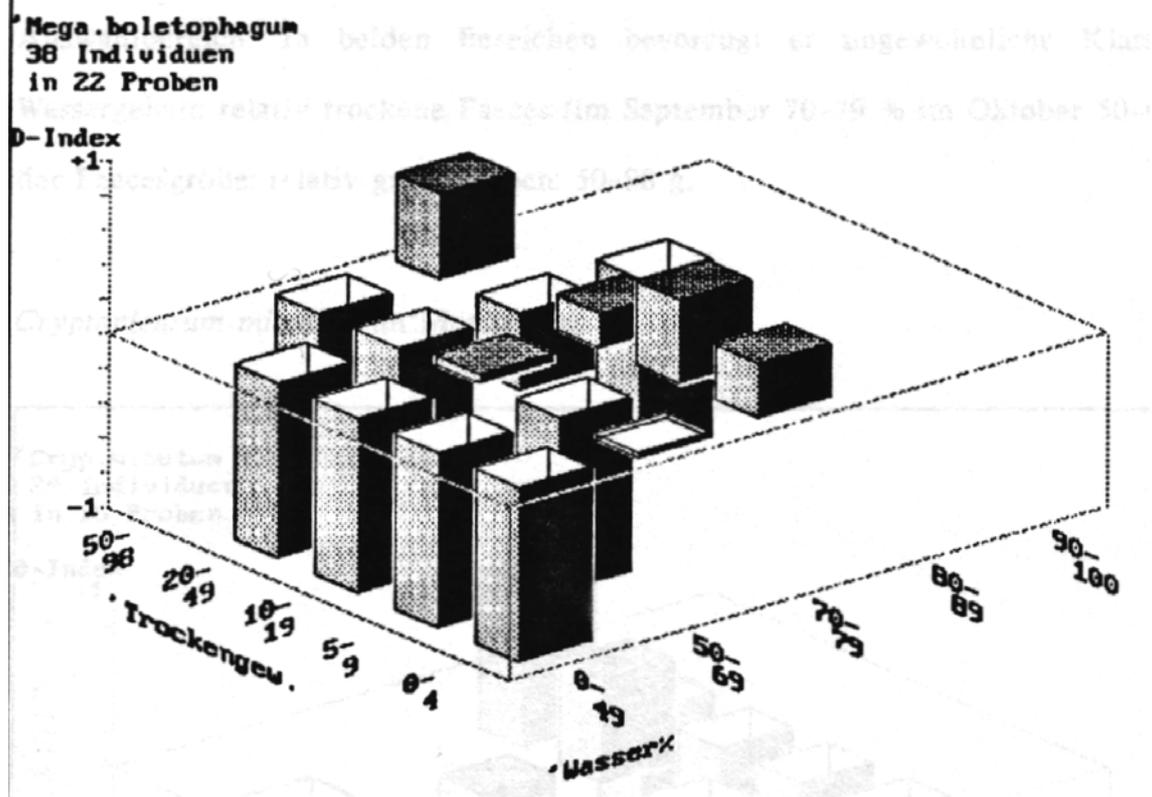
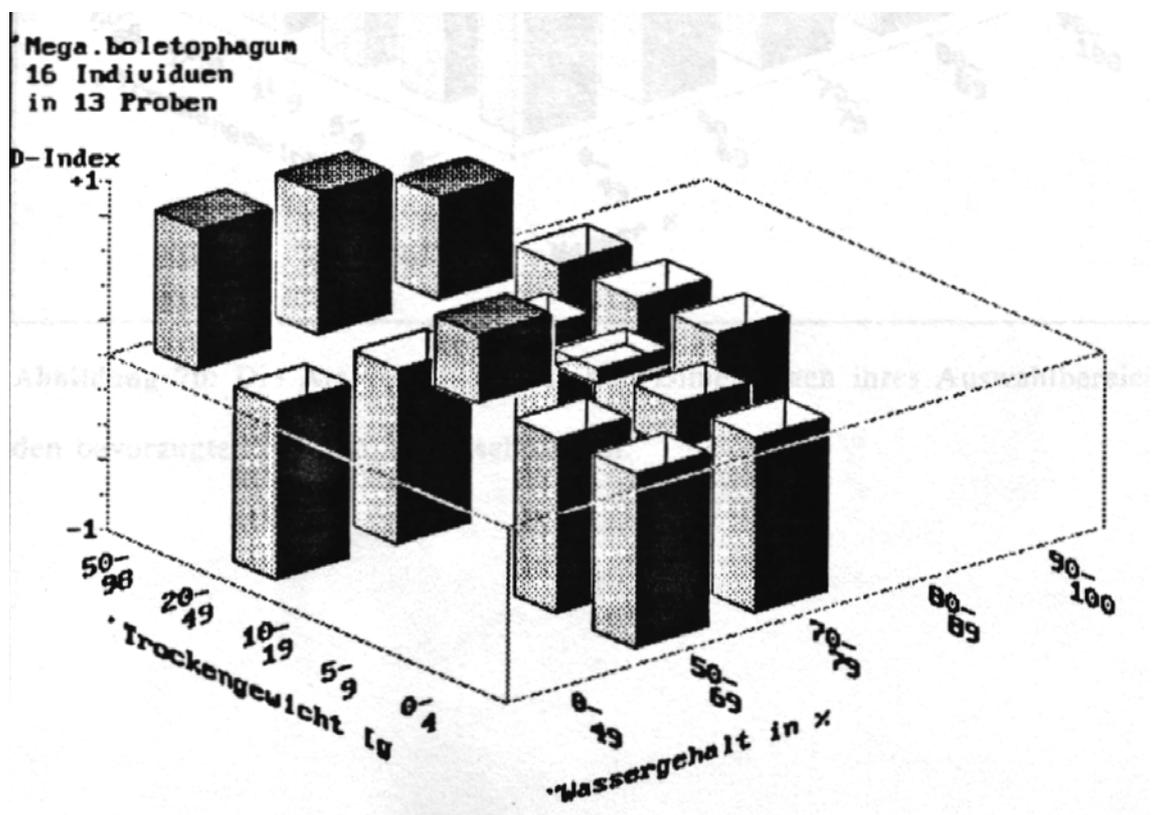


Megasternum boletophagum im Monat September:



Megasternum boletophagum im Monat Oktober:



Abbildungen 68 u. 69: Erläuterungen finden sich auf der nächsten Seite!

Megasternum boletophagum zeigt zu beiden Variablen einen sehr weiten Auswahlbereich. In beiden Bereichen bevorzugt er ungewöhnliche Klassen: beim Wassergehalt: relativ trockene Faeces (im September 70-79 % im Oktober 50-69 %); bei der Faecesgröße: relativ große Typen: 50-98 g.

Cryptopleurum minutum im Monat Mai:

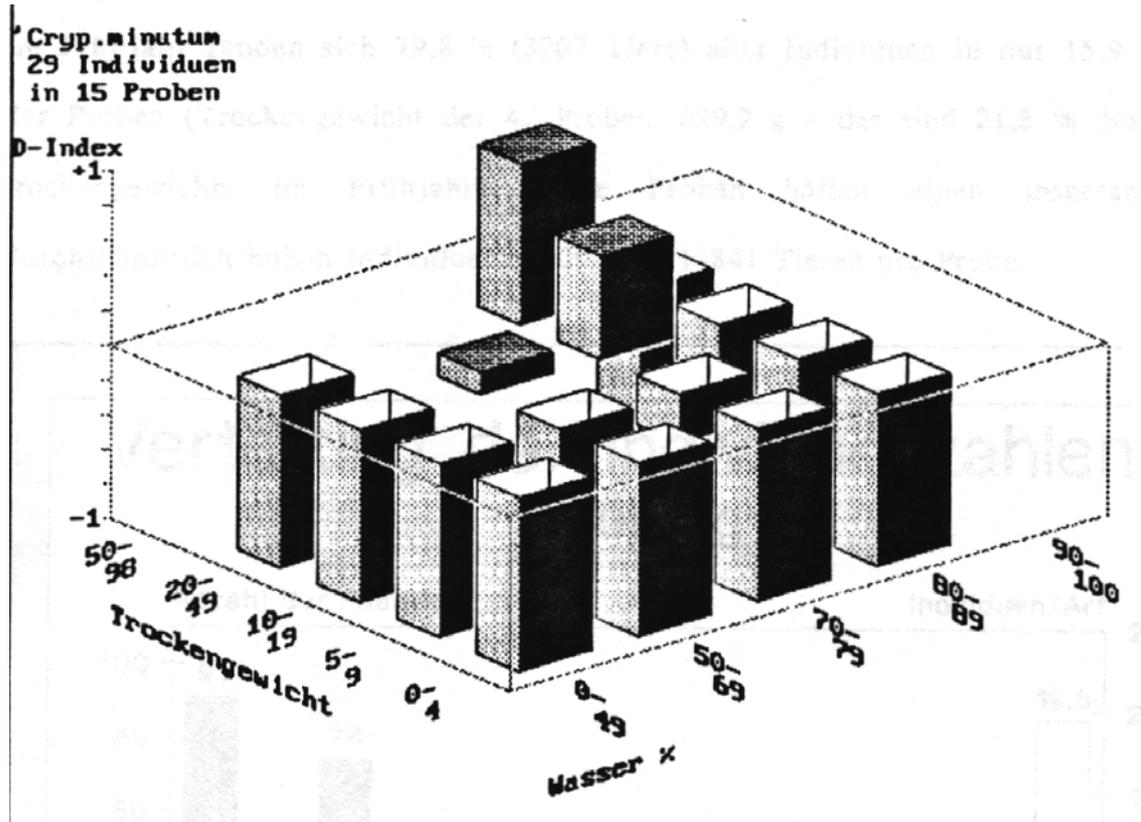


Abbildung 70: Die Art verhält sich in den Dimensionen ihres Auswahlbereichs und in den bevorzugten Klassen, durchschnittlich.

III.1.4.8. Dispersion der Individuen und Arten über die Stichproben

In diesem Teil beschäftigte mich die Frage, ob sich Individuen und einzelne Arten gleichmäßig, zufällig oder geklumpt über die Gesamtheit der Stichproben verteilen. Stichprobenhaft durchgeführte χ^2 -Anpassungstests an eine Poisson-Verteilung, zeigten bei allen Arten, signifikante Abweichungen von dieser Art der Zufallsverteilung.

Im **Frühjahr** fanden sich 79,8 % (3207 Tiere) aller Individuen in nur 15,9 % (N=42) der Proben (Trockengewicht der 42 Proben: 629,2 g - das sind 21,8 % des Gesamt-trockengewichts im Frühjahr). Diese Proben hatten einen insgesamt über-durchschnittlich hohen Individuengehalt von 21-841 Tieren pro Probe.

Verteilung der Individuenzahlen I Frühling

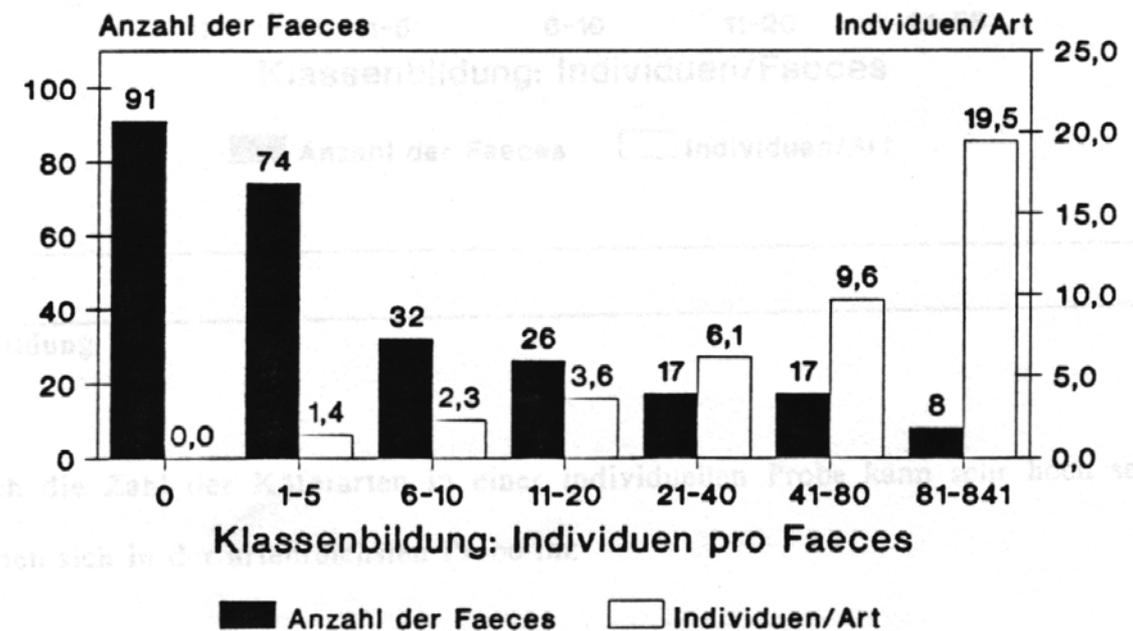


Abbildung 71

Im **Herbst** fanden sich 30,6 % (325 Tiere) aller Individuen in nur 2,3 % (N=10) der Proben (Trockengewicht der 10 Proben: 445,0 g - das sind 5,7 % des Gesamt-trockengewichts im Herbst). Diese Proben hatten einen insgesamt überdurchschnittlich hohen Individuengehalt von 21-58 Tieren pro Probe.

Verteilung der Individuenzahlen II Herbst

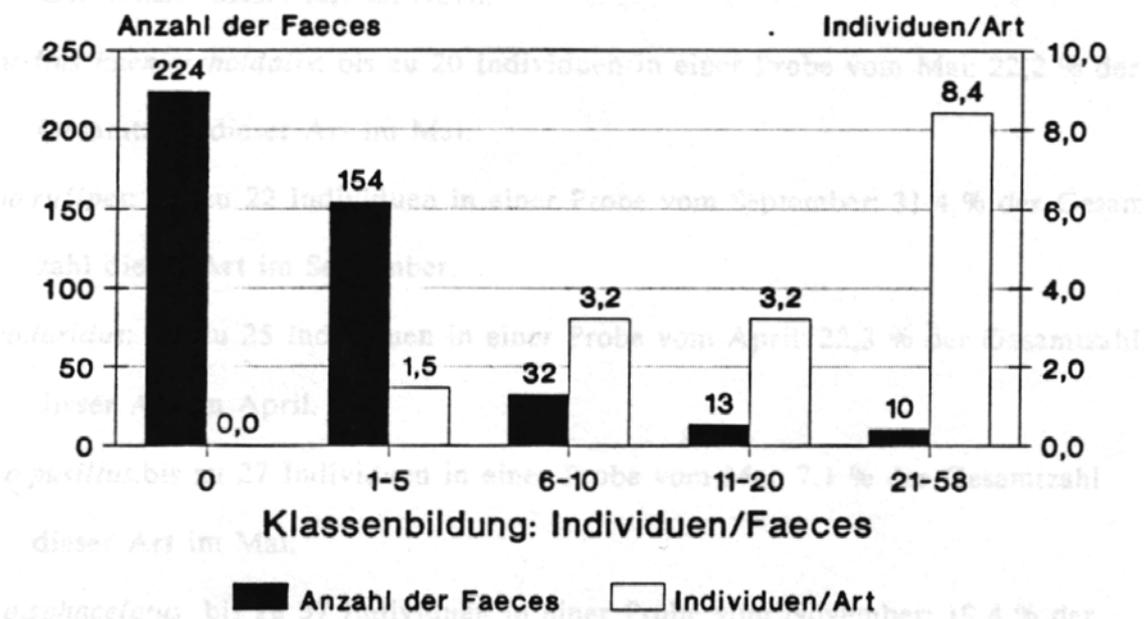


Abbildung 72

Auch die Zahl der Käferarten in einer individuellen Probe kann sehr hoch sein. So fanden sich in der artenreichsten Probe im:

- April: 12 Arten
- Mai: 17 Arten
- September: 10 Arten
- Oktober: 5 Arten
- November: 4 Arten

Die **Verteilung einzelner Arten** zeigt eine Tendenz zur Häufung in wenigen Proben:

Onthophagus ovatus: bis zu 33 Individuen in einer Probe vom April: 25,2 % der Gesamtzahl dieser Art im April.

Aphodius haemorrhoidalis: bis zu 20 Individuen in einer Probe vom Mai: 22,2 % der Gesamtzahl dieser Art im Mai.

Apho.rufipes: bis zu 22 Individuen in einer Probe vom September: 31,4 % der Gesamtzahl dieser Art im September.

Apho.luridus: bis zu 25 Individuen in einer Probe vom April: 22,3 % der Gesamtzahl dieser Art im April.

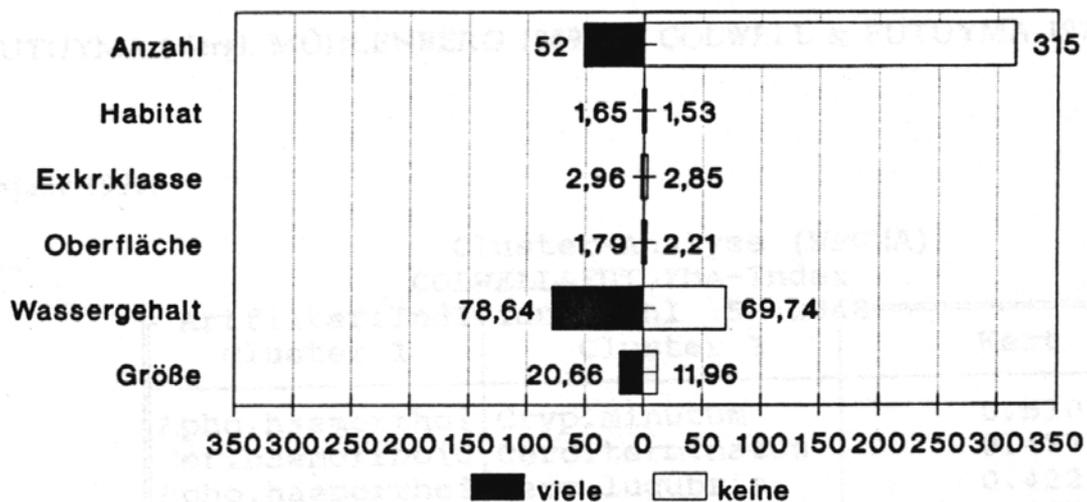
Apho.pusillus: bis zu 27 Individuen in einer Probe vom Mai: 7,1 % der Gesamtzahl dieser Art im Mai.

Apho.sphacelatus: bis zu 57 Individuen in einer Probe vom November: 19,4 % der Gesamtzahl dieser Art im November.

Sphaeridium scarabaeoides: bis zu 21 Individuen in einer Probe vom April: 65,6 % der Gesamtzahl dieser Art im April.

Cerccyon haemorrhoidalis: bis zu 735 Individuen in einer Probe vom Mai: 31,9 % der Gesamtzahl dieser Art im Mai.

Vergleich der Eigenschaften von Faeces mit überdurchschnittlich vielen bzw. keinen Käferimagines



Außer der Anzahl (Summen) sind alle Angaben Mittelwerte

Abbildung 73: Eigenschaften der Proben mit überdurchschnittlich vielen Tieren (Individuensummen pro Faeces > 20; N= 52) verglichen mit solchen ohne Besiedelung (N= 315). Kleinere, trockenere, ältere Pellets aus dem Habitat A bleiben häufiger ohne Besiedelung, als die entsprechenden Gegenstücke.

Im Frühjahr waren 42 Proben (15,9 % der Gesamtprobenzahl im Frühjahr) individuenreich (N>20); im Herbst waren es nur 10 Proben (2,3 % der Gesamtprobenzahl im Herbst).

Im April waren 37 Proben (32,2 %), im Mai 54 Proben (36,0 %), im September 57 Proben (39,6 %), im Oktober 65 Proben (45,5 %) und im November 102 Proben (69,9 %) ohne Besiedelung durch Imagines der 34 untersuchten Käferarten.

III.1.4.9. Ähnlichkeiten zwischen den Arten

Die hier gewählte Clusterungsmethode ist die gewichtete Paargruppenbildung (WPGMA) auf der Grundlage der ungewichteten Nischenüberlappung nach COLWELL & FUTUYMA (Vergl. MÜHLENBERG 1989 und COLWELL & FUTUYMA 1971).

Frühjahr 1990:

Cluster-Analyse (WPGMA)
COLWELL&FUTUYMA-Index

Artfilter: Individuenzahl 5- 2348

| Cluster 1 | Cluster 2 | Wert |
|-----------------|-----------------|-------|
| Apho.haemorrhoi | Cryp.minutum | 0.510 |
| Cer.haemorrhoid | Cerc.terminatus | 0.477 |
| Apho.haemorrhoi | Cerc.lugubris | 0.422 |
| Apho.luridus | Apho.pusillus | 0.407 |
| Spha.scarabaeoi | Cerc.impressus | 0.397 |
| Cer.haemorrhoid | Cerc.melanoceph | 0.397 |
| Cer.haemorrhoid | Cerc.quisquiliu | 0.346 |
| Apho.haemorrhoi | Apho.fimetarius | 0.343 |
| Onth.ovatus | Apho.luridus | 0.333 |
| Onth.coenobita | Spha.scarabaeoi | 0.317 |
| Apho.sphacelatu | Apho.prodromus | 0.286 |
| Spha.lunatum | Cerc.lateralis | 0.286 |
| Apho.haemorrhoi | Cer.haemorrhoid | 0.261 |
| Onth.fracticorn | Onth.coenobita | 0.189 |
| Apho.haemorrhoi | Spha.lunatum | 0.188 |
| Onth.ovatus | Apho.sticticus | 0.160 |
| Oxyo.sylvestris | Apho.granarius | 0.143 |
| Onth.fracticorn | Apho.sphacelatu | 0.136 |
| Onth.ovatus | Apho.haemorrhoi | 0.108 |
| Onth.ovatus | Onth.fracticorn | 0.082 |
| Onth.ovatus | Oxyo.sylvestris | 0.016 |
| Onth.ovatus | Mega.boletophag | 0.001 |

Cluster-Analyse (WPGMA) nach dem COLWELL&FUTUYMA-Index für das
Frühjahr 1990, Artfilter: Individuenzahl: 5-2348:

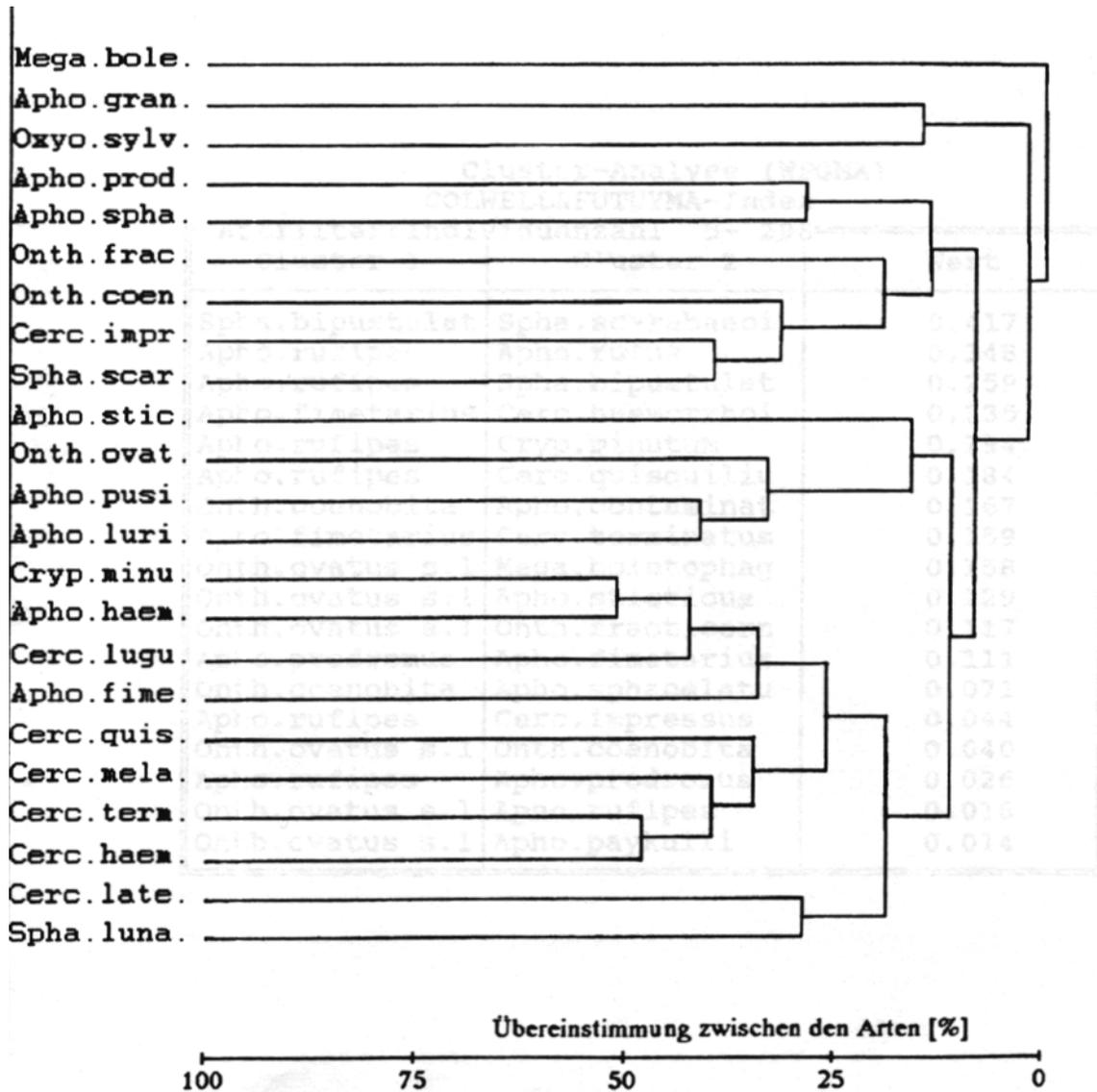


Abbildung 74

Herbst 1990:

Cluster-Analyse (WPGMA)
COLWELL&FUTUYMA-Index
Artfilter: Individuenzahl 5- 296

| Cluster 1 | Cluster 2 | Wert |
|-----------------|-----------------|-------|
| Spha.bipustulat | Spha.scarabaeoi | 0.417 |
| Apho.rufipes | Apho.rufus | 0.348 |
| Apho.rufipes | Spha.bipustulat | 0.259 |
| Apho.fimetarius | Cerc.haemorrhoi | 0.235 |
| Apho.rufipes | Cryp.minutum | 0.194 |
| Apho.rufipes | Cerc.quisquiliu | 0.184 |
| Onth.coenobita | Apho.contaminat | 0.167 |
| Apho.fimetarius | Cerc.terminatus | 0.159 |
| Onth.ovatus s.l | Mega.boletophag | 0.158 |
| Onth.ovatus s.l | Apho.sticticus | 0.129 |
| Onth.ovatus s.l | Onth.fracticorn | 0.117 |
| Apho.prodromus | Apho.fimetarius | 0.111 |
| Onth.coenobita | Apho.sphacelatu | 0.071 |
| Apho.rufipes | Cerc.impressus | 0.044 |
| Onth.ovatus s.l | Onth.coenobita | 0.040 |
| Apho.rufipes | Apho.prodromus | 0.026 |
| Onth.ovatus s.l | Apho.rufipes | 0.018 |
| Onth.ovatus s.l | Apho.paykulli | 0.014 |

Cluster-Analyse (WPGMA) nach dem COLWELL&FUTUYMA-Index für den Herbst 1990, Artfilter:Individuenzahl: 5-296:

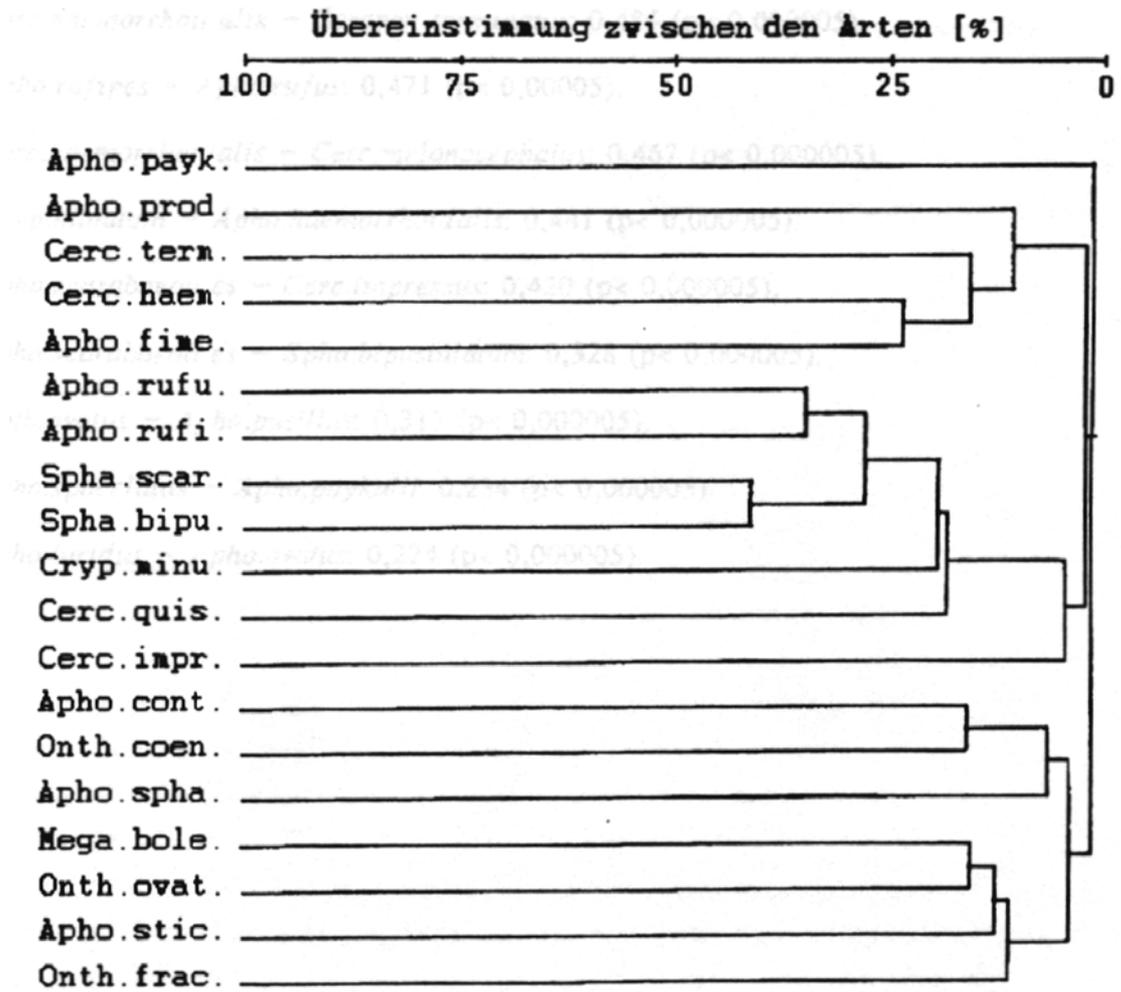


Abbildung 75

Für Artenpaare, die in der Clusteranalyse besonders benachbart waren, und einigen andere, ermittelte ich die **Korrelation des gemeinsamen Vorkommens in der Gesamtprobe 1990**. Hierfür errechnete ich den für jedes Artenpaar den Spearman-rank-Koeffizienten r_s :

Apho.pusillus – *Apho.luridus*: 0,551 ($p < 0,000005$).

Cerc.haemorrhoidalis – *Cercyon terminatus*: 0,485 ($p < 0,000005$).

Apho.rufipes – *Apho.rufus*: 0,471 ($p < 0,000005$).

Cerc.haemorrhoidalis – *Cerc.melanocephalus*: 0,467 ($p < 0,000005$).

Cryp.minutum – *Apho.haemorrhoidalis*: 0,441 ($p < 0,000005$).

Spha.scarabaeoides – *Cerc.impressus*: 0,420 ($p < 0,000005$).

Spha.scarabaeoides – *Spha.bipustulatum*: 0,328 ($p < 0,000005$).

Onth.ovatus – *Apho.pusillus*: 0,313 ($p < 0,000005$).

Apho.spacelatus – *Apho.paykulli*: 0,234 ($p < 0,000005$).

Apho.luridus – *Apho.ovatus*: 0,224 ($p < 0,000005$).

III.2. Ergebnisse der Mikroklimamessungen:

Von den auf dem Tierhausdach gemessenen Klimaelementen, zeigten sich v.a. Lufttemperatur, Lichtstärke, Luftfeuchtigkeit, Niederschlagsmenge und Windstärke, als wichtige Faktoren, die die Entwicklung des Wassergehaltes und/oder den Temperaturverlauf, von denen man annehmen kann, daß sie wichtige abiotische Faktoren für Dungbewohner sind, im jeweiligen Faeces wesentlich beeinflussen.

| | Ltemp. | Licht | Lfeuchte | Regen | Wind |
|--------------------|----------|----------|----------|----------|---------|
| WasserKögr. | -0,304* | (-0,069) | (0,091) | (0,091) | (0,045) |
| WasserKömi. | -0,275* | (-0,046) | (0,160) | (0,139) | (0,008) |
| WasserPg. | -0,361 | (-0,164) | 0,609 | 0,439 | -0,366 |
| WasserEp. | (-0,119) | (-0,076) | 0,511 | 0,487 | -0,383 |
| Temp.Kögr. | 0,948 | 0,768 | -0,583 | (-0,030) | (0,234) |
| Temp.Kömi. | 0,956 | 0,776 | -0,602 | (-0,062) | (0,238) |
| Temp.Pg. | 0,959 | 0,786 | -0,657 | (-0,079) | -0,278* |
| Temp.Ep. | 0,947 | 0,746 | -0,641 | (-0,075) | -0,309* |

Tabelle 3: Korrelationen (Spearman-rank-koeffizienten) von Klimaelementen mit dem Wassergehalt und der Innentemperatur von Schafsfäeces. Die Signifikanz der in Klammern angegebenen Korrelationen liegt unter 0,1 (t-Test), die, die mit * gekennzeichneten, liegt bei 0,1 (t-Test). Die p-Werte der nichtgekennzeichneten Koeffizienten liegen vereinbarungsgemäß unter 0,05.

Abkürzungen: Wasser:Wassergehalt; Kö:Köttel; Pg:Pelletgruppe; Ep:Einzel pellet; gr:groß; mi:mittel; Temp:Temperatur; L:Luft.

An den von Mitte August bis Anfang September gemachten Messungen fiel eine starke Korrelation zwischen dem Typ (Größe und Exkrementklasse) einer Dungprobe und dem maximalen prozentualen Wasserverlust pro Zeiteinheit auf:

| <u>Typ der Dungprobe</u> | <u>höchster Wasserverlust rel. zur Vormessung</u> |
|---|---|
| größerer Kötter (61,9 g Trockengewicht) | 11,0 % |
| kleinerer Kötter (25,7 g Tg.) | 13,8 % |
| Pelletgruppe (4,7 g Tg.) | 32,7 % |
| Einzel pellet (0,6 g Tg.) | 50,0 % |

Tabelle 4: Maximaler prozentualer Wasserverlust: Meßzeit 7,5 Stunden bei durchschnittlich 26,7°C und 64 % rel. Luftfeuchte.

| <u>Typ der Dungprobe</u> | <u>höchste Wasseraufnahme rel. zur Vormessung</u> |
|---|---|
| größerer Kötter (61,9 g Trockengewicht) | 45,7 % |
| kleinerer Kötter (25,7 g Tg.) | 65,5 % |
| Pelletgruppe (4,7 g Tg.) | 184,0 % |
| Einzel pellet (0,6 g Tg.) | 183,3 % |

Tabelle 5: Maximale prozentuale Wasseraufnahme: Meßzeit 16 Stunden bei durchschnittlich 18,0°C, 97 % rel. Luftfeuchte und 20,2 mm Niederschlag.

IV.Diskussion der Ergebnisse

IV.1. Verteilung der Tiere auf die Weideflächen A und B:

Wie aus der geobotanischen Charakterisierung des Untersuchungsgebiets, zu erkennen ist, gibt es Unterschiede im Relief, der Exposition und der Pflanzengesellschaft, zwischen den Habitaten A und B. Daher kann man von zwei unterschiedlichen Makrohabitaten für Lebewesen ausgehen, wenngleich diese Unterschiede nicht so entscheidend sein dürften, wie der Unterschied zwischen Wald und offenem Feld, der bereits Gegenstand vieler Untersuchungen geworden ist (z.B. MOHR 1943, LANDIN 1961 u. HANSKI & KOSKELA 1977).

Nur wenige Arbeiten vergleichen verschiedene Weideflächen der gleichen Region untereinander: RICOU & LOISEAU (1984) vergleichen eine gutgedüngte Fettweide mit einer Magerweide im französischen Zentralmassiv. Hanski (1980a,) vergleicht mehrere nahe beieinander gelegene Weideflächen in Südengland.

Habitat A, eine bis zu 50m tiefe Mulde, deren hauptsächlich besammelter Hang, eine NW-Exposition zeigt, wurde im April, Mai und November von deutlich weniger Tieren besiedelt, als unter der Voraussetzung einer Gleichverteilung über A und B erwartet wurde. Im September und Oktober hingegen lagen die Verhältnisse gerade umgekehrt.

Im Falle des Aprils und des Novembers, liegt die Vermutung nahe, daß die Geländeform und Exposition der Fläche A, diese, infolge der schlechten Strahlungsbilanzen und der Möglichkeit der Bildung eines Kaltluftsees in der Mulde, anfällig für Spät- bzw. Frühfröste machten.

Dagegen bildet die Fläche B den Kopf und Oberhang eines nach SW exponierten Hügels, der in diesen Monaten wesentlich günstigere klimatische Verhältnisse ermöglicht.

Daher dürfte die Produktivität der Weidefläche B in diesen Monaten höher gelegen haben, weshalb die Schafe dieses Gebiet längere Zeit begrast haben dürften und damit der Coprophagenfauna, zusätzlich zu den rein klimatischen Faktoren, dort günstigere Voraussetzungen zur Verfügung gestanden haben.

Im Mai, als die Bedingungen für die Fläche A besser wurden, könnte die Besiedelungsgeschichte der zurückliegenden Monate, die zu dieser Zeit klimatisch noch nicht benachteiligte Fläche B, bevorzugt haben.

Nach der Rückkehr der Schafherde Anfang September: es war ein trocken-heißer Sommer gewesen, bot nun die Fläche A klimatisch günstigere Möglichkeiten, da die Sonneneinstrahlung dort geringer war und die Muldenform günstigere Feuchtigkeitsverhältnisse bot.

Entsprechend finden sich in diesem Monat signifikant mehr Tiere in der Fläche A.

Dieser umgekehrte Trend bleibt aus den gleichen Gründen wie im Mai auch im Oktober bestehen, obwohl dann die klimatische Benachteiligung der Fläche B nachläßt.

Im November schließlich, nach den ersten Frösten, dreht sich der Trend erneut zur Fläche B um (Vergleiche Klimadiagramme II.1.5. !).

Diese an sich plausiblen Erklärungen müssen aus mehreren Gründen Spekulation bleiben:

- 1.) Gefundene Unterschiede können schwerlich mit Unterschieden in der Kombination abiotischer Grundfaktoren in den beiden Habitaten gedeutet werden, da die anderen Variablen nicht ausgesondert werden konnten und diese nicht in jedem Fall gleichmäßig über die Habitate verteilt waren.
- 2.) Die Entfernung zwischen den Flächen ist sehr gering: sie werden nur von einem Wirtschaftsweg getrennt, sodaß insbesondere für mobilere Arten nahezu keine Migrationshürden bestehen.

Es erscheint plausibel, für kleine Arten, eine Tendenz anzunehmen, an einer einmal aufgesuchten Ressource zu bleiben, bzw. für große Arten, eine Tendenz, eine andere, eventuell bessere Ressource, aufzusuchen.

Für kleine Arten ist das Risiko (allgemeiner: die Kosten) eines Ortswechsels höher, als für größere Arten, insbesondere bei größeren Entfernungen (HANSKI 1980a, 1980b).

Aus der Theorie der optimalen Nutzung einer Ressource mit "flickenteppichartiger" Verteilung (PARKER & STUART 1976), läßt sich folgern, daß kleine Arten längere Zeit in ein und derselben Dungportion verbleiben, da für sie der "Wert" eines einzelnen Faeces höher ist, als für eine größere Art.

Für eine große Art erscheint die ganze Weidefläche mit allen Exkrementhaufen, wie eine einzige Einheit, während eine kleine Art in ihrem Leben, nur eine begrenzte Anzahl einzelner Dungportionen aufsuchen kann und jede von ihnen, für eine kleine Art, ein getrenntes Habitat darstellt.

Aus der Konkurrenztheorie für eine fleckenartig verteilte Umwelt (z.B. LEVIN et al. 1984) folgt: Für eine kleine Art ist die Verteilung der Ressourcen in Form eines "Flickenteppichs" bedeutender und damit die Möglichkeit einer stabileren Koexistenz ähnlicher Arten wahrscheinlicher, als bei großen Arten.

Diese Folgerung ist auch für die Deutung der Phänologischen Daten der Arten (Kap. IV.2.) bedeutsam.

3.) Insbesondere Zufallsprozesse, wie die Besiedlung unbewohnter Areale durch eine zuerst, bzw. früh eintreffende Art, die ihren Ausbreitungsherd eventuell nur auf einer der Teilflächen hat und die andere Fläche nicht, langsamer, oder kaum erreicht, können eine große Rolle spielen (Prioritätseffekt: HANSKI 1987b).

Dies ist im Verlauf meiner Untersuchungen im Frühjahr und erneut, im Frühsommer-Herbst möglich, da infolge des Fernbleibens der Schafsherde für mehr als 3 Monate, nach deren Rückkehr nahezu "jungfräuliche" Bedingungen für die Coprophagenfauna vorgelegen haben dürften.

Im Falle der Arten mit nur 1 Generation im Jahr, die die ungünstige Jahreszeit bekanntermaßen in Dung und Erde verbringen und im Falle der paracopriden Arten, die infolge ihres Verhaltens relativ ortstreu sind, sind diese Zufallseffekte nicht in gleicher Weise wichtig, da sie auf den seit vielen Jahren beweideten Flächen heimisch sein dürften.

IV.1.1. Einzelne Arten

IV.1.1.1 Bevorzugung des Makrohabitats A:

-*Aphodius haemorrhoidalis* im Mai: Nach HORION (1958) kommt diese Art v.a. im Norden, bzw. weiter im Süden in montaner-subalpiner Lage vor. Sie ist wahrscheinlich eine eher kälteliebende Art, womit ihre Bevorzugung des kühleren und feuchteren Makrohabitats erklärbar wäre.

Allerdings konnte die Art nur in einem Monat beobachtet werden, weshalb der Effekt auch auf Zufall beruhen könnte.

-*Apho.luridus* im April: Diese laut HORION (1958) in Deutschland xerotherme Standorte liebende und nach LANDIN (1961) offene Habitate bevorzugende Art, bevorzugt im April das Makrohabitat A und im Mai das Makrohabitat B.

Diese auffällige Änderung ist mir aus der Ökologie der Art heraus unverständlich.

-*Apho.fimetarius* im Oktober: Eine Art mit mindestens 2 einander überlappenden Generationen im Jahr. Denkbar wäre, daß die Überdauerungsstadien der Nachkommen der zahlenmäßig selteneren Frühjahrsgeneration, den Sommer auf der klimatisch günstigeren Fläche A verbracht haben und es deshalb dort im Oktober zur Massenentwicklung dieser Art kam.

Wegen der hohen Dominanz von *Apho.fimetarius* im Oktober, erklärt sich mit der Tendenz dieser Art zur Fläche A auch die Tendenz der Gesamtindividuenzahl des Monats, zu dieser Fläche.

-*Apho.sticticus* im Mai: Laut HORION (1958) kommt diese Art in Deutschland v.a. in und an Wäldern vor. Die Fläche A wird an einer Seite von einem Waldrand begrenzt.

Auch ihre klimatischen Bedingungen sind milder, feuchter und ausgeglichener, als die der Fläche B und ähneln damit mehr den Verhältnissen von Wäldern.

IV.1.1.2. Bevorzugung des Makrohabitats B:

-*Apho.luridus* im Mai: entgegen der Tendenz dieser Art zur Fläche A im April, erscheint ihre Bevorzugung von B im Mai verständlich.

-*Apho.pusillus* im Mai: Nach HORION (1958) in Österreich eine xerotherme Art. Seine Tendenz zur Fläche B im April, ist jedoch nicht signifikant.

-*Apho.sphacelatus* im Monat November: Wegen der hohen Dominanz dieser Art im November, erklärt sich mit der Tendenz dieser Art zur Fläche B, auch die Tendenz der Gesamtindividuenzahl des Monats, zu dieser Fläche.

Hier genügt zur Erklärung die im Spätherbst klimatisch bessere Situation der Fläche B.

-Die Tendenz zum Makrohabitat B von *Onthophagus ovatus* im April und Mai und *Cercyon haemorrhoidalis* im Mai sind bestenfalls für *Onth.ovatus* im April, über die allgemein bessere klimatische Situation von B im zeitigen Frühjahr zu erklären.

HANSKI (1980a) konnte zeigen, daß häufige Arten geklumpt auf wenige Weideflächen vorkommen, wohingegen seltenere Arten relativ gleichmäßiger auf die einzelnen Weideflächen verteilt vorkommen.

Mobilere Arten, die weite Strecken zurücklegen, sind meist gleichmäßiger über die einzelnen Weideflächen verteilt, als weniger mobile Arten.

Unterschiede in der täglichen Flugperiodik verringern die numerische räumliche Kovarianz der Arten und erhöhen damit die Wahrscheinlichkeit der regionalen Koexistenz (HANSKI 1987a).

HANSKI (1980b) konnte zeigen, daß zu Beginn der jährlichen Schwärmzeit einer Art, die Varianz in der Abundanz dieser Art zwischen verschiedenen Weideflächen höher liegt, als am Ende dieser Zeit.

Dieser Befund wäre an einzelnen Arten, in den Monaten ihres Vorkommens und ihrer Verteilung auf A und B, zu untersuchen.

Weiter konnte er feststellen, daß der Zusammenhang zwischen der Varianz des Auftretens einer Art und ihrer Abundanz, zwischen zwei Weideflächen größer ist, als zwischen verschiedenen Exkrementportionen auf der gleichen Weidefläche.

Er konnte keinen Zusammenhang zwischen der räumlichen Variation in den Abundanzen der Arten und der Zeit ihres saisonalen Auftretens finden, wodurch angenommen wurde, daß sich verschiedene Weiden in abiotischen und biotischen Faktoren, die den Erfolg der Fortpflanzung entscheidend beeinflussen, unterscheiden müssen.

Wären die Weiden in dieser Hinsicht gleich, hätte ein synchronisiertes saisonales Auftreten der Arten eine Verminderung der Variabilität in den Abundanzen der Arten auf verschiedenen Weideflächen zur Folge.

IV.2. Verteilung der Arten auf die Probenmonate:

Durch das Fehlen der Sommermonate, läßt sich die in meiner Untersuchung festgestellte Phänologie der 34 untersuchten Arten nicht ohne Weiteres in den Kontext bestehender Ergebnisse (u.a BREYMEYER 1974, HANSKI u. KOSKELA 1977, HANSKI 1980b, HOLTER 1982, deGRAEF u. DESIERE 1984, AVILA & PASCUAL 1988a) einfügen. So erscheint mir z.B. *Aphodius pusillus* als strenge Frühjahrsart, obwohl sie in England durchaus bis in den September hinein vorkommen kann (HANSKI 1980b).

In England und Belgien erscheint *Apho.haemorrhoidalis* im späten Frühjahr, erreicht sein Maximum im Juni und kann bis in den Oktober hinein vorkommen (HANSKI 1980b, deGRAEF u. DESIERE 1984).

Durch das Ausbleiben der Juni-, Juli- und Augustprobe, konnte ich diese Art ausschließlich im Mai feststellen. Im Juni machte diese Art den größten Teil der *Aphodius*larven aus.

Arten mit einer zweigipfligen Verteilung: im Frühjahr und Herbst, und einem Fehlen im Sommer: z.B. *Aphodius sphacelatus* und *Apho.prodromus* zeigen auch bei mir eine solche Verbreitung über die Monate des Jahres, da sie kaum vom Wegzug der Schafherde beeinflusst waren.

Rechnet man die veränderte Situation durch das Ausbleiben der Sommerproben ein, so stimmen die Ergebnisse meiner Untersuchung mit den oben genannten Untersuchungen sehr gut überein. Der Vergleich mit Arbeiten aus anderen geographischen Gebieten ist aber nicht unproblematisch, da man davon ausgehen muß, daß zumindest einige Arten in unterschiedlichen geographischen Regionen, v.a. in verschiedenen Breiten, unterschiedliche Phänologien zeigen. So kann eine im Norden univoltine Art weiter südlich mehrere Generationen im Jahr erzeugen, oder eine im Jahresverlauf "späte" Art, erscheint im Süden bereits früher im Jahr (HANSKI 1980b).

Betrachtet man nur die Phänologie der an den monatlichen Gesamtbiomassen maßgeblich beteiligten *Aphodius*arten, so fällt eine sehr akurate saisonale Separation dieser Arten ins Auge:

-Im April und Mai dominieren *Aphodius pusillus* (diese kleinere Art hauptsächlich über ihre große Abundanz) und *Apho.luridus* (eine wesentlich größere, aber seltenere Art).

-Im September *Apho.rufipes* (zahlenmäßig gering, aber eine der größten *Aphodius*-arten überhaupt).

-Im Oktober *Apho.fimetarius* (die einzige häufige Art im Oktober: von mittlerer Größe).

-Im November *Apho.sphacelatus* (die einzige häufige Art im November: relativ klein).

Um zu klären, ob es zwischen diesen Arten zu einer langfristigen, lokalen Resourcenteilung in der geschilderten Weise gekommen ist, die auch der Besonderheit der sommerlichen Unterbrechung im Nahrungsangebot Rechnung trägt, müßte diese Untersuchung wiederholt werden.

Im Allgemeinen wird angenommen, daß sich die saisonale Einischung der Arten einer Gilde, hier der Gattung *Aphodius*, in langen Zeiträumen interspezifischer Konkurrenz, zur Ermöglichung der Koexistenz möglichst vieler Arten herausgebildet hat, und nun im Genom der Arten in einer gewissen Variabilität fixiert ist (z.B. PIANKA 1980).

HANSKI u. KOSKELA (1979) kommen im Vergleich zwischen carnivoren und coprophagen Gilden von Dungbewohnern zur Vorhersage, daß die jahreszeitliche Dimension für Coprophage entscheidender sei, als für Carnivore, mit dem Ergebnis, daß die mittlere Nischenüberlappung für Arten der ersten Gruppe geringer sei, als für die zweite. Die oben genannte Arbeit der beiden Finnen ergab genau die erwarteten Resultate.

HOLTER (1982) kommt in seiner Arbeit, besonders durch die Feststellung der ungleichmäßigen Verteilung der Ressourcennutzung im Jahresverlauf (er zog zu diesem Zweck außer den gefundenen Abundanzen auch Respirationsmessungen heran), zum Ergebnis, daß die Segregation der Arten über das Jahr, keine durchschlagende Evidenz

für eine zeitlich zurückliegende Auseinandersetzung zwischen den Arten mit dem Resultat der Konkurrenzvermeidung darstellt.

Meine Ergebnisse, reine Abundanzwerte, unterstützen die Auffassung einer weitestgehenden Konkurrenzvermeidung der wichtigsten *Aphodius*-arten im Jahresverlauf, da die hinsichtlich der Biomasse bedeutenden Arten, zeitlich nicht gemeinsam auftreten.

Eine endgültige Klärung dieser Frage ist nur über Experimente, wie die von CONNELL (1980) konzipierten, möglich.

Anders als die Gattung *Aphodius* zeigen weder die Hydrophilidae noch die paracopriden Scarabaeidae, eine saisonale Segregation.

Während die Hydrophilidae ein deutliches Maximum im Frühjahr erreichen und im Herbst wesentlich schwächer vertreten sind, erreichen die großen Paracopriden der Gattung *Onthophagus* im September ihre maximale Verbreitung (die kleine und häufige Art *Onth. ovatus* ist im April und Mai am häufigsten).

Allerdings ist meine Erfassung der Paracopriden sicher nicht quantitativ, da ich sie nur fangen konnte, wenn sie gerade die Faeces aufsuchten.

Im Frühjahr, zur Zeit der Fortpflanzung, die sie hauptsächlich in ihren Erdbauten verbringen, entgingen mir Onthophagen sicher in großer Zahl.

Die allgemeine Seltenheit der paracopriden Lebensweise in nördlichen Breiten (in den arktisch-subarktischen und temperaten Klimaten herrschen Aphodiinae mit einer endocopriden Lebensweise vor, während in warmgemäßigten (mediterranoide) Klimaten Geotrupinae und Scarabaeinae mit einer para- und telecopriden Lebensweise und in tropischen Klimaten nur noch Scarabaeinae mit vorwiegend paracopriden Lebensweise vorherrschen: HALFFTER & MATTHEWS (1966), die weitestgehende Vermeidung von Konkurrenz mit den endocopriden Aphodiinae und die Koexistenz einer geringen Anzahl paracopriden Arten auf meinen Untersuchungsflächen, ergeben wohl keinen Zwang zur saisonalen Einnischung. Außerdem erreichen die paracopriden

Arten der gemäßigten und mediterranen Zonen ihre maximale Abundanz im Frühjahr und im Herbst (DOUBE 1986), während die Aphodiinae auch den Sommer nicht aussparen.

In Bezug auf die Hydrophilidae zeigt der Vergleich mit den phänologischen Ergebnissen anderer Untersuchungen (HANSKI 1980, de GRAEF u. DESIERE 1984, RICOU u. LOISEAU 1984), daß ein meist vorhandenes 2. Maximum der saisonalen Verbreitung im August-September bei meiner Untersuchung, eventuell infolge der Sommerweidepause fehlt. Für das Fehlen einer saisonalen Einnischung der Arten können auch die trophischen Beziehungen zwischen den Arten und der Nahrungsressource verantwortlich sein: die Larven der Hydrophilidae sind anders als die Imagines, carnivor, wodurch sich die intraspezifische Konkurrenz zwischen Larven und Imagines verringert.

Viele *Cercyon*-Arten ernähren sich nicht ausschließlich von Dung (sie sind nicht im strengen Sinne coprophag), sondern können z.B. auch von Detritus leben: sie sind Nahrungsgeneralisten mit saprophager Diät (KOCH 1989).

Im Kontrast dazu sind, nach HANSKI u. KOSKELA 1977, die Arten *Sphaeridium scarabaeoides* und *Sphaeridium lunatum*, wie die meisten Arten der Gattung *Aphodius*, echte Dungspezialisten.

IV.3. Verteilung der Arten auf die Exkrementklassen

Obwohl Pelletgruppen im Durchschnitt kaum trockener und kleiner (Trockengewicht) waren als Kötter, wurden sie doch wesentlich weniger besiedelt.

Es war keine Art zu finden, die von diesem Trend abwich und Pellets bevorzugt besiedelt hätte.

In diesem Zusammenhang sind die von mir auf dem Dach des Tierhauses gemachten Mikroklimamessungen sehr aufschlußreich (Vergl. III.2.):

An den von Mitte August bis Anfang September gemachten Messungen fiel eine starke Korrelation zwischen dem Typ (Größe und Exkrementklasse) einer Dungprobe und dem Wasserverlust auf.

LUMARET u. KIRK (1987) kamen bei ihren Messungen in Südfrankreich auf vergleichbare Werte. Bei 25°C und 60 % rel. Luftfeuchte verloren Kötter in 3 Stunden 13-24 %, Pelletgruppen durchschnittlich 37,2 % und Einzelpellets durchschnittlich 55,4 % ihres Wassergehaltes.

Pellets stellen also v.a. in trockenheißen Monaten ungünstige Mikrohabitate dar, da sie kaum zur Speicherung von Feuchtigkeit und damit zur Kühlung fähig sind.

Besonders für kleinere Arten, die, wie oben angedeutet, weniger mobil sind, ist die "richtige" Wahl des Mikrohabitats bereits bei der Ankunft auf der Weide lebenswichtig.

Infolge des Klimas verwundert es nicht weiter, daß auch größere Arten wie *Aphodius luridus* im Frühjahr an Pellets anzutreffen sind, hingegen *Apho.rufipes* und *Apho.rufus* im September, Pellets völlig meiden.

IV.4. Verteilung der Tiere auf die Oberflächenstrukturen

Die Oberflächenklassen feucht, ledrig und trocken korrespondieren beschränkt mit dem Alter der Faeces, da sie nach einer vorangegangenen Austrocknung, auch nach einer Wiederbefeuchtung durch Regen, Nebel oder Tau, nicht zur ursprünglichen Struktur zurückkehren. Im Freiland hängt es von vielen klimatischen Faktoren ab, wie schnell die fortgeschritteneren Strukturen: ledrig und trocken erreicht werden. Allgemein kann nur gesagt werden, daß das Erreichen des ledrigen Zustandes, ausgehend vom frischen Zustand, schneller von Statten geht, als das Erreichen des trockenen Zustandes vom ledrigen aus. Die 3 Klassen geben also nur ein grobes und relatives Maß für das Alter der Faeces und damit für eine **Sukzession** (heterotrophe Sukzession: CONNELL & SLATYER 1977) in der Besiedelung wieder: feucht-frisch, ledrig-mittelalt, trocken-alt.

Die meisten Individuen befanden sich in den beiden feuchteren und damit jüngeren Oberflächenklassen. Einzelne Arten bevorzugten meist die ledrigen, also mittelalten Dungportionen, oder unterschieden nicht zwischen den beiden feuchteren Oberflächenklassen.

Zu ähnlichen Ergebnissen kam AVILA (1988), der Kuhfladen in 4 "Textur"-klassen aufgliederte: frisch, semifrisch (Lederhaut), semitrocken (Außenkruste) und trocken (durch und durch trocken); und fand, daß, abhängig von der Temperatur, eine der beiden mittleren "Texturen": "semifrisch", bzw. "semitrocken", bevorzugt wird.

Eine Bevorzugung ganz frischer Proben zeigte nur *Sphaeridium scarabaeoides* im April; eine Bevorzugung alter Proben nur *Aphodius fimetarius* im Oktober.

Diese Befunde decken sich gut mit Ergebnissen z.B. von MOHR (1943) und HANSKI & KOSKELA (1977): So teilt MOHR (1943) *Spha.scarabaeoides* in seine 1. Mikroserie der Sukzession am Kuhfladen ein und vermerkt für diese Art einen Ankunftszeitpunkt ab wenigen Minuten bis nach ca. 3h nach Deponieren eines Kuhfladens.

MADLE (1934) bemerkt, daß Kuhfladen, welche jünger als 2 Tage sind, nicht von Aphodien besiedelt werden, daß aber *Spha.scarabaeoides* auch jüngere Kuhfladen

besiedelt. MOHR (1943) teilt *Apho.fimetarius* in seine 3. und damit letzte Mikroserie ein, mit einer Ankunftszeit von 3-10 Tagen nach Deponieren eines Kuhfladens. HANSKI & KOSKELA (1977) fanden für die Gilde der eigentlichen Dungspezialisten eine maximale Abundanz nach etwa 2,5 Tagen.

Für *Spha.scarabaeoides* geben sie eine maximale Abundanz bei 1,9 Tagen an und ordnen diese Art damit in die Gilde der echten Dungspezialisten ein. Für *Apho.fimetarius* geben sie eine maximale Abundanz nach etwa 7,8 Tagen an; aus diesem Grund reihen sie diese Art nicht als echten Dungspezialisten ein, sondern ordnen ihn der Generalisten-Gilde: mittlere maximale Abundanz: 6,5 Tage, unter.

VALIELA (1974) und RICOU & LOISEAU (1984) bemerken, daß die Fauna alter Faeces (ab ca. 5 Tagen) immer mehr der Fauna der Umgebung: Boden und Vegetation ähnelt und kaum noch Dungspezialisten enthält. HANSKI (1987b) erläutert, daß ephemere Habitate in der Regel zu Beginn ihrer Existenz maximal unterschiedlich von der Umgebung sind und im Laufe der Zeit, immer weiter ihre Abgesondertheit verlieren. Im Verlauf des Älterwerdens eines Faeces kann man auch eine Larvalsukzession beobachten, welche in enger Assoziation zur Sukzession von Pilzen und Bakterien steht (LAURENCE 1954): *Aphodius*-larven treten erst später in der Sukzession nach etwa 20 Tagen auf (LAURENCE 1954, MOHR 1943, BREYMEYER 1974 und RICOU & LOISEAU 1984), daher enthielt die Juniprobe zwar noch einige *Aphodius*-larven, aber keine Imagines.

IV.5. Verteilung der Tiere auf den Wassergehalt

Ich konnte, sowohl in der Individuenzahl, als auch in der Biomasse, Artenzahl und in der Diversität, einen klaren Trend zu den feuchtesten Proben (> 80 % Wassergehalt) feststellen. Nur im September waren die etwas trockeneren Proben zwischen 75 % und 80 % attraktiver. Umgekehrt wurden Proben mit einem Wassergehalt unter 75 % (bzw. im September unter 70 %), stark gemieden.

Der Verlauf des Wassergehaltes in der Geschichte eines individuellen Faeces (in aller Regel: ein mehr oder weniger langsames Austrocknen), ist eng verknüpft mit der Abfolge der verschiedenen Arten von Lebewesen am Dung. Er sollte daher in Beziehung zum Faktor Oberflächenbeschaffenheit und damit, mit Einschränkungen, auch zum Alter des Faeces, gesehen werden.

Für die drei wichtigsten Funktionen der Resource Dung für die Käfer: Nahrung, Lebensraum und Fortpflanzung: Paarungstreffpunkt und Eiablageort, gelten nicht immer die gleichen Anforderungen, manchmal liegen sie sogar im Widerspruch zueinander (OTRONEN & HANSKI 1983, HANSKI 1990), und sollten daher getrennt betrachtet werden.

Funktion des Dungs als Nahrungsresource:

Der allgemeine Trend zu feuchten und damit verbunden, meist frischen Proben, läßt sich damit erklären, daß diese durch einen hohen Gehalt an verwertbaren Nährstoffen ein Maximum an möglicher Verweildauer an ein-und-derselben Resource ermöglichen.

Der Wert einer einmal gefundenen Resource hängt vom durchschnittlichen Wert der Ressourcen in der Umgebung und der durchschnittlichen Suchzeit ab.

Der Wechsel an eine andere Dungportion bringt v.a. für kleine Arten hohe energetische Kosten und Risiken mit sich, sodaß auf der Vermeidung unnötiger Ortswechsel ein hoher Selektionsdruck liegen dürfte.

Wegen der Morphologie der Mundwerkzeuge ist es den Imagines der Scarabaeidae (und Hydrophilidae?) nicht möglich partikuläre Nahrung zu zerkleinern. Nach MADLE (1934) geschieht die Nahrungsaufnahme bei ihnen rein leckend, wobei sie auf das Vorhandensein von flüssiger bis zähplastischer Dungmasse angewiesen sind. Infolge dessen besteht ihre Hauptnahrungsquelle, aus von Herbivoren vorverdaulichem und mit Bakterien angereichertem Pflanzenmaterial, bzw. im Dungsafte gelösten Nährstoffen.

HATA & EDMONDS (1983) berichten über die Anpassung der Mundwerkzeuge, EDMONDS (1974) über Anpassungen im Verdauungstrakt adulter Imagines von *Aphodius* an diese Diät.

Die von den Imagines genutzten Fraktionen sind natürlicherweise sehr empfindlich gegen die sofort einsetzenden mikrobiellen Abbauvorgänge, bzw. physiochemische Phänomene wie Auswaschung durch Regen, Austrocknung durch Sonne und niedrige Luftfeuchte.

Laut WAKSMAN et al. (1939) sinkt der Anteil an löslicher organischer Materie bei der Degradation von Pferdeäpfeln bei ca. 28°C in den ersten 50 Tagen um durchschnittlich 35 %: von ca. 6 % auf 3,9 % des Trockengewichtes. Der Gehalt an unlöslichem Protein sinkt nur um ca. 10 %.

Aus diesem Grund wird klar, daß die Imagines echter Nahrungsspezialisten, auf feuchten und frischen Dung angewiesen sind (LANDIN 1961).

Obwohl einmal ausgetrockneter Dung nach einem Regen wieder feucht werden kann (Vergl. Kap. III.2 !), hat er doch meist einen großen Teil, jener vom Vieh vorverdaulichem und mit Bakterienmaterial angereicherter Fraktion verloren, die die Hauptnahrungsquelle für die coprophagen Käferimagines darstellt.

Vor allem Regen wäscht einen großen Teil der löslichen Nährstoffe aus den Außenbereichen, bzw. infolge der Bioturbation der dungbewohnenden Arten, auch aus dem Inneren der Proben (MADLE 1934).

Im Falle von Arten wie *Aphodius fimetarius*, die später in der Sukzession auftreten, bleibt zu spekulieren, ob sich ein Teil der in den eventuell einmal ausgetrockneten

Dungproben verbleibenden Substanzen, in neu hinzukommendem Wasser löst und in dieser Form den Käfern wieder zugänglich ist, oder ob andere Nahrungsquellen, z.B. Pilzhyphen mit deren Mundwerkzeugen abgegrast werden können. Trotz seiner Präferenz für alte Faeces, meidet auch *Apho.fimetarius*, trockene Exkreme. Im Oktober (dem Monat seines größten Vorkommens) vermeidet er Proben mit einem Wassergehalt unter 75 % (53 statt 93 erwarteten Individuen).

Für die Larven der Scarabaeidae gelten völlig andere Bedingungen: Sie sind in der Lage, mit den kräftigen Molaren ihrer Mandibeln, selbst alten und ausgetrockneten Dung zu zermahlen. Das zerkleinerte Material wird mit dem erbrochenen Mitteldarmsekret eingespeichelt und von den kräftigen Enzymen, bzw. mit Hilfe von bakteriellen Symbionten (HALFFTER u. MATTHEWS 1971) aufgeschlossen.

Die Larven können lange Zeit konservierte Nährstoffe aus unverletzten Zellverbänden der Futterpflanzen der Herbivoren freisetzen, bzw. sich von der im Substrat noch reichlich vorhandenen Cellulose und den im Verlauf von deren mikrobiellem Abbau freiwerdenden Nährstoffen, ernähren.

Die Rolle symbiontischer Mikroorganismen bei der Ernährung der Larven ist umstritten: so berichtet z.B CHARPENTIER (1968), von der aseptischen Aufzucht von *Aphodius*-larven.

RICOU u. LOISEAU (1984) fanden bei ihren Untersuchungen in den Höhenlagen des französischen Zentralmassivs, im Monat Juni 1978 noch nach 15 Tagen nach Auslegen der Dungportionen, nur Imagines der Scarabaeidae, 1980 aber, nach 30 Tagen bereits 65 % Larven und nur noch 35 % Imagines. Im Juli 1978 waren es bereits nach 15 Tagen, 92 % Larven und im Juli 1980 nach 30 Tagen 100 %.

BREYMEYER (1974) fand bei ihren Untersuchungen einer montanen Schafweidelandschaft in den Karpaten (Polen), im Mai 1970 nach 1-3 Tagen keine Larven und nach 30 Tagen 100 % der Scarabaeidae-Fraktion in Form von Larven.

Die Verhältnisse im Mai 1971: noch nach 6 Tagen keine Larven - nach 10 Tagen 59,55 % Larven und nach 15 Tagen: 96,98 %. Im Juni 1970 waren bereits nach 1 Tag 0,43 %

der Scarabaeidae-Biomasse Larven; nach 10 Tagen waren es bereits 81,52 % und nach 30 Tagen 26,23 %. Im Juni 1971 waren es bereits nach 3 Tagen 10,95 % und nach 30 Tagen: 63,95 %.

Die unterschiedlichen Nahrungsressourcen von Imagines und Larven reduzieren die intraspezifische Konkurrenz bei den Scarabaeidae und Hydrophilidae.

Während es bei Ersteren die gleiche Resource, aber in unterschiedlicher Qualität ist (beide Stadien sind coprophag), so sind bei den Larven bzw. den Imagines der Hydrophilidae, zwei völlig verschiedene Ernährungsmodi verwirklicht: die Larven sind carnivor - die Imagines coprophag.

Funktion des Dungs als Lebensraum:

Ein hoher Wassergehalt verringert die Gefahr, daß infolge hoher Einstrahlung und hoher Lufttemperatur die Innentemperatur der Dungprobe für die Käfer kritische Werte annimmt. Auch aus diesem Grund sollten die Käfer feuchte und große Proben bevorzugen.

Funktion des Dungs bei der Fortpflanzung:

Insbesondere für die Wahl des Eiablageortes könnten andere Präferenzen gelten, als für die Wahl der Nahrungsresource, des Aufenthaltsortes und des Paarungstreffs.

So fanden OTRONEN u. HANSKI (1983), daß reife Weibchen von *Sphaeridium spec.* Dungportionen zeitiger verlassen, als Männchen und unreife Weibchen. Sie spekulieren, ob reife Weibchen eher wechseln, da der zur Paarung und zum Fressen geeignete Faeces zur Eiablage zu stark besiedelt, oder anderweitig unattraktiv sein kann. Wenn sich reife Weibchen aber zum Bleiben entscheiden haben, bleiben sie meist länger als unreife Weibchen und Männchen und beginnen mit der Eiablage.

Wie oben ausgeführt, benötigen Larven, keinen hohen Wassergehalt zu ihrer Ernährung.

LANDIN 1961 konnte zeigen, daß sich einige Larven (z.B. *Aphodius rufipes* und *Apho.rufus*), durch eine hohe Resistenz gegen Hitze auszeichnen: bis zu 47°C bis zur Immobilisierung - das entspricht der Obergrenze für die Imagines der Sommergeneration von *Apho.fimetarius*. Zur Eiablage sind deshalb auch Dungportionen geeignet, die für eine Besiedelung durch Imagines ungeeignet wären. Im Allgemeinen wird jedoch angenommen, daß die Larven der Aphodiinae weniger tolerant gegen Austrocknung sind, als die dazugehörigen Imagines; besonders das erste Larvenstadium ist empfindlich gegen Austrocknung; es verfügt über eine lange, hydrophob wirkende Beborstung von ungefähr 2/3 des Körperdurchmessers, welche die Larve, vor einem hohen Wassergehalt schützen (MADLE 1934). Die weiteren Stadien sind weniger empfindlich und neigen dazu die Grenzschicht zwischen Dung und Boden aufzusuchen, bzw. sich oberflächlich einzugraben, falls die klimatischen Bedingungen zu schlecht werden.

Die paracopride Lebensweise ist erneut ein Weg, sich von den Unsicherheiten des Klimas und der Nahrungskonkurrenz zu emanzipieren, indem die Imagines und die Larven den größten Teil ihres Lebens unter der Erde verbringen. Allerdings dürfen auch für diese Gruppe von Dungkäfern die Faeces nicht zu trocken sein, da sie sonst nicht mehr für den Abtransport zu verarbeiten und auch nicht zu verzehren, bzw. als Eikokon zu nutzen sind.

IV.6. Verteilung der Tiere auf die Probengrößen (Trockengewicht)

Es konnte ein allgemeiner Trend zu größeren (> 20 g), aber nicht allzugroßen (<40 g) Proben festgestellt werden. Dies wird auch durch die relativ kleinen Korrelationskoeffizienten mit der Probenbiomasse, bzw. der Individuenzahl deutlich.

Die Vermutung einer nichtlinearen Regression, wie sie von OLECHOWICZ (1974) für Imagines der Scarabaeidae gefunden und graphisch wiedergegeben, aber leider nicht als Koeffizient mit einer Signifikanzangabe präsentiert wurde, konnte nicht bestätigt werden.

AVILA & PASCUAL (1986) fanden in der Sierra Nevada (Andalusien, Spanien), keinen bedeutenden Zusammenhang zwischen der Probegröße (hier als Volumen gemessen) und der Anzahl besiedelnder Scarabaeidae. Auf Grund dieses Befunds und der allgemein niedrigen Individuenzahl pro Dungprobe, kommt er zum Ergebnis, daß das Nahrungsangebot kein limitierender Faktor für die Verbreitung der Arten darstellt.

Eine artenspezifische Überprüfung der größten Käferarten: *Aphodius rufipes*, *Apho.luridus*, *Apho.fimetarius* und *Sphaeridium scarabaeoides*, ergab für alle Arten eine Bevorzugung größerer Proben, als es dem allgemeinen Trend entsprechen würde: jeweils Proben > 40 g - im Falle von *Apho.rufipes* und *Apho.fimetarius* auch Proben mit über 60 g Trockengewicht.

Auf einer von 300 Schafen intensiv beweideten Fläche fallen geeignete Exkreme in großer Zahl an, entscheidend sind nur die Fragen: wie schnell findet ein coprophager Käfer eine geeignete Resource ? und, wie stark ist diese zur Zeit seiner Ankunft bereits besiedelt ?

Bei diesen Fragen ist wieder zwischen der **Funktion der Resource zur Ernährung bzw. zur Verpaarung** zu unterscheiden:

- Für den ersten Zweck ist es für ein Individuum günstig, möglichst wenige Konkurrenten anzutreffen
- für die Partnerfindung ist es wünschenswert viele Artgenossen des anderen Geschlechts zu finden.

Es ist nicht bekannt, ob coprophage Käfer zur Partnerfindung **eigene Lockstoffe: Pheromone**, einsetzen, oder ob es die Sinnesqualitäten einer geeigneten Nahrungsresource sind, welche die Chance einen paarungsbereiten Sexualpartner zu finden, steigern. In jedem Fall sind die olfaktorischen Sinnesleistungen copro- und necrophager Käfer beachtlich: eine günstige Nahrungsquelle wird von hungrigen Tieren, über eine Distanz von mehreren 10 m, bei günstigem Wind, noch über eine weitere Strecke, gefunden (DETHIER 1947, LANDIN 1961).

RICOU u. LOISEAU (1984) gelang es regelmäßig *Aphodius* mit Pikrinsäure zu ködern. Sie zitieren zwei Untersuchungen zur Attraktion von Hydrophilidae (THOME & DESIERE 1979) und *Geotrupes stercorosus* (DESIERE 1972). Auf dieses Problem komme ich im nächsten Kapitel (IV.7.) zurück.

In dicht besiedelten Exkrementen kommt es zur unter anderem zu Raumkonkurrenz, eine Form der **Interferenz zwischen Arten**. Im Falle der Imagines, führt die Überbevölkerung eines individuellen Faeces, zur Verdrängung einzelner Individuen. Diese sind gezwungen eine andere Resource aufzusuchen, wodurch sie Zeit und Energie aufwenden und Gefahr laufen einem Predatoren zu begegnen.

Größere endocopride Arten der Gattung *Aphodius* und der Hydrophilidae, haben einen höheren Raumanpruch als kleinere. Große Arten sollten also bereits bei der Auswahl eines Faeces, die Größe in Betracht ziehen, da sie in einem größeren Faeces, mit höherer Wahrscheinlichkeit, einen Platz zur Nahrungsaufnahme, oder einen Sexualpartner finden können.

HANSKI (1987a) kommt zum Ergebnis, daß die Größe eines Mikrohabitats, die jeweils anzutreffende Artengemeinschaft beeinflusst. Er bezeichnet es als wahrscheinlich, daß dahinter die allgemeine Regel zur **Optimierung der Ressourcennutzung** steht, denn es ist für große Dungkäfer unökonomisch, kleine Faeces aufzusuchen, da sie v.a. zur Eiablage größere Mengen Dung benötigen.

In diesem Zusammenhang interpretieren HANSKI & KUUSELA (1983) ihre Ergebnisse, daß die Fauna der coprophagen Käfer in Schafsexkrementen in Dänemark, mehr durch eine kleine Zahl von (spezialisierten?) Arten dominiert wird, als die entsprechende Fauna in Kuhfladen: als einen Effekt der geringeren Größe der Schafsköttel und deren schnelleres Austrocknen, verglichen mit Kuhfladen (LANDIN 1961).

Im Falle der Larven, die nicht ausweichen können, kommt es verbreitet zu Kämpfen, die bis zum Tod eines Kontrahenten gehen können; auch Kannibalismus ist unter dungbewohnenden Larven verbreitet. Bei großen Populationen von Fliegenlarven verringert sich das Gewicht der Puppen und damit die Größe der adulten Fliegen (VALIELA 1969).

IV.7. Betrachtung des gemeinsamen Einflusses von Wassergehalt und Probengröße auf die Verteilung der Individuen und Arten:

Es ist leicht nachvollziehbar, daß große Faeces für viele Arten nur dann attraktiv sind, wenn sie ausreichend feucht sind. Umgekehrt könnte, die vom Wassergehalt optimalste Dungportion, verursacht durch ihre Kleinheit, gemieden werden. Man sollte also starke Wechselwirkungen zwischen diesen beiden Variablen vermuten.

-Für die meisten Arten konnte der gleiche Trend, wie bei den absoluten Individuenzahlen festgestellt werden: Beim Wassergehalt zeigen coprophage Käfer geringere Toleranzen; sie kommen im Wesentlichen nur im relativ engen Bereich von 70-90 % vor und bevorzugen meist Faeces von 80 % Wassergehalt und mehr.

Beim Trockengewicht ist das Spektrum des Auswahlbereichs der meisten Arten weiter und es werden Größen von 20-49 g bevorzugt.

-Innerhalb einer Art (z.B. *Onthophagus ovatus*, *Aphodius sticticus*), kann es in verschiedenen Monaten zu einer Veränderung der Präferenzen kommen. Woher die gefundenen Unterschiede ursächlich kommen, bleibt zu spekulieren. Sie könnten Unterschiede in der Konkurrenzsituation der Art andeuten, mit der Konsequenz, daß bei verstärkter Konkurrenz, auch weniger attraktive Faeces aufgesucht werden. Es kann sich aber auch, um eine völlig unsystematische, rein zufällige Änderung, oder solche, infolge unbekannter Parameter handeln. Leider war KINGs Selektivitätsformel für mich statistisch nicht verifizierbar.

-Auffällig abweichend vom allgemeinen Trend, verhielten sich *Apho.rufipes*, der einen sehr engen Auswahlbereich hinsichtlich des Trockengewichts zeigt und die größten Proben von mehr als 50 g bevorzugt. In Kapitel III.1.4.6. wurde bereits diese Bevorzugung größerer Proben gezeigt und in Kapitel IV.6. diskutiert.

Sie ist eine häufiger in Kuhfladen vorkommende Art, deren Reproduktion in Schafsexkrementen bislang nicht beschrieben wurde.

-*Apho.fimetarius* zeigte genau umgekehrt, wie die meisten Arten, einen weiten Auswahlbereich für den Wassergehalt der Faeces und einen engen hinsichtlich der

Größe. Sie bevorzugte dennoch die allgemein attraktivste Wassergehaltsklasse von $\geq 80\%$ und bevorzugte nur die größten Proben von mehr als 50 g.

Da diese Art eine, in der Sukzession regelmäßig späte Art ist, wurde sie nicht als eigentlicher Dungspezialist bezeichnet (HANSKI & KOSKELA 1977).

HORION (1958) gibt für die Diät von *Apho.fimetarius* alle Kotarten, faulende Vegetabilien und Kompost an. Weiter zitiert er eine Arbeit: van ROSSEN (1954), in der die Art als Schädling von Champignonkulturen beschrieben wird.

Diese Ausführungen (und das in Kap. IV.5. zur Art gesagte) machen verständlich, warum ein weites Spektrum des Wassergehalts gewählt wird.

Was die Bevorzugung der größten Proben, bei einer fast ausschließlichen Beschränkung auf sie, angeht, verweise ich auf Kapitel IV.6.. Hinzu kommt allerdings, daß große trockene Faeces, mehr gegen Hitze isolieren können, als kleine und trockene Faeces.

-*Megasternum boletophagum* zeigt in beiden Variablen große Auswahlbereiche, wenngleich sie sich nicht in allen Monaten gleich verhält. Er bevorzugt trotz seiner geringen Körpergröße, die größten Faeces von 50-98 g, aber gemittelt sehr trockene Proben von 50-69 % Wassergehalt.

HANSKI & KOSKELA (1977) vermerken für diese Art die höchste Abundanz am Dung, nach rund 13,3 Tagen; sie ist also eine, in der Sukzession, sehr späte Art.

Hier muß nun der Zusammenhang zwischen Wassergehalt und Größe zur Sprache kommen: Ein kleiner Faeces trocknet wie in III.2. gezeigt schneller aus, als ein größerer. Da *Mega.boletophagum* eine, in der Ernährung mindestens ebenso variable Art wie *Apho.fimetarius* ist, (nach KOCH 1989 kommt sie, außer in altem Kot, noch in faulenden Vegetabilien, Kompost, Mieten, Detritus, unter Steinen und Rinde, in mesosaprobien Porlingen und sogar auf Kräutern vor), ist ihr Verhalten hinsichtlich des Wassergehaltes verständlich.

Für sie, wie für die vorangegangene Art, ist das Aufsuchen großer Faeces, vielleicht wegen der Präferenz für eher trockene Proben, aus thermischen Gründen notwendig.

-Weiterhin war ich überrascht, daß einige Arten der Hydrophilidae, einer also primär ? wasserlebenden Käferfamilie, die nach HANSKI & KOSKELA (1977) meist relativ früh beim Dung ankommen, wie *Cercyon haemorrhoidalis* (Abundanzmaximum nach rund 2,03 Tagen) und *Cerc.terminatus* (nach rund 4,07 Tagen), deutlich die etwas trockeneren Faeces von 70-79 % Wassergehalt bevorzugen.

Die beiden Arten werden von KOCH (1989) ebenfalls als Nahrungsgeneralisten bewertet. Es scheint also große Unterschiede im Nutzungsmuster der einzelnen Arten der Gattung *Cercyon*, zu geben

IV.8. Dispersion der Individuen und Arten über die Stichproben:

Wie HOLTER (1982), stellte ich fest, daß die Käfer dazu tendieren, in wenigen, bestimmten Faeces zu akkumulieren, wobei verschiedene Arten die gleichen Mikrohabitate bevorzugen. Die Gesamtindividuenzahl und alle daraufhin überprüften häufigen Arten waren geklumpt über die Stichproben verteilt:

-Die individuenreichste Probe beinhaltete 24,9 % aller Individuen und 56 % aller Arten des Monats Mai.

-Bei den einzelnen Arten konnten bis zu 65,6 % aller Individuen dieser Art in einer einzigen Probe gefunden werden: *Sphaeridium scarabaeoides* im April.

Diese Befunde decken sich mit denen von HANSKI (1980a), wonach die häufigeren Arten eher zur Aggregation in wenigen Substraten neigen, als die selteneren.

Nicht bestätigen kann ich sein Ergebnis, daß *Aphodius* stärker zur Aggregation neigen würde, als die Hydrophilidae. Im Gegenteil, die bei mir am stärksten aggregierten Arten waren *Sphaeridium scarabaeoides* (s.o.) und *Cercyon haemorrhoidalis*: 735 Imagines, das sind 31,9 % aller Individuen dieser Art im Mai, konnten in einem Faeces von nur 20,6 g Trockengewicht gefunden werden.

Die räumliche Kovarianz in der Individuenzahl verschiedener Arten und damit deren regionale Koexistenz, wird nach HANSKI (1987a), auch durch unterschiedliche tägliche Schwärmzeiten verkleinert.

Im Allgemeinen wird in einem "flickenteppichartigen" Habitatmuster die Koexistenz vieler Arten, durch eine unabhängig voneinander geklumpfte Verteilung begünstigt.

IVES & MAY (1985) errechneten, daß eine Koexistenz einfacher wird, wenn bereits die Eier einer Art, in einer geklumpten Weise über die Ressourcen verteilt werden.

Dieses Muster der Eiablage findet sich u.a. bei Aphodien und Dipteren, wobei sich bereits die Anzahl abgelegter Eier an der Populationsdichte orientiert (HOLTER 1973, 1974, 1975 u. 1979). HOLTER (1982) vermutet eine intrinsische Disposition der Arten, zur Aggregation, bzw. Akkummulation: In seiner Untersuchung fanden sich in etwa 70

% der Proben weniger als 5 Tiere bzw. keine Tiere (In meiner Untersuchung lag die entsprechende Relation sogar bei 75,5 % !).

Bei einer derartig ungleichmäßigen Verteilung der Individuen, sind die Chancen, durch Zufall einen Partner zu finden, sehr gering. Man sollte also erwarten, daß ein Individuum seinen **Fortpflanzungserfolg** dadurch zu erhöhen versucht, indem es bereits besiedelte Faeces aufsucht. Insbesondere für seltene Arten (nichtlokale, bzw. "sattelite-species": HANSKI 1981 u. 1986), kann man erwarten, daß ein positives Reagieren auf Aggregationssignale anderer Arten, den eigenen Fortpflanzungserfolg steigert, da dadurch die Chance, einen der seltenen Geschlechtspartner in der Vielzahl der zur Verfügung stehenden Köttel zu finden, gesteigert werden kann.

Die stark besiedelten Proben, die jeweils den Großteil aller Individuen der Monate beherbergten, waren meist Köttel mit ledriger Oberfläche, einem Wassergehalt von durchschnittlich über 75 % und einer durchschnittlichen Größe über 20 g.

Unbesiedelte Proben waren ebenfalls meist Köttel (zeigten aber einen deutlich höheren Anteil an Pellets, als die Vergleichsgruppe), aber mit einer überwiegend trockenen Oberfläche, einem durchschnittlichen Wassergehalt von unter 70 % und einem durchschnittlichen Trockengewicht unter 20 g.

Ich halte es daher für wahrscheinlich, daß für die Partnerfindung **kein eigener Mechanismus (z.B. artspezifische Pheromone)** vorhanden ist, sondern, daß eine attraktive Nahrungsresource viele coprophage Individuen mehrerer Arten anlockt und mit der Anzahl angelockter Individuen, gleich welcher Art auch immer, die Chance steigt, einen Sexualpartner zu finden.

Dieser Mechanismus wird zusätzlich wahrscheinlich, da er zur Erklärung der Partnerfindung ausreicht und keine eigenen, mehr oder weniger aufwendigen und damit energiecostenden, Einrichtungen nötig macht (Parsimonitätsprinzip).

IV.9. Ähnlichkeiten zwischen den Arten:

Im **Frühjahr** konnten auf der Ebene einer Ähnlichkeit in der Nischenüberlappung nach COLWELL & FUTUYMA von 25 %, fünf Cluster unterschieden werden, die sich in folgenden Kriterien gleichen, bzw. von anderen Clustern unterscheiden (die Angaben wurden aus den gemittelten Eigenschaften der Proben mit gemeinsamem Vorkommen erhalten):

- 1.) Der Cluster von *Sphaeridium lunatum* mit *Cercyon lateralis*: Auf eine Interpretation wird verzichtet, da die beiden Arten nur in einer Probe gemeinsam vorkamen.
- 2.) Der Cluster von *Aphodius haemorrhoidalis* mit *Cryptopleurum minutum*, *Cerc.lugubris* und *Apho.fimetarius* (1. Subcluster); weiter mit einem Großteil der *Cercyon*-arten: *Cerc.haemorrhoidalis*, *Cerc.terminatus*, *Cerc.melanocephalus*, *Cerc.quisquilius*: Alle im Monat Mai, fast ausschließlich in Kötteln ledriger (*Cercyon*-subcluster) bis trockener Oberfläche (*Apho.haemorrhoidalis* - Subcluster), rel. trocken: 74-78,7 % und rel. klein: 16-20 g.
- 3.) Der Cluster von *Apho.luridus*, *Apho.pusillus* und *Onthophagus ovatus*: Überwiegend in Habitat B, zur Hälfte im April und Mai, etwas häufiger in Pellets vorkommend, frische-mittelalte Proben, rel. feucht: 78,5 % und rel klein: ca. 14 g.
- 4.) Der Cluster von *Spha.scarabaeoides*, *Cerc.impressus* und *Onth.coenobita*: Überwiegend in Habitat B, ausschließlich in frischen Kötteln, überwiegend feuchte: 78,5-80,5 % und große Proben 27-32,6 g.
- 5.) Der Cluster von *Apho.sphacelatus* und *Apho.prodromus*: Überwiegend auf Fläche A im April. Ausschließlich Köttel. Überwiegend frische, feuchte: 79,5 % und große: 39,0 g, Proben.

Im **Herbst** bestanden wesentlich weniger Ähnlichkeiten zwischen den Arten.

Auf der Ebene von 20 % Ähnlichkeit, konnten nur 2 kleine Cluster unterschieden werden:

- 1.) Der Cluster von *Spha.bipustulatum*, *Spha.scarabaeoides*, *Apho.rufipes* und *Apho.rufus*: Fast ausschließlich aus Habitat B, September, ausschließlich Köttel, überwiegend alte, trockene: 74-74,8 % und große: 45,4-55,2 g Proben.
- 2.) Der Cluster von *Apho.fimetarius* und *Cerc.haemorrhoidalis*: Fast ausschließlich auf Fläche A im Oktober, höherer Anteil von Pelletproben, alte, aber relativ feuchte: 77,1 % und große Proben: 47,6 g.

Ein Vergleich mit einem Cluster nach HANSKI & KOSKELA (1977) bringt wenig Übereinstimmung, da zum Teil nach anderen Faktoren geordnet wurde und viele der Arten bei meiner Untersuchung fehlten oder nicht betrachtet wurden.

Nur für 2 Artenpaare erhalten die beiden Finnen ähnliche Ergebnisse: *Cerc.terminatus* - *Cerc.haemorrhoidalis*: >50 % und *Apho.rufipes* - *Apho.rufus*: >45 % .

Die stichprobenweise Betrachtung paarweiser Spearman-rank-Koeffizienten zwischen einigen Arten, lieferte z.T. recht hohe und signifikante Werte: Die von mir untersuchten Artenpaare zeigten meist eine positive Korrelation.

Negative Korrelationen waren sehr klein (unter 0,2) und selten signifikant. Meist rühren sie daher, daß die verglichenen Arten phänologisch nicht gemeinsam vorkommen.

HOLTER (1982) kam zu ähnlichen Ergebnissen, wobei das bei ihm am besten repräsentierte Artenpaar: *Aphodius rufipes* und *Apho.rufus* war. Mit diesem Ergebnis und einer Konkordanzanalyse nach KENDALL (Vergl. SIEGEL 1956 !), kommt er zum Schluß, daß die Käfer dazu tendieren, sich in bestimmten Proben zu akkumulieren und simultan auftretende Arten in den meisten Fällen, dieselben Faeces bevorzugen.

HANSKI (1987b) fand bei einem paarweisen Vergleich coprophiler Arten der Gattungen *Aphodius*, *Cercyon* und *Sphaeridium* eine, in dieser Reihenfolge, zunehmende positive räumliche Korrelation zwischen Arten der gleichen Gattung.

Man kann von "lose gekoppelten Subsystemen" des Lebensraums ausgehen, die sich durch relativ starke Interaktionen innerhalb eines solchen Subsystems, und relativ schwache Interaktionen zwischen 2 oder mehreren Subsystemen, auszeichnen (BEGON & MORTIMER 1986).

IV.10. Welcher Faktorenkomplex (Vergl. Einleitung !) strukturiert die Dunggemeinschaften am nachhaltigsten?

-Den **abiotischen Faktoren** messen unter anderen LANDIN (1961) und VALIELA (1974) die größte Bedeutung zu: Weder Nahrung, noch Predation limitieren das Ökosystem, sondern rasche physiochemische Veränderungen, wie das Austrocknen der Faeces.

-Die Bedeutung der **interspezifischen Konkurrenz um Nahrung** in nordischen Dungsystemen, wird von HANSKI & KOSKELA (1977), HANSKI (1987a), VALIELA (1969) u. (1974) und HOLTER (1982) als gering eingeschätzt, da die vorhandenen Ressourcen nur ungenügend erschöpft werden.

Auch in der Frage nach einer höheren Konkurrenzsituation in der Vergangenheit (CONNELL 1980), als Ursache für die phänologische Einnischung der Arten, ist man sich uneinig.

Ob man Konkurrenz überhaupt durch das gemeinsame Vorhandensein von Arten ("species cooccurrence data") aufspüren kann, wird in einer theoretischen Arbeit von HASTINGS (1986), selbst unter stark vereinfachenden Annahmen, für sehr unwahrscheinlich gehalten.

Man sollte hier in jedem Fall berücksichtigen, daß für verschiedene geographische Regionen, bzw. den in ihnen dominierenden Nutzungstypen coprophager Käfer: endo-, para- und telecoprid, verschiedene Verhältnisse vorliegen können. So sind in mediterranen, bzw. meridionalen Temperaturen, mit einer Dominanz para- und telecopriden Arten, die Dunggemeinschaften wesentlich über eine interspezifische Konkurrenz strukturiert (DOUBE 1986 u. 1990).

-HANSKI & KOSKELA (1977) und HANSKI (1987a), (1987b) u. (1990) betonen die Bedeutung der **Predation** im Dungsystem im Kontrast zum Aassystem, das besonders bei Kleinkadavern deutlich über interspezifische Konkurrenz strukturiert wird.

Ihre Ergebnisse werden z.B. durch OLECHOWICZ (1974) erhärtet, die zeigen konnte, daß 98 % aller Diptereneier und -larven in Schafsfäeces, Predatoren zum Opfer fallen. Hierdurch werden adulte coprophage Käfer, gegenüber den zahlenmäßig weit überlegenen und eine raschere Ontogenese durchmachenden Dipterenlarven, bevorzugt. In geringem Umfang fallen auch adulte Käfer größeren Räubern z.B. *Philonthus splendens*, zum Opfer, wie eine Menge kopf- und prothoraxloser Käfer in meinen Proben zeigte.

- HOLTER (1982) kommt zum Ergebnis, daß infolge der geringen Populationsdichten (auf die gesamten Weideflächen bezogen), der höchste **Selektionsdruck auf der Optimierung der Partnerfindung** liegen sollte. Meine Ergebnisse, die Dispersion der Arten und Individuen betreffend, unterstützen diese Auffassung.

V. Literaturliste:

- Avila,J.M. & Pascual,F. (1986):** Contribucion al estudio de los escarabeidos coprofagos de Sierra Nevada (Granada): IV distribución según la procedencia del excremento. Relación entre el volumen de la muestra y el de los insectos que contiene. (Coleoptera, Scarabaeoidea.) - Actas de las VIII Jornadas A e E, Sevilla, Octubre 1986: S.497-505.
- Avila,J.M. & Pascual,F. (1988a):** Contribucion al estudio de los escarabeidos coprofagos de Sierra Nevada: V. Autecologia de las especies: familias Scarabaeidae y Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). - Eos-Rev. Esp. Entomol. 64: S.15-38.
- Avila,J.M. & Pascual,F. (1988b):** Contribucion al conocimiento de los escarabeidos coprofagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) de Sierra Nevada: III. Distribucion altitudinal y temporal. - Mus.Reg.Sci.Nat.Boll. (Turin) 6 (1): S.217-240.
- Begon,M. & Mortimer,M. (1986):** Population ecology: A unified study of animals and plants. - 2.Aufl. Blackwell, Oxford.
- Bornemissza,G.F. & Williams,C.H. (1970):** An effect of dung beetle activity on plant yield. - Pedobiologia 10: S.1-7.
- Breymeyer,A. (1974):** Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpatians). XI. The role of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the utilization of sheep dung. - Ekol.Polska 22: S.617-634.
- Caughley,G. & Lawton,J.H. (1981):** Plant-Herbivore systems. - In May,R.M.(ed.): Theoretical biology, 2.Aufl., Blackwell, Oxford: S. 132-166.
- Charpentier,R. (1968):** Elevage aseptique d'un Coléoptère coprophage: *Aphodius constans* Duft. (Col., Scarabaeidae). - Ann.Epiphytol. 19: S.533-538.
- Colwell,R.K. & Futuyma,D.J. (1971):** On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. - Ecology 52: S.567-576.

- Connell, J.H. (1980):** Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. - OIKOS 35: S.131-138.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977):** Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. - Am.Nat. 111: S.1119-1144.
- Crespo, G. & Gonzalez, A. (1983):** The quantity and distribution of faeces in a grassland and its influence on soil fertility. - Cuban J.Agricult.Sci.17: S.1-10.
- De Graef, F. & Desière, M. (1984):** Ecologie des Coléoptères coprophiles en prairie permanente paturée. III. Dynamique et phénologie des guildes d'Hydrophilidae, de Scarabaeidae et de Geotrupidae. - Bull.Soc.r.Sci.Liège 53 (3-4): S.158-172.
- Desière, M. (1972):** Étude quantitative des populations de *Geotrupes stercorosus* Scriba (Coléoptère lamellicorne) dans la hêtraie de Mirwart (Ardennes belges). - Bull.Inst.r.Sci.Nat.Belg. 48: S. 1-7.
- Dethier, V.G. (1947):** The role of the antennae in the orientation of carion beetles to odors. - J.N.Y.Entomol.Soc. 55: S.285-293.
- Doube, B.M. (1987):** Spatial and temporal organisation in communities associated with dung pads and carcasses. In: Gee, J.H.R. & Giller, P.S.(eds.): Organisation of Communities: Past and Present. - Blackwell Sci.Publ., Oxford. S.255-280.
- Doube, B.M. (1990):** A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. - Ecological Entomology 15: S.371-383.
- Edmonds, W.D. (1974):** Internal anatomy of *Coprophanæus lancifer* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). Int.J.Insect Morphol.Embryol. 3: S.257-272.
- Fincher, G.T. (1981):** The potential value of dung beetles in pasture ecosystems J.Georgia ent.Soc. 16 (1): S.316-333
- Freude, H. et al. (1964-1983):** Die Käfer Mitteleuropas. Band 1-11. - Goecke & Evers, Krefeld.

- Halffter,G. & Matthews,E.G. (1966):** The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). - *Folia Entomol.Mexicana*. 12-14: S.1-312.
- Halffter,G. & Matthews,E.G. (1971):** The natural history of dung beetles. A supplement on associated biota. - *Rev.Lat.-Amer.Microbiol.* 13: S.147-164.
- Hanski,I. & Koskela,H. (1977):** Niche relations among dung-inhabiting beetles. - *Oecologia* 28: S.203-231.
- Hanski,I. & Koskela,H. (1979):** Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles (Coleoptera). - *Ann.Ent.Fennici* 45: S.1-12.
- Hanski,I. & Kuusela,S. (1983):** Dung beetle communities in the Aland archipelago. - *Acta Entomologica Fennica* 42: S.36-42.
- Hanski,I. (1980a):** Spatial patterns and movements in coprophagous beetles. - *OIKOS* 34: S.293-310.
- Hanski,I. (1980b):** Spatial variation in the timing of the seasonal occurrence in coprophagous beetles. - *OIKOS* 34: S.311-321.
- Hanski,I. (1981):** Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. - *OIKOS* 37: S.306-312.
- Hanski,I. (1986):** Individual behaviour, population dynamics and community structure of *Aphodius* (Scarabaeidae) in Europe. - *Acta Oecol.gen.* 7 (2): S.171-187.
- Hanski,I. (1987a):** Nutritional ecology of dung- and carrion feeding insects. - In: SLANSKY,F. & RODRIGUES,J.G. : Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates. - John Wiley, New York S.837-884.
- Hanski,I. (1987b):** Colonization of ephemeral habitats. In: Crawley,M. et al. (eds.): Colonization, succession and stability. - Blackwell, Oxford. S.155-185.
- Hanski,I. (1990):** Dung and carrion insects. - In: SHORROCKS,B. & SWINGLAND,I.R. : Living in a patchy environment Oxford University Press. S.127-145.
- Hastings,A. (1987):** Can competition be detected using species co-occurrence data? - *Ecology* 68: S.117-123.

- Hata,K. & Edmonds,W.D. (1983):** Structure and functions of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Int.J.Insect Morphol.Embryol.* 12: S.1-12.
- Holter,P. (1973):** A chromic oxide method for measuring consumption in dung-eating Aphodius-larvae (Scarabaeidae). - *OIKOS* 23: S.?
- Holter,P. (1974):** Food utilization of dung-eating Aphodius-larvae (Scarabaeidae). - *OIKOS* 25: S.71-79.
- Holter,P. (1975):** Energy budget of a natural population of Aphodius rufipes larvae (Scarabaeidae). - *OIKOS* 26: S.177-186.
- Holter,P. (1979):** Abundance and reproductive strategy of the dung beetle, Aphodius rufipes (L.) (Scarabaeidae). - *Ecol.Entomol.* 4: S.317-326.
- Holter,P. (1982):** Resource utilization and local coexistence in a guild of Scarabaeid dung beetles (Aphodius sp.). - *OIKOS* 39 (2): S.213-227.
- Horion,A.D. (1958):** Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer, Band VI: Lamellicornia (Scarabaeidae - Lucanidae). - Kommissionsverlag A. Feyel, Überlingen.
- Ives,A.R. & May,R.M. (1985):** Competition within and between species in a patchy environment: Relations between microscopic and macroscopic models. - *J.theor.Biol.* 115: S.65-92.
- Kajak,A. (1974):** Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XVII. Analysis of the transfer of carbon. - *Ecol.Polska* 4: S.711-732.
- King (1980):** zitiert nach MÜHLENBERG (1989) - dort nicht bibliographiert!
- Koch,K. (1989):** Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie Band 1. - Goecke & Evers, Krefeld.
- Kübler,M. (1984):** Koinzidenz von Grünlandgesellschaften und geologischem Untergrund am Schönberg bei Freiburg. - Unveröff. Staatsexamensarbeit, Inst. f. Geobot.Univ. Freiburg.
- Landin,B.O. (1961):** Ecological studies on dung-beetles (Col.Scarabaeidae). - *Opuscula Entomol. Suppl.* 19: S.1-227.

- Landkreis Breisgau-Hochschwarzwald- Herausg. (1980):** Breisgau-Hochschwarzwald, ein Kreisbuch. - Schillinger, Freiburg.
- Laurence, B.R. (1954):** The larval inhabitants of cow pats. - *J. Animal. Ecol.* 23: S.234-260.
- Levin, S.A. et al. (1984):** Dispersal strategies in patchy environments. - *Theor. Pop. Biol.* 26: S.165-191.
- Lumaret, J.-P. & Kirk, A. (1987):** Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeidae). - *Acta Zool. Mex. Nueva Ser.* 24: S.1-55.
- Machatschke, J.W. (1969):** Scarabaeidae. - In: Freude, H. et al. *Die Käfer Mitteleuropas*, Band 8: Terebelia, Heteromera, Lamellicornia: S.266-367.
- Madle, H. (1934):** Zur Kenntnis der Morphologie, Ökologie und Physiologie von *Aphodius rufipes* L. und einigen verwandten Arten. - *Zool. Jb. (Anat. Ontog.)* 58: S.303-397.
- Mohr, C.O. (1943):** Cattle droppings as ecological units. - *Ecol. Monogr.* 13: S.275-298.
- Moll, W. (1959):** Bodentypen im Kreis Freiburg i. Brg. - *Ber. nat.forsch. Ges. Freiburg* 49: S. 5-58.
- Moore, I. (1954):** An efficient method of collecting dung beetles. - *Pan-Pacific Entomologist* 30: S.208.
- Mühlenberg, M. (1989):** Freilandökologie. - Quelle & Meyer, Heidelberg.
- Oberdorfer, E. (1978):** Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil II. - G.Fischer Verlag Stuttgart, 2. Auflage.
- Oberdorfer, E. (1983a):** Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil III. - G.Fischer Verlag Stuttgart, 3. Auflage.
- Oberdorfer, E. (1983b):** Pflanzensoziologische Exkursionsflora. - E. Ulmer Verlag Stuttgart, 5. Auflage.
- Olechowicz, E. (1974):** Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). X. Sheep dung and the fauna colonizing it. - *Ekol. Polska* 22: S.589-616.

- Otronen, M. & Hanski, I. (1983):** Movement patterns in *Sphaeridium*: Differences between species, sexes and feeding and breeding individuals. - J.Anim.Ecol.52: S.663-680.
- Parker, G.A. & Stuart, R.A. (1976):** Animal behaviour as a strategy optimizer: Evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. - Am.Nat. 110: S.1055-1076.
- Pianka, E.R. (1980):** Konkurrenz und Theorie der ökologischen Nische. - In: Theoretische Ökologie, herausgegeben von May, R.M. Verlag Chemie, Weinheim.
- Pimm, S.L. (1982):** Food webs. Chapman and Hall, London.
- Ricou, G. & Loiseau, P. (1984):** Études sur le recyclage dans l'écosystème prairial, II. Coprophages et recyclage dans les pelouses montagnardes. - Acta Oecologia, Oecol.applic. 5 (4): S.319-334.
- Siegel, S. (1956):** Nonparametric Statistics for the behavioral Sciences. - McGraw-Hill Inc. New York.
- Thome, J.P. & Desière, M. (1979):** Observations préliminaires sur les mécanismes d'attraction de quelques espèces de Coléoptères *Hydrophilidae* coprophiles. - Bull.Écol. 10: S.211-221.
- Valiela, I. (1969):** The arthropod fauna of bovine dung in central New York and sources on its natural history. - J.New York Entomol.Soc. 77: S.210-220.
- Valiela, I. (1974):** Composition, food webs and population limitation in dung arthropod communities during invasion and succession. - Amer.Midl.Naturalist 92: S.370-385.
- Van Rossum, G. (1954):** Titel unbekannt. - Ent.Ber.Deel 15, Nr.11: S. 248.
- Vogt, H. (1971):** Hydrophilidae, U.fam. Sphaeridiinae. - in Freude, H. et al. Die Käfer Mitteleuropas, Band 3: Adephaga 2, Palpicornia, Histeroidea, Staphylinidea 1.
- Waksman, S.A. et al. (1939):** Influence of temperature upon the microbiological population and decomposition processes in compost of stable manure. - Soil Sci. 47: S.83-114.

Waterhouse,D.F. (1974): The biological control of dung. - Sci.Am. 230: S.101-109.