

*Katedra zoologie a antropologie přírodovědecké fakulty  
University Palackého v Olomouci  
Vedoucí katedry: Doc. dr. B. Novák, CSc.*

ISOLATION ALS AUSSCHALTUNGSFAKTOR  
IN DEN PHÄNOMENEN DER KONKURRENZ  
BEI DEN TOTENGRÄBERN (COL. SILPHIDAE)  
ISOLACE JAKO ČINITEL VÝLUKY V JEVECH  
SOUTĚŽE U HROBAŘÍKŮ (COL. SILPHIDAE)

BOŘIVOJ NOVÁK

(Předloženo dne 1. listopadu 1963)

V předloženém příspěvku se zabývám otázkami *synekologie* několika druhů hrobaříků žijících v pozoruhodné hustotě na obdělávaných polích *Hané*. Podobnými otázkami *synekologie* pavouků se zabývali TRETZEL, HEIDEMANN a KNÜLLE, souborněji pojednává o *synekologii* zvířat ve svých pracích např. TISCHLER (viz seznam literatury).

Ostrou soutěž hrobaříků o mršiny zmírňuje nebo zcela vylučuje časová nebo prostorová izolace uskutečňující se za rozmanitých podmínek. Isolace, dostatek mršin, příznivá teplota a vlhkost jsou vedoucími faktory v gradocenu jednotlivých druhů hrobaříků.

In zwei Beiträgen zur Biologie und Ökologie feldbewohnender *Necrophorus*-Arten (siehe das beigefügte Literaturverzeichnis) legte ich die Ergebnisse der Analyse von insgesamt 13'549 Imagines (Fallenfangaubeute), die zu 8 Arten der Gattung *Necrophorus* F. gehören, vor. Beide Arbeiten brachten neue Kenntnisse von dem Vorkommen der Totengräber in den Feldbiozönosen, von ihrer jahreszeitlichen Populationsdynamik, von der Bindung einzelner Arten an den Bodenfaktor und weitere Standortsfaktoren. In Anlehnung auf Literaturhinweise und die ermittelten Feststellungen knüpfte ich einige Erwägungen an, die zur Lösung weiterer mit der *Autökologie* unserer Totengräber gebundenen Fragen anregend sein könnten. Es wurde zum Beispiel auf die Möglichkeit die Totengräber als Indikatoren makro- und mikroklimatischer Verhältnisse auszunutzen, hingewiesen. Die Fragen des quantitativen Anzeigens der Bodenverhältnisse durch Totengräber und des Anzeigens von horstartigem Vorkommen kleiner Feldnagetiere (besonders *Microtus arvalis* Pall.) wurden diskutiert. Dieser Beitrag ist hingegen nur *synökologischen* Charakters.

## Methodik und Material

Es standen mir Fallenfangproben von 7 Standorten zur Verfügung. Auf jedem Untersuchungsfelde bediente ich mich 5 beköderter Formalinfallen und 5 Fallen ohne Köder (beide wurden kontinuierlich innerhalb der Vegetationszeiten vier Untersuchungsjahre ausgestellt). Die erstgenannten Fallen wurden von Totengräbern befliegen, die köderlosen Formalinfallen nur ausnahmsweise, und zwar hauptsächlich in den Trockenperioden. Die Fallenleerung geschah alle zwei bis drei Wochen. Die Fangziffern einzelner Arten konnte ich in den oben erwähnten Besprechungen in zahlreichen Tabellen darbieten und graphisch darstellen. Obwohl die Populationskurven, die den Populationsverlauf einzelner *Necrophorus*-Arten betreffen, aus der Fangausbeute unterschiedlicher Untersuchungsorte und -jahre hergestellt worden waren, zeichneten sie sich bei derselben Art durch parallelen Verlauf ab. Kleine zeitliche Verschiebungen der Aktivitätsmaxima und -minima einzelner Arten konnten zwar durch unterschiedliche Witterungsverhältnisse der Versuchsjahre bedingt sein, nichtsdestoweniger gab die eben erwähnte Regelmässigkeit des Kurvenganges eine Voraussetzung für den analytischen Vergleich der Populationsdynamik der behandelten *Necrophoren*, welcher sich sogar blos auf die Fangausbeute von 2 263 Individuen eines einzigen Untersuchungsfeldes stützen konnte. So konnten ausser den *autökologischen* auch neue Befunde aus der *Synökologie* unserer Feldtotengräber ermittelt werden.

Populationskurven folgender *Necrophorus*-Arten werden also miteinander verglichen: *Necrophorus germanicus* L., *Necrophorus vespillo* (L.), *Necrophorus antennatus* Reitt., *Necrophorus interruptus* Steph., *Necrophorus sepultor* Charp. Imagines der körperlich grössten Art *N. germanicus* werden vor allen anderen behandelt. Die Individuen der zweitbesprochenen, häufigsten Art *N. vespillo* kann man trotz augenscheinlich gleicher Grösse doch gegenüber denjenigen von *N. antennatus* als überlegen bezeichnen, weil die bei der gegenseitigen Bekämpfung verwirklichte Naturaulesung im positiven Sinne dort wirksamer verläuft, wo aus den zwei körperlich fast gleichen Arten die eine höhere Populationsdichte besitzt (vergleiche dazu die von Individuum zum Individuum stark schwankende Körpergrösse bei allen *Necrophorus*-Arten). Dasselbe kann man über die Imagines von *N. vespillo* gegenüber den Individuen von *N. sepultor* und *N. vestigator* aussagen. Körperlich relativ am schwächsten sind die letztbehandelten Individuen von *N. interruptus*. Es soll schon auf dieser Stelle unterstrichen werden, dass bei den Arten *N. interruptus* und *N. sepultor* die Larven überwintern, wogegen bei allen übrigen behandelten Arten Imagines Winterquartiere aussuchen.

Die relativ grössere Konkurrenzüberlegenheit einzelner Arten wird durch die Abstufungen der Kurvenstärke veranschaulicht (Abb. 1). Grösserer Übersichtlichkeit wegen, wurde die Populationskurve von *N. sepultor*, die einen zeitlich fast parallelen Verlauf mit der Populationskurve von *N. interruptus*

zeigt, unterlassen. Die Abwesenheit der Populationskurve der Art *N. vestigator* in der Abbildung 1 wird mit einem Hinweis auf unterschiedliche Standortansprüche gegenüber der Art *N. antennatus* genügend begründet (räumliche Isolation beider Arten).

### Populationsdynamik einzelner Arten im Vergleich

#### *Necrophorus germanicus* L.

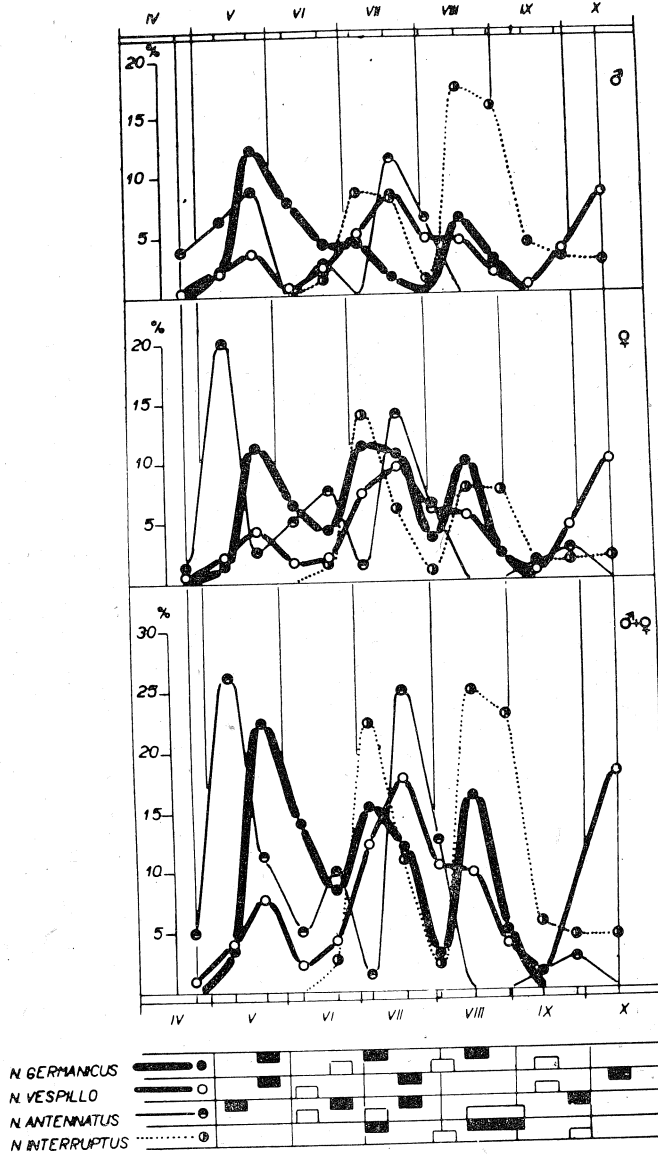
Die körperlich kräftigste Art *N. germanicus* hat nur eine einzige Generation im Jahre (Abb. 1 — dick ausgezogene Kurve). Die Imagines die überwintert haben, verlassen ihre Winterquartiere im Vollfrühling (gewöhnlich bis Anfang Mai); die Aktivität beim Anfliegen von Aas erreicht den Höhenpunkt in der zweiten Maihälfte (hohe Fangziffern). Im Juni begraben die Imagines gefundene Kadaver, bauen in der Erde Krypten, und die Weibchen legen Eier ab. Im Juli geht die parentale Generation zurück (Rückgang des Männchenbestandes geht schneller vor sich). Die junge Generation erscheint im August. Die Verluste im Wettbewerb um die Aase mit den Individuen anderer *Necrophorus*-Arten sind aller Wahrscheinlichkeit nach minimal (der körperlich stärkste gewinnt im Zusammentreffen auf einem Stück Aas leicht die Oberhand). Die ganze Entwicklung verwirklicht sich in den warmen Monaten und ist vom Ei bis zur Imago im Vergleich mit körperlich schwächeren Arten länger (siehe die Zeitspanne, welche die Aktivitätsspitze der Frühlingsgeneration vom Häufigkeitsmaximum der Augustgeneration trennt). In einer reichen Julifangausbeute (siehe den Juligipfel der Weibchenaktivität) überwiegen die alten Weibchen der Frühlingsgeneration. Diese Weibchen verlassen die Krypten, wenn sich die von ihnen stammenden Larven zum Verpuppen in der Erde verkriechen und befliegen Aas noch eine kurze Zeit vor ihrem Absterben (fallen in die Köderfallen). Nur eine einzige Generation im Jahre scheint zur Erhaltung (zum Ausgleich eventueller Verluste) der körperlich so starken Art hinreichend zu sein.

#### *Necrophorus vespillo* (L.)

Im Vergleich mit den Imagines von *N. germanicus* verharren die Individuen *N. vespillo* im Winterquartier nur kürzere Zeit (vergleiche Populationskurve beider Arten). Die Imagines der Art *N. vespillo* erscheinen im April. Der Wettbewerb um Kadaver und Nahrung setzt zwischen beiden Arten im Mai ein; mit schärferer Konkurrenz dürfte man in der zweiten Maihälfte rechnen. Diese Konkurrenz kann teilweise gemildert werden, weil die Weibchen und Männchen der Art *N. germanicus* kleine Aase verlassen und nur unter solchen bleiben sollen, die im Hinblick auf die Nahrungsbedürfnisse ihrer Larven gross genug sind. Das direkte Vernichten der Imagines von *N. vespillo* seitens der Indivi-

duen der Art *N. germanicus* infolge interspezifischer Konkurrenz kann man kaum ausschliessen.

Das Aktivitätsmaximum der jungen Tochtergeneration der Art *N. vespillo* hat einen monatlichen Vorsprung vor der Aktivitätsspitze der jungen August-



Abbild. 1 — Vergleichende Darstellung der jahreszeitlichen Populationsdynamik 4 Totengräberarten (*N. germanicus*, *N. vespillo*, *N. antennatus* und *N. interruptus*). Weisse Rechtecke unten = Depressionen, schwarze Rechtecke = Gipfel in den Populationskurven einzelner Art.n.

generation von *N. germanicus*. Die Entwicklungszeit vom Ei bis zum Käfer ist bei der ersterwähnten Art viel kürzer, so dass die Individuen der Tochtergeneration von *N. vespillo* die Hauptmasse der Aase eben in dem Zeitabschnitt finden, wo die Besatzdichte der parentalen Generation der Art *N. germanicus* einen Rückgang aufweist und im Boden die Entwicklung der jungen Generation dieser Art vor sich geht (räumliche Isolation infolge vertikaler Abwanderungen einer der konkurrierenden Arten in den Boden hinein). Die Herbstgeneration von *vespillo* erscheint bis in den September und Oktober und ist aus der Konkurrenz mit dieser kräftigen Art ausgeschaltet, weil ihre Populationen noch in der zweiten Augusthälfte ihre Winterquartiere besetzen.

Die Fangziffern aller Untersuchungsjahre der Art *N. vespillo* zeigen eine *bivoltine* Entwicklung (zwei Generationen innerhalb des Jahres). Vernichtungsquoten dieser Art sind ohne Zweifel höher als bei *N. germanicus* und können durch intensive Vermehrung leicht kompensiert werden. Zur Entwicklung einer neuen Generation beansprucht *N. vespillo* einen kürzeren Zeitabschnitt als *N. germanicus*, wobei die Käfer der Juligeneration von *N. vespillo* zum Befliegen und Besetzen von Aas längere Zeit brauchen als die Imagines der Frühlingsgeneration derselben Art (vergleiche im Abb. 1 beide sukzessive Generationen). Rechnen wir aber zugunsten der überwinterten Frühlingsgeneration ihre Herbstaktivität hinzu, so können Längen der Reifezeiten beider Generationen fast übereinstimmen. Die Herbstpopulationen suchen die Winterquartiere bis zum Spätherbst auf.

#### *Necrophorus antennatus* Reitt.

Noch zeitiger ist die Frühlingsaktivität der überwinterten Imagines von *N. antennatus*. Diese Verfrühung der Aktivität schaltet wenigstens kurzfristig die konkurrenzkräftigeren Arten *N. vespillo* und *N. germanicus*, die etwas später erscheinen, aus dem Wettbewerb um die Kadaver aus. Die Individuendichte von *N. antennatus* gipfelt in der ersten Maihälfte. Bei der Zunahme der Aktivitätsdichte der Arten *N. vespillo* und *N. germanicus* in der zweiten Maihälfte sinkt die Besatzdichte der aktiven Individuen von *N. antennatus* an der Oberfläche (vertikale Migration mit dem Aas in den Boden hinein). Sind die Larven der Erde genügend gesichert und versorgt, so verlässt die parentale Frühlingsgeneration in der zweiten Junihälfte die Krypten. Dies geschieht in derselben Periode, in welcher die Imagines der Arten *N. vespillo* und *N. germanicus* infolge parentaler Instinkthandlungen im Boden gebunden sind. Die Aktivitätsdichte der Tochtergeneration der Art *N. antennatus* erreicht den Höhenpunkt in der zweiten Julihälfte gleichzeitig mit der Aktivitätsdichte der Tochtergeneration von *N. vespillo*. Die zeitliche Verschiebung der Bewegungsaktivität in den Zeitabschnitt, welcher eine ausgeprägte Herabsetzung der Populationsdichte von *N. germanicus* aufweist, ist signifikant grösser als bei der konkurrierenden Art

*N. vespillo*. Noch vor der Frasszeit der Augustgeneration von *N. germanicus* entwickelt sich infolge einer vertikaler Abwanderung der Jungkäfer von *N. antennatus* in den Boden hinein eine gute räumliche Isolation, welche den Konkurrenzdruck anderer Arten abbricht. Die Fangzahlen, welche den Populationsverlauf der Art *N. antennatus* darstellen, deuten eine Herbstgeneration (Enkelgeneration) an, derer Bewegungsaktivität aber stark herabgesetzt sein müsste (siehe nur spärliche Fangzahlen aus den Herbstfangperioden). Das Abundanzvakuum aller anderen Arten im Spätherbst füllen also auf den Feldern von Haná besonders die aktiven Imagines von *N. vespillo*, weniger diejenigen von *N. antennatus* und *N. sepultor* aus. Käfer dieser Arten befliegen noch im September und Oktober die Aase; die Voraussetzung einer Nahrungskonkurrenz zwischen ihnen ist gerechtfertigt. Die Zeitspanne zwischen den Aktivitätsspitzen der sukzessiven Generationen scheint bei *N. antennatus* etwas länger zu sein als bei *N. vespillo*. Die auftretenden Differenzen können auf den abiotischen und biotischen Ursachen beruhen.

Wie Pukowski (1933) feststellen konnte, überwintern bei den Arten *N. interruptus* und *N. sepultor* adulte Larven, welche sich im Frühling verpuppen. Die Jungkäfer erscheinen entweder im Spätfrühling oder Anfang Sommer.

#### *Necrophorus interruptus* Steph.

Die jungen Imagines von *N. interruptus* sind erst in den Sammelproben aus dem Juni zu finden (Abb. 1- punktierte Kurve). Die Nahrungsaktivitätsdichte dieser Art gipfelt in der ersten Julihälfte, kanpp vor den Aktivitätsspitzen der Tochtergeneration von *N. vespillo* und *N. antennatus* und in derselben Periode, in der die aktiven Weibchen der Frühlingsgeneration von *N. germanicus* ihre Krypten verlassen. Ursachen einer tiefen Depression in der Populationskurve der Art *N. interruptus* Ende Juli und Anfang August beruhen aller Wahrscheinlichkeit nach auf dem zeitweiligen Rückgang der Bewegungsaktivität der Weibchen und Männchen während der Reifezeit. Kurz darauf, im August, befliegen aber die geschlechtsreifen Imagines zahlreich wieder die Köderfallen, wobei sich auch das relative Geschlechterverhältnis (*Sexualindex*) ausgeprägt zugunsten der Männchen ändert. Diese Geschlechtaktivität verfolgt man bis Ende August. Anfang September begraben die Käfer die Kadaver (die Männchen bleiben auch in den niedrigen Herbstfangquoten in der Überzahl). Die zeitliche Koinzidenz der hohen Geschlechtaktivität der Art *N. interruptus* mit der gipfelnden Aktivitätsdichte der Augustgeneration von *N. germanicus* ist beachtenswert (vergleiche auch die Juligipfel beider Arten). Die Zeiten der Aktivitätsmaxima der konkurrenzfähigsten und konkurrenzschwächsten Art decken sich also. Das spricht für eine spezifische Isolation beider Arten auf (nach den Literaturhinweisen soll *N. germanicus* für sich nur grössere Kadaver behalten und auf dem

Pferdemist den Mistkäfern nachstellen, was für die Milderung interspezifischer Konkurrenz in der Reifungsfrassperiode eine gewisse Rolle spielen könnte).

Die Aktivitätsspitze im August der Art *N. interruptus* entspricht der Aktivitätsdepression der Art *N. antennatus* und stark herabgesetzter Aktivitätsdichte der Art *N. vespillo* (vielleicht handelt es sich um eine konkurrenzbedingte Situation im Populationsverlauf dieser Arten). Die Larven von *N. interruptus*, die wie oben erwähnt, überwintern, treffen mit den Larven anderer *Necrophorus-Species* nicht zusammen, weil sie in ihren Bodenwiegen gut isoliert und geschützt sind und weil ihre Entwicklung nur kurzfristig ist.

Die Entwicklungszeiten der Art *N. sepultor* entsprechen grob denen von *N. interruptus*. *N. sepultor* erscheint im Juni mit gewisser Verspätung, was für die Individuen der konkurrenzschwächeren Art *N. interruptus* sicher von Bedeutung ist. Der Männchen und Weibchenanteil in den Fangzahlen schwankt saisonmässig nur unbedeutend.

## Diskussion

Angesichts der Imaginesaktivität einzelner Totengräber-Arten an der Oberfläche und in der Erde, kann man zweierlei Isolation unterscheiden.

*Zeitliche Isolation* (Käfer der einen Art bewegen sich als Imagines an der Oberfläche, diejenigen der anderen Art verweilen inaktiv als Imagines, beziehungsweise als Larven und Puppen in der Erde). *Räumliche Isolation* (Käfer der einen Art sind aktiv im Boden, der anderen aber an der Oberfläche; oder beide Arten treten in zwei benachbarten Standorten nebeneinander gleichzeitig an der Oberfläche aktiv auf).

### A) Zeitliche Isolation

a) Diese verwirklicht sich durch einen verschieden langen Aufenthalt einzelner *Necrophorus-Arten* im Winterquartier. Es kann verallgemeinert werden, dass die Imagines der relativ körperlich schwächeren Art (*N. antennatus*, *N. vestigator*) im Frühling mit einem gewissen Zeitvorsprung vor solchen Arten erscheinen, die einer relativ höheren Grössenklasse angehören (*N. vespillo*, *N. germanicus*). Daraus kann man also gewissermassen folgern, dass die ersterwähnten Arten auch kleinere Temperaturansprüche stellen. Diese Frühlingsisolation ist für die Milderung des Konkurrenzdruckes desto wirksamer, je länger sie dauert und je günstigere Witterungsverhältnisse zugunsten des Schwächeren herrschen (in einer für den Schwächeren günstigeren Temperaturperiode kann zum Beispiel der Stärkere im Winterquartier gehalten, der Schwächere aber zur Frühlingsaktivität aufgeweckt werden).

b) *Zeitliche Isolation* kann weiter durch unterschiedliche Länge der Entwicklungszeiten der Populationen konkurrierender Arten bedingt werden. Die nö-

tige Zeitspanne Ei-Larve-Puppe-Imago ist zum Beispiel bei der Art *N. germanicus* länger als bei *N. vespillo* und bringt die Juligeneration von *N. vespillo* gegenüber der Herbstgeneration von *N. germanicus* in eine zeitliche Isolation.

c) *Zeitliche Isolation* verwirklicht sich ausserdem so, dass eine Art nur eine einzige Generation, die andere aber zwei Generationen innerhalb des Jahres hat. Die Populationen der Art *N. vespillo* (Herbstgeneration) finden unter den Individuen der Art *N. germanicus* bis zum Winter keine Konkurrenten mehr, weil die Populationen der Tochtergeneration der letztgenannten Art sich im Spätherbst unter gegebenen Bedingungen nicht mehr an der Oberfläche bewegen und in den Winterquartieren stecken.

d) Die Ursachen der *zeitlichen Isolation* beruhen auch darauf, dass bei manchen Arten die Imagines, bei anderen aber Larven überwintern. So treffen zum Beispiel im Frühling die Individuen der Arten *N. antennatus*, *N. vespillo* und *N. germanicus* nicht mit den Imagines von *N. interruptus* und *N. sepultor* zusammen, und zwar bis zu dem Zeitpunkt, in dem die juvenilen Käfer der letzt erwähnten Arten im Spätfrühling oder Anfang Sommer in Erscheinung treten.

Die *zeitliche Isolation* kann sehr leicht makroklimatisch und mikroklimatisch beeinflusst werden. Auch periodisch hinreichende oder mangelnde Menge an Aas (Nahrungsfaktor besonders in Bezug auf die Nahrungsbedürfnisse der Larven) spielt dabei eine wichtige Rolle. Von den Witterungsfaktoren machen sich Temperatur und Feuchtigkeit besonders geltend. Angesichts dieser Faktorengefälle findet man kaum zwei Untersuchungsjahre, in denen sich die Zeitspannen der ausgeprägten *zeitlichen Isolation* konkurrierender *Necrophorus*-Arten völlig decken. Kühler Vorfrühling, der mit warmen Frühlingstagen wechselt, kann das Auftreten der überwinterten Totengräberarten zeitlich sehr verengen und damit die Isolationszeiten ziemlich verkürzen. Solche Situation kann sich dann infolge scharfer Konkurrenz zwischen den Stärkeren und Schwächeren negativ in den Populationsbewegungen der unterlegenen Arten abspiegeln, mindestens deswegen, weil die parentale Generation solcher Arten teilweise vom Aas und damit von ihrer Vermehrung ferngehalten wird. Konkurrenzdruck verschärft sich mit dem Mangel an Aas. Günstige Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse können die Isolationszeiten verlängern. Stehen den unterlegenen Imagines dabei auch genügend Kadaver zur Verfügung, so sind die Grundbedingungen zur Gradation Ihrer Tochterpopulation gegeben.

#### B) *Räumliche Isolation*

##### a) *Vertikale räumliche Isolation*

Der scharfe Wettbewerb um Aas zwischen den Totengräbern erlischt nach Begraben der Kadaver. Mit dem eingegrabenen Aas verschwinden diejenigen Weibchen, die an Kraft und Angrifflust allen übrigen bedeutend überlegen waren und welche gegenüber allen anderen Weibchen derselben Art und fremder Arten ihre Plätze behaupteten. Auch die Männchen, die zuerst gemeinsam aber ohne sonstige Beziehungen das Aas begraben, verlassen erst dann den Platz,



wenn sie dazu von anderen gezwungen sind. Daraus folgt, dass im Boden bei einem Stück Aas die konkurrenzfähigsten Paare isoliert bleiben und dass die stärkeren Individuen der Generation einer Art oder die Imagines einer an Kraft überlegenen Art stufenweise nach Ihrer Abwanderung in den Boden aus weiterer Konkurrenz ausgeschlachtet werden. Wenn genügend Kadaver zur Verfügung stehen, kann diese vertikale Migration der Totengräber in die Erde hinein beschleunigt werden (die obenerwähnte Konkurrenz ist in solchen Fällen nur milder und von kurzer Dauer): wenn es aber an Aas mangelt, kann diese vertikale Abwanderung der Populationen verlangsamt werden, und die Konkurrenz verläuft dann schärfer und länger, wobei die konkurrenzschwächsten Individuen vom Aas ausgeschlossen werden.

Die dargebotenen und analysierten Populationskurven, welche, wie erwähnt, die Fangquoten eines einzigen Untersuchungsjahres und Standortes darstellen, zeigen ganz offensichtlich, dass die Imagines körperlich unterlegener Arten ihre Aktivitätsdichte an der Oberfläche im Abundanzvakuum körperlich überlegener Arten entwickeln. Weitere Befunde deuten darauf hin, dass die körperlich schwächeren Individuen derselben Generation und derselben Art in den Fangziffern in dem Zeitabschnitt in Überzahl sind, in welchem die Abundanzdichte der stärkeren Weibchen und Männchen an der Oberfläche infolge Abwanderung etlicher Individuen in den Boden hinein gesunken ist (die Köderfallen befliegen dann in der Mehrzahl körperlich kleine Individuen, die beim Zusammentreffen auf den Kadavern unterlagen).

Weil die Dauer der *vertikalen räumlichen Isolation* im engen Bezug zu den Entwicklungszyklen einzelner *Necrophorus*-Arten (siehe die zeitliche Isolation) steht, und weil die Entwicklung jeder Generation von den Witterungsverhältnissen abhängig ist, kann der Temperatur — und Feuchtigkeitsfaktor die Schärfe der interspezifischen Konkurrenz positiv oder negativ beeinflussen. Sind die Witterungsbedingungen günstig oder sogar optimal, so kann die Aktivitätsdichte einer von miteinander konkurrierenden Arten an der Oberfläche den Höhepunkt erreichen. Konkurrenzphänomene bleiben dann aus, weil der Konkurrent in den Krypten durch parentale Instinkthandlungen gebunden ist (Aktivitätsspitzen beider Arten weisen in den Populationskurven einen genügenden Zeitabstand auf). Unter anderen Witterungsverhältnissen kann sich die Entwicklung der einen Art verlängern, der anderen wieder verkürzen, so dass Imagines beider Arten eben in demselben Zeitabschnitt auf der Oberfläche aktiv auftreten oder in den Krypten verbleiben (die Aktivitätsspitzen ihrer Populationen verzahnen sich mehr oder weniger einander oder im äussersten Falle zeigen die Häufigkeitsmaxima zeitliche Übereinstimmung).

Die *vertikale räumliche Isolation* ermöglicht also artnützliche Abundanzbewegungen und ist für den Unterlegenen besonders zur Zeit des Aasmangels lebenswichtig.

## b) Horizontale räumliche Isolation

Einzelne *Necrophorus*-Arten beanspruchen unterschiedliche Standorte. Die Waldarten (*N. humator* und *N. vespilloides*) strahlen zum Beispiel in die Kulturlandschaft aus ihren Wald-Abundanzschwerpunkten aus und sind hier als Präferenten feuchter Standorte bekannt. *N. vestigator* besiedelt offene, ackerbaulich nur wenig ausgenützte Landschaften mit leichtem sandigen Boden und stellt nur geringe Feuchtigkeitsansprüche. An solchen Standorten sind die Individuen von *N. antennatus* nur spärlich oder überhaupt nicht anzutreffen. Auch andere unsere Totengräberarten weisen auf solchen Lokalitäten nur geringe Abundanz auf; *N. interruptus* ist mehr an schweren Humusboden, *N. germanicus* an Lössboden gebunden. Was den Boden- Feuchtigkeits-, Temperaturfaktor und Waldbestandt betrifft, stellen also einzelne Totengräber-Arten unterschiedliche Ansprüche, so dass von Standort zum Standort starke Abundanzunterschiede fast jeder Art festzustellen sind. Die Stenökienstufungen bewirken also die horizontale räumliche Isolation einzelner Arten. Angesichts ausgeprägter Vagilität und leichter Beweglichkeit soll darauf hingewiesen werden, dass die Fluktuation der fliegenden Totengräber aus den Abundanzschwerpunkten und die eventuelle Ausfüllung der Vorkommenslücken sehr leicht vor sich geht, und dass das Überschneiden der Randzonen der Vorkommensflächen sehr häufig ist (siehe das erwähnte Ausstrahlen der Waldarten ins Ackerland).

Dispersion der Zeitspannen, in denen die Imagines einzelner *Necrophorus*-Arten Aas befliegen, Krypten bauen und bei den Larven bleiben, sowie die Standortverteilung nach den verschiedenen Standortansprüchen sind die Voraussetzungen für die Aasausnützung durch die Totengräber innerhalb der ganzen Vegetationszeit und auf allen möglichen Lebensstätten (reiner Sand wird gemieden).

In benachbarten Gebieten mit unterschiedlicher Besatzdichte unserer Totengräber-Arten können die Luftströmungen zur Verschärfung der interspezifischen Konkurrenz in solchem Sinne beitragen, wenn zum Beispiel körperlich schwache Imagines von *N. interruptus* auf die Lebensstätte mit hoher Abundanz der konkurrenzkräftigeren Art *N. vespillo* durch den Aasgeruch hineingelockt werden. Dagegen kommt es zur Herabsetzung dieser Konkurrenz, wenn der neu besetzte Standort nur geringe Abundanzentwicklung der konkurrenzkräftigeren Art ermöglicht.

*Partielle zeitliche Isolation* kann auch durch den Rückgang der Bewegungsaktivität der reifenden Imagines bedingt werden. In den Populationskurven der Art *N. interruptus* entsteht Ende Juli und Anfang August eine tiefe Depression, die man vielleicht dem Rückgang der Bewegungsaktivität der Jungkäfer innerhalb der Reifezeit zuschreiben darf. Die Fallenfangergebnisse sind in dieser Zeitspanne nur spärlich, woraus man weiter folgern kann, dass auch das gleichzeitige Befliegen von Aas durch Totengräber dieser Art nur gering ist. Einst-

weilige Milderung der Konkurrenz durch den erwähnten Zustand ist also offensichtlich (durch einen Innenfaktor bewirkte Isolation).

*Partielle räumliche Isolation* dürfte auch mit der Spezialisierung mancher Totengräber-Arten auf grosse, anderer wieder auf kleine Kadaver im Zusammenhang stehen.

#### Zusammenfassung

Einzelne *Necrophorus*-Arten treffen in scharfer Konkurrenz auf Kadavern zusammen (die Nahrung — besonders Dipterenlarven — suchen die Totengräber auf dem Aas auf; Aas begraben sie als Nahrungsvorrat für die Larven). In dieser Konkurrenz gewinnt der Überlegene, handelt es sich um Imagines der eigenen Art oder fremder Arten (die konkurrenzfähigsten Paare bleiben also mit dem Aas im Boden). Starker Konkurrenzdruck, den die Imagines der konkurrenzkräftigeren Art auf die Individuen der konkurrenzschwächeren Art ausüben, förderte die Entwicklung verschiedenartiger Isolation der Populationen einzelner *Necrophorus*-Species. Dies bewirkt Milderung oder totale Ausschaltung der eben erwähnten interspezifischen Konkurrenz. Die Bedingungen in den Ausbreitungszentren darf man als historische Entwicklungsfaktoren bei der Deutung der Isolation der Totengräber-Arten natürlich nicht ausser Acht lassen.

##### *Zeitliche Isolation.*

Die *zeitliche Isolation* entsteht unter folgenden Bedingungen:

Die Dauer des Aufenthaltes im Winterquartier ist von Art zu Art unterschiedlich lang.

Die Entwicklungszeiten vom Ei bis zum Imago sind art-unterschiedlich.

Manche Totengräber-Arten überwintern als Larven, andere als Imagines.

##### *Räumliche Isolation.*

Die *räumliche vertikale Isolation* verwirklicht sich dadurch, dass die Imagines einer der konkurrierenden Arten mit dem Aas in den Bodenkrypten verbleiben, die der zweiten aber sich an der Oberfläche bewegen (durch Wohnstätte bedingte und mit bestimmter Zeitspanne ausgeprägte „Vertikalvikariation“).

Die Ursachen der *horizontalen räumlichen Isolation* sind in den unterschiedlichen Standortansprüchen einzelner *Necrophorus*-Arten zu suchen.

Die *zeitliche und räumliche Isolation* begünstigt besonders die Abundanz körperlich schwächerer Arten, weil diese ungestört leichter Aas als Nahrungsquelle für sich und für ihre Larven finden und begraben. Langdauernde und ausgeprägte Isolation und genügende Menge an Aas unter günstigen Witterungsverhältnissen bedingen die Gradationsdichte der isolierten *Necrophorus*-Arten.

Manche Befunde zeugen für eine *partielle zeitliche „physiologisch“* bedingte Isolation.

*Partielle räumliche Isolation* dürfte auch mit der Spezialisierung einzelner Totengräber-Arten auf unterschiedlich grosse Kadavern im Zusammenhang stehen.

#### Literatura

1. Balogh J.: *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Akademie-Verlag, Budapest, Berlin 1958.
2. Benick L.: *Zur Biologie der Necrophorus vestigator Herschel nebst Beschreibung der Larve und Nympe*. Ent. B1. 8:197—203, 1912.
3. Bodenheimer F.: *Welche Faktoren regulieren die Individuelzahl einer Insektenart in der Natur?* Biol. Zbl. 48: 714—739, 1928.
4. Franz J.: *Über die genetischen Grundlagen des Zusammenbruchs einer Massenvermehrung aus inneren Ursachen*. Z. angew. Ent. 31:228—260, 1949.
5. Heydemann B.: *Agrarökologische Problematik dargetan an Untersuchungen über die Tierwelt der Bodenoberfläche der Kulturfelder*. Diss, Kiel 1953.
6. Heydemann B.: *Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren*. Bericht über die 7. Wanderversammlung deutscher Entomologen 172—185, 1955.
7. Heydemann B.: *Die Bedeutung der Formalinfallen für die zoologische Landesforschung*. Faun. Mitt. Norddeutschl. 6:19—24, 1956.
8. Heydemann B.: *Verlauf und Abhängigkeit von Spinnensukzessionen im Neuland der Nordseeküste*. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Bonn/Rhein 431—457, 1960.
9. Heydemann B.: *Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. Vergleichs-ökolog. Untersuchungen an der Nordseeküste. I. Teil. Araneae*. Abh. Akad. Wiss. Literat. Mainz. Math. naturwiss. Klasse 11:1—168, 1961

10. Jeniaux Ch.: *Contribution a l'écologie de quelques coléopteres nécrophages dans la vallée de L'Ourthe*. Bull. et ann. Soc. roy. entomol. Belgique 93:32—41, 1956.
11. Knülle W.: *Die Bedeutung natürlicher Faktorengefälle für tierökologische Untersuchungen, demonstriert an der Verbreitung der Spinnen*. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven 1951, 418—433, 1952.
12. Knülle W.: *Zur Taxonomie und Ökologie der norddeutschen Arten der Spinnen-Gattung Erigone Aud.* Zool. Jahrb. 83:63—110, 1954.
13. Ludwig W.: *Zur Theorie der Konkurrenz*. Zool. Anz. Suppl. Klattfestschrift 145:516—537, 1950.
14. Mosebach-Pukowski E.: *Gibt es einen sozialen Instinkt bei Necrophorus?* Forschungen und Fortschritte 12:38—39, 1936.
15. Novák B.: *Sezónní výskyt hrobařiků v polních entomocenózách (Col. Silphidae). Saisonnmäßiges Vorkommen von Totengräbern in Feldbiozönosen (Col. Silphidae)*. Acta Univ. Palackianae Olomucensis, Fac. rerum naturalium 6, Biologica 3:45—114, 1961.
16. Novák B.: *Přispěvek k faunistice a ekologii hrobařiků (Col. Silphidae)*. Acta Univ. Palackianae Olomucensis, Fac. rerum naturalium 11, Biologica 4:263—300, 1962.
17. Novák B.: *Synekologická studie sezónního výskytu střevlikovitých na řepných polích Hané (Col. Carabidae). Saisonnmäßiges Vorkommen und Synökologie der Carabiden auf Zuckerrübenfeldern von Hané (Col. Carabidae)*. Im Druck.
18. Papp J.: *Contribution to the ecology of beetles living on the forest-floor*. Rövertani közlemenyek Folia entomologica hungarica 12:117—137, 1959.
19. Paulian R.: *Essai de bionomie quantitative sur les nécrophores*. Revues française d'entomologie 13:93—98, 1946.
20. Portevin G.: *Les grands Nécrophages du globe*. Paul Lechevalier editeur Paris 1926.
21. Pukowski E.: *Oekologische Untersuchungen an Necrophorus F.* Z. Morphol. Ökol. Tiere 27:518—586, 1933.
22. Pukowski E.: *Oekologische Beobachtungen an Necrophorus*. Ent. Rundschau 51:3—6, 1934.
23. Röder H., Schmidt G.: *Untersuchungen über die räumliche und biotopmäßige Verteilung einheimischer Käfer*, Natur und Heimat Münster/Westf. 9., 4, 3:1—19, 1949.
24. Skuhřavý V.: *Fallenfang und Markierung zum Studium der Laufkäfer*. Beitr. Ent. 6: 185—187, 1956.
25. Thalenhorst W.: *Die Koinzidenz als gradologisches Problem*. Z. angew. Ent. 32: 1—48, 1950.
26. Teyrovský V.I.: *Zoogeografie*. Učební texty vysokých škol. St. ped. naklad. Praha 1957.
27. Theodorides J.: *Observations et remarques sur l'écologie des nécrophores (Coleoptera Silphidae)*. Physiol. Comparata et Oecol. 2:107—125, 1950.
28. Theodorides J., Heerdt P. F. v.: *Nouvelles recherches ecologiques sur les nécrophores (Coleoptera Silphidae) comparaison des résultats du terrain avec ceux du laboratoire (thermopreferendum et hygropreferendum)*. Physiol. Comparata et Oecol. 2:297—309, 1952.
29. Tischler W.: *Synökologie der Landtiere*. G. Fischer Verlag Stuttgart 1955.
30. Tischler W.: *Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze*. Z. Morphol. Ökol. Tiere 47:54—114, 1958.
31. Tretzel E.: *Zur Ökologie der Spinnen (Aranaea)*. Sitzungsber. Physik. med. Soz. Erlangen 75:36—131, 1951.
32. Tretzel E.: *Reife und Fortpflanzungszeiten bei Spinnen*. Z. Morphol. Ökol. Tiere 42: 634—691, 1954.
33. Williams G.: *The seasonal and diurnal activity of the sampled by pitfall traps in different habitats*. J. Anim. Ecol. 28:1—13, 1959.