

## Einleitung.

Über den auffälligen Instinkt der Totengräber (*Necrophorus fabricius*), kleine Aser zu vergraben, ist zuerst von GLEDITSCH (1752) berichtet worden. Mit Hilfe von Versuchen, in deren Verlauf den Käfern verschiedenartige kleine Tierleichen zur Verfügung gestellt wurden, gelang es GLEDITSCH, die Grabarbeit der Totengräber mit ihrer Fortpflanzung in Beziehung zu setzen. Auf Anregung des Apothekers MELAT aus Bremen (1755), der unabhängig von dem erwähnten Bericht die Bestattung eines Maulwurfs durch die Totengräber verfolgte und in ihr eine Äußerung der Brutfürsorge erkannte, beschäftigte sich auch A. I. RÖSEL von ROSENTHOF (1761) mit den Lebensäußerungen der Totengräber. Seine Ergebnisse finden wir in der berühmten gewordenen „Insektenbelustigung“ — ausgerüstet mit kolorierten Abbildungen von Imago, Larve und Puppe — niedergelegt. Diese Schilderung gibt in großen Zügen die Lebensgeschichte der Totengräber (*N. vespillo*) wieder.

Aus der Angabe von GLEDITSCH (1752), daß Totengräber einen Stab, auf den der Kadaver einer Kröte gespießt war, durch Unterwühlen zum Umfallen gebracht hatten, schloß LACORDAIRE auf die „Intelligenz“ dieser Käfer<sup>1</sup>. Erst der französische Forscher I. H. FABRE<sup>2</sup> zerstörte die Fabel von der „Intelligenz“ der Totengräber, indem er an der Hand zahlreicher exakt durchgeführter Versuche bewies, daß sich die Handlungen dieser Tiere nur innerhalb des Rahmens festgelegter Instinkte bewegen, nicht aber als erste Zeichen einer „Vernunft“ zu deuten sind.

Wenn auch die Untersuchungen FABRES in dieser Hinsicht zu völliger Klarheit führten, so entsprang seinen Beobachtungen doch andererseits ein neues Problem, das der Forscher wohl als solches empfunden hat, nicht aber zu lösen vermochte. Dieses neue Problem liegt darin, daß an einem vergrabenen Aas höchst zweckmäßigerweise immer ein einziges Totengräberpärchen zurückbleibt, auch dann, wenn mehrere Käfer bei der Arbeit tätig gewesen sind. Die Frage, wie diese Erscheinung zu erklären sei, wurde zwar in neuerer Zeit von tierspsychologischen und tiersziologischen Gesichtspunkten aus erörtert (REUTER, 1913; SCHRÖDER, 1929), hat jedoch bis jetzt keine befriedigende Lösung gefunden. Auf die Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimen Regierungsrates Prof. Dr. zur STRASSEN, stellte ich mir die Lösung des genannten Problems zur Aufgabe.

Ihre Erfüllung setzte genaueste Kenntnis des ganzen Grabvorganges, innerhalb dessen sich die Isolation eines Pärchens aus einer größeren Anzahl von Individuen vollziehen mußte, voraus, was nur durch ausgedehnte Versuche, vor allem auch in freier Natur, erreicht werden konnte. Dadurch aber wurde ich — über die gestellte Aufgabe hinaus — tiefer in das Studium der allgemeinen Ökologie der Gattung *Necrophorus* hineingeführt.

Die Untersuchungen wurden an folgenden Arten ausgeführt: *Necrophorus germanicus* L., *humator* OL., *vespillo* L., *vespilloides* HERBST, *investigator* ZERTT., *fossor* ER. (*interruptus* STEPH.) Bis auf die Art *germanicus*, deren Vertreter mir vorwiegend aus Danzig zugesandt wurden, köderte ich die Tiere in der Umgebung von Frankfurt a. M.

## A. Allgemeine Lebenserscheinungen der Imago.

## 1. Vorkommen.

## a) Häufigkeit.

Wenn in Frankfurts Umgebung auch nicht alle Arten der Gattung *Necrophorus* vorkommen, so sind doch *humator*, *vespillo*, *vespilloides*, *fossor* und *investigator* mit Sicherheit zu erlangen. Die ersten drei

<sup>1</sup> LACORDAIRE: L'intervention de la raison, Bd. 2, S. 461. 1834—38.

<sup>2</sup> FABRE, I. H.: Souvenirs Entomologiques, Bd. 6, S. 113—152. 1899.

(Aus dem Zoologischen Institut Frankfurt a. M.)

## ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN NECROPHORUS F.

Von

ERNA PUKOWSKI.

Mit 25 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. Juni 1933.)

## Inhaltsverzeichnis.

Einleitung . . . . .	Seite
A. Allgemeine Lebenserscheinungen der Imago . . . . .	519
1. Vorkommen . . . . .	519
a) Häufigkeit . . . . .	519
b) Umweit . . . . .	521
c) Zeitliches Auftreten . . . . .	524
2. Ernährung . . . . .	525
3. Fortpflanzungsbiologie . . . . .	530
1. Beziehungen der Käfer zueinander . . . . .	530
a) Anlockung des Weibchens . . . . .	530
b) Zustandekommen der Isolation eines Pärchens aus einer größeren Anzahl von Individuen und die sich hieraus ergebenden Folgerungen . . . . .	532
c) Ökologie der Kämpfe . . . . .	538
d) Kämpfe mit art- oder rassefremden Totengräbern . . . . .	539
e) Verlauf der Kämpfe . . . . .	541
f) Beziehungen zwischen den Partnern eines Pärchens . . . . .	544
2. Beziehungen der Käfer zu den Nachkommen . . . . .	545
a) Vorsorge für die Brut . . . . .	545
b) Prüfung der für die Brut bestimmten Nahrung . . . . .	545
c) Vergraben eines Kadavers . . . . .	546
d) Umgestaltung des Kadavers und Ausbau der Krypta . . . . .	552
e) Eiablage . . . . .	555
f) Anfeuchten und Vorverdauen des Kadavers . . . . .	556
g) Beteiligung des Männchens an der Vorsorge für die Brut . . . . .	559
h) Brutpflege . . . . .	560
i) Die Brut zur Zeit der larvalen Entwicklung . . . . .	562
j) Fütterung der Larven . . . . .	569
k) Ökologie der Fütterung . . . . .	574
l) Verteidigung der Larven und ihrer Nahrung . . . . .	577
m) Instandhaltung der Krypta . . . . .	580
n) Beteiligung des Männchens an der Brutpflege . . . . .	581
o) Entwicklung der ausgewachsenen Larve zum Jungkäfer . . . . .	582
4. Zusammenfassung . . . . .	584
5. Literaturverzeichnis . . . . .	585

Arten finden sich in großer, *investigator* und *fossor* in geringerer Menge. Recht selten ist *germanicus*, noch seltener *vestigator* HERSCHEL.

Um der Totengräber habhaft zu werden, richtete ich „Massenköder“ von folgender Beschaffenheit ein: Einen Eimer, dessen Boden für den Abfluß des Regenwassers fein durchlöchert wird, füllt man 10—15 cm hoch mit Erde an. Hinein legt man ein leicht verwesendes großes Stück Fleisch und stellt das Ganze so, daß es den Sonnenstrahlen nicht unmittelbar ausgesetzt ist, doch luftig genug, um den Aasgeruch ungehindert abströmen zu lassen. Die herbeifliegenden Käfer können leicht zum Köder gelangen; aber dort sind sie gefangen, da ihnen der engbegrenzte Raum zu wenig Platz zum Abflug läßt und sie die glatten und steilen Wände des Eimers nicht erklimmen können. Zudem machen die wenigsten einen Fluchtversuch, da sie reiche Beute finden und ihnen die Erdschicht eine Möglichkeit zum Unterschlupf bietet. Alle 10—14 Tage werden die Fallen mit neuem Fleisch beschickt und können auf diese Weise fortlaufend benutzt werden.

Um einen ungefähren Eindruck von der Häufigkeit der Totengräber zu geben, lasse ich 3 Tabellen folgen, die die *Gesamtausbeute* an solchen „Massenködem“ wiedergeben. Der Fang wurde jeweils gemacht, nachdem das Fleisch 3—4 Tage bei warmer Witterung ausgelegt hatte. An den Massenködem M.S., M.E. und M.W. fanden sich die genannten Käferarten in folgendem Zahlenverhältnis vor:

1. M. S. 14. 5. 32, Frankfurt a. M., Stadtwald, Lange Schneise, Mischwald. Boden: humoser Sand.

<i>Necrophorus vespillo humator</i> . . . . .	7
<i>Necrophorus vespillo vespilloides</i> . . . . .	5
<i>Ooecoptoma thoracica</i> . . . . .	69
<i>Thanatophilus sinuatus</i> . . . . .	53
<i>Catops Watsoni</i> . . . . .	2
<i>Geotrupes silevaticus</i> . . . . .	3
<i>Onthophagus coenobita</i> . . . . .	102
<i>Hister cadaverinus, striola, unicolor</i> . . . . .	1
<i>Abax ater</i> . . . . .	55
<i>Staphyliniden</i> . . . . .	1
	42

2. M. E. 22. 5. 32, Erzhausen, Laubwald, Boden: toniger Sand.

<i>Necrophorus vespillo humator</i> . . . . .	6
<i>Necrophorus vespillo vespilloides</i> . . . . .	21
<i>Ooecoptoma thoracica</i> . . . . .	35
<i>Thanatophilus sinuatus</i> . . . . .	62
<i>Geotrupes silevaticus</i> . . . . .	42
<i>Onthophagus coenobita</i> . . . . .	2
<i>Hister cadaverinus, striola, unicolor</i> . . . . .	349
<i>Saprinus semistriatus</i> . . . . .	8
<i>Carabus glabratus</i> . . . . .	61
<i>Carabus catenulatus</i> . . . . .	1
<i>Staphyliniden</i> . . . . .	3
	11
	47

3. M. W. 15. 5. 32, Walldorf am Gundhof, kleine Fichtenparzelle von Mischwald umgeben, 10 m von einer Wiese, Boden: humoser Sand.

<i>Necrophorus vespillo humator</i> . . . . .	7
<i>Necrophorus vespillo vespilloides</i> . . . . .	9
<i>Ooecoptoma thoracica</i> . . . . .	13
<i>Thanatophilus sinuatus</i> . . . . .	29
<i>Geotrupes silevaticus</i> . . . . .	7
<i>Hister cadaverinus, striola, unicolor</i> . . . . .	7
<i>Saprinus semistriatus</i> . . . . .	26
<i>Staphyliniden</i> . . . . .	1
	60

Aus dieser Aufstellung ist ersichtlich, daß die Totengräber keineswegs so selten sind, wie man auf Zufallsfunde hin annehmen könnte.

#### b) Umwelt.

Das Absuchen zahlreicher Köder bot mir Gelegenheit, das Vorkommen der um Frankfurt a. M. häufigsten Species (*humator*, *vespillo*, *vespilloides*) in bezug auf ihre Umwelt zu studieren und die gewonnene Auffassung in systematisch angestellten Versuchsreihen zu erhärten.

Die Fallen wurden in den verschiedensten Gegenden von Frankfurts näherer und weiterer Umgebung aufgestellt und die gefangenen Tiere nach Zeit, Zahl und Art registriert, wie die folgenden aus einer größeren Reihe willkürlich herausgegriffenen, in Tabelle I wiedergegebenen Protokolle zeigen mögen.

Tabelle I. Die Artenverteilung der im Mai 1931 an verschiedenen Plätzen geköderten Totengräber.

Massenköder Datum . . . . . Art des Köder- platzes . . . . .	I	II	III	IV	V	VI
	19. 5. 31	19. 5. 31	18. 5. 31	17. 5. 31	21. 5. 31	15. 5. 31
<i>humator</i> . . . . .	17	24	—	—	—	8
<i>vespillo</i> . . . . .	—	—	12	32	—	16
<i>vespilloides</i> . . . . .	17	19	—	—	39	13
				Wiese	Nadel- wald	Mischwald und Wiese

Die Massenköder sind mit den Zahlen I—VI bezeichnet. Alle hier angegebenen Funde wurden zur selben Jahreszeit, nämlich Mitte Mai 1931, gemacht. M (Massenköder) I und M II liegen im Taunus nahe Eppstein. Weites Mischwaldgebiet (*Pinus* und *Fagus*) ist die nächste und fernere Umgebung. M III und M IV befinden sich auf den Wiesen bei Ginnheim und Rödelheim im Niddatal, das sich bis zum Taunusfuß hinzieht. M V steht inmitten eines größeren, sehr trockenen Nadelholzbezirkes im Frankfurter Stadtwald. M VI ist im Mischwaldgebiet (*Pinus*, *Picea*, *Fagus*) bei Walldorf, und zwar dicht am Waldrand gelegen, unweit ausgedehnter Wiesenflächen. So vereint M VI in sich die Umweltbedingungen der vorher erwähnten Plätze.

Nach Tabelle I finden sich im Mischwaldgebiet von Eppstein an M I und II zusammen 41 Individuen von *humator* und 36 von *vespilloides*, darunter nicht ein einziges Exemplar von *vespillo*. Und dies zur selben Zeit, da auf Gimheims und Rödelheims Wiesen, in M III und M IV, 44 Exemplare von *N. vespillo* gefunden wurden. M III und M IV zeigen dagegen einheitlich *vespillo*-Material. Die Ausbeute im Kiefernbestand bringt wiederum ein neuartiges Bild. Hier in M V tritt das Dominieren von *vespilloides* deutlich zutage. Nur an M VI sind drei *N.*-Arten gemeinsam zu finden.

Es ergibt sich also, daß die Funde an den einzelnen Fangstellen zur gleichen Jahreszeit bezüglich der Artenverteilung keineswegs alle untereinander gleich sind. Vielmehr tritt deutlich eine bestimmte Gesetzmäßigkeit des Vorkommens in Erscheinung: *Der Lebensraum von N. vespillo ist das Wiesengelände, während humator und vespilloides im Walde heimisch sind.* M VI erhält, da seine Umgebung sowohl von Mischwald als auch von Wiesen gebildet wird, die Bedeutung eines Kontrollversuchs. Demgemäß finden sich Exemplare von *humator* und *vespilloides*, die dem Walde eigen sind, sowie eine beachtliche Menge von *vespillo*, die aus den benachbarten Wiesen stammen. Die in der mitgeteilten Tabelle enthaltenen Käferzahlen erscheinen vielleicht gering. Da sich aber die nicht angeführten Protokolle desselben Jahres, sowie die Aufzeichnungen aus den Jahren 1929, 1930 und 1932, die sich im ganzen auf 2357 Exemplare erstrecken, eng an die gegebenen anlehnen, wird ein zufälliges Geschehen ausgeschlossen.

Naturgemäß muß die Zugehörigkeit einer Art zu einer ganz bestimmten Umgebung aus den Protokollen um so eindeutiger ablesbar sein, je einseitiger und ungestörter von fremden Einsprenglingen uns ein Lebensraum entgegentritt. Für die Art *vespillo* war es mir möglich, in einem praktisch unumschränkten Wiesengebiet einen Probeversuch anzustellen. Er wurde ausgeführt im Großen Werder im Freistaat Danzig an einer Stelle, von der aus viele Kilometer im Umkreis kein Wald zu finden ist. Der Versuch lieferte 64 Exemplare von *vespillo* und einen *N. vestigator* (die letztgenannte Art habe ich ihrer Seltenheit wegen außer Acht gelassen). Da ich im Freistaat Danzig auf anderem Gelände sämtliche in dieser Arbeit einbezogenen Arten ködern konnte, so ist das Ergebnis eine einwandfreie Bestätigung der Frankfurter Resultate. Wenn es in Frankfurt trotz der geringen Ausdehnung der betreffenden Areale möglich war, eine Korrelation von Art und Umgebung zu konstatieren, so beweist dies eine beträchtliche Umwelttreue der Species. Besonders gilt dies für die Arten *humator* und *vespilloides*, die im allgemeinen schon etwa 100 m vom Waldrand entfernt nicht mehr gefunden wurden, während *vespillo* bis zu einem Kilometer in den Wald hinein vordringt.

Das Protokoll von M V in Tabelle I scheint zu der Annahme zu berechtigen, daß *N. vespilloides* vorwiegend in Nadelholzbeständen zu

finden ist. Demnach wäre sein Vorkommen im Mischwald auf die Gegenwart der eingesprengten *Pinus*-bestände zurückzuführen, während *N. humator* speziell der Bioönose des Laubwaldes einzufügen wäre. Obgleich diese Hypothese durch zahlreiche Protokolle gestützt wird, treten dennoch, wenn auch vereinzelt, Ergebnisse auf, die sich ihr direkt entgegensetzen. Ein Blick auf die Ökologie der *Necrophori* verhilft uns jedoch dazu, den scheinbaren Widerspruch zu lösen. Weil eben die Totengräber kleine Äser als Nahrung für ihre Nachkommenschaft vergraben, sind sie von der Beschaffenheit des Bodens abhängig; dieser aber wird je nach Material und Bedeckung der Arbeit ungleiche Hindernisse entgegenstellen. Der *Nadelwald*, der im Frankfurter Gebiet zum größten Teil als Kiefernwald auftritt, steht hier vorwiegend auf sehr trockenem, sandigem Boden. Der Boden ist nahezu frei von wurzelnden Kräutern, bedeckt von einer gleichmäßigen Rohhumusschicht, der Nadelstreu, die hier und da von kleinen Moosrasen (*Hypnum*-, *Polytrichum*-Arten) unterbrochen wird. Anders der Boden feuchter *Laubwälder*. Er ist in Westdeutschland meist dunkelbrauner bis schwarzer krümeliger Humus und hat einen weit höheren Feuchtigkeitsgehalt als der Sandboden des Kiefernwaldes. Seine Bedeckung mit Laubstreu und lockerem Wurzelgeflecht der Bodenpflanzen nimmt hinsichtlich der Widerstandsfähigkeit der Bodendecke gegen mechanische Zerstörung eine Mittelstellung ein zwischen der losen Nadelstreu des Kiefernwaldes und dem dichten Wurzelfell der Wiesen. Der Boden der *Talwiesen* schließlich (und nur solche sind hier gemeint) ist schwer, feucht bis naß. Er trägt das überaus dichte Wurzelgeflecht der ihm vorwiegend bedeckenden Gramineen.

Die beschriebenen Böden weichen in ihrer Beschaffenheit so stark voneinander ab, daß es verständlich wäre, wenn jede *N.*-Art eine ihren Grabfähigkeiten und Instinkten adäquate Umgebung bevorzugte. Nun gibt es aber auch tonig-sandige Laubwaldböden und feuchte bis moorige Kiefernwaldböden. An solchen Stellen erscheint dann ausnahmsweise das Bild umgekehrt: Im *massen* Kiefernwald herrscht *N. humator*, im *trockenen* Laubwald *N. vespilloides* vor. Und so erklärt sich denn der oben erwähnte Widerspruch. Die Ausnahmen liefern sogar den besten Beweis, daß der Boden unter allen Eigenschaften ihres Lebensraumes der für die Totengräber wichtigste Faktor ist.

Die erwähnten extremen Abweichungen von der Regel sind in der Frankfurter Umgebung selten. Häufiger findet man, daß sich das Zahlenverhältnis zwischen *vespilloides* und *humator* im Mischwald zugunsten der einen oder anderen Seite nur etwas verschiebt, je nachdem der Versuch in einem mehr trocken-sandigen oder mehr feucht-humosen Mischwald angestellt wurde. Beispielsweise zeigt die Ausbeute von M I und M II im Mischwaldgebiet des Tannus nach Tabelle I das Verhältnis von 41:36, wobei der Art *humator* die größere Menge zukommt. Im Mischwald des sandigen Stadtwaldes finden sich ebenfalls beide Arten, doch in

einem gänzlich veränderten Verhältnis: (Protokoll M.S., S. 520) 7 *N. humator* und 69 *N. vespilloides*. Die 5 Exemplare von *N. vespillo* dürften aus anschließendem Wiesengelände angefliegen sein.

*Vorwiegend ist demnach*, abgesehen von den erwähnten Ausnahmen, *im Kiefernwald N. vespilloides, im feuchten Laubwald aber N. humator* zu erwarten, während *N. vespillo auf der Wiese beheimatet ist* und nur auf eine Strecke weit in den Wald gelockt werden kann.

### c) Zeitliches Auftreten.

Die Massenköder werden während der wärmeren Jahreszeit kontinuierlich von *Necrophorus*-Arten besucht. Das mehr oder minder frühzeitige Erscheinen der Käfer im Frühjahr sowie ihr Verschwinden im Herbst ist naturgemäß von der Gunst oder Ungunst der Witterung abhängig. Im Jahre 1930, das uns ein warmes Frühjahr brachte, fanden sich schon am 4. April die ersten Totengräber ein, und zwar nur von der Art *humator*, obgleich die Köderstelle am Rande eines kleinen, feuchten Laubwäldchens inmitten weiter Wiesenflächen für *vespillo* gleich günstig war. *N. vespillo* trat im selben Jahre erst 16 Tage später auf. Ob es sich hier um ein typisches Verhältnis handelt, konnte ich leider nicht nachprüfen, da in den folgenden Jahren 1931 und 1932 ein kaltes Frühjahr die Tiere bis zum Mai zurückhielt und sie zu dieser Zeit gemeinsam zur Stelle waren. Während *humator, vespillo* und *vespilloides* ungefähr gleichzeitig auftreten und zum Winterschlaf verschwinden, machen *fossor* und *investigator* eine auffällige Ausnahme. In der Zeit von April bis Mitte Juni sucht man vergebens nach diesen Arten, die ich im Verlauf von drei Sommern (1930, 1931, 1932) ausnahmslos erst von Ende Juni oder Anfang Juli an gefunden habe. Das späte Erscheinen dieser Species hängt mit ihrem Individualzyklus zusammen, der im Verhältnis zu den 3 anderen Arten *humator, vespillo, vespilloides* um Monate verschoben ist, wie noch näher erörtert werden soll (S. 583).

An besonders warmen Novembertagen trifft man noch hie und da fliegende *Necrophori*. In der Regel aber beginnen alle hiesigen Arten Anfang bis Mitte Oktober ihren Winterschlaf.

Obgleich Totengräber zu den häufigen Tieren gerechnet werden dürfen, begegnet man ihnen ohne Zuhilfenahme eines Köders doch recht selten. Dies hat hauptsächlich seinen Grund in ihrer *nächtlichen Lebensweise*. Erst kurz nach Sonnenuntergang, frühestens kurz davor, kommt der Totengräber aus der Erde, in der er sich den Tag über verborgen gehalten hat. Ist man durch glücklichen Zufall Beobachter dieser Begebenheit, so sieht man, wie mit einer kleinen Erschütterung des Bodens zwei spielende Antennen auftauchen. Anscheinend prüft der Käfer durch seine Geruchsorgane die Umgebung. Erst danach verläßt das Tier den schützenden Bereich und erklimmt irgend einen Grashalm. Trotz seiner Größe und Schwere bringt er dies mit Geschicklichkeit zustande. Beugt

sich das Gras unter seiner Last zur Erde, wird ein anderer Halm erstiegen. Anscheinend leitet den Käfer ein Instinkt, sich etwas über den Erdboden zu erheben. Auf diese Weise vermag er erstens leichter Witterung von etwaigen Nahrungsquellen zu nehmen, zweitens kann er sich dadurch den Abfliegen erleichtern. Dort bleibt er, sich putzend und mit den Antennen spielend, sitzen, bereit seinen Flug zur Nahrungssuche zu beginnen.

Die Totengräber sind so ausgesprochene Dämmerungs- und Nüchtern-tiere, daß in einem gut gehaltenen Terrarium, das von 50—60 Käfern bewohnt wird, nur selten einer am Tage zum Vorschein kommt. Anders jedoch, wenn die Umweltsbedingungen für die Käfer ungünstig sind: starke Sonnenbestrahlung, hohe Wärmegrade, extreme Trockenheit, Enge des Käfigs und großer Hunger treiben sie auch tagsüber an die Oberfläche, auf der sie dann hastig umhertreiben und immer wieder Fluchtversuche unternehmen, indem sie wild umherfliegen. Dies sind jedoch so eindeutige Reaktionen auf abnorme Verhältnisse, daß sie dem vorher Gesagten keinen Abbruch tun.

In bestimmten Fällen kann *Necrophorus* allerdings auch am Tage im Freien angetroffen werden. Einerseits verweilen jene Tiere, die nachts ein Aas gefunden haben, auch tagsüber daran. Dabei verkriechen sie sich auf dessen Unterseite oder schlüpfen in irgendwelche darin vorhandene Hohlräume, in denen sie sich ungestört der Nahrungsaufnahme hingeben können. Andererseits sieht man öfters an windigen, aber sonnigen Frühlings- oder Spätherbsttagen, also kurz nach und vor dem Winterschlaf der Tiere, fliegende *Necrophori*. Wahrscheinlich treibt sie der Hunger dazu, da zu jenen Zeiten die Nächte für ihre Nahrungssuche zu kalt sind.

Ihrem Leben im Dunkel der Nacht oder der Erde entsprechend sind die Totengräber reizbar für helles Licht; doch ist der Grad der Empfindlichkeit individuell verschieden. Die Mehrzahl zieht sich bei plötzlicher Beleuchtung mit weißem Licht in die Erde zurück, einzelne beantworten einen starken Lichtreiz gar mit Thanatose, andere wieder lassen sich in ihrer Beschäftigung nur wenig stören. Bei stark gedämpftem Licht kann man fast alle Individuen ungestört beobachten. Deshalb wurde diese Beleuchtungsart zur Beobachtung auch größtenteils angewandt.

## 2. Ernährung.

In raschem Flug, dabei häufig und unvermittelt die Richtung wechselnd, durchstreifen die Totengräber Wald und Wiesen, bis ihnen der Wind den Duft eines Aases zuträgt. Sogleich wird der Flug gehemmt, in engem Kreise die Geruchsquelle umfliegen und schließlich auf ihr oder in ihrer nächsten Umgebung gelaundet. Im letzten Fall sieht man den Käfer mit schwingenden Antennen auf seinen Fund zuellen.

Obgleich sich die *Necrophori* durch den Aasgeruch anlocken lassen, sind sie keine ausschließlichen Aasfresser, sondern vorwiegend *Räuber*.

Schon vor mehr als 100 Jahren beobachtete ein englischer Forscher BELL wie Totengräber die Fliegenmaden aus einem Kadaver packten und verzehrten. Die Schilderung dieser Vorgänge, die erst 1873 veröffentlicht wurde, ist unbeachtet geblieben, und noch lange danach galt *Necrophorus* als typischer Aasfresser. Später haben CH. U. CLARK (1895) und W. T. DAVIS (1915) von neuem auf die räuberische Lebensweise hingewiesen. In neuester Zeit hat schließlich F. STEELE (1927) diese in einer Reihe von Versuchen an nordamerikanischen Totengräbern einwandfrei bewiesen und den Freßvorgang reizvoll und plastisch zu schildern gewußt.

Nach meinen Untersuchungen gilt die Vorliebe für Dipterenlarven auch für die Arten meines europäischen Materials. Es sei besonders darauf hingewiesen, daß auch *N. vespilloides* in seiner Ernährungsweise keine Ausnahme macht. Die Tatsache, daß diese Art bisweilen in faulenden Waldpilzen gefunden wurde, gab zu der Behauptung (CHENT und DESMAREST, 1851) Anlaß, daß *N. vespilloides* sich nicht von Aas, sondern nur von Pilzen nähre. Aber das ist falsch. Obwohl dieser Totengräber durch den Geruch sich zersetzender Pilze angelockt wird, macht er doch nur Jagd auf die in den Pilzen lebenden Dipterenlarven. Ein hungriges Männchen dieser Art sah ich in 35 Min. 17 Maden verzehren, worauf die Nahrungsaufnahme unterbrochen wurde.

Die Räubernatur der Gattung *Necrophorus* kommt am klarsten bei der Species *germanicus* zum Ausdruck. Diese großen, in der Nacht überaus agilen Tiere machen Jagd auf Geotrupen, sofern ihnen Fliegenmaden nicht erreichbar sind. KLINGELHOEFFER (1843) und SCHMIDT (1883) beobachteten je einen heftigen Kampf zwischen *N. germanicus* und *Geotrupes stercorarius* bzw. *matator*, und beide schlossen daraus auf räuberische Lebensweise des *germanicus*. Diese Vermutung konnte ich bestätigen. Ich ging von folgendem Gedankengang aus: Wenn die von den eben erwähnten Autoren beobachteten Fälle keine zufälligen Vorgänge darstellen, sondern *germanicus* vielmehr instinktmäßig Geotrupen jagt, so müßte zu erwarten sein, daß er auf den Geruch von Pferdemist, die typische Umgebung seines Beutetieres, positiv reagiert — wie *vespilloides* auf den Pilzgeruch. Um dies nachzuprüfen, wurde folgender Versuch angestellt. In ein geräumiges Terrarium (100:94:58 cm), in dem mehrere *germanici* gehalten wurden, brachte ich etwas Pferdekot. Die *Necrophori*, die bis zu diesem Augenblick anscheinend ziellos im Käfig umhergewandert waren, halten inne, lebhafte mit den Antennen schlagend, oder ändern sofort ihre Marschrichtung und eilen hastig dem Exkrementhaufen zu. Es wäre die Deutung möglich, daß der Wasser- oder Bakteriengehalt des frischen Dungs die *Necrophori* zur Annäherung verlocken könnte. Dem aber widerspricht das Verhalten der Käfer, nachdem sie sich der Duftquelle genähert haben. Keiner von ihnen beißt mit den Mandibeln in die Masse hinein, alle laufen wie suchend darüber hin und wenden hier und da mit Kopf und Halsschild einen größeren Mistbrocken um. Man

kann sich des Eindruckes nicht erwehren, als suchten diese Tiere den Mist nach seinen Bewohnern ab. Schon nach wenigen Minuten sind sie damit fertig. Einzelne Individuen entfernen sich, die meisten aber bleiben an Ort und Stelle und vergraben sich oberflächlich in dem Mist. Ein besonders lebhaftes Weibchen verbirgt sich z. B. unter einem Kotballen. Nur der Kopf mit den großen Augen und spürbaren Antennen ist noch zu sehen. An dieser Stelle möchte ich Gelegenheit nehmen, eine Beobachtung von v. LESGERCKEN<sup>1</sup> zu erwähnen, der einen *germanicus* unter einem Pferdekotballen liegend in der Freiheit fand. Tier und Kotballen waren schon etwas in die Erde eingesunken. Zweifellos haben wir es dabei mit demselben Vorgang zu tun, den ich im Terrarium beobachten konnte. Auch dort sah ich stellenweise, wie der Mist durch das Unterwühlen der Käfer etwas in die Erde sank.

So bleiben die Käfer, gewissermaßen im Hinterhalt, längere Zeit liegen, nur ab und zu wechselt einer der Räuber hastig seinen Platz. Dieses Gebaren der Käfer erfolgt also, ohne daß nur ein Geotrupes im Käfig oder in der Nähe gewesen wäre! Nachdem eine frische Kotmasse von den *germanici* nach Geotrupen durchsucht ist, wird auf die Beute gewartet, die, von dem Mistgeruch herbeigeleckt, mit größter Wahrscheinlichkeit in kürzester Zeit eintreffen wird.

Jetzt schüttete ich etwa 60 Geotrupen in das Terrarium. Alle Individuen gehörten zu der Art *sibiraticus*, da ich diese in der Frankfurter Umgebung am mühelossten sammeln konnte. Fast alle Mistkäfer tapteten langsam auf dem nächsten Weg der Dungmasse zu. Kaum aber hatten die ersten ihr Ziel erreicht, als die noch eben so unbelebt scheinende Masse lebendig wird. Überall stürzen sich die großen räuberischen Totengräber auf ihre Opfer, die sich laut zirpend, aber aussichtslos zu wehren beginnen. Auch das oben erwähnte Weibchen verläßt seinen Platz unter dem Kotballen und eilt behend auf kürzestem Weg einem nahen Beutestück entgegen. *N. germanicus* greift seine Beute demnach nicht aus dem Hinterhalt an, wie man nach seinem anfänglichen Betragen hätte vermuten können, sondern eilt offen auf sein Jagdobjekt zu und packt es mit Beinen und Mandibeln. Jene Vorsicht würde auch ganz unnützlich erscheinen, da der Beobachter nicht den Eindruck empfangt, als ob *Geotrupes sibiraticus* imstande sei, seinen Feind irgendwie als solchen zu erkennen. Man sieht im Gegenteil die Mistkäfer auf die *Necrophori* zumarschieren, und selbst in unmittelbarer Nähe kann keinerlei Beeindruckung wahrgenommen werden.

Das, was sich nun zwischen dem Angreifer und seinem Opfer abspielt, kann keineswegs als Kampf bezeichnet werden. Denn allzu ungleich sind beide Tiere an Kraft und Schnelligkeit. *N. germanicus* packt den schwächeren *G. sibiraticus* mit den Beinen und wirft sich dabei auf den

<sup>1</sup> Nach mündlicher Mitteilung.

Rücken oder die Seite (Abb. 1). Diese Haltung wird auch gern beim Fraß größerer Fliegenmaden eingenommen, so daß mehr als die Hälfte der Totengräber nach einer Fütterung mit diesen Larven, die Beute vor sich zwischen dem 1. und 2. Beinpaar haltend, so angetroffen werden kann. Kleine Fliegenmaden werden jedoch frei in den Mandibeln gehalten.

Durch die Extremitäten des Räubers festgehalten, wird *G. silaticus* gegen die Ventralseite seines Widersachers gepreßt, der jetzt bequem den Fraß beginnen kann. Laut hört man, zwischen dem schwächer werdenden Zirpen des Mistkäfers, dessen Chitinpanzer unter den kräftigen Mandibeln des Totengräbers krachen. An irgendeiner Stelle wird das Außenskelett gesprengt: in der Mehrzahl der beobachteten Fälle wurde die Beute von der Ventralseite

aus zwischen Pro- und Mesothorax aufgeschlitzt. In andern Fällen gelang es dem Räuber, das fest chitinisierte Halsschild zu zerstören. Wenn der Körper erst einmal geöffnet ist, werden die Organe herausgezerrt, die *N. germanicus* zur Nahrung dienen. Im Verlauf einer halben Stunde sah ich ein *germanicus*-Weibchen fünf Geotrupen auf die beschriebene Weise packen und verzehren.

Die anderen waren nicht weniger glücklich auf ihrer Jagd, so daß im Terrarium überall die Reste der Geotrupen umherlagen. So schnell sich im Hunger die *germanici* der Mistkäfer bemächtigen, so teilnahmslos sieht man sie im gesättigten Zustand ohne jeden Angriffsversuch an den Geotrupen vorübergehen.

Aus dem beschriebenen Versuch, der mehrmals wiederholt wurde, resultiert offensichtlich, daß *N. germanicus gewohnheitsmäßig Jagd auf Geotrupes macht*. Bietet man ihm allerdings Fliegenmaden und Geotrupen gleichzeitig dar, werden die Fliegenmaden in der Regel bevorzugt.

Trotz ihrer Vorliebe für lebende Beute zeigen *Necrophori* nur geringe Neigung zu *Kannibalismus*. Gesunde Individuen greifen sich nach meinen Erfahrungen auch im größten Hunger und unter beschränkten Raumverhältnissen nicht an. Eine Ausnahme davon machen frisch geschlüpfte, doch bereits ausgefärbte Jungkäfer, die bisweilen noch unausgefärbte Artgenossen — meistens handelt es sich um Geschwister — verzehren. Da sich diese Erscheinung jedoch nur an Zuchten unter künstlichen Bedingungen feststellen ließ, sind aller Wahrscheinlichkeit nach die Umweltsbedingungen dafür verantwortlich zu machen. Während in der Freiheit der Käfer nach dem Verlassen der Puppenwiege sofort



Abb. 1. *N. germanicus* beim Verzehren eines *Geotrupes silaticus*.  $\times 1,5$ .

auf Nahrungssuche ausgehen kann, wird er im Terrarium auf einem eng begrenzten Raum zurückgehalten. Aus Mangel an anderer Nahrung ergreift dann das Tier seine Artgenossen, die ihm eine bequeme Beute sind. Dementsprechend ist dies leicht dadurch zu verhindern, daß rechtzeitig, d. h. kurz vor dem Schlüpfen der Käfer etwas Fleisch in den Käfig getan wird. Doch auch in freier Natur kann gelegentlich Kannibalismus beobachtet werden. Es handelt sich dabei regelmäßig um kranke oder stark verletzte Individuen, die angefallen und verzehrt werden.

*Neben* der räuberischen Ernährungsweise sind alle hier einbezogenen *Necrophores*-Arten aber auch *Aasfresser*. Wie bereits STEELE (1927) für die nordamerikanischen Arten erwähnt, ziehen sie die weniger wertvolle Nahrung der stark zersetzten vor. Weitgehend unabhängig von dem Fleisch bestimmter Tiere, nehmen die *Necrophori* jedes Aas an, das ihnen geboten wird. Fleisch oder innere Organe größerer Wirbeltiere wie Schaf, Schwein, Rind, Pferd, ja sogar Tiger und Stuppenschilkröte, deren Kadaver mir zufällig zur Verfügung standen, dienen den Totengräbern ebenso zur Nahrung wie die Leichen kleiner Wirbeltiere oder gar mancher Wirbellosen wie Regenwürmer, Nacktschnecken und größerer Insekten.

Wenn man ein hungriges Tier an ein Stück Fleisch setzt, prüft es die Nahrung hier und da mit Antennen und Mundwerkzeugen. An einer etwas feuchten und weichen Stelle sieht man es verharrten und seine Mandibeln einschlagen. Die Wahl des Ortes entspricht ganz der Vorliebe der Totengräber, an kleinen Wirbeltierleichen zuerst die Körperöffnungen, Augen oder etwaige Wunden zu befressen, wie dies auch STEELE (1927) für die von ihm daraufhin geprüften Arten hat feststellen können.

Doch ohne einen sichtbaren Bestandteil abzuschnitten zu haben, werden die Kiefer wieder geöffnet, um sogleich aufs neue dicht hinter der ersten Stelle wieder zuzupacken, ein Spiel, das so lange wiederholt wird, bis sich zwischen den Mandibeln eine schwache Leiste des dargebobenen Fleisches erhebt. Diese Leiste sieht man die Mundwerkzeuge wieder und wieder bearbeiten. Erst nach längerer Zeit, oft erst nach Ablauf einer Stunde, wendet sich der Käfer einer anderen Stelle zu, ohne daß jene Leiste völlig verschwunden wäre.

Beunruhigt man jetzt das Tier auf irgendeine Weise, so erbricht es umgehend einen Teil der aufgenommenen Nahrung, in der bei mikroskopischer Prüfung keine geformten Bestandteile nachzuweisen sind. Das Fleisch wird demnach nicht in kleinen Stücken verschlungen, sondern vielmehr durch konstante Arbeit der Mundwerkzeuge durchgewalzt und ausgepreßt, die Nahrung also in flüssiger Form aufgenommen. Das zähe und harte Gewebe aber bleibt zurück. So kommt es auch, daß beim Verzehren einer Dipterenlarve deren Cuticula — wenn auch bei jüngsten Maden bis zur Unkenntlichkeit zerquetscht — zurückbleibt.

Neben der mechanischen Bearbeitung zur Gewinnung flüssiger Nahrung wäre es möglich, daß das Material durch die Einwirkung eines abgegebenen



Darmsekretes extraintestinal verflüssigt würde. Obgleich das Erbrechen eines verdauenden Sekretes bisher noch nicht bemerkt werden konnte, machen gewisse Beobachtungen und Erwägungen den vermuteten Vorgang wahrscheinlich: Ein frisches Stück Fleisch, an dem ein *Necrophorus* gefressen hat, zeigt nach längerer Zeit an der Fraßstelle deutliche Veränderung. Bräunlich verfärbt und gallertartig verschwommen, sticht die Stelle deutlich von der fast unveränderten Umgebung ab. Ferner spricht die bekannte Tatsache, daß beunruhigte Totengräber Darminhalt bzw. Darmsekret erbrechen, für die Mitwirkung einer präoralen Verdauung während des Fressens, da uns diese Erscheinung bekanntlich nur bei Käfern mit extraintestinaler Verdauung entgegentritt. Eine weitere Stütze für die angegebene Vermutung ist schließlich auch darin zu sehen, daß diese Art der Nahrungsaufnahme bei den nächsten Verwandten der Totengräber, den Silphinen, verbreitet ist, wie durch HEYMONS und v. LEXGERCKEN nachgewiesen wurde (1926—1932).

## B. Fortpflanzungsbiologie.

### 1. Beziehungen der Käfer zueinander.

#### a) Anlockung des Weibchens.

Im Mai sind die Arten *vespillo*, *respiloides*, *humator*, *germanicus*, im August die Arten *investigator*, *fossor* zur Fortpflanzung bereit. Zu dieser Zeit beginnen die Käfer mit jener Tätigkeit, auf die in ihrem Namen „Totengräber“ hingewiesen wird: sie vergraben kleine Äser in die Erde, um sie als Nahrung für ihre Nachkommenschaft zu sichern. Ihre (tonaden haben sich durch einen Reifungsfraß mächtig entwickelt, und beide Geschlechter begeben sich jetzt auf die Suche nach einem Aas, das den Anforderungen ihres Brutfürsorgeinstinktes entspricht und zugleich den Treffpunkt für Männchen und Weibchen darstellt. Ist ein Kadaver gefunden und ein Pärchen beisammen, so sind die Vorbedingungen zur Fortpflanzung erfüllt. Falls aber nur ein Männchen am Aas eintrifft, kann man folgende, höchst merkwürdige Beobachtung machen: das Männchen, das anfänglich die Grabarbeit in Angriff nimmt, unterbricht sie schon nach kurzer Zeit, um dann in unmittelbarer Nähe des unterwühlten oder oberflächlich vergrabenen Kadavers einem erhöhten Punkte zuzustreben. Die Tiere ersteigen einen Grashalm, einen Stein oder nehmen gar in Ermangelung eines höher gelegenen Punktes auf kleinen Erdklümpchen Platz. Allen beobachteten Fällen gemeinsam ist dabei eine typische, sehr überraschend wirkende Körperhaltung, die das Männchen jetzt einzunehmen beginnt.

Das Tier orientiert sich so, daß sein Kopf möglichst tief, das Abdomen aber möglichst hoch im Raum steht. Der Kopf wird dabei so tief gesenkt, daß die Mandibeln oft die Unterlage, Grashalm, Stein oder Erde, berühren. Der gesamte Körper, der bei jedem *Necrophorus* normalerweise sowohl

vorn wie hinten eine deutliche Neigung ventralwärts zeigt, wird gestreckt in eine schräg nach hinten steigende Ebene gebracht (Abb. 2). Das Körpergewicht ruht dabei auf Vorder- und Mitteltarsen, während die Hinterbeine nur locker aufgesetzt sind oder gar frei schwebend gehalten werden. Der Hinterleib wird so stark gedehnt, daß das Abdomen länger und schlanker scheint und das letzte Segment, das sonst im Körper verborgen liegt, zum Vorschein kommt. In dieser Haltung verharret das Männchen, abgesehen von kurzen Unterbrechungen, ohne deutlich sichtbare Veränderung bis zu mehreren Stunden. Nur die Abdomenspitze verrät leise pendelnde oder kreisende Bewegung; die letzten Segmente werden dabei langsam in der Weise gegeneinander bewegt, daß von Zeit zu Zeit die Intersegmentalhäute sichtbar werden. Ich möchte diese sonderbare Betätigung als das „Sterzeln“ der Totengräber bezeichnen.

Welche ökologische Bedeutung kommt denn dem Sterzeln des Totengräbermännchens zu? Ich konnte es 13mal beobachten: in sämtlichen Protokollen, die sich darauf beziehen, kehren folgende Momente wieder:

1. Regelmäßig wird das Sterzeln in unmittelbarer Nähe eines Aases ausgeführt.
2. Die beim Sterzeln angetroffenen Tiere waren ausnahmslos Männchen mit reifen, prall gefüllten Testes.
3. Niemals war ein Weibchen in der Nähe zu beobachten.
4. Nur an warmen Sommerabenden (Juni, Juli, August) nach Sonnenuntergang konnte das Sterzeln beobachtet werden.

Unter Berücksichtigung dieser Tatsachen ergibt sich zwanglos der Gedanke, daß das Sterzeln der Totengräbermännchen die Weibchen herbeilockt. Vermutlich ist ein der Abdomenspitze oder deren Intersegmentalhäuten entströmender geschlechts- und artspezifischer Duft für vorüberfliegende Weibchen das Signal. Halt zu machen und heran-zukommen. Diese Vermutung gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß man die Totengräber auch bei anderen, später zu besprechenden Gelegenheiten gegenseitig am Körperende Witterung nehmen sieht. Da ferner, wie oben erwähnt, der aufgefundenen Kadaver von den Männchen bisweilen oberflächlich vergraben, hierdurch aber der anlockende Aasgeruch eingedämmt wird, so könnte in diesen Fällen der Geschlechtsduft des Männchens die Anlockung eines Weibchens übernehmen; es ergäbe sich daraus der besondere Gewinn, daß die Beute, vor anderen Aasliebhabern geschützt, mit großer Wahrscheinlichkeit für die Art vorbehalten bliebe.



Abb. 2. Sterzelder *N. respilloides*. × 2.

Die angegebene Deutung fand in gewissem Grade auch experimentelle Bestätigung: nach einer Reihe fehlgeschlagener Versuche gelang es mir schließlich in zwei Fällen, geschlechtsreife, an einem Aas isolierte Männchen zum Sterzeln zu bringen. Daß dieser Versuch häufig fehlschlägt, glaube ich auf die künstlichen Umweltsbedingungen zurückführen zu dürfen. Außer den selbstverständlichen Voraussetzungen, die den oben erwähnten Punkten 1—4 zu entnehmen sind, ist für das Gelingen die Größe des Käfigs (meine positiv verlaufenen Versuche wurden in einem Käfig von den Ausmaßen 100:94:58 cm ausgeführt) und vor allem dessen gute Durchlüftung wichtig.

Somit dürfte die Übertragung des bienenkundlichen Ausdrucks „Sterzeln“ auf Totengräber in jeder Hinsicht berechtigt sein. Doch sei darauf hingewiesen, daß ein *Necrophorus* zu einer so extremen Stellung des Abdomens, wie sie beim Sterzeln der Bienen beobachtet wird, nicht befähigt ist, da die Beweglichkeit seines Hinterleibes nicht derjenigen des Hymenopters gleichkommt. — Eine noch auffällige Konvergenzerscheinung findet das Sterzeln der Totengräber übrigens bei den Termiten. Nach TOLLX (1862) soll ein Termitenmännchen, das beim Schwärmen keine Partnerin gefunden hat, die kaum begonnene Grabarbeit wieder einstellen, das Abdomen in die Höhe strecken und viele Stunden, ja Tage, so verharren.

*Zustandekommen der Isolation eines Pärchens aus einer größeren Anzahl von Individuen und die sich daraus ergebenden Folgerungen.*

Wenn ein Männchen und ein Weibchen gleicher Art an einem zur Brutfürsorge geeigneten Kadaver zusammengetroffen sind (oder der Kadaver von einem bereits begatteten Weibchen (vgl. S. 539) gefunden worden ist), so wird das Aas vergraben und dient den Larven zur Nahrung, bis sie ausgewachsen sind und zur Puppenruhe weiter in das Erdreich wandern. Zu diesem Zeitpunkt ist der Vorrat bis auf unbedeutende Reste aufgezehrt, hat also gerade für die Brut eines Elternpaares ausgereicht. Was geschähe aber, wenn dieselbe Nahrungsmenge für die Brut mehrerer Weibchen ausreichen müßte? Ohne Zweifel wäre die Entwicklung sämtlicher Larven durch Nahrungsmangel schwer gefährdet. Diese Gefahr aber liegt sehr nahe. Denn es geschieht oft genug, daß durch den Aasgeruch mehrere Weibchen mit reifen Ovarien angelockt werden. Wie wird die drohende Gefährdung abgewendet?

I. H. FABRE (1899) macht, wie ich schon in der Einleitung erwähnte, die auffällige Mitteilung, daß er niemals mehrere Weibchen am vergrabenen Aase gefunden habe. Stets bemerkte er dort nur ein Pärchen, auch dann, wenn vorher mehr als zwei Individuen gleichzeitig bei der Grabarbeit tätig gewesen waren. Meine erste Aufgabe war, diese Angabe FABRES auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Obwohl FABRE als geschickter Beobachter bekannt ist, bleibt zu bedenken, daß seine diesbezüglichen

Versuche an *Necrophorus* alle in einer Voliere, also unter künstlichen Bedingungen, und nur an einer beschränkten Anzahl von Käfern, nämlich an 14 Individuen, ausgeführt wurden. Die Frage, die ich zu beantworten hatte, lautet demnach: *Ist wirklich in allen Fällen, und zwar auch in der Freiheit am vergrabenen Aas nur ein einziges Pärchen zu finden?*

Alle meine Versuche wurden dementsprechend im Freien gemacht. Dabei genügte es nicht, durch Auslegen geeigneter Fleischstücke die Totengräber heranzulocken, sie die Beute ungestört vergraben zu lassen und nach gewisser Zeit die Zahl der am Aas zurückgebliebenen Käfer durch Ausgraben nachzuprüfen. Das Ausgraben ist eine zu rohe Methode: durch die Erschütterungen des Bodens gewarnt, verkriechen sich viele der Käfer weiter ins Erdreich hinein und werden nicht gefunden. Ein gründliches und zugleich vorsichtiges Nachgraben aber ist überaus zeitraubend.

Um diese Nachteile zu vermeiden, wurden 200 Blumentöpfe (Höhe 12 cm, oberer lichter Durchmesser 14 cm) in den Wäldern und Wiesen der Frankfurter Umgebung verteilt. Sie wurden bis zum oberen Rand in die Erde versenkt und mit dem ausgehobenen Material bis oben

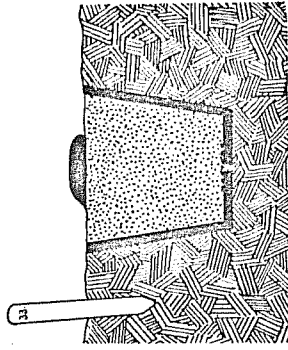


Abb. 3. In freier Natur verwendete Versuchsanordnung.

angefüllt, nachdem der Boden des Gefäßes mit einem engmaschigen Drahtnetz bedeckt war; dieses sollte ein Entweichen der Käfer nach unten verhindern (Abb. 3). Ein Stückchen Fleisch von der Größe einer Maus wurde auf die im Blumentopf befindliche Erde gelegt. Auf einem daneben gesteckten Holzplättchen war eine Nummer verzeichnet, unter der die Ergebnisse in den Protokollen eingetragen wurden. Die Versuchsstellen wurden mehrere Tage hintereinander besucht und die an ihnen gemachten Beobachtungen fortlaufend registriert. Nachdem das Fleisch durch die Arbeit der inzwischen herbeigekommenen Totengräber in die Erde versunken war, wartete ich 2—3 Tage, dann wurde der Blumentopf aus dem Boden gehoben und auf einer festen Unterlage umgestürzt. Sein Inhalt liegt bei dieser Versuchsanordnung frei zutage und kann ohne Mühe durchsucht werden, was auch für später zu erwähnende Beobachtungen von Bedeutung ist. Ein unbemerktes Entkommen eines Käfers wird durch diese Anordnung ausgeschlossen.

Obgleich nicht immer alle 200 Versuchsstellen gleichzeitig in Betrieb waren (denn das Fleisch wurde öfters von anderen Tieren weggefressen oder von den Totengräbern verschleppt), konnte ich doch im Laufe des Sommers 1930 254 Fälle in der beschriebenen Weise prüfen. Ein Versuch wurde nur dann gezählt, wenn sich das Aas bereits in einer unterirdischen



Höhle, der von FABRE benannten „Crypta“, befand, da in dem Vorhandensein dieses Hohlraums der einzige Beweis für die Beendigung der Grabarbeit zu erkennen ist. Die Untersuchungen brachten folgende Ergebnisse:

In 197 der erwähnten Fälle befand sich je ein Pärchen am Aas oder in dessen nächster Nähe innerhalb des Blumentopfes; in 53 Fällen konnte nur je ein Weibchen festgestellt werden. In 4 Fällen aber fand ich in nächster Nähe der Crypta je 2 Weibchen, (die sich bei späterer Untersuchung als geschlechtsreif erwiesen). Meine Versuche ergaben also einwandfrei, daß *wirklich nur 1 Weibchen am vergrabenen Aas zurückbleibt* und daß es in der großen Mehrzahl der Fälle das Männchen bei sich hat. Die Zahl der Ausnahmen ist so gering, daß sie vernachlässigt werden darf. Auch sei betont, daß das Ergebnis nicht etwa durch Mangel an Mitbewerbern wesentlich beeinflusst wurde: in den meisten Fällen fanden sich weitere Individuen in geringer Entfernung außerhalb vom Blumentopf in der Erde.

Wenn also die oben gestellte erste Frage zu bejahen ist, so stehen wir zweitens vor dem Problem, *auf welche Weise* denn die Aussonderung eines einzelnen Pärchens aus einer größeren Anzahl vorhandener Bewerber bewerkstelligt werden möge. Die Sache sieht so aus, als ob sie tierpsychologisch recht verwickelt wäre.

Aber das scheinbar rätselhafte Geschehen hat sich auf wider Erwarten einfache Weise aufgeklärt. Die Totengräber machen sich gegenseitig den Besitz des Fundes streitig, sie *kämpfen* miteinander, und zwar ganz vorwiegend Individuen vom gleichen Geschlecht!

Die Schilderung eines typischen Versuchsablaufes mag den Hergang im einzelnen erläutern:

In einem geräumigen Terrarium waren 4 Pärchen der Art *respillo* untergebracht. Jedes Weibchen wurde durch einen anderen Farbfleck auf dem Pronotum markiert, alle Männchen erhielten jeweils in denselben Farben (weiß, hellblau, hellgrün und gelb) ein Zeichen auf den Elythren, so daß man auf einen Blick das Geschlecht des Tieres und gleichzeitig das Individuum wiedererkennen konnte. Die Pärchen wurden zu diesem Versuch erst zugelassen, nachdem sie getrennt von den anderen ihre Geschlechtsreife durch Grablust erwiesen hatten.

Am Tage, den die Tiere in der Erde ruhend verbrachten, legte ich einen toten Maulwurf auf die Erdoberfläche in die Mitte des Käfigs. Nach Sonnenuntergang erscheint das erste (hellblau gezeichnete) ♀ und eilt auf den Maulwurf zu, ersteigt ihn, klettert auf ihm herum, um zu verschwinden. Hier und da zeigen die Erschütterungen des toten Körpers, daß das ♀ an die Grabarbeit gegangen ist. Inzwischen sind auch das hellgrüne und das gelbe ♂ aufgetaucht. Während das erstere in einer Ecke des Käfigs hin und her läuft, marschiert das gelbe ♂ witternd auf

<sup>1</sup> Der Einfachheit halber werden die Tiere weiterhin nach der Farbe ihrer Markierung benannt.

das Aas zu. Dort angelangt, schlüpft es bald unter den Kadaver. Während mehrerer Minuten geschieht nichts, bis beide Tiere, das hellblaue ♀ und das gelbe ♂, zufällig gleichzeitig unter dem Maulwurf hervorkommen, jedes an einer anderen Stelle. Jetzt scheint das ♀ Witterung von dem Aukömmling zu bekommen. Es hält sichtbar inne und läuft mit flinken Schritten sofort auf das ♂ zu, bemüht, mit den Antennen dessen Abdomenspitze zu erreichen, was ihm dadurch erschwert wird, daß das ♂ sich bei der Annäherung des ♀ rasch umgewandt hat. Kaum aber ist es dem ♀ gelungen, den Hinterleib des ♂ mit tastenden Schlägen der Antennen zu berühren, so wendet es sich ab. Hierauf beginnt das ♂ seinerseits das ♀ zu verfolgen. Mit wenigen hastigen Schritten wird es eingeholt, ein wenig mit den Antennen betriert und unter dem lauten Zirpen beider Tiere die Copula vollzogen. Danach wendet sich das Pärchen wieder seiner Arbeit zu.

In einer Ecke des Terrariums taucht eben ein zweites ♀ aus der Erde auf. Es trägt einen weißen Flecken auf dem Halsschild und ist mir seiner Kraft und Wildheit wegen schon gut bekannt. Auch dieser Käfer geht unverzüglich auf das Aas zu und trifft dort mit dem ersten ♀ zusammen. Beide gehen sofort aufeinander zu und beide scheinen wiederum an dem Geruch der Hinterleibsspitze das Geschlecht des Gegners zu erkennen. Sind schon die Bewegungen der Totengräber bei der Arbeit besonders an warmen Sommerabenden geschickt und flink zu nennen, so überrascht doch die aggressive Wildheit, mit der in dieser Situation die beiden Weibchen aufeinander losstürzen. Der Kampf beginnt!

Doch kaum begonnen, ist er schon entschieden. Das hellblaue ♀, das zuerst von dem Maulwurf Besitz ergriffen hatte, verläßt in überstürzter Flucht den Kampfplatz. Es versucht die Wände des Käfigs zu erklimmen, und als ihm dies nicht gelingt, vergräbt es sich in der entferntesten Ecke. Es kommt während des ganzen Abends nicht mehr zum Vorschein. Das kräftige ♀ mit weißem Zeichen aber kriecht jetzt unter den Maulwurf, wo indessen das ♂ seiner Arbeit nachgegangen ist. Das siegreiche ♀ hat somit das unterlegene verdrängt und selbst von dessen Beute Besitz ergriffen. Bald taucht es einige cm von dem Kadaver entfernt wieder auf. Bei näherem Zusehen zeigt sich, daß es sich einen Gang geschaffen hat, der unter dem Maulwurf beginnt und hier an der Oberfläche mündet. Unwillkürlich muß man an die Art jener Gänge denken, die aus dem Innern alter Burgen ins Freie führen. In diesem Hinterhalt bleibt das ♀ sitzen, bis auf Kopf und Vorderbeine in der Erde verborgen, und stürzt sich von hier aus auf jeden Totengräber, der sich dem Aase nähern will. Zuerst ist es das hellblaue ♂, das des Weges kommt. Doch nachdem sich das ♀ nach der Annäherung über das Geschlecht des Ankommenden informiert hat, kriecht es unter des Aas und kommt kurz darauf wieder in der Mündung seines unter-

irdischen Ganges zum Vorschein. Das neu angekommene ♂ macht sich indessen an die Grabarbeit und ist bald in der Erde verschwunden. Weniger friedlich wird ein vorüberkommendes ♀ (gelb) behandelt. Kaum hat es sich durch seinen Geruch als solches ausgewiesen, so wird es mit Wildheit angegriffen und nach heftigem Kampf verjagt. Nicht anders ergeht es dem hellgrünen ♀. Auch diesem gegenüber kann das weiße seinen Platz behaupten.

Während das Wache haltende Tier gerade in der Erde weilt, setze ich das gelbe, schon einmal vertriebene ♀ mit einer Pinzette auf den Maulwurf. Dort macht es sich geraume Zeit zu schaffen und wird dabei von dem hellblauen ♂ begattet. Als zufällig aber das weiße ♀ in seine Nähe gerät, wiederholt sich der Kampf, den das gelbe Tier wiederum verliert. Nunnmehr ist es mir nicht mehr möglich, das bestiegte ♀ dazu zu bringen, auf dem Maulwurf zu bleiben. Sooft ich es versuche, verläßt dieses Tier fluchtartig jene Stelle. Das starke ♀ aber setzt dem gelben sogar nach und greift es auch dann an, wenn ich dieses mit einer Pinzette gefaßt halte. Beide verhaken sich so fest ineinander, daß ich die beiden Kämpfer gemeinsam anheben kann, ohne sie zu trennen. Während dieses Manövers ist ein neu hinzugekommenes ♂ (weiß) unbemerkt von dem weißen ♀ unter den Kadaver gelangt.

Wir sehen, wie gut ein Weibchen das Feld von anderen Weibchen zu säubern versteht! Wie aber verhalten sich die Männchen untereinander? Ihrer zwei arbeiten schon während der ganzen Versuchsdauer am selben Aas, ohne sich gegenseitig gestört zu haben; der Maulwurf ist unter ihrer gemeinsamen Tätigkeit weiter in die Erde eingesunken. Zuletzt ist sogar ein drittes ♂ hinzugekommen!

Plötzlich wird ein lautes Zirpen hörbar und in wilder Jagd kommen zwei Männchen unter dem Aas hervor, das dritte (weiße) dicht hinter ihnen. Dieses kommt mit dem letzten in der auch bei den Weibchen üblichen Weise zum Kampf, aus dem das weiße ♂ als Sieger hervorgeht und zu seiner Arbeit zurückkehrt, während die Flüchtlinge von jetzt an den Maulwurf zu meiden scheinen. Nach einer weiteren Stunde, in der sich nichts Besonderes mehr ereignet und der Maulwurf fast völlig von Erde bedeckt ist, wird die Beobachtung abgebrochen.

Am nächsten Morgen fand ich beim Nachgraben am Aas allein das weiße Pärchen, dessen Isolation sich auf die dargestellte Weise vollzogen hatte.

Wenn der geschilderte Vorgang auch als typisch gelten darf, so zeigt er doch gewisse Besonderheiten. Z. B. stellt die Art und Weise, wie das siegreiche ♀ sich einen Hinterhalt in Form eines unterirdischen Ganges schuf, nicht die Regel dar, obgleich dies auch bei anderen Weibchen hin und wieder beobachtet wurde. Häufiger unternehmen die Weibchen von Zeit zu Zeit kurze, vom Aas aus strahlenförmig gerichtete Ausflüge, zwischen denen sie stets wieder zu dem Kadaver zurückkehren. Ich

möchte dieses Benehmen der Weibchen als eine Art Wachdienst deuten, während dessen der nächste Umkreis des gefährdeten Besitzes nach fremden Weibchen abgesehen und ein unbemerktes Einschleichen derselben weitgehend verhindert wird. Ferner erhält der dargestellte Versuch dadurch eine besondere Note, daß schon das zweite Weibchen allen übrigen an Kraft und Angriffslust bedeutend überlegen war. Ist dies nicht der Fall, so kann das Aas noch von einem dritten oder gar vierten ♀ erobert werden und somit mehrmals den Besitzer wechseln.

Die Versuchsschilderung hat gezeigt, auf welche Weise die Kämpfe zwischen gleichgeschlechtlichen Totengräbern die Sonderung eines einzigen Pärchens aus einer größeren Anzahl von Individuen bewerkstelligen. Daß der beschriebene Mechanismus zwar nicht mit absoluter, aber doch mit sehr großer Zuverlässigkeit arbeitet, geht aus der ganz geringen Zahl der Ausnahmen (4 unter 254 Fällen), in denen sich zwei Weibchen an ein und demselben vergrabenen Aase fanden, klar hervor.

Wie aber kommt es, daß 53mal *nur* das *Weibchen* vorgefunden wurde? Soweit es sich nicht um Fälle handelt, in denen ein anderswo begattetes Weibchen den Bau angelegt hatte, ist diese Erscheinung die Folge einer nach Beendigung des Grabvorganges eintretenden *Instinktabänderung* des Weibchens. Das Weibchen, das ein grabendes Männchen duldet, greift dagegen nach Fertigstellung der Crypta den Partner an und verjagt ihn. Meist tritt die Änderung im Verhalten des Weibchens kurz nach der Eiablage ein; doch kann sowohl vor als auch nach diesem Zeitpunkt (vgl. Tabelle 5) das Männchen aus dem Brustraum vertrieben werden. Unter diesen Umständen allein kommt es zu Kämpfen artgleicher Totengräber *verschiedenen* Geschlechts. Nur bei vespilloides kamte ich auch unter den angegebenen Bedingungen niemals Kämpfe zwischen andersgeschlechtigen Individuen beobachten.

Im Kampfinstinkt der Männchen und Weibchen besteht ein gewisser Unterschied. Die Weibchen verhalten sich während der Zeit des Grabvorganges wachsam und lauernd und vernachlässigen dieserhalb die Grabarbeit mehr oder minder. Die Männchen aber wenden sich ausschließlich der Arbeit zu. Erst wenn sie sich bei ihrer Tätigkeit *zufällig begegnen*, wird auch bei ihnen der Kampfinstinkt ausgelöst. Dann aber unterscheiden sich ihre Kämpfe in nichts von denen der Weibchen.

Der Umstand aber, daß zeitweilig mehrere Männchen an ein und demselben Aase grabend gefunden werden können, ist den Biologen naturgemäß sehr aufgefallen und hat zu weittragenden theoretischen Äußerungen Anlaß gegeben. So findet sich schon bei FARBE eine Bemerkung, die erkennen läßt, daß der Forscher in der gemeinsamen Arbeit mehrerer Männchen zu Nutzen eines Pärchens eine Hilfeleistung, offenbar also die Wirkung eines *sozialen* Instinktes erblickte. «Un couple était-il dans l'embaras, avertis par le fumet, des aides surviennent, servants des dames, qui se glissent sous la pièce, la travaillent de l'échine et de

la patte, l'enterrent, puis s'en vont en laissant à leurs joies les maîtres de céans<sup>1)</sup>. Ganz ähnlich deutet REUTER (1913) diese Erscheinung als „den ersten Keim eines *altruistischen* Instinktes“, während SCHRÖDER (1929) in ihr sogar einen Sonderfall „fremddienlicher Zweckmäßigkeit“ erkennen will.

Demgegenüber sprach ALVERDES (1925) die Vermutung aus, daß die Versammlungen mehrerer Totengräber an einem zur Brutfürsorge geeigneten Aase in soziologischer Hinsicht nur „Assoziationen“ darstellen, deren Entstehung auf Faktoren der Umwelt, nicht aber auf das Vorhandensein eines sozialen Instinktes zurückzuführen sei. Diese Darstellung vernachlässigt den Kernpunkt des Problems, nämlich die Frage, wodurch die überzähligen Individuen zum Verlassen des Aases bewegt werden. Soweit jedoch nur die Zusammenarbeit der Männchen beleuchtet wird, haben meine Ergebnisse die Ansicht ALVERDES' bestätigt.

Denn trotz der gemeinsamen Arbeit, die in Wahrheit nur auf der zufälligen Summierung der Einzelleistungen beruht, bestehen in der Tat *keinerlei Beziehungen zwischen den grabenden Männchen*. Jedes Männchen arbeitet für sich allein und für sich selbst. Sein Vorteil liegt in der „Chance“, zur Fortpflanzung zu gelangen, und niemals wird diese Möglichkeit zu Gunsten eines Mitbewerbers kampflös aufgegeben. Jedes Männchen verläßt vielmehr, wie jedes Weibchen, erst dann seinen Platz, wenn es von einem Geschlechtsgenossen, der ihm an Kraft oder Geschicklichkeit überlegen ist, dazu gezwungen wird. Hierdurch aber wird sowohl der Ansicht REUTERS (1913) als auch der Auslegung SCHRÖDERS (1929) jede Grundlage entzogen.

#### c) Ökologie der Kämpfe.

Der Hauptwert der Kämpfe gleichgeschlechtlicher Totengräber untereinander besteht offenbar, wie schon oben gesagt, darin, daß am Aase ein einziges Paar zurückbleibt und dessen Nachkommenschaft hinreichend Futter findet. Das Vorhandensein des Kampfinstinktes ist schon hierdurch genügend motiviert.

Aber mir scheint, daß diesen Kämpfen noch ein weiterer Nutzen entspringt: Eine *wirksame Auslese innerhalb der Art*. Dies tritt uns am klarsten in den Kämpfen der *Weibchen* entgegen. Jedes Weibchen, das im Besitz eines Kadavers ist, hat sich gleichsam vor einem neu hinzukommenden Weibchen auf dem Wege des Kampfes über Kraft, Geschicklichkeit und die normale Funktion gewisser Instinkte auszuweisen. Da das Aas jeweils in den Besitz des überlegenen Tieres übergeht und somit die Möglichkeit der Eiablage an dem in Frage stehenden Aase nur für das besser ausgerüstete Weibchen bleibt, wird offensichtlich der Vermehrung kräftiger und erbgesunder Weibchen Vorschub geleistet;

<sup>1</sup> FABRE: Souvenirs Entomologiques, Bd. 6, S. 124 (1899).

während man annehmen darf, daß kraft dieser Auslese die Fortpflanzung schwacher oder gar genotypisch entarteter Weibchen in Frage gestellt ist.

Die Übertragung dieses Resultates auf die Kämpfe der *Männchen* untereinander begegnet jedoch Schwierigkeiten. Während mit dem vertriebenen weiblichen Tier auch dessen Keimzellen entfernt werden, da jedes Weibchen erst nach dem Vergraben des Aases und dessen unständlicher Zubereitung zur Eiablage schreitet, werden die überzähligen Männchen wegen der geringeren Kampflust der männlichen Tiere oft genug erst verjagt, nachdem sie das am selben Aas befindliche Weibchen bereits begattet haben. In solchen Fällen wird ihre gewaltsame Entfernung als Mittel zur Ausschaltung minderwertiger Eigenschaften bedeutungslos. Von einer durch die Kämpfe hervorgerufenen Auslese kann demnach bei den *Männchen* nur in den Fällen gesprochen werden, in denen die verjagten Männchen vorher nicht zur Begattung gelangten. Der hierin etwa liegende Nachteil für die Art wird aber aufgewogen durch den Gewinn, der aus der Summierung der Arbeitsleistungen gleichzeitig anwesender Männchen resultiert.

Diese Äußerungen „*natürlicher Zuchtwahl*“, die sich in den Kämpfen zwischen gleichgeschlechtigen Totengräbern erkennen lassen, scheinen bei flüchtiger Betrachtung geeignet, eine Einordnung in den engeren Begriff der „*geschlechtlichen Zuchtwahl*“ zu gestatten. Obgleich jene Kämpfe, zum mindesten bei den Weibchen, die Zulassung der beteiligten Individuen zur Fortpflanzung entscheiden, *schließt* dennoch der Mangel jeglicher Beziehungen der kämpfenden Tiere zu den Vertretern des anderen Geschlechts die „*geschlechtliche Zuchtwahl*“ aus. Der Kampf der Totengräber geht um den Besitz des Aases, nicht aber um den des Weibchens bzw. des Männchens. Jeder *Necrophorus* kämpft nur in unmittelbarer Nähe eines für die Brutfürsorge geeigneten Kadavers. Beim Zusammentreffen der Geschlechter unter anderen Bedingungen, z. B. an großen Äsern, findet man häufig kopulierende Pärchen, ohne daß jemals eine feindliche Stellungnahme oder gar Kämpfe zwischen gleichgeschlechtigen Individuen zu beobachten wären.

#### d) Kämpfe mit art- oder rassefremden Totengräbern.

Außer gegen Angehörige der gleichen Art sind die Totengräber bisweilen auch bereit, den für die Brut bestimmten Nahrungsvorrat gegen Vertreter fremder *Necrophorus*-Arten zu verteidigen. Naturgemäß fügt es sich leicht, daß in Bezirken mit gemischtem Umweltecharakter mehrere Species an ein Aas gelockt werden. Doch nicht immer spielen sich bei diesen Zusammentreffen Kämpfe ab, denn die Vertreter schwächerer Arten weichen meist mit deutlicher Eile vor den Angehörigen einer größeren Art zurück. Dies ließ sich besonders häufig für *N. vespillo* und *humator* feststellen. Ein *vespillo*-Weibchen verläßt, gleichgültig von welchem Geschlecht der herannahende *humator* ist, meist fluchtartig

seine Beute, die es noch bis vor kurzem heftig gegen Weibchen seiner eigenen Art verteidigt hat. Selbst kräftige *vespillo*-Weibchen, die an Größe kaum hinter schwächeren Exemplaren von *humator* zurückstanden, sah ich auf diese Weise das erkämpfte Aas einem *humator* überlassen. Bisweilen aber nehmen besonders aggressive Individuen der Art *vespillo*, wie ich in acht Fällen beobachten konnte, den Kampf gegen den artfremden Feind mit mehr oder weniger Erfolg auf. Er verläuft dann ähnlich wie zwischen Artgenossen, geht jedoch unabhängig von dem Geschlecht der Beteiligten vor sich. Geschlechtsreife *humator*-Männchen und -Weibchen greifen dagegen Vertreter der schwächeren Arten, z. B. *vespillo* oder *vespilloides*, ohne weiteres an, sofern sich diese nicht durch eilige Flucht dem Angriff entziehen.

Eine bemerkenswerte Beobachtung schließt sich hier an. In der Frankfurter Umgebung zeigt die Species *vespilloides* bezüglich der Elythrenzeichnung eine beachtliche Variationsbreite (Abb. 4).

Die schwarze Querbinde, die normalerweise die Flügeldecken kurz hinter der Mitte *unterbrochen* durchsetzt und sich oft geringe Reste, zwei nahezu kreisrunde Flecken, verdrängt wird, ist bei einigen Exemplaren so stark aufgelöst, daß nur eine Reihe kleiner schwarzer Punkte oder Längsstriche übrigbleibt, zwischen denen die beiden roten Makeln zusammenfließen. Da aber die bestehende Verschiedenartigkeit der Elythrenzeichnung alle Übergänge aufweist, fehlt jede Möglichkeit, die stark abweichende Form mit Hilfe des genannten Merkmals als erbliche Rasse der Art *vespilloides* abzutrennen.

Nun boten mir die Untersuchungen, die zu der Feststellung führen sollten, ob tatsächlich nur ein Pärchen aus einer größeren Anzahl vergrabenen Aas zurückbleibt, Gelegenheit zu der auffälligen Beobachtung, daß die bezüglich der Elythrenzeichnung *stark* abweichenden Weibchen allemal entweder allein, oder *mit einem in gleichem Grade sich von der Norm entfernenden Männchen gepaart* waren. Der Darlegung liegen zwölf sicher registrierte Fälle zugrunde, die sämtlich positiv waren; niemals beobachtete ich einen negativen Fall. Außerdem kann ich mich auf einige weitere positive, aber nicht aufgezeichnete Beobachtungen stützen. Bedenkt man die relative Seltenheit dieser extremen Aberrationen, so erhellt, daß der Zufall allein das nicht bedingt haben konnte; eine Erklärung wäre dagegen gefunden, wenn wir annehmen, daß die abnorm gezeichneten Weibchen normale Männchen bekämpfen oder

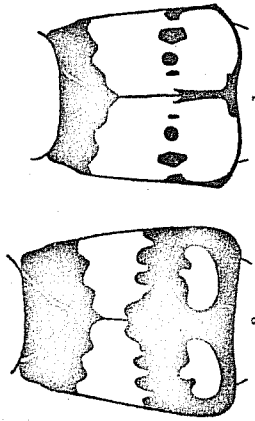


Abb. 4. Elythrenzeichnung von *N. vespilloides*. a) normale Zeichnung. b) seltenere Aberration.

vertreiben und nur die ihnen ähnlichen Männchen unbehelligt lassen. Diese Vermutung aber setzt eine *physiologische* Abweichung jener Weibchen von den normalen voraus, die wohl nur auf *erblicher Mutation* beruhen könnte. Dann spräche die Wahrscheinlichkeit dafür, daß auch die schwächeren Abweichungen aller Grade genotypisch bedingt sind, ohne doch von der Stammart physiologisch isoliert zu sein. Die extrem abweichende Form aber hätte den Wert einer beginnenden Art.

#### e) Verlauf der Kämpfe.

Nach der Feststellung, welche Individuen sich bekämpfen, wenden wir uns nunmehr der *Art des Kampfes* zu. Die typischen Kämpfe der Totengräber spielen sich mit solcher Geschwindigkeit ab, daß es bei der ersten Beobachtung unmöglich ist, in diesem Wirrwarr schnell bewegter Beinen einzelne Kampfhandlungen zu erfassen. Wiederholte Beobachtungen des Vorganges lassen schließlich, unterstützt von photographischen Momentaufnahmen, die wichtigsten Phasen des Kampfes erkennen. Wie schnell die einzelnen Bewegungen ausgeführt werden, geht aus speziellen Schwierigkeiten der photographischen Aufnahmetechnik hervor. Denn erst, wenn die Belichtungszeit unter  $\frac{1}{100}$  Sek. herabgesetzt wurde, erhielt das Bild scharfe Konture. Meist wurde deshalb  $\frac{1}{250}$  Sek. mit Blitzlicht belichtet. Ich bediente mich dabei des „Agfa-Momentblitzers“. Er bietet den Vorteil, daß im Augenblick der hellsten Beleuchtung der auf die Zeitdauer  $\frac{1}{250}$  Sek. eingestellte Verluß des Photoapparates elektrisch ausgelöst wird.

Die Dauer des Kampfes beträgt der Schnelligkeit der Bewegungen entsprechend wenige Sekunden. Nur selten, z. B. bei stark ermüdeten Tieren, nimmt er längere Zeit in Anspruch.

Die Käfer, die in den meisten Fällen vor dem Kampf gleichzeitig an der Abdomenspitze des anderen Witterung genommen haben, beginnen in der dabei eingenommenen Stellung, d. h. in entgegengesetzter Richtung den Kampf. Zunächst werfen sich die Gegner auf die Seite und packen sich gegenseitig an Kopf und Thorax (Abb. 5a). In dieser Haltung sieht man, wie jeder der Kämpfer das Abdomen des Widersachers mit den Mandibeln bearbeitet. Die gesperrten Kiefer gleiten dabei wiederholt vom distalen zum proximalen Teil und beißen zu, wo sie auf ein Hindernis stoßen, wie bisweilen an den Segmentgrenzen. Bis hierher bleibt der Kampf noch unentschieden. Bald aber scheint sich die feste Umklammerung der Käfer zu lösen (Abb. 5b). Jedes Individuum versucht seinen Widersacher mit den Beinen so zu drehen, daß dessen Längsachse quer zur eigenen eingestellt ist. Wenn dies einem der Kämpfer gelingt, ist der Kampf in kurzer Zeit entschieden. Der Käfer, der *zuerst* seinen Gegner mit den kräftigen Hinterbeinen an sich drückt, hat jetzt leichtes Spiel. Er preßt sein Opfer mehrmals mit solcher Heftigkeit zusammen, daß man das Chitin knacken hört, ohne daß sich das Tier, das unter dem

festen Griff der Beine in einem lebenden Schraubstock steckt, zur Wehr setzen könnte, da ihm die Gliedmaßen gefesselt sind. Abb. 5c zeigt diese Phase des Kampfes, mit der sein Ende erreicht ist. Wieder befreit, ergreift der besiegte Totengräber sogleich die Flucht.

Einen anderen Anfang nimmt der Kampf, wenn ein zur Flucht gewendetes Tier von einem anderen eingeholt oder ein Jungkäfer, der an dem für die Brut bestimmten Aase seinen Hunger stillt, entfernt werden soll. In beiden Fällen versucht der Verfolger mit seinen Vorderbeinen von hinten her das letzte oder vorletzte Beinpaar seines Gegners zu ergreifen und diesen mit einem Ruck zu sich heranzuziehen (Abb. 6a). Bald liegen auch hierbei die Tiere nebeneinander auf der Seite. Doch sind sie im Gegensatz zu der oben geschilderten und häufigeren Haltung gleichsinnig gerichtet, wie Abb. 6b veranschaulicht. Hiervon abgesehen verläuft das weitere in schon beschriebener Weise.

Schließlich blieben noch die *Folgen des Kampfes* auf die Beteiligten zu betrachten. Die Waffen der Totengräber, die bei ihren Kämpfen Anwendung finden, sind vor allem die Beine, insbesondere die Mandibeln. Obgleich der Kampf mit Hefigkeit und Wildheit vor sich geht und man verschiedentlich

das Chitin laut knacken hört, habe ich niemals einen Käfer *verletzt* daraus hervorgehen sehen. Auffällig bleibt allerdings der verhältnismäßig hohe Prozentsatz verstümmelter Individuen, auf den man zur Fortpflanzungszeit stößt. Meist handelt es sich um das Fehlen von Tarsen, bisweilen auch um das von Tibien oder einer Antenne. Wenn es auch möglich ist, daß diese Tiere während ihrer schweren Grabarbeit jene Körperteile eingeübt haben, so neige ich dennoch der Annahme zu, daß auch während der Kämpfe Verletzungen entstehen können. Für diese Auffassung spricht einerseits die Beobachtung, daß ich wiederholt bei verletzten Weibchen mit reifen Eiern angefüllte Ovarien fand, was darauf schließen

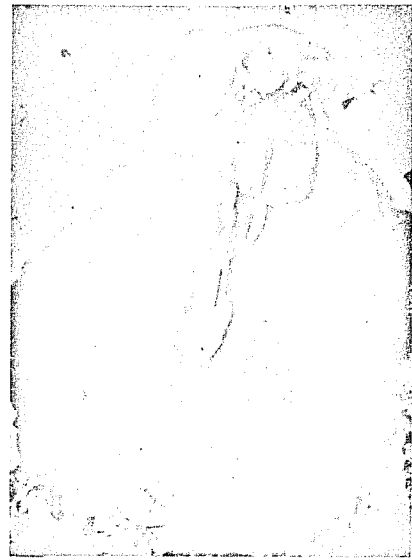
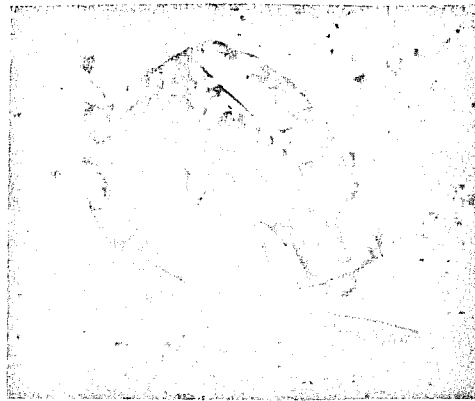


Abb. 5. Der Kampf zwischen zwei *N. respillo* um das Aas. Erklärung im Text.  $\times 2$ .



läßt, daß die betreffenden Tiere aller Wahrscheinlichkeit nach noch gar nicht gegraben hatten. Andererseits sind gerade die verstümmelten Individuen oft von besonderer Angriffslust: solche mögen häufiger als andere in Kämpfe, vor allem gegen artfremde und vielleicht stärkere Individuen, verwickelt werden.

Eine stets wiederkehrende Wirkung des Kampfes ist die hastige *Flucht* des unterlegenen Tieres, bei dem als Folge der empfangenen Reize ein deutlicher Stimmungswechsel beobachtet werden kann. Der Grabinstinkt, der den Käfer bis zu seiner Niederlage völlig beherrscht, wird nach diesem Ereignis von dem Fluchtinstinkt verdrängt. In weitaus den meisten Fällen verscharren sich die flüchtenden Käfer in nächster Nähe in der Erde, ohne während der folgenden Stunden einen erneuten Angriff zu wagen. Im Gegenteil sieht man sie entweder deutlich den Kadaver meiden oder demselben auf ihrer Suche nach einem Schlupfwinkel nicht mehr Beachtung schenken als einem anderen gleichgültigen Hindernis.

Abb. 6. Beginn eines Kampfes zwischen zwei *N. respillo*. Erklärung im Text.  $\times 2$ .

das letzte Paar, in untergeordnetem Maße die Mandibeln. Obgleich der Kampf mit Hefigkeit und Wildheit vor sich geht und man verschiedentlich

Doch scheint die Dauer dieses Zustandes von der Intensität der erlittenen Niederlage abhängig zu sein.

Zweifellos unterstützt der *Fluchinstinkt*, soweit es sich dabei um Kämpfe artgleicher Individuen handelt, den *Kampfstinkt* *hauptsächlich seiner biologischen Bedeutung in günstigster Weise*. Denn erst aus dem Zusammenwirken beider resultieren jene Vorteile für die Art, die schon im vorigen Kapitel ihre Besprechung fanden.

### 1) Beziehungen zwischen den Partnern eines Pärchens.

Daß die Beziehungen zwischen Männchen und Weibchen beim Grabvorgang *äußerst locker* sind, geht schon daraus hervor, daß der Kampf zwischen gleichgeschlechtlichen Käfern um das Aas eine Veränderung in den Pärchen bewirken kann, ohne eine sichtbare Reaktion des am Kampfe unbeteiligt gebliebenen Partners auszulösen. Nur das Vorhandensein eines Kadavers hält zu dieser Zeit beide Geschlechter zusammen. Wird das Aas entfernt, so verlassen die Tiere die Grabstelle und nehmen weiterhin keine Notiz voneinander.

Dennoch läßt folgende Beobachtung eine Verbindung zwischen Männchen und Weibchen vermuten: Das deutlich vernehmbare *Zirpen*, das sowohl die Männchen als auch die Weibchen, mit Hilfe ihres Schriillorgans, — meist regellos — hervorbringen, erweckt bisweilen den Eindruck, als ob die Partner sich *gegenseitig antworteten*.

In den meisten Fällen geht dann das Zirpen in der Weise vor sich, daß die Strophe des Tieres, die sich aus mehreren gleichartigen Schriilllauten zusammensetzt, die Strophe des Partners auslöst; schematisch läßt sich dies auf folgende Weise darstellen, wobei der Zahl der angegebenen Schriilllaute keine Bedeutung beizulegen ist:

Männchen: — — — — —  
Weibchen: — — — — —

Während dieser Vorgang in der Regel schon nach einigen Sekunden vorüber ist und sich erst nach größeren Zeiträumen wiederholt, konnte ich in drei Fällen, die sämtlich in der Freiheit beobachtet wurden, Lautäußerungen der Totengräber belauschen, die sich wesentlich von den zuerst beschriebenen unterscheiden. Es handelt sich um ein kontinuierliches gemeinsames Zirpen von Männchen und Weibchen, das minutenlang andauert und sehr fremdartig klingt. Das ungewohnte Klangbild mag dadurch entstehen, daß jeder einzelne Zirpton des einen Tieres mit einem des anderen Tieres alterniert, schematisch ausgedrückt:

Männchen: — — — — —  
Weibchen: — — — — —

Ob dem Zirpen der Totengräber beim Grabvorgang eine bestimmte Aufgabe zufällt und welche sie ist, läßt sich nicht mit Gewißheit sagen. Aller Wahrscheinlichkeit nach vermögen die Partner ihr gegenseitiges

Schriillen auf irgendeine Weise zu perzipieren. Da sich regelmäßig im Laufe des Grabvorganges die Kopulation des Pärchens vollzieht, liegt der Gedanke nahe, das wechselseitige Zirpen als Ausdruck sexueller Erregung aufzufassen. Außerdem besteht die Möglichkeit, daß sich das Schriillen als Warnlaut auswirkt und dazu dienen mag, nahende Art- oder Gattungsgenossen zu verschrecken. Vor allem das gemeinsame minutenlange Zirpen von Männchen und Weibchen erweckt ganz diesen Eindruck. Er wird dadurch verstärkt, daß ein auf diese Weise zirpendes Pärchen sich stets in reger Tätigkeit befindet: während das Männchen gräbt, sieht man das Weibchen häufig auf strahlenförmig von der Beute ausgehenden Erkundungswegen.

Sobald die Grabarbeit über die ersten Anfänge hinaus gediehen ist, findet oberirdisch die *Begattung* statt. Das Männchen besteigt das Weibchen in der Weise, daß, bei normalem Größenverhältnis, seine Vorderlarsen die Schulterecken des Weibchens zu packen bekommen und die Mittellarsen ungefähr dessen Epipleuren umgreifen. Während der eigentlichen Vereinigung beider Käfer führt das Männchen mit seinen Vorderlarsen, die im Verhältnis zu den weiblichen verbreitert erscheinen, bürstende Bewegungen aus. Schon nach Ablauf von 3—4 Sek. ist die Copula beendet. Dasselbe Pärchen kann jedoch noch vor Abschluß der Grabarbeit erneut zur Begattung schreiten.

## 2. Beziehungen der Käfer zu den Nachkommen.

### a) *Vorsorge für die Brut.*

Prüfung der für die Brut bestimmten Nahrung.

Wie die Totengräber bezüglich ihrer eigenen Nahrung wenig wählerisch sind, nehmen sie auch für die Versorgung der Brut mit jedem Aas vorlieb. Allerdings setzt die *Größe* nach oben wie nach unten eine Grenze. Zu große Stücke können von den Käfern bei der Grabtätigkeit nicht bewältigt werden, zu kleine aber liefern nicht die notwendige Nahrungsmenge für die zahlreichen, freßlustigen Larven. Dazwischen bleibt jedoch ein beträchtlicher Spielraum bestehen. Wenn wir von dem kräftigsten Vertreter der Gattung, *germanicus*, absehen — diese Art ist in der Frankfurter Umgebung selten und die Zahl der Versuche deshalb zu gering —, so wurden Äser von der Größe drei Tage alter Kätzchen bis herab zu Fleischstücken von 1 cm Inhalt vergraben, die sich auf die Arten durchschnittlich so verteilen, daß bei *humator* naturgemäß die größten, bei *respilloides* aber die kleinsten Stücke gefunden wurden. Unfähig, Teile von großen Äsern abzutrennen, sind die *Käfer in ihrer Sorge für die Nachkommenschaft vorwiegend auf die Leichen kleiner Wirbeltiere angewiesen*.

Hat ein geschlechtsreifer Totengräber ein Aas aufgefunden, so reagiert er zuerst in ganz bestimmter Weise: der tote Körper wird bestiegen, die



Mandibeln schlagen hier und da locker in das Aas, wobei die Maxillipalpen deutlich in zitternde, die Antennen in schwingende Bewegung geraten. Mindestens zweimal schreitet der Käfer in nahezu senkrecht aufeinander stehenden Richtungen über den Kadaver hin. Daraufhin schlüpft das Tier unter die kleine Leiche, an deren leisen Schwankungen die Tätigkeit des Totengräbers zu erraten ist: er hebt die Beute ein wenig vom Boden ab.

Die einzelnen Phasen: 1. Prüfen des Fundes mit Mundwerkzeugen und Antennen, 2. Abschreiten der Längen- und Breitenausdehnung und 3. Anheben des Aases können zwar in anderer Reihenfolge stattfinden, sind aber stets zu beobachten, bevor der Käfer die eigentliche Grabarbeit beginnt. Man empfängt den Eindruck, daß das Tier mit diesen Handlungen eine Prüfung seines Fundes auf dessen Brauchbarkeit hin vornimmt. Es wäre denkbar, daß erst, nachdem der Fund durch jene stets wiederkehrenden Handlungen auf chemische Beschaffenheit, Größe und Verschiebbarkeit geprüft ist, also erst auf eine bestimmte Kombination von dosierten Reizen hin, der Grabinstinkt ausgelöst wird. Eine Bestätigung dieser Vermutung ist darin zu sehen, daß ein *Necrophorus* nicht einmal den Versuch unternimmt, Äser zu vergraben, die ihrer Größe wegen seine Leistungsfähigkeit übersteigen.

#### Vergraben eines Kadavers.

Naturgemäß wird die direkte Beobachtung des Grabvorganges in hohem Maße dadurch beeinträchtigt, daß sein größter Teil im Erdreich vor sich geht und demnach für den Beobachter unsichtbar bleibt. Dieser Umstand macht es erklärlich, daß die Analyse der Grabtechnik der Totengräber noch aussteht. Um das Geschehen lückenlos verfolgen zu können, müssen die Untersuchungen in freier Natur durch solche unter gewissen künstlichen Bedingungen ergänzt werden. Zu diesem Zweck wurden die geschlechtsreifen Käfer zur Grabarbeit pärchenweise in schmale Terrarien gebracht, die eine direkte Beobachtung der Vorgänge durch Glaswände ermöglichten.

Die Terrarien (Abb. 7), (24 cm lang, 18 cm hoch, 2,5 cm breit) zeigen an den Schmalseiten Wände aus Holzleisten, deren Querschnitt (2,5 cm × 2,5 cm) quadratisch ist. Auf diese Holzleisten ist von unten her der Boden des Gefäßes, ein an den Längsseiten rechtwinklig umgebogenes Aluminiumblech, geschraubt. Die Längswände bestehen aus Glas. (Es lassen sich dazu gebrauchte, von der Gelatineschicht befreite Photoplatten 18 × 24 cm verwenden.) Jede Glasplatte liegt sowohl der rechten als auch der linken Holzleiste an, da sie jederseits durch einen an der Außenseite der Holzleiste befestigten, rechtwinklig gebogenen Aluminiumblechstreifen gehalten wird. Unten findet die Glasplatte am Boden eine Stütze. Beide Längswände dürfen durch die Blechstreifen nur so fest gehalten werden, daß sie wie in einem Falz leicht hin und her zu gleiten vermögen. Dies ist

unbedingt erforderlich, um die Glasplatten während der Beobachtung ohne stärkere Erschütterungen gegen andere auszuwechseln zu können, was sich oft wegen der mit der Arbeit der Käfer verbundenen Beschmutzung durch Aas oder Erdpartikelchen als nötig erweist. Oben wird das Gefäß mit Drahtgaze verschlossen.

Es ergab sich jedoch, daß ein Teil der Käfer unter diesen von den natürlichen stark abweichenden Bedingungen die Grabarbeit nicht in Angriff nahm, sich vielmehr durch fortwährende Fluchtversuche erschöpfte. Um auch diese Tiere zu Versuchszwecken verwenden zu können, versuchte ich es mit einem weiteren Kunstgriff. Es wurde ein Kasten aus Zinkblech von der Größe angefertigt, daß darin sieben der beschriebenen Glasgefäße, nebeneinander gestellt, knapp Platz finden konnten. Alle Einzelkäfige wurden völlig mit Erde gefüllt und darüber hinaus noch eine 2 cm dicke Erdschicht ausgebreitet. Es entsteht auf diese Weise eine geräumige Oberfläche, unter der die Terrarien verborgen liegen. Die Käfer werden zu Beginn ihrer Arbeit in keiner Weise beeengt. Stoßen sie in deren weiteren Verlauf auf die Glaswände in der Erde, so bedeutet dies Hindernis nicht mehr als ein Stein oder eine feste Wurzel in der Freiheit, denen auszuweichen die Tiere befähigt sind.

Tatsächlich gingen fast alle Totengräber unverzüglich an die Arbeit. Sie geraten auf ihrem Weg in die Tiefe mit ihrer Beute zwangsläufig in einen der Glaskästen, der dann mit Hilfe von den die Erdoberfläche überragenden Griffen herausgehoben und zur Beobachtung verwendet werden kann. Der im Gebrauch befindliche Glaskäfig wird sogleich durch einen anderen ersetzt, und somit ist die beschriebene Versuchsanordnung gebrauchsfertig, solange es nicht an geschlechtsreifen Käfern mangelt.

Wenn ein Käfer ein Aas gefunden hat, das sich nach vollzogener Prüfung als geeignet erweist, so nimmt die Grabarbeit ihren Anfang. Zunächst scharrt der Käfer etwas Erde unter dem Kadaver hervor. Der Totengräber geht dabei so zu Werke, daß er mit den Vorderbeinen Erdpartikelchen nach hinten befördert, die das zweite Beinpaar bis zum Bereich des letzten weitergibt. Von dort aus stoßen die kräftigen Hinterbeine die Masse unter dem Kadaver hervor. Durch häufige Wiederholung desselben Vorganges entsteht der bereits von FABRE (1899) erwähnte kleine Erdwall, der jedoch den toten Körper nicht ringförmig, sondern

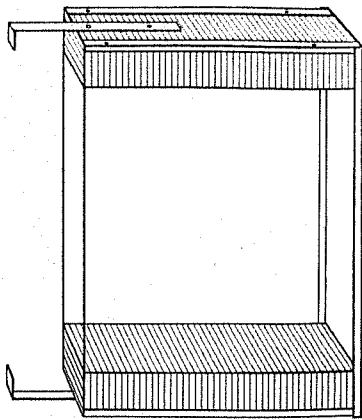


Abb. 7. Ein zur Beobachtung unterirdischer Vorgänge verwendetes Glasterrarium.

nur zum Teil umgreift. Dementsprechend ist auch nur ein Teil des Aases unterwühlt.

Viel häufiger als auf nacktem, weichen Erdboden finden die Totengräber, speziell der in den Wiesen beheimatete *N. vespillo*, das Aas auf fester Grasnarbe vor. Unter diesen Bedingungen erfährt die schon FABRE (1899) wohlbekannte Fähigkeit des Käfers, Gräser und Wurzeln mit den Mandibeln zu durchschneiden, ihre Anwendung. Wenn man etwa eine Stunde nach Beginn der Arbeit die kleine Tierleiche entfernt, erblickt man eine annähernd kreisrunde Stelle, an der die Grashalme zur Seite gedrückt und an ihrem Grunde durchbissen sind, so daß auf diesem kleinen Bezirk, zwar noch durchzogen von mancherlei Wurzeln, das Erdreich freiliegt. Die Größe der präparierten Stelle ist von der des Aases abhängig, stets aber bedeutend kleiner als das zu begrabende Objekt. Auch in diesem Falle ist demnach nicht der ganze Kadaver unterwühlt.

Von diesem Stadium ab wird die Grabarbeit unabhängig von dem Vorhandensein einer Bodenbedeckung in stets gleicher Weise fortgeführt. Es schwankt, je nach der Zahl der Hindernisse, die der Boden in Gestalt von Wurzeln oder Steinchen birgt, lediglich die Arbeitszeit. Der Käfer scharft mehr und mehr Erde unter dem Aas hervor und vertieft somit die schon *anfängs angelegte Höhle*, ohne sie jedoch gleichzeitig zu verbreitern. Der unterwühlte Abschnitt der Leiche beginnt, seiner Schwere folgend, nachzusinken (Abb. 8a).

Könnte man bis zu diesem Zeitpunkt die Arbeit des *Necrophorus* an Erschütterungen des Kadavers verfolgen, so hört dies plötzlich auf, denn dieser bleibt für längere Zeit völlig unbewegt. Der Beobachter erhält dadurch den Eindruck, als habe das Tier die Tätigkeit eingestellt. In Wirklichkeit aber schreitet die Arbeit flink voran und wird nur auf andere Weise fortgesetzt. Das arbeitende Tier hat damit begonnen, von der bisher gebildeten seichten Mulde aus *einen Gang schräg nach unten* in die Erde zu wühlen. Da der Durchmesser des entstehenden Hohlraumes hinter der ursprünglichen Vertiefung etwas, mit dessen zunehmender Länge aber mehr und mehr zurückbleibt, kommt ein selbsttätiges Nachsinken des Kadavers nicht in Frage (Abb. 8b). Hierdurch erhellt, daß es während dieser Arbeit des Käfers zu keinerlei Erschütterungen der Leiche kommen kann. Als Werkzeug beim Ausheben der Grube dienen dem Tiere hauptsächlich die Beine, die auf die bereits beschriebene Art und Weise die Erde weiterbefördern. Ferner sieht man hin und wieder die Totengräber größere Erdmassen mit ihrem breiten Halsschild vor sich herdrücken.

Hat die neugeschaffene Vertiefung schließlich eine Länge von 3—4 cm, bei sehr kleinen Aasern von etwa 2 cm, erreicht, so beginnt wiederum eine neue Phase des Grabvorganges. Das Aas wird jetzt *in den vorbereiteten Hohlraum hineingezwängt*. Dies stellt eine bedeutende Arbeitsleistung des Käfers dar. Denn der Kadaver muß dabei auf einen kleineren Umfang

gebracht werden, da er andernfalls den engen Gang nicht zu passieren vermag. Der zu Beginn dieser Arbeitsphase unter dem Aas liegende

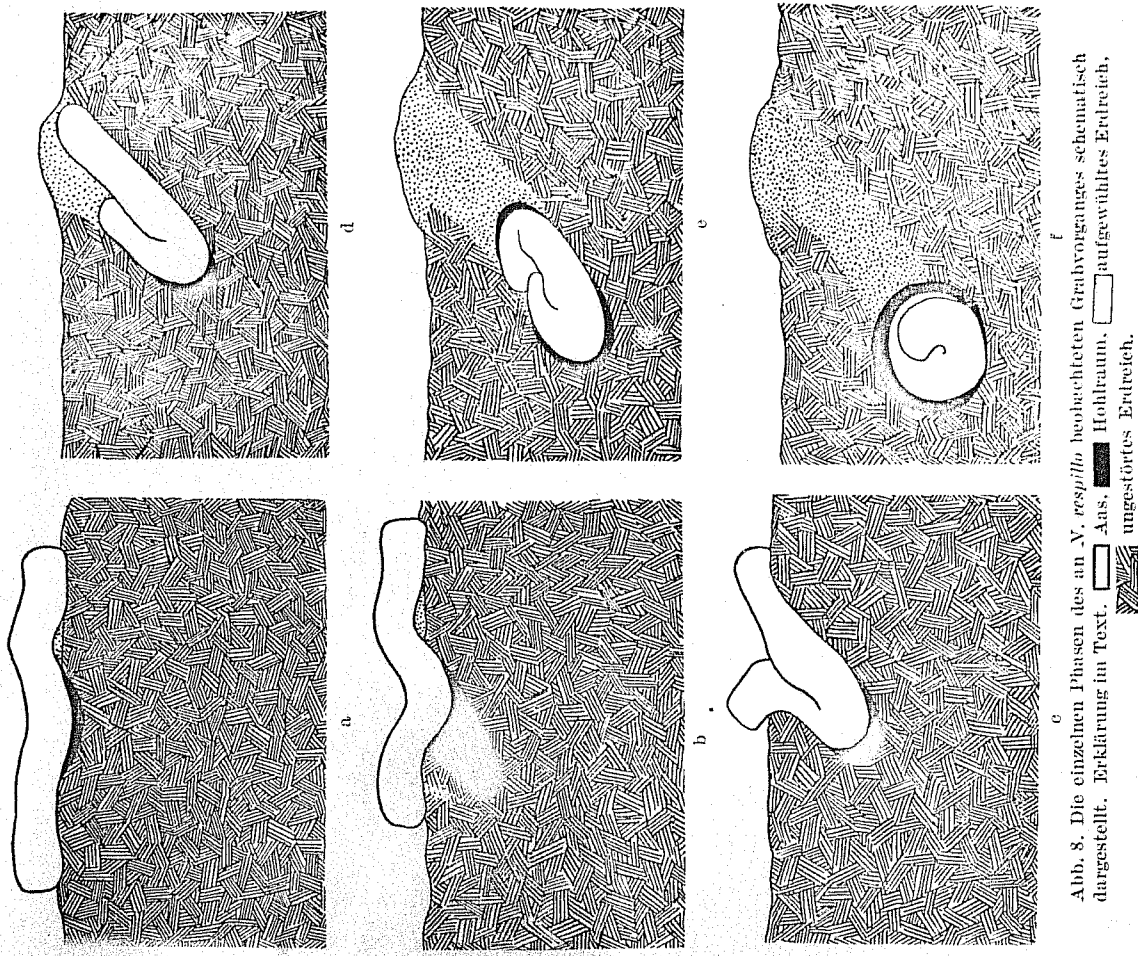


Abb. 8. Die einzelnen Phasen des an *N. vespillo* beobachteten Grabvorganges schematisch dargestellt. Erklärung im Text.  Aas,  Hohlraum,  aufgewühltes Erdreich,  ungestörtes Erdreich.

Käfer orientiert sich so, daß der Rücken dem Untergrund, die Abdomenspitze der neu ausgehobenen, etwa trichterförmigen Höhle zugewendet ist. Das Tier packt jetzt den Kadaver mit den Tarsen und befördert ihn mit einer nach hinten gerichteten Bewegung der Beine und einer gleich-

sinnigen von Kopf und Halschild über sich selbst hinweg tiefer in die Grube hinein. Da der Totengräber das Aas in den meisten Fällen in der Mitte packt, wird diese zuerst in den Gang gezerzt, während die Enden nachschleppen (Abb. 8c). Obgleich sich auf diese Weise der Durchmesser des Objektes noch erhöht, resultiert daraus der Vorzug, daß das Aas auf eine räumlich stärker konzentrierte Masse zusammengedrängt wird. Dies ist der erste Schritt zu der Umgestaltung des Kadavers, die später in der *Crypta* ihre Vollendung erfährt. Je mehr sich das Aas in den schräg in die Tiefe führenden Trichter einklemmt, desto wirksamer wird die Anstrengung des arbeitenden Käfers, der an der Trichterwand ein um so festeres Widerlager gewinnt.

Wie erfolgreich diese Arbeitsmethode ist, zeigt eine zufällige Beobachtung. Ein *humator*-Weibchen hatte ein Aas — ein Stück Pferdefleisch (etwa 6—8 cm) — in einem bis zum oberen Rand in die Erde versenkten Blumentopf vergraben. Dabei am Grunde des Gefäßes angelangt, zwängte das Weibchen seinen Fund durch das im Boden jedes Blumentopfes befindliche Loch, das groß genug war, das *humator*-Weibchen — ein kleines Exemplar — hindurchzulassen. Beim Ausgraben des Topfes hing das Fleisch nur noch mit einem kleinen Zipfel fest, während der übrige Teil bereits die enge Öffnung passiert hatte. Nur mit Mühe gelang es mir, das Fleisch mit einer Pinzette auf demselben Weg zurückzuziehen, was eine Vorstellung von der Arbeitsleistung des Käfers geben kann.

Noch bevor das Aas am Ende des vorbereiteten Ganges angelangt ist, wird derselbe in der anfangs eingeschlagenen Richtung verlängert (Abb. 8d). Kaum ist dies um ein winziges Stück geschehen, so schiebt sich das Tier langsam zwischen Aas und Erde und umwandert die Beute, wobei ihm seine flache Körpergestalt von Nutzen ist. Auf diesem Wege werden alle Teile des Kadavers, die noch aus der Hauptmasse herausragen, wie z. B. Schwanz oder Beine, herbeigeschleppt. Somit wird das Aas mehr und mehr zusammengestaucht (Abb. 8e). Diese beiden Tätigkeiten: *schrühweises Verlängern des Ganges und Nachschleppen des Kadavers mit gleichzeitigem Abrunden desselben*, wechseln so lange miteinander ab, bis das Aas eine gewisse Tiefe erreicht hat. Das ausgeworfene Erdmaterial ist inzwischen, wie bereits FABRE (1899) beobachtet hat, darüber zusammengestürzt. Nur eine kleine Erdanhäufung, frei von Pflanzenwuchs, verrät die Tätigkeit des Totengräbers.

Nach der gegebenen Beschreibung wird verständlich, daß man das Aas nicht senkrecht unter dem kleinen Hügel vermuten darf. Vielmehr findet man es regelmäßig mehrere Zentimeter seitlich von dem Häufchen lockerer Erde entfernt in der Erde (Abb. 8f), eine Feststellung, die wiederum einen Rückschluß auf die Arbeitsmethode der Totengräber zuläßt, da durch Unterwühlen allein die Beute wohl schwerlich an diesen Platz gelangt wäre.

Auf gleiche Weise wie *N. vespillo* gehen auch *N. humator*, *germanicus*, *investigator* und *fossor* zu Werke. Eine scheinbare Ausnahme macht *N. vespilloides*. Dieser Bewohner trockener Wälder vergräbt seinen Fund nur unter Moorsrasen, Laub- oder Nadelstreu, die ihm in seinem Lebensraum reichlich zur Verfügung stehen. Seine Leistung beschränkt sich darauf, den Kadaver durch die oft mehrere Zentimeter hohe Bodenbedeckung zu befördern, bis das Aas der freien Erde aufliegt. Wenn man ein derart vergrabenes Aas findet, darf man sicher sein, das Werk eines *vespilloides* vor sich zu haben (Abb. 9). Der Instinkt dieser Art ist so sehr



Abb. 9. Ein von *N. vespilloides* vergrabenes Aas. Der Bleistift (Länge 10 cm) liegt auf der Grenze zwischen Erdboden und Moospolster und weist auf das Aas in der *Crypta*, deren Boden von einer flachen Mulde des Ertrreiches, deren Dach von den verfilzten Moosstämmchen gebildet wird.

den normalen Bedingungen seiner Umgebung angepaßt, daß *vespilloides* im Käfig ohne Bodenbedeckung nur sehr selten zur Fortpflanzung zu bringen ist, wie ich an meinen Versuchstieren erfahren konnte. Sobald man jedoch reichlich Moos oder Nadelstreu in den Zuchtkäfig gibt, steht dem natürlichen Ablauf nichts mehr entgegen. Dabei zeigt sich, daß die verschiedenen Phasen des Grabvorganges, die bei der Arbeit der übrigen Arten beobachtet werden, im wesentlichen auch bei *vespilloides* nachzuweisen sind, nur wegen der lockeren Beschaffenheit seines Materials weniger deutlich in Erscheinung treten.

Einen Beweis, daß die oben beschriebene Grabweise nicht allein auf die genannten einheimischen Arten beschränkt ist, erblicke ich in einer Beobachtung von OSTEN-SACKEN (1862). Ihr zufolge soll *N. americanus* eine lange, schräg in die Erde führende Grube schaffen, in die hinein er

das Aas schleppt. Da dieser Käfer in der Hauptsache auf Schlangenäser angewiesen sein soll, sah OSTEN-SACKEN diese, wie er glaubte, von der anderen Arten abweichende Grabmethode als Anpassung an die Gestalt des Beutetieres an. Diese Vermutung wird jedoch dadurch hin- fällig, daß andere *N.*-Arten unabhängig von der Gestalt des Kadavers ebenso verfahren. Da die Ausdehnung der vorbereiteten Grube mit zu- nehmender Größe des zu vergrabenden Objektes anwächst, wird ver- ständlich, wenn die langen Gänge, die in der Regel von *N. americanus* zur Aufnahme von Schlangen angefertigt werden, ins Auge fielen, während die bei den einheimischen Totengräbern durchschnittlich für kleine Äser bestimmten kürzeren Hohlräume übersehen werden konnten.

Die Tiefe, bis zu der die Totengräber ihren Fund vergraben, schwankt je nach der Species. In etwa 60 Fällen wurde die Entfernung von der Erdoberfläche senkrecht zum Dach der Crypta gemessen. Dabei ergab sich, daß *N. germanicus* am tiefsten gräbt. Da diese Art jedoch nur in Gefangenschaft beobachtet wurde, in der die Tiere das Aas ausnahmslos bis zum Boden der Käfige schafften, der sich in 20 cm Tiefe befand, ist es möglich, daß die Tiere in der Freiheit größere Tiefen erreichen. Ein von *N. humator* vergrabenes Aas findet sich durchschnittlich in 7,4 cm Tiefe; der höchste gemessene Wert betrug für diese Art etwa 13 cm. In noch geringerem Abstand von der Erdoberfläche findet man die Brut- höhlen der übrigen Arten.

Die Zeit, die das Vergraben eines Aases erfordert, ist von der Größe des Objektes, von der Beschaffenheit des Bodens, von dem physiologischen Zustand und schließlich von der Zahl der arbeitenden Käfer abhängig.

Folgende Beobachtungen, die sich auf ein *vespillo*-Weibchen beziehen, mögen davon eine Vorstellung geben. Das Tier hatte eine Maus in lockerer, mit Torfmoß durchsetzter Gartenerde schon nach 3 Stunden in die für die Art *vespillo* typische Tiefe befördert. In natürlichen Verhältnissen, in denen eine Grasnarbe zu durchdringen ist, Wurzeln und Steine zu umgehen sind, nimmt dieselbe Arbeit 8—10 Stunden in Anspruch. In den oben beschriebenen schmalen Glasterrarien brauchte der Käfer ebenfalls eine ganze Nacht, während derer mehrmals längere Ruhepausen zu beobachten waren. Wenn sich mehrere Totengräber an der Arbeit beteiligen, so verkürzt sich die Arbeitszeit entsprechend ihrer Zahl.

#### Umgestaltung des Kadavers und Ausbau der Crypta.

Plump zusammengeballt findet man das Aas nach Beendigung des Grabvorganges in der Erde. Abb. 10a—f stellen der Crypta entnommene Äser dar. Aus allen Formen spricht der Instinkt des Käfers, das Aas weitmöglichst einer Kugelgestalt anzugleichen. Das Skelett der Wirbel- tiere wersetzt sich häufig der Abrundung, wie aus Abb. 10, b und c, die einen halbierten Frosch zeigen, ersichtlich ist. Knochenlose Fleisch- stücke aber, die sich beliebig durch den Käfer formen lassen, erhalten

tatsächlich fast vollkommene Kugelgestalt. Die Zweckmäßigkeit dieser Umgestaltung springt ins Auge: bei kleinster Oberfläche birgt die Kugel

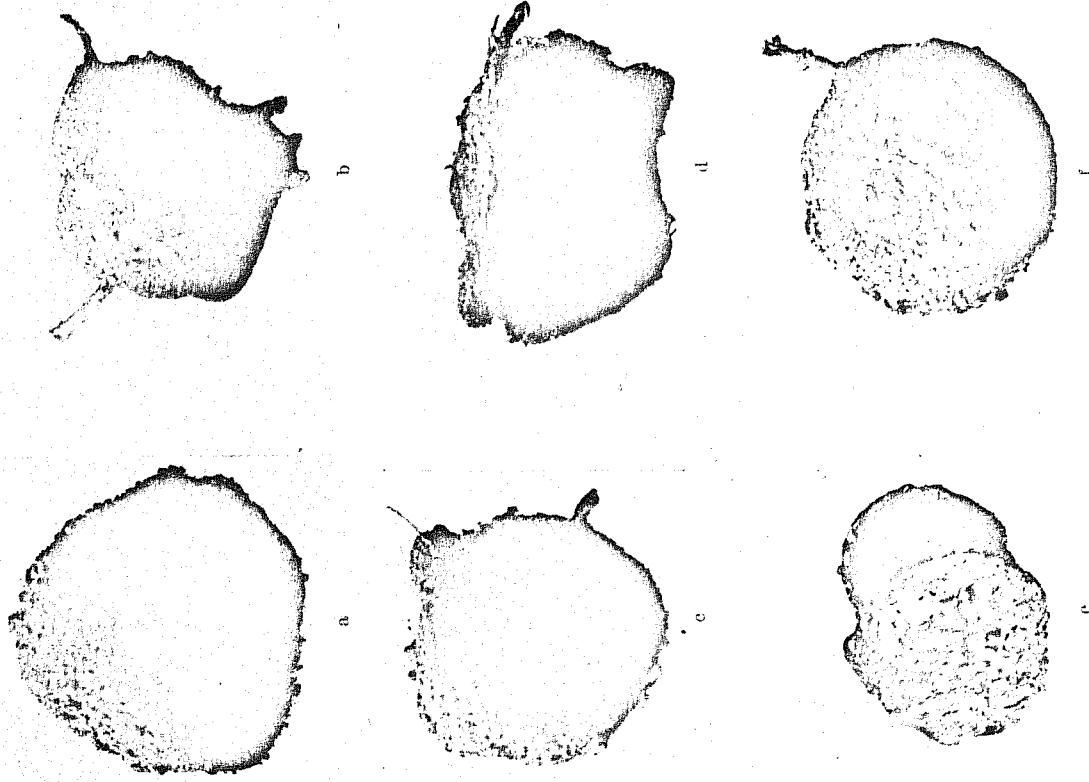


Abb. 10. Die von *N. vespillo* abgerundeten Leichen kleiner Wirbeltiere. a) Frosch, b) und c) halbiertes Frosch, d) Sperling, e) Erdchse, f) Maulwurf.

das größte Volumen und erweist sich deshalb als besonders günstig zum Aufbewahren der Nahrung, die durch möglichst kleine Oberfläche vor Austrocknung bewahrt wird.

Abrundung des Aases und Bildung der *Crypta* sind in ihrer Entstehung eng miteinander verknüpft und ergeben sich als Folge ein und derselben Tätigkeit. Stundenlang umwandert der Käfer Schritt für Schritt die vergrabene Beute in allen nur möglichen Richtungen. Die Füße auf dem Kadaver, den Rücken der umgrenzenden Erde zugewandt, stemmt er die Masse unaufhörlich durch Strecken der stark gebeugten Beine von sich fort. Durch den Gegendruck der Erde, die sowohl dem Rücken des Käfers wie der gegenüberliegenden Seite des Kadavers einen wenig elastischen Widerstand entgegensetzt, wird das Aas stark zusammengepreßt und erhält, da sich die Stöße beständig von allen Seiten wiederholen, Kugelform, sofern sich nicht starre Skeletelemente dem widersetzen.

Zwängslüftig entsteht durch den ständigen Druck auf das umgebende Erdreich ein Hohlraum mit festen Wänden, in dem die indessen völlig umgestaltete Tierleiche ruht. Er ist die *Crypta*. Ihr Durchmesser ist sowohl von der Größe des vergrabenen Objektes abhängig als auch von der des arbeitenden Käfers, wie ohne weiteres verständlich wird, wenn man die Entstehungsweise dieser unterirdischen Höhle in Betracht zieht.

Wie schon FABRE (1899) bekannt war, trifft man die kleinen *Säugetierleichen haarlos*, die Kadaver der *Vögel federlos* bis auf Schwanz- und Steuerfedern in der *Crypta* an (Abb. 10). Wie diese Erscheinung zu erklären sei, ob als Folge der einsetzenden Verwesung oder aber als Ergebnis aktiver Arbeit der Käfer, läßt FABRE offen. Keine dieser Möglichkeiten allein entspricht jedoch der Wahrheit; erst durch das Ineinandergreifen beider Faktoren entsteht vielmehr das bekannte Resultat. Durch die unsanfte Behandlung, die der Kadaver während des Grabvorganges beim Passieren enger Hohlräume erfährt, fallen einerseits die nur noch locker in der Haut des Kadavers sitzenden Haare oder Federn ohne direktes Zutun der Käfer aus, andererseits tragen die Tiere direkt zu ihrer Entfernung bei: nach Abrundung des Kadavers und gleichzeitiger Fertigstellung der *Crypta* setzt der Käfer die Wanderung über das Aas fort, jedoch mit neuer Tätigkeit verbunden. Wie ein Spatel streicht jetzt hin und befreit so den Nahrungsvorrat für die Larven von Erdpartikelchen und noch haftenden Haaren oder Federn. Stundenlang, nur unterbrochen von kurzen Ruhepausen, sieht man den Käfer dieselbe Bewegung ausführen, die durch Anbeugen des anfangs vorgestreckten Kopfes bewirkt wird. *Schrittweise wird jeder Quadratmillimeter auf diese Weise gereinigt*; wie — abgesehen von direkter Beobachtung — aus einer Unmenge winziger Spuren zu erkennen ist, die die Mandibeln in dem weichen Substrat zurückgelassen haben und die zu diesem Zeitpunkt die ganze Aaskugel bedecken. Der Abfall — seien es Haare oder Federn — sammelt sich am Grunde der Höhle und wird dort von dem Totengräber — samt der Wandung des Brutraumes gepreßt, so daß er einem Teppich ähnlich den Boden der *Crypta* bedeckt. Dies wird am vollkommensten an Äsern

beobachtet, die in weicher, von allen Hindernissen befreiter Torfmullerde vergraben wurden. Unter den in der Freiheit häufigsten Bedingungen trifft man dagegen in der *Crypta* nur auf *Spuren* eines Haar- oder Federkleides, das der Kadaver zum größten Teil schon auf dem Weg durch die feste Erde eingebüßt hat.

Eiablage.

Wenn das Aas abgerundet, gesäubert und mit glatter Oberfläche in einer festwandigen *Crypta* ruht (die zur Erreichung dieses Zustandes notwendigen Verrichtungen nehmen eine Zeit von insgesamt 12—48 Stunden in Anspruch), schreitet das Weibchen zur *Eiablage*, während das Männchen von Zeit zu Zeit die oben angeführten Arbeiten wiederholt.

Wie zuerst MAIN (1927) und v. LEMBERGEN (1928) unabhängig voneinander festgestellt haben, werden die Eier der *Totengräber* — einer verbreiteten Annahme entgegen

— nicht auf das Aas oder in das Aas, sondern in die Erde abgelegt, was ich ebenfalls bestätigen kann. Ausnahmslos fand ich in mehr als 100 Fällen die Eier der inbegriffenen Arten einzeln in kleinen Erdhöhlen vor, die eine auffällige Anordnung zeigen. Sie liegen, wie ich bei der Art *vespillo* (76 Fälle) beobachten konnte, in etwa 6 bis 10 mm Abstand zu beiden Seiten eines röhrenförmigen, glattwandigen, gegen Erschütterungen allerdings wenig widerstandsfähigen Ganges, den das Muttertier von der *Crypta* aus in die Erde gegraben hat, und den ich in Anlehnung an analoge Verhältnisse bei Borkenkäfern als „*Muttergang*“ bezeichnen möchte. Sein Lumen ist gerade groß genug, um das Weibchen unbehindert hindurchzulassen. Der Gang führt horizontal mit schwacher Biegung zur *Crypta* in das Erdreich (Abb. 11 und 12). Seine Länge ist von der Zahl der ihn flankierenden Eier abhängig, die bei *N. vespillo* zwischen 1—24 schwanken

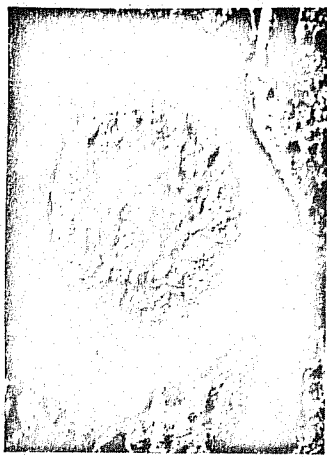


Abb. 11. Man blickt von oben in eine geöffnete *Crypta*, in deren Mitte das für die Brut bereitete Aas liegt. Von der linken Seite her mündet der Muttergang in der Bruthöhle. × 1.

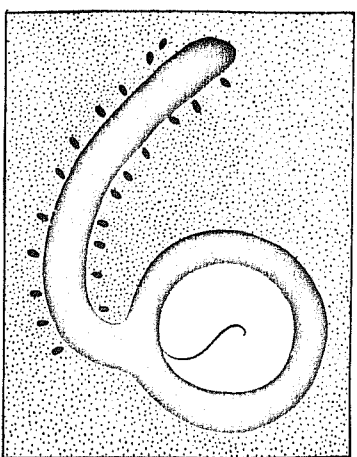


Abb. 12. Schematische Darstellung eines Horizontalschnittes durch *Crypta*, Muttergang und Eikammern. □ Erdreich, □ Aas, ■ Hohlraum.



kann, im Durchschnitt aber 14—15 beträgt, wie sich aus folgender Tabelle ergibt:

Tabelle 3.

respillo- Eigelege Nr.	Zahl der Eier im Gelege	respillo- Eigelege Nr.	Zahl der Eier im Gelege	respillo- Eigelege Nr.	Zahl der Eier im Gelege
1	24	6	21	11	16
2	6	7	8	12	4
3	10	8	18	13	4
4	22	9	12	14	22
5	12	10	16	15	8

Ein von den genannten Zahlen stark abweichendes Ergebnis, das Auffinden von 36 Eiern an einem Aas, wurde nicht in die Tabelle aufgenommen, weil diese Eier offensichtlich von zwei Weibchen stammten.

Tabelle 4. Eier von *N. respillo*.

Ei	Länge mm	Breite mm
1	2,968	2,037
2	3,259	2,037
3	2,503	1,862
4	2,677	1,804
5	2,968	1,862
6	3,085	1,339
7	2,910	1,746
8	3,085	1,746
9	2,968	1,862
10	3,143	1,921
11	2,968	1,979
Mittel	2,958	1,836

Die Kämmerchen, in denen die Eier liegen, werden aller Wahrscheinlichkeit nach durch den bei dieser Tätigkeit ausgestülpten Legeapparat des Weibchens gebildet. Unter gleichzeitiger Abgabe eines schaumigen Sekretropfens wird die kleine Höhle mit einem Ei beschickt. Die walzenförmigen Eier sind weiß und glänzend. Ihre Größe beträgt für die Art *respillo* direkt nach der Eiablage im Mittel  $2,958 \times 1,836$  mm, ein Resultat, das aus den folgenden Werten errechnet wurde (Tab. 4).

#### Anfeuchten und Vorverdauen des Kadavers.

Nach der Eiablage kehrt das Weibchen wieder in die *Crypta* zurück und schafft die vom Bau des Mutterganges herrührende Erdmasse zur Seite, indem es auf bekannte Weise das Aas umwandert und das lose Erdmaterial an die Wand drückt. Diese wie alle vorhergehenden Erdarbeiten der Totengräber erfordern zu gutem Gelingen eine gewisse Feuchtigkeit des Bodens, die die Tiere in der Freiheit an ihren Wohnplätzen finden und für die im Terrarium Sorge zu tragen ist.

Nachdem die Höhle gesäubert ist, beginnt das Weibchen mit einer bemerkenswerten Tätigkeit: Auf dem höchsten Punkt der Aaskugel wühlt das Tier ein kreisrundes Loch, das durchschnittlich  $\frac{1}{2}$  cm im Durchmesser mißt. Mit den Mandibeln wird zuerst die Oberfläche des Kadavers zerschnitten, dann greifen die Vorderansenden weiterend in den klaffenden Spalt. Mit Hilfe von Kopf und Vorderbeinen, die mit den kräftigen Tibialisporne vorzügliche Instrumente darstellen um die Schmittränder

wie mit Haken auseinander zu zerren, wird die Öffnung zu einem kleinen Krater vergrößert. In diese Vertiefung senkt der Käfer den Kopf und beginnt, wie aus der Bewegung der Mundwerkzeuge zu schließen ist, zu fressen. Es ist die erste Nahrung, die von dem vergrabenen Kadaver genommen wird. Dies wäre sicher nichts Bemerkenswertes, wenn die Fraßstelle nicht gesetzmäßig immer wieder an dem entsprechenden Punkte jeder Aaskugel zu finden und gleichzeitig — vorausgreifend sei dies erwähnt — der Platz wäre, an dem sich später die jung geschlüpften Lärven sammeln. Nach Ablauf von etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde scheint der Käfer gesättigt. Doch wendet er sich niemals ab, ohne das Loch geschlossen und schließlich die Oberfläche noch lange mit der Unterseite des Kopfes geglättet zu haben. In der Tat unterscheidet sich später dieser Bezirk in keiner Weise von seiner Umgebung. Der nach Vollendung dieser Arbeit abgesetzte Kot des Käfers wird jetzt auf der oberen Kugelhälfte verteilt. Das Tier, das zu diesem Zweck die Analöffnung der Aasoberfläche anlegt, schreitet langsam über sie hin, während das Abdomen eine seitwärts pendelnde Bewegung ausführt. Die flüssigen Exkremente gelangen auf diese Weise in einer geschlängelten Spur auf das Aas, die feuchtglänzend erkennbar ist und erst nach einiger Zeit durch Verfließen verschwindet.

Im Wechsel mit Stunden der Ruhe, die das Tier dicht an die Aaskugel gepreßt verbringt, füllen diese Arbeiten den Zeitraum aus, in dem die Brut die Embryonalentwicklung durchläuft.

Die Frage, ob diese Instinkthandlungen für die Nachkommenschaft von Nutzen sind, darf wohl bejaht werden. Das Verschmieren von flüssigem Kot auf der Aaskugel birgt zweifellos einerseits den Nutzen, daß der bereits durch seine Gestalt bis zu gewissem Grade vor der Gefahr der Austrocknung geschützte Nahrungsvorrat mit um so größerer Wahrscheinlichkeit feucht erhalten bleibt, wie dieser denn auch unabhängig von der Witterung jederzeit vor Feuchtigkeit glänzend in der *Crypta* angetroffen wird (Abb. 11). Andererseits mag dadurch gleichzeitig der Nahrungsballen mit dem Duft des Tieres durchtränkt werden, der selbst für unser Geruchsvermögen in dem Kot der Totengräber nachweisbar ist. Sei es, daß der *Necrophorus*-Duft abschreckend auf andere Aasliebhaber wirkt oder auch die Anlockung der Lärven, die im benachbarten Erdreich verstreut aus dem Ei schlüpfen, erleichtert, immerhin wäre auch in dieser Hinsicht ein Vorteil denkbar.

Aber auch die Nahrungsaufnahme des Weibchens stellt in der Weise, wie sie durchgeführt wird, einen Akt der Brutfürsorge dar. Vorausgesetzt, daß die schon oben ausgesprochene Vermutung einer praeoralen Verdauung der Totengräber zu Recht besteht, teilt sich bei dem Freißvorgang des Elterntieres verdauendes Enzym der Umgebung mit, das die Nahrung zu zersetzen beginnt. Dadurch, daß der Krater in größeren Zeitabständen mehr und mehr in das Innere der Aaskugel hinein vertieft wird, und das



Weibchen erneut frisches Sekret dabei abgibt, wird der sonst nur langsam vordringende Prozeß beschleunigt. Den jung geschlüpften Lärchen aber würde auf diese Weise *vorverdaute Nahrung* zur Verfügung stehen.

Daß es sich bei der dargelegten Überlegung nicht um reine Spekulation handelt, beweist das Benehmen des Weibchens einige Stunden



Abb. 13. Drei aufeinanderfolgende Stadien desselben Aases zur Zeit der Brutfürsorge. Man sieht durch eine Glaswand eines horizontal liegenden, in Abb. 7. dargestellten Terrariums in die Crypta. a) Das *N. respillo*-Pärchen am abgerundeten Aas kurze Zeit nach Ablage der Eier. b) Das angefeuchtete Aas läßt in der Mitte den hellglänzenden Bereich erkennen, der zum Ausgangspunkt des Kraters wird. c) In dem Krater haben sich bereits fünf frisch geschlüpfte Lärchen eingefunden. Ein sechstes befindet sich auf dem Kraterand der rechten Seite. Der normalerweise scharf begrenzte steil einfallende Krater konnte sich unter den Versuchsbedingungen nur als flache Mulde ausbilden.  $\times 1,2$ .

vor dem Schlüpfen der Brut: Zu dieser Zeit beginnen die bisher ruhigen Bewegungen des Tieres — nahezu unvermittelt wie nach Ablauf eines Uhrwerks — hastiger zu werden. Eilig wird die Aaskugel erklettert und der Krater mit stürmischen Bewegungen des Kopfes, die den

Zuschauer fast eine Zerstörung des Werkes befürchten lassen, unordentlich geöffnet. Ohne ihn, wie bisher, wieder zu verschließen, durchwandert jetzt der Käfer, in manchen Fällen leise zirpend, den Muttergang, aus dem er nach einigen Minuten in die Crypta zurückkehrt. Nachdem der Käfer den ganzen unterirdischen Hohlraum durchschritten hat, findet man ihn bald darauf wieder auf der Aaskugel am Krater sitzen und fressen, darauf die Öffnung zu einem regelmäßigen Rund ordnend. Diese Tätigkeiten des Weibchens, die zeitlich ungefähr mit dem Abschluß der Embryonalentwicklung der Brut zusammenfallen, stehen in enger Beziehung zum Erscheinen der Nachkommen. Die Tatsache, daß der Krater zu dieser Zeit geöffnet, aber nicht mehr verschlossen wird, beweist, daß die vorverdaute Nahrung für die Larven bestimmt ist. *Das Durchschreiten des Mutterganges aber, das sich mehrmals in Abständen von 20—30 Minuten wiederholt, ist geeignet, den im Erdreich schlüpfenden Larven das Aufsuchen des Aases zu erleichtern.* Einerseits mag der Duft des Weibchens den Larven eine bessere Orientierung ermöglichen, andererseits räumt der Käfer die in das Lumen des Ganges gestürzten Erdbrocken hinweg. Dadurch aber wird den jungen Larven ein Weg geöffnet, auf dem sie schnell und sicher zur Nahrungsquelle gelangen können.

**Beteiligung des Männchens an der Vorsorge für die Brut.**  
Der Brutfürsorgeinstinkt ist unabhängig von dem Geschlecht jedem geschlechtsreifen Totengräber eigen. Jedes Männchen vermag ebenso wie jedes Weibchen ein Aas zu vergraben, wie Versuche, in deren Verlauf die Geschlechter isoliert wurden, bewiesen. Beobachtungen in freier Natur stehen jedoch im Gegensatz zu diesen Ergebnissen. Männchen, die die Grabarbeit ohne Anwesenheit eines Weibchens in Angriff nehmen, unterbrechen ihre Arbeit nach kurzer Zeit, um das Weibchen durch Stierzeln herbeizulocken. Ist dies ohne Erfolg, so bleibt das Aas unbedeckt oder nur oberflächlich vergraben. Dies spricht für eine *Abhängigkeit des Männchens von der Gegenwart des Weibchens*. Bestätigt sehen wir diese Vermutung, wenn ein Weibchen nach Beendigung des Grabvorganges entfernt und das Männchen allein zurückgelassen wird. In diesem Fall bleibt der Kadaver unverändert liegen, eine Tatsache, deren Nutzen für die Art unverkennbar ist, da beim Fehlen eines Weibchens und mit ihm der Brut die langwierige Zubereitung des Kadavers nur Kraft- und Zeitverlust bedeuten würde. Bleibt das Pärchen beisammen, so beteiligt sich das Männchen an allen Arbeiten des Weibchens. In der Mehrzahl der beobachteten Fälle jedoch verläßt das Männchen in dem Zeitraum zwischen Eiablage und Ausschlüpfen der Nachkommen — entweder „freiwillig“ oder durch eine feindliche Stellungnahme des Weibchens gezwungen — die Crypta. Nur ausnahmsweise ist das Männchen noch zusammen mit der jungen Brut anzutreffen, Befunde, die möglicherweise

dadurch zustande kommen, daß es dem Weibchen nicht immer gelingen mag, das Männchen zu vertreiben. Die Regel erfährt jedoch insofern eine Einschränkung, als *vespilloides*-Männchen im Gegensatz zu den Männchen der andern Arten in nahezu der Hälfte aller Fälle zusammen mit der Brut angetroffen werden (vgl. Tabelle 5).

#### Brutpflege.

FABRE (1899) nahm an, daß das Pärchen nach Zubereitung des Kadavers für die Brut *die Crypta verläßt*. Dem stehen zahlreiche in freier Natur gewonnene Beobachtungen entgegen, die in Tabelle 5 zusammengestellt sind.

In den Wäldern und Wiesen der Frankfurter Umgebung wurden zum Vergraben geeignete Äser ausgelegt. Ungefähr 48 Stunden später besuchte ich die gleichen Plätze und registrierte, welche Äser von den Totengräbern vergraben waren, was sich an geringfügigen aber typischen Bodenveränderungen erkennen ließ. Nach Ablauf weiterer 7—9 Tage, während derer der Ausbau der *Crypta*, die Zubereitung des Aases vollendet, die Larvenentwicklung mehr oder weniger vorgeschritten sein mußte, wurde der Brutraum vorsichtig geöffnet und der Befund, wie folgt, protokolliert:

Tabelle 5.

Datum	Nest Nr.	Species	Larvenstadium	In der <i>Crypta</i> angetroffene Käfer.	
				♂	♀
15. 5. 31	450	<i>humator</i>	II	—	I
18. 5. 31	498	"	III	—	I
19. 5. 31	14	<i>vespillo</i>	I	—	I
23. 5. 30	17	"	II	—	I
28. 5. 30	15	"	I	—	I
29. 5. 31	452	<i>humator</i>	II	—	I
30. 5. 31	450	"	II	—	I
30. 5. 30	76	<i>vespillo</i>	I	I	I
4. 6. 30	26	"	III	—	I
4. 6. 31	20	"	I	—	I
7. 6. 30	25	<i>humator</i>	II	—	I
7. 6. 30	4	<i>vespillo</i>	III	—	I
7. 6. 30	3	"	III	—	I
9. 6. 30	38	"	III	—	I
9. 6. 30	39	<i>humator</i>	III	—	I
9. 6. 30	6	<i>vespillo</i>	III	—	I
9. 6. 30	9	"	III	—	I
9. 6. 30	7	"	II	—	I
9. 6. 30	12	"	I	—	I
9. 6. 30	35	"	II—III	—	I
14. 6. 31	18	"	I	I	I
24. 6. 30	230	"	I	I	I
28. 6. 30	204	"	I	I	I

Tabelle 5 (Fortsetzung).

Datum	Nest Nr.	Species	Larvenstadium	In der <i>Crypta</i> angetroffene Käfer
2. 7. 30	62	<i>humator</i>	III	—
2. 7. 30	67	<i>vespillo</i>	I	—
5. 7. 30	311	<i>vespilloides</i>	III	—
5. 7. 30	312	"	III	—
5. 7. 30	328	"	I	I
5. 7. 30	329	"	I—II	I
9. 7. 30	310	"	III	—
9. 7. 30	315	"	I	—
9. 7. 30	324	"	II	—
9. 7. 30	326	"	III	—
10. 7. 30	338	"	III	—
10. 7. 30	345	"	III	—
10. 7. 30	341	"	I	—
10. 7. 30	357	<i>vespillo</i>	II	—
10. 7. 30	373	<i>vespilloides</i>	I—II	—
10. 7. 30	374	<i>vespillo</i>	III	—
10. 7. 30	376	"	III	—
10. 7. 30	379	"	III	—
10. 7. 30	385	"	I	—
10. 7. 30	399	"	I	—
25. 8. 30	413	<i>vespillo</i>	III	—
25. 8. 30	412	<i>vespilloides</i>	I	—
25. 8. 30	411	"	II	I
25. 8. 30	401	"	I	I
27. 8. 30	414	"	I	I
27. 8. 30	406	"	II	I
29. 8. 30	426	"	III	I
3. 9. 30	424	<i>investigator</i>	I	I
3. 9. 30	415	"	I	I
3. 9. 30	440	<i>fossor</i>	I	I
3. 9. 30	337	<i>vespilloides</i>	III	I
3. 9. 30	102	<i>fossor</i>	I	I
3. 9. 30	413	<i>vespilloides</i>	III	I
11. 9. 30	414	<i>investigator</i>	III	I
11. 9. 30	418	<i>vespilloides</i>	III	I
13. 9. 30	416	<i>fossor</i>	I	—

Nach dieser Zusammenstellung sind die Larven vom I. bis zum III. und letzten Stadium *fast immer* in Gesellschaft eines Pärchens oder einzelnen Weibchens in der *Crypta* angetroffen worden. Und da die niedrige Zahl der Ausnahmen (4 von 59 Fällen) noch mehr an Bedeutung verliert, wenn man bedenkt, wie leicht die Resultate durch das Nachgraben in negativem Sinne beeinflusst werden konnten, so darf die *Anwesenheit eines oder beider Eltern in der Crypta für die Dauer der larvalen Entwicklung der Nachkommenschaft als Regel betrachtet werden*.

Auch FABRE fand einmal beim Öffnen einer *Crypta* ein *Necrophorus*-Pärchen zusammen mit den Larven vor. Diese Beobachtung, die im Widerspruch zu seiner Annahme steht, daß die Eltern noch vor dem Schlüpfen der Brut die *Crypta* verlassen, erklärte er auf folgende Weise:

La période de la ponte est maintenant finie, et la victuaille est copieuse. N'ayant pas autre chose à faire, les nourriciers se sont attablés à côté des nourrissons" (FABRE 1899)<sup>1</sup>. Und die in diesen Worten zum Ausdruck gelangte Ansicht, daß am Ende der Brutperiode manche Elterntiere lediglich zur Befriedigung eigenen Nahrungsbedürfnisses zusammen mit den Larven am Aas verweilen, ist bis heute herrschend. Durch meine Feststellung, daß die Eltern, vor allem die Weibchen, regelmäßig und während der ganzen Brutperiode in Gesellschaft der Larven zu finden sind, wird sie widerlegt. Vollends hinfällig aber wurde diese Vorstellung, als sich engste, über die *Vorsorge* für die Brut hinausreichende Beziehungen zwischen dem Weibchen und seinen Nachkommen aufdecken ließen. War schon die Art, wie das Muttertier die kaum geschlüpften Lärchen herbeilockt, durchaus ungewöhnlich im Reich der Coleopteren, so übertreffen die Vorgänge, die sich in der Crypta zwischen dem Weibchen und seiner Brut abspielen, alles, was man bisher in dieser Hinsicht von einheimischen Käfern kennt.

Die folgenden Beobachtungen wurden einerseits unter Verwendung der in Abb. 7 dargestellten, den Einblick in die Crypta ermöglichenden Glaskästen gemacht. Zu diesem Zwecke wurden die Kästen nach Beendigung des Grabvorganges aus ihrer vertikalen in seitliche Lage gebracht, um so dem Käfer den zum Ausbau der Crypta notwendigen Raum in der Horizontalen zu gewähren. Andererseits wurden Larven nester aus natürlichen Bruträumen entnommen und zusammen mit dem brutflegenden Weibchen in kleinen Blumentöpfen untergebracht, die nach oben durch ein feucht gehaltenes Tuch verschlossen wurden. Während der in gedämpftem Licht anzustellenden Beobachtung wurde dieses entfernt oder, bei leicht zu beunruhigenden Weibchen, durch eine Glasscheibe ersetzt.

Bevor ich mich den erwähnten Vorgängen zuwenden kann, muß die Brut einer genaueren Betrachtung unterzogen werden.

#### Die Brut zur Zeit der larvalen Entwicklung.

Auf den für die Entwicklung von Käferlarven außerordentlich kleinen Zeitraum von 7 Tagen ist die zur Bildung der Imago erforderliche Gewichts- und Größenzunahme der *Necrophorus*-Larve zusammengedrängt. Die Schnelligkeit, mit der die Entwicklung vor sich geht, wirkt noch erstaunlicher, wenn man die in dieser Zeit vollbrachte Wachstumsleistung in Betracht zieht. Während das Längenwachstum das übliche in keiner Weise überschreitet (die *vespillo*-Larve wächst durchschnittlich von 0,5 auf 2,8 cm heran), ist die *Gewichtszunahme* im Verhältnis zu der Entwicklungszeit sehr bedeutend. Die beigefügten Kurven (Abb. 14), deren Werte durch tägliches Wägen der Larven mit

<sup>1</sup> Souv. Ent. 6, 125.

Hilfe einer SARTORIUSschen Analysenwaage gewonnen wurden, erlauben einen Einblick in den Gewichtsanstieg dreier *vespillo*-Larven während der 7tägigen Entwicklungszeit. Auf der Abszisse ist das Alter der Larven — vom Augenblick des Schlüpfens an gerechnet — in Stunden angegeben, auf der Ordinate das Gewicht in Milligramm abgetragen. Die erste Wägung wurde unmittelbar nach dem Schlüpfen und vor der ersten Nahrungsaufnahme ausgeführt und betrug für Larve I 0,0035 g. Bereits nach 7 Stunden ist das Doppelte des Anfangsgewichtes erreicht. Die letzte Gewichtsbestimmung fand kurz nach dem Abwandern der Larven aus den Resten der Aasnahrung statt und zeigt für dieselbe Larve I

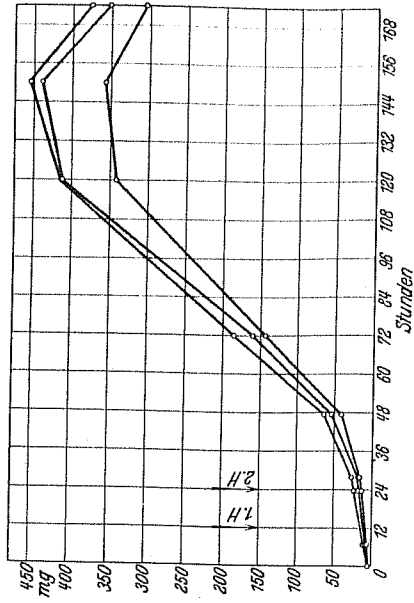


Abb. 14. Graphische Darstellung der Gewichtszunahme von drei *N. vespillo*-Larven, während ihrer siebenstägigen Entwicklungszeit.

0,3037 g, wonach also die gesamte Gewichtszunahme ungefähr das 100fache des Erstgewichtes beträgt.

Abgesehen von der Angabe absoluter Werte gibt uns die graphische Darstellung Aufschluß über die *Geschwindigkeit* der Gewichtszunahme auf verschiedenen Altersstufen. Zwei rasch aufeinander folgende Häutungen H<sub>1</sub> und H<sub>2</sub> trennen drei Larvenstadien I, II und III voneinander ab, deren Habitus in Abb. 15 für die Art *germanicus* wiedergegeben ist. Das Larvenstadium III nimmt nicht nur den größten Zeitraum im Larvenleben der *Necrophori* ein — weshalb man in der Freiheit auch meistens Larven dieses Alters antrifft —, in diese Zeit fällt auch die größte Geschwindigkeit der Gewichtszunahme, die wahrscheinlich während der ersten 48 Stunden durch den Energieverbrauch der in kurzen Abständen folgenden Häutungen etwas zurückgehalten wird. Der Abfall der Kurven gegen ihr Ende (bei L I von 0,3573—0,3037 g) hat eine doppelte Ursache: Erstens stellen die Larven kurz vor dem Verlassen der Crypta die Nahrungsaufnahme ein, zweitens und vor allem leert sich der vorher gefüllte Darm.

Die drei Larvenstadien, die sich in morphologischer Hinsicht nicht wesentlich unterscheiden, lassen doch in ihren Instinkten gewisse Unterschiede deutlich erkennen:

Nach Ablauf der Embryonalentwicklung, die 5 Tage in Anspruch nimmt, schlüpfen die Larven der Totengräber aus dem Ei. Mit rotierender Bewegung um ihre Längsachse versuchen die Tiere sich der an irgendeiner Stelle des Körpers haftenden Eihülle zu entledigen, was ihnen in

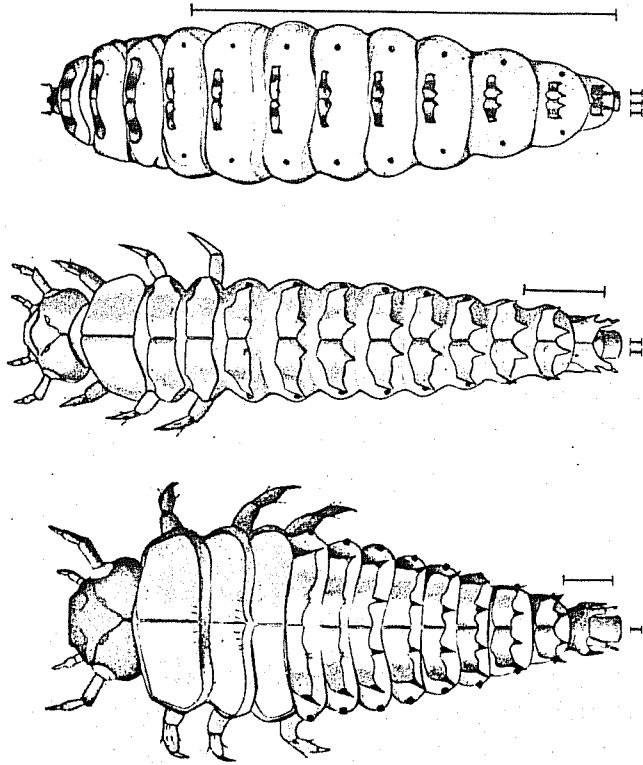


Abb. 15. I., II. und III. Larvenstadium von *N. germanicus*. Der jeder Larve beigefügte Maßstab zeigt die natürliche Größe.

etwa 1 Min. zu gelingen pflegt. Darauf wird die Eikammer unverzüglich verlassen, und die Wanderung zur aufgespeicherten Nahrung angetreten. Die junggeschlüpften Lärven sind weiß, sehr bewegliche Geschöpfe, die sich mit Hilfe ihrer sechs Beine und des Aftersegmentes, das als Nachschieber funktioniert, behend und rastlos mit emporgehobenen Antennen fortbewegen. Die meisten durchbrechen die Erdschicht, die die Eikammer vom Muttergang trennt, folgen dem vom Weibchen geebneten Weg und erreichen auf diese Weise in verhältnismäßig kurzer Zeit die Crypta, wohin sie der Duft des Aases und der des Weibchens locken mag. Einzelne Individuen versuchen auch direkt durch die Erde auf kürzestem Weg zum Nahrungsvorrat zu gelangen, wozu sie ebenfalls befähigt sind. Zwar braucht dann das Lärven zum Zurücklegen einer Strecke von 4—5 cm 2—3 Stunden, die es in steter Bewegung, nur

unterbrochen von wenigen kurzen Ruhepausen, verbringt. Jedes Steichen setzt dem Vordringen ein Hindernis entgegen und muß umgangen werden, bis schließlich das Tier beim Durchstoßen der Cryptawand in den unterirdischen Hohlraum stürzt. Sogleich besteigt es die Aaskugel bis zu ihrem höchsten Punkt und trifft dort in dem „Krater“ mit den Geschwistern zusammen, die der gleiche Instinkt an die nämliche Stelle führt.

Daß die frisch geschlüpften Lärven in der Tat auf den Geruch des Aases, der durch den Muttergang und durch die Erde zu ihnen dringt, chemotaktisch reagieren, zeigt folgender Versuch:

Eine der Crypta entnommene Aaskugel wurde auf einen Bogen Filtrierpapier gelegt und bildete das Zentrum eines Kreises von 25 cm Radius, auf dessen Peripherie in gleichmäßigen Abständen zehn *vespillo-*Larven des ersten Stadiums (I) verteilt wurden. Jede Larve war mit einem kleinen Glasschälchen überdeckt, worunter sie sich frei bewegen und in beliebiger Richtung einstellen konnte. Der Versuch ging in einem Raume vor sich, der keine fühlbare Luftbewegung erkennen ließ. Zur Beleuchtung des sonst verdunkelten Raumes diente eine Lampe mit stark gedämpftem Licht. *Nach Aufheben der Glasschälchen wanderten alle zehn Larven in ungefährradiärer Richtung zu der Aaskugel.* Dabei stellten sich, mit Ausnahme von Larve 6, alle Versuchstiere nach kurzen Suchbewegungen in die Richtung zum Aas ein, die dann im großen und ganzen beibehalten wurde. Nur Larve 6 wandte sich anfangs in die entgegengesetzte Richtung, um später auf nahezu geradem Weg der Aaskugel zuzueilen. In unmittelbarer Nähe der Aaskugel begegneten sich einige Larven. Diese nahmen nach kurzem Aufenthalt, während dessen sie sich umeinanderbewegten, ausnahmslos getrennt ihren Weg zur Geruchsquelle. Die von den zehn Larven benötigte Zeit ergibt sich aus folgender Zusammenstellung.

Tabelle 6. Zehn *vespillo-*Larven jüngsten Stadiums fanden das 25 cm entfernt liegende Aas in folgenden, vom Abheben des Glasdeckels bis zur Ankunft im „Krater“ gemessenen Zeiten:

Larve in 7 Minuten	— Sekunden	6. Larve in 10 Minuten	4 Sekunden
1. „ „ 5	25	7. „ „ 5	17
2. „ „ 5	30	8. „ „ 3	24
3. „ „ 1	5	9. „ „ 2	38
4. „ „ 1	4	10. „ „ 1	53

Anders verläuft der Versuch, wenn er mit Larven III. Stadiums wiederholt wird. Dann gleicht ihre Bewegung einem planlosen Wandern in oft wechselnden Richtungen, das die Larven ebenso oft vom Aas entfernt als auch zufällig zu ihm hinführt. Offenbar wird der Aasgeruch von diesen Larven auf größere Entfernung nicht perzipiert. Erst in unmittelbarer Nähe scheinen diese Tiere das Aas wahrnehmen zu können und wandern darauf zu.

Das richtungslose Umherirren der dem Versuch unterworfenen älteren Larven bedingt, daß sich die Tiere recht häufig begegnen. In solchen Fällen bleiben sie — anders, als die Larven des I. Stadiums — dicht beieinander, offenbar angelockt durch den ihnen anhaftenden Aasgeruch. Es entsteht, auf kleinem Raum zusammengedrängt, ein Larvenknäuel, der sich durch das Umeinanderkriechen der Larven in steter Bewegung befindet und als Ganzes langsam von der Stelle wälzt. Abb. 16 zeigt eine auf diese Weise entstandene Larvengruppe. Obgleich sich die Aas-



Abb. 16. Larven III. Stadiums von *N. respillo* haben sich zu einem Knäuel zusammengedrängt. Erklärung im Text.  $\times 1,5$ .

nahrung bei diesem Versuch nur in 9 cm Entfernung von dem Larvenhaufen befand, blieben die Tiere dicht beieinander, bis nach Ablauf einer Stunde das Aas auf 2 cm Entfernung herangerückt wurde. Erst in diesem Augenblick löste sich der dichtgedrängte Haufen und die Tiere erkletterten einzeln das Aas. Diese Beobachtung zeigt aufs neue, daß die älteren Larven für den Aasgeruch nur auf kurze Entfernung reizbar sind, in auffallendem Gegensatz zu den Larven des I. Stadiums.

Betrachtet man aber die mit dem Alter der Larve ein tretende Abschwächung des Witterungsvermögens im Zusammenhang mit dem sich ändernden Verhältnis Larve-Umwelt, so stellt sich heraus, daß jene den Bedürfnissen der Larvenstadien durchaus entspricht; die Aufgabe, das Aas aus größerer Entfernung zu finden, fällt ja den jungen Larven zu; den Larven II. und III. Stadiums genügt eine Reizbarkeit, die sie in enger Verbindung mit dem Futter zusammenhält.

Die Stelle der Aaskugel, von der der lockende Reiz ausgeht, ist der am oberen Pol gelegene, vom Elter vorbereitete, d. h. mit Darmsekret durchsetzte „Krater“. Hier finden sich die jüngsten Larven ein, hier bleiben die älteren. Von hier aus nimmt das Aufzählen der Aaskugel seinen Anfang. Wie es sich abspielt, ist wieder recht bemerkenswert.

Während die Brut im I. und II. Stadium durch ihren Fraß dazu beiträgt, den Krater zu *verbreitern*, indem die jungen Larven horizontal, den Kopf nach außen gerichtet, in der Vertiefung liegen, dringen die Larven kurz nach der zweiten Häutung in das *Innere* des Kadavers vor. Sie wühlen und fressen sich tief und tiefer in das Aas hinein. Dabei zeigen die Larven, soweit nicht Nahrungsmangel herrscht, während der

7tägigen Entwicklungszeit den Instinkt, die äußerste Schicht der Aaskugel — gleichgültig welcher Beschaffenheit — unversehrt stehen zu lassen, so daß sie schließlich wie

in einem Neste ruhen, das ihnen Unterschlupf und Nahrung zugleich bietet. In der Freiheit, in der die Totengräber in ihrer Brutfürsorge auf kleine Kadaver angewiesen sind, wird diese Außenschicht aus der *Haut* des Leichnams gebildet, die oft besonders geeignet ist, gegen vordringende Räuber mechanischen Schutz zu verleihen. Der abgerundete Nahrungsballen behält deshalb auch die ihm einmal verliehene Gestalt. Eine Vorstellung davon, wie die Larven in der Tiefe des Kraters verschwinden können, gibt Abb. 17.

Ist der Nahrungsvorrat für die Brut weniger reichlich als im angeführten Beispiel, so können sich die Larven nicht völlig verbergen. Sie stecken dann nur mit dem Vorderkörper im Aas, während das Hinterende sichtbar bleibt (Abb. 18).

Die *Larven III. Stadiums* findet man auch dann, wenn die Aaskugel an sich groß genug wäre, um ein Zerstreuen der Larven innerhalb ihrer Masse zu gestatten, stets *dicht aneinander geschmiegt*.

Zwar könnte die Erscheinung einfach darauf zurückzuführen sein, daß die Larven von einem eng umschriebenen Bezirk aus, dem Krater, worin sie dicht beisammenliegen, den Vorstoß in die Aaskugel beginnen. Folgende Beobachtung gibt uns jedoch das Recht, in jener Erscheinung die Äußerung eines besonderen Instinktes zu erblicken.



Abb. 17. Wie verbergen die Larven in der Aaskugel liegen können, bringt dieses Bild eines von *N. respillo* abgerundeten Aases zum Ausdruck, in dessen Inneren sich neun Larven III. Stadiums befinden. Im Krater ist das Weibchen zu sehen.  $\times 1$ .



Abb. 18. Ein Larvennest von *N. germanicus*. Die Larven III. Stadiums liegen dicht gedrängt mit den Köpfen nach abwärts gerichtet in ihrem Nest. Über ihnen sitzt das Weibchen.  $\times 1$ .

Es zeigt sich nämlich, daß die Larven III. Stadiums zur Abgabe eines „Oraltropfens“ befähigt sind: Legt man eine Larve in die hohle Hand, so läßt sie überall dort, wo sie tastend mit dem Kopf ihre nächste Umgebung berührt, ein braunes Tröpfchen zurück. Das läßt auf extraintestinale Verdauung schließen. Es scheint, daß die vom Weibchen vorverdaute Nahrungsmenge wohl für die jungen Larven, nicht aber für die ältere Brut genügt. Wenn aber die Larven III. Stadiums tatsächlich präeoral verdauen, so könnte es den Tieren von Nutzen sein, wenn sie beim Fressen die Köpfe auf kleinen Umkreis zusammendrängen. Warum?

Gehen wir von den Verhältnissen einer einzelnen *isolierten* Larve aus. Das von ihr abgegebene Verdauungssekret dränge nach allen Richtungen gleichmäßig vor, verlore aber mit zunehmender Entfernung vom Ausgangspunkt sehr bald den zur Wirksamkeit erforderlichen Konzentrationsgrad, wodurch ein gewisser Anteil des verdauenden Sekrets für die Nahrungsumsetzung verloren ginge. Anders bei gleichmüßiger Zusammendrängung der Brut. Jetzt wird das von dem Oraltropfen jeder Larve ausgehende Konzentrationsgefälle von den um die Sekretmengen der Nachbarlarven entstandenen Konzentrationsgefällen überschritten. An den Überschneidungsstellen aber summieren sich allzu geringe Enzymmengen zu wirksamer Konzentration und können auf diese Weise zum raschen Aufschluß der Nahrung beitragen.

Diese Vorstellung findet noch eine weitere Stütze in der Tatsache, daß man auch andere extraintestinal verdauende Insektenlarven in gleicher Gruppierung antrifft. Es sei hier an die Larven von *Miasmor megalos* erinnert, die radiär liegend, die Köpfe nach der Kreismitte gerichtet, gefunden werden und nach SPRINGER (1917) aus ihrer Lage eben denselben Vorteil ziehen.

Ist aber das bündelartige Beisammenbleiben der älteren Totengräberlarven ein nützlicher Instinkt, so fragt es sich, durch welche Art von Reizen er vermittelt werde. Da liegt die Vermutung nahe, daß es sich um gegenseitige *Thigmotaxis* der Larven handelt. Es wäre sehr wohl möglich, daß das oben bereits beschriebene Zusammenballen sich außerhalb der Aaskugel begrenzender älterer Larven (Abb. 16) nicht bloß als Reaktion auf die von ihnen ausgehenden Geruchreize zu erklären ist,



Abb. 19. Eine Larve III. Stadiums von *N. permansius* beugt ihr Abdomen über den Kratermund und defaeciert. Die Außenwand der Aaskugel ist vielfach mit Kotwürstchen bedeckt. Über der Krateröffnung sitzt das Weibchen.  $\times 1$ .

sondern zugleich gegenseitige Berührungseize dabei eine Rolle spielen. Die thigmotaktische Reizbarkeit der Larven verhindert in zweckmäßiger Weise jedes Zerstreuen der Tiere. Tatsächlich ist es äußerst selten zu beobachten, daß eine Larve das Nest vorzeitig verläßt. Nur von Zeit zu Zeit kann man die Larven dabei überraschen, wie sie ihr Hinterteil weit über den Kraterrand hinaushängen (Abb. 19). Dies ist die Haltung, in der die älteren Larven zu defaecieren pflegen. Die austretenden Kotwürstchen werden an der Außenseite der Aaskugel abgestreift, wodurch eine Durchmischung von Nahrungs- und Exkrementmassen und damit eine Herabsetzung des Nährwertes der Aassubstanz verhindert und gleichzeitig starke Beschmutzung der Larven vermieden wird.

Weitere — höchst bemerkenswerte — Instinkte der Larven sollen nun in den nächsten Kapiteln im Zusammenhang mit gewissen Instinkten des Muttertieres bzw. der Elterntiere besprochen werden.

#### Fütterung der Larven.

Bald nachdem die ersten Lärchen geschlüpft und in der *Crypta* erschienen sind, stellt das Weibchen das Locken der Brut vom Muttergang aus ein und begibt sich auf die Aaskugel, wo in der kleinen kraterähnlichen Vertiefung dicht gedrängt die Larven liegen. In ständiger Bewegung kriechen sie übereinander und durcheinander. Ihre Mundwerkzeuge berühren das Aas — aber nur tastend. Genossen wird nichts davon: der durchschimmernde Darm bleibt ungefüllt. Man erhält den Eindruck, daß das so langwierig vorbereitete Substrat keineswegs die von der Brut gesuchte Nahrung sei.

Als bald aber bietet sich dem Beobachter eine unerwartete Szene dar. Kaum hat sich das Weibchen dem Krater genähert, als sämtliche Larven den Vorderkörper steil in die Höhe richten, so daß ihre Beine ins Leere greifen. Der Käfer ist direkt über der Brut stehen geblieben und schlägt mit trillernder Bewegung seiner Vorderbeine auf das Aas oder bisweilen auf die Larven, die sich um seinen Kopf scharen. Jetzt sperrt das Weibchen die Mandibeln, und eiligst legt sich der Kopf einer Larve zwischen die Kiefer, sich dicht an die Mundöffnung des Weibchens herandrängend. Wenn es der Zufall erlaubt, so sieht man dabei ein winziges Tröpfchen einer braunen Flüssigkeit aus dem Mund der Mutter in den der Larve übertreten. Aber schon nach wenigen Sekunden wendet sich das Weibchen ab, und sofort versucht eine andere Larve hoherhoben seinen Mund zu erreichen. Kein Zweifel: *Die Brut wird von dem Weibchen gefüttert*. Demgemäß färben sich die anfangs weißen, fast durchsichtigen Larven nach der Berührung mit dem Mund der Mutter schmutzig braun, eine Änderung, die allmählich von vorn bis zum hinteren Ende der Larve fortschreitet.

*Womit* aber füttert das Weibchen seine Brut? Von vornherein kommen als Nahrungsquelle Darm oder Speicheldrüsen in Frage. Da



aber Speicheldrüsen — wie nach der Seltenheit ihres Vorkommens bei Käfern zu erwarten — nicht aufzufinden waren, entstammt der Nahrungsaft sicher dem Darm. Die *verabreichte Substanz ist also Darminhalt*, vermutlich ein Gemisch der vom Käfer aufgenommenen Nahrung mit Darmsekret. In der Tat nimmt das Weibchen kurz vor dem Erscheinen der Brut mehrmals am Krater Aasnahrung auf. Nun muß sich aber die aufgenommene Nahrungsmenge mit der Zeit erschöpfen, da davon ein Teil verfüttert, der restliche aber zur eigenen Ernährung des Käfers verwendet wird. Um die Tätigkeit des Fütterns über mehrere Tage



Abb. 20. *N. respillo*-Weibchen füttert in der Crypta eine etwa 48 Stunden alte Larve, die das Weibchen mit den Vorderfüßen hält. Eine zweite Larve versucht die erste von dem Mund der Mutter fortzudrängen. Die übrigen Larven liegen in der Aaskugel verborgen.  $\times 1,2$ .

fortsetzen zu können, ist demnach das Weibchen gezwungen, den Vorderdarm von neuem anzufüllen. Und wirklich läßt sich beobachten, daß das Weibchen mit zunehmendem Alter der Larven in steigender Häufigkeit unmittelbar vor der Nahrungsabgabe am Krater frißt, eine Tätigkeit, die bis zu  $\frac{1}{4}$  Stunde in Anspruch nehmen kann.

Am leichtesten kann die Fütterung während der ersten 48 Stunden der larvalen Entwicklung beobachtet werden, da der Vorgang nach diesem Zeitpunkt immer seltener wiederkehrt und allmählich völlig durch selbständiges Fressen der Brut ersetzt wird. Man sieht die jungen Larven stürmisch um den Futtersaft des Weibchens *betteln*. Drei bis vier Larven richten sich oft gleichzeitig dicht vor dem Mund des Muttertieres auf und machen sich gegenseitig diesen Platz streitig. Abb. 20, die einen Blick ins Innere einer *Crypta* erlaubt, zeigt gerade die Fütterung einer hochaufgereckten Larve. Eine zweite ist im Begriff, die erste wegzustoßen. Larven, die sich zufällig am hinteren Ende des Käfers befinden, bäumen sich bisweilen flüchtig auf, als suchten sie den Mund; meist

aber wird in solchen Fällen sofort der Gang zum Kopf des Weibchens angetreten. Entweder verlassen die Larven zu diesem Zweck den Krater, um außerhalb desselben eilig die Strecke zurückzulegen, oder aber sie nehmen ihren Weg an der Ventralseite des Weibchens entlang. Hierbei schiebt sich die Larve, auf dem Rücken liegend, unter dem Käfer vorwärts und ruht nicht eher, bis ihr Mund die Nahrungsquelle gefunden hat. Abb. 21 hat diesen recht häufig zu beobachtenden Vorgang festgehalten. Seltener, und nur bei Lärvenchen I. Stadiums, bekommt man einen sehr originellen Versuch zu Gesicht, den Mund der Mutter zu erreichen;

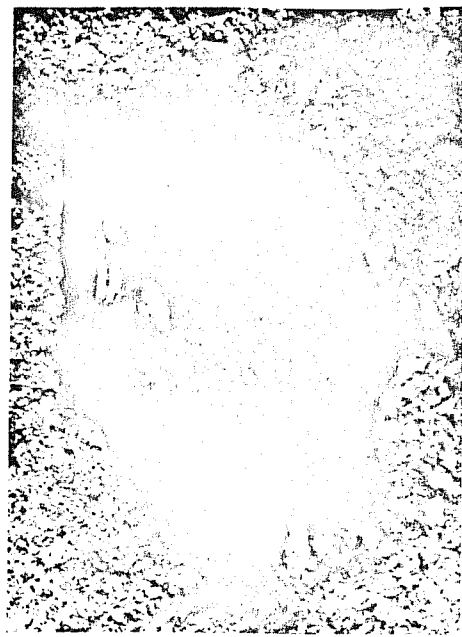


Abb. 21. *N. respillo*-Weibchen füttert in der *Crypta* eine etwa 48 Stunden alte Larve, die sich auf dem Rücken liegend, unter der Ventralseite des Käfers bis zur Nahrungsquelle vorgeschoben hat.  $\times 1,2$ .

nämlich von deren Vorderbeinen aus, was ich jedoch niemals zum Erfolg führen sah. Die kleinen Tiere erklettern mit großer Geschicklichkeit die Tibia und heften sich mit ihrem saugnapfartigen Aftersegment an das Femur an. Nahezu wagerecht nach vorn gestreckt sieht man dann die Lärvenchen nach dem Mund der Mutter suchen.

Die Aussage POWLERS (1912), der die Larven der Totengräber als untätige Maden charakterisiert, ist also für die jungen Larven keinesfalls richtig. Es muß jedoch bemerkt werden, daß die Larven nicht zu jeder Zeit ihrer Entwicklung gleichmäßig lebhaft auf die Gegenwart des Weibchens reagieren. Vielmehr läßt sich darin ein *Aussteigen und Abblauen* feststellen, ein periodischer Wechsel, der in gewisser zeitlicher *Beziehung zu den Häutungen* der Larve steht.

*Junggeschlüpfte Lärvenchen* sind anscheinend bezüglich ihrer Nahrungsaufnahme *völlig von dem Weibchen abhängig*. Sie betteln äußerst stürmisch und folgen dem Weibchen auf kurzen Wegen über das Aas, wobei sie große Geschicklichkeit und die Fähigkeit zeigen, auf Richtungsände-

rungen in der Fortbewegung des Weibchens zu reagieren. Wenn sich dabei die junge Brut auch öfters über den oberen Teil der Aaskugel zerstreut, so sammelt sie sich doch in kürzester Zeit wieder im Krater, sobald das Weibchen dorthin zurückkehrt. Im Alter von 5—6 Stunden beginnen dann die Larven mit selbständiger Nahrungsaufnahme. Den Kopf nach außen gewendet, sieht man sie dicht nebeneinander im Krater liegen. Ihre Mandibeln, deren Spitzen sich mittlerweile hellbraun gefärbt haben, schlagen unentwegt in das Aas. Zwar sind auch diese Larven noch beim Nahen des Weibchens zum Nahrungsempfang bereit, sie richten sich auf wie in den ersten Lebensstunden. Doch versuchen sie seltener der Mutter bei ihren Rundgängen um das Aas zu folgen; sie benutzen vielmehr ihre Abwesenheit, um selbständig zu fressen. Auch halten sie sich ständig innerhalb der Grenzen des Kraters auf. So bis zum Zeitpunkte der ersten Häutung.

Kaum ist diese jedoch vollzogen, so richtet sich die Larve wieder suchend empor, ohne auch nur einen Versuch zu selbständiger Nahrungsaufnahme zu unternehmen, benimmt sich überhaupt gerade so wie in ihren ersten Lebensstunden. *Nach der ersten Häutung beginnt demnach zum zweiten Mal ein Zeitraum größter Abhängigkeit vom Weibchen.* 2—3 Stunden später folgt, wie im I. Larvenstadium, eine Zeit der größeren Unabhängigkeit.

Zum dritten Mal ist die Larve nach der zweiten und letzten Häutung auf die Fütterung durch das Elterntier angewiesen, um dann nach verhältnismäßig kurzer Zeit die Pflege des Weibchens wieder durch selbständige Ernährung zu ergänzen und schließlich zu völliger Selbstständigkeit heranzuwachsen.

Diese Verhältnisse während der Fütterungszeit, die sich ungefähr über die ersten 60—72 Stunden der larvalen Entwicklung erstreckt, lassen sich in folgendem Schema (Abb. 22) zusammenfassen. Die Ordinate möge die steigende Abhängigkeit der Larven hinsichtlich ihrer Nahrungsaufnahme vom Weibchen darstellen. Auf der Abszisse finden wir die Momente des Schlüpfens, der ersten und zweiten Häutung, sowie das Ende der Fütterungszeit markiert. Drei Gipfel im Verlauf der Kurve zeigen an, daß sich die Zeitspannen, in denen die Brut allein auf die Nahrungsaufgabe des Weibchens angewiesen ist, auf drei Perioden verteilen, die unmittelbar dem Schlüpfen der Larve, ihrer ersten und ihrer zweiten Häutung folgen. Zwischen diese Perioden und direkt anschließend an die letzte Phase größtmöglicher Abhängigkeit vom Weibchen fügen

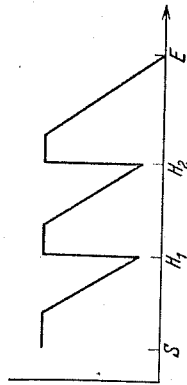


Abb. 22. Schematische Darstellung der wechselnden Abhängigkeit der Larven von dem Weibchen hinsichtlich der Ernährung. S Schlüpfvorgang, H, 1. Häutung, H, 2. Häutung, Ende der Fütterungszeit. Ordinate: Abhängigkeitsgrad vom Weibchen.

sich die Zeiträume, in denen die Larve neben der Fütterung auch selbständig frisst.

Das Weibchen, das sich während der gesamten Fütterungszeit in Abständen von 10—30 Min. am Krater einführt, vollbringt seinerseits im Zusammenhang mit der Nahrungsabgabe gewisse typisch wiederkehrende Instinkthandlungen.

Das schon erwähnte „Trillern“ des Weibchens, das in den meisten Fällen den Fütterungsvorgang einleitet, stellt sich als rasches Trippeln der ersten beiden Beinpaare dar, einem Laufen auf der Stelle vergleichbar. Es liegt der Gedanke nahe, diesen Vorgang in seiner Wirkung auf die Larven als *Alarm-signal* zu deuten, als Zeichen für die Brut, daß die Fütterung beginnt. Falls diese Vorstellung der Wahrheit entspricht, dürfte das Trillern besonders für die ältere Brut von Vorteil sein, die, tief im Aas verborgen, durch seismotaktische Reize schnell und sicher herbeigeloockt werden kann. In der Tat stellen sich auch die dem Weibchen abgekehrten Larven III. Stadiums gleich nach dem Trillern zur Fütterung ein, sofern sie in dieser Hinsicht der mütterlichen Pflege nicht schon entwachsen sind.

Nachdem die Brut alarmiert ist, schreitet das Weibchen unverzüglich zur *Nahrungsabgabe*. Das Bemerkenswerteste dieses Vorganges wurde bereits mitgeteilt; nur wenig bleibt noch zu ergänzen. Die Haltung des Weibchens beim Füttern kann verschieden sein, da der Käfer seinen Kopf jeweils in die für die bettelnde Brut günstigste Höhe bringt. Während er sich zu den Larven jüngster Stadien tief hinabbeugt, so daß Kopf- und Halsschild eine starke Neigung nach abwärts zeigen, steigt umgekehrt beim Füttern hochaufrichteter älterer Larven die Längsachse seines Körpers nach vorne an; das Gewicht des Weibchens ruht bei dieser Stellung auf den letzten beiden Beinpaaren. Die Vorderbeine werden entweder frei getragen und bisweilen zum Abwehren zudringlicher Larven verwendet oder aber umgreifen mit den Tarsen die zu fütternde Larve (Abb. 20). Daß das Weibchen bei dieser Gelegenheit die Larve festhält, zeigt folgende zufällige Beobachtung. Eine *germanicus*-Larve III. Stadiums war beim Betteln um den Nahrungssaft des Weibchens auf den Rand des Nestes gelangt. Während der Fütterung stürzte sie herab. Mit ihr zusammen aber das Weibchen, das ruhig, als sei nichts geschehen, weiter fütterte und auf dem Rücken liegend die Larve vor sich fest zwischen den Tarsen hielt. Allerdings bedeutet diese Haltung für *germanicus* nichts Außergewöhnliches, da sie in anderem Zusammenhang oft genug, nämlich beim Verzehren von Fliegenmaden, eingenommen wird.

Die *Dauer* der jedesmaligen Nahrungsabgabe an eine Larve, die an dem Zeitraum gemessen wurde, in dem der Kopf der Larve zwischen den Mandibeln des Weibchens ruht, ist gering. Bei *N. germanicus* kann die Fütterung älterer Larven bis 18 Sek. in Anspruch nehmen. Alle anderen

*Necrophorus*-Arten bleiben in dieser Hinsicht merklich hinter dem genannten Wert zurück, da ihre längste beobachtete Fütterungsdauer nur 7 Sek., in der Regel aber, wie auch bei *germanicus*, nur 2—4 Sek. beträgt. Nach Ablauf dieser Zeitspanne wird der Vorgang vom Weibchen mit einer kaum sichtbaren Seitwärtsbewegung des Kopfes abgebrochen. Der Mund des Muttertieres entleitet somit der Larve und wird für eine andere Larve frei. Fünf bis sechs Individuen werden in unmittelbarer Folge mit dem Nahrungssaft versehen. Dann aber stellt das Weibchen seine Fütterungstätigkeit ein, um sie erst nach längerer Unterbrechung in genau derselben Weise wieder aufzunehmen.

Die Larven eines Nestes werden ungefähr *gleichmäßig* vom Weibchen mit Nahrungssaft versorgt. Dies ist die zweckmäßige *Folge der typischen Fütterungsmethode*. Das jedesmalige Abwenden des Käfers nach kurzer Fütterung begünstigt die gleichmäßige Verteilung der Nahrung auf eine normal große Individuenzahl. Doch ist der diesbezügliche Instinkt derartig starr, daß er sich durch den Experimentator leicht ins Sinnlose verkehren läßt: man braucht nur die Zahl der Larven stark zu verringern. Trotzdem handelt das Weibchen in völlig gleicher Weise: Trillern, Füttern und Wiederabwenden folgen einander in typischem Tempo, wobei dann der Käfer oft genug die geöffneten Mandibeln ins Leere hält und sich gerade in dem Augenblick abwendet, in dem eine der Larven herbeigekommen ist.

#### Ökologie der Fütterung.

Nunmehr erhebt sich die Frage, welche Bedeutung für die Brut der Nahrungsabgabe des Weibchens beizulegen ist.

Handelt es sich für die Larven um einen Vorgang von lebensnotwendiger Wichtigkeit oder aber von mehr untergeordnetem Wert? Diese Frage läßt sich experimentell sehr leicht entscheiden. Wird nämlich das Weibchen vor der ersten Fütterung von dem Larvennest *entfernt*, so müßte im Falle unbedingter Abhängigkeit der Larven von dem Weibchen der Tod der gesamten Brut zu verzeichnen sein. Es zeigt sich, daß ein so radikaler Erfolg nicht eintritt: Die Mehrzahl der in einem Nest vorhandenen Larven wächst vielmehr heran und verpuppt sich wie die vom Weibchen gefütterten Artgenossen.

Andererseits weisen aber zwei Tatsachen darauf hin, daß sich das Fehlen des Weibchens *jedenfalls nachteilig* auswirkt. Während in acht Zuchten, die zusammen 89 Larven enthielten, unter der Pflege des Weibchens alle Individuen die 7tägige Entwicklung vollendeten, gingen von 147 verwaisten Larven, die sich auf 14 Nester verteilten, 16 Tiere im I. und II. Stadium ein, so daß in jeder Zucht durchschnittlich eine tote Larve zu finden war. Es ist fast gewiß, daß hierbei das frühe Absterben einzelner Larven auf das Fehlen des Weibchens, vor allem auf den Ausfall der Fütterung zurückzuführen ist. Zweitens zeigte sich, daß

ohne Weibchen aufgewachsene Larven sich zwar verpuppen können, aus den Puppen aber *sehr selten* Jungkäfer schlüpfen; von 33 daraufhin kontrollierten Puppen schlüpfte nur eine. Hierzu muß allerdings bemerkt werden, daß unter den ungünstigen Bedingungen künstlicher Aufzucht die Brut auch dann oft im Puppenstadium zugrunde geht, wenn sie vom Weibchen gefüttert war, und zwar in ungefähr der Hälfte aller Fälle. Allein die sehr viel *höhere* Sterblichkeit der ohne Weibchen heran-gewachsenen Brut ist sicherlich dem Fehlen der elterlichen Pflege zuzuschreiben. *Es hat sich demnach zeigen lassen, daß sich die Larven zwar ohne die Mithilfe eines Elterntieres normal entwickeln können, daß aber ihre Entwicklung durch die Fütterung begünstigt oder gesichert wird.*

Worin besteht nun aber die Schädigung beim Ausfall der Fütterung? Am nächsten liegt der Gedanke an etwas *Qualitatives*. Das fütternde Weibchen könnte den Larven irgendeine Substanz — wenn auch nur in geringer Menge — zuführen, die für die Entwicklung wichtig ist. Widerlegen läßt sich diese Annahme nicht, aber sie ist unwahrscheinlich. Es ist anzunehmen, daß der Ausfall einer spezifischen Nährsubstanz im Entwicklungsverlauf viel ausgesprochener hervortreten und ernstere Folgen nach sich ziehen würde, als dies in der Tat bei verwaisten Larven der Fall ist; denn immerhin *können* ja die Larven auch ohne Fütterung des Weibchens ihre Entwicklung zur Imago vollenden. Überdies ist, wie S. 570 dargelegt, nicht sehr wahrscheinlich, daß die verfütterte Nahrung qualitativ von derjenigen abweicht, die das Weibchen im Bereich des „Kraters“ vorbereitet hat: Vermutlich stellen beide ein gleichartiges Gemisch aus Aas und Darmsekret dar.

Weit größere Wahrscheinlichkeit spricht hingegen dafür, daß die Schädigung in *Quantitativem* zu suchen sei.

Möglicherweise reicht diejenige Menge der Nahrung, die das Weibchen schon vor dem Erscheinen der Larven mit Darmsekret durchmischt hat, für die Ernährung der Brut nicht aus und muß deshalb durch die Fütterung von Seiten des Weibchens ergänzt werden. Gegen diese Vorstellung scheint aber zu sprechen, daß die Fütterung der Brut ja schon zu einer Zeit — nämlich sogleich nach dem Eintreffen der Larven — beginnt, in der ein Mangel an vorverdauter Nahrung bestimmt noch nicht bestehen kann.

Ferner aber besteht noch eine zweite Möglichkeit, warum es der Larve ohne Mithilfe des Weibchens an der genügenden *Nahrungsmenge* fehlen könnte.

Die Totengräber verwenden bloß *kleine* Äser als Nahrungsvorrat für die Brut. Diese Spezialisierung bringt zweifachen Vorteil: Erstens sind kleine Äser *zahlreicher* als große; zweitens können die Käfer nur Kadaver geringerer Größe *vergraben* und *bearbeiten*. Mit diesen Vorzügen mußte jedoch ein ernster Nachteil in Kauf genommen werden: Die rasche

*Vergänglichkeit* der kleinen Äser. Der Verwesungsprozeß, der als Oxydationsvorgang an die Gegenwart von Sauerstoff gebunden ist, schreitet von der Oberfläche aus nach innen fort; bei kleinen Äsern führt er in einer Zeit zu *völliger* Vernichtung, in der dies bei großen Kadavern noch nicht der Fall wäre.

Wenn sich trotzdem der Instinkt, nur kleine Äser zu verwenden, als nützlich, d. h. erhaltungsfähig, erwiesen hat, so setzt dies voraus, daß die *Entwicklung* der Larve *aufs äußerste beschleunigt* wurde. In der Tat ist die Entwicklungszeit der *Necrophorus*-Larve auffällig kurz. Zwar dünnen wir ihre 7tägige Entwicklung nicht mit der mehrjährigen jener Käferlarven vergleichen, die unter dem Einfluß nährstoffarmen Futters stehen. Aber selbst die aas- und fleischfressende Larve der nahverwandten *Oecoptoma (Silpha) thoracica* braucht zur Entwicklung nach HEXMONS und v. LEXGERKEN (1931) im Mittel 34 Tage. Diese Larve aber ist auch nicht wie die *Necrophorus*-Larve auf ein *einziges* Aas angewiesen, sondern kann, frei umherschweifend, nach immer neuer Nahrung suchen. Dabei hängt die 7tägige Entwicklungsfrist der *Necrophorus*-Larve nicht etwa von Qualität oder Quantität der Nahrung ab, sondern ist *genotypisch festgelegt*, wie daraus hervorgeht, daß Larven, die ohne Weibchen, aber unter sonst normalen Bedingungen aufgezogen werden, zur Entwicklung ebenfalls 7 Tage brauchen.

Die notgedrungene und obligatorische Kürze der zur Entwicklung verfügbaren Zeit aber erfordert deren *restlose Ausnutzung*. Nun sind soeben geschlüpfte oder frisch gehäutete *Necrophorus*-Larven wegen der weichen Cuticula ihrer Mundwerkzeuge zu selbständiger Nahrungsaufnahme unfähig. Das hierdurch bedingte mehrfache *Aussetzen* der Nahrungszufuhr könnte bewirken, daß die Futtermenge, die die Larve in der übrigen ihr zur Verfügung stehenden Zeit aufnehmen kann, unter das Optimum sinkt. Und in der Tat sind es, wie das Schema Abb. 22 lehrt, gerade die genannten Entwicklungsphasen, in denen die Brut ausschließlich vom Weibchen gefüttert wird. *Demnach ist offenbar, daß das Weibchen durch die Fütterung eine Unterbrechung der Nahrungszufuhr verhindert*. Die darin liegende Begünstigung ist keinesfalls unbedeutend: Während der 60—72stündigen „Fütterungszeit“ werden die Larven in reichlich der Hälfte der Zeit vom Weibchen ernährt. Wir sehen also, daß allem Anschein nach der Fütterungsinstinkt des Weibchens dazu dient, den Larven die zu ihrer Entwicklung nötige Nahrungsmenge trotz der — aus anderen Gründen gebotenen — Kürze ihrer Entwicklungszeit sicherzustellen.

Übrigens resultiert aus der kurzen Entwicklungsdauer noch ein weiterer Nutzen für die Art. Die Äser, die die Totengräber zum Reifungsraß und zur Fortpflanzung aufsuchen müssen, sind immerhin spärlich auf weite Räume verteilt. Die Wahrscheinlichkeit, ein Aas zu finden, wird um so größer, je längere Zeit dem Käfer zum Aufsuchen der Kadaver zur

Verfügung steht; diese Zeit aber wird durch eine Beschleunigung der Entwicklung *verlängert*. Vor allem ist eine kurze Entwicklungsdauer für jene Arten von Nutzen, die — wie *vespillo* und *vespilloides* — in einem Jahr *zwei* Generationen hervorbringen. Die Käfer der zweiten Brut, die bei *vespillo* Mitte bis Ende September schlüpfen, finden zu dieser Zeit noch günstige Bedingungen zum Reifungsraß, die ihnen bei späterem Schlüpfen fehlen würden, so daß sie ohne Reifungsraß überwintern müßten.

### Verteidigung der Larven und ihrer Nahrung.

Auch in den Zeiträumen zwischen den Fütterungen oder nach Abschluß der gesamten Fütterungszeit sieht man das brutpflegende Weibchen meistens über dem Krater sitzen (Abb. 23). Sehr auffällig sind dabei die plötzlichen Bewegungen, mit denen sich das Weibchen bald hierhin, bald dorthin wendet, als sollte der einzige Zugang zu den Larven von dem lauernden Weibchen in allen Richtungen gegen mögliche *Feinde* geschützt werden.

Welches aber *sind* die Feinde der *N.*-Larve?

Vor allem ist der Maulwurf zu nennen.

Abb. 23. Nest von *N. germanicus*. Das Weibchen sitzt völlig verschunnt über dem Krater. × 1.

Der Maulwurf wird schon von SOFFEL (1904) als gelegentlicher Aasfresser gekennzeichnet. Obgleich ich ihn niemals auf frischer Tat ertappen konnte, steht es außer Zweifel, daß der Maulwurf in sehr vielen Fällen Aas und Larven meiner Versuchsnester verspeiste. Aus einem Areal von etwa 1 Hektar hat er mich geradezu vertrieben, nachdem dem Räuber in 3 Tagen nicht weniger als 36 vergrabene Äser zum Opfer gefallen waren, wie sich aus Vorhandensein und Verlauf typischer Maulwurfsgänge entnehmen ließ.

Kommt diesem übermächtigen Feinde gegenüber eine Verteidigung der Brut naturgemäß nicht in Frage, so gilt dies doch für feindliche *Insekten*, die entweder als *Räuber* auf die *N.*-Larve selbst Jagd machen oder als *Aasliebhaber* die knapp bemessene Nahrung der Brut schmälern könnten.

Einer der *Räuber* ist der große *Staphylinus (Ocypus) olens* Müll. Er wurde in sechs Fällen an Versuchsnestern von *N. vespilloides* ange- troffen, darunter 2mal in je zwei Exemplaren. In allen Fällen war das Nest, in dem ich noch wenige Stunden vorher eine normale Anzahl junger Larven (I. und II. Stadiums) festgestellt hatte, leer und von den Larven keine Spur — auch nicht etwa in der näheren Umgebung — zu finden. Andererseits verrieten in zwei von diesen Fällen umherliegende Flügeldecken und Beine, daß auch das Weibchen dem überlegenen Feinde zum Opfer gefallen war. Demnach kommt eine erfolgreiche Verteidigung der Brut gegen diesen Räuber wohl ebenfalls nicht in Frage.

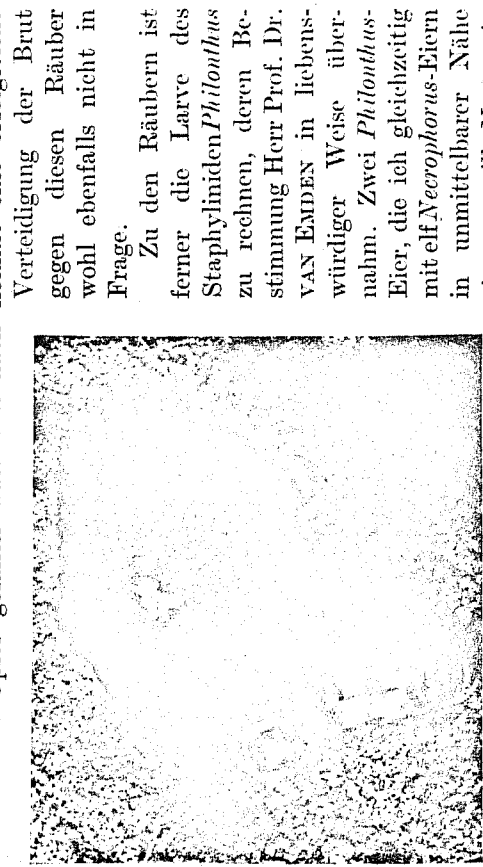


Abb. 24. Ein brutpflegendes *N. vespillo*-Weibchen jagt einen Jungkäfer derselben Art aus der Crypta.  $\times 1$ .

Eiern — aber ohne Gegenwart des *N.*-Weibchens — aufgezogen. Die ausschlüpfenden, äußerst lebhaften *Ph.*-Larven erkletterten die Aaskugel, packten und verzehrten diejenigen *N.*-Larven, die sich dort bereits eingefunden hatten. Nach 2—3stündiger Rast, zu der sich die Räuber in Schlupfwinkeln verbargen, konnten weitere Angriffe auf *N.*-Larven beobachtet werden. In 24 Stunden war die gesamte *N.*-Brut vernichtet. Die weitere Aufzucht der in dieser Zeit sichtlich herangewachsenen *Ph.*-Larven mißlang, da es an geeignetem Futter fehlte. Aas- und Fleischstückchen, auch ältere Fliegenmaden wurden verschmäht. Passendere Nahrung — vor allem *N.*-Larven — stand mir im Augenblick leider nicht zur Verfügung. So gingen die unruhig mit weitgeöffneten Mandibeln umher- jenden *Ph.*-Larven schließlich ein. Hierdurch aber wurde die Fest- stellung der Species vereitelt, da eine Möglichkeit, die Larven der Gattung *Philonthus* artlich zu bestimmen, zur Zeit nicht besteht.

*Philonthus*-Eier wurden später noch mehrmals in der Nähe von frisch angelegten *vespillo*-Nestern gefunden, im ganzen 17mal. Die Gefährdung der *N.*-Brut durch räuberische *Ph.*-Larven kann durch das

wachsame Weibchen zwar nicht gänzlich abgewendet, aber doch wesentlich eingeschränkt werden. Denn in der Freiheit sah ich wiederholt, wie es dem Käfer hin und wieder gelang, einen der flinken Räuber zu packen und zu töten.

Weit erfolgreicher aber als gegen Räuber verteidigt das Weibchen seine Brut gegen die feindlichen Insekten *Aasliebhaber*. Hierzu darf man wohl mit Recht alle diejenigen Insekten zählen, die sich selbst oder deren Nachkommen sich von Aas ernähren. Von solchen wurden folgende Arten für Versuche verwendet:

<i>Necrophorus vespillo</i> . . . . .	} in 32 Versuchen	
<i>Necrophorus vespilloides</i> . . . . .		
<i>Geotrupes sibiricus</i> . . . . .		18
<i>Oecoptoma thoracica</i> . . . . .		2
<i>Silpha obscura</i> . . . . .		1 Versuch
<i>Lucilia caesar</i> . . . . .	1	

In einem schwach erleuchteten Raume wurde eine der *Crypta* ent- nommene Aaskugel, in deren Innerem sich *vespillo*-Larven III. Stadiums befanden, zusammen mit dem dazugehörigen Weibchen mitten auf den Boden eines unbedeckten Glasterrariums ( $52 \times 40 \times 27$  cm) gebracht, dessen Boden bis zu einer Höhe von  $1\frac{1}{2}$  cm mit Erde bedeckt war. Die Versuchsanordnung gestattet, die „feindlichen“ Insekten in die Nähe des Nestes zu bringen, ohne daß das brutpflegende Weibchen durch andere als von dem Ankömmling ausgehende Reize gestört werden konnte.

Alle Versuchsergebnisse stimmten darin überein, daß eine Reaktion des Weibchens erst dann bemerkbar wurde, wenn der Feind bereits in unmittelbarer Nähe der Aaskugel war oder diese gar erstiegen hatte. Mit ihren eigenen Gattungsgenossen geriet das verteidigende Weibchen ausnahmslos auf die bei *Necrophorus* übliche Weise in Kampf. Auf dieselbe Art wurden die Mistkäfer (*G. sibiricus*) verjagt, während *Oecoptoma thoracica* und *Silpha obscura* in allen Fällen nur mehrmals gejagt und dadurch schließlich vertrieben wurden. Nur *Lucilia caesar* ließ sich nicht endgültig vertreiben. Obgleich das *N.*-Weibchen wiederholt mit hastigen Bewegungen auf die Fliege zustürzte und sie damit für Augenblicke versehrte, kehrte sie immer wieder zurück, bis es ihr schließlich gelang, einige Eier auf der Aaskugel abzulegen. Diese aber wurden etwas später von dem Weibchen gefressen, wie auch Fliegen- maden, die sich in der Aaskugel entwickelten, vom Weibchen verzehrt werden.

Wie wirksam die Abwehr von Feinden dieser Art in der Tat sein muß, beweist die Feststellung, daß in den Frankfurter Wäldern nahezu an jedem freiliegenden Aas *Geotrupes*, *Silphiden* und andere Insekten zu finden sind, darunter nicht selten auch *fressende Necrophori*. Sobald aber *grabende Necrophori* anwesend sind, sind die übrigen Gäste wie verschwunden. So habe ich denn während der ganzen Zeit meiner Beobachtungen niemals irgendwelche Eindringlinge innerhalb einer

intakten *Crypta* entdecken können. Diese Beobachtung, die sich auch auf die sehr flach vergrabenen Äser von *N. vespilloides* erstreckt, ist um so bemerkenswerter, als *Geotrupes* auch an Aas zu finden war, das ich einige Zentimeter hoch mit Erde und Laub bedeckt hatte.

#### Instandhaltung der *Crypta*.

Das in der Freiheit zum Beobachten notwendige Öffnen der *Crypta* führte zur Feststellung eines bemerkenswerten regulatorischen Instinkts der Totengräber. Die Tiere *bessern den zerstörten Brutraum aus*. Folgende Versuchsschilderung möge zur Darstellung des hundertfach beobachteten Vorganges dienen:

Ein Larvennest, das *N. investigator* angehört, wird durch vorsichtiges Entfernen des Cryptadaches freigelegt. Das im ersten Augenblick flüchtende Weibchen kommt bald wieder zum Vorschein, eilt rings um das Aas, klettert an ihm empor und tastet mit den Antennen den Kraterrand ab. Darauf verläßt es plötzlich die Aaskugel, erklimmt die noch teilweise erhaltene Cryptawand und dringt in das benachbarte Erdreich vor. Schon ist der Totengräber zur Hälfte darin verborgen, als er innehält und mit kräftiger, nach rückwärts gerichteter Bewegung der Hinterbeine lockere Erde hinter sich schleudert. Gleichzeitig stürzt auch die oberhalb des Käfers gelegene Erde nach. Darauf hält das Weibchen inne, kehrt zu dem Krater zurück und tastet mit den Antennen abwechselnd das frisch aufgeworfene Material und den teilweise noch unbedeckten Krater ab. Noch einmal beginnt darauf an einer andern Stelle das schon beschriebene Schauspiel. Jetzt ist auch deutlich zu sehen, daß das arbeitende Tier durch Heben und Senken seines Halschildes die über ihm liegende Erdmasse erschüttert und dadurch zum Abrutschen bringt. Bald ist die Aaskugel völlig von Erde bedeckt. Das Weibchen stellt die Arbeit ein und verschwindet unter dem aufgeschütteten Material. Erneutes Öffnen der Bruthöhle nach Ablauf von kaum 4 Stunden erweist, daß die *Crypta* wieder *völlig hergestellt* ist: Die Aaskugel liegt in einem Hohlraum mit geglätteten Wänden wie vor der Zerstörung.

Das typisch zweckmäßige Verhalten des Totengräbers bleibt durchaus im Rahmen der Anforderungen, die in freier Natur an das Tier gestellt werden. Da die *Necrophori* das Aas nur wenige Zentimeter in die Erde versenken, mag es häufig genug vorkommen, daß aus natürlichen Ursachen — etwa durch den Tritt eines weidenden Tieres oder durch starke Regengüsse — die *Crypta* zusammenstürzt und die Brut offen daliegt, preisgegeben allen schädigenden Witterungseinflüssen und feindlichen Nachstellungen.

Es fragt sich, durch welche Art von Reizen der Reparationsinstinkt ausgelöst wird. Drei verschiedenartige Reize, die einzeln oder kombiniert wirken könnten, liegen im Bereich der Möglichkeit.

1. Mit der Zerstörung der *Crypta* geht oft eine plötzliche Belichtung des sonst dunkeln Brutraumes einher; somit könnte der fragliche Reiz ein *Lichtreiz* sein.

2. Gleichzeitig muß sich dabei der Zustand der stagnierenden und z. B. mit den Verwesungsprodukten  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2\text{O}$  überladenen Luft in der *Crypta* durch das Einströmen frischer Außenluft ganz wesentlich verändern. Der auslösende Reiz wäre in dieser Hinsicht vor allem ein *chemischer*.

3. Da in freier Natur die genannten Reize zwar in vielen Fällen, doch nicht in allen zur Wirkung kommen — eine *Crypta* kann auch ohne Verbindung mit der Außenwelt in sich zusammensinken — müssen notgedrungen noch andersartige Reize vermutet werden. Das brutpflegende Weibchen paßt genau, wie sich aus der Entstehungsart der *Crypta* ergibt — in den Raum zwischen Aaskugel und umgebendes Erdreich hinein und streift mit dem Rücken nur leicht die Cryptawand. Beim Einsturz der Höhle aber wird der leichte Druck auf den Rücken des Käfers entweder plötzlich verstärkt oder aber gänzlich aufgehoben. Jede intensive Änderung dieser Art aber könnte den auslösenden Reiz darstellen. Gelegentliche Beobachtungen sprechen dafür, daß die erwähnten *Berührungseize* bei der Aktivierung des Reparationsinstinktes von *ausschlaggebender* Bedeutung sind; eine endgültige Entscheidung aber läßt sich erst auf Grund eingehender Versuche fällen, die im kommenden Sommer angestellt werden sollen.

#### Beteiligung des Männchens an der Brutpflege.

Ogleich das Männchen in der Mehrzahl der Fälle nicht mehr zusammen mit den Larven im Nest vorgefunden wird (Tabelle 5), so ist es allem Anschein nach dennoch zur Brutpflege befähigt: *vespilloides*- und *germanicus*-Männchen konnten bei der Fütterung beobachtet werden. Es dürfte wohl berechtigt sein, diesen Instinkt, der sich an den Männchen zweier Arten feststellen ließ, auch bei den Männchen der übrigen Arten zu vermuten. Die Tatsache, daß auch die männlichen Totengräber mit einem Brutpflegeinstinkt ausgerüstet sind, überrascht um so weniger, als die Beteiligung der Männchen an der Brutfürsorge bei den Käfern eine bekannte Erscheinung ist. Erinnerung sei an die Gruppe der *coprophagen Lamellicornier*, unter deren Vertretern sich zahlreiche Gattungen mit hochdifferenzierter Brutfürsorge befinden, an der sich bei vielen Arten die Männchen beteiligen. Daraus erhebt sich die Frage, wie es kommt, daß — trotz der Befähigung des Totengräbermännchens zur Brutpflege — nur in Ausnahmefällen die Mitwirkung des Männchens beobachtet wird. Zwei Erklärungen dieser Erscheinung liegen im Bereich der Möglichkeit:

1. Das Männchen könnte nach Erfüllung seiner Aufgaben, die einerseits in der Arbeitsleistung beim Eingraben des Kadavers, andererseits



in der Begattung des Weibchens gelegen sind, auf die Suche nach einem andern Aas ausfliegen und durch erneute Inangriffnahme seiner Aufgaben an anderer Stelle nützlicher sein.

2. Gewisse Anzeichen sprechen ferner dafür, daß der Brutpflegeinstinkt der Männchen weniger ausgeprägt ist als bei den Weibchen. Auffällig ist nämlich, daß fütternde Männchen ihren Nahrungssaft der Brut in größeren Abständen darbieten als die brutpflegenden Weibchen.

Während sich die Jungkäfer oft und lange putzen, beschränkt sich die Reinigung brutpflegender Totengräber auf die Säuberung von Augen und Antennen. Haben die Larven das Nest verlassen, so sieht man dabei das Weibchen — bzw. das Pärchen — völlig verschmutzt (vgl. Abb. 23) und oft mit Milben übersät auf den Resten des Kadavers sitzen. Ohne zu fressen oder sich zu reinigen verweilen die Elterntiere noch 2 bis 3 Stunden am Aas, bis sie sich schließlich aus der Crypta entfernen und nicht mehr dorthin zurückkehren.

### 3. Entwicklung der ausgewachsenen Larve zum Jungkäfer.

Kurz vor Ablauf der 7tägigen Entwicklungszeit stellt die Brut die Nahrungsaufnahme ein. Die bis zu diesem Zeitpunkt nahezu weiß aussehenden Larven färben sich gelblich und werden gleichzeitig breiter und flacher. Das Tier, das auf diesem Stadium auch als „*Praenympha*“ bezeichnet werden kann, zeigt ein von dem der Larve III. Stadiums abweichendes Verhalten. Der bis dahin gewährte enge Zusammenhalt der Larven untereinander hört auf. Die Tiere durchbohren die Außenschicht der Aaskugel und dringen einzeln zur Verpuppung in die Erde vor. Abb. 25 veranschaulicht ein verlassenes Aas, das ausgehöhlt und durchlöchert zurückbleibt. Über die Tiefe, bis zu der sich die *N.*-Larven eingraben, sind bereits von XAMBEU (1892), CHENU und DESMAREST (1851) Angaben gemacht worden. Nach XAMBEU sind die Puppen von *N. fossor* in 15 cm Tiefe, nach CHENU und DESMAREST die von *humator* in 60 cm Tiefe anzutreffen. Meine Ergebnisse weichen von den genannten Werten ab: Die Tiefe, bis zu der die Larven zur Verpuppung vordringen können, ist naturgemäß von der jeweiligen Tiefenlage der Crypta abhängig. Von der Bruthöhle bewegen sich die Praenymphen vorwiegend in der Horizontalen bis zu 30 cm vom Nest fort und bohren sich dabei nur wenig in die Tiefe. So trifft man z. B. die Puppen von *N. vespilloides* 1—5 cm unter der Erdoberfläche, in einzelnen Fällen aber direkt unter der Moos- bzw. Rohhumusschicht an. Aber auch für die tiefer grabende Species *humator* sind die von CHENU und DESMAREST geschätzten Werte, wenigstens für die in der Umgebung von Frankfurt a. M. lebenden Individuen, als bedeutend zu hoch anzusehen. Am Ende ihrer Wanderung halten die Praenymphen inne, um sich die Puppenwiege zu bauen, deren

Entstehung durch stundenlanges Rotieren der Larven um ihre Längsachse schon von FABRE<sup>1</sup> geschildert wurde.

Vier der hier einbegriffenen *N.*-Arten, nämlich *germanicus*, *humator*, *vespillo* und *vespilloides* verpuppen sich nach einer Ruhepause von 12—17 Tagen und vollenden noch im selben Jahre ihre Entwicklung. Anders *N. fossor* und *investigator*! Da die junggeschlüpften Imagines dieser Arten in der Umgebung von Frankfurt a. M. frühestens Ende Juni auftreten (vgl. S. 524), so durchläuft auch die junge Generation größtenteils erst im September die Larvenentwicklung. Danach aber tritt ein Stillstand in der Entwicklung der Tiere ein: *Die Praenympha überwintert* in der Puppenwiege. Schon XAMBEU (1892) konnte dies für *fossor* angeben, und auch MAIS (1927) bemerkte, daß „wenigstens eine Art“ als Larve überwintert. Daß die Unterbrechung in der Entwicklung nicht als direkte Folge von Umweltfaktoren, z. B. niedriger Temperatur, sondern als genetisch festgelegter Entwicklungsrythmus anzusehen ist, zeigt folgender Versuch. Die abgewanderten Larven dieser beiden Species wurden Anfang Oktober 1930 in ihren Zuchtkäfigen in ein Gewächshaus, in dem eine Temperatur von 19° C herrschte, gebracht. Obgleich sich unter denselben Versuchsbedingungen andere *N.*-Arten schon oft bis zur Puppe entwickelt hatten, blieben die Larven von *fossor* und *investigator* auf dem Praenymphenstadium stehen und starben nach und nach während des Winters ab. Kontrolltiere, denselben Nestern entnommen, wurden zu gleicher Zeit in kleinsten, mit Erde gefüllten Blumentöpfen, die oben mit Drahtgaze verschlossen waren, im Botanischen Garten der Universität Frankfurt a. M. wenige Zentimeter tief vergraben und die Erde darüber mit einer Laubschicht bedeckt. Im April des folgenden Jahres (1931) befanden sich diese Tiere in lebenskräftigem Zustand auf dem Praenymphenstadium, verpuppten sich Ende Mai und schlüpfte nach Ablauf der Puppenruhe zur Imago.

Die Puppenruhe der Totengräber dauert 14—15 Tage. Nur auf die kräftigen Borsten gestützt, die sich auf den Augen und an den Pseudocerei befinden, ruht die Puppe, die Ventralseite nach unten gekehrt, in dem kleinen unterirdischen Hohlraum. Auf Berührungseize hin gerät das Abdomen in schlagende oder kreisende Bewegung. Zwei Tage vor dem Schlüpfen des Jungkäfers färbt sich die anfangs weiße Puppe bräunlich.

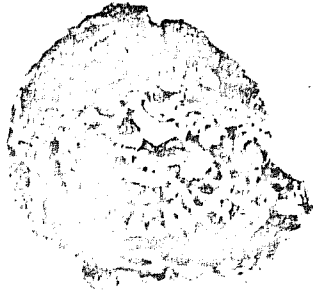


Abb. 25. Ein von den Larven verlassenes Aas, das ausgehöhlt und durchlöchert zurückbleibt. Die Abbildung läßt erkennen, daß Knochen (man sieht die Wirbelsäule) von den Larven nicht aufgelöst und zur Nahrung verwandt werden.

<sup>1</sup> FABRE (1899, Souv. Entomol. VI, S. 128).

Der Jungkäfer, der sich von der Puppenhülle befreit, hat schon goldbraune Extremitäten und ein ebenso gefärbtes Halsschild und Scutellum. Die Elythren, die — wie alles übrige — weiß-gelblich sind, lassen nur undeutlich eine Zeichnung erkennen. Das Tier bleibt unter normalen Bedingungen im Schutze seiner unterirdischen Kammer, bis 4 Tage nach dem Abwerfen der Puppenhülle die völlige Ausfärbung und eine Erhärtung des Chitinskeletts eingetreten ist. Erst dann durchbricht der Jungkäfer die Wand seiner Puppenwiege und arbeitet sich bis zur Oberfläche der Erde durch. Die Leuchtkraft der Farben und der seidige Glanz seines Panzers verraten das Jungtier, das sich unverzüglich auf Nahrungssuche begibt. Nach einem Reifungsfraß, der bei *vespillo* und *vespilloides* in 10—14 Tagen vollendet ist, ist auch der Jungkäfer zur Fortpflanzung bereit und zu den damit verbundenen Leistungen befähigt.

#### Zusammenfassung.

Die Untersuchungen erstrecken sich auf die Arten: *Necrophorus germanicus* L.; *humator* Ol., *vespillo* L., *vespilloides* Herbst, *fossor* Er., *investigator* Zett.

1. *N. vespillo* ist in Wiesen beheimatet, *N. humator* und *vespilloides* sind auf Waldgebiete beschränkt; *humator* wird vorwiegend in feuchten Laubwäldern, *vespilloides* in trockenen Nadelwäldern angetroffen.
2. Alle Arten nähren sich neben Aas von Dipterenlarven; *germanicus* frißt außerdem noch *Geotrupen*.
3. Extraintestinale Verdauung der Imago ist wahrscheinlich.
4. Vor dem Vergraben wird jedes Aas einer Prüfung auf chemische Beschaffenheit, Größe und Verschiebbarkeit unterzogen.
5. Geschlechtsreife Männchen, die sich allein an einem zum Vergraben geeigneten Kadaver befinden, locken die Weibchen ihrer Art durch „Sterzeln“ herbei.
6. Die Isolation eines einzigen Pärchens aus einer größeren Anzahl gemeinsam grabender Individuen beruht nicht auf einem sozialen Instinkt (FABRE 1899, REUTER 1913, SCHRÖDER 1929), sondern kommt durch Kämpfe zustande.
7. Das Vergraben geht nicht allein durch Unterwühlen des Kadavers vor sich. Dieser wird vielmehr im Verlauf des Grabvorganges in eine schräge in die Tiefe führende Höhle befördert, an deren Grund der kugelförmige Brutraum („Crypta“ FABRE 1899) angelegt wird.
8. Gleichzeitig mit dem Bau der Crypta geht die Abrundung und Säuberung des vergrabenen Kadavers vor sich.
9. Die Eier werden einzeln zu beiden Seiten eines horizontalverlaufenden, von der Crypta ausgehenden Ganges, des „Mutterganges“, in die Erde abgelegt.

10. In der Mehrzahl der Fälle wird das an der Brutfürsorge beteiligte Männchen von dem Weibchen nach Vollendung der Eiablage aus der Crypta verjagt.

11. Nach der Eiablage wird die Aaskugel von dem Weibchen mit Kot befeuchtet und an ihrem oberen Pol mit Darmsekret durchmischt.

12. An dieser Stelle, die kurz vor dem Erscheinen der Nachkommen von dem Weibchen zu einem kreisrunden „Krater“ vertieft wird, sammeln sich nach Ablauf der 5tägigen Embryonalentwicklung die geschlüpften Larven, die sich im I. Stadium durch gutes Riechvermögen auszeichnen.

13. Die Larve macht zwei Häutungen durch und ist in 7 Tagen ausgewachsen.

14. Regelmäßig ist bei der Brut ein Weibchen, seltener ein Pärchen in der Crypta anzutreffen. Die Totengräber treiben hochentwickelte Brutpflege:

a) Die Brut wird von dem Weibchen mit Darminhalt gefüttert. Die Fütterungszeit erstreckt sich über die ersten 60—72 Stunden der larvalen Entwicklung.

b) Die Brut wird gegen Feinde verteidigt.

c) Die Crypta wird bei Zerstörung ausgebessert.

Männchen, die vom Weibchen nicht vorher vertrieben sind, beteiligen sich an der Brutpflege.

15. Nach Ablauf der 7tägigen Entwicklungszeit verlassen die Larven das Aas und entfernen sich vorwiegend in der Horizontalen von ihrem Brutraum.

16. Die Arten *germanicus*, *humator*, *vespillo* und *vespilloides* überwintern als Imago, *fossor* und *investigator* im Stadium der Praenymphen.

17. Die Puppenruhe dauert 14—15 Tage.

Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Regierungsrat Prof. Dr. zur STRASSEN für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für deren gütige Leitung und vielseitige Förderung meinen wärmsten Dank auszusprechen.

#### Literaturverzeichnis.

- Abbot, C. E.: Olfactory sense of Coleoptera with special reference to the *Necrophori*. Ann. Ent. Soc. Amer. 20 (1927). — Alverdes, F.: Tiersociologie, Leipzig 1925. Auel, H.: Der überfallene *Necrophorus*. Berl. Ent. Z. 54 (1909). — Bell: Can. Ent. 1873. — Blunck, H.: Syll. Z. Biol. 1 Liefg. Berlin 1925. — Chenu u. Desmarest: Encycl. hist. Nat. Col. I. Paris 1851. — Clark, Ch. U.: J. N. Y. Ent. Soc. 3 (1895). — Davis, W. T.: J. N. Y. Ent. Soc. 1915. — Deegener, P.: Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Leipzig 1918. — Fabre, J. H.: Souvenirs Entomologiques, Bd. 6. Paris 1899. — Fowler, W.: Fauna Brit. Ind. Col. 1912. — Ganglbauer, L.: Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 27.

- Die Käfer von Mitteleuropa, Bd. 3. Wien 1899. — **De Geer**: Mémoires 4 (1774). — **Gleditsch**: Acta reg. soc. (Berolin) 1752. — **Hatch**, M. H.: J. N. Y. Ent. Soc. 35 (1927). — **Heurksen**, K. L.: Damm. Fauna 5 (1922). — **Hermis**: Biol. humator. III. Z., Ent. 4 (1899). — **Heymons**, R. u. v. **H. Lengerken**: Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini. VII. *Oecopoma thracica* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 20 (1931). — VIII. *Abtattaria laevigata* F. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 24 (1932). — **Heymons**, R., v. **H. Lengerken** u. **M. Bayer**: Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini: I. *Silpha obscura* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 6 (1926). — II. *Phosphuga atrata* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 9 (1927). — III. *Xylodrepa quadripunctata* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 10 (1928). — IV. *Blitophaga opaca* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 14 (1929). — V. *Silpha tyrolensis*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 17 (1930). — **Junk**, W.: *Coleopterorum catalogus* Pars 60. Berlin 1914. **Klingelhöfer**: Stett. Ent. Z. 4 (1843). — **Kolbe**, H.: Über Brutpflege bei den Käfern. Aus der Natur. Leipzig 1909. — **Kuhnt**, P.: Über die Stinksäfte der Coleopteren. Ent. Bl. 5 (1909). **Labitte**, A.: Longévitité de quelques Insectes en Captivité. Bull. Mus. hist. Nat. Paris 1916. — **Lacordaire**, M. Th.: Introduction à l'Entomologie. Paris 1834 bis 1838). — **Lang**, A.: Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Jena 1913. — **v. Lengerken**, H.: Extraintestinale Verdauung. Biol. Zbl. 44. 6 (1924). — Lebenserscheinungen der Käfer. Leipzig 1928. — In **Schulze**, P.: Biologie der Tier-Deutschlands. 1927. — **Main**, H.: The Subterrarium. School. Nat. Study 1927. — **Morley**: Stridulation. Ent. Mo. Mag. 38 (1903). — **Osten-Sacken**: Entomologische Notizen. Stett. Ent. Z. 23 (1862). — **Reitter**, F.: *Fauna germanica*. Die Käfer des Deutschen Reiches, Bd. 2. Stuttgart 1916. — **Reuter**, O. M.: Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten. Berlin 1913. — **Rösel** v. **Rosenhof**, A. J.: Insektenbelustigung, Bd. 4. 1761. — **Schioedte**, J. G.: Nat. Tidsskr. 3. 1 (1862). — **Schmidt**: Zur Biologie von *Germanicus* L. Feuille jeun. nat. 1884. — **Schröder**, Ch.: Handbuch der Entomologie. Jena 1929. — **Soffel**: Zool. Gart. (zit. in Brechms Tierleben, 4. Aufl. 10, 311 [1904]). — **Springer**, F.: Über den Polymorphismus bei den Larven von *Mastor metraloas*. Tb. 40. Abh. Syst. 1917. — **Steele**, F.: Notes on the feeding habits of carrion beetles. J. N. Y. Ent. Soc. 35 (1927). — **Sturm**, J.: Deutschlands Fauna, Bd. 13. Nürnberg 1838. — **Tollin**, C.: Zur Naturgeschichte der Termiten. Stett. Ent. Z. 23 (1862). — **Weber**, L.: Die Lebenserscheinungen der Käfer. Ent. Bl. 1918. — Zur Lebensgeschichte der Necrophoren. Ins. Börse 22 (1905). — **Wheeler**, W. M.: Social life among the Insects. 1922. — The social Insects. 1928. — **Xambeu**: Ann. Linn. Lyon. 1892.