

ISSN 0073-8417

# PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION  
**BIOLOGIE**

SERIE 11 · NUMMER 12 · 1978

FILM E 2436

*Necrophorus vespillo* (Silphidae)  
Kopulations- und Kampfverhalten – Stridulationsgeräusche



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

*Angaben zum Film:*

Tonfilm (Originalton), 16 mm, farbig, 114 m, 10<sup>1</sup>/<sub>2</sub> min (24 B/s). Hergestellt 1975, veröffentlicht 1978.

Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung von Dr. C. NIEMITZ, Göttingen, und aus dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. G. LOTZ; Kamera und Schnitt: J. WEISS; Ton: R. DRÖSCHER.

*Zitierform:*

NIEMITZ, C., und INST. WISS. FILM.: *Necrophorus vespillo* (Silphidae) – Kopulations- und Kampfverhalten – Stridulationsgeräusche. Film E 2436 des IWF, Göttingen 1978. Publikation von C. NIEMITZ, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 11, Nr. 12/E 2436 (1978), 12 S.

*Anschrift des Verfassers der Publikation:*

Dr. C. NIEMITZ, Anatomisches Institut der Universität Göttingen, Kreuzberggring 36, D-3400 Göttingen.

---

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftlichen Ergänzungen zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien von etwa 500 Seiten zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus 4 Lieferungen mit einer entsprechenden Zahl von Einzelheften; jährlich erscheinen 1–4 Lieferungen in jeder Sektion.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film  
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen  
Tel. (05 51) 2 10 34

CARSTEN NIEMITZ und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film E 2436

## **Necrophorus vespillo (Silphidae) Kopulations- und Kampfverhalten – Stridulationsgeräusche**

Verfasser der Publikation: CARSTEN NIEMITZ

Mit 2 Abbildungen

### *Inhalt des Films:*

**Necrophorus vespillo (Silphidae) – Kopulations- und Kampfverhalten – Stridulationsgeräusche.** Der Film zeigt das Vorstellungs- und Kopulationsverhalten des Totengräberkäfers *Necrophorus vespillo* im anonymen Verband an einer Tierleiche. Das Zirpen der Käfer als Bestandteil ihres Sexualverhaltens ist zu beobachten. Anschließend folgt eine Phase der Kämpfe um das Aas. Der Film demonstriert die hierbei ausgefochtenen Kommentkämpfe als Ausdruck des neu einsetzenden Territorialverhaltens, welches in der Regel zur Isolation eines Paares am Aas führt. Auch in der Phase der Kämpfe werden Zirpduette ausgetragen, die der Film zeigt.

### *Summary of the Film:*

**Necrophorus vespillo (Silphidae) – Mating and Fighting Behaviour – Stridulatory noises.** The film shows the introductory and copulatory behaviour of the burying beetle *Necrophorus vespillo* in its anonymous aggregation at the corps of a small animal. One can observe their stridulations as a part of their sexual behaviour. A phase of fights for the cadaver follows. The film demonstrates the combat fights as an expression of the territorial behaviour, leading to the isolation of one couple, which remains at the carcass. The film shows also the stridulations of the beetles during this phase of fighting.

### *Résumé du Film:*

**Necrophorus vespillo (Silphidae) – Comportement d'accouplement et de combat – Bruits de stridulation.** Le film montre le comportement d'introduction et de copulation du coléoptère *Necrophorus vespillo* dans son aggrégation anonyme près d'un corps d'un petit animal. On peut observer leurs stridulations comme part de leur comportement sexuel. Ensuite il y a une phase des querelles pour le cadavre. Le film démontre les combats comme expression de leur comportement territorial menant à l'isolation d'un couple, qui reste auprès de la carcasse. Le film montre aussi la stridulation des coléoptères pendant cette phase des querelles.

## Allgemeine Vorbemerkungen

Der deutsche Name ‚Totengräberkäfer‘ für die Angehörigen des Tribus Necrophorini ist zurückzuführen auf die eigentümliche Verhaltensweise dieser Käfer, kleine Kadaver zum Zwecke der Aufzucht ihrer Nachkommenschaft zu vergraben (FABRE [3], PUKOWSKI [9], NIEMITZ [5], [15]). Haben die Käfer einen Kadaver gefunden und als geeignet für die Aufzucht der Larven erkannt, so finden an der Tierleiche die Kopulationen statt. Hierbei können Zirpgeräusche der Käfer gehört werden, die von NIEMITZ & KRAMPE [7], [8] untersucht wurden. Es kann in der freien Natur vorkommen, daß sich zahlreiche Individuen auch verschiedener Arten an einem solchen Leichnam versammeln. Regelmäßig zieht aber immer nur ein ♀ oder ein Paar die Nachkommenschaft unter Verwendung des als Futter präparierten Aases auf. Es muß also zur Isolation des einen oder der beiden Tiere kommen. Dies geschieht durch Kämpfe, die nach der Phase der Kopulationsbereitschaft einsetzen. Während die Käfer zunächst die Anwesenheit aller anderen Totengräber, auch der anderer Arten, tolerierten, beginnen sie nun recht plötzlich, gleichgeschlechtliche Artgenossen und alle Käfer anderer Arten zu bekämpfen und zu vertreiben, bis schließlich nur ein Paar einer Art übrigbleibt. Sowohl das Sexualverhalten als auch das zeitlich daran anschließende Kampfverhalten der Totengräberkäfer ist mit einem hochkomplizierten Kommunikationssystem verbunden, das im folgenden näher untersucht werden soll. Zu anderen Bereichen der Biologie der Totengräberkäfer sei auf die breiter angelegten Publikationen von PUKOWSKI [9], NIEMITZ [5] sowie MILNE & MILNE [4] verwiesen. Zu Fragen der Brutpflege und der Larvenentwicklung, zum Teil auch unter dem Aspekt der Kommunikation zwischen Eltern und Nachkommenschaft, geben folgende Autoren Auskunft: PUKOWSKI [9], NIEMITZ [6], [15], NIEMITZ & KRAMPE [8].

## Vorkopulatorisches Verhalten

Die *Necrophorus*-Käfer finden einen geeigneten Kadaver auf geruchlichem Wege. Wie bei den Wanderschwärmen der Heuschrecken oder den Laichzügen von Aal und Lachs, spricht man bei den sich an einem Aas treffenden Totengräbern von einem anonymen Verband. Eine Sozialattraktion ist weder vorhanden, noch ist sie notwendig, denn der olfaktorische Reiz führt die Tiere mit genügend großer Sicherheit zusammen. Der kleine Kadaver ist demnach als ökologischer Auslöser für den anonymen Verband der Käfer anzusehen. Tiere verschiedener *Necrophorus*-Arten tolerieren sich zunächst, nachdem sie sich durch gegenseitiges Betrommeln mit den Antennen „berochen“ haben. Individualdistanzen gibt es hierbei nicht.

In einem solchen anonymen Verband können soziale Leistungen erbracht werden, ohne daß ein Sozialverhalten für die entsprechende Leistung ausgebildet wäre. Wenn nämlich ein Totengräber beispielsweise Fliegenei oder Fliegenlarven verzehrt, so handelt er unterstützend für die Aufzucht jener *Necrophorus*-Larven, welche später den Kadaver verzehren, obwohl er lediglich seinen eigenen Hunger stillt. Eine gemeinsame, oft übrigens erfolglose Verteidigung des Aases ist ebenfalls

keine soziale Handlung; sie ist aber für die Gemeinschaft nicht nur der Art, sondern der ganzen Gattung von Bedeutung. Da alle Käfer nach der Feststellung, daß sich der gefundene Kadaver für die Aufzucht der Larven eignet, zunächst damit beginnen, das tote Tier zu vergraben, helfen sie dem später verbleibenden ♀ oder Paar, den Leichnam schneller unter die Erde zu bringen und damit dem Zugriff von Konkurrenten (z.B. Wespen oder Katzen; NIEMITZ [5]) zu entziehen. Es gibt keinen Hinweis, daß dies aus irgendeinem sozialen Antrieb geschieht, sondern es hat ganz den Anschein, daß sie den Kadaver zwar mehr oder weniger gemeinsam, aber nur für sich selbst verteidigen.

Bei dem ökologischen Faktor des Aasgeruches, der zu einer sog. „akzidentellen Vergesellschaftung“ (TEMBROCK [14]) führt, spielt bei *Necrophorus* ein weiteres, wichtiges Verhaltensmoment eine Rolle, nämlich das Rendez-vous-Verhalten. So wie sich manche Dipteren (Zweiflügler) zum Zwecke der Fortpflanzung nach geruchlicher Orientierung auf den Blättern einer bestimmten Pflanzenart treffen, so finden sich die Geschlechtspartner von *Necrophorus* eben durch den Aasgeruch.

### Kopulationsverhalten

Wenn sich zwei Käfer der Art *Necrophorus vespillo* auf dem Aas begegnen, so stellen sie das Geschlecht des anderen Individuums durch Betrommeln des Tieres mit den Antennen fest. Hierbei wird besonders die Abdomenspitze olfaktorisch untersucht. Handelt es sich um geschlechtsverschiedene Käfer, zirpt unmittelbar vor der Kopulation oft das ♂, doch kann auch das ♀ zuvor stridulieren. Während sich das begattungswillige ♀ umdreht, um sich ohne weitere erkennbare Zeremonie besteigen zu lassen, äußert manchmal das ♂ „meist 1 bis 3 kräftige, etwa 0,18 bis 0,2 s lange Laute“ (NIEMITZ [6]). Das ♀ führt seine Abdomenspitze mit sicherer Bewegung dem Penis des aufreitenden Männchens entgegen. Bei der ersten Kopulation dauert die Vereinigung nach den vorliegenden Beobachtungen an dieser Art bis zu 18 s. Meist nimmt sie jedoch etwa 5 s in Anspruch. Die Individuen beider Geschlechter kopulieren mehrmals und mit verschiedenen Partnern. Hierbei verkürzt sich die Dauer der Kopulation ständig, bis sie oft nur noch 1 oder 2 Sekunden beträgt.

Das ♀ zirpt manchmal während und in vielen Fällen nur nach der Kopulation. Es handelt sich „um eine Folge kurzer, als relativ hoch zu bezeichnender Zirplaute mit meist zwischen 10 und 20 Einzeltönen, die jeweils etwa 70 bis 80 ms andauern. Dieses Zirpen könnte man als knirschendes bis rasselndes dididididi bezeichnen. Wenn das ♀ schon vor der Kopula schrillt, so klingt jenes Zirpen dem eben beschriebenen gleich“ (NIEMITZ [6]).

Die Frage nach Semantik und Pragmatik des die Kopulation begleitenden Zirpens muß vorerst noch unbeantwortet bleiben. Man kann aber deutlich männliches und weibliches Stridulieren in dieser Situation unterscheiden, d.h. das Zirpen ist zwar nicht obligater Bestandteil der Kommunikation beider Geschlechtspartner während der Kopulation; wenn aber striduliert wird, so liegen die Geschlechterrollen fest. Die Vorbedingung, nämlich daß die Tiere ihre Zirpgeräusche gegensei-

tig wahrnehmen, wurde schon 1933 von PUKOWSKI [9] vermutet und von NIEMITZ & KRAMPE [7] 1971 gezeigt (siehe unten). Ein optisches Erkennen der Partner spielt wohl eine gewisse, sicherlich untergeordnete Rolle (vgl. Kämpfe): die leuchtend roten Enden der Fühlerkeulen werden heftig schwingend bewegt, wenn die Käfer aufeinander zugehen und können hierbei wie geschwenkte Leuchten wirken. Da jedoch mehrere Spezies rote Fühlerenden besitzen und sich viel des kommunikativen Verhaltens im Dunkeln abspielt, wird die Artzugehörigkeit durch gegenseitiges Beriechen ermittelt, ebenso wohl auch das Geschlecht und der Status der Kopulationsbereitschaft.

Neben dem optischen und dem olfaktorischen Kanal kann der akustische hier besonders die beiden letzten Nachrichten verdeutlichen, möglicherweise aber auch zusätzlich die Art kennzeichnen. Die unterschiedliche Anatomie der Pars stridens verschiedener *Necrophorus*-Arten (SCHUMACHER [10]) läßt auch Unterschiede in den Lautäußerungen erwarten, die eventuell als artkennzeichnend decodiert werden können. Sexualdimorphismen des schallerzeugenden Apparates sind, wenn überhaupt nennenswert, von sicher untergeordneter Bedeutung (NIEMITZ [6]). Doch äußern die ♀♀ ihre hohen, eiligen und kurzen Zirplaute, die im Gegensatz zu jenen der ♂♂ mit ihren tieferen, langsameren und längeren Stridulationsgeräuschen „antiphonale Lautmuster“ (TEMBROCK [12]) großer Signaldistanz bilden.

Ob beim gegenseitigen Beklopfen mit den Antennen während der Vorstellung der Partner auch taktile Signale übertragen werden, ist wegen der Unregelmäßigkeit dieses Verhaltens nicht sehr wahrscheinlich; eine letzte Klärung ist aber noch nicht erfolgt. Wenn sich zwei gleichgeschlechtliche Käfer oder Angehörige verschiedener Arten begegnen, so lassen sie nach der Vorstellung voneinander ab, tolerieren aber die Anwesenheit des anderen, als ob sie sich ignorierten. Es kommt offensichtlich in dieser Phase zu keinem Austausch diffuser Signale.

Das häufig intensivere Zirpen beider Käfer nach vollzogener Kopulation zeigt dem Zuhörer deutliche Ähnlichkeiten mit den unten beschriebenen Duetten zur Zeit der Kampfphase. Tatsächlich ist hier auch in aller Regel eine Entfernung der Geschlechtspartner voneinander zu beobachten, die, wie auch im Film zu sehen ist (z.B. Einstellung Nr. 7), oft erkennbare Züge von Flucht und Sich-Verstecken trägt. Die Pragmatik dieser Laute läßt sich also als diffug erkennen und bewirkt, daß die Käfer zur nächsten Begattung mit größerer Wahrscheinlichkeit einen anderen Partner treffen als den vorigen.

Während der Kopulation zweier Käfer frißt in vielen Fällen das ♀ am Aas (siehe Film). Wenn dies an einer Fraßstelle geschieht, können oftmals andere Käfer der gleichen oder anderer Arten ebenfalls dort fressen, ohne daß Reaktionen zwischen dem Paar und den anderen Individuen feststellbar sind (z.B. Einstellung Nr. 9). Nebenbei sei hier eine Randbeobachtung geschildert. Ein winziges ♂ der Art *Necrophorus vespillo*, das nur etwa die Hälfte der Körperlänge der größten Exemplare hatte, wurde von sämtlichen anderen anwesenden Käfern ignoriert (Einstellung Nr. 9, oben). Es galt weder als Geschlechtspartner noch als aggressionsauslösender Gattungskonkurrent um das Aas und auch nicht als gattungsfremder Fraßkonkurrent oder als Beute, sondern schien für die anderen Totengräber keinerlei Auslöser zu besitzen.

### Kampfverhalten und die dabei geäußerten Zirplaute

Nach der Phase der Kopulation zeigen die Totengräberkäfer eine noch auffälligere Synchronisation ihres Status durch einen gemeinsamen Umschwung von gegenseitiger Toleranz zu intensivem Kampfverhalten. Zunächst lassen die ♀♀ lediglich ein Aufreiten der ♂♂ nicht mehr zu (siehe Einstellung Nr.11 des Films) und schleppen sie sogar teilweise im Huckepack umher. Im Anschluß daran klingen sexuelle Aktivitäten völlig ab. Die Käfer beginnen Kämpfe auszuführen, die recht streng ritualisiert sind. Diese Auseinandersetzungen stellen aber auch eine Form des Beschädigungskampfes dar, denn man findet immer wieder einen recht hohen Prozentsatz von Käfern, die in dieser Zeit Antennen oder verschieden lange Teile ihrer Beine verlieren. Vornehmlich jedoch ist die Kampfweise von *Necrophorus vespillo* und wohl auch die der anderen sowohl europäischen als auch amerikanischen Arten der Kategorie der Kommentkämpfe zuzuordnen. (Dies sind Kämpfe ohne Beschädigung des Gegners, in denen der nach verhaltensbiologischen Kampfregeln kräftigere oder geschicktere Partner ermittelt wird.) Käfer der im Film gezeigten Art kämpfen gleich den anderen bisher beobachteten Spezies zumeist in ventroventraler, antiparalleler Position.

Die zumindest große Ähnlichkeit, wenn nicht Identität der Kampfweisen stellt die hier unumgängliche Grundlage für eine Besonderheit im Wettstreitverhalten dar. Dies ist nämlich einer der seltenen Fälle von Kommentkämpfen, die nicht nur intraspezifisch, sondern auch interspezifisch stattfinden.

Im Verlauf des Kampfes versuchen die Käfer, sich gegenseitig in die Hinter- und Mittelbeine und auch in die Abdominalsternite zu beißen, was deutlich hörbares Knacken hervorruft. Im weitestgehenden Fall wird der Gegner auf den Rücken geworfen. Hierzu aber braucht es nicht zu kommen. Hat nämlich einer der Teilnehmer durch seine Bisse oder auch nur durch Klammern und Drücken mit den Beinen seine Stärke genügend demonstriert, so flieht der unterlegene Käfer, was im Film gezeigt wird.

Wird der Verlierer, was gar nicht häufig ist, erst dadurch bekannt, daß er tatsächlich auf den Rücken geworfen wird, verharrt er oft, mit ausgestreckten Beinen still auf dem Rücken liegend, in einer Signalstellung. Der Sieger setzt nämlich zunächst zum Biß an – meist in der Gegend des Sternum –, hält dann aber plötzlich inne und beißt nicht zu. Er läßt in einem solchen Fall dem Unterlegenen einige Sekunden Zeit zur Flucht. Anschließend verfolgt er ihn noch kurz „demonstrativ“ (NIEMITZ [5]). Die Verlierer in den Kämpfen lassen sich bei erneuter Ankunft an demselben Aas bereits durch das bloße Erscheinen eines anderen Käfers vertreiben, was so schnell geschieht, daß es sich wohl um die Reaktion auf ein optisches Signal handelt.

Bisher haben wir den optischen Kanal und den taktilen, also einen Teil des mechanischen Kanals in der agonistischen Kommunikation von *Necrophorus vespillo* besprochen. Ferner wurde erwähnt, daß nur gleichgeschlechtliche Artgenossen und artfremde Totengräberkäfer nach olfaktorischer Kontrolle bekämpft werden. Welche Rolle spielt nun der andere Teil des mechanischen Kanals, nämlich der akustische Bereich? Während die Kämpfe selbst zum größten Teil stumm ausgefochten werden, zirpen die Käfer intensiv vor und zwischen den einzelnen Kommentritualen.

In ihrer typischen Ausprägung sind die während der Kampfphase geäußerten Duette von einem geübten Beobachter und Zuhörer als aus dieser Periode stammend erkennbar. Als „Streitgespräche“ kann man sie jedoch nicht bezeichnen, da wir

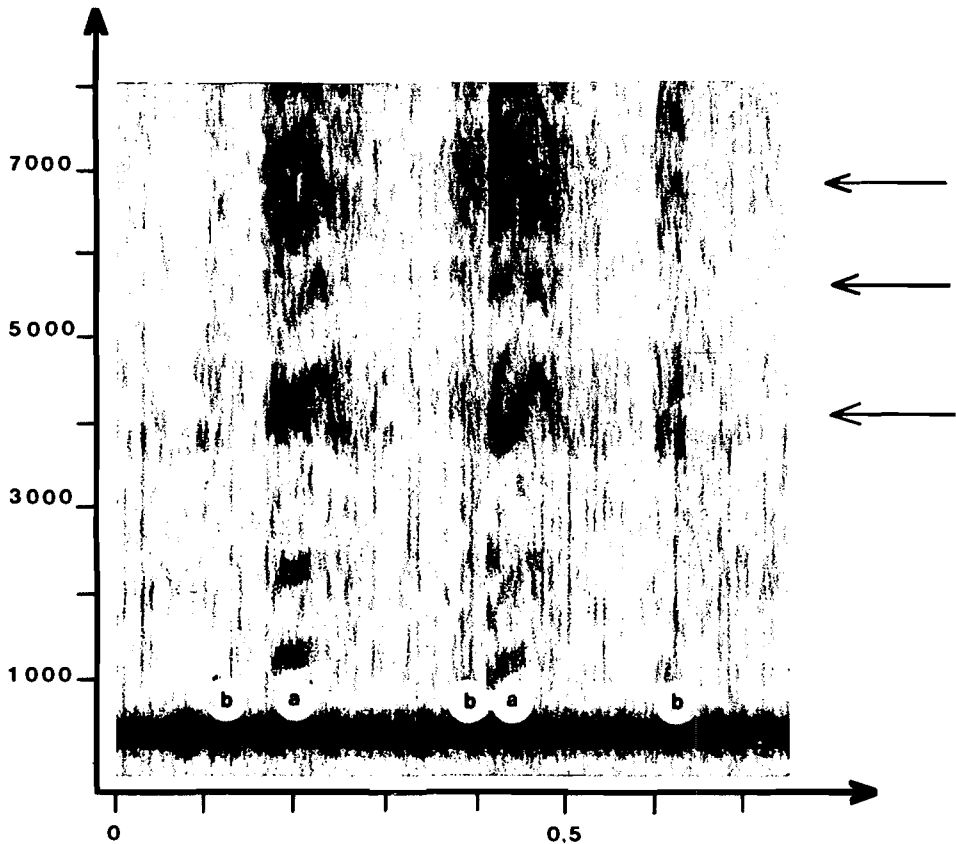


Abb. 1. Laute zweier gleichzeitig zirpender Käfer a und b

Man beachte neben dem Unterschied der Lautstärken und der Tondauer die gemeinsamen Frequenzbereiche (Pfeile). Abszisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

auch hier noch nicht über Semantik und Pragmatik der Äußerungen informiert sind.

Die Rollen der Geschlechter sind ebenfalls noch nicht untersucht. Doch ist seit den Untersuchungen von NIEMITZ [6] bekannt, daß die Frequenzbanden, die sog. Teilformantenbereiche, der Zirpgeräusche zweier an einem „Gespräch“ beteiligten Käfer zwar höchst variabel sind, daß sie aber innerhalb eines Gespräches bei beiden Tieren gleich sind. Die Variabilität der Frequenzzusammensetzung von einem solchen Duett zu einem anderen ist sehr weit gespannt. Es mußte daher als höchst



unwahrscheinlich angesehen werden, daß die Anregung zu solch gleichem Zirpen innerhalb eines Duettes lediglich durch gleiche Stimmungslage hervorgerufen sein sollte. Dies war eines der ersten wichtigen Indizien, ein Gehör bei den Käfern an-

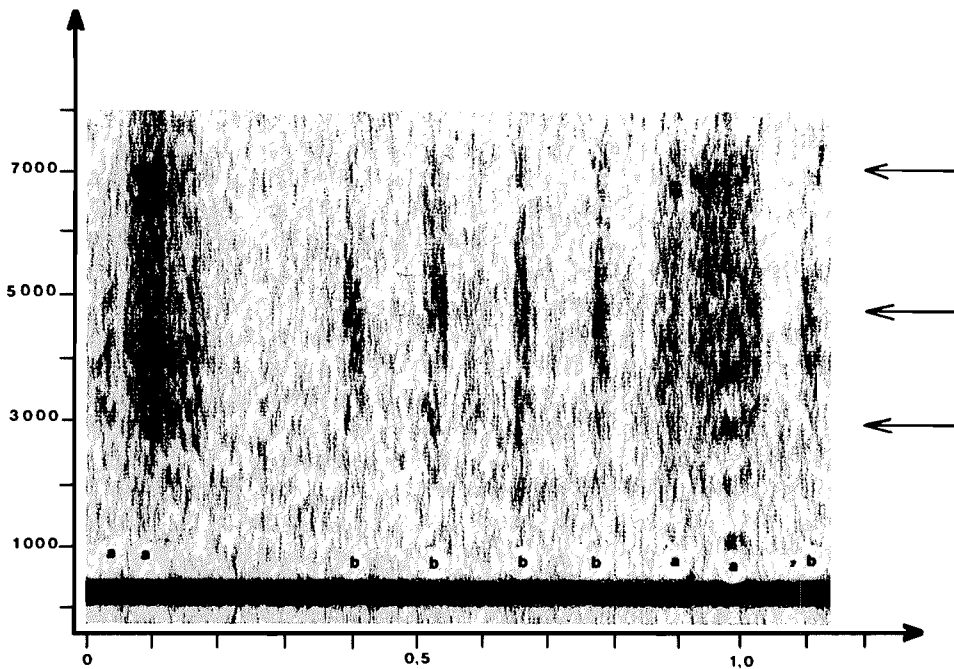


Abb. 2. Laute zweier gleichzeitig zirpender Käfer a und b

Im Gegensatz zur Abbildung 1 ist hier ein breites Frequenzband von etwa 2500 Hz bis etwa 7500 Hz vorhanden, das aber beiden Käfern gemeinsam ist. Größte Schwärzungen (= Lautstärken) treten bei a und b bei 3000, 5000 und 7000 Hz auf. Abszisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

zunehmen. Über die Geschwindigkeit der Reaktion auf solche Laute und den Ausschluß anderer Kommunikationsmöglichkeiten hat sich die akustische Kommunikation und damit auch der Gehörsinn der Käfer zeigen lassen (NIEMITZ & KRAMPE [7]). Die Abbildungen 1 und 2 zeigen zwei solche Duette im Sonagramm, bei denen beide Käfer gleiche Teilformantenbereiche benutzen.

Es wurde noch nicht untersucht, auf welche Weise *Necrophorus* die Stridulationsgeräusche wahrnimmt. SCHUMACHER [10] führt ein Indiz an, daß es sich um „keine luftgetragenen Schallwellen“ handelt. Er hält es für erwiesen, daß die Käfer keine Schallwellen aus der Luft perzipieren können, weil ein gereiztes, heftig stridulierendes Tier, das über ein Terrarium mit anderen Totengräbern gehalten wird, diese nicht zur Flucht veranlaßt, während dasselbe Tier auf dem Boden des Terrariums Fluchtreaktion auslöst. Dieser Schluß ist sicher übereilt. Unter dem Gehör des *Necrophorus* verstehen wir die „Perzeption eines ... akustischen Reizes“ (SCHWARTZ

[11]) und sind mit demselben Autor der Ansicht, daß sich mit dem Begriff ‚hören‘ immer noch „traditionsgemäß bestimmte Vorstellungen über den Rezeptor und die Natur des Reizes“ verbinden können. Mit SCHWARTZ müssen unter dem Begriff des vom Tier perzipierten akustischen Reizes „in Anlehnung an DETHIER [1] und ERULKAR [2] alle periodischen Bewegungen und Vibrationen ... verstanden werden, die es überhaupt wahrnehmen kann“, gleichgültig welcher Rezeptor oder welche Rezeptoren es dazu benutzt. Das Gehör von *Necrophorus vespillo* sei unter dieser Definition verstanden.

Es soll noch erwähnt werden, daß beim Abschluß eines Kampfes, sowohl der fliehende Käfer zirpen kann, als auch der, welcher sich behauptet hat. Beide oder einer von ihnen zirpt dann jeweils in einer für seine Sieger- beziehungsweise Verliererrolle typischen Weise. Charakteristisch scheint hierfür zu sein, daß der flüchtende Käfer unter anderem höher zirpt.

Beim Übergang von der Kopulations- zur Kampfphase ist ein wichtiger, anderer verhaltensbiologischer Schritt vollzogen worden. Der Ort an dem gefundenen Kadaver ist nicht mehr Rendez-vous-Platz, sondern zum Territorium, zum Brutrevier geworden. Während am Rendez-vous-Platz die Ansammlung zur Zweckerfüllung notwendig ist, muß das Brutrevier von *Necrophorus* mit seinem beschränkten Nahrungsangebot von nur einer Tierleiche exklusiv sein. Dies ist der biologische Hintergrund des – möglicherweise durch postkopulatorische bzw. postinseminatorische Ausschüttung von Hormonen bewirkten – Verhaltensumschwunges. Daher sind die Lautäußerungen der Käfer in dieser Phase zumindest teilweise territoriale Signale und Bestandteil des ausgeprägten Territorialverhaltens.

Schließlich bleiben ein ♀ und ein ♂ am Kadaver allein zurück. Sie vergraben das Aas vollends und präparieren es, um später daran die Larven aufzuziehen. FABRE [3] hat hierfür seine besondere Bewunderung: „Nur bei zwei Arten von Käfern, nicht öfter, habe ich bisher den Vater für die Zukunft der Nachkommen sorgen gesehen, indem er arbeitete, um ihnen einen Besitz zu hinterlassen: bei gewissen Käfern, die den Kuhmist für ihre Zwecke nutzbar machen, und bei den Nekrophoren, die die Kadaver dazu benutzen. Kloakenfeger und Totengräber haben musterhafte Sitten. Wohin verirrt sich die Tugend!“

### Zur Entstehung des Films

Die Käfer wurden im Jahr 1975 in der Umgegend von Göttingen geködert. Zum einen Teil wurden sie in quadratische Terrarien mit niedrigem Rand und zum anderen in schmale, hohe Gefäße verbracht. Dort wurden sie entweder von schräg oben oder von der Seite bei ihren Aktivitäten an einer toten Labormaus gefilmt.

### Filmbeschreibung

1. Zwei Käfer an der toten Maus; einer wühlt in deren Fell.
2. Maus von der Seite gesehen; ein Käfer darunter. Zirpen und Zirpbewegungen.
3. Käfer schreitet messend die Größe der Maus ab; geringes Zirpen.

4. Zwei Käfer fressen und zirpen. Einer von ihnen verkriecht sich unter der Maus; der zweite folgt. Der Kadaver wird bewegt. Ein Käfer erscheint auf der anderen Seite der Maus.
5. Mindestens drei Käfer unter der Maus; dabei heftiges Zirpen. ♂ begegnet ♀: Vorstellung durch Betrommeln mit Antennen, ♀ dreht sich kopulationsbereit um. Mißglückter Kopulationsversuch mit Zirpen beider Partner.
6. ♀ zirpt bei Begegnung. ♂ reitet auf; ♀ zirpt während der Kopulation. ♀ zirpt heftiger und lauter nach der Trennung.
7. Zwei Totengräber stellen sich vor, drehen sich herum und kopulieren. ♀ zirpt vor und während der Kopulation und frißt dabei. ♀ zirpt wieder heftiger nach der Trennung, und beide Käfer verstecken sich.
8. Kopulation. Penis des ♂ sichtbar.
9. Drei Käfer fressen; zwei weitere kopulieren an Fraßstelle. Oben im Bild besonders kleines Exemplar, rechts ein besonders großes. ♀ zirpt erst nach Trennung.
10. Käfer zirpen in verteilten Rollen unter dem Aas.
11. Kopulation. ♀ zirpt bei Loslösung und während das ♂ versucht, noch einmal aufzusteigen. ♀ läßt dies nicht zu.
12. Zirpen in verteilten Rollen; Stridulationsbewegungen.
13. Drei Käfer am Aas. Einer frißt, zwei betrommeln sich mit den Antennen. Ein leise zirpender Käfer wird vertrieben. Der Behaupter der Szene zirpt kurz.
14. Heftige Aktivitäten unter dem Aas. Kampf zweier Käfer nach Vorstellung.
15. Kampf zweier Käfer. Hinzu kommt ein dritter, der mit den Antennen an einem der Gegner „riecht“, feststellt, daß dies ein andersgeschlechtlicher Totengräber ist und sich fortbewegt, ohne in den Kampf einzugreifen.
16. Mindestens vier Käfer unter der Maus. Für die Kampfphase typische „Gesänge“.
17. Kampf in antiparalleler Haltung. Ein dritter Käfer greift ein. Kamera folgt dem Unterlegenen, der zu einer Fraßstelle am Aas zurückkehrt.
18. Zu drei fressenden Käfern kommt ein vierter: Kampf in antiparalleler Haltung.
19. Demonstration tiefen Zirpens der Käfer in verteilten Rollen.
20. Antiparallele Position beim Kampf. Sieger zirpt kurz und leise, dann aber laut beim nächsten Kampf.
21. Kampf und Vertreiben des Verlierers. Sieger bleibt am Aas, unter dem er sich verkriecht.

#### Literatur

- [1] DETHIER, V. G.: The physiology of insect senses. New York 1963.
- [2] ERULKAR, S. D.: Comparative aspects of spatial localisation of sound. *Physiol. Rev.* 52 (1972), 237–260.
- [3] FABRE, J. H.: Bilder aus der Insektenwelt. Stuttgart 1908.
- [4] MILNE, L. J. & M. MILNE: The social behavior of burying beetles. *Sci. Amer.*, (Aug. 1976), 84–89.

- [5] NIEMITZ, C.: Verhaltensphysiologische und bioakustische Untersuchungen an Imagines und Larven der Käfergattung *Necrophorus* Fabricius unter besonderer Berücksichtigung von *Necrophorus vespillo*. Diplomarbeit, Justus-Liebig-Universität Gießen (1971), 69 S., unpubliziert.
- [6] NIEMITZ, C.: Bioakustische, verhaltensphysiologische und morphologische Untersuchungen an *Necrophorus vespillo* (Fab.). *forma et functio* 5 (1972), 209–230.
- [7] NIEMITZ, C., und A. KRAMPE: Gehörsinn bei polyphagen Käfern nachgewiesen. *Die Naturwissenschaften* 58 (1971), 368–369.
- [8] NIEMITZ, C., und A. KRAMPE: Untersuchungen zum Orientierungsverhalten der Larven von *Necrophorus vespillo* F. (Silphidae, Coleoptera). *Z. Tierpsychol.* 30 (1972), 456–463.
- [9] PUKOWSKI, E.: Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 27 (1933), 518–586.
- [10] SCHUMACHER, R.: Beitrag zur Kenntnis der Stridulationsapparate einheimischer *Necrophorus*-Arten (*Necrophorus humator* Ol., *Necrophorus investigator* Zetterst., *Necrophorus vespilloides* Herbst) (Insecta, Coleoptera). *Z. Morph. Tiere* 75 (1973), 65–75.
- [11] SCHWARTZ, E.: Zur Lokalisation akustischer Reize von Fischen und Amphibien. In: LINDAUER, M. (Hrsg.): Orientierung der Tiere im Raum (Teil 1). *Fortschritte der Zoologie* 21, 2/3 (1973), 121–135.
- [12] TEMBROCK, G.: Biokommunikation. Informationsübertragung im biologischen Bereich. Berlin, Oxford, Braunschweig 1971 a.
- [13] TEMBROCK, G.: Grundlagen der Tierpsychologie. Berlin, Oxford, Braunschweig 1971 b.
- [14] TEMBROCK, G.: Grundriß der Verhaltenswissenschaften. Jena 1973.

#### Filmveröffentlichung

- [15] NIEMITZ, C.: *Necrophorus vespillo* (Silphidae) – Larvenentwicklung und Brutpflege. Film E 2372 des IWF, Göttingen 1977. Publikation von C. NIEMITZ, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 10, Nr. 18/E 2372* (1977), 10 S.

#### Abbildungsnachweis

Abb. 1 u. 2: Aus NIEMITZ [6].