

Lebensweise von *Philonthus*-Arten und anderen Staphylinidae (Coleoptera) des Dungs*

Erhard Lipkow

Abstract: The following Staphylinidae live as larvae a) in cow pats: *Oxytelus laqueatus*, *Platystethus arenarius*, *Philonthus splendens*, *P. marginatus*, *P. varians*, *P. nitidus*, *P. sanguinolentus*, *P. fenestratus*, *Ontholestes murinus*, *Tachinus laticollis*, b) in horse dung: *Platystethus arenarius*, *Philonthus marginatus*, *P. varians*, *P. fimetarius*, *P. albipes*, *P. nigriventris*. *Philonthus* species lay their eggs separately under the edge of the dung heap on the ground. *Oxytelus* and *Platystethus* build a chamber and lay more than 10 eggs into it. The eggshells of the *Philonthus* species differ in their structure. The Staphylinids from dung are classified according to their moving type; their feeding habits are compared. Correlations between zoophagous Staphylinidae and Hydrophilidae on the one hand, coprophagous Diptera and Scarabaeidae on the other hand are studied. The larvae of *Philonthus splendens* have the parasites *Osophagomermis* spec. (Nematoda). Research in open air has been made in northern Spain, northern Germany, Central Finland and Lapland (Arctic).

Einleitung

Kuhfladen und Exkrememente von anderen Tieren haben eine artenreiche Lebensgemeinschaft. Diese Lebensgemeinschaft beginnt bei Bakterien, die selektiv von Nematoden oder nicht-selektiv gefressen werden, und enthält eine Vielzahl von Pilzen. Sie umfaßt eine Reihe von Dungfressern, besonders unter den Dipteren und Coleopteren, führt zu zoophagen Tieren wie bestimmten Coleopteren und Milben und bietet Parasiten eine Fülle von Wirtsarten. In warmen und feuchten Klimaten ist ein Kuhfladen nach einigen Wochen abgebaut. Die im Dung lebenden Arten müssen daher mobil sein (Literatur über Kuhfladen vgl. TISCHLER 1980).

Es gibt eine Reihe von ökologischen Untersuchungen über die im Dung vorkommenden Diptera (neuere Arbeiten von HARRIS u. a. 1980, MACQUEEN u. BEIRNE 1975, PAPP 1975, WHARTON 1979) und coprophage Coleoptera aus der Familie der Scarabaeidae (DURHAM u. KENTON 1979, HANSKI 1980). Über die im Dung lebenden Staphylinidae ist dagegen recht wenig bekannt. Die zoophagen Staphylinidae wie z. B. *Philonthus*-Arten werden als wichtige Prädatoren von coprophagen Insekten angesehen. Andere Staphylinidae wie *Oxytelus*-Arten gelten als coprophag bzw. saprophag; das ist jedoch bisher nicht überprüft worden. Wie sich auch KOSKELA (HANSKI u. KOSKELA 1979) äußert, ist über die Basisbiologie der meisten im Dung lebenden Staphylinidae zu wenig bekannt, um ein befriedigendes Nahrungsnetz zu erstellen. Ebenso fehlen weitgehend die Kenntnisse über inter- und intraspezifische Konkurrenz der Lebewesen im Dung.

KOSKELA (1972) hat eingehend die Staphylinidae in Kuhfladen Mittelfinnlands erfaßt. Er konnte zeigen, daß das Arteninventar von Kuhfladen abhängig ist von der Jahreszeit,

* Herrn Prof. Dr. W. Tischler zum 70. Geburtstag gewidmet.

dem Alter der Kuhfladen und dem Biotop, in dem sich ein Kuhfladen befindet. Er hat 133 Staphyliniden-Arten im Kuhdung gefunden. Es blieb jedoch offen, welche von ihnen ihre Entwicklung im Dung durchmachen.

Eigene Beobachtungen zu diesem Problem stehen im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit. Zusätzlich werden Beobachtungen zur Wechselbeziehung zwischen zoophagen Staphyliniden und anderen im Dung lebenden Insekten mitgeteilt.

Die Ergebnisse stützen sich vorwiegend auf Freilandbeobachtungen in Norddeutschland, Mittelfinnland, Lappland und Nordspanien. Außerdem wurde die Entwicklung von Eiern, Larven und Imagines, die aus Rinder- und Pferdederdung stammen, unter kontrollierten Bedingungen beobachtet.

Temperatur im Kuhfladen

Im Laufe eines Sonnentages bilden sich in einem Kuhfladen beträchtliche Temperaturgradienten aus (vgl. Tab. 1). Dies hat zur Folge, daß im frischen, noch flüssigen Kuhfladen während der heißen Mittagsstunden vertikale Wanderungen stattfinden. Dipteren und Coleopteren wandern bevorzugt in den unteren, kühleren Bereich und entweichen so den hohen Temperaturen.

Tab. 1: Temperaturen in einem frischen Kuhfladen am 12. 5. 1981 bei Kiel (54, 4°N, 10°E)

Uhrzeit	11 ⁰⁰	14 ⁰⁰
Lufttemperatur in °C	24	26
Temperatur im Kuhfladen in °C		
1- 2 mm unter d. Oberfläche	27	37
5 mm unter d. Oberfläche	26	32
10 mm unter d. Oberfläche	24,5	31
20 mm unter d. Oberfläche	22,5	30
35 mm unter d. Oberfläche (am Boden)	20,5	25

Reihenfolge der Besiedlung, Wirkung des Duftreizes

Zum frischen Dunghaufen gelangen zuerst Fliegen und Käfer. Sie kommen am schnellsten an einem warmen Sonntag angefliegen. Von dem Duft eines frischen Kuhfladens werden zunächst die Lecker unter den Fliegen (Muscidae) angelockt. Wenig später folgen *Scatophaga*-Arten (Cordyluridae), Sepsidae und Histeridae. Von den Hydrophilidae fallen *Sphaeridium*- und *Cercyon*-Arten ein und schwimmen im flüssigen Substrat. Unter den Staphylinidae kommen die *Philonthus*-Arten in der Regel in der folgenden Reihenfolge angefliegen: *P. marginatus*, *P. splendens*, *P. varians*, *P. nitidus*. Bald danach erscheinen die *Aphodius*-Arten (Scarabaeidae), die ersten parasitischen Hymenopteren und weitere Arten der Staphylinidae (*Ontholestes* und verschiedene Aleocharinae). Die Staphyliniden *Platystethus arenarius*, *Oxytelus laqueatus* und *Tachinus*-Arten kommen erst dann angefliegen, wenn der Kuhfladen etwas gealtert und getrocknet und die Oberfläche verkrustet ist. Diese Arten kriechen meistens vom Boden aus in den Dung.

Ähnlich wie viele Fliegen landen *Philonthus*-Arten zunächst auf benachbarten Grashalmen und fliegen von dort aus auf den Kuhfladen. Beim Verlassen des Kuhfladens startet *Philonthus* wieder vom Grashalm aus.

Die Staphyliniden und parasitischen Hymenopteren bewegen sich in den von den Hydrophiliden, *Aphodius*-Arten und Dipteren-Larven gebohrten Gängen.

Die anlockende Wirkung des Dungeruchs läßt sich in einem einfachen Experiment zeigen. Von einem mehrere Tage alten Kuhfladen wird die Kruste entfernt. Nun liegen die inneren, noch feuchten Stellen frei. Innerhalb kurzer Zeit fliegen die Dipteren und Coleopteren herbei, die sonst nur einen frischen Kuhfladen aufsuchen.

Fortpflanzung und Entwicklung einiger Staphylinidae *Philonthus*-Arten

Die Kopulation der coprophilen *Philonthus*-Arten findet auf der Oberfläche oder in den Gangsystemen des Kothaufens statt. Die Käfer kopulieren mehrmals, jeweils für 5-10 s. Die Eiablage erstreckt sich bei *P. splendens* etwa über 2 Monate. Wie früher an *Philonthus fuscipennis* (vgl. LIPKOW 1968) beobachtet, legen auch *P. splendens*, *P. marginatus*, *P. varians*, *P. sanguinolentus*, *P. nitidus*, *P. albipes*, *P. nigriventris*, *P. fimetarius* und *P. fenestratus* ihre Eier einzeln in Bodenritzen ab. Einige dieser Arten habe ich nur im Kuhfladen, die anderen nur in Pferdekot bei der Eiablage beobachten können (vgl. Tab. 2).

Tab. 2: Staphylinidae mit Larvalentwicklung im Dung

Art	Dung von	Fundort*
<i>Oxytelus laqueatus</i> F.	Rind	D, SF
<i>Platystethus arenarius</i> FOURCR.	Rind, Pferd	D, SF
<i>Philonthus splendens</i> F.	Rind	D, SF
<i>P. marginatus</i> STRÖM.	Rind, Pferd	D, SF, L
<i>P. varians</i> PAYK.	Rind, Pferd	D, SF
<i>P. nitidus</i> F.	Rind	D, SF
<i>P. sanguinolentus</i> GRAV.	Rind	SF
<i>P. fenestratus</i> FAUV.	Rind	E
<i>P. fimetarius</i> GRAV.	Pferd	L
<i>P. albipes</i> GRAV.	Pferd	L
<i>P. nigriventris</i> THOMS.	Pferd	L
<i>Ontholestes murinus</i> L.	Rind	E
<i>Tachinus laticollis</i> GRAV.	Rind	D

* D = Norddeutschland; Kiel 54,4°N, 10°E; E = Nordspanien; Figueras 42,3°N, 3°E; L = bewaldetes Flußtal in Lappland; Levajok 70°N, 26,5°E; SF = Mittelfinnland; Pälkäne 61,4°N, 24,2°E.

Die Eier liegen verstreut unter den Exkrementen, 1-4 cm vom Rand entfernt auf dem Boden. An dieser feuchten Stelle erhärtet die milchig-weiße Eihülle bald nach der Eiablage. Die Eier der *Philonthus*-Arten unterscheiden sich in ihrer Größe und Oberflächenstruktur derart auffällig (Abb. 1), daß die Merkmale zur Artdiagnose verwendet werden können. Die biologische Bedeutung der Unterschiede ist noch unbekannt.

Nach dem Schlüpfen aus dem Ei kriecht die junge *Philonthus*-Larve in den Kuhfladen bzw. Pferdekot hinein und sucht in den von anderen Insekten geschaffenen Gängen nach Nahrung. Nach meinen bisherigen Beobachtungen in Mittelfinnland schlüpfen die Larven zu jeder Tageszeit, es liegt also kein erkennbarer Schlüpfrythmus vor.

Die Larve häutet sich wie jede Staphylinidenlarve dreimal. Zur Verpuppung verläßt die Larve III den Dung und kriecht in den Boden. Dort baut sie eine Puppenkammer, krümmt sich ventrad und häutet sich nach einigen Tagen zur Puppe. In einem mehrere Dezimeter aufgeschütteten Haufen aus Kuhdung kriechen die Larven dagegen nur etwa 8-12 cm tief in den Dung und verpuppen sich hier. Die frisch geschlüpften Imagines verharren ein bis zwei Tage in der Puppenkammer bis ihre Haut gehärtet und schwarz pigmentiert ist. Da-

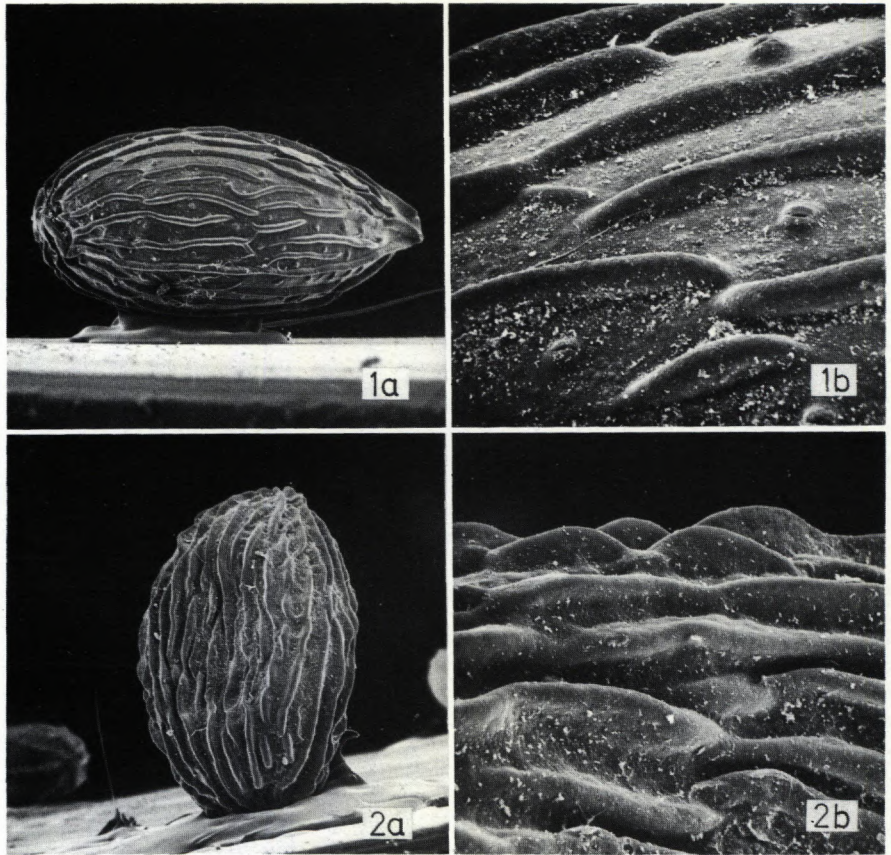


Abb. 1, 2: Eier von *Philonthus*-Arten (Beachte: Auf den Eiern der REM-Aufnahmen Staubteilchen) - (1) *P. splendens* F. (a) Ei lateral, 30x; (b) Ausschnitt aus der Oberfläche (mit wenigen hügelartigen Poren), 200x. - (2) *P. nitidus* F. (a) Ei lateral, 40x; (b) Ausschnitt aus der Oberfläche (mit vielen Poren in den Vertiefungen), 200x.

nach fliegen die Käfer meist auf einen frischen Kuhfladen zur Nahrungssuche oder sie suchen ein Winterlager außerhalb des Kuhfladens auf. Die gesamte Entwicklung vom Ei bis zur Imago dauert bei *Philonthus splendens* bei etwa 20°C 4 bis 5 Wochen. Nach meinen bisherigen Beobachtungen sind die *Philonthus*-Arten zumindest in Nord- und Mitteleuropa univoltin. Es liegt bei ihnen Imaginal-Diapause vor, die sehr wahrscheinlich auf Photoperiode beruht. Erst im nächsten Frühjahr entwickeln sich die Gonaden.

Ontholestes-Arten

Mitte Juni 1979 sammelte ich verpuppungsreife Larven von *Ontholestes murinus* aus getrockneten Kuhfladen in Nordspanien. Die Larven bauten sich im Zuchtgefäß eine Puppenkammer aus trockenem Kuhdung. Ende Juni schlüpfen die Imagines.

Oxytelus-, *Platystethus*-Arten

Wie schon von anderen Oxytelinae bekannt (vgl. LIPKOW 1968), betreiben auch *Oxytelus laqueatus* und *Platystethus arenarius* Brutfürsorge. *Oxytelus*- und *Platystethus*-Weibchen sind kurz vor der Eiablage an ihren geschwollenen Abdomina zu erkennen. Das Weibchen gräbt mit Hilfe seiner Mandibeln eine kugelförmige Kammer in den Boden oder in die untere verfestigte Schicht des Kuhfladens. Die Kammerwände werden geglättet.

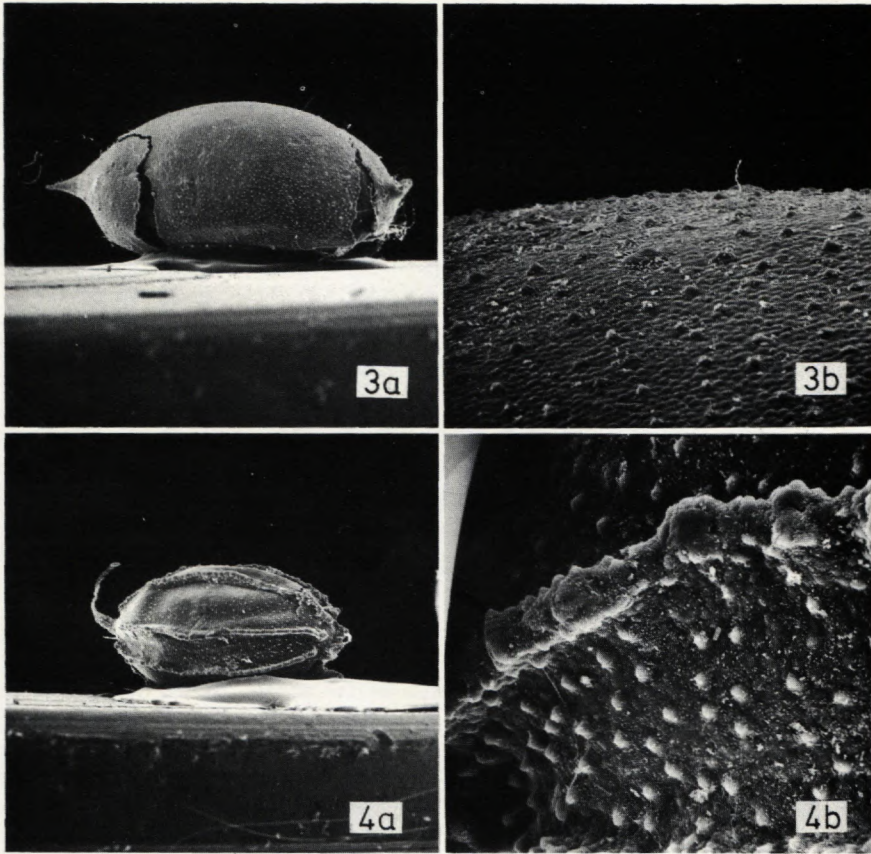


Abb. 3, 4: Eier von *Philonthus*-Arten (Beachte: Auf den Eiern der REM-Aufnahmen Staubteilchen) - (3) *P. marginatus* STRÖM. (a) Ei lateral (Eihülle beim Fixieren geplatzt), 40x; (b) Ausschnitt aus der Oberfläche, 500x. - (4) *P. varians* PAYK. (a) Ei lateral (Eihülle durch Fixieren etwas deformiert), 40x; (b) Ei lateral, 500x.

Das Weibchen verschließt die Kammer bis auf ein kleines Luftloch. Danach legt es 10-20 weißliche weichschalige Eier nebeneinander in die Kammer. Bis zum Schlüpfen der Larven verhartet das Weibchen in dieser Brutkammer. Die jungen Larven verlassen die Höhle und gehen auf Nahrungssuche. Sie bleiben dabei in der Nähe der Brutkammer. Zur Verpuppung kriechen die Larven in der Regel in den Boden.

Tachinus laticollis

Diese Art erscheint zeitig im Frühjahr. Auch sie betreibt Brutfürsorge wie dies schon für andere Arten der Tachyporinae beobachtet wurde (LIPKOW 1968). Das am Abdomen hängende Ei wird zunächst mit Bodenteilchen verschmiert und danach abgelegt. In Zuchtgefäßen legten die Weibchen von *T. laticollis* ihre Eier unter feuchten Zellstoff und nicht an den Rinderdung. Die Larven hielten sich dagegen bevorzugt am Dung auf.

Übrige Staphylinidae

Neben den bisher aufgeführten Arten gibt es weitere Larven von Staphyliniden im Rinderdung. Wahrscheinlich gehören sie zu den *Autalia*-, *Atheta*- und *Megarthus*-Arten, die im Dung in großer Individuenzahl vorkommen.

Die folgenden 20 Larven LIII von *Philonthus splendens* wurden am 9. 6. 1972 in der Nähe von Kiel gesammelt. An der tiefsten Stelle dieser seit Jahren genutzten Rinderweide am Waldrand befindet sich ein kleiner Tümpel, der in den heißen Sommermonaten austrocknen kann. Ein größerer See ist 800 m von der Weide entfernt. Zwei dieser im Labor weitergezüchteten Larven waren von Mermethidae (Nematoden) parasitiert. Bei diesen juvenilen postparasitären Stadien, die die letzten Häutungen noch nicht vollzogen haben, handelt es sich wahrscheinlich um *Ösophagomermis* (Mittel. Dr. Kaiser). - Die Käferlarven gingen ein, nachdem die Endoparasiten ihre Leibeshöhle verlassen hatten.

Fortbewegungstypen und Schreckverhalten der coprophilen Staphylinidae

Unter den coprophilen Staphylinidae lassen sich folgende Typen der Fortbewegung unterscheiden:

- A: Langsame Schreiter - *Oxytelus*, *Platystethus*
- B: Schnelle Schreiter bis Läufer - *Tachinus*, *Atheta*, *Aleochara*
- C: Renner - *Philonthus*
- D: Ruckweise Schreiter - *Ontholestes*.

Bei Störung, z. B. bei Begegnung mit einem anderen gleichgroßen oder größeren Insekt, erheben die Imagines von *Philonthus*-Arten ihr langgestrecktes, parallelseitiges Abdomen. Bei Erschütterung laufen sie an den Rand des Kuhfladens, lassen sich herunterfallen und verschwinden zwischen den Grashalmen. Bei starker Reizung und Festhalten stülpen *Philonthus*-Arten zwei weiße Hautsäcke aus, die sich in dem dorsalen Integument zwischen dem letzten und vorletzten Tergit befinden. Aus diesen Hautsäcken strömen wahrscheinlich Geruchsstoffe nach außen. Imagines und Larven von *Philonthus*-Arten scheiden zwischen den Mundwerkzeugen häufig ein braunes, scharf riechendes Verdauungssekret aus, wenn sie angefaßt und festgehalten werden.

Der mit mehr als 16 mm Länge zu den größten Staphyliniden gehörende *Ontholestes tessellatus* läuft bei Störung nicht gleich weg, sondern richtet zunächst sein Abdomen dorsal auf.

Ernährung der Staphylinidae

Die Art der Fortbewegung ist bei den oben aufgeführten Staphyliniden gekoppelt mit ihrer Ernährungsweise.

- A: Die Oxytelinae gelten als coprophag (HANSKI u. KOSKELA 1979).
- B: *Tachinus* (s. LIPKOW 1966), *Atheta* (s. LAURENCE 1954), *Aleochara* (s. FULDNER 1960) sind zoophag. Sie ernähren sich von kleinen Lebewesen, die in der Regel nicht sehr agil sind.
- C: *Philonthus* ist räuberisch und polyphag. Der 9 mm lange *Philonthus marginatus* holt die Eier der Dungfliege *Scatophaga* aus der oberen Dungschicht, er frißt auch Eier, Larven und Imagines anderer Dipteren und kleiner Coleopteren. Der 14 mm lange *Philonthus splendens* überwältigt Fliegen von der Größe einer *Scatophaga*. Die Larven von *Philonthus* sind ebenfalls zoophag. Sie halten sich im Innern des Dungs auf. Die Imagines suchen meist im Innern, bei einem frischen Kuhfladen auch auf der Oberfläche nach Beutetieren.
- D: *Ontholestes* sucht vorwiegend auf der Oberfläche des Kuhfladens nach Nahrung. Er läuft einige Schritte, verharrt und läuft wieder einige Zentimeter. Das erfolgt ruckweise. Hat *Ontholestes* ein Beutetier, z. B. eine Fliege, entdeckt, dann stützt er sich dar-

auf. Er packt die Beute mit den Mandibeln und schleppt sie an den Rand des Kuhfladens. Dort wird, wie bei allen zoophagen Staphyliniden üblich, der Inhalt der Beute extraintestinal verflüssigt und anschließend aufgesogen. Nach Beendigung der Mahlzeit schreitet *Oontholestes* wieder ruckweise zurück auf den Dung.

Wechselbeziehungen zwischen Coprophagen und Zoophagen

Die zoophagen Hydrophilidae wie *Sphaeridium*, Histeridae und Staphylinidae ernähren sich vorwiegend von den coprophagen Dipteren und *Aphodius*-Arten. In einem Kuhfladen mit wenigen räuberischen Staphyliniden sollte die Dichte der Coprophagen und der übrigen Zoophagen wegen der mangelnden interspezifischen Konkurrenz größer sein. Das konnte in Freilandexperimenten im Juni und Juli 1981 auf einer von Wald begrenzten Weide in Mittelfinnland überprüft werden. Frischer Kuhdung wurde auf Plastikfolie gelegt, die den Dung am Rande um mehrere Zentimeter überragte. So konnten alle Dipteren und Coleopteren anfliegen und ihre Eier in den Dung legen. *Philonthus*-Arten sind zwar angefliegen, kopulierten auf den entsprechenden Kuhfladen und suchten dort nach Nahrung; keiner dieser *Philonthus* hat jedoch Eier unter die Folie gelegt. Nach zwei, drei und vier Wochen wurde die Fauna dieser Kuhfladen auf Plastikfolie mit der von Kontrollkuhfladen verglichen. In einem Kuhfladen ohne *Philonthus*-Larven befanden sich signifikant mehr coprophage Dipterenlarven und Larven von zoophagen *Sphaeridium*-Arten als in einem Kontrollhaufen.

Damit konnte die schon 1941 von HAMMER aufgestellte Vermutung bestätigt werden, daß Käfer im Kuhfladen die Zahl der Dipterenlarven reduzieren.

Von den Kuhfladen auf Plastikfolie lief nur ein Teil des Regenwassers ab. Der Dung blieb daher in dem unteren Teil verhältnismäßig feucht. In solchen Kuhfladen haben die *Aphodius*-Arten keine Eier abgelegt. Ferner fehlten *Oxytelus*- und *Platystethus*-Arten.

Bei starker Besiedlungsdichte äußert sich die intra- und interspezifische Konkurrenz bei *Philonthus* als Kannibalismus. Größere Larven fressen kleinere Larven. Larven, die sich häuten, sind besonders gefährdet.

Unter einen einzigen Kuhfladen legten innerhalb weniger Tage *Philonthus splendens*, *P. marginatus* und *P. varians* insgesamt häufig mehr als 10 Eier ab. - Die meisten Larven schlüpfen aus dem Ei und kriechen in den Dung. Nach wenigen Tagen ist oft nur noch die Hälfte der Larven vorhanden, und zur Verpuppung gelangen in der Regel nicht mehr als 2-3 Larven pro Kuhfladen. Die Überlebenschancen der *Philonthus*-Larven steigen mit größerer Zahl von Dipterenlarven in einem Kuhfladen. Da die Larven von *Philonthus* das mehrfache ihres Gewichts an Nahrung verzehren, bis sie zur Verpuppung gelangen, kommt auch nur ein kleiner Teil der in einem Kuhfladen vorhandenen Dipterenlarven zur Verpuppung.

Von den coprophagen *Aphodius*-Arten sind ebenfalls die Eier und jungen Larven besonders gefährdet. Die älteren Larven leben in Kammern des stärker ausgetrockneten und daher festeren Dungs. Sie fallen Prädatoren nicht so schnell zum Opfer.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Tischler möchte ich für die vielfältigen Anregungen im Laufe von Exkursionen danken, die insbesondere auch zu den Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit geführt haben.

Mein Dank gilt weiterhin folgenden Herren: Prof. Dr. Pschorn-Walcher, Zool. Inst. Kiel, für die Bereitstellung des Raster-Elektronenmikroskopes, P. Dreyer, Kiel, für die Aufnahmen der Staphyliniden-Eier mit dem REM, G. Brunne, Hamburg, für die Nachbestimmung einiger *Philonthus*-Arten, Priv.-Doz. Dr. Lorenzen, Kiel, und Dr. Kaiser, Graz, für die Bestimmung der Nematoden.

Folgende Staphylinidae machen ihre Larvalentwicklung durch a) im Rinderdung: *Oxytelus laqueatus*, *Platystethus arenarius*, *Philonthus splendens*, *P. marginatus*, *P. varians*, *P. nitidus*, *P. sanguinolentus*, *P. fenestratus*, *Ontholestes murinus*, *Tachinus laticollis*, b) im Pferdedung: *Platystethus arenarius*, *Philonthus marginatus*, *P. varians*, *P. fimetarius*, *P. albipes*, *P. nigriventris*. *Philonthus*-Arten legen ihre Eier einzeln ab unter den Rand des Kothaufens auf den Boden. *Oxytelus* und *Platystethus* bauen eine Kammer und legen mehr als 10 Eier hinein. Die Eihüllen der *Philonthus*-Arten unterscheiden sich in ihrer Struktur. Die Staphyliniden im Dung werden in Fortbewegungstypen eingeteilt und in ihrer Ernährungsweise verglichen. Wechselbeziehungen zwischen zoophagen Staphylinidae, Hydrophilidae einerseits und coprophagen Diptera und Scarabaeidae andererseits werden untersucht. Die Larven von *Philonthus splendens* werden von *Ösophagomermis* (Nematoda) parasitiert. Die Freilanduntersuchungen wurden in Nordspanien, Norddeutschland, Mittelfinnland und Lappland (Arktis) durchgeführt.

Literatur:

- DURHAM, R. M. and KENTON, S. (1979): The role of the scarab in intensive grazing systems. - J. Anim. Sci. **49** (Suppl. 1): 263.
- FULDNER, D. (1960): Beiträge zur Morphologie und Biologie von *Aleochara bilineata* GYLL. und *A. bipustulata* L. (Coleoptera: Staphylinidae). - Z. Morph. Ökol. Tiere **48**: 312-386.
- HAMMER, O. (1941): Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrement. - Vidensk. Medd. Dansk Naturh. For. **105**: 1-257.
- HANSKI, I. (1980): The community of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae and Hydrophilidae) in Northern Europe. - Ann. Ent. Fenn. **46**: 57-73.
- HANSKI, I. and KOSKELA, H. (1979): Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles (Coleoptera). - Ann. Ent. Fenn. **45**: 1-12.
- HARRIS, R. L., ILCKEN, E. H., BLUME, R. R. and OEHLER, D. B. (1980): The effects of horn fly (*Haematobia irritans*) larvae and dung beetles (*Onthophagus gazella*) on ammonia loss from bovine dung. - Southwest entomol. **5**: 104-106.
- KOSKELA, H. (1972): Habitat selection of dung-inhabiting Staphylinids (Coleoptera) in relation to age of the dung. - Ann. Zool. Fenn. **9**: 156-171.
- LAURENCE, B. R. (1954): The larval inhabitants of cow pats. - J. Anim. Ecol. **23**: 234-260.
- LIPKOW, E. (1966): Biologisch-ökologische Untersuchungen über *Tachyporus*-Arten und *Tachinus rufipes* Col., (Staphyl.) - Pedobiol. **6**: 140-177.
- LIPKOW, E. (1968): Zum Eiablage-Verhalten der Staphyliniden. - Pedobiol. **8**: 208-213.
- MACQUEEN, A. and BEIRNE, B. P. (1975): Influence of other insects on production of horn fly, *Haematobia irritans* (Diptera: Muscidae), from cattle dung in South-Central British Columbia (Canada). - Can. Entomol. **107**: 1255-1265.
- PAPP, L. (1975): Ecological data on flies breeding in dung heaps. - Acta Zool. Acad. Sci. Hung. **21** (3-4): 425-433.
- TISCHLER, W. (1980): Biologie der Kulturlandschaft. G. Fischer, Stuttgart, 253 S.
- WHARTON, R. A. (1979): Some predators and parasitoids of dung-breeding diptera from Central California, USA. - Pan-Pac. Entomol. **55**: 181-186.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Erhard Lipkow, Geibelallee 10b, D-2300 Kiel 1