

Aus dem Institut für Zoologie,
Abteilung für Vergleichende Physiologie und Neuroethologie,
Universität Graz

Das Verhalten der Höhlenschrecke *Troglophilus cavicola* (KOLLAR) während der Imaginal-Häutung

Von Gerald KASTBERGER
Eingelangt am 21. März 1990
Mit 2 Abbildungen im Text

Zusammenfassung: Eine im Dezember 1989 im natürlichen Biotop beobachtete Imaginal-Häutung von *Troglophilus cavicola* wird beschrieben. Die häutungsbereite Larve verankert sich mit den Tarsen an der Höhlenwand, die Exuvie wird gesprengt, die Beine schlüpfen aus den exuvialen Hüllen und die Imago bleibt mit den Cerci noch daran hängen. Nach dem Herausziehen der Antennen verankert sich die bislang frei hängende Imago mit den Beinen an der Höhlenwand. Erst dann hebt sie sich aus der cercalen Verhakung und wartet ohne weitere Lokomotion die Aushärtung der Cuticula ab.

Summary: The imaginal ecdysis of the cave cricket *Troglophilus cavicola* was observed in natural biotope in December 1989. The larval instar ready for moulting fixes itself at the wall of a warm cave. The exuvie will rupture and break, and the legs slip out of the exuvial membrane, the imago still hanging on the cerci. After the antennae have been pulled out, the freely hanging imago fixes itself with the legs at the wall. Then it releases itself from the cercal contact. After then, it waits motionless until the cuticula is hardened and tanned.

Einleitung

Die Höhlenschrecke *Troglophilus cavicola* migriert in der kalten Jahreszeit in sogenannte Warmhöhlen (HÖLZEL 1955, KÖGLER 1983), wo sie Aggregationen bilden (KASTBERGER und STABENTHEINER 1989). Von dieser Art sind bereits einige Verhaltensanpassungen an Höhlen beschrieben worden (KASTBERGER 1982, 1984, 1985; KÖGLER 1983). Gelegentliche Nachweise von Spermatophoren bzw. Exuvien in Höhlen deuten an, daß *Troglophilus* sich dort auch fortpflanzt bzw. häutet (KÖGLER 1983, KASTBERGER und STABENTHEINER 1989). Eine Häutung ist aber, selbst in einem Biotop mit hunderten Höhlenschrecken, relativ selten zu beobachten. KÖGLER (1983) berichtet zwar, daß er einige Häutungen bei gekäfigten *Troglophilus*-Larven beobachten konnte, er gibt aber keine Beschreibung des Häutungsverhaltens.

Im Dezember 1989 konnte ich eine Häutung der Höhlenschrecken im Biotop beobachten und erstmalig auch fotografisch dokumentieren. Die Größe der Hinterbeine der bei der Häutung beobachteten Höhlenschrecke läßt (entsprechend der Nomenklatur von KÖGLER 1983) vermuten, daß es sich dabei um eine Imaginalhäutung gehandelt hat.

Method

Die Beobachtung erfolgte im sogenannten „Trockengang“ der Percohöhle (Peggau, N Graz, Österreich), wo sich zur gleichen Zeit 25 Männchen, 8 Weibchen und 12 Larven befanden. Die Temperatur der Luft betrug 12° C, die der Wand 9,2° C. Die Temperaturmessung erfolgte mit einem Digitalthermometer (Technoterm 1500) mit Präzisions-Thermistorfühlern. Die Fotos wurden mit einem Makro-Objektiv (Zeiss-Planar) in dem 60 cm breiten und 80 cm hohen Höhlengang aufgenommen. Die Größenverhältnisse von Thorax und Abdomen wurden anhand von Dias bestimmt.

Danksagung

Mag. Christian Kropf begleitete mich in die Perco-Höhle und half beim Fotografieren; Dr. Ernst Ebermann sah das Manuskript kritisch durch.

Ergebnisse und Diskussion

Bei *Troglophilus cavicola* sind bis zu 10 Häutungsstadien bekannt (KÖGLER 1983). Diese Zahl stimmt mit nahverwandten Gattungen wie der Gewächshausschrecke *Tachycinetes asynamorus* oder der amerikanischen Höhlenschrecke *Ceutophilus gracilipes* (LEROY 1967, KÖGLER 1983), aber auch mit anderen Hemimetabola, im speziellen mit der Grille (*Gryllus bimaculatus*, siehe GNATZY und ROMER 1984) gut überein.

Das Häutungsverhalten von *Troglophilus cavicola* wird im folgenden in 9 Phasen gegliedert. Die vorliegende Beobachtung in der Percohöhle beginnt ab Phase 3 nach der Sprengung der Exuvie und endet mit Phase 8. Bezüglich Phase 1 gibt es eigene Beobachtungen, die zwischen 1981 und 1990 in der Percohöhle und in der Backofenhöhle gemacht wurden.

Phase 1: Die häutungsbereite Larve verankert sich

Bevor sie aus ihrer Exuvie schlüpft, begibt sich die Höhlenschrecke an eine meist übersteile (über 90° Wandneigung) Region der Höhlenwand oder sogar an die Höhlendecke. Es ist bislang nicht genau bekannt, wie lange vor dem eigentlichen Schlüpfungsakt die Larve sich beim Häutungsplatz einfindet. Aus Befunden von gekäfigten Tieren (KÖGLER 1983) und aus eigenen Freilandbeobachtungen läßt sich aber schließen, daß dieser Zeitraum sich auf einige Tage erstreckt. Der eigentliche Häutungsakt, die Ecdysis, dauert dann nur etwa 2 Stunden.

Solche Häutungsstadien sind meist auch in auffällig starrer Position, und zwar mit dem Caput nach unten anzutreffen. Sie sind gewöhnlich dann auch sehr dunkel gefärbt. Dies ist wahrscheinlich durch die Faltung der neuen Epidermis bestimmt, aber dies kann auch durch eine vor Beginn der Ecdysis einsetzende Gerbung von Epi- und Prokutikulaschichten herrühren (NEVILLE 1975, SEIFERT 1975). Vollendet wird die Gerbung jedoch häufig erst Stunden nach der Ecdysis, da ja die Anwesenheit von reichlich Sauerstoff eine Voraussetzung für die Bereitstellung des Chinons ist (JUNGREIS 1979).

Phase 2: Die Exuvie wird gesprengt

An der sog. Häutungsnaht auf der Dorsalseite der Kopfkapsel bzw. des Thorax ist die Exokutikula nur sehr schwach oder überhaupt nicht ausgebildet. Entlang dieser dünnwandigen Linie kann die Exuvie beim leichtesten Druck bevorzugt aufreißen. Solch ein Druck wird in vielen Insekten durch die Kontraktion des Abdomens bewirkt, so daß

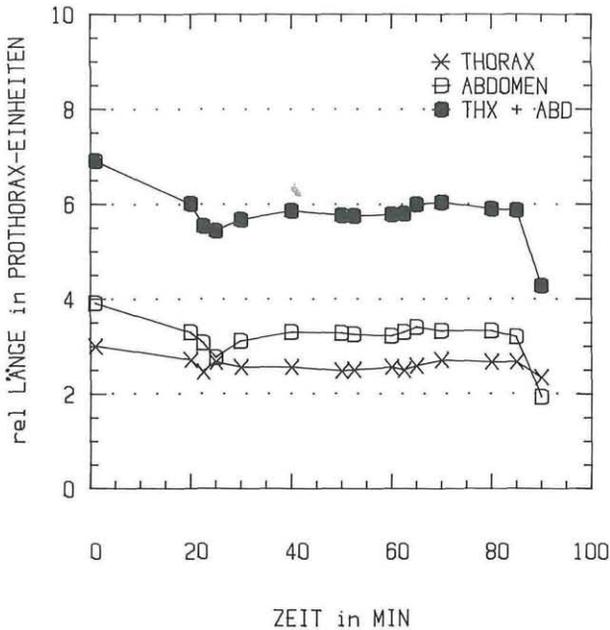


Abb. 1: Die relativen Thorax- (X) und Abdomenlängen (D) sowie deren Summen (O) während der Imaginal-Ecdysis bei *Troglophilus cavicola*. Eine Längeneinheit entspricht der Länge des prothorakalen Tergiten. Die Kurven beziehen sich auf die gesamte Beobachtungszeit von ca. 90 min. Zum Zeitpunkt 0 begann die Beobachtung, die Exuvie war zu dieser Zeit bereits zerplatzt. Die Kurven lassen die Unterscheidung von 3 Perioden zu: in Periode A (zwischen 0 und 20 min, entspricht Phase 2 und 3) verkürzt sich die Körperlänge des hängenden Tieres durch Tonussteigerung; in Periode B (zwischen 20 und 80 min, entspricht den Phasen 4, 5, 6 und 7) rutschen die Antennen heraus und die Imago verankert sich mit den Beinen; in Periode C (entspricht Phase 8 und 9) befreit sich das Tier aus der cercalen Verankerung, die Tergite gehen zusammen.

Hämolymphe in Kopf und Thorax gepreßt wird. Schließlich wird die Exuvie auch gesprengt.

Durch den entstehenden Spalt im Caput- und Thoraxbereich gelangt die Höhlenschrecke cranial aus der Exuvie. Dies ist bei den Orthoptera durchaus üblich (KAESTNER 1972). Die vor der Sprengung offenbar stark gedehnte Exuvie zieht sich auf eine kleine Masse zusammen, die über die Beinhüllen noch fest an der Höhlenwand verankert bleibt (Abb. 2).

Solange die Kutikula noch weich und biegsam ist, kann die Höhlenschrecke Abdomen und Thorax auch passiv vergrößern: Unter der Last des eigenen Gewichts gehen die Tergite ziehharmonikaartig auseinander, was die Dehnung und Glättung des gefalteten Integuments im abdominalen und thorakalen Bereich sicherlich unterstützt. Die Thorax- und Abdomenlänge war zufolge meiner Messungen unmittelbar nach der Ecdysis am größten (Abb. 1), sie umfaßte mehr als 7 Prothorax-Längen.

Die sich häutende Höhlenschrecke wurde gerade in dieser Situation angetroffen. Auf Abb. 2A erkennt man deutlich die alten exuvialen Cerci-Hüllen und auch die neuen Cerci, die durch die Exuvie durchscheinen.

Phase 3: Die Beine schlüpfen aus der Exuvie

Die Schrecke war gerade dabei (Abb. 2A), die 3 Beinpaare aus ihren Hüllen zu bringen. Der Rand der Exuvie befand sich an den durchgestreckten Hinterbeinen im Kniebereich. Die vorderen und mittleren Beinpaare waren schon frei, aber noch ventral am Körper angelegt. Die schlüpfende Imago mußte sich mit dem Kopf stark nach ventral krümmen, weil die ventrocaudad gelagerten Antennen noch fest in den exuvialen Schäften steckten.

Schließlich waren die Beine gänzlich frei (Abb. 2B); sie wurden mit etwa 60–90° angewinkelt gehalten. Die beiden vorderen Beinpaare waren ohne tarsalen Kontakt, aber die Hinterbeine berührten die Exuvie. Es könnte sein, daß damit die Hinterbeine langsam das Abdomen noch weiter aus der Exuvie ziehen helfen.

Phase 4: Die Imago bleibt mit den Cerci an der Exuvie hängen

Die Höhlenschrecke hing bewegungslos mit dem Kopf nach unten und war offenbar mit ihren Cerci an der Exuvie verhakt. Die üblicherweise nach dorsal ragenden Cerci waren zwar schon aus ihren eigenen Hüllen geschlüpft, doch blieben sie noch mit anderen Teilen der Exuvie fest verbunden und wurden dabei vom Körpergewicht ventrad geknickt (Abb. 2C, D). Möglicherweise halten aber noch andere fädige exuviale Strukturen (Tracheen?) oder auch der Genitalapparat die Imago in ihrer hängenden Lage.

Phase 5: Die Beine werden beigezogen

In Abb. 1 ist ausgewiesen, daß in den ersten 20 min nach Beobachtungsbeginn die Thorax- bzw. die Abdomenlänge wiederum abnimmt. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß die Höhlenschrecke den Tonus der Körpermuskulatur erhöht. Einerseits rücken dadurch die Tergite zusammen, andererseits wird der Hämolymphdruck angehoben. Dies erst ermöglicht, daß sich die Antennen aus ihren Schäften herauschieben können. In dieser Phase ist neben der Verkürzung von Thorax und Abdomen auch zu beobachten, daß alle Beine maximal angewinkelt werden (Abb. 2B, C, E). Auch das weist auf die allgemeine Tonuserhöhung hin.

- Abb. 2: A. Phase 2 und 3: Die Höhlenschrecke hängt mit dem Caput nach unten und befindet sich noch mit 3 Abdominaltergiten in der Exuvie. Auch die Tibien der Hinterbeine sowie die Antennen stecken noch in exuvialen Schäften. Die Schrecke hält dabei den Caput stark ventrad gekrümmt; dadurch ist nur das rechte Auge am Prothorax sichtbar.
- B. Phase 3 und 4: Die geschlüpften Hinterbeine drücken das Abdomen aus der Exuvie, das Tier bleibt noch mit den Cerci bzw. mit dem Genitalapparat an der Exuvie hängen, die vorderen beiden Beinpaare sind noch ohne Kontakt, der Kopf ist jetzt deutlich sichtbar, die Antennen sind noch in den ventrocaudad gerichteten exuvialen Schäften.
- C, D. Phase 5: Die Beine werden angezogen, die Antennen quellen weiter heraus. Die Schrecke hängt frei an ihrer cercalen Verankerung.
- E, F. Phase 6: Die Antennen werden langsam durch den erhöhten Hämolymphdruck herausgedrückt. Alle Beine sind dabei maximal angewinkelt.
- G. Phase 7: Die beiden vorderen Beinpaare sind bereits an der Höhlenwand verankert, die Hinterbeine rudern langsam noch ohne Kontakt. Die Antennen sind frei, die cercale Verankerung ist aber noch aufrecht.
- H, I. Phase 8 und 9: Die Hinterbeine sind nun auch an der Höhlenwand, die cercale Verankerung hat sich gelöst. Die Tergite in Abdomen und Thorax rücken zusammen. Das Tier bleibt bis zur Härtung in dieser metecdysalen Stellung.

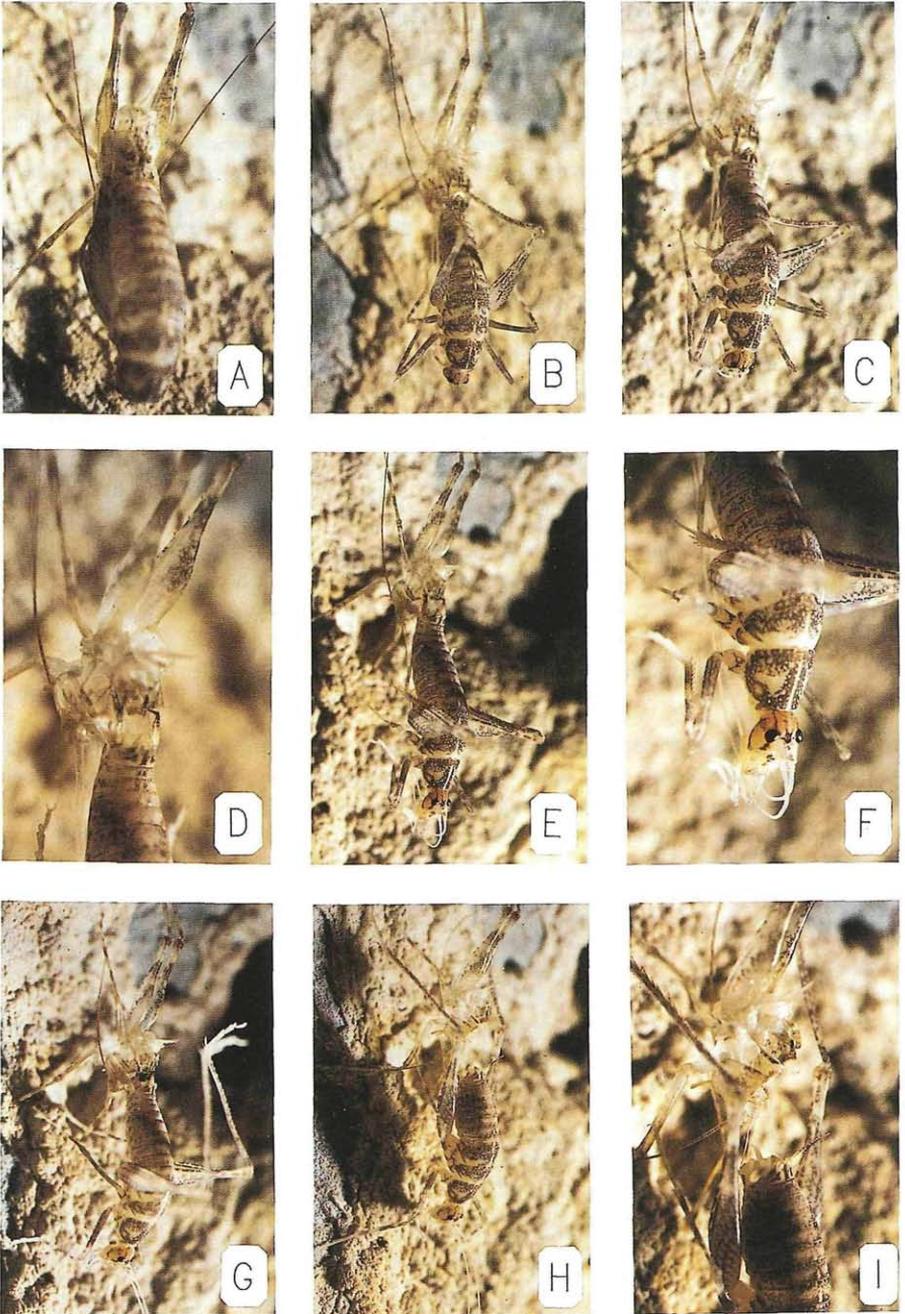


Abb. 2: Phasen der Imaginal-Häutung von *Troglophilus cavicola* (KOLLAR).

Phase 6: Die Antennen schlüpfen aus den exuvialen Schäften

30–45 min nach Beginn der Ecdysis hing die Höhlenschrecke immer noch mit ihren Cerci an der Exuvie von der Höhlenwand (Abb. 2E, F). Die Beine waren ohne tarsalen Kontakt, maximal angewinkelt und bewegungslos. Die Antennen waren immer noch ventrocaudad gebogen und befanden sich größtenteils noch in den exuvialen Schäften. Man sieht auf der Bilderreihe (Abb. 2C, E, F, G) auch deutlich, wie die Antennen offensichtlich nur durch das Aufpumpen mit Hämolymphe im Laufe von 20 min herausrutschen. Ähnlich pumpen viele pterygote Insekten (KAESTNER 1972) ihre gefalteten Flügel auf. Im vorliegenden Fall wurde die rechte Antenne zuerst frei, 4 min später folgte auch die linke Antenne.

Phase 7: Die Beine bewegen sich, die Imago verankert sich an der Höhlenwand

Noch bevor die Antennen vollends frei waren, begannen die Beine sich langsam ruderd zu bewegen, vorderhand noch ohne mit den Tarsen Wand oder Exuvie zu berühren. Die vorderen beiden Beinpaare nahmen schließlich Kontakt mit der Höhlenwand (Abb. 2G). Dies wurde durch eine leichte Krümmung von Thorax und Caput nach ventral in Richtung Wand unterstützt. Zuerst hakten sich die vorderen beiden Beinpaare an der Höhlenwand fest. Nach wenigen Minuten folgten dann die bis dahin frei und langsam sich bewegenden Hinterbeine (Abb. 2G, H).

Phase 8: Die Imago befreit sich aus der cercalen Verankerung mit der Exuvie

Die Höhlenschrecke war nun an der Wand fest mit ihren 3 Beinpaaren verankert. Nun löste sie das Abdomen von der Exuvie. Dazu mußten die verhakten Cerci angehoben und der Körper nach unten gezogen werden (Abb. 2H, I). Erst jetzt war die Höhlenschrecke gänzlich frei. Langsam rückten nun die bislang weit auseinandergeschobenen Tergite zusammen. Damit verkürzten sich Thorax und Abdomen beträchtlich, sie schrumpften auf die 4fache Prothoraxlänge (Fig. 1). Auf diese Weise gewannen die Cerci einen immer größeren Abstand von der Exuvie.

Phase 9: Die Imago wartet die Härtung ab

In dieser Stellung (Abb. 2H) verharrt die gehäutete Höhlenschrecke, bis Epi- und Exokutikula genügend gehärtet sind (KAESTNER 1972).

Literatur

- GNATZY, W. und ROMER, F. (1984): Cuticle: formation, moulting and control. In: *Biology of the Integument*. Vol. 1. Invertebrates. – Eds J. BEREITERHAHN, A. G. MATOLTSY und K. RICHARDS. Springer Berlin.
- HÖLZEL, E. (1955): Heuschrecken und Grillen Kärntens. – Klagenfurt.
- JUNGREIS, A. M. (1979): Physiology of moulting in insects. *Advances in Insect Physiology* 14, 109–183.
- KAESTNER, A. (1972): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I, Wirbellose, 3. Teil A. Allgemeiner Teil. Gustav Fischer Verlag Jena.
- KASTBERGER, G. (1982): Evasive behaviour in the cave-cricket, *Troglophilus cavicola*. – *Physiol Entomol* 7: 175–181.

- © Naturwissenschaftlicher Verein für Steiermark; download unter www.biologiezentrum.at
- KASTBERGER, G. (1984): Gating of locomotor activity in the cave-cricket, *Troglophilus cavicola*. – *Physiol Entomol* 9: 297–314.
- KASTBERGER, G. (1985): Gating of ventilatory activity in the cave-cricket, *Troglophilus cavicola*. – *Physiol Entomol* 10: 461–473.
- KASTBERGER, G. und STABENTHEINER, A. (1989): Präsoziale Gruppenbildungen bei der Höhlenschrecke, *Troglophilus cavicola*. *Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark* 119, 129–135.
- KÖGLER, K. (1983): Aktivitätsverhalten und Orientierung im Temperaturgradienten von *Troglophilus cavicola*. Diss. Graz.
- LEROY, Y. (1967): Gryllides et Gryllacrids cavernicoles – *Ann. Speleol.* 22: 659–722.
- NEVILLE, A. C. (1975): *Biology of the arthropod cuticle. Zoophysiology and Ecology* 4/5. Springer Berlin.
- SEIFERT, G. (1975): *Entomologisches Praktikum*. Georg Thieme Verlag Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gerald KASTBERGER, Institut für Zoologie, Abteilung für Vergleichende Physiologie und Neuroethologie, Karl-Franzens-Universität Graz, Universitätsplatz 2, A-8010 Graz, Österreich.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [120](#)

Autor(en)/Author(s): Kastberger Gerald

Artikel/Article: [Das Verhalten der Höhlenschrecke Troglophilus cavicola \(KOLLAR\) während der Imaginal-Häutung. 425-431](#)