

**Pheromonkommunikation beim Totengräber Necrophorus vespilloides Hrbst. (Silphidae, Coleoptera)**

von Anne-Katrin Eggert

Wie viele Insekten sind Totengräber zur Kommunikation mit Hilfe von intraspezifisch wirksamen Duftstoffen (Pheromonen) fähig. Im Unterschied zu den meisten Insektenarten ist es aber nicht das Weibchen, sondern das Männchen, das ein Sexualpheromon produziert und damit Individuen des anderen Geschlechts anlockt. Zum ersten Mal wurde dieses Phänomen von PUKOWSKI (1933, verh. MOSEBACH 1936). Sie hatte bei **Necrophorus**-Männchen ein Verhalten beobachtet, das sie als "Sterzeln" bezeichnete. Es handelte sich dabei um eine spezifische Körperhaltung, die die Männchen nur dann einnahmen, wenn sie sich ohne einen Geschlechtspartner an einem Aas befanden. Außerdem trat das Verhalten nur zu einer bestimmten Tageszeit auf. Schon PUKOWSKI äußerte die Vermutung, daß sterzelnde Männchen Duftstoffe abgeben, die artgleiche Weibchen anlocken. Erst sehr viel später versuchte man nachzuweisen, daß die Anlockwirkung auf Weibchen tatsächlich durch eine flüchtige Substanz zustandekommt (BARTLETT 1987; MÜLLER & EGGERT 1987; EGGERT & MÜLLER 1989a).

Geschlechtsreife Männchen der Art **Necrophorus vespilloides** lassen sich leicht im Labor halten. Gibt man ihnen nicht die Möglichkeit, jederzeit mit Weibchen zu kopulieren, so zeigen sie ein Verhalten, das zunächst sinnlos erscheint: sie sterzeln, ohne daß sie jemals mit

einem Aas in Kontakt gekommen wären. Ebenso wie das Sterzeln mit Aas ist dieses Sterzeln ohne Aas auf eine bestimmte Tageszeit, nämlich die letzten Stunden vor Beginn der Dunkelphase, beschränkt. Die hier dargestellten Untersuchungen sollten zur Klärung der Frage beitragen, ob dieses Verhalten ein Laborartefakt ist, oder ob es wahrscheinlich ist, daß dieses Sterzeln ohne Aas auch unter Freilandbedingungen auftritt und für das betreffende Männchen einen adaptiven Wert besitzt.

Bis heute wurde in vielen Arbeiten über **Necrophorus** die Auffassung vertreten, daß für die Arten dieser Gattung Aas als Rendezvous-Platz fungiert, d.h. daß die Geschlechter sich nur an einem Aas treffen (PUKOWSKI 1933; NIEMITZ 1978, 1980; WILSON & KNOLLENBERG 1984). Somit galt als einzig mögliche Fortpflanzungstaktik für Männchen die Suche nach Aas, an dem sie dann Weibchen treffen und begatten konnten. Vorausgesetzt, daß das Sterzeln ohne Aas kein Laborartefakt ist, kann dieses Verhalten jedoch eine alternative Fortpflanzungstaktik für Männchen darstellen. Wenn Männchen durch das Sterzeln Weibchen anlocken können, haben sie zumindest theoretisch Gelegenheit, mit diesen Weibchen zu kopulieren. Wenn dann diese Weibchen Aas finden, Eier legen und Larven aufziehen, kann ein Teil ihrer Eier von den Spermien eines sterzelnden Männchens befruchtet werden. Die Weibchen ziehen in diesem Fall Nachkommen des Männchens auf, ohne daß dieses sich selbst an der aufwendigen Brutfürsorge und Brutpflege für die Jungen beteiligen muß. In den unten dargestellten Versuchen haben wir versucht, diese Hypothese zu überprüfen.

Zunächst sollte das Sterzelverhalten von Männchen unter definierten Bedingungen untersucht werden. Insbesondere sollte geklärt werden, wie häufig Männchen das Verhalten zeigen und ob das Verhalten bei Männchen mit bestimmten Eigen-

schaften (z.B. bei kleinen oder jungen Männchen) besonders häufig auftritt. Für den Versuch wurden Männchen verwendet, die direkte Nachkommen von Tieren einer Freilandpopulation waren. Nach dem Schlupf aus der Puppe wurden sie einzeln in Behälter mit etwas Torf gesetzt und täglich während der letzten vier Stunden der Lichtphase beobachtet, wobei das Verhalten jedes Männchens alle zehn Minuten registriert wurde. Wenn ein Männchen zum erstenmal gesterzelt hatte, wurde es am selben Tag mit einem virginen Weibchen zusammengesetzt, um zu testen, ob das Männchen geschlechtsreif war. Danach wurde das Männchen an weiteren 49 aufeinanderfolgenden Tagen beobachtet.

Alle getesteten Männchen begannen innerhalb der ersten 16 Tage nach der Imaginalhäutung zu sterzeln (Abb. 1), das durchschnittliche Alter eines Männchens beim ersten Sterzeln lag bei 12 bis 13 Tagen (EGGERT & MÜLLER 1988). 70 der 72 Männchen waren an dem Tag, an dem sie zum erstenmal sterzelten, geschlechtsreif. Es ist wahrscheinlich, daß Männchen zu sterzeln beginnen, sobald sie in der Lage sind, fertile Spermien zu produzieren. Körpergröße und Alter der Männchen nahmen keinen Einfluß auf das Sterzelverhalten. In den meisten Fällen nahm die tägliche Sterzeldauer eines Individuums in den ersten fünf bis zehn Tagen nach dem ersten Sterzeln zu. Danach gab es jedoch keine Tendenz zu einer Zu- oder Abnahme der täglich mit Sterzeln verbrachten Zeit. Die meisten Männchen sterzelten täglich, im Durchschnitt wurde ein Männchen an 49 der 50 Tage beim Sterzeln beobachtet. Sterzeln ist also - zumindest unter den Bedingungen dieses Experiments - eine regelmäßig auftretende Verhaltensweise geschlechtsreifer Männchen.

Um zu überprüfen, ob Männchen auch unter Freilandbedingungen sterzeln und Weibchen anlocken, wurden in einem Laubwald nahe Bielefeld Boden-

fallen aufgestellt. Über jeder Falle hing ein Behälter, der als Köder entweder Weibchen oder Männchen der Art **N. vespilloides** oder ein Stück Aas (Schweinelunge) enthielt (MÜLLER & EGGERT 1987). In diesem Experiment erwiesen sich Männchen, nicht aber Weibchen als attraktiv für andere Käfer der Gattung **Necrophorus**, vor allem aber für Weibchen der eigenen Art. Für **N. vespilloides**-Weibchen waren arteigene Männchen attraktiver als Aasköder.

Ein weiterer, noch ungeprüfter Bestandteil unserer Hypothese war, daß Männchen die angelockten Weibchen auch begatten können. Es bestand die Möglichkeit, daß Weibchen sterzelnde Männchen nur dann zur Kopulation zulassen, wenn diese an einem Aas sterzeln. Von einigen Skorpionsfliegen-Arten ist z.B. bekannt, daß Kopulationsversuche eines Männchens nur dann geduldet werden, wenn das Männchen dem Weibchen ein "Hochzeitsgeschenk", d.h. ein totes Insekt oder einen Tropfen Speicheldrüsensekret anbietet (THORNHILL & ALCOCK 1983).

Um das Verhalten von Weibchen gegenüber sterzelnden Männchen zu untersuchen, waren direkte Beobachtungen notwendig. Diese Beobachtungen wurden im Freiland an einer Arena durchgeführt (EGGERT & MÜLLER, 1989c). Die Arena bestand aus einer runden torfbedeckten Plastikscheibe mit einem etwa 5 cm hohen Rand, der die Käfer am Verlassen der Arena hinderte. Ein Männchen wurde jeweils abends in die Mitte der Arena unter ein umgedrehtes Plastiksieb gesetzt, das es am Abfliegen hinderte. Am späten Nachmittag des nächsten Tages hatte das Männchen in der Regel bereits zu sterzeln begonnen. Die Verhaltensweisen des sterzelnden Männchens und der angelockten Weibchen wurden mit Hilfe eines Taschendiktiergerätes festgehalten und später ausgewertet.

Die sterzelnden Männchen lockten im Untersu-

chungszeitraum insgesamt 61 Weibchen an und versuchten sie zu begatten. Nur sehr wenige (7 = 11 %) Weibchen versuchten Kopulationen mit dem Sterzler zu verhindern. Im Durchschnitt dauerte eine Kopulation etwa 54 Sekunden. Wenige Minuten nach einer Kopulation hatte das Weibchen meist die Arena verlassen und das Männchen wieder zu sterzeln begonnen. Die Zahl der angelockten und begatteten Weibchen betrug im Durchschnitt zwei pro Abend.

Männchen kommen also durch Sterzeln ohne Aas zu zusätzlichen Kopulationen. Diese Kopulationen erhöhen jedoch nur dann den Fortpflanzungserfolg des Männchens, wenn das Weibchen die hierbei übertragenen Spermien auch tatsächlich zur Befruchtung ihrer Eier verwendet. Dies muß nicht unbedingt der Fall sein, besonders wenn das Weibchen vor der Eiablage noch mit weiteren Männchen kopuliert. In diesem Fall konkurrieren die Spermien mehrerer Männchen um die Befruchtung der Eier, wobei oft das zuletzt kopulierende Männchen im Vorteil ist. So weiß man von mehreren Libellenarten, daß das Männchen bei der Kopulation zunächst die Spermien seiner Vorgänger aus dem Receptaculum des Weibchens entfernt und dann erst seine eigenen überträgt (WAAGE 1979).

Für **Necrophorus**-Weibchen gibt es eine Situation, in der sie vor der Eiablage mit großer Sicherheit noch von einem anderen Männchen begattet werden: die gemeinsame Fortpflanzung eines Pärchens am Aas. Zwischen den Partnern eines Paares der Art **N. vespilloides**, das gemeinsam ein Aas eingräbt und vorbereitet, kommt es in den ersten 48 Stunden am Aas zu einer großen Zahl von Kopulationen (EGGERT & MÜLLER 1987; MÜLLER & EGGERT 1989). Diese hohe Kopulationsfrequenz führt dazu, daß das Männchen der Vater von über 90 % der an diesem Aas aufgezogenen Larven ist. Wenn ein Männchen dagegen nur einmal mit einem Weibchen kopuliert und das Weib-

chen anschließend Eier legt, so ist im Mittel nur jedes zehnte Ei von den Spermien dieses Männchens befruchtet. Durch häufiges Kopulieren erhöht also ein Männchen, das sich an der Brutpflege beteiligt, die Wahrscheinlichkeit, daß seine Pflegeleistungen seinen eigenen Jungen zugute kommen.

Dies bedeutet jedoch, daß ein Weibchen, welches mit einem Männchen gemeinsam Junge aufzieht, nur mit äußerst geringer Wahrscheinlichkeit Spermien aus früheren Kopulationen mit sterzelnden Männchen verwenden wird. Die Begattung eines solchen Weibchens wird demzufolge den Fortpflanzungserfolg des Sterzlers nicht deutlich erhöhen. Weibliche Totengräber sind aber in der Lage, auch ohne die Mithilfe von Männchen Aas einzugraben und daran Junge aufzuziehen (PUKOWSKI 1933; WILSON & FUDGE 1984; MÜLLER 1987; REINKING 1987; SCOTT 1989). Zur Befruchtung der Eier müssen sie dabei Spermien aus früheren Kopulationen verwenden, z.B. Spermien sterzelnder Männchen. Nur wenn solche uniparentale Brutpflege im Freiland regelmäßig auftritt, ist es wahrscheinlich, daß ein Männchen durch das Sterzeln ohne Aas seinen Fortpflanzungserfolg erhöhen kann. Deshalb wurde an ausgelegtem Aas im Freiland die Häufigkeit uniparentaler Brutpflege überprüft.

Etwa dreihundert 14 bis 16 g schwere tote Mäuse wurden von Mai bis August 1988 in einem Laubwald ausgelegt. Unter jedem Aas befand sich ein mit Erde gefüllter Plastikbehälter, in dem die Käfer das Aas eingraben konnten. Das ausgelegte Aas wurde täglich zur selben Tageszeit kontrolliert. Eingegrabenes Aas wurde weitere 24 h an Ort und Stelle belassen; danach wurde der betreffende Behälter mit dem Aas ins Labor transportiert und dort nach Käfern und Eiern durchsucht.

Von 258 Mäusen, die von **Necrophorus vespilloi**-

**des** zur Fortpflanzung eingegraben wurden, befanden sich an 151 (59 %) mindestens je ein Männchen und Weibchen, an 7 Mäusen (3 %) befanden sich Männchen, aber keine Weibchen, und an 100 Mäusen (39 %) fanden wir Weibchen, aber keine Männchen (Abb. 2). In den meisten Fällen (90 %) hatten die Weibchen zum Zeitpunkt der Kontrolle bereits mit der Eiablage begonnen.

WILSON und FUDGE (1984) sowie SCOTT und TRANIELLO (1990) haben ähnliche Versuche mit ausgelegtem Aas durchgeführt. Nach SCOTT und TRANIELLO tritt in ihrem Untersuchungsgebiet in New Hampshire uniparentale Brutpflege mit Häufigkeiten zwischen 22 (**N. orbicollis**) und 39 % (**N. defodiens**) auf. Aus WILSON und FUDGE'S Ergebnissen lassen sich für die uniparentale Brutpflege ungefähre Frequenzen von 15 % (**N. orbicollis** in Michigan, USA) bis 30 % (**N. orbicollis** in Kellogg Biological Station, USA) ermitteln. Alle diese Ergebnisse machen deutlich, daß Weibchen im Freiland nicht selten allein Aas eingraben und Junge aufziehen. Das wiederum bedeutet, daß sterzelnde Männchen durchaus eine Chance haben, durch das Begatten angelockter Weibchen ihren Fortpflanzungserfolg zu erhöhen.

Betrachtet man die beiden Fortpflanzungstaktiken "Aassuche" oder "Sterzeln ohne Aas" als Verhaltensalternativen für ein Männchen der Art **Necrophorus vespilloides**, so scheint es, daß Individuen sich nie auf eine der beiden Alternativen beschränken. In der Regel wenden sie täglich beide Taktiken an, wobei sie am frühen Nachmittag vorwiegend auf der Suche nach Aas umherfliegen und am späten Nachmittag und Abend zum Sterzeln übergehen.

Für Männchen stellt also das Sterzeln ohne Aas eine Möglichkeit dar, ihren Fortpflanzungserfolg zu erhöhen. Daß Weibchen aber auf solche Männchen reagieren und sich sogar von ihnen be-

gatten lassen, ist nicht unmittelbar verständlich. Vermutlich fliegen Weibchen unter anderem deshalb auf Sterzler ohne Aas, weil sie nicht erkennen können, ob das sterzelnde Männchen ein Aas "besitzt" oder nicht. Unter dieser Voraussetzung sollten Weibchen alle sterzelnden Männchen anfliegen und überprüfen, ob diese ein Aas gefunden haben. Dies gilt jedoch nur, wenn die Chance, auf diese Weise ein Aas zu finden, für das Weibchen größer ist als wenn es selbst nach Aas sucht.

Die Chance für Weibchen, Aas zu finden, wird dabei umso größer, je weniger Zeit sie mit Sterzlern ohne Aas verbringen. Da das Abwehren einer Kopulation weniger Zeit kostet als die Kopulation selbst, müßten die Weibchen solche Männchen abwehren. Daß sie dies nicht tun, zeigt, daß neben dem Zeitaufwand noch andere Faktoren eine Rolle spielen müssen. Weibchen sind, wenn sie allein ein Aas eingraben, auf die Verwendung gespeicherter Spermien angewiesen. Deshalb kann es für sie von Vorteil sein, wenn ihnen bei Kopulationen mit sterzelnden Männchen regelmäßig frische, befruchtungsfähige Spermien übertragen werden. Dies gilt umso mehr, als die bei einer Kopulation übertragenen Spermien nicht für die Befruchtung eines ganzen Geleges ausreichen, und gespeicherte Spermien im Receptaculum nur wenige Wochen befruchtungsfähig bleiben (EGGERT & MÜLLER 1989b). Wahrscheinlich lassen Weibchen also Kopulationen von Sterzlern ohne Aas zu, weil die Möglichkeit besteht, daß sie ohne Männchen ein Aas finden und dann die übertragenen Spermien zur Befruchtung ihrer Eier benötigen.

## Literatur

BARTLETT, J. (1987): Evidence for a sex attractant in burying beetles. *Ecological Entomology* 12: 471-472.



- EGGERT, A.-K. & MÜLLER, J.K. (1987): Mechanismus und Erfolg der Vaterschaftssicherung bei **Necrophorus vespilloides** (Coleoptera, Silphidae). Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 80, 250-251.
- EGGERT, A.-K. & MÜLLER, J.K. (1988): Beobachtungen an sterzelnden **Necrophorus**-Männchen (Coleoptera, Silphidae): Ontogenese, inter- und intraindividuelle Variabilität. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 81, 343.
- EGGERT, A.-K. & MÜLLER, J.K. (1989a): Pheromone-mediated attraction in burying beetles.- Ecological Entomology 14, 235-237.
- EGGERT, A.-K. & MÜLLER, J.K. (1989b): Uni- und biparentale Brutpflege bei **Necrophorus vespilloides** (Coleoptera, Silphidae). Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 82 (im Druck).
- EGGERT, A.-K. & MÜLLER, J.K. (1989c): Mating success of pheromone-emitting **Necrophorus** males: do attracted females discriminate against resource owners? Behaviour 110, 248-257.
- MOSEBACH, E. (1936): Aus dem Leben des Totengräbers. Natur und Volk 66, 222-231.
- MÜLLER, J.K. (1987): Replacement of a lost clutch: A strategy for optimal resource utilization in **Necrophorus vespilloides** (Coleoptera: Silphidae). Ethology 76, 74-80.
- MÜLLER, J.K. & EGGERT, A.-K. (1987): Effects of carrion-independent pheromone emission by male burying beetles (Silphidae: **Necrophorus**). Ethology 76, 297-304.
- MÜLLER, J.K. & EGGERT, A.-K. (1989): Paternity

- assurance by "helpful" males: adaptations to sperm competition in burying beetles. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24, 245-249.
- NIEMITZ, C. (1978): **Necrophorus vespillo** (Silphidae) - Kopulations- und Kampfverhalten - Stridulationsgeräusche. Publikationen zu wissenschaftlichen Filmen, Sektion Biologie, Serie 11, Nr. 12/E 2436, 12 S.
- NIEMITZ, C. (1980): Fortpflanzung, Brutpflege und Entwicklung des Totengräber-Käfers **Necrophorus**. Publikationen zu wissenschaftlichen Filmen, Sektion Biologie, Serie 13, Nr. 13/C 1334, 16 S.
- PUKOWSKI, E. (1933): Ökologische Untersuchungen an **Necrophorus** F. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 27, 518-586.
- REINKING, M. (1987): Aufwand und Erfolg der Brutpflege bei **Necrophorus vespilloides** (Coleoptera: Silphidae). Staatsexamensarbeit, Universität Bielefeld.
- SCOTT, M.P. (1989): Male parental care and reproductive success in the burying beetle, **Nicrophorus orbicollis**. *Journal of Insect Behavior* 2, 133-137.
- SCOTT, M.P. & TRANIELLO, J.F.A. (1990): Behavioural and ecological correlates of male and female parental care and reproductive success in burying beetles (**Nicrophorus** spp.). *Animal Behaviour* 39, 274-283.
- THORNHILL, R. & ALCOCK, J. (1983): The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge.
- WAAGE, J.K. (1979): Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203, 916-918.

WILSON, D.S. & FUDGE, J. (1984): Burying beetles: intraspecific interactions and reproductive success in the field. *Ecological Entomology* 9, 195-203.

WILSON, D.S. & KNOLLENBERG, W.G. (1984): Food discrimination and ovarian development in burying beetles (Coleoptera: Silphidae: **Nicrophorus**). *Annals of the Entomological Society of America* 77, 165-170.

Anne-Katrin Eggert  
Lehrstuhl für Evolutionsforschung  
Universität Bielefeld  
4800 Bielefeld 1

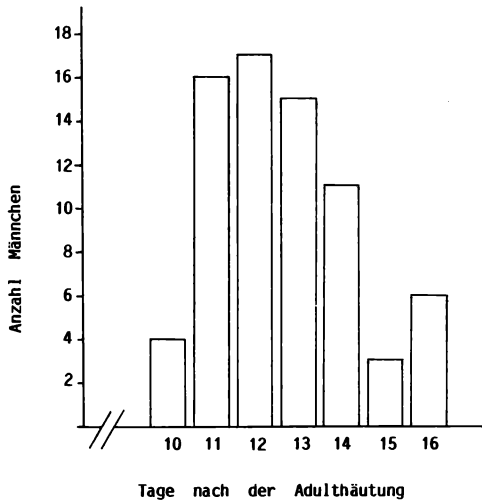


Abb. 1: Alter der Männchen beim ersten Sterzeln.

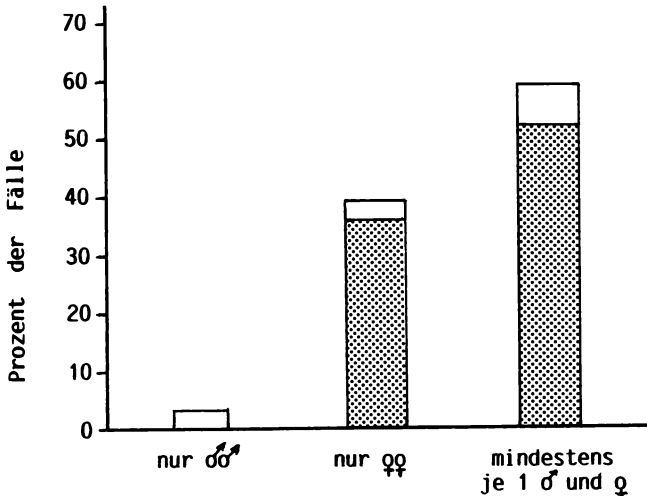


Abb. 2: An ausgelegtem Aas gefundene Käfer der Art **Necrophorus vespilloides**. Die gerasterten Teile der Säulen geben an, wie häufig Eier in der Nähe des Aases gefunden wurden.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [1989](#)

Autor(en)/Author(s): Eggert Anne-Katrin

Artikel/Article: [Pheromonkommunikation beim Totengräber \*Necrophorus vespilloides\* Hrbst. \(Silphidae, Coleoptera\) 19-30](#)