

P. bio. J. Štejn
 J. Štejn
 J. Štejn

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

ABUNDANZÄNDERUNGEN UNSERER
 FELDBEWOHNENDEN TOTENGRÄBER ALS FOLGE
 DER DEZIMIERUNG DURCH DEN FALLENFANG
 (COL. SILPHIDAE)

ZMĚNY HUSTOTY NAŠICH POLNÍCH HROBAŘÍKŮ
 JAKO NÁSLEDEK DECIMACE ZEMNÍMI PASTMI
 (COL. SILPHIDAE)

BOŘIVOJ NOVÁK

(Předloženo dne 30. června 1964)

Tento příspěvek pojednává o proměnách abundance několika druhů hrobaříků žijících na polích Hané, způsobovaných odchytom dospělců na návnadu do zemních pastí. Rozborem početných sběrů hrobaříků (celkem 16 640 jedinců) soustředěných za šestiletého výzkumu agrobiocenóz jsem zjistil závislosti mezi abundancí druhů *Necrophorus vespillo* (L.), *Necrophorus germanicus* L., *Necrophorus vestigator* Herschel, *Necrophorus antennatus* Reitt. a *Necrophorus humator* F. na straně jedné a druhů *Necrophorus interruptus* Steph. a *Necrophorus sepultor* Charp. na straně druhé. Nedojde-li k nepříznivému výkyvu základních životních podmínek, bývají obvykle na společných stanovištích hrobaříci se zimujícími larvami (*N. interruptus* a *N. sepultor*) méně početní než hrobaříci se zimujícími dospělci (ostatní druhy hrobaříků). Jakmile však soustavným odchytom do zemních pastí na návnadu podstatně snížíme v jednom roce hustotu hrobaříků se zimujícími imagy, vzroste na pokusném místě v druhém roce výrazně abundance hrobaříků se zimujícími larvami. Číselné doklady v tabulkách v textu, v příloze i grafy nasvědčují tomu, že vzestup hustoty jedinců druhu *N. interruptus* a *N. sepultor* se dostavuje v druhém pokusném roce zákonitě jako následek snížené soutěže o mršiny v prvním roce. Zmíněná soutěž mezi oběma skupinami se uskutečňuje v letních a podzimních měsících prvního pokusného roku a příčinou jejího zmírnění bývá decimace velkého počtu příslušníků druhů se zimujícími dospělci.

In der Arbeit *Saisonmässiges Vorkommen von Totengräbern in Feldbiozönosen* (1961) konnte ich zeigen, dass sich das Eingreifen (Fallenfang auf Fleischköder) in die Abundanz parentaler Generation mancher *Necrophorus*-Arten in der Individuendichte der Tochter- beziehungsweise Enkelgeneration negativ auswirkt; das heisst, dass man ganz bestimmte Abundanzbewegungen feldbewohnender Totengräber-Arten infolge Fallenfangs erwarten kann. Diese Tatsachen fand

ich abermals bestätigt, als ich das Fangmaterial von *Chválkovice* verarbeitete. Die Analyse der Fallenfangproben der Totengräber aus den Äckern von *Náklo* brachte weiteres Beweismaterial hierfür.

In der Besprechung „*Isolation als Asuschaltungsfaktor in den Phänomenen der Konkurrenz bei den Totengräbern*“ (im Druck) sprach ich die Vermutung aus, dass die Herabsetzung des inter- und intraspezifischen Wettbewerbes um Aas infolge räumlicher oder zeitlicher Sonderung zum Abunganzanstieg der beteiligten Arten führen kann.

Im heutigen Beitrag, der sich auf die Fallenfangaubeute von insgesamt 16 640 Imagines von 8 Totengräber-Arten stützt, kann ich also zur Klärung dieser offenen Fragen nähertreten.

METHODIK

Wie in der Einführung angedeutet wurde, bediente ich mich der Fallenfangmethode. Es ist eine heutzutage bei biozöologischen Untersuchungen viel benutzte und von Sammler nicht beeinflussbare Methode. Im Untersuchungsgebiet *Drahanovice* besuchte ich innerhalb des Jahres 1957 zwei Standorte (Zucker- und Samenrübenfeld voneinander etwa 300 m entfernt). Fünf bekönderte und 5 Formalinenfallen ohne Köder wurden kontinuierlich innerhalb der Vegetationszeit auf jedem Schläge aufgestellt (die Anordnung der Fallen geschah in einer Linie in 15 m Abständen). Dieselbe Zahl- und Anordnung der Fallen verwendete ich bei *Drahanovice* auch im folgenden Jahre. Eine Station 1958 (Zuckerrübenfeld) lag etwa 1200 m von denjenigen aus dem Jahre 1957 entfernt, wobei die Entfernung des Samenrübenfeldes 1958, welches am besten für die Luftzirkulation offen war, etwa 1400 m betrug.

In zwei folgenden Untersuchungsjahren bei *Chválkovice* (1959 und 1960) wurde die bei *Drahanovice* bewährte Sammelmethode ohne Änderungen beibehalten. Es konnte hier jährlich nur ein einziges Rübenfeld verfolgt werden. Die Station 1960 lag vom Standorte 1959 etwa 200 m entferne.

Auch bei *Náklo* (Untersuchungsjahre 1961 und 1962) wurden auf den Zuckerrübenfeldern bloss 5 bekönderte und 5 Formalinfallen ohne Köder postiert, und die Entfernung beider untersuchten Standorte betrug mehr als 1 km. Es sollen hier als besonders günstig geomorfologische Verhältnisse und Bodenverhältnisse unterstrichen werden. Im Jahre 1962 besuchte ich ausserdem noch ein weiteres Rübenfeld bei *Lhota*. Weil sich die zwei ziemlich verschiedenartigen Fanggebiete (*Náklo—Lhota*) im sehr geringen Ausmasse überdeckten, wurde die Fangausbeute von *Lhota* im Zusammenhang mit den in dieser Besprechung gelösten Fragen nicht ausgewertet.

ÜBERSICHT DES GESAMTMATERIALS

Die Schwankungen der jährlichen Fangquoten in einzelnen Untersuchungsbezirken sind von Art zu Art unterschiedlich (siehe Tab. 1).

Die Fangziffern der häufigsten Art *N. vespillo* sind in beiden Untersuchungsjahren bei *Drahanovice* und *Náklo* fast gleich hoch und ausgeprägt niedriger ist nur die Fangausbeute von *N. vespillo* bei *Chválkovice* im Jahre 1960, wenn wir Ergebnisse beider Jahre auf dieser Stelle vergleichen. Bei *N. germanicus* kann man wieder nur im Material aus den Untersuchungsjahren 1957 und 1958 (also

Tab. 1. Die in 6 Untersuchungsjahren erbeuteten und in diesem Beitrag behandelten Totengräber

Art	X	Untersuchungsgebiet, Jahr, in Klammern Anzahl der Sammelstellen						insgesamt 8
		Drahanovice		Chválkovice		Náklo		
		1957 (2)	1958 (2)	1959 (1)	1960 (1)	1961 (1)	1962 (1)	
<i>N. vespillo</i>	I	2841	2647	558	233	971	1153	8 403
<i>N. germanicus</i>	I	508	1099	98	127	209	189	2 230
<i>N. antennatus</i>	I	233	721	2	2	297	117	1 372
<i>N. humator</i>	I	125	86	52	33	63	49	408
<i>N. vestigator</i>	I	2	3	92	114	1	7	219
<i>N. vespilloides</i>	I	2	2	0	0	2	2	8
<i>N. sepultor</i>	L	157	1092	3	113	80	773	2 218
<i>N. interruptus</i>	L	626	373	73	269	68	373	1 782
Zusammen		4494	6023	878	891	1691	2663	16 640

im Untersuchungsgebiete von *Drahanovice*) einen bedeutsameren quantitativen Unterschied unterstellen. Die Fangzahlen von *N. antennatus* schwanken ausgeprägt bei *Drahanovice* und *Náklo*, wogegen die von *N. humator* und *N. vestigator* in allen untersuchten Bezirken vom Jahr zum Jahr wenig unterschiedliche Höhe aufweisen.

Ganz anders verhält es sich bei den Arten *N. interruptus* und *N. sepultor*. Diese Larvenüberwinterer fielen (mit Ausnahme des Materials von *N. interruptus* aus den Feldern bei *Drahanovice*) im ersten Untersuchungsjahre nur spärlich, im folgenden aber zahlreich in die Fallen ein. Schwankungen der Fangquoten beider Jahre sind so beachtenswert, dass man mit irgendeinem auf die Abundanz dieser Arten sehr positiven wirkenden Faktor rechnen muss.

VERGLEICH: IMAGOÜBERWINTERER- LARVENÜBERWINTERER

In der Tabelle 2 und den beigelegten Tabellen (siehe die Beilage) bereitete ich das Material zum weiteren Vergleich. Die Fangzahlen einzelner I-Arten (Totengräber die im imaginalen Zustand überwintern) sind addiert und den Fangziffern beider L-Arten (Totengräber die im larvalen Zustand den Winter überdauern) gegenübergestellt. Auf diese Weise kann man einerseits die Dezimierung der I-Arten und andererseits die Auswirkung dieses experimentellen Freilandeingriffs in die Besatzdichte der Totengräber beiderlei Typs noch besser veranschaulichen (siehe dazu die in der Beilage vorgelegten Aufzeichnungen 1 bis 3).

Wie aus der Tabelle 2 zu sehen ist, sind die relativen Fangwerte der I-Arten im zweiten Untersuchungsjahre in allen Untersuchungsgebieten niedriger als diejenigen des Vorjahres (beachtenswert niedriger bei *Chválkovice* und *Náklo*). Die relativen Fangziffern der L-Arten sind im Gegenteil in allen Bezirken im

zweiten Untersuchungsjahre höher als diejenigen des vorangegangenen Jahres (ausgeprägt höher bei *Chválkovice* und *Náklo*).

Tab. 2. Abundanzbewegungen der Totengräber von drei Untersuchungsgebieten in je zwei hintereinander folgenden Untersuchungsjahren

	Untersuchungsgebiet, I = Imagoüberwinterer, L = Larvenüberwinterer (relative Werte)					
	<i>Drahanovice</i>		<i>Chválkovice</i>		<i>Náklo</i>	
	I	L	I	L	I	L
Im ersten Untersuchungs-jahre	82,58	17,42	91,44	8,56	91,24	8,76
	100%		100%		100%	
Im zweiten Untersuchungs-jahre	75,67	24,33	57,13	42,87	56,96	43,04
	100%		100%		100%	

Auch dieses Tatsachenmaterial deutet also einen positiven Vermehrungs-faktor, der die Individuendichte der L-Arten im zweiten Untersuchungsjahre begünstigt, an. Dieselben Resultate zeichnen auch die Kurven ab, die aus absoluten Fangquoten hergestellt wurden (siehe in der Beilage die oben erwähnten Abbildungen 1 bis 3 und dazu die entsprechenden Tabellen).

FANGAUSBEUTE DER JAHRE 1957 UND 1958 (DRAHANOVICE)

Wie die vorausgeschickte Tabelle 2 zeigt, beträgt der Anteil der Imagoüber-winterer 82,58 % des ganzen erbeuteten Individuenbestandes des Jahres 1957, wogegen sich die Larvenüberwinterer nur mit 17,42 % beteiligen.

Die Aktivitätsdichte der Totengräber des erstgenannten Typs gipfelt im Jahre 1957 zum erstenmal in der zweiten Maihälfte (Beil. 7, Abb. 1 — Reifungs-fress und Wettbewerb um die Kadaver, die den Nahrungsbedarf der Larven decken sollen). Im Juni weist die Kurve der Imagoüberwinterer eine tiefe Depression auf (Abwanderung der Populationen mit dem Aas in den Boden hinein). An dem folgenden Wiederanstieg der Aktivitätsdichte nehmen manche Käfer der parentalen Generation teil, die wieder an die Oberfläche aus den ver-lassenen Krypten herauskriechen; im grösserem Masse sind es aber die jungen Imagines der Tochtergeneration. Die maximalen Fangziffern der jungen Toten-gräber stammen aus den Julifangperioden. Im August sinken die Werte gegen-über der Julispitze etwa zur Hälfte und die niedrigsten zeigt die Kurve im September (die Abwanderung geschlechtsreifer Imagines der Tochtergenerationen mit dem Aas zur Vermehrung in den Boden hinein und Untergang der parentalen Frühlingspopulationen). Im Spätherbst steigt die Kurve zum letztenmal an, weil die Individuen der Enkelgeneration (es handelt sich diesmal fast ausschliess-lich um Imagines von *N. vespillo*) bei günstigen Witterungsverhältnissen auch in den Herbstmonaten rege Bewegungsaktivität aufweisen und sich erst vor ungünstigen Temperaturen in die Winterquartiere verkriechen. Wie die Fang-quoten qualitativ und quantitativ vom Frühling bis zum Herbst schwanken, zeigen die in der Tabelle 3 vorgelegten Saisonaspekte.

Ausgeprägt hohe Besatzdichte der Art *N. vespillo* ist im Frühling, Sommer

und Herbst 1957 ersichtlich. Signifikant ist auch die Auswirkung der Fallenfanzdezimierung des Frühlingsbestandes von *N. germanicus* in den Sommerfangzahlen. Die Individuenmengen der stenotopen Art *N. antennatus* und der Waldart *N. humator* sind besonders von den Luftbewegungen abhängig und schwanken je nachdem die Abundanzschwerpunkte dieser Arten mit dem Fleiscködergeruch betroffen werden.

Tab. 3. Saisonaspekte der Aktivitätsdichte der I-Arten im Jahre 1957 (in einzelnen Aspekten Material je aus 2 Fangperioden und 2 Stationen)

Imagoüberwinterer Art	Frühlingsaspekt		Frühsommeraspekt		Spätsommeraspekt		Herbstaspekt	
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
<i>N. vespillo</i>	536	62,69	818	81,96	367	80,13	416	98,81
<i>N. germanicus</i>	205	23,98	92	9,22	69	15,06	0	0
<i>N. antennatus</i>	91	10,64	41	4,11	1	0,22	2	0,47
<i>N. humator</i>	19	2,23	47	4,71	21	4,59	3	0,72
<i>N. vestigator</i>	2	0,23	0	0	0	0	0	0
<i>N. vespilloides</i>	2	0,23	0	0	0	0	0	0
Insgesamt	855	100,00	998	100,00	458	100,00	421	100

Die Populationskurve der im Material 1957 nur schwach vertretenen L-Arten (nur 17,42 % des Gesamtbestandes) gipfelt das erstmal im Juli und zum zweitenmal im August (Beil. 7, Abb. 1). Beide Gipfel sind durch eine Depression Anfang August getrennt. In zwei Julifangquoten ist die Art *N. interruptus* mit 193 und *N. sepultor* mit 118 Individuen vertreten. Zwei ausgiebigere Augustfangperioden brachten dann 314 Imagines von *N. interruptus* und nur 22 Individuen von *N. sepultor*.

Wie die Populationskurven der im Jahre 1957 erbeuteten Totengräber also veranschaulichen (Abb. 1), sind die Frühlingsbestände der I-Arten von den jungen Imagines der L-Arten, die erst im Juli in voller Kraft in Erscheinung treten, durch eine Jahreszeitliche Isolation fast vollkommen getrennt und treten mit ihnen auf dem Aas nur selten zusammen (im Spätfrühling oder Anfang Sommer). Ein schärferer Wettbewerb um die Kadaver verläuft zwischen den Juli-, August- und Septemberpopulationen der I-Arten und den Imagines beider L-Arten. Wie die Fangzahlen der Tabelle 3 andeuten, muss man im Jahre 1957 vor allem mit dem durch den Fallenfanz bedeutend herabgesetzten Konkurrenzdruck seitens der Individuen von *N. vespillo* auf die Imagines beider L-Arten rechnen.

Das Verhältnis der relativen Werte I-Arten: L-Arten = 75,67 %: 24,33 % im Jahre 1958 spiegelt die für die Larvenüberwinterer durch den Fallenfanz im Jahre 1957 bereiteten günstigen Vermehrungsbedingungen nur teilweise ab. Das unvollständige Material des Untersuchungsjahres 1958 zeigt bei den Imagoüberwinterern zwei Gipfel (das Herbstmaterial und deswegen auch der Herbstanstieg der Populationskurve bleiben aus). Die Kurve der L-Arten weist nur das Juli-Häufigkeitsmaximum auf. Die Zusammensetzung des Frühlings-, Frühsommer- und Spätsommeraspektes der I-Arten zeigt Tabelle 4.

Tab. 4. Saisonaspekte der Aktivitätsdichte der I-Arten im Jahre 1958 (in einzelnen Aspekten Material je aus 2 Fangperioden und 2 Stationen)

Drahanovice — 1958

Imagoüberwinterer Art	Frühlingsaspekt		Frühsommeraspekt		Spätsommeraspekt	
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
<i>N. vespillo</i>	930	51,44	733	62,81	349	65,85
<i>N. germanicus</i>	481	26,60	222	19,02	134	25,28
<i>N. antennatus</i>	371	20,52	172	14,74	40	7,55
<i>N. humator</i>	22	1,22	39	3,34	7	1,32
<i>N. vestigator</i>	3	0,17	0	0	0	0
<i>N. vespilloides</i>	1	0,05	1	0,09	0	0
Insgesamt	1808	100,00	1167	100,00	530	100,00

Im Vergleich mit den Ergebnissen des Vorjahres sind die Fangzahlen der I-Arten ziemlich höher. Die Ursachen dieser Tatsachen sind besonders in der Einkesselung der untersuchten Standorte 1957 von den bebauten Flächen und in den ungünstigen geomorphologischen Verhältnissen, welche die Luftzirkulation dieser Station ziemlich verhinderten ebenso wie in der offenen und deswegen für den Fang günstigen Lage der Sammelstelle 1958 zu suchen. Auch die einzelnen Fangperioden des Jahres 1958 waren gegenüber denen aus dem Jahre 1957 etwas länger. Es muss hervorgehoben werden, dass sich die Fanggebiete beider Untersuchungsjahre bei Drahanovice nur teilweise überlappten und dass in beiden Jahren durch die beköderten Fallen teilweise unterschiedliche Räume beherrscht wurden. Dass angedeutete Beeinflussen der Besatzdichte der Totengräber durch den Fallenfang muss unter solchen Bedingungen im Zusammenhang mit dem Zuzug der Käfer aus den Grensräumen in das gemeinsame Fanggebiet beider Untersuchungsjahre gesehen werden. Angesichts dieser Tatsachen muss auch der ausgeprägte Unterschied zwischen den Fangzahlen von *N. sepultor* in beiden Jahren (1092 Imagines im Jahre 1958 gegenüber 157 erbeuteten Individuen des Vorjahres) nur mit Vorbehalten geschätzt werden. Einen Zusammenhang zwischen der Besatzdichte von *N. sepultor* im Jahre 1958 und der Dezimierung des I-Arten-Bestandes im Jahre 1957 durch den Fallenfang kann man aber kaum wegleugnen. Streitig bleibt nur der Umfang dieser für die Individuendichte von *N. sepultor* positiven Auswirkung. Die Abundanz von *N. interruptus* konnte einerseits durch den Wettbewerb um Aas mit den Imagines der Konkurrenzkräftigeren Art *N. sepultor*, andererseits infolge Verschiebung der Untersuchungsorte 1958 ausserhalb der günstigen Lebensstätte der erstgenannten Art beeinträchtigt werden.

FANGAUSBEUTE DER JAHRE 1959 UND 1960 (CVÁLKOVICE)

Die Besiedlungsdichte der Totengräber in den Lebensstätten bei Chválkovice war gegenüber denen bei Drahanovice nur spärlich (beachte den Masstab der Abb. 2 in der Beil. 7). Die Imagoüberwinterer sind im Untersuchungsjahre 1959 in der Zahl den Larvenüberwinterern stark überlegen (I-Arten: L-Arten =

= 91,44 % : 8,56 %). Mai-, Juli- und Septembertipfel und zwei Depressionen der Aktivitätsdichte der Totengräber die im imaginalen Zustand überwintern, wiederholen in groben Zügen den fast parallelen Kurvengang der I-Arten aus dem Material, das bei *Drahanovice* erbeutet wurde. Den quantitativen Anteil einzelner I-Arten in den jahreszeitlichen Aspekten siehe in der Tabelle 5.

Tab. 5 — Saisonaspekte der Aktivitätsdichte der I-Arten im Jahre 1959 (in einzelnen Aspekten Material je aus 2 Fangperioden und einer Station)

Chválkovice — 1959

Imagoüberwinterer Art	Frühlingsaspekt		Frühsommeraspekt		Spätsommeraspekt		Herbstaspekt	
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
<i>N. vespillo</i>	70	39,33	119	69,59	80	79,21	182	96,30
<i>N. vestigator</i>	68	38,20	1	0,58	0	0	4	2,12
<i>N. germanicus</i>	36	20,23	13	7,61	19	18,81	0	0
<i>N. humator</i>	2	1,12	38	22,22	2	1,98	3	1,58
<i>N. antennatus</i>	2	1,12	0	0	0	0	0	0
Insgesamt	178	100,00	171	100,00	101	100,00	189	100,00

Angesichts hiesiger Abundanzverhältnisse wurden mit besonders starken Vernichtungsquoten die Tochter- und Enkelgeneration von *N. vespillo* betroffen. Im Frühlingsaspekt weisen die Arten *N. vespillo* und *N. vestigator* die fast gleiche Individuendichte auf.

Die Aktivitätsdichte der L-Arten erreicht den ersten Höhepunkt im Juli, den zweiten Ende August (Beil. 7, Abb. 2). Weil *N. sepultor* im Jahre 1959 nur in 3 Exemplaren erbeutet wurde, handelt es sich eigentlich um den Populationsverlauf von *N. interruptus*.

Durch eine empfindliche Reduktion der Individuendichte der I-Arten, welche die Ausschaltung vieler konkurrierenden Individuen zur Folge hatte, wurden Bedingungen gegeben, die im folgenden Untersuchungsjahre beachtenswerte Änderungen in der Besatzdichte fast aller hiesigen *Necrophorus*-Arten brachten. Es soll unterstrichen werden, dass der Umfang des Fanggebietes in beiden Jahren bei *Chválkovice* fast derselbe war. Auch in der jahreszeitlichen Luftzirkulation konnten deswegen etwaige grundsätzliche Unterschiede kaum bestehen.

Im Gesamtfangbestande des Untersuchungsjahres 1960 stellen wir 57,13 % Imagines von Imagoüberwinterern und 42,87 % Individuen von Larvenüberwinterern fest (vergleiche dazu dieses I : L-Verhältnis des Vorjahres). Wie aus der Tabelle 6 zu ersehen ist, wurden die Werte der Aktivitätsdichte fast in allen jahreszeitlichen Aspekten bei den I-Arten herabgedrückt.

Die Fangquoten der Imagines von *N. interruptus* sind im Gegenteil dazu so hoch, dass sie im Jahre 1960 die sonst führende Art *N. vespillo* in der Gesamtfangausbeute auf die zweite Stelle verdrängen. Gegenüber 3 Imagines von *N. sepultor* im ersten Untersuchungsjahre stehen 113 erbeutete Individuen dieser Art im nächsten Jahre. Die Vernichtung etlicher Imagoüberwinterer durch Fallenfang führte also bei *Chválkovice* einerseits zur zahlenmässigen Schwächung

überwinternder Imagines und zum Rückgang der Abundanz dieser I-Arten in allen Saisonaspekten des Jahres 1960, andererseits aber zum ausgeprägten Anstieg der Individuendichte der L-Arten im demselben Jahre.

Tab. 6. Saisonaspekte der Aktivitätsdichte der I-Arten im Jahre 1960 (in einzelnen Aspekten Material je aus 2 Fangperioden und 1 Station)

Chválkovice — 1960

Imagoüberwinterer Art	Frühlingsaspekt		Frühsommeraspekt		Spätsommeraspekt		Herbstaspekt	
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
<i>N. vespillo</i>	20	17,54	58	55,24	27	36,99	25	64,10
<i>N. vestigator</i>	59	51,76	20	19,05	4	5,48	2	5,13
<i>N. germanicus</i>	34	29,82	12	11,42	39	53,42	7	17,95
<i>N. humator</i>	0	0	15	14,29	3	4,11	5	12,82
<i>N. antennatus</i>	1	0,88	0	0	0	0	0	0
Insgesamt	114	100,00	105	100,00	73	100,00	39	100,00

FANGAUSBEUTE DER JAHRE 1961 UND 1962 (NÁKLO)

Die zahlenmässige Überlegenheit des I-Arten-Bestandes über den niedrigen L-Arten-Bestand im ersten Untersuchungsjahre ist ausgeprägt (91,24%:8,76%). Besonders hohe Vernichtungsquoten der Imagines von *N. vespillo* zeigt die Tabelle 7 in beiden Sommeraspekten und im Herbstaspekt.

Tab. 7. Saisonaspekte der Aktivitätsdichte der I-Arten im Jahre 1961 (in einzelnen Aspekten Material je aus 2 Fangperioden und 1 Station)

Náklo — 1961

Imagoüberwinterer Art	Frühlingsaspekt		Frühsommeraspekt		Spätsommeraspekt		Herbstaspekt	
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
<i>N. vespillo</i>	51	24,06	168	55,26	177	81,57	413	96,05
<i>N. antennatus</i>	132	62,26	78	25,66	4	1,84	2	0,46
<i>N. germanicus</i>	27	12,74	32	10,53	31	14,29	11	2,56
<i>N. humator</i>	0	0	26	8,55	5	2,30	4	0,93
<i>N. vestigator</i>	1	0,47	0	0	0	0	0	0
<i>N. vespilloides</i>	1	0,47	0	0	0	0	0	0
Insgesamt	212	100,00	304	100,00	217	100,00	430	100,00

Im Material des Frühlingsaspektes sind zahlenmässig die Imagines von *N. antennatus* anderen *Necrophorus*-Arten überlegen; in Sommeraspekten und im Herbstaspekt gewinnen die Individuen von *N. vespillo* in den Sammelproben einwandfrei die Oberhand.

Beide Larvenüberwinterer weisen im Material 1961 ausgeglichene Bestände auf (*N. interruptus* 68, *N. sepultor* 80 Imagines).

Der Populationsverlauf der I-Arten 1961 kann als normal bezeichnet werden (Beil. 8, Abb. 3).

Die aussergewöhnlichen Witterungsverhältnisse des Jahres 1962 (kühler und regenreicher Frühling, warmer und trockener Sommer) bewirken einerseits Verspätungen, andererseits Verfrühungen im Erscheinen der Populationen einzelner *Necrophorus*-Arten. Im Populationsverlauf der I-Arten gibt es in diesem Jahre nur eine tiefe Depression, welche die Frühlings- von der Sommerperiode der gesteigerten Aktivitätsdichte dieser Totengräber trennt (Beil. 8, Abb. 3). Die sonst hohen Herbstfangwerte von *N. vespillo* fehlen. Infolge günstigerer Fanglage der Station 1962 (Ebene ohne Hindernisse für Luftbewegungen) bleiben die Fangzahlen der I-Arten relativ dieselben als im Vorjahre. Die Saisonaspekte der Aktivitätsdichte der Imagoüberwinterer bietet die Tabelle 8 dar.

Bemerkenswert ist der hohe Bestand von *N. germanicus* im Herbstaspekt (Verspätung in der Entwicklung der Tochtergeneration) und die niedrige Zahl von *N. vespillo* (das durch ungünstige Witterungsverhältnisse bedingte Ausbleiben der Aktivitätsdichte der Enkelgeneration).

Tab. 8. Saisonaspekte der Aktivitätsdichte der I-Arten im Jahre 1962 (in einzelnen Aspekten Material je aus 2 Fangperioden und 1 Station)

Náklo — 1962

Imagoüberwinterer	Frühlingsaspekt		Frühsommeraspekt		Spätsommeraspekt		Herbstaspekt	
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
<i>N. vespillo</i>	321	79,65	138	76,67	273	78,67	60	58,25
<i>N. germanicus</i>	19	4,71	38	21,11	57	16,43	33	32,04
<i>N. antennatus</i>	54	13,40	1	0,56	6	1,73	4	3,88
<i>N. humator</i>	6	1,49	2	1,11	11	3,17	6	5,83
<i>N. vestigator</i>	1	0,25	1	0,55	0	0	0	0
<i>N. vespilloides</i>	2	0,50	0	0	0	0	0	0
Insgesamt	403	100,00	180	100,00	347	100,00	103	100,00

Das verfolgte I: L-Verhältnis ändert sich im zweiten Untersuchungsjahre signifikant zugunsten der Larvenüberwinterer (I : L = 56,96 % : 43,04 %), wobei sich der L-Arten-Bestand aus 773 Individuen der Art *N. sepultor* und 373 Imagines von *N. interruptus* zusammensetzt.

Die relative Besatzdichte der Art *N. sepultor* erhöhte sich also im Vergleich mit dem Vorjahre mehr als 9 ×, die von *N. interruptus* mehr als 5 ×.

DISKUSSION UND SCHLUSSFOLGERUNGEN

Wettbewerberscheinungen unter den Insekten in einer Biozönose und deren Zusammenhang mit Abundanzbewegungen beteiligter Arten sind dem Studium nur schwer zugänglich. Die Lösung dieser synökologischen Fragen brachte

besonders in solchen Fällen erfolgreiche Ergebnisse, wo sich die Imagines verschiedener Species um die Nahrungsvorräte für ihre Larven bewerben. Dies ist der Fall bei manchen *Hymenopteren* — oder *Dipterenarten*, die als Schmarotzer die Eier, beziehungsweise Larven eines gemeinsamen Wirtes befallen; siehe Parker (1933) oder Richards (1940).

Ähnlichen Charakters sind zum Beispiel die Konkurrenzverhältnisse zweier Borkenkäfer-Arten auf einer absterbenden Kiefer, auf die Trägårdh (1930) hinwies.

Neue wertvolle Befunde über die verwickelten inter- und intra-spezifischen Beziehungen unter manchen *Arthropoden*-Arten und über die Abundanzschwankungen als Begleiterscheinungen konnten allerdings erst die quantitativen Untersuchungsmethoden, besonders die Fallenfangmethode, in den letzten Jahren bringen. In diesem Zusammenhang sollen vor allem die Beiträge von Knülle (1945), Tretzel (1955), Heydemann (1953, 1960) und die zusammenfassenden Werke von Balogh (1958) und Tischler (1955) hervorgehoben werden. In meiner Arbeit „*Saisonmässiges Vorkommen und Synökologie der Carabiden auf den Zuckerrübenfeldern von Haná (Col. Carabidae)*“ konnte ich aus dem Vergleich der Fangausbeute aus den beköderten und unbeköderten Fallen bei einigen führenden *Carabiden*-Arten Konkurrenzphänomene und deren Auswirkung auf die Differenzen in den Fangergebnissen unterstellen. Wie vorausgeschickt, beruhen auch im diesen Beitrag behandelte Schwankungen der Populationstärke einiger Totengräberarten im grossen Masse auf Konkurrenzeffekten; ohne die Fallenfangmethode wären sie kaum erfassbar.

Es wäre falsch gedeutet, wenn wir die unterschiedlichen Fangergebnisse unserer Totengräber-Arten, die aus einem Untersuchungsgebiet und zwei hintereinander folgenden Jahren stammen, nur in Zusammenhang mit dem durch hohen Vernichtungskoeffizienten herabgesetzten Wettbewerbe um Aas brächten. In diesen Differenzen der Fangzahlen spiegelt sich die Wirksamkeit abiotischer und biotischer Faktoren ab. Man muss besonders mit dem Klima als einem wichtigen Faktorenkomplex rechnen; entscheidend sind die Bedingungen der Luftzirkulation des Untersuchungsstandortes und Jahres, weiter der Temperaturfaktor im Verein mit dem Feuchtigkeitsfaktor. In diesem Sinne gibt es kaum zwei hintereinander folgende Jahre, welche die Wiederkehr der gleichartigen Schwankungen der Witterungsfaktoren aufweisen. Daraus folgt, dass man das Fanggebiet — zum Beispiel der unterschiedlichen Luftzirkulation nach — vom Jahr zu Jahr nur in groben Zügen vergleichen kann, selbst dann, wenn man in beiden Untersuchungsjahren auf demselben Standorte und mit einheitlicher Fallenfangmethode arbeitet. Je mehr die untersuchten Felder von einander entfernt liegen, desto relativ kleiner ist im allgemeinen das gemeinsame Gebiet, aus dem die Totengräber in beiden Jahren die Köderfallen befliegen. Den Fangquoten wird mehr oder weniger das Fremdmaterial aus solchen Lebensstätten beigemischt, die nur in einem Untersuchungsjahre periodisch unter der Kontrolle der Fallen lagen. Angesichts dieser Tatsachen waren die Fangverhältnisse bei *Chválkovice* und *Náklo* günstiger als bei *Drahanovice*.

Wie aus den verglichenen Fangziffern zu ersehen war, kann man die Auswirkung des Fallenfangs auf die partielle Herabsetzung der inter- und intraspezifischen Konkurrenz und damit auch auf die Veränderungen der Populationsdichte einzelner Totengräberarten kaum wegleugnen. Es besteht hierfür reiches Beweismaterial aus 6 Untersuchungsjahren.

Sind einmal die I-Arten im ersten Untersuchungsjahre auf ganz bestimmten

Lebensstätten durch die beköderten Fallen dezimiert — das heisst — ist durch den Fallenfang eine beträchtliche Anzahl der Imagoüberwinterer aus der Konkurrenz mit den Larvenüberwinterern im Sommer und Herbst ausgeschaltet, so steigt im zweiten Untersuchungsjahre die Besatzdichte der L-Arten auffallend. Diese Rückschlüsse auf die Auswirkung der Vernichtungsquoten kann man am Material von *Chválkovice* und *Náklo* reich belegen. Entscheidend für den Abundanzstieg der I-Arten ist also die Herabsetzung des Wettbewerbs um Aas zur Vermehrungszeit dieser Arten.

Wie die Fröhsommer-, Spätsommer- und Herbstaspekte der ersten Untersuchungsjahre zeigen, kann man besonders zwischen den Imagines *N. vespillo* und beiden Larvenüberwinterern einen scharfen Wettbewerb um Aas erwarten. Die körperlich schwächste Art *N. interruptus* unterliegt in diesem Zusammenreffen am ehesten. Ausserdem wird die Abundanz dieser Art von *N. sepultor* auf gemeinsamen Lebensstätten ersichtlich herabgedrückt. Natürlich ist auch die Konkurrenzteilnahme weiterer I-Arten aus den Aspektenzahlen offenbar. Wo die Fallen die offenen Lössbodenkomplexe von *Haná* beherrschen, setzt sich die Abundanz von *N. germanicus* durch. Diese konkurrenzkräftigste Art steht an der Spitze der biologischen Rangordnung unserer *Necrophorus*-Arten, weil sie ihnen von vornherein überlegen ist. Zu den Konkurrenten der L-Arten auf den Lokalitäten mit Lössboden muss auch die Waldart *N. humator* beigefügt werden, wobei die Bewegungsaktivität von *N. antennatus* zur Vermehrungszeit der Larvenüberwinterer nicht mehr bedeutsam zu sein scheint. *N. humator* kommt auch auf den leichten sandigen Böden des Inundationsgebietes des Flusses *Morava* vor, wo *N. antennatus* auf trockenen Biotopen durch *N. vestigator* ersetzt wird.

Mit einer graphischen Darstellung, welche die Beziehungen zwischen den Abundanzen einzelner Totengräber-Arten in einem gemeinsamen Lebensgebiet abzeichnen, soll die Diskussion abgeschlossen werden (siehe Beil. 8, Abb. 4).

ZUSAMMENFASSUNG DER WICHTIGSTEN ERGEBNISSE

Unter den Totengräbern gibt es Arten, bei denen Imagines überwintern (I-Arten) und Arten, bei denen Larven den Winter überdauern (L-Arten).

Besonders hohe Fallenfangquoten der I-Arten führen zur Herabsetzung des Wettbewerbs um Aas zwischen den I-Arten und L-Arten, was sich auf der untersuchten Stelle im zweiten Untersuchungsjahre im ausgeprägten Abundanzstieg der L-Arten auswirkte.

Die Analyse einzelner jahreszeitlichen Aspekte deutet besonders scharfe Konkurrenz zwischen den I-Arten (*N. vespillo*, weniger *N. germanicus* und *N. humator*) einerseits, und beiden L-Arten (*N. sepultor* und *N. interruptus*) anderseits an.

N. germanicus steht an der Spitze der biologischen Rangordnung unserer *Necrophorus*-Arten. Die relative Überlegenheit von *N. vespillo* im Wettbewerb um Aas mit beiden L-Arten ist offenbar, denn die Vermehrungsquoten dieses Imagoüberwinterers (einjähriger Entwicklungszyklus mit doppelter Generation) sind gegenüber den Vermehrungsraten beider L-Arten (nur eine Generation im Jahre) ausgeprägt höher (grössere Selektionsmöglichkeiten).

Unter bestehenden Lebensbedingungen drücken also die Individuen von *N. vespillo* die Abundanzwerte beider L-Arten auf den gemeinsamen Lebens-

stätten herab. Analoges Abundanz-verhältniss besteht zwischen beiden L-Arten, von denen *N. sepultor* konkurrenzkräftiger ist.

Die festgestellten und weiter möglichen Beziehungen zwischen den Abundanzwerten einzelner *Necrophorus*-Arten gehen aus Beilage 8, Abbildung 4 heraus.

LITERATUR

1. Balogh J.: *Lebensgemeinschaften der Tiere*. Akademie Verlag Budapest, Berlin 1958
2. Benick L.: *Zur Biologie der Necrophorus vestigator Herschel nebst Beschreibung der Larve und Nymphe*. Ent. Bl. 8, 1912, S. 197–203.
3. Bodenheimer F.: *Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur?* Biol. Zbl. 48, 1928, S. 714–739.
4. Deseö K. V.: *Analyse faunistique des champs a l'aide de trappes*. Acta Zool. Hung. 3–4, 1959, S. 279–289.
5. Heydemann B.: *Die Bedeutung der Formalinfallen für die zoologische Landesforschung*. Faun. Mitt. Norddeutschl. 6, 1956, S. 19–24.
6. Heydemann B.: *Verlauf und Abhängigkeit von Spinensukzessionen im Neuland der Nordseeküste*. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Bonn/Rhein 1960, S. 431–457.
7. Heydemann B.: *Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. Vergleich-ökolog. Untersuchungen an der Nordseeküste. I. Teil Araneae*. Abh. Akad. Wiss. Literat. Mainz. Math. naturwiss. Klasse 11, 1961, S. 1–168.
8. Jeniaux Ch.: *Contribution a l'écologie de quelques coléoptères nécrophages dans la vallée de l'Ourthe*. Bull. et ann. Soc. roy. entomol. Belgiques 93, 1956, S. 32–41.
9. Knülle W.: *Die Bedeutung natürlicher Faktorengefälle für tierökologische Untersuchungen, demonstriert an der Verbreitung der Spinnen*. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven, 1952, S. 418–433.
10. Knülle W.: *Zur Taxonomie und Ökologie der norddeutschen Arten der Spinnen-Gattung Erigone Aud.* Zool. Jahrb. 83, 1954, S. 63–110.
11. Kontkanen P.: *On the restriction of dominance groups in synecological research of insects*. Ann. ent. fennici 14, 1948, S. 33–40.
12. Lincoln F.: *Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns*. US Dept. Agr. 118, 1930, S. 1–4.
13. Ludwig W.: *Zur Theorie der Konkurrenz*. Zool. Anz. Suppl. Klattfestschrift 145, 1950, S. 516–537.
14. Mosebach—Pukowski E.: *Gibt es einen sozialen Instinkt bei Necrophorus?* Forschungen und Fortschritte 12, 1936, S. 38–39.
15. Novák B.: *Sezónní výskyt hrobařiků v polních entomocenózách (Col. Silphidae). Saisonmässiges Vorkommen von Totengräbern in Feldbiozönosen (Col. Silphidae)*. Acta Univ. Palackianae Olomucensis 6, Biologica 3, 1961, S. 45–114.
16. Novák B.: *Přispěvek k faunistice a ekologii hrobařiků (Col. Silphidae). Beitrag zur Faunistik und Ökologie der Totengräber (Col. Silphidae)*. Acta Univ. Palackianae Olomucensis 11, Biologica 4, 1962, S. 263–300.
17. Novák B.: *Synekologická studie sezónního výskytu střevlikovitých na řepných polích Hané (Col. Carabidae). Saisonmässiges Vorkommen und Synökologie der Carabiden auf Zuckerrübenfeldern von Haná (Col. Carabidae)*. Acta Univ. Palackianae Olomucensis 13, Biologica, 1964, S. 101–251.
18. Novák B.: *Isolation als Ausschaltungsfaktor in den Phänomenen der Konkurrenz bei den Totengräbern (Col. Silphidae)*. Im Druck.
19. Papp. J.: *Contribution to the ecology of beetles living on the first-floor*. Rovertani közlemények Folia entomologica hungarica 12, 1959, S. 117–137.
20. Parker D.: *The interrelations of two hymenopterous egg parasites of the gypsy moth, with notes on the larval instars of each*. J. Agr. Res. 46, 1933, S. 23–34.
21. Paulian R.: *Essai de bionomie quantitative sur les nécrophores*. Revues française d'entomologie 13, 1946, S. 93–98.
22. Portevin G.: *Les grands Necrophages du globe*. Paul Lechevalier editeur Paris, 1926.
23. Pukowski E.: *Oekologische Untersuchungen an Necrophorus F. Z. Morphol. Ökol. Tiere* 27, 1933, S. 518–586.
24. Pukowski E.: *Oekologische Beobachtungen an Necrophorus*. Ent. Rundschau 51, 1934, S. 3–6.
25. Richards O.: *The biology of the small white butterfly (Pieris rapae), with special reference to the factors controlling its abundance*. J. Anim. Ecol. 9, 1940, S. 243–288.

26. Röber H., Schmidt G.: *Untersuchungen über die räumliche und biotopmässige Verteilung einheimischer Käfer*. Natur und Heimat (Münster, Westf.) 9, 1949, H. 3, S. 1—19.
27. Skuhřavý V.: *Fallenfang und Markierung zum Studium der Laufkäfer*. Beitr. Ent. 6, 1956, S. 185—187.
28. Stammer H. J.: *Bedeutung der Aethylenglykolfallen für tierökologische und phänologische Untersuchungen*. Verh. d. dt. Zool. Kiel 1948, Akadem. Verl. Ges. Leipzig 1949, S. 387—391.
29. Thalenhorst W.: *Die Koinzidenz als gradologisches Problem*. Z. angew. Ent. 32, 1950, S. 1—48.
30. Teyrovský V.: *Zoogeografie*. Učební texty vysokých škol. St. ped. naklad. Praha 1957.
31. Theodorides J.: *Observations et remarques sur l'écologie des nécrophores (Coleoptera Silphidae)*. *Physiol. Comparata et Oecol.* 2, 1950, S. 107—125.
32. Theodorides J.: Heerdt P. F. v.: *Nouvelles recherches écologiques sur les nécrophores (Coleoptera Silphidae); comparaison des résultats du terrain avec ceux du laboratoire (thermoreferendum et hygropreferendum)*. *Physiol. Comparata et Oecol.* 2, 1952, S. 297—309.
33. Tischler W.: *Synökologie der Landtiere*. G. Fischer Verlag Stuttgart, 1955.
34. Tischler W.: *Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze*. *Z. Morphol. Ökol.* 47, 1958, S. 54—114.
35. Trägardt J.: *Investigations of the fauna of a dying tree*. Trans. 4-Int. Congr. Ent. Ithaca 1, 1930, S. 773—780.
36. Tretzel E.: *Zur Ökologie der Spinnen (Aranaea)*. Sitzungsber. Physik. med. Soz. Erlangen 75, 1951, S. 36—131.
37. Tretzel E.: *Reife und Fortpflanzungszeit bei Spinnen*. *Z. Morphol. Ökol. Tiere* 42, 1954, S. 634—691.
38. Uranov B. P.: *Wetter und Klima in Ihren Beziehungen zu den Insekten*. *Z. angew. Ent.* 17, 1930, S. 1—247.
39. Weber G.: *Die Makrofauna leichter und schwerer Ackerböden und ihre Beeinflussung durch Pflanzenschutzmittel*. *Z. Pflanzenernährungen Düng., Bodenkd.* 61, 1953, S. 107—118.
40. Williams G.: *Mechanical time-sorting of pitfall capture*. *J. Anim. Ecol.* 27, 1958, S. 26—35.
41. Williams G.: *The seasonal and diurnal activity of the fauna sampled by pitfall traps in different habitats*. *J. Anim. Ecol.* 28, 1959, S. 1—13.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. W. Tischler (Universität Kiel) für gefälliges Durchlesen und die Ausbesserung des Manuskriptes dieses Beitrages herzlich danken.

Beilage 1. Fangergebnisse aus dem Untersuchungsgebiete *Drahanovice* — Untersuchungsjaar 1957 (I-Arten = Imagoüberwinterer, L-Arten Larvenüberwinterer).

Drahanovice — 1957

Absolute Fangwerte	Tag und Monat										Insgesamt		
	24. IV.	10. V.	23. V.	7. VI.	5. VII.	2. VIII.	16. VIII.	30. IX.	13. IX.	27. X.			
I-Arten	55 ♂ ♀ ♂ + ♀	118 146 264 591	283 308 591	82 99 181 347	149 202 351 647	294 353 647	127 166 293	159 195 354 104	46 58 104	20 31 51 130	57 73 130	132 159 291 3711	1691 2020 3711
L-Arten	0 ♂ ♀ ♂ + ♀	0 0 0 0	0 0 0 0	0 0 0 20	77 96 173 138	79 59 138	13 9 22	143 72 215 121	83 38 121	43 17 60 15	10 5 15	11 8 19	468 315 783
Zusammen	55 52 107 ♂ + ♀	118 146 264 591	283 308 591	82 99 181 367	226 298 524 785	373 412 785	140 175 315	302 267 569 225	129 96 225	63 48 111 145	67 78 145	143 167 310	2159 2335 4494
Relative Fangwerte													
I-Arten	1,22 1,16 2,38 ♂ ♀ ♂ + ♀	2,63 3,24 5,87 6,30 6,85 13,15	6,30 6,85 13,15	1,82 2,21 4,03 7,72	3,32 4,49 7,81 14,40	6,54 7,86 14,40	2,83 3,69 6,52	3,54 4,34 7,88 2,32	1,02 1,30 2,32	0,45 0,68 1,13 2,89	1,27 1,62 2,89	2,93 3,55 6,48	37,63 44,95 82,58
L-Arten	0 0 0 ♂ ♀ ♂ + ♀	0 0 0	0 0 0	0 0 0 4,45	1,71 2,14 3,85 3,07	1,76 1,31 3,07	0,29 0,20 0,49	3,18 1,60 4,78 2,69	1,85 0,84 2,69	0,96 0,38 1,34 0,33	0,22 0,11 0,33	0,24 0,18 0,42	10,41 7,01 17,42
Zusammen	1,22 1,16 2,38 ♂ ♀ ♂ + ♀	2,63 3,24 5,87 6,30 6,85 13,15	6,30 6,85 13,15	1,82 2,21 4,03 8,17	5,03 6,63 11,66 17,47	8,30 9,17 17,47	3,12 3,89 7,01	6,72 5,94 12,66 5,01	2,87 2,14 5,01	1,41 1,06 2,47 3,22	1,49 1,73 3,22	3,17 3,73 6,90	48,04 51,96 100,00

Beilage 2. Fangergebnisse aus dem Untersuchungsgebiete *Drahanovice* — Untersuchungsjahr 1958
(I-Arten = Imagoüberwinterer, L-Arten = Larvenüberwinterer)

Drahanovice — 1958

Absolute Fangwerte	Tag und Monat										Insgesamt
	15. V.	28. VI.	16. VI.	5. VII.	19. VII.	9. VIII.	27. VIII.	20. IX.			
I-Arten	♂ 519 ♀ 519 ♂ + ♀ 1038	350 420 770	228 292 520	160 174 334	342 491 833	261 272 533	119 142 261	112 157 269			2091 2467 4558
L-Arten	♂ 0 ♀ 0 ♂ + ♀ 0	0 0 0	29 28 57	59 80 139	470 461 931	85 77 162	51 39 90	57 29 86			751 714 1465
Zusammen	♂ 519 ♀ 519 ♂ + ♀ 1038	350 420 770	257 320 577	219 254 473	812 952 1764	346 349 695	170 181 351	169 186 355			2842 3181 6023
Relative Fangwerte											%
I-Arten	♂ 8,62 ♀ 8,62 ♂ + ♀ 17,24	5,82 6,96 12,78	3,78 4,85 8,63	2,66 2,89 5,55	5,68 8,15 13,83	4,33 4,52 8,85	1,98 2,35 4,33	1,85 2,62 4,47			34,72 40,96 75,68
L-Arten	♂ 0 ♀ 0 ♂ + ♀ 0	0 0 0	0,48 0,47 0,95	0,98 1,33 2,31	7,80 7,66 15,46	1,41 1,28 2,69	0,85 0,64 1,49	0,94 0,48 1,42			12,46 11,86 24,32
Zusammen	♂ 8,62 ♀ 8,62 ♂ + ♀ 17,24	5,82 6,96 12,78	4,26 5,32 9,58	3,64 4,22 7,86	13,48 15,81 29,29	5,74 5,80 11,54	2,83 2,99 5,82	2,79 3,10 5,89			47,18 52,82 100,00

Beilage 3. Fangergebnisse aus dem Untersuchungsgebiete *Chvádkovice* — Untersuchungsjahr 1959
(I-Arten = Imagoüberwinterer, L-Arten = Larvenüberwinterer)

Chvádkovice — 1959

Absolute Fangwerte	Tag und Monat										Insgesamt	
	28. IV.	13. V.	15. VI.	17. VII.	15. VIII.	17. IX.	1. X.					
I-Arten	♂	53	36	9	11	26	48	42	25	25	84	369
	♀	11	30	17	23	53	44	40	22	29	105	433
	♂+♀	21	66	26	34	79	92	82	47	54	189	802
L-Arten	♂	0	0	0	4	4	7	5	15	2	1	38
	♀	0	0	0	5	9	4	3	10	3	4	38
	♂+♀	0	0	0	9	13	11	8	25	5	5	76
Zusammen	♂	10	36	9	15	30	53	47	40	27	85	407
	♀	11	30	17	28	62	48	43	32	32	109	471
	♂+♀	21	66	26	43	92	103	90	72	59	194	878
Relative Fangwerte												
I-Arten	♂	1,14	6,03	4,10	1,02	1,25	2,96	5,47	4,78	2,85	9,57	42,02
	♀	1,25	6,72	3,42	1,94	2,62	6,04	5,01	4,56	2,51	11,95	49,32
	♂+♀	2,39	12,75	7,52	2,96	3,87	9,00	10,48	9,34	5,36	21,52	91,34
L-Arten	♂	0	0	0	0	0,46	0,46	0,79	0,57	1,71	0,11	4,33
	♀	0	0	0	0	0,57	1,03	0,46	0,34	1,13	0,46	4,33
	♂+♀	0	0	0	0	1,03	1,49	1,25	0,91	2,84	0,57	8,66
Zusammen	♂	1,14	6,03	4,10	1,02	1,71	3,42	6,26	5,35	4,56	9,68	46,35
	♀	1,25	6,72	3,42	1,94	3,19	7,07	5,47	4,90	3,64	12,41	53,65
	♂+♀	2,39	12,75	7,52	2,96	4,90	10,49	11,73	10,25	8,20	22,09	100,00

Beilage 4. Fangergebnisse aus dem Untersuchungsgebiete Chvatilovice — Untersuchungsjahr 1960
(I-Arten = Imagoüberwinterer, L-Arten = Larvenüberwinterer)

Chvatilovice — 1960

Absolute Fangwerte	Tag und Monat										Insgesamt
	7. V.	5. VI.	11. VII.	8. VIII.	5. IX.	3. X.	15. X.				
I-Arten	♂ 8 13 21	♂ 17 23 40	♂ 32 51 83	♂ 15 25 40	♂ 21 14 35	♂ 11 10 21	♂ 11 7 18	218 291 509			
L-Arten	♂ 0 0 0	♂ 0 0 0	♂ 26 25 51	♂ 12 10 22	♂ 80 59 139	♂ 10 6 16	♂ 2 1 3	218 164 382			
Zusammen	♂ 8 13 21	♂ 17 23 40	♂ 58 76 134	♂ 27 35 62	♂ 101 73 174	♂ 21 16 37	♂ 13 8 21	436 455 891			
Relative Fangwerte							%				
I-Arten	♂ 0,89 1,47 2,36	♂ 1,91 2,58 4,49	♂ 3,59 5,73 9,32	♂ 1,68 2,81 4,49	♂ 2,35 1,58 3,93	♂ 1,24 1,11 2,35	♂ 1,24 0,78 2,02	24,46 32,67 57,13			
L-Arten	♂ 0 0 0	♂ 0 0 0	♂ 2,93 2,79 5,72	♂ 1,35 1,12 2,47	♂ 8,98 6,62 15,60	♂ 1,11 0,69 1,80	♂ 0,22 0,11 0,33	24,46 18,41 42,87			
Zusammen	♂ 0,89 1,47 2,36	♂ 1,91 2,58 4,49	♂ 6,52 8,52 15,04	♂ 3,03 3,93 6,96	♂ 11,33 8,20 19,35	♂ 2,35 1,80 4,15	♂ 1,46 0,89 2,35	48,92 51,08 100,00			

Beilage 5. Fangergebnisse aus dem Untersuchungsgebiete *Nádklo* — Untersuchungsjahr 1961
(I-Arten = Imagoüberwinterer, L-Arten = Larvenüberwinterer)

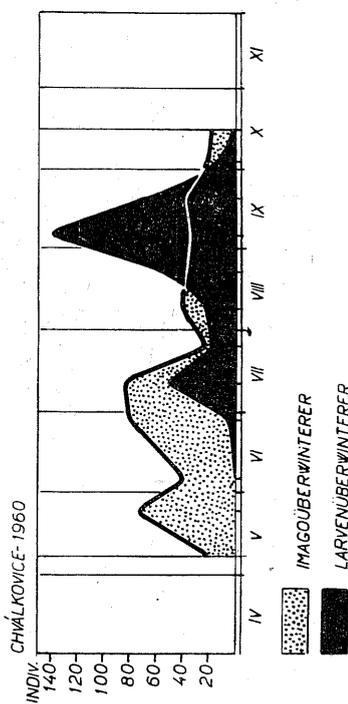
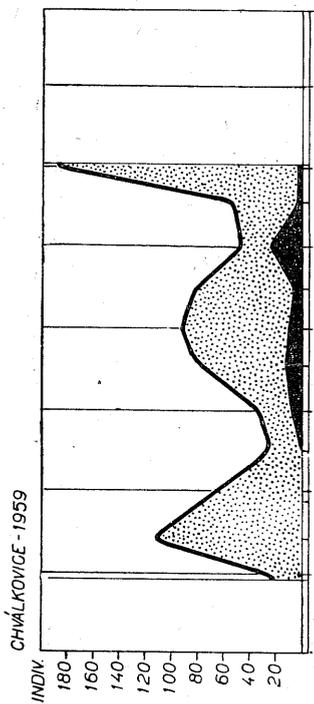
Nádklo — 1961

Absolute Fangwerte	Tag nud Monat												Insgesamt		
	29. IV.	18. V.	1. VI.	16. VI.	30. VI.	15. VII.	2. VIII.	21. VIII.	5. IX.	25. IX.	9. X.	23. X.		16. XI.	5. XII.
I-Arten	75 91 166	26 20 46	39 52 91	16 26 42	27 43 70	41 41 82	106 116 222	92 76 168	46 51 97	48 72 120	82 47 129	139 162 301	3 6 9	0 0 0	740 803 1543
L-Arten	0 0 0	0 0 0	0 0 0	2 0 2	11 13 24	18 17 35	11 14 25	16 19 35	6 3 9	2 2 4	4 6 10	3 1 4	0 0 0	0 0 0	73 75 148
Zusammen	75 91 166	26 20 46	39 52 91	18 26 44	38 56 94	59 58 117	117 130 247	108 95 203	52 54 106	50 74 124	86 53 139	142 163 305	3 6 9	0 0 0	813 878 1691
Relative Fangwerte															0 %
I-Arten	4,43 5,39 9,82	1,54 1,18 2,72	2,31 3,07 5,38	0,94 1,54 2,48	1,60 2,54 4,14	2,42 2,42 4,84	6,27 6,86 13,13	5,44 4,49 9,93	2,72 3,02 5,74	2,84 4,26 7,10	4,85 2,78 7,63	8,22 9,58 17,80	0,18 0,36 0,54	0 0 0	43,76 47,49 91,25
L-Arten	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0,12 0 0,12	0,65 0,77 1,42	1,06 1,00 2,06	0,65 0,83 1,48	0,94 1,12 2,06	0,36 0,18 0,54	0,12 0,12 0,24	0,24 0,35 0,59	0,18 0,06 0,24	0 0 0	0 0 0	4,32 4,43 8,75
Zusammen	4,43 5,39 9,82	1,54 1,18 2,72	2,31 3,07 5,38	1,06 1,54 2,60	2,25 3,31 5,56	3,48 3,42 6,90	6,92 7,69 14,61	6,38 5,61 11,99	3,08 3,20 6,28	2,96 4,38 7,34	5,09 3,13 8,22	8,40 9,64 18,04	0,18 0,36 0,54	0 0 0	48,08 51,92 100,00

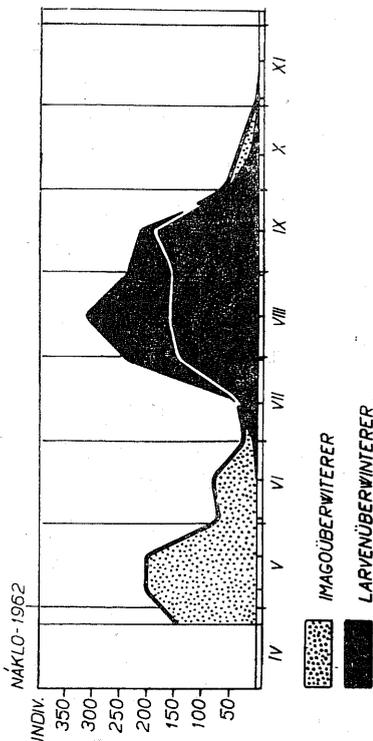
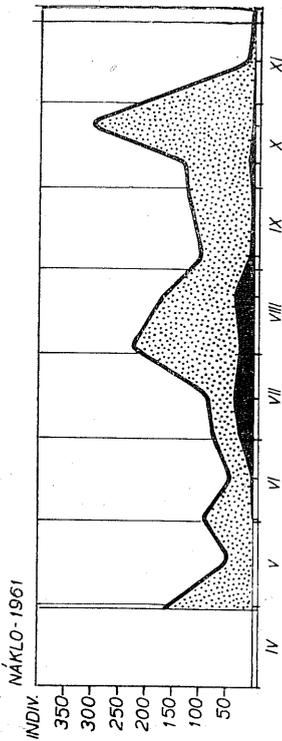
Beilage 6. Fangergebnisse aus dem Untersuchungsgebiete Náklo — Untersuchungsjahr 1962
(I-Arten = Imagoüberwinterer, L-Arten = Larvenüberwinterer)

Náklo — 1962

Absolute Fangwerte	Tag und Monat											Insgesamt
	24. IV.	7. 19. V.	2. 16. 30. VI.	14. 30. VII.	15. 30. VIII.	15. 30. IX.	13. X.	3. 17. XI.	%			
I-Arten	♂ ♀ ♂ + ♀	110 82 192	33 37 70	14 11 25	10 85 95	72 84 156	98 93 191	29 34 63	19 21 40	0 3 3	0 0 0	705 812 1517
L-Arten	♂ ♀ ♂ + ♀	0 0 0	0 0 0	6 2 8	16 23 39	125 118 243	118 100 218	34 27 61	12 6 18	0 1 1	0 0 0	616 530 1146
Zusammen	♂ ♀ ♂ + ♀	110 92 202	33 43 76	20 13 33	26 49 75	197 202 399	216 193 409	63 61 124	31 27 58	0 4 4	0 0 0	1321 1342 2663
Relative Fangwerte												
I-Arten	♂ ♀ ♂ + ♀	4,13 3,45 7,58	1,24 1,43 2,67	0,53 0,41 0,94	0,37 0,98 1,35	2,22 3,19 5,41	2,82 3,23 6,05	2,70 3,16 5,86	1,09 1,27 2,36	0,71 0,79 1,50	0 0,11 0,11	26,47 30,49 56,96
L-Arten	♂ ♀ ♂ + ♀	0 0 0	0 0 0	0,23 0,07 0,30	0,60 0,86 1,46	5,56 3,53 9,09	5,90 5,97 11,87	4,69 4,44 9,13	1,28 1,01 2,29	0,44 0,24 0,68	0 0,03 0,03	23,13 19,91 43,04
Zusammen	♂ ♀ ♂ + ♀	2,52 2,89 5,41	1,24 1,43 2,67	0,76 0,48 1,24	0,97 1,84 2,81	7,78 6,72 14,50	8,72 9,20 17,92	7,39 7,60 14,99	2,37 2,28 4,65	1,15 1,03 2,18	0 0,14 0,14	49,60 50,40 100,00

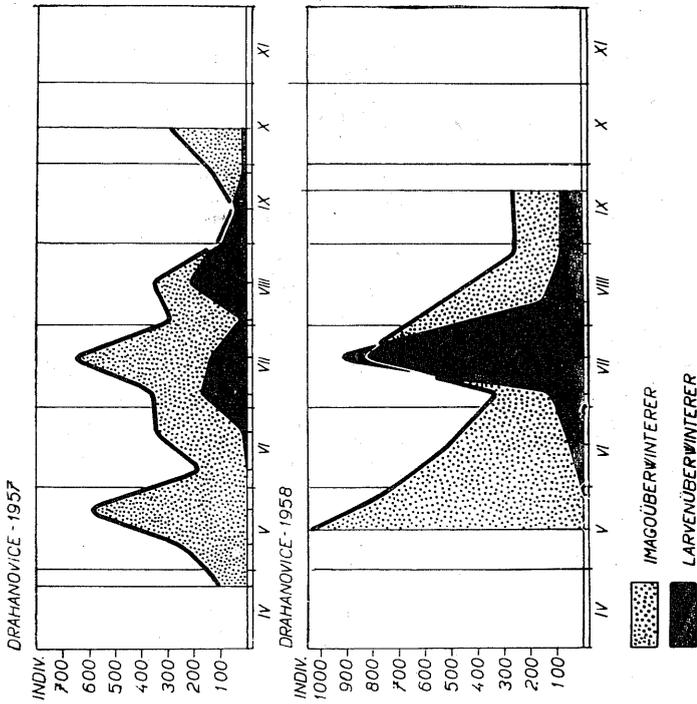


Beil. 7, Abb. 1. Vergleichende Darstellung der jahreszeitlichen Populationsdynamik der Imagoüberwinterer (Totengräber, welche im imaginalen Zustand überwintern) und Larvenüberwinterer (Totengräber, die im larvalen Zustand den Winter überdauern). Untersuchungsgebiet Drahanovice, Untersuchungs-jahre 1957 un 1958, absolute Fangwerte.

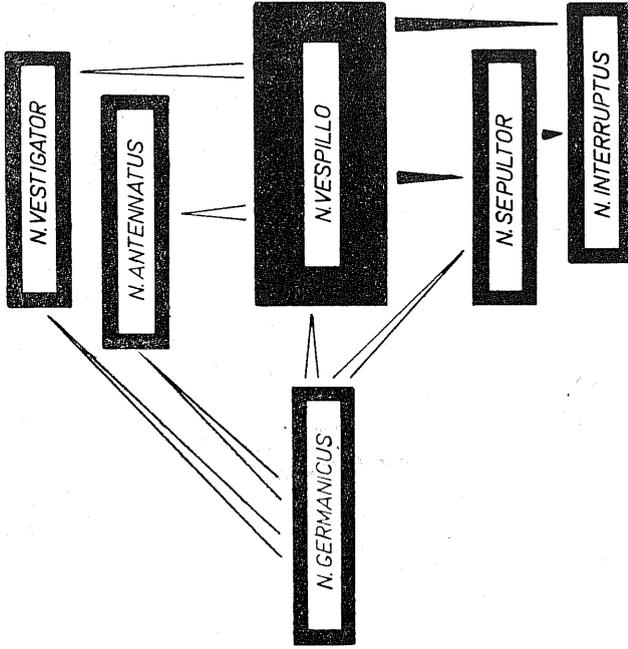


Beil. 7, Abb. 2. Vergleichende Darstellung der jahreszeitlichen Populationsdynamik der Imagoüberwinterer (Totengräber, welche im imaginalen Zustand überwintern) und Larvenüberwinterer (Totengräber, die im larvalen Zustand den Winter überdauern). Untersuchungsgebiet Chválkovice, Untersuchungs-jahre 1959 und 1960, absolute Fangwerte.

IMAGOÜBERWINTERER
LARVENÜBERWINTERER



Beil. 8, Abb. 3. Vergleichende Darstellung der jahreszeitlichen Populationsdynamik der Imagoüberwinterer (Totengräber, welche im imaginalen Zustand überwintern) und Larvenüberwinterer (Totengräber, die im larvalen Zustand den Winter überdauern). Untersuchungsgebiete Náklo, Untersuchungsjahre 1961 und 1962, absolute Fangwerte.



Beil. 8, Abb. 4. Darstellung der relativen Überlegenheit einzelner Neocrophorus-Arten im Wettbewerb um Aas. In Richtung der Pfeile wird die Abundanz konkurrenzschwächerer Arten von konkurrenzstärkeren Arten infolge Aasbewerbes im Schah gehalten (schwarze Pfeile = festgestellte Beziehungen, weiße Pfeile = sehr wahrscheinliche Beziehungen).