

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 10 · NUMMER 19 · 1977

FILM E 2373



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Stummfilm, 16 mm, farbig, 115 m, 10¹/₂ min (24 B/s). Hergestellt 1975, veröffentlicht 1977.

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

Zitierform:

NIEMITZ, C.: *Necrophorus vespillo* (Silphidae) – Häutung zur Imago. Film E 2373 des IWF, Göttingen 1977. Publikation von C. NIEMITZ, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 10, Nr. 19/E 2373 (1977), 9 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. C. NIEMITZ, Stellwanne 11, 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: G. BEKOW, 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, Göttingen:

Film E 2373

Necrophorus vespillo (Silphidae) – Häutung zur Imago

Verfasser der Publikation: CARSTEN NIEMITZ

Mit 1 Abbildung

Inhalt des Films:

Necrophorus vespillo (Silphidae) – Häutung zur Imago. Der Film zeigt die Häutung einer Puppe des Totengräberkäfers *Necrophorus vespillo* zur Imago. Hierbei wird die Ansammlung von Exuvialflüssigkeit gezeigt, der Mechanismus, nach dem sich der Käfer aus der Exuvie befreit, sowie das Strecken der Flügel und ein Teil der Sklerotisation.

Summary of the Film:

Necrophorus vespillo (Silphidae) – Imaginal hatching. The film shows the imaginal hatching of the silphid beetle *Necrophorus vespillo* from its pupa. It can be observed how the exuvial liquid is gathering below the old exo-skeleton. The mechanism of hatching is shown as well as the stretching of the wings, and part of subsequent sclerotisation.

Résumé du Film:

Necrophorus vespillo (Silphidae) – Mue imaginale. Le film montre la mue imaginale du coléoptère *Necrophorus vespillo* (Silphidae). On peut apercevoir l'apparence de la liquide exuviale et le mécanisme des mouvements, qui sont nécessaires pour la libération de l'imago. Les ailes sont étendus, et un part de la sclérotisation est démontrée.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Familie der Aaskäfer (Silphidae) ist sowohl morphologisch als auch ökologisch eine recht heterogene Gruppe. Neben dem vor allem auf Chenopodiaceen vegetarisch lebendem Rübenaaskäfer (*Blitophaga*) gehören zu der Familie auch Nahrungsspezialisten ganz anderer Art, wie zum Beispiel der Mattschwarze Schneckenjäger (*Ablattaria*), der ausschließlich von Schnecken leben soll (STRESEMANN [6]). Besondere Beachtung hat die Gattung *Necrophorus* gefunden, von der als bisher einziger Käfergattung nicht nur Brutfürsorge, sondern echte Brutpflege bekannt ist (PUKOWSKI [4]). Über die mit der Larvenzucht zusammenhängenden, hoch evoluierten Verhaltensweisen hinaus wurde bei *Necrophorus vespillo* festgestellt, daß diese Art unter Benutzung von Stridulationsgeräuschen akustisch zu kommunizieren vermag

(NIEMITZ und KRAMPE [2], NIEMITZ [1]). Eine weitere Untersuchung erwies akustische Orientierungsmöglichkeiten frisch geschlüpfter Larven dieser Art nach Zirpgeräuschen imaginaler ♀♀ (NIEMITZ und KRAMPE [3]). Danach ist dies der einzige polyphage Käfer, bei dem ein Gehörsinn und darüber hinaus die einzige Art, bei der bisher intraspezifische akustische Kommunikation erkannt wurde. Wegen dieser Besonderheiten seien kurz die wichtigsten Fakten zur Biologie von *Necrophorus vespillo* aufgeführt, wobei folgende Arbeiten wiederholt zitiert werden: PUKOWSKI [4], NIEMITZ und KRAMPE [2], [3] und NIEMITZ [1].

Die durchschnittlich fast 20 mm langen Käfer sind schwarz und haben zwei leuchtend orangefarbene bis rostrote Querbinden auf den Deckflügeln. Junge Exemplare kommen je nach Temperatur in Deutschland meist von April bis September vor. Die Tiere fliegen weniger am Tage, vorzugsweise jedoch an warmen Abenden ab Einbruch der Dämmerung und suchen olfaktorisch Kadaver von zumeist kleineren Wirbeltieren auf. Äser in der Größenordnung von mittelgroßen Wegschnecken bis hin zur Größe einer Amsel werden für die Aufzucht der Nachkommenschaft akzeptiert. Sobald ein Kadaver gefunden worden ist, wird er durch Hochheben gewogen und durch Abschreiten gemessen. Wenn er sich als ungeeignet herausstellt, verläßt ihn der Käfer wieder. In jedem Fall aber frißt der Käfer vom Aas.

Männchen, die als erste eine geeignete Tierleiche gefunden haben, setzen sich auf das Aas und „sterzeln“, indem sie das Abdomen fast senkrecht in die Höhe halten. Am After befindet sich ein kleiner Borstensaum, an dem man Bewegungen sehen kann, und der zu glänzen beginnt. Dies ist ein Indiz, daß der Käfer einen Lockduft abgibt. Sind mehrere Käfer anwesend, so kann man bald Kopulationen beobachten. Beide Geschlechter kopulieren mehrmals und mit verschiedenen Partnern. Zum Kopulationsverhalten gehört nicht zwangsläufig, aber doch regelmäßig ein geschlechtsspezifisches Zirpen in bestimmten Rollen.

Die anfänglich friedlichen Tiere werden, vielleicht ausgelöst durch das vorangegangene Kopulationsverhalten, allmählich aggressiv. Die Individuen bekämpfen aber nur Käfer gleichen Geschlechts, wobei wieder in bestimmter Weise gezirpt wird. Bei diesen Kämpfen kann es zu erheblichen Beschädigungen kommen. Wenn alle übrigen *Necrophori* vertrieben sind, hat sich ein Paar isoliert, das nun beginnt, den Kadaver zu vergraben. Hierbei wird seitlich unter der Leiche Erde gelockert und darunter hervorgeschoben. Sie rutscht nicht nur allmählich unter Einrollung in diese Vertiefung hinein, sondern wird von den gemeinsam arbeitenden Totengräbern auch aktiv hineingezogen. Bei *Necrophorus vespillo* scheint die Grabaktivität zeitlich bestimmt zu sein, so daß die endgültige Tiefe, in der der Kadaver zu liegen kommt, je nach Bodenbeschaffenheit unterschiedlich ausfallen kann. Im Versuch – mit lockerer Erde und ohne Hindernisse – wurde die gegebene Tiefe von 14 cm bereits nach einer Nacht erreicht. Die Käfer gruben jedoch im Durchschnitt 33 Stunden lang. Ist die endgültige Lage des vergrabenen Tieres erreicht, laufen beide Käfer immer wieder um die Leiche herum und stemmen mit den Deckflügeln das umgebende Erdreich fort, so daß einerseits die inzwischen mit Erde beklebte Leiche eine kugelförmige Gestalt annimmt und andererseits eine Höhlung, eine sogenannte Krypta, entsteht. In diesem Stadium kann es vorkommen, daß das ♀ das ♂ vertreibt. Meist jedoch bleibt das Paar zusammen und präpariert den Kadaver, indem am oberen Pol vom Aas gefressen und ein Teil vorverdauter Nahrung wieder dorthin erbrochen wird. Kot wird außen auf den Kadaver abgesetzt, was diesen in gewisser Weise konserviert.

In dieser Phase legt das ♀ die Eier einige Zentimeter abseits verstreut von einem Muttergang aus in die Erde. Wenn nach etwa 5 Tagen die Larven schlüpfen, hat sich am oberen Pol der Aaskugel durch das Fressen der Käfer bereits ein kleiner Trichter gebildet. Unge störte ♀♀ bringen in dieser Situation ein ihren anderen Zirplauten unähnliches Geräusch hervor, das neben dem Geruch des Aases den Larven als zusätzliche Orientierungshilfe dient. Allmählich versammeln sich die anfänglich etwa 3 mm großen Larven in einem Trichter auf der Aaskugel, wo sie von dem ♀ oder dem Paar auf bestimmte Bettelgebärden hin gefüttert werden.

Hierbei richten sich die Larven auf dem Hinterleib auf und „winken“ mit dem Kopf und mehr als der Hälfte des Körpers. Die heftigen Winkgebärden veranlassen die Imago, einen Tropfen vorverdauter Nahrung zu erbrechen und ihn der Larve direkt zu übergeben, wobei der Erkennungsmechanismus bislang nicht geklärt ist. Die Larven beginnen zwar auch sehr bald, selbst zu fressen, doch müssen sie nach dem Schlüpfen und im Anschluß an die zwei folgenden Häutungen auf die Sklerotisation der Mundwerkzeuge warten. Im Verlauf dieser Härtungsphase erfahren die wenigen Nachkommen der *Necrophori* wegen der Fütterungen in ihrer Entwicklung keine Unterbrechung.

Nach etwa 6 Tagen, je nach herrschender Temperatur etwas schwankend (vergleiche: Daten zur Eiabgabe und Aufzucht in Abhängigkeit von der Temperatur von ROUSSEL [5]), ist die Larvenentwicklung bereits abgeschlossen. Sie haben in dieser Zeit um mehr als das Hundertfache an Gewicht zugenommen. Die Praenymphen verlassen die leergefressene Karkasse und drehen sich einige Zentimeter entfernt von der verfallenden Crypta eine Puppenwiege. Dort häuten sie sich alsbald zur Puppe. Die kurze Puppenruhe von *N. vespillo*, die in einem Sommer mehrere Generationen erlaubt, wird dadurch abgeschlossen, daß sich die Puppe zur Imago häutet. Der Jungkäfer bleibt aber noch in der Puppenwiege, bis sein Außenskelett erhärtet und weitgehend ausgefärbt ist, bevor er sich an die Erdoberfläche gräbt. Von diesem die Kette der Generationen schließenden Häutungsvorgang handelt der vorliegende Film.

Der Häutungsvorgang

Die Puppe von *N. vespillo* entspricht der häufigsten Art der Käferpuppen, nämlich einer Sonderform der Pupa exarata, welche als Pupa libera bezeichnet wird. Obwohl dem Körper in bestimmter Weise angelegt und zunächst kaum bewegt, sind die Gliedmaßen und Antennen in der Puppenhülle nicht mit der übrigen Wand verklebt (vgl. Abb.). Der Film zeigt zwei Häutungen zum fertigen Käfer, die beide etwas andere Aspekte des gleichen Vorganges hervorheben oder behandeln. Beide Häutungen sollen hier aber nicht einzeln, sondern gemeinsam besprochen werden. Abschließend wird ein dritter, ausgefärbter Käfer gezeigt.

Die Puppe hat eine hellbraune Farbe. Nur die Augen und die Spitzen der Mandibeln sind schwarz beziehungsweise schwarz-braun. Die Antennen liegen dem Kopf seitlich an und sind nach unten geklappt. Auf der Ventralseite erkennt man, daß alle drei Beinpaare zwischen Femur und Tibia geknickt sind, so daß die Tarsen nach kaudal zur Medianebene V-förmig konvergieren. Die noch kleinen, etwa rechteckigen Elytren liegen schräg auf der Körperseite dem kranialen Drittel des Abdomens auf und lassen zwischen sich die ebenfalls kleinen Alae und einen dorsalen, median gelegenen Spalt frei.

Die Puppe liegt zunächst ruhig und bewegt sich recht selten. In der Puppenwiege kann man außer dem Tier noch seine letzte Larvenhaut sehen, die von phoretischen Nematoden besiedelt sein kann (2. Fall) und in praktisch allen Fällen Milben der Art *Poecichochirus necrophori*, einem ebenfalls phoretischen Kommensalen, der dem Käfer aber nur bei übermäßiger Vermehrung hinderlich werden kann. Der Beginn der Häutung wird erst in einem recht späten Stadium sichtbar, in dem die hormonellen Steuerungsprozesse längst angelaufen sind. Erstes Anzeichen ist nämlich die unter der Puppenhülle durchscheinende Exuvialflüssigkeit. Sie wird von den in der Epidermis liegenden Exuvialzellen sezerniert und enthält Proteasen und Chitinasen, welche die Endocuticula der Puppe aufzulösen beginnen. Nur die sklerosierten Teile des Hautskelettes widerstehen diesem fermentativen Auflösungsprozeß, während dessen Ablauf die Puppe bereits Stembewegungen ausführt.



Necrophorus vespillo, Puppe

Wenn nach kräftigen Stembewegungen der Puppe die Hülle schließlich an den präformierten Häutungsspalten aufreißt, können bereits mehr als 12 Stunden seit Beginn der ersten, als Befreiungsbewegungen deutbaren Beugungen des Körpers vergangen sein. Die Hülle reißt dann auf der Dorsalseite von Kopf und Thorax, wo für diesen Zweck die Cuticula praktisch nicht sklerosiert ist, so daß nach Einwirkung der Exuvialflüssigkeit nur noch die feine Epicuticula die Exuvie zusammengehalten hatte.

Die nun gelöste Chitin enthaltene Flüssigkeit aber geht nicht gänzlich verloren – ein großer Teil wird wieder resorbiert und findet zum Aufbau der zu jenem Zeitpunkt noch zarten Cuticula des Käfers erneut Verwendung. Auch wird die Exuvialflüssigkeit nicht überall gleichzeitig gebildet. Man kann beobachten, daß verschiedene Körperteile sich zu unterschiedlichen Zeitpunkten von der Unterlage der neuen Haut abzuheben beginnen.

Nun wird die eigentliche Häutung eingeleitet, indem der Käfer durch kräftiges, dorso-ventrales Beugen und Strecken, sowie durch Bewegungen der Beine die Exuvie nach ventral und kaudal streift, so daß sie über die Stirn und die lateralen Kanten des Pronotums rutscht. Der Häutungsakt selbst, also die Befreiung aus der Exuvie, dauert von nun an mit einiger Sicherheit weniger als eine halbe Stunde. Am Kopf kann man dabei die nachstehende Reihenfolge beobachten, in welcher der fertige Käfer erscheint:

Stirn, Augen, Maxillarpalpen und Mandibeln, dann erst Clypeus (Kopfschild) und Labrum und schließlich Antennen.

Im gleichen Zeitraum werden die starken Thorakaltracheen und die Elytren gehäutet.

Während die Beine durch Bewegungen aller Gelenke und durch Treten sich der alten Hülle entledigen, werden auch die Alae frei, ein Zeitpunkt, der dicht hinter der Häutung des ersten Flügelpaares liegt. Die Elytren haben sich nun auch schon auf dem Rücken zusammengelegt und bereits begonnen, sich durch den Blutdruck zur endgültigen Größe zu dehnen. Sie sind aber noch farblos und erscheinen auf den ersten Blick fast rein weiß.

Schließlich werden die letzten Hinterleibsringe ebenfalls frei, und als letztes werden die hinteren Abdominaltracheen gehäutet. Der Jungkäfer preßt jetzt Blut durch die Lakunen der Hautflügel. Diese Blutlakunen, in denen Tracheen und Nerven verlaufen, ergeben die typische Äderung aller Insektenflügel und sind eine Reminiszenz daran, daß alle Insektenflügel aus Hauttaschen entstehen, deren Seiten aber „verbacken“. Wenn der Streckungsvorgang abgeschlossen ist, verharrt der Käfer in der Puppenwiege, bis sein Cuticularpanzer sklerotisiert ist. Während dieser wenige Tage dauernden Phase dunkelt der Käfer stark. Dies geschieht maßgeblich durch Nebenprodukte, welche bei der Härtung der Cuticula durch Oxidation von Phenolen entstehen (WEBER [7]). Der ausgefärbte Käfer ist schwarz und neben den roten Querbinden auf den Deckflügeln gekennzeichnet durch rote Antennenspitzen und eine feine, goldene Beborstung. Er gräbt sich nach 4–5 Tagen an die Bodenoberfläche. Hat sich die Imago im Herbst gehäutet, so überwintert sie als Jungkäfer.

Fang und Filmbedingungen

Die Käfer wurden im Jahr 1975 in der Umgebung von Göttingen geködert und in schmalen Terrarien gezüchtet, deren Seitenwand abnehmbar war. Die Puppenwiegen wurden mit einem kleinen Löffel im Erdreich gesucht und dann möglichst ohne weitere Beschädigungen eröffnet. Die Einstellungen sind zumeist steil schräg von oben aufgenommen worden. Zwischendurch wurde die Erde befeuchtet, um ein nicht zu trockenes Mikroklima entstehen zu lassen.

Filmbeschreibung

Erste Puppe

1. Puppe in Puppenwiege: Übersicht.
2. Erste Stembewegungen.
3. Stärkere Bewegungen der Beine im Femur-Tibia-Gelenk.
4. Puppenhülle dorsal eingerissen. Augen werden frei. Exuvialflüssigkeit an Alae sichtbar. Thorakaltracheen werden gehäutet.

5. Häutung der Elytren halbfertig.
6. Mandibeln werden frei.
7. Mittleres Beinpaar wird aus Exuvie gezogen.
8. Drittes Beinpaar und Abdomen werden gehäutet. Käfer dreht sich um: Sklerotisationsgrad erkenntlich.
9. Späteres Härtingsstadium.

Zweite Puppe

1. Übersicht über Puppenwiege: phoretische Nematoden und Milben.
2. Exuvialflüssigkeit unter Pronotum sichtbar.
3. Stembewegungen (näher).
4. Häutungsbewegungen der Vorderbeine.
5. Bewegungen des Abdomens.
6. Gemeinsame Bewegungen von Körper und Beinen. Exuvialflüssigkeit über den Augen, dem Kopfschild und den Mundwerkzeugen sichtbar.
7. Exuvialflüssigkeit an Antenne und Coxen sichtbar. Erste Bewegungen der Mandibeln.
8. Befreiungsbewegungen der Beine.
9. Geplatze Hülle wird ventrad und caudad bewegt. Elytren werden von cranial her frei.
10. Befreiung von Kopf mit Mundwerkzeugen und Antennen, sowie von Vorderbeinen und teilweise vom mittleren Beinpaar.
11. Häutung der Beine schreitet fort, jene des Abdomens beginnt.
12. Häutung des Abdomens.
13. Fortsetzung des Vorgangs.
14. Dehnung der Alae: Übersicht über frisch gehäuteten Käfer.
15. Dehnung der Alae (Detail).
16. Alae in voller Ausdehnung zu Beginn der Sklerotisation.
17. Außenskelett während der Sklerotisation; Käfer putzt sich.
18. Alae, kurz bevor sie unter die Elytren geklappt werden.
19. Käfer während der Ausfärbung; fährt fort, sich zu putzen.
20. Käfer wendet sich und demonstriert unterschiedlichen Sklerotisationsgrad seiner Skelettanteile.
21. Imago wartet auf völlige Ausfärbung.

Fertige Imago

1. Ausgefärbter Käfer im Moos, putzt sich die Antennen.

Literatur

- [1] NIEMITZ, C.: Bioakustische, verhaltensphysiologische und morphologische Untersuchungen an *Necrophorus vespillo* (Fab.). *Forma et functio* 5 (1972), 209–230.
- [2] NIEMITZ, C., und A. KRAMPE: Gehörsinn bei polyphagen Käfern nachgewiesen. *Die Naturwissenschaften* 58 (1971), 368–369.
- [3] NIEMITZ, C., und A. KRAMPE: Untersuchungen zum Orientierungsverhalten der Larven von *Necrophorus vespillo* F. (Silphidae, Coleoptera). *Z. Tierpsychol.* 30 (1972), 456–463.

- [4] PUKOWSKI, E.: Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. Z. Morph. Ökol. Tiere 27 (1933), 518–586.
- [5] ROUSSEL, J.-P.: Conditions de la reprise de l'activité et de la reproduction chez *Necrophorus vespillo* L. en état d'hibernation. Bull. Soc. Zool. France. 88 (1963), 671–673.
- [6] STRESEMANN, F.: Exkursionsfauna von Deutschland. Wirbellose II/1. Volk und Wissen, Berlin 1964.
- [7] WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde. 4. Aufl. Fischer, Stuttgart 1966.

Abbildungsnachweis

Abb.: Einzelbild aus dem Film.