

ISSN 0073-8417

# PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION  
**BIOLOGIE**

SERIE 13 · NUMMER 13 · 1980

FILM C 1334

**Fortpflanzung, Brutpflege und Entwicklung  
des Totengräber-Käfers *Necrophorus vespillo***



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

*Angaben zum Film:*

Tonfilm (Originalton u. Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 172 m, 16 min (24 B/s).  
Hergestellt 1975 und 1978, veröffentlicht 1979.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus dem Fachbereich Biologie der Freien Universität Berlin, Prof. Dr. C. NIEMITZ, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. G. LOTZ; Kamera und Schnitt: J. WEISS; Ton R. DROSCHE.

*Zitierform:*

NIEMITZ, C., und INST. WISS. FILM: Fortpflanzung, Brutpflege und Entwicklung des Totengräber-Käfers *Necrophorus vespillo*. Film C 1334 des IWF, Göttingen 1979. Publikation von C. NIEMITZ, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 13, Nr. 13/C 1334 (1980), 16 S.

*Anschrift des Verfassers der Publikation:*

Prof. Dr. C. NIEMITZ, AG Humanbiologie der Freien Universität Berlin, Fabekstraße 15, D-1000 Berlin 33.

---

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

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

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung 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 zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film  
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen  
Tel. (0551) 21034

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

CARSTEN NIEMITZ, Berlin, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM,  
Göttingen:

Film C 1334

**Fortpflanzung, Brutpflege und Entwicklung  
des Totengräber-Käfers *Necrophorus vespillo***

Verfasser der Publikation: CARSTEN NIEMITZ

*Inhalt des Films:*

**Fortpflanzung, Brutpflege und Entwicklung des Totengräber-Käfers *Necrophorus vespillo*.** Nach einleitenden Aufnahmen des Biotops, in welchem *N. vespillo* vorkommt, wird gezeigt, wie die Tiere sich an einem Tierkadaver verhalten. Nach Meßvorgängen kommt es zu Kopulationen und später zu Kämpfen um den Kadaver. Während beider Perioden stridulieren die Tiere. Gewöhnlich vergraben dann ein Männchen und ein Weibchen das Aas und präparieren es zur Aufzucht der Larven. Nach dem Schlüpfen der Larven werden diese am Aas in der sog. Krypta gefüttert. Nach dem Heranwachsen mit zwei Häutungen wird der leergefressene Kadaver verlassen; die Larven verpuppen sich. Es schlüpft der neue Käfer aus der Puppe.

*Summary of the Film:*

**Reproduction, Care for the Young, and Development of the Burying Beetle *Necrophorus vespillo*.** After introductory takes of the biotope, in which *N. vespillo* occurs, the film shows the behaviour of these animals at a cadaver of a small animal. After procedures of measuring, one observes copulations and, later on, fights for the possession of the corpse. During both periods the beetles stridulate. Then usually one male and one female bury the cadaver and prepare it as food for their larvae. After hatching the larvae are fed inside the so-called crypta. After their three larval stages they leave the empty carcasse and become a pupa. Finally the new beetle hatches from the pupa.

*Résumé du Film:*

**Réproduction, Soins pour les Jeunes et Développement du Silphide *Necrophorus vespillo*.** Après des prises introduisantes du biotope, dans lequel on trouve *N. vespillo*, le film montre le comportement des animaux auprès d'un cadavre d'un animal. Après des procédures de mesurement on observe des copulations et, plus tard, des combats pour la possession du cadavre. Pendant ces deux périodes les coléoptères stridulèrent. Normalement un mâle et une

femelle se mettent à enterrer le corps et le préparent comme nourriture pour les larves. D'après l'éclosion des larves, les adultes les donnent de la nourriture. Soyant grandis et après deux mues larvaires, ils quittent la carcasse. Finalement la mue imaginale et démontrée.

### Allgemeine Vorbemerkungen

Der deutsche Name „Totengräber-Käfer“ für die Angehörigen der Tribus Necrophorini ist zurückzuführen auf die eigentümliche Verhaltensweise der Käfer, kleine Kadaver zum Zwecke der Aufzucht ihrer Nachkommenschaft zu vergraben (FABRE [3], PUKOWSKI [8], NIEMITZ [5], [15]). Die Totengräber finden einen geeigneten Kadaver auf geruchlichem Wege und treffen sich dort zu einem anonymen Verband. Eine Sozialattraktion ist weder vorhanden noch notwendig, denn der geruchliche Reiz führt die Tiere mit genügend großer Sicherheit zusammen. Nach TEMBROCK [13] führt also der ökologische Faktor des Aasgeruchs zu einer sog. „akzidentellen Vergesellschaftung“. Da sich die Käfer zur Fortpflanzung am Tierkadaver einfinden, spricht man hierbei auch von Rendez-vous-Verhalten. Die Käfer, welche frisch am toten Tier eingetroffen sind, fressen sich zunächst einmal satt und beginnen dann sofort, die Größe der Tierleiche zu messen. Dies geschieht sowohl durch Abschreiten des Kadavers als auch durch Feststellung seines Gewichtes, indem die Käfer ihn hochheben. Werden die Größe und das Gewicht des Tierkörpers als geeignet beurteilt, so bleiben die Totengräber an dem Aas.

Wenn sich zwei Käfer dort begegnen, so stellen sie das Geschlecht des anderen Individuums durch Betrommeln mit den Antennen fest. Hierbei wird besonders die Spitze des Abdomens geruchlich untersucht. Handelt es sich um geschlechtsverschiedene Käfer, zirpt unmittelbar vor der Kopulation oft das Männchen, doch kann auch das Weibchen zuvor stridulieren. Während sich das begattungswillige Weibchen umdreht, um sich ohne weitere erkennbare Zeremonie besteigen zu lassen, äußert manchmal das Männchen „meist 1–3 kräftige, etwa 0,18–0,2 s lange Laute“ (NIEMITZ [5]). Das Weibchen führt die Spitze seines Hinterleibes mit sicherer Bewegung dem Penis des aufreitenden Männchens entgegen. Bei der ersten Kopulation dauert die Vereinigung bis zu 20 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 s beträgt.

Das Weibchen zirpt manchmal während, in vielen Fällen aber nur nach der Kopulation. Es handelt sich „um eine Folge kurzer, als relativ zu bezeichnender Zirplaute mit meist zwischen 10 und 20 Einzeltönen, die jeweils mit etwa 70–80 ms andauern. Wenn das Weibchen schon vor der Kopula schrillt, so klingt jenes Zirpen dem eben beschriebenen gleich“ (NIEMITZ [5]).

Die unterschiedliche Anatomie der Stridulationsapparate verschiedener *Necrophorus*-Arten (SCHUMACHER [11]) läßt auch Unterschiede in den Lautäußerungen erwarten, die eventuell als artkennzeichnend von den Käfern erkannt werden können. Sexualdimorphismen, also Geschlechtsunterschiede im Bau des schallerzeugenden

Apparates, sind, wenn überhaupt nennenswert, von sicher untergeordneter Bedeutung.

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, oft erkennbare Züge von Flucht und Sich-Verstecken trägt. Die Pragmatik dieser Laute läßt sich daher als diffug, d.h. zur gegenseitigen Entfernung der Tiere voneinander abgezielt, erkennen und bewirkt, daß die Käfer zur nächsten Begattung mit größerer Wahrscheinlichkeit einen anderen als den vorigen Partner treffen. Eine solche Pragmatik setzt voraus, daß die Käfer einander hören können, und daß sie zum Zwecke einer akustischen Kommunikation zirpen. Dies wurde von NIEMITZ & KRAMPE [6] nachgewiesen.

Nach der Phase der Kopulation beginnen die Käfer, sich gegenseitig immer weniger zu dulden. Es kommt aber nur zu heftigen Kämpfen zwischen Individuen gleichen Geschlechts; begegnen sich Individuen ungleichen Geschlechts, so tolerieren sie gegenseitig ihre jeweilige Anwesenheit gegenseitig. Da sich später durch diese Kämpfe in der Regel ein Paar isoliert, welches dann am Aas die Nachkommenschaft aufziehen wird, ist der Treffpunkt für das Rendez-vous-Verhalten nun zu einem in Besitz genommenen und verteidigten Brutrevier geworden. Die Käfer erheben einen territorialen Anspruch auf das Gebiet in der Nähe der Leiche.

Große und starke Männchen und Weibchen haben häufiger Aussicht, diese Kämpfe zu gewinnen als kleinere, schwächere Artgenossen. Größere Weibchen kommen also häufiger zur Ablage der Eier als kleine, und größere Individuen beider Geschlechter verteidigen die aufzuziehende Nachkommenschaft. Würden die Tiere erst jetzt kopulieren, würde zunehmende Körpergröße sehr schnell selektiert. Dies hätte bei folglich größeren Larven den entscheidenden Nachteil, daß sich bei dem begrenzten Nahrungsangebot eines zu vergrabenden Tierkadavers, noch weniger Larven einen solchen Tierkörper teilen müßten.

Die aufgezogenen Larven sind aber mit größerer Wahrscheinlichkeit nicht die Nachkommen des sie später fütternden Männchens, da das Weibchen mit den zufällig anwesenden Männchen mehrfach kopuliert. Während die stärkeren Männchen nach ihrem Sieg durch ihr Verbleiben und durch die Aufzucht der Larven am Ort gebunden sind, können die schwächeren und eventuell kleineren Verlierer einen anderen Kadaver aufsuchen und dort eventuell nochmals kopulieren. Während also bei den Weibchen größere Individuen durchaus einen kleinen Vorteil haben, Larven aufzuziehen, haben kleinere Männchen eine diesen Vorteil wohl etwa aufwiegende Möglichkeit, nochmals mit einem – vielleicht erfolgreichen – Weibchen zu kopulieren. Auf diese Weise kann sich die Größe der Art in einem für die Aufzucht der Larven geeigneten Verhältnis zu dem begrenzten Nahrungsangebot eines kleineren Tierkörpers halten.

Die Kämpfe um das Aas sind der Kategorie der Kommentkämpfe zuzuordnen. Dies sind Auseinandersetzungen, welche nicht auf eine Beschädigung des Gegners

abzielen. Hier soll lediglich der nach verhaltensbiologischen Kampfgeln kräftigere oder geschicktere Partner ermittelt werden. Da solche Kämpfe nach bestimmten „Regeln“ ablaufen, sind sie meist leicht zu beschreiben. Bei *N. vespillo* versuchen die Käfer in ventro-ventraler, antiparalleler Position, sich gegenseitig in die Hinter- und Mittelbeine und auch in die Abdominalsternite (bauchseitige Hinterleibsringe) zu beißen, was deutlich hörbares Knacken hervorruft. Im weitestgehenden Fall wird der Gegner auf den Rücken geworfen. Hierzu braucht es aber 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, so verharret er oft in einer Signalstellung, indem er mit ausgestreckten Beinen (im Kampf wäre dies höchst unzweckmäßig!) still auf dem Rücken liegen bleibt. Der Sieger setzt darauf hin zwar zum Biß an, meist in der Gegend des Sternums (Brustkamm), beißt aber nicht zu, sondern hält inne und läßt dem Unterlegenen einige Sekunden Zeit zur Flucht. Hierbei verfolgt er ihn noch kurz „demonstrativ“, um sich dann aber sofort wieder dem Aas zuzuwenden (NIEMITZ [5]). Bei in solchen Kämpfen unterlegenen Käfern genügt im Terrarium das bloße Erscheinen eines anderen Käfers, um Flucht auszulösen; dies geschieht dermaßen schnell und ohne Laute, daß es sich wohl nur um die Reaktion auf einen optischen Reiz handeln kann.

Die während der Kampfphase ausgetragenen Zirpduette sind von Situation zu Situation sehr unterschiedlich. Es gibt aber eine deutliche Rollenverteilung: Während einer der Käfer schneller zirpt, mit kürzeren Pausen und häufiger und leiser, zirpt der andere Duettpartner langsamer, länger, mit längeren Pausen und auch lauter. Interessant hierbei ist, daß beide Käfer, so unterschiedlich die Sonagramme von vorherigen Duetten auch sein mögen, einander sehr ähnliche Frequenzbanden benutzen.

Da die Variabilität der Frequenzzusammensetzung von einem solchen Duett zum anderen sehr weit gespannt ist, mußte es als höchst unwahrscheinlich angesehen werden, daß die Anregung zu solchem gleichen Zirpen innerhalb eines Duettes lediglich durch gleiche Stimmungslage hervorgerufen sein sollte. Aus der Geschwindigkeit der gegenseitigen Reaktion auf solche Laute und über den Ausschluß anderer Kommunikationsmöglichkeiten hat sich die akustische Kommunikation und damit auch der Gehörsinn der Käfer zeigen lassen (NIEMITZ & KRAMPE [6]).

Hier sei noch eine Erläuterung zum Wort „Gehör“ eingefügt. Unter dem Gehör des *Necrophorus* verstehen wir die „Perzeption . . . eines akustischen Reizes“ (SCHWARTZ [12]) 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 perzeptierten Reizes „in Anlehnung an DETHIER [1] und ERKULAR [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 Defi-

nitition verstanden. Weitere Einzelheiten zum Kopulations- und zum Kampfverhalten sowie zu bioakustischen Fragen siehe NIEMITZ [5], [17].

Das in der Regel schließlich am Aas verbleibende Paar beginnt nun den Kadaver zu vergraben. Es schiebt Erde seitlich vom Schwerpunkt der Leiche unter dieser hervor, wodurch sie allmählich unter Einknicken der Körperachse einzusinken beginnt. Der Vorgang wurde schon um die Jahrhundertwende bei verschiedenen europäischen Arten (FABRE [3]) und in neuerer Zeit auch von nordamerikanischen Arten (MILNE & MILNE [4]) beschrieben. Genauere Darstellungen finden sich bei PUKOWSKI [8] und bei NIEMITZ [5].

Das Eingraben dauert nur wenige Stunden, doch graben die Käfer der Art *N. vespillo* etwa 30 Stunden lang, bis der inzwischen abgerundete Tierkörper seine endgültige Lage erreicht hat. Die beiden Käfer laufen nun beständig um die Kugel herum und scheren zum Teil das Fell, wenn es sich um ein Säugetier handelt. Durch Stemmen mit den Beinen erlangt die Leiche schließlich fast immer eine regelrechte, kugelförmige Gestalt. Durch dieses Pressen wird auch ein Hohlraum um die Aaskugel mit fester Wand geschaffen, die sog. Krypta.

Das Weibchen legt nun etwas abseits von einem sog. Muttergang aus seine Eier ins Erdreich. Während der Embryonalentwicklung der Larven wird das Aas weiter von den beiden Imagines (Altkäfern) präpariert. Sie ernähren sich durch Fressen am oberen Pol der Kugel, erbrechen übermäßig gefressenes und auf diese Weise vorverdautes Material wieder und verschließen nach jeder Mahlzeit sorgfältig wieder ihre Fraßstelle. Ihre Ausscheidungen geben die Käfer ebenfalls über die Aaskugel, welche hierdurch ihren anfänglichen Aasgeruch völlig verliert und Aasfresser nicht mehr anlockt.

Je nach herrschender Temperatur schlüpfen die Larven nach 4–6 Tagen (PUKOWSKI [8], ROUSSEL [10]; eigene Beobachtung). Um die Zeit herum, in der die Larven schlüpfen, reißen die Käfer sehr eilig und „hastig“ die Fraßkuhle am oberen Pol des Aases wieder auf. Das Weibchen läuft dann oft in einer besonderen Art zirpend den Muttergang auf und ab. Sonagramme dieser Laute zeigten völlig andere Charakteristika als alle anderen Zirplaute der Necrophori. NIEMITZ & KRAMPE [7] fanden, daß die frisch geschlüpften Larven sich auf solche vom Tonband abgespielten Laute der Altkäfer zubewegen. Larven im Alter von 50 Stunden reagierten nicht mehr auf diese Laute.

PUKOWSKI [8] hatte schon vage vermutet, die Imagines könnten hierdurch den frisch geschlüpften Larven akustisch den Weg zum Aas weisen, was durch die oben zitierten Tonbandversuche schließlich gezeigt werden konnte. Die Sinnesorgane zur Perception dieser Reize sind sowohl bei den Käfern als auch bei den Larven bisher unbekannt. Die Gattung *Necrophorus* ist aber die bisher einzige Käfergattung, an der akustische Kommunikation nachgewiesen werden konnte. Die Totengräber erreichen hiermit eine der Spitzen der Evolution innerhalb der Coleoptera.

Die Larven werden, wenn sie die Aaskugel auf geruchlichem oder auch auf akustischem Wege gefunden haben, in der Fraßkuhle von ihren Eltern gefüttert. Dies geschieht besonders, solange die Mundwerkzeuge noch nicht vollständig sklerotisiert

und noch weich sind. Nach der ersten Häutung wird also wieder verstärkt gefüttert, aber nicht mehr ganz so häufig wie nach dem Schlüpfen. Nach der zweiten Häutung vollzieht sich der gleiche Vorgang, aber ebenfalls weiter abgeschwächt: PUKOWSKI [8] hat dies in einer anschaulichen, stufenförmigen Kurve dargestellt.

Nach dem Schlüpfen der ersten treffen die anderen Larven im Verlauf weniger Stunden in der nestartigen Vertiefung ein. Es handelt sich bei *N. vespillo* meist um ein gutes Dutzend, selten bis zu zwanzig Individuen. Bei *N. fossor* sind es zumeist mehr Larven (ROUSSEL [9]). Auffällig ist ein taktiles Bedürfnis der Larven, sich eng aneinander zu pressen, so daß man sie oft als ein sich eng windendes Knäuel antrifft.

Wenn die Larven in der Nestkuhle eingetroffen sind, betteln sie während der ersten postembryonalen Stunden besonders häufig um Futter. Sie tun dies nur in solchen Augenblicken, in denen sich die Altkäfer dicht bei ihnen befinden. Daraufhin werden sie sowohl vom Weibchen als auch vom Männchen gefüttert. Dies bedeutet, daß die Larven ihre Eltern normalerweise in völliger Finsternis geruchlich oder mit einem anderen Sinn wahrzunehmen und zu orten vermögen. Die beim Bettelverhalten gezeigten Bewegungen dürfen demnach nicht als optische Signale aufgefaßt werden. Sie sind wahrscheinlich zu verstehen als ein olfaktorisches Sich-Darbieien sowie auch als Bewegungen zur eigenen geruchlichen Orientierung. Typisch für diese Bewegungen ist ein Kreisen der vorderen Körperhälfte in der Luft; Näheres hierzu siehe in der Publikation zu NIEMITZ [15].

Die Übergabe des Futters, welches tropfenweise von dem Alttier ausgewürgt wird, dauert meist weniger als eine halbe Sekunde, nur manchmal länger und dann 2–10 Sekunden. Die Käfer ergreifen mit den Maxillarpalpen (Kiefertastern) blitzschnell den winzigen Kopf der Larven und führen ihn zwischen die relativ mächtigen Mandibeln; das Spiel der im Verhältnis zur Larve großen Beißzangen ist im Film deutlich zu sehen.

Die Larven nehmen nun mit zwei eingeschalteten Häutungen äußerst schnell an Größe und Gewicht zu und wiegen am Schluß der Larvalphase mehrere hundert Mal so viel wie zu Beginn. Diese Zunahme erfolgt innerhalb von 4–5 Tagen bei 22,5°C (ROUSSEL [10]), bis zu fast 6 Tagen bei ca. 17–18°C (im Studio während der Filmaufnahmen). Dann verlassen die Larven die leergefressene Karkasse. Sie entleeren zuvorderen Darm völlig, indem sie mit der letzten Portion Kot auch die peritrophische Membran abstoßen.

Hiermit ist die Larvenentwicklung abgeschlossen und das Stadium der Praenymphie erreicht. Diese graben sich nun einen Weg von einigen Zentimetern in der Erde, um sich etwas abseits von der verfallenden Krypta eine Puppenwiege zu drehen. Bei 22,5°C häuten sie sich nach 9 Tagen zur Puppe und nach weiteren 13 Tagen der Puppenruhe zum fertigen Käfer (ROUSSEL [10]).

Die wichtigsten Stadien der Häutung sind in diesem Film zu sehen; eine genaue Beschreibung findet sich in dem Film von NIEMITZ [16]. An der hellbraunen Puppe mit dunklen Augen und dunklen Spitzen der Beißzangen sind auf der Bauchseite sowohl die Beine als auch die vorn angelegten Antennen zu sehen. Die noch kleinen, etwa rechteckigen Elytren (Deckflügel) liegen schräg auf der Körperseite dem kranialen Drittel des Abdomens auf.



Erstes Anzeichen der bevorstehenden Häutung ist die unter der Puppenhülle durchscheinende Exuvialflüssigkeit. Sie wird von bestimmten, in der Epidermis liegenden Zellen sezerniert und enthält Enzyme, welche die Endokutikula der Puppe aufzulösen beginnen (zum Aufbau der Epidermis und Kutikula sowie zum Prozeß der Häutung bei Insekten siehe: WEBER [14]). Nach kräftigen Stemm Bewegungen reißt die Hülle auf der Dorsalseite von Kopf und Thorax, wo für diesen Zweck die Kutikula praktisch nicht sklerotisiert ist, so daß nach Einwirkung der Exuvialflüssigkeit nur noch die feine Epikutikula die Exuvie zusammengehalten hatte. Die Häutung selbst dauert dann weniger als eine halbe Stunde. Am Kopf kann man die nachstehende Reihenfolge beobachten, in welcher der fertige Käfer erscheint:

Stirn, Augen, Maxillarpalpen und Mandiblen, dann erst Clypeus (Kopfschild), schließlich Labrum und Antennen. Im gleichen Zeitraum werden die starken Thorakaltracheen und die Elytren gehäutet.

Während sich die Beine der alten Hülle entledigen, werden kurz nach den Deckflügeln auch die Alae, die Hautflügel frei. Beide Flügelpaare werden auf dem Rücken des Tieres zusammengelegt und beginnen, sich durch den Druck der sie durchfließenden Lymphe allmählich zu ihrer endgültigen Größe zu dehnen. Anschließend verhartet der Käfer, bis sein Kutikularpanzer sklerotisiert ist und sich allmählich ausgefärbt hat. Nach 4–5 Tagen gräbt er sich an die Bodenoberfläche. Im Herbst geschlüpfte Käfer überwintern in ihrer Puppenwiege.

### Zur Entstehung des Films

Die Käfer wurden im Jahre 1975 in der Umgebung von Göttingen geködert. Zum einen wurden sie in quadratische Terrarien mit niedrigem Rand und zum anderen in schmale, hohe Gefäße gebracht. Dort wurden sie entweder von schräg oben oder von der Seite bei ihren Aktivitäten an einer toten Labormaus gefilmt. Die einleitenden Einstellungen im Freiland wurden 1978 in der Nähe von Göttingen aufgenommen.

### Erläuterungen zum Film

#### Wortlaut des gesprochenen Kommentars

1. Während der Sommermonate kann man im Wald, auf Wiesen und auf Feldern die Käfer der Gattung *Necrophorus* finden.
2. Ihr deutscher Name „Totengräber“ ist auf ihre eigentümliche Verhaltensweise zurückzuführen, die Leichen kleiner Tiere für die Aufzucht der Käfernachkommenschaft zu vergraben. Die Totengräber finden solche Kadaver nach Geruch. Die Dauer der Larvenentwicklung ist maßgeblich durch die Vergänglichkeit der kleinen Tierleiche bestimmt, die den Käferlarven als Nahrung dienen soll.
3. Wegen der Nahrungskonkurrenten, wie z. B. Fliegen oder Igel, müssen die Totengräber den Kadaver schnell an eine Stelle schaffen, wo sie ihn ohne größere Schwierigkeiten vergraben können. Um die Biologie dieser Tiere ungestört beobachten zu können, haben wir sie im Labor in kleinen Terrarien gefilmt.

4. Wenn ein Totengräber einen Kadaver gefunden hat, schreitet er ihn nach Länge und Breite ab und mißt dabei die Größe. Ein zu großes totes Tier kann der Käfer nicht vergraben – es eignet sich deshalb nicht zur Aufzucht der Nachkommenschaft. Er würde es wieder verlassen, nachdem er sich sattgefressen hat.
5. Außerdem prüft der Käfer das Gewicht der Leiche, indem er sie anhebt. Die leicht eingesunkene Maus ist hier an der aufgeschnittenen Erdoberfläche von der Seite gefilmt. Befindet sich nur ein einzelner Käfer am Aas, so kommt es vor, daß dieser „sterzelt“ und hierbei wahrscheinlich einen analen Lockduft abgibt.
6. Die Käfer erzeugen Stridulationsgeräusche, indem sie eine Feile auf dem 7. Tergit gegen ein Plektrum an den Flügeldecken reiben. Wenn man den Käfer festhält, erzeugt er Abwehrlaute.
7. Am Aas kommunizieren die Käfer auf diese Weise. Da sie sich an der Tierleiche auch paaren, ist sie Auslöser für ein sog. „Rendez-vous-Verhalten“.
8. Bei der Paarung zirpen die Käfer mit einer deutlichen Rollenverteilung. Während das Männchen meistens vor dem Aufreiten laut und kräftig einzelne Zirplaute erzeugt, striduliert das Weibchen oft schnell mit höherer Frequenz, und zwar häufiger am Ende der Kopulation. Danach trennen sich die Tiere, wobei das Weibchen öfter zirpt als das Männchen.
9. Während dieser Periode der Kopulationen, in der sich eine ganze Anzahl von Totengräbern an einem Aas einfinden kann, sind die Käfer untereinander nicht aggressiv.
10. In der daran anschließenden Periode werden die Käfer gegen gleichgeschlechtliche Artgenossen aggressiv, tragen mit ihnen Zirpduette aus und kämpfen miteinander. Der Kadaver ist zum Zentrum eines Brutreviers geworden.
11. Die Käfer beriechen sich gegenseitig und stellen so ihr Geschlecht fest.
12. Es kämpfen nur gleichgeschlechtliche Tiere miteinander, so daß am Ende in der Regel ein Paar übrig bleibt.
13. Typisch ist die ventro-ventrale Kampfposition. Der unterlegene Kampfpartner wird vertrieben.
14. Im Anschluß an einen Kampf trägt der Sieger oft sofort ein Zirpduett mit einem anderen Käfer aus.
15. Zum Schluß bleiben ein Männchen und ein Weibchen übrig.
16. Beide Tiere stellen unter dem Aas eine Höhlung her, in die der Kadaver unter Biegung der Körperachse einzusinken beginnt.
17. Die Käfer schieben die Erde seitlich nach oben, so daß die Leiche bei lockerem Boden oft in weniger als einer Stunde völlig einsinkt.
18. Beide Käfer arbeiten von jetzt an fast ununterbrochen etwa 2 1/2 bis 3 Tage lang an dem Kadaver.
19. Nach etwa 5–6 Stunden kann die Leiche bereits ein gutes Stück unter der Erdoberfläche liegen – hier die freigelegte Maus von der Seite gesehen. Durch ihre Arbeiten in der Erde bewegen die Käfer den Kadaver. Dabei zirpen sie bisweilen.

20. Nach gut 30 Stunden hat die Tierleiche ihre endgültige Lage in der Erde erreicht, deren Tiefe von der Beschaffenheit des Bodens abhängt. Der Kadaver hat dann immer eine mehr oder weniger kugelförmige Gestalt dadurch erlangt, daß die Käfer um ihn herumlaufen und ihn drehen.
21. Hierdurch wird die Wand der sog. Krypta immer glatter. Die Käfer konservieren den Kadaver, indem sie ihren Kot darüber geben. Gleichzeitig geht hierdurch der Aasgeruch verloren, der sonst andere Aasfresser weiterhin anlocken könnte.
22. Rechts unten im Bild sind nun Eier zu sehen, die das Weibchen in einiger Entfernung abgelegt hat.
23. Die Käfer bereiten am oberen Pol der Aaskugel eine Höhlung vor, in der sich die Larven später sammeln werden.
24. Je nach Temperatur schlüpfen die Larven nach 4–6 Tagen. Manchmal zirpt zu dieser Zeit das Weibchen heftig in einer Weise, die sich von allen anderen deutlich unterscheidet. Es erleichtert wahrscheinlich damit den Larven das Auffinden der Aaskugel.
25. Auch die regelmäßig anwesenden kommensalischen Milben finden sich an der Fraßstelle ein.
26. Schon die neu geschlüpfte Larve hält Körperkontakt zu ihren älteren Geschwistern.
27. Die Larven werden in der Regel von beiden Käfern mit herausgewürgten, vorverdauten Nahrungstropfen gefüttert.
28. Die schnell heranwachsenden Larven fressen aber auch selbständig und dringen dabei tiefer in die Aaskugel ein.
29. Schon nach wenigen Stunden häuten sie sich. Jetzt kann man die unterschiedliche Größe der Larven des 1. und 2. Stadiums deutlich erkennen.
30. Nach der ersten Häutung füttern die Käfer wieder häufiger als unmittelbar vorher. Dies wiederholt sich auch nach der 2. Häutung. Eine solch intensive Brutpflege, die ein hochkompliziertes Kommunikationssystem zwischen Imagines und Larven voraussetzt, ist bei Käfern bisher nur von der Gattung *Necrophorus* bekannt. Das fütternde Männchen ist meist nicht der Vater der aufgezogenen Nachkommenschaft.
31. Während der Fütterung kommunizieren Käfer und Larven hauptsächlich auf taktilem Wege. Im Alter von gut 40 Stunden häuten sich die Larven zum 3. und damit letzten Stadium. Vorne im Bild ist eine Exuvie – die Larvenhaut des 2. Stadiums – zu sehen.
32. Während der gesamten Larvenzeit, die etwa 4 1/2 bis fast 6 Tage dauert, nehmen die Larven das Mehrhundertfache ihres Ausgangsgewichtes zu. Der dabei geleistete Stoffwechsel ist entsprechend hoch.
33. Zur Verpuppung entfernen sich die Larven aus der Krypta. Vorher wird der restliche Darminhalt zusammen mit der peritrophischen Membran vollständig ausgeschieden.

34. Von der ehemaligen Tierleiche bleiben nur eine leere Hülle und ein paar Knochen übrig. Die Altkäfer haben ihre Nachkommenschaft bis zu diesem Zeitpunkt schützend bewacht.
35. Die Larven drehen sich nun eine Puppenwiege, in der sie sich anschließend zur Puppe häuten.
36. Die letzte Larvenhaut bleibt in der Puppenwiege. Die Puppenruhe dauert etwa 10–14 Tage.
37. Durch Verfärbung der Puppe kündigt sich das bevorstehende Schlüpfen des Käfers an.
38. Zuerst reißt die Haut der Puppe auf der Rückseite des Halsschildes und des Kopfes auf. Die Augen des fertigen Käfers werden frei.
39. Die Femora der Vorderbeine werden etwa gleichzeitig mit den Maxillarpalpen und den Mandibeln frei. Wie bei jeder Häutung werden alle cuticularen Strukturen, also auch die Tracheen, gehäutet, die hier als weiße Stränge erkennbar sind. Durch Zurückziehen des Kopfes befreit der Käfer die Fühlerkeulen von der Puppenhaut, in der sich jetzt noch Teile der Beine und das Abdomen befinden.
40. Mit bereits zusammengelegten Elytren häutet der Käfer sein Abdomen samt den Tracheen und stellt sich auf seine freigewordenen Beine.
41. Durch Einpumpen von Hämolymphe entfaltet nun das Tier seine Hinterflügel, die nach dem Erhärten unter die Deckflügel eingeschlagen werden.
42. Die vollständige Ausfärbung dauert etwa 4–5 Tage. Anschließend graben sich die im Sommer geschlüpften Käfer an die Erdoberfläche, während die im Herbst geschlüpften in der Puppenwiege überwintern.

### English Version of the Spoken Commentary

1. During the summer months, beetles of the genus *Necrophorus* can be found in woodland, meadow and field.
2. It received its common name, Sexton or Burying Beetle on account of its peculiar habit of burying the carcasses of small animals to provide a breeding place for its progeny.  
The burying beetle locates these corpses by means of its olfactory sense. The duration of larval development is largely governed by the decomposition of the small cadavers which serve the beetle larvae as a source of nourishment.
3. To thwart competing carrion eaters, such as for example flies or hedgehogs, the burying beetles must quickly move the corpse to a place where they can conveniently bury it. To study the natural history of these insects without interference we filmed them in small terraria in the laboratory.
4. When a burying beetle finds a dead animal body, it walks the length and breadth of it, measuring it for size. A corpse that is too large cannot be buried and is therefore not suitable as a breeding place for its young. The beetle would abandon it after first satiating itself on its carrion.

5. The beetle also estimates the weight of the dead body by lifting it slightly. The partly sunken mouse is filmed from the side at the cleft surface of the ground. If only one beetle is on the carrion, it may adopt a "ventilation pose", disseminating an anal scent to attract other conspecifics.
6. The beetles produce stridulating sounds by rubbing a file on the seventh tergite against a plectrum on the elytra. If a beetle is captured it emits defensive tones.
7. On carrion the beetles communicate in this way. As they also mate on the animal corpse, this triggers what is called "rendez-vous" behaviour.
8. During mating the beetles chirp with distinctively specific roles. While the male beetle emits powerful, loud, single bursts of sound before mounting, the female often stridulates with a rapid sequence of high-frequency chirps, becoming more frequent towards the end of copulation. Afterwards the insects separate, and the female chirps more often than the male.
9. During this copulatory phase, when a large number of burying beetles may congregate on one corpse, the insects exhibit no aggression among themselves.
10. In the ensuing period the beetles develop agonistic behaviour towards conspecifics of the same sex, conduct chirping duels with them and fight each other. The cadaver is now the centre of a brood territory.
11. The beetles smell each other with their antennae, thus establishing their respective sex.
12. Only conspecifics of like sex fight each other so that usually only one pair remains in the end.
13. The ventro-ventral fighting attitude is typical. The loser is driven away.
14. Immediately following a battle, the victor often starts a chirping duel with another rival.
15. Eventually one male and one female are left over.
16. Both insects excavate a cavity under the corpse and let the body sink in, bending along its longitudinal axis.
17. The beetles thrust the earth obliquely upwards, so that in loose soil the corpse sinks in completely in as little as one hour.
18. From now on both beetles work at the body almost continuously for two and a half to three days.
19. After about five or six hours the body can already lie part way under the surface of the ground. – This is the uncovered mouse seen from the side. By their digging operations the beetles move the corpse, chirping sometimes as they do so.
20. After some thirty hours the animal corpse has reached its final location in the earth, the depth depending on the structure of the soil. By then the corpse has always taken on a more or less spherical shape since the beetles run round rotating it.

21. This makes the walls of the so-called crypt smoother and smoother. The beetles preserve the body by coating in with their own faeces. This also has the effect of neutralizing the odour of carrion, which would otherwise continue to attract further carrion feeders.
22. At the lower right of the frame, eggs can be seen which the female has deposited some little distance from the corpse.
23. The beetles are preparing a cavity at the upper pole of the ball of carrion. This will later serve as a receptacle for the larvae.
24. Depending on the temperature, the larvae emerge after four to six days. Sometimes the female then chirps vigorously in a manner clearly different from all others. This probably helps the larvae to home on the ball of carrion.
25. The regularly occurring commensal mites also join the banquet.
26. The newly hatched larva already seeks bodily contact with its older conspecifics.
27. The larvae are from now on generally fed with regurgitated predigested food drops by both beetles.
28. The rapidly developing larvae also eat of their own accord, thereby tunnelling deeper into the ball of carrion.
29. They undergo their first hypermetamorphosis after only a few hours. Now one can easily recognize the different sizes of the first and second stage larvae.
30. After the first moult the beetles feed them more frequently than immediately beforehand. This procedure is repeated following the second moult. Such intensive brood care, depending on a highly differentiated system of communication between imagines and larvae, has so far only been observed in the genus *Necrophorus*. The food-giving male is seldom the parent of the brood he rears.
31. During the feeding process the beetles and larvae communicate mainly by tactile means. At around forty hours of age, the larvae undergo the third and last ecdysis. In the foreground an exuvia, the larval skin of the second stage, can be seen.
32. Throughout the larval stage, lasting anything from four and a half to almost six days, the larvae increase their magnitude by several hundred times their original weight. The metabolic rate is correspondingly high.
33. To pupate the larvae leave the crypt. Beforehand, they void the residual intestinal contents together with the peritrophic membrane.
34. All that is left of the former animal corpse is an empty carcass and a few bones. The parent beetles have guarded the brood right up to this juncture.
35. The larvae now form pupal chambers in which they then proceed to pupate.
36. The last exuvia remains in the chamber. The pupae rest for about ten days to a fortnight.
37. The imminent emergence of the beetle imago is heralded by the pigmentation of the pupa.

38. First the pupal integument ruptures at the dorsal surface of the pronotum and the head. The eyes of the imago are freed.
39. The femora of the forelegs are released about the same time as the maxillary palps and the mandibles. As with any moult, the totality of cuticular structures is renewed, including even the tracheae, which are visible here as white strands. By drawing back its head the beetle forces its clubbed antennae out of the pupal skin, which continues to envelop parts of its legs and abdomen.
40. With its elytra already laid together, the beetle releases its abdomen complete with tracheae and then stands on its liberated legs.
41. By pumping its underwings full of haemolymph, the beetle hardens them and then folds them beneath the elytra.
42. Complete pigmentation takes a further four to five days. Then the beetles which hatch in the summer dig their way up to the surface of the soil, whereas those that emerge in the autumn hibernate in their pupal chambers.

#### Literatur

- [1] DETHIER, V. G.: The physiology of insect senses. New York 1963.
- [2] ERKULAR, 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.: Bioakustische, verhaltensphysiologische und morphologische Untersuchungen an *Necrophorus vespillo* (Fab.) *forma et functio* 5 (1972), 209–230.
- [6] NIEMITZ, C., und A. KRAMPE: Gehörsinn bei polyphagen Käfern nachgewiesen. *Die Naturwissenschaften* 58 (1971), 368–369.
- [7] NIEMITZ, C., und A. KRAMPE: Untersuchungen zum Orientierungsverhalten der Larven von *Necrophorus vespillo* F. (Silphidae, Coleoptera). *Z. Tierpsychol.* 30 (1972), 456–463.
- [8] PUKOWSKI, E.: Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 27 (1933), 518–586.
- [9] ROUSSEL, J.-P.: Le développement larvaire de *Necrophorus fossor* Er. *Bull. Soc. Zool. France* 84 (1964), 111–117.
- [10] ROUSSEL, J.-P.: Hibernation de *Necrophorus vespillo* L. et diapause de *Necrophorus fossor* Er. *Bull. Groupe Etude Rythme Biol.* 4 (1972), 67–74.
- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] TEMBROCK, G.: Grundriß der Verhaltenswissenschaften. Jena 1973.

**Filmveröffentlichungen**

- [14] NIEMITZ, C.: *Necrophorus vespillo* (Silphidae) – Larvenentwicklung und Brutpflege. Film E 2372 des IWF, Göttingen 1977. Publikation v. C. NIEMITZ, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 10, Nr. 18/E 2372 (1977), 10 S.
- [15] NIEMITZ, C.: *Necrophorus vespillo* (Silphidae) – Häutung zur Imago. Film E 2373 des IWF, Göttingen 1977. Publikation v. C. NIEMITZ, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 10, Nr. 19/E 2373 (1977), 7 S.
- [16] NIEMITZ, C.: *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), 10 S.