Z. Tierpsychol., 30, 456-463, (1972)
© 1972 Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg

1. Zool. Institut der Justus-Liebig-Universität Gießen, Stephanstr. 24, und Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Frankfurt, Deutschordenstr.

Untersuchungen zum Orientierungsverhalten der Larven Necrophorus vespillo F. (Silphidae Coleoptera)*

Von Carsten Niemitz und Anke Krampe

Mit 6 Abbildungen

Eingegangen am 27.8.1971

eine komplizierte Brutpflege treiben. schaft präparieren, sondern daß diese Käfer nach dem Schlüpfen der Larver braten nicht nur vergraben und vorsorglich als Nahrung für die Nachkommen-Ethologie der Totengräberkäfer fast völlig. Puxowski hatte in ihrer Arbeit u. a. nachgewiesen, daß die Imagines die Leiche zumeist eines kleinen Verteeinheimische Arten der Gattung fehlten neuere Erkenntnisse insbesondere zur Seit der umfassenden Arbeit von Puxowski (1933) über das Brutpflegeverhalten von Necrophorus vespillo F. (Silphidae, Coleoptera) und andere

pen der Verständigung dient (Niemitz und Krampe 1971). In der hier vorliegenden Arbeit sollen nun die Versuche beschrieben werden, die nachweisen, daß Larven dieser Silphiden hören und welche Bedeutung diese Sinnesleistung als auch frisch geschlüpfte Larven der Art N. vespillo hören, und daß das Zirdurchgeführt (Niemitz 1972). Es konnte gezeigt werden, daß sowohl die Käfer BROCK 1959), wurden erst jetzt Untersuchungen zur Funktion des Zirpens es analysieren (BAIER 1930, BUSNEL 1963, DUMORTIER in BUSNEL 1963, TEM-Obwohl einige Beobachter das Zirpen von Necrophores beschreiben und

II. Material und Methode

rien gezüchtet (Niemitz 1972). N. vespillo wurde 1969 und 1970 jeweils im Sommer gefangen und in kleinen Terra-

a) Das Zirpen der Imagines wurde auf Tonband aufgenommen, insbesondere die Laute der Käfer zum Zeitpunkt des Schlüpfens von Larven. Ein aus diesen Geräuschen erstelltes Endlos-Tonband wurde in einem Versuch knapp 50 Std. alten, in einem zweiten Versuch frisch geschlüpften Larven vorgespielt. Beide Versuche sollten eine mögliche Orientierung der Tiere nach akustischen Reizen klären helfen. Aus technischen Gründen wurde darauf verzichtet, gleiche Versuche mit anderen Zirplauten durchzuführen. Da Zirpgeräusche in den Gängen der Totengräber kanalisiert werden, mußte zur Kompensation des Energieverlustes das vorgespielte Zirpen etwas lauter als das natürliche sein.

gewählt und mit einem für diesen Versuch geruchsneutralen Untergrund versehen (nicht zu glattes, falten- und falzfreies Holzpapier). In der Mitte der einen Schmalseite befand sich ein 5 × 5 cm² großes Loch, vor das außen ein kleiner Ovallautsprecher aufgestellt aber nicht angelehnt wurde, um eine Übertragung der Vibrationen auf die Wand des Kartons zu verb) Für die Versuchsreihen wurde ein Terrarium mit einer Grundsläche von 43 × 32 cm2

hindern. Der Boden des Gefäßes wurde, um die Wirkung eventueller Duftspuren zu vermeiden, für jedes Versuchstier erneuert. In jenen Fällen, wo das Auswechseln des Substrates aus Zeitgründen nicht möglich war, wurde anhand von Wegekarten kontrolliert, ob die Larven den Spuren der Vorgänger ganz oder auch nur teilweise folgten.

c) Unter gleichen Versuchsbedingungen ließen wir (1.) frisch geschlüpfte und (2.) Larven im 2. Häutungsstadium eine vom Elterntier präparierte Aaskugel auf olfaktorischem Wege suchen. Es wurde immer darauf geachtet, daß andere Orientierungsreize ausgeschaltet waren.

d) Die Tonbandaufnahmen des Zirpens wurden mit Hilfe eines Sonagraphen* (Herstellerfirma: Kay-Electric, Pine Brook, New Jersey, Typ: Sona-Graph 6061 A, 85 Hz bis 8'000 Hz) in Sonagramme umgewandelt.

Zirplaute der Imagines

Sobald Larven von N. vespillo aus den Eiern schlüpfen könnten oder gerade geschlüpft sind, reißen die Eltern die Oberseite der präparierten Aasanalyse deutlich von allen anderen Lautäußerungen dieser Tiere (Abb. 1). Weise zirpend in den Gängen auf und ab, welche sie nah dem Kadaver im Erdreich gegraben haben. Diese Laute unterscheiden sich in der Frequenzkugel auf und formen diese Offnung zu einem Krater, in dem sich später die Larven zur Aufzucht sammeln. Außerdem laufen die Käfer in besonderer

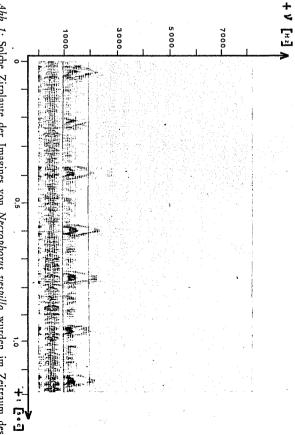


Abb. 1: Solche Zirplaute der Imagines von Necrophorus vespillo wurden im Zeitraum des Schlüpfens von Larven aufgenommen. Im Versuch veranlaßten diese Laute frisch geschlüpfte Larven zu taktischen Reaktionen

und ca. 150 msec. dauerten durchschnittlich 130 msec mit wenigen Extremwerten von etwa 100 5 bis 20 Einzellauten, die je etwa 40 bis 70 msec dauerten. Ihr Durchschnitt und auch die größte Anzahl der Werte lag bei etwa 50 msec. Die Pausen Die zur Schlupfzeit geäußerten Schrillaute bestanden aus Reihen von

^{*} Teil einer Diplomarbeit unter Prof. Dr. rer. nat. H. Sprankel, Neuropathologisches Institut der Justus-Liebig-Universität Gießen, Arndstraße 16.

Herrn Prof. Dr. Kohler, Univ. Bonn, danke ich für die Bereitstellung des Gerätes

bereichs hinaus (Abb. 2). geräusche über 2500 Hz. Viele ragen sogar über die 8 kHz-Grenze des Meß anderen sonst analysierten Zirplaute mindestens mit einem Teil ihrer Partialum den Besitz eines zur Aufzucht der Larven nötigen Kadavers), liegen alle geäußert wurde (nämlich während Auseinandersetzungen von Totengräbern und nicht 3 Frequenzbanden enthielt und in einer völlig anderen Situation zu maximal 2100 Hz. Mit Ausnahme eines einzigen Lautes, der aber nur eine Alle 3 wesentlichen Frequenzanteile dieses Zirpens reichten von der unteren Grenze des Analysierbereiches des hier verwendeten Sonagraphen (85 Hz) bis

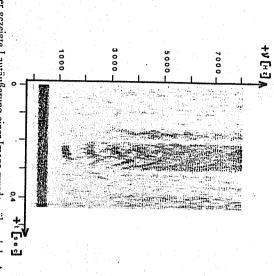


Abb. 2: Die hier gezeigte Lautäußerung einer Imago wurde während der Auseinandersetzungen der Käfer um einen Kadaver — welcher der Aufzucht der Larven dient — aufgezeichnet und demonstriert einen völlig anderen Typus möglicher Geräusche von N. vespillo

2. Versuche zur Orientierung

tierung experimentell geprüft. suchenden Larven nach. Wir haben die Hörfähigkeit der Larven bei der Orienbesonders häufig zirpen und wies eine olfaktorische Orientierung der das Aas zum Aas weisen; sie erwähnte auch, daß die Imagines in diesen Situationen Schon Pukowski (1933) vermutete, daß die Eltern ihren Larven den Weg

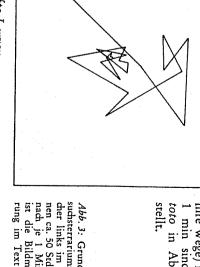
a) 50 Std. alte Larven

gegenüber dem nicht eingeschalteten Lautsprecher wurde die Aaskugel plaziert. Der Abstand der Larven vom Kadaver betrug etwa 19 cm. Von den 5 für diesen Versuch benutzten Larven erreichten 4 binnen 10 min die Aaskugel. Diese Larven, die sich 2mal gehäutet hatten, wurden von der Mitte der vorn beschriebenen Versuchsfläche laufen gelassen. Mitten vor der Schmalseite

olfaktorischem Wege. Nicht alle Tiere dieses Alters finden also den Kadaver mit Sicherheit auf släche gesetzt wurde, lief sie sofort zielgerichtet zum Kadaver und blieb dort. Abbruch des Versuches 4 cm von ihren Geschwistern entfernt auf die Versuchs-5. Larve lief insgesamt 20 min umher, ohne das Aas zu finden. Als sie nach orientierten sich selbständig, wohl am Duft der präparierten Leiche. Keine der Larven folgte einer eventuellen Duftspur der Geschwister; alle

> gespielten Laute keinen durch diesen Versuch erkennbaren Signalwert besitzen. ohne daß ein präpariertes Aas deponiert worden war, ließen wir sie laufen, klar, ob die Larven nach der 2. Häutung nicht hören, oder ob die ihnen vorschneller zu laufen und (5.) weniger oft ihre Bewegungsrichtung zu ändern. gem Richtungswechsel von der Stelle. Nach (3.) 2 bis 4 min fingen sie an, (4.) wobei ihnen als Orientierungsreiz nur die Zirplaute geboten wurden. Alle dem das Tonband mit den in Abb. 1 gezeigten Lauten eingeschaltet wurde, lhrer Bewegungen steht in ersichtlichem Bezug zu den Zirplauten. Es ist un-Bevorzugung für irgendeinen Ort der Versuchssläche. Kein Charakteristikum Während der Versuchsdauer von 20 min zeigte (6.) keine der Larven eine Larven dieses Alters bewegten sich (1.) zunächst langsam und (2.) unter häufi-Außerdem wurden dieselben Tiere auf ihr Hörvermögen getestet. Nach

suchsterrariums, Lautspre-der links im Bild. Positio-nen ca. 50 Std. alter Larven nach je 1 Min. Startpunkt ist die Bildmitte. Erläutetoto in Abb. 3 darge-Ihre Positionen (nicht ihre Wege) nach jeweils I min sind pars pro Abb. 3: Grundriß des Ver-



b) Frisch geschlüpfte Larven

rungsreize. Frühestens sofort nach Versuchsbeginn, spätestens aber nach 2 min zeigten sie eine deutliche Phonotaxis, anders als die Larven des 3. Häutungsvorgespielt, ebenfalls unter Ausschaltung aller anderen möglichen Orientie-(Schätzwert nach Sklerotisationsgrad der chitinösen Teile) dieselben Zirplaute Anschließend wurden frisch geschlüpften bis maximal 2 Std. alten Larven

stadiums, die nach der

zehntachen.

Beschal-

lungszeit keine Ten-

denz

zu gerichteter

Lokomotion zeigten.

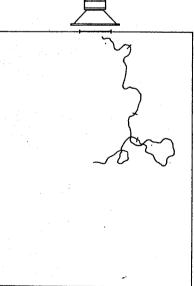


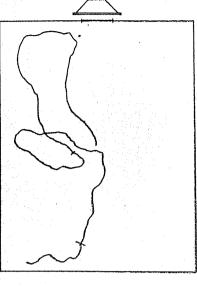
Abb. 4: Wege maxima

5 von 7 Versuchstieren benötigten 11/2 min bis 5 min zum Erreichen des Lautsprechers (Abb. 4), wo sie blieben; 2 Larven liefen zu der dem Lautnach Versuchsbeginn Die Querstriche kennzeichin Abb. 1 gezeigten Laute den Lautsprecher zu, der die 2 Std. alter Larven von der Mitte der Versuchsfläche auf fingierter Eltern abstrahlt.

461

aus distalen Wand wiederholt seitlich und suchten keinen Ort der Versuchsrgl. Diskussion). Diese beiden Tiere bewegten sich an der vom Lausprecher sprecher gegenüberliegenden Wand, eine sofort, die andere nach 2 min (Abb. 5. Mache endening aut.

der die Tiere einen Orientierungsreiz beautworten, ist aus den Querstrichen Versuchs, auch nach Drehung der Versuchsanordnung im Raum, gleich wie beim ersten Experiment. Die Geschwindigkeit der Richtungswahl und der Fortbewegung, welche als Gradmesser für die Sicherheit anzusehen ist, mit Alle 12 Individuen verhielten sich bei Wiederholungen des jeweiligen auf den Wegen der Larven zu ersehen: Sie



len Minute.

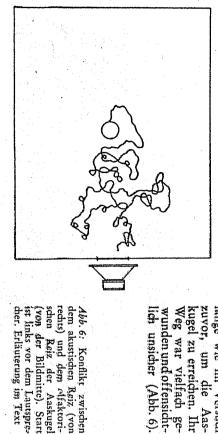
den Ablauf einer vol-

Kennzeichnen

jew-eils

Zirpgeräuschen, die aus dem Laursprecher kamen, ab-wandten, Erläuterung im Abb. 5: Die Wege junger Larven, welche sich von den

gefunden hatte, unmittelbar vor den Lautsprecher gesetzt. Die Aaskugel wurde aus der Crypta entfernt und mit zwei älteren Geschwistern in der Mitte der Fläche plaziert. Das Tier benötigte diesmal fast 20 min, also etwa 5 mal so zuvor den Lautsprecher in weniger als 4 min von der Mitte des Kartons aus In einem Kontrollversuch wurde eine frisch geschlüpfte Larve, welche lange wie im Versuch



schen Reiz der Aaskugel dem akustischen Reiz (von cher. Erläuterung im Text Abb. 6: Konflikt zwischen ist links vor dem Lautspre-(von der Bildmitte). Start

Dagegen erreichte das Tier bei abgeschaltetem Lautsprecher aus gleicher Distanz die Aaskugel in 23/4 min, also in etwa einem Siebtel der Zeit. Ein Lernvorgang ist generell auszuschließen, da auch bei 3. oder 4. Wiederholung aller Versuche sich jede Larve größenordnungsmäßig gleich werhielt.

> gruppen signifikant. Durch Eliminierung anderer Reizmodalitäten ist im Orientierungsvermögen nach bestimmten Zirpgeräuschen der Imagines bei stehen bald zu erwarten. mutet, jedoch keine diesbezüglichen Versuche durchgeführt. Morphologische Befunde über ein Gehörorgan von N. vespillo anhand von Serienschnitten grad die Orientierung und Kommunikation der Käfer funktioniert. Lierath gewiesen. Eine statistische Untersuchung muß klären, mit welchem Sicherheits-Verhalten innerhalb und der Unterschied im Verhalten der Tiere beider Alters-N. vespillo erstmals ein Gehör von Larven innerhalb der Coleopteren nach-(pers. Mitteilung) hatte Hörvermögen der Larven von N. vespilloides ver-Trotz der geringen Anzahl untersuchter Tiere ist das jeweilig gleichartige

IV. Diskussion

Interspezifische "Mißverständnisse" würden so vermieden. Den Autoren können aber auch Frequenzen unter 3 kHz entgangen sein, weil sie spezielle Laute ohne einen solchen Spektralanteil analysiert haben könnten. N. vespilloides Frequenzen zwischen 3 und 30 kHz enthalten. Eine Drosselung der Wiedergabe bei den geschilderten Versuchen auf maximale Frequenz von weniger als 7 kHz wirkte sich auf die Reaktion der Larven nicht aus, was den Kommunikation der Käfer bewirken ("Sprechen auf verschiedenen Kanälen"). die Larven von N. vespillo auf eine Frequenzbande (85-2100 Hz), die nach Signalwert der in Abb. 1 dargestellten Frequenzen beweist. Somit reagierten haupt nicht produziert werden. Dies könnte eine ausschließlich intraspezifische BUSNEL und übrigens auch nach DUMORTIER (1963) von N. vespilloides über-Busnet (1963) hält in einem Diagramm fest, daß die Zirplaute von

menwirken beider Mechanismen zu suchen, indem eine Bereitschaft, auf den oder ob es sich um eine zeitliche Steuerung des Verhaltens von Necrophorus handelt, steht noch aus. Im Hinblick auf die zeitliche Präzision, mit der sich perzipierten Reiz zu reagieren, einer zeitlichen Kontrolle unterliegt. lichkeit wesentlich wahrscheinlicher. Eine dritte Erklärung wäre im Zusam, das Verhalten des 2 bzw. des Pärchens grundlegend ändert, ist die erste Mbg-Die Klärung, ob die Imagines das Schlüpfen der Jungen wahrnehmen,

entfernte Larve zunächst nicht Gefahr läuft, sich noch weiter vom Kadaver schließend größere Flächen ab, wobei sie das weiter entfernte Aas auffinden Aas ist biologisch sinnvoll (vgl. Abb. 3), weil auf diese Weise die vom Aas hätten sie keinen Orientierungsreiz empfangen. Ihre Art der Suche nach dem könnte. fort zu bewegen. Wenn sie ihr Ziel jedoch nicht orten kann, sucht sie an-50 Std. alte Larven verhielten sich bei eingeschaltetem Lautsprecher, als

lich unsicher (Abb. 6)

wen" ausgegangen werden. Es ist also nicht sicher, ob Zirplaute mit optimalem such nur von Zirplauten während der Pauschalsituation "Schlüpfen der Larpillo sein Zirpen zum Zweck der Kommunikation moduliert, konnte im Ver-Auslösecharakter benutzt wurden. Da völlig unbekannt war und weitgehend ist, in welcher Weise N. ves-

grad zu urteilen die ältesten Larven waren, könnte es sein, daß später ge-Eltern besteht eine erste Denkmöglichkeit im Wirksam-Werden eines Zeitfaktors: da die Individuen mit negativer Affinität nach dem Sklerotisationsbrutpflegenden Tieren mit besonders geringer Nachkommenzahl (z. B. Wanschlüpfte Tiere auf solche Laute der Eltern phobisch reagieren. Gerade bei derfalken) ist bekannt, daß Mechanismen eingreifen können, die zur Gewähr-Für die unterschiedliche Reaktion der Larven auf die Geräusche fingierter

leistung einer sicheren Aufzucht der Jungen die schwächeren oder später geborenen Tiere eliminieren. Außerdem ist möglich, daß das von der Rückwand des Kartons erzeugte Echo vielleicht für Larven bestimmten Alters durch Reflexion und Absorbtion bestimmter Frequenzbereiche einen anderen Informationsgehalt hat.

Zusammenfassung

Die stark von allen anderen Zirplauten des Käfers N. vespillo abweichenden Außerungen während der Schlupfzeit von Larven wurden dargestellt und beschrieben. Durch Versuche mit frisch geschlüpften und etwa 50 Std. alten Larven konnte nachgewiesen werden, daß die jüngeren Individuen auf solche Laute der Eltern reagieren, wenn sie ihnen mit Hilfe eines Tonbandgerätes vorgespielt werden. Demnach können die Larven hören, und die genannten Laute besitzen für sie einen Signalwert, der sie zu taktischen Reaktionen veranlaßt. Die älteren Larven verhielten sich indifferent: entweder, sie nehmen die Laute nicht wahr, oder aber es fehlt ihnen ein Reaktionsschema für diese Äußerungen der Imagines.

Summary

An Investigation of the Orientation Behaviour of the Larvae of Necrophorus vespillo (Silphidae, Coleoptera)

The chirp-vocalization of the beetle *N. vespillo*, which differs strongly from all other vocalizations of this species during hatching of the larvae, is described. Experiments with newly hatched and 50-hour old larvae indicated that the younger individuals do react to taperecorded presentation of this vocalizations of adults. Accordingly, these larvae must possess some auditory capability, and the investigated sounds must possess some stimulus value which induces a tactical reaction. The older larvae behaved indifferently to the stimulus: they either do not perceive the sound, or lack a reaction pattern to this adult vocalization.

Danksagung

Herrn BÖCKER aus Offenbach sei Dank für die technische Hilfe bei der Aufnahme der Zirplaute.

Literaturverzeichnis

Arbot, C. E. (1927): Experimental Data on the Olfactory Sense of Coleoptera with special Reference to the Necrophori, Ann. Ent. Soc. Am. 20, 207—219 • Autrum, H. (1942): Schallempfang bei Tier und Mensch, Naturwiss. 30, 69—85 • Baier, L. J. (1930): Contribution to the Physiology of the Stridulation and Hearing in Insects. Zool. Jb. 47, 151—248 • Beruck, L. (1912): Zur Biologie des Necrophorus vertigator Herschel nebst Beschreibung der Larve und Nymphe. Ent. Bl. 8, 197—203 • Bliss (1949): Necrophorus secondary sexual differences. Ent. News 60, 197—204 • Brivio, C. (1954): Studi sui Necrophorini (Coleoptera, Silphidae), Natura 44, 85—88 • Boeckh, J. (1962): Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchrerzeptoren auf den Antennen des Totengräber (Necrophorus, Coleoptera), Z. vergl. Phys. 46, 212—248 • Bückmann, D. (1952): Zur Frage der Funktion der Insektenfühler als Schweresinnesorgan. Naturwiss. 42 • Busnel, R. G. (1963): Acoustic Behaviour of Animals, Elsevier Publishing Comp., Amsterdam/New York • Dumortier, in Busnel, siehe dott • Eggers, F. (1928): Die stiftführenden Sinnesorgane. Zool. Bausteine 2 (1), 1—353 • Ernst, K. D. (1969): Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers Necrophorus (Coleoptera). Z. Zellf. 94, 72—102 • Fabre, J. H. (1908): Bilder aus der Insektenwelt, Franch'sche Verlagsbuchhelig, Stuttgart • Graf, W. (1966): Zur Verwendung von Gefäuschen in der außer-europäischen Musik. Jahrb. mus. Volks- u. Völkerkd. 2, 59—90 • Græensenden Krabben der Gattung Ocypode und Wahrnehmung akustischer Reize bei semiterrestrischen Krabben der Gattung Ocypode und Uca (Ocypodidae). Forma et functio 1,

1—25 • Keidel, W. D. (1959): Physiologie des Hörens. Klin. Wschr. 37, 1205—1217 • Leech, H. B., und S. Arm (1934): The family history of Necrophorus conservator Wakker. Proc. Ent. Soc. Washington 36, 36—40 • Levoerceker, H. v. (1934): Besitzt Scarabäus einem sozialen Instinke! Ent. Bl. 30, 74—77 • MAZO-KHIN und POSHYNAKOV (1953): Die Toten. käfer aus dem nord-östlichen China (Titel in russ. Sprache). Zool. Zurnal 32, 233—237 • McKindoo, N. E. (1938): The Senses of Insects compared to those of Higher Animals. Proc. Ent. Soc. Washington 40, 252—254 • Minnich, D. E. (1925): Response of Caterpillars to Sound. J. Exp. Biol. 42, 443—469 • MOYNHAN, M. (1964): Some Behaviour Patterns of Platyrrhine Monkeys, I. The Night Monkey (Aous trivirgatus). Smithsonian Miscell. Coll. 146, 1—224 • Müller, A. H. (1963): Lehrbuch der Paliozoologie, Bd. II, T. 3. Gustav Fischer-Verlag, Jena • Poduschka, W. (1968): Ergänzungen zum Wissen über Einzeceus e roumanicus. Z. Tierpsychol. 26, 761—804 • Niemtrz, C., und A. Krampe (1971): Gehörsinn bei polyphagen Käfern andigewiesen. Naturwiss. 38, 368—369 • Pukowski, E. (1933): Okologische Untersuchungen an Necrophorus-Larven (Col.), Stettinet Ent. Z. 95 (1 u. 2), 53—60 • Pukopkers, R. J., und A. F. Rawdon-Smith (1999): Frequency discrimination in Insects. A new Theory. Nature 143, 806—807 • Dies. (1940): Hearing in Insects. Biol. Rev. 15, 107—132 • Regen, J. (1928): Besitzen die Insekten einen Gehörsinn? Forsch. u. Fortschritt 4, 47—48 • Rusler, H. (1953): Das Gehörorgan der Männden von Anopheles stephensi Liston (Culicidae). Zool. Jb. (Abtg. Anat. u. Ontog.), 73, 165—186 • Rousser, J. P. (1963): Conditions de la reprise de l'activité et de la réproduction dez Necrophorus vespillo en état value de Necrophorus fossor Enc. (1965): Recherches expérimentales sur la diapause de Necrophorus fossor ER. Bull. Soc. Zool. France 89, 111—117 • Ders. (1964): Le développement larvaire de Necrophorus vespillo en état de Necrophorus sociales et métamorphoses d'insectes. Rev. d'1943): Appunti colcotterologi

Anschrift des Verfassers: Carsten Niemitz, I. Zoologisches Institut, 63 Gießen, Stephanstraße 24.