

## Beiträge zur Biologie der Aphodiinae. (Coleoptera, Scarabaeidae.)

Von **Günther Schmidt**, Berlin.

### Einleitung.

Die nachstehende Arbeit verdankt ihre Entstehung Anregungen der Herren Professoren Schulze und Friederichs.

Nachdem in letzter Zeit durch Heymons und v. Lengerken und ihre Schüler eine Reihe von coprophagen Lamellicorniern biologisch bearbeitet sind, erschien es wünschenswert, in ähnlicher Weise auch die größte Gruppe der Coprophagen, die Aphodiinen, zu bearbeiten.

Meine Arbeit soll eine Zusammenfassung der vielen, zerstreuten Literaturangaben sein, ergänzt und erweitert durch eigene Beobachtungen und Zuchten. Dabei sind insonderheit die deutschen Formen berücksichtigt, andere nur in soweit, als sie aus irgendeinem Grunde besondere Berücksichtigung verdienen.

Die Untersuchungen erstrecken sich auf möglichst viele Gebiete der Biologie der Aphodien, ohne jedoch nach irgendeiner Richtung hin Anspruch auf Vollständigkeit zu machen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen den Herren, die mich mit Rat und Tat bereitwilligst unterstützten, meinen Dank auch an dieser Stelle auszusprechen.

Vor allem danke ich den Herren Professoren Schulze und Friederichs für die Anregung zu dieser Arbeit und für ihr stets bewiesenes, reges Interesse am Fortgang der Untersuchungen.

Ferner danke ich Herrn Professor v. Lengerken und auch Herrn Dr. Ohaus für ihre freundlichst erteilten Auskünfte. Herrn Dr. Horn und ebenso Herrn Professor Dr. Morstatt bin ich für Beschaffung von Literatur und manchen Rat zu Dank verpflichtet.

Endlich bin ich auch den Herren Dr. Sick, Oberpräparator Pohl (Breslau) und Oberpräparator Spaney (Berlin) dankbar für Überlassung ihrer Sammel- und Zuchtnotizen.

### Material und Technik.

Die biologischen Beobachtungen und die Zuchten der Aphodien wurden ausgeführt in Hasselbruch in Pommern. Dieser Ort liegt nach der Klimakarte von E. Werth in dem subbaltischen Kreis des subsarmatischen Bezirkes. Das Klima, mit bereits ziemlich strengen Wintern und heißen Sommern, zeigt schon einen teilweise kontinentalen Charakter.

Die Hauptuntersuchungen wurden im Sommer 1931 dort ausgeführt.

Außerdem liegen Beobachtungen aus der Rostocker Gegend, aus der Berliner Gegend und aus Oberbayern (Kochelseegebiet) vor, die ich im Laufe verschiedener Jahre gemacht habe.

Zur Zucht wurden hauptsächlich die Arten *Aphodius fossor* L. und *Aphodius fimetarius* L. verwandt; nebenher wurden noch andere Arten gezogen.

Die Zuchten wurden in Blumentöpfen angesetzt und 2-4 Pärchen für jede Zucht genommen. Als Futter wurde meist Kuhmist gereicht, außerdem wurden noch Zuchten mit Pferdemit und mit Menschenkot angesetzt.

Ehe die zur Zucht bestimmten Tiere in den Blumentopf gesetzt wurden, kamen sie auf einige Tage in flache Blechschachteln, in denen die Copula besser als in den großen Töpfen beobachtet werden konnte. Außerdem

konnten auf diese Weise eventuell verletzte oder sonst krank erscheinende Tiere vor dem Einsetzen in die Töpfe ausgeschieden werden.

Die Töpfe selbst wurden mit Draht- oder Stoffgaze zugebunden und im Freien bis an den Rand eingegraben.

Untersuchungen über die Ovarien wurden entweder so ausgeführt, daß nach Abtötung des Tieres die Ovarien herauspräpariert und gleich unter dem Mikroskop untersucht wurden, oder das Tier wurde zur genaueren, histologischen Untersuchung in Carnoyscher Lösung fixiert und nach Behandlung mit Diaphanol (Chlordioxydessigsäure) in Schnitte von 5-10  $\mu$  zerlegt.

In der Nomenklatur habe ich mich Adolf Schmidt (78) angeschlossen.

### Systematik, Morphologie und Anatomie.

Die *Aphodiinae* sind eine Unterfamilie der *Scarabaeidae*. Sie umfassen nach A. Schmidt (78) 5 Tribus mit 43 Genera und 1131 Arten. In der paläarktischen Region finden sich nach Winkler (100) 4 Tribus mit 21 Genera und 447 Arten. Die Zahlenangaben nach Schmidt dürften bereits etwas überholt sein.

Eine Reihe von Gattungen sind monotypisch.

Innerhalb der deutschen Fauna finden sich folgende Gattungen:

<i>Aphodius</i> mit 66 Arten.	<i>Diastictus</i> mit 2 Arten.
<i>Heptaulacus</i> mit 5 Arten.	<i>Pleurophorus</i> mit 1 Art.
<i>Oxyomus</i> mit 1 Art.	<i>Rhyssemus</i> mit 1 Art.
<i>Psammobius</i> mit 3 Arten.	

Von diesen Arten konnte ich selbst lebend beobachten: ca. 40 *Aphodius*-Arten, ferner *Oxyomus*, *Psammobius* und *Diastictus*.

Bei Kolbe (52) findet sich eine Tabelle, die die Verteilung der Genera und Arten auf der Erde wiedergibt. Doch ist dieselbe schon veraltet, so daß ich von einer Wiedergabe an dieser Stelle Abstand nehme.

Die Imagines der Aphodiinen sind im wesentlichen einander sehr ähnlich, von langgestreckter, mäßig gewölbter Form. Die Größe schwankt zwischen 2 und 15 mm, die meisten sind etwa 5-7 mm lang und  $\frac{1}{2}$  bis etwa  $3\frac{1}{2}$  mm breit.

Die Flügeldecken sind teils glatt, teils gerieft oder ähnlich skulptiert. Der Halsschild ist meist punktiert, bei den *Psammobien* auch meist noch mit Quer- oder Längsfurchen.

Fühler neungliedrig mit dreigliedriger Keule. Maxillarpalpen vier-, Labialpalpen dreigliedrig.

Die Mundwerkzeuge liegen versteckt. Außer dem stets hornigen Mentum, das von unten die Mundteile zum größten Teile bedeckt, sind die anderen Teile ganz oder teilweise häutig. Die Mandibeln zeigen eine Mahlfäche von wechselnder Beschaffenheit. Bei *Aphodius* sind sie hornig, nach vorn in eine dünne, dreieckige Platte mit häutigen Rändern erweitert. Die Mandibeln sind weniger zu einem Zerkauen als zu einem Zerquetschen der weichen Nahrung geeignet.

Die Maxillen sind hornig und haben bei *Aphodius* eine häutige Lade. Der Kopf zeigt zuweilen Leistenbildungen oder kleine Hörnchen. Ein Schildchen fehlt nur in seltenen Fällen.

Die Vordertibien sind nach vorn zu gleichmäßig verbreitert und bilden ein geeignetes Werkzeug zum Wühlen und Graben.

Abdomen mit 6 Segmenten, von denen oft nur 5 sichtbar sind. Das Pygidium ist meist von den Flügeldecken bedeckt. Die einzelnen Segmente greifen mit den Rändern unter und ermöglichen so eine gewisse Beweglichkeit des Abdomens.

Die Stigmen liegen in den Bindehäuten der Abdominalsegmente, sind also laparostikt. (Der Gegensatz ist pleurostikt. In diesem Falle liegen die Stigmen in den nach oben gekehrten, chitinisierten Pleuralteilen der Segmente: *Melolonthini*.) Infolge ihrer Lage sind die Stigmen sehr gut gegen Verunreinigungen durch das Nährsubstrat geschützt.

Ein Geschlechtsdimorphismus ist meist vorhanden. Die Männchen sind teils durch stärkere Hörner und eine Vertiefung am Vorderrande des Halschildes, teils durch abweichende Punktur oder Behaarung unterschieden. Außerdem gibt es noch eine Reihe anderer, weniger in die Augen fallender Merkmale.

Die Färbung ist durchweg unscheinbar, und Metallschimmer tritt nur bei ganz wenigen Formen auf. So zeigen *Aphodius plagiatus* L. einen schwärzlichen, *subaeneus* T. Lec. einen grünlichen Metallschimmer. Bei *A. iridescens* Péring. (Natal) sind Kopf, Thorax und Teile der Elytren grünlich-blau. Sonst finden sich alle Farbabstufungen von hellstrohgelb bis schwarz, auch treten viele ganz oder teilweise rot gefärbte Arten auf. Viele Formen besitzen Zeichnungen oder Flecke.

Die Erscheinung des Wechsels zwischen roter und schwarzer Färbung bei ein und derselben Art ist auffallend häufig. Viele sonst rote Tiere treten schwarz und schwarze rot auf. Ebenso wird gelb- oder rotbraune Farbe oft durch Schwarz ersetzt.

Das Auftreten von roten Formen sonst schwarzer Arten scheint nach meinen Sammelergebnissen in den einzelnen Jahren verschieden häufig zu sein. Schwarze Formen von heller gefärbten Arten sind meist seltener als rote Formen von schwarzen Arten, bei denen man häufig auch Übergangsstücke mit braunroter oder braunschwarzer Färbung findet. Auffallend ist, daß ich gerade in Pommern die schwarzen Abarten der heller gefärbten Formen verhältnismäßig häufig fand, während ich sie sonst vergebens gesucht habe. Die gleiche Erfahrung haben auch andere Sammler gemacht. (Mündliche Mitteilung.) Nachstehend ist eine tabellarische Übersicht über einige deutsche Arten gegeben, die einen solchen Farbwechsel zeigen. Es sind nur extreme Beispiele gewählt. Auch sind Formen, die einen Wechsel von Schwarzbraun und Rotbraun zeigen, nicht mit aufgeführt.

Rote Formen	Rotbraune Formen	Schwarze Formen	Schwarz + rote Formen
<i>a. fuscipennis</i> Muls.	Übergangsstücke	<i>subterraneus</i> L.	—
<i>a. silvaticus</i> Ahr.	—	<i>fossor</i> L.	—
<i>depressus</i> Kug.	—	<i>a. caminariusa</i> .	—
<i>a. planus</i> W. Schm.	—	—	<i>satellitius</i> Herbst.
<i>a. purpureus</i> Ad. Schm.	—	<i>obscurus</i> F.	—
<i>aestivalis</i> Steph.	—	—	<i>a. vaccinarius</i> Herbst.

Vielfach treten auch auf hellerem Grunde schwarze Fleckenzeichnungen in verschiedener Anordnung auf. Es können hier nun die Zeichnungselemente zunehmen durch Auftreten überzähliger Flecke. Dies ist nach P. Schulze (80) als Abundismus zu bezeichnen. Derartige Formen sind selten. Hierher gehören: *A. distinctus* a. *lunatus* Muls. und *A. melanostictus* a. *sexmaculatus* Muls. Oder aber, und dies ist weit häufiger der Fall, die schwarzen Zeichnungselemente vergrößern sich und verbinden sich in verschiedener Weise miteinander. Im Extrem kann völlige Schwärzung die Folge sein. Ein gutes Beispiel bietet hier *A. distinctus* Müll., der normalerweise auf gelblichem Flügeldeckengrunde eine Reihe schwarzer Flecken trägt. Bei der *a. nubilis* Panz. verbinden sich die Makeln der vorderen Fleckenbinde und der seitliche Fleck mit der hinteren Fleckenbinde. Bei *a. baseolus* Muls. füllen die verbreiterten und verbun-

denen Makeln der vorderen Fleckenbinde bereits den basalen Flügeldecken teil fast völlig aus, und bei *a. confluens* Schilsky sind die Makeln so ausgebreitet, daß von der ursprünglichen, hellen Grundfarbe nur mehr ganz geringe Reste verbleiben. Ähnlich verdunkelte Formen sind von einer Reihe von Arten beschrieben worden. Von P. Schulze (80) wird diese Erscheinung als Nigrismus im eigentlichen Sinne angesehen. Nach demselben Autor ist es als Skotasmus zu bezeichnen, wenn die Grundfarbe an Stelle der normalen, andersartigen Färbung schwarz wird. Ein Beispiel dazu ist *A. rufus* ab. *melanotus* Muls., bei dem statt der rotbraunen Farbe der Nominatform fast schwarze Farbe auftritt.

Ein echter Melanismus, bei dem Grundfarbe und Zeichnung von einem lichterem Schwarz übergossen werden, ist bei Aphodien nicht bekannt geworden.

Während die bereits weiter oben erwähnte Farbänderung von Schwarz zu Rot als Rufinismus bezeichnet werden kann, nennt man das Vorkommen sonst roter Formen in gelber Farbe Flavismus. Beispiel: *A. fimetarius* a. *subluteus* Muls. Beide Farbabweichungen sind wohl nach v. Lengerken (57) als Hemmungserscheinungen zu deuten. Die niedrigere Oxydationsstufe des Rot ist nicht überschritten.

Als albinotische Erscheinungen sind Färbungsformen anzusehen, bei denen eine mehr oder weniger starke Verminderung der dunklen Zeichnungselemente eingetreten ist. Hierher gehört *A. luridus* a. *nigrosulcatus* Marsh., bei dem sämtliche 14 Makeln verschwunden sind.

Als eine Hemmungserscheinung muß die Form *A. luridus* a. *bipaginatatus* Muls. betrachtet werden, bei der die eine Flügeldecke schwarz, die andere graugelb und ohne Makeln ist, während die Nominatform auf gelblichen Flügeldecken 14 schwarze Flecke aufweist.

Als Besonderheit wäre noch zu erwähnen, daß die tasmanische Gattung *Phycochus* Braun augenlos ist.

Trichome sind von einigen myrmecophilen und termitophilen Arten bekannt: *Corythoderus gibbiger* Wasm. hat auf dem Halsschild solche Haarbüschel, *Chaetopisthes sulciger* Wasm. auf den Flügeldecken vor der Spitze.

Die Eier der Aphodiinen sind von mehr länglicher als eiförmiger Gestalt und an den Enden etwas abgestutzt.

Die Eier sind relativ, d. h. auf die Körpergröße der Imago bezogen, recht groß. Die Farbe ist gelblichweiß.

Die Larven haben die typische Gestalt des „Engerlings“. Sie sind weichhäutig und von weißlichem Aussehen.

Die Unterkiefer weisen 2 Kauladen auf. Die Mandibeln sind gut entwickelt und stark chitinisiert.

Die Larven besitzen ein Stridulationsorgan, das nach dem Typ des Organum stridens mandibular-maxillare gebaut ist. Die Pars stridens ist passiv und befindet sich auf der Unterseite der Mandibeln, während das Plectrum auf der Oberseite der Maxillarstipites liegt. Es besteht aus einer Anzahl von kräftigen, spitzen Zähnen. Bei größeren Larven ist das Organ leicht zu finden. Ich untersuchte die Larven von *fossor* L. und *fimetarius* L., die nur geringe Unterschiede in Zahl und Anordnung der Zähnen zeigten. Die Pars stridens ist eine mehr oder weniger deutlich granuliert Fläche, die sich aus ihrer Umgebung heraushebt. Sie liegt, wie bei *A. rufipes* L., zwischen Gelenkhöckern auf dem Basalteil der Mandibeln.

Die frisch geschlüpften Larven zeichnen sich durch einen besonders großen Kopf aus, dessen Größe, selbst im Vergleich mit anderen Junglarven, auffällig wirkt. Der Kopf ist etwa ebenso lang oder noch etwas länger als der übrige Körper. Auch ist er reichlich doppelt so breit wie

der Körper. Dadurch erhält die Junglarve ein unproportioniertes, fast grotesk zu nennendes Aussehen. Die Larven besitzen keine Ocellen.

Da dem Entomologen in der Praxis oft allerlei Engerlinge vorgelegt werden, andererseits eine sichere Bestimmung der Scarabaeidenlarven infolge Fehlens einer geeigneten Bestimmungstabelle oft schwierig ist, so gebe ich eine solche Tabelle an dieser Stelle. Sie stammt aus dem Buch von Hansen (32) und ist bearbeitet von Kai L. Henriksen. Ich bringe eine möglichst wortgetreue Übersetzung des dänischen Textes. Von der Brauchbarkeit und Einfachheit der Tabelle konnte ich mich überzeugen, indem ich eine Reihe Larven der verschiedenen Gruppen danach bestimmte.

## Bestimmungstabelle für die *Lamellicornier*-Larven.

### Übersicht über die Unterfamilien.

1. After eine Längsspalte zwischen zwei schildförmigen Chitinplatten. Mandibeln ohne Borsten *Lucanidae.*
- After eine Querspalte oder Y-förmig, aber dann ohne Chitinschilder an den Seiten. Mandibeln mit Borsten auf der Ober- und Unterseite *Scarabaeinae + Melolonthinae.*

### Übersicht über die Gruppen der *Scarabaeinae + Melolonthinae.*

(Von den Aegialiinen sind keine Larven bekannt.)

- |                                                                                                                                                                           |                      |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------|
| 1. Fühler dreigliedrig                                                                                                                                                    | 2                    |
| — Fühler viergliedrig                                                                                                                                                     | 3                    |
| 2. Drittes Beinpaar am längsten                                                                                                                                           | <i>Trogini.</i>      |
| — Zweites Beinpaar am längsten, drittes Beinpaar sehr kurz                                                                                                                | <i>Geotrupini.</i>   |
| 3. Bauchsegmente nur zweigeteilt, Beine reduziert, ohne Krallen                                                                                                           | <i>Coprini.</i>      |
| — Bauchsegmente dreiteilig, Beine mit normaler Gliedzahl                                                                                                                  | 4                    |
| 4. Jede der Segmentfalten nur mit einer Querreihe von Dornen. Afterlippen stark in Erscheinung tretend, besonders die untere, welche unten eine deutliche Einbuchtung hat | <i>Aphodiini.</i>    |
| — Segmentfalten dicht besetzt mit kleinen Dornen oder Borsten. Afterlippen anders                                                                                         | 5                    |
| 5. Mandibeln zu einer schrägen Spitze abgeschnitten                                                                                                                       | 6                    |
| — Mandibeln enden in mehrere spitze Zähne                                                                                                                                 | 7                    |
| 6. After mit dreikantig hervorgezogener Oberlippe, deshalb V- oder Y-förmig                                                                                               | <i>Melolonthini.</i> |
| — After eine einfache Querspalte                                                                                                                                          | <i>Anomalini.</i>    |
| 7. Unter dem After zwei Längsreihen von Dornen                                                                                                                            | <i>Cetoniini.</i>    |
| — Keine deutlichen Dornenreihen unter dem After                                                                                                                           | 8                    |
| 8. Nur 1.-6. Segment dreiteilig                                                                                                                                           | <i>Dynastini.</i>    |
| — Auch 7. Segment dreiteilig                                                                                                                                              | 9                    |
| 9. Afterglied weder oben noch unten mit kleinen Dornen                                                                                                                    | <i>Valgini.</i>      |
| — Afterglied reichlich mit kleinen Dornen bekleidet                                                                                                                       | <i>Trichiini.</i>    |

Die Puppen sind von weißlichgelber Farbe und besitzen nur eine geringe Beweglichkeit.

Bezüglich der Anatomie der Aphodiinen sei hier nur auf einige besonders interessante Verhältnisse hingewiesen.

Das Nervensystem erweist sich als hochgradig konzentriert. Im Abdomen der *Aphodius*-Imagines finden sich überhaupt keine Ganglien mehr.

Die Ganglien der Bauchkette sind sämtlich in den Thorax gerückt. Der letzte thorakale Knoten weist einen gangliösen Fortsatz auf, der das Zentrum für den größten Teil des abdominalen Innervationsgebietes darstellt. Da auch vom dritten Thorakalganglion direkt Nerven zum Abdomen führen, so erweist sich dieses Ganglion als Verschmelzung des eigentlichen dritten Thorakalganglions mit den Abdominalganglien. Im Abdomen selbst gibt es also nur Nervenfasern, keine Ganglien.

Nach Berlese (aus Schröder, Handbuch Bd. I) finden sich Exkrete in den Fettzellen selbst neben Fettkügelchen liegend, also nicht an besondere Harnzellen gebunden. Dies ist bei verschiedenen Coleopterenpuppen und auch bei Imagines von *Aphodius* der Fall.

Die Männchen der Aphodiinen haben zusammengesetzte, büschelförmige Hoden.

Die weiblichen Organe zeigen nach Willimzik (99) das für die Insektenovarien unter allen Lamellicorniern charakteristischste Verhalten. Die Ovarien gehören zur Gruppe der büschelförmigen Ovarien. Während Formen mit Brutpflege meist nur wenige Ovariolen besitzen, weisen die Ovarien der Aphodiinen 5-7 Ovariolen auf.

Ehe ich die Arbeit von Willimzik (99) eingesehen hatte, hatte ich bereits selbst bei *A. fossor* L., *fimetarius* L. und *distinctus* Müll. die Ovarien untersucht. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Willimzik konnte ich feststellen, daß *fimetarius* L. und *fossor* L. 7, *distinctus* Müll. nur 5 Eiröhren besitzt. Die Eiröhren sind einschließlich der bei jungen Tieren sehr großen Endkammer drei- bis vierfächerig. Auch im Verhalten des Endfadens und in der gleichzeitigen Reifung der gleichalten Eier in allen Ovariolen zeigen die Aphodiinen ein primitiveres Verhalten als die übrigen coprophagen Lamellicornier. Bei Besprechung der Eiablage werde ich darauf noch genauer eingehen. Hinsichtlich der Anatomie und Histologie sei auf die ausführlichen Arbeiten von Heymons (40) und Willimzik (99) hingewiesen.

Der Darmtraktus zeichnet sich durch eine recht beträchtliche Länge aus, die in Beziehung zur Nahrungsart steht. Carnivore Coleopteren, die eine weit nährstoffreichere Nahrung aufnehmen, zeigen nur einen kurzen Darm. Bei den coprophagen Lamellicorniern wird der Darm bis zu 10 mal länger als der Körper. — Es sind 4 Malpighische Gefäße vorhanden.

Auf das Verhältnis der Länge des gesamten Darmtraktus zur Gesamtkörperlänge wurde von mir eine Reihe *A. fimetarius* L. geprüft. Der Darmtraktus wurde unter Wasser herauspräpariert. Es wurden Imagines von möglichst allen Größen innerhalb der normalen Variationsbreite der Art untersucht. Das größte Tier maß 8 mm, das kleinste 5,8 mm. Der Durchschnitt von 20 Tieren ergab für die Körperlänge den Wert von 6,78 mm. Die Durchschnittslänge des Darmtraktus ergab 34,7 mm. Mit-hin ist bei *A. fimetarius* das Verhältnis der Körperlänge zur Darmlänge wie 1:5,11. Durch den mittleren Fehler könnte der Wert noch etwas erhöht werden. Auch muß berücksichtigt werden, daß der Darm bei der Präparation nicht immer tadellos zu erhalten war, und daß durch Zerreißen und unbemerktes Verlorengehen kleiner Teile Fehler unterlaufen sein können. Indessen stimmt der gefundene Wert mit den sonst bekannten Befunden ganz gut überein. Nach v. Lengerken (57) zeigen carnivore Formen ein Verhältnis von etwa 1:1,3 bis 3, Pflanzenfresser 1:2,6 bis 6,7, Saftlecker 1:2 bis 3, coprophage Formen 1:5 bis 13. Im einzelnen scheinen die Ergebnisse bei verschiedenen Autoren, selbst bei Zugrundelegung der gleichen Art, erheblich zu schwanken. So wird für *Hydrophilus*, eine im wesentlichen saprophage Art, ein Verhältnis von 1:3 bis 5,5 angegeben!

Weitere Darmmessungen an Aphodien müßten noch ausgeführt werden, bevor man abschließendes über diesen Punkt aussagen kann.

### Fossilvorkommen von Lamellicorniern.

Nachstehend soll ein kurzer Überblick über das Vorkommen von Lamellicorniern, und speziell von Aphodiinen, innerhalb der einzelnen geologischen Perioden gegeben werden. Die Darstellung stützt sich weitgehendst auf Handlirsch (31).

Aus dem frühen Tertiär sind noch keine Lamellicornier mit Sicherheit bekannt (Eozänzeit). Erst im Oligozän treten einige Formen auf, und zwar 7 Lucaniden und 26 Scarabaeiden. Es finden sich darunter aus dem unteren, mittleren und oberen Oligozän schon einzelne Aphodiusformen.

Aus dem Miozän sind eine Lucanide und 51 Scarabaeiden bekannt, aus dem Pliozän nur eine Scarabacide. Aus der Quartärzeit kennt man Funde von einer Lucanide und 18 Scarabaeiden. Die Gruppe der Passaliden ist nicht fossil, obwohl es über 400 rezente Formen gibt.

An Aphodien sind im ganzen 15 fossile Formen beschrieben, die vom unteren Oligozän (baltischer Bernstein) bis ins untere Pleistozän reichen. Letztere stammen alle aus Galizien, während bei den andern Arten auch Fundorte auf deutschem Boden zu verzeichnen sind, so Oeningen in Baden. Siebengebirge und Elsaß. Auch ein nordamerikanischer Fund liegt vor.

Ein Vergleich zwischen der Zahl der rezenten und der fossilen Arten zeigt, daß die Scarabaeiden im allgemeinen schwach vertreten sind, indem auf eine fossile Form 186 rezente Formen entfallen. Die Aphodien aber sind relativ reichlich vertreten. Für sie gilt ein Verhältnis von 1:80. Das ist um so auffallender, als die Aphodien durchweg kleine Tiere sind, während die Scarabaeiden doch reichlichst große und ansehnliche Formen besitzen.

### Die geographische Verbreitung der Aphodiinen.

#### 1. Allgemeiner Teil.

Die *Aphodiinae* enthalten in über 40 Genera an 1200 Arten und sind über die ganze Erde verteilt. Besonders die Gattung *Aphodius* erweist sich in einzelnen Vertretern höchst anpassungsfähig. Wir finden einige Arten noch in der Arktis bei einer geographischen Breite von über 70 Grad, und auch nach Süden gehen die Aphodiinen sehr weit.

Mehrere Arten sind durch Handel und Schiffsverkehr fast über die ganze Erde verbreitet und demnach als Kosmopoliten zu bezeichnen. Hierher gehört z. B. *Aphodius lividus* Ol.

Andere Formen sind, ohne ausgesprochene Kosmopoliten zu sein, doch außerordentlich weit und oft sehr merkwürdig verbreitet. So findet sich *Pleurophorus caesus* Creutz. in fast ganz Europa, Nordafrika, Kleinasien, Kaukasus, Turkestan. Er erreicht ferner Madeira und die Canaren, tritt außerdem noch in den Mittelstaaten Nordamerikas und in Chile auf. *Aphodius sorex* F., der einige gut ausgeprägte Rassen bildet (eine bei Aphodien nicht sehr häufige Erscheinung) reicht von China über Ostindien und Abessinien bis nach Natal und dem Kaplande. Ja, er findet sich mit der Form *cinctipennis* sogar auf Neuseeland! Und solcher Beispiele gibt es noch eine ganze Reihe!

Einzelne Genera und Subgenera sind endemisch in bestimmten Kontinenten oder Gebieten. So sind die Subgenera *Agolius* und *Plagiogonus* von *Aphodius* nur in der paläarktischen Region vertreten, ebenso das Genus *Heptaulacus*. *Phycochus* ist eine australische Gattung, *Odontoderus* findet sich nur im äthiopischen Gebiet usf. Eine ausführliche, freilich teilweise

überholte Darstellung der Verbreitung findet sich in der Kolbeschen Arbeit (52).

Etwa die Hälfte aller Genera mit ca. einem Drittel aller Arten findet man in der paläarktischen Region. Im allgemeinen sind die Aphodiinen überhaupt mehr Bewohner gemäßigter als tropischer Zonen. Nach der paläarktischen Region folgen in erheblichem Abstände die äthiopische, neotropische, neoarktische, indische und australische Region.

Besonders arm an copragren Lamellicorniern sind 3 Gebiete, die alle an Länder grenzen, die eine reiche Coprophagenfauna besitzen. Es sind dies: Patagonien mit Chile, Madagaskar und die Maskarenen, Neuseeland.

Auch auf Inseln sind Aphodien fast überall vertreten. So sind von den Canaren, den Mascarenen, von Tasmanien, Tahiti Arten bekannt. Selbst das landferne St. Helena hat Aphodiusarten, die allerdings als eingeschleppt gelten müssen. Immerhin zeigt es sich, daß die Aphodiinen imstande sind, fast überall Fuß zu fassen, wobei sie zuweilen auch von der üblichen Lebensweise abweichen können, wie später noch gezeigt werden soll.

Als interessante Tatsache sei ferner folgendes erwähnt. In Südamerika zeigt sich das Genus *Aphodius* nur schwach vertreten, es wird von zahlreichen Species des Genus *Ataenius* ersetzt, das hier ein Verbreitungszentrum besitzt. v. Harold weist nun darauf hin, daß die hier vorkommenden Vertreter von *Aphodius* als Schwächlinge angesehen werden müssen, indem die typischen Gattungsmerkmale stark schwinden und eine Annäherung an die morphologischen Merkmale der herrschenden Gattung *Ataenius* stattfindet. (Näheres in Stettiner entomol. Ztschr. von 1880 p. 37 f.)

Weitere Tatsachen der geographischen Verbreitung im allgemeinen zu behandeln, würde über den Rahmen vorliegender Arbeit hinausgehen. Nur das paläarktische Gebiet wird im folgenden Kapitel eingehender behandelt werden, speziell auch die Verbreitung einzelner Arten innerhalb des deutschen Gebietes.

## 2. Spezieller Teil: Paläarktische Region.

Für die Artenzahl der paläarktischen Aphodiinen lassen sich dank des Winklerschen Catalogus (100) genaue Zahlen angeben. Und zwar finden sich 3 Tribus, 20 Genera und 429 Arten.

Einige dieser Genera sind monotypisch und auf das paläarktische Faunengebiet beschränkt. So *Turanella* und *Caelius*. Aber kein Genus oder Subgenus ist auf Europa beschränkt.

Von Süden nach Norden zu nehmen die Arten stark ab. Innerhalb des deutschen Faunengebietes ist *Aphodius* mit 66 Arten vertreten, von denen mehr als die Hälfte sich fast überall finden und häufig sind. Außerdem finden sich noch folgende Gattungen: *Heptaulacus* mit 5 Arten, *Diastictus* mit 2 Arten, *Psammobius* mit 3 Arten, *Oxyomus*, *Pleurophorus* und *Rhyssemus* mit je einer Art.

Eine Reihe dieser Arten geht bis hoch ins Gebirge hinauf und andererseits auch bis in den hohen Norden. So geht *A. piceus* Gyll. noch nördlich über den 70. Breitengrad hinaus, *fimetarius* L. erreicht in Norwegen den 70. Grad, nicht viel weniger weit gehen *nemorialis* Er., *putridus* Herbst und *rufipes* L. Letztere Art stößt in den Alpen bis zur subnivalen Region in etwa 2700 m Höhe vor! Außerdem findet sie sich noch im tropischen Afrika und reicht bis zum Kaplande.

Eine sogenannte unechte Einbürgerung liegt bei der Art *Saprosites peregrinus* Redb. vor, die eigentlich ein tropisches Tier ist und, bei Wien eingeschleppt, sich nur in Gewächshäusern findet. Unter unechter Ein-

bürgerung ist ein Vorkommen eingeschleppter Arten zu verstehen, die sich nur in der Nähe menschlicher Siedlungen in dem Lande, in das sie verschleppt wurden, halten können (*Synanthrope*). Als Beispiel mögen noch *Aphodius fimetarius* L. und *prodromus* Brahm. genannt sein. Diese in Nordamerika mit Dünger eingeführten Formen finden sich bis jetzt nur in der Nähe menschlicher Siedlungen im Dung der Haustiere. Sonst haben sie sich nicht ausbreiten können, während sie in Europa auch, wenn gleich seltener, sich weitab von jeder Siedlung im Walde finden.

Interessant ist es, daß die festlandsnahen Inseln eine recht reiche Aphodienfauna aufweisen. Teils sind die Arten wohl durch den Wind verschleppt, teils durch Schiffe. Auf Helgoland gibt es z. B. 13 Arten. Obgleich sich darunter Formen finden, die sonst in ihrer Nahrung ziemlich oligophag sind, besitzen sie doch die Fähigkeit, sich anderer Ernährung anzupassen, denn auf Helgoland leben alle Arten nur von Schaffung.

Da auf den Inseln vielfach die Aphodien unter angeschwemmtem Genist etc. gefunden werden, besteht vielleicht auch die Möglichkeit, daß ein Transport durch das Wasser selbst stattfindet. Vielleicht derart, daß der Wind fliegende Aphodien auf das Meer hinausführt, wobei dieselben teils direkt auf die Inseln gelangen, teils in deren Nähe ins Wasser fallen und dann noch lebensfähig angetrieben werden.

Wir kennen auch von Sylt, Norderney und Borkum eine Reihe von Arten, die meist zu den häufigeren Formen gehören. Um so auffälliger ist das Vorkommen seltener Arten, insbesondere des *A. borsalis* Gyll. auf Sylt und Vlieland und des *Aphodius hydrochoeris* F. auf Borkum. Ich komme an anderer Stelle noch darauf zurück.

Wie die Besiedelung einer entstehenden Insel mit Coprophagen vor sich geht, schildert Füge (28) für den Memmert. Hier treten jedenfalls nur häufige Arten auf. Da keinerlei Vieh oder Säugetiere auf der Insel sich befinden, müssen alle Coprophagen als nicht heimisch angesehen werden. Es fanden sich *A. haemorrhoidalis* L. in einem, *prodromus* Brahm. in 4 Stücken in Menschenkot, während die anderen 4 Arten und auch *prodromus* Brahm. sich in angeschwemmtem Genist fanden.

Einige Arten sind in ihrem Vorkommen sehr beschränkt und finden sich nur auf einem kleinen Gebiet. So die Arten *Adolfschmidti* Reitt. und *Hahni* Reitt., die nur von Uralsk bekannt sind. Ferner *A. Roddi* W. Kosch. aus Barnaul, *Zangi* Ad. Schm. von Orenburg, *Stolzi* Reitt. von Korfu. *A. montivagus* Er. findet sich in der Rasse *cenisius* J. Daniel nur am Mt. Cenis.

Innerhalb unserer Fauna können wir auch bei den Aphodiinen Vertreter verschiedener Faunenelemente unterscheiden. Weitans die meisten Arten gehören dem europäisch-sibirischen Faunenelement an. Sie verbreiten sich durch ganz Mitteleuropa und das gemäßigte Asien. Außerdem sind einige Arten aber auch noch anderen Faunenelementen zuzuzählen. In der nachstehenden Darstellung richte ich mich nach den Definitionen von Pax und Holdhaus.

Zumindest eine Art ist boreal-alpin. Unter boreal-alpinen Arten sind solche Arten zu verstehen, die in diskontinuierlicher Verbreitung sich einerseits im hohen Norden finden, andererseits in den höheren Gebirgen Mitteleuropas und teilweise auch Südeuropas und Zentralasiens. Dazwischen liegt eine mehr oder minder breite Auslöschungszone. Alle hierher gehörigen Formen sind als Glazialrelikte anzusehen. Unter den Aphodiinen ist zumindest *A. piceus* Gyll. hierher zu zählen. Auf Grund der verschiedensten Angaben über die Verbreitung dieser Art stellt sie sich folgendermaßen dar: Gebirge Mitteleuropas, besonders in den Sudeten und auch im Böhmerwald (Rachelgebiet von 1050 m an), in Steiermark, Tirol

und der Schweiz (von 1700 m an bis über 2700 m). Die Angabe in der Arbeit von Holdhaus (44), wonach laut brieflicher Mitteilung von Dr. J. Daniel ein Vorkommen in den Alpen noch eines sicheren Nachweises bedürfe, ist hinfällig. Denn außer den zuverlässigen Angaben Erichsons und anderer besitze ich selbst mehrere typische Stücke des *piceus* aus Tirol und Steiermark. Ferner findet sich die Art noch im Altai und den Pyrenäen. Es folgt nun eine breite Auslöschungszone, die das ganze mitteleuropäische Flachland umfaßt. Angaben, die sich auf ein Vorkommen in diesem Gebiete beziehen, sind sicher falsch. So konnte ich in der Sammlung Raddatz (Rostock) feststellen, daß die vermeintlichen *piceus* Gyll. aus Mecklenburg zweifelsfrei zu *ater* gehören. Ähnlich liegt es mit den angeblichen Funden aus der Mark und vielleicht auch aus Borkum. Immerhin aber ist ein Vorkommen auf Borkum, das eine sehr interessante Fauna besitzt, nicht gänzlich unmöglich. In den nordischen Gebirgen findet sich die Art dann wieder von Mittelschweden an über Lappland und Finnmarken bis Sydvaranger und Finnland (70 Grad 25'). Ferner in Norwegen südwärts bis 59 Grad 40'. Die Verbreitung ist also ganz typisch.

Als zweite Art ist *A. gibbus* Germ. zu nennen. Die meisten Autoren führen ihn nur aus den mitteleuropäischen Gebirgen an, Schmidt jedoch und Winkler (78, 100) kennen die Art auch aus Norwegen. Innerhalb der mitteleuropäischen Gebirge reicht sie ostwärts nur bis zum Riesengebirge, sie fehlt bereits den Ostsudeten. Sie findet sich ferner im Böhmerwald und im ganzen Alpenzuge, wo sie augenscheinlich nur subalpin und hochalpin vorkommt. Außer den Alpen werden weiter keine Gebirge angegeben; den Pyrenäen fehlt diese Art. Auf Grund dieser Verbreitung wäre sie also auch als boreal-alpin anzusehen.

Sehr eigenartig stellt sich die Verbreitung des *A. borealis* Gyll. dar. Ich habe versucht, aus sehr zahlreichen, zum Teil stark abweichenden Angaben ein ungefähres Bild der Verbreitung dieser Art zu gewinnen. Nach Holdhaus (44) handelt es sich nicht um eine boreal-alpine Art. Ich komme zu dem Ergebnis, daß *A. borealis* Gyll. zwar nicht als typisch boreal-alpin und somit als Glazialrelikt angesehen werden darf, daß er aber doch ein der boreal-alpinen Verbreitungsart ähnliches Vorkommen zeigt. Hinzu kommt, daß diese Art sehr leicht mit ähnlichen Formen, besonders *putridus* Herbst, verwechselt werden kann, und daß durch die Synonymie Fehler unterlaufen können und auch wohl unterlaufen sind. In Nord-europa kommt diese Art von Schonen an nordwärts bis Tromsö und Sydvaranger vor (69 Grad 40'), ferner in den baltischen Provinzen Rußlands, von denen aus sie westlich bis Rauschen (Ostpreußen) reicht. In Dänemark sind Funde von Cap Skagen, Blockhus und Bornholm bekannt. Eigenartig sind die Funde auf den Inseln Texel, Vlieland und Sylt, während auf dem gegenüberliegenden Festlande die Art fehlt. Ob die Angaben St. Claire-Develles, wonach die Art in ganz Frankreich sich findet, soweit Rot- und Rehwild vorkommen, nicht auf Verwechslung mit *putridus* beruhen, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls erscheinen diese Angaben etwas merkwürdig. Die Kuhnt'schen Angaben für Elsaß und Thüringen sind recht zweifelhaft, wie denn dieser Autor mit seinen Angaben überhaupt nicht sehr zuverlässig zu sein scheint. Dafür tritt die Art in den Gebirgen Mitteleuropas überall im Alpenzuge, in den Sudeten und auch noch im Kaukasus auf. Nach Schatzmayer am Athos in Mazedonien und nach Prof. Müller am Mt. Gargano. Wenn diese Funde stimmen, ist die Art sicher kein Glazialrelikt, da diese beiden Lokalitäten nichts mehr mit einer nordischen Fauna gemein haben. Ich kann hierzu nur bemerken, daß angebliche *borealis* Gyll., die mir vom Mt. Gargano durch die Firma Ernst A. Böttcher gesandt wurden, sich als *biguttatus*

Germ. erwiesen. Angaben für die Mark Brandenburg haben sich als unrichtig herausgestellt. Man sieht aber, daß in der Verbreitung des *A. borealis* Gyll. eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem Typ der boreal-alpinen Formen vorliegt.

*A. alpinus* Scop. endlich, der vielfach für Nordeuropa angegeben wird, ist kein Glazialrelikt. Angaben, die sich auf ein Vorkommen im Norden (Island!) beziehen, beruhen auf Verwechslung mit *lapponum* Gyll. Letzterer ist eine rein boreale Art, die sich bis zur Halbinsel Kola und in einer Rasse in Schottland findet. Notizen über ein Vorkommen des *alpinus* Scop. in Schottland dürften sich auf diese Rasse des *lapponum* Gyll. beziehen. Nach Holdhaus gibt es nun sogenannte vikariierende Arten, d. h. solche Arten, die im Norden durch nahe Verwandte vertreten sind, selbst aber dort nicht vorkommen und im Zwischengebiet fehlen. Vielleicht ist der *alpinus* Scop. hierher zu zählen. Er findet sich im ganzen Alpenzuge, den Pyrenäen und Appeninen, Angaben für den Harz jedoch sind als irrtümlich anzusehen. Nach Bedel (1 im Schriftenverzeichnis des Nachtrages) im gebirgigen Teile Belgiens: Prov. Namur! Die nordische Form wäre dann *lapponum*, der neuerdings aber zu einem anderen, wenn auch nahe verwandten Subgenus gezählt wird. Vielleicht ist auch *A. Satyrus* Reitt. eine solche vikariierende Form. Sie findet sich nur in den Zentralalpen und noch in Bayern. Kuhnts Angabe Vogesen ist Verwechslung mit Voralberg. *Satyrus* Reitt. gehört in dasselbe Subgenus wie *lapponum* Gyll., der eventuell sein nordischer Vertreter ist. Doch ist das noch zweifelhaft. Viel eher scheinen mir *lapponum* Gyll. und *alpinus* Scop. vikariierende Arten zu sein.

Endlich gibt es noch ein alpines Faunenelement, das seinen Verbreitungskern in den Alpen hat, sich aber auch noch in einigen Mittelgebirgen Zentraleuropas findet. Dieser Typ wird in unserer Fauna durch *A. Danielorum* Subsp. *limbolaris* Reitt. vertreten. Diese Form findet sich am Altvater und angeblich auch noch an einigen ebeneren Stellen Schlesiens, was aber recht zweifelhaft ist; dann in Bosnien und der Herzegowina. Die Nominatform *Danielorum* A. Sem. ist in der Schweiz heimisch. Auch *A. mixtus* Villa, der sich über die Alpen ostwärts bis Triest, südwärts bis in die Appeninen und westwärts zu den Pyrenäen verbreitet, ist diesem Typus zuzurechnen. Innerhalb unseres Faunengebietes ist die Art aus den Bayrischen Alpen bekannt. Ferner gehören zu obigem Faunenelement noch unter anderem: *A. montivagus* Er., *praecox* Er. und andere Alpentiere, die aber nicht auf deutschem Gebiet vorkommen.

Einen ganz anderen Typus der Faunenzugehörigkeit und Verbreitung zeigen einzelne weitere Vertreter unserer Aphodienfauna. Zunächst ist hier *A. circumcinctus* W. Schm. (= *limbatus* Germ.) zu nennen. Diese Art erreicht in Österreich die Westgrenze ihres Vorkommens. Sie findet sich in Dalmatien und dann ostwärts in Südrußland und den Kirgisensteppen. Man muß diese Art als pontisch bezeichnen. Als einen mehr mediterranen oder atlanto-mediterranen Typ (nach Holdhaus) können wir die Formen ansehen, die im Mittelmeergebiet und teilweise bis Kleinasien vorkommen, weiten Teilen Mitteleuropas jedoch fehlen, während sie in Westeuropa weiter verbreitet sind. Formen, die eine obigem Typus ähnliche Verbreitung besitzen, sind ebenfalls bei uns vertreten. Hierher sind zu rechnen: *Psammobius porcicollis* Ill., der das westliche Mitteleuropa bewohnt, nach Süden über das Mittelmeergebiet und Nordafrika bis nach Madeira reicht. Im Osten soll er noch in Syrien aufgefunden sein. Von deutschen Fundorten werden das Rheinland (Düsseldorf) und, als sehr fraglich, Thüringen genannt. Es folgt *Diastictus tibialis* F. (= *Pleurophorus sabulosus olim*), der sich hauptsächlich in Südeuropa, Nordafrika

und Mittelmeergebiet findet, aber noch bis zum Elsaß reicht. Endlich ist *Pleurophorus laevipennis* A. Costa zu nennen, der vom Mittelmeergebiet bis Transkaukasien sich ausbreitet, aber auch bis zum Elsaß und nach Luxemburg vorgedrungen ist.

Erwähnenswert ist das angebliche Vorkommen des *A. hydrochoeris* F auf Borkum. Mit Sicherheit ist die Art nur aus Elberfeld und Schlesien bekannt. Angaben über ein Vorkommen in Mitteldeutschland scheinen alle einer genauen Prüfung zu bedürfen. Diese Angaben finden sich unter allen Autoren auch lediglich bei Erichson (23).

Es würde zu weit führen, hier noch die Fälle diskontinuierlichen Vorkommens einiger Arten innerhalb des deutschen Faunengebietes zu behandeln.

Zusammenfassend sei gesagt, daß sich demnach unsere heimische Aphodienfauna aus Vertretern verschiedener Faunenelemente zusammensetzt. Doch es ist durchaus verfehlt, wollte man jede Art unbedingt einem Faunenelement zuteilen. Die meisten Vertreter stellt das europäisch-sibirische Faunenelement, ferner finden sich boreal-alpine Formen, die als Glazialrelikte aufzufassen sind, und Formen, die in der Verbreitung einen Übergang dazu bilden, aber keine Glazialrelikte sind. Endlich und ganz vereinzelt gibt es pontische, atlanto-mediterrane und alpine Formen.

## Biologie der Imago.

### Ernährung und Chemie der Nahrung.

Mit Recht werden die Aphodiinen als Dung- und nicht als Mistkäfer bezeichnet. Unter Mist nämlich sind tierische Exkremente in Verbindung mit Streumitteln zu verstehen. Die Aphodiinen aber finden sich fast ausnahmslos nur an Exkrementen, die nicht mit irgendwelchen Streumitteln untermischt sind.

Im allgemeinen kann es als Regel gelten, daß als Nahrung nur Exkremente von Wirbeltieren, und zwar meist von Säugetieren, in Frage kommen. Im folgenden Abschnitt soll die Ernährungsweise genauer besprochen werden.

Wie oben bereits gesagt, ist es hauptsächlich der Kot der Säugetiere und speziell unserer zahmen Tiere, der den Aphodiinen als Nahrung dient. Außerdem aber kommen noch faulende Vegetabilien, Vogelkot und einiges andere in Betracht.

Es ist nun die Theorie aufgestellt worden, daß die coprophage Ernährungsweise als sekundär anzusehen sei, und als Beweis werden die heute noch mehr phytophagen oder saprophagen Formen angeführt. Es läßt sich nicht abstreiten, daß man hier eine gewisse Reihe bilden kann, wie ich nachstehend zeigen werde. Ob aber die heute mehr phytophag lebenden Aphodiinen als Formen anzusehen sind, die sich bis jetzt den ursprünglicheren Modus der Ernährung bewahrt haben, oder ob auch sie koprophag waren und dann erst wieder zur phytophagen Lebensweise übergangen, läßt sich wohl nicht entscheiden. Allerdings spricht manches dafür, daß wenig-

stens einige der phytophagen Formen eventuell als ursprünglich so lebend angesehen werden können.

Zunächst seien einige Vertreter anderer, sonst koprophager Lamellicorniergruppen genannt, die abweichend eine phyto- oder saprophage Ernährungsweise zeigen. Bekannt sind die Lethrusarten (*Geotrupini*), die frische Pflanzenteile in ihre Erdhöhlen eintragen und von dem allmählich verrottenden Material leben. Auch entwickeln sich ihre Larven darin. Dann wäre zu nennen *Hybalus Doursi*, ein Orphnine und den Aphodiinen nicht allzu fern stehend. Seine Larve lebt phytophag an den gesunden Wurzeln von Beta und Rumex. Andere Arten (*Bolboceratini*) finden sich an unterirdischen Pilzen, so an Trüffeln *Bolboceras gallicum* Muls.

Mindestens eine Aphodiine, *Aphodius mixtus* Villa, lebt wenigstens als Larve fast immer phytophag. Sie ernährt sich (nach Xambou) von Pflanzenwurzeln auf den Almen der Pyrenäen. An anderer Stelle wird noch von ähnlichem Verhalten anderer Arten die Rede sein. Zuweilen findet sich die Larve des *Mixtus* in sehr alten Kuhfladen. Die Imago ist augenscheinlich nur koprophag. Ferner können wir unter den Aphodien Formen finden, die nur saprophag von faulenden Vegetabilien leben, während sich andere sowohl saprophag wie auch koprophag ernähren. Hierher gehören zumeist die ausgesprochen polyphagen Arten. Als Beispiele seien nur 2 Arten genannt. *Oxyomus silvestris* Scop., der sich in den verschiedensten Kotarten findet und auch als Bewohner von Maulwurfs- und Vogelnestern bekannt ist, wurde an alten Honigwaben, faulenden Baumschwämmen und unter pflanzlichem Detritus gefunden. Auch tritt er häufig in Komposthaufen von rein vegetabilischer Zusammensetzung auf. Ganz ähnliches gilt für *Aphodius fimetarius* L. und viele andere Arten, wenn sie auch zum Teil nicht ganz so polyphag wie *Oxyomus* sind. Es muß aber in Betracht gezogen werden, daß als ursprünglichste Nahrung stets die anzusehen ist, die von der Larve angenommen wird. So findet sich eine Reihe von Aphodiusarten in Menschenkot, jedoch legen sie ihre Eier nie in diesen, sondern wählen dafür andere Exkreme<sup>14</sup>nte. Es muß also unterschieden werden zwischen der Nahrung der Imagines und derjenigen der Larve.

Wird dieser Punkt berücksichtigt und die Larvennahrung als die ursprünglichere angesehen, so gibt es einige Arten, die wir vielleicht als primär phytophag ansehen können. Hierher gehört zunächst *Heptaulacus villosus* Gyll. Diese Art findet sich in allen ihren Stadien nach den Beobachtungen Rosenhauers (73) nicht in Exkrementen, sondern in schwarzer, fetter Humuserde unter einer Rasenschicht. Das gleiche gilt für *A. plagiatus* L. und *niger* Panz., die in fetter Erde und Kompost gefunden sind, wo sie samt ihren

Larven Gänge wühlen. Niemals werden diese Formen in Exkrementen angetroffen. Wir müssen sie daher als oligophag und eventuell als primär phytophag ansehen. *Psammobius*, *Rhyssemus* und *Diastictus*, die meist unter faulendem Detritus und ähnlichen Dingen gefunden werden, kommen aber auch unter Kot vor. Über den Aufenthalt ihrer Larven ist nichts bekannt geworden. Sie sind daher nicht mit obigen Formen zu vergleichen. Sie bilden vielleicht einen Übergang zu Formen, wie *Oxyomus* eine ist. Letztere Art findet sich als Larve ebenso häufig in Exkrementen wie in Vegetabilien. Für *Diastictus* etc. aber besteht die Vermutung, daß sie als Larve nur phytophag oder wenigstens saprophag leben. Ich fand Larven, die vermutlich zu diesem Genus oder zu *Psammobius* gehörten auf Sandboden unter Steinen, woselbst sie von Graswurzeln und toten vegetabilischen Resten lebten. Eine Zucht mißlang leider. Aber allein aus dem später folgenden, häufigen Auftreten obiger Arten an dieser einen Stelle läßt sich schließen, daß sehr wahrscheinlich die Larven hierher gehörten. Sonst sind nämlich Vertreter obiger Genera meist nur ganz vereinzelt anzutreffen. An anderer Stelle werde ich nochmals darauf zurückkommen.

Zusammenfassend läßt sich bezüglich der phytophagen und saprophagen Ernährung folgendes sagen: Wir kennen Aphodiinen, die oligophag nur von Pflanzenwurzeln und Humus leben und deren Larven sich auch in diesem Substrat entwickeln. Diese Arten sind vielleicht als primär phytophag anzusehen. Dann gibt es Formen, die hauptsächlich phyto- oder saprophag sind, aber auch an Exkrementen gefunden werden. Da der Aufenthalt ihrer Larven nicht sicher festgestellt ist, letzterer aber maßgebend für die Beurteilung ist, kann über diese Formen nichts weiter ausgesagt werden. Endlich gibt es polyphage Formen, die sich als Imago wie auch als Larve sowohl in allerlei Vegetabilien als auch in den verschiedensten Exkrementen finden. Hier ist die phytophage Lebensweise wohl als sekundär zu betrachten, zumal sie gegen die koprophage Ernährung bereits stark zurücktritt, teilweise nur einen Ausnahmefall bildet.

Ein anderes, ebenfalls von der Regel abweichendes Verhalten ist die hier und da beobachtete Erscheinung, daß einzelne Aphodien auch an Aas fressend gefunden wurden, allerdings nur Imagines. Für die Larven kommt eine solche Ernährung nicht in Frage. Aber wir kennen eine ganze Scarabaeidengruppe, die mit ihren Larven von Aas lebt, obwohl es Formen sind, die eigentlich als koprophag zu bezeichnen sind. Es sind dies die Arten der Gattung *Phanaeus* und Verwandte, die in Südamerika an Kadavern gefunden werden. Großer Mangel an Dung hat diese Ernährungsweise bedingt. Denn in einzelnen Gegenden, wo Dung reichlicher ist, finden sich diese Arten in dem Dung. Man könnte also Aas-

fresserei als eine tertiäre Ernährungsart bezeichnen. Auch innerhalb unserer Fauna findet man einzelne Vertreter des Genus *Ontophagus* und ganz vereinzelt Aphodiinen an Aas. Trotzdem ich sehr viele Köder für Aasinsekten auslegte, fand ich nur zweimal Aphodien an den Kadavern. Beide Male waren die Kadaver schon durch Eintrocknen fast völlig mumifiziert. Es waren *A. fimetarius* L. und *Oxyomus silvestris* Scop. in geringer Zahl daran. Hainmüller, Waren, fand (briefliche Mitteilung) eine ganze Reihe von Arten an Aas: *tristis* Panz., *fossor* L., *luridus* F.

Ein ganz eigenartiger Fall läßt sich hier anfügen. Kearns berichtet (49) über ein sehr sonderbares Verhalten von *A. prodromus* Brahm., das er in England beobachtete. Am Nachmittag eines der ersten Apriltage flogen zahlreiche *A. prodromus* Brahm. nach einem Fangtopf, der zwischen Erdbeerkulturen aufgestellt war. Dieser Topf enthielt 134 *A. prodromus* Brahm. Es befand sich in dem Topf eine verfaulte Masse von Caraben, meist *Pterostichus vulgaris* L. Der Gestank war stark, doch herrschte noch der charakteristische Carabengeruch vor. Obgleich in der Umgebung Dung für ein Kartoffelfeld gestreut worden war, fanden sich dort nur *A. fimetarius* L., ebenso in einem Komposthaufen. Die *prodromus* hingegen kamen, wie die genauere Untersuchung zeigte, von einem über 1 km entfernten, in gerader Linie vom Topf gelegenen Hügel. Merkwürdig ist, daß die *fimetarius*, die in viel größerer Nähe sich befanden, nicht angelockt wurden. Ich machte daraufhin ebenfalls mit Fangtöpfen Versuche und füllte diese mit getöteten Caraben, doch ließ sich nirgends ein Aphodius dadurch anlocken.

Die meisten Aphodiinen leben, wie bereits vorher gesagt, vom Kote der Wirbeltiere. Versuche, mit größeren Mengen Raupenkot Aphodien anzulocken, mißlangen mir. Man nimmt aber als sicher an, daß die termitophilen und myrmekophilen Arten von *Euparia*, *Chaetopisthes* etc. von den Exkrementen ihrer Wirte leben, also im Gegensatz zu allen anderen Formen Kot von Wirbellosen verzehren.

In der Literatur finden sich bezüglich der Bevorzugung dieser oder jener Kotart durch die verschiedenen Aphodien die abweichendsten Angaben. Ich habe selbst folgende Kotarten auf den Besuch durch Aphodien geprüft: Kot von Rind, Pferd, Schaf, Mensch, Hirsch, Reh, Kaninchen, Hund, Fuchs, Katze, Schwein und Gans, sowie Huhn und Pute.

Allgemein läßt sich sagen, daß Vogelkot nur ungern angenommen wird und nur von Arten, die als fast omnivor bezeichnet werden können. So fand ich an Gänsemist nur zweimal wenige *A. fimetarius* L., an Putenmist nur einmal 3 Stücke *prodromus* Brahm., und Hühnermist brachte überhaupt kein Resultat. In der Literatur ist nur bekannt, daß *A. varians* Duft. einmal an Gänsekot gefunden

wurde. Hinzu kommt jedoch, daß verschiedene Aphodien mehr oder weniger regelmäßig als Bewohner von Vogelnestern auftreten. So kennt man aus Wiedehopfnestern *Rhyssemus asper* F. und *Oxyomus silvestris* Scop., ich fand in einem Taubenschlag *A. fimetarius* L. in einigen Exemplaren. Aber hier scheinen die Aphodien stets mehr Zufallsgäste als regelmäßig vorkommende Gäste zu sein, im Gegensatz zu ihrem Auftreten in Nestern von Säugetieren.

Unter den Kotarten der Säugetiere werden von den meisten Arten und auch zahlenmäßig am meisten besucht: Kot von Rind, Pferd, Mensch. Auch Schaf- und Schweinekot beherbergen noch viele Arten. Weniger zahlreiche Arten finden sich in Wildlosung, und nur ganz vereinzelt trifft man Aphodien im Kot der Raubtiere. Als eigentliche Nahrung muß der Kot angesehen werden, der zur Eiablage und damit zur Larvennahrung gewählt wird.

Streng monophage Arten gibt es eigentlich nur eine. Es ist dies *A. troglodytes* Hubl., der auf Florida in den tiefen Erdgängen der dortigen Landschildkröte *Gopherus polyphemus* lebt. Auch seine Larve wurde dort gefunden. Zugleich ist diese Art auch die einzige, von der feststeht, daß sie an Exkrementen eines Reptils sich findet. Vielleicht ist auch *A. rotundangulus* Reitt., der in den Bauten des Steppenmurmeltieres (*Arctomys bobac*) lebt, als monophag anzusehen. Alle anderen Arten, die vielleicht nach den Literaturangaben monophag erscheinen, sind es nicht. Wenn man die verschiedenen Autoren vergleicht, sieht man, daß von wirklicher Monophagie keine Rede sein kann. Oligophag dagegen sind eine ganze Reihe von Arten. Ohaus meint, daß das Vorkommen der Aphodien abhängig sei von dem Vorkommen des Tieres, dessen Kot die Arten bevorzugen. Das hat aber nur beschränkte Geltung, da sich auch die Larven anzupassen vermögen. So machen die im hohen Norden vorkommenden Arten, die zum Teil sonst anderen Kot bevorzugen, dort alle ihre Entwicklung in Schafkot durch. Ähnlich liegt es auch mit den auf Helgoland vorkommenden Arten.

Abweichend scheinen einige hochalpine Aphodiusarten zu leben, vor allem *praecox* Er. Man findet diese Tiere fast nie in Exkrementen, sondern meist unter Steinen. Vielleicht ernähren sie sich von pflanzlichem Detritus und Wurzelwerk, doch ist es nicht sicher festgestellt, ob diese Formen wirklich phytophag sind. Auch *A. montivagus* Er. wurde unter Steinen gefunden (J. Moosbrugger: „Alpine und subalpine Käfer des steirischen Ennsgebietes“ in: Kol. Rundschau Bd. 18 Nr. 6, 1932).

Man kann eine Reihe von Artengruppen aufstellen, die mehr oder minder streng oligophag sind. So finden sich *A. nemoralis* Er., *corvinus* Er., *putridus* Hrbst., *Zenkeri* Germ. und andere fast nur in Exkrementen von Hirsch und Reh. Auch ihre Larven entwickeln

sich darin. *A. piceus* Gyll. und *gibbus* Germ. bevorzugen Menschenkot, *nitidulus* Fabr. und *obscurus* F. Schafkot. Aber die Oligophagie ist nicht so streng, daß ausschließlich diese Kotarten gewählt werden. Das erklärt sich auch daraus, daß im wesentlichen nur die im Kot enthaltenen Pflanzenreste aufgenommen werden. Diese aber sind in den einzelnen Kotarten meist fast gleich in ihrer Beschaffenheit. Auch erklärt es sich so, daß Raubtierexkremeunte so gut wie nicht angenommen werden, da diese keine vegetabilischen Reste enthalten.

Exkremeunte vom Schwein sowohl als auch vom Menschen werden gern von zahlreichen Arten angenommen, aber Larven entwickeln sich darin nur von wenigen Arten. Auch hier dürfte Mangel an vegetabilischer Substanz, die für die Ernährung der Larven noch wichtiger ist als für die Ernährung der Imagines, der Hauptgrund sein. Die Imagines können durch ihre Ortsbeweglichkeit mit der Nahrungsart wechseln, während dies den ortsgewundenen Larven nicht möglich ist.

Neben den oligophagen Formen finden sich polyphage, ja fast omnivore Arten. So lebt *A. distinctus* Müll. im Kot von Rind, Pferd und Mensch, auch seine Larve findet in allen diesen Exkremeunten ihr Fortkommen. *A. fimetarius* L., dessen Larve Rinder- und Pferdekot bevorzugt, kommt in fast allen Kotarten vor. Er wurde von mir auch in Hunde- und Katzenkot gefunden. Er tritt ferner auf in Komposthaufen, unter pflanzlichem Detritus, an faulenden Pilzen etc. Ähnlich verhält sich *Oxyomus silvestris* Scop., dessen Larve sich sowohl in verschiedenen Kotarten (selbst Menschenkot) als auch in Komposterde entwickelt.

Es läßt sich demnach im allgemeinen feststellen, daß die Imagines nur wenig streng oligophag, zur Mehrzahl polyphag sind. Die Larven hingegen sind mehr oligophag. Es wird also seitens der Weibchen der Aphodien für die Eiablage unter den Kotarten eine Auswahl getroffen, aber auch hier ist ausgesprochene Oligophagie kaum zu finden. So konnte ich Larven von *A. obscurus* F., die meist in Schafdung leben, auch in Rinderdung finden.

Anschließend seien noch einige besondere Fälle der Ernährung einzelner Aphodien angeführt.

Viele Arten finden sich nicht nur im Freien, sondern auch in Nestern und Bauten, besonders bei Kaninchen, Hamster und Maulwurf. Sie gehören jedoch nicht zu den echten Nidicolen. (Als solche werden Formen bezeichnet, die fast ausschließlich sich in Nestern finden.) Einige sind vielmehr nur Zufallsgäste, andere treten zwar ziemlich regelmäßig in den Nestern auf und sind dort auch zahlreicher als im Freien, ohne jedoch außerhalb der Nester zu fehlen. Hierher gehören z. B. *A. scrofa* Fabr. aus Hamster-

bauen, *A. Amaculatus* L. aus Wiesel- und Hamsterbauen, *A. Bonnairei* Reitt. aus Kaninchenbauen und andere. Zu den Zufallsgästen sind *A. distinctus* Müll. und *prodromus* Brahm. zu zählen, die bei Hamster, Dachs und von mir bei Kaninchen gefunden wurden.

Es sei hier noch auf den merkwürdigen Fall hingewiesen, daß zwei Aphodiinen als Brutparasiten bei Geotrupesarten gefunden wurden.

Der erste, weniger bekannte Fall betrifft *Heptaulacus testudinarius* F. Diese Art wurde nach Sopp (83) in England in den unterirdischen Brutkammern von *Geotrupes mutator* Mrsk. gefunden. Die Imagines halten sich auch vielfach im Dung in der Nähe der Geotrupesgänge auf. Ein obligatorischer Brutparasitismus liegt nicht vor.

Der zweite Fall betrifft *A. porcus* F., über den Chapman (14) ausführlich berichtet hat. Diese Art findet sich, wenn auch nicht obligatorisch, so doch in weitaus größerer Zahl als im Freien in den Brutgängen des *Geotrupes stercorarius* L. Die Eier werden in unmittelbarer Nähe der Eikammern des Geotrupes abgelegt. In dem von dem Wirt eingetragenen Dungmaterial entwickeln sich die Aphodien. Das Ei des Geotrupes wird dabei zerstört. Und zwar wird es von den Aphodiusimagines verzehrt. Diese höchst merkwürdige Tatsache konnte mir auch Herr Oberpräparator Spaney brieflich bestätigen. Er hat mehrfach Aphodien beim Verzehren von Geotrupeseiern angetroffen, kann aber leider nicht sagen, welche Art das gewesen ist. Im Freien, das heißt außerhalb der Bauten des Geotrupes, wird *A. porcus* F. nur selten angetroffen. Ob seine Larve sich auch außer dieser abweichenden Art und Weise noch ebenso wie die anderen Larven einfach im Kot entwickeln kann, ist leider nicht bekannt. Sollte dies nicht der Fall sein, so wäre der Brutparasitismus als obligatorisch zu werten.

Zuweilen findet man in den Geotrupesgängen auch andere Aphodiusarten. Diese sind jedoch nur durch Zufall dahin geraten. Ich konnte selbst beobachten, wie in einem Kuhfladen, in dem sich mehrere Gänge von Geotrupes befanden, die umherkriechenden Aphodien teilweise in die Öffnungen dieser Gänge fielen. Auch fand ich bisweilen einzelne Aphodien in ausgegrabenen Geotrupesbauten. Die Tiere waren sicher durch Zufall hineingeraten.

Anschließend wäre hier noch auf die myrmecophilen und termitophilen, tropischen Gattungen *Euparia*, *Corythoderus* usw. hinzuweisen. Wie schon früher gesagt, besteht bei diesen Arten die Möglichkeit, daß sie von den Exkrementen ihrer Wirtstiere leben. Soweit sie Trichome besitzen und von den Wirtstieren beleckt

werden, ist auch eine Fütterung dieser Gäste durch ihre Wirte nicht ausgeschlossen.

Interessant ist es, daß die den Aphodien nahe verwandte *Aegialia rufa* F. in Holland in den Nestern von *Formica rufa* L. gefunden wurde. Auch wurden in den Bauten derselben Ameise Stücke der Aphodiine *Diastictus vulneratus* Strm. im Juni gefunden. Diese Art, die sandigen und fast unbewachsenen Boden bevorzugt, konnte ich in Gesellschaft der Art *Psammobius sulcicollis* Ill. in Pommern zahlreich sammeln unter Steinen, unter denen sich Gänge von *Formica fusca* L. befanden. Diese kleinen Aphodiinen lagen im Sand teils direkt in den Gängen der Ameisen, teils daneben. Die Ameisen liefen zahlreich umher, ohne sich auch nur im geringsten um die Aphodiinen zu kümmern. Sonst fand ich obige Arten stets nur vereinzelt. Auch Larven, die vermutlich diesen Arten angehörten, kamen an dieser Lokalität unter den Steinen vor.

Es scheint hier eine Vorstufe zur Myrmecophilie vorhanden zu sein, die *Diastictus* sind als indifferent geduldete Gäste, also als Synöken anzusehen. In den Tropen stellen *Corythoderus* und andere dann den Typus der echten Gäste oder Symphilen dar.

Mit wenigen Worten sei die chemische Beschaffenheit der Kotarten besprochen und die Frage, welche Bestandteile derselben den Aphodiinen zur Nahrung dienen. Nach Vogel (93) werden von 100 Teilen der im Futter enthaltenen Substanz im Kot wiedergefunden: von der Trockensubstanz 42,8 %, von der organischen Substanz 42,5 %, von Stickstoff 40,1 % und von Mineralsubstanzen 59,7 %.

Rinder- und Schweinekot enthalten 75 % Wasser und zersetzen sich nur langsam unter geringer Wärmeentwicklung. Pferde- und Schafkot dagegen, mit nur 66 % Wasser, zersetzen sich schnell unter kräftiger Wärmeentwicklung.

Der Gehalt an Stickstoff ist gering. Er schwankt bei frischem Kot zwischen 0,7 % (Schwein) und 0,3 % (Rind). Auch Phosphorsäure und Kali sind nur in geringen Mengen, die unter 1 % liegen, vorhanden. Die einzelnen Bestandteile des Kotes sind nach der Tierart sehr verschieden. So enthält Menschenkot fast keine Nahrungsreste, hingegen 30-50 % Bakterien, ferner Schleim, Reste von Epithelien und Verdauungssäften, unlösliche Salze. Bei Herbivoren dagegen sind im Kot eine Menge überschüssiger Nahrungsstoffe enthalten. Bis zu 25 % ihrer Nahrung gehen unverdaut mit dem Kote ab. Die grobe Beschaffenheit hängt sehr von der Nahrung und einzelnen Tierart ab. Pferdedung ist sehr grob, Rinderdung dagegen ziemlich fein. Es finden sich im Kot ferner Fettsäuren, Phenole, Trypsin, Cholsäure und anderes mehr. Alle diese Stoffe, sowie die Reste von Darmepithelien usw., die nur in geringer Menge

in den Exkrementen enthalten sind, spielen für die Ernährung der Aphodien keine Rolle. Vielmehr sind es die mehr oder minder weit abgebauten Nahrungsreste, die den Aphodien als Futter dienen. Es sei schon hier darauf hingewiesen, daß sich Larven von Aphodien fast nur in etwas älterem Kote finden. Vermutlich muß derselbe durch Fäulnis erst noch weiter aufgeschlossen sein, um den Larven eine geeignete Nahrung zu bieten.

Symbionten, die bei Aufschließung der Zellulose mitwirken könnten, sind bei den Aphodien nicht bekannt. Vaternehm hat (91) außerdem noch für *Geotrupes* nachgewiesen, daß eine besondere Darmflora nicht besteht. Vielmehr sind die im Darm der *Geotrupes* gefundenen Bakterien dieselben, die auch den Mist bewohnen. Daß jedoch diese Bakterien, die ja im Kote oft reichlich vorhanden sind, keine Rolle als Nahrung spielen, konnte Vaternehm ebenfalls zeigen. Nur bei Hunger wird allmählich die Bakterienflora des Insekten-darmes stark reduziert. Die bakterizide Kraft des *Geotrupes*darmes ist nur gering. Schließlich wird durch den Hunger aber doch völlige Sterilisation des Darmes erreicht. Die nun steril weiter gefütterten *Geotrupes* lebten normal weiter. Danach spielt die Bakterienflora für *Geotrupes* als Nahrungsquelle keine oder nur eine ganz geringe Rolle. Ich selbst ließ Aphodien lange Zeit hungern, prüfte allerdings nicht den Kot auf seinen Bakteriengehalt. Dann fütterte ich die Tiere mit Kot, den ich durch ein Dampfbad sterilisiert hatte. Sie lebten normal weiter. Allerdings sind diese Versuche nur mit primitiven Mitteln in meiner Heimat auf dem Lande gemacht worden. Ich hoffe, sie später nochmals genauer ausführen zu können. Aber man kann in Analogie zu den Ergebnissen Vaternehmens und auf Grund meiner Vorversuche wohl sagen, daß sehr wahrscheinlich die Nahrung der Aphodien aus den Nahrungsresten, die im Kot enthalten sind, besteht, und daß die Bakterienflora des Kotes als Nahrung nur in geringem Maße in Betracht kommt. Dies Ergebnis stimmt auch gut damit überein, daß wir, wie gezeigt, nicht wenige Aphodiinen kennen, die sich phytophag oder saprophag ernähren, also von einem Material, das schon teilweise durch Bakterien aufgeschlossen ist. Die coprophagen Formen sind demnach im Grunde auch phyto- oder saprophag, indem sie dem Kot die teilweise aufgeschlossenen Nahrungsreste entnehmen. Diese aber bestehen hauptsächlich aus pflanzlichem Material. Wie es mit den Arten ist, die Menschenkot verzehren, sich sogar teilweise darin entwickeln, muß einer späteren Untersuchung überlassen bleiben.

#### Nahrungserwerb und Fraßtypen.

Die Aphodiinen sind durchweg recht gute Flieger und können sich auch, wie ich mehrfach zu beobachten Gelegenheit hatte, gegen

einen recht kräftigen Wind behaupten. Sie suchen ihre Nahrung, vom Geruchssinn geleitet, meist fliegend. Man kann oft große Schwärme von Aphodien beobachten, die in einer Höhe von 50 cm bis zu etwa 3 m, meist in ca. 1,5 bis 2 m umherfliegen. Diese Tiere sind auf Nahrungssuche begriffen, und außerdem dient der Flug dem Auffinden der Geschlechter. Der Geruchssinn, der die Aphodien leitet, ist außerordentlich gut entwickelt. So konnte ich des öfteren beobachten, wie bereits nach 30 bis 50 Sekunden der ausgelegte Menschenkot angefliegen wurde, obwohl vorher nirgends ein Aphodius zu sehen gewesen war. Auch Kuhmist und Pferdemist werden rasch gefunden, doch scheint speziell Menschenkot für die Anlockung besonders geeignet zu sein. Voraussetzung für den Anflug ist neben einer bestimmten Temperatur, wie später noch gezeigt werden soll, daß der ausgelegte Kot noch frisch ist. Selbst unter ungünstigen Bedingungen konnte ich nach höchstens einer Viertelstunde die Ankunft der ersten Aphodien am Köder feststellen. Naturgemäß spielt der Wind eine große Rolle und bestimmt die Richtung, aus der die Aphodien kommen. Die Tiere fliegen gegen den Wind, der ihnen die Witterung zuträgt. Nur ganz vereinzelt flogen auch Tiere mit dem Wind an den Köder. Vielleicht waren sie durch den Wind getragen und durch Zufall in die Nähe des Köders gelangt. Da der Geruch des Kotes, wie man auch selbst bereits feststellen kann, in ca. 1 m Höhe über dem Boden am stärksten ist, so erklärt diese Tatsache auch die Beobachtung, daß die hauptsächlichste Flughöhe der Aphodien die gleiche ist. Bei windstillem Wetter, besonders kurz vor einem Gewitter, ist das Umherschwärmen der Aphodien außerordentlich auffallend. Man kann dann viele Tausende umherfliegen sehen. Sie gehören fast ausschließlich den Arten *distinctus* Müll., *prodromus* Brahm. und *fimetarius* L. an. Dies sind ja im übrigen sowieso die weitaus am zahlreichsten auftretenden Formen. Weit seltener beobachtet man andere Arten in größerer Zahl fliegend. Ich traf nur *Oxyomus silvestris* Scop. in erheblicher Zahl schwärmend an. Die großen Schwärme des *distinctus* Müll. usw. sind förmlich auf der Suche nach Futter. Sie fliegen eifrig hin und her, dabei ständig nicht nur die Richtung, sondern auch die Flughöhe verändernd. Legt man in der Nähe eines solchen Schwarmes Kot als Köder aus, so stürzen sich zunächst nur die in einer Entfernung bis zu 6 m befindlichen Aphodien darauf. Die anderen fliegen weiter suchend umher. Nur die, die dabei in die Nähe des Köders gelangen, stürzen sich dann ebenfalls auf ihn. Dies gilt für Windstille, kommt ein Wind auf, der den Aphodien die Witterung des Kotes zuträgt, so ist im Nu fast der ganze Schwarm am Köder versammelt. Bei der Landung, die nach meinen Beobachtungen gegen den Wind vorgenommen

wird, werden die Beine vorgestreckt und die alae nach hinten gelegt. Erst nach erfolgter Landung werden letztere eingefaltet und unter den Decken geborgen. Die Wucht der Landung ist trotzdem so groß, daß des öfteren die anfliegenden Tiere bei der Landung stürzen und teilweise sogar auf den Rücken zu liegen kommen. Wenige Besucher des Köders landen dabei direkt auf demselben. Vielmehr gelangen die meisten der heranfliegenden Aphodien nur in mehr oder minder große Nähe der erstrebten Nahrungsquelle. Sie legen dann den Rest des Weges meist auf dem Boden zurück, wobei sie eifrig bemüht sind, gegen den Wind zu kriechen. Sind sie über das Ziel hinausgelangt und so auch nicht in der Lage, gegen den Wind zu kriechen, der ihnen die nötige Orientierung gibt, verfahren sie anders. Teils fliegen sie wieder ab. Zum Abflug suchen sie möglichst erhöhte Punkte zu erreichen. Sie erklettern Grashalme, Steinchen und anderes. Umherschwärmend in der Nähe des Köderplatzes gelangen sie dann schließlich wieder in den Dunstkreis des Köders und nehmen eine neue Landung vor. Ein anderer Teil der über das Ziel gelangten Tiere geht kriechend auf die Suche, die meist, oft erst nach großen Umwegen, zum Ziele führt. Aus meinen Beobachtungen ließ sich deutlich erkennen, daß der Wind für den Nahrungserwerb der Aphodien von großer Bedeutung ist, indem er ihnen das Auffinden der Nahrungsquellen wesentlich erleichtert. Aber auch ohne denselben können sie, dank ihres vorzüglichen Geruchsinnes, die Nahrung finden. Praktisch dürfte es wohl auch kaum eine völlige Windstille geben, doch ist ein Wind von einer gewissen Mindeststärke jedenfalls für die Aphodien wertvoller wie kaum spürbare Luftbewegungen. Bei zu starkem Wind wird der Kot fast nur kriechend erreicht. Aber auch hier zeigten meine Beobachtungen deutlich, wie die Windrichtung maßgebend war. Der weitaus größte Teil kam gegen den Wind zum Köder herangekrochen.

Zum Schluß sei ein Beispiel angeführt. Ein *A. prodromus* Brahm. kommt gegen den Wind angefliegen und landet in einer geraden Entfernung von 65 cm vor dem ausgelegten Menschenkot. Er kriecht nun, immer gegen den Wind, in einer gebogenen Linie auf den Kot zu, doch verfehlt er denselben und kriecht, trotzdem er nur 4 cm davon entfernt ist, an demselben vorbei und 11 cm darüber hinaus. Es erfolgt dann ein Stutzen, das Tier kehrt um und erreicht in fast gerader Linie den Kot. Insgesamt wurde ein Weg von 96 cm innerhalb von 3 Minuten zurückgelegt.

Ogleich die Aphodien weder Brutgänge noch bestimmte andere Gangsysteme anlegen, kann man doch verschiedene Formen des Fraßes an den einzelnen Kotarten beobachten, die ich Fraßtypen nennen will. Kuh- und Pferdekot werden einfach dergestalt in An-

griff genommen, daß die Aphodien teils von der Seite, teils von oben sich in die Materie einwühlen. Bei ganz frischem Kuhdung wird ein Einwühlen von obenher bevorzugt. Ich erkläre das mit dem hohen Gehalt des frischen Kuhdunges an Wasser. Die Masse ist oben schneller abgetrocknet und die eindringenden Aphodien kommen nicht in Erstickungsgefahr. Sie fressen sich erst allmählich, mit der fortschreitenden Austrocknung des Fladens tiefer und tiefer hinein, bis sie den Boden erreichen. Daß in der Tat Erstickungsgefahr vorhanden ist, konnte ich zeigen, indem ich einige Aphodien in ganz frischen Kuhkot setzte und dergestalt in eine Schachtel einschloß, daß sie nicht aus dem Kote heraus konnten. Die Tiere fanden den Tod, obwohl die Schachtel Luftlöcher besaß.

Pferdedung mit seinem geringeren Wassergehalt wird auch in ganz frischem Zustande von oben und seitwärts angegangen. Da sich oft enorme Mengen von Aphodien daran finden, wird er in Kürze zerstreut, trocknet aus und wird bald wieder von den Aphodien verlassen. Der Kuhkot hingegen trocknet nur langsam aus und wird erst sehr spät wieder verlassen. Zum Teil folgen sich verschiedene Arten, die augenscheinlich an bestimmte Feuchtigkeitsprozentage gebunden sind. Davon später.

Anders sieht das Fraßbild bei Menschenkot aus. Derselbe wird von allen ihn besuchenden Arten, es sind aber zahlenmäßig weitaus wieder unter den Besuchern die Arten *prodomus* Brahm. und *distinctus* Müll. überwiegend, vom Boden aus angefressen. Das heißt: die Aphodien graben sich seitlich neben dem Kot in den Boden, gelangen dann unter den Kot und fressen ihn von dort aus an. Während also bei Kuh- und Pferdedung fast immer zu sehen ist, daß Aphodien daran sind, da die Öffnungen, durch die dieselben den Kot aufgesucht haben, sichtbar sind, ist dies bei Menschenkot nicht der Fall. Erst ein Umdrehen desselben zeigt die Aphodien, die auf der Unterseite sich in den Kot hineingefressen haben.

Wildlosung, also Exkreme von Hirsch und Reh, die besonders von den oligophagen Arten *A. putridus* Hrbst., *nemoralis* Er. usw. bewohnt sind, weisen noch einen anderen Fraßtypus auf. Die einzelnen ovalen Partikel des Kotes werden von einer Seite, meist an einem der Pole, angefressen und der Aphodius frißt dann im Innern eine Höhlung aus, um schließlich an einer anderen Stelle den Kotpartikel wieder zu verlassen. An den Fraßlöchern ist es zu sehen, ob der Kot besucht ist. Wenn nur ein Loch vorhanden, so kann man damit rechnen, den Aphodius noch in dem Kotartikel zu finden, wenn hingegen 2 Löcher vorhanden sind, so ist fast immer kein Aphodius mehr zu erwarten. Meist nämlich werden die

einzelnen Teile der Wildexkremeute immer nur von einem, höchstens 2-3 Exemplaren des *Aphodius* angefressen.

Innerhalb des Kotes werden keine besonderen Gangsysteme angelegt, vielmehr verlaufen die Gänge kreuz und quer ohne eine Anordnung nach irgendeinem Schema erkennen zu lassen.

Die hier genannten Fraßtypen sind nicht gesetzmäßig, wohl aber ziemlich regelmäßig zu finden. Das Bild, das diese Fraßtypen bilden, verschiebt sich bald etwas in dieser, bald in jener Richtung, doch ist im ganzen eine Konstanz zu beobachten. Das ist um so merkwürdiger, als sich verschiedene Arten dabei gleich verhalten. Teils kommen sie gleichzeitig und zusammen vor, so *A. prodromus* Brahm., *distinctus* Müll. und andere im Menschenkot. Teils treten die Arten, die gleichen Fraßtyp zeigen, zu verschiedenen Jahreszeiten auf. So *A. nemoralis* Er. im Hirschkot im Juni und Juli, *A. putridus* Hrbst. an gleicher Stelle hauptsächlich erst im September bis November.

#### Abhängigkeit von Temperatur, Feuchtigkeit, Bodenbeschaffenheit und Pflanzendecke.

Die Versuche, die ich im Hinblick auf vorstehende Fragen gemacht habe, sind nur als vorläufige anzusehen. Zwar wurden Ergebnisse erzielt, die als gesichert angesehen werden können, doch sollen die erzielten Resultate möglichst noch durch Versuche von mehrjähriger Dauer erhärtet werden.

Einen sehr wesentlichen Einfluß übt die Temperatur aus. Um denselben festzustellen, wurden im Herbst und Frühjahr der Jahre 1930 und 31 eine größere Reihe von Temperaturmessungen gemacht. Gleichzeitig wurde beobachtet, wie sich die Aphodien verhielten. Besonders konnten diese Beobachtungen für die Arten *Aphodius distinctus* Müll. und *prodromus* Brahm. gemacht werden. Es zeigte sich, daß diese Tiere bei einer Temperatur von weniger als 8 Grad Celsius inaktiv waren. Sie bewegten sich kaum und hatten sich meist unter den als Köder ausgelegten Exkrementen eingescharrt. Die Tiefe, bis zu welcher einzelne Tiere im Boden gefunden wurden, betrug etwa 12 cm, doch fanden sich die meisten Tiere in einer Tiefe von nur 1,5 bis 2,5 cm. Erst wenn die Temperatur über 8 Grad stieg, begannen die Tiere, lebhafter zu werden. Sie kriechen umher und machen auch bereits Kopulationsversuche. Schwärmend wurden aber noch keine Tiere beobachtet. Volle Lebenstätigkeit setzte erst bei 14 Grad und mehr ein. Sonnenschein wirkte besonders belebend. Während an sonnigen Stellen bei ca. 20 Grad die Aphodien eifrigst umherschwärmten, zeigten sich die an einem Kothaufen im Schatten des Waldrandes sitzenden Exemplare nur sehr wenig lebhaft. Die Temperatur betrug dort 11 Grad. Kopulation

konnte bei Temperaturen von über 15 Grad beobachtet werden. Schwüle und windstille Tage waren es, die ein besonders häufiges Beobachten von Copulae ermöglichten. Stärkerer Wind wirkt insofern beeinträchtigend, als dann die Flugtätigkeit mehr oder minder eingestellt wird. Obleich in den ersten Märztagen morgens mehrere Grad unter Null zu verzeichnen waren, hatte diese Temperatur doch keinen weiteren Einfluß auf die Aphodien. Sie verhielten sich inaktiv, d. h. sie lagen im Boden unter dem Kot eingeschart regungslos und konnten erst durch längeres Anhauchen mobil gemacht werden. Sobald jedoch die Temperatur 8 Grad erreicht hatte, begannen die Aphodien sich zu bewegen. Sie kamen aus dem Boden hervor und nahmen bald auch ihre Fraßtätigkeit auf.

Es konnte festgestellt werden, daß größere Kotmassen, so insbesondere Kuhfladen, einen recht guten Wärmeschutz boten. Der Frost war nicht weiter als höchstens bis zu dem ersten Drittel der Dicke des Fladens durchgedrungen. Dieser gefrorene Teil zeigte sich auch frei von Aphodien. Er war von ihren Gängen durchzogen, doch hatten die Tiere diesen Teil verlassen und sich in die unteren Partien zurückgezogen. Die Temperatur in den tieferen Teilen betrug +3 bis +4 Grad. Weitere Messungen zeigten, daß die Temperatur eines frischen Kuhfladens ziemlich rasch sich der Umgebungstemperatur anpaßt, es erfolgt also eine schnelle Abkühlung. Im Innern jedoch, besonders nahe am Boden, war die Temperatur im Fladen stets etwas höher als die der umgebenden Luft. Der Unterschied schwankte in weiten Grenzen, die einerseits durch die Dicke des Fladens, andererseits durch die Umgebungstemperatur gegeben waren. Je dicker der Fladen, desto wärmer ist er im Innern. Diese Wärme ist wohl mindestens zum Teil auf die Gärungsvorgänge zurückzuführen, die in dem Kot stattfinden. Wenn die Außentemperatur unter 0 Grad lag, war der Unterschied besonders stark, da dann der Fladen im Inneren mehrere Grad Wärme aufwies. Je höher die Außentemperatur war, desto mehr verwischten sich diese Temperaturdifferenzen, um schließlich fast zu verschwinden; sie betrug dann nur noch  $\frac{1}{2}$  bis 1 Grad. Für die Aphodien ist das dann unbedeutend, da sie bei einer höheren Außentemperatur keines Wärmeschutzes bedürfen. Gerade bei geringer Außentemperatur, die die Differenz zwischen dieser und der Temperatur im Kot groß werden läßt, ist dieser Umstand für die Aphodien von Wichtigkeit, denn sie genießen dann durch den Fladen einen Kälteschutz.

Für *A. fossor* L., bei dem ich leider nur wenige Untersuchungen machen konnte, ließ sich feststellen, daß diese Art ein noch größeres Wärmebedürfnis hat. Das Tier wird erst agil bei Temperaturen von 10 Grad und darüber, Kopulation und Fluglust konnten erst

bei über 15 Grad festgestellt werden. Dadurch wäre es vielleicht auch zu erklären, daß *Fossor* wesentlich später im Jahre auftritt wie die vorher genannten. Es müssen aber erst noch weitere Versuche gemacht werden.

Es sei noch erwähnt, daß *A. distinctus* Müll. sich nach Herter als eine Art mit geringem thermischen Unterscheidungsvermögen erwies (Temperaturorgel). Meine Ergebnisse bei Freilandbeobachtungen konnten dies nicht bestätigen.

Die Feuchtigkeit spielt für die Aphodien eine erhebliche Rolle. Leider konnte ich Versuche in dieser Richtung nur in sehr geringem Ausmaße machen. Es sei in diesem Zusammenhang angeführt, daß wir unter den Aphodien Tag- und Nachtflieger unterscheiden können. Die meisten Arten fliegen bei Tage und lieben Sonnenschein und Windstille zum Fluge. Einige Formen, so *Aphodius rufipes* L. und *sordidus* F. dagegen beginnen ihre Flugtätigkeit fast ausnahmslos erst in der Dämmerung und fliegen bis spät in die Nacht hinein. Man kann sie ans Licht locken und fängt sie daran oft in großer Zahl. Bekanntlich nimmt zum Abend die Luftfeuchtigkeit zu. Es ist leicht möglich, daß dies einer der Gründe ist, die die Aphodien beeinflussen. Tagsüber sind zwar *A. rufipes* L. und *sordidus* F. auch agil, doch konnte ich sie niemals fliegend beobachten. Ausgelegter Dung war am Tage von ihnen nicht oder nur vereinzelt angenommen, während er sich am nächsten Morgen reichlich besetzt zeigte. Ich sperrte nun eine Reihe von *sordidus* L. in einen dunklen Käfig. Die Dunkelheit veranlaßte die Tiere jedoch nicht zu Flugversuchen. Sobald aber die Dämmerung einsetzte, wurden sie im Käfig mobil und begannen, Flugversuche zu machen. (Der Versuch kann zur Zeit nicht mit bestimmtem Feuchtigkeitsgrad wiederholt werden, da die Dämmerungsflieger [*A. sordidus*, *rufus*] erst im nächsten Juni wieder in Anzahl zu haben sein werden.)

Inwieweit der veränderte Feuchtigkeitsgehalt der Luft an obigem Verhalten der Käfer beteiligt ist, ergibt sich aus diesem Versuch nicht. Eventuell hängt auch das besonders lebhaftes Gebahren anderer Arten bei schwüler Witterung mit dem veränderten Feuchtigkeitsgehalt zusammen. Außerdem spielen wohl noch viele andere Faktoren mit hinein, so Luftdruck, elektrische Spannungen usw. Eine genaue Analyse muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Deutlich ist der Einfluß der Bodenfeuchtigkeit zu erkennen. Köder, der auf sehr feuchten Wiesen mit hohem Grundwasserstande ausgelegt wurde, wurde nur wenig besucht. Besonders wurden hier nie Eier abgelegt. Da die Larven zur Verpuppung in den Boden gehen, wären sie an solchen Stellen dem sicheren Tode preis-

gegeben. Und auch die Imagines graben sich gern in den Boden in der Nähe des Kotes oder direkt darunter ein. Zu hohe Bodenfeuchtigkeit aber hindert sie daran. Ebenso werden ganz trockene Plätze, die starker Insolation ausgesetzt sind, gemieden. Hier trocknet der Kot so rasch aus, daß er nur während ganz kurzer Zeit den Imagines als Nahrung dienen kann, während die Larven überhaupt nicht durchkommen können.

Daß die Feuchtigkeit des Kotes selbst eine Rolle spielt, habe ich bereits bei Besprechung der Fraßtypen erwähnt. Hier sei noch angeführt, daß auch je nach dem Alter des Kotes verschiedene Arten darin vorherrschend sind. Ganz frischer Kuhdung wird zunächst von *A. fossor* L. und *fimetarius* L. besucht, später folgen dann *rufipes* L., *sordidus* F. und noch später *subterraneus* L. Schon reichlich ausgetrocknetes Material endlich wird von *A. brevis* Er. bevorzugt. In anderem Zusammenhange wird davon noch die Rede sein.

Die meisten Aphodien zeigen gegenüber dem Untergrund ein indifferentes Verhalten. Steinboden wird gemieden, da hier ein Eingraben für die Larven unmöglich wäre. Die Imagines finden sich fast auf jedem Untergrund. Doch liegt es in der Natur der Sache, daß Wiesen und Weiden, also lockeres Land, am meisten besucht werden. Einfach aus dem Grunde, weil sich hier das Vieh und damit der Lieferant der Nahrung der Aphodien befindet. Legt man auf anderen Böden, wie Lehm, Ton, Sand Köder aus, so werden diese ebenfalls angenommen. Moore, und selbst deren als Weiden benutzte Randgebiete, werden fast gänzlich gemieden in-folge zu hoher Bodenfeuchtigkeit.

Eine ganze Aphodiengruppe jedoch zeigt ein abweichendes Verhalten. Es sind dies die Arten des Subgenus *Agolius*, zu denen *mixtus* Villa, *limbolarius* Reitt. und *Neagolius praecox* Er. gehören. Diese Arten sind petrophil. Sie kommen nur auf festem Gestein oder Böden vor, die an Ort und Stelle aus festem Gestein hervorgegangen sind. Sie finden sich oft direkt unter Steinen, oder zuweilen auch darauf sitzend.

An Kalkböden scheinen die wärmeliebenden Arten *Heptaulacus porcellus* Friv. und *villosus* Gyll. ziemlich streng gebunden zu sein. *Porcellus* Friv. findet sich bei Wien auf warmen Hängen, deren Boden aus kalkigen oder lößartigen Tertiärablagerungen besteht. *Villosus* Gyll. wurde bei Erlangen auf Jurakalk gefunden. Aus Mecklenburg liegt ein einmaliger Fund vor. Hier kam das Tier auf Sandboden vor. Mindestens für diese Art ist also das Vorkommen auf Kalkboden nicht obligatorisch, aber es bildet die Regel.

Psammophil und nur auf reinen Sandböden vorkommend sind

nach meinen Sammelerfahrungen und nach den Literaturangaben: *Psammobius sulcicollis* Ill., wahrscheinlich auch *Diastictus vulneratus* Strm. Ferner *Aphodius hydrochoeris* F., *scrofa* F. und noch einige andere Arten. Besonders *Psammobius* scheint obligatorisch psammophil, d. h. psammobiont zu sein. Er findet sich auf ganz trocknen, fast vegetationslosen Sandplätzen und auf Dünen.

Hier sei endlich noch auf eine gewisse Abhängigkeit des Vorkommens der Aphodien von der Pflanzendecke hingewiesen. Die meisten Arten sind Bewohner offenen Geländes und weichen dem Walde aus. So kann man *fimetarius* L. und *prodromus* Brahm. kaum je im Walde finden. Nur längs sehr breiter Fahrwege dringen sie in den Wald ein. Das heißt sie finden sich innerhalb des Waldes nur im Dung auf und an diesen Wegen. Ebenso werden Gebüsche an Wiesenrändern fast völlig von Aphodien gemieden. An solchen Plätzen ausgelegter Dung wird sehr wenig besucht. Bereits sehr hoher Gras- und Krautwuchs auf Wiesen und Weiden bringen es mit sich, daß Kot, der an diesen Stellen liegt, weit weniger besucht wird wie solcher, der unmittelbar daneben auf minder hoch bewachsenem Gelände liegt. Vielleicht hindert der üppigere Pflanzenwuchs den Anflug und wirkt wohl auch als Hemmnis bei der Ausbreitung des Geruches. Wenn man so die meisten Aphodien als Steppentiere bezeichnen könnte, sind doch einige Formen vorhanden, die mehr oder minder streng an den Wald gebunden sind. Zunächst sind hier *A. putridus* Hrbst. und *nemoralis* Er. sowie *corvinus* Er. zu nennen. Sie finden sich nicht nur auf Waldwiesen und an Wegrändern, sondern auch mitten im Walde. Dies Vorkommen mag teilweise dadurch seine Erklärung finden, daß dies Arten sind, die ziemlich oligophag an dem Kote von Rot- und Rehwild leben. Aber auch Arten wie *tessulatus* Payk. und *depressus* Kupl. zeigen eine Vorliebe für Waldgebiete. Sehr dichter Wald wird allerdings fast ganz gemieden. Die lichtereren Stellen und kleine Wiesen, Wegränder usw. werden bevorzugt.

### Ökologische Valenz und Habitatsuccession.

Mit Hesse ist unter ökologischer Valenz zu verstehen: „Die Weite des Spielraums der Lebensbedingungen innerhalb dessen für eine bestimmte Organismenart die Lebensmöglichkeit besteht.“ Die Weite dieses Spielraumes hängt wesentlich von der Fähigkeit des Organismus ab, sich verschiedenen Lebensbedingungen anzupassen. Diese Fähigkeit besitzen die meisten Aphodiinen in hohem Maße, das heißt sie haben eine große „ökologische Valenz“ oder „Reaktionsbreite“. Hier seien einige Beispiele genannt. *Aphodius rufipes* L. hat es vermocht, im Gebirge sich in Höhen von über 2000 m anzusiedeln. An sich aber ist es ein Tier des Flachlandes.

Ebenso hat er sich bis in die Arktis verbreiten können, außerdem wird er noch in den Tropen gefunden. Er zeigt also gegenüber klimatischen Faktoren eine hohe ökologische Valenz.

Hierher gehört auch der schon des öfteren zitierte Fall, daß sonst anders lebende Arten imstande sind, auf Inseln auch abweichend zu leben. So nur ist ihnen eine Besiedelung möglich, da sie bei Nichtanpassung sich nicht würden halten können. Das zahlreiche Vorkommen der Aphodien und die weite Verbreitung zeigt, daß sie sich weitgehendst verschiedenen Umweltfaktoren anzupassen vermögen. Sie besitzen also eine hohe ökologische Valenz. Einige Formen besitzen dagegen eine geringere Valenz, da ihr Lebensspielraum beschränkt ist. So durch Nahrungsspezialisierung, Gebundenheit an bestimmten Untergrund usw.

Es sei in diesem Zusammenhang auch noch die Art und Häufigkeit des Vorkommens kurz besprochen. Wir haben dabei zu unterscheiden zwischen Ortsdichte, d. h. dem Vorkommen an einer kleineren Lokalität und Flächendichte, die das Vorkommen auf größeren Flächen bezeichnet. Die verschiedene Häufigkeit wird dabei für die Ortsdichte mit den Ziffern I bis VI, für die Flächendichte mit den Ziffern 1 bis 5 bezeichnet. Dabei bedeutet I vereinzelt, II spärlich und so fort bis VI = massenhaft; für die Flächendichte bedeutet 1 selten (1a = sehr selten und 01 = einorts), 2 bedeutet zerstreut und so fort bis 5 = gemein. Eine Verbindung beider Staffeln ergibt dann ein Bild des Vorkommens der betreffenden Art. Da die meisten Aphodiusarten weit verbreitet sind und zahlreich auftreten, würde für sie die Vorkommensdichte etwa die Formel erhalten: IV, 3 bis 4. *A. piceus* Gyll., der nicht überall sich findet, an den Stellen seines Vorkommens ziemlich zahlreich ist, würde etwa die Formel III, 2 anzuwenden sein. *A. limbolaris* Reitt., der nur von wenigen Plätzen bekannt und dort recht selten ist, müßte die Formel II, 2a erhalten. Dabei bedeutet 2a sehr zerstreut. Es würde zu weit führen, hier für die einzelnen Arten Formeln zu geben. Außerdem fehlen vielfach noch die dazu nötigen Angaben. Es sollte nur an einigen Beispielen gezeigt werden, wie die Vorkommensdichte mit Hilfe dieser Formeln festgestellt werden kann. Es sollte auch darauf hingewiesen werden, daß sehr viele Aphodien nicht nur große Ortsdichte, sondern auch große Flächendichte aufweisen.

Unter Habitatsuccession ist eine gesetzmäßige Folge verschiedener Arten innerhalb eines Habitats zu verstehen. Für die Aphodien kommt als Habitat der Kot, an dem sie leben, in Betracht. Für Kuhdung konnte ich in großen Zügen diese Habitatsuccession feststellen und schildere dieselbe nachstehend. Ein auf einer Weide frisch ausgelegter Kuhfladen wird zunächst von *Sphae-*

*ridium*, *Cercyon* und anderen Hydrophiliden besucht. In dem meist noch sehr feuchten, beinahe breiigen Substrat bewegen sich diese Tiere förmlich schwimmend. Erst nach einiger Zeit, wenn durch die Besonnung und die durchlüftende Tätigkeit der *Sphaeridium* der Feuchtigkeitsgehalt geringer geworden ist, zeigen sich Aphodien. Es erscheinen besonders *A. fimetarius* L., *fossor* L., bald auch *rufus* Moll. und *distinctus* Müll. Nach einiger Zeit finden sich dann wieder weitere Arten. Vorher jedoch erscheinen verschiedene kleine Staphyliniden, besonders Aleocharinen sowie einzelne Histeriden. Die Hydrophiliden treten bereits stark zurück. Je nach der Witterung dauert es verschieden lange Zeit vom Auftreten der einen bis zum Erscheinen der nächsten Gruppe. Es folgt nun *A. subterraneus* L., und *fimetarius* L. erreicht den Höhepunkt an Individuenzahl. *Sphaeridium* verschwindet und *Cercyon* tritt sehr zurück. Die Staphyliniden nehmen noch etwas an Zahl zu. Mit fortschreitender Austrocknung verschwinden *A. fossor* L. und *rufus* Moll., die anderen folgen. Es bleiben nur in geringer Zahl *fimetarius* L. und zahlreiche *subterraneus* L. Histeriden sind noch häufig, die Staphyliniden treten in zum Teil anderen Arten in scheinung. Schließlich erscheint *Oxyomus* und *A. brevis* Er., während von den anderen Arten außer vereinzelt *subterraneus* L. alles verschwindet. Auch die Hydrophiliden verschwinden und die Artzusammensetzung der Staphyliniden ändert sich. Insbesondere fallen die Philontusarten und *Quedius*, die vorher auftraten, weg. Wenn dann von unten her Gras beginnt, den Fladen zu durchwachsen, zeigen sich Elateridenlarven. Die meisten bisher vorhandenen Staphyliniden verschwinden und andere treten, aber in weit geringerer Menge, in Erscheinung. Falls an dem Fladen auch noch Aphodien Eier abgelegt haben, kommen die Larven derselben hinzu. Zuweilen finden sich Staphylinidenlarven. Die Larven pflegen meist in ziemlich altem Dung aufzutreten, da die Eier erst dann abgelegt werden, wenn der Dung anfängt zu verrotten. Infolgedessen gehören die Larven, falls sie auftreten, zu den letzten Reihen innerhalb der Habitatsuccession. Sie erscheinen erst, wenn der Dung kaum noch Aphodien beherbergt. Die einzelnen Phasen gehen naturgemäß ganz allmählich ineinander über, das Ganze ist ein fließender Vorgang. Aber doch sind die einzelnen Phasen deutlich zu erkennen, da stets Höhepunkte im Auftreten der einzelnen Arten vorhanden sind, die zeigen, in welcher Phase die Succession begriffen ist. Je nach Standort und Gegend gibt es kleinere Schwankungen. Für andere Dungarten habe ich nicht so eingehende Feststellungen gemacht. Zu erwähnen wäre noch, daß je nach der Jahreszeit die Bewohner etwas verschieden sind. So sind besonders zum Herbst und Frühjahr die Geotrupesarten sehr

charakteristische Bewohner des Dunges. Sie treten bereits in sehr frischem Kot auf und finden sich etwa bis zu dem Punkte, wo *subterraneus* L. zu erscheinen beginnt.

### Phänologie.

Über das zeitliche Auftreten der Aphodien konnten interessante Feststellungen gemacht werden.

Zuerst erscheinen *A. distinctus* Müll. und *prodromus* Brahm. Erstere Art wurde von Herrn Dr. Sick bei Eutin bereits am 17. Februar fliegend angetroffen. Ich konnte diese Art zuerst am 3. März in großer Zahl beobachten. Bald folgt auch *Fimetarius*, den ich erstmalig am 30. März fangen konnte. Nach kurzer Frist erscheinen weitere Arten, so *granarius* L., *merdarius* F., *erraticus* L. *Fossor* L. trat am 1. Mai auf. Noch später erscheinen dann *sordidus* F. und *rufus* Moll. *Tessulatus* Payk., *conspurcatus* L. und vollends *putridus* Hrbst. findet man erst gegen den Herbst hin. Je nach der Gegend und der jeweiligen Witterung gibt es Unterschiede; in wärmeren Gebieten treten die Arten noch früher, in kälteren entsprechend später auf. Zu genauer Kenntnis müßten die phänologischen Beobachtungen bei möglichst vielen Arten genau und während einer Zeit von mehreren Jahren gemacht werden. Hier konnte nur eine kurze Orientierung gegeben werden. Genauer wurden nur *Fimetarius*, *distinctus* und *Fossor* untersucht, und die Ergebnisse wurden in Kurven graphisch festgelegt.

Ein eigenartiges Bild gibt dabei besonders die Kurve des *Fimetarius*. Gewonnen wurde die Kurve auf Grund eines Materials von über 600 Tieren. Deutlich heben sich drei Höhepunkte ab. Die Eigenart der Kurve ist aus der fraktionierten Entwicklung des *Fimetarius* zu erklären. Dieses Tier überwintert nämlich sowohl als Ei wie auch als Larve, Puppe und Imago. Je nach der Gegend und dem Ausfall des Herbstes sind bald die überwinterten Imagines, bald die überwinterten Larven und Puppen vorherrschend, oder alle Stadien überwintern zu etwa gleichen Teilen. Im Frühjahr erscheinen zunächst die überwinterten Imagines. Sie erreichen gegen Ende Mai den Höhepunkt, um dann, nach der Copula, rasch zu verschwinden. Während des Juni sind nur wenige Tiere zu finden. Teils mögen es noch Nachzügler der letzten, überwinterten Imagines sein, teils solche Tiere, die aus Puppen gerade frisch geschlüpft sind. Im Juli zeigt die Kurve einen raschen Anstieg, um gegen Ende dieses Monats den Höhepunkt zu erreichen. Dieser Anstieg beruht auf dem Erscheinen der Sommergeneration, die von den überwinterten Imagines abstammt. Die Eiablage hat im Mai stattgefunden. Merkwürdig ist das rasche Absinken der Kurve im August. Wo die frischen Tiere geblieben sind, läßt sich nicht

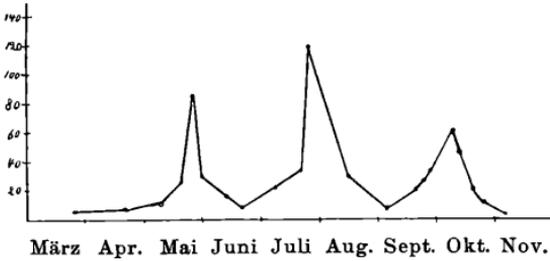


Abbildung 1.

Phänologische Kurve für die Imagines von *Aphodius firmetarius* L.  
Herbst 1930 bis Sommer 1931.

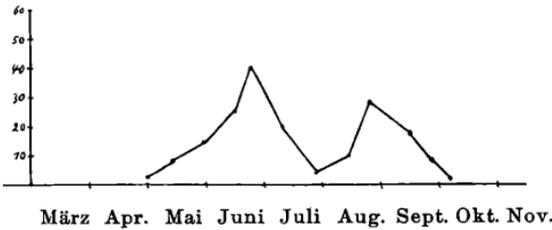


Abbildung 2.

Phänologische Kurve für die Imagines von *Aphodius fossor* L.  
Beobachtungsjahr: 1931.

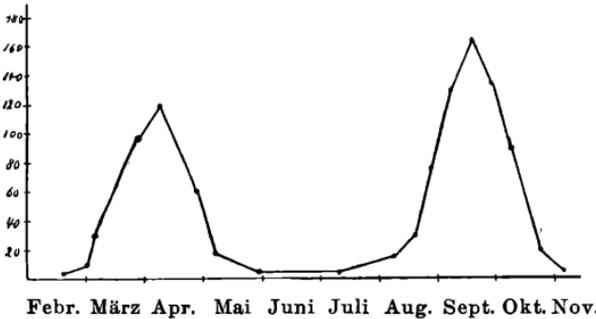


Abbildung 3.

Phänologische Kurve für die Imagines von *Aphodius distinctus* Müll.  
Herbst 1930 bis Sommer 1931.

sagen. Daß ein größerer Teil eingegangen sein sollte, ist kaum glaublich. Vielmehr scheint es, als ob die Tiere einen Sommerschlaf durchmachen. Anfang September ist ein besonderer Tiefstand erreicht. Dann zeigt die Kurve ein nochmaliges Anwachsen mit dem Höhepunkt gegen Mitte Oktober. Diese Tiere sind wohl teilweise Tiere der Sommergeneration, teilweise auch noch Tiere,

die von überwinterten Eiern und mehr noch von überwinterten Larven abstammen. Es scheint, daß ein großer Teil der Sommergeneration direkt vom Sommer- zum Winterschlaf übergeht, ohne vorher nochmal in Erscheinung zu treten. Im November sind dann alle Tiere im Winterquartier. Die beiden kleineren Gipfel der Kurve sind zusammen etwas höher als der Hauptgipfel. Ganz anders geartet und im Prinzip einander gleich sind die Kurven für *A. fossor* L. und *distinctus* Müll. *Fossor* und *distinctus* Müll. überwintern, soweit ich nach meinen bisherigen Ergebnissen es beurteilen kann, in unserer Gegend fast nur als Imago. Im Frühjahr zeigt die phänologische Kurve ein rasches Ansteigen. Dabei liegt für *fossor* L. der Höhepunkt im Juni, für *distinctus* Müll. dagegen bereits Ende März und Anfang April. Nach der Eiablage verschwinden die Imagines. Die neue Generation ist bei *fossor* L. sehr rasch entwickelt. Sie beginnt bereits Anfang August zu erscheinen und erreicht gegen Ende dieses Monats ihren Höhepunkt. Auffällig ist, daß ein Teil der Individuen der neuen Generation im Herbst den Boden, in dem die Verpuppung stattfand, nicht mehr verläßt, sondern erst im Frühjahr auftritt. So erklärt es sich auch, daß das Maximum der Kurve im Frühjahr höher ist als im Herbst. *Distinctus* Müll. hat eine wesentlich längere Entwicklungszeit, was um so auffälliger ist, als diese Art sehr klein ist. Ausgang April sind die meisten Imagines verschwunden und erst Anfang August treten die Tiere wieder auf. Im September erreichen sie ihr Häufigkeitsmaximum. Eigenartig ist, daß dieses Maximum im Herbst höher zu sein scheint als das Maximum im Frühjahr. Ob dies allgemein der Fall ist, wie dies bisher nach meinen Untersuchungen zutreffen scheint, kann ich aber mit Sicherheit noch nicht entscheiden. Es ist mir nicht möglich eine geeignete Erklärung dafür zu finden, daß die Kurve im Frühjahr soviel niedriger ist als im Herbst, theoretisch müßten sich die beiden Maxima fast gleichen. Daß die Verluste bei der Überwinterung so stark sein sollen, um den beträchtlichen Unterschied der beiden Maxima bewirken zu können, erscheint mir zweifelhaft. Es ist allerdings noch möglich, daß gerade in den beiden Jahren meiner Untersuchungen die Überwinterung unter ungünstigen Verhältnissen stattfand.

Zu erwähnen wäre auch in diesem Zusammenhange, daß die Elterntiere bei *A. fimetarius* L. wenigstens zum Teil noch bis zum Schlüpfen der neuen Generation leben. Das erschwert natürlich ebenfalls die Festlegung der Phänologie auf graphischem Wege und die Erklärung der so gewonnenen Kurven. Endlich kommt noch hinzu, daß die Eier nicht auf einmal, sondern in Abständen von einigen Tagen abgelegt werden. Dadurch schlüpfen die Tiere eines Geleges nicht zugleich, sondern die Schlüpfzeit zieht sich länger hin.

### Feinde, Parasiten und Krankheiten.

Nicht gering ist die Zahl der Tiere, die den Aphodien nachstellen. Bei den oft riesigen Individuenmengen, in denen die Aphodien, speziell *distinctus* Müll. und *prodromus* Brahm., auftreten, bilden sie eine wesentliche Nahrungsquelle für viele Vögel. So konnte ich beobachten, daß ein Wiederhopfpärchen, das am Rande einer Viehweide in einer hohlen Weide sein Nest hatte, eifrig die Kuhfladen auf Aphodien durchsuchte und seine Jungen damit fütterte. Stare, Hühner und Puten wissen die Aphodien als Nahrung zu schätzen. Die abends fliegenden Arten, wie *rufipes* L. und *sordidus* F., werden auch von Fledermäusen gejagt. Ich konnte mehrfach beobachten, wie Fledermäuse in der Dämmerung nach den großen *A. rufipes* F. Jagd machten.

Säugetiere kommen im übrigen als Feinde weniger in Betracht. Ab und zu werden die Kuhfladen vom Dachs auf Beute hin untersucht. Dabei dürften ihm neben Geotrupes, auf die er besonders Jagd macht, vor allem die Larven der Aphodien zum Opfer fallen. Auch Schweine verzehren die Aphodien gelegentlich.

Unter den Insekten haben die Aphodien eine Reihe von Feinden. So stellen ihnen große Histeriden und verschiedene Staphyliniden eifrigst nach. Unter letzteren konnte ich besonders *Creophilus maxillosus* L. und Ontholestesarten des öfteren beim Verzehren von Aphodien antreffen. Diese großen Staphyliniden lauern auf oder unmittelbar bei einem frischen Exkrement auf die heranfliegenden Aphodien. Diese werden dann blitzschnell gepackt und mit einem Biß der Mandibeln wird der Thorax mitsamt dem Kopf ganz oder fast ganz abgetrennt. Dann wird das Opfer verzehrt. Innerhalb der Zeit einer halben Stunde verzehrte ein Ontholestes 3 *A. prodromus* Brahm. und begann einen *A. fimetarius* L., den er gerade gefangen hatte, zu fressen. Auch kleinere Staphyliniden, so vor allem Aleocharinen, verzehren teils die Imagines und noch mehr die Larven der Aphodien, die sie in den Exkrementen aufspüren und dort gleich an Ort und Stelle vertilgen. Xambeu nennt *Xantholinus punctulatus* Payk. als einen Feind der Imago und Puppe des *A. elevatus* Ol. Larven des *A. mixtus* Vill. wurden von Carabiden und der Larve des Elateriden *Cryptohypnus riparius* F. angegriffen. (Nach Xambeu.)

Ich konnte einige Male Elateridenlarven beim Verzehren der Imagines von *A. fimetarius* L. beobachten. Dabei fraßen sich die Elateridenlarven tief in ihr Opfer ein, so daß sie schließlich mit der ganzen Kopfpattie darin steckten.

Xambeu nennt als großen Feind des *A. alpinus* Scop. eine Fliegenlarve, die den Larven des Aphodius eifrigst nachstellt.

Leider wird nicht näher angegeben, um welche Dipterenart es sich handelt.

Es sei hier eine höchst eigenartige Notiz erwähnt, die sich in der Arbeit von Hawkes und Marriner (33) fand. Es heißt dort, daß *A. punctatosulcatus* Strm. eine Imago und eine Larve von *Coccinella 11 punctata* L. „biß“ Die Tiere starben sofort. Hierzu wäre zu bemerken, daß ein Aphodius infolge des Baues seiner Mundwerkzeuge gar nicht imstande ist, einen solchen Biß auszuführen. Nur eine Aphodienlarve mit ihren kräftigen Mandibeln wäre dazu fähig. Damit allein schon glaube ich die Unhaltbarkeit obiger Angabe bewiesen zu haben. Außerdem aber ließ ich eine Reihe verschiedener Insekten, in Sonderheit auch Coccinelliden und ihre Larven, von den Larven des *A. fossor* L. und *A. fimetarius* L. beißen. Die Bisse waren zum Teil so kräftig, daß an der Bißstelle reichlich Hämolymphe austrat. Trotz dieser Verletzung aber starben die Tiere keineswegs. Damit aber ist gezeigt, daß die Bisse, die übrigens nur experimentell und nie in der Natur vorkommen, keine toxischen Wirkungen zeigen.

Als Parasiten bei Aphodien kennt man vor allem eine Reihe von Würmern und speziell Nematoden. Ein Teil, so *Gongylonema*, sind wirkliche Parasiten. Ein anderer Teil bildet nach von Lengerken (57) eine Übergangsform von freilebenden zu entoparasitischen Formen. Er bezeichnet diese Nematoden als oikophile Formen. Sie scheinen in einer Art einseitiger Symbiose mit den Käfern zu leben. Diese Nematoden sitzen in ihren Jugendstadien an geschützten Stellen des Körpers ihrer Wirtstiere, so z. B. unter den Elytren oder teilweise auch im Enddarm. Doch leben sie von ihren Reservestoffen und schädigen nicht ihren Wirt. Hierher gehören die bei Aphodien gefundenen *Rhabditolaimus* und *Rhabditis*, die auch von Ips und der Larve der Cerambycide *Spondylis* bekannt sind. Auf *Gongylonema* komme ich noch an anderer Stelle zurück. — Ob Hymenopteren oder Dipteren als Parasiten bekannt geworden sind, kann ich nicht sagen. Bei meinen Zuchten zeigten sie sich nicht, und in der durchgesehenen Literatur fand ich ebenfalls keine Angaben darüber.

Nicht selten fallen Larven, besonders kurz vor der Verpuppung, und ebenso die Puppen selbst der Verpilzung anheim. Bei meinen Zuchten gingen ca. 20 % der Larven und Puppen durch Verpilzung ein. Auch im Freien findet man häufig Puppen, zuweilen sogar Imagines, die durch diese Krankheit getötet worden sind.

#### Nutzen und Schaden.

Indem die Aphodien die von ihnen bewohnten Exkremente schneller zur Umsetzung bringen, als es bei bloßer bakterieller Zer-

setzung der Fall wäre, indem sie somit den Kreislauf dieser Stoffe beschleunigen und bewirken, daß sie schnell als Humus in den Boden gelangen, haben sie eine gewisse landwirtschaftliche Bedeutung. Dank der oft riesigen Individuenmenge der Aphodien geschieht diese Beseitigung und Veränderung der Exkremeute recht rasch. Teils geschieht dies direkt, indem die Käfer samt ihren Larven von den Exkrementen zehren, zum anderen, wesentlicheren Teil aber, geschieht es indirekt, indem durch das Wühlen der Käfer der Kot durchlüftet und zerstreut wird, was wiederum ein rasches Eintrocknen desselben zur Folge hat. Besonders gut kann man dies bei Pferdekot beobachten, der bisweilen schon in ein bis zwei Tagen weitgehendst zerstreut wird.

Nicht unwesentlich sind die Aphodien für die Ernährung der Hühner. Ich konnte feststellen, daß bei geschlachteten Hühnern ein erheblicher Teil der Nahrung aus Aphodien bestand, deren Reste sich im Kropf nachweisen ließen. Besonders zum Herbst und Frühjahr, wenn die Aphodien am zahlreichsten sind, macht sich diese Erscheinung bemerkbar. Gerade im Frühjahr, wo im Freien sonst für das Geflügel meist wenig Nahrung zu finden ist, bilden die Aphodien eine wertvolle und ergiebige Nahrungsquelle.

Schädlich werden die Aphodien nur gelegentlich und meist nur in geringem Umfange. So zeigen sie sich zuweilen in Champignonkulturen unangenehm, indem sie durch ihr Wühlen die junge Pilzbrut zum Umfallen und damit zum Absterben bringen. Einmal zeigten sie sich nach einem Bericht Spieckermanns (85) auf einem Kartoffelfelde schädlich. Es handelte sich um *A. fimetarius* L., dessen Larve mit Dung in den Boden gebracht worden war. Die Larven hatten aus Nahrungsmangel begonnen, die Kartoffelknollen zu befressen und fanden sich bis zu 60 Stück an einer Knolle. Als sie sich Anfang Juli verpuppt hatten, begannen die Kartoffeln zu treiben. Größere Dungklumpen erwiesen sich als reichlich mit den Larven besetzt und an Stellen, wo solche Dungklumpen waren, trat kein Befall der Kartoffeln auf. Augenscheinlich also waren die Larven an Stellen, wo der Dung feiner verteilt war, aus Nahrungsmangel an die Knollen gegangen. Das nesterweise Auftreten ließ sich nicht erklären. Der Fall ist um so mehr als Ausnahme zu werten, als eine Entwicklung im Dung, d. h. in den mit Streumitteln vermengten und erst in Dunggruben gespeicherten Exkrementen nur selten vorkommt und auch nur bei so polyphagen Formen, wie es gerade *fimetarius* L. ist. Allein schon die beträchtlichen Temperaturen, die durch die Gärung während des Lagerens erzeugt werden, verhindern die Entwicklung von Aphodiuslarven weitgehend. Daher konnte ich nie Larven und nur selten Imagines von Aphodien in Mistgruben auffinden. Wurde dann der Mist zur

Düngung auf das Feld gebracht, schwärmten zwar die Aphodien eifrigst darum, hielten sich aber nie lange in dem Material auf und legten auch dann keine Eier ab, wenn der Mist ausgebreitet war und längere Zeit auf dem Felde lag. Beim Unterpflügen gerieten eine Menge Aphodien in den Boden, doch konnte ich beobachten, daß sie sich bemühten, möglichst schnell aus dem Boden und ins Freie zu gelangen. Friederichs (26) nennt jedoch einen Fall, wo Larven eines *Aphodius (rufipes?)* Kartoffelpflanzen oberhalb der Wurzel angenagt und getötet haben sollen. Die Larven müssen mit Mist auf den Acker gelangt sein. Auf Grund von Zuchtversuchen aber hält Friederichs die *Aphodius*larven nicht für die Schädiger der Kartoffeln. Ferner weiß er von einem Fall zu berichten, in dem Salat, der durch Bakterien in Fäulnis überging, auch von Aphodien bewohnt wurde. Diese sind hier natürlich keine Schädiger, sondern wurden lediglich durch das faulende Pflanzenmaterial angelockt.

Heptaulacusarten und (nach Xambeu) auch *Aphodius mixtus* Villa (= *discus* Schmdt.) leben als Larven von Graswurzeln, ohne dabei irgendwie schädlich zu sein.

In Summa sind die Aphodien für den Menschen also weder sonderlich schädlich noch auch nützlich.

Es sei hier vor allem noch darauf hingewiesen, daß Aphodien, und ebenso Ontophagusarten, Zwischenwirte einer Reihe von Parasiten unserer Haustiere sind. So sind sie vor allem Zwischenwirte der Nematode *Gongylonema scutatum*, die ein Parasit von Rindern und auch Schafen ist. Ebenso gilt dies für den Schweineparasiten *Arduenna strongylina* (Schröder: Handbuch der Entomologie 2, p. 388).

Ranson und Hall (69) haben neuerdings diese Frage eingehender untersucht. Sie kamen zu dem Ergebnis, daß eine ganze Reihe von *Aphodius*arten, so *A. fimetarius* L., *granarius* L., *femoralis* Say. usw., die Jugendstadien von *Gongylonema scutatum* enthalten; und zwar gilt dies sowohl für die Larven als auch die Imagines. Es wurden auch Fütterungsversuche gemacht. Die Eier des Wurmes schlüpfen im Körper der Insekten aus. Dort erreichen sie nach Ablauf von ungefähr einem Monat ihr Endstadium der larvalen Entwicklung. Werden dann die Insekten von Weidetieren aufgenommen, so erfolgt die Infektion. Hauptsächlich kommen daher die Imagines von *Aphodius* usw. in Betracht, da sie am Weidegras sitzen und so mit gefressen werden. Infektion durch die Larven der Käfer kommt wohl hauptsächlich für Schweine in Frage, die beim Wühlen im Boden die Insektenlarven mit aufnehmen und sich dabei infizieren.

Große wirtschaftliche Bedeutung kommt dieser Infektion jedoch,

wie es scheint, nicht zu. In der Literatur jedenfalls finden sich keine dahingehenden Angaben.

Wenn die Aphodien auch ziemlich kleine Insekten sind, so treten sie dafür doch in so großer Individuenmenge auf, daß sie stets ein beträchtliches Kontingent unter der Insektenbevölkerung ausmachen. Durch ihre Menge auch erklärt es sich, wie rasch sie den Dung zu zerstreuen und zu beseitigen in der Lage sind.

Wie groß die Individuenmenge sein kann, möge an nur zwei Beispielen gezeigt werden. Burmeister (13) fand in einer 1630 g wiegenden Menge Schafkotes 825 Vertreter der Gattung *Aphodius*. Ich untersuchte am 18. September 1931 eine Menge von 450 g frischen Pferdemit. Es fanden sich darin nicht weniger als 829 Aphodien und zwar waren es: 1 *A. contaminatus* Hrbst., 165 *prodromus* Brahm. und 663 *distinctus* Müll. Diese Aphodien wogen rund 65 g. Das heißt sie machten 14,4 % der gesamten Mistmasse aus. Daraus erhellt, wie wesentlich die Aphodien zur Ernährung von Hühnern und Vögeln beitragen können.

#### Versuche über Thanatose und über Verhalten bei Hunger.

Wie schon von Lengerken (57) anführt, kann man bei Aphodien Thanatose und Hypnose beobachten. Unter Thanatose ist eine Erscheinung der Bewegungslosigkeit zu verstehen, die in der freien Natur vorkommt, während Hypnosezustände durch das Experiment geschaffen werden kann. Die Thanatose ist ein Totstellreflex, der Schutz vor Feinden gewähren soll. Aphodien, die man beim Kriechen leicht berührt, fallen sofort in Akinese, wobei sie die Beine an den Körper heranziehen. Man kann auch beobachten, daß Aphodien, die herbeigeflogen kommen und sich niederlassen, sehr häufig im Augenblick der Landung für einen Moment erstarren. Das ist wohl eine Folge des Stoßes, den sie bei der Landung erhalten. Auf ganz leichte Berührung hin erfolgt auch zuweilen nur eine unvollständige Thanatose, indem das zweite und dritte Beinpaar weggestreckt werden, der Kopf unter Einziehung der Fühler nach abwärts gebogen wird. Im einzelnen verhalten sich die Tiere, auch von der gleichen Art, verschieden. Ich habe einige Versuche über die Dauer der Thanatose angestellt. Als Versuchstier diente *A. sordidus* F. Es bestätigte sich die Tatsache, daß erstens die Dauer der Thanatose bei den einzelnen Individuen verschieden ist und daß die Reaktionsfähigkeit bei Wiederholung des Reizes abnimmt. Der Reiz wurde durch Berühren mit einer Pinzette ausgeübt. Nachstehend die Ergebnisse:

1. ♀ zog jedesmal die Beine völlig an und zwar bei 6 maliger

Wiederholung des Reizes dauerte derselbe in Sekunden: 2, 3, 1, 2, 3 und 1,5 Sekunden.

2. ♀ zog zuerst die Beine nicht ein, sondern streckte sie weg und zog erst beim zweiten Male die Beine an. Zeiten des zweimaligen Versuchs: 37 und 7 Sekunden.

3. ♂ streckte bei beiden Versuchen die Extremitäten von sich. Zeit: 8 und 12 Sekunden.

4. ♂ zeigte sofort und bei allen Versuchen Totstellreflex (Anziehen aller Beine). Zeiten 4, 24 und 12 Sekunden.

5. ♂: nur teilweises Wegstrecken der Extremitäten, kein vollkommener Totstellreflex. Zeiten: 67, 57 und 17 Sekunden.

6. ♂ Verhalten wie Nummer 5 mit folgenden Zeiten: 40 und 36 Sekunden.

7. ♂ Verhalten wie Nummer 5 und 6, jedoch mit den Zeiten: 8 und 12 Sekunden.

Aus diesen wenigen Versuchen schon kann man das individuell ganz verschiedene Verhalten der Tiere ersehen. Der Reiz selbst wurde möglichst in gleicher Stärke ausgeübt und bestand in einem mäßigen Druck auf Halsschild oder Flügeldecken des auf einer Holzplatte kriechenden Aphodius. Irgendwelche Schlüsse ziehen zu wollen scheint mir an Hand obiger Versuche verfehlt. Man kann höchstens sagen, daß im allgemeinen bei Wiederholung des Reizes die Dauer der Reaktionen eine abnehmende Tendenz zeigt. Auch scheint der vollkommene Totstellreflex (Anziehen aller Extremitäten) von erheblich kürzerer Zeitdauer zu sein wie der Reflex, bei dem nur ein teilweises Anziehen der Extremitäten erfolgt, während die anderen Extremitäten weggestreckt werden.

Während die Thanatose auch in freier Natur beobachtet wird, ist die Hypnose nur experimentell erzeugt. In Übereinstimmung mit den Schilderungen von Lengerkens verliefen meine Versuche. Wird ein in Thanatosestellung befindlicher Aphodius mit einer Pinzette so erfaßt, daß das Tier dorsal zwischen Flügeldeckenbasis und Halsschild ergriffen wird, so werden augenblicklich die Beine nach seitwärts und leicht nach aufwärts gestreckt. Dadurch ist diese Stellung der Thanatosestellung ähnlich, bei der die Beine nicht angezogen sondern ganz oder teilweise weggestreckt werden. Nie aber ist im letzteren Falle eine gleichzeitige Aufwärtskrümmung zu beobachten. Diese muß als typisch für die Hypnose angesehen werden. Ebenso verhält sich ein beim Kriechen in gleicher Weise ergriffenes Tier. Wieder auf seine Unterlage gesetzt und losgelassen wird die Hypnose aufgehoben. Die Dauer ist stets nur eine geringe. Von Lengerken gibt für die Hypnose Zeiten von 2-3 Sekunden im Maximum an, ich konnte Zeiten von  $1\frac{1}{2}$  bis zu 2 Sekunden konstatieren.

Im einzelnen ist dieser ganze Fragenkomplex aber noch wenig

bekannt und bedarf noch ausgedehnter Untersuchungen. Meine Versuche dienten lediglich dazu, mich selbst aus eigener Anschauung einmal über diese Vorgänge zu orientieren. Dabei konnte ich gleichzeitig in jeder Beziehung die Angaben der Literatur bestätigt finden.

Noch einige Worte über das Verhalten von Aphodien gegenüber dem Hunger. Zu diesem Zwecke ließ ich in Glasgefäßen je 5 ♂♀ von *fimetarius* L., die ich zu Beginn der Flugzeit gefangen hatte, hungern. In das eine Gefäß wurden nur trockene Papierschnitzel, in das andere feuchte Watte getan. Es zeigte sich, daß durch die Feuchtigkeit die Tiere naturgemäß länger als die trocken gehaltenen ausdauern konnten. Aufbewahrungsort war ein ziemlich kühles und mäßig feuchtes Zimmer. Die Tiere gruben sich in die Watte ein und verharrten darin in Thanatosestellung. Zuerst krochen sie unruhig umher und erst allmählich zogen sich mehr und mehr Tiere in die Watteauslage des Glases zurück. Dort wühlten sie erst, um dann in thanatoseartigen Zustand zu fallen, der bis zu 2 Tagen dauerte. Dann suchten sie wieder aus der Watte herauszugelangen und liefen unruhig hin und her, nachdem sie die Watte verlassen hatten. Die Tiere in dem Gefäß mit den Papierschnitzeln zeigten sich sehr unruhig, um schließlich ebenfalls den Boden des Gefäßes aufzusuchen und unter dem Papier mehr oder minder regungslos zu verharren. Die Tiere, die trocken gehalten wurden, starben nach 4 bis 7 Tagen, die feucht gehaltenen Tiere dagegen erst nach 6 bis 11 Tagen. Vaternahm (91) stellte bei seinen Versuchen mit *Geotrupes*-arten übrigens auch fest, daß die ohne Futter gehaltenen Tiere sich in den Boden der Käfige eingruben und so dem Hunger zu widerstehen versuchten. Augenscheinlich suchten sie sich wohl, ebenso wie die Aphodien, durch die Feuchtigkeit zu schützen gegen Austrocknung. Vielleicht ist auf Austrocknung auch mehr als auf den Hunger das Absterben der trocken gehaltenen Tiere zurückzuführen. Andere Coleopterenimagines, z. B. *Necrophorus*, können vielmals länger Hunger ertragen.

### Kopulation, Eiablage und Überwinterung.

Wenn im Frühjahr die überwinterten Imagines erscheinen, schreiten sie nicht sogleich zur Kopulation und anschließender Eiablage. Vielmehr machen sie erst einen Reifungsfraß durch. Die Dauer desselben ist verschieden. Zunächst ist sie abhängig von der Temperatur, da der Fraß eingestellt wird, sobald diese unter 8 Grad Celsius liegt. Außerdem hängt die Dauer dieses Fraßes wesentlich von der Menge der vorhandenen Nahrung ab. Wo das Vieh erst spät ins Freie kommt und Kot knapp ist, dauert der Fraß länger als an Stellen, wo Kot schon im Frühjahr reichlich vorhanden ist.

Hinzu kommt, daß die Kopula selbst erst bei Temperaturen von über 12 Grad stattfindet. Auf Grund meiner Zuchten, Freilandbeobachtungen und Ovaruntersuchungen beträgt die je nach den Umständen in weiten Grenzen schwankende Dauer dieser Reifungsraßzeit für *Aphodius fimetarius* L. 4 bis 6 Wochen. Die ersten *fimetarius* L. wurden etwa Mitte März beobachtet, Kopula erfolgte vom ersten Drittel des April ab. Wie die Untersuchungen der Ovarien ergaben, waren diese Anfang April noch ganz unentwickelt. Am 18. April zeigten die Ovarien teils reife Eier, teils war der Eievorrat gänzlich abgelegt. Von Ende April an wurden Eier gefunden in den Zuchten, im Freiland schon Mitte April. Soweit die im Sommer geschlüpften Imagines noch zur Eiablage schreiten, scheint eine noch längere Reifungszeit nötig zu sein. Die Anfang Juli geschlüpften Tiere hatten erst gegen Ende August reife Eier. Tiere, die zur Überwinterung schritten, zeigten im September noch völlig unreife Eier und Zimmerzuchttiere hatten selbst Ausgang Januar nur gut halbreife Eier. Die Freilandfunde einwandfrei zu deuten, ist nicht gut möglich, da die verschiedenen Generationen sich überschneiden und man so nicht entscheiden kann, woher die gefundenen Eier stammen und ob die untersuchten Imagines direkt überwintert haben, oder von überwinterten Puppen stammen. Die Einzeltiere scheinen sich außerdem individuell recht verschieden zu verhalten. Für andere Arten konnte ich zwar auch Reifungsraß feststellen, aber für *fimetarius* allein liegen genügend Ergebnisse vor, um eine sichere Beurteilung zu gestatten. Die überwinterten Imagines haben teilweise noch im Herbst einige Eier abgelegt und legen dann den Rest im Frühjahr ab. So zeigten am 22. September einige Tiere fast legereife Eier. Andere gehen ins Winterlager mit völlig unreifen Gonaden.

Die Kopula konnte ich selten bei *fimetarius* L., gut jedoch bei *distinctus* Müll. und *prodromus* Brahm. beobachten. Besonders bei schwülem Wetter sind die Tiere sehr kopulationslustig. Bei Temperaturen unter 12 Grad konnte keine Kopula festgestellt werden. Die Kopula geht, wie schon Xambeu es beschreibt, so vor sich, daß das Männchen von hinten her auf das Weibchen hinaufkriecht. Meistens bleibt letzteres dann still sitzen, zuweilen aber kriecht es auch weiter, das Männchen mit sich herumtragend. Teils findet die Paarung im Kote, teils auch in unmittelbarer Nähe desselben statt. Die Männchen sieht man dann oft zu mehreren hinter einem Weibchen herkriechen. Nach einigen vergeblichen Versuchen, bei denen die Männchen vom Weibchen abgerutscht sind, findet dann die Begattung statt. Der ziemlich lange Penis wird dabei schräg von oben an die Geschlechtsöffnung des Weibchens geführt, wobei er an seiner Wurzel stark gebogen wird. Die Dauer der Kopulation ist nur kurz

und beläuft sich auf 20 bis 40 Sekunden, selten mehr. Bei der geringsten Störung, wie Anpusten usw. wird die Paarung sofort unterbrochen. Ich konnte auch nicht selten beobachten, daß ein Weibchen kurz hintereinander von mehreren Männchen begattet wurde. Ebenso kopulierten die Männchen zuweilen mit mehreren Weibchen. In einer Blechschachtel hielt ich ein Männchen von *prodromus* Brahm. und setzte im Laufe der Zeit mehrere Weibchen zu ihm. Ich konnte sehen, daß alle begattet wurden. Auch im Freien sieht man zuweilen, wie ein Männchen mehrere Weibchen in kurzen Zeitabständen begattet. Die Männchen sterben in der Regel ein bis zwei Wochen nach der Paarung, nur vereinzelt leben sie noch länger oder sterben noch rascher ab. Interessant hingegen ist es, daß die Weibchen alle das Ausschlüpfen der Junglarven erleben, ja nicht wenige von ihnen leben noch bis zur Verpuppung, einzelne sogar noch bis zum Schlüpfen der neuen Generation. Ein seltener Fall unter den Insekten. Auf diese Weise haben die weiblichen Imagines unter Umständen eine Lebensdauer von einem Jahr. Die im Juli geschlüpften Tiere überwintern und legen im April Eier. Ein Teil von ihnen lebt dann noch bis zum Schlüpfen der Jungkäfer, also bis Anfang Juli. Die Mehrzahl allerdings geht vorher zugrunde.

Ich habe an einem mehrere hundert Stücke der einzelnen Arten umfassenden Material die Zahl der Männchen und Weibchen zu ermitteln gesucht und kam zu nachstehendem Resultat. Bei *A. fime-tarius* L. machten die Männchen 49 %, die Weibchen 51 % aus, bei *distinctus* Müll. stellen sich die gleichen Zahlen auf 46 und 54 %, bei *prodromus* Brahm. endlich sind sie 40 und 60 %. Von anderen Arten fehlte leider genügend großes Material, um einigermaßen sichere Zahlen zu erhalten. Im Ganzen scheinen also die Weibchen zahlenmäßig etwas häufiger als die Männchen zu sein.

Etwa 10 Tage nach erfolgter Kopula beginnen die Weibchen mit der Eiablage. Es werden keine besonderen Vorbereitungen dafür getroffen, vielmehr werden die Eier unmittelbar in den Kot gelegt. Allerdings kann eine gewisse Vorsorge insofern konstatiert werden, als zur Ablage bestimmte Auswahl des Kotes getroffen wird. Wie schon vorher besprochen, wird zur Larvennahrung Rinderkot bevorzugt. Seltener wird Pferde- oder Schweine- und Menschenkot angenommen. Es wird also eine Auswahl in der Nahrungsart getroffen. Ferner muß der Kot ein bestimmtes Alter erreicht haben, ehe er zur Eiablage geeignet ist. Ca. 2 bis 3 Wochen alt muß er sein, so daß die Oberfläche schon stark getrocknet ist. Wenn man deshalb in den Zuchten Aphodien zur Eiablage bringen will, so ist es ratsam, älteren Kot als Futter zu wählen. Andernfalls erfolgt nicht eher Eiablage, als bis der Kot das erforderliche Alter erreicht hat. Dies konnte ich mehrfach bei meinen Zuchten beobachten. Die Eier

selbst werden zu ein bis mehreren in kleine Höhlungen abgelegt. Die Stelle der Ablage befindet sich meist an der Grenze im Kot, wo die trockene Oberschicht in die noch feuchten, unteren Partien übergeht. Von hier aus fressen sich dann die jungen Larven in Richtung auf den Boden zu in den Kot ein. In den Ovarien sind jeweils immer soviel Eier gleichzeitig ablagereif wie Ovariolen vorhanden sind. So werden gleichzeitig immer mehrere Eier abgelegt. Es folgt dann eine Pause bis zur Reifung der nächsten Eierserie. Soweit ich es feststellen konnte, beträgt die Zahl der insgesamt abgelegten Eier bei *A. fimetarius* L. und bei *fossor* L. ungefähr 20 bis 25 Stück. Ähnliche Angaben macht auch Xamheu. Diese Zahl steht im Gegensatz zur Eizahl der Brutpflege betreibenden Ontophaginen und Scarabaeinen, die nur wenige Eier ablegen und auch mit fortschreitender Brutpflege eine fortschreitende Reduzierung der Ovariolen zeigen. *Scarabaeus* hat nur noch eine asymmetrisch gelegene Ovariole und produziert nur noch eine geringe Zahl von Eiern. Die Aphodien ohne eigentliche Brutpflege legen die meisten Eier ab. Näheres über Ovarienbau usw. findet sich in den Arbeiten von Heymons (40) und Willimzik (99). Die Größe der Eier ist beträchtlich, die Gestalt ist mehr länglich als eiförmig, die Farbe gelblichweiß. An geeignetem Kote legen oft mehrere Weibchen ihre Eier ab. Zuweilen fand ich auch Gelege von *fossor* L. und *fimetarius* L. in demselben Dungfladen. Xamheu gibt an, daß *A. scrutator* Hrbst. abweichend von der Gewohnheit der anderen Arten aus Rinder- oder Pferdederung Pillen anfertige und ingräbt. Jede Pille würde mit einem Ei beschickt. Die Zahl der Eier sei nur gering, die Größe der Pillen jedoch beträchtlich. Es scheint, daß diese Beobachtungen ein Irrtum sind. Bei keinem anderen Autor finden sich derartige Angaben. Lebendes Material, das ich mir von *scrutator* Hrbst. aus Oesterreich verschaffte, ging leider vorzeitig ein. Herr Professor von Lengerken teilte mir brieflich mit, daß nach seiner Ansicht die Angaben Xambeus als falsch zu werten seien. Erwähnt sei der Fall hier wegen seines völligen Abweichens vom sonstigen Verhalten aller anderen Aphodien. Da Xamheu aber auch viele, ausgezeichnete Beobachtungen gemacht hat, so sei die endgültige Entscheidung einer späteren, nochmaligen Zucht überlassen.

Die Überwinterung der Aphodien findet, und das ist ein sehr interessantes Verhalten, in allen Stadien vom Ei bis zur Imago statt. Dies bestätigen nicht nur meine Beobachtungen, sondern auch Xamheu weiß davon zu berichten. Allerdings liegen die Verhältnisse recht kompliziert und ich kann bis jetzt nur ein ungefähres Bild entwerfen. Es scheint, als ob manche Arten nur als Larve oder Puppe überwintern. Hierher gehören wahrscheinlich *rufus* Moll., *sordidus* F. und *rufipes* L. Andere Arten überwintern in der Regel

hauptsächlich als Imago, als Larve oder Puppe nur dann, wenn die Herbsttemperaturen besonders günstig werden. Hierher gehört *fimetarius* L., *Fossor* scheint immer nur als Imago zu überwintern. Das Verhalten dürfte je nach der klimatischen Zugehörigkeit der Gegend ein abweichendes sein. Setzt beispielsweise der Herbst früh ein, so haben die vom Sommer stammenden Jungkäfer erst Eier abgelegt, die nicht mehr zum Schlüpfen kommen. Ist die Witterung besser, kommt es noch zur Entwicklung von Larven oder gar Puppen. Die Eier und die im Kot bleibenden jungen Larven fallen regelmäßig dem Frost zum Opfer. Größere Larven gehen sehr tief in den Boden. Ich fand sie bis zu 60 cm Tiefe. Diese können dem Frost entgehen. Die mehr oberflächlich liegenden Puppen fallen wohl auch dem Frost meist zum Opfer. Ein Teil der Imagines jedoch hat im Herbst keine Eier abgelegt. Dieses sind die eigentlichen Erhalter der Art, denn dank ihrer Beweglichkeit suchen sie sich so gute Winterquartiere aus, daß immer wenigstens ein Teil von ihnen am Leben bleibt und im Frühjahr zur Eiablage schreitet. Im Einzelnen konnten die Verhältnisse noch nicht genauer geklärt werden. Dies ist auch erst durch langjährige Beobachtungen und unter genauer Registrierung der jeweiligen klimatischen Lage möglich.

Selten nur gelingt es, Imagines im Winterquartier zu finden. In der Waldstreu wurden nach Pillai (66) keine Aphodien gefunden. Ich fand einmal in einem reichlich mit Stroh vermengtem Komposthaufen einige überwinternde *fimetarius* L. Ein anderes Mal fand ich dieselbe Art in einem Taubenschlage. Auch an geschützten Wegrändern sind unter dem Wurzelwerk der Grasdecke im Boden Aphodien zu finden, besonders *distinctus* Müll. Man kann bei warmem Wetter im Vorfrühling öfters sehen, wie die Tiere aus dem Grase solcher Stellen hervorkriechen. Herr Dr. Sick fand laut brieflicher Mitteilung *fimetarius* L. unter Buchenrinde und Buchenlaub überwintend, ferner unter Kartoffelstroh, in Düngerhaufen usw. Im allgemeinen trifft man überwinterte Aphodien nur selten an. Die überwinterten Larven und Puppen fand ich im Boden unter alten, getrockneten Kuhfladen. Erwähnt sei in diesem Zusammenhange eine merkwürdige Beobachtung, die Ohaus (59) gemacht hat. Er sah, wie bei einem starken Regen im Herbst ein Aphodius an einem Ahornbaum bis in eine Höhe von 1½ m emporkroch und sich dann unter der Rinde versteckte. Vielleicht überwintern die Aphodien auch unter Rinde des öfteren. Das würde das seltene Auffinden im Winter teilweise erklären.

## Entwicklung und Biologie der präimaginalen Stadien.

Die Entwicklung vom Ei zur Imago konnte ich genauer bei den Arten *fimetarius* L. und *fossor* L. beobachten. Es zeigte sich im übrigen, daß die hier festgestellten Ergebnisse im wesentlichen auch für die anderen Arten Geltung haben. Ich sehe daher an dieser Stelle davon ab, genauer auf die Angaben Xamheu's und anderer Autoren einzugehen und werde nur den Entwicklungsgang obiger Arten genau darstellen. Dabei ergänze ich meine Beobachtungen, soweit nötig, aus den Angaben verschiedener Autoren und den Mitteilungen, die mir die Herren Pohl und Spaney von ihren Zuchten gemacht haben.

Die Eier werden von Mitte April an (*fimetarius* L.) oder im Mai (*fossor* L.) abgelegt in Raten von 5 bis 10 Stück. Im Ganzen etwa 25. Nach ungefähr einer Woche bis zu 10 Tagen schlüpfen die jungen Larven. Sie beginnen sogleich mit Fressen und wachsen außerordentlich rasch. Sie fressen, ohne bestimmte Gangsysteme anzulegen, im Kot kreuz und quer. Dabei halten sie nur insofern eine Richtung bis zu einem gewissen Grade inne, als sie langsam von der Oberfläche des Kotes in Richtung nach dem Boden zu fressen. Die Häutungszahl konnte ich weder aus der Literatur feststellen, noch gelang dies mir bei meinen Zuchten. Nach 4 bis 4 1/2 Woche sind die Larven von *fimetarius* L. ausgewachsen. Sie begeben sich dann in den Boden und verpuppen sich, nachdem sie wenige Tage im Boden verweilt haben. Die Larven haben nur eine geringe Beweglichkeit. Die Verpuppung findet in ca. 10-15 cm Tiefe statt. Die Puppen ruhen in Erdhöhlen, deren innere Wände geglättet sind. Doch sind die Wände der Höhlungen sehr dünn und zerbrechlich. Ein Kokon im Sinne einer festen Erdhülle fehlt also. In der Puppenhöhle liegen die Larven auf dem Rücken. An ihrem Abdominalende befindet sich noch die letzte Larvenhaut. Die Puppen zeigen eine ganz geringe Bewegungsfähigkeit. Auch bei *fossor* beträgt die Larvenzeit etwa 4-5 Wochen. In wärmeren Gegenden ist die Dauer der Stadien naturgemäß eine kürzere. Und auch in derselben Gegend sind die Entwicklungszeiten je nach der Witterung erheblichen Schwankungen ausgesetzt. Die Puppenruhe dauert etwa 14 Tage. Die geschlüpfte Imago bleibt bis zur Härtung und Ausfärbung in der Erdhöhle. Dies beansprucht einen Zeitraum von 2 bis 4 Tagen.

Im Gegensatz zu obigen beiden Arten verpuppen sich *A. rufipes* L. in oder unmittelbar unter dem Dung und *subterraneus* L. nach Spaney's brieflicher Mitteilung immer im Dung selbst.

Die Larven und Puppen erliegen recht häufig einer Verpilzung. Der Verlust durch Absterben in meinen Zuchten betrug bis zu 20 %. Auch sind die Larven sehr bissig und töten sich in einem engen Gefäß gegenseitig.

Infolge ihrer Ortsgebundenheit sind die Larven praktisch monophag. Teils mag das soweit gehen, daß manche Aphodiuslarven nur in einer einzigen Dungart vorkommen. So scheint *fossor* L. nur in Kuhdung die Eier abzulegen. *Fimetarius* L. legt auch in Pferdedung, allerdings selten, Eier ab. Seine Larven sind also oligophag. Zur Not kann bei einigen Arten aber auch eine weitgehende Anpassung in der Larvennahrung erfolgen, wie das Beispiel der auf Helgoland lebenden Arten zeigt, die dort aus Mangel an anderem Kot sämtlich ihre Entwicklung in Schafmist durchmachen.

Die Larven von *Heptaulacus porcellus* Friv. und *villosus* Gyll. sowie auch von *A. mixtus* Villa leben unter der Erdoberfläche von Graswurzeln und Pilzen. Auch die Verpuppung findet im Boden statt. Die Imagines scheinen nur eine kurze Lebensdauer zu haben. Sie haben eine Schwärmzeit von wenigen Tagen. Sie verschwinden dann wieder im Boden zur Eiablage.

Morphologie und einige andere Tatsachen der Larvenbiologie wurden bereits vorher an anderer Stelle besprochen, so daß sich weitere Angaben hier erübrigen.

### Lebenszyklus von *A. fimetarius* L. und *fossor* L.

Als Abschluß sei ein Bild des gesamten Lebenszyklus obiger Arten gegeben, so wie er sich nach dem jetzigen Stande der Kenntnisse abspielt. Einwandfreie Angaben für die so häufigen Arten *distinctus* Müll. und *prodromus* Brahm. zu machen bin ich leider nicht in der Lage. Im Ganzen dürften aber bei ihnen die Dinge ganz ähnlich vor sich gehen. Es sei auch nochmals betont, daß diese Angaben nur für mein Beobachtungsgebiet in Pommern Gültigkeit haben. An anderen Orten wird man vielleicht zu recht abweichenden Resultaten kommen. Auch ergeben sich je nach der Witterung des Beobachtungsjahres Verschiedenheiten, so daß dem Ganzen ein ziemlich weiter Rahmen gegeben werden muß.

Ende März bis Anfang April beginnt *A. fimetarius* L. zu erscheinen, soweit er als Imago überwintert hat. Die Ovarien enthalten zu diesem Zeitpunkte noch völlig unreife Eier. Vom 20. April an bis ins erste Drittel des Mai hinein zeigen die Ovarien reife Eier und es findet die Eiablage statt. Gegen Ende Mai waren die meisten der untersuchten Ovarien leer, die Eier waren abgelegt. Die Gesamtlegeperiode erstreckt sich bis zum Ende Mai, also über rund

6 Wochen, doch liegt die Hauptzeit etwa vom 20. April bis Anfang Mai, dauert also rund 14 Tage. 2-3 Wochen nach der Kopula und Eiablage sind die meisten Imagines, besonders die Männchen, gestorben. Von Ausgang Mai bis Anfang Juli sind infolgedessen Imagines nur vereinzelt anzutreffen. Soweit Puppen überwintert haben, erscheinen im Juni die geschlüpften Käfer. Die ersten Junglarven der überwinterten Imagines wurden am 9. Mai festgestellt, die letzten noch im Freiland am 3. Juni beobachtet. Die Larvenzeit beansprucht etwa 4-5 Wochen. Es folgt eine 14 tägige Puppenzeit. Imagines leben, soweit sie überwintert haben, nur noch ganz vereinzelt und nur Weibchen. Einige lebten in meinen Zuchten noch bis Anfang Juli und erlebten das Schlüpfen der Jungkäfer. Diese erscheinen von Anfang Juli an, die meisten zu Beginn des letzten Drittels dieses Monats, nachdem sie zur Ausfärbung noch wenige Tage im Boden verweilt haben. Danach beträgt die Gesamtdauer der Entwicklung vom Ei bis zum Jungkäfer rund 8 bis 9 Wochen. Während von Ausgang Juli bis Mitte August die Imagines im Freiland ein Häufigkeitsmaximum zeigen, verschwinden sie dann plötzlich größtenteils. Der Tiefstand ist im ersten Drittel September erreicht. Es scheint, als würde eine Art Sommerschlaf abgehalten. Von Ende September ab werden die Imagines wieder zahlreicher, haben gegen Mitte Oktober ein Maximum, um dann bis Anfang November völlig zu verschwinden. Die im Juli geschlüpften Tiere überwintern meist unreif, ein Teil jedoch beginnt noch im selben Jahre mit der Eiablage. Die untersuchten Ovarien zeigten noch bis zum 8. September nur unreife Eier. Bei den meisten Tieren blieben die Eier auch mehr oder weniger unreif, und Tiere einer im Zimmer gehaltenen Sommergeneration zeigten selbst gegen Mitte Januar nur halb reife Eier. Demgegenüber fand ich jedoch am 22. September vereinzelt Ovarien mit legereifen Eiern, und fand am 19. Oktober einzelne Eigelege, die auch in diesem Stadium überwinterten. Selbst bereits am 11. August erwiesen sich die Ovarien eines Tieres frei von Eiern. Wahrscheinlich war dies jedoch kein Tier der Sommergeneration, sondern es hatte als Larve oder Puppe überwintert. Die überwinterten Eier scheinen immer zugrunde zu gehen. Larven kommen eher durch. Ich fand im März mehrfach halb erwachsene, die dann im Juni Imagines lieferten. Dadurch, daß die Legezeit sich über mehrere Wochen erstreckt, und daß das einzelne Weibchen nicht alle Eier gleichzeitig ablegt, kompliziert sich der Zyklus erheblich. Ebenso durch das vereinzelt stattfindende Überwintern als Larve oder Puppe. Tiere, die als Puppe überwintert hatten, wurden am 12. Juni zu einer Zucht angesetzt. (Es fanden sich nota bene auch im Freiland bis 24. Juni Tiere mit legereifen

Eiern.) Infolge der höheren Sommertemperaturen ging die Entwicklung sehr rasch vor sich. Eiablage erfolgte am 30. Juni, Junglarven waren nach einer Woche da, und nach 3 Wochen, gegen Ende Juli, gab es bereits erwachsene Larven. Die Anfang August erschienenen Imagines überwinterten dann mit völlig unentwickelten Ovarien. Durch das Sichüberschneiden der einzelnen Generationen und das Überwintern in verschiedenen Stadien, endlich auch durch die lange Lebensdauer einzelner Imagines erklärt es sich, daß man vom Frühjahr bis Herbst Imagines, wenn auch in wechselnder Zahl, und vom Sommer bis zum Herbst präimaginale Stadien finden kann.

Infolge höheren Wärmebedürfnisses erscheinen die überwinterten Imagines von *A. fossor* L. erst Anfang Mai. Die Eiablage erfolgt von Ende Mai bis Mitte Juni mit dem Höhepunkt etwa ab 5. Juni. Larven finden sich vom zweiten Junidrittel ab bis gegen Ende Juli. Puppen gibt es dann von Anfang bis Mitte August. Ein Teil der von Mitte August ab schlüpfenden Imagines scheint den Boden gar nicht mehr zu verlassen, sondern gleich darin zu überwintern. So erklärt es sich wohl auch, daß das Häufigkeitsmaximum für die Imagines im Frühjahr und nicht im August, beim Erscheinen der neuen Generation liegt. Dies weicht also vom Verhalten des *fimetarius* L. ab, der sein absolutes Häufigkeitsmaximum gerade beim Erscheinen der neuen Generation, also gegen Mitte Juli aufweist. Im übrigen sei auf die bereits an anderer Stelle gebrachten phänologischen Kurven hingewiesen. Nur ein Teil der Sommergeneration zeigt sich also im August. Mit dem Ende des September sind alle *fossor* L. verschwunden und in den Winterquartieren. Ein Überwintern in anderen Stadien konnte ich nicht beobachten, also ein wesentlich einfacheres und erheblich von *fimetarius* abweichendes Verhalten. Die Gesamtentwicklungsdauer beträgt vom Ei bis zum Jungkäfer ca. 8-9 Wochen, also die gleiche Zeit wie bei *fimetarius* L.

*A. distinctus* Müll. und *prodromus* Brahm. scheinen ein in seinen Grundzügen ähnliches Verhalten wie *fossor* L. an den Tag zu legen, doch reichen meine Beobachtungen nicht aus, um genügend Daten hierüber geben zu können. Ebenso konnte ich den Zyklus der augenscheinlich nur als Larve überwinterten Arten (z. B. *rufus* Moll.) nicht genügend klären.

Man ersieht aber bereits aus diesen wenigen Beispielen, wie verschieden sich im einzelnen das Leben unserer Aphodiusarten abspielt trotz ihrer ziemlich einheitlichen Ernährungsart.

### Zusammenfassung.

1. In den ersten Abschnitten dieser Arbeit, bis einschließlich des Kapitels „Geographische Verbreitung“ wird eine Zusammenfassung der wichtigsten Tatsachen und Ergebnisse auf den Gebieten der Systematik, Morphologie, Anatomie und geographischen Verbreitung gegeben. Außerdem wurden hier die Ergebnisse der vom Verfasser ausgeführten Messungen der Darmtraktuslänge bei *Aphodius fimetarius* L. besprochen. Es ergab sich bei dieser Art für das Verhältnis Körperlänge : Darmlänge der Wert 1 : 5,11.

Ferner konnte die verschiedene Herkunft der Elemente unserer heimischen Aphodienfauna gezeigt werden. Die Mehrzahl der Arten gehört dem europäisch-sibirischen Faunenelement an, daneben gibt es boreal-alpine, pontische und atlanto-mediterrane Formen. Die boreal-alpinen Arten sind Glazialrelikte.

2. Bei der Ernährungsweise lassen sich verschiedene Typen unterscheiden. Vereinzelt gibt es wurzelfressende oder wenigstens saprophage Aphodiinen, die Mehrzahl ist jedoch koprophag, einige Arten sind sogar nekrophag.

Eine Monophagie in bezug auf die Tierart, von der der Kot stammt, ist mit Sicherheit nur bei *A. troglodytes* Hubb. nachzuweisen. Alle anderen Arten sind in diesem Sinne zumindest oligophag, meist polyphag, und gewisse Arten fressen außer jeder Art von Kot auch faulende Vegetabilien und Aas. Dies gilt für die Imagines, während die Larven sich fast immer auf wenige oder gar nur eine Art von Kot beschränken.

3. Soweit Kot als Nahrung dient, kommt nur Wirbeltierkot in Betracht. Eine Ausnahme bilden vielleicht myrmekophile und termitophile Formen, die möglicherweise von den Exkrementen ihrer Wirtstiere leben. Von den Wirbeltierexkrementen wieder werden fast nur die der Säugetiere, speziell die der Pflanzenfresser, von den Aphodien verzehrt. Seltener dient Vogelkot als Nahrung, in einem Falle ist es auch Reptilienkot (Schildkröte).

4. Es konnte gezeigt werden, daß von den verschiedenen Bestandteilen der Exkremente nur die unverdauten Nahrungsreste, die bei herbivoren Säugern bis zu 25 % betragen, für die Ernährung der Aphodiinen wesentlich sind. Besonders spielt auch die reiche Bakterienflora des Kotes augenscheinlich nur eine Nebenrolle bei der Ernährung der Aphodien.

5. Es wurde beobachtet, daß auch bei uns einzelne Aphodiinen, wenngleich nicht obligatorisch, myrmekophil sind. Es sind *Diasticus vulneratus* Sturm und *Psammobius sulcicollis* Ill., die als Synöken bei *Formica fusca* L. gefunden wurden.

6. Der Beginn des Aphodienfraßes findet in einer für die einzelne Kotart typischen Weise statt, wobei verschiedene Aphodiusarten ein gleiches Verhalten zeigen.

7. Der Beginn der Aktivität liegt für *A. distinctus* Müll. und *prodromus* Brahm. bei einer Temperatur von 8° Celsius, die Copula konnte erst bei 14° beobachtet werden. Für *A. fossor* L. gelten die Werte: 10 und über 15°.

8. Infolge der hohen Bodenfeuchtigkeit werden Moore, deren Randgebiete und feuchte Wiesen von Aphodien fast ganz gemieden, da weder die Puppen im Boden noch die Larven derartigen Bedingungen gewachsen sind.

9. Larven und Imagines zeigen eine hohe ökologische Valenz gegenüber besonderen Lebensbedingungen, wofür Beispiele angeführt werden.

10. In dem Kapitel „Phänologie“ wird besonders Entwicklung und Auftreten der Arten *A. fimetarius* L., *distinctus* Müll. und *fossor* L. behandelt. *Fimetarius* zeigt dabei eine fraktionierte Entwicklung, die anderen beiden Arten dagegen eine kontinuierliche Entwicklung. Für das Auftreten der Imagines werden graphische Darstellungen gebracht.

11. Feinde der Aphodien sind besonders Vögel, Raubinsekten und parasitische Pilze.

12. Die Aphodien schaden unbeträchtlich in Champignonkulturen und zuweilen durch Übertragung der Nematode *Gongylo-nema*, deren Zwischenwirte sie sind, auf Schafe und Schweine. Andererseits sind sie eine wichtige Nahrung der Hühner.

13. Die Einzelheiten der Bionomie werden dargestellt: Reifungsfraß, Copula, Eiablage (in Raten), Eizahl (gering). Ferner Larvenentwicklung, Verpuppung, Überwinterung und Lebensdauer der Imago. (Einzelne ♀♀ bis zu einem Jahr!)

### Schriftennachweis.

1. Arndt, W.: Die Tierwelt des Kreises Landeshut. Heimatbuch des Kreises Landeshut Bd. 1, 1929.
2. Böier, M.: Zur Kenntnis der Fauna von Helgoland. Ztschr. wissenschaftl. Insektenbiol. Bd. 23, 1928.
3. Benick, L.: Beitrag zur Käferfauna der Insel Föhr. Entomol. Blätter Bd. 12, Heft 7-9, 1916.
4. — Die Käfer des Dummerdorfer Ufers. Sonderdruck aus: Das linke Untertraveufer. Herausgeb.: Denkmalrat. Lübeck 1932.
5. Bercio, H.: Käferfänge in einem Pilz und in alten Honigwaben. W. E. Z. Bd. 47, Heft 3, 1930.
6. Bickhardt, H.: Verzeichnis der in den Nestern von Warmblütlern gefundenen Käfer. Arch. f. Naturg. 77, Jhrg. 1, Suppl.-Hft. 1911.

7. — Kleine Mitteilung in: Entomol. Blätter 14, Heft 3, 1918.
8. Bouché, P. Fr.: Naturgeschichte der Insekten, besonders in Hinsicht ihrer ersten Zustände als Larven und Puppen. 1. Liefgr. Berlin 1834.
9. Braun, M. & Seiffert, O.: Die tierischen Parasiten des Menschen. Teil 1, Leipzig 1925.
10. Brohmer, P., Ehrmann, P., Ulmer, G.: Die Tierwelt Mitteleuropas. Bd. 5, Liefgr. 2: Coleoptera.
11. Bruch, C.: Kleine Mitteilung in: Entomol. Blätter 16, Heft 10/12, 1920.
12. Buchner, P.: Tier und Pflanze in Symbiose. 2. Auflg., Berlin 1930.
13. Burmeister, Fr.: Die Brutfürsorge und das Bauprinzip der Gattung *Ontophagus* Latr. Ztschr. Morph. & Oekol. Bd. 16, Heft 3/4, 1930.
14. Chapman, T. Algernon: *Aphodius porcus*. Ent. Month. Mag. V/VI. London 1868-70.
15. Clasen, F. W.: Übersicht der Käfer Mecklenburgs. 1. Hälfte. Archiv Verein der Freunde d. Naturg. Mecklenburgs. 1853, Heft 7.
16. McCulloch, J. W. & Hayer W. P. & Bryson, H. R.: Hibernation of certain Scarabaeids and their Tiphia parasits. Ecology 9<sub>1</sub>, 1928.
17. Dahl, Fr.: Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. Teil 1, 1921.
18. v. Dalla-Torre, K. W.: Die Fauna von Helgoland. Zoolog. Jahrb. Suppl. II. Abtlg. f. Systematik. 1889.
19. Dampf, A. & Skwarra, E.: Beiträge zur Fauna des Zehlauerhochmoores in Ostpreußen. Schr. phys.-ökonom. Ges. Königsberg. Bd. 36, Heft 2, 1929.
20. Delahon, P.: Nachträge zu Schilsky's Verzeichnis der Käfer Deutschlands. No. XIII. D. E. Z. 1924, Heft 3.
21. -- Dasselbe. No. XVII. D. E. Z. 1928, Heft 4.
22. Ellenberger, M. & Scheunert, A.: Lehrbuch der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere. 3. Auflg., Berlin 1925.
23. Erichson, F. W. Naturg. Insekten Deutschlands. 1. Abtlg. Coleoptera. 3. Band, 1848.
24. Everts, E.: Coleoptera Neerlandica 2 (1903) und 3 (1922).
25. Friederichs, K.: Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. Bd. 1/2, Berlin 1930.
26. — Aphodiusarten als Fäulnisbewohner. Ztschr. wissensch. Ins.-Biol. Bd. 8, 1912.
27. Fröhlich, C.: Beitrag zur Fauna von Aschaffenburg und Umgebung: Die Käfer. Jena 1897.
28. Füge, B.: Einwanderung von Insekten auf einer entstehenden Insel. Ztschr. wissensch. Ins.-Biol. Bd. 14, 1918/19.
29. Gerhardt, J.: Verzeichnis der Käfer Schlesiens. 3. Auflage, 1911.
30. Gusmann, P.: Beiträge zur Käferfauna der Untertrave und Umgebung. Verh. Ver. naturw. Unterhaltung. Bd. 15, 1914.
31. Handlirsch, A.: Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Jena 1906/08.

32. Hansen, V.: Biller. VI. Torbister. Danmarks Fauna Teil 29. 1925.
33. Hawkes, Merrit, O. A. & Marriner, T. E.: A preliminary account of the life-history of *Coccinella 11punctata*. Transactions ent. Soc. London. Bd. 75<sub>1</sub>, 1927.
34. Heeger: Beiträge zur Naturg. d. Insekten. 12. Forts. Sitzungsber. mathemat.-naturw. Classe Kaiserl. Akad. Wissenschaften. Bd. 14, Heft 1, Wien.
35. Heikertinger, F.: Die Schwärmzeit von *Heptaulacus porcellus*. W. E. Z. Jhrg. 30, Heft 8, 1911.
36. Hesse, R.: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924.
37. Hesselhaus, Fr.: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nidicolen. Tijdschr. v. Entom. 'sGravenhage 58, 1915.
38. v. Heyden, C.: Käfer von Nassau und Frankfurt. 2. Auflg. 1904.
39. Heymons, R.: Insekten. In: Brehm's Tierleben Bd. 2, 4. Auflg. 1915.
40. — Die Zahl der Eiröhren bei den Coprini. Zoolog. Anzg. Bd. 85, Heft 1/2, 1929.
41. Höber, R.: Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Berlin 1927.
42. Hoffmann, A.: Koleopterologische Sammelreise nach Kärnten. Entomol. Blätter 5, 1907.
43. Holdhaus, K.: Über die Abhängigkeit der Fauna vom Gestein. Verhdlg. des 8. Internationalen Zoologenkongresses in Graz 1910.
44. Holdhaus, K.: Kritisches Verzeichnis der boreo-alpinen Tierformen der mittel- und südeuropäischen Hochgebirge. Ann. nat. Hofmus. Wien, Bd. 26, 1912.
45. — Das Tyrrhenisproblem. Ann. naturhist. Mus. Wien, Bd. 37, 1924.
46. — und Deubel, Fr.: Untersuchungen über die Zoogeographie der Karpathen. Abhdlg. K. K. Zool.-botan. Ges. Wien. Bd. VI, Heft 1, 1910.
47. Imms, A. D.: General Textbook of Entomology. London 1925.
48. Jäger, G.: Deutschlands Tierwelt. Bd. 2, 1874.
49. Kearns, H. G. H.: *Chemiotaxis* and *Aphodius prodromus*. Ent. Month. Mag. ser. 3 Bd. 15 (65), 1929.
50. Kellner, A.: Verzeichnis der Käfer Thüringens. Ztschr. ges. Naturw. 1, 1876.
51. Kleiber: Die Tierwelt des Mooregebiets von Jungholz im südlichen Schwarzwald. Archiv f. Naturg. 1, 3. Suppl., 1911.
52. Kolbe, H. J.: Über die Lebensweise und geographische Verbreitung der koprophagen Lamellicornier. Zoolog. Jahrb. Suppl. 8, 1905.
53. — Aus dem Leben der Dungkäfer. Aus der Natur Bd. 1, 1906.
54. — Über das Klima und die Insektenwelt Mitteleuropas während der Eiszeit und Nacheiszeit. D. E. Z. 1923, Heft 1.
55. Koltze, W.: Fauna Hamburgensis. Verh. Ver. naturw. Unterhaltung Bd. 11, 1901.
56. Kuhn, P.: Illustrierte Bestimmungstabellen der Käfer Deutschlands. 1913.
57. v. Lengerken, K.: Coleoptera in P. Schulze's Biologie der Tiere Deutschlands. 1924-27.
58. — Die Lebenserscheinungen der Käfer. 1928.

59. Ohaus, Fr.: Sitzungsbericht vom 6. X. 13 in: D. E. Z. 1913, Heft 6.
60. — Über das Sammeln und Züchten von Mistkäfern. Koleopt. Rundschau Bd. 15, No. 2/3, 1929.
61. Pax, F.: Die Tierwelt Schlesiens. Jena 1921.
62. Penecke, K.: Das Sammeln der Rhynchophoren. Koleopt. Rundschau Bd. 13, No. 6, 1927.
63. Petri, K.: Siebenbürgens Käferfauna. Hermannstadt 1912.
64. Peus, Fr.: Ein Beitrag zur Käferfauna Westfalens. 51./52. Jahresbericht des Westfäl. Provinzialvereins für Wissenschaft und Kunst. 1922/24.
65. — Beitrag zur Kenntnis norddeutscher Hochmoore. Ztschr. Morph. und Oekol. Bd. 12, Heft 3/4, 1928.
66. Pillai, S. K.: Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Waldstreu. Ztschr. f. angew. Entomol. 8, 1922.
67. Poppius, B.: Die Coleopteren des arktischen Gebiets. Fauna arctica Bd. 5, Lieferung 1, Jena 1910.
68. Rabeler, W.: Die Fauna des Göldeitzer Hochmoores in Mecklenburg. Ztschr. Morph. und Oekol. Bd. 21, Heft 1/2, 1931.
69. Ranson, Brayton H. und Hall, Maurice C.: The life-history of *Gongylonema scutatum*. Journal of Parasitology 2, 1916 (Urbana).
70. Reitter, Ed.: Fauna germanica Bd. 2, 1909.
71. Reuter, O. M.: Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten. 1913.
72. Roettgen, C.: Die Käfer der Rheinprovinz. Verh. naturw. Ver. der preußischen Rheinlande und Westfalens. Jhrg. 68, 1911.
73. Rosenhauer, W. G.: Käferlarven. Entom. Ztg. Stettin, Bd. 43, 1882.
74. Rupertsberger, M.: Biologie der Käfer Europas. Linz 1880.
75. Schaufuß, C.: Calwer's Käferbuch. 8. Auflg., Stuttgart 1916.
76. Schenkling, C.: Die Deutsche Käferwelt. 1885.
77. Schmaltz, R. und Seuffert, R. W.: Bau und Leben der Haus-säugetiere. 1926.
78. Schmidt, A.: Coleoptera: Aphodiinae. Tierreich. Liefg. 45. Berlin 1922.
79. Schröder, Chr.: Handbuch der Entomologie. Bd. 1-3, 1925-29.
80. Schulze, P.: Leitsätze zu einer Theorie der geschwärtzten Insektenformen. D. E. Z. 1918.
81. Scott: Ent. Month. Mag. 61, 1925.
82. Seidlitz, G.: Fauna baltica. 2. Auflg. 1891.
83. Sopp, E. J. Burgess: *Heptaulacus testudinarius*. Ent. Month. Mag. ser. 2, Bd. 9, 1898.
84. Sorauer, P.: Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd. V, Teil 2, Berlin 1932.
85. Spieckermann, A.: *Aphodius fimetarius* als Kartoffelschädling. Nachrichtenblatt für d. deutschen Pflanzenschutzdienst Jhrg. 3, No. 9, 1923.
86. Stock, C.: Zur Coleopterenfauna der Nordseeinsel Sylt. Entom. Blätter 12, Heft 9/12, 1914.

87. Strouhal, H. und Beier, M.: Beitrag zur Coleopterenfauna der Maulwurfsnester in der nächsten Umgebung Wiens. Ztschr. Morph. und Oekol. Bd. 12, Heft 1/2, 1928.
88. Tieffenbach: *Aphodius Zenkeri*. Berl. entom. Ztg. 3, 1856.
89. Thiem, Fr. M.: Biogeographische Betrachtung des Rachel. Dissert. 1906.
90. Thomson, C. G.: Skandinaviens Coleoptera. Bd. 5, Lund 1863.
91. Vaternahm, Th.: Zur Ernährung und Verdauung unserer einheimischen Geotrupesarten. Ztschr. wissenschaft. Ins.-Biol. Bd. 19, 1924.
92. Verhoeff, C.: Ein Beitrag zur Coleopterenfauna von Norderney Entom. Nachrichten 17, 1891.
93. Vogel, J. H.: Emil Wolff's Düngerlehre. 13. Auflg. 1897.
94. v. Wanka, Th.: 4. Beitrag zur Coleopterenfauna von Schlesien. W. E. Z. 44, Heft 1/2.
95. Wasmann, E.: Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin 1894.
96. Weber L.: Die Lebenserscheinungen der Käfer. Kapitel V = Entomologische Blätter 15 (1919) und Kapitel VI = Entomologische Blätter 17 (1921).
97. Wheeler William M.: Social life among the Insects. London 1923.
98. Wiedemann, J. F.: Die Zelluloseverdauung bei Lamellicornierlarven. Ztschr. Morph. und Oekol. Bd. 19, Heft 1. 1930.
99. Willimzik, E.: Über den Bau der Ovarien verschiedener coprophager Lamellicornier und ihre Beziehung zur Brutpflege. Ztschr. Morph. und Oekol. Bd. 18, Heft 4. 1930.
100. Winkler A.: Catalogus Coleopterorum regionis palaearticae. Pars 9. 1929.
101. Xambeu, V. Mœurs et métamorphoses des Insectes. Rev. d'Entomol. Française 9 (1890), 17 (1898), 19 (1900), 20 (1901).
102. — Mœurs et métamorphoses des Insectes. L'Echange. 1892 suppl. 1893, 1894 suppl.
103. — Mœurs et métamorphoses des Insectes. Ann. Soc. Linn. de Lyon ser. 2. 39 (1892), 42 (1895). 45 (1899).
104. — Catalogue des Insectes des environs de Ria. Beilage zu L'Echange 1903-08.
105. Zumpt, F.: Die Coleopterenfauna des Steppenheidebiotops von Belinchen (Oder) und Oderberg Beiträge zur Naturdenkmalpflege 14, 1931.

### Nachtrag.

Nach Abschluß, jedoch noch vor der Drucklegung der vorliegenden Arbeit erschien über das gleiche Thema eine Arbeit von Heinz Madle (7), auf die ich im folgenden etwas eingehen will. Überdies sollen in diesem Nachtrage eine Reihe von Ergänzungen gebracht werden, die mir durch Einsicht weiterer Literatur und Sammlungsmaterialies ermöglicht wurden. Die betreffende Literatur ist am Schluß des Nachtrages als ein besonderes Verzeich-

nis aufgeführt. Endlich habe ich, stichprobenartig, eine Reihe von Beobachtungen machen können, die mir im Ganzen die in der Hauptarbeit gefundenen Ergebnisse bestätigen konnten. Bevor ich auf die Arbeit von Madle eingehe, sollen die anderen Ergänzungen gebracht werden.

Zur geographischen Verbreitung ist zu bemerken, daß *Aphodius piceus* Gyll. tatsächlich in den Alpen vorkommt, wie es für diese boreal-alpine Art zu vermuten war. So wird die Art von Stierlin und Gautard (12) aus dem Engadin und Schaffhausen angegeben, Moosbrugger (8) und Szekessy (14) führen aus den Ostalpen (Seckauer Alpen und Obersteiermark) Funde an. Endlich sah ich in den Sammlungen des Deutschen Entomologischen Institutes in Berlin-Dahlem mehrere Stücke des *piceus* aus dem Alpengebiete, teilweise bestimmt von dem damaligen Spezialisten der Gruppe, A. Schmidt. Porta (9) kennt die Art merkwürdigerweise nicht aus dem italienischen Alpengebiete und gibt an, daß alle angeblichen Funde auf Verwechslung mit *A. Satyrus* Reitt. beruhten.

Die merkwürdige Verbreitung des *A. hydrochoeris* F. kann ich im folgenden noch etwas ergänzen. Das Hauptvorkommen der Art liegt offenbar in den Küstengebieten des Mittelmeeres, sowohl auf der europäischen wie auch auf der afrikanischen Seite, während nach Norden zu nur einzelne Funde bekannt sind. Ein Vorkommen in Mitteldeutschland ist doch als einwandfrei anzusehen. Ich sah im Naturkundemuseum Berlin sicher hierher gehörige Tiere mit der Fundangabe: Salziger See bei Eisleben. Eggers (3) kennt die Art ebenfalls aus der Eislebener Gegend, Wahnschaffe (15) nennt Hakenstedt im Allergebiete und, nach Hahn, auch die Gegend von Magdeburg, wo das Tier häufiger sein soll. Als Nahrung scheint Menschenkot bevorzugt zu werden, auch ist das Tier offenbar an Sandboden gebunden und liebt Salzgehalt des Bodens. In neuerer Zeit aber sind keine Funde mehr bekannt geworden.

Eine ganze Reihe von Faunenverzeichnissen, die zumeist in dem Schriftenverzeichnis am Schlusse des Nachtrages genannt sind, geben teilweise sehr ausführliche Angaben über die Biologie der Imagines. Deutlich zeigt sich dabei die Bestätigung meines Satzes, daß eine eigentliche Monophagie, ja selbst eine Oligophagie kaum anzutreffen sind, wohl aber eine Bevorzugung einzelner Kotarten durch bestimmte Aphodiusarten stattfindet, ohne daß dabei etwa bei Fehlen der bevorzugten Kotart in einem Gebiete das Vorkommen der betreffenden Art dort unmöglich wäre. Im einzelnen auf diese Angaben einzugehen ist hier nicht der Platz. Auch geht aus der erwähnten Literatur deutlich hervor, daß besonders *Oxyomus* und

*A. fimetarius* L. polyphag sind, *A. plagiatus* und, in weniger ausgeprägter Weise, *lividus* Ol. bevorzugen, auch als Brutstätten, Komposthaufen und faulende Vegetabilien, letzterer findet sich jedoch ebenso im Kuhmist, wo er die Teile des Dunges bevorzugt, an denen die trockene Oberschicht mit der feuchten Innenschicht zusammenstößt. (Williams 16.) Es sei hier endlich noch der merkwürdigen Tatsache bei der Verbreitung der kosmopolitischen Art *lividus* Ol. gedacht. Die Art hat durch Verschleppung die entlegensten Gebiete erreicht, wurde aber, nach Hudson-Bearé (5), noch nie auf Neuseeland gefunden, wo der andere Kosmopolit *A. granarius* häufig ist, *lividus* findet sich dagegen in Australien und auf den Neu-Hebriden.

Besonders eingehende biologische Notizen finden sich bei Bedel (1), auf dessen Werk ich hier verweisen muß, da nur wenige Punkte erwähnt werden können. *A. scrutator*, eine südliche Art, zeigt durch ihr Vorkommen auf sonnigen Plateaus und besonders auf Kalkboden im nördlicheren Frankreich ihr hohes Wärmebedürfnis, das die im Süden überall vorkommende Art im Norden auf besonders bevorzugte Wärmeinseln beschränkt. — Nach demselben Autor findet man *A. fossor* L. und *A. rufipes* L. meist nur paarweise in den von ihnen bevorzugten Kuhfladen, eine Beobachtung, die ich nur bestätigen kann, und die es zugleich erklärt, daß man von diesen Arten fast ausschließlich Larven der gleichen Größe in einem Fladen antrifft, während sich von anderen Arten öfters auch Larven verschiedenen Alters nebeneinander finden. (Hasselbruch, 1933/34 von mir beobachtet.) — Aus Amerika sind in letzter Zeit weitere Arten aus Nestern bekannt geworden, die sogar anscheinend streng an diesen Biotop gebunden sind. So wurden mehrere Arten aus Nestern eines Nagers „wood-rat“ (*Neotoma*) beschrieben, eine andere Art lebt beim Erdeichhörnchen („pocket gopher“). Lack (6) fand *A. ater* und *rufipes* L. an einer toten Mäwe. Das vereinzelte Vorkommen an Aas wird also bei einer ganzen Reihe von Arten beobachtet.

Über die Succession in der Zeit, d. h. über die gesetzmäßige Folge bestimmter Arten innerhalb eines bestimmten Zeitraumes berichtet bereits C. Schenkling (11). Meine phänologischen Beobachtungen haben übrigens ein ähnliches Bild ergeben, wie es obiger Autor entwickelt. Auch die nach Abschluß der Arbeit noch gemachten Untersuchungen brachten weitere Bestätigungen betreffs der Gesetzmäßigkeit der Erscheinungsfolge der einzelnen Arten, die oft wesentlich verschiedene Wärmebedürfnisse haben, oft auch ganz abweichende Entwicklungsmodi aufweisen, so daß in dieser Hinsicht der genaueren Erforschung noch weite Gebiete offenstehen.

Die Arbeit von Madle (7), auf die ich nunmehr komme, hat sich besonders mit *A. rufipes* beschäftigt und behandelt die anderen Arten nur ganz nebenbei. Die Arbeit gibt dabei in erster Linie morphologische und anatomische Untersuchungsergebnisse, die sich auf alle Entwicklungsstadien beziehen und durch eine ganze Reihe Abbildungen unterstützt werden. So bildet die Arbeit geradezu eine Ergänzung meiner Arbeit, da sie die Hauptbetonung auf Gebiete legt, die von mir nicht so eingehend behandelt wurden. Auch physiologisch-chemische Untersuchungen sind von Madle gemacht worden. Ich will nachstehend nur einen Abriß der wichtigsten Ergebnisse dieses Autors und einen Vergleich zu meinen Befunden geben. Zunächst werden die Kuhfladen, an denen die hauptsächlichsten Untersuchungen gemacht wurden, charakterisiert nach ihrem Wassergehalt, der sich durch verschiedene Färbung auch äußerlich erkennbar zeigt. Zugleich stellt der Autor fest, daß das Innere der Fladen eine ziemlich konstante Temperatur aufweist, mit wenig Frost im Innern, also ähnliche Ergebnisse, wie auch ich sie seinerzeit im Gegensatz zu anderen Autoren hatte. Damit bietet der Fladen den Aphodiinen einen ausgezeichneten Lebensraum, da er nicht allein Schutz gegen Feinde gewährt, sondern auch lebensnotwendige Wärmemengen garantiert.

Die Entwicklung des *A. rufipes* umfaßt 3 Larvenstadien. Übrigens sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß es in der Literatur eine Stelle gibt, die etwas über die Zahl der Larvenhäutungen auszusagen vermag, über die ich leider genaue Beobachtungen nicht machen und bisher auch keine Angaben finden konnte. Es ist dies Sturm (13), der für *A. fimetarius* L. angibt, daß sich die Larve bis zur Verpuppung 4 mal häute. — Madle, der seine Untersuchungen im Alpengebiet auf Almen in 1300 bis 1600 m Höhe ausführte, beobachtete für *A. rufipes* L. eine 10 bis 18 tägige Puppenzeit, ein mit meinen Befunden bei *A. fimetarius* L. übereinstimmender Befund. Die Puppe kann den Winter nicht überdauern, die Larve überwintert in Erdkammern. Die kleinen Arten sollen 2 Generationen haben. Im übrigen sind gerade diese Fragen in meiner Arbeit ausführlicher als bei Madle behandelt, so daß ich nicht näher auf die Ergebnisse des letzteren einzugehen brauche. Die Nahrungsaufnahme der Imagines ist rein leckend, weshalb sie auch stets frischen Kot zur Nahrung benötigen. Verwertet werden die Eiweiße des Dungsafte, etwa 3% der Trockensubstanz, und die verdauten, aber nicht resorbierten Eiweißstoffe im Dung. Die Untersuchungen beziehen sich auf Kuhdung. Die Imagines besitzen ein typisches Ferment für tierisches (Aas!) und pflanzliches Eiweiß. Die Larven dagegen leben von älterem Dünger, wie ich dies ebenfalls dargelegt habe, und zermahlen die Nahrung mit den Man-

dibeln, nachdem dieselbe vorher mit Mitteldarmsaft eingespeichelt wurde. Das Eiweißferment ist 12 mal stärker als bei den Imagines. Zelluloseverdauung findet, wie auch ich ausgeführt habe, nicht statt, doch nutzen die Larven Bakterien und das Eiweiß unverdauter Zellkomplexe aus. Madle streift dann noch einige andere biologische Tatsachen, die von mir ausführlich behandelt wurden und nicht von meinen Ergebnissen abweichen, weshalb ich von weiteren Ausführungen Abstand nehmen kann.

### Literaturverzeichnis.

1. L. Bedel: Faune des Coleoptères du Bassin de la Seine. IV., Paris 1914.
  2. J. Bourgeois Catalogue des Coleoptères de la chaîne de Vosges et des Régions limitrophes. Colmar 1904.
  3. H. Eggers: Die in der Umgebung von Eisleben beobachteten Käfer. Separatum aus Insektenbörse, 1901.
  4. W. Fowler: The Coleoptera of the British Islands. IV London 1891.
  5. Hudson-Bearé *Aphodius lividus* at St. Helena. Ent. Month. Mag. 65, 1929, p. 209.
  6. D. Lack Coleoptera in St. Kilda in 1931. Ent. Month. Mag. 67, 1931, p. 276/77.
  7. H. Madle: Zur Kenntnis der Morphologie, Ökologie und Physiologie von *Aphodius rufipes* L. und einiger verwandter Arten. Zool. Jahrb. 8, H. 3, 1934.
  8. J. Moosbrugger: Alpine und subalpine Käfer des Steirischen Ennsgebietes. Kol. Rdsch. 18, 1932, p. 217-226.
  9. Porta Fauna Coleopterorum Italica. V 1932.
  10. J. Sahlberg (Herausgeb. Uno Saalas): Enumeratio Coleopterorum Fenniae. Ann. Zool.-Bot. Fennicae, Vanamo, 4, H. 1.
  11. C. Schenkling Aus dem Leben unserer Aphodien. Insbörse 1898, p. 63/64.
  12. Stierlin & Gautard Die Käferfauna der Schweiz und II. Beitrag dazu. Basel 1867 und 1883.
  13. J. Sturm: Deutschlands Insekten, Käfer. Bd. 1, Nürnberg 1805.
  14. Székessy Ein neuer Fall von boreal-alpiner Verbreitung Coleopteren usw. Kol. Rdschau 20, 1934, p. 32-36.
  15. M. Wahnschaffe: Verzeichnis der im Gebiete des Allervereins usw. aufgefundenen Käfer. Neuwaldensleben 1883.
  16. Williams: *Aphodius lividus* at Harpenden. Ent. Month. Mag. 64, 1928, p. 234/35.
-