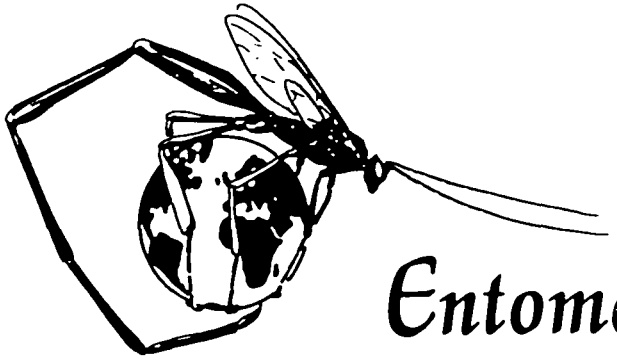
© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at



Entomofauna

ZEITSCHRIFT FÜR ENTOMOLOGIE

Band 9, Heft 16 ISSN 0250-4413 Linz, 30.August 1988

Zur Fortpflanzungsbiologie der Gottesanbeterin Mantis religiosa Linnaeus,1758 (Mantodea, Mantidae)

Axel Schoppmann & Benjamin Schoppmann

Abstract

This is a report on the reproduction biology of the European *Mantis religiosa* LINNAEUS,1758, (*Mantodea, Mantidae*) comprising a description of the egg case and the hatching behavior of the larvae. Results are discussed as related to biological and physiological aspects.

Zusammenfassung

Der Aufsatz befaßt sich mit der Fortpflanzungsbiologie von *Mantis religiosa* LINNAEUS,1758, (*Mantodea, Mantidae*). Es werden der äußere und innere Aufbau des Kokons sowie der Schlüpfvorgang der Larven beschrieben und die Beobachtungsergebnisse nach funktionellen und biologischen Aspekten des Gelegebaus und des Schlüpfvorganges diskutiert.

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Einleitung

Die einzige bis nach Mitteleuropa vordringende Matiden-Art ist *Mantis religiosa* LINNAEUS, 1758, die Gottesanbeterin. *Mantis religiosa* kommt in Europa als wärmeliebendes Insekt vor allem auf Wiesen und Feldern, an Wegrändern offener sonnenbeschienener Hänge in wärmeren Zonen vor. Das Verbreitungsgebiet umfaßt ganz Südeuropa, Frankreich, Ungarn sowie wenige Wärmeinseln im deutschsprachigen Raum, Polen und Mären. Die Imagines sind trotz stattlicher Körpergröße (4,5 - 7 cm) vor allem aufgrund ihrer langsamen Bewegungen und ihrer Farbanpassung nur schwer zwischen den Grashalmen und Kräutern auszumachen. Dagegen kann man in der kalten Jahreszeit die stattlichen Eikokons (Oothek: CHOPARD 1951, Eikapsel: RIETSCHEL 1978) aufgrund ihrer auffallenden Form und Größe leicht auffinden. Aus einer Zeichnung des Kokons bei WEBER (1958) gehen Größe und Gestalt, eine gewisse äußere Segmentierung sowie die Art der Anheftung hervor. KAESTNER (1973) beschreibt den Vorgang der Eiablage, aus dem wiederum auf die innere Organisation des Geleges geschlossen werden kann.

Mantis religiosa scheidet in vielen Schichten eine aus erhärtetem Schleim bestehende Hülle aus. Zwischen den Schichten legt sie 100-200 Eier ab und umgibt sie mit einem schaumartigen Material. Die Larven sind vor der 1.Häutung von wurmförmigem Aussehen ohne Extremitäten (HARZ 1957). Die 1.Häutung geschieht entweder im Kokon oder nach dem Schlüpfen.

Eine Beschreibung des Schlüpfverhaltens der Larven konnte in der Literatur nicht gefunden werden (JACOBS & RENNER 1974). Einige Einzelheiten dieses Vorgangs werden in der vorliegenden Arbeit beschrieben. Der Bericht beginnt mit dem morphologischen Bau des Kokons.

Material und Methode

Feldbeobachtungen wurden 1987 an einem aufgelassenen Weinberg in SO-exponierter Lage im nordöstlichen Wienerwald gemacht. An grasbestandenen Wegrändern fanden sich ab Ende Mai Larven und ab Ende Juli bis in den Oktober weibliche und männliche Imagines. An gleicher Stelle

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

wurden Gelege der Gottesanbeterin an 2-5 cm dicken verholzten Pflanzenteilen 5-20 cm über dem Erdboden angeklebt entdeckt. Zum Studium des inneren Aufbaus wurde ein Kokon kurz vor dem Schlüpfen der Larven in mehreren Ebenen angeschnitten. Nach erfolgter Rekonstruktion schlüpften fast alle Larven und wurden am Standort wieder ausgesetzt. Die Tiere schlüpften am 24.Mai und wurden dabei photographiert. Weitere Kokons wurden in leerem Zustand aufgeschnitten.

Ergebnisse

1. Äußerer und innerer Bau des Kokons

Der Kokon hat eine Länge von 4-6 cm und einen Durchmesser von 2,0 - 3,5 cm. Die äußere Beschaffenheit ist etwa so zu beschreiben: Ei- bis spindelförmige Gestalt mit ausgezogener Spitze; hellbraune Farbe; Außenoberfläche pergamentartig hart, völlig geschlossen und daher sehr robust gegenüber Einwirkung von Druck und Feuchtigkeit.

Der Kokon hat einen sehr differenzierten Aufbau (siehe Abb.1). Bei der Betrachtung rund um die Längsachse ist die Oberfläche auf der der Anheftungsstelle zugewandten Seiten (der sogen. Oberseite) glatt, abgesehen von einer leichten segmentalen Einschnürung alle 3-4 mm im mittleren Bereich. Auf der Frontseite zieht sich ein 5-7 mm breites vertikales Band paariger Schuppen mit nach oben gerichteten Öffnungen. Die Schuppen sind geschlossen, segmental angeordnet und ineinander verschachtelt, im Bauprinzip ähnlich den benachbarten Schuppen eines geschlossenen Fichtenzapfens. Jede Etage hat zwei Schuppen, welche den Zugang zu den Eikammern verschließen. Im vertikalen Abschnitt durch die Symetrieebene (Abb.2) erscheint jede Schuppe als vertikal aufgebogener Abschluß, als Tür eines zugehörigen Schlüpftrichters.

Wenden wir uns einem horizontalen Anschnitt zu (Abb.3). In der Aufsicht sind die einzelnen Larvenkammern eines "Stockwerks" alle im spitzen Winkel zur Öffnung hin radial angeordnet. Die in den Kammern in ihrer Eihaut (Embryonalcuticula, s. RIETSCHEL 1978) ruhenden Larven stoßen mit dem der Öffnung zugewandten Kopfende aneinan-

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

der. Eine Gruppe von 2-4 nebeneinander angeordneten Eikammern mündet beiderseits trichterförmig in der gemeinsamen, von der Schuppe zu einem Schlitz verschlossenen Öffnung. Die rechts- und linksseitigen Schlüpftrichter sind aber nicht nebeneinander, sondern schräg übereinander und leicht seitlich versetzt, angeordnet. In den mittleren Stockwerken sind auf diese Weise 10 Larven pro Stockwerk nebeneinander angeordnet, in den endständigen Etagen nur jeweils 6-8 Larven. Entsprechend der leicht versetzten Anordnung der rechten bzw. linken Eikammern zeigt auch die Aufsicht immer nur offenliegende Kammern auf der einen, verdeckte, da etwas tiefer liegende Kammern auf der anderen Seite. Diese Architektur erklärt möglicherweise die beobachtete Reihenfolge beim kollektiven Schlüpfen (siehe unten und Abb.4). Die vier untersuchten Kokons hatten zwischen 14 und 17 Stockwerke. Dies läßt auf einen Gesamtbesatz an Larven von 80 - 170 schließen.

Nur etwa 1/3 des Rauminhaltes des Kokons ist für die Eikammern und deren Ausgänge eingerichtet. Der gesamte "Wohnraum" ist ringsum von einem 5-10 mm dicken isolierenden Schaumgewebe umgeben. Dieses strukturlose Gewebe ist übergangslos abgegrenzt gegen das hochdifferenzierte Innere mit den Larvenkammern.

2. Der Schlüpfvorgang

Bei den ersten Beobachtungen des Schlüpfvorgangs (mit "Schlüpfen" ist hier das Verlassen des Kokons gemeint, nicht das Verlassen der Eihaut) waren zum Zeitpunkt des Fundes bereits viele Larven geschlüpft. Eine Reihe von Tieren schienen sich von der näheren Umgebung des Kokons bereits entfernt zu haben, wie an den leeren, aus den Schuppenspalten heraushängenden Eihäuten zu sehen war. Dutzende weiterer Tiere befanden sich in verschiedenen Phasen des Schlüpfens. Auffälligerweise schlüpften nur Tiere auf einer Seite des Kokons (Abb.4). Eine Stunde später folgten Tiere (nur!) der anderen Seite nach. Dieses zunächst nicht erklärbare Phänomen wurde auch später an anderen Gelegen bestätigt. Beim Verlassen des Kokons benutzten die Larven nicht ihre Extremitäten. Diese waren noch starr und unbeweglich und unter transparenter

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Eihaut an den Thorax angepreßt. Es erschien dem Betrachter, als würde der Körper mit fremder Hilfe aus der Eikammer an die Oberfläche gedrückt. Weiterhin fiel auf, daß sich die Larven, sobald sie sich von der Eihülle befreit hatten, so schnell wie möglich vom Gelege zu entfernen trachteten. Dies war zunächst leicht erklärbar durch die Tatsache, daß das Gelege einem Massenangriff von Ameisen ausgesetzt war, da das Weibchen den Kokon offensichtlich in der Nähe eines Ameisennestes gebaut hatte. Etwa ein Dutzend Ameisen waren dabei, bereits herausgekrochene, aber noch nicht von der Eihülle befreite und daher wehrlose Larven zu beißen und zu verschleppen. Später wurde der Fluchtinstinkt der frisch geschlüpften Gottesanbeterinnen an anderen Gelegen ohne sichtbare Bedrohung oder Störung (z.B. seitens des Betrachters) ebenfalls beobachtet. Weiter entfernt vom Gelege unterscheiden sich die Larven, abgesehen von ihrer Größe in Habitus und Verhalten, kaum von dem der adulten Tiere (Abb.5). An zwei weiteren Kokons konnte der vollständige Schlüpfvorgang einzelner Tiere von außen verfolgt werden. Zunächst "wächst" der langgestreckte Körper ohne erkennbare Eigenbewegung im Zeitlupentempo innerhalb von etwa 10 Minuten vorwärts und den Bauch dem Kokon zugewandt aus der schlitzförmigen Öffnung ganz heraus (Foto). Auf diese Weise schieben sich viele Larven mit gleicher Orientierung und Geschwindigkeit hinter den Schuppen hervor. Einzelne Tiere führen hin und wieder seitliche Schwenkbewegungen aus, mit deren Hilfe sie ihren Körper möglicherweise auch an die Oberfläche bringen. Danach liegen sie weitere 5-10 Minuten hilflos und steil nach oben an den Kokon angelehnt (Abb.4). Wenn die Eihülle aufreißt, entfalten sich nach 1-2 Minuten die Beine aus der angewinkelten Lage. Die Larve unternimmt aber keine koordinierten Bewegungen bis zu dem Augenblick, wenn sie sich aufrichtet und eilig davonklettert. Auf diese Weise leert sich der Kokon in mehreren Staffeln innerhalb eines halben Tages.

Diskussion

Der Bau des *Mantis religiosa*-Geleges und die seltsamen Beobachtungen beim Schlüpfen der 1.Larvalstadien bestä-

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

tigen auch von der entwicklungsbiologischen Seite her die Ausnahmestellung dieses in Verhalten und Erscheinungsbild einzigartigen Insekts. Es ist bekannt, daß z.B. das hoch leistungsfähige Beutefangverhalten auf genetisch festgelegte Reflexmuster zurückgeführt werden kann (RÖDER 1963). Trotzdem bleibt es aber rätselhaft, wie das Gottesanbeter-Weibchen ein solch hochdifferenziertes und präzise gebautes Gelege ohne Zuhilfenahme seiner Extremitäten durch einfache Sekretausscheidung herzustellen vermag. Eikapseln sind auch von den nahe verwandten Schaben (*Blattodea*) bekannt, jedoch sind diese einfacher gebaut und werden im Körper des Weibchens gefertigt und lange Zeit herumgetragen. KAESTNER (1973) beschreibt den Kokonbau so, daß das Weibchen abwechselnd Sekretscheiben ausscheidet und darauf Eier ablegt. Obwohl prinzipiell die Gesamtheit der Bewegungsabläufe mit einem angeborenen Instinktinventar erklärbar ist, wofür es unter den Insekten zahlreiche Beispiele gibt, so bleibt es doch ungemein erstaunlich, wie das Weibchen durch abdominale Sekretion ein so regelmäßiges, symmetrisches und kompliziert strukturiertes Gebilde zustande bringt. Sensomotorische Kontrolle etwa durch Tastempfindungen der Cerci oder visuelle Wahrnehmungen sind für den Bau des Kokons offenbar unwichtig, denn auch decapitierte Exemplare können vollständige, mit Eiern belegte Kokons bauen ohne sensorische Kontrolle. Wie starr dieses Bauprogramm ist, könnte durch Beobachtung der Reaktion des Weibchens auf Störungen oder durch gezielte experimentelle Eingriffe geklärt werden. Macht das Tier ähnlich der Kreuzspinne, deren Netzbau gestört wird, dort weiter, wo sie aufgehört hat, oder kontrolliert es den Bauzustand? Während der 4 - 6-stündigen Bauzeit (KAESTNER 1973) eines Kokons sind Unterbrechungen beim Bau sehr wahrscheinlich. Interessant wäre auch herauszufinden, ob und wie das Weibchen die Polarität der Eier erkennt (Kopfende zum Ausgang); d.h. ob es das Vorderende der abgelegten Eier identifiziert und eine Lagekorrektur vornimmt, oder ob die Eier etwa im Körper bereits ausgerichtet werden bzw. sich während der Entwicklung im Kokon ausrichten.

Wenn man als einzige Erklärung für die Herstellung ei-

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

nes solchen Wunderwerks also ein starres motorisches Programm hinnehmen muß, so ist es doch möglich, an Hand der während des Schlüpfvorganges gemachten Beobachtungen zu studieren, wie sinnvoll und zweckmäßig die Bauelemente des Kokons sind und zwar sowohl was das Gesamtkonzept der Anlage (und Ablage) angeht, als auch Details. Der doppelte Schutzpolster von Eikammer und Schaummantel ermöglicht wahrscheinlich ein Überleben der Eier in Zonen mit strengen Winterfrösten. Im Wienerwald gab es in den Wintern 1984/85 bis 86/87 jeweils lange Frostperioden mit Temperaturen von -15 bis -20°C, welche die von uns beobachtete *religiosa*-Population ohne drastischen Bestandsrückgang überstand. Im Gegenteil wurden am Fundort, wohl als Folge der langen heißen Sommer 1985/86, im Sommer 1987 mehr Tiere beobachtet als in den Vorjahren.

Stabilität und thermische Isolierfähigkeit erfordern eine dichte Packung der Eikammern. Aufgrund der engen Schlüpfkanäle können die Tiere ihre hierfür "unpraktisch" langen Extremitäten nicht verwenden. Diese verbleiben in der Eihaut zusammengefaltet, während das Tier sich langsam wurmartig herausarbeitet. Obwohl der Auslösereiz für das kollektive Schlüpfen auf einer Seite des Kokons nicht bekannt ist - vielleicht hat hat die Sonnenbestrahlungsdauer einen Einfluß - rechtfertigt sich diese Verhaltensweise vom Bau des Kokons her. Wegen der - ebenfalls zur Wärmedämmung - schlitzförmig verengten Schlüpfgänge (siehe Abb.3) würden sich Larven bei Benützung benachbarter Kanäle gegenseitig behindern. Schlüpfen aber, so wie es tatsächlich beobachtet wurde, nur die Larven auf einer Seite, so können diese die engen Schlitze nach oben und unten auf Kosten der aus der Gegenseite mündenden, unbenutzten Schlitze ausdehnen.

KAESTNER (1973) beschreibt, daß das Weibchen abwechselnd sogenannte "Sekretscheiben" sezerniert und Eier darauf ablegt. Angesichts der vertikal versetzten Lage der rechten und linken Kammern eines Stockwerks kann man zusätzlich voraussagen, daß Eiablage und Sekretbeschichtung seitenweise unabhängig und alternierend vorgenommen werden.

Die frischgeschlüpften Larven sind Nestflüchter nicht nur im Sinne der zool. Wortbedeutung, sondern auch im

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

wahrsten Sinne des Wortes, weil sie die Geburtsstätte "fluchtartig" verlassen. Dies geschieht zum einen, weil zu diesem Zeitpunkt die Körperfarbe keine Tarnung gewährt und die Bewegungen so vieler Larven die Aufmerksamkeit von Freßfeinden erregt. Im Gegensatz zur Beschreibung in der Literatur (RIETSCHEL 1969) waren alle beim Schlüpfen beobachteten Larven einheitlich fleischfarben bis gelb und stachen vom bräunlichen Kokon ab (Abb.4). Zum anderen entziehen sich die Tiere auf diese Weise ihren kannibalischen Geschwistern. Ein hoher Individuenverlust während der kritischen Zeit zwischen der Geburt aus dem Kokon und dem eigentlichen Schlüpfen aus der Eihülle ist bei der hohen Geburtenrate einkalkuliert. Ein Weibchen legt mehrere Kokons im Laufe seines Lebens an; bei nur drei Gelegen von der Größe der hier beschriebenen sind dies 250-500 Nachkommen pro Weibchen, von denen nur zwei zur Erhaltung der Art erfolgreich zur Fortpflanzung gelangen müssen.

Dank

Für die Anfertigung des Manuskripts danken wir Frau A. STOCKHAMMER.

Abbildungen (p.254-258)

Abb.1: Schematische Darstellung eines *Mantis religiosa*-Geleges, das mit der den Schlüpföffnungen abgewandten "Rückseite" an einen dünnen Zweig angeklebt aufgefunden wurde. Angedeutet sind die Schichtung sowie der mit Schuppen bedeckte Mittelstreifen. Letztere verdecken die Schlüpfspalten. Die mit A bzw. B gekennzeichneten Strichmarkierungen deuten auf die Schnittebenen der in Abb. 2 und 3 gezeigten Anschnitte.

Abb.2: Schematischer Längsschnitt eines *Mantis religiosa*-Geleges durch die Symmetrieebene entlang der in Abb. 1 mit A gekennzeichneten Schnittebene. Das hier abgebildete Gelege ist mit der Basis auf einen Zweig geklebt worden. Die Larven ruhen in dichter Packung in 18 Etagen am Grunde des jeweiligen Schlüpfkanals, dessen Öffnung am linken Rand wieder mit einer aufgebogenen Schuppe verschlossen ist. Alle Larven sind mit dem Vorderende zum

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ausgang ausgerichtet, während das abdominale Körperende einer verstärkten Rückwand anliegt; an diese schließt Schaummaterial an.

Abb.3: Schematischer Querschnitt durch eine Etage des *Mantis religiosa*-Geleges durch die in Abb. 1 mit B gekennzeichnete Schnittebene. Auf jeder Seite ruhen 4 Larven, die einen getrennten, jeweils dem der Gegenseite überlagerten Schlüpfkanal besitzen. Die 4 auf dem Bild unten liegenden Larven sind also durch eine durchsichtige Haut von ihren Nachbarn der Gegenseite getrennt und liegen unter der Schnittebene. Alle Larven sind ringsum von isolierendem Schaumgewebe umgeben. A = Anschnitt des mit dem Gelege beklebten Zweiges. L = Larvenkammern in serial angelegten Halbetagen. S = Schaumgewebe. T = Schlüpftrichter.

Abb.4: Abbildung der Vorderseite eines *Mantis religiosa*-Geleges während des Schlüpfvorganges. In dichter Folge schlüpfen die Larven auf der dem Betrachter abgewandten Seite des Kokons. Die Schlüpfspalten sind deutlich sichtbar auf der zugewandten Seite. Auf dieser Seite sind soeben erst einige Köpfe von Larven an der Oberfläche erschienen, wogegen ihre Nachbarn auf der Gegenseite zum größten Teil bereits vollständig sichtbar sind und sich z.T. bereits vom Gelege entfernt haben. Maßstab = 1 cm.

Abb.5: Larve kurz nach dem Schlüpfen in einiger Entfernung vom Gelege. Das 1 cm lange Tier ist gelborange gefärbt, hat offensichtlich funktionstüchtige, pigmentunterlegte Komplexaugen und befindet sich in Lauerstellung. Maßstab = 1 cm.

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

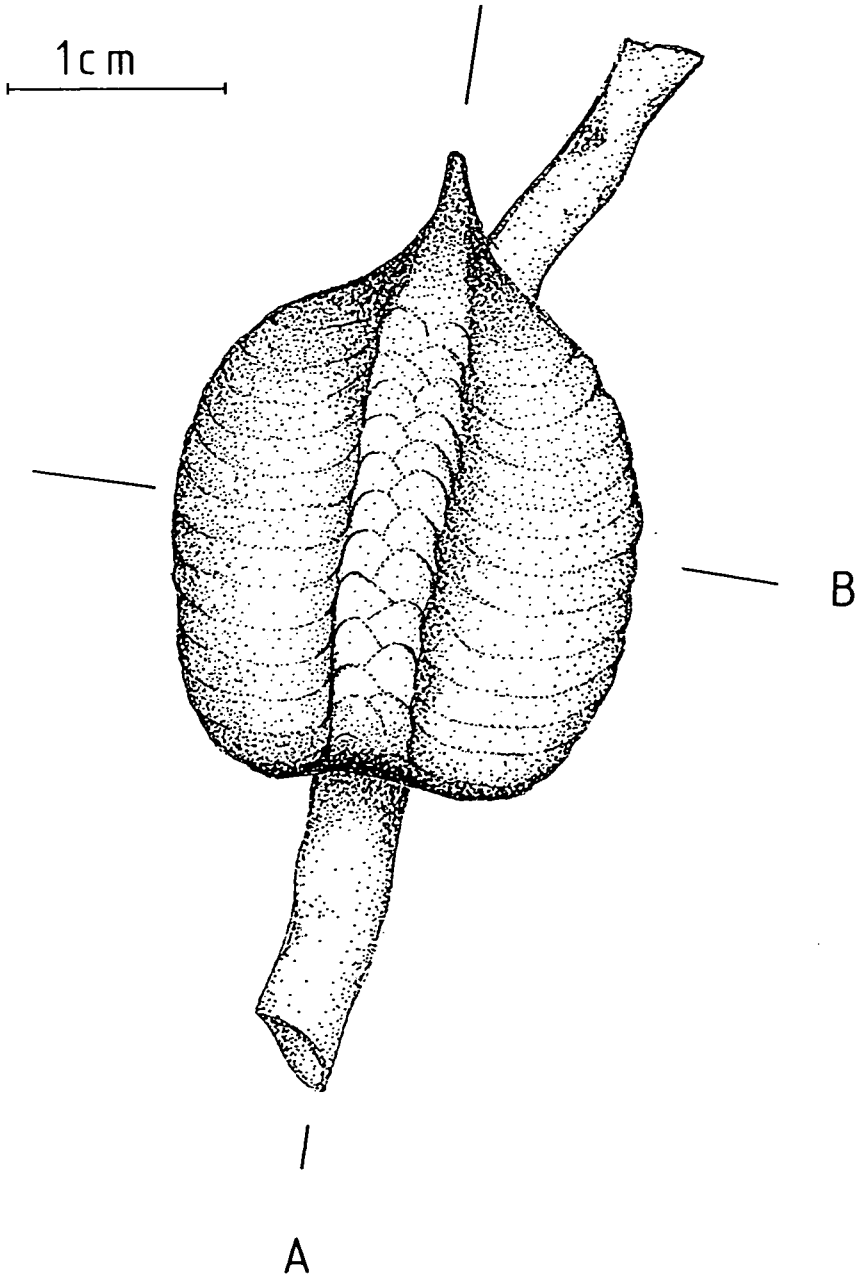


Abb. 1 (Text p. 252)

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

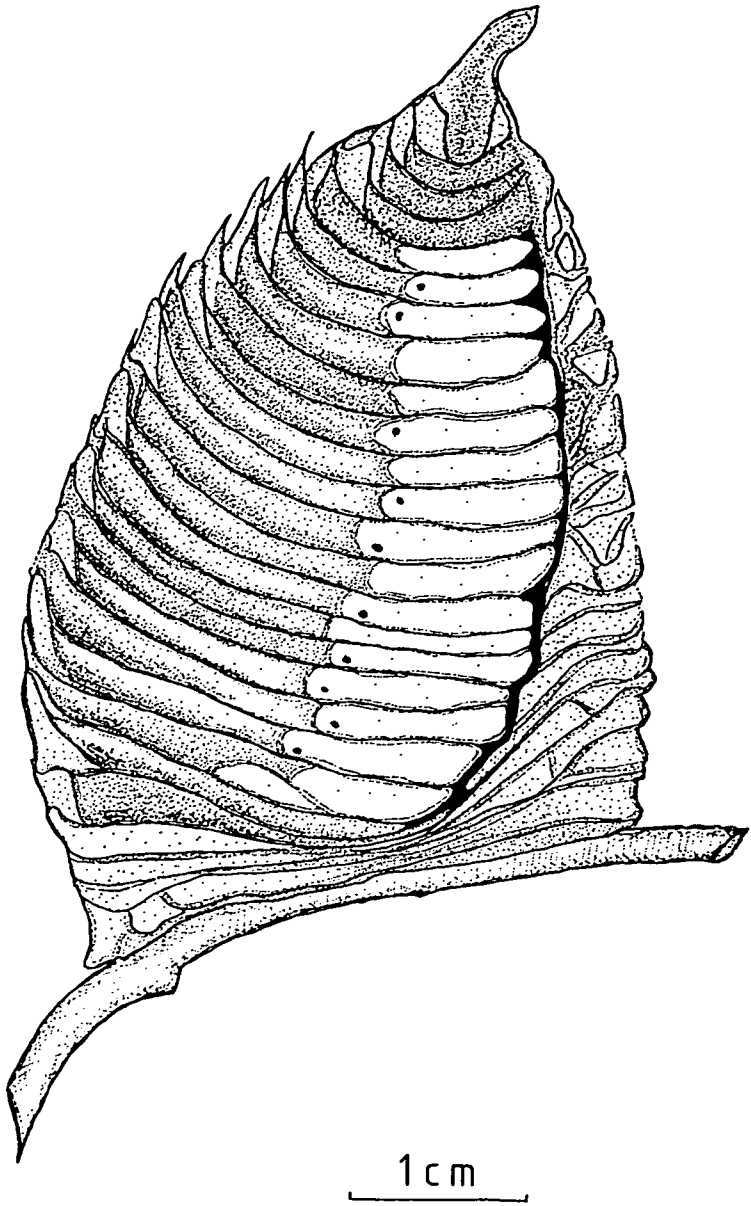


Abb. 2 (Text p. 252-253)

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

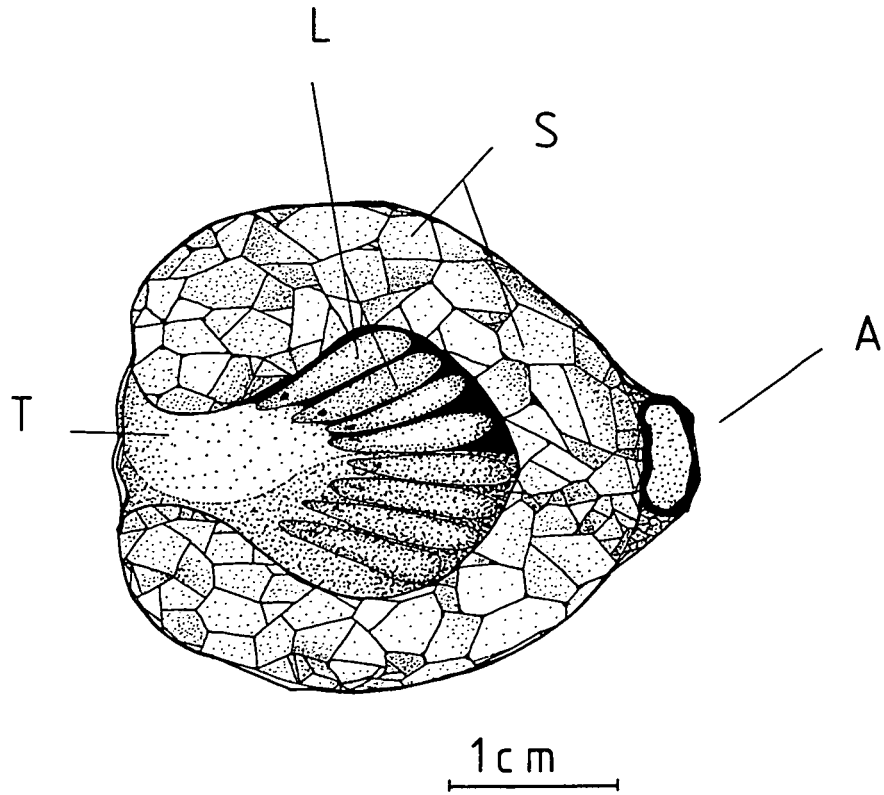


Abb. 3 (Text p. 353)

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 4 (Text p. 353)

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 5 (Text p. 353)

© Entomofauna Ansfelden/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

CHOPARD, L. - 1951. Faune de France 56 Orthoptéroides. - Paul Lechevalier, Paris.

HARZ, K. - 1957. Die Geradflügler Mitteleuropas. - VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

JACOBS, W. & RENNER, M. - 1974. Taschenlexikon zur Biologie der Insekten. - Gustav Fischer Verlag,Stuttgart.

KAESTNER, A. - 1973. Lehrbuch der Speziellen Zoologie Band I: Wirbellose 3.Teil, Insecta: B. Spezieller Teil. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

RIETSCHEL, P. - 1969. In: GRZIMEKs Tierleben. Zweiter Band Insekten. - Kindler Verlag AG,Zürich, pp.122-125.

ROEDER, K.D. - 1963. Nerve cells and insect behavior. - Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

WEBER, H. - 1958. Die Gottesanbeterin. - Kosmos, 54:313-317.

Anschrift der Verfasser

Axel und Benjamin SCHOPPMANN
Mühlberg 19
A-3400 Klosterneuburg-Weidling

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomofauna

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 0009

Autor(en)/Author(s): Schoppmann A., Schoppmann B.

Artikel/Article: Zur Fortpflanzungsbiologie der Gottesanbeterin Mantis religiosa Linnaeus, 1758 (Mantodea, Mantidae). 345-359