

Aktionsraum und Anpassungsphänomene des Dünenkäfers *Onymacris laeviceps* Gebien (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) in der Namibwüste

von

HUBERT ROER

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Einige Vertreter der Gattung *Onymacris* gehören zu den auffälligsten tag- und dämmerungsaktiven Schwarzkäfern (Tenebrionidae) der inneren Namib Südwestafrikas. Ihr Lebensraum erstreckt sich von den teilweise vegetationslosen Barchandünen bis hin zu den von Galeriewäldern eingesäumten Trockenflüssen, die nur während der Regenzeit nach starken Niederschlägen im Hochland gelegentlich für kurze Zeit Oberflächenwasser führen.

Von den *Onymacris*-Arten, die im Gebiet von Gobabeb (Br. 23°34' S; L. 15°03' E; 408 m) eine für extreme Wüstengebiete ungewöhnlich hohe Populationsdichte erreichen können, ist *rugatipennis* bevorzugter Trockenflußbettbewohner und Pflanzenfolger. Demgegenüber meidet *plana* das Kuiseb-Flußbett, ist aber im übrigen ebenfalls ein Pflanzenfolger. Auf ihn übt der Naras-Strauch *Acanthosicyos horrida* eine besondere Anziehungskraft aus.

In früheren Arbeiten habe ich über Anpassungsphänomene von *O. rugatipennis* (Haag 1875) an das Trockenflußbett des Kuiseb und über das Migrationsverhalten von *O. plana* Peringuey aufgrund von Wiederfinden im Freiland ausgesetzter markierter Käfer berichtet. Im vorliegenden Beitrag wird als weiterer Vertreter dieser Tenebrioniden-Gattung die Species *laeviceps* anhand von Freilandexperimenten untersucht, wobei auch hier Anpassungsphänomene an diesen extremen Wüstenbiotop im Mittelpunkt stehen.

Nach Penrith (1975) erstreckt sich die geographische Verbreitung von *O. laeviceps* über ein Dünenareal, das von Lüderitz im Süden bis zum mittleren Kuiseb im Norden reicht. Zum jahreszeitlichen Auftreten der Käfer haben Holm & Edney (1975) und Holm & Scholz (1980) einige Ergebnisse publiziert, die sich vorwiegend auf Fallenfänge stützen. Danach sind die Imagines zwar wie auch bei *plana* und *rugatipennis* das ganze Jahr über im Gebiet anzutreffen, jedoch nur in den Sommermonaten in großer Anzahl aktiv. Während sich die Aktivität der Käfer im Winter über den ganzen Tag erstreckt, sind sie in

der heißen Jahreszeit vormittags und dann erst wieder vom Nachmittag bis zum späten Abend auf der Sandoberfläche anzutreffen. Das Fehlen aktiver Käfer während der Mittagshitze im Sommer erklärt sich aus der lethalen Temperaturgrenze, die nach Edney (1971) bei 48–49° C anzusetzen ist und die damit etwa 2° niedriger als bei *plana* liegt.

Ordnet Koch (1962) *rugatipennis* und *plana* in die Gruppe der Pflanzenfolger ein, so stellt er *laeviceps* zu den ultra-psammophilen Dünenbewohnern der Namibwüste, deren Nahrung nicht aus lebenden Pflanzenteilen, sondern aus Detritus bestehen soll. *O. laeviceps* wäre somit nach Koch nicht auf die Dünenvegetation angewiesen.

Untersuchungsgebiet und Methode

In Anlehnung an unsere *plana*- und *rugatipennis*-Untersuchungen wurden auch diese Freilandexperimente im Raum Gobabeb durchgeführt, wo drei Landschaftstypen zusammenstoßen. Im Norden erstreckt sich eine nahezu vegetationsfreie Steinwüste, und im Süden liegen ausgedehnte Barchan-Wanderdünenfelder. Dazwischen schiebt sich als dritter Biotop der Trockenfluß des Kuiseb mit seinem stellenweise galerieartigen Baumbestand im Uferbereich. Eine detaillierte Biotopbeschreibung sowie Angaben zum allgemeinen Witterungsverlauf während dieser Jahreszeit habe ich 1975 und 1977 gegeben (Roer, 1975 und 1977).

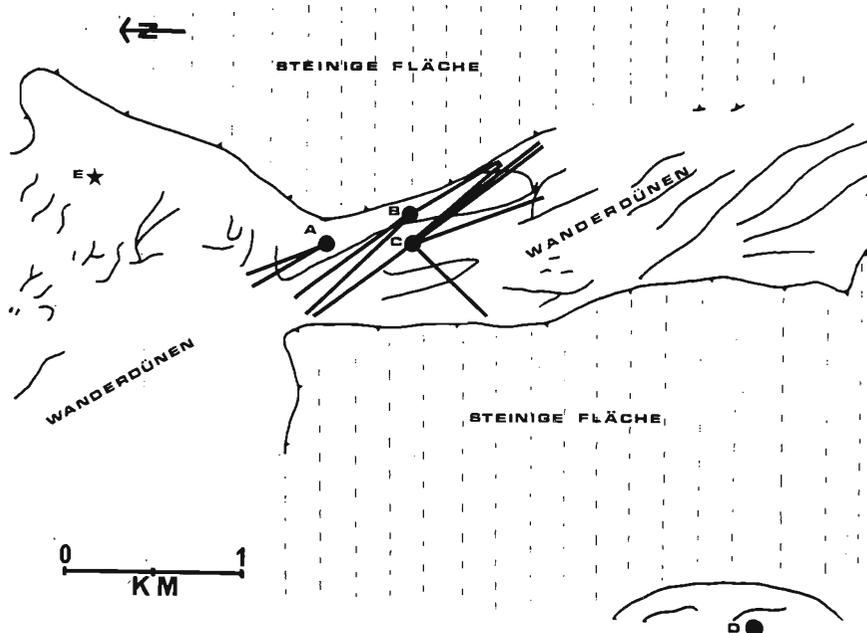


Abb. 1: Kontrollgebiet „Wanderdünen“ bei Gobabeb/Namib mit den entferntesten Wiederfinden bei A–C freigelassener markierter Käfer.

Die Untersuchungen an *O. laeviceps* beziehen sich auf ein wenige Kilometer von Gobabeb entferntes Dünenfeld, das von einer unmittelbar an den Trockenfluß angrenzenden Hochdüne ausgehend in etwa südlicher Richtung verläuft und sich nach dort allmählich absenkt. Dieses Dünenfeld wird im Osten und Westen von ebenen Steinflächen eingesäumt. Nach Westen erstreckt sich in etwa zwei Kilometer Entfernung parallel dazu ein weiteres Dünenfeld (Abb. 1). Charakterpflanze dieser Dünen ist die perennierende Graminee *Stipagrostis sabulicola*. Sie bildet solitäre, über 1 m hohe Horste und findet sich vorwiegend in den Senken zwischen den Dünenkämmen (Abb. 2). Die Blütezeit dieser Staude fiel in den Kontrolljahren in die Monate Februar—März.



Abb. 2: Bevorzugter Biotop von *Onymacris laeviceps* mit Horsten der Graminee *Stipagrostis sabulicola*.

Die Freilandexperimente beziehen sich im wesentlichen auf im Kontrollgebiet eingetragene und nach der Markierung an drei Lokalitäten ausgesetzte Käfer. Zur Kennzeichnung der Versuchstiere wurden — wie 1975 beschrieben — mit fortlaufenden Nummern versehene Farbpapieretiketten auf die (bei den Adesmiini miteinander verwachsenen) Elytren geklebt (Abb. 3). Zusätzlich erhielten die Käfer als Tageskennzeichen Farblacktupfer aufgetragen. Auf diese Weise ließen sich auch solche Versuchstiere noch wiedererkennen, deren Nummernplättchen sich beim Umherklettern in den harten *Stipagrostis*-Halmen von der Kutikula gelöst hatten.

Aufgrund ihrer Farbsignierung sind auf dem Dünensand umherlaufende oder in den *Stipagrostis*-Horsten nahrungssuchende Versuchstiere tagsüber leicht erkennbar. Da *laeviceps*-Käfer aber auch in den ersten Nachtstunden aktiv sind und sie sich andererseits tagsüber viele Stunden im Sand verborgen halten können, mußten verschiedene Fangmethoden eingesetzt werden: 1. Kontrollen zur Erfassung der tagaktiven Ver-



Abb. 3: Gekennzeichnetes *laeviceps*-Weibchen an einer Blütenrispe.

suchstiere und 2. Ausgraben der inaktiven Käfer aus dem Sand. Auf die Benutzung von Bodenfallen wurde verzichtet, weil *laeviceps*-Weibchen infolge geringerer Laufaktivität gegenüber den Männchen in Bodenfallen stark unterrepräsentiert sind.

Zur Ermittlung der Lebensdauer von *O. laeviceps* wurden etwa 100 dieser Versuchskäfer nach Abschluß der Freilanduntersuchungen eingetragen und in einer Klimakammer des Museums Koenig in Bonn unter Wüstenklimabedingungen in Sandkästen gehalten.

Versuche

Den Freilandversuchen des Jahres 1982 waren Vorversuche am Freilassungsort E im Januar—März 1975 vorausgegangen, die erste Hinweise über den Aktionsraum und den Fortpflanzungszyklus von *laeviceps* geben sollten (Abb. 1). Ihnen folgten die Hauptversuche in der Zeit vom 16. 2. bis 15. 3. 1982. An vier Startplätzen, A—D, wurden Käfer in unterschiedlicher Anzahl freigelassen. Über Einzelheiten gibt Tabelle 1 Auskunft, die Lage der Auflaßorte ist aus Abb. 1 ersichtlich. Das Kontrollgebiet umfaßt zunächst das als „Wanderdünen“ bezeichnete Gelände, in dem die Startplätze A, B und C liegen, in einer Ausdehnung von etwa 4,5 km Länge und 1—2 km Breite. Hinzu kommt die „steinige Fläche“ östlich des Dünengebietes bis zum Kuiseb-Trockenflußbett. Bei den im benachbarten Dünenfeld (Startplatz D) ausgesetzten Tieren wurden keine Wiederfundkontrollen vor Ort vorgenommen, da es hier lediglich darauf ankam, Zuwanderungen über die sandfreie steinige Fläche in die ostwärts angrenzende Dünenzone zu erkennen. Ebenso hatten

Tabelle 1: Zusammenstellung aller in den Dünen bei A—D freigelassener, individuell signierter Käfer und Anzahl der innerhalb der Kontrollzeit wiedergefangenen Versuchstiere.

| Freilassungs- ort | Datum | Anzahl | davon | | | Wieder- funde |
|----------------------|------------|--------|-------|-----|----------|-------------------|
| | | | ♂ | ♀ | Geschl.? | |
| A | 21. II. 82 | 155 | — | — | 155 | 6 |
| | 22. II. | 77 | — | 24 | 53 | 2 |
| B | 23. II. | 131 | — | 36 | 95 | 22 |
| | 27. II. | 222 | 84 | 138 | | 88 |
| C | 23. II. | 55 | — | — | 55 | 16 |
| | 24. II. | 145 | 64 | 81 | | 33 |
| | 26. II. | 251 | 63 | 188 | | 95 |
| | 1. III. | 185 | 97 | 83 | 5 | 27 |
| | 3. III. | 235 | 104 | 123 | 8 | 63 |
| | 4. III. | 192 | 105 | 87 | | 40 |
| | 5. III. | 256 | 146 | 110 | | 75 |
| | 6. III. | 208 | 108 | 100 | | 78 |
| 8. III. | 156 | — | 19 | 137 | 47 | |
| D | 18. II. | 84 | — | — | 84 | keine |
| | 19. II. | 439 | 156 | 114 | 169 | keine |
| Summe | | 2791 | | | | 592 (= 26,1 %) |

unsere Kontrollgänge auf der steinigen Fläche östlich der Auflaßorte A—C zum Ziel, Abwanderungen markierter Käfer in Richtung Kuiseb nachzuweisen.

Die Anzahl der im Kontrollgebiet bis zum 15. 3. 1982 wiedergefangenen Versuchstiere beläuft sich auf 592 Individuen. Hinzu kommen maximal 62 Tiere, die aufgrund ihrer Tageskennzeichen wiedererkannt werden konnten. Geht man von den im täglichen Kontrollgebiet um die Startplätze A—C ausgesetzten 2268 Käfern aus, so liegt die Wiederfundquote bei 26,1 % individuell gekennzeichnete Käfer. Wie aus Tabelle 1 ersichtlich, fehlen von den bei D in der Nachbardüne ausgesetzten Käfern jegliche Wiederfunde aus dem Kontrollgebiet.

Zur Bionomie der Käfer

In den Dünen bei Gobabeb tritt *O. laeviceps* während der heißen Jahreszeit ab Mitte Februar relativ zahlreich auf, erreicht aber nach Seely (1973) die Po-

populationsdichte von *plana* und *rugatipennis* nicht. In der Zeit vom 21. 2. bis 8. 3. 1982 wurden im Untersuchungsgebiet 2404 Käfer eingetragen. Geht man von den täglichen Kontrollen während der gesamten Beobachtungszeit aus, so ergibt sich hier eine Populationsdichte von schätzungsweise 5000 Imagines. Nach Stichproben, die ich zwischen Januar und März 1975 und 1979 bei Gobabeb durchführte, ist die Zahl der aktiven Käfer im Januar gering, jedoch bereits in der 1. Februarhälfte stärker, und sie erreicht im März einen Höhepunkt. Diese progressive Bestandszunahme führe ich auf das Schlüpfen der Jungkäfer zurück, das in diese Zeit fällt. So fanden sich bei unseren Käferfängen im Februar—März 1982 wiederholt frisch geschlüpfte Imagines mit noch nicht erhärteter Kutikula. Phänologisch fällt das Populationsmaximum mit der Hauptblütezeit von *Stipagrostis sabulicola* in diesem Dünengebiet zusammen. Nach Seely (briefliche Mitteilung vom 18. 11. 1982) findet man blühende *Stipagrostis* in diesem östlich von Gobabeb gelegenen Untersuchungsgebiet zwar in der Zeit von November bis April — und hier unabhängig von Regenniederschlägen —, jedoch konzentriert sich die Hauptblüte der *sabulicola*-Horste auf den Monat Februar. Demgegenüber erstreckt sich die Blütezeit dieses perennierenden Grases im Raum westlich von Gobabeb, d. h. zur Küste hin, über einen Zeitraum von Januar bis Juni.

Die Tagesaktivität der Käfer war während unserer Kontrollzeit in der ersten Tageshälfte nur sehr gering. Hohe Werte erreichte sie dagegen in den Nachmittag- bis frühen Abendstunden, um dann mit Einbruch der Dunkelheit wieder stark abzunehmen. Nahrungsuchende *laeviceps* trifft man aber noch nach Einbruch der Dunkelheit in den *Stipagrostis*-Horsten an.

Bei den nachmittäglichen Kontrollen begegneten uns in den vegetationsfreien Dünenbereichen und hier insbesondere dort, wo der Wind Detritus abgelagert hatte, kleine Gesellschaften umherlaufender *laeviceps*. Vor allem waren es Männchen, die sich hier einander verfolgten oder im Detritus Nahrung suchten. Näherte man sich ihnen, so tauchten sie entweder im lockeren Flugsand unter, oder sie liefen in den steilen Dünen hoch, um jenseits des Kammes zu verschwinden. Ganz offensichtlich handelt es sich hier um bevorzugte Balzplätze, denn bringt man diese umherlaufenden Männchen mit Geschlechtspartnern zusammen, so löst das bei ihnen Paarungsverhalten aus.

In der ersten Märzhälfte nahm der Käferbestand an diesen Balzplätzen ab, gleichzeitig verstärkte sich das paarweise Auftreten im Bereich der *Stipagrostis*-Horste. So war ein zu Beginn der Kontrollen gut besuchter Balzplatz am 12. März verwaist.

Im Gegensatz zu ihren Geschlechtspartnern wurden *laeviceps*-Weibchen im Februar—März weitgehend im Bereich der *Stipagrostis*-Horste angetroffen. Sie absolvierten hier während der Blütezeit und Samenreife dieses Dünengrases ihren Reifungsfraß (Abb. 4). Trifft man sie tagsüber nicht in den Rispen bei der Nahrungssuche an, so halten sie sich im Sand zwischen den Halmen

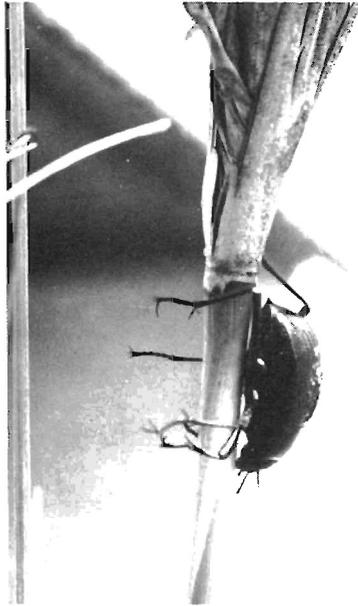


Abb. 4: An einem *sabulicola*-Stengel herunterkletterndes Weibchen.

verborgen. Bei drohender Gefahr lassen sich die in den Horsten umherkletternden Käfer zu Boden fallen, bevor sie im Sand Schutz suchen. Die Tatsache, daß wir im Februar—März 1982 keinen Horst antrafen, in dem nicht wenigstens einige Weibchen im Sand ausgegraben werden konnten, beweist die enge Bindung an dieses Dünengras. Zählt man nämlich die an den oberirdischen Pflanzenteilen fressenden Käfer hinzu, so ergaben sich Ansammlungen von 50—100 *laeviceps* pro *Stipagrostis*-Horst.

Ab Ende Februar nahm die Zahl der paarweise auftretenden Käfer zu. Vielfach hielten sich die Männchen in einiger Distanz zu ihren Geschlechtspartnern, etwa bei der Nahrungssuche in den Blütenrispen. Die angepaarten Tiere leben offenbar längere Zeit beisammen. Kopulierende *laeviceps* wurden nur gelegentlich festgestellt. Häufig fanden wir jedoch bewegungslos auf der Sandoberfläche verharrende Männchen und dicht darunter — jedoch nicht sichtbar — das Weibchen. Andererseits trafen wir beim Graben unter den Horsten auch Pärchen einige cm unterhalb der Erdoberfläche zwischen *sabulicola*-Wurzeln an.

Nach unseren Beobachtungen erfolgt die Eiablage im Bereich der *Stipagrostis*-Büsche. Im März trafen wir hier gelegentlich einzelne Weibchen auf der Sandoberfläche mit ausgezogenem Legebohrer. Bei Stichproben konnten auch Weibchen mit legereifen Eiern nachgewiesen werden. So waren z. B. am

3. März von 5 kontrollierten Weibchen zwei legebereit, und am 6. März hatten von 3 Weibchen zwei heranreifende Eier in ihren Ovarien. Demgegenüber hatte von 10 am 10. März kontrollierten Weibchen keines in Entwicklung begriffene Eier. Möglicherweise hatten diese bereits abgelegt. Die Eiproduktion ist bei dieser Species offenbar wie bei *plana* und *rugatipennis* gering anzusetzen. Während Seely (1973) bis zu 12 Eier pro *laeviceps*-Weibchen angibt, fand ich maximal nur 5.

Ebenso wie *plana* ist auch *laeviceps* ein ausdauernder Läufer, der sich selbst auf dem lockeren Dünen sand noch rasch fortzubewegen weiß. Wir hatten daher bei unseren Freilandversuchen davon auszugehen, daß Migrationen zumindest zwischen benachbarten Sanddünenfeldern für beide Arten zum Verhaltensinventar gehören. Zur Klärung dieser Frage wurden folgende Untersuchungen vorgenommen:

1. Umfassende Wiederfundkontrollen im Auflaßgebiet der Versuchstiere A—C.
2. Kontrolle der das Dünenfeld A—C umgebenden steinigen Fläche auf markierte wie auch unsignierte *laeviceps*.
3. Nachweis von Immigrationen bei D ausgesetzter markierter Käfer in das Dünengebiet A—C.

Tabelle 2: Entfernteste Wiederfunde der markierten Käfer und Zeitspanne zwischen Start und Wiederfang in Tagen.

| Freilassungs-ort | Nr. | Ge- schlecht | Tage zwischen Start und Wiederfund | Richtung und Entfernung zum Wiederfundort |
|------------------|----------------------------|-----------------|---|---|
| A | J - 96 | ♂ | 15 | NW 500 m |
| | J -197 | ♂ | 15 | NW 500 m |
| B | G-193 | ♀ | 11 | NW 750 m |
| | S -182 | ♀ | 11 | NW 750 m |
| | G-227 | ♀ | 11 | NW 750 m |
| | S-203 | ♀ | 11 | NW 750 m |
| | S - 9 | ♂ | 18 | SE 550 m |
| C | E-309 | ♀ | 4 | NW 650 m |
| | H-111 | ♀ | 4 | SW 550 m |
| | E- 77 | ♀ | 10 | SSE 750 m |
| | Tageszeichen v. 4. III. | ♂ | 9 | SE 900 m |
| | Tageszeichen v. 1. III. | ♂ | 12 | SE 900 m |
| | P- 65 | ♂ | 5 | SE 650 m |

Die entferntesten Wiederfundpunkte in A–C freigelassener Käfer sind in Abb. 1 zusammengestellt (siehe auch Tabelle 2). Danach wurde kein Versuchstier mehr als 900 m vom Auflaßort entfernt wiedergefunden. Eine bevorzugte Ausbreitungsrichtung läßt sich zwar nicht erkennen, doch ist nicht auszuschließen, daß der Verlauf der Dünenkämme und -täler einen gewissen Leitlinieneinfluß ausübt. Es zeigte sich ferner, daß weder Zuwanderung von außen ins Kontrollgebiet nachweisbar war, noch fanden sich in den steinigen Flächen *laeviceps*-Käfer, die auf Einwanderung in dieses Dünenfeld hätten schließen lassen. Nur einmal wurde ein unmarkiertes Männchen etwa 100 m vom Dünenrand entfernt in der Nähe eines *Stipagrostis*-Horstes zwischen Steinen umherlaufend angetroffen. Die Tatsache, daß die Masse der Versuchstiere noch nach Tagen im Umkreis von ca. 100 m um die Auflaßorte an *Stipagrostis*-Büschen bzw. an Dünenkämmen gefunden wurde und sich die Weibchen erst nach Ablauf einer Woche größtenteils auf die umliegenden Horste verteilt hatten, spricht gegen einen die benachbarten Dünenfelder umfassenden Aktionsraum dieser Population.

Zieht man die Lebenserwartung von *O. plana* und *rugatipennis* im Freiland zum Vergleich heran, dann dürften auch die *laeviceps*-Käfer langlebig sein. Mir stehen zwar noch keine diesbezüglichen Freilandwiederfunde markierter Käfer zur Verfügung, es weisen jedoch Gefangenschaftsbeobachtungen in einer Wüstenkammer des Museums Koenig Bonn darauf hin, daß die Imagines zwei Vegetationsperioden überleben können. So hat eines von 30 am 4. 3. 1979 im Untersuchungsgebiet Gobabeb eingetragenen *laeviceps*-Weibchen bis zum 7. 12. 1980 in Gefangenschaft gelebt und damit ein Mindestalter von einem Jahr und 9 Monaten erreicht. Eingehende diesbezügliche Labor-Untersuchungen, die gleichzeitig auch Fragen des Diapauseverhaltens klären sollen, sind noch nicht abgeschlossen.

Feinde

Angesichts der hohen Populationsdichte von *O. laeviceps* in der inneren Namibwüste ist nicht auszuschließen, daß sich räuberische Feinde, die in dieser kargen Region heimisch sind, auf das Erbeuten von *laeviceps*-Käfern spezialisiert haben. Ich konnte bei meinen Freilanduntersuchungen zwei Prädatoren ermitteln, die diesen Käfern offenbar gezielt nachstellen. Wie Fährten im Sand nachweisen und Beobachtungen bestätigen, durchstreifen Schakale in unregelmäßigen Abständen vor allem nachts die Dünen bei Gobabeb. Sie laufen dabei nahezu jeden *Stipagrostis*-Horst an und durchsuchen dort den Sand. Ebenso werden Ansammlungen von Detritus im Bereich der Dünenkämme von ihnen durchsucht. Da sich im Kot der Schakale Chitintteile von *plana* und *laeviceps* zahlreich finden, müssen wir annehmen, daß sie die Käfer sehr erfolgreich ausgraben und erbeuten. Nach den Kotanalysen zählt *laeviceps* während dieser Jahreszeit zum festen Beutebestand des Schakals.

Imagines von *laeviceps* erbeutet auch das Namib-Chamaeleon (*Chamaeleo namaquensis*) (Abb. 5). Während der *Stipagrostis*-Blüte traf ich einzelne Tiere auf Beutefang in den oberen Pflanzenteilen zwischen den ihren Reifungsfraß durchmachenden *laeviceps*-Käfern an. Allerdings ist *Ch. namaquensis* im Kontrollgebiet keineswegs häufig anzutreffen, so daß ihm hier populationsdynamisch wohl keine entscheidende Bedeutung beigemessen werden kann (Holm & Scholz 1980).



Abb. 5: Auf Beute lauernes Namib-Chamaeleon (*Chamaeleo namaquensis*) an *Stipagrostis sabulicola*. (Fotos vom Verfasser)

Besprechung der Ergebnisse

Die hohe Laufaktivität und -geschwindigkeit tagaktiver Namibwüstenkäfer der Gattung *Onymacris* hat sicher zu der verbreiteten Annahme geführt, diese Schwarzkäfer seien zur Überwindung größerer Distanzen prädestiniert und müßten folglich den Migranten zugeordnet werden. So schreiben z. B. Hamilton III et al. (1976) in ihrem der sozialen Organisation von *O. rugatipennis* gewidmeten Beitrag "many individuals move long distances from the place where they were active on the preceding day". Belegt wurden diese Angaben jedoch von den genannten Autoren nicht. In früheren Arbeiten hatte ich den Aktionsraum von *O. plana* und *rugatipennis* in der inneren Namib untersucht (Roer, 1975, 1977 und 1981), und zwar während der heißen Jahreszeit von Januar bis März. Dabei konnten in Freilandversuchen bei *O. plana* sich über 10—20 km Entfernung erstreckende und zu benachbarten Dünenfeldern führende Wanderungen einzelner Käfer nachgewiesen werden, während sich im Gegensatz hierzu bei *rugatipennis* keine Wiederfunde zeigten, die über 1,5 km von ihrem Auflaßort hinausreichten.

Unsere sich auf die gleiche Jahreszeit beziehenden Untersuchungen an *O. laeviceps* geben uns ebenfalls keine Hinweise auf ausgedehnte, mit *plana* vergleichbare Wanderleistungen. Es zeigt sich hier vielmehr eine Parallele zu *rugatipennis*. Offenbar haben beide Arten einen im Vergleich zu *plana* räumlich relativ eng begrenzten Aktionsraum.

In seiner grundlegenden Studie über die Tenebrionidenfauna der Namib widmet Koch den Barchan-Dünenbewohnern besondere Aufmerksamkeit (Koch 1962). Arten, die unabhängig von lebenden Pflanzen existieren können und die auch nicht von diesen angezogen werden, bezeichnet er als ultrasammophil (... "for they no longer depend on active plant life, but just dwell anywhere in the barren wastes of sand, without necessary being attracted by plants, or gravitating towards any other central object."). Zu diesen hochspezialisierten Dünenbewohnern stellt Koch auch einige *Onymacris*-Arten, darunter *O. unguicularis* mit seinen Subspecies *polita*, *laeviceps*, *brincki*, *candidipennis* und *O. bicolor* mit der Subspecies *marshalli*. Inzwischen hat Penrith nachgewiesen, daß *laeviceps* als eigene Art anzusehen ist (Penrith, 1975). Am Rande sei erwähnt, daß *unguicularis* im Gegensatz zu *laeviceps* in den Dünen bei Gobabeb nur eine sehr geringe Dichte erreicht. So standen bei meinen Fängen im Jahre 1982 2268 eingetragenen *laeviceps* nur 5 *unguicularis* gegenüber. Den ultra-psammophilen Arten stellt Koch die Gruppe der "plantfollowers" gegenüber, zu denen er *O. plana* und *rugatipennis* rechnet. Die vorliegenden Untersuchungen lassen vermuten, daß Koch sich bei dieser Aussage auf jene *laeviceps* stützt, die sich vor allem im Bereich der Dünenkämme und im dort abgelagerten Detritus in den Sommermonaten oft in großer Anzahl aufhalten, nämlich um männliche Käfer. Diese locken durch ihre hohe Laufaktivität nicht nur die Aufmerksamkeit des Beobachters auf

sich, sie werden auch bei der hier unter Coleopterologen üblichen Fallenfangmethode vorwiegend erbeutet. So waren z. B. von 250 aus Barberfallen stammenden und mir am 18. 2. 1982 übergebenen *laeviceps* 80 % männlichen Geschlechts. Während aber in der hochsommerlichen Schlüpf- und Paarungszeit die Männchen in den vegetationsfreien Bereichen der Dünen überrepräsentiert sind, überwiegen die Weibchen in den *Stipagrostis*-Horsten. Die Tatsache, daß die Weibchen hier nicht nur ihren Reifungsfraß absolvieren, sondern auch zur Eiablage kommen, läßt auf eine enge Bindung von *O. laeviceps* an *Stipagrostis sabulicola* schließen. Daraus ist zu folgern, daß *laeviceps* und *plana*, die beide in den Dünen vorkommen, den Pflanzenfolgern zugeordnet werden müssen. Obwohl beide im Bereich der Dünen in den *Stipagrostis*-Horsten anzutreffen sind, besteht zwischen ihnen keine unmittelbare Nahrungskonkurrenz, denn *plana* fehlt die Fähigkeit, zur Nahrungssuche an den Grashalmen hochzuklettern und die *sabulicola*-Blüten- und Fruchtrispen auszufressen.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Frau Dr. M.K. Seely, Direktor der Desert Ecological Research Station Gobabeb, Walvis Bay, S.W.A./Namibia, und ihren Mitarbeitern, einmal für die großzügige Unterstützung meiner Untersuchungen in der Namib und zum anderen für bereitwillige Auskünfte hinsichtlich phänologischer Daten. Ferner danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Förderung dieser Arbeiten.

Zusammenfassung

Der tag- und dämmerungsaktive Wüstenschwarzkäfer *Onymacris laeviceps* Gebien (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini), ein zum Massenaufreten neigender, laufgewandter Sanddünenbewohner der inneren Namib Südwesafrikas (Namibia), hat im Vergleich zu der im gleichen Biotop lebenden verwandten Species *O. plana* nur einen begrenzten Aktionsraum. Dieser beschränkt sich nach im Februar–März 1982 bei Gobabeb (23°34' S, 15°03' E, 408 m) durchgeführten Freilandversuchen mit markierten Käfern auf ein Dünenfeld, während bei *plana* zur gleichen Jahreszeit Migrationen zu benachbarten Dünenarealen normal sind.

Die weiblichen *laeviceps* zeigen eine enge Bindung an die in den tieferen Lagen der Dünenfelder üppige Horste bildende Graminee *Stipagrostis sabulicola*. Zum einen machen sie hier ihren Reifungsfraß durch, zum anderen kommen sie im Bereich der Horste zur Eiablage. Demgegenüber konzentrieren sich die Männchen im Bereich der Dünenkämme, wo sie sich vorzugsweise von Detritus ernähren. Obwohl *O. plana* und *laeviceps*-Weibchen als Pflanzenfolger einzustufen sind, die sich in ein und demselben Biotop auf dieser Graminee konzentrieren, besteht zwischen ihnen keine unmittelbare Nahrungskonkurrenz, da nur *laeviceps* befähigt ist, an den *Stipagrostis*-Halmen bis zu den Rispen hochzuklettern und diese Futterquelle zu nutzen.

Summary

The day-active desert tenebrionid beetle *Onymacris laeviceps* Gebien (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) is a very quick running inhabitant of sand dunes of the Inner Na-

mib in Southwest Africa and tends to gradations. In comparison with the related species *O. plana* which lives in the same habitat, it has a rather limited range. According to investigations performed in February and March 1982, near Gobabeb (23°34'S, 15°03'E, alt. 408 m) with marked beetles, this is restricted to one dune area while in *plana* in the same season migrations to the neighbouring dune area are normal.

Females of *O. laeviceps* show a close bond to *Stipagrostis sabulicola* (Fam. Gramineae) which produces big patches in the depressions of the dune areas. On the one hand, they here have their maturity meal, on the other hand they lay their eggs in the neighbourhood of the patches. Meanwhile the males concentrate in the zones of the dune ridges where they feed primarily on detritus. Whereas the females of *O. laeviceps* and *O. plana* have to be classified as plant followers, since they concentrate in the same habitat upon the same plant, there is no direct food competition; only *laeviceps* is able to climb up to the panicle of *Stipagrostis* to use this food.

Literatur

- Edney, E.B. (1971): The body temperature of Tenebrionid beetles in the Namib Desert in Southern Africa. — J. exp. Biol. 55: 253—272.
- Hamilton III, W.J., R.E. Buskirk & W.H. Buskirk (1976): Social organization of the namib desert tenebrionid beetle *Onymacris rugatipennis*. — Can. Entomol. 108: 305—316.
- Holm, E., & E.B. Edney (1973): Daily activity of Namib Desert arthropods in relation to climate. — Ecology 54: 45—57.
- & C.H. Scholtz (1980): Structure and pattern of the Namib Desert dune ecosystem at Gobabeb. — Madoqua 12: 5—39.
- Koch, C. (1962): The Tenebrionidae of Southern Africa. XXXI. Comprehensive notes on the tenebrionid fauna of the Namib Desert. — Sci. Pap. Namib Desert Research Station 10: 108 pp.
- Penrith, M.L. (1975): The species of *Onymacris* Allard (Coleoptera: Tenebrionidae). — Cimbebasia, Ser. A, 4: 48—97.
- Roer, H. (1975): Zur Lebensweise des Namibwüstenkäfers *Onymacris plana* Peringuey (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) unter besonderer Berücksichtigung seines Migrationsverhaltens. — Bonn. zool. Beitr. 26: 239—256.
- (1977): Aktionsraum und Anpassung des Namibwüstenkäfers *Onymacris r. rugatipennis* (Haag 1875) (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) an das Trockenflusßbett des Kuiseb in Südwestafrika. — Zool. Jb. Syst. 104: 560—576.
- (1981): Weitere Untersuchungen zur Anpassung des Namibwüstenkäfers *Onymacris r. rugatipennis* (Haag 1875, Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) an das Trockenflusßbett des Kuiseb in Südwestafrika. — Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. 3: 218—222.
- Seely, M.K. (1973): Factors controlling reproduction of certain Namib Desert tenebrionids. — Madoqua, Ser. 2, 2: 63—65.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hubert Roer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.