

Katedra zoologie, anthropologie a didaktiky biologie přírodovědecké fakulty  
University Palackého v Olomouci  
Vedoucí katedry: Prof. RNDr. Josef Šula

## Sezónní výskyt hrobaříků v polních entomocenózách (Col. Silphidae)

Bořivoj Novák  
(Předloženo dne 25. listopadu 1960)

### Úvod

Z podnětu Entomologické laboratoře ČSAV v Praze věnoval jsem se od roku 1956 studiu entomocenáz řepy cukrovky a řepy semenačky. Bohaté sběry získané běžnými sběrnými metodami mohly být zpracovány v rámci daných možností jen po částech. Vyčlenil jsem proto z úlovku do zemních pastí nejdříve soubor 10 780 hrobaříků a dospěl jsem po náležité analýze k pozoruhodným, obecně platným poznatkům o sezónním výskytu hrobaříků v polních entomocenózách.

Při třídění materiálu ulpívají drobní drabčíci, dřepčíci, máločlenci aj. brouci na robustních hrobařících a střevlících a tak i po stránce metodické bylo výhodnější zpracovat nejdříve hrobaříky, tj. podstatnou část biomasy ve sběrech.

Hrobaříci obraceli na sebe pozornost již od pradávna. Hlavní období jejich denní aktivity spadá do večerních a nočních hodin, kdy čile létají a křížují daným prostorem (orientační lety), dokud nezachytí příznivou pačhovou stopu z mršin. Pokud nejsou pod mršinami, ukryvají se přes den v půdě, v travnatých porostech atp.; vyčnívajícími tykadly se přitom velmi přesně orientují k mršinám. Chladné jarní a podzimní večery snižují aktivity hrobaříků, a proto tehdy létají i za slunných dnů.

Zahrabávání mrtvol drobných obratlovců bylo brzy uváděno ve vztahu k rozplozování hrobaříků. Píše o tom již v druhé polovině 18. století G. Leditisch, M. Elm, R. sel v on R. Rosenhof a jiní (viz Pukowská [43]). Složité instinktivní akty související s přímým zajišťováním potomstva dostatkem potravy a přímým krmením larev (což činí brouci jen výjimečně) svedly mnohé z badatelů k chybným výkladům např. o inteligenci hrobaříků, o společném „úsilí“ několika hrobaříků při zahrabávání zdechliny, o „sociálních instinktech“ nebo dokonce o „altruistickém instinktu“, účelných aktech ve prospěch jiného „fremdienlicher Zwegmessigkeit“ atp. Pukowská píše, že takto interpretují instinkty hrobaříků Reuter,

Schröder, Lacordaire. Některé z těchto *antropomorfismů* mají (jako v četných jiných podobných případech u hmyzu) svůj zdroj ve Fabbre o vých „Souvenirs entomologiques“ (srovnej Rabaud [46]). Tato různá chybná pojetí a závěry odstraňuje Alverdes (3), který se opírá o Degenarovu klasifikaci agregátů hmyzu na mršinách (10), a zejména klasickými pracemi Pukowská (36, 43, 45).

Mnoho autorů označuje hrobaříky za výlučné nekrofagy, kdežto ve většině případů jde ve skutečnosti o nekrofili, poněvadž hrobaříci jsou draví, přepadají jiný hmyz, který žije na mršinách; na zdechlinách a lesních houbách se žíví zejména larvami dvoukřídlého hmyzu, a takto odstraňují případně pozdější potravní konkurenty svých larev. Otázkou postavení hrobaříků se zabývali Clark, Davis, Steele, Chen a Desmarest (viz Pukowská [43]) dále Schaufuss (61), Portevin (41), Fichter (14) a mnozí jiní. Schaufuss, Portevin a Pukowská ukazují, jak důležitou složkou v potravě jedinců druhu *N. germanicus* jsou chrobáci a proč je pro hrobaříky tohoto druhu koňský trus velmi atraktivní (koncentruje chrobáky). Tempela Kaufmann (69) uvádí hrobaříky jako ničitele mandelinky bramborové, Leclercq (32) pozoroval býložravost u hrobaříků druhu *N. vespillo*, chovaných v zajetí. Vztahy hrobaříků k abiotickým ekologickým činitelům zabývali se ve svých pracích např. Theodorides (71), Theodorides a Heerd (72), Jeniaux (22), Paulian (39) a Pukowská (43). Fysiologické problémy řeší Dethier (11), Abbott (1). O zimování jedinců druhu *N. germanicus* se zmíňuje Hepp (19).

Řadu dalších více méně speciálních poznatků týkajících se života, územního rozšíření, popisu aberací přináší spíše drobné práce, často pouhé faunistické črty. Z našich autorů buďtež uvedeni: Žežula (84), Štěrbá (68), Tytl (77), Roubal (48, 49, 50, 53, 54, 55, 56), Fleischner (15), Čepelák (9), Samšínák (59), Ríha (58). Mnohé z těchto údajů shrnují i známé katalogy brouků (viz připojený seznam literatury). Ryze systematické jsou práce Semenova Tian-Sanského (60), Ščegelevy-Bavorské (66, 67), Hlisnickowského (20, 21), Magochin-Pořsnjakova (35), Portevina (41). V obsáhlější studii Portevinové najdeme vedle důkladných morfologických popisů též poznámky o územním rozšíření i biologii jednotlivých druhů a výčet starší literatury o hrobařících.

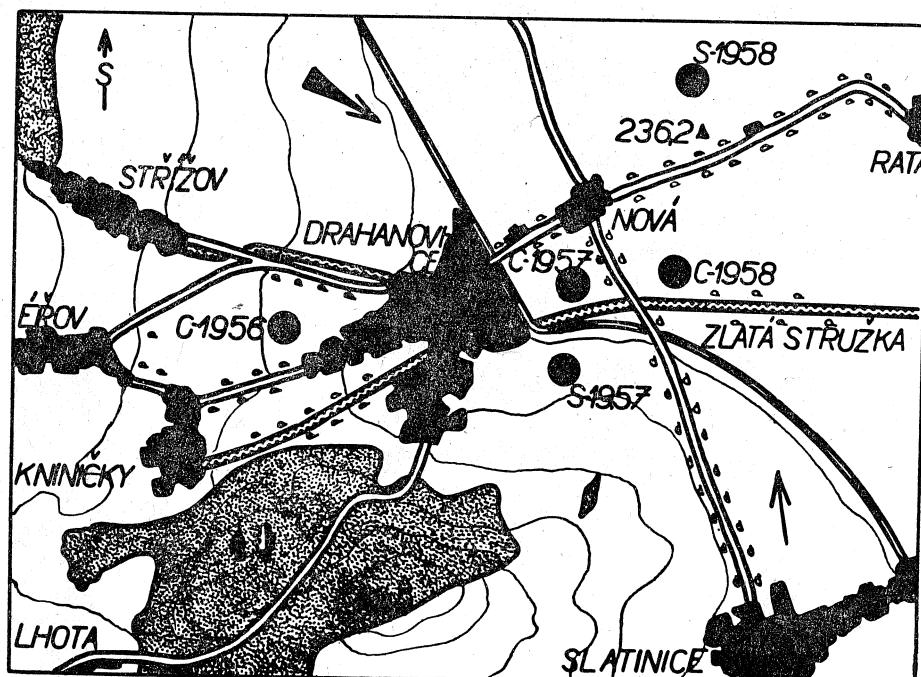
V agrobiocenologickém písemnictví mnoho o hrobařících není.

Stručný historický přehled o výzkumu agrobiocenóz v zahraničí i u nás soupodávají Skuhrový a K. Novák (63). Práce jimi citované se soustředují zejména na společenstva hmyzu specialisovaná na jednotlivé polní plodiny, především na škůdce těchto plodin. Pohyblivější druhy hmyzu, které nemívají přímý vztah k polním plodinám a vyskytují se pro svoji vagilnost na polích prakticky všude, zůstávaly dosud stranou soustavnějšího výzkumu (náleží k nim i hrobaříci). Tato práce, pojednávající o sezonním výskytu hrobaříků na polích kolem Drahonovic, má tedy přispět k poznání oné zmíněné vagilní složky polních entomocenóz, složky podstatné a významné.

## Popis zkoumaného prostoru (obr. 1)

Materiál k této práci jsem získal v okolí obce Drahonovice (okres Olo-mouc). Tato obec leží pod úpatím kosířského komplexu, který se zvedá jižním směrem od ní a nejvyšší nadmořské výšky dosahuje v kopci Velký Kosíř (359 m); obec sama leží v nadmořské výšce 259 m. Kosíř je zalesněn jehličnany a listnáči. Směrem severozápadním, západním a jihovýchodním (ke Střížovu, Luděřovu a Kniničkám) se terén mírně zvedá a postupně přechází v Drahanskou vysočinu. Pole jsou tu celkem nechráněná a jen podél hlavních cest jsou aleje třešní, jež by mohly mít do jisté míry účinek větrolamů. Severovýchodně a východně od obce se terén otevírá do nížiny Hornomoravského úvalu a klesá pozvolna ke stanovišti S-1958, což je patrné z nadmořské výšky u triangulačního bodu po levé straně cesty vedoucí z Drahonovic do Ratají. Jediným stromovím v této jednotvárné krajině jsou aleje třešní podél silnic a řídké ovocné stromky kolem Zlaté stružky, která odvádí vodu z nádrže u Kniniček do nádrží u drahonovického cukrovaru. Směrem jihovýchodním od obce Drahonovice je terén zvlněn úpatím kopce Kosíře. Z porostů stojí tu za zmínku nepatrná plocha zarostlá křovinami akátu. Jinak se v širém okolí obce rozprostírá obdělávaná půda.

Vzorky půdy byly odebrány přímo na místech, kde bylo loveno, a lze



Obr. 1 Mapka zkoumaného prostoru.

předpokládat, že i na polích v okolí budou podobné půdní poměry. Ve všech případech šlo o zemědělskou půdu hodnocenou podle procentuálního za-stoupení velikostních částic v Kopeckého klasifikační stupnici jako země-dělská půda velmi dobrá s procentuálním obsahem vápníku od 0,3 % do 0,6 %. Tato půda je příznivá pro výskyt hrobaříků, poněvadž není písčitá; hrobaříci v ní snadno zahrabávají nalezené mršiny, staví krypty, případně se i ukrývají.

Z geologického hlediska lze charakterizovat prostor takto: aluviální ná-plavy (nejmladší uloženiny) lemuji Zlatou stružku. Rovinu Hornomorav-ského úvalu kryjí až k úpatí kosířského komplexu pleistocenní uloženiny (sprašové hlíny, spraše). Kótou 359 (jižně od Drahonovic) tvoří pak spodno-karbonské (kulmské) sedimenty, hlavně břidlice.

K charakteristice *klimatických* poměrů zkoumaného okrsku vzal jsem za základ údaje meteorologické stanice Drahonovice. Z údajů této stanice a porovnáním údajů meteorologických stanic sousedních stanovil jsem me-todou interpolace střední hodnoty teplotního faktoru a průměrné úhrny srážek za pozorovací období let 1901–1950. Ze záznamů této stanice sestro-jil jsem přiložené grafy průměrných denních teplot, průměrných hodnot relativní vlhkosti vzduchu a skutečných výšek denních srážek za léta 1957 a 1958 (příl. 1, 2). Připojené tabulky (příl. 3, 4) zachycují stanovené prů-měrné hodnoty teploty a srážek za zmíněné období 50 let. Tabulky jsou doplněny odchylkami teploty vzduchu od dlouhodobých průměrů v jed-notlivých měsících a ročními odchylkami. K zachycení chodu srážkového faktoru v pozorovacích letech 1957–1958 jsem použil vypočtených relativních odchylek vzhledem k dlouhodobým srážkovým průměrům jednotli-vých měsíců a průměru ročního. V tabulkách také uvádím skutečný po-čet hodin slunečního svitu v měsících a jeho roční úhrnu.

Tento zjednodušený obraz o podnebných poměrech našeho okrsku pro analýzu grafů zcela postačí. K přesnějšímu vymezení prostoru, odkud hrobaříci do pastí nalétávali, je ovšem kromě toho třeba znáti *vzdušnou cirkulaci*, ovlivňovanou regionálnimi i lokálními poměry terénními.

O dynamice ovzduší během vegetačního období lze si vytvořit jistý, byť i jen velmi přibližný obraz jednak z charakteristiky makroklimatických po-měrů, jednak z příslušného reliéfu a vůbec celkového uložení toho kterého místa, na němž bylo loveno.

*Větrná cirkulace* v drahonovickém prostoru je charakterizována v letním půlroce častými větry *severozápadními*, které jsou určovány častými ma-kropočasovými situacemi a místními terénními poměry. Do jisté míry se tu projevuje kotlinný efekt, když ze sousedních kopců proudí chladnější vzduch do prohřívající se úvalové nížiny, a v neposlední řadě i otevřenosť Hornomoravského úvalu k severovýchodu a k východu. Ve vysokém pro-centu severozápadních větrů je proto velký počet *mírných větrů* (2–3 B e a u f o r t a, tj. 3–5 m/vt.). Na sklonku letního období stoupá pro-cento zastoupení u větrů složky *jižní* a *jihovýchodní*, které jsou v chladném období stejně frekventovány jako dominující složka severozápadní, jejíž procento se v tuto dobu podstatně snižuje. Zchlazující účinek severozá-padních větrů, při nichž se prohřívají masy vzduchu sestupující přes Čes-

komoravskou vysočinu i Drahanskou vysočinu, není tak pociťován, jako např. na návětrných polohách Jeseníku na sev. Moravě.

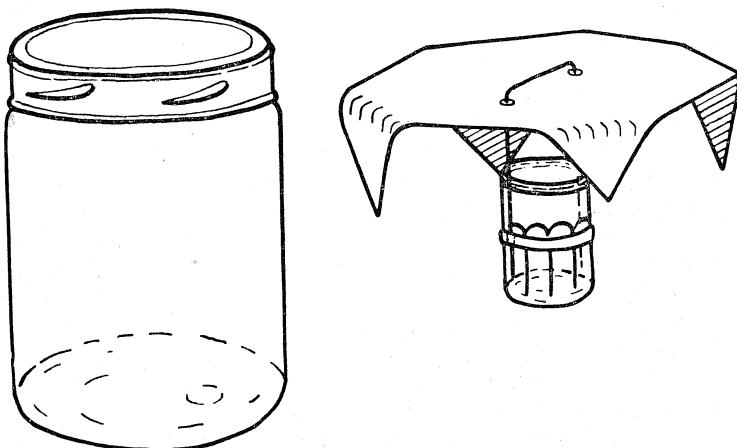
Stínový efekt *Drahanské vysočiny* se projevuje nejen menšími srážkami, ale samozřejmě i menším stupněm oblačnosti, a tím i delší dobou slunečního svitu. Cástečná chráněnost před ochlazujícími větry sverozápadními a dostatek slunečního svitu se odráží i v poměrech teplotních, takže blízké okolí obce *Drahanovice* se sousedním kopcem *Kosířem* zapadají do oblasti mírně teplé s kladnými teplotními odchylkami v ročním průměru.

Promítneme-li tyto makroklimatické poměry (zejména pokud jde o vzdušnou cirkulaci) na jednotlivá stanoviště (přitom ponecháváme ne-povšimnutou stanoviště C-1956, poněvadž sběry v tomto roce byly jen orientační a nesloužily k závěrům o sezónním výskytu hrobaříků), zjišťujeme, že od případu k případu mohou tu vznikat zvlášť složité větrné poměry v závislosti na tom, zda příslušné místo je více nebo méně exponováno hlavním větrným složkám, tj. do jaké míry a v jakém stupni je před nimi chráněno. V tom smyslu lze považovat stanici C-1957 za uzavřenější a tím chráněnější (překážkou pro hlavní vzdušné proudění jsou tu zastavěné plochy obce, dále stromořadí při silnicích, na jihu pak svah *Kosíře*) než stanoviště S-1957, které je na svahu, převyšuje obec, a je proto otevřeno větrům severozápadní složky. Rovněž stanice C-1958 ve srovnání s místem lovů na S-1958 je chráněnější. Je totiž pod mírnou terénní vlnou, svažující se ke Zlaté stružce a k tomu částečně chráněná alejí třešní při cestě do *Slatinic*. Stanoviště S-1958 považuji ze všech za nejotevřenější. Detailnější analýza toho, co tu bylo ve stručnosti uvedeno, nebyla by bez příslušných místních měření možná; dynamika přízemních vzdušných vrstev může tu být ovlivňována návětrnou i závětrnou stranou svahu, rozdíly mezi dnem roviny a dnem svahu, zkrátka nutno tu počítat s mikrometeorologickými a mikroklimatickými jevy, jež se zřetelně odrázejí v kvantitě sběrů z jednotlivých míst.

### Metodika lovů a zpracování sběrů

Hmyz běhající po povrchu půdy (*epigaion*) byl na zkoumaných plochách loven do zemních pastí, tedy osvědčenou metodou zoocenologickou, nejedním autorem úspěšně vyzkoušenou (o zemních pastech viz např. T r e t z e l (76), S k u h r a v ý (64, 65), B a l o g h (5) a mnohé další práce). Po předběžných zkušenostech z výzkumu entomocenózy bramboriště zaměnil jsem v kulturách cukrovky část plechových nádob, používaných jako zemní pasti, za jednolitrové zavařovací sklenice (masovky vysoké 12 cm a široké 10 cm). To proto, že jsem jednak mohl volně přiloženým skleněným víčkem zamezit padání hlíny při zapouštění sklenic do půdy až po jejich horní okraj, jednak také proto, že čištění a udržování skleněných stěn v bezvadném stavu bylo mnohem snazší, než tomu bylo u stěn plechových. Jako krytu jsem používal plechových stříšek 18×18 cm se zahnutými rohy (obr. 2). Ačkoliv ostré rohy stříšky spočívaly jen volně na podkladu a nebyly vbodávány do hlíny, neodvála je ani nejprudší smršť a dokonale chránily pasti před závalem. Přitom nelze namítat, že by hmyz neměl dostatečný

přístup k pasti, že by některý ze zahnutých rohů byl nepřekonatelnou překážkou v podobě kolmé stěny, právě naopak. Mohl jsem se mnohokráté přesvědčit i při laboratorním pozorování, že se brouci od takových kolmých stěn nevzdalují a sledují je až do uvolnění cesty k pasti, poněvadž jsou *positivně thigmotaktičtí*. Plechové kryty měly ochranný nátěr v barvě hlíny.



Obr. 2 Formalinová zemní past se stříškou a návnadou nahnilého masa (vysvětlení v textu).

V roce 1956 bylo v drahonovickém prostoru trvale naličeno 5 skleněných pastí právě popsaných, naplněných asi do poloviny 30% formalinovým roztokem. Dalších 25 pastí (plechovek od jednokilogramových konzerv, rovnajících se velikostí a obsahem přibližně masovkám) bylo vystaveno při každé návštěvě pole jen krátce — dvakrát po 24 hodiny. Do všech těchto pastí, jen krátkou dobu naličených, bylo vkládáno v silnostěnných epruvetách nahnilé maso jako návnada. Epruveta s návnadou se volně opírala v šíkmé poloze horním koncem o stěny plechovky a spodním koncem spočívala na dně. V roce 1956 sloužilo tedy v odchytu hmyzu v kultuře cukrovky celkem 30 pastí, vzdálených jedna od druhé 15 m a posazených celkem do 6 řad (v šesté řadě byly, jak připomenuto, trvalé naličené skleněné pasti formalinové).

V roce 1957 a 1958 bylo v cukrovce i v řepě semenačce použito již jen 10 skleněných formalinových pastí trvale otevřených, položených do jedné řady v 15 m vzdálenosti. V 5 z těchto 10 pastí byla pod stříškou zavěšená malá skleněná nádoba se zahnívajícím masem jako návnadou (obr. 2). Před snůškami much měla být návnada chráněna gázovým obvazem (ukázal se jen málo účinný). Prve zmíněný způsob umístění návnady považuji za výhodnější než jsou ty, jež navrhují M a n d l nebo S t a m m e r (viz B a l o g h [5]). Aby maso příliš nevyschlo, bylo k němu přiléváno malé množství vody. V desítičlenné sérii se střídala vždy jedna past s návnadou s pastí bez návnady.

Z formalinových pastí byl hmyz vyplavován přes cedník s hustým sítem, když byla před tím past z půdy vyňata. Po promytí pod vodovodem byl materiál konzervován 80% alkoholem a po určení ponechán dále v alkoholu. Živý materiál z plechových pastí byl vybírána pinsetou po vyklopení obsahu pastí na bílou hlubší misku a hrobařci s některými dalšími brouky byli konzervováni alkoholem k pozdějšímu zpracování.

Před determinací byli hrobařci tříděni na samce a samice podle povytažených pohlavních ústrojů, což je přesnější než přihlížet pouze k hlavním rozdílům v předních chodidlových článcích.

Početné zastoupení jednotlivých druhů během roku bylo sestaveno do přiložených tabulek (příl. 5, 6) a z údajů téhoto tabulek, jakož i dalších (příl. 7, 8), v nichž byly absolutní hodnoty převedeny na relativní (za 100 % byl považován vždy celkový počet jedinců toho kterého druhu na příslušném stanovišti) bylo sestrojeno 36 grafů (další přílohy), které nám dávají obraz závislosti sezonného výskytu hrobaříků na různých jevech abiotické i biotické povahy.

### *Analýza sběrů a její výsledky*

Za 3 léta napadalo do zemních pastí na polích kolem Drahonovic celkem 10 780 hrobaříků. Připojená tabulka ukazuje druhové spektrum a početní zastoupení jednotlivých druhů.

Tab. 1 *Druhové spektrum – Artenspektrum*

Druh – Art	1956		1957		1958		Celkem Insgesamt	
	Počet Zahl	%	Počet Zahl	%	Počet Zahl	%	Počet Zahl	%
<i>N. vespillo</i>	149	56,65	2 841	63,22	2 647	43,94	5 637	52,29
<i>N. germanicus</i>	25	9,51	508	11,31	1 099	18,24	1 632	15,14
<i>N. sepultor</i>	12	4,56	157	3,49	1 092	18,13	1 261	11,70
<i>N. interruptus</i>	72	27,38	626	13,93	373	6,21	1 071	9,94
<i>N. antennatus</i>	3	1,14	233	5,19	721	11,97	957	8,87
<i>N. humator</i>	2	0,76	125	2,78	86	1,43	213	1,97
<i>N. vestigator</i>	0	0	2	0,04	3	0,05	5	0,05
<i>N. vespilloides</i>	0	0	2	0,04	2	0,03	4	0,04
Celkem Zusammen	263	100,00	4 494	100,00	6 023	100,00	10 780	100,00

Předpokládaná velká hustota druhu *N. vespillo* byla sběry potvrzena (zhruba 50%). Pozoruhodný je značný výskyt jedinců druhu *N. germanicus*, dále výrazné výkyvy v počtu sbíraných příslušníků právě zmíněného

druhu jakož i dalších druhů, srovnáváme-li hodnoty z roku 1957 a 1958. Druhy *N. humator* a *N. vespilloides* jsou příznačné pro lesní biotopy, a na polích se vyskytují proto vzácněji (jisté podrobnosti viz níže). Nečekaný je malý počet hrobaříků druhu *N. vestigator*. O rozbor přičin a podmínek těchto a dalších jevů jsem se pokusil v dalších speciálních kapitolách o jednotlivých druzích a v diskusi. Vyložil jsem přitom sběry z roku 1956 (celkem 263 hrobaříky), poněvadž počet pastí a způsob lovů byl tehdy jiný než v následujících letech (podrobněji viz metodickou část). Jak připomenuto, byl výzkum v roce 1956 jen orientační.

### *Necrophorus vespillo* (L.)

Již z literárních dat je zřejmé, že *N. vespillo* je na našem území nejhojnějším druhem. Reitter (47) o něm píše, že je obecný. Fleischner (16) uvádí tento druh jako nejobyčejnější. Rovněž Roubal (51) jej označuje za obecného a známého hrobaříka a poznamenává, že nejčastěji létá k večeru a za tmy. Podle Pukovské (43) vyskytuje se běžně na loukách (*Wiesengelände*) v okolí Frankfurtu. V zemních pastech Skuhra věho a K. Nováka v brambořištích v Lužanech ocitl se celkem  $13 \times$  (pasti s návnadou), kdežto za výzkumu jetele pouze ve 3 exemplářích (pasti bez návnady). Většina bionomických poznatků o hrobařících byla získána výzkumem právě tohoto druhu.

Počet ulovených dospělců na jednotlivých místech v okolí Drahonovic ukazují absolutní i relativní hodnoty v následující tabulce. Zároveň je tu patrný poměr v zastoupení samců a samic.

Tab. 2 *Necrophorus vespillo* (L.)

Místo lovů Lokalitě	♂		♀		♂ + ♀	
	Počet — Zahl	%	Počet — Zahl	%	Počet — Zahl	%
C — 1957	726	13,23	892	16,25	1 618	29,48
S — 1957	557	10,15	666	12,13	1 223	22,28
C — 1958	589	10,73	817	14,89	1 406	25,62
S — 1958	604	11,01	637	11,61	1 241	22,62
Celkem Zusammen	2 476	45,12	3 012	54,88	5 488	100,00

Sledujme nejdříve na obou stanovištích 1957 výkyvy v počtu ulovených jedinců za jednotlivých kontrol (příl. 9, obr. 1). Slabý dubnový nástup je vyštrídán v druhé polovině května jarním vrcholem. Z květnového vyvrcholení obě křivky (C-1957, S-1957) klesají k červnové depresi. Dále se již graf pro místo S-1957 podstatně rozchází s průběhem grafu ze stanice C-1957. První reprezentující úlovky z cukrovky, spěje plynule z červnového poklesu k červencovému vrcholu a nato klesá mělkým prohybem k depresi v druhé zářijové dekadě. Naproti tomu druhý graf (úlovky ze senačky) dosahuje červencového vyvrcholení až po vmezenečném výrazném

vzestupu v červnu a jeho prohyb mezi červencovým vrcholem a depresí v září je hlubší. Z poklesu uprostřed měsice září roste počet ulovených jedinců na obou místech a na stanovišti C-1957 dosahuje v říjnu posledního vyvrcholení.

Kratší časový úsek zachycují grafy C-1958 a S-1958 (příl. 10, obr. 4). Chybí časné jarní období, konec září a první polovina října; na stanovišti S-1958 pozdní léto a celý podzim. I takto neúplné křivky odrážejí zákonitosti sezónního výskytu našeho druhu. Na obou místech lov u roce 1958 shledáváme jarní vrcholy rovněž v květnu. Pokles křivek v červnovou depresi zasahuje tu i první červencovou dekadu, červencové vyvrcholení a spád k podzimní depresi se však časově celkem shodují s obdobnými zjištěními z roku 1957. Podzimní pokles v roce 1958 je méně výrazný. Nakonec je třeba podtrhnout celkem synchronizovaný průběh obou grafů (bez červnového vzestupu, který byl zaznamenán v uplynulém roce u materiálu z řepy semenačky).

Sezónní rozdíly v odchytu hrobaříků lze vysvětlit jen s přihlédnutím k bionomii jedinců obojího pohlaví, jakož i k celému komplexu proměnlivých ekologických činitelů. Rovněž sezónní rozdíly v poměrném zastoupení samců a samic mohou být klíčem k poznání podstaty některých uvedených jevů. Podle Pukowské (43) jde o druh s jednoročním vývojovým cyklem, s dvěma generacemi v roce. Přezimovavší dospělci opouštějí zimní úkryty již brzy na jaře, vyhledávají mršiny a koncem května a v červnu kladou vajíčka. Larvy rostou velmi rychle, projdou 3 instary, praenymfálním stupněm\*) a nato se zakuklí. Brouci dceřiné generace se rozplozuji po krátkém období dospělostního žíru a jedinci vnukovské generace vylézají z půdy až na podzim.

Tato bionomická zjištění odpovídají plně průběhu křivek. Květnová vyvrcholení ve sběrech jsou reprezentována samci a samicemi, kteří po přezimování, za stále příznivějších jarních teplot vyhledávají mršiny. S jejich zahrabáváním mizí v půdě, kde připravují potravu pro larvy, kladou vajíčka, krmí larvy. Na pobyt hrobaříků rodičovské generace v půdě ukazují naše minimální úlovky v červnu. Samci vylézají z půdy o něco dříve než vykladené samice, samice až když se dorostlé larvy rozlezou. Volné hrobaříky, ocitnoucí se na povrchu, lákají nové mršiny, a proto padají do pastí. Rodičovská generace zaniká v červnu a červenci, zároveň se však objevují mladí dospělci ještě s měkkým pokryvem (vzestup křivek k červencovému vrcholu). Krátký dospělostní žír v červenci je vystřídán nástupem dceřiné generace k rozplozování (pokles křivek v depresi v září). Jedinci vnukovské generace vylézají z půdy koncem září a v říjnu a proto křivka v našem grafu opět stoupá (jedinci vnukovské generace byli zachyceni ve větším počtu jen na stanici S-1957).

V celoročním úhrnu napadalo do pastí více samic než samců, a to na všech místech (rozdíl byl 536 kusů). Sezónní proměnlivost v zastoupení samců a samic v úlovcích viz příl. 9, obr. 2, 3 a příl. 10, obr. 5, 6 (grafy jsou sestrojeny z absolutních hodnot). Průkaznější je relativní větší počet

\*) Podle Pukowské (43) se praenymfa liší od larev třetího instaru zbarvením, tvarem těla a chováním.

Aberad  
známk  
sbírala  
v ý a  
vnado  
sbírá

Ve  
tem p  
vespili  
tabull

Tab. 3

Míst
Lok
C -
S -
C -
S -
Cel
Zu

G  
běh  
ty v  
dos  
říci  
u r  
rad  
a j  
mi  
ha  
nu  
a  
Sr  
ru  
de  
vz

d  
su  
d  
v  
v  
V  
V  
r

samic v období vyvrcholení křivek, kdežto v depresích převaha samic klesá (výjimkou je červnové minimum v řepě semenače v roce 1958). Pozoruhodná je dočasná a zcela krátce trvající slabá převaha samců v červnu na C-1957 a červenci na S-1958 (na jiných místech v tomto období populační křivky samic také klesají ke křivkám samců). Vzestup hustoty volných samců pozorujeme také v měsíci zaří na C-1957. Jsou to jen krátká období, kdy samice vypudí z podzemních krypt samce, kteří se tak ocitají na povrchu a zvyšují frekvenci pádů do pastí. Samice naproti tomu zůstávají v kryptách u larev a vylézají z půdy s několikadenním zpožděním (jejich úlovky jsou proto v tomto období jen nízké). Poznatky z bionomie hrobaříků pomohou tedy objasnit proměnlivost v početnosti hrobaříků, získaných zemními pastmi, a tím i průběh křivek výskytu.

Pravidelná periodicitu téhoto jevu může být ovšem narušována různými faktory působícími komplexně v celé své proměnlivé dynamické souhře. Především na ně působí dlouhodobě a krátkodobě proměnlivé počasí. Paralelní průběh grafů na obou místech v roce 1958 napovídá, že povětrnostní poměry byly tehdy příznivější než v roce 1957 (deštivé počasí v druhé polovině června 1958 nemohlo podstatně ovlivnit výskyt volných hrobaříků, poněvadž velký počet samců a samic byl v půdě). Teplotně příznivější jaro 1957 urychlilo nástup *rodičovské generace* k rozplozování. Chladné jaro 1958 posunulo krátké období, kdy v úlovcích převažují samci, až do první poloviny července (viz S-1958). Příznivé počasí v podzimních měsících 1958 promísilo *dcerinou generaci* s *generací vnukovskou*, takže zařijové minimum zůstalo jen naznačeno. Mírný prohyb křivek v roce 1957 na přechodu července v srpen byl podmíněn červencovou periodou dešťů a citelným ochlazením, které ji doprovázelo (viz příslušné meteorologické tabulky).

Tečkováním je na grafech podtržen mocnější nástup jedinců na S-1957 a S-1958 (příl. 9, obr. 1 a příl. 10, obr. 4). Je odrazem příznivějších mikroklimatických poměrů téhoto stanic, zejména větrných. Těmto mikroklimatickým poměrům jest také příčisti výše zmíněný červnový vzestup na S-1957 (série pastí uložená na svahu).

### *Necrophorus germanicus* L.

V Klugeho soupisu (26), pořízeném více než před 100 léty, najdeme poznámku, že se vyskytoval v okolí Olomouce jen nehojně (nicht häufig). Pichler (40) píše, že sbíral samice v menším počtu než samce dost často na větších mršinách a na polních cestách v okolí Prostějova. Klíment (25) jej označuje za obyvatele Evropy a zároveň se zmiňuje o 3 aberacích tohoto druhu, sbíraných na Moravě Zoufalem, Fleischarem a Wallrem. Fleischer (16) poznamenává, že jedinci druhu *N. germanicus* žijí pod velkými zdechlinami; bývali prý hojní a stávají se vzácnější. Aberace se podle něho vyskytují jen ojediněle. Klapálek (24) připojuje poznámku, že *N. germanicus* žije na velkých mrchách. Roubal (51) píše o jeho výskytu na Slovensku a Podkarpatsku. Pozoroval jej pod velkými i prostředními mršinami a též pod koňským trusem, kde požíral chrobáky a jejich larvy. Zjišťuje, že se vyskytuje jen v některých místech, hlavně teplejších (s bohatší faunou); v celých krajích je prý „absolutně neznám“.

Aberace jsou podle jeho zprávy velmi vzácné. Reitterova (47) poznámka „na velkých mršinách“ se shoduje s jinými. Pukowská (43) sbírala jedince tohoto druhu v okolí Frankfurtu jen velmi řidce. Skuhra a K. Novák (63) jej v bramborišti u Lužan nezjistili (loveno s návnadou) a za výzkumu jetele u Vochova a Lochkova v Čechách (62) jimi sbíráno rovněž nebylo (loveno bez návnady).

Ve sběrech z okolí Drahonovic byl *N. germanicus* zastoupen 15 % a počtem pádů do zemních pastí se ocitl hned na druhém místě za druhem *N. vespillo*. Na jednotlivých místech byl loven v množstvích, které ukazuje tabulka.

Tab. 3 *Necrophorus germanicus*.

Místo lovů Lokalität	♂		♀		♂ + ♀	
	Počet — Zahl	%	Počet — Zahl	%	Počet — Zahl	%
C — 1957	57	3,55	86	5,35	143	8,90
S — 1957	176	10,95	189	11,76	365	22,71
C — 1958	226	14,06	318	19,79	544	33,85
S — 1958	282	17,55	273	16,99	555	34,54
Celkem Zusammen	741	46,11	866	53,89	1 607	100,00

Grafy znázorňující procentuálně výši úlovků za příslušné časové úseky během roku ukazují, že jedinci druhu *N. germanicus* opouštějí zimní úkryty v dubnu (příl. 11, obr. 7). Jejich aktivita během května rychle stoupá a dosahuje maxima asi v poslední květnové dekádě. V červnu jsou hrobaříci tohoto druhu postupně stále více významní nálezy zdechlin a počínají se u nich aktivovat instinkty směřující k založení a zabezpečení nové generace (koncem června jejich úlovky do zemních pastí proto velmi poklesnou a jsou ve srovnání s jarním vyvrcholením jen malé). V červenci jsou samice rodičovské generace opět na povrchu (samci již v červnu — viz bohatší sběry). Starší jedinci nato postupně hynou. Koncem července a v srpnu se zároveň objevují noví dospělci (vzestup uprostřed srpna). V září a říjnu vyhledává většina příslušníků dceriné generace zimní úkryty. Srovnáváme-li materiál z cukrovky s materiálem z řepy semenačky, pozorujeme v měsíci červnu nepravidelnost v průběhu přerušované křivky podobně jako na grafu *N. vespillo* (výrazná červnová deprese je tu vystřídána vzestupem ještě v témž měsíci).

Grafy z roku 1958 (příl. 12, obr. 10) již jen potvrzují to, k čemu jsme dospěli rozborem čísel a grafů z minulého roku. Květnový vrchol je tu posunut do posledních květnových dnů. Další vzestupy a poklesy křivek střídající se v pravidelných obdobích, se rovněž zpožďují o jistý časový interval. Pozoruhodný je i bohatý odchyt volných jedinců koncem září na stanovišti C-1958, a tutíž i pozdní zalézání volných dospělců do zimních úkrytů. Většina těchto odchylek je podmíněna rozdíly, které pozorujeme v povětrnostních poměrech, srovnáváme-li teploty a rozdělení srážek v obou rocích.

Chladné jaro 1958 (průměrná měsíční teplota březnová — 1,1, dubnová 4,9° C, naproti tomu 4,6 a 8,7° C v roce 1957) nepochybně posunulo celý vývojový cyklus, zvláště již také proto, že jedinci druhu *N. germanicus* vyhledávají teplejší místa (viz o tom citovanou poznámku R o u b a l o v u). Náhlé oteplení v květnu vylákalo téměř najednou hrobaříky ze zimních úkrytů, podnítilo jejich aktivitu, takže bohatě padali do pastí zejména na stanici S-1958, která byla nejvíce vystavena vzdušnému prouďení. Lze předpokládat, že teplý podzim 1958 prodloužil aktivitu dceřiné generace až do října a udržel dále v aktivitě i příslušníky rodičovské generace. Přeryv mezi oběma generacemi je proto v roce 1958 méně zřetelný než v roce 1957.

Hustota samců a samic je u tohoto druhu rovněž sezónně proměnlivá (příl. 11, obr. 8, 9 a příl. 12, obr. 11, 12). S výjimkou stanoviště C-1957, kde byly sběry nejslabší, převažují úlovky samic nad úlovky samců jednak v jarních vzestupech a zejména pak v červencových depresech. Naproti tomu samci převyšují svými pády do pastí samice v červnu (viz pokles jarního vyvrcholení v červencovou depresi). Pozorujeme tu jistý rozdíl mezi druhem *N. germanicus* a druhem *N. vespillo*, u něhož relativní převaha samic byla nejmenší právě v období minimálních úlovků. Lze předběžně soudit, že příčinou jsou tu jisté druhotové rozdíly ve vztazích mezi samci a samicemi: ménim tím vzájemné antagonistické a synergické vztahy jen mezi samci na straně jedné, nebo mezi samicemi na straně druhé, případně vzájemné vztahy i mezi příslušníky obojího pohlaví, které se postupně vytvářejí, mění a opět zanikají a které jsou úzce spjaty s rodičovskými instinkty jedinců toho kterého pohlaví. Uvolňují bud' více samce, nebo zase samice a vystavují je tak střídavě větší nebo menší decimaci odchytem. Srovnání s výsledky prací P u k o w s k é jednoznačně ukazuje, že převaha samic v květnových vrcholech je odrazem větší aktivity samic za dospělostního žiru a konkurenčních vztahů mezi samicemi za společného pobytu na mršině nebo pod mršinou, které jsou u samic ostřejší než u samců (viz o tom podrobněji v diskusi). U mrtvoly proto zůstává zpravidla jen jedna samice a volné, méně zdatné samice naléhavají do pastí. Poněvadž v kryptách zůstane nakonec jediný, nejzdatnější pár, uvolňují se postupně v červnu přebyteční samci, kteří společně zahrabávali. Brzy k nim přibudou i samci, které vypudí od snůšek samice (červnové zvýšené úlovky samců). Červnová zvýšená decimace samců je potom v červenci vystřídána zvýšenou decimací samic, které opustily krypty po odchodu larev a vyhledávají nové mršiny.

Mezi květnovými, červencovými a srpnovými vzestupy jsou jisté vztahy. Čím více je v květnu rodičovská generace pastěmi ničena, tím menší jsou ovšem úlovky hrobaříků nové generace (srpnový vrchol). Tyto skutečnosti decimační účinek pastí jen podtrhují.

Celkový větší úlovek v řepách semenačkách odpovídá většímu vystavení příslušných stanic větru a dalším mikroklimatickým činitelům, kteří, jsou-li přízniví, mohou přispívat k zvýšení hustoty. Nápadně větší počet ulovených samců v červnu na stanici S-1957, lze vysvětlovat právě těmito místními odlišnými mikropočasovými poměry. Výraznější převaha samic na stanovišti C-1958 odpovídá zřejmě přirozenému stavu, tj. hustota sa-

4,9°  
ívo-  
edá-  
hlé  
ytů,  
nici  
klá-  
na a  
téma  
ivá  
kde  
nak  
roti  
ar-  
ezi  
ha  
ně  
nici  
en  
ně  
ně  
n-  
se  
n.  
na  
ě-  
tu  
iz  
na  
D-  
L-  
u  
D-  
-  
í  
4,9°  
mic na tomto místě byla opravdu poněkud větší než na stanicích jiných.

Vývojový cyklus dceřiné generace tohoto druhu je delší než u druhu *N. vespillo*. *N. germanicus* má proto v roce jen jednu generaci. Opouští zimoviště poněkud později a uchyluje se na ně poněkud dříve. Jeho teplotní minimum leží zřejmě výše.

### *Necrophorus antennatus Reitt.*

Kliment (25) považuje tento druh ještě za aberaci druhu *N. vestigator* Hersch. Podle jeho údajů byla tato domnělá aberace na Moravě sbírána Fleischarem hojněji než typický *N. vestigator*. Fleischer (16) sdílí tento názor, a proto se ve svém katalogu o tomto druhu nezmiňuje. Roubalem (51) je hlášen ze Slovenska a Podkarpatska jen vzácně až velmi vzácně. Reitter (47) poznamenal, že ve Slezsku, v Čechách a na Moravě je jen řídký, že se však hojně vyskytuje u Vídni. Pukowská (43) tento druh z okolí Frankfurtu neuvádí a nezkoumala jej po stránce bionomické. Skuhrovský, K. Novák a Starý jej v Čechách rovněž nezjistili.

V okolí Drahonovic byl loven celkem  $954\times$  a byl tu tedy pátým nejhojnějším druhem, zastoupeným v celkovém počtu ulovených hrobaříků téměř 9 % (uvádím jej v pojednání na třetím místě, poněvadž má podobný vývoj jako druhy předešlé). Celkový počet získaných jedinců (samců a samic) tohoto druhu z jednotlivých míst odchytu je opět v tabulce.

Tab. 4 *Necrophorus antennatus Reitt.*

Místo lovů Lokalitá	♂		♀		♂ + ♀	
	Počet - Zahl	%	Počet - Zahl	%	Počet - Zahl	%
C - 1957	31	3,25	49	5,13	80	8,38
S - 1957	82	8,60	71	7,44	153	16,04
C - 1958	182	19,08	233	24,42	415	43,50
S - 1958	158	16,57	148	15,51	306	32,08
Celkem Zusammen	453	47,50	501	52,50	954	100,00

Jedinci druhu *N. antennatus* jsou aktivní již brzy na jaře (příl. 13, obr. 13); v dubnu např. padali do pastí ve větším počtu než příslušníci 2 nejhojnějších druhů (srovnej *N. vespillo* a *N. germanicus* při první kontrole) a lze tedy počítat s jejich velmi časným, pravděpodobně již březnovým nástupem. Květnový vrchol bývá za normálních podmínek v první polovině května nebo i uprostřed května (poměry na stanovišti S-1957 jeví tu obdobu s poměry u obou předešlých druhů). Nevýrazná červnová deprese, vytrídaná jen slabým vzestupem na předělu druhé a třetí červnové dekadý, minimální úlovky počátkem července, výrazný červencový vzestup, nulové hodnoty koncem srpna a několik polapených jedinců v září a říjnu jsou obdobné pro obě stanice 1957.

V roce 1958 nebyla zachycena dynamika časného jara (příl. 14, obr. 16). Můžeme tu tedy vyčíst jen příznačný spád křivek s následujícím, charakteristickým červencovým vzestupem a větší aktivitu hrobaříků v podzimních měsících na C-1958.

Právě popsané křivky, sestrojené bez ohledu na kolísavou hustotu samců a samic v populacích, mohly by vést k chybným závěrům, že rodičovská generace tohoto druhu zůstává v půdě až do počátku července (červencové minimum) a že jedinci dceřiné generace dospívají až v září. Toto pojetí neobstojí při analýze dalších grafů (příl. 13, obr. 14, 15, příl. 14, obr. 17, 18). Na všech je patrná větší decimace samců již v druhé polovině května a výrazná převaha samic v červnu. Počítáme-li tedy u tohoto druhu i s velmi brzkou aktivitou v předjaří, zachycujeme v druhé polovině května již jen samce postupně se uvolňující od zahrabávaných mršin (viz květnové maximum na S-1957), kdežto samice krmíci larvy, padají do pastí početněji teprve v červnu až po rozptýlení vzrostlých larev. Červencové minimum tedy odděluje generaci rodičovskou od generace dceřiné a jedinci nové generace dospívají již v červenci (rychlou jejich decimaci ukazuje červencový vzestup křivky).

Období dospělostního žíru je u tohoto druhu jen krátké (viz červencový vrchol). Koncem července je podstatná část jedinců dceřiné generace v půdě u mršin. Uvolňující se samci padají ve větším počtu do zemních pastí v první polovině srpna, samice v druhé polovině srpna (viz srpnovou převahu samců a zářijovou převahu samic na C-1958). Dospívání vnukovské generace nebylo plně zachyceno. Sběry na C-1958 však ukazují, že poslední vzestup křivek podmíněný odchodem dospělců vnukovské generace lze očekávat v měsíci září. Relativně největší převahu samic ukázala stanice C-1958. Jde tu zřejmě o místní rozdíly, o jejichž příčinách se nelze prozatím bezpečně vyslovit.

Z předeslaného rozboru tedy plyne, že druh *N. antennatus* má rovněž 2 generace v roce podobně jako druh *N. vespillo* (přezimují imagi vnukovské generace). Kritická vývojová období rodičovské generace (zahrabávání mršin, kladení vajíček, zabezpečování larev) jsou vázána více na první polovinu roku. Srovnání s pracovními výsledky Pukovského přivádí nás pak k závěru, že bionomie tohoto druhu je podobná bionomii těch druhů, které byly častěji sledovány laboratorně i v přirozených venkovních podmínkách (viz *N. vespillo* atd.). I tu se na zahrabávání mršin podílí větší počet jedinců, i tu jsou samci vypuzováni po jistém období společných rodičovských instinktivních aktů, i zde setrvávají samice u larev až do jejich úplného vzniku.

### *Necrophorus humator* F.

I tento druh náleží ke skupině hrobaříků, u nichž přezimují dospělci a je proto probírána na čtvrtém místě.

Pichler (40) píše, že se vyskytuje na zdechlinách podobně jako *N. germanicus*. Reitter (47) uvádí tento druh jako hojnější než druh *N. germanicus*. Fleischerovery (16) údaje se rozcházejí s Reitterovými; poznamenává, že již není obyčejný a že žije na zdechlinách a na shnilých

houbách, kdežto *N. germanicus* býval podle Fleischera hojný dříve a dnes se stává vzácnějším. Ze Slovenska a Podkarpatska jej uvádí Roubal (51) na mršinách a na shnilých houbách, a to v hojném počtu od března (od Dunaje až po Babí horu). Podle Pukowské (43) žije v okolí Frankfurtu nejvíce na vlhkých místech v lesích (jehličnatých i listnatých). Za příznivých teplot opouští tu zimní úkryty již počátkem dubna, v květnu je připraven k rozmnožování. Larvy se líhnou ještě v témž roce a dospělci se objevují na podzim.

Sběry z okolí Drahonovic ukazují, že se *N. humator* vyskytuje na polích v menším počtu než *N. germanicus*.

Tab. 5 *Necrophorus humator* F.

Místo lovů Lokalitět	♂		♀		♂ + ♀	
	Počet — Zahl	%	Počet — Zahl	%	Počet — Zahl	%
C — 1957	31	14,69	38	18,01	69	32,70
S — 1957	31	14,69	25	11,85	56	26,54
C — 1958	21	9,95	25	11,85	46	21,80
S — 1958	26	12,32	14	6,64	40	18,96
Celkem Zusammen	109	51,65	102	48,35	211	100,00

Menší počet ulovených dospělců ve srovnání s druhy předešlými je pro zjišťování sezónního výskytu jedinců tohoto druhu méně příznivý (příl. 15, obr. 19, příl. 16, obr. 22). Grafy ukazují květnový vrchol (výjimečně stanoviště S-1957 má vysoké úlovky již v dubnu). Červnová deprese je příznačná pro všechny populační křivky, podobně i červencový vrchol. Plynnuly úbytek nalétávajících jedinců k minimu v září je v roce 1957 na obou stanovištích přerušen srpnovou depresí a srpnovým vrcholem. Opětný vzestup zaznamenáváme v září.

Rozdíly v zastoupení samců a samic během roku nutno vzhledem k málo početnému materiálu posuzovat jen s jistou výhradou (příl. 15, obr. 20, 21, příl. 16, obr. 23, 24). Převaha samic v květnovém vrcholu odpovídá větší jejich aktivitě za dospělostního žíru a větší jejich konkurenčio mršinu. Větší počet samců v první polovině července vyštírávaný vzápětí početnějšími úlovky samic v druhé polovině července a v první polovině srpna mohl by ukazovat na postupné uvolňování vykladených hrobaříků z půdy. V červencových úlovcích se však zároveň vyskytuje dospělci *dceriné generace* se zcela měkkým pokryvem. Zmíněná deprese na rozhraní července a srpna 1957 byla způsobena poklesem teplot (za příznivějších teplot v roce 1958 nedošlo v tomto období k podobnému jevu). Jedinci nové generace dospívají tedy se vší pravděpodobností již v červenci a snad i v srpnu. Rovněž nelze bezpečně říci, zda se příslušníci *dceriné generace* rozplozuji ještě v témž roce (jde-li o druh s 2 generacemi v roce). Jarní nástup rodičovské generace je brzký (zvláště na stanovišti S-1957) a upozorňuje na něj i Pukowská (43). Závislost na větší vlhkosti se tu drží s odolností

k nižším teplotám. Také se tu plně potvrzuje zjištění Pukowské a jiných, že *N. humator* je druhem lesním (čím vzdálenější bylo místo odchytu od lesa, tím méně hrobaříků tohoto druhu se chytilo do pastí a naopak (stanoviště C-1957 a S-1957, položená blíže k lesu a k nádržím cukrovaru, byla na lov nevydatnější). Příznivější mikroklimatické poměry na stanici v řepách semenačkách se promítají do poněkud vyšších počátečních hodnot a snad i dřívějšího jarního nástupu.

### *Necrophorus sepultor* Charp.

Reitter (47) i Schaufuss (61) se shodují v názoru na jeho řídký výskyt. Fleischner (16) o něm píše, že je všude, ale vzácnější a nevytváří aberace. Podle Roubala (51) je na Slovensku vzácný a vyskytoval se i na starých, opuštěných ptačích vejcích. Kuhn (30) udává, že je řídký, avšak ve Slezsku dost hojný. Portevin (41) píše o 3 jeho aberacích a o územním rozšíření. Ve sběrech Pukowské (43) z okolí Frankfurtu nebyl. V brambořisti u Lužan v Čechách získali Skuhrový a K. Novák (63) pouze jediný exemplář a rovněž z jeteliniště (62) hlásí jediného dospělce tohoto druhu.

Na drahanovických polích napadalo do pastí celkem 1249 samců a samic (viz následující tabulkou). Byl tu tedy třetím nejhojnějším druhem, zastoupeným téměř 12 % v celkovém počtu ulovených hrobaříků.

Tab. 6 *Necrophorus sepultor* Charp.

Místo lovů Lokalitě	♂		♀		♂ + ♀	
	Počet — Zahl	%	Počet — Zahl	%	Počet — Zahl	%
C — 1957	53	4,24	28	2,24	81	6,48
S — 1957	37	2,96	39	3,12	76	6,08
C — 1958	304	24,34	335	26,83	639	51,17
S — 1958	236	18,90	217	17,37	453	36,27
Celkem Zusammen	630	50,44	619	49,56	1 249	100,00

Grafy ukazují jediný výrazný vrchol odchytu v měsíci červenci (příl. 17, obr. 25, příl. 18, obr. 28). V srpnu, v září a říjnu byly sběry vesměs podstatně chudší. S výjimkou nevýrazného místního rozdílu na stanici S-1957 se jinak průběh křivek v obou letech shoduje. Rozdíly jsou v nástupech (v roce 1957 byli loveni první brouci teprve počátkem června, kdežto v roce 1958 již koncem května). Rozpad populací nebyl plně zachycen.

Grafy z roku 1957 (příl. 17, obr. 26, 27) svědčí o značné převaze samců nad samicemi, zejména v červenci. V následujícím roce (příl. 18, obr. 29, 30) byly naproti tomu úlovky samců i samic celkem vyrovnané a rozdíl mezi cukrovkou (s trvalým nepodstatným větším počtem samic) a řepou semenačkou (s trvalým nepodstatným větším počtem samců) jsou se vší

pravděpodobností odrazem skutečného stavu na těchto místech. Nápadný je rozdíl v počtu dospělců schytaných v roce 1957 a v roce 1958.

Podobně jako u následujícího druhu *N. interruptus*, jde tu o hrobaříka, u něhož přezimují larvy (praenymfy). Kuklí se na jaře. Rychlosť dospívání závisí hlavně na květnových teplotách. Průměrná měsíční teplota v květnu 1957 byla jen 11,2 st. C, kdežto v roce 1958 16,3 st. C, tedy podstatně vyšší (viz časnější nástup populací v roce 1958). Chladnější červen 1958 naproti teplejšímu červnu 1957 nemohl na rychlejším nástupu v roce 1958 již nic měnit. Průměrné teploty červencové byly v obou letech shodné (18,6 st. C); vystupňovaly neobyčejně aktivitu samců a samic, takže podstatná část materiálu je právě z tohoto nejteplejšího období v roce a odpovídá velmi hojněmu vyhledávání mršin hrobaříky. Koncem srpna jsou samci i samice plně vázání instinktivními rodičovskými akty v půdě a padají do pastí jen ojediněle. Patrně pro neobyčejně vysokou decimaci populaci červencovým odchodem nebylo možné získat věrohodné údaje o tom, jak jedinci rodičovské generace opět postupně vylézají z půdy. Je to jen naznačeno srpnovými úlovky v roce 1957. Dřívější nástup populace v semenačce 1957 byl podmíněn místními příznivějšími mikroklimatickými poměry (větší insolace a ventilace svahu). Nedostatek hrobaříků v podzimních úlovčích mohl být ovšem zároveň způsoben i rychlým rozpadem rodičovských populací po náležitém zabezpečení potomstva.

Veliký počet ulovených jedinců na stanicích 1958 podmínily snad příhodnější větrné poměry v měsíci červenci právě na těchto otevřenějších místech, zároveň tu však mohlo jít o gradační jev (masové pomnožení za velmi příznivých životních podmínek).

Dospělci *N. sepultor* jsou tedy svým výskytem v otevřeném terénu omezeni jen na velmi teplé a poměrně krátké období v roce a lze je řadit k teplobytnějším druhům, podobně jako jedince druhu *N. germanicus*. Příslušníci druhu *N. sepultor* nastupují o něco později než jedinci následujícího druhu *N. interruptus*.

#### *Necrophorus interruptus Steph.*

Reitter (47), Fleischer (16) i Roubal (51) píší, že se *N. interruptus* vyskytuje hojně až obecně. Podle Roubala jde na Slovensku a Podkarpatsku vysoko do hor. K večeru prý hojně zalétává k lidským obydlím. I jiní autoři referují o jeho hojném výskytu. Naproti tomu zjistila Pukowská (43), že u Frankfurtu je jen řídký. Z brambořiště u Lutžan hlásí jej Skuhrový a K. Novák (63) celkem 15× (byl v jejich sbírech nejhojnějším hrobaříkem), z jeteliniště v Čechách (62) jen 1× (na rozdíl od brambořiště bylo v jeteli loveno do pastí bez návnady).

V úlovčích z okolí Drahanovic byl zastoupen celkem 10 %. Připojená tabulka ukazuje počet nasbíraných jedinců na jednotlivých stanicích a vzájemné zastoupení samců a samic ve sbírech.

Pukowská (43) píše o tomto druhu, že náleží do oné skupiny hrobaříků, jejíž dospělci se objevují každým rokem teprve v červnu. Zimní období přeckává praenymfa; kuklí se na jaře.

Grafy z roku 1957 (příl. 19, obr. 31) probíhají téměř souběžně (na stanovišti S-1957 s nepatrným časovým náskokem v červnu a červenci před stanovištěm C-1957). Výraznější rozdíl je v tom smyslu až v srpnu a září. Obdobný je průběh křivek v roce 1958 (příl. 20, obr. 34). Na všech

Tab. 7 *Necrophorus interruptus* St e p h.

Místo lovů Lokalitě	♂		♀		♂ + ♀	
	Počet — Zahl	%	Počet — Zahl	%	Počet — Zahl	%
C — 1957	200	20,02	141	14,12	341	34,14
S — 1957	178	17,82	107	10,71	285	28,53
C — 1958	147	14,71	100	10,01	247	24,72
S — 1958	64	6,40	62	6,21	126	12,61
Celkem Zusammen	589	58,95	410	41,05	999	100,00

grafech proto vyčteme červencové a srpnové vyvrcholení oddělené srpnovou depresí. Příznivější květnové teploty 1958 urychlily nástup jedinců na stanicích C-1958 a S-1958.

Převaha samic je za červencového vyvrcholení a s výjimkou místa S-1958 právě v tomto vrcholu (příl. 19, obr. 32, 33, příl. 20, obr. 35, 36). V srpnovém poklesu křivek převažují již samci a udržují si ve sběrech velmi výraznou převahu (největší v srpnu) až do podzimních měsíců.

Přijímáme-li zjištění, k nimž dospěla při studiu tohoto druhu Pukovská (43), lze vysvětlit populacní křivky následovně. Přezimovavší larvy se kuklí na jaře a první brouci dospívají v druhé polovině května. První vrchol křivky odpovídá hojněmu vyhledávání mršin a dospělostnímu žíru. Větší aktivita samic se ukazuje větší jejich decimací pastmi právě v tomto období plného nástupu. Koncem července a počátkem srpna je valná část samců a samic v půdě u mršin. V první polovině srpna vylézají jedinci tohoto druhu postupně z podzemních krypt (samci jen o málo dříve než samice). Větší decimace samic v červenci je pravděpodobně jednou z příčin toho, že jejich srpnové vyvrcholení odpovídá již jen zmenšení jejich hustoty v přírodě. Toto méně výrazné vyvrcholení může být ovšem zároveň podmíněno jistým poklesem vitality vykladených samic, a tím i rychlejším hroucením jejich populací (aktivita samců zůstává naproti tomu neztenčena, a padají proto do pastí velmi vydatně). Pozoruhodná srpnová převaha samců sledovaná převahou samců i v září a říjnu zasloužila by si zvláštní analýzy. Není také vyloučeno, že brouci dceřiné generace dospívají již v srpnu. Nedospívají-li podle Pukovské (43) noví jedinci na podzim, může být *N. interruptus* dobrým modelem, který ukazuje, v jaké hustotě se udržuje rodičovská generace ještě dlouho do podzimu.

K změnám povětrnostních podmínek je *N. interruptus* velmi citlivý. Nepríznivé teploty v květnu 1957 působily např. nepríznivě na dospívání (květnová odchylka od dlouhodobého průměru  $-2,2$  st. C). Naproti tomu příznivé teploty v témž měsíci v následujícím roce (květnová odchylka od

dłouhodobého průměru +2,9 st. C) dospívání urychlily. Naopak teplejší červen 1957 urychlil odchyt populace v tomto roce, takže se červencový vrchol ocitl v první červencové dekádě (pro chladnější počasí v červnu 1958 je tento vrchol posunut až do poloviny července a zároveň opožděn i další vývoj celé populace — samice kladou něco později). Příhodnější podzimní počasí 1958 zvýšilo aktivitu samců i samic, kdežto chladnější podzimní počasí v minulém roce ji snížilo (opětovně je zapotřebí poukázat na komplexní působení povětrnostních faktorů, neboť větší pokles teplot má zpravidla úzký vztah k vydatnějším srážkám, a tím i k větší relativní vlhkosti vzduchu).

Jak působí mikroklimatické poměry na aktivitu dospělců našeho druhu, ukazuje graf sestrojený z úlovků na stanovišti S—1957. Jak již bylo několikrát povíděno, série pastí byla tu uložena na svahu. Zvýšená sluneční insolace v letním období zvyšovala aktivitu zde žijících hrobaříků mnohem více než hrobaříků, kteří nalétávali do pastí nalíčených na rovině pod svahem (C—1957). Za takovéto životně prospěšné podmínky mohlo na svahu dojít i ke zvýšenému zahuštění populace (kromě toho byla jistě účinější i ventilace tohoto místa).

#### *Necrophorus vestigator Herschel.*

Podle Reittera (47) a Shaffusse (61) není hojný, podle Kuhneta (30) není zase řídký. Skuhravý a K. Novák (63) zjistili jej v brambořišti u Lužan 13×. Pukowská (43) vypovídá, že je v okolí Frankfurtu velmi vzácný. U Drahanovic bylo chyceno celkem 5 kusů (vesměs v měsíci květnu). O tomto druhu je známo, že vyhledává jen lehké a nepříliš vlhké půdy a okolí Drahanovic takové půdy celkem neposkytuje.

#### *Necrophorus vespilloides Hrbst.*

Všichni autoři se shodují v tom, že je lesním druhem. Martínekovi (34) padal v hojném počtu do pastí s formalinovým roztokem za výzkumu biocenóz smrkových kultur. I do pastí na drahanovických polích zalétl z nedalekého lesa. Byl získán ve 4 exemplářích (3× v květnu a 1× v červenci).

#### Diskuse

Při hodnocení početnosti úlovků, jejíž sezónní proměnlivost byla předeslanou analýzou grafů u jednotlivých druhů dostatečně prokázána, bylo přihlíženo především k bionomii toho kterého druhu; dále pak k celému komplexu proměnlivých ekologických činitelů, neboť jedině tak lze zjišťovat zákonitosti sezónní dynamiky populací utajené v kolísavé početnosti sběrů. Je na snadě, že exaktně provedená analýza početného materiálu, získaného metodou zemních pastí, nás nakonec poučí o proměnlivé hustotě populací (o změnách, kterým tato hustota podléhá během roku), o nástupu populací jednotlivých druhů, o počátku a dokončení rozmněžovacího období, o náhlých nástupech nebo náhlých poklesech populační hustoty,

o zhroucení populací, o tom, jak periodický rytmus kolísání početnosti může být v průběhu počasí různě měněn, jak se kolísání početnosti stírá a může být různým způsobem modifikováno lokálně. Máme-li materiál z několika roků, poučíme se i o gradačních jevech a jejich příčinách, případně i o cyklických jevech přemnožení.

### *Kolísání početnosti úlovků (absolutní i relativní kolísání hustoty populací) v závislosti na bionomii*

Dynamiku početnosti sběrů (kolísání hustoty populací) nebylo by možné správně vysvětlit bez znalosti biologie hrobaříků. Přidržel jsem se v tom směru především prací Pukowské (36, 43, 45). Podstatnou část jejich pracovních výsledků uvádějí ve svých pracích i jiní autoři, např. Engelen (33). Pokud šlo o sociální mechanismy, pro hrobaříky tak příznačné, vycházel jsem z prací Deegenerových (10), Alverdesových (3) a Mosebach-Pukowské (36). O závislosti některých druhů na různých abiotických činitelích prostředí byly k disposici některé práce novější (Paulian [39], Theodorides a Heerdt [72], Jeuniaux [22]).

Pukowská původně chtěla jen ověřit a doplnit některé údaje Farberovy. Narazila přitom na řadu nových problémů, jejichž řešení přineslo mnoho nových poznatků o hrobařících vůbec, týkajících se samotného vývojového cyklu jednotlivých druhů, dále vztahů hrobaříků k prostředí, jejich rodičovských instinktů, vzájemné vnitrodruhové a mezidruhové konkurence.

Popisuje podrobně zahrabávání mršin, na němž se podílí obvykle několik samců. Ze samic, které se k mršině přiblíží, posléze jediná, která ostatní z nich odrazila, u mršiny zůstává a jejím zahrabáním připraví potravu pro své larvy. Při zahrabávání mršiny mohou hrobaříci překonávat různé překážky (odtáhnou např. mršinu na vhodnější místo, odstraňují kusadly kořenovou soustavu rostlin atp.). Podle Pukowské nelíší se od sebe v této činnosti jedinci druhu *N. vespillo*, *N. humator*, *N. germanicus*, *N. vestigator*, *N. interruptus*; jisté odchylky v chování, pro nás však na tomto místě nevýznamné, sledovala Pukowská jen u druhu *N. vespilloides*.

Hrubě přeložená a stočená mršina je vtahována do země šíkmou chodbou, a jakmile je dosaženo příslušné hloubky (u robustnějších druhů větší, u menších druhů menší), dochází k další její úpravě a zároveň k hloubení okrouhlého prostoru — krypty. V této fázi zpravidla již jen jediná samice a jeden samec (nejzdatnější pář) neustále oblézají mrtvolu, zakulacují ji odstraňováním různých nerovností, výčnělků a udržují ji přirozeně vlnkou. Hřbetní stranou se přitom opírají o stěny krypty, uhlazují je a zároveň prostor dutiny tlakem zevnitř i částečně zvětšují. Budování krypty a příprava „potravní koule“ bývají prý za normálních podmínek hotovy za 12 až 48 hodin.

Samice neklade vajíčka na mršinu. Klade je do zvláštní chodby a upravuje vylíhlým larvám cestu až k uložené zásobě potravy. V období kladení snůšky až líhnutí larev opouští samec kryptu, takže u vylíhlých larev bývá již zpravidla zastižena jen samice. Od vyhloubení krypty, přípravy „po-

travní koule“, do líhnutí larev uplyne podle P u k o w s k é za více méně příznivých podmínek 7 až 9 dnů. Larvy rostou velmi rychle. Slézají se do kráteru na horním pólu „potravní koule“, který samice již předem kusadly otevírá, a jsou v krátkých intervalech krmeny natrávenou potravou, kterou jim samice vyvrhuje do úst. Starší larvy (zejména larvy třetího instaru) spotřebují již pak samostatně zásoby potravy. Po posledním svlékání, jakmile larvy rychle vzrostou, proděraví stěnu „potravní koule“ a rozlézají se do půdy k zakuklení (podle P u k o w s k é dorůstají larvy za pouhých 7 dnů). Tehdy opouští kryptu i samice a objevuje se na povrchu o několik dní později než samec. Rotací staví larvy v půdě kolébku, v níž se později zakuklí. Larvy druhů *N. germanicus*, *N. humator*, *N. vespillo* a *N. vespilloides* se kuklí po 12 až 17 dnech klidu a dospělci dceřiné generace, případně později i vnukovské generace vylézají ještě v témž roce. Larvy druhů *N. sepultor* a *N. interruptus* (*foscor*) dorůstají teprve v září, přezimují v půdních kolébkách a kuklí se v příštím roce na jaře. Proměna kukly v imago se uskutečňuje ve 14–15 dnech. Čerstvě vylíhlý brouk setrvá asi 4 dny v kolébce, kterou připravila larva, a vylézá na den se značně měkkým pokryvem. Od okamžiku, kdy hrobaříci vyhledají mršinu, zahrábou ji a nakladou vajíčka až do líhnutí dospělců nové generace, uplynou tedy podle zjištění P u k o w s k é necelé dva měsíce (platí pro druhy u nichž přezimují dospělci).

Předeslanou analýzou grafů jsme dospěli u jednotlivých druhů k obecně platným poznatkům o jejich sezónním výskytu (o dynamice, která postihuje populaci). Pro hrobaříky, kteří mají 2 generace v roce, znázorňujeme toto obecně platné zjištění idealisovaným grafem (příl. 21, obr. 37). Sledujevů zachycený křivkami na tomto grafu je ovšem ve svém průběhu více méně modifikován různými činiteli.

Za příznivých jarních teplot opouštějí hrobaříci ve stále větším počtu zimní úkryty a vyhledávají mršiny drobných obratlovců, kteří buď zahynuli již v zimě nebo zesláblí po zimování hynou i ve větším počtu v předjaří nebo na jaře. Jejich mrtvoly, prohřívány jarním sluncem, se rychle rozkládají a lákají hrobaříky (viz narůstání početnosti jarních vzorků k prvnímu jarnímu vyvrcholení na idealisovaném grafu).

Jak správně pojmenovává A l v e r d e s (3), později P u k o w s k á (43) udržuje hrobaříky pohromadě pouze mršina; je-li odstraněna, jedinci obojího pohlaví se rozlézají (chybí tu tedy jakýkoliv sdružovací instinkt – vzájemná interatrakce ve smyslu R a b a u d o v ě [46]). Často jde zdánlivě o společnou akci několika hrobaříků; je však sumou aktů jednotlivců, kteří zahrabávají bez bližšího vzájemného kontaktu (naopak, kdykoliv se pod zdechlinou nebo na ni náhodně setkají 2 jedinci téhož pohlaví – téhož druhu – dochází k potyčkám a k vzájemnému zapuzování). Přitom, jak již bylo naznačeno, je ostřejší konkurence mezi samicemi než mezi samci; výsledkem všeho je, že v kryptě zůstává nakonec nejzdatnější pář.

Tato sociální struktura populace se promítá i do početnosti sběrů. Větší počet ulovených samic za jarních vyvrcholení (u druhů s 2 generacemi v roce i za letních vyvrcholení) může být tedy jednak podmíněn zvýšenou aktivitou samic při vyhledávání zdechlin (dost možná i jejich zvýšenou či-

chovou schopnosti), jednak se může dostavit po prudším soupeření mezi samicemi o mršinu, poněvadž zapuzené, a tedy volné samice, hledají jiné mršiny, a padají proto i více do zemních pastí. Samci, kteří jsou vázáni zahrabáváním zdechliny obvykle ve větším počtu, jsou za těchto vrcholů ve sběrech jen méně početní. Z toho plyne, že mnohý ze slabších samců se může tak účastnit i několikrát společného zapouštění mršin do půdy, aniž nakonec zůstává se samicí v kryptě (slabší je tak vyloučen z přímé možnosti rozplozování, účastňuje se však velmi intenzivně na přípravě potravních zásob pro larvy, což je z hlediska uchování druhu jistě velmi prospěšné).

V období zahrabávání mršin je poměr v počtu samců a samic právě opačný (v úlovcích převažují samci). Tato větší hustota samců vznikla postupným uvolňováním samců od zdechlin, když většina samic je již společně s nejzdatnějším samcem v půdních kryptách. Zároveň ovšem větší decimace samic pastmi za jarního vyvrcholení může znamenat narušení přirozené jejich hustoty, což se projeví ještě výraznějším odchytem samců, zvláště když se při zahrabávání mršiny postupně konkurence mezi nimi vyhraňovala a jeden po druhém s výjimkou nejzdatnějšího se ocitá na povrchu. K témuž schytaným, méně zdatným samcům přidružili se v úlovcích za narůstání červencového maxima i zdatní samci, kteří po konečné úpravě „potravní koule“ kryptu opustili (viz idealizovaný graf).

Poněvadž období kladení vajec a krmení larev samicí je jen krátké, objevují se v červnových úlovcích po odeznění připomenutých mateřských instinktivních aktů i samice a získávají postupně převahu nad samci decimovanými odchytem s krátkým časovým náskokem. Zároveň padají ve stále větším počtu do pastí dospělci *dceřiné generace* a červencový vrchol je obdobím jejich dospělostního žíru (aktivnější samice získávají ve sběrech znova převahu nad samci).

Sestup křivek od července k září ukazuje na nástup jedinců *dceřiné generace* k rozplozování. Hustota volných hrobaříků na povrchu klesá, a sběry jsou proto stále méně početné. Pro kolísání hustoty samců a samic za sestupu křivky v září platí totéž, co bylo povíděno o jejich hustotě za přechodu v červnovou depresi (převaha samců je v krátkém období vystrídána převahou samic), poněvadž chování samců a samic *dceřiné generace* je za rozplozování obdobné jako chování jedinců *rodičovské generace*.

Od září do října sběry narůstají. To proto, že příslušníci *dceřiné generace* vylézají po vykladení z půdy (jejich aktivita je snižována nízkými teplotami za večerů a nocí) a krátce za nimi i dospívající jedinci *vnukovské generace*. Po dospělostním žíru mizí mladí hrobaříci postupně v zimovištích.

Tento jednoroční dvoufázový vývojový rytmus, idealizovaný grafem právě analýzovaným, je příznačný pro hrobaříky druhu *N. vespillo*. S menšími odchylkami platí i pro druh *N. antennatus* a snad i druh *N. humator* (jedinci posledně jmenovaného lesního druhu nebyli získáni v dostatečném počtu, a proto pro ně platí toto zjištění jen s výhradou). *N. germanicus* má jen jednu generaci v roce. Střídavá převaha samců a samic ve sběrech je u tohoto druhu podmíněna především instinktivním chováním jedinců *rodičovské generace*.

Dočasná relativní převaha volných samic nebo samců na povrchu je tedy především výsledkem konkurenčních vztahů zejména mezi jedinci téhož pohlaví, zároveň je ovšem způsobována odvíjením příslušných rodičovských instinktů, jimiž je zabezpečován zdarný vývoj potomstva. Relativní kolísání hustoty populací jednotlivých druhů je výsledkem *vertikálních migrací* těchto populací jednak s povrchu do půdy a opačným směrem.

Ú druhů u nichž přezimují larvy (*N. sepultor* a *N. interruptus*) je zpočátku dynamika populací obdobná. Chybí však podzimní vyvrcholení (v srpnu a září se líhnoucí hrobaříci — pro druh *N. interruptus* platí to jen s výhradou —) a tudíž i prolínání staré generace s generací nově nastupující, poněvadž larvy *dceřiné generace* zůstávají přes zimu v kolébkách a dospělci se líhnou až v létě v příštím roce. K uspokojivému vysvětlení proměnlivosti hodnot hustoty samců a samic bude tu zapotřebí dalšího výzkumu.

#### *Kolísání hustoty populací jednotlivých druhů ovlivňované dostatkem nebo nedostatkem mršin*

Není jisté náhodné, že některé druhy hrobaříků v našich klimatických poměrech mírného pásmu mají jednu, nebo dvě generace v roce a přezimují ve stadiu dospělců, jiné přezimují ve stadiu larev a dospívají až příštím rokem. První skupina hrobaříků vyhledává mršiny především v jarním období a potom až později v létě. Jaro totiž poskytuje bohatě uhynulé drobné obratlovce — potravu pro larvy hrobaříků (viz např. na polích hroucení přemnožených populací hrabošů polních v pozdním podzimu a v zimě nebo hromadné hynutí jiných drobných savců i ptáků v tomto kritickém období). Rovněž deště, které obyčejně předcházejí rozvinutí populací druhů s přezimujícími larvami (v našem případě druhu *N. sepultor* a *N. interruptus*) mohou mít za následek hromadné hynutí drobných savců. Dešťová období pozdního jara a časného léta poskytují tedy mršiny, jichž v tomto případě zase více využívají právě jmenované druhy hrobaříků. Domnívám se proto, že vznik jednoročního vývojového cyklu s 1 nebo 2 generacemi v roce a dvouročního vývojového cyklu (tak označuje oba vývojové typy Pukov [43]) je úzce závislý právě na tomto střídavém přebytku mršin v jarních a později v letních měsících a na soupeření o tyto mršiny mezi jedinci různých druhů. Konkurence mezi hrobaříky obou jmenovaných vývojových typů je takto snížena na minimum, poněvadž populace hrobaříků s přezimujícími larvami nastupují v období, kdy většina jedinců hrobaříků u nichž přezimují dospělci je v půdě. Jen s krátkým časovým náskokem zahrabávají pak mršiny hrobaříci s přezimujícími larvami (*N. sepultor* a *N. interruptus*) před hrobaříky dceřiných generací u nichž zimují dospělci a kteří mají dvě generace do roka (*N. antennatus* a *N. vespillo*).

Mezidruhovou konkurenci hrobaříků zároveň zmírňují některé pozoruhodné *jevy fenologické*. Na jaře nastupují za sebou na polích u Drahanovic tyto druhy hrobaříků: *N. antennatus*, *N. vespillo*, *N. germanicus* (vylučuji z této úvahy lesní druh *N. humator*, o jehož časném jarním nástupu jsem psal již na jiném místě). Tento časový předstih si udržuje později v létě

i dceřiná generace *N. antennatus* před dceřinou generací *N. vespillo* — jako poslední dospívá v létě dceřiná generace *N. germanicus*. Počátkem léta vylézají z půdy jedinci druhu *N. interruptus* před dospělci druhu *N. sepultor* (viz příl. 22, obr. 38).

Jak pozorovala Pukovská (43), získávali v konkurenci o mršinu pře-  
vahu příslušníci zdatnějších druhů nad jedinci slabších druhů. Ačkoliv je velikost a tudíž i zdatnost dospělců jednotlivých druhů velmi proměnlivá, bývají obvykle jedinci druhu *N. antennatus* tělesně slabší než příslušníci druhu *N. vespillo* a jedinci druhu *N. germanicus* robustnější než hrobaříci druhu *N. vespillo*. Slabší dospělci druhu *N. interruptus* podléhají v potyčkách zdatnějším jedincům druhu *N. sepultor*. Domnívám se, že nepatrné časové náskoky v nástupu populace slabšího druhu před populací zdatnějšího druhu vznikly přírodním výběrem za dlouhého kmenového vývoje jednotlivých druhů. V populacích slabších druhů se časem vyskytli jedinci odolnější k nižším teplotám a to jim umožňovalo časnější nástup, čímž bylo zároveň vyloučeno soupeření o mršiny se zdatnějšími druhy (jedinci bez takovéto prospěšné odchylky v mezidruhové konkurenci zanikali). Každý takový posun vývojového cyklu slabšího druhu byl pro uchování druhu velmi prospěšný. Správnost této hypotetické úvahy nutno ještě ověřit studiem fenologie a mezidruhových vztahů u dalších druhů hrobaříků.

Nemůže být celkem pochyb o tom, že *gradační jevy* u hrobaříků jsou časově korelovány s periodickým kolísáním hustoty populací drobných polních savců (v polních biotopech zejména hrabošů polních), s cyklickým kolísáním hustoty populací hrabošů, jak o něm пиší Kratochvíla kol. (29). Další výzkum v tom směru mohl by přinést mnoho užitečných poznatků pro praxi. Nebudou nakonec vyloučena ani taková zjištění, jak může např. vést kritická hustota populací k fyziologickému narušení plodnosti jedinců v přemnožených populacích (mějme na mysli zvlášť vyhrazenou vnitrodruhovou i mezidruhovou konkurenci hrobaříků); šlo by o poznatky analogické k těm, jež jsou dnes známy např. o populacích *M. arvalis*.

#### *Působení dalších činitelů na dynamiku populací — faktorů více méně abiotické povahy*

Výši úlovků hrobaříků do zemních pastí (absolutní i relativní hustotu jejich populací) ovlivňovala řada dalších faktorů. Bylo počítáno zejména s těmito vlivy:

1. Jednotlivé klimatické prvky (teplota vzduchu, relativní vlhkost vzduchu, horizontální proudění vzduchu, množství spadlých srážek, sluneční svit, a to z hlediska makroklimatických i mikroklimatických poměrů zkoumaného prostoru, případně jednotlivých stanic). Působí dlouhodobě i krátkodobě.
2. Přirozené i umělé překážky (zvlnění terénu, les, stromoradí, zastavěné plochy) jež se účinně uplatňují při ventilaci krajiny a vůbec jednotlivých míst, na nichž byly vystaveny baterie zemních pastí.
3. Struktura půdy.
4. Druh polní kultury a s ní spojené agrotechnické zásahy.

5. Způsob louvu — druh pastí, druh návnady, výměna návnady, uložení pastí vzhledem k převládajícím větrným složkám.
6. Decimace populací odchytem do pastí a decimace populací přirozenými nepřáteli.

**Ad 1, 2 — Dlouhodobý vliv proměnlivých klimatických faktorů — překážky ventilace**

Jak již bylo naznačeno byly vývojové cykly hrobaříků za dlouhého kmenového vývoje jednotlivých druhů fixovány na určitý časový interval v roce (příl. 22, obr. 38). Přenáší se dědičně z generace na generaci a pohyb směrem k počátku nebo ke konci roku vlivem proměnlivých vnějších činitelů je jen omezený.

Vliv klimatických prvků na nástup, průběh a zhroucení populací, na jejich ústup do zimovišť lze ukázat na několika příkladech, srovnávame-li populace téhož druhu ve 2 po sobě následujících letech. Sledujme např. vliv teploty na fenologický posun nástupu druhů *N. interruptus* a *N. germanicus*. Velmi působivě ovlivnil je v tom smyslu studený květen 1957 a teplý květen 1958. Studené jaro 1958 nepotlačilo aktivační účinek příznivé květnové teploty na nástup druhů *N. interruptus* na C-1958 a S-1958; takéž jinak teplotně příznivý březen a duben 1957 neurychlil nástup jmenovaného druhu, poněvadž květen 1957, jak připomenuto, byl velmi studený. Totéž lze pozorovat u druhu *N. sepulcra*. Naproti tomu vylákal teplý duben 1957 zimující populaci *N. germanicus* velmi brzy na jaře, kdežto studený duben 1958 ji podržel v zimovištích, dokud teplé počasí v květnu ne-podnítilo její aktivitu. Velmi příznivé teploty v květnu 1958 zvýšily květnovou hustotu sběrů jedinců druhu *N. vespillo* na obou stanicích (je větší než na stanovištích 1957). Hustota populací byla v jarním nástupu 1958 větší proto, že předcházející nepríznivé teploty omezily nástup na kratší časový úsek. Jinak ovšem teplejší jaro 1957 (s výjimkou května) posunulo o něco vývojový cyklus populací 1957 směrem k počátku roku (je to patrné zejména na onom krátkém období, kdy měli ve sběrech převahu samci a také na červencových vrcholech — viz grafy pro *N. vespillo*). Teplý podzim 1958 udržoval ve zvýšené aktivitě dospělce *dceřiných* generací druhů *N. germanicus*, *N. antennatus* a *N. vespillo*. V promísení jedinců *dceřiné generace* s jedinci *vnukovské generace* se zejména u druhu *N. vespillo* mohla výrazněji uplatnit *dceřiná generace*. Nízké teploty v září 1957 (průměr 11,9° C) snížily velmi výrazně vagilitu hrobaříků *dceřiné generace* u druhu *N. vespillo* (viz hlubokou depresi v září vystrídanou výrazným vzestupem křivky vrcholící v říjnu, kdy bylo slunečno a kdy *vnukovská generace* rychle dospívala). Jak připomenuto, v roce 1958 s teplotně příznivějším měsícem září takovýto výrazný pokles křivky chybí.

K podobným zjištěním dospějeme i u dalších klimatických faktorů. Periody dešťů v druhé polovině července 1957 měla zřejmě velký vliv na počet pádů hrobaříků do zemních pastí u druhů *N. vespillo* a *N. humator*. Prohyb křivek právě v tomto období odpovídá časovému úseku se zvýšeným množstvím srážek, zvýšenou vlhkostí a zároveň s nižšími teplotami. V následujícím roce nic podobného nepozorujeme.

Zvýšená inzolace na svahu S-1957 v jarních měsících a důkladnější ventilační tohoto místa způsobily, že nástup druhů *N. vespillo*, *N. germanicus*, *N. antennatus* a *N. humator* nastává tu dříve a ve větším počtu jedinců (viz tečkování v příslušných grafech). Podobně příznivější místní poměry v červnu a červenci posunuly tu křivku populace *N. sepultor* více k jaru (srovnej S-1957 s C-1957). Jde tu o zřejmě mikroklimatické rozdíly té které stanice, které nejsnáze zjišťujeme srovnáváním populací z různých míst, avšak v témž roce.

Podle počtu ulovených hrobaříků lze tedy považovat stanici S-1957 za mikroklimaticky příznivější než stanoviště C-1957 a totéž platí o místu S-1958 naproti stanici C-1958. Prvotně důležité pro lov hrobaříků na návnuadu jsou tu především všechny místní okolnosti ovlivňující buď kladně nebo záporně vzdušné proudění. Již v úvodu bylo naznačeno, že všechna místa odchytu lze v tomto smyslu sestavit do odstupňované řady: nejexponovanější pohybujícím se vzdušným masám byla stanice S-1958, nejuzavřenější C-1957; stanoviště S-1957 mělo pak po této stránce jisté přednosti před stanicí C-1958 (srovnej celkové množství ulovených hrobaříků na jednotlivých těchto místech, jak je uvedeno v tab. 8).

#### Ad 3 – Struktura půdy

Hustota jednotlivých druhů na různých lokalitách může být velmi ovlivňována strukturou a jakostí půdy. *Paulian* (39) dochází k závěru, že naprostě nevhodné jsou pro hrobaříky písčité půdy. Podle jeho údajů vyhledávají jedinci druhu *N. germanicus* a *N. humator* půdy těžké, naproti tomu příslušníci druhu *N. vestigator* jen půdy chudé a sušší (tato ekologická vazba k různým půdním podmínkám se odráží i v územním rozšíření těchto druhů — areál *N. vestigator* je např. posunutý více k jihu a vyznačuje se otevřenými a bezlesými krajinami). *Theodorides* (71) dospívá ve své studii k zjištění, že *N. humator* obývá vlhké lesy, *N. interruptus* stinné půdy s bohatým humusem, *N. vespillo* vlhké lesy a vlhké otevřené kraje, *N. vespilloides* lesy středně vlhké, *N. vestigator* suchá pole s pevnou a suchou půdou. Podobně jako *Paulian* vylučuje hrobaříky z míst s písčitou půdou. V jiné práci společně s *Heerdt* (72) nově ověřuje, že *N. humator* je příznačný pro zalesněné kraje, kdežto *N. vespillo* pro otevřená a vlhká místa. *Pukowská* (43) dospěla k podobným závěrům. Vyloučila-li jisté výjimečné případy, mohla uzavřít, že v jehličnatém lese žije více *N. vespilloides*, ve vlhkém lese listnatém *N. humator*, kdežto *N. vespillo* je vázán spíše loukami a do lesa může být přilákán jen na malou vzdálenost. *Pukowská* se do jisté míry rozchází s *Theodoridesem* v údajích o *N. vespillo*, poněvadž vylučuje jedince tohoto druhu z lesů a *Theodorides* jeho výskyt ve vlhkých lesích připouští.

Promítněme tyto poznatky o vztazích jednotlivých druhů hrobaříků k jakosti půdy a k porostům do drahanovických poměrů. Přihlédneme-li přitom k převládajícím větrům severozápadním a jižním, zjišťujeme, že většina hrobaříků byla přilákána do pastí z otevřených prostorů s obdělávanou, velmi dobrou půdou (sprašové půdy). Občas mohl být zanesen pach z nahnilého masa i do nepříliš vzdáleného lesa kosířského komplexu. Po-

někud vlhčí bylo bezprostřední okolí Zlaté stružky (pokud ovšem v létě Zlatá stružka zcela nevyschla). Se zvýšenou vlhkostí lze počítat i v okolí nevelkých nádrží místního cukrovaru (místa, která byla pastmi ovládána jen nevýznamně).

Ukázalo se, že jedincům druhu *N. vespillo* vyhovuje obdělávaná půda stejně dobře jako louky kolem Frankfurtu (viz Pukovská). Podobně i *N. germanicus* žije zřejmě hojně také na polích. Není ovšem vyloučeno, že tu vyhledává teplejší místa a těžkou půdu. I další 3 druhy *N. sepultor*, *N. interruptus* a *N. antennatus* náleží do polních biotopů. Za opravdu lesní druh je správně považován *N. vespilloides*. *N. humator* byl loven ve větším počtu na místech nepříliš vzdálených od lesa a zasahuje do polí všude tam, kde je v jejich blízkosti také vlhký les. Pět zaznamenaných úlovků jedinců druhu *N. vestigator*, uvedených ve vztah k požadavkům tohoto druhu na jakost biotopu, svědčí o tom, že půdní poměry na polích kolem Drahanovic jsou tomuto druhu nepříznivé (není tu dostatek lehčích a suchých půd).

#### Ad 4 — Druh polní kultury a s ní spojené agrotechnické zásahy

Sběry hrobaříků byly získány za výzkumu entomocenáz řepy cukrovky a řepy semenačky. Poněvadž hrobaříci nalétávali do těchto kultur ze širšího okolí na návnadu, nelze je považovat za příznačnou složku hmyzích společenstev jen zcela určité polní kultury — např. jen okopanin; žijí na obdělávaných polích ve všech polních kulturách. Domnívám se, že agrotechnickými zásahy trpí zejména druhy *N. interruptus* a *N. sepultor* (to proto, že jde o druhy s přezimujícími larvami). Za intenzívного obdělávání polí dochází tak k zániku jejich larválních kolébek, případně i larev a kukel. Druhy s přezimujícími dospělci (zejména menší druhy, jejichž příslušníci budují krypty jen v několikacentimetrové hloubce) mohou být rušeny později na jaře při obdělávání okopanin. Druhy s dvěma generacemi v roce jsou pak ničeny za podmítání strniště.

#### Ad 5 — Způsob lovů

Způsob lovů byl popsán v metodické části. Bylo loveno do zemních pastí, v nichž byla návnada nahnilého masa (pasti byly otevřeny a přístupny hrobaříkům ve dne i v noci). Byly kladený do jediné řady, 15 m jedna od druhé, střídavě jedna s návnadou masa, druhá bez ní. Vzdálenost první pasti s návnadou od poslední s návnadou činila tedy celkem 120 m. Kdyby byla tato fronta, dlouhá 120 m, kolmá ke složce převládajících větrů, mohla by zamorit pachem větší prostor nežli v tom případě, kdyby byly pasti posazeny v přímce, jež by souhlasila se směrem převládajícího vzdušného proudění (tj. jedna past ve větrném stínu druhé pasti). S touto okolností mohlo by se plně počítat jen v tom případě, kdyby větrná cirkulace nenarážela na různé překážky. Výhodnější postavení pastí k převládající větrné složce měla stanice C-1958 před stanicí S-1958. Na posledně jmenovaném místě bylo však loveno jen krátkou dobu, a větší počet ulovených hrobaříků na C-1958 nelze proto vysvětllovat pouze touto výhodou.

Důležitý je celkový časový úsek, v němž jednotlivé série pastí byly nalíčeny. Agrotechnické zásahy podstatně zkracovaly lov v řepách semene-

načkách (na S-1957 bylo loveno i po sklizni semenáčky) a proto období lovu bylo v cukrovkách delší (zejména v roce 1958). V následující tabulce je k počtu dnů, v nichž bylo loveno na jednotlivých místech, připojen celkový počet ulovených hrobaříků a průměrný počet dospělců chycených za jediný den.

Tab. 8

Místo lovů Lokalität	Počet dnů Zahl der Tage	Celkem uloveno Insgesamt gesammelt	Průměr za den Tagesdurch- schnitt
C — 1957	186	2 333	12,5
S — 1957	155	2 161	13,9
C — 1958	145	3 299	22,7
S — 1958	103	2 724	26,4

Z uvedených dat je patrno, že v roce 1958 byly mnohem příznivější podmínky, poněvadž menšímu počtu dnů odpovídá tu větší počet ulovených hrobaříků a naopak za více dnů v roce 1957 bylo uloveno podstatně méně. Nejpříhodnější stanoviště S-1958 zaznamenává i relativně největší počet pádů hrobaříků do pastí (denně 26,4 kusů).

#### Ad 6 — Decimace odchytem a decimace přirozenými nepřáteli

Ze situace na přiloženém plánku je patrno, že místa lovů v obou letech od sebe příliš vzdálena nebyla. V roce 1957 bylo celkem chyceno 4494 hrobaříků, o rok později v kratším období podstatně více. Mohlo by se tedy říci, že odchytem na zkažené maso nelze decimovat populace hrobaříků v daném prostoru. Některé okolnosti však nasvědčují tomu, že takovýmito zásahy přece jen k decimaci dochází. Téměř ve všech případech, kde se na jaře ukázal zvýšený počet pádů do pastí, zjišťujeme později v roce naopak již jen slabší úlovky. Tyto úlovky jsou slabší předně proto, že jarním odchytem byla *rodičovská generace* už decimována, 2. proto, že takto byla k rozplozování připuštěna menší část *rodičovské generace*, a tudiž i *generace dceřiná* je málo početná. U druhů s dvěma generacemi v roce ovlivňuje květnová decimace *rodičovské generace* i pozdější hustotu *generace vnukovské*.

Decimace hrobaříků přirozenými nepřáteli je rovněž možná a nutno k ní někdy přihlédnout. P u k o w s k á (43) musela např. přerušit své pokusy s hrobaříky na jisté ploše, na níž přemnožení krteči ničili larvy, dospělce i s jejich mršinami. V jiných případech pozorovala, že někteří draví drabčici ničí larvy i dospělé hrobaříky.

## Shrnutí výsledků

Autor lovil 3 roky hmyz do zemních pastí v řepě cukrovce a semenačce na polích kolem Draháňovic (okres Olomouc). Z úlovků vyčlenil celkem 10 780 hrobaříků (zastoupení jednotlivých druhů viz. tab. 1) a s výjimkou nepočetného orientačního materiálu z roku 1956, podrobil získaný materiál analýze (viz tabulky v textu a v příloze, grafy v příloze).

Ukázalo se, že hrobaříci jsou podstatnou složkou polních entomocenóz, složkou značně vagilní. Polní biotopy v blízkosti Draháňovic vyhovují těmto druhům hrobaříků: *N. vespillo*, *N. germanicus*, *N. sepultor*, *N. interruptus*, *N. antennatus*. Naproti tomu *N. vestigator*, obyvatel otevřených míst s lehkou a suchou půdou, nenašel u Draháňovic stanoviště s těmito příznivými podmínkami. Dost často lovený *N. humator* nalézával do pastí z blízkého lesa. Výlučně lesní druh *N. vespilloides* se ocital v pastech jen ojediněle.

Práce některých autorů ukazují (viz úvodní přehled po písemnictví) že hrobaříci nejsou v entomocenách složkou bezvýznamnou: Nejsou úzce specializovanými nekrofagy — těmi jsou jejich larvy. Dospělí brouci se živí hmyzem žijícím na zdechlinách, především larvami dvoukrídlého hmyzu. *N. germanicus* vyhledává koňský trus a přepadá na něm chrobáky, *N. vespillo* ničí mandelinku bramborovou a bylo zjištěno, že je i býložravý. I z hlediska hygienického jde o hmyz, který by si zasloužil více pozornosti (viz jen např. možný přenos *myxomatosis*, různých kožních plísní a hub hrobaříky).

Ke stručné geomorfologické a geologické charakteristice celého okrsku byly přiloženy výsledky z rozboru půdních vzorků (podle procentuálních zastoupení velikostních částic v Kopeckého klasifikační stupnici šlo vesměs o velmi dobrou zemědělskou půdu). Při rozboru grafů ukázala se velmi užitečnou klimatická charakteristika celého zkoumaného prostoru. Ze záznamů meteorologické stanice Draháňovice byly sestrojeny přiložené grafy průměrných denních teplot, průměrných hodnot relativní vlhkosti vzduchu a skutečných výšek denních srážek za léta 1957 a 1958 (příl. 1, 2). K doplnění klimatické charakteristiky byly připojeny 2 tabulky s dalšími meteorologickými údaji (příl. 3, 4).

*Necrophorus vespillo* (L.) má 2 generace v roce (viz tabulky a grafy v textu a v příloze). Dospělci, kteří přežívají zimu, opouštějí zimní úkryty v dubnu (snad i v březnu — rozhoduje o tom teplota). V druhé polovině května je populace připravena k vyhledávání mršin již v plné síle. Vyvrcholení početního stavu je tu spojeno s dočasnou relativní převahou samic (větší počet volných, a tudíž lovených samic v jarním vrcholu je vysvětllován jednak ostřejším soupeřením samic o mršiny, jednak zvýšenou jejich aktivitou a větší schopností vyhledávat mršiny, než je tomu u samců, dále pak i vazbou většího počtu samic při zahrabávání zdechlin). Po květnovém vrcholu jeví populaci křivka depresi v první polovině června (pokles souvisí především s činností hrobaříků rodičovské generace při zahrabávání mršin a s dalšími jejich rodičovskými instinctivními akty v půdě a vůbec s přesunem valné části hrobaříků z povrchu do půdy (vět-

šina hrobaříků nemůže být proto zasažena pachem návnady z pastí). Poněvadž půdu opouštějí nejdříve samci a jsou sledováni samicemi s odstupem několika dnů, mohou v pastech koncem června nebo počátkem července samci nad samicemi početně převažovat, což je v krátké době vystřídáno pravým opakem (samice získávají v pádech do pastí převahu nad samci, poněvadž po odchovu larev se ocitají znova na povrchu). Tyto rozdíly v přirozeném stavu jsou podtrhovány ještě decimačním účinkem. Hustota jedinců *dceřiné generace* na povrchu dosahuje vysokých hodnot (červencový vrchol křivky s převahou samic = dospělostní žír *dceřiné generace*). Po dospělostním žíru zahrabávají dospělci *dceřiné generace* mršiny a zabezpečují tak potravu pro *vnukovskou generaci* (pokles křivek v zářijovou depresi). Hustota samců a samic, uvolňujících se postupně z půdy kolísá u této generace podobně jako u *generace rodičovské* (do pastí padají nejdříve ve větším počtu samci a nato samice. Zároveň vylézají z půdy koncem září a počátkem října dospělci *vnukovské generace* (poslední vyvrcholení křivek se zřetelnou převahou samic ukazuje na dospělostní žír vnukovské generace ještě v podzimních měsících)). Rychlejší nebo pomalejší zánik generace *rodičovské* nebo později *vykladené generace dceřiné* a zároveň rychlejší nebo pomalejší nástup vždy nové generace po generaci zakladatelské (v červenci *dceřiné* a v říjnu *vnukovské*) závisí především na počasí. Pokles jedinců v pastech po podzimním vyvrcholení odpovídá ústupu na zimoviště.

Sezónní kolísání hustoty samců a samic, jak bylo výše s uvedením příčin vylíčeno, je příznačné i pro jiné druhy hrobaříků u nichž přezimují dospělci (viz k tomu příl. 21 s idealizovaným grafem). Druhové odchylky od tohoto idealizovaného grafu jsou podmíněny druhovými odchylkami ve vztazích mezi jedinci toho kterého druhu.

*Necrophorus germanicus* L. má jedinou generaci v roce (viz tabulky a grafy v textu a příloze). Jedinci tohoto druhu opouštějí zimní úkryty teprve za teplejšího počasí v druhé polovině dubna nebo koncem dubna. Koncem května dosahuje hustota populace prvního vyvrcholení s relativní převahou samic. Dočasná relativní převaha volných samců na povrchu je příznačná pro konec května a červen (přesun populace do půdy). Koncem června a v červenci zvyšuje hustotu volných jedinců opět samice, které se ocitají na povrchu po zajištění potomstva. Koncem července nebo počátkem srpna *rodičovská generace* ustupuje. Dospělci *dceřiné generace* dosahují vrcholu asi uprostřed srpna nebo v druhé polovině srpna, a v září, případně až v říjnu odlétají na zimoviště. Zimoviště opouštějí hrobaříci druhu *N. germanicus* poněkud později než menší druhy a uchylují se na ně poněkud dříve (uplatňuje se požadavek vyšší teploty a s ním i citlivost k poklesu teploty během roku). Decimační účinek pastí je tu zvlášť patrný (srovnej početnost jarních a pozdějších vyvrcholení).

*Necrophorus antennatus* Reitt. má 2 generace v roce (viz tabulky a grafy v textu a v příloze). Přezimují dospělci. V dubnu padali jedinci tohoto druhu do pastí ve větším počtu než příslušníci druhů *N. vespillo* a *N. germanicus*; ukazuje to na velmi časný jarní nástup. V druhé polovině

května (viz květnový vrchol křivky na S-1957) jsou ve větším počtu schytáváni volní samci, kdežto samice padají hojněji do pastí až v červnu (na všech grafech je patrná větší decimace samců již v druhé polovině května a průkazná převaha samic v červnu). Tyto okolnosti jakož i brzký nástup ukazují, že červencový pokles hustoty odděluje více méně *rodičovskou populaci* od *dceřiné* a že jedinci nové generace se u tohoto druhu líhnou v červenci (červencový vrchol křivky). Jedinci *dceřiné generace* zahrabávají své mršiny a budují krypty již v druhé polovině července a počátkem srpna. Vajíčka kladou v srpnu (srpnová deprese). *Vnukovská generace* dospívá v září (zářijový vzestup křivek). Za příznivého podzimu jsou hrobaříci tohoto druhu aktivní ještě v podzimních měsících. Vývojový cyklus *N. natennatus* je tedy ze všech nejvíce posunut k počátku roku. Jeho kritická vývojová období (vyhledávání mršin, jejich zahrabávání a budování krypt, zajišťování larev) předstihují vždy o jistý časový interval jím odpovídající období ve vývojovém cyklu *N. vespillo*.

*Necrophorus humator* F. je lesním druhem (padal do pastí tím více, čím byly nalíčeny blíže k lesu). I tam, kde les přechází v pole, vyhledává vlhčí místa. Jeho brzký nástup na jaře je zřejmě určován zvýšenou závislostí na vyšší vlhkosti. Koncem dubna nebo počátkem května počet jedinců ve volném terénu vrcholí, nato mizí populace rychle v půdě. V červenci a v srpnu jsou tito hrobaříci opět na povrchu, zároveň již v červenci dospívá nová generace. Přesnější obraz střídavé proměnlivosti hustoty samců a samic tohoto druhu nelze podat pro málo početný materiál. Z těchž příčin nelze bezpečně říci, zda má 2 generace v roce.

*Necrophorus sepultor* Ch a r p. je druh u něhož přezimují larvy (viz tabulky a grafy v textu a v příloze). Imaga dospívají koncem května nebo počátkem června (rozhodují o tom zejména květnové teploty). Příznivé podmínky v červenci mohou zvýšit pohybovou aktivitu populací (červencové vyvrcholení křivky). Koncem července se ocítá téměř celá generace v půdě a opouští ji v srpnu. Zánik *rodičovské generace* je rychlý. Možný je i zvýšený decimační účinek pastí. Někteří jedinci nalétávají na mršiny i v říjnu. *N. sepultor* se ve vývoji nepatrne opožďuje za druhem *N. interruptus*. Větší hustotu populací z roku 1958 (pozorovanou jinak i u jiných druhů) nelze vysvětlovat jen příhodnějšími podmínkami za odchytu na té které stanici. Jde tu nepochybně i o jevy gradační (přemnožování za optimálního nebo optimu blízkého působení základních životních podmínek).

*Necrophorus interruptus* S t e p h. má rovněž zimující larvy (viz tabulky a grafy v textu a v příloze). Larvy (*praenymph*) se kuklí na jaře a první dospělí brouci se objevují koncem května a počátkem června. Červencový vrchol křivky odpovídá vyhledávání mršin a dospělostnímu žíru. Větší aktivita samic se projevuje ve zvýšené jejich decimaci zejména tehdy, kdy vrcholí hustota nastoupivší populace. Koncem června a počátkem července je podstatná část samců a samic v půdě u mršin. Srpnová vyvrcholení počtu jedinců pohybujících se opět na povrchu ukazují výraznou převahu samců, která se udržuje až do zániku rodičovské generace v podzimních měsících. Tato opravdu výrazná převaha samců v úlových do zem-

ních pastí odpovídá jistě přirozenému stavu, naproti tomu je ovšem zřejmá přímá závislost srpnového vyvrcholení křivek samic na rozsahu jejich decimace v červenci. Tento srpnový vrchol populační křivky samců a samic je zapotřebí podrobit nové analýze, poněvadž není vyloučeno, že obsahuje také jedince dceřiné generace dospívající snad již v srpnu. Chladné jaro může posunout vývojový cyklus více k podzimu (na pozdní nebo časné líhnutí dospělců mají především vliv květnové teploty). *Necrophorus interruptus* má časnější nástup než *N. sepultur*.

V diskusi poukazuje autor na zjištění, k nimž dospěl za výzkumu sezónně proměnlivé hustoty populací jednotlivých druhů jakož i variabilní početnosti samců a samic během roku v populacích toho kterého druhu. Obecně platné poznatky znázorňuje již připomenutým idealizovaným grafem. Při objasňování rytmu v dynamice populací vychází především ze známé bionomie jednotlivých druhů hrobaříků. Upozorňuje na souvislosti mezi gradačními jevy u hrobaříků na straně jedné a periodickým přemnožováním drobných polních savců (zejména hrabošů polních) na straně druhé. Připojuje úvahu o vzniku vývojového cyklu hrobaříků v závislosti na střídavém přebytku mršin v jarních a později v letních měsících a ukazuje, jak hrobaříci prvního typu dočasným pobytom v půdě bývají vylučováni z konkurence o mršiny s hrobaříky druhého vývojového typu (stanoviště podmíněná „vertikální vikariace“ s časově vymezenou vazbou, tj. populace druhů u nichž prezimují dospělci, jsou větším dílem v červnu a červenci v půdě, a nesoupeří tedy o mršiny s hrobaříky, kteří přezívají zimu v larválním stadiu, jejichž populace v tomto časovém úseku nastupují v plné síle).

Hypotetické povahy je i další úvaha o vzniku některých *fenologických jevů* u zkoumaných hrobaříků. Ukazuje se totiž, že nástup populací tělesně slabších druhů bývá časnější než nástup populací druhů robustnějších. Jak ukazuje obr. 38 v příl. 22, nastupují na jaře postupně za sebou na polích u *Drahanovic* tyto druhy hrobaříků: *N. antennatus*, *N. vespillo* a *N. germanicus*; tentýž sled druhů pozorujeme později v létě u dospívajících dceřiných generací (*N. humator* je jako druh lesní z pojednání vyloučen). Počátkem léta se objevuje první *N. interruptus* a za ním *N. sepultur*. Autor se domnívá, že tyto, byť i nepatrné náskoky v nástupu generace slabšího druhu před generací zdatnějšího druhu vznikly přírodním výběrem za dlouhého kmenového vývoje druhů. V generacích slabšího druhu se časem vyskytli jedinci odolnější k nižším teplotám a to jim umožnilo i časnější nástup. Takto byla vylučována soutěž o mršiny s příslušníky jiných, silnějších druhů (jedinci populací slabších druhů bez těchto užitečných výhod zanikli v prudkém soupeření o mršiny s tělesně zdatnějšími druhy). Každý takový nepatrný posun vývojového cyklu slabších druhů se ukázal pro uchování těchto druhů velmi prospěšný.

Dále autor vysvětluje různé odchylky od pravidelného průběhu vývojových cyklů, jak se jeví ve větší nebo menší hustotě té které populace, odchylky, které nesouvisí přímo s biologickou povahou druhu. Ukazuje, jak je pravidelnost v kolísání početnosti úlovků různým způsobem modifikována makroklimatickými jevy nebo mikroklimatickými vlivy (vše uka-

zuje na konkrétních situacích v grafech). Diskutuje s několika autory o vztahu hrobaříků k jakosti půdy a promítá známé poznatky do dráhanovických poměrů. Přihlíží konečně i k agrotechnickým zásahům, ke způsobu lovů, k decimaci populací odchytem do zemních pastí a k decimaci populací přirozenými nepřáteli.

Závěrem děkuji prof. dr. Vl. Teyrovskému za cenné připomínky k práci, ing. J. Paláskovi za pomoc při určování materiálu z roku 1956, dr. J. Lunerovi za poskytnutí informací k charakteristice klimatických poměrů zkoumaného prostoru, dr. V. Barthovi za informace o geologických poměrech, ing. J. Krocovi za analýzu půdy a dr. V. Skuhrauemu za některé doplnky k literatuře o hrobařících.

### Seznam použité literatury:

1. Abbott C. E.: *The toxicity of trimethylamine for Necrophorus orbicollis (Say)*. Psyche 43, 1936, s. 37-39.
2. Alle W. C.: *Animal aggregations*, Chicago + Illinois 1931.
3. Alverdes F.: *Tiersoziologie*, Leipzig 1925.
4. Auel H.: *Der überfallene Necrophorus*, Berl. Ent. Z. 54, 1919.
5. Balogh J.: *Lebensgemeinschaften der Landtiere*, Berlin 1958.
6. Benick L.: *Zur Biologie der Necrophorus vestigator Herschel nebst Beschreibung der Larve und Nymphe*. Entomologische Blätter 8, 1912, s. 197-203.
7. Bickhardt H.: *Die Varietäten unserer schwarzen Totengräberarten*. Entomologische Blätter 5, 1909, s. 73-76.
8. Brunner J. N.: *Vidovoj sostav i formirovanije komplexov nasekomych vreditelej sacharnoj svjokly v srednej Azii i Kazachstane*. Zool. žurn. 33, 1954, s. 1236-1244.
9. Čepelák R.: *Co jsem sbíral na Slovensku* (Col.). Časopis České společnosti entomologické 22, 1925, s. 110.
10. Deegener P.: *Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreich*, Leipzig 1918.
11. Dethier V. G.: *The role of the antennae in the orientation of carrion beetles to odors*. Jour. New. York. Ent. Soc. 55, 1947, s. 285-293.
12. Fabre J.: *Souvenirs Entomologiques*. Bd. 6, Paris 1899.
13. Fabre J.: *Bilder aus der Insektenwelt. Totengräber bei der Arbeit*. Entomologische Blätter 5, 1909, s. 5-14, 30-36, 81-86.
14. Fischer G.: *Necrophily vs. necrophagy*. Ohio Jour. Sci. 49, 1949, s. 201-204.
15. Fleischer A.: *Coleopterologické výzkumy*. Čas. Čs. spol. ent. 22, 1925, s. 20-21.
16. Fleischer A.: *Přehled brouků fauny Československé republiky*, Brno 1927/30.
17. Ganglbauer L.: *Die Käfer von Mitteleuropa*. Bd. 3, Wien 1899.
18. Gottschalk C.: *Zur Anlockung von Staphyliniden durch chemische Substanzen*. (Vorläufige Mitteilung.) Beiträge zur Entomologie 8, 1958, s. 78-80.
19. Hepp A.: *Kleine coleopterologische Mitteilungen. Überwinterung von Necrophorus humator F.* Entomologische Blätter 28, 1932, s. 90.
20. Hlisnikowski J.: *Über die bis jetzt bekannten Färbungsabarten des Necrophorus vestigator Hersch. und antennatus Reitt.* Ent. Nachrichtenblatt 3, 1929, s. 119-120.
21. Hlisnikowski J.: *Zwei neue Arten der Gattung Necrophorus Fab. (Col. Necrophorini) nebst einer Bestimmungstabelle der mir bekannten Arten der paläarktischen Fauna*. Coleopterol. Centralbl. 6, 1932, s. 22-30.
22. Jeuniaux Ch.: *Contribution à l'écologie de quelques coléptères nécrophages dans la valée de l'Ourthe*. Bull. et ann. Soc. roy. entomol. Belgique 93, 1956, s. 32-41.
23. Kaufmann R.: *British carion beetles*. Naturalist 1941, s. 63-72.
24. Klapálek Fr.: *Atlas brouků středoevropských*, Praha 1903.
25. Kliment J.: *Čeští brouci*, Německý Brod 1899.

26. Klug E.: *Verzeichnis der in der Umgebung von Olmütz vorkommenden Käfer.* Erster Jahresbericht über die kais. kön. Realschule zu Olmütz im Schuljahr 1855, Olmütz 1855.
27. Korbel L.: *Coleoptera Svátojurského Šuru.* Slov. ak. vied, Bratislava 1951, s. 1-150.
28. Kouřil B.: *Doplněk k fauně brouků prostějovského okresu.* Věstník Klubu přírodovědeckého v Prostějově 19, 1922/25, s. 61-62.
29. Kratochvíl a spol.: *Hraboš polní Microtus arvalis*, Praha 1959.
30. Kuhnt P.: *Illustrierte Bestimmungs-Tabellen der Käfer Deutschlands*, Stuttgart 1953.
31. Küenthal W.: *Handbuch der Zoologie*, Berlin und Leipzig 1935.
32. Leclercq J.: *Phytophagy among Necrophorus vespillo (L.) (Col. Silphidae)*. The Entomologist's Monthly Magazine. Vol. 90, 1954.
33. Lengerken H. v.: *Die Brutfürsorge und Brutpflegeinstinkte der Käfer*. Leipzig 1954.
34. Martínek: *Insecta, Arachnoidea a Diplopoda smrkových kultur.* Rozpravy ČSAV 70, 1960, s. 1-172.
35. Mazochin-Pořsnjakov G. A.: *Žuki mertvoedy (Coleoptera Necrophorini) severo-vostočnogo Kitaja.* Zool. žurn. 32, 1953, s. 235-237.
36. Mosebach-Pukowski E.: *Gibt es einen sozialen Instinkt bei Necrophorus?* Forschungen und Fortschritte 12, 1936, s. 38-39.
37. Müller J.: *Verzeichnis bis jetzt in Mähren und Oesterreichschlesien aufgefundenen Coleopteren.* Verhandl. des Naturforsch. Vereines in Brünn 1, 1862, s. 211-245.
38. Novák B.: *Ketologii střevlíkovitých (Carabidae).* Sborník Vysoké školy pedagogické v Olomouci – Přírodní vědy 7, 1959, s. 75-96.
39. Paulian R.: *Essai de biométrie quantitative sur les nécrophores.* Revue française d'entomologie 13, 1946, s. 93-98.
40. Pichler J.: *Die Coleopteren-Fauna von Prosnitz und Umgebung.* Jahres-Bericht der deutsch. Landes-Oberrealschule zu Prosnitz, Prosnitz 1885.
41. Portevin G.: *Les grands Nécrophages du globe*, Paris 1926.
42. Prilop H. v.: *Untersuchungen über die Insektenfauna von Zuckerrübenfeldern in der Umgebung von Göttingen.* Zeitschrift für angewandte Zoologie 44, 1957, s. 447-509.
43. Pukowski E.: *Oekologische Untersuchungen an Necrophorus F.* Zeitschrift für Morphologie und Oekologie der Tiere 27, 1933, s. 518-586.
44. Pukowski E.: *Zur Systematik der Necrophorus-Larven*, Stettiner Ent. Zeit. 95, 1934, s. 95-53.
45. Pukowski E.: *Die Brutpflege des Totengräbers.* Ent. Blätter 30, 1934, s. 109-112.
46. Rabaud E.: *Phénomene social et sociétés animales*, Paris 1937.
47. Reitter E.: *Fauna germanica.* Die Käfer des deutschen Reiches. Bd. 1, Stuttgart 1909.
48. Roubal J.: *Oekologické črtý o broucích.* Čas. Čs. spol. ent. 10, 1913, s. 121-123.
49. Roubal J.: *Fauna bohemica.* Noví brouci pro českou faunu. Čas. Čs. spol. ent. 10, 1913, s. 159-162.
50. Roubal J.: *Další novinky českých brouků.* Čas. Čs. spol. ent. 13, 1916, s. 86-89.
51. Roubal J.: *Katalog Coleopter (brouků) Slovenska a Podkarpatska*, Díl 1, Praha 1930.
52. Roubal J.: *Katalog Coleopter. (brouků) Slovenska a východních Karpat.* Díl 3., Bratislava 1937/41.
53. Roubal J.: *Necrophorus vespillo L. v. boemicus N..* Čas. Čs. spol. ent. 36, 1939, s. 85-86.
54. Roubal J.: *O několika našich hrobařících.* Čas. Čs. spol. ent. 39, 1942, s. 17.
55. Roubal J.: *Dodatek k seznamu českých Coleopter.* Čas. Čs. spol. ent. 39, 1942, s. 137-138.
56. Roubal J.: *Novinky fauny českých Coleopter.* Čas. Čs. spol. ent. 43, 1946, s. 73-75.
57. Rupertsberger M.: *Biologie der Käfer Europas*, Linz a. d. Donau 1880.

58. Říha P.: Nová odchylka hrobaříka *Necrophorus interruptus* Steph.. Čas. Čs. spol. ent. 46, 1949, s. 46-133.
59. Samšiňák K.: *Necrophorus humator* ab. *Dlabolae* M. N.. Čas. Čs. spol. ent. 42, 1945, s. 91.
60. Semenov-Tjan-Šanskij A. P.: *Klasifikacija žukov-mogiljščikov (Coleoptera Silphidae, tribus Necrophorini)* i ich geografičeskoj raspredelenie. Trudy zoologičeskogo instituta 1, 1933, s. 149-160.
61. Shau fuss C.: *Calvers Käferbuch Einführung in die Kenntnis der Käfer Europas*. Bd. 1., Stuttgart 1916.
62. Skuhravý V. + Novák K. + Starý P.: *Entomofauna jetele (Trifolium pratense L.) a její vývoj*. Rozpravy ČSAV 69, 1959, s. 1-82.
63. Skuhravý V. + Novák K.: *Entomofauna brambořistě a její vývoj*. Rozpravy ČSAV 67, 1957, s. 1-50.
64. Skuhravý V.: *Fallenfang und Markierung zum Studium der Laufkäfer*. Beitr. Ent. 6, 1956, s. 185-187.
65. Skuhravý V.: *Metoda zemních pastí*. Čas. Čs. spol. ent. 54, 1957, s. 1-14.
66. Ščegoleva-Barovskaja T. I.: *Žuki-mogiljščiki (Necrophorini) fauny SSSR*. Trudy zoologičeskogo inst. akademii nauk SSSR 1, 1933, s. 161-191.
67. Ščegoleva-Barovskaja T. I.: *Novyj vid roda Necrophorus F. iz Tibeta*. Trudy zoologičeskogo inst. akademii nauk SSSR 1, 1933, s. 251-252.
68. Štěrba Fr.: *Vzácnější a noví brouci pro českou faunu*. Cas. Čs. spol. ent. 7, 1933, s. 251-252.
69. Tempel W. + Kaufmann E.: *Einige neue und ergänzende Beobachtungen über natürliche Feinde des Kartofelkäfers (Leptinotarsa decemlineata)*. Nachrichtenbl. Deutschen Pflanzenschutzdienst 3, 1949, s. 23-24.
70. Teyrovský Vl.: *Zoogeografie*. Učební texty vysokých škol, Praha 1957.
71. Theodorides J.: *Observations et remarques sur l'écologie des nécrophores (Coleoptera Silphidae)*. Physiol. Comparata et Oecol. 2, 1950, s. 107-125.
72. Theodorides J. + Heerdt P. F. v.: *Nouvelles recherches écologiques sur les nécrophores (Coleoptera Silphidae); comparaison des résultats du terrain avec ceux du laboratoire (thermopreferendum et hygropreferendum)*. Physiol. Comparata et Oecol. 2, 1952, s. 297-309.
73. Tischler W.: *Synökologie der Landtiere*, Jena 1955.
74. Tischler W.: *Eignung der Kulturlandschaft für experimentell synökologische Forschung*. Biol. Zentralbl. 73, 1954, s. 297-305.
75. Tischler W.: *Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze*. Z. Morphol. Oekol. Tiere 47, 1958, s. 54-114.
76. Tretzel E.: *Technik und Bedeutung des Fallenfanges für oekologische Untersuchungen*. Zool. Anz. 155, 1955, s. 276-287.
77. Tyl J.: *Noví brouci pro Čechy*. Čas. Čs. spol. ent. 7, 1910, s. 7-10.
78. Vitzum H.: *Milben als Pestträger? Ein Beitrag zu den Untersuchungen der mandschurischen Peststudien-kommision in Harbin. Der „Acarologischen Beobachtungen“ 16 Reihe*. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Okol. u. Geogr. Tiere 60, 1930, s. 381-428.
79. Weber L.: *Zur Lebensgeschichte der Necrophoren*. Ins. Börse 22, 1905.
80. Wheeler W. M.: *Les sociétés d'insectes, leur origine, leur évolution*, Paris 1926.
81. Williams G.: *Mechanical time-sorting of pitfall capture*. J. Anim. Ecol. 27, 1958, s. 26-35.
82. Williams G.: *The seasonal and diurnal activity of the fauna sampled by pitfall traps in different habitats*. The Journal of animal ecology 28, 1959, s. 1-13.
83. Zoufal V.: *Fauna brouků Prostějovského okresu*. Věstník Klubu přírodotvůdce v Prostějově 18, 1920/21, s. 5-21.
84. Zežula B.: *Drobnosti. Inteligence hrobaříka*. Čas. Čs. spol. ent. 3, 1906, str. 21.

# СЕЗОННОЕ ПОЯВЛЕНИЕ МОГИЛЬЩИКОВ В ПОЛЕВЫХ ЭНТОМОЦЕНОЗАХ (COL. SILPHIDAE)

Боржвой Новак

(Резюме чешского текста)

В течение трех лет автор ловил насекомых в земляные ловушки, расставленные в сахарной свекле и в свекле семеннике на полях возле села Драгановице (район Оломоуц). Из числа пойманных насекомых он выделил в общей сложности 10 780 могильщиков (представительство отдельных видов см. табл. 1) и полученные коллекции — за исключением небольшого ориентационного материала с 1956 г. — проанализировал (см. табл. в тексте и приложении).

Выяснилось, что могильщики являются существенным компонентом полевых энтомоценозов, компонентом существующим. Полевые биотопы в окрестностях села Драгановице вполне удовлетворяют следующим видам могильщиков: *N. vesillo*, *N. germanicus*, *N. sepultor*, *N. interruptus*, *N. antennatus*. Впротивоположность этому *N. vestigator*, житель более открытых местностей с легкой и сухой почвой, ненашел у села Драгановице место с этими благоприятными для него условиями. Довольно часто попадавшийся в ловушки *N. humator* прилетал из близкого леса. Исключительно лесной вид *N. vesilloides* оказывался в ловушках только в единичных случаях.

Работы некоторых авторов показывают (см. вступительный обзор, приведенный за литературой), что могильщики представляют собой в энтомоценозах компонент не маловажный. Они не являются узко специализированными мертвоедами, как их личинки. Взрослые жуки питаются насекомыми, живущими на падали — прежде всего личинками двукрылых насекомых. *N. germanicus* разыскивает конский помет и нападает на нем на навозных жуков, *N. vesillo* истребляет колорадского жука, и было установлено, что он питается также и растительной пищей. Даже и с гигиенической точки зрения эти насекомые заслуживали бы большего внимания (см., хотя бы, например, возможный перенос могильщиками миксомотоза, различных кожных плесеней и грибков).

К краткой геоморфологической и геологической характеристики всего исследованного нами района были приложены результаты анализа образцов почвы (судя по выраженному в процентах представительству зерен разной величины, согласно классификационной шкале Копецкого, здесь шла речь в общем о весьма хорошей сельскохозяйственной почве). При анализе диаграммы климатическая характеристика всего исследуемого пространства оказалась очень полезной. Из записей метеорологической станции села Драгановице были составлены прилагаемые диаграммы средних дневных температур, средних показателей относительной влажности воздуха и действительных величин ежедневных осадков за 1957 и 1958 г. (прил. 1, 2). Для дополнения климатической характеристики были присоединены 2 таблицы с дальнейшими метеорологическими сведениями (прил. 3, 4).

*Necropforus vesillo* (L.) имеет годичный эволюционный цикл и дает 2 поколения в год (см. таблицы и диаграммы в тексте и приложении). Во второй

половине мая популяция уже в полной силе приготовилась искать падаль. Достижение наивысшего количественного состава сочетается с временным относительным преобладанием самок (большее число свободных и, стало быть, попадающих в ловушки самок во время весенней кульмиационной точки, объясняется, с одной стороны, более энергичным соперничеством самок в поисках падалы, а с другой — их повышенной активностью и большей способностью разыскивать падаль, чем у самцов, а далее и тем обстоятельством, что занято закапыванием падали). После майской кульмиационной точки популяционная кривая обнаруживает депрессию в первой половине июня (это понижение находится прежде всего в связи с деятельностью могильщиков родительского поколения при закапывании падали и с дальнейшими их родительскими инстинктивными действиями в почве и вообще с переходом значительной части могильников с поберхности в почву — поэтому до большей части могильщиков не может дойти запах приманки из ловушек). В конце июня или в начале июля, ввиду того, что почву покидают сначала самцы, а через несколько дней после них самки, число самцов в ловушках может превышать число самок, что, однако, в короткое время меняется в полную противоположность (число попавших самок в ловушки начинает превышать число самцов потому, что после ухода личинок они оказываются снова на поверхности почвы). Эта разница в естественном состоянии еще подчеркивается губительным действием ловушек. Плотность особей дочернего поколения на поверхности достигает высоких показателей (июльская кульмиационная точка кривой с преобладанием самок — прожиточный откорм дочернего поколения). После прожиточного откорма взрослые особи дочернего поколения закапывают падаль и таким образом обеспечивают корнем поколение внуков (понижение кривых в сентябрьскую депрессию). Плотность самцов и самок, постепенно вылезающих из почвы, у этого поколения колеблется так же, как и у родительского поколения (ловушки попадают в большем количестве сначала самцы, потом самки). Одновременно из почвы выходят в конце сентября и в начале октября взрослые особи поколения внуков (последняя кульмиационная точка кривых с явным преобладанием самок указывает на прожиточный откорм поколения внуков еще в течение осенних месяцев). Более быстрая или более медленная гибель поколения родителей или позднее отложенной дочерней генерации и в то же время быстрое или медленное появление нового поколения (в июле — дочепнего, а в октябре поколения внуков) перед поколением основоположников зависит прежде всего от погоды. Понижение числа особей в ловушках после осенней кульмиационной точки соответствует отходу на места зимовки.

Сезонные колебания густоты самцов и самок, как это было изложено выше с указанием на их причины, характерны и для других видов могильщиков с годичным эволюционным циклом (см. об этом приложение 21 с идеализированной диаграммой). Видовые отклонения от этой идеальной диаграммы обусловлены видовыми отклонениями взаимоотношений между особями соответствующего вида.

*Necrophorus germanicus L* имеет годичный эволюционный цикл с одним поколением в год (см. таблицы и диаграммы в тексте и приложении). Особи этого типа покидают зимние убежища лишь при более теплой погоде

во второй половине или в конце апреля. В конце мая плотность популяции достигает первой кульминационной точки с относительным преобладанием самок. Временный относительный перевес свободных самцов на поверхности земли характерен для конца мая и для июня (переход популяции в почву). В конце июня и в июле плотность свободных особей повышают опять самки, которые после обеспечения потомства очутились на поверхности. В конце июля или в начале августа поколение родителей погибает. Особи дочернего поколения достигают кульминационной точки приблизительно в середине или во второй половине августа, а в сентябре, в некоторых случаях даже в октябре, они улетают на зимовку. Зимние убежища могильщиков вида *N. germanicus* покидают несколько позднее, а возвращаются несколько раньше, чем более мелкие виды (здесь имеет силу требование более высокой температуры а в месте с тем и чувствительность к понижению температуры в течение года). Губительное действие ловушек здесь особенно заметно (ср. численность весенних и более поздних кульминационных точек).

*Necrophorus antennatus Reitt.* имеет годичный эволюционный цикл с двумя поколениями в год (см. таблицы и диаграммы в тексте и в приложении). В апреле особи этого вида попадали в ловушки в большем количестве, чем представители видов *N. vespillo* и *N. germanicus*, что свидетельствует о весьма раннем весеннем появлении. Во второй половине мая (см. майский кульминационный пункт кривой на S — 1957) в большем количестве попадаются свободные самцы, тогда как самок больше ловится лишь в июне (на всех диаграммах видна большая, децимация самцов уже во второй половине мая и убедительный перевес самок в июне). Эти обстоятельства, равно как и раннее появление, показывают, что понижение плотности в июле более или менее отделяет родительское поколение от дочернего, и что особи новой генерации у этого вида выводятся в июле (июльская кульминационная точка кривой). Особи дочернего поколения закапывают свою падаль и строят крипты уже во второй половине июля и в начале августа. Яйца они кладут в августе (августовская депрессия). Генерация внуков достигает зрелого возраста в сентябре (сентябрьский подъем кривых). При благоприятной осени могильщики этого вида активны еще и в осенние месяцы. Следовательно, эволюционный цикл у вида *N. antennatus* передвинут к началу года в большей степени, чем у всех других видов. Его критические эволюционные периоды (поиски падали, закапывание ее и сооружение крипты, обеспечение личинок) всегда на определенный промежуток времени предшествуют соответствующим периодам эволюционного цикла у вида *N. vespillo*.

*Necrophorus humator F* имеет годичный эволюционный цикл. Он представляет собой лесной вид (он попадал в ловушки тем чаще, чем ближе они были расставлены к лесу). При этом там, где лес переходит в поле, он выискивает более влажные места. Его раннее появление весной определяется, несомненно, повышенной зависимостью от большей влажности. В конце апреля или в начале мая число особей на открытом месте достигает своего кульминационного пункта, после чего эта популяция быстро исчезает в почве. В июле и в августе эти могильщики находятся опять на поверхности, а в июле уже достигает зрелости новая генерация. Дать более точную картину че-

редующейся изменчивости плотности самцов и самок не представляется возможностью, ввиду небольшого наличия имеющегося в нашем распоряжении материала. По той же причине нельзя с достоверностью сказать, даст ли этот вид 2 поколения в год.

*Necrophorus sepultor* Charp. — это вид с двухлетним эволюционным циклом (см. таблицы и диаграммы в тексте и приложении). Особи этого вида переживают зиму в личиночной стадии. Оно достигают зрелого возраста в конце мая или в начале июня (в этом случае решающим фактором является температура в мае). Елагоприятные условия в июле могут повысить плотность популяции (июльская кульминационная точка кривой). В конце июля почти вся популяция оказывается в земле и покидает ее в августе. Гибель родительской популяции протекает быстро. Возможно, что здесь скрывается и гибельное действие ловушек. Некоторые особи налетают на падаль даже в октябре. *N. sepultor* в своем развитии несколько отстает от вида *N. interruptus*. Большую плотность популяции 1958 года (которая, впрочем, наблюдалась и у других видов) нельзя объяснить только более подходящими условиями при ловле на той или иной стации. Здесь мы, несомненно, имеем дело и с явлениями градации (чрезмерное размножение при оптимальном или близком к оптимуму действии основных жизненных условий).

*Necrophorus interruptus* Steph. имеет двухлетний эволюционный цикл (см. таблицы и диаграммы в тексте и в приложении). Перезимовавшие личинки (пренимы) закукуливаются весной, а первые взрослые жуки появляются в конце мая и в начале июня. Июльская кульминационная точка кривой соответствует поискам падали и прожиточному откорму. Большая активность самок проявляется в повышенной их децимации особенно в то время, когда плотность появившейся популяции достигает наивысшей точки. В конце июня и в начале июля существенная часть самцов и самок находится в почве у падали. Августовские кульминационные пункты числа особей, опять движущихся по поверхности, выказывают значительный перевес самцов, который сохраняется до гибели родительского поколения в осенние месяцы. Это, действительно, значительное преобладание самцов в результате ловли в земляные ловушки, несомненно, соответствует естественному состоянию, в противоположность этому, однако, августовская кульминационная точка кривых самок находится, очевидно, в прямой зависимости от размеров их децимации в июле. Холодная весна может передвинуть эволюционный цикл ближе к осени (на позднее или раннее выведение зрелых особей влияет прежде всего майская температура). *Necrophorus interruptus* появляется раньше, чем *N. sepultor*.

В дискуссии автор обращает внимание на выводы, к которым он пришел при исследовании меняющейся сезонной плотности популяций отдельных видов, а также и меняющегося числа самцов и самок в течение года в популяциях соответствующего вида. Сведения, имеющие общеобязательную силу, автор изображает в упомянутой уже идеализированной диаграмме. При объяснении ритма в динамике популяций он исходит прежде всего из известной биономии отдельных видов могильщиков, с одной стороны, и переодическим чрезмерным размножением мелких полевых млекопитающих (в осо-

бенности полевых мышей), с другой стороны. Он присоединяет далее свое рассуждение о возникновении эволюционного цикла могильщиков в зависимости от чередующихся излишков падали в весенние и, позднее, в летние месяцы и отмечает, как могильщики первого типа в силу своего временного пребывания в почве исключаются из конкуренции при поисках падали с могильщиками второго эволюционного типа (обусловленная стацией «вертикальная викариация» со связью, ограниченной по времени, то есть популяции с одногодичным эволюционным циклом находятся в большинстве случаев в июне и июле в земле и, следовательно, не соперничают из-за падали с могильщиками, имеющими двухлетний эволюционный цикл, популяции которых в это время появляются в полной силе).

Гипотетический характер имеют и дальнейше соображения о возникновении некоторых фенологических явлений у подопытных могильщиков. Ведь оказывается, что появление популяций телесно более слабых видов бывает раньше, чем появление более сильных видов. Как показывает рисунок 38 в приложении 22, на полях у села Драгановице весною появляются последовательно друг за другом следующие виды могильщиков: *N. antennatus*, *N. vesillo* и *N. germanicus*; ту же самую последовательность видов мы наблюдаем, позднее летом, и у достигающих зрелости дочерних поколений (*N. himator* исключается из обсуждения как вид лесной). В начале лета первым появляется *N. interruptus*, а за ним *N. sepultor*. Автор полагает, что эти, хоть и незначительные опережения в появлении популяции более слабого вида, по сравнению с сильным видом, возникли путем естественного подбора в течение фенологии видов. В популяциях более слабого вида с течением времени появились особи, более стойкие по отношению к низким температурам, что им дало возможность более раннего появления на свет. Таким образом исключалась конкуренция в поисках падали с членами других, более сильных видов (особи популяций более слабых видов без этих полезных преимуществ погибали в остром соперничестве с более сильными видами из-за падали). Каждое такое незначительное передвижение эволюционного цикла более слабых видов оказалось весьма благотворным для сохранения этих видов.

Затем автор объясняет различные отклонения от регулярного течения эволюционных циклов, как это проявляется в большей или меньшей плотности соответствующей популяции, отклонения, не имеющие прямой связи с биологическим характером вида. Он отмечает, как регулярность колебаний числа пойманых в ловушки особей различным образом модифицируется макроклиматическими влияниями (все это он демонстрирует на конкретных ситуациях в диаграммах). Он ведет дискуссию с некоторыми авторами о зависимости могильщиков от качества почвы и проинцирует общизвестные факты на драгановицкую обстановку. Наконец, он обращает внимание и на агротехническое вмешательство, на способ ловли, на децимацию популяции отловом в земные ловушки и на децимацию популяции естественными врагами.

# **Seasonal occurrence of carrion beetles in field entomocenoses (Col. Silphidae)**

Bořivoj Novák

## *Summary*

The paper offers an analysis of 10 780 carrion beetles imagina (species spectrum see fig. 1.). They were caught on putrefying flesh in pitfalls containing formaldehyde solution. The pitfalls were set in the fields near Drahanovice (the district of Olomouc) and they were regularly emptied in the years 1956, 1957 and 1958. The numerical data contained in the tables enclosed were presented in the form of graphs representing the dynamics of population and the seasonal fluctuation of the density of male and female individuals pertaining to the particular species. During the analysis of these graphs various abiotic and biotic factors were considered. General discoveries concerning the succession of generations and the alternating surplus of free male and female individuals of the species *N. vespillo* in the course of the year are presented in the form of an idealized graph (appendix 21, fig. 37). Phenology of the individual species of carrion beetles is to be found on p. 38, appendix 22. The report on the origin of the one-year and two-years development cycle of carrion beetles in the dependence upon the alternating surplus of the carcasses of small field vertebrates is of a hypothetic nature.

# **Saisonmässiges Vorkommen von Totengräbern in Feldbiozönosen (Col. Silphidae)**

*(Zusammenfassung des tschechischen Textes)*

Bořivoj Novák

An Hand einiger Erdfallen wurden 3 Jahre hindurch auf den Zuckerrübenfeldern und den Samenrübenfeldern bei Drahanovice (Bezirk Olomouc) die Insekten abgesammelt. Aus dem Gesamtmaterial wurden 10.780 Totengräber ausgehoben (das Artenspektrum s. Tab. 1) und mit Ausnahme einer sperlichen Orientationsausbeute aus dem Jahre 1956 (Stichproben) einer Analyse unterworfen (s. die Tabellen im Text und in der Beilage und die Aufzeichnungen in der Beilage).

Es zeigte sich, dass die Totengräber einen erheblichen Bestandteil der Feldentomozönosen darstellen. Die Feldbiotope in der Umgebung von Drahanovice bieten folgenden Totengräberarten günstige Bedingungen dar: *N. vespillo*, *N. germanicus*, *N. sepultor*, *N. interruptus*, *N. antennatus*. Im allgemeinen traten die genannten Arten auf den Ackern häufig auf. Da-

gegen *N. vestigator* war hier sehr selten; offenbar entsprechen dortige Lebensbedingungen diesem Bewohner der offenen Landschaft mit leichtem und trockennem Boden nicht. *N. humator* flog ziemlich oft die Erdfallen aus dem nahen Walde an. Auch die ausgesprochene Waldart *N. vespilloides* befand sich im ganzen Material nur sehr selten. Wie man aus den Arbeiten einiger Autoren ersehen kann (s. die Einleitungsübersicht der betreffenden Literatur), spielen die Totengräber in den Feldbiozönosen eine ganz wichtige Rolle. Was die Nahrung dieser Käfer betrifft, handelt es sich um keine enge *Necrophagie* — diese ist nur für ihre Larven bezeichnend. Die adulten Totengräber verzehren aber Insekten, die auf den Aasen gewöhnlich vorkommen, besonders die Dipterenlarven. *N. germanicus* stellt auf dem Pferdemist den Mistkäfern nach, *N. vespillo* wurde als Jäger des Kartoffelkäfers festgestellt und später noch sogar als *Phytophag* erkannt. Beim Studium des Lebens der Totengräber wurde die hygienische Seite des Problems fast ganz vernachlässigt (die Möglichkeit des Übertrags von Myxomatose, Hautschimmeln und Hautpilzen durch Totengräber ist ziemlich gross).

Zur kurzen geomorphologischen und geologischen Charakteristik des ganzen Untersuchungsgebietes wurden die Ergebnisse der Boden-probeanalysen beigelegt (der Prozentsatz der betreffenden Bodenartikel zeigte in der Kopecký-Klassifikationsskala einen sehr guten Ackerboden). Die Analyse der Fangzahlen wurde durch die Kenntnis der klimatischen Charakteristik des gesammten Untersuchungsraumes erleichtert (vergleiche Beilage 1 und 2, welche nach den Angaben der Wetterwarte Drahonovice aufgestellt sind). Zur Ergänzung der klimatischen Charakteristik wurden weitere 2 Tabellen mit ergänzenden meteorologischen Angaben beigelegt (Beilage 3 und 4).

*Necrophorus vespillo* (L.) hat einen einjährigen Entwicklungszzyklus mit doppelter Generation (s. die Tabellen und Aufzeichnungen im Text und in der Beilage). Die adulten Käfer, die überwintert haben, verlassen ihre Winterschlüpfte im April (möglicherweise auch schon im März — entscheidend ist die Temperatur). In der zweiten Maihälfte ist die Population in voller Kraft zur Heraussuchung der Aase bereit. Das Gipfeln des Zahlbestandes verbindet sich hier mit zeitweiligem relativen Weibchenüberschuss. Eine grössere Anzahl der freien und deswegen auch abgesammelten Weibchen im Frühlingsgipfel wird auf einer Seite durch schärfere Konkurrenz der Weibchen um Aase erklärt. Auf der anderen Seite geschieht das auch durch ihre höhere Aktivität und eine bessere Fähigkeit die Aase herauszufinden als es bei Männchen der Fall ist, und weiter noch durch die regelmässige Anteilnahme etlicher Männchen beim Begraben der Aase. Dem Maigipfel der Populationskurve folgt in der ersten Junihälfte eine Depression. In dieser Depression äussert sich die fast massenhafte Migration der Totengräber in den Boden hinein, was hauptsächlich mit dem Begraben der Aase und mit weiteren parentalen Instinkthandlungen im Boden zusammenhangt (die Mehrheit der Totengräber ist so der Wirkung des Ködergeruches entzogen).

Aus dem Boden machen sich zuerst die Männchen und erst nach einigen

Tagen auch die Weibchen heraus (s. die Sammelproben Ende Juni oder Anfang Juli). Diese Unterschiede des natürlichen Bestandes werden noch durch das abwechselnde Dezimierung der Individuen beider Geschlechter unterstrichen.

Die Siedlungsdichte der Individuen der Tochtergeneration = Sommergeneration auf der Oberfläche erreicht hohe Werte (der Juligipfel der Kurven mit Oberhand der Weibchen = Reifungsfrass der Sommerteneration). Nach diesem Reifungsfrass begraben die adulten Käfer die Aase und bereiten so die Nahrung für die Larven der Enkelgeneration = Herbstgeneration (s. die September-depression der Kurven). Die Männchen- und Weibchendichte der Sommerteneration schwankt ähnlich wie die der Frühlingsgeneration. Zugleich erscheinen Ende September und Anfang Oktober die ersten juvenilen Käfer der Herbstgeneration (das letzte Gipfel der Kurve mit erheblichem Überschuss der Weibchen zeigt die Frassaktivität dieser Käfer noch im Spätherbst). Verfrühtes oder verspätetes Zusammenbrechen der Frühlingsgeneration und später der ausgebrüteten Sommerteneration und zugleich ein Früh- oder Späterscheinen der aufeinanderfolgenden Generationen ist vor allem vom Wetter abhängig. Nach dem Herbstaufstieg betrachtet man einen raschen Rückgang der Totengräber in den Sammelproben (die Käfer suchen ihre Winterquartiere auf). Saisonmäßig bedingtes Schwanken der Männchen- und Weibchendichte, das eben erklärt wurde, kann man auch bei anderen Totengräberarten mit einfacher oder doppelter Generation feststellen (s. Beilage 21 – das idealisierte Diagramm). Die Abweichungen von diesen idealisierten Kurven bei verschiedenen Arten werden durch spezifische Unterschiedlichkeiten der interindividuellen Beziehungen begingt.

*Necrophorus germanicus* L. hat ebenfalls einjährigen Entwicklungszyklus, aber nur mit einer einzigen Generation (s. Tabellen und Aufzeichnungen im Text und in der Beilage). Die adulten Käfer dieser Art verlassen ihre Winterquartiere erst bei wärmeren Wetter in der zweiten Hälfte oder Ende April. Ende Mai erreicht die Populationsdichte den ersten Gipfel mit relativem Weibchenüberschuss. Erst Ende Mai und Anfang Juni gewinnen wieder die freien Männchen an Weibchen relativ Oberhand (vertikale Migration fast ganzer Population in den Boden hinein). Ende Juni und im Juli wächst wiederum die Weibchendichte, und zwar erheblich (die Weibchen, die ihre Brut gesichert hatten, geraten wieder an die Oberfläche). Ende Juli bis Anfang August geht die Frühlingsgeneration zugrunde. Die juvenilen Käfer der Sommerteneration erreichen in der Mitte oder in der zweiten Hälfte des Monats August ihren Gipfel und im Laufe der Herbstmonate (September und August) verschwinden sie in den Winterquartieren. Diese werden bei den Totengräbern der Art *N. germanicus* ein wenig später als bei den kleineren Arten verlassen und ein wenig früher aufgesucht (es setzt sich Anspruch an höhere Temperatur und mit ihm zusammenhängende grösse Empfindlichkeit zu Temperaturschwankungen im Laufe des Jahres). Die Dezimation durch Erdfallen zeigt sich ganz besonders deutlich (vergleiche die Frühlings- und Sommertengipfel der Kurven).

*Necrophorus antennatus* Reitt. hat einjährigen Entwicklungszyklus mit doppelter Generation (s. Tabellen und Aufzeichnungen im Text und in der Beilage). Die Fangzahlen in April sind bei dieser Art höher als bei *N. vespillo* und *N. germanicus*. Daraus kann man den Schluss ziehen, dass *N. antennatus* im Frühling sehr frühzeitig erscheint. Wie aus den betreffenden Fangzahlen hergeht ist die Männchendezimierung schon in der zweiten Maihälfte beträchtlich grösser als die der Weibchen und ein signifikanter Weibchenüberschuss zeigt sich wieder in der Juni-Fangperiode. Diese Befunde und das vorerwähnte frühzeitige Frühjahrserscheinen bestätigen uns zur Annahme, dass die Frühlingsgeneration von der Sommergegeneration durch das Herabsinken der Häufigkeit der freien Individuen im Juli mehr oder wenig von einander getrennt ist und dass die juvenilen Käfer der Sommergegeneration schon im Juli fliegen (s. den Juli-Aufstieg der betreffenden Kurven). Die Käfer der Tochtergeneration begraben ihre Aase und bauen ihre Krypten schon in der zweiten Julihälfte und Anfang August. Die Eier werden im August abgelegt (die August-Depression der Kurve). Die Herbstgeneration tritt im September auf (der September-Kurvenaufstieg). Bei mässigem Herbstwetter weist die Enkelgeneration ihre Aktivität noch im Spätherbst auf. Im Vergleich mit anderen *Necrophorus*-Arten beginnt der Entwicklungszyklus dieser Art früher: Seine kritischen Entwicklungsperioden (das Befliegen der Aase, das bauen der Krypten, die Sicherstellung der Larven) gehen um eine gewisse Zeitspanne denselben Entwicklungsperioden der Art *N. vespillo* voran.

*Necrophorus humator* F. hat wahrscheinlich einjährigen Entwicklungszyklus. Es handelt sich um eine Waldart (diejenigen Erdfallen, die dem Walde am nächsten liegen, wiesen auch entsprechend höhere Fangzahlen auf). Auch dort wo der Wald mit Acker abwechselt, werden die feuchten Wohnstätten aufgesucht. Das frühzeitige Erscheinen im Frühling entspricht den Ansprüchen an höhere Feuchtigkeit. Ende April oder Anfang Mai beobachtet man das Gipfeln der Dichte der freien Individuen der Frühlingsgeneration, später verschwindet fast ganze Population im Boden. Im Juli und August geraten wieder die Totengräber auf die Oberfläche und im Laufe des Monats Juli erscheint gleichzeitig auch die Sommergegeneration. Wegen des Materialmangels fehlen bei dieser Art sowohl genauere Auskünfte über die Schwankungen der Männchen und Weibchendichten, als auch über die Zahl der Generationen im Jahre.

*Necrophorus sepultor* Schärp. hat zweijährigen Entwicklungszyklus (s. die Tabellen und Aufzeichnungen im Text und in der Beilage); es handelt sich um Larvenüberwinterer. Die juvenilen Käfer erscheinen Ende Mai oder Anfang Juni (besonders entschieden sind die Maitemperaturen). Die günstigen Lebensbedingungen im Juli führen zu hohen Fangzahlen (der Juliaufstieg der Populationskurve). Ende Juli migrieren fast alle Käfer in den Boden hinein und machen sich aus dem Boden im August wieder heraus. Die parentale Generation stirbt offenbar rasch aus. Es kann man auch mit einer erhöhten Dezimierung durch Erdfallen rechnen. Ver einzelte Totengräber befliegen die Aase noch im Oktober. *N. sepultor* er-

scheint im Vergleich mit *N. interruptus* mit kleiner Verspätung. Höhere Siedlungsdichte der Populationen im Jahre 1958 (daselbe gilt auch für andere Totengräberarten) kann man nicht nur durch günstigere Fangbedingungen der betreffenden Stationen erklären. Es handelt sich ohne Zweifel auch um die Gradationserscheinungen (Massenvermehrungen unter den optimalen oder dem Optimum nahe liegenden wichtigen Lebensbedingungen).

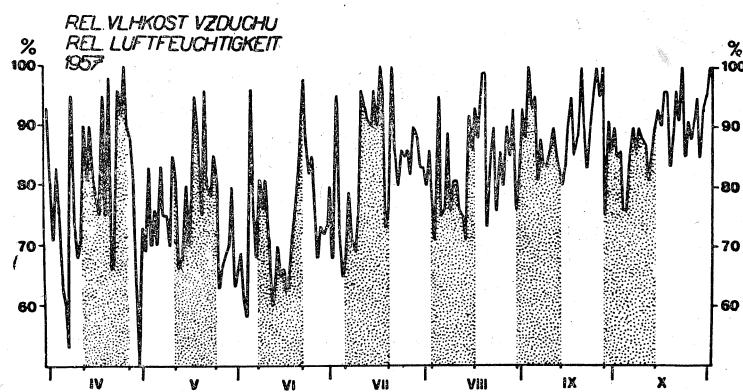
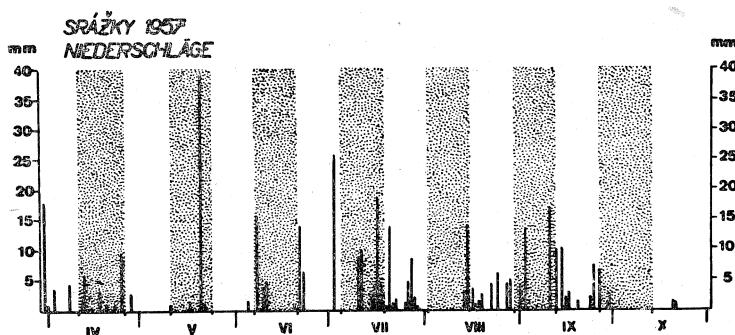
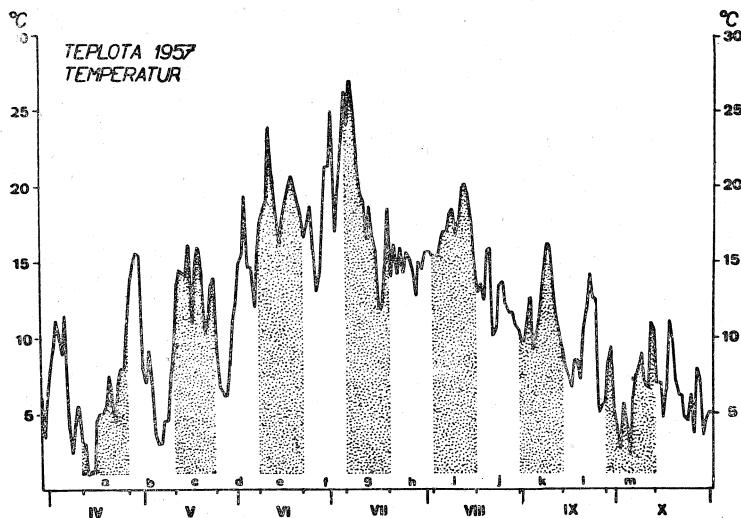
*Necrophorus interruptus* S t e p h. hat ebenfalls zweijährigen Entwicklungszyklus (s. Tabellen und Aufzeichnungen im Text und in der Beilage). Die überwinternten Larven (Praenymphen) verpuppen sich im Frühling und die neuen Käfer erscheinen Ende Mai und Anfang Juni. Der Juligipfel der Kurve korespondiert mit dem Aufsuchen und dem Reifungsfrass der Totengräber. Die erhöhte Aktivität findet den Ausdruck in der grösseren Dezimation der Käfer durch Erdfallen. Ende Juli und Anfang August befindet sich eine beträchtliche Anzahl der Männchen und Weibchen bei Aasen im Boden. Der Anzahlaufstieg der wieder freien und deswegen abgesammelten Individuen im August zeigt einen deutlichen Männchenüberschuss der bis in Herbst hinein fort dauert (dieses Männchengipfeln im August verdient eine grössere Beachtung und braucht einer spezialen Analyse unterworfen zu sein, weil es die Befunde Pukowski (43), dass es sich bei dieser Art um zweijährigen Entwicklungszyklus handelt, fraglich macht). Das frühzeitigere oder verspätete Erscheinen der Käfer wird besonders durch Maitemperaturen bedingt. *N. interruptus* erscheint vor *N. sepultor*.

Die Diskussion des bisher besprochenen Tatsachenmaterials folgen einige theoretische Erwägungen. Zuerst werden die allgemein geltenden Erkenntnisse mit schon erwähntem idealisierten Schema veranschaulicht. Bei der Aufklärung des Rytmus der Populationsdynamik war besondere die bekannte Bionomie einzelner Arten massgebend. Hypothetisch begründet ist die Hinweisung auf den Zusammenhang zwischen der Gradationserscheinungen der Totengräber auf der einen Seite und den periodischen Massenvermehrungen der kleinen Feldnagetiere (besonders der Art *Microtus arvalis*) auf der anderen Seite. Weiter fügt er eine Erwägung über die Entstehung des ein- und zweijährigen Entwicklungszyklus der Totengräber in der Abhängigkeit vom wechselnden Aaseüberschuss in Frühjahr und später in Sommermonaten bei und zeigt wie die Totengräber eines Typs mit zeitweiligem Aufenthalt im Boden aus der Konkurrenz mit den Totengräbern des zweiten Typs ausgeschlossen werden (durch die Wohnstätte bedingte und mit bestimmter Zeitpanne ausgeprägte „Vertikalvibration“ — dh. die Populationen der Käfer mit einjährigem Entwicklungszyklus befinden sich grösstenteils im Juni und Juli im Boden und treffen mit den Totengräbern des zweijährigen Entwicklungszyklus, die eben in voler Kraft eintreten, auf den Aasen nicht zusammen).

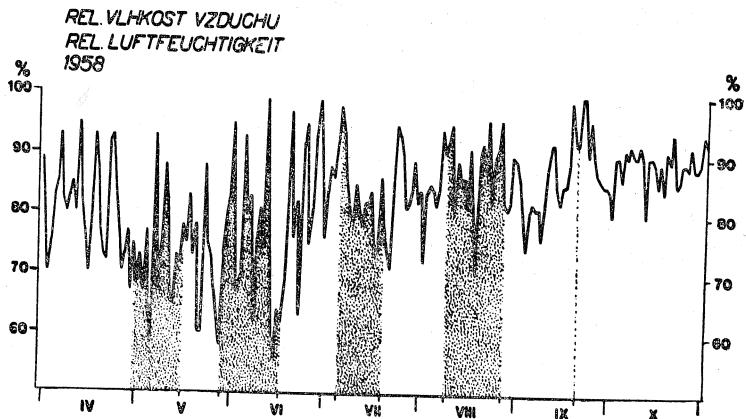
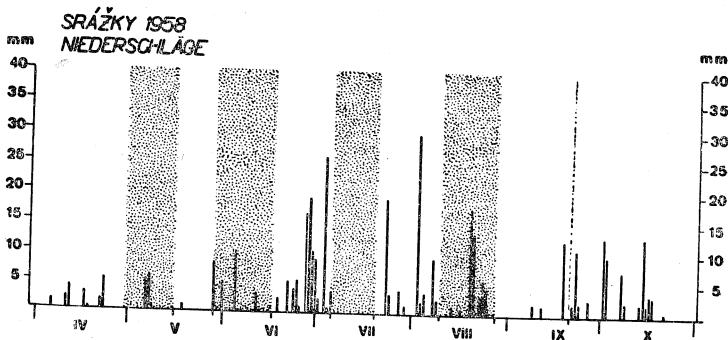
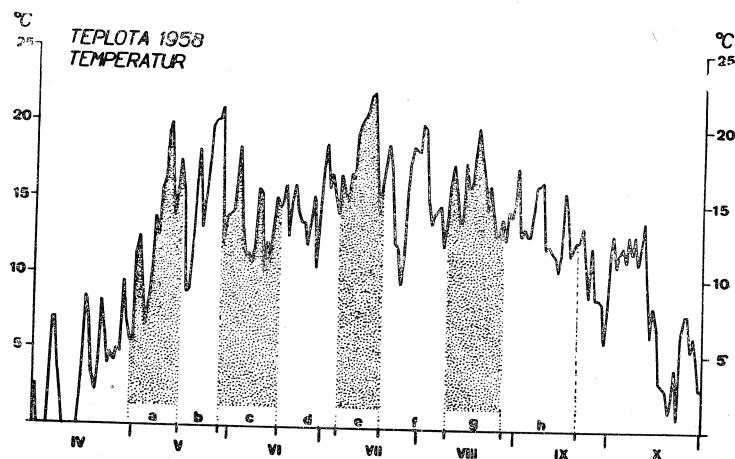
Auch weitere Erwägung über die Entstehung einiger phenologischen Erscheinungen bei den Totengräbern ist hypothetischen Charakters. Es zeigt sich, dass körperlich schwächere Arten früzeitiger erscheinen als die robusten. Aus der Beilage 22 ist zu ersehen, dass auf den Ackern bei Drahanovice die Totengräber-Arten im Frühling zeitlich einander erscheinen

wie folgt: *N. antennatus*, *N. vespillo*, *N. germanicus*. Dieselbe Artenfolge haben später die Sommergenerationen (*N. humator* wird als Waldart aus dieser Erwägung ausgeschlossen). Anfang Sommer erscheint *N. interruptus* etwas später als *N. sepultor*. Der Autor ist der Meinung, dass die Folge der schwächeren Art vor der stärkeren durch natürliche Zuchtwahl im Laufe der Phylogenie unserer Totengräberarten sich entwickelt hat. In den Populationen der schwächeren Art erschienen zeitweilig die Individuen, welche zu niedrigeren Temperaturen widerstandsfähiger waren, was ihnen einen frühzeitigeren Eintritt ermöglichte. Auf solcher Weise wurde der Zusammenstoss des Schwächeren mit dem Stärkeren auf dem Aase ausgeschlossen (diejenigen Käfer, die die oben erwähnte nützliche Abweichung entbehrten, unterlagen in der Konkurrenz mit robusten Arten). Jede solche Verschiebung des Entwicklungszyklus zeigte sich für die Erhaltung dieser Arten vom biologischen Standpunkt her sehr nützlich.

Weiter werden verschiedene Abweichungen von der normalen Verlauf der Populationsbewegungen erklärt, Abweichungen die direkt mit der Artbeschaffenheit nicht im Zusammenhang stehen. Es wird gezeigt wie die Regelmässigkeit der Populationsbewegungen (die Schwankungen der Fangzahlen) durch die makroklimatischen und mikroklimatischen Verhältnisse modifiziert werden (die konkreten Situationen werden auf den betreffenden Aufzeichnungen dargeboten). Die von einigen Autoren festgestellte Abhängigkeit der Totengräber von der Bodenbeschaffenheit wird diskutiert und die entsprechende Befunde werden dann auf die Bodenverhältnisse bei Drahanovice apliziert. Schliesslich werden auch die agrotechnischen Eingriffe, die Sammeltechnik, die Dezimation durch Erdfallen und natürliche Feinde in Betracht genommen.



Příl. 1 — Graf průměrných denních teplot, skutečných výšek denních srážek a průměrných hodnot relativní vlhkosti vzduchu za rok 1957. Tečkováním na- značena období kontrol.



Příl. 2 – Graf průměrných denních teplot, skutečných výšek denních srážek a průměrných hodnot relativní vlhkosti vzduchu za rok 1958. Tečkováním na značena období kontrol.

Měsíc	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Roční hodn.
Teplovy — dlouhodobý průměr 50 let	-2,0	-1,1	3,4	8,0	13,4	16,3	18,2	17,0	13,3	8,4	2,9	-0,2	8,1
Průměrné měs. teploty	-2,1	2,2	4,6	8,7	11,2	19,0	18,6	16,1	11,9	8,3	4,8	0,2	8,6
Odchylyky od dlouhodobého průměru za 50 let	-0,1	+3,3	+1,2	+0,7	-2,2	+2,7	+0,4	-0,9	-1,4	-0,1	+1,9	+0,4	+0,5
Srážky — dlouhodobý normál 50 let	35	24	36	49	58	78	94	75	58	54	42	44	647
Měsíční srážkové úhrny	10	27	55	36	31	76	107	72	62	5	12	33	526
Relativní odchylyky od dlouhodobého normálu 50 let	28,57	112,50	152,77	73,4 <sup>r</sup>	53,45	97,44	113,83	96,00	104,89	9,26	28,57	75,00	81,29
Sluneční svít v hodinách	35	62	147	193	203	281	188	242	114	151	49	28	1 693

Přil. 3 — Tabulka s meteorologickými údaji za rok 1957.

Příl. 4

1958

Měsíc	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Roční hodin.
Teplovy — dlouhodobý průměr 50 let	-2,0	-1,1	3,4	8,0	13,4	16,3	18,2	17,0	13,3	8,4	2,9	-0,2	8,1
Průměrné měs. teplovy	-2,6	0,9	-1,1	4,9	16,3	15,8	18,6	17,6	13,8	9,6	4,4	1,6	8,3
Odchylyky od dlouhodobého průměru za 50 let	-0,6	+2,0	-4,5	-3,1	+2,9	-0,5	+0,4	+0,6	+0,5	+1,2	+1,5	+1,8	+0,2
Sražky — dlouhodobý normální 50 let	35	24	36	49	58	78	94	75	58	54	42	44	647
Měsícní sražkové úhrny	36	27	21	26	36	91	89	88	43	80	18	38	593
Relativní odchylyky od dlouhodobého normálu 50 let	102,86	112,50	58,33	53,06	62,07	116,67	94,68	117,33	74,14	148,15	42,86	86,36	91,63
Sluneční svít v hodinách	71	62	97	111	228	189	269	222	191	58	24	42	1 564

Příl. 4 — Tabulka s meteorologickými údaji za rok 1958.

Druh — Art stanoviště Lokalität		Den a měsíc — Tag und Monat												Celkem Gesamt- zahl	
		24. IV.	10. V.	23. VI.	7. VII.	21. VIII.	5. IX.	19. X.	2. XI.	16. XII.	30. I.	13. II.	27. III.		
<i>Necrophorus</i>	♂	5	31	56	10	36	81	135	75	72	27	10	56	132	726
<i>vespillo</i>	♀	10	34	68	26	32	117	152	94	85	34	12	69	159	892
C — 1957	♂+♀	15	65	124	36	68	198	287	169	157	61	22	125	291	1 618
S — 1957	♂	16	54	110	34	74	41	118	41	51	8	10			557
	♀	24	63	120	36	99	44	130	49	76	14	11			666
	♂+♀	40	117	230	70	173	85	248	90	127	22	21			1 223
<i>Necrophorus</i>	♂	—	3	16	11	6	6	2	—	9	4	—	—	—	57
<i>germanicus</i>	♀	—	2	16	9	6	16	15	5	14	3	—	—	—	86
C — 1957	♂+♀	—	5	32	20	12	22	17	5	23	7	—	—	—	143
S — 1957	♂	—	15	61	22	42	10	5	1	13	7	—			176
	♀	1	16	76	12	19	16	22	3	13	6	5			189
	♂+♀	1	31	137	34	61	26	27	4	26	13	5			365
<i>Necrophorus</i>	♂	3	5	7	—	2	—	9	5	—	—	—	—	—	31
<i>antennatus</i>	♀	1	16	2	4	6	1	11	5	—	—	1	2	—	49
C — 1957	♂+♀	4	21	9	4	8	1	20	10	—	—	1	2	—	80
S — 1957	♂	20	4	32	5	7	—	11	3	—	—	—			82
	♀	8	5	20	11	14	2	7	1	1	—	2			71
	♂+♀	28	9	52	16	21	2	18	4	1	—	2			153
<i>Necrophorus</i>	♂	2	5	—	—	—	7	9	—	7	—	—	1	—	31
<i>humator</i>	♀	3	8	1	—	—	3	10	6	5	—	—	2	—	38
C — 1957	♂+♀	5	13	1	—	—	10	19	6	12	—	—	3	—	69
S — 1957	♂	9	1	1	—	2	4	5	2	7	—	—			31
	♀	5	1	2	1	2	3	6	3	1	1	—			25
	♂+♀	14	2	3	1	4	7	11	5	8	1	—			56
<i>Necrophorus</i>	♂	—	—	—	—	4	29	17	4	59	54	14	10	9	200
<i>interruptus</i>	♀	—	—	—	—	5	47	20	3	26	24	5	5	6	141
C — 1957	♂+♀	—	—	—	—	9	76	37	7	85	78	19	15	15	341
S — 1957	♂	—	—	—	—	4	25	12	5	78	26	28			178
	♀	—	—	—	—	5	30	13	2	38	9	10			107
	♂+♀	—	—	—	—	9	55	25	7	116	35	38			285
<i>Necrophorus</i>	♂	—	—	—	—	—	10	28	3	6	3	1	—	2	53
<i>sepultor</i>	♀	—	—	—	—	—	6	12	4	2	2	—	—	2	28
C — 1957	♂+♀	—	—	—	—	—	16	40	7	8	5	1	—	4	81
S — 1957	♂	—	—	—	—	1	13	22	1	—	—	—			37
	♀	—	—	—	—	1	13	14	—	6	3	2			39
	♂+♀	—	—	—	—	2	26	36	1	6	3	2			76
<i>Necrophorus</i>	♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>vespilloides</i>	♀	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
C — 1957	♂+♀	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
S — 1957	♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	♂	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	♂+♀	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Necrophorus</i>	♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>vestigator</i>	♀	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
C — 1957	♂+♀	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2

Příl. 5 — Počet jedinců jednotlivých druhů hrobaříků ve sběrech z roku 1957 (absolutní hodnoty).

Druh — Art Místo lovů Lokalitá		Den a měsíc — Tag und Monat							Celkem Gesamt- zahl	
		15. V.	28. VI.	16. VI.	5. VII.	19. VII.	9. VIII.	27. VIII.		
<i>Necrophorus vespillo</i> C — 1958	♂	128	54	41	33	106	79	69	79	589
	♀	176	90	46	46	145	113	96	105	817
	♂+♀	304	144	87	79	251	192	165	184	1 406
S — 1958	♂	156	78	65	84	114	107			604
	♀	161	87	94	67	138	90			637
	♂+♀	317	165	159	151	252	197			1 241
<i>Necrophorus germanicus</i> C — 1958	♂	32	46	27	19	17	17	43	25	226
	♀	50	59	24	32	59	28	35	31	318
	♂+♀	82	105	51	51	76	45	78	56	544
S — 1958	♂	66	85	72	21	18	20			282
	♀	55	88	52	21	35	22			273
	♂+♀	121	173	124	42	53	42			555
<i>Necrophorus sepultur</i> C — 1958	♂	—	—	9	19	213	36	9	18	304
	♀	—	—	8	34	222	38	18	15	335
	♂+♀	—	—	17	53	435	74	27	33	639
S — 1958	♂	—	—	3	5	205	23			236
	♀	—	—	—	1	187	29			217
	♂+♀	—	—	3	6	392	52			453
<i>Necrophorus antennatus</i> C — 1958	♂	67	47	14	2	27	11	6	8	182
	♀	35	55	56	4	54	3	8	18	233
	♂+♀	102	102	70	6	81	14	14	26	415
S — 1958	♂	54	38	9	—	42	15			158
	♀	35	40	20	3	40	10			148
	♂+♀	89	78	29	3	82	25			306
<i>Necrophorus interruptus</i> C — 1958	♂	—	—	11	16	23	16	42	39	147
	♀	—	—	10	27	25	3	21	14	100
	♂+♀	—	—	21	43	48	19	63	53	247
S — 1958	♂	—	—	6	19	29	10			64
	♀	—	—	10	18	27	7			62
	♂+♀	—	—	16	37	56	17			126
<i>Necrophorus humator</i> C — 1958	♂	4	—	—	1	9	6	1	—	21
	♀	1	1	—	1	11	5	3	3	25
	♂+♀	5	1	—	2	20	11	4	3	46
S — 1958	♂	10	1	—	—	9	6			26
	♀	5	—	—	—	8	1			14
	♂+♀	15	1	—	—	17	7			40
<i>Necrophorus vestigator</i> S — 1958	♂	1	1	—	—	—	—			2
	♀	1	—	—	—	—	—			1
	♂+♀	2	1	—	—	—	—			3
<i>Necrophorus vespilloides</i> C — 1958	♂	1	—	—	—	—	—	—	—	1
	♀	—	—	—	—	1	—	—	—	1
	♂+♀	1	—	—	—	1	—	—	—	2

Příl. 6 — Počet jedinců jednotlivých druhů hrobaříků ve sběrech z roku 1958 (abso-  
lutní hodnoty).

## Den a měsíc — Tag und Monat

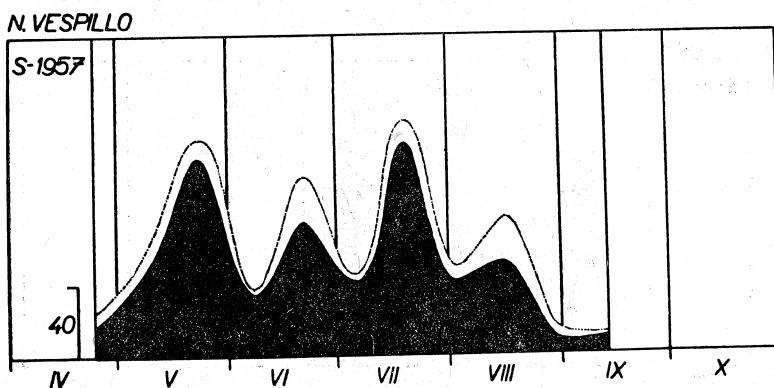
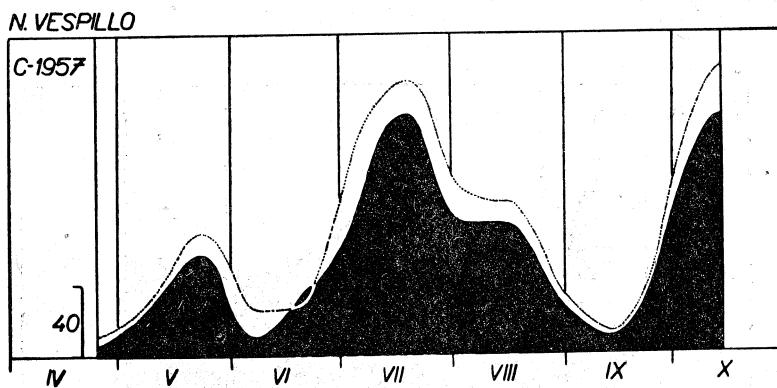
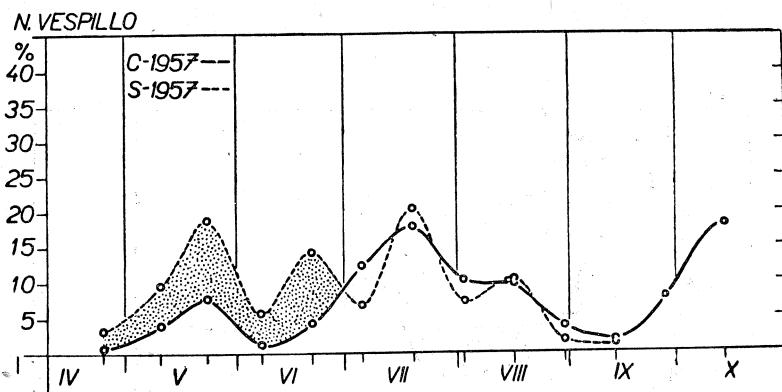
Druh — Art  
stanovisko —  
Lokalitá

		Den a měsíc — Tag und Monat													
		24. IV.	10. V.	24. VI.	7. VII.	21. VII.	5. VIII.	19. VIII.	2. VIII.	16. VIII.	30. VIII.	13. IX.	27. IX.	14. X.	Celkem Gesamizahl
Necrophorus vespillo	♂ ♀ ♂+♀	0,31 0,62 0,93	1,92 2,10 4,02	3,46 0,62 2,23	0,62 1,61 2,23	2,23 1,98 4,21	5,01 7,23 12,24	8,34 9,38 17,72	4,44 5,26 9,70	1,67 2,10 3,77	0,62 0,74 1,36	3,46 4,26 7,72	8,16 9,83 17,99	44,87 0/ 55,12 0/ 100, — 0/	
S — 1957	♂ ♀ ♂+♀	1,31 1,96 3,27	4,42 5,15 9,57	8,99 9,81 18,80	2,78 2,94 5,72	6,05 8,10 14,15	3,35 3,60 6,95	9,65 10,63 20,28	4,01 6,21 7,36	0,65 1,15 1,80	0,82 0,90 1,72	— — —	— — —	45,54 0/ 54,46 0/ 100, — 0/	
Necrophorus germanicus	♂ ♀ ♂+♀	— — —	— 1,39 3,49	11,19 11,19 22,38	7,69 6,30 8,40	4,20 4,20 15,39	1,39 10,49 11,88	— 3,49 3,49	— 9,79 16,09	2,79 2,10 4,89	— — —	— — —	39,86 0/ 60,14 0/ 100, — 0/		
S — 1957	♂ ♀ ♂+♀	— 0,27 0,27	— 4,11 4,38	16,71 37,53	6,03 3,29 9,32	11,50 5,21 16,71	2,74 4,38 7,12	1,37 6,03 7,40	0,27 0,83 1,10	3,56 3,56 7,12	1,92 1,64 3,56	1,37 1,37 3,56	48,21 0/ 51,78 0/ 100, — 0/		
Necrophorus antennatus	♂ ♀ ♂+♀	3,75 1,25 5,00	6,25 20,00 26,25	8,75 2,50 5,00	— 10,00 11,25	2,50 7,50 10,00	— 1,25 1,25	11,25 13,75 25,—	6,25 6,25 12,50	— — —	— — —	— 2,50 2,50	— — —	38,75 0/ 61,25 0/ 100, — 0/	
S — 1957	♂ ♀ ♂+♀	13,07 5,23 18,30	2,61 3,27 5,88	20,91 13,07 33,98	3,27 7,19 10,46	4,58 9,15 13,73	— 1,31 1,31	7,19 4,58 11,77	1,96 0,65 2,61	— 0,65 0,65	— — —	— 1,25 1,25	— 2,50 2,50	38,75 0/ 61,25 0/ 100, — 0/	
Necrophorus humator	♂ ♀ ♂+♀	2,90 4,35 7,25	7,25 11,59 18,84	1,45 1,45 1,45	— — —	— 4,35 14,49	10,14 14,49 27,53	13,04 8,69 8,69	6,25 7,25 17,39	— — —	— — —	— 1,25 1,25	— 2,50 2,50	38,75 0/ 61,25 0/ 100, — 0/	
S — 1957	♂ ♀ ♂+♀	16,07 8,93 25,—	1,78 1,78 3,56	1,79 3,57 5,36	1,79 3,57 1,79	3,57 3,57 7,14	7,14 5,36 12,50	8,93 5,36 19,64	1,96 5,36 8,93	0,65 1,79 14,29	0,65 1,79 1,79	— — —	— 1,31 1,31	— 2,50 2,50	38,75 0/ 61,25 0/ 100, — 0/
Necrophorus interrupitus	♂ ♀ ♂+♀	— — —	— — —	— — —	— — —	1,17 1,47 2,64	8,50 13,79 22,29	4,99 5,86 10,85	1,17 0,88 2,05	17,30 7,62 24,92	15,83 7,04 22,87	4,10 1,47 5,57	2,93 1,47 4,40	2,64 1,76 4,40	44,92 0/ 55,07 0/ 100, — 0/
S — 1957	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	1,40 1,76 3,16	8,77 10,52 19,29	4,21 4,56 8,77	1,76 0,70 2,46	27,37 13,33 40,70	9,12 3,16 12,28	— — —	— 1,31 1,31	— 2,50 2,50	44,65 0/ 44,65 0/ 100, — 0/
Necrophorus sepultor	♂ ♀ ♂+♀	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	12,34 7,41 19,75	3,70 4,94 8,64	3,70 2,47 9,88	1,23 2,47 6,17	— — —	— — —	— 2,47 2,47 4,94	— 2,47 2,47 4,94	65,42 0/ 34,57 0/ 100, — 0/
S — 1957	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	1,31 1,31 2,62	17,11 17,11 34,22	28,95 18,42 47,37	1,32 — 1,32	— 7,89 7,89	— 3,95 3,95	— 2,62 2,62	— 2,47 2,47 4,94	48,69 0/ 51,30 0/ 100, — 0/

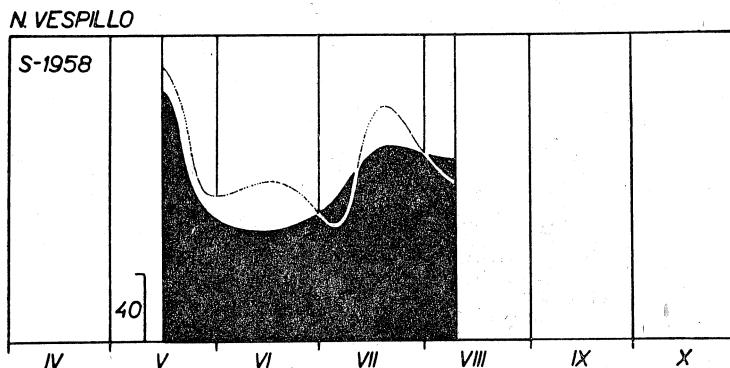
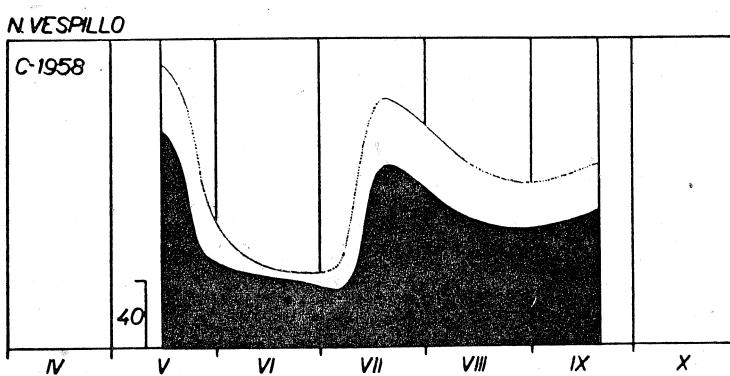
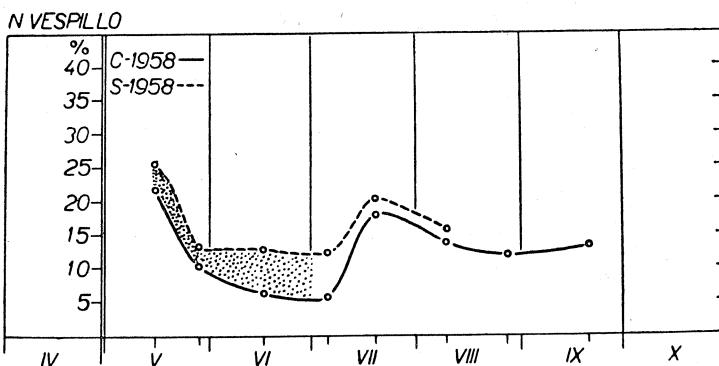
Příl. 8

Druh — Art stanoviště Lokalitá		Den a měsíc — Tag und Monat								
		15. V.	28. V.	16. VI.	5. VII.	19. VII.	9. VIII.	27. VIII.	20. IX.	celkem Gesamt- zahl
<i>Necrophorus vespillo</i> C — 1958	♂	9,10	3,84	2,92	2,35	7,54	5,62	4,91	5,62	41,90 %
	♀	12,52	6,40	3,27	3,27	10,31	8,03	6,82	7,47	58,09 %
	♂+♀	21,62	10,24	6,19	5,62	17,85	13,65	11,73	13,09	100,— %
S — 1958	♂	12,57	6,29	5,24	6,77	9,19	8,62			48,68 %
	♀	12,97	7,01	7,57	5,40	11,12	7,25			51,32 %
	♂+♀	25,54	13,30	12,81	12,17	20,31	15,87			100,— %
<i>Necrophorus germanicus</i> C — 1958	♂	5,88	8,45	4,96	3,50	3,12	3,12	7,90	4,59	41,52 %
	♀	9,19	10,85	4,42	5,88	10,85	5,15	6,44	5,70	58,48 %
	♂+♀	15,07	19,30	9,38	9,38	13,97	8,27	14,34	10,29	100,— %
S — 1958	♂	11,89	15,32	12,97	3,78	3,24	3,60			50,80 %
	♀	9,91	15,85	9,37	3,78	6,31	3,97			49,19 %
	♂+♀	21,80	31,17	22,34	7,56	9,55	7,57			100,— %
<i>Necrophorus antennatus</i> C — 1958	♂	16,14	11,33	3,38	0,48	6,51	2,65	1,45	1,92	43,86 %
	♀	8,44	13,25	13,49	0,97	13,01	0,72	1,92	4,34	56,14 %
	♂+♀	24,28	24,58	16,87	1,45	19,52	3,37	3,37	6,26	100,— %
S — 1958	♂	17,65	12,42	2,94	—	13,72	4,90			51,63 %
	♀	11,43	13,07	6,54	0,98	13,07	3,27			48,36 %
	♂+♀	29,08	25,49	9,48	0,98	26,79	8,17			100,— %
<i>Necrophorus humator</i> C — 1958	♂	8,70	—	—	2,17	19,56	13,04	2,17	—	45,64 %
	♀	2,17	2,17	—	2,17	23,91	10,87	6,53	6,53	54,35 %
	♂+♀	10,87	2,17	—	4,34	43,47	23,91	8,70	6,53	100,— %
S — 1958	♂	25,00	2,50	—	—	22,50	15,00			65,00 %
	♀	12,00	—	—	—	20,00	2,50			35,00 %
	♂+♀	37,50	2,50	—	—	42,50	17,50			100,— %
<i>Necrophorus interruptus</i> C — 1958	♂	—	—	4,45	6,48	9,31	6,48	17,01	15,83	59,56 %
	♀	—	—	4,05	10,93	10,12	1,21	8,50	5,67	40,48 %
	♂+♀	—	—	8,50	17,41	19,43	7,69	25,51	21,50	100,— %
S — 1958	♂	—	—	4,76	15,08	23,02	7,94			50,80 %
	♀	—	—	7,94	14,28	21,43	4,55			49,20 %
	♂+♀	—	—	12,70	29,36	44,45	13,49			100,— %
<i>Necrophorus sepultor</i> C — 1958	♂	—	—	1,41	2,97	33,33	5,63	1,41	2,82	47,57 %
	♀	—	—	1,25	5,32	34,74	5,95	2,82	2,34	52,42 %
	♂+♀	—	—	2,66	8,29	68,07	11,58	4,23	5,16	100,— %
S — 1958	♂	—	—	0,66	1,13	45,25	5,08			52,12 %
	♀	—	—	—	0,22	41,28	6,50			47,90 %
	♂+♀	—	—	0,66	1,35	86,53	11,48			100,— %

Příl. 8 — Počet jedinců jednotlivých druhů hrobaříků ve sběrech z roku 1958 (relativní hodnoty).

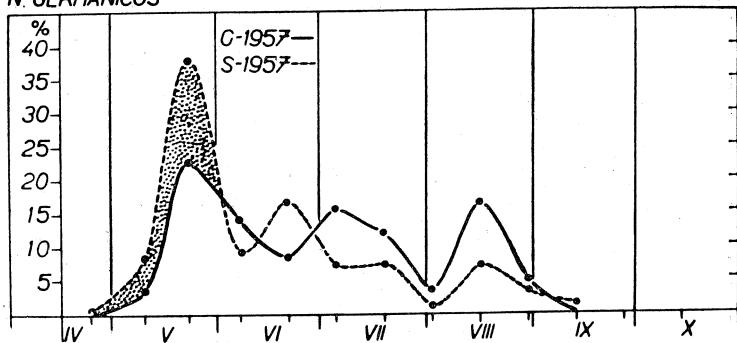


Příl. 9 — obr. 1, 2, 3 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. vespillo* v roce 1957 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenačka, černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.

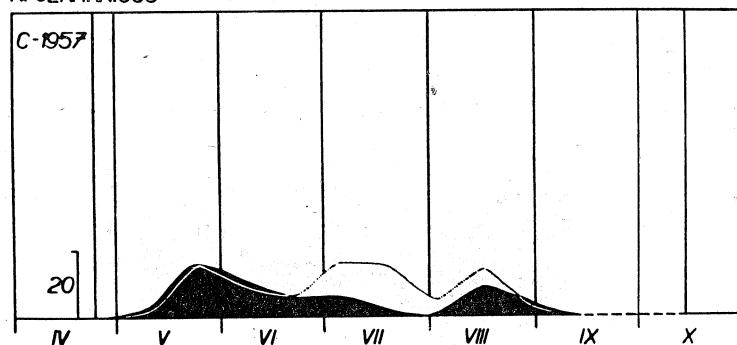


Příl. 10 — obr. 4, 5, 6 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. vespillo* v roce 1958 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenačka, černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.

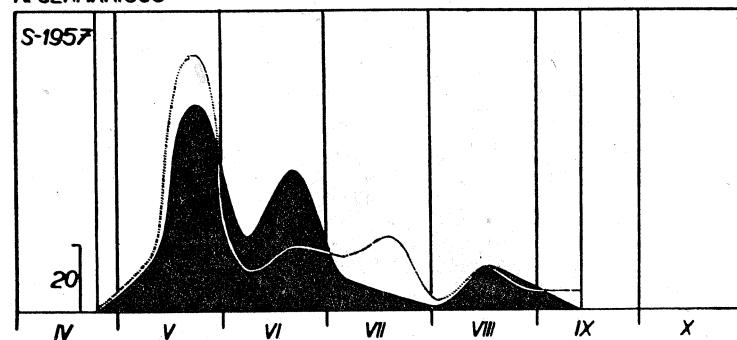
*N. GERMANICUS*



*N. GERMANICUS*

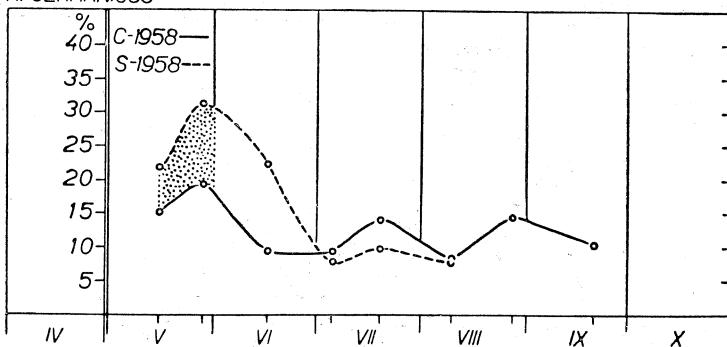


*N. GERMANICUS*

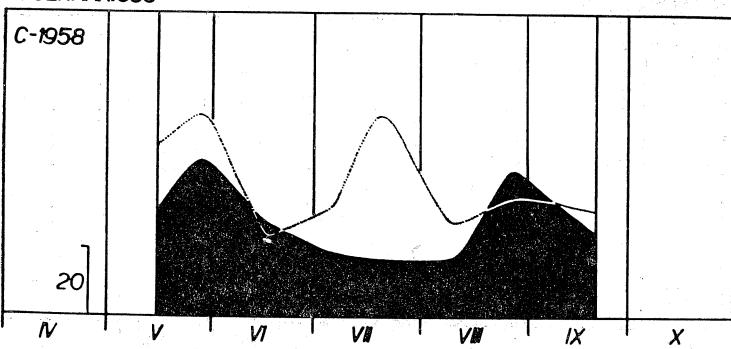


Příl. 11 — obr. 7, 8, 9 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. germanicus* v roce 1957 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenačka, černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.

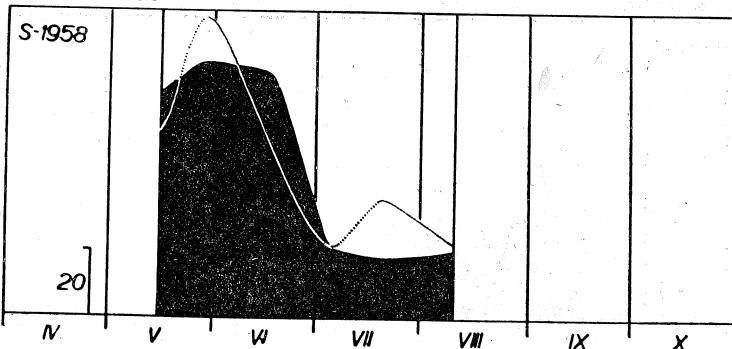
N. GERMANICUS



N. GERMANICUS

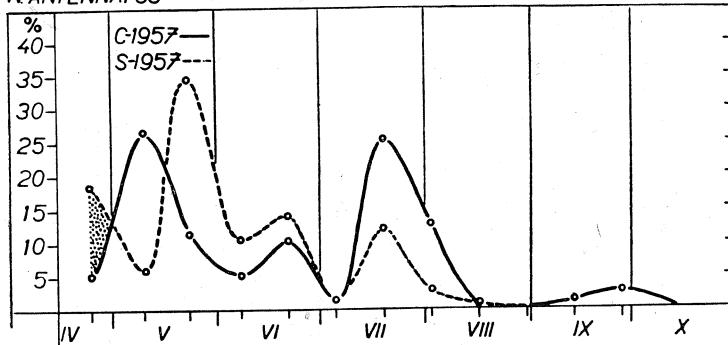


N. GERMANICUS

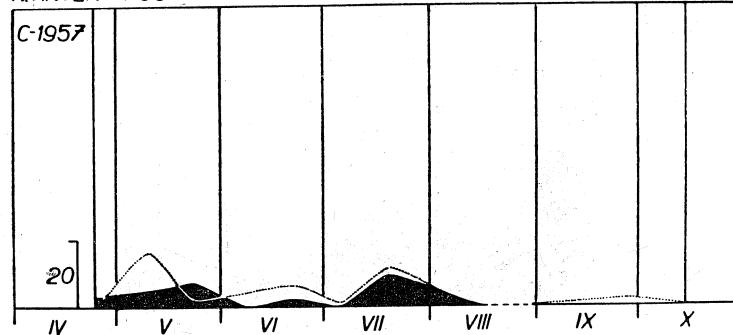


Příl. 12 — obr. 10, 11, 12 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. germanicus* v roce 1958 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenáčka, černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.

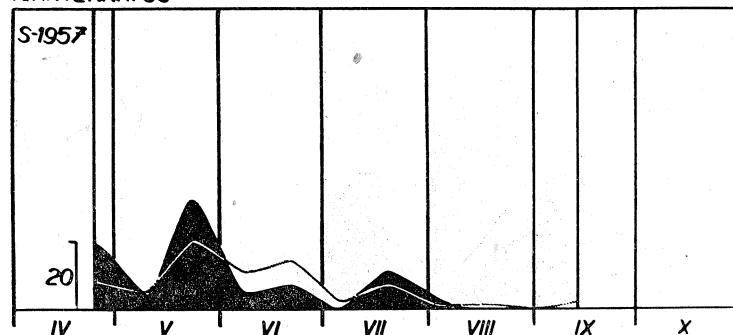
N. ANTENNATUS



N. ANTENNATUS

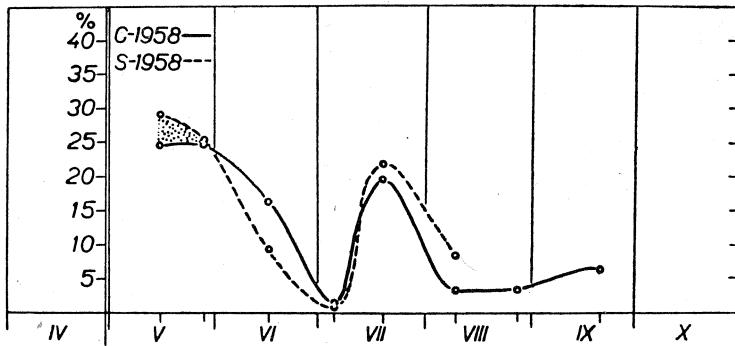


N. ANTENNATUS

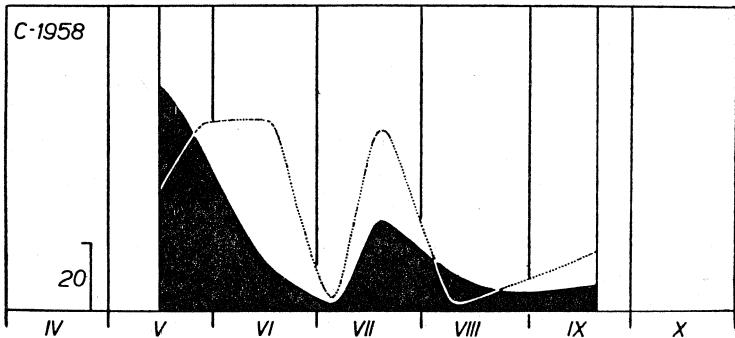


Přil. 13 — obr. 13, 14, 15 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. antennatus* v roce 1957 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenačka, černá plocha = samci, tečkované křivky = samice.

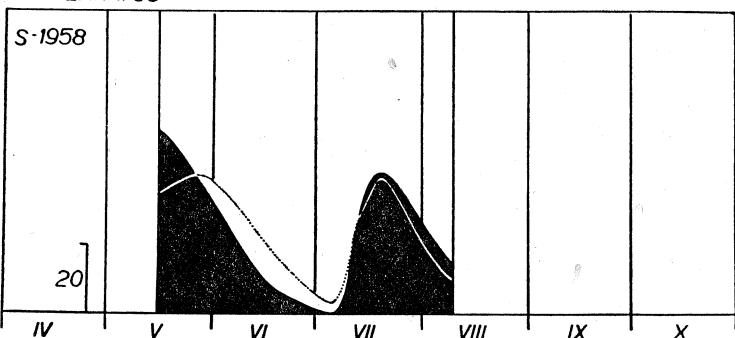
*N. antennatus*



*N. antennatus*

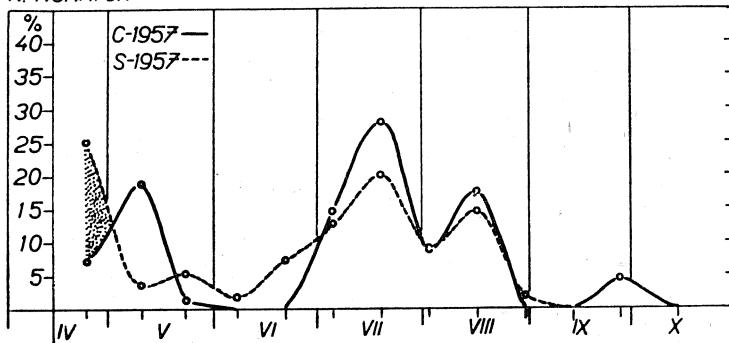


*N. antennatus*

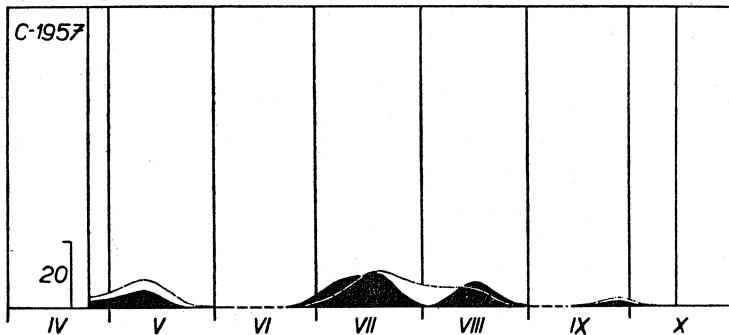


Příl. 14 — obr. 16, 17, 18 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. antennatus* v roce 1958 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenačka, černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.

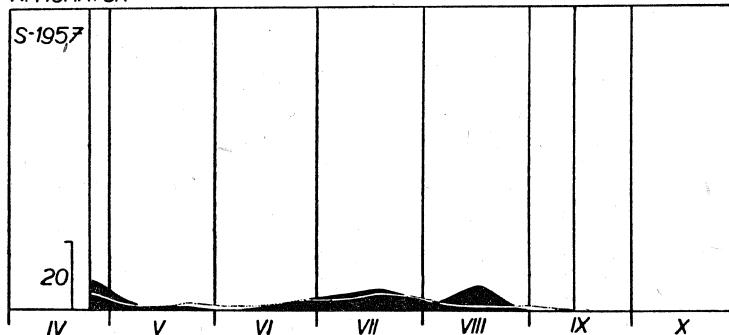
N. HUMATOR



N. HUMATOR

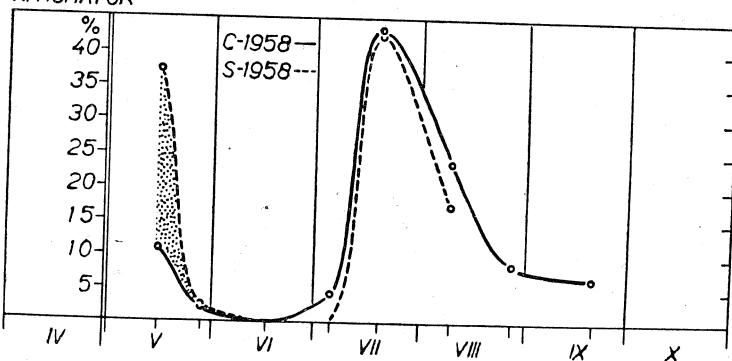


N. HUMATOR

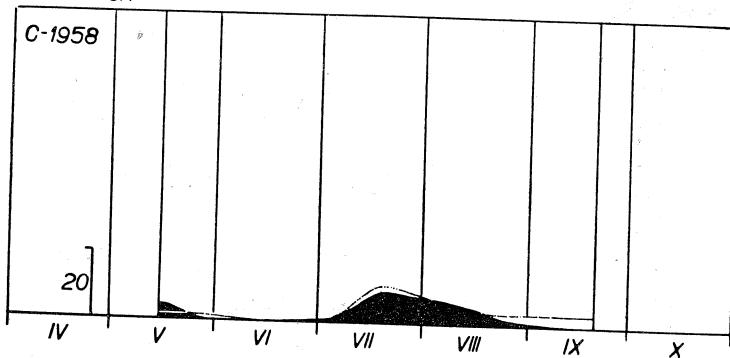


Příl. 15 — obr. 19, 20, 21 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. humator* v roce 1957 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenačka, černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.

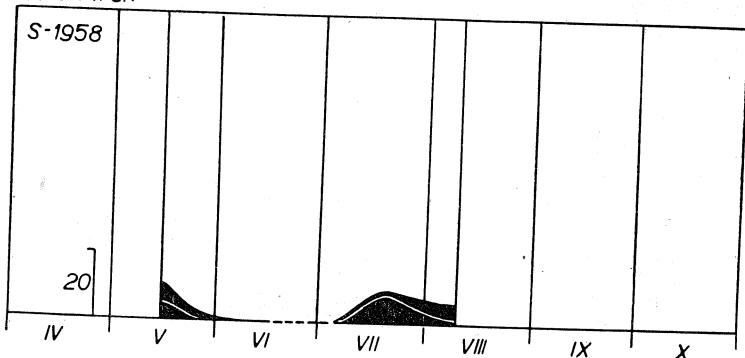
N. HUMATOR



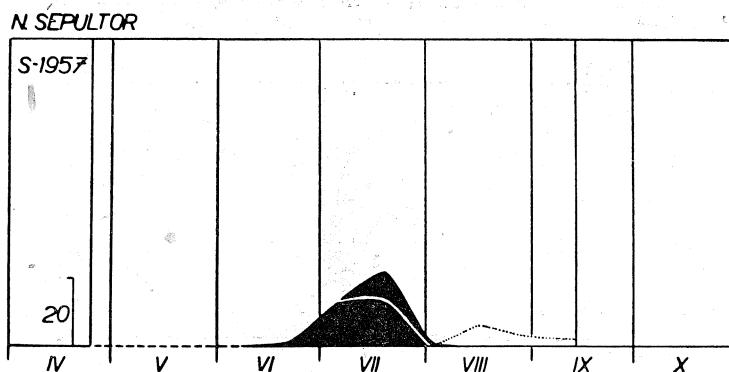
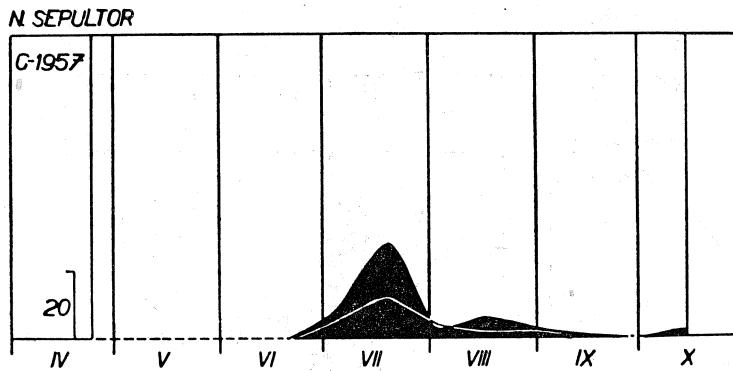
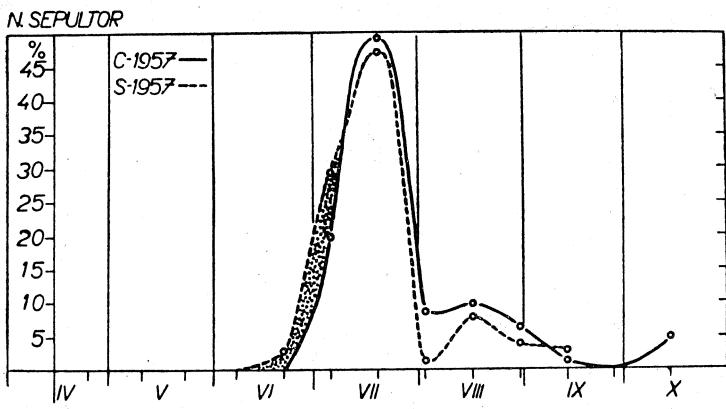
N. HUMATOR



N. HUMATOR

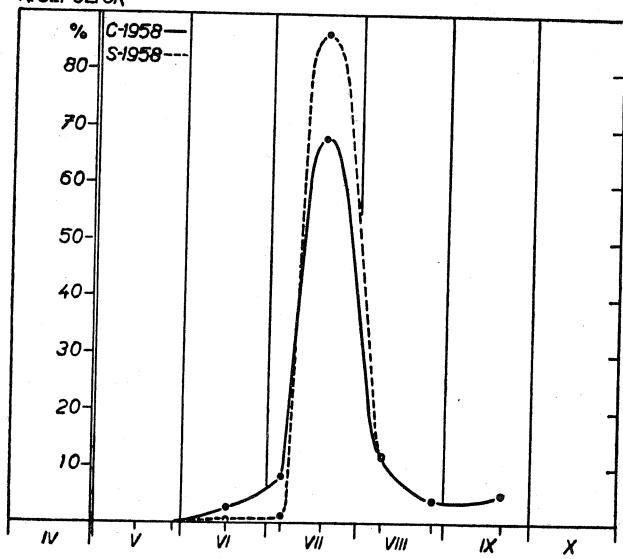


Příl. 16 — obr. 22, 23, 24 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. humator* v roce 1958 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenačka, černá plocha = samci, tečkovaná plocha = samice.

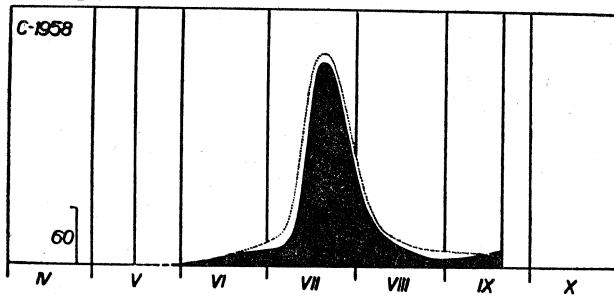


**Příl. 17** — obr. 25, 26, 27 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. sepulcra* v roce 1957 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenačka, černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.

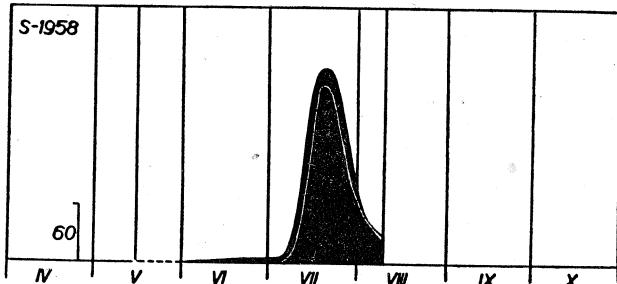
N SEPULTOR



N SEPULTOR

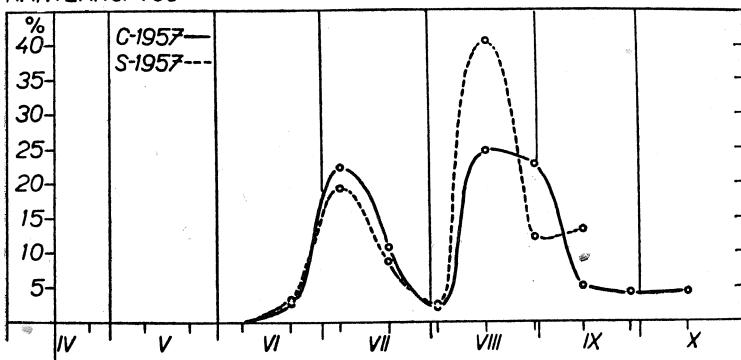


N SEPULTOR

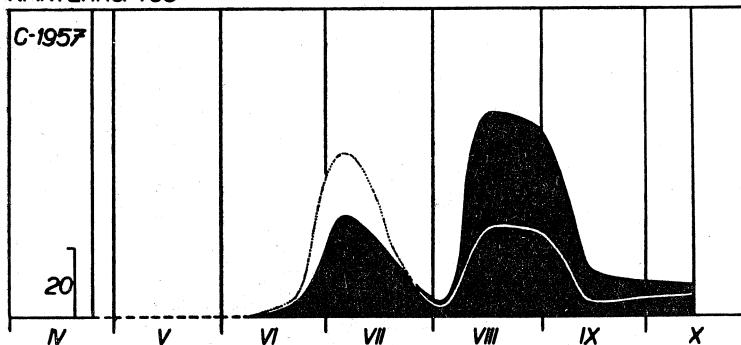


Příl. 18 — obr. 28, 29, 30 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. sepultor* v roce 1958 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenačka, černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.

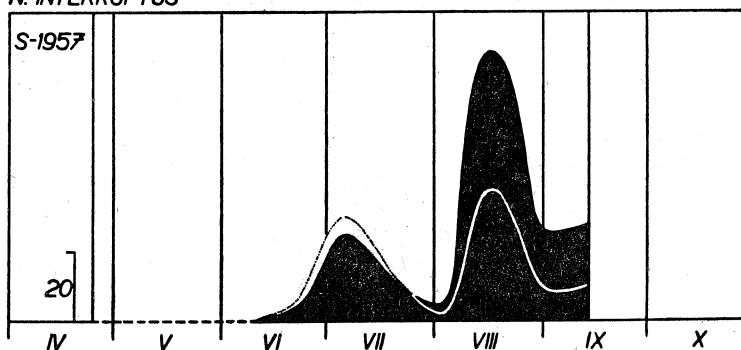
*N. INTERRUPTUS*



*N. INTERRUPTUS*

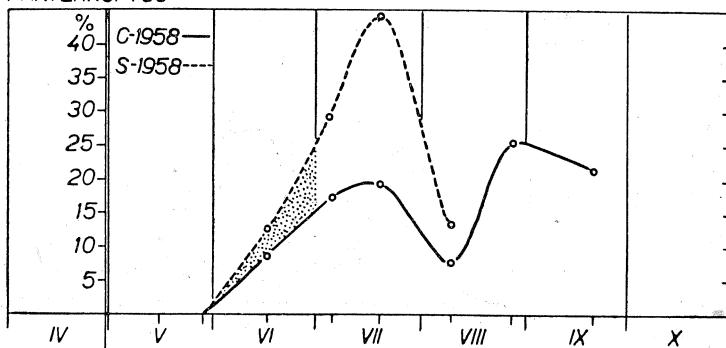


*N. INTERRUPTUS*

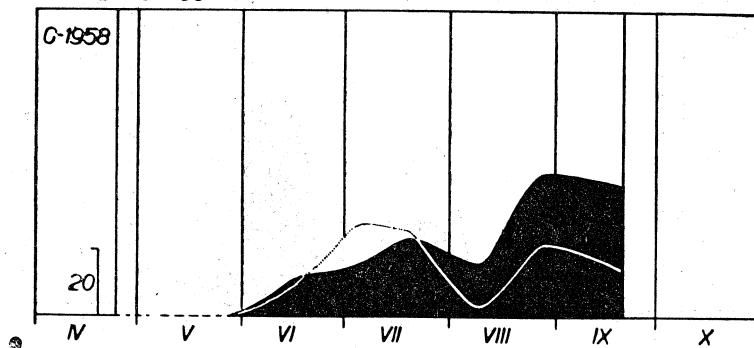


Příl. 19 — obr. 31, 32, 33 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. interruptus* v roce 1957 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semeňáčka, černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.

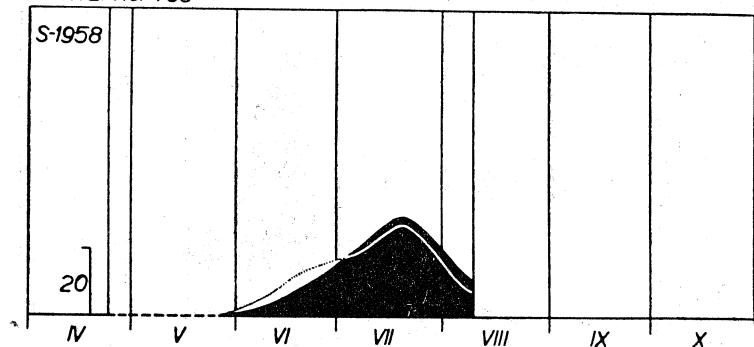
*N. INTERRUPTUS*



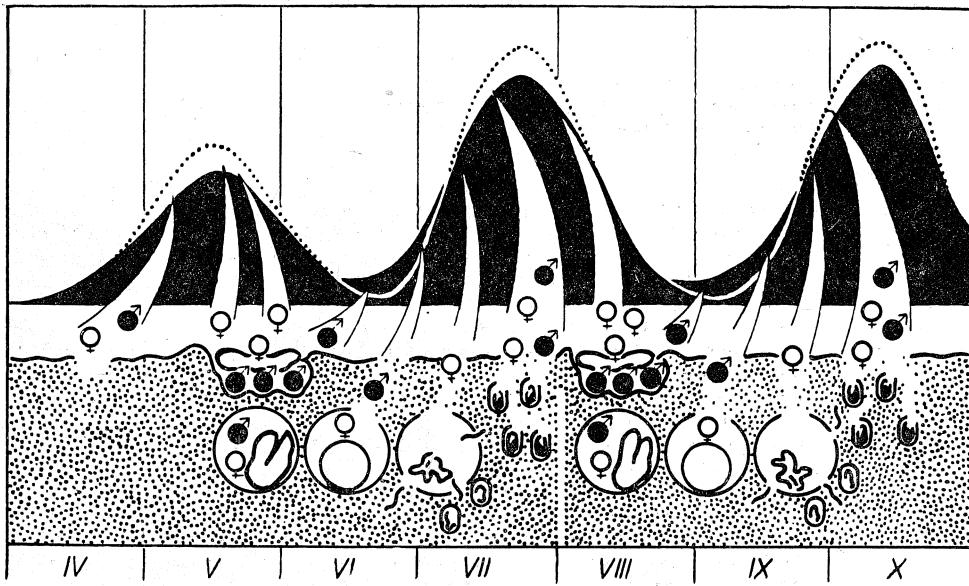
*N. INTERRUPTUS*



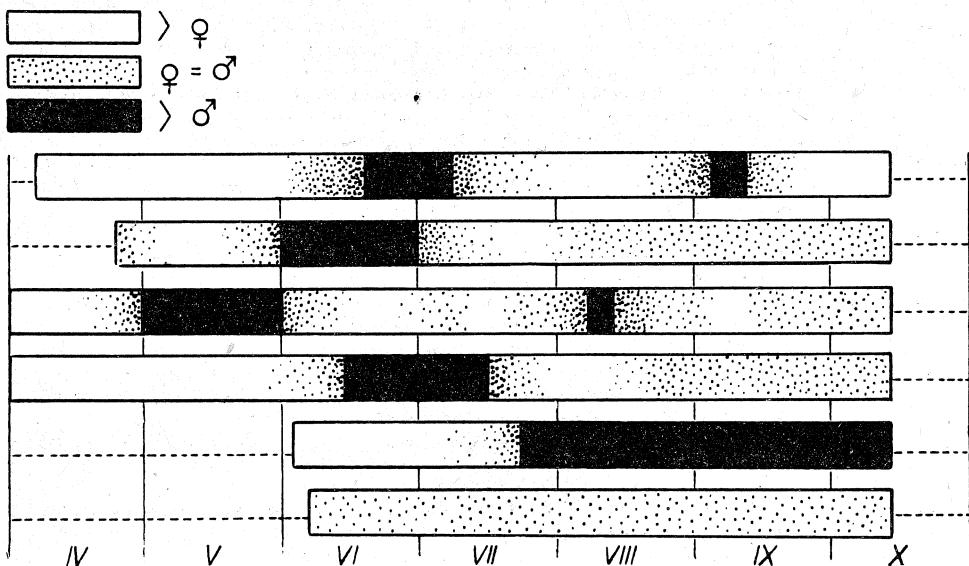
*N. INTERRUPTUS*



Příl. 20 — obr. 34, 35, 36 — Sezónní proměnlivost hustoty jedinců druhu *N. interruptus* v roce 1958 (vysvětlení v textu). C = řepa cukrovka, S = řepa semenačka, černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.



Příl. 21 — obr. 37 — Sezónní kolísání hustoty samců a samic druhu *N. vespillo* (idealizovaný graf — vysvětlení v textu). Černá plocha = samci, tečkovaná křivka = samice.



Příl. 22 — obr. 38 — Fenologie jednotlivých druhů hrobaříků s podtržením střídavé převahy samců a samic ve sběrech.

Текст к рисункам в приложениям:

Рисунки в тексте:

Рис. 1 — Небольшая карта исследуемого пространства.

Рис. 2. — Формалиновая земляная ловушка с крышечкой и приманкой из подгнившего мяса (объяснение в тексте).

Приложения:

- Прил. 1. — Диаграмма средних дневных температур, действительной высоты ежедневных осадков и средних показателей относительной влажности воздуха за 1957 год.
- Прил. 2. — Диаграмма средних дневных температур, действительной высоты ежедневных осадков и средних показателей относительной влажности воздуха за 1958 год.
- Прил. 3. — Таблица метеорологических сведений за 1957 год.
- Прил. 4. — Таблица метеорологических сведений за 1958 год.
- Прил. 5. — Число особей отдельных видов могильщиков в коллекциях 1957 года (абсолютные показатели).
- Прил. 6. — Число особей отдельных видов могильщиков в коллекциях 1958 года (абсолютные показатели).
- Прил. 7. — Число особей отдельных видов могильщиков в коллекциях 1957 года (относительные показатели).
- Прил. 8. — Число особей отдельных видов могильщиков в коллекциях 1958 года (относительные показатели).
- Прил. 9. рис. 1, 2, 3 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. vespillo* в 1957 году (объяснения в тексте). С — сахарная свекла, S — сахарная свекла — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 10. рис. 4, 5, 6 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. vespillo* в 1958 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 11, рис. 7, 8, 9 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. germanicus* в 1957 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 12, рис. 10, 11, 12 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. germanicus* в 1958 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 13, рис. 13, 14, 15 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. antennatus* в 1957 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 14, рис. 16, 17, 18 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. antennatus* в 1958 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 15, рис. 19, 20, 21 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. humator* в 1957 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 16, рис. 22, 23, 24 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. humator* в 1958 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 17, рис. 25, 26, 27 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. sepultor* в 1957 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 18, рис. 28, 29, 30 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. sepultor* в 1958 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 19, рис. 31, 32, 33 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. interruptus* в 1957 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.
- Прил. 20. рис. 34, 35, 36 — Сезонная изменчивость плотности особей вида *N. interruptus* в 1958 году (объяснения в тексте). С — свекловица, S — свекловица — семенник, черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.

Прил. 21, рис. 37 — Сезонные колебания плотности самцов и самок вида *N. vespillo* (идеализированная диаграмма — объяснения в тексте). Черная площадь — самцы, пунктирная кривая — самки.

Прил. 22, рис. 38 — Фенология отдельных видов могильщиков; подчеркнуто чередующееся преобладание самцов и самок в коллекциях.

Text zu den Abbildungen und den Beilagen:

Abbild. 1 Lageplan des Untersuchungsraumes. C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld.

Abbild. 2 Typ der benützten Formalin-Erdfallen (unter dem Blechdach wurde die Fleischköder aufgehengt).

Beil. 1 — Witterungsverlauf während der Untersuchungsmonate des Jahres 1957. Temperatur und rel. Luftfeuchtigkeit = Tagesmittel.

Beil. 2 — Witterungsverlauf während der Untersuchungsmonate des Jahres 1958. Temperatur und rel. Luftfeuchtigkeit = Tagesmittel.

Beil. 3 — Die Tabelle mit weiteren meteorologischen Angaben im Untersuchungsjahr 1957.

Beil. 4 — Die Tabelle mit weiteren meteorologischen Angaben im Untersuchungsjahr 1958.

Beil. 5 — Individuenzahl der einzelnen Totengräberarten in den Sammelproben aus dem Jahre 1957 (absolute Verte). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld.

Beil. 6 — Individuenzahl der einzelnen Totengräberarten in den Sammelproben aus dem Jahre 1958 (absolute Verte). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld.

Beil. 7 — Individuenzahl der einzelnen Totengräberarten in den Sammelproben aus dem Jahre 1957 (relative Werte). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld.

Beil. 8 — Individuenzahl der einzelnen Totengräberarten in den Sammelproben aus dem Jahre 1958 (relative Werte). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld.

Beil. 9, Abbild. 1, 2, 3 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. vespillo* im Jahre 1957 (Erklärung in Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 40 Individuen.

Beil. 10, Abbild. 4, 5, 6 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. vespillo* im Jahre 1958 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 40 Individuen.

Beil. 11, Abbild. 7, 8, 9 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. germanicus* im Jahre 1957 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 20 Individuen.

Beil. 12, Abbild. 10, 11, 12 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. germanicus* im Jahre 1958 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 20 Individuen.

Beil. 13, Abbild. 13, 14, 15 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. antennatus* im Jahre 1957 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 20 Individuen.

Beil. 14, Abbild. 16, 17, 18 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. antennatus* im Jahre 1958 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 20 Individuen.

- Beil. 15, Abbild. 19, 20, 21 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. humator* im Jahre 1957 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 20 Individuen.
- Beil. 16, Abbild. 22, 23, 24 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. humator* im Jahre 1958 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 20 Individuen.
- Beil. 17, Abbild. 25, 26, 27 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. sepultor* im Jahre 1957 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 20 Individuen.
- Beil. 18, Abbild. 28, 29, 30 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. sepultor* im Jahre 1958 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 60 Individuen.
- Beil. 19, Abbild. 31, 32, 33 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. interruptus* im Jahre 1957 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 60 Individuen.
- Beil. 20, Abbild. 34, 35, 36 — Saisonmässige Schwankungen der Individuen-Siedlungsdichte der Art *N. interruptus* im Jahre 1958 (Erklärung im Text). C = Zuckerrübenfeld, S = Samenrübenfeld, die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen, Maßstab = 20 Individuen.
- Beil. 21, Abbild. 37 — Saisonmässige Schwankungen der Männchen und Weibchen-Siedlungsdichte der Art *N. vespillo* (idealisiertes Schema — Erklärung im Text). Die schwarze Fläche = Männchen, die punktierte Kurve = Weibchen.
- Beil. 22, Abbild. 38 — Phenologie der einzelnen Totengräberarten — der wechselnde Überschuss der Weibchen und Männchen im Laufe des Jahres wird unterstrichen.