

Bioakustische, verhaltensphysiologische und morphologische Untersuchungen an *Necrophorus vespillo* (Fab.)¹⁾

Bioacoustical, ethological and morphological Studies on *Necrophorus vespillo* (Fab.)

Etudes bioacoustiques, éthologiques et morphologiques sur *Necrophorus vespillo* (Fab.)

CARSTEN NIEMITZ

Aus dem Zoologischen Institut der Justus Liebig-Universität Gießen und dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung Frankfurt

Anschrift des Autors: Dipl.-Biol. Carsten Niemitz, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, D-6 Frankfurt, Deutschordenstraße 46

(Received/Eingegangen: August 28, 1971, and November 23, 1971)

Zusammenfassung: *N. vespillo*, der Leichen kleiner Vertebraten vergräbt, stellt vor Beginn seiner Grabaktivitäten an einem für die Aufzucht seiner Nachkommenschaft geeigneten Kadaver die ungefähre Lage des Schwerpunktes der Leiche fest.

Aus der Art und Weise, wie Imagines dieser Käfer während Auseinandersetzungen in definierten Rollen zirpen, und auch aus der Ähnlichkeit ihrer jeweiligen Stimmlagen wurde zunächst geschlossen, daß das Stridulieren in unmittelbarem Zusammenhang mit der hierbei zwangsläufigen Kommunikation zu sehen ist. Nach Eliminierung anderer Möglichkeiten ließ sich die kommunikatorische Funktion des Zirpens selbst nachweisen, womit gleichzeitig die Fähigkeit zur Perzeption von Schallwellen zwingend vorausgesetzt werden mußte. Ob als transmittierendes Medium die Luft oder das Substrat anzusehen ist, wurde noch nicht untersucht.

Weitere Stridulationsweisen wurden ebenfalls einer Analyse unterzogen, was die Modifizierbarkeit der von den Totengräbern produzierten Töne und Geräusche demonstriert.

Es wurden Hinweise dafür gefunden, daß die Grabaktivität der das Aas verbergenden und präparierenden Käfer eine bestimmte Zeitspanne nicht überschreitet.

Es wurde geprüft, ob die Strukturen und Ausmaße der Pars stridens im Stridulationsapparat Ursache unterschiedlicher 'Stimmen' der männlichen und weiblichen Käfer sein könnten. Geschlechtsspezifische Frequenzbilder aufgrund dieser Struktur ließen sich nicht feststellen. Die Pars stridens eines Männchens wurde beschrieben und zeichnerisch dargestellt.

¹⁾ Herrn Oberstudienrat Werner Lückmann gewidmet.

Teil einer Diplomarbeit unter Anleitung von Prof. Dr. rer. nat. H. Sprankel, Neuropathologisches Institut der Justus Liebig-Universität Gießen, Arndtstr. 16. Ihm und den Herren Prof. Dr. Kohler und Prof. Dr. Ungeheuer sei Dank für wertvolle Anregungen und für die Bereitstellung von Geräten. Bei Fr. A. Krampe und Herrn E. Böcker bedanke ich mich für die gute technische Hilfe.

Abstract: Before starting its well known burying activity at the corpses of small vertebrates, *Necrophorus vespillo* tries to identify the approximate centre of gravity.

During mutual fights, the beetles utter certain stridulatory signals of an undoubtedly communicative function. Whether these signals are transmitted by the substratum or the air, has not yet been elucidated.

Some of these stridulation signals were analysed sonographically.

The preparatory and burying activity does not exceed a certain time.

The morphology and size of the Pars stridens in female and male beetles were studied with regard to possible sex-specific differences in vocalization. However, the sonograms of female and male did not reveal such differences.

Résumé: Avant de commencer l'enfouissement du cadavre d'un petit vertébré, *Necrophorus vespillo* cherche à en reconnaître approximativement le centre de gravité.

La préparation et l'exécution de l'enfouissement n'excèdent pas un temps donné. Pendant les combats qui les opposent, les Nécrophores produisent des stridulations qui ont indubitablement une fonction de communication. Il n'a pu être établi si ces signaux étaient transmis par l'air ou par le substrat.

Quelques unes de ces émissions ont été analysées au sonographe.

La morphologie et la taille de la pars stridens ont été examinées chez le mâle et chez la femelle en vue de rechercher de possibles différences liées au sexe. Les sonogrammes ne révèlent toutefois pas de différences entre l'émission sonore du mâle et celle de la femelle.

I. Einleitung

Die Eigentümlichkeit von Käfern der Gattung *Necrophorus*, Leichen kleiner Vertebraten zu vergraben (FABRE, 1899), um die Nachkommenschaft damit aufzuziehen, lenkte die intensivere Aufmerksamkeit der Coleopterologen auf die Totengräber.

PUKOWSKI (1933) gelang es, Gesetzmäßigkeiten in diesem Verhalten zu erkennen. Sie beobachtete, daß zumindest die Weibchen unter der Erde am Aas bleiben, ihre Eier im Erdboden nahe dem Kadaver ablegen und ihn bis zum Schlüpfen der Larven in bestimmter Weise präparieren.

Sie erkannte, daß die adulten Tiere der Gattung *Necrophorus* zuvor durch Kämpfe um das Aas die Isolation eines Weibchens oder eines Paares herbeiführen, welches nach dem Schlüpfen der Larven eine intensive Brutpflege zu treiben beginnt. Auf Bettelgebärden der Larven hin erbrechen die Imagines Vorderdarminhalt und füttern damit die Nachkommenschaft, die sich, nachdem sie herangewachsen ist, im Erdreich vergräbt, um sich dort zu verpuppen.

Die auf weiten Strecken rein deskriptive Arbeit PUKOWSKIs deckt aber nur selten ethologische Kausalitäten auf und beschäftigt sich kaum mit verhaltensbiologischen Mechanismen.

Zu den Lautäußerungen dieser Käfer haben sich außer der eben Erwähnten noch weitere Autoren geäußert: BAIER (1930), BUSNEL (1963), DUMORTIER (1963), TEMBROCK (1959), doch fehlen bisher Angaben zur ethologischen Bedeutung des Stridulierens.

Die Frage der innerartlichen Kommunikation wurde für optische Signale von FABRE (1899), LEECH und ARM (1934), XAMBEU (1898) und anderen zumeist nur implizit erwähnt. Zu möglichen taktilen Bedürfnissen äußert sich lediglich PUKOWSKI, jedoch nur in Bezug auf die Larven dieser Käfer. Zum olfaktorischen Sinn wurden weitergehende Untersuchungen veröffentlicht (ABBOT, 1927; BOECKH, 1962; ERNST, 1969; PUKOWSKI, 1933), doch wird eine innerartliche Kommunikation der Tiere nicht behandelt, auch nicht mit Hilfe dieses Sinnes. Nur PUKOWSKI hält sie für „denkbar“.

II. Material und Methoden

Die Käfer wurden im Verlauf des August 1970 in Buchen- oder in der Nähe von Kiefernbeständen sowie auf Lichtungen solcher Hochwälder nahe Frankfurt mit toten Küken geködert. Als Fallen aufgestellte zylindrische Eimer, auf deren mit kleinen Löchern versehenem Boden sich etwas Erde und das Köderaas befand, bewährten sich bei jedem Wetter.

a) Die zur Beobachtung geköderten Tiere wurden in Terrarien gebracht, für die sich am besten klar-sichtige Plastikschachteln eigneten (z.B. 18 x 18 x 4 cm), da das feucht gehaltene Erdreich bei solchen Abmessungen während der Beobachtung kaum aus dem Gefäß fällt und die Crypta, in der sich das präparierte Aas befindet und in der die Nachkommenschaft aufgezogen wird, zuverlässig erreichbar ist (Bild 1). Bei der Beobachtung wurde gedämpfte, unbunte Beleuchtung verwendet.

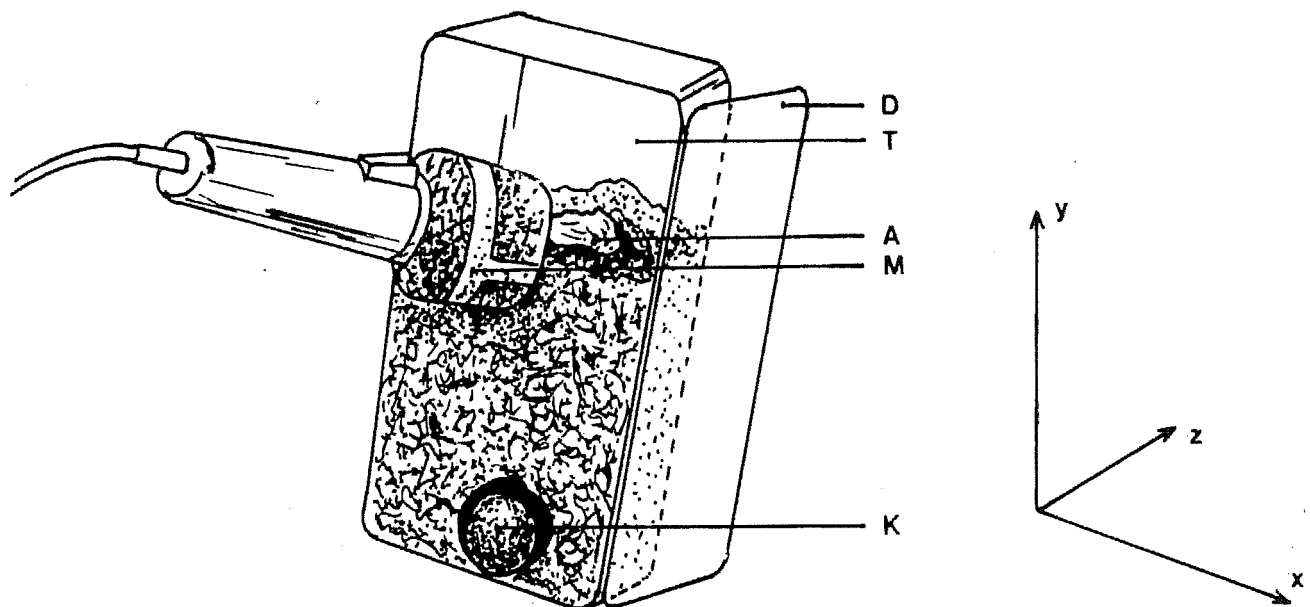


Bild 1. Skizze der Versuchsanordnung mit zu vergrabendem Aas (A) und fertiger Crypta mit der präparierten Aaskugel (K). Die Koordinaten x, y, z verdeutlichen die Schräglage des Terrariums (T) mit Deckel (D)

Figure 1. Experimental situation showing the unburied corpse A and the spheroid carcass K. Axes x, y, z indicate oblique position of terrarium. M microphone

b) Das Zirpen der Käfer in verschiedenen definierten Situationen wurde magnetophonisch aufgezeichnet (Sennheiser Peilmikrophon, Aufnahmewinkel unter 10° , Frequenzumfang von 30 Hz bis weit über Analysierbereich; Distanz zu den Käfern: 2–5 cm), wozu ein schalltoter Raum leider nicht zur Verfügung stand. Diese Aufnahmen wurden mit Hilfe eines Sonographen (Kay Electric, Pine Brook, New Jersey) analysiert und die zeitlichen Abläufe in Beziehung zu ethologischen Faktoren gesetzt.

c) Nach Rekonstruktion durch Serienfotos wurde die Pars stridens des Stridulationsapparates vermessen.

III. Ergebnisse

A. Ethologische und bioakustische Befunde

1. Messung von Gewicht und Schwerpunkt des Aases

Neben der olfaktorischen Kontrolle der aufgefundenen Tierleiche auf Verwertbarkeit wird deren Größe registriert. Es konnte beobachtet werden, daß *N. vespillo* die Kadaver an mehreren Stellen regelrecht in die Höhe stemmte und zwar nach Ausmaß und Modus derart, daß eine solche Bewegung weder der Verlagerung der Leiche in die Tiefe noch sonstigen bekannten Verhaltensweisen zugeordnet sein konnte. Die Käfer stellen die ungefähre Lage des Schwerpunktes ihres vorgefundenen Kadavers fest und graben, wie gemessen werden konnte, nicht seitlich der Mitte, sondern seitlich vom Schwerpunkt der Tierleiche. Während die Käfer durch bloßes Abschreiten deren Größe messen können, sind sie ausschließlich durch ein solches Hochstemmen in der Lage, den Schwerpunkt zu ermitteln. Auf diese Weise rutscht das Aas unter Einkrümmung der Körperachse in die vom Totengräber geschaffene erste flache Höhlung nach. Zuvor oder anschließend an diesen Meßvorgang schreiten die Tiere das Ausmaß der Leiche derart stereotyp ab, daß die beiden Vorgänge mit Sicherheit zu einem einzigen Handlungskomplex gehören.

2. Kopulationsverhalten

Erstaunlich ist sowohl während der Begattung als auch in anderen Situationen, in denen Zirplaute geäußert werden, der Umfang des Repertoirs möglicher Geräusche. Dies bezieht sich einerseits auf die Klangfarbe bzw. Charakteristik, also die Modulierungsfähigkeit des einzelnen Lautes, wie auch andererseits auf die Zusammensetzung von Tonfolgen und Strophen. BAIER (1930) deutet dies bei *N. mortuorum* an, als er erwähnt, daß diese nordamerikanische Spezies bei Eingriffen in ihre Wirk- und Erlebniswelt verschiedener Art "30, 110, 550 or even what has been estimated to be over 1.000 strokes per minute" zu äußern in der Lage ist. Zumindest *N. vespillo* vermag jedoch noch kürzere Einheiten zu produzieren, die in ihrer Gesamtheit als ein knarrender Einzellaut wahrgenommen werden (NIEMITZ und KRAMPE, 1971). Der alleinige Bezug des Zirpens von *Necrophorus* zu potentieller Gefahr ist jedoch nicht ausreichend und auf andere Bereiche auszudehnen, z.B. auf das Sexualverhalten. Was eine eventuelle kommunikatorische Funktion des Zirpens betrifft, so hielt es bereits PUKOWSKI (1933) – z.T. aufgrund falscher Beobachtungen – für möglich, daß die Käfer ihre Schrilllaute wechselseitig perzipieren.

Begegnen sich zwei potentielle Geschlechtspartner auf dem Aas, so zirpen die Tiere oft in geschlechtsspezifischen Rollen. In der Mehrzahl der Fälle zirpt zunächst nur das Männchen, doch kann vor der Kopulation auch das Weibchen zirpen. Dieses geschieht, während sich die Käfer durch gegenseitiges Betrommeln der Antennen und der Abdomenspitzen vorstellen oder unmittelbar bevor das Männchen aufreitet. Dabei äußert es zumeist 1 bis 3 kräftige, etwa 0,18 bis 2,0 s lange Laute, woraufhin sich das Weibchen umdreht und sich ohne weitere erkennbare Zeremonie besteigen läßt. Es führt die Abdomenspitze dem Penis des aufreitenden Männchens mit großer Zielsicherheit entgegen. Die Vereinigung dauert bei der ersten Kopula meist um 5 s, manchmal auch länger (gemessenes Maximum 18 s), doch kopulieren die Individuen beider Geschlechter mehrmals und mit verschiedenen Partnern, wobei sich die Dauer der Kopula ständig verringert und dann oft nur noch 1 oder 2 s in Anspruch nimmt.

Das Weibchen dagegen zirpt in vielen Fällen nur nach der Kopula und dann eine Folge kurzer, als relativ hoch zu bezeichnender Zirplaute mit meist zwischen 10 und 20 Einzeltönen, die jeweils etwa 70 bis 80 ms andauern, während die dazwischenliegenden Pausen eine jeweilige Länge von etwa 200 ms haben. Dieses Zirpen könnte man als knirschendes bis rasselndes dididididi bezeichnen. Wenn das Weibchen schon vor der Kopula schrillt, so klingt jenes Zirpen dem eben beschriebenen gleich.

Ist ein Weibchen mehrfach begattet worden, so kümmert es sich nicht weiter um werbende Männchen, bietet aber offensichtlich weiterhin das Reizmuster eines begattungsfähigen Weibchens. Daher beobachtet man oft, daß Weibchen ein Männchen im „Huckepack“ umhertragen, wobei die Hinterbeine und das Abdomen des Männchens auf dem Substrat schleifen.

3. Grabaktivitäten vor den Kämpfen

Zu dieser Zeit, während der sich mehrere *Necrophorus*-Individuen am Aas befinden können, hört man zumeist nur kurze Strophen oder auch nur einzelne, nicht wiederholte Laute, in die kein anderer eventuell anwesender *Necrophorus* einfällt bzw. die unbeantwortet bleiben. Ein solcher Laut ist in Bild 2 und Tab. 1 beschrieben. Dieser Laut weist eine Dauer von 180 ms mit einem zusätzlichen, einzelnen Nachton auf, der nach einer Pause von etwa 15 ms eine zeitliche Ausdehnung von ungefähr 38 ms zeigt. Hier wird, wie auch in später beschriebenen Fällen, die Fähigkeit der *Necrophorus*-Adulti ersichtlich, nicht nur Geräusche zu erzeugen, die sich nach GRAF (1966) aus „unharmonischen, schnell an Intensität und Frequenz variierenden Bestandteilen“ zusammensetzen, sondern auch klanghafte Laute, die aus einer endlichen Anzahl von Teiltönen bestehen. Klanghafte Laute werden in diesen Sonagrammen als ein oder mehrere schmale Bandbereiche geschrieben.

Wegen der Kürze der Pause zwischen dem Hauptgeräusch und dem erwähnten Nachklang verschmelzen die beiden Komponenten für unsere Wahrnehmung zu einem einzigen Laut. An das knarrende, gequetscht klingende Zirpen schließt sich scheinbar übergangslos ein ebenso gequetschter, äußerst kurzer, für das menschliche Ohr kaum hörbarer Pfeifton an. Ferner kommen während dieser Phase kurze Strophen sich eilig aneinander reihender Laute vor, wie sie Bild 3 und Tab. 2 veranschaulichen. Hier erkennt man ein eiliges, hohes

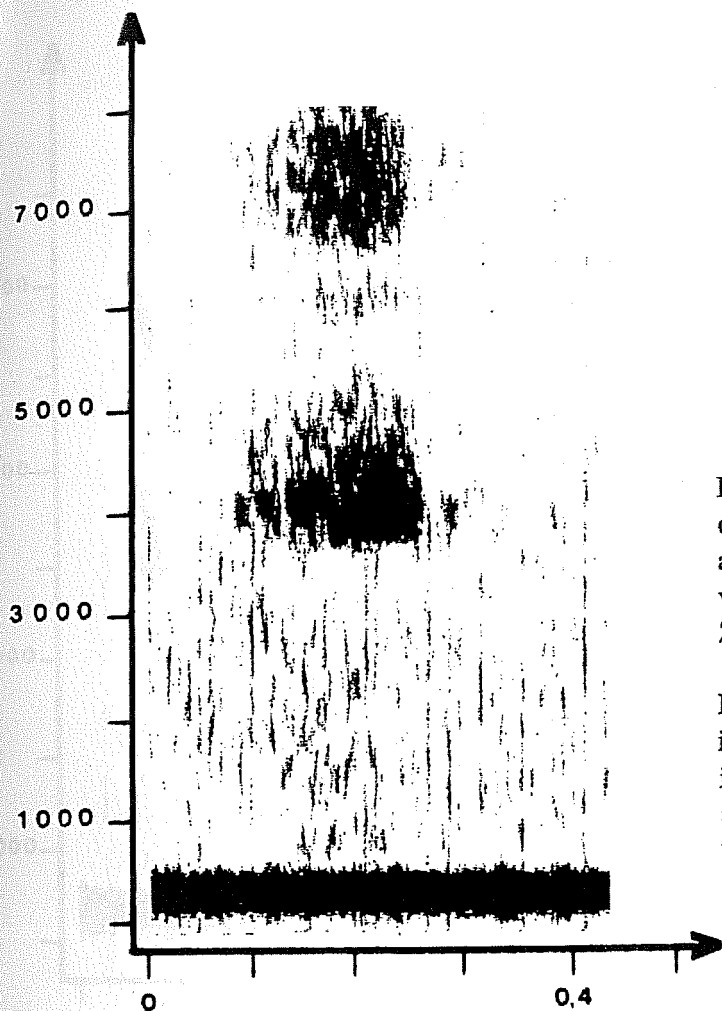


Bild 2 und Tabelle 1. Einzelner Zirplaut zu Beginn der Kämpfe um das Aas während der ersten Grabaktivitäten. Ein Geräusch von knapp 0,2 s, gefolgt von einem kurzen Ton bei ca. 4 kHz. Abszisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

Figure 2 and Table 1. Single chirp accompanying initial quarreling for the corpse and start of digging. A noise of about 0.2 s is followed by a brief sound of ca. 4 kcps. Abszissa: time in s; Ordinate: frequency in kcps

Tabelle 1/Table 1

Spektrum:		Teilformantenbereiche	
Bereich Nr.	4	6 550–8 000 Hz	Nachton: 3 700–4 200 Hz
	3	5 750–6 250 Hz	
	2	3 600–5 300 Hz	
	1	500–3 200 Hz	

eher geräuschhaftes als klangartiges Zirpen, das meist 5, selten aber mehr als 8 Einzelaute enthält. Das einzelne Schrillen in dieser kurzen Strophe dauert zwischen 40 und 60 ms, während die Pausen innerhalb einer Toleranz von etwa 60 bis 80 ms liegen.

Nur einmal konnte ich einen Ton hören, der fast flötend klingt und von dem mir auch eine Aufzeichnung gelang (Bild 4). Eine kurze Tonfolge mit einer Gesamtdauer von ca. 380 ms besteht aus 4 einzelnen Tönen in einem mit den gegebenen technischen Mitteln nicht weiter spektral zerlegbaren Bereich von 1000 bis 1350 Hz. Die Laute dauern zwischen 30 und 37 ms, während die Pausenlängen zwischen 83 und 106 ms schwanken.

Eine Korrelation zu einem bestimmten Verhaltensbild während des Grabens ist in diesem Fall noch nicht gelungen.

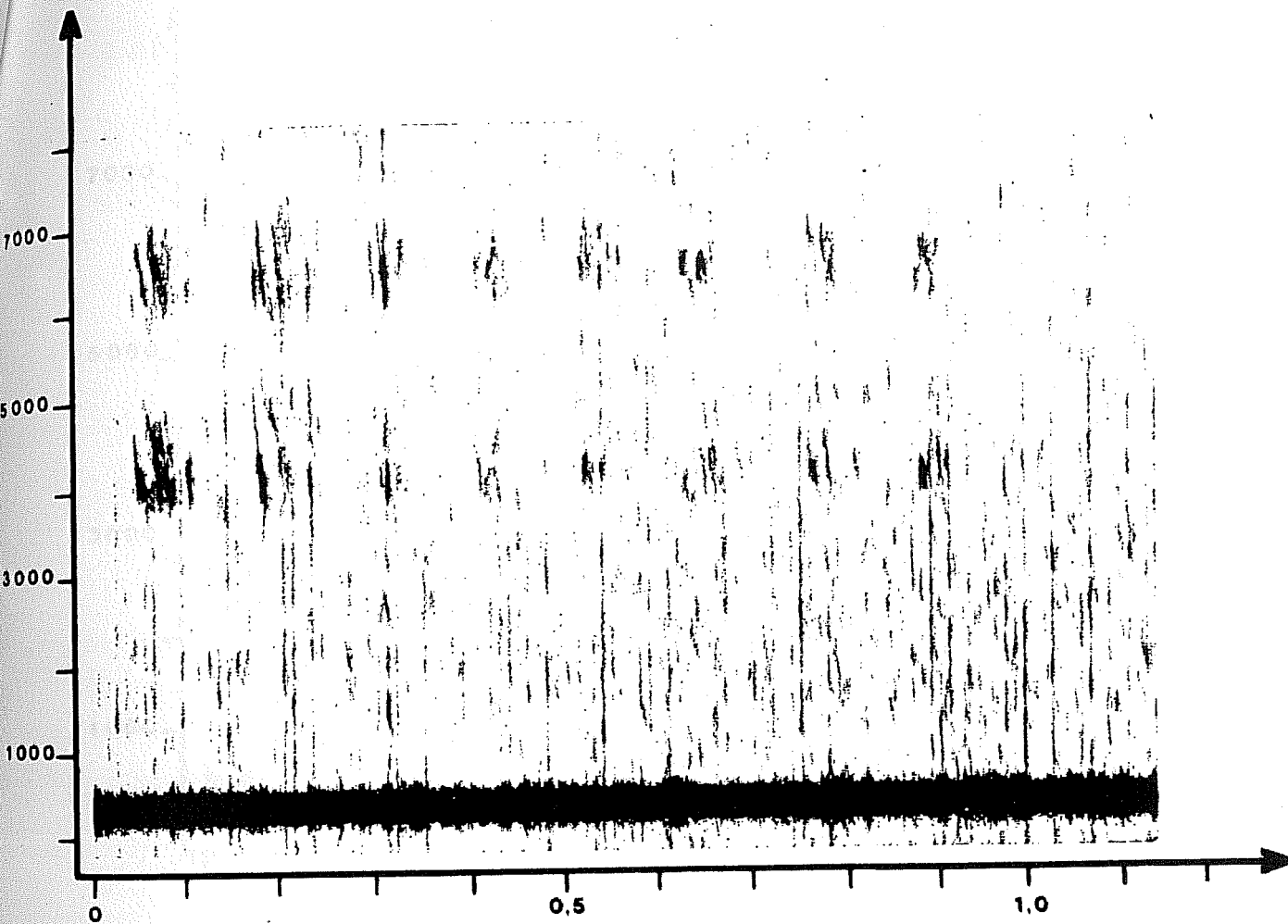


Tabelle 2/Table 2

Spektrum:		Teilformantenbereiche
Bereich Nr.	2	5 650–7 200 Hz
	1	3 800–5 000 Hz

Bild 3 und Tabelle 2. Eine Reihe sehr kurzer Einzellaute. Gleiche Situation wie in Bild 2. Abzisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

Figure 3 and Table 2. Series of very short noises. Same situation as in Figure 2

4. *Kämpfe um das Aas*

Auch das Zirpen während der Kämpfe weist deutliche Charakteristika auf. Ob auch hier Männchen und Weibchen in bestimmten definierbaren Rollen zirpen, konnte noch nicht geklärt werden, da sich die Auseinandersetzungen oft unter dem Aas abspielen.

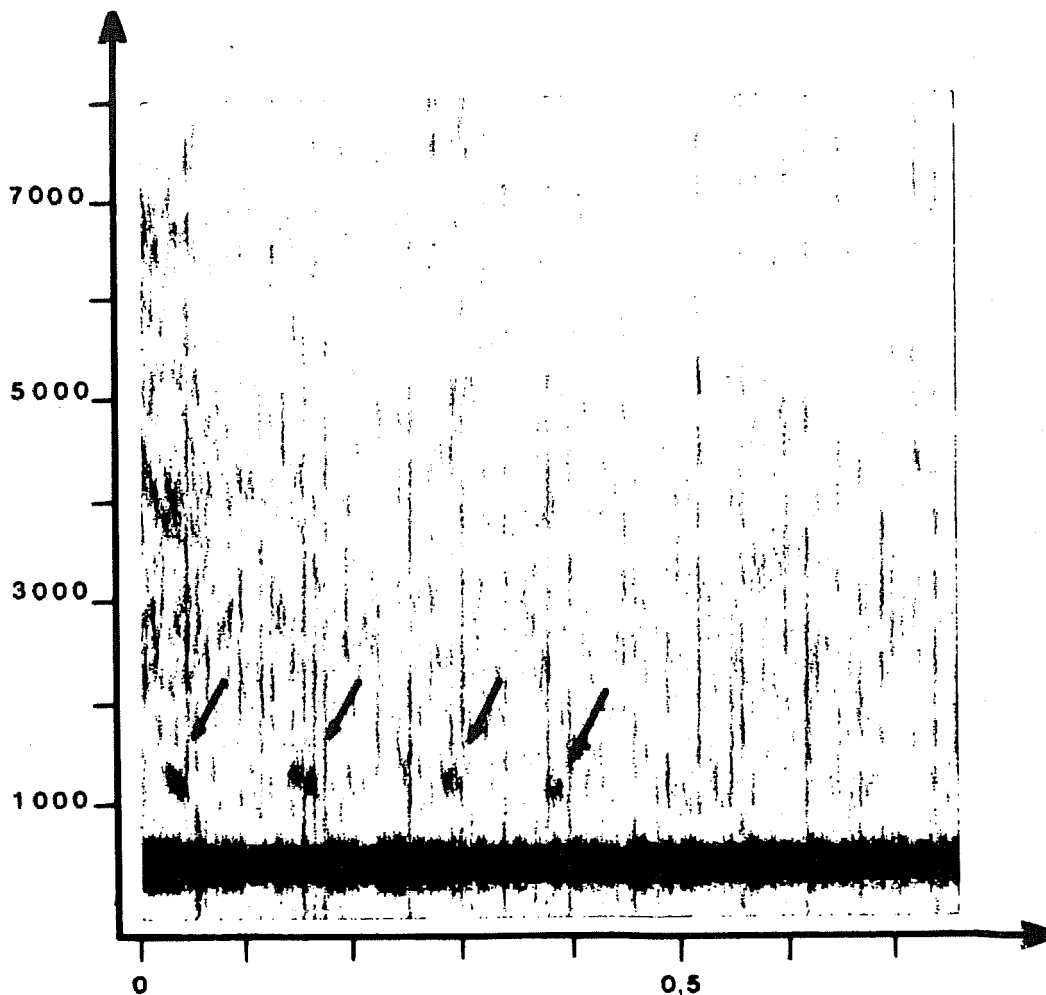


Bild 4. Vier kurze, flötend klingende Zirplaute von je etwa 35 ms Dauer. Abszisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

Figure 4. Four short chirps of a flutish sound lasting about 35 ms each

Doch wird dem Beobachter aus Vergleichen mit Kämpfen und anderen von Lautäußerungen begleiteten Verhaltensbildern auf dem Erdboden möglich, bereits am Zirpen der Käfer zu erkennen, ob diese streiten oder nicht. Bild 5 und Tabelle 3 zeigen einen typischen Ausschnitt aus einem solchen Kampfgesang.

Die Schrilllaute des Käfers a zerfallen hier in 4 Teilbereiche innerhalb der aus Tabelle 3 ersichtlichen Banden. Dieser Käfer zirpt lauter als der Käfer b (dessen Laute durch Pfeile gekennzeichnet sind), was aus dem Schwärzungsgrad der aufgezeichneten Laute in den Sonagrammen ersichtlich wird. Seine Äußerungen wirken energischer, knirschend bis knarrend. Sie dauern im Durchschnitt 105 ms an und sind damit auch länger als jene von b, deren Durchschnitt sich auf etwa 80 ms beläuft. Die Ursache des knarrenden Charakters in den Lauten des Käfers a mag unterhalb des meßbaren Bereiches liegen. Ebenso bleibt noch offen, ob die geräuschhaften Anteile durch Partialtöne ergänzt werden, die über der Analysiergrenze liegen. Bemerkenswert ist ferner noch, daß der Partialformant Nr. 1 von a

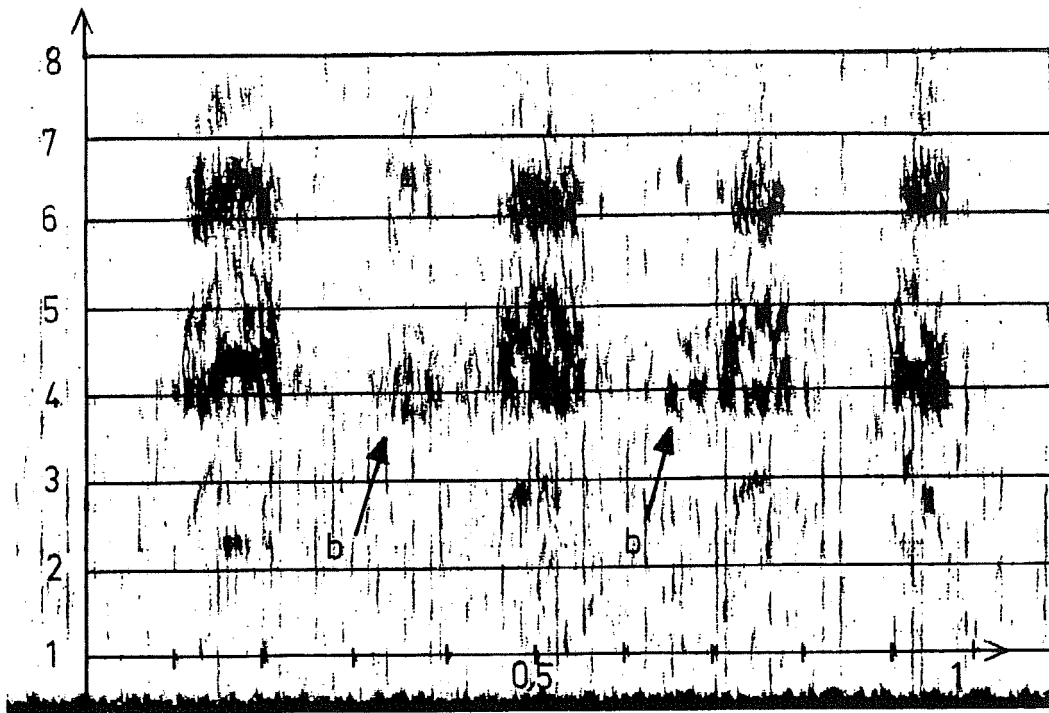


Tabelle 3/Table 3

Spektrum:		Teilformantenbereiche			
Signal Nr.		a1	a2	a3	a4
Bereich Nr.	4	7 050–7 800	7 000–7 500	-----	7 000–8 000 Hz
	3	5 850–6 750	5 850–6 800	5 650–6 900	5 900–6 900 Hz
	2	3 750–5 650	3 750–5 450	3 750–5 450	3 650–5 500 Hz
	1	2 150–2 450	2 700–3 250	2 550–3 100	2 650–3 300 Hz
Signal Nr.		b1	b2		
Bereich Nr.	4	7 000–7 500	----- Hz		
	3	6 000–6 750	6 050–6 750 Hz		
	2	3 650–4 850	3 700–4 750 Hz		
	1	-----	-----		

Bild 5 und Tabelle 3. Laute zweier gleichzeitig zirpender Käfer a und b. Beachte neben dem Unterschied der Lautstärken (ersichtlich aus dem Schwärzungsgrad) die Ähnlichkeit der Frequenzanteile zwischen 4 und 5 kHz, sowie unmittelbar über 6 kHz. Abszisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

Figure 5 and Table 3. Acoustic signals of two individuals a and b chirping synchronously. Note differences in loudness and frequency

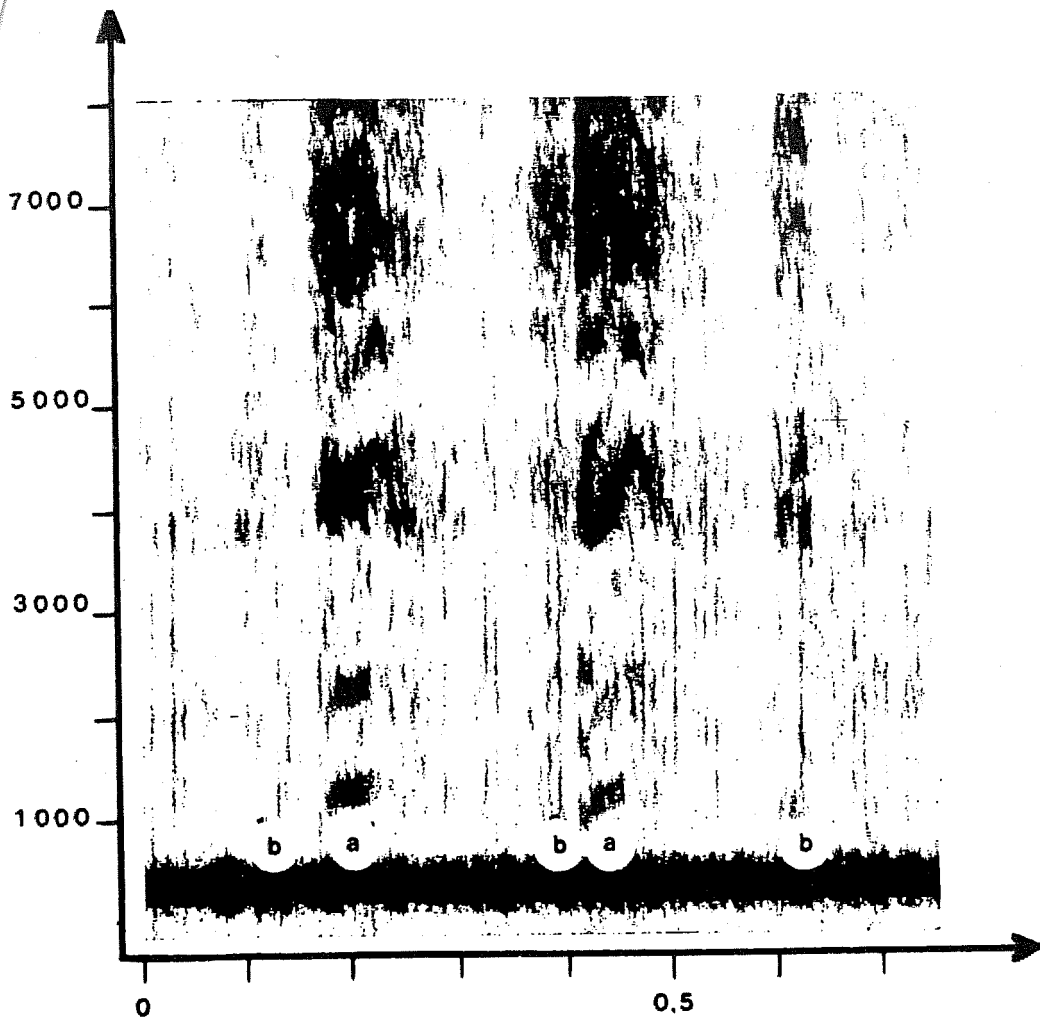


Tabelle 4/Table 4

Spektrum:		Teilformantenbereiche				
Signal Nr.	b1		a1	b2	a2	b3
Bereich Nr.	6	7 300→8 000	(7 800→8 000	(> 8 000	> 8 000	> 8 000
	5	6 000- 6 600	5 600- 7 800	6 300	6 050	5 900
	4	---- ?	5 200- 5 900	5 500- 5 800	5 200- 6 000	---- ?
	3	3 700- 4 750	3 750- 4 900	3 800- 5 000	3 700- 4 950	3 600- 4 900
	2	-----	2 150- 22 500	-----	1 600- 2 600	? 1 600- 2 000 ?
	1	-----	1 150- 1 500	-----	900- 1 350	? 950- 1 200

Bild 6 und Tabelle 4. Während einer Auseinandersetzung zweier Käfer (a und b) geäußerte Laute; ähnlich Bild 5 weisen die jeweils lautesten Frequenzkomponenten deutliche Ähnlichkeiten der Lage im Sonogramm auf. Den Schrilllauten beider Käfer sind zumindest die Bereiche um 4 kHz, jener von 6–8 kHz sowie der Partialton Nr. 1 von b 3 (Tab. 4) gemeinsam. Abszisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

Figure 6 and Table 4. Noises uttered by two beetles during a quarrel. Note frequency similarity of loudest parts (4 and 6–8 kcps) in both animals, and component No. 1 in b 3 Table 4

die anderen Komponenten nur in der zeitlichen Mitte der Lautäußerung begleitet, also später als die übrigen Anteile beginnt und auch früher aufhört. Seine Dauer mit Werten zwischen 30 und 60 ms hebt sich deutlich von den übrigen Partialformanten ab. Dieser bei b fehlende Partialton Nr. 1 ist auch der maßgeblichste Unterschied im Frequenzbild des Zirpens beider Käfer. Auch vermag sich b kaum gegen den allgemeinen Geräuschpegel durchzusetzen, so daß die Tonlängen nicht immer genau erfaßbar sind. Erkennbar wird jedoch, daß sich diese Laute im Wesentlichen aus zwei Teilbereichen zusammensetzen – nämlich aus den Partialtönen 2 und 3, die auch in den Lauten des Käfers a vorhanden sind. Doch fehlen im Zirpen von b die übrigen Teilformanten.

In Bild 6 und Tab. 4 sind Zirplaute aufgezeichnet, die ebenfalls von streitenden *Individuen* geäußert wurden. Neben den in Tab. 3 beschriebenen Teilformanten ist hier zunächst deutlich zu sehen, daß zum einen ein weiterer Partialformant von 7 800 Hz bis über den Meßbereich hinausreicht, zum anderen liegt unterhalb des Partialtones mit der niedrigsten Frequenz in Tab. 3 hier noch eine weitere Bande im Bereich von minimal 900 bis maximal 1 350 Hz.

In Anbetracht solcher Gesänge, die in typischer Form Streitereien der Käfer begleiten, läßt sich mit größter Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die adulten Tiere von *Necrophorus* nicht auf andere (beispielsweise optische) Signale reagieren, sondern auf die Laute ihres Gesangspartners. Zirpt in solchen Situationen einer der Käfer heftig, fällt meist bald ein anderer in die Strophe ein, worauf nun beide Individuen gemeinsam zirpen. Dabei unterscheiden sie sich nach meinen Beobachtungen in den Tonlängen sowie auch in der Art und Weise der Äußerungen. Während einer der Käfer – wie in den letzten beiden Sonagrammen in typischer Weise dargestellt – kräftig, länger als sein Partner und meist mit größeren Pausen zwischen den Einzellaute zirpt, gibt der Gegner leisere, eilig oder zumindest schnell aneinandergereihte, kürzere Laute von sich, die in der Aufteilung der Frequenzanteile den Zirplauten des anderen Käfers ähneln. Es ist nicht ganz auszuschließen, daß die Zusammensetzung der Frequenzbereiche insgesamt identisch ist und daß sie nur wegen der relativ geringen Amplituden mancher Partialformanten nicht vollständig registriert wurden. Zur Demonstration dieser Ähnlichkeiten folgt ein weiteres Beispiel: Der Aufbau des Sonagramms, das in Bild 7 dargestellt ist, ist von den anderen Sonagrammen sehr unterschieden; es bietet aber in Bezug auf die Verteilung der Frequenzen einen relativ einfachen Anblick.

Nach dieser Darstellung ist es möglich, daß sich die Frequenzanteile in den Lauten der beiden Individuen gleichen und die bei b fehlenden Bereiche für eine Aufzeichnung einfach zu leise sind. Mit Ausnahme des Partialtones Nr. 1 ist besonders auffällig, wie gleichmäßig die untere Grenze der Frequenzen der 2. Bande ist. Das Auftreten des Partialbereiches Nr. 3 bei b ist nicht verwunderlich, wenn man die Laute a 3 und besonders a 4 betrachtet: hier ist in der gleichen Position ein besonders lauter Anteil zu finden, der zu einer Verstärkung der Ähnlichkeit beider Frequenzbilder beiträgt. Es ist interessant, wie wenig sich diese Zirpgeräusche im Klang für das menschliche Ohr gleichen. Das Zirpen von a könnte man als energisches hui – hui bezeichnen, während die Laute von b schnell, platzend ke-ke-ke-ke genannt werden könnten.

Da sich, wie Tab. 6 veranschaulicht, unter den Lauten a3 und a 4 noch 2 weitere Laute von b befinden dürften, könnte vielleicht die Tonlänge von a 3 nicht ganz korrekt sein.

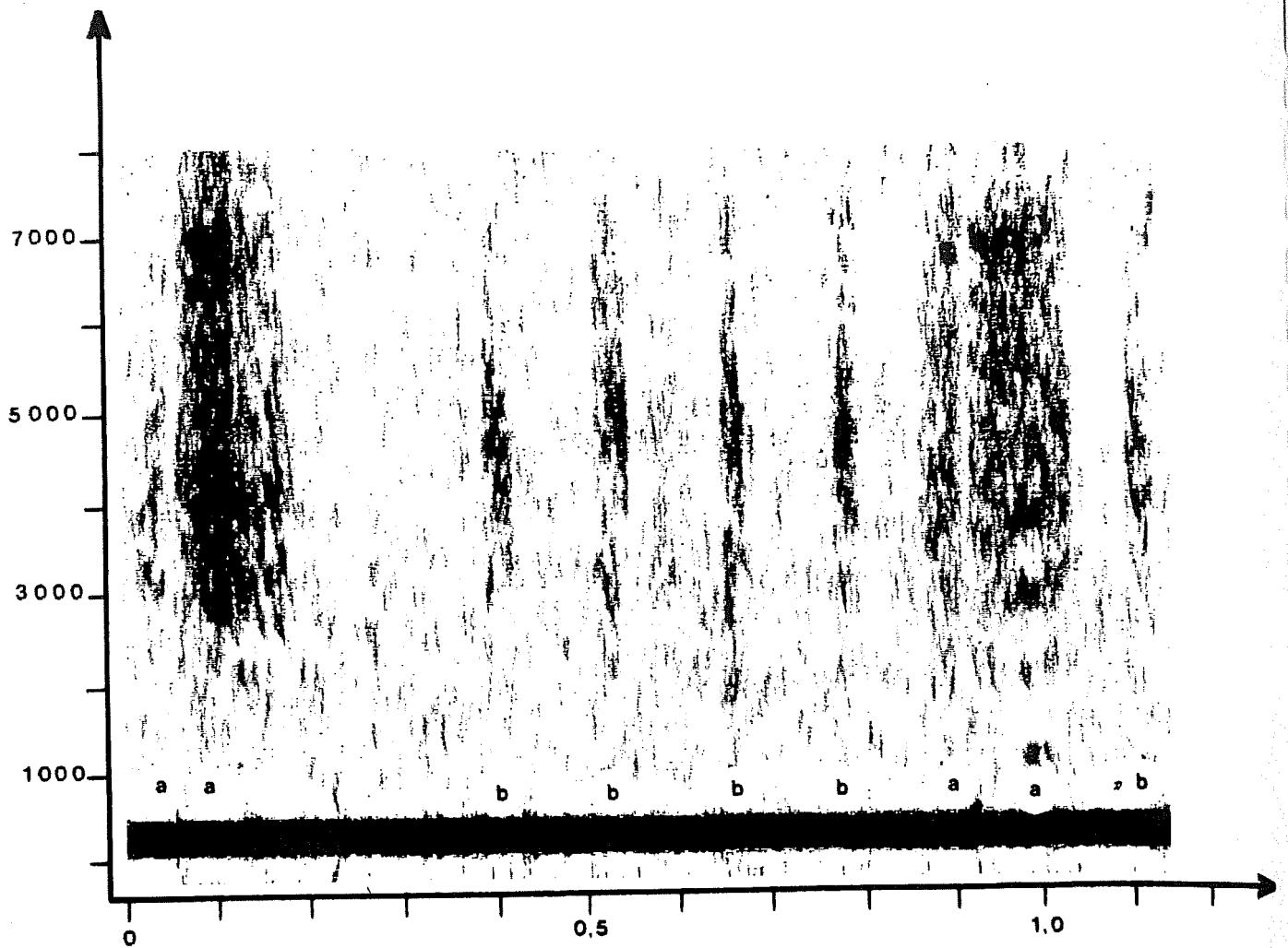


Bild 7 und Tabellen 5 und 6. Gleiche Verteilung der Rollen wie in Bild 5 und 6. Die Äußerungen beider Käfer (a und b) zeigen wieder einen breiten gemeinsamen Spektralanteil von etwa 3–7 kHz. Abszisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

Figure 7 and Tables 5 and 6. Same situation as in Figs. 5 and 6. Frequency range 3–7 kcps common to both signals

Nach Pausen, in denen beide Käfer schweigen, beginnt die nächste Strophe – meist, aber nicht immer, fast gleichzeitig. In der Regel fällt der Partner dann sofort in den Gesang des anderen Käfers ein. Dies ist zwar keine Bedingung, doch läßt sich beobachten, daß Strophen eines eiliger zirpenden Käfers länger andauern als sonst, wenn der Mitsänger mit seinem Einsatz auf sich warten läßt. Es scheint, als ob der zirpende Käfer auf die Strophe des anderen *N. vespillo* „wartet“.

Hat aber der zweite zu singen begonnen, so hört der gemeinsame Gesang, der sich bei beiden Individuen wie oben beschrieben unterscheidet, manchmal nach etwa 2 s auf; seltener dauert er um 4 s, häufig und im typischen Fall dagegen zwischen 8 und 11 s.

Diese Beschreibung bezieht sich auf gemeinsam vorgetragene Streitgesänge nach Pausen von mehr als 5 s Dauer. Während des Streites selbst beginnen und beenden nämlich, wie zuvor erwähnt, beide Tiere ihren Gesang innerhalb einer gewissen Toleranz ungefähr gleichzeitig.

Diese Beobachtungen bilden ein weiteres starkes Indiz für eine Reaktion der Käfer auf das Zirpen eines anderen Artgenossen, wenngleich eine Koinzidenz anderer Signale in diesem Stadium der Untersuchung nicht immer ausgeschlossen werden konnte. Unter dem Aas und in der Erde, wo wegen der Dunkelheit optische Signale wirkungslos bleiben, erhalten die akustischen Reize als Informationswerte dadurch Wahrscheinlichkeit, daß außer diesen Kommunikationsmitteln lediglich taktile Verständigung möglich wäre. Olfaktorische Signale in solch kurzen Sequenzen sind wohl undenkbar und dürfen ausgeschlossen werden.

Der Schluß, daß dieses modulierende Zirpen der Kommunikation dient, fand sich auch dadurch bestätigt, daß ich mehrfach beim Aufdecken noch nicht vollständig vergrabenen Aases, unter dem solche Streitgesänge ausgetragen wurden, die beteiligten Individuen mehrere cm voneinander entfernt entdeckte. Sie können auf ihr gegenseitiges Zirpen nur reagiert haben, wenn sie in der Lage sind, Schallwellen zu perzipieren, also zu hören. Per definitionem würde auch die Perzeption von Vibrationen des Substrates in den gegebenen Frequenzbereichen als „Gehör“ bezeichnet.

Dieses ist der erste Nachweis des Hörvermögens imaginaler polyphager Käfer. Unter den Adephtagen besitzen die Dytiscidae Hörvermögen mit Hilfe des Johnstonschen Organs, das für *Dytiscus marginalis* sehr gut von LEHR (1914) beschrieben wurde. Zwar existiert eine ganze Reihe von Nachweisen Johnstonscher Organe bei Polyphagen (EGGERS, 1928), doch wurden diese auf die Perzeption akustischer Reize hin noch nicht untersucht.

Um das Bild der Modulierfähigkeit im Zirpen von *N. vespillo* abzurunden, seien hier noch 3 weitere Sonagramme kurz beschrieben. Damit soll aber trotz des umfangreichen ausgewerteten Materials keinesfalls beansprucht werden, daß mit den hier gezeigten exemplarischen Sonagrammen die Möglichkeiten von *N. vespillo* erschöpft seien, seine Äußerungen zu variieren.

Bild 8 und Tab. 7 beschreiben einen knarrenden Laut, der aus 8 einzelnen Abläufen besteht. Die durchschnittlich 3,8 ms langen Pausen liegen unterhalb des Auflösungsvermögens des menschlichen Ohres und werden daher als solche nicht erkannt. Zwischen dem 2. und dem 3. Geräusch unterbleibt die Pause sogar ganz, ohne daß der Charakter zweier getrennter Laute im Sonagramm verloren ginge. In der Abbildung ist dies besonders leicht zu erkennen, wenn man die Ordinate durch Kippen des Bildes optisch verkürzt. Diese Tatsache zeigt, daß es sich bei der Bewegung des Käfers, die der Schallproduktion zugrunde liegt, wohl um eine Fortsetzung einer einzigen Bewegung in gleicher Richtung handelt und nicht um eine jeweilige Umkehr der Bewegungsrichtung des Abdomens.

Acht Teilgeräusche umfassen hier einen Frequenzbereich von 2 400 Hz bis mehr als 8 000 Hz mit einem Amplitudenminimum bei 7 600 Hz. Ihre Gesamtdauer beträgt ca. 162 ms. Die in Tab. 7 angegebenen Werte hinter dem Komma sind geschätzt. Diese Lautäußerung wurde während eines Streitgespräches aufgenommen, gehört aber zu den in dieser Situation selteneren und daher vielleicht auch nicht typischen Lauten.

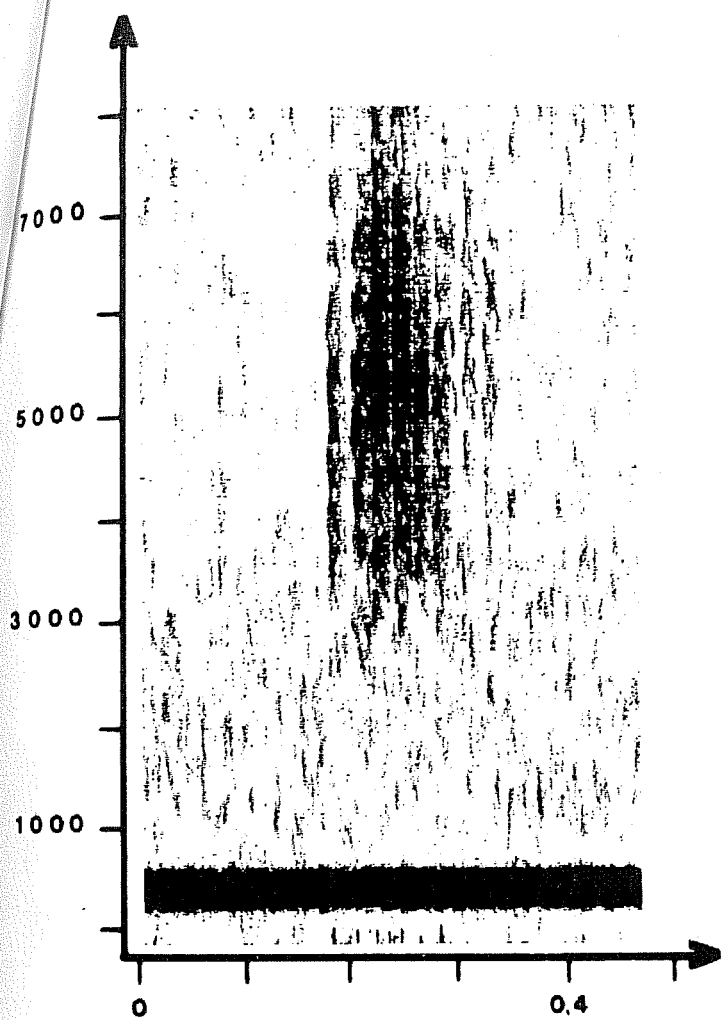


Bild 8 und Tabelle 7. Ein als „knarrend“ empfundener Einzellaut. Abszisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

Figure 8 and Table 7. "Creaking" single signal

Tabelle 7/Table 7

1	P	2	P	3	P	4	P	5	P	6	P	7	P	8
18		18,8		15,3		17,5		15,2		21,0		13,8		15,4
	7,5		—		3,8		2,3		3,4		3,9		5,7	

Zeit in ms, Kommawerte geschätzt

An der Folge von zwei kräftigen Zirplauten werden die Beziehungen zu den Bewegungen besonders deutlich. Hier sieht man, daß der Schrillaut vor dem 2. hauptsächlich Stridor (Laut Nr. 3) fast doppelt so lang dauert wie der erste Vorlaut (Nr. 1). Der 3. Laut erreicht größenordnungsmäßig die Dauer der beiden Hauptgeräusche und klingt im gezeigten Fall eigenartigerweise dem Ohr etwa eine kleine Terz tiefer als die Hauptgeräusche Nr. 2 und Nr. 4.

5. Verhalten bei Vergraben des Aases

Haben sich die Käfer erst einmal an das Eingraben begeben, so verschwindet die Leiche erstaunlich schnell im Erdboden. Bei lockerem Erdreich gelingt es einem allein grabenden Weibchen durchaus, eine Maus in anderthalb Stunden unter die Erde zu schaffen.

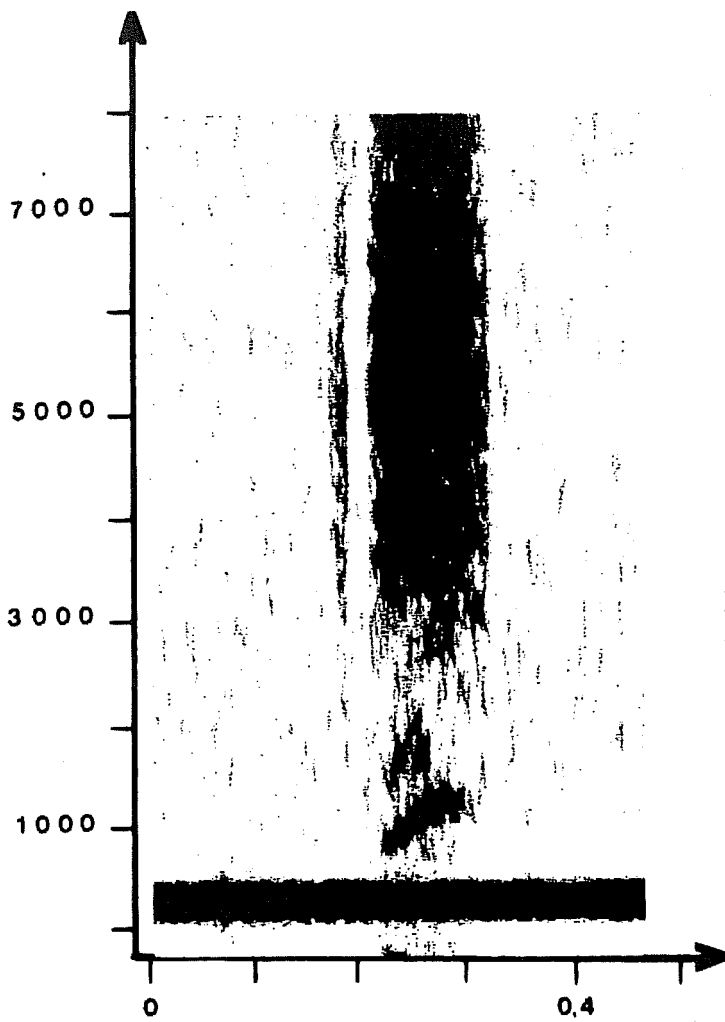


Bild 9 und Tabelle 8. Zwei Laute, welche zu einer einzigen Zirpbewegung gehören. Abszisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

Figure 9 and Table 8. Two chirps originating from a single chirping movement

Tabelle 8/Table 8

Spektrum:		Teilformantenbereiche		
Signal Nr.		1	Pause	2
Bereich Nr.	3	3 000→8 000		2 700→8 000
	2			1 400– 2,300
	1			900– 1 500
Dauer in ms		18	16	148

Angabe in Hz

Die bei meinen Versuchen gegebene Tiefe von 14 cm war in der Regel nach einer einzigen Nacht erreicht; nur bei zu sandigem Erdreich gelang den Käfern das Eingraben schlecht. Mit dieser Erdtiefe aber gaben sich die *Necrophorus*-Individuen für gewöhnlich nicht zufrieden, sondern verlagerten den Kadaver durch weitere Grabarbeit seitlich um einige cm in beiden Richtungen, in denen sie die Leiche in dem schmalen Terarium bewegen konnten. Dieses diente offensichtlich dem Zweck, ein vermeintliches „im Wege liegendes Hindernis“ zu umgraben.

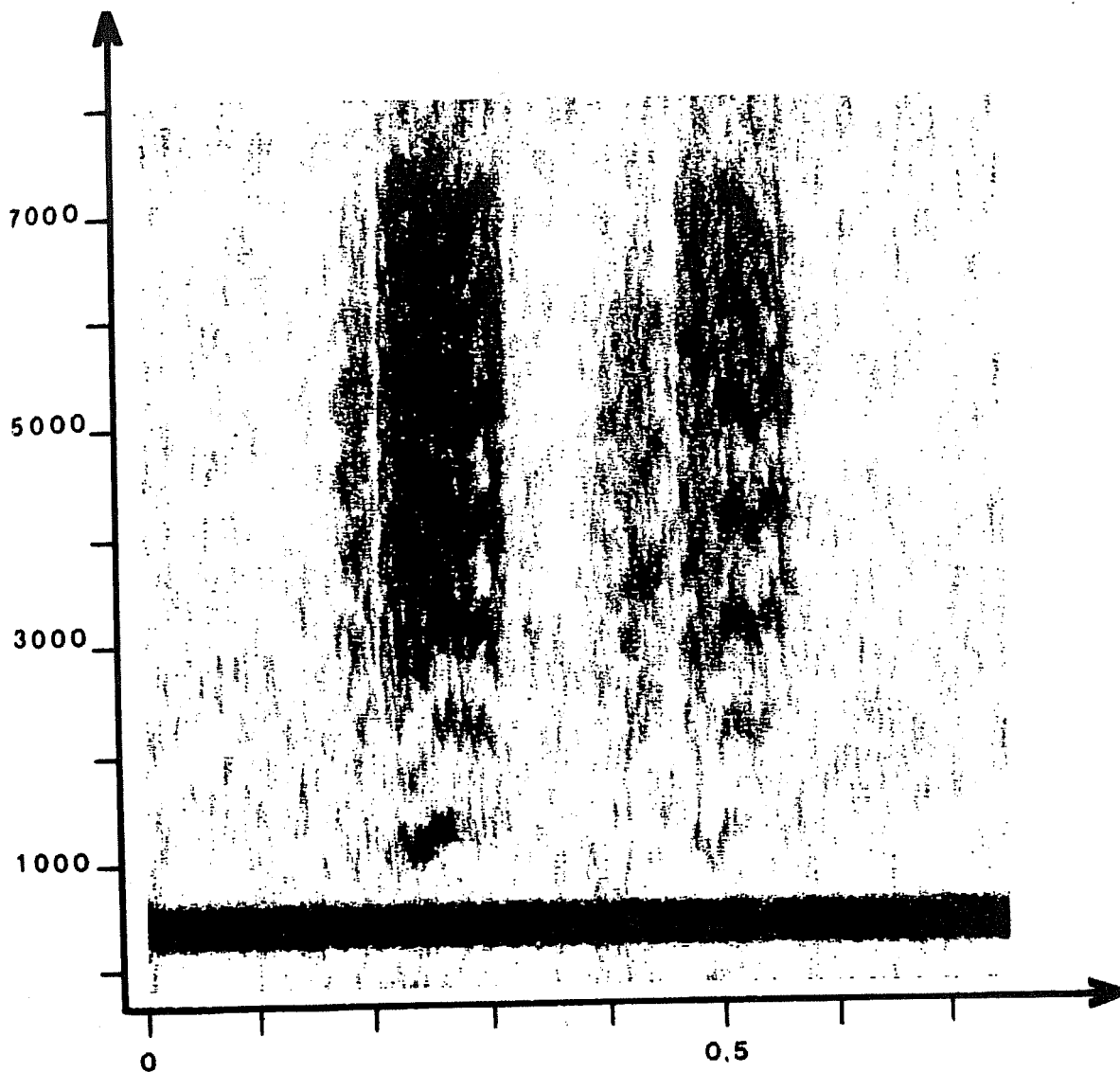


Bild 10 und Tabelle 9. Innerhalb eines breiten Spektralbereiches sind deutliche schmale, eher klanghafte Banden zu erkennen. Vor den beiden Hauptlauten befinden sich leisere Vorlaute. Abszisse: Zeit in s; Ordinate: Frequenz in Hz

Figure 10 and Table 9. Several sounds of a small frequency range as part of the whole acoustical signal that covers a broader spectrum. Two main chirps preceded by low voiced sounds

Tabelle 9/Table 9

Spektrum:		Teilformantenbereiche			
Signal Nr.		1	2	3	4
Bereich Nr.	4	-----	7 500->8 000	-----	7 600->8 000
	3	2 200-7 100	2 300- 7 500	2 000-6 800	2 700- 7 400
	2	-----	1 900- 2,600	-----	2 000- 2 300
	1	-----	950- 1 350	-----	950- 1 300
Dauer in ms		30	113	74	95
Pausen in ms		6	76	0?	

Bei festerem Erdreich begnügen sich die Käfer mit geringeren Tiefen. Die Zeitdauer, während der die Käfer graben, bleibt dagegen etwa konstant und betrug bei den Temperaturen, unter denen meine Versuche durchgeführt wurden (ca. 18–21 °C), im Durchschnitt 33 Stunden (min. 29 Std., max. 36 Std.).

Bei zu sandigem Boden, der immer wieder nachstürzte und die Schaffung von Hohlräumen nicht zuließ, versank der Kadaver jedoch nicht über 9 cm in die Tiefe. In einem solchen Fall bemühten sich die Tiere noch nach über 70 Stunden, eine ordentliche Crypta herzustellen. Dies bedeutet indessen keinen Widerspruch und ist leicht aus der Tatsache zu erklären, daß die Käfer in der Natur ihre Crypta reparieren, wenn sie beschädigt ist. In einem solchen Fall dient die Bewegung von Erdreich wohl nicht dem Zweck, den Kadaver in größere Tiefe zu verlagern, sondern wird vorgenommen, um eine funktionsgerechte Höhlung zu schaffen. Wird nämlich eine Crypta zu einem solchen Zeitpunkt beschädigt, repariert *N. vespillo* zwar die Höhle, verändert jedoch dabei nicht deren Tiefenlage. Die These erfährt dadurch eine weitere Stütze, daß diese Grabarbeiten noch stattfanden, als bereits Larven in der Tierleiche fraßen, zu einem Zeitpunkt also, in dem der Aufzichtsraum sonst nur noch repariert und das Verhalten der Imagines von anderen Faktoren bestimmt wird als jenen, die das Vergraben der Leiche auslösen.

Während der Grabaktivitäten zirpt das Weibchen, oder man hört beide späteren Eltern zirpen. Fehlt dem Weibchen der Partner, so tut es dies jedoch nach meinen Beobachtungen weniger häufig. Ein Weibchen, dessen Männchen entfernt worden war, zirpte nach einiger Zeit – wie es sonst auch bei allein grabenden Weibchen vorkommt – kurze Strophen eiliger Laute, die unmittelbar aufeinander folgten. Nach etwa 20 min wurde das Männchen wieder hinzugesetzt, und ich konnte messen, daß die durchschnittliche Anzahl der Laute pro Strophe stieg und damit die Strophen insgesamt länger wurden. Statt einem Durchschnitt von 5,1 Lauten pro Strophe äußerte das Weibchen nun etwa 8 Geräusche in jeder Strophe. Die Messung der Dauer einzelner Strophen ergab etwa gleiche Proportionen. Neben einer Änderung der zeitlichen Verhältnisse konnte man deutlich vernehmen, daß das Weibchen in den ersten 4 min nach dem Wiedereintreffen des Männchens lauter zirpte.

8. Funktionsmorphologische Befunde

1. Vorbemerkung

Von den aus Sonagrammen ersichtlichen Befunden her bestand Anlaß zu prüfen, ob Männchen und Weibchen in ihren Stridulationsorganen gleiche Strukturen zeigen oder ob sie diesbezüglich sexualdimorph sind, also eine unterschiedliche Ausbildung des Organs das morphologische Substrat zu geschlechtsspezifischen „Stimmen“ bildet. Einer der maßgeblichen morphologischen Faktoren für die Stimmlage, in der die Totengräben zirpen, ist neben der Größe und Gestalt beider an der Lauterzeugung mitwirkenden Teile das Querleistenmuster der Pars stridens.

Aus technischen Gründen wurde bisher von einer Untersuchung der physikalischen Eigenschaften der als Schallmembran wirkenden Elytren auf Geschlechtsdimorphismen abgesehen. Auch sind die physikalischen Daten des Resonanzraumes zwischen den Alae und den Elytren in folgenden Arbeiten zu berücksichtigen, sowie jener Raum zwischen den Tergiten und den Alae, vielleicht auch beide Räume gemeinsam, da das 2. Flügelpaar seiner Feinheit wegen keine trennende Struktur darzustellen braucht.

2. Morphologie der Pars stridens

Betrachtet man die Pars stridens bei einer größeren Anzahl von Individuen, so stellt man fest, daß ihre Länge etwa proportional der Körperlänge ist. Sie betrug bei den von mir untersuchten Tieren wenig mehr als ein Zehntel der Körperlänge und lag zwischen 1,7 mm und 2,2 mm, womit die Feile die gesamte Breite des 7. Tergits einnahm.

Die paarigen Organe liegen nicht genau in Richtung der Körperachse, sondern bilden ein spitzes, caudal nicht ganz schließendes „V“, dessen beide Schenkel etwas geschwungen sind (Bild 11). Der von ihnen eingeschlossene Winkel ließ sich je nach Beleuchtung und Rekonstruktion durch Serienfotos zwischen 9° und 16° ermitteln, wobei aber die niederen Werte häufiger sind und auch für einen Durchschnittswert repräsentativer sein mögen.

Die Kürze der Querleisten am Anfang und Ende der Struktur bedingt, daß die Pars stridens dort deutlich schmaler und stumpf abgerundet erscheint. Für die Lautäußerung sind wohl die jeweils 2 oder 3 abschließenden Querleisten somit kaum von Bedeutung, zumal sie ein flacheres Relief aufweisen als jene, die weiter innen gelegen sind. Im Einzelnen erhielt ich die in Tab. 10 wiedergegebenen Werte:

Tabelle 10/Table 10

Geschlecht	Länge der Pars stridens	Anzahl der Querleisten	Querleisten pro mm
Weibchen	2,19 mm	133	61
Weibchen	1,745 mm	144	82,5
Männchen	1,77 mm	131	74

Zunächst fällt bei den Werten der Weibchen auf, daß das zweite Tier trotz etwa 20 % kürzerer Feile eine um 8 % höhere Anzahl von Querleisten zeigt, womit der Quotient der Querleisten pro mm um 13,5 % steigt. Schon diese beiden Werte demonstrieren, daß die Variationsbreite der Ausmaße dieses Organs allein bei einem Geschlecht schon recht groß sein muß. Ferner ist bereits aus diesen drei Werten ersichtlich, daß die Variationsbreiten der Gesamtlängen der Pars stridens sowie auch der aufgeführte Quotient bei den beiden Geschlechtern nicht nebeneinander liegen. Jene des Männchens befinden sich vielmehr mitten zwischen den bei den Weibchen gefundenen Werten.

Von diesen Befunden ausgehend ist eine unterschiedliche „Stimme“ der männlichen und weiblichen Totengräber aufgrund dieser Struktur nicht zu erwarten. Auch bei der Gesamtzahl der Querleisten ergibt sich mit den nächstliegenden Werten von 131 beim Männchen und 133 beim Weibchen kein signifikanter Unterschied: da ja auf der Feile an beiden Enden je 2 bis 3 flachere Querleisten liegen, die bei der Lauterzeugung wenig wirksam sind, müßten die sich naheliegenden Extremwerte der Variationsbreiten dieses Maßes deutlich und nicht weniger als 2 % nebeneinander liegen. Außerdem kann die Gesamtzahl bei der rechten und der linken Feile eines Individuums schon um mehr als 2 % schwanken.

Zwar handelt es sich bei dem vorliegenden Exemplar um ein nur kleines bis mittelgroßes Männchen, und die Vermutung liegt nahe, daß größere männliche Käfer auch höhere

Necrophorus vespillo

Stridulationsorgan Pars stridens

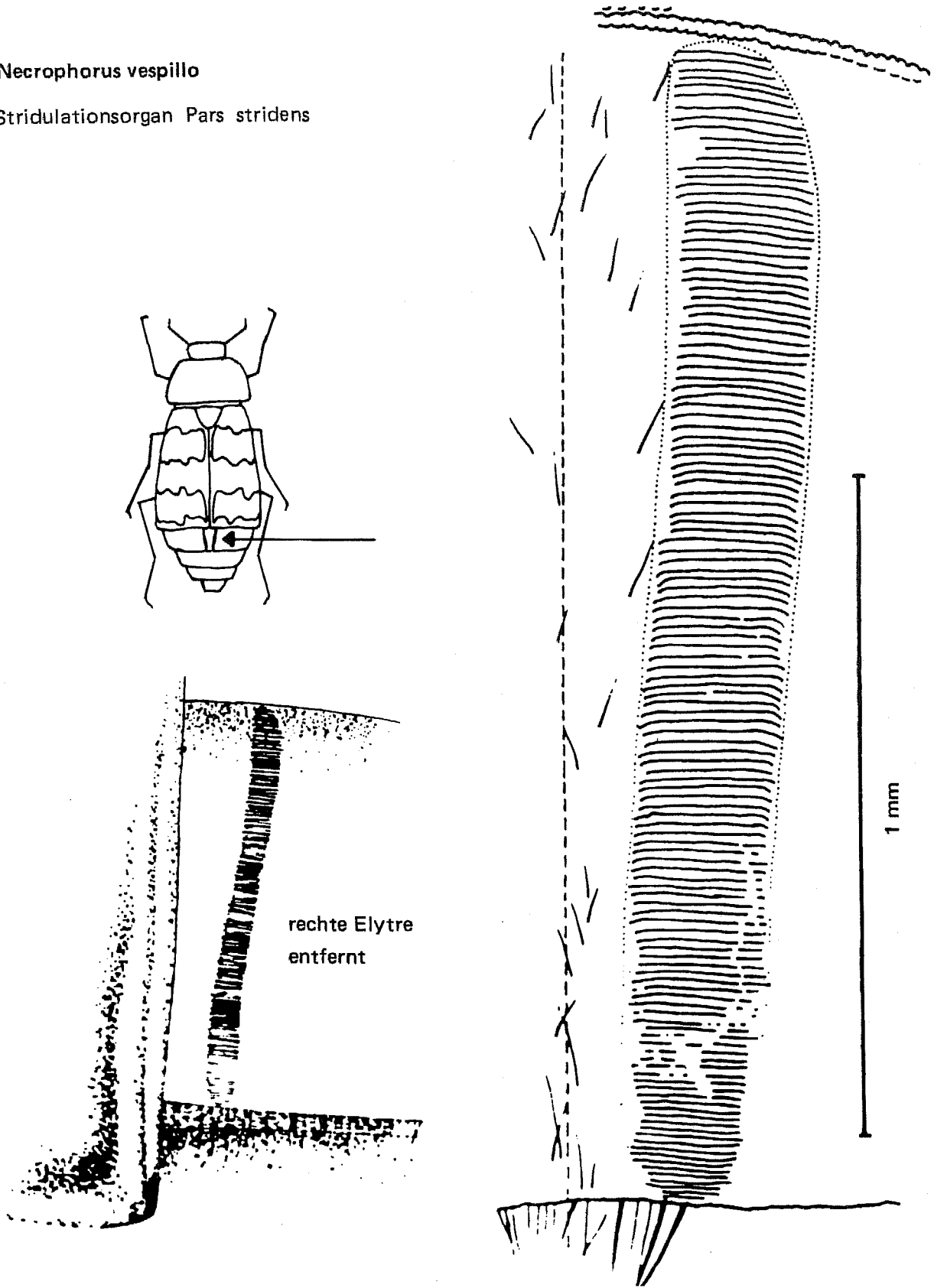


Bild 11. Übersicht und Detail einer Pars stridens von *N. vespillo*, ♂. Links oben: die symmetrisch zur Körperachse auf dem 7. Tergit liegenden beiden Feilen (Pfeil). Körperhaltung in diesem Schema etwas gestreckt, als ob das Tier zu einer Zirpbewegung aushole. Links unten: rechte Pars stridens und linke Elytre. Rechts: die Feile eines ♂. Körperachse gestrichelt

Figure 11. Total and detailed view of Pars stridens of *N. vespillo*, ♂. Top left: arrow points at stridulatory apparatus on 7. abdominal tergite shown slightly stretched as in chirping. Bottom left: right Pars stridens and left elytra. Right: Pars stridens of a male. Dashed line indicates sagittal plane of abdomen

Zahlen von Querleisten aufweisen, doch reichen die genannten Werte bereits aus, um auf unterschiedlichen Feilenmustern beruhende eventuelle Stimmen beider Geschlechter zu falsifizieren. Eine statistische Untersuchung dieses Organs lag des weiteren nicht im Bereich der Fragestellung.

IV. Diskussion

Unter den verschiedensten Aspekten weicht die Gattung *Necrophorus* von den anderen Silphidae ab. Im Gegensatz zu den übrigen Angehörigen dieser Käferfamilie, von denen sie auch morphologisch deutlich unterschieden sind, zeigen die Totengräber hochkomplizierte Verhaltensweisen, die den Besitz einer großen Anzahl von Instinkten und AAMs voraussetzen. Die sozialen Instinkte, besonders jene, die ein solch komplexes Brutpflegeverhalten ermöglichen, führen weiter zu Fragen der Evolution. In tertiären Formationen ist nur ein einziger Fund aus dem Mitteleozän der Geiseltaler Braunkohle bekannt: *Eosilphites decoratus* Haupt (MÜLLER, 1963). Der Habitus jener Form ist weit weniger oval als jener der meisten rezenten Silphidae, erreicht jedoch nicht entfernt die recht viereckigen Umrisse der Totengräber. Auffällig ist für die heutigen Necrophorini, daß sie in quasi allen Erdteilen durch morphologisch recht ähnliche Vertreter repräsentiert sind. Da es keine rezenten Zwischenformen zu den übrigen Silphidae gibt, könnte sich ihre Abspaltung stammesgeschichtlich bereits sehr früh vollzogen haben. Die explosive Evolution der Säuger an der Wende Kreide-Tertiär bot auch Invertebraten neue ökologische Nischen, welche von den Vorläufern der Totengräber entsprechend besetzt werden konnten. Der Erwerb der hier vorkommenden Verhaltensmuster kann schon recht früh geschehen sein, zumal keine sich ähnlich verhaltenden ökologischen Konkurrenten existieren und sich genetisch fixierte Verhaltensbilder oft als phylogenetisch recht stabil erwiesen haben.

Die Mannigfaltigkeit ihrer ethologischen Phänomene und auch die Ausbildung der ihnen zugrunde liegenden morphologischen Substrate (Gehörorgane usw.) weisen einen Evolutionsgrad der Gattung aus, der für die Coleopteren einmalig ist. Da, wie bereits erwähnt, viele Polyphage Johnstonsche Organe besitzen und diese seit langem bei Adephagen als Gehörorgane bekannt sind, wäre ein Phonorezeptor zunächst hier zu suchen. Ferner könnten Borsten als Rezeptoren wirken oder auch funktionelle Einheiten von Borsten und anderen Organen, z.B. solchen, die als Resonatoren wirken und von den Sensillen berührt werden.

Die mit der Morphologie der Stridulationsorgane eng verknüpfte Frage der verschiedenen, zur Lauterzeugung dienenden Bewegungen läßt sich durch eine weitere Überlegung ergänzen. BAIER (1930) beschreibt diese Bewegungen als einfach und kunstlos. Seine davon angefertigten Diagramme zeigen in der Tat auch keine besonders bemerkenswerten Modifikationen. Ihre Töne und Geräusche können von den Käfern jedoch nur durch 3 hiermit verknüpften Faktoren verändert werden, nämlich

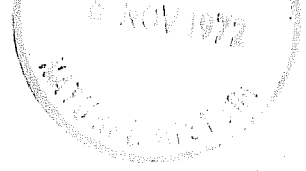
1. durch die Geschwindigkeit der Pars stridens in horizontaler Richtung, was maßgeblich die Tonhöhe beeinflusst,
2. durch vertikale Bewegungen des Abdomens auf die Schrillkante zu oder von ihr fort, was die zeitliche Länge der Laute mitbestimmt, und
3. durch den Auflagedruck, der durch Ausübung von Kraft in der gleichen Richtung reguliert wird und sich auf die Tonqualität auswirkt.

Die in den graphischen Darstellungen dieser Arbeit gezeigten verschiedenen Zirplante von *N. vespillo*, welche die Modulierfähigkeit der Äußerungen eindrücklich demonstrieren, können nur dann vom gleichen Stridulationsorgan produziert worden sein, wenn dieses sich in einer aufs feinste regulierbaren Weise bewegen läßt. Dies muß besonders deshalb gefordert werden, weil die sklerotisierten Teile des Apparates nur in einem für die Modulation von Geräuschen unerheblichen Ausmaß verformbar sind.

Literaturverzeichnis

- ABBOTT, C. E.: Experimental data on the olfactory sense of Coleoptera, with special reference to the Necrophorini. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 20, 207–219, 1927.
- AUTRUM, H.: Schallempfang bei Tier und Mensch. *Naturwissenschaften* 30, 69–85, 1942.
- BAIER, L. J.: Contribution to the physiology of the stridulation and hearing in insects. *Zool. Jb. (Abt. Physiol.)* 47, 151–248, 1930.
- BENICK, L.: Zur Biologie des *Necrophorus vestigator* Herschel nebst Beschreibung der Larve und Nympe. *Entomol. Bl.* 8, 197–203, 1949.
- BLISS, E.: *Necrophorus* secondary sexual differences. *Entomol. News* 60, 197–204, 1949.
- BOECKH, J.: Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf den Antennen des Totengräbers (*Necrophorus*, Coleoptera). *Z. vergl. Physiol.* 46, 212–248, 1962.
- BÜCKMANN, D.: Zur Frage der Funktion der Insektenfühler als Schweresinnesorgan. *Naturwissenschaften* 42, 1955.
- BUSNEL, R. G.: *Acoustic Behaviour of Animals*. Elsev. Publ. Comp. Amsterdam/New York, 1963.
- CLOUTIER, E. J., S. D. BECK, D. J. R. McLEOD and SILHACEK: Neural transplants and insect diapause. *Nature* 195, 1222–1224, 1962.
- DUMORTIER, B., in R. G. BUSNEL: *Acoustic Behaviour of Animals*. Elsev. Publ. Comp. Amsterdam/New York, 1963.
- ERNST, K. D.: Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera). *Z. Zellforsch.* 94, 72–102, 1969.
- FABRE, J. H.: *Bilder aus der Insektenwelt*. Franckh'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1908.
- GRAF, W.: Zur Verwendung von Geräuschen in der außereuropäischen Musik. *Jb. musik. Volks- u. Völkerk.* 2, 59–90, 1966.
- LEECH, H. B., and S. ARM: The family history of *Necrophorus conservator* WALKER. *Proc. Entomol. Soc. Washington* 36, 36–40, 1934.
- McINDOO, N. E.: The senses of insects compared to those of higher animals. *Proc. Entomol. Soc. Washington* 40, 252–254, 1938.
- MILLORA, P.: Recherches sur les organes scolopidieaux de la base des antennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord* 38, 32–44, 1948.
- MÜLLER, A. H.: *Lehrbuch der Paläozoologie*, Bd. II, Teil 3. Gustav-Fischer, Jena, 1963.
- NIEMITZ, C., und A. KRAMPE: Gehörsinn bei polyphagen Käfern nachgewiesen. *Naturwissenschaften* 58, 368–369, 1971.
- NIEMITZ, C., und A. KRAMPE: Untersuchungen zum Orientierungsverhalten der Larven von *Necrophorus vespillo* F. (Silphidae, Coleoptera). Im Druck.
- PUKOWSKI, E.: Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 27, 518–586, 1933.
- PUMPHREY, R. J.: Hearing in insects. *Biol. Rev.* 15, 107–132, 1940.
- TEMBROCK, G.: *Tierstimmen*. A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg, 1959.
- XAMBEU, F.: Moeurs et métamorphoses d'insectes. *Rev. Entomol.* 17/18, 48 ff, 1898.

3/1972



forma et functio

An International
Journal
of Functional Biology

Pergamon Press

Vieweg