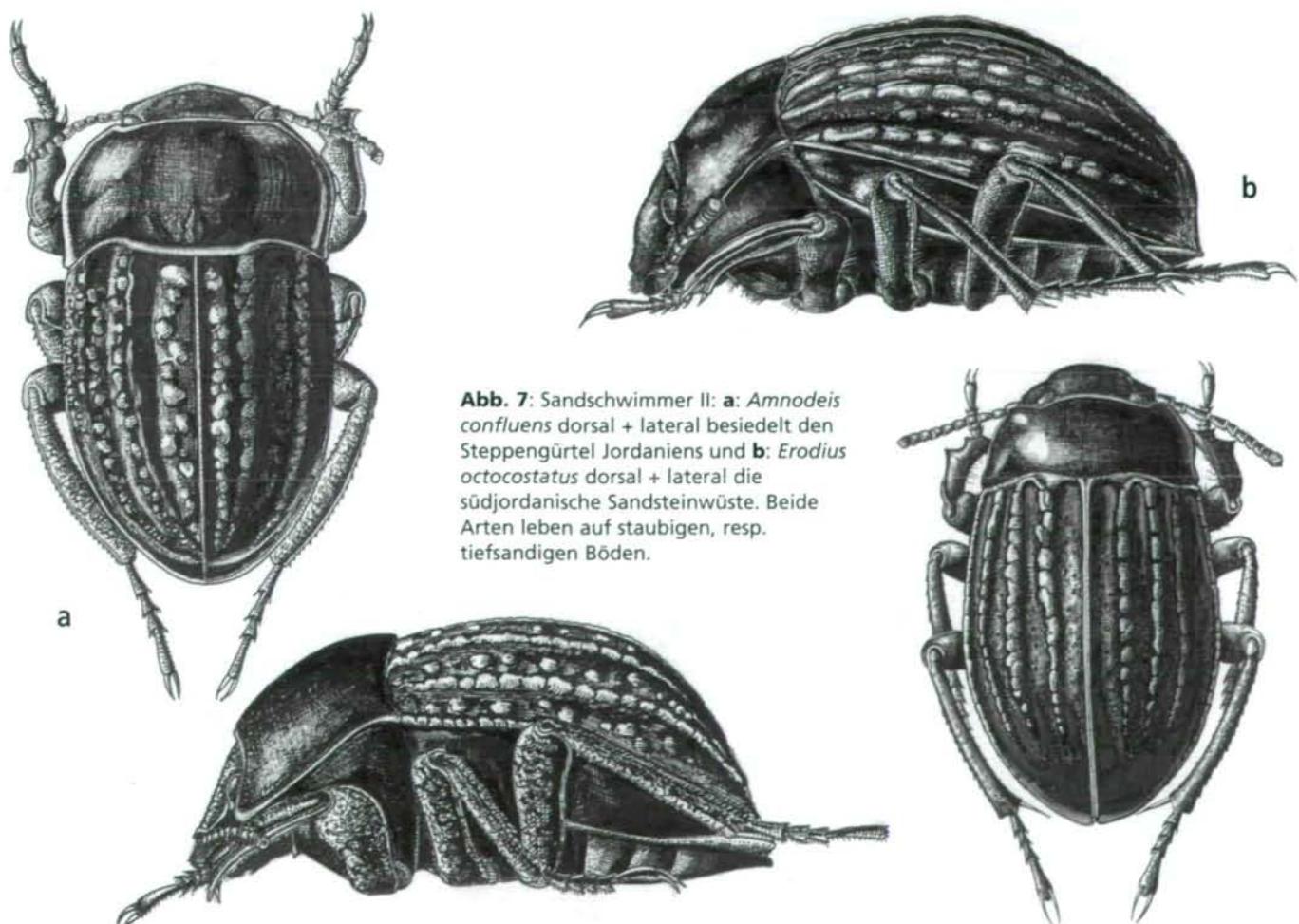


Abb. 7: Sandschwimmer II: **a:** *Amnodeis confluens* dorsal + lateral besiedelt den Steppengürtel Jordaniens und **b:** *Erodius octocostatus* dorsal + lateral die südjordanische Sandsteinwüste. Beide Arten leben auf staubigen, resp. tiefsandigen Böden.

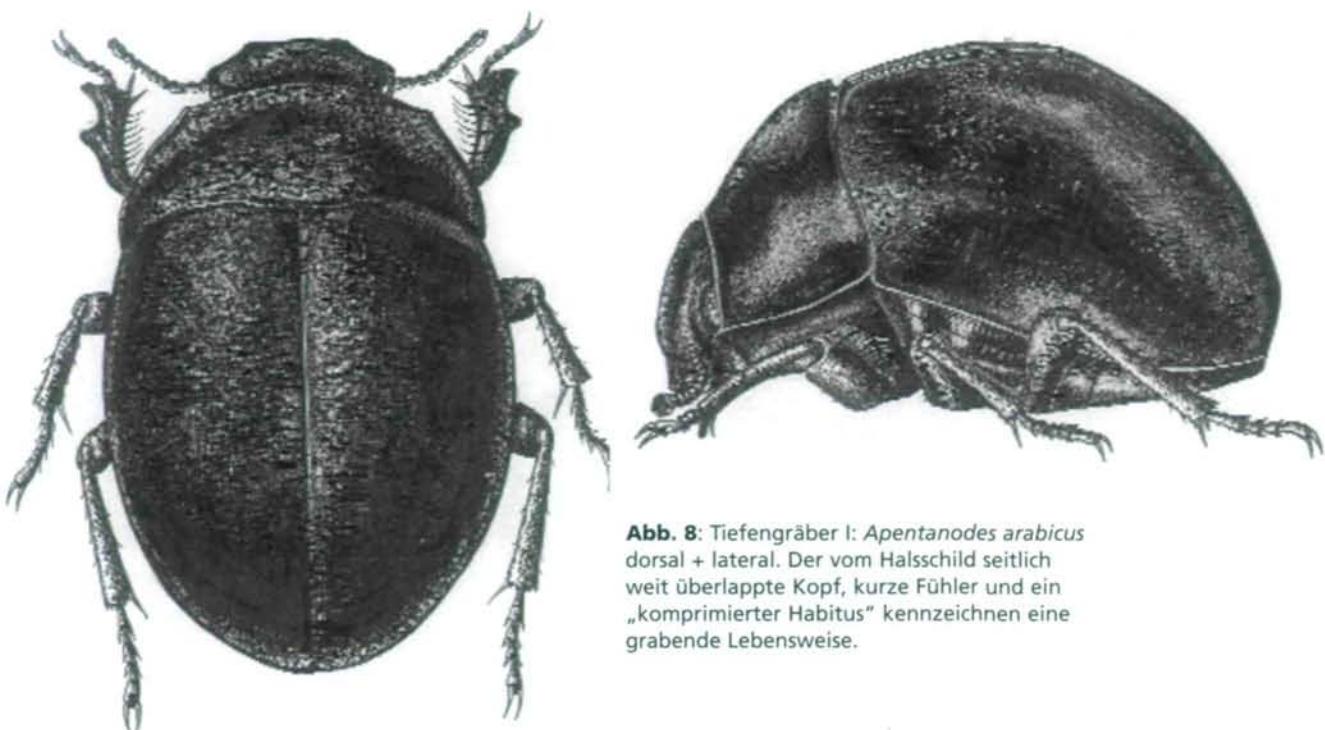


Abb. 8: Tiefengräber I: *Apentanodes arabicus* dorsal + lateral. Der vom Halschild seitlich weit überlappte Kopf, kurze Fühler und ein „komprimierter Habitus“ kennzeichnen eine grabende Lebensweise.

sillen. Die Extremitäten sind oft verlängert, manchmal stelzenartig. Die Fußglieder (Tarsen) sind entweder weitgehend kahl mit langen, weit spreizenden Klauen oder dicht mit seitlich abspreizbaren Borsten („Sandschuhe“) besetzt, die ein Einsinken im Sand verhindern und für Arten der Sandwüste typisch sind (Abb. 5).

Sandschwimmer

halten sich tagsüber oft nur kurzfristig auf der Substratoberfläche auf. Bei Störung tauchen sie rasch in den Sand ein und bewegen sich „schwimmkäferartig“ durch die obersten Sandschichten. Schwimmkäfern ähnlich ist auch ihre stromlinienförmige Körperform. Manche Arten besitzen aber auch einen halbkugeligen Habitus. Die Elytren sind glatt oder besitzen Längsstrukturen, wie Rillen und Rippen, welche das Durchgleiten des Sandes erleichtern (Abb. 6, 7). Der Kopf ist z. T. in den großen Brustabschnitt (Pronotum) versenkt, dieser ist vergrößert und breit quer. Die Fühler sind bereits deutlich verkürzt. Die verbreiterten oder gezähnten Schienen der Vorderbeine (Tibien) sind als Grabwerkzeuge ausgebildet (siehe Abb. 10), die Tibienenden – insbesondere an den Vorderbeinen – besitzen verlängerte oder verstärkte Enddornen, welche beim Graben das Abspreizen gegen das Sub-

strat erleichtern und Halt im mobilen Sand geben.

Aus oberflächennahen Sandgräbern entwickeln sich in ausgedehnten alten Dünenystemen spezialisierte Tiefsandformen. Solche gibt es zahlreich in den Ergs der Sahara und in den arabischen Sandwüsten. Die nördliche Randlage Jordaniens am Wüstengürtel Arabiens und die räumliche Begrenztheit dieser Dünenlandschaften fördern solche Anpassungen wenig – wenigstens wurden hier bisher nur ganz wenige spezialisierte subterrane psammobionte Spezialisten angetroffen. Es ist aber durchaus wahrscheinlich, dass Dünenarten des nördlichen Saudi Arabien bis in die Halbwüsten im Süden oder Nordosten Jordaniens vordringen.

Sandgräber

besiedeln die tieferen, feuchten und kühleren Sandhorizonte und erscheinen nur nachts an der Oberfläche. Die Körperform ist stromlinienförmig, völlig glatt und sehr kompakt. Die Epipleuren umgreifen meist breit den unteren Abdomenrand, das Pronotum ist seitlich weit bis zur Unterseite verlängert und der Kopf ist tief in das Pronotum versenkt (Abb. 8, 9). Oft weist der Kopf eine vergrößerte, steil abfallende

Abb. 9: Tiefengräber II: *Anemia* sp. Die Vertreter dieser Gattung besitzen die für subterrestrische Arten typische schaufelförmige Stirnpartie und zu Graborganen umgeformte, stark verbreiterte Extremitäten.



Abb. 10: Grabbeine. **a:** *Ammoideis confluens*. **b:** *Erodius octocostatus*. **c:** *Apantanodes arabicus*.

Stirnpartie auf (Schaufel-Funktion). Die Fühler sind stark verkürzt, dicht und kurz beborstet und können unter den seitlichen Rand des Pronotums eingelegt werden. Der gesamte Körper ist an den Segmentgrenzen gegen Eindringen von Sand in den Subelytralraum dicht und fein behaart. Die Vorder-
tibien sind als verbreiterte Grabbeine ausgebildet (Abb. 10).



Die Tenebrioniden der Hamadas und fester Böden mit Lehm-, Grobsand- oder Gerölлаuflage weisen andere Anpassungen an den Lebensraum auf; etliche Arten bewohnen auch stark geneigte Hänge mit reicher Strukturierung durch Felsen und Grobschutt. Solche Umstände erfordern die Fähigkeit zu klettern, rasch zu laufen oder die Hohlräume von Lücken und Spalten auszunützen.

Schnellläufer

sind als Langstreckenläufer mit stelzenartig verlängerten Beinen ausgestattet, die bei den kleineren Männchen besonders lang sind. In verschiedenen Heißwüsten haben sich im steinigen Gelände innerhalb verschiedener Gattungen solche morphologischen Ausbildungen analog entwickelt. Die längsten Gliedmaßen hat wahrscheinlich *Stenocara phalangium* aus der Wüste Namib aufzuweisen, die – ausgestreckt – fast die 2,5-fache Körperlänge erreichen (KOCH 1961). Sie ermöglichen einen ungemein raschen Lauf selbst bei hohen Außentemperaturen, welche die Aktivität noch steigern. An *Onymacris plana* aus der Namib konnten Geschwindigkeiten von 1m/sec gemessen werden (BARTHOLEMEW et al. 1985). Solche Leistungen wurden sonst nur bei der Wüstenameise *Cataglyphis bombycinus* festgestellt, die sich während der Mittagsstunden im rasenden Lauf auf Nahrungssuche begeben (WEHNER 1989) und als „fast runner“ in die Literatur eingingen. Die langen Gliedmaßen heben die Tiere weit vom heißen Boden

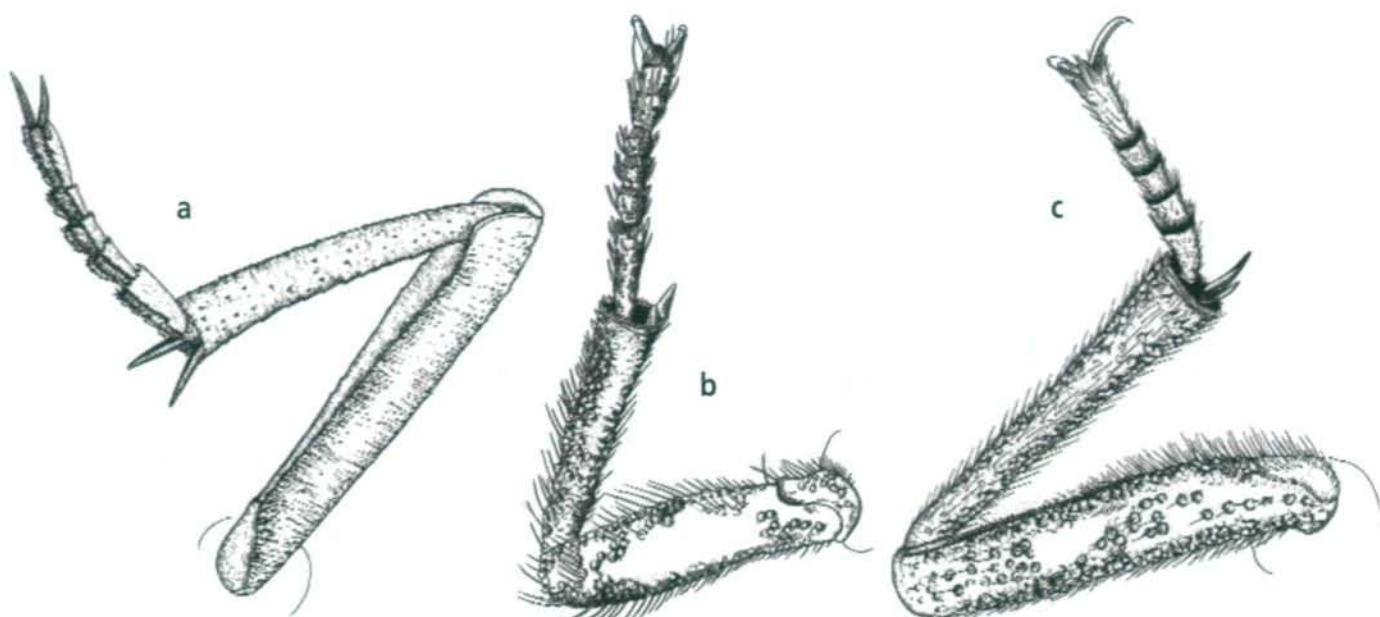


Abb. 11: Laufbeine I: **a:** *Adesmia metallica syriaca*, **b:** *Thriptera asphaltidis* und **c:** *Trachyderma philistina* besiedeln harte Steppen- und Halbwüstenböden. Die Unterseite der Fußglieder ist mit Dornenreihen besetzt, um auf geneigten Flächen festen Halt zu verleihen. Den selben Zweck erfüllen auch die beweglichen, kräftigen Enddorne an der Schiene.

und seiner Strahlungswärme ab und erzeugen durch die hohe Laufgeschwindigkeit einen Strom kühler Konvektionsluft und wurde bereits am Beispiel der langbeinigen *Cataglyphis*-Ameisen wie auch für vergleichbare Tenebrioniden erläutert. Die unter anderem in den Hamadas, den weiten Tonflächen der Qa'as und im felsigen Terrain Jordaniens verbreiteten Arten der Gattung *Adesmia* stehen diesen Leistungen bei Bodentemperaturen (im Schatten!) von 50 °C ihren entfernten Verwandten in der Namib um nichts nach (EDNEY 1974). Die Fußglieder der schnellen Läufer tragen kräftige Klauen und sind an der Unterseite oft stark beborstet – offenbar Hilfseinrichtungen um sich beim Lauf besser gegen den Boden abstützen zu können und um größere Steine zu überklettern (Abb. 11, 12). Auffällig ist bei allen Arten die ungemein starke Sklerotisierung der Körperdecke die vor Überhitzung schützt und ihre reich strukturierte Oberfläche, wodurch eine rasche Abführung der Wärmestrahlung erreicht wird (Abb. 13).

Spaltenschlüpfer

weisen einen depressen, manchmal kartondünn abgeflachten Körper auf (Abb. 14). Sie sind zumeist unter 10 mm, langgestreckt und schlank, oft mit wespentaillenartiger Einschnürung zwischen Brust und Hinterleib zur besseren Beweglichkeit und passen

daher in jede Ritze, unter jeden Stein und können so das günstige Mikroklima solcher Hohlräume ausnutzen (Abb. 15, 16). Über ihre weitgehend verborgene Lebensweise ist daher nur wenig bekannt. Kurze Fühler und Extremitäten sind ebenso typisch. Bei Störung verfallen sie mit vorgestreckten Fühlern in Thanatose (Totstellreflex) und verbleiben in dieser Position über längere Zeit.

Viele Tenebrionidenarten vertreten aber keine der genannten Morphotypen sondern sind robuste „Allrounder“, die sich in sehr unterschiedlichen ariden Habitaten aufzuhalten und daher keine einseitigen Spezialisierungen aufweisen.

Für die generell im Substrat lebenden Larven der Tenebrioniden trifft eine derart hohe Spezialisierung allerdings weniger zu. Sie folgen meist dem mehlwurmartigen Habitustyp, sind drehrund, glatt und bewegen sich mit ihren wenig differenzierten Gliedmaßen grabend, schlängelnd oder auch in schwimmender Weise in den oberen, oft sehr staubigen Bodenschichten. Lediglich die Larven der psammobionten Arten (z. B. *Pimelia* sp., *Prionotheca coronata*) tiefer Sandhorizonte weisen hohe Spezialisierungsgrade der Morphologie auf. Sie sind stark sklerotisiert, seitlich gekielt und überall fein goldgelb behaart, insbesondere im Bereich der Stigmen. In Anpassung an die grabende Le-



Abb. 12: Laufbeine II: Detail der Lauffläche eines Hinterbeines von *Akis elevata*, einer dämmerungsaktiven Art.

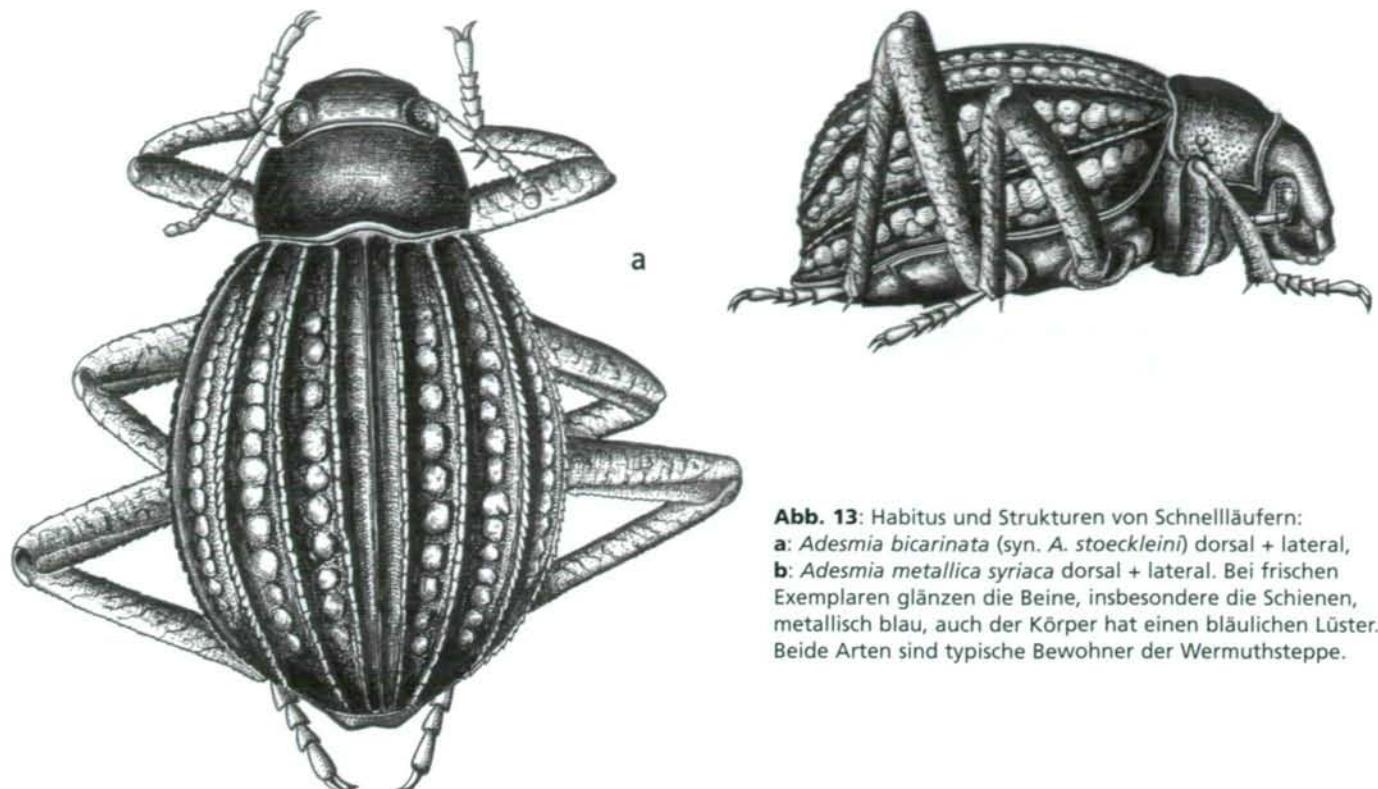


Abb. 13: Habitus und Strukturen von Schnellläufern:
a: *Adesmia bicarinata* (syn. *A. stoeckleinii*) dorsal + lateral,
b: *Adesmia metallica syriaca* dorsal + lateral. Bei frischen
Exemplaren glänzen die Beine, insbesondere die Schienen,
metallisch blau, auch der Körper hat einen bläulichen Lüster.
Beide Arten sind typische Bewohner der Wermuthsteppe.

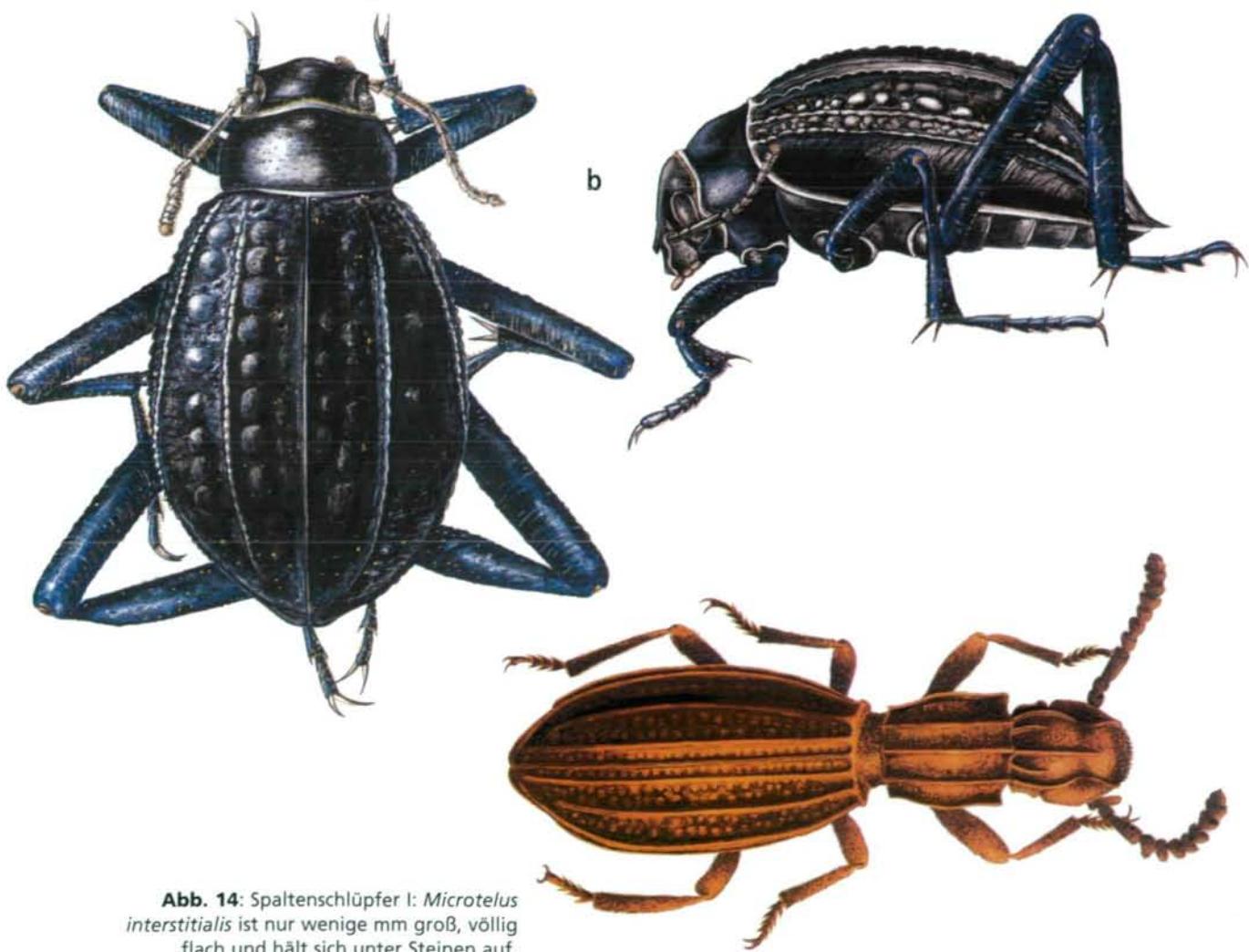


Abb. 14: Spaltenschlüpfer I: *Microtelus interstitialis* ist nur wenige mm groß, völlig flach und hält sich unter Steinen auf.

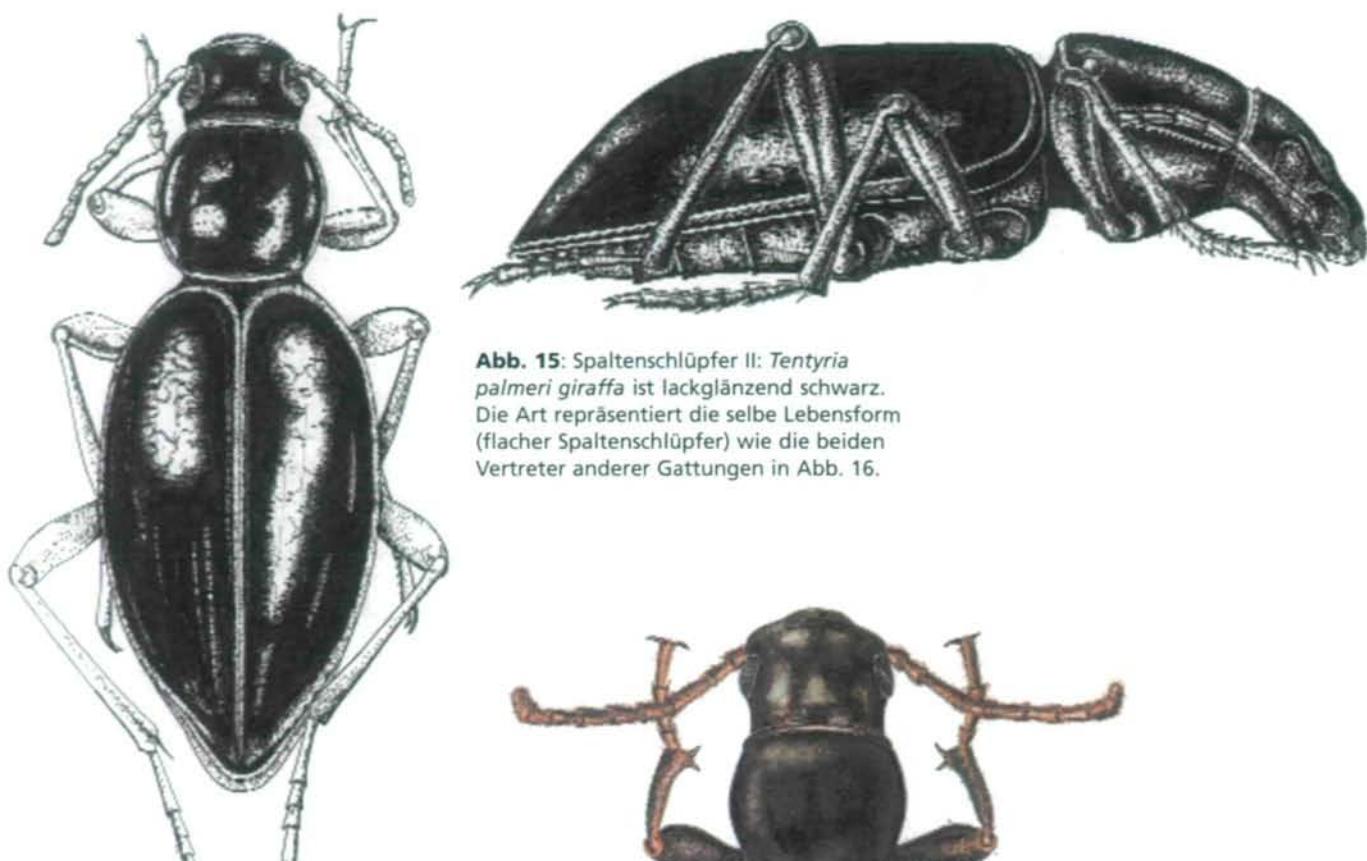


Abb. 15: Spaltenschlüpfer II: *Tentyria palmeri giraffa* ist lackglänzend schwarz. Die Art repräsentiert die selbe Lebensform (flacher Spaltenschlüpfer) wie die beiden Vertreter anderer Gattungen in Abb. 16.

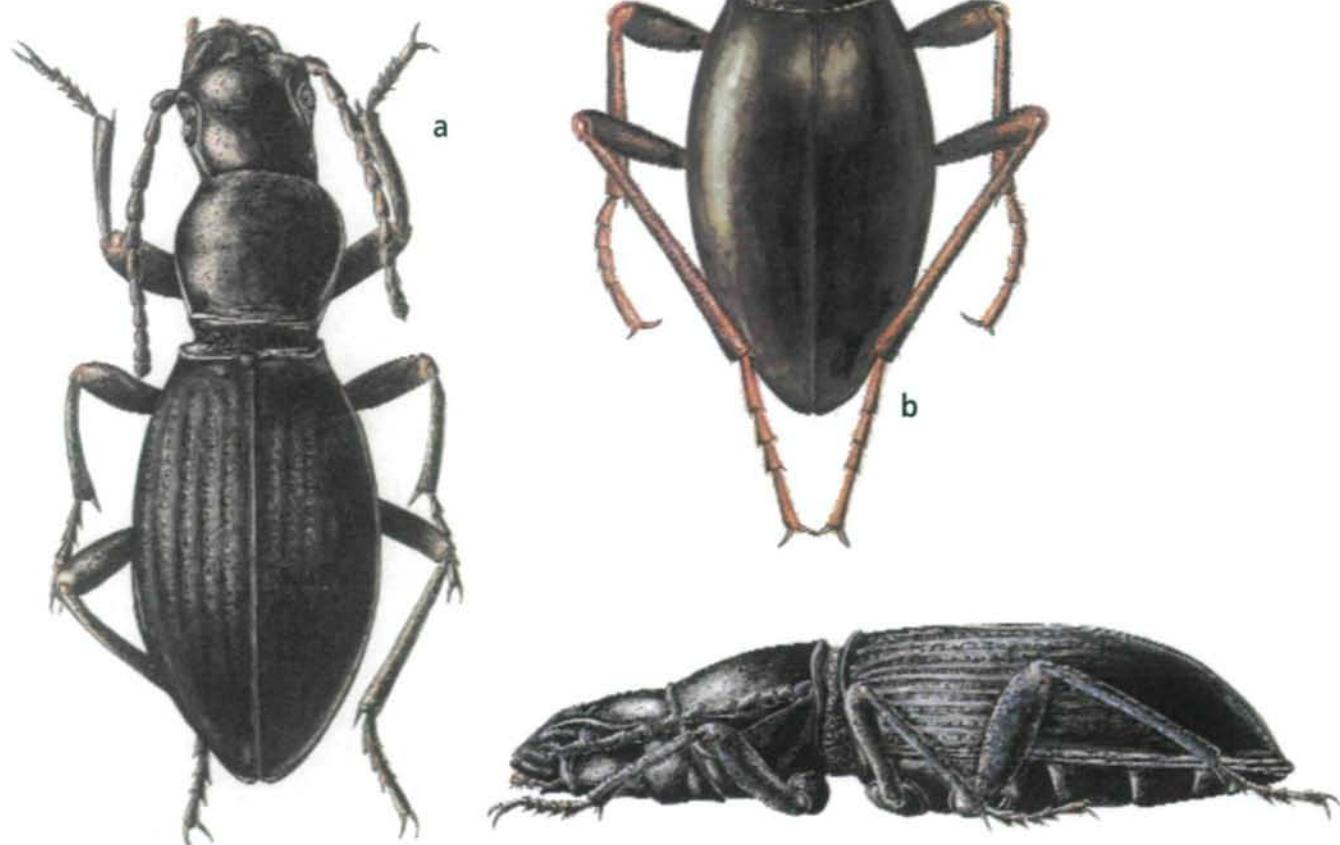


Abb. 16: Spaltenschlüpfer III: **a:** *Mesostena puncticollis* und **b:** *Thraustocolus* sp. sind wie *T. palmeri* typische Bewohner der südjordanischen Sandsteinwüste.

bensweise weisen solche Larven oft gattungs- oder arttypische funktionsmorphologische Bildungen der Kutikula in Form gezähnter und verbreiterter Sklerotisierungen am Körperhinterende (Pygidium), in Form von Stemmopolstern und an den Vorderbeinen breite Grabschaufeln auf, wie das DOYEN (1988), ERNEGGER (1994) und SCHWARZ (1994) in der neueren Literatur darstellten. Sinnesphysiologisch wurden die Larven bisher noch kaum untersucht, sieht man von der Bearbeitung kutikulärer Sinnesorgane bei *Scaurus* durch CARL (1994) ab.

Stoffwechselphysiologische Adaptationen umfassen aufwendige Maßnahmen zur Reduktion des Wasserverlustes und Aufnahme wertvoller Mineralionen über den Darmtrakt durch diverse Rückgewinnungsmechanismen zwischen dem Enddarm und den malpighischen Gefäßen, den hochspezialisierten Exkretionsorganen der Insekten, mit der Ausbildung eines höchst wirkungsvollen Resorptionsabschnittes, dem Rektal-Komplex (OSCHMAN & WALL 1969). Zusammen mit dem umhüllenden Cryptonephridial-System (MADDRELL 1971) wird ein 70 %iger Wirkungsgrad für den Wassergewinn aus dem Kotbrei erzielt (RAMSAY 1964).

Tenebrioniden sind in ihrer Nahrungswahl keineswegs wählerisch, müssen sie sich doch im langen Wüstensommer mit dem wasserarmen Pflanzenhäksel (7-15 % Wassergehalt) begnügen, der vom Wind ständig verfrachtet und selbst in absolut vegetationsfreie zentralen Wüstenräume transportiert wird. Die Existenz hochspezialisierter Arten ist hier aber durchaus möglich (KOCH 1961). Diese Erläuterungen weisen somit auf die Fähigkeit einer sehr effektiven Osmoregulation hin, welche den Wasser- und Ionenhaushalt der Gewebe auch unter ungünstigen Außenbedingungen, etwa Wassermangel auf einem tolerierbaren Niveau hält. Die auch in Jordanien heimische *Trachyderma philistina* kann bis zu 35 % der Körperflüssigkeit einbüßen ohne Schaden zu nehmen (BROZA et al. 1976). Vergleichweise stirbt ein Mensch bereits, wenn er in der Wüste durch Transpiration 10-12 % seiner Gewebsflüssigkeit verliert. Den Zellstoffwechsel regeln alle xerothermobionten Tenebrioniden über Fettoxydation, welche neben der hohen Energieausbeute zugleich

auch einen ausreichenden metabolischen Wassergewinn ermöglicht. Der umfangreiche Fettkörper ist daher indirekt auch ein Wasserspeicher. Individuen von *Onymacris plana* aus der Namib, die im Versuch über längere Zeit keinen Zugang zum Wasser hatten, konnten diesen Wasserverlust allein durch Fettoxydation problemlos ausgleichen (NICHOLSON 1980). Die ungewöhnliche Fähigkeit der Wasseraufnahme aus dem nächtlichen atmosphärischen Wasserdampf durch die Porenkanäle der kutikulären Wachsschicht (Sorption) mittels spezieller Carriermechanismen ist für die Larven einiger Arten nachgewiesen (*Onymacris plana*, *O. marginipennis*) (COUTCHIÉ & CROWE 1979).

Ein besonderes physiologisches Leistungsphänomen zahlreicher Wüstentiere ist die Maxithermie. Sie ermöglicht durch ein spezielles aktives Verhalten („Sonnenbaden“, siehe unten) die Erwärmung des Körpers bis zur physiologisch noch erträglichen Obergrenze. Durch das somit stark angehobene Stoffwechselniveau können zahlreiche wichtige Lebensprozesse (Lokomotion, Nahrungssuche, Fortpflanzung) rascher und vor Räubern sicherer ablaufen. Bei schwarzen Tenebrioniden speichern die Elytren Wärme zu unterschiedlichen Zeiten – kurzwellige infrarote Strahlung bei niederem Sonnenstand und ultraviolettes Licht während der Mittagsstunden, wobei sich dann ihre Oberseite bis auf 60 °C erwärmt. Bisher wurden aber Untersuchungen zu diesem Thema nur in der Namib durchgeführt und es ist daher unsicher, – wenn auch vermutbar – ob tagaktive Tenebrioniden anderer Wüstengebiete ebenfalls solche Fähigkeiten besitzen (HADLEY 1979).

Ethologische Verhaltensweisen konzentrieren sich besonders auf die tageszeitlichen Aktivitätsphasen und Ruheperioden, die über Tageslänge und Temperatur gesteuert werden und sich auch als jahreszeitliche Aktivitätsverschiebungen äußern. Während der kühleren Jahreszeit sind viele Arten phototaktisch positiv eingestellt und dann auch tagaktiv, wogegen sie ab dem Frühjahr mit steigender Temperatur zunehmend phototaktisch negativ und somit dämmerungs- bis nachtaktiv werden oder ihre unterschiedlichen Aktivitäten (Lokomo-

tion, Nahrungsaufnahme, Partnersuche und Kopula) über den Tag diurnal aufteilen, z. B. vom Sonnenaufgang bis zum frühen Vormittag bzw. erneut ab dem späten Nachmittag bis zur Dämmerung. Typisch für viele Wüstentenebrioniden ist die temperaturbedingte, tageszeitliche Änderung der Körperstellung zur Sonne, wodurch eine Überhitzung des Körpers vermieden wird (Heliotaxie). Dieses Verhaltensmuster ist bei dunklen und hell gefärbten Arten aus den bereits genannten Gründen der unterschiedlichen Absorption der Wärmestrahlung verschieden. Dieses Beispiel macht deutlich, dass Verhaltensmuster oft eng mit physiologischen Eigenschaften und dem Ökotypus einer Art verbunden sind (HAMILTON 1971).

Einzelne Arten haben auch komplexe Verhaltensmuster entwickelt, wie etwa die langbeinigen Vertreter der Gattungen *Adesmia* aus dem saharischen Raum oder *Onymacris* aus der Namib. Mit tageszeitlich zunehmender Bodentemperatur, die im Hochsommer bis 70 °C erreichen kann, erklettern viele Individuen Steine und die kärgliche Vegetation um sich so durch Luftkühlung vor Überhitzung zu bewahren.

Habitate

Die Tenebrioniden stellen in der Bodenfauna Arabiens die wichtigste Tiergruppe dar (KASZAB 1981). Sie bilden die Mehrzahl der wüstenbewohnenden Käfer und besiedeln vereinzelt sogar noch extremste Lebensräume. In semiariden Habitaten kommen manche Arten massenhaft vor.

Organische Substanzen jeder Art, wie Exkremente, trockenes und verwelkendes Pflanzenmaterial – auch Wurzeln – sind die Hauptnahrungsquelle dieser Käfer, im Frühjahr regelmäßig auch Teile lebender Pflanzen, gelegentlich sogar tote oder lebende Insekten (BODENHEIMER 1935); auch Kannibalismus konnte vereinzelt beobachtet werden (SCHWARZ 1994).

Infolge ihrer meist omnivoren Lebensweise können Tenebrioniden sogar Wüstenregionen besiedeln, in denen der stark eingeschränkte Bewuchs strikt phytophage Insekten bereits ausschließt. Wie bereits erwähnt, sind sie imstande, selbst mit völlig trockenem Pflanzenhäksel, der sich an Dünenhängen sammelt, ihre Ernährung zu be-

streiten. Sie sind daher auch nicht auf bestimmte Vegetationsgemeinschaften angewiesen und folgen in ihrer Verteilung den phytogeographischen Regionen Jordaniens daher nur oberflächlich. Wahrscheinlich liegen der Besiedelung der verschiedenen Habitate eher klimatische und pedologische Verhältnisse zugrunde. Morphologische Anpassungen an das Leben im Sand sind daher, ebenso wie weit greifende, verlängerte Beine in Lebensräumen mit festem Untergrund, wichtige Merkmale für die Verteilung von Arten, ebenso wie die Stärke der Sklerotisierung und Skulptur der Elytrenoberseite. Beispielsweise ist daher die mit „Sandschuhen“ an den Tarsen ausgerüstete *Pimelia arabica edomita* eine Leitart der sandigen Talflächen des Wadi Rum, während die große langbeinige *Adesmia cancellata* auf felsiges Terrain und die vom Gesteinsschutt bedeckten Hänge beschränkt ist, da sie sich auf sandigen Flächen ohne Verbreiterung der Fußglieder nur eingeschränkt fortbewegen kann (SCHWARZ 1994).

Eine Zuordnung der Tenebrioniden zu genau abgegrenzten Lebensräumen ist aufgrund ihrer dargestellten Verbreitungskarakteristik nur schwer möglich. So dringen mediterrane Arten oft weit bis in die iranoturanischen Steppengebiete vor und ebenso Arten mit saharo-arabischem Verbreitungsschwerpunkt bis in den mediterranen Klimaraum. Oft mischen sich Arten unterschiedlicher zoogeographischer Herkunft in einem Gebiet.

Nachfolgend wird hier vorsichtig versucht, die einzelnen Arten in ein bestimmtes, großräumiger angelegtes Gebiet einzugliedern. Die ungenügende Erforschung besonders der Wüstengebiete im Osten des Landes, erschwert dieses Vorhaben. Bessere Erfassung dieser Lebensräume könnte das jetzt gegebene vorläufige Bild noch ändern.

Die faunistische Erfassung der Tenebrioniden stößt durch die ausgeprägte Photophobie mancher Arten (z. B. der Gattung *Pimelia*) auf Schwierigkeiten, da für solche Arten spezielle Sammeltechniken angewendet werden müssen. Die scheinbare Seltenheit mancher Arten (etwa Bewohner tiefer Horizonte in Dünen) kann wahrscheinlich auf diese Umstände zurückgeführt werden (KASZAB 1981).

Nordwesten und Westen

Dieses Gebiet umschließt mediterrane und Steppenlebensräume und reicht einschließlich des Jordantales bis Amman im Osten und in einem schmalen Dorn entlang des östlichen Grabenrand-Gebirges bis ca. Tafila im Süden.

Akis latreillei und *A. subtricostata* sind zwei mediterrane Arten mit Schwerpunkt zwischen der Levante und dem Irak, die KATBEH-BADER (1996) mehrfach für den Norden Jordaniens nachweist.

Adelostoma subtile subtile wird von KASZAB (1981) nur für Südwestjordanien angegeben, wurde von WAITZBAUER (2002) aber auch im Norden Jordaniens, im Dibbin Nationalpark gefunden und ist eigentlich eine Art mit mediterraner Verbreitung, wie auch die Funddaten von KATBEH-BADER (1996) zeigen (Amman).

Adesmia ulcerosa, eine saharo-arabische Art, bleibt in ihrer Verbreitung auf Israel, Syrien und Jordanien beschränkt, und wird in der typisch mediterranen Region im Norden oft gefunden (ARDOIN 1978, SCHAWALLER 1982, KATBEH-BADER (1996), JNHM). Möglicherweise könnten sich bei dieser Art taxonomische Änderungen ergeben (vgl. bei *Adesmia cancellata*).

Zophosis punctata kommt im ganzen Mittelmeergebiet, östlich bis Transkaspien und auch in Ägypten vor (KASZAB 1981). Aus den Sammlungsprotokollen des JNHM ist ihr Vorkommen in Irbid, Shuna und Amman ersichtlich, nach KATBEH-BADER (1996) von zahlreichen Lokalitäten im Norden Jordaniens, nach WAITZBAUER (2002) aber auch deutlich südlicher, im Wadi Mujib.

Amnodeis confluens wurde aus mediterranen Lebensräumen wie der Umgebung von Amman, Irbid, As Salt und Madaba (JNHM Irbid) und aus südlicheren mit Steppencharakter um Shaubak, Halbwüsten im Gebiet des Wadi el-Hesa (WAITZBAUER 2002) bis an den Rand der Wüste bei Ma'an und Hisme (KASZAB 1981) nachgewiesen. KATBEH-BADER (1996) bestätigt diese Angaben durch ein reiches Datenmaterial aus dem Norden Jordaniens, welches im Süden noch Kerak einschließt.

Blaps taeniola, eine mediterrane Art bleibt laut JNHM auf den mediterranen Norden und das Jordantal beschränkt. Ein Sammelnachweis von KATBEH-BADER (1996) aus Kerak zeigt aber, dass die Art durchaus auch in den mediterranen Süden vordringt. *Blaps polychresta* ist weiträumig verbreitet, vom Jordantal (JNHM) bis in das Wadi Rum (WAITZBAUER 2002). Für *Blaps kollari kollari* nennt KASZAB (1982) nur Jordanien als Verbreitungsgebiet. Zwei weitere Arten, *B. cribrosa crassa* und *B. tenuicollis* werden von KATBEH-BADER (1996) aus dem Norden und Osten angeführt.

Calyptopsis solierei wurde von KATBEH-BADER (1996) mehrfach im mediterranen Norden nachgewiesen., ebenso die Waldform *Dendarus pauper*, ein mediterranes Faunenelement.

Crypticus gibbulus, der von KATBEH-BADER (1996) mit einem Exemplar für Umm Qays an der Nordwestgrenze Jordaniens gemeldet wurde, weist im mediterranen Gebiet sicherlich eine weitere Verbreitung auf, als sie uns derzeit bekannt ist.

Daihognatha planata kommt nur im Norden vor. Erstere, auch in Kleinasien und Syrien verbreitet, wurde von SCHAWALLER (1982) von einem mit flachen Kalksteinplatten durchsetztem Wiesenstück in Ar Ramtha, vom JNHM aus Irbid, Al-Ghor und Amman aufgesammelt, sie soll dort in verrottetem Pflanzenmaterial im Boden vorkommen.

Gonocephalum prolixum kommt nach Angaben des JNHM in Mafraq vor und wurde auch bei Qasr al Mushatta gesammelt (WAITZBAUER 2002). Die Art ist auch in den Trockenräumen Nordafrikas und des Nahen Ostens verbreitet. Als weitere Art mit mediterranem Verbreitungsschwerpunkt sei die überaus häufige Art *G. perplexum* genannt, die nach (KATBEH-BADER 1996) über den gesamten Nordteil Jordaniens verbreitet ist.

Leichenium pulchellum wurde von WAITZBAUER (2002) vom Ufer des Toten Meeres, aus dem Wadi Zerqa Ma'in und aus dem Wadi Mujib gemeldet. KASZAB (1982) gibt für eine weitere Verbreitung an: Ägypten, Äthiopien, Cypern, Kleinasien, Libanon, Syrien, Irak, Arabien.

Mesomorphus longulus hat eine mediterrane Verbreitung und wird von KATBEH-BADER (1996) für den Nordwesten Jordaniens von Amman bis nach Irbid gemeldet.

Eine ebenfalls weitere Verbreitung in Jordanien, von mediterranen Gebieten bis an den Rand der Wüste, weisen verschiedene Arten der Gattung *Microtelus* auf. Der locus typicus für *Microtelus interstitialis* liegt nach KASZAB (1982) im Gebiet östlich des Toten Meeres, GRIDELLI (1953a) führt Ma'an im Süden des Landes als Fundort an. *Microtelus careniceps* kommt vom Libanon bis Ägypten vor (CARL 1992b), in Jordanien wurde diese Art in Amman, Salt, Madaba, Petra und Ma'an (JNHM), weiters in Al-Baq'ah (= Al-Balqa, 32°04'N 35°51'E) (SCHAWALLER 1982) gefunden. Im Jordantal dürfte eine Zone der Hybridisierung zwischen *M. careniceps* und *Microtelus lethierryi* bestehen, syntrop wurden aber auch reine *M. lethierryi*-Populationen nachgewiesen (CARL 1992b).

Das Vorkommen von *Odocnemis praelongus* wurde für den mediterranen Bereich im Nordwesten bei As Salt (KATBEH-BADER 1996) und Dibbin (WAITZBAUER 2002) bestätigt.

Pachyscelis villosa wurde laut JNHM in Irbid, Al-Jbeeha und dem Wadi as-Sir (31°57'N 35°49'E) aufgesammelt, eine weitere mediterrane Art, *P. rotundata*, hat KATBEH-BADER (1996) überall im Norden und Nordwesten nachgewiesen.

Pimelia bajula ist im Frühjahr oft sehr häufig auf kurzgrasigen Weiden und besiedelt in Jordanien die nördlicheren Lebensräume um Ajlun, Irbid und Amman (KATBEH-BADER 1996, JNHM). Entlang des Randgebirges wurde sie bis Shaubak gefunden (WAITZBAUER l.c.), *Pimelia derasa deraoides* wurde von WAITZBAUER (l.c.) aus der Batha um Qasr al Mushatta gemeldet, tritt aber nicht nur im mediterranen Norden (Al Mafraq) auf sondern reicht über Kerak bis an das Südende des Toten Meeres (saharo-arabische Art) (KATBEH-BADER 1996).

Scleron fossulatum und *S. sulcatum*, führen Sammlungsprotokolle des JNHM aus Irbid an. Die letztere Art ist auch aus Saudi Arabien bekannt (KASZAB 1982) und wurde

von WAITZBAUER (l.c.) im Wadi Zerqa Ma' in vor der Einmündung in das Tote Meer gefunden. Nahrung sind bevorzugt Kräuter und Samen. KATBEH-BADER (1996) erwähnt noch *Sc. armatum* als weitverbreitete Art aus dem mediterranen Norden.

Stenosis fulvipes kommt nach SCHAWALLER (1982) in Kerak und Petra vor. Die artlichen Beziehungen zu *S. peyerimhoffi* KOCH aus Petra scheinen noch ungeklärt.

Die mediterrane *Tentyria puncticeps* ist aus Syrien und Nordjemen bekannt (KASZAB 1981), in Jordanien aus Kerak (SCHAWALLER 1982), Qatrana (JNHM), dem Wadi as Sir (KATBEH-BADER 1996), aus Qasr al-Mushatta und der Batha 10 km südlich von Jerash (WAITZBAUER 2002). *Tentyria discicollis*, eine überall häufige saharo-arabische Art, kommt in Syrien und Jordanien vor und variiert sehr in der Punktierung der Abdominalsternite (SCHAWALLER 1982). Locus typicus ist zwar das Ufer des Toten Meeres, sie soll aber in Jordanien in einem größeren Areal vorkommen (KASZAB 1981), wie auch die zahlreichen Funde von KATBEH-BADER (1996) aus dem Norden und Osten bis Azraq belegen. WAITZBAUER (2002) hat diese Art in der Batha 10 km südlich Jerash und, gemeinsam mit *Tentyria laticollis*, auch am Berg Nebo gesammelt. Diese Art weist nach SCHAWALLER (1982), der sie ebenfalls am Berg Nebo, aber auch in Petra antraf, die nach Belegen des JNHM in Amman, Ajlun, Jerash, Salt, Petra und Ma'an nachgewiesen wurde, in Jordanien offensichtlich eine weite Verbreitung auf.

Trachyderma hispida und *Trachyderma parvicollis* werden von WAITZBAUER (2002) für zahlreiche Fundorte entlang des Randgebirges angeführt, wie z. B. Wadi Mujib, Wadi el-Hesa, für erstere auch Wadi Zerqa Ma'in, für letztere Qasr al Mushatta.

Zophosis persica kommt nach den Listen des JNHM in Irbid, Shuna (Jordantal) und Amman vor.

Steppen- und Wüstengebiete im Norden und Nordosten

Diese Gebiete sind sowohl von der mediterranen, als auch von der südlichen Wüstenregion nicht gut abgegrenzt sondern mit diesen durch klimatische Übergangszonen

verbunden, weshalb die Verbreitung verschiedener Arten noch in diese Regionen reicht. Zahlreiche Nachweise konzentrieren sich auf die Umgebung der Oase Azraq. Der Nordosten und Osten der eintönigen Flintstein- oder Basaltwüste sind als Korridor zu Arten des syrischen und irakischen Faunenbereiches anzusehen.

Adesmia metallica syriaca (syn. *A. syriaca*) wird von ARDOIN (1978) für das Jordantal, für Az Zarqa' (=Zarqa) östlich davon, für das Wadi Dhuleil (= Dhulayl, 32°09'N 36°09'E) und Azraq angegeben. CARL (1990) nennt Israel und Westjordanien als Verbreitungsgebiet, KASZAB (1981) meldet die Art allgemein aus Jordanien. Die Fundortangaben von KATBEH-BADER (1996) reichen von Amman über Dana bis in die Depression von Al Jafr. WAITZBAUER (2002) meldet diese Art aus dem Wadi el Hasa, vom Wadi Mujib, von Petra und vom Wadi Titin östlich von Aqaba. Die Art gehört zwar dem saharo-arabischen Verbreitungstypus an, reicht aber weit nach Norden bis in den mediterranen Bereich hinein.

Hier müsste auch *A. cancellata* genannt werden, die trotz ihrer Zugehörigkeit zum irano-turanischen Formenkreis erst im nachfolgenden Abschnitt näher behandelt wird. Zum selben Verbreitungstypus gehört auch *Dailognatha crenata*, für die KATBEH-BADER (1996) Gawr Kabed (32°04'N 35°34'E) als einzigen Fundort angibt. Vier weitere Exemplare stammen aus der Umgebung von Azraq und je eines vom Wadi el Hasa und Mount Nebo bei Madaba (WAITZBAUER 2002).

Dichillus nitidulus transjordanicus wird aus Ostjordanien ohne Angabe des Fundortes gemeldet (KASZAB 1982, nach REITTER 1916).

Eutagenia smyrnensis ist von Amman, Kerak, Amman und dem Wadi el-Hasa bekannt (JNHM). Bei den in Azraq vorgefundenen Exemplaren handelt es sich nach SCHAWALLER (1982) vielleicht um neue Arten, die zum Komplex der *E. smyrnensis* gehören.

Gonocephalum rusticum ist eine mediterran-irano-turanische Übergangsform der artenreichen Gattung und wird von KATBEH-BADER (1996) mit den Fundorten Wadi as Sir nördlich von Amman und Shaubak im

Süden gemeldet. An diesem Beispiel zeigt sich, wie wenig flächendeckend die Tenebrionidenfauna Jordaniens entomologisch erfasst ist.

Oxycara laevigatum ist über Syrien, den Libanon, Jordanien und Oman (!) verbreitet (KASZAB 1981) und wird von SCHAWALLER (1982) aus Azraq, Al-Balqa (= Al Baq'ah) und Petra gemeldet. Laut dem Sammelprotokoll des JNHM kommt sie auch im Jordantal bei South Shunah (32°37'N 35°36'E) vor.

SCHAWALLER (1982) berichtet über eine höchstwahrscheinlich neue Art der Gattung *Prochroma* aus Azraq, die Sammlungsprotokolle des JNHM fügen Amman und Mafrat als Fundorte hinzu.

Wüstengebiete im Süden

Innerhalb der Wüstengebiete Jordaniens ist der Südwesten des Landes am besten erforscht. Dazu gehören das Wadi Araba mit dem östlichen Randgebirge und das Wadi Rum. Die Gebirge, die Hamadas östlich Aqaba's, die zentrale Depression von Al Jafr sowie die Ebenen östlich und südlich davon wurden bisher nur sporadisch und oberflächlich oder noch nie gesammelt. Das trifft auch z. T. für das Wadi Araba zu, in dem afrikanische Einflüsse innerhalb der biogeographischen ostsudanischen Subregion eine „nubo-sindhische Provinz“ mit großer Eigenständigkeit schaffen. Der Bereich des Wadi Rum und des Gebietes von Aqaba stellt bereits eine Durchmischungszone mit der Tenebrionidenfauna des nordwestlichen Saudi Arabien dar. Das Vorkommen lokal begrenzter Arten ist hier wahrscheinlich nicht anzunehmen und wird auch durch die Arbeit von CARL (1990) bestätigt, allerdings gelten einige Vertreter der Gattung *Pimelia* (*P. adriani*, *P. jausseni*, *P. roseni*, *P. schusteri*) als südjordanische Endemiten. Tiereographisch gehören die meisten Arten dieser südlichsten Region Jordaniens, dem saharo-arabischen Verbreitungsgebiet an. Einen größeren Artenreichtum weisen hier die Gattungen *Adesmia*, *Pimelia*, *Mesostenia* und *Erodius* auf.

Im Frühjahr findet man immer wieder Individuen (*Adesmia bicarinata*, *montana* und *Erodius octocostatus*) an den allgegenwärtigen Chenopodiaceenbüschchen (*Anabasis*,

Haloxyton), wo sie frische, wasserreiche Pflanzenteile ernten. *Adesmia cancellata* und *Pimelia arabica* trifft man vielfach unter den Büschen des Wüstenginsters, *Retama raetam*, an, wo sie an Stengelteilen und abgefallenen Blüten fressen.

SCHAWALLER (1982) meldet die auch aus Südspanien, Nordafrika und Syrien bekannte mediterrane Art *Adelostoma sulcatum* aus Kerak, Petra, aus der weiteren Umgebung nordöstlich von Aqaba und dem Wadi Rum. WAITZBAUER (2002) gibt als weitere Fundorte Qasr al Mushatta südlich von Amman und Madaba an. KASZAB (1981) erwähnt diese Art allerdings überhaupt nicht.

Ein weiteren Vertreter ist *Adelostoma subtile subtile*. Sie soll laut KASZAB (l.c.) im jordanischen Grenzgebiet zu Saudi Arabien auftreten und wurde nach WAITZBAUER (2002) sowohl für die Hamadas südlich von Aqaba als auch im Wadi Rum nachgewiesen.

Die von KOCH (1940b) aus Petra beschriebene *Adesmia stoeckleini* wird von ARDOIN (1978) und SCHAWALLER (1982) zuerst mit *Adesmia carinata* synonymisiert, nach genauerer Revision der Gattung jedoch *Adesmia bicarinata* zugeordnet (CARL 1990). KATBEH-BADER et al. (2000) führen sie noch als *A. stoeckleini stoeckleini*. Dieser Umstand zeigt beispielhaft die Verwirrung in der Systematik der Tenebrioniden.

Aus den Überlegungen CARL's ergibt sich für *A. bicarinata* somit ein Verbreitungsgebiet von Ägypten über Südjordanien bis Saudi Arabien. Vermutlich ist die Art über die gesamte Arabische Halbinsel sowie die südwestlichen Wüstengebiete des Irak verbreitet (ARDOIN 1978, SCHAWALLER 1982, CARL 1990). Die Art ist nach CARL (1990) „... morphologisch gut definiert und besitzt ein disjunktes Verbreitungsgebiet zu ihren nächstverwandten Arten *A. carinata* SOL. und *A. microgranulata* sp. nov.“ (= *A. microgranulata* CARL).

Die zahlreichen, falsch determinierten und zu ganz anderen Arten als *Adesmia carinata* gehörigen Individuen in einigen Sammlungen veranlassten CARL zu einer kritischen Überprüfung der Fundorte. Dies führte zu dem erstaunlichen Ergebnis, dass die Verbreitung von *Adesmia carinata* sich auf Teile der Syrischen Wüste, Zentralmeso-

potamiens und den westlichen Teil des persischen Zagros-Gebirges beschränkt. ARDOIN (1978) und SCHAWALLER (1982) melden diese Art aus dem Süden Jordaniens, KASZAB (1981) aus Saudi Arabien. Aufgrund der zahlreichen Fehlbestimmungen, die ohne Kenntnis des Typus-Exemplares zustande kamen, hat CARL (1990) die oben genannten Fundorte nicht in seine Verbreitungskarte aufgenommen. Dies schließt jedoch nicht aus, dass das Verbreitungsgebiet dieser Art wesentlich größer sein könnte.

Adesmia cothurnata wird bisher nur aus dem Wadi Araba und dem Gebiet um Aqaba gemeldet (ARDOIN 1978, SCHAWALLER 1982, WAITZBAUER 2002, JNHM). (Zu anderen, hier vorkommenden *Adesmia*-Arten siehe im nächsten Abschnitt). *Adesmia montana* wurde bereits von KATBEH-BADER (1996) für das Wadi Araba beschrieben, aber auch als Art der zentralen südlichen Plateaulandschaften und der Senke von Al Jafr. Nach langjährigen eigenen Aufsammlungen (WAITZBAUER 2002) scheint *A. montana montana* eine der Hauptarten des Wadi Araba zu sein, kommt aber auch im Wadi Mujib, im Wadi Dana, in Petra (Al Beida) und im Wadi Rum nicht selten vor, wo sie mit anderen *Adesmia*-Arten steinige Flächen und felsige Hänge besiedelt (KATBEH-BADER et al. 2000).

Akis elevata sculptor ist nachtaktiv und wurde im Wadi Rum häufig in verlassenen Nagerbauten angetroffen (KATBEH-BADER et al. 2000), bewohnt aber auch das Wadi Araba und das Gebiet um Petra (WAITZBAUER 2002).

Apentanodes arabicus edomitus wurde von KOCH (1940b), aus dem Wadi Araba als *locus classicus* beschrieben und von WAITZBAUER (2002) im Wadi Titin (10 km östlich Aqaba) gesammelt. KASZAB (1981) gibt als weiteres, wahrscheinliches Verbreitungsareal auch das nordwestliche Saudi Arabien an.

Blaps kollari kollari ist im Wadi Rum häufig (KATBEH-BADER et al. 2000, WAITZBAUER 2002), wo er meistens Kleinsägerbauten besiedelt.

Den nördlichsten bekannten Fundort von *Drosochrus costatus costatus*, der seinen Verbreitungsschwerpunkt in Ostafrika und Arabien hat, stellt Petra dar (KASZAB l.c.).

Drei Arten der Gattung *Erodius* kommen nach KASZAB (1981) nur in Südwestjordanien vor. Es sind dies *Erodius rothi rothi* und *Erodius edomitus*, die bereits von KOCH (1940b) aus dem Wadi Araba beschrieben wurden, sowie *Erodius rothi wohlberedti* aus Petra. Das weitere Vorkommen dieser Arten in Nordwestarabien ist nicht ausgeschlossen. Die Unterart *Erodius rothi rothi* wird von KATBEH-BADER et al. (2000) und WAITZBAUER (2002) gemeinsam mit einer anderen Art, *Erodius servillei*, aus dem Wadi Rum und östlichen Bereichen der Sandsteinwüste gemeldet. *Erodius reichei reichei* findet sich außer in Jordanien noch im Irak (KASZAB 1981). Als Fundort für *Erodius octocostatus octocostatus* gibt KASZAB (1982) nur Südjordanien und das Wadi Rum an, die zusätzlichen Angaben von WAITZBAUER (2002): Wadi Mujib (Mündung in das Tote Meer) und Wadi Araba, lassen jedoch auf eine wesentlich weitere Verbreitung im südlichen Jordanien schließen. Die nah verwandte Art *E. freyi*, die als saharo-arabisch gilt, wurde von KATBEH-BADER (1996) aus Amman gemeldet, vom Wadi el-Hesa und von Shaubak durch WAITZBAUER (2002), weshalb die bisherige biogeographische Zuordnung vielleicht zu korrigieren wäre.

Für *Gonocephalum sorcinum* gibt KASZAB (1982) Jordanien als Verbreitungsgebiet an, locus typicus ist das Tote Meer. Weitere Fundorte sind Aqaba (KATBEH-BADER 1996), das Wadi Araba bei As Safi, Wadi Zerqa Ma'in und Wadi Rum (KATBEH-BADER et al. 2000, WAITZBAUER 2002). *Gonocephalum controversum* hat einen afrotropischen Verbreitungsschwerpunkt (Äthiopien, Sudan, Uganda) (KASZAB l.c.) und erreicht am Toten Meer die Nordgrenze seiner Verbreitung. Andere Hinweise auf die Präsenz dieser Art in Jordanien lassen sich nicht finden.

Die monotypische Gattung *Hegeterocara* kommt nach KASZAB (1981) mit einer einzigen Art *H. arabica* auf der Halbinsel Sinai und auch in Südjordanien bei Aqaba, vor und wird auch für Nordwestarabien vermutet.

Himatismus villosus weicht durch seine Flugfähigkeit und Elytrenzeichnung von der Mehrheit der schwarzen Tenebrioniden ab. Die Art ist weit verbreitet, von Nordafrika

über den Senegal die Arabische Halbinsel bis in den ostmediterranen Raum. KATBEH-BADER (1996) hat die Art im mediterranen Norden Jordaniens mehrfach nachgewiesen, WAITZBAUER (2002) nennt Dayr Alla im Jordantal ($32^{\circ}12'N$ $35^{\circ}37'E$) als Fundort (unter vertrockneten Palmenblättern).

Die irano-turanische Art *Lobodera oblongopunctata*, deren Verbreitung von Afghanistan, Turkmenien, den Iran, über den Irak bis nach Saudi Arabien reicht, scheint nördlich von Aqaba die Westgrenze des Areals zu erreichen (KASZAB 1982). Weitere Fundorte sind aus Jordanien nicht bekannt.

Durch mehrere Arten ist in den südlichen Wüstengebieten Jordaniens auch die saharo-arabische Gattung *Mesostena* vertreten. Das Verbreitungsgebiet von *Mesostena nabathaea* umschließt nach KASZAB (1981) den Sinai und Südwestjordanien, wo diese Art aus Aqaba, dem Wadi Araba, Petra, Wadi Musa und Ma'an gemeldet wird (KOCH 1940d, SCHAWALLER 1982, WAITZBAUER 2002, JNHM). Allein im Wadi Rum wurden u.a. von WAITZBAUER (2002) drei Arten, *Mesostena angustata*, *M. longicornis* und *M. puncticollis* nachgewiesen. Weitere Fundortangaben aus Südwestjordanien stammen von SCHAWALLER (1982) und JNHM. Die beiden letztgenannten Arten kommen demnach auch im südlichen Jordantal in South Shunah vor. *M. puncticollis* wurde von KATBEH-BADER (1996) aus zentralen Bereichen Jordaniens (Al Jafr) wie auch dem mediterranen Bereich (Amman) beschrieben und entspricht somit auch der biogeographischen Zuordnung: saharo-arabisch, irano-turanisch.

Die von KASZAB (1981) als Vergleichsobjekt für die Neubeschreibung einer arabischen Art aus Jordanien erwähnte Art *Micipsa philistina* wurde bisher nicht mehr aufgefunden, hingegen erwähnt SCHAWALLER (1982) über *Micipsa grandis* aus dem Gebiet südlich von Aqaba. Ob es sich um Synonymien handelt, kann hier nicht beurteilt werden. Eine nicht näher bestimmte Art der Gattung wurde von WAITZBAUER (2002) am Toten Meer und bei Qasr al Mushatta bei Amman gesammelt. Ob es sich aufgrund klimatisch so unterschiedlicher Regionen um verschiedene Arten handeln könnte, ist noch nicht entschieden.

Oxyacara ardoini wurde von KASZAB (1979) aus dem Wadi Rum beschrieben und kommt nach SCHAWALLER (1982), auch in der Gegend um Aqaba und nach Fundortlisten des JNHM im Wadi Araba vor, wo die Art auch von WAITZBAUER (2002) nachgewiesen wurde. Entlang der Rotmeerküsten und auch in Aqaba ist eine weitere Art, *Oxyacara breviusculum*, verbreitet (SCHAWALLER I.c., JNHM).

Eine durch stark gezähnte Vordertibien leicht erkennbare, bräunliche Art ist *Paraplatyope arabica*, ein spezialisierter sahar-arabischer Bewohner von Dünen im Wadi Rum (KATBEH-BADER et al. 2000, WAITZBAUER 2002).

Über die Gattung *Pimelia* liegen kaum jüngere Arbeiten vor. Eventuell wären bei genauerer Bearbeitung ähnliche taxonomische Verschiebungen zu erwarten, wie dies das Beispiel der Gattung *Adesmia* zeigt.

Pimelia arabica arabica ist eine Leitform der Südjordanischen Sandsteinwüste und im Wadi Rum sehr häufig (SCHWARZ 1994, KATBEH-BADER et al. 2000, WAITZBAUER 2002). Locus typicus für die Unterart *P. arabica edomita* ist das Wadi Araba (KOCH 1940a), wo sie mit der Nominat-Unterart *P. a. arabica* gemeinsam vorkommt (KASZAB 1982).

Pimelia orientalis ist nach KASZAB (1982) über Syrien, Israel (zwischen dem Toten Meer und Jerusalem) und Jordanien verbreitet. Hier wurde sie von Wadi Musa, aus El Kharatin und Petra gemeldet. *Pimelia laevidorsis* wurde von KASZAB (I.c.) für die Umgebung von Petra und Nakt-esch Taar zwischen Mazerah und Ma'an nachgewiesen. Nach WAITZBAUER (2002) besiedelt die Art auch die Wermuth-Steppen bei Shaubak. Für Südwestjordanien gibt KASZAB (I.c.) die Arten *Pimelia jausseni* aus Mazerah, *Pimelia rosei* aus dem Wadi Araba, *Pimelia adriani* aus Petra, *Pimelia schusteri* aus Ma'an an und *Pimelia edura*, jedoch ohne nähere Ortsangaben. *P. jausseni* kommt nördlich sogar bis Dana (KATBEH-BADER 1996) bzw. Petra vor und wurde auch im Wadi Araba (10 km nördlich Aqaba) angetroffen (WAITZBAUER 2002). Für *P. adriani* gibt KATBEH-BADER (I.c.) Steppengebiete und mediterrane Bereiche nördlich bis Amman an, die Auf-

sammlungen von WAITZBAUER (I.c.) bestätigen das Vorkommen im Gebiet zwischen dem Wadi Mujib und Dana, bei Petra und westlich von Ras en Naqb am Nordrand der Sandsteinwüste. Das Areal dieser Art scheint also durchaus weiträumig zu sein.

Eine durch ihre Größe bis zu 30 mm, den Habitus und einen peripheren Dornenkranz der Elytren besonders auffällige Art ist *Prionothea coronata ovalis* eine Art, die an das Leben im feinen Sand hoch angepasst ist (siehe Abb. 4, 5). Ihre Verbreitung erstreckt sich über die gesamt Sahara und die Arabische Halbinsel, sie ist daher Mitglied des arabo-saharischen Formenkreises. Sie wurde von KATBEH-BADER (1996) im Süden bei Mudawwarah (29°19'N 35°59'E) nachgewiesen und ist nach WAITZBAUER (2002) in den Dünen des Wadi Rum und nördlich von Disi durchaus nicht selten, wird aber wegen der nächtlichen Lebensweise oft übersehen.

Die Originalbeschreibung von *Proscheinus arabicus*, des Vertreters einer sumerisch verbreiteten Gattung, erfolgte aus Petra (KASZAB I.c.). Die Art scheint in keinen anderen Fundortlisten über Jordanien auf, kommt aber auf Sinai und in Arabien vor.

Die im Mittelmeerraum artenreich vertretene Gattung *Scaurus* kommt mit zwei sahar-arabischen Arten, *S. aegyptiacus* und *S. puncticollis syriacus*, in Jordanien vor. Die letztgenannte Art ist über weite Bereiche Nordafrikas und des Vorderen Orients verbreitet. Fundangaben liegen von mediterranen Arealen (KATBEH-BADER 1996) und aus dem irano-turanischen Gebiet (Shaubak, südlich des Wadi Mujib) (WAITZBAUER 2002) vor.

Eine sehr auffällige Art der Sandwüste ist *Tentyria palmeri*, die von Libyen über Südwestjordanien bis nach Arabien kommt (KASZAB 1982). Als Fundorte gibt SCHAWALLER (1982) Aqaba, Quweira und das Wadi Rum an, ähnlich auch WAITZBAUER (2002) und JNHM. Die sehr leicht kenntliche und durch grobe Punktierung ausgezeichnete Art *Tentyrina sculptissima* beschrieb KOCH (1940c) aus dem Wadi Araba. Obwohl sie bis jetzt von keinem anderen Fundort gemeldet ist, ist das Vorkommen in Nordwestarabien nach KASZAB (1981) sehr wahrscheinlich.

Für *Trachyderma hispida* und *T. philistina*, werden von KASZAB (1982) Jordanien, der östliche Mittelmeerraum bis Westindien und Arabien, als Verbreitungsgebiet genannt. KATBEH-BADER et al. (2000) und WAITZBAUER (2002) geben für die Art verschiedene Fundorte aus dem Süden Jordaniens an (Wadi Rum, Wadi Titin, Wadi Araba).

Vom Verbreitungsgebiet in Somalia, Nord- und Südjemem entlang der Rotmeerküsten reicht die Art *Trachyscelis tenuestriatus* bis nach Aqaba. Sie vertritt hier einen Tribus, dessen Arten im Sand unter den an den Meeresstrand angetriebenen Algen leben (KASZAB 1982).

Thriptera asphaltidis entspricht dem saharo-arabischen Verbreitungstyp und kommt in Ägypten, dem Sudan, Äthiopien, Jordanien und Arabien vor. Nach KATBEH-BADER (1996) reicht sie vom Jordantal bis in die Depression von Al Jafr. Von WAITZBAUER (2002) wurde sie im Wadi Mujib, in Petra und im Wadi Titin östlich von Aqaba aufgesammelt.

Die artenreiche Gattung *Zophosis* wurde in den entomologischen Aufsammlungen bisher offensichtlich vernachlässigt. KATBEH-BADER (1996) registrierte die über Saudi Arabien und den Sinai verbreitete *Z. farinosa* in der Halbwüste von Al Jafr. *Z. complanata* und *Z. quadricostata*, zwei Arten mit arabischer Verbreitung, wurden im Wadi Araba und im Wadi Rum zahlreich festgestellt (WAITZBAUER 2002).

Landesweite Verbreitung und Arten ohne nähere Fundortangaben

Aus allen Gebieten Jordaniens sind vor allem kosmopolitische Vorratsschädlinge, aber auch einige andere Arten bekannt.

Besonders die sehr mobile *Adesmia cancellata* erweist sich als eine weit verbreitete und häufige Art, sie wird sowohl aus der mediterranen Ökozone, aus der östlichen Badia bei Azraq, aber auch aus den Steppengebieten entlang des Randgebirges und der südlichen Wüste gemeldet (ARDOIN 1978, SCHAWALLER 1982, KATBEH-BADER 1996, WAITZBAUER 2002, JNHM). Die Art ist über das gesamte Arabien verbreitet, strahlt nördlich über den Irak bis Persien aus und erreicht im Nordwesten Syrien. In den mit

Grobschutt bedeckten und felsigen Bereichen des Wadi Rum tritt sie als Leitform auf, aber nicht minder häufig im Bereich des Steppengürtels, etwa um Shaubak und auf dem Mt. Nebo. Ein Vergleich der Typen von *A. cancellata* und *A. abbreviata* unter Berücksichtigung großer Sammlungsbestände zeigte, dass es sich um dieselbe Art handelt (CARL 1990, 74ff.). *Adesmia abbreviata* wurde von ARDOIN (1978) noch mit *A. ulcerosa* synonymisiert. Ob *A. ulcerosa* nun als eigene Art oder ebenfalls als Synonym von *A. cancellata* zu betrachten ist, wird nicht deutlich. Es ist verständlich, dass diese Art aufgrund ihrer enormen Variabilität der Größe, Körperform, Elytrenskulptur und des großen Verbreitungsgebietes mehrfach beschrieben wurde (CARL 1990). Auf eine mögliche, hier vorkommende Unterart (*A. c. clathrata*, KASZAB 1981) soll aufgrund der taxonomischen Unsicherheiten nicht eingegangen werden. Auffällig ist der starke Größenunterschied der Individuen aus dem Wadi Rum (1000 m SH) zu jenen von Shaubak (1500m SH), der ein Viertel der Körperlänge ausmachen kann.

Die Verbreitung von *Adesmia dilatata* beschränkt sich auf Syrien, Jordanien und den Sinai (ARDOIN 1978). In Jordanien wurde diese Art aus allen südlichen Wüstengebieten, nordöstlich bis Azraq und nach Nordwesten bis in die mediterrane Region des Wadi Shu'eib nahe As Salt bekannt (SCHAWALLER 1982, CARL 1990, JNHM, WAITZBAUER 2002).

Die saharo-arabische Wüstenart *Adesmia montana* ist über eine riesige Fläche von Nordafrika über den Sinai bis Jordanien verbreitet (SCHAWALLER 1982, CARL 1990). Fundorte sind hier nach ARDOIN (1978) das Wadi Rum (SCHAWALLER 1982, WAITZBAUER 2002), Wadi Mujib, Totes Meer, Wadi Araba und Aqaba (CARL 1990, WAITZBAUER 2002). Nach SCHAWALLER (1982) kommt diese Art auch in Al Balqa (= Al Baq'ah), nach Sammlungsprotokollen des JNHM sogar bis nach Amman vor.

Zur sumerisch-turanischen Fauna Arabiens gehört nach KASZAB (1982) *Opatroides punctulatus*, dem heute eine sehr weite Verbreitung vom Mittelmeergebiet bis nach Zentralasien und Westindien, aber auch nach Arabien, Somalia, dem Sudan zu-

kommt. Vom JNHM wird die Art aus dem Norden Jordaniens von Amman und Irbid erwähnt, doch gibt es auch Sammelbelege aus dem Bereich des Wadi Mujib, dem Wadi Araba, Wadi Rum und südlich von Aqaba (WAITZBAUER 2002). Die zahlreichen Fundortdaten von KATBEH-BADER (1996) zeigen eine großräumige Verbreitung über alle biogeographischen Regionen. Die Individuen leben gesellig unter Steinen, trockenem Fallholz und verrotteten Pflanzenresten.

Als kosmopolitisch verbreitete Vorrats-schädlinge – vor allem in Getreide – nennen die Sammelberichte des JNHM *Tribolium confusum*, *Tribolium castaneum* und *Alphitobius diaperinus*. Letztgenannte Art wird auch von KATBEH-BADER (1996) aus dem Norden Jordaniens erwähnt, wie auch die holarktisch verbreitete Art *Tenebrio obscurus*.

Abschließend sollen in diesem Abschnitt Arten angeführt werden, für die Jordanien zwar als Verbreitungsgebiet genannt wird, jedoch keine genaueren Fundorte vorliegen. KASZAB (1982) gibt Jordanien als Verbreitungsgebiet für einige *Anemia*-Arten, an. Es handelt sich durchwegs um in Nordafrika, im Nahen Osten, in Arabien und z. T. in den angrenzenden tropischen Gebieten wie Senegal, Niger, Tschad, Äthiopien und dem Sudan weitverbreitete Arten: *Anemia sardoa*, *Anemia submetallica*, *Anemia brevicollis* und *Anemia asperula*.

Nach KASZAB (1982) und SCHAWALLER (1987) soll in Jordanien die in ganz Nordafrika und Saudi Arabien häufige Art *Akis elevata* vorkommen. Ebenso sei *Clitobius oblongiusculus* erwähnt, dessen Verbreitungsgebiet sich von Algerien über Ägypten, Jordanien, Arabien bis nach Transkaspien und dem Irak erstreckt (KASZAB 1982).

Zusammenfassung

Tenebrioniden bewohnen generell heiße und trockene Lebensräume wie Steppen-, Halbwüsten- und Wüsten-Ökosysteme mit großem Artenreichtum. Dieser Umstand beruht auf der langzeitigen Anpassung an extreme klimatische Bedingungen, wie hohe Temperaturen und Wasserknappheit über längere jahreszeitliche Abschnitte. Das Substrat, meistens weicher Sand, erfordert spezifische morphologische Ausbildungen des

gesamten Körpers, insbesondere der Extremitäten. Tenebrioniden haben außerdem zahlreiche ökophysiologische und ethologische Spezialisierungen entwickelt um sich nicht zu überhitzen, gegen die starke Strahlung zu schützen und um Wasser zu gewinnen – entweder über den Stoffwechsel oder aus dem Lebensraum. Die Tenebrionidenfauna Jordaniens ist durch eine hohe Artendiversität gekennzeichnet. Dieser Umstand resultiert aus der geographischen Lage des Landes mit verschiedenen bioklimatischen und -geographischen Regionen, allerdings ist sie erst ungenügend bekannt. Der Beitrag beschreibt den gegenwärtig aktuellen Status der Schwarzkäfer-Fauna Jordaniens, der zwar 110 Arten umfasst, aber keineswegs die gesamte Diversität darstellt.

Literatur

- ALBERT R., WAITZBAUER W. & G. FRITSCH (1994): Jordan. Report of a zoological and botanical field trip. — Eigenverlag Inst. Pflanzenphysiol. Univ. Wien: 1-110.
- ARDOIN P. (1978): Contribution à l'étude des *Adesmia* (Coleoptera: Tenebrionidae) du Sinai, d'Israël et de Jordanie. — Nouv. Rev. Ent. **8** (3): 295-313.
- BACHMANN G. & K. SPADINGER (1990): Jordanien. Protokoll einer Exkursion. — Explorer-Verlag, Wien: 1-223.
- BARTHOLOMEW G.A., LIGHTON J.R.B. & G.N. LOUW (1985): Energetics of locomotion and patterns of respiration in tenebrionid beetles from the Namib desert. — J. Comp. Physiol. B **155**: 155-162.
- BODENHEIMER F.S. (1935): Animal life in Palestine. — Mayer-Verlag, Jerusalem: 1-507.
- BODENHEIMER F.S. (1937): Prodromus Faunae Palestinae. — Mém. Inst. Egypte (Cairo) **33**: 1-286.
- BROZA M., BORUT A. & M.P. PENER (1976): Osmoregulation in the desert tenebrionid beetle, *Trachyderma philistina* REICHE during dehydration and subsequent rehydration. — Isr. J. Med. Sci. **12**: 868-871.
- CARL M. (1990): Übersicht über die irakischen *Adesmia*-Arten und Neubeschreibung von *Adesmia microgranulata* sp. n. (Coleoptera, Tenebrionidae). — Mitt. Münch. Ent. Ges. **80**: 71-83.
- CARL M. (1992a): A revision of the genus *Microtillus* SOUER 1838 (Coleoptera: Tenebrionidae). — Zool. Middle East **6**: 87-106.
- CARL M. (1992b): Neue und bemerkenswerte Tenebrionidae aus dem Vorderen Orient. — Linzer biol. Beitr. **24** (1): 331-337.
- CARL M. (1994): Beschreibung der präimaginalen Stadien von *Scaurus tristis* OLIVIER unter be-

- sonderer Berücksichtigung der cuticularen Sinnesorgane (Coleoptera: Tenebrionidae). — Kol. Rundschau **64**: 235-240.
- CLOUDSLEY-THOMPSON J.L. (1962): Lethal temperatures of some desert arthropods and the mechanism of heat death. — Entomol. Exp. Appl. **5**: 270-280.
- CLOUDSLEY-THOMPSON J.L. (1991): Ecophysiology of desert arthropods and reptiles. — Springer-Verlag, Berlin: 1-203.
- COUTCHÉ P.A. & J.H. CROWE (1979): Transport of water vapor by tenebrionid beetles. — Kinetics. Physiol. Zool. **52**: 67-87.
- DOYEN J.T. (1988): Description of some phylogenetically important larvae of Tenebrionidae. — Coleopt. Bull. **42**: 258-301.
- EDNEY E.B. (1974): Desert Arthropods. — In: BROWN G.W. jr. (ed.), Desert Biology II: 311-384. Academic Press, New York: 1-601.
- ERNEGGER K. (1994): Lebensformtypen von Schwarzkäfern (Tenebrionidae, Coleoptera) in der nördlichen Sahara. — Unveröff. Diss. Univ. Wien: 1-140.
- GRIDELLI E. (1953a): Catalogo ragionato delle specie di Coleotteri Tenebrionidi dell' Arabia. — Atti Mus. Civ. Storia Nat. Trieste **19** (1): 1-70.
- GRIDELLI E. (1953b): Note illustranti varie specie die Tenebrionidi della Persia e dell' Arabia (Coleopt. Tenebrionidae). — Ann. Mus. Civico Storia Nat. Genova, Suppl. Doriania **1/43**: 1-14.
- HADLEY N.F. (1979): Recent developments in ecological research on desert Arthropods. — J. Arid Environ. **2**: 211-218.
- HAMILTON W.J. III. (1971): Competition and thermoregulatory behavior of the Namib desert tenebrionid genus *Cardiosis*. — Ecology **52**: 810-822.
- HAMILTON W.J. III. (1974): Coloration and its thermal consequences for diurnal desert insects. — In: BROWN G.W. jr. (ed.), Desert Biology II: 67-89. Academic Press, New York: 1-601.
- HAMILTON W.J. III. & M.K. SEELY (1976): Fog basking by the Namib Desert beetle *Onymacris unguicularis*. Nature **262**: 284-285.
- HART H.C. (1891): Some Account of the Fauna and Flora of Sinai, Petra and Wady Arabah, X. — Comm. Palest. Explor. Fund. London: 1-255.
- HEATWOLE H. (1995): Energetics of desert invertebrates. — In: CLOUDSLEY-THOMPSON J.L. (ed.), Adaptations of desert organisms. Springer Verlag Berlin: 1-266.
- JNHM (Jordan Natural History Museum, Irbid): Alphabetic arrangement of Jordanian Coleoptera. — Unpubl. Fauna list: 1-18. (ohne Jahreszahl).
- KASZAB Z. (1979): Insects of Saudi Arabia. Coleoptera: Fam. Tenebrionidae. — Fauna of Saudi Arabia (Basle and Jeddah) **1**: 257-288.
- KASZAB Z. (1981): Insects of Saudi Arabia. Coleoptera. Tenebrionidae (Part 2). — Fauna of Saudi Arabia (Basle and Jeddah) **3**: 276-401.
- KASZAB Z. (1982): Insects of Saudi Arabia, Coleoptera: Fam. Tenebrionidae (Part 3). — Fauna of Saudi Arabia (Basle and Jeddah) **4**: 124-243.
- KATBEH-BADER A. (1996): Contribution to our knowledge of the Tenebrionidae (Coleoptera) of Jordan. — Zoology Middle East **13**: 99-106.
- KATBEH-BADER A., QARQAZ M., AL-OMARI K. & N. HAMIDAN (2000): Wadi Rum protected area; Ecological baseline surveys. Macroinvertebrate baseline survey Feb.-May 2000. — Unpubl. Report RSCN, Amman: 1-91 + 11 Pl.
- KOCH C. (1935): Wissenschaftliche Ergebnisse der entomologischen Expedition seiner Durchlaucht des Fuersten Alexander C. della Torre e Tasso in Palaestina. I. Tenebrionidae. — Bull. Soc. Roy. Ent. Egypte **19**: 262-288.
- KOCH C. (1940a): Über einige neue und interessante, von Johannes Roth 1857 im Wadi Arabah gesammelte Tenebrioniden (Col.). — Mitt. Münch. Entom. Ges. **30**: 84-107.
- KOCH C. (1940b): Phylogenetische, biogeographische und systematische Studien über ungeflügelte Tenebrioniden (Col. Tenebr.). — Mitt. Münch. Ent. Ges. **30** (1): 254-337.
- KOCH C. (1940c): Phylogenetische, biogeographische und systematische Studien über ungeflügelte Tenebrioniden (Col. Tenebr.) II. — Münch. ent. Z. **30** (2): 683-750.
- KOCH C. (1940d): Der saharo-sindhische Verbreitungs-Typus bei der ungeflügelten Tenebrioniden-Gattung *Mesostenia* unter Berücksichtigung ähnlicher biogeographischer Verhältnisse der *Tentyria*-Stamm-Gruppe *Tentyrina*. — Riv. Biol. Colon, Rom **3**: 1-137.
- KOCH C. (1961): Some aspects of abundant life in the vegetationless sand of the Namib Desert dunes. — J. S. W. Afr. Sci. Soc. **15**: 8-32.
- LARMUTH J. (1984): Microclimates. — In: CLOUDSLEY-THOMPSON J.L. (ed.), Sahara desert: 57-66. Pergamon Press, Oxford: 1-384.
- LE HOUEROU H.N. (1986): The desert and arid zones of northern Africa: 101-147. — In: EVENARI M., NOY-MEIR I. & D.W. GOODALL (Eds.), Hot deserts and arid shrublands, B, Ecosystems of the world **12 B**: 1-451.
- LIGHTON J.R.B. (1991): Ventilation in Namib desert tenebrionid beetles: mass scaling and evidence of a novel quantized flutter phase. — J. Exp. Biol. **159**: 249-268.
- LOUW G.N. & M.K. SEELY (1982): Ecology of desert organisms. — Longman, London: 1-194.
- MADDRELL S.H. (1971): The mechanism of insect excretory systems. — Adv. Insect Physiol. **8**: 199-331.
- NICHOLSON S.W. (1980): Water balance and osmoregulation in *Onymacris plana*, a tenebrionid beetle from the Namib desert. — J. Insect Physiol. **26**: 315-320.
- OSCHMAN J.L. & B.J. WALL (1969): The structure of the rectal pads of *Periplaneta americana* L.

- with regard to fluid transport. — *J. Morph.* **127**: 475-510.
- PEYERIMHOFF P. (1920): Sur quelques Tenebrionidae d' Orient (Col.). Description d' un *Pimelia* nouveau. — *Bull. Soc. Ent. France*: 327-329.
- POR F.D. (1975): An outline of the Zoogeography of the Levant. — *Zoologica scripta* **4**: 5-20.
- RAMSEY J.A. (1964): The rectal complex of the meal worm *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae). — *Phil. Trans.Roy. Soc. Ser. B* **248**: 279-314.
- REICHE L. & F. SAULCY DE (1857): Espèces nouvelles ou peu connues des Coléoptères, recueillies par M.F. de SAULCY membre de l' Institut, dans son voyage en Orient. — *Ann. Soc. Ent. France* **5** (3): 169-276.
- REITTER E. (1915): Bestimmungstabelle der echten Pimeliiden aus der palaearktischen Fauna. — *Wiener Ent. Z.* **16**: Bestimmungstabelle der Arten der Gattung *Adesmia* Fisch. aus der palaearktischen Fauna (Col. Tenebrionidae). — *Wiener Ent. Zeitung* **3** (1-2): 1-31.
- REITTER E. (1916): Bestimmungstabelle der Tenebrioniden, enthaltend die Zoopherini, Elenophorini, Leptodini, Stenosini und Lachnogyini aus der palaearktischen Fauna. — *Wiener Ent. Zeitung* **35** (5-7): 129-171.
- SCHAWALLER W. (1982): Tenebrionidae aus dem Vorderen Orient I (Insecta, Coleoptera). — *Stuttg. Beitr. Naturkd. A* **359**: 1-14.
- SCHAWALLER W. (1987): Revision of the Western Palearctic Tenebrionidae (Coleoptera). Part 1. The species of the genus *Akis* HERBST. — *Stuttg. Beitr. Naturkd. A* **403**: 1-21.
- SCHAWALLER W. (1993): New and little known Tenebrionidae (Coleoptera) from the Arabian Peninsula. — *Fauna of Saudi Arabia* (Basle and Jeddah) **13**: 103-109.
- SCHUSTER A. & H. GEBIEN (1938): Tenebrioniden (Col.) aus Arabien. — *Ent. Bl.* **34** (2): 49-62.
- SCHWARZ M. (1994): Phänologie und öko-morphologische Adaptationen zweier Schwarzkäferarten (*Adesmia cancellata clathrata*, *Pimelica arabica edomita*, Tenebrionidae, Coleoptera) aus der südjordanischen Wüste. — Unveröff. Diplomarbeit, Wien: 1-87.
- SPADINGER K., ALBERT R. & W. WAITZBAUER (1995): Jordanien Exkursion 1995. — Unveröff. Exkursionsbericht Univ. Wien: 1-57.
- SPADINGER K., ALBERT R. & W. WAITZBAUER (1996): Jordanien Exkursion 1996. — Unveröff. Exkursionsbericht Univ. Wien: 1-210.
- SPADINGER K., ALBERT R., WAITZBAUER W. & M. WATZKA (1998): Jordanien Exkursion 1998. — Unveröff. Kursbericht Univ. Wien: 1-130.
- WAITZBAUER W. (2002): Vorläufiges Arteninventar der zwischen 1990 und 2002 in Jordanien aufgesammelten Tenebrioniden (Coleoptera). — Unveröff. Manuskript: 1-22.
- WATZKA M., ALBERT R. & W. WAITZBAUER (1999): Lebensraum Wüste. Zoologisch-botanischer Freilandkurs. Unveröff. Kursbericht Univ. Wien: 1-161.
- WATZKA M., ALBERT R. & W. WAITZBAUER (2000): Jordanien Exkursion 2000. — Unveröff. Kursbericht Univ. Wien: 1-136.
- WATZKA M., ALBERT R. & W. WAITZBAUER (2002): Jordanien Exkursion 2002. — Unveröff. Kursbericht Univ. Wien: 1-136.
- WEHNER R. (1989): Strategien gegen den Hitzetod. Thermophilie und Thermoregulation bei Wüstenameisen (*Cataglyphis bombycinus*). — Jubiläumsbd. Akad. Wiss. Lit. Mainz: 101-112.

Anschriften der Verfasser:

Univ.-Prof. Dr. Wolfgang WAITZBAUER
 Katharina PUSCHNIG
 Universität Wien
 Institut für Ökologie und Naturschutz
 Althanstraße 14
 A-1090 Wien/Austria
 E-Mail: Wolfgang.Waitzbauer@univie.ac.at

Mag. Bibiane PETUTSCHNIG
 147 South Oxford Street, Apt. 4B
 Brooklyn NY 11217
 USA
 E-Mail: b.petutschnig@gmx.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denisia](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [0014](#)

Autor(en)/Author(s): Waitzbauer Wolfgang, Puschnig Katharina, Petutschnig Bibiane

Artikel/Article: [Die Schwarzkäfer \(Tenebrionidae\) Jordaniens 283-307](#)