

Die Gottesanbeterin

Mantis religiosa

1. Auflage

Manfred K. Berg, Berlin

Christian J. Schwarz, Bochum

Jürgen E. Mehl, Heroldsberg

unter Mitarbeit von

Josy Cungs, Düdelingen (Luxemburg)

Dr. Stefan Heise, Berlin

Manfred Keller, Berlin

Bernd Krüger, Berlin

mit einem Geleitwort von

Prof. Dr. Dr. Bernhard Klausnitzer, Dresden



Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 656

Westarp Wissenschaften · Hohenwarsleben · 2011

In Dankbarkeit gewidmet
meiner lieben Tante »Lu«
Dr. LUCIA WICHMANN
geb. 19.06.1909
gest. 09.02.1990
(MANFRED KLAUS BERG)

mit 91 Textabbildungen (inkl. 13 farbiger Verbreitungskarten), 21 Farbtafeln und 20 Tabellen

Titelbild: Weibchen der Gottesanbeterin, *Mantis religiosa religiosa*, in Lauerstellung auf einem Blütenstand des Natternkopfes, *Echium vulgare* (Boraginaceae). Das Tier hat dem Fotografen seinen frei beweglichen Kopf zugewendet. Bahnbrache »Schöneberger Südgelände« im Stadtgebiet von Berlin-Schöneberg, September 2005 (Foto: B. KRÜGER).

Foto auf Seite 7: Noch jungfräuliches Weibchen der Gottesanbeterin, *Mantis religiosa religiosa*, mit makellosen Tegmina (ohne Paarungszeichen) auf einem reifen Fruchtstand des Seifenkrautes, *Saponaria officinalis* (Caryophyllaceae). Das Tier hat den Fotografen bemerkt und ihm seinen Kopf zugewendet. Schöneberger Südgelände im Stadtgebiet von Berlin, August 2005 (Foto: B. KRÜGER).

Alle Rechte vorbehalten, insbesondere die der fotomechanischen Vervielfältigung oder Übernahme in elektronische Medien, auch auszugsweise.

© 2011 Westarp Wissenschaften-
Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben
<http://www.westarp.de>

Lektorat: Dr. Günther Wannemacher
Satz und Layout: Alf Zander
Druck: Westarp & Partner Digitaldruck Hohenwarsleben UG
Bindung: Stein + Lehmann GmbH, Berlin

Inhaltsverzeichnis

	Zum Geleit	8
	Vorwort und Dank	11
1	Einleitung und Erforschungsgeschichte	17
2	Paläontologie und Phylogenie	34
3	Systematik und Taxonomie	42
3.1	Stellung der Gattung <i>Mantis</i> LINNAEUS, 1758 innerhalb der Ordnung Mantodea	42
3.2	Unterarten	46
3.3	Systematische Aufstellung	58
4	Geographische Verbreitung	62
4.1	Gesamtverbreitung der Art	62
4.2	Verbreitung in Deutschland	106
5	Gefährdung und Schutz	149
5.1	Gefährdungsursachen	149
5.2	Schutzmaßnahmen	165
6	Morphologie, Anatomie und Physiologie	176
6.1	Habitus und Körpergröße	176
6.2	Kopf	179
6.3	Thorax	183
6.4	Flügel	186
6.5	Beine	190
6.6	Abdomen	197
6.7	Integument	200
6.8	Tracheensystem	206
6.9	Muskulatur	209

6.10	Nerven- und Hormonsystem	221
6.11	Sinnesorgane	231
6.11.1	Antennen	231
6.11.2	Ocellen	238
6.11.3	Komplexaugen	239
6.11.4	Gehörorgan	248
6.12	Verdauungssystem und Exkretion	254
6.13	Hämolymphe und Kreislauforgane	265
6.14	Fettkörper	268
6.15	Geschlechtsorgane und Keimzellen	270
7	Biologie und Ökologie	278
7.1	Eiablage	278
7.2	Embryogenese	293
7.3	Postembryonalentwicklung	299
7.4	Regeneration	316
7.5	Parthenogenese	317
7.6	Phänologie, Populationsdynamik und Mobilität	321
7.6.1	Phänologie	321
7.6.2	Populationsdynamik	332
7.6.3	Mobilität	349
7.7	Habitatwahl und Koexistenzmechanismen	362
7.8	Nahrungsbiologie und Beutetiere	372
7.9	Feinde der Gottesanbeterin	396
7.9.1	Prädatoren	399
7.9.2	Parasiten und Parasitoide	414
7.9.3	Strategien zur Vermeidung und Abwehr von Feinden	428
7.10	Paarung und Sexualkannibalismus	441
8	Glossar	457
9	Literaturverzeichnis	463
10	Register	510

1 Einleitung und Erforschungsgeschichte

Die Gottesanbeterin, *Mantis religiosa* LINNAEUS, 1758, hat schon im klassischen Altertum durch ihre eigentümliche Gestalt und Körperhaltung die Menschen besonders fasziniert und zu fantasievollen Mythen angeregt. So findet sie sich als Verzierung auf altgriechischen Gemmen (BEIER 1964, 1968b) sowie auf Proserpinamünzen aus Metapont (KELLER 1913, Abb. 1) und wurde bereits von den Griechen μάντις (mantis) genannt, was soviel heißt wie »Seher(in)« oder »Prophet(in)« (FABRE 1897, 1952); man glaubte nämlich, dass sie verirrt Wanderern durch Ausrecken eines ihrer Vorderbeine den richtigen Weg weisen könne (PRZIBRAM 1907b).

Auch in der Bukolik, der Dichtung mit Motiven aus der naturnahen Welt der Hirten, kam die Gottesanbeterin schon als »mantis« vor, und zwar in den Idyllen (Id. 10, 18) des griechischen Dichters THEOKRITOS (um 270 v. Chr.), der sie μάντις ἄκαλαμαία (mantis ha kalamaia) »die im Rohr sitzende Seherin« nannte (KELLER 1913).

In der Suda (um 1000) wurde für die Gottesanbeterin auch der Name ἀρουραία μάντις (aroraia mantis) »Feldprophetin« überliefert (KELLER 1913), und noch im 16. Jahrhundert schilderte der englische Arzt und Naturforscher THOMAS MOUFET (1553–1604) das geheimnisvolle Insekt ernsthaft als Orakeltier, indem er in wissenschaftlichem Latein behauptete: »Tam divina censetur bestiola, ut puero interroganti de via, extento digito rectam monstrat, atque raro vel nunquam fallat« – »So göttlich wird das Tierchen eingeschätzt, daß es dem nach dem Wege fra-

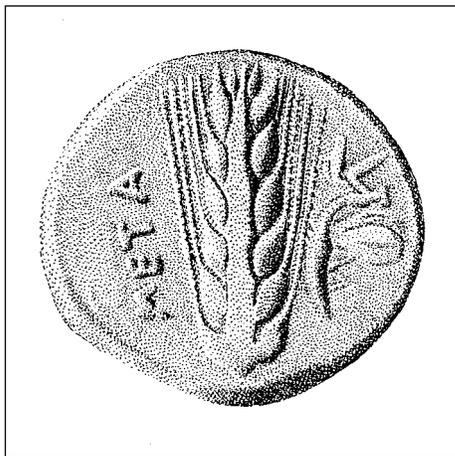


Abb. 1: *Mantis religiosa* als Verzierung und Symbol für Fruchtbarkeit auf einer Proserpinamünze von Metapont neben einer großen Getreideähre (5. bis 3. Jh. v. Chr.). Nach fotografischer Aufnahme aus KELLER (1913: Tafel II/8), verändert (Zeichnung: P. SCHÜLE).

heimnisvolle Insekt ernsthaft als Orakeltier, indem er in wissenschaftlichem Latein behauptete: »Tam divina censetur bestiola, ut puero interroganti de via, extento digito rectam monstrat, atque raro vel nunquam fallat« – »So göttlich wird das Tierchen eingeschätzt, daß es dem nach dem Wege fra-

genden Knaben mit ausgestrecktem FuÙe den Weg zeigt und selten oder niemals falsch weist« (MOUFET 1634 [posthum] in: FABRE 1897, Übers.: H. BARTUSCHEK in: FABRE 1952).

Im 18. Jahrhundert berichtete dann der deutsche Zoologe, Miniaturmaler und Kupferstecher AUGUST JOHANN ROESEL VON ROSENHOF (1705–1759) im zweiten Band seiner »Insecten-Belustigungen« (1749) ebenfalls über diesen Volksglauben, indem er aus dem Werk »De Rara quadam Locusta« (1715) des italienischen Universalgelehrten ANTONIUS VALLISNERIUS (1661–1730) zitierte und gleichzeitig andeutete, wie er über den Wahrheitsgehalt dieser Schilderung dachte: »Die Türcken halten dieses Insect, welches auch in Africa zu finden, vor heilig; weil, wann sie es finden, es ihnen mit seinen Armen anzeigt, wo ihr Mecca liege, auch soll es denen fragenden Kindern den verlangten Weg weisen. In wie ferne diese Nachricht mit der Wahrheit übereinstimme, lasse ich dahin gestellt seyn.«

Vermutlich geht auch die noch heute in einigen Gegenden Siziliens für *M. religiosa* im Volksmund gebrauchte Bezeichnung »'nnivina vinturi« (= annivina vinturi: Wahrsagerin) auf die Bedeutung des griechischen Wortes μάντις zurück (GIARDINA 1899, PRZIBRAM 1907b, T. HEISE schriftl. Mitt. 2008).

Eine Rolle als Orakeltier spielte die Gottesanbeterin aber auch schon seit Jahrhunderten weit entfernt vom alten Griechenland bei den Khoesan-Völkern Südafrikas: Sie wurde dort nämlich bei wichtigen Anliegen – insbesondere im Zusammenhang mit dem lebensnotwendigen Regen – betend befragt. Das Gebet war gleichzeitig an das »Höchste Wesen« der Khoesan-Völker gerichtet, das den gleichen Namen wie die Gottesanbeterin trug, aber dennoch nicht mit ihr identisch war. Die Gottesanbeterin stellte vielmehr das Verbindungsglied zwischen Mensch und »Höchstem Wesen« dar (SCHMIDT 1973). Das Erscheinen einer Gottesanbeterin in oder an einer Behausung oder gar das Niederlassen auf einer Person wurde als heilig erachtet und immer mit einem Fest zu Ehren des »Höchsten Wesens« beantwortet. Dagegen war das absichtliche Berühren oder gar Töten des Tieres strengstens verboten (SCHMIDT 1973, vgl. auch WEIDNER 1987).

Die Autorin spricht in ihrer Arbeit zwar über *Mantis religiosa* als »Höchstem Wesen«, doch ist hierbei sicher nicht die biologische Art gemeint, die im südlichen Afrika in der Unterart *Mantis religiosa eichleri* zu finden ist (vgl. Kap. 4.1), sondern die Gottesanbeterin an sich. Vermutlich hat SCHMIDT (1973) »Mantis« – also Gottesanbeterin – mit der ihr bekannten Art *Mantis religiosa* gleichgesetzt.

WEIDNER (1987) ging in seiner Analyse der zwischen 1705 und 1712 von dem deutschen Völkerkundler PETER KOLB (1675–1726) bei den Khoekhoen

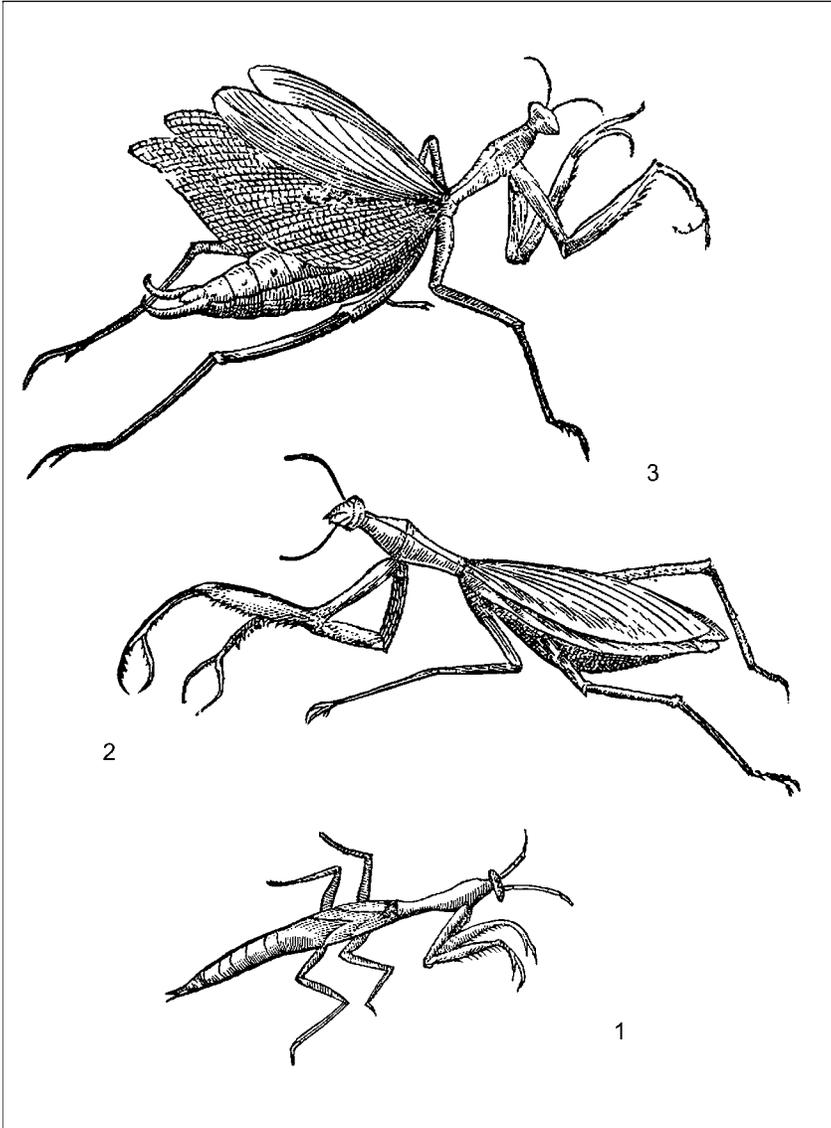


Abb. 2: Zu den ersten Abbildungen von *Mantis religiosa* in der wissenschaftlichen Literatur gehören diese recht naturgetreuen Holzschnitte aus dem Insektenbuch von ULYSSES ALDROVANDUS (*De animalibus insectis libri septem*, 1602, Taf. 412, Fig. 1 und 2, Taf. 414, Fig. 1): 1 subadulte männliche Larve mit deutlichen Flügelscheiden, 2 und 3 weibliche Imagines mit angelegten (2) und gelüfteten Flügeln (3), neu kombiniert und verändert (Grafik: P. SCHÜLE).

(»Hottentotten«) verfassten Aufzeichnungen zwar irrtümlicherweise davon aus, dass *M. religiosa* nicht in Südafrika vorkommt, weist jedoch richtig darauf hin, dass die Mythologie der Khoesan-Völker nicht zwischen einzelnen im Gebiet vorkommenden Mantodea-Arten unterscheidet.

In der wissenschaftlichen Literatur zum ersten Mal erwähnt und farbig abgebildet wurde *M. religiosa* nach BEIER (1964, 1968b) im Tierkodex des italienischen Gelehrten PETRUS CANDIDUS DECEMBRIUS (1399–1477), einer um 1460 entstandenen, in der vatikanischen Bibliothek aufbewahrten Handschriftensammlung (Codex Urbinas latinus 276). Darin findet sich ein nachträglich und von anderer Hand eingefügtes Aquarell einer Larve, die im dazugehörigen Text als »Brucus« bezeichnet wird. Der Künstler ist bis heute unbekannt, doch werden die erst zwischen 1587 und 1599 entstandenen Illustrationen für das Manuskript Urb. lat. 276 am ehesten dem italienischen Maler und Kupferstecher TEODORO GHISI (1536–1601) zugeschrieben (PYLE 1984).

Weitere Abbildungen folgten dann im Jahre 1602 in den Insektenbeschreibungen »De animalibus insectis libri septem« des italienischen Arztes und Naturforschers ULYSSES ALDROVANDUS (1522–1605) und stammen vermutlich von dem Frankfurter Kupferstecher CORNELIUS SCHWINDT (1566–1632), dem Hauptillustrator für dieses Insektenbuch (PYLE 1984). Darin wurde die Gottesanbeterin einerseits schon recht genau als subadulte Larve und Imago bildlich dargestellt (Abb. 2), andererseits aber fälschlicherweise als phytophag beschrieben. Auch die Funktion der Vorderbeine hatte ALDROVANDUS noch nicht erkannt, denn er hielt die bedornten Raubbeine für Klammerorgane zum Festhalten des Tieres bei der Landung nach einem Flug.

Erst ROESEL VON ROSENHOF gelangen im (posthum 1761 erschienenen) vierten Band seiner »Insecten-Belustigungen« aufgrund vorangegangener sorgfältiger Beobachtungen einwandfreie biologische Angaben über das »wandlende Blatt« [!] – wie er die Gottesanbeterin nannte – sowie naturgetreue Abbildungen ihrer Entwicklung vom Ei bis zum ausgewachsenen Insekt (Abb. 3: 1–10). Die handkolorierten Kupferstiche ROESELS beeindrucken durch die Genauigkeit und Feinheit ihrer Ausführung sowie ihre einzigartige künstlerische Schönheit.

Heute schmücken künstlerisch schöne Darstellungen von *M. religiosa* in großer Zahl Briefmarken einiger Länder und gehören damit zu den häufigsten und am weitesten verbreiteten Abbildungen der Gottesanbeterin überhaupt: Christmas Island (1988), Commonwealth of Dominica (?), Demokratische Volksrepublik Korea (1990), Elfenbeinküste (1980), Französische Republik (1956), Fürstentum Monaco (1973), Island of Staffa/Scot-



Abb. 3: Tafel 12 aus dem (posthum 1761 erschienenen) vierten Band der »Insecten-Belustigungen« von AUGUST JOHANN ROESEL VON ROSENHOF. Fig. 1: Oothek an Grashalm, Fig. 2: schlüpfende Larven, Fig. 3-4: frisch geschlüpfte Larven, Fig. 5: Oothek im Querschnitt mit geöffneten Eikammern und Eifächern, Fig. 6: drei Eier, aus den Eifächern herausgelöst, Fig. 7: Prälarve, Fig. 8: weibliche Imago mit Beute, Fig. 9: Kopf von vorn, Fig. 10: rechtes Fangbein, den Coxalflügel zeigend (fotografische Aufnahme aus dem vierten Band [1975] der vollständigen Faksimile-Ausgabe in sieben Teilbänden [1977] des Verlages Müller & Schindler mit freundlicher Genehmigung: Frau CHARLOTTE KRAMER).

4.2 Verbreitung in Deutschland

Abgesehen von Einzelfunden vermutlich ausgesetzter Exemplare der ursprünglich ostasiatischen *Tenodera sinensis* Saussure, 1871 (Mantodea: Mantidae) in den rheinland-pfälzischen Ortschaften Bad Bergzabern (49.10N–08.00E), Siebeldingen (49.21N–08.05E) und Mußbach/Neustadt an der Weinstraße (49.37N–08.17E) im Jahr 2005 (vgl. NIEHUIS 2006) ist die Gottesanbeterin die einzige Vertreterin der Ordnung Mantodea in Deutschland und kommt bei uns in der Nominatform *Mantis religiosa religiosa* LINNAEUS, 1758 vor. Wahrscheinlich ist sie aus dem Mittelmeerraum über Frankreich nordwärts durch die Burgundische Pforte zwischen Vogesen und Schweizer Jura aktiv nach Deutschland eingewandert (vgl. KNÖRZER 1909, 1912, HUBER 1916, ZACHER 1917, HANDSCHIN 1923, DETZEL 1991, DETZEL & EHRMANN 1998) und nicht etwa erst durch die Römer bei der Einführung des Weinbaues in germanische und andere mitteleuropäische Gebiete verschleppt worden, wie gelegentlich behauptet wurde (vgl. PRZIBRAM 1907b, BEIER & JAUS 1933, BEIER & HEIKERTINGER 1952, BEIER 1939, 1967).

So vertritt z. B. CALLIANO (1898) in seinem geschichtlichen Rückblick auf die Entwicklung des Kurortes Baden bei Wien nach der Interpretation von PRZIBRAM (1907b) die Auffassung, dass die Gottesanbeterin erst in Form ihrer Eigelege an dem von den Römern als Verpackungsmaterial zum Versand von Weinreben verwendeten Strauchwegerich, *Plantago sempervirens* CRANTZ (Syn.: *P. cynops* LINNAEUS [Plantaginaceae, Wegerichgewächse], bei CALLIANO als *P. cinops* bezeichnet), nach Mitteleuropa eingeschleppt worden sei; und HOLDHAUS (1929) schreibt im »Handbuch der Entomologie« in einer Fußnote (S. 959): »Die gegenwärtige Verbreitung von *Mantis religiosa* in Mitteleuropa ist sicher keine ursprüngliche, da die in Weingärten häufige Art (in Niederösterreich ›Weinhahndl‹ genannt) zweifellos durch den Menschen verschleppt wurde.«

Dass es sich bei der Verbreitung in Deutschland – bis auf wenige Ausnahmen – jedoch nicht um Verschleppung, sondern um natürliche, autochthone Vorkommen handelt, geht allein schon daraus hervor, dass *M. religiosa* bereits vor etwa 3 Mill. Jahren in der warmen Tertiärzeit auf dem heute zu Deutschland gehörenden Gebiet heimisch war, wie die beiden Sediment-Abdrücke von † *Mantis religiosa fossilis* aus dem Oberpliozän von Willershausen im westlichen Harzvorland beweisen (vgl. Kap. 2). Die geographische Lage des Fundortes (51.78N–10.10E) lässt zudem den Schluss zu, dass die Vorkommen der Gottesanbeterin in früheren wärmeren Klimaperioden weiter nach Norden ausstrahlten und erst infolge der Verschlechterung des Klimas während der pleistozänen Vergletscherungen nach Süden zurückgedrängt wurden (BEIER 1967).

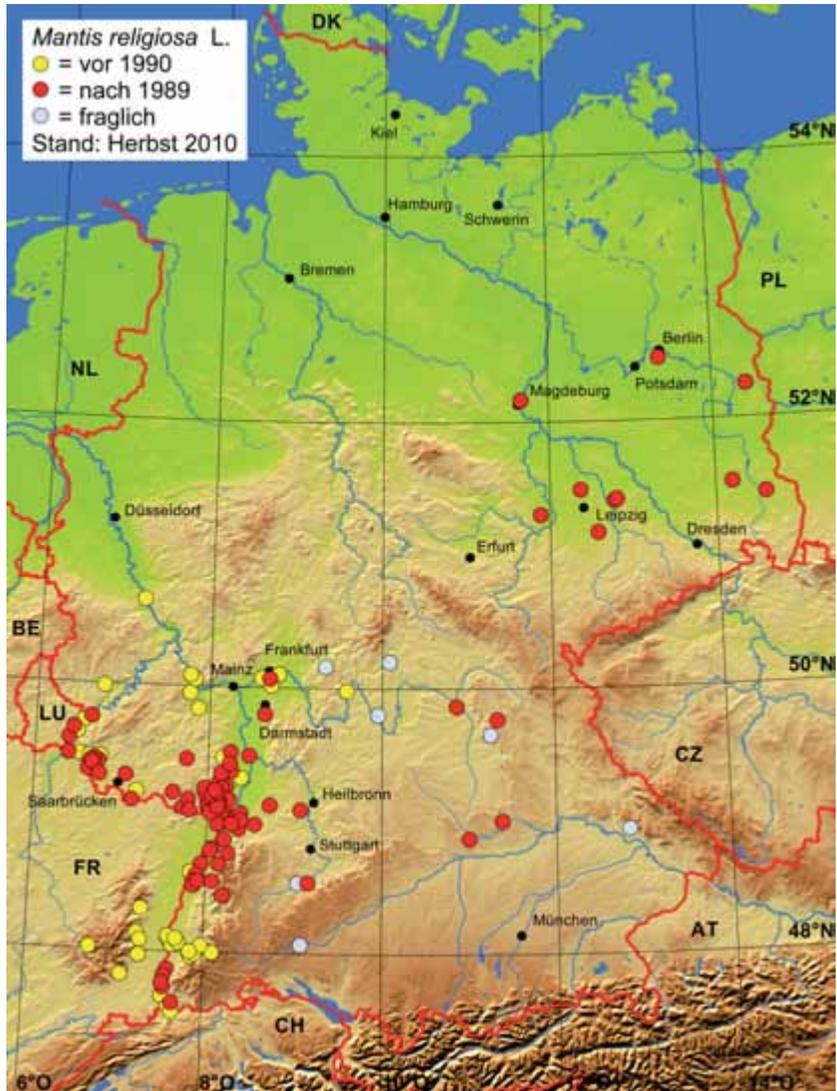


Abb. 27: Nachweise von *Mantis religiosa* aus Deutschland (und ehemals deutschen Nachbargebieten). Die Funde nach 1989 (rot) verdeutlichen die Arealerweiterung, die durch eine sich abzeichnende Klimaerwärmung begünstigt wird. Neu erstellte Karte nach Daten von BRAUN (1974), BRECHTEL et al. (1996), EHRMANN (2003b), BERG & KELLER (2004), EHRMANN & STEHLI (2004), LANGNER (2004), VAN ELST (2005), WERNO (schriftl. Mitt. 2005), HALLER (schriftl. Mitt. 2006), HESELER & STAUDT (2006), HIMMLER (2006), KÖCHER (mündl. Mitt. 2006), LECHNER (2006), NAGEL (schriftl. Mitt. 2006), NILLES (schriftl. Mitt. 2006), RÖLLER & HIMMLER (2006), HESELER (2007), RÖLLER (2007), BERG et al. (2008), MEISEL (schriftl. Mitt. 2008), STRAUCH (schriftl. Mitt. 2008), WEISS (2007, 2008), STAUDT (2008, 2009), WÜRZ (2010), Stand: Herbst 2010 (Grafik: H. PARCHE, M. K. BERG).

5 Gefährdung und Schutz

5.1 Gefährdungsursachen

Die Gottesanbeterin hat nicht nur zahlreiche tierische Feinde (vgl. Kap. 7.9), sondern sie ist in Mitteleuropa auch durch den Menschen bedroht, sei es durch direkte Verfolgung, z. B. Entnahme von Tieren aus der Natur (DÖDERLEIN 1912a, HUBER 1916, FAGNOUL 1924, THORENS & NADIG 1997, LIANA 2007), oder aktive Zerstörung der wenigen ihr zusagenden Lebensräume (BEIER & HEIKERTINGER 1952, KLASS & EHRMANN 2005). Aber auch passives Verhalten des Menschen kann für die Art eine Gefährdung bedeuten, wenn nämlich geeignete, besiedelte Biotope ohne gezielte Eingriffe und Pflegemaßnahmen einer »Selbstregulation« überlassen werden und aufgrund der natürlichen Sukzession letztlich verbuschen (DETZEL & EHRMANN 1998, EHRMANN 2002, LIANA 2007). Hinzu kommt, dass *M. religiosa* als ausgesprochen thermophile Art am nördlichen Rand ihres Verbreitungsareals (West-, Mittel-, Osteuropa, gemäßigtes Asien, Süd-Kanada) ungünstigen klimatischen Bedingungen in weitaus stärkerem Maße ausgesetzt ist als im Hauptareal, was zu extremen Schwankungen der Populationsgrößen und -dichten führt (JAMES 1943, 1945, 1948, 1958, HIDEG 1991, WITKOWSKI 1992, EHRMANN 2003b, LIANA 2000, 2004, 2007) oder sogar Arealregressionen zur Folge haben kann (URQUHART & CORFE 1940, BRECHTEL et al. 1996, DETZEL & EHRMANN 1998, LIANA 2000, 2004, 2007). Als Gefährdungsursachen für unsere Gottesanbeterin lassen sich demnach sowohl anthropogene als auch natürliche (biotische und abiotische) Einflüsse erkennen.

Über das unvernünftige Massensammeln von Gottesanbeterinnen durch »gewinnsüchtige« Entomologen und die damit zwangsläufig verbundene Schwächung einzelner Populationen wusste schon DÖDERLEIN (1912a) zu berichten, der auch das Anpreisen dieser Tiere und anderer Besonderheiten der elsässischen Insektenfauna in damaligen Fachzeitschriften kritisierte. Als DÖDERLEIN (1912a) einem der Sammler vorwarf, auf diese Weise die Ausrottung von *M. religiosa* herbeizuführen, erhielt er als Antwort einen Brief, aus dem ZACHER (1917) die folgenden Zeilen zitierte, weil sie

die ganze Rücksichtslosigkeit dieses Insektensammlers schonungslos widerspiegeln: »Was Sie mir schreiben, habe ich mir schon hundertmal selber gesagt. Aber was hilft das; wenn ich die *Mantis* nicht hole, dann holen sie die Herren A, B, C, D, usw., wie die Entomologen hier alle heißen [...] Und wie steht es mit Ihrem »Preise erzielen!« [...] 1909 fing ich im ganzen auf dem Bollenberg [xerothermer Vorberg der Vogesen, Anm. d. Verf.] 42 Stücke, und mögen sie dadurch schon selten geworden sein. Dafür habe ich 3 M. bekommen, wovon noch 1,20 M. für Verpackung in Abzug kam. Aber was will das heißen, 42 Stück! Im Jahre 1908 hat einer von hier 180 Stück versandt, alle vom Bollenberg. Braune Exemplare habe ich 1909 keine mehr angetroffen. 1910 werde ich keine mehr vorfinden. Übrigens bin ich der erste, der sich einer Ausrottung gegenüberstellen würde, nur müßte ich überzeugt sein, daß nicht andere den Bissen einheimen. Dies wäre auch zu machen, wenn die Bannwarte angewiesen würden darüber zu wachen.«

Schon ZACHER (1917) bezweifelte aber, dass *M. religiosa* an einigen früheren Fundorten durch unvernünftiges Massensammeln ausgerottet wurde, sondern glaubte vielmehr, dass die in den gemäßigten Breiten an bestimmte Lebensräume gebundene Gottesanbeterin überwiegend durch die zunehmende Intensivierung der Landwirtschaft zurückgedrängt worden sei. Diese Ansicht wird auch von anderen Autoren geteilt (BEIER & HEIKERTINGER 1952, HARZ 1957a, 1957b, 1960, HEVERS & LISKE 1991). Doch darf der Landwirtschaft keinesfalls die alleinige Schuld am Rückgang von *M. religiosa* im 20. Jahrhundert gegeben werden, denn für die Gefährdung einer Art sind stets verschiedene Ursachen verantwortlich, die oft zusammenwirken und sich dann gegenseitig verstärken (ZULKA et al. 2001). Bei der Gottesanbeterin ist in Mitteleuropa insbesondere ihre biologische Disposition hinsichtlich bestimmter Lebensraumsprüche hervorzuheben, die im Hauptareal nicht gegeben ist (vgl. Kap. 7.7). In den gemäßigten Breiten zählen deshalb Beeinträchtigung, Veränderung und Zerstörung ihrer Lebensräume zu den wichtigsten anthropogenen Gefährdungsursachen der Gottesanbeterin (vgl. STROHM 1932, ZANGHERI 1964, HEIDEMANN 1984, KLATT 1989a, SCHOPPMANN 1989, BRECHTEL et al. 1996, SCHÜTTENGRUBER 1996, THORENS & NADIG 1997, DETZEL & EHRMANN 1998, EHRMANN 2002, LIANA 2000, 2004, 2007). Beispiele dafür sind:

Intensivierung der land- und forstwirtschaftlichen Nutzung

- Rekultivierung von Ödland und Weinbergsbrachen
- Umwandlung von Trockenstandorten in Kulturland
- Rebflurbereinigungen
- Aufforstung von Brachland

- organische und mineralische Düngung (Humus- und Nährstoffeinträge in Magerstandorte)

Intensivierung der Landnutzung

- Bau und Erweiterung der Verkehrswege (Straßen- und Schienennetz, Flugplatzbau) sowie
- Mahd und Unkrautbekämpfung (Herbizideinsatz) an Straßenböschungen und Bahndämmen
- Bau und Erweiterung von Siedlungen (Schließung von Baulücken mit Spontanvegetation)
- Bau und Erweiterung von Industrieanlagen
- Bau und Erweiterung von Freizeitanlagen (Sportplatz- und Schwimmbadbau, Zeltplätze)
- Ablagerung von Müll

Verbuschung und Waldbildung

- Nutzungsaufgabe (z. B. ehemals extensiv genutzter Trocken- und Halbtrockenrasen)
- »Selbstregulierung« (sukzessive Verbuschung ehemals offener, xerothermer Lebensräume)

Die Ursachen für diese Entwicklung sind den infrastrukturellen Umwälzungen in Land- und Forstwirtschaft sowie den Urbanisierungs- und Industrialisierungsmaßnahmen gegen Ende des 19. Jahrhunderts und vor allem nach dem Zweiten Weltkrieg zuzuschreiben. Damals setzte allmählich eine tiefgreifende Veränderung unserer ehemals reich strukturierten kleinbäuerlichen Kulturlandschaft ein (DUELLI 1994): Der steigende Nahrungsbedarf einer wachsenden Bevölkerung zwang die Landwirtschaft zu einer immer intensiveren Bewirtschaftung des Bodens. Für eine rationellere maschinelle Bearbeitung wurden kleinere Schläge zu größeren Flächen vereinigt und dabei störende Hindernisse beseitigt, z. B. alte Mauern, Felsen, Geländekuppen, Böschungen, einzelne Feldgehölze, Gehölzinseln, Hecken und andere ökologisch wertvolle Landschaftselemente, die für viele Tiere einen Lebensraum darstellen und eine »Trittsteinfunktion« haben. Um keine landwirtschaftlichen Produktionsflächen zu »verschenken«, wurde teilweise bis an die Wurzeln der Waldbäume gepflügt, so dass naturnahe, stufig ausgebildete Waldränder mit breitem Strauchgürtel (Mantel) und vorgelagertem Krautsaum (aus Kräutern und Gräsern) als Lebensräume, Übergangsbiotope (Ökotope) und Ausbreitungskorridore (Verbindungslinien im Biotopverbund) für zahlreiche wärmeliebende Tiere und Pflanzen verloren gingen. Zur weiteren Ertragssteigerung wurden ehemals extensiv als Schafweide genutzte Trockenrasen – ebenfalls Lebensräume thermo-

philer Floren- und Faunenelemente – durch Bewässerung und Düngung in Kulturland umgewandelt oder durch Aufforstungsmaßnahmen der Waldwirtschaft zugeführt. Auch in den Wäldern selbst verschwanden durch Aufforstung großer Lichtungen wichtige Lebensräume für wärmeliebende Arten. Organische und mineralische Düngung von Magerstandorten führten durch Humusanreicherungen und Nährstoffeinträge zu einem völlig veränderten Pflanzenkleid: Die teilweise nur schütterere Vegetationsdecke aus Trockenheit ertragenden Gräsern und Stauden verwandelte sich in dichte, starkwüchsige Fettwiesen mit höheren Feuchtigkeitsansprüchen, die durch zwei- oder sogar mehrschürige Mahd im Jahr zur Heugewinnung genutzt wurden. Viele thermophile Insekten waren dort nicht mehr in der Lage, ihre Entwicklung zwischen den einzelnen Schnitten ungestört abzuschließen und blieben aus, oberirdische Überwinterungsstadien an Vegetationsstrukturen – wenn überhaupt erzeugt – wurden durch das Mähen beseitigt; eine floristisch und faunistisch artenarme landwirtschaftliche Nutzfläche war entstanden.

In neuerer Zeit sind die Gefährdungsursachen weniger in land- und forstwirtschaftlichen Aktivitäten zu suchen, da durch Intensivierung viele Grenzertragsflächen aufgelassen bzw. keine neuen Agrarflächen mehr angelegt werden. Vielmehr stellt die zunehmende Verbauung und Frag-

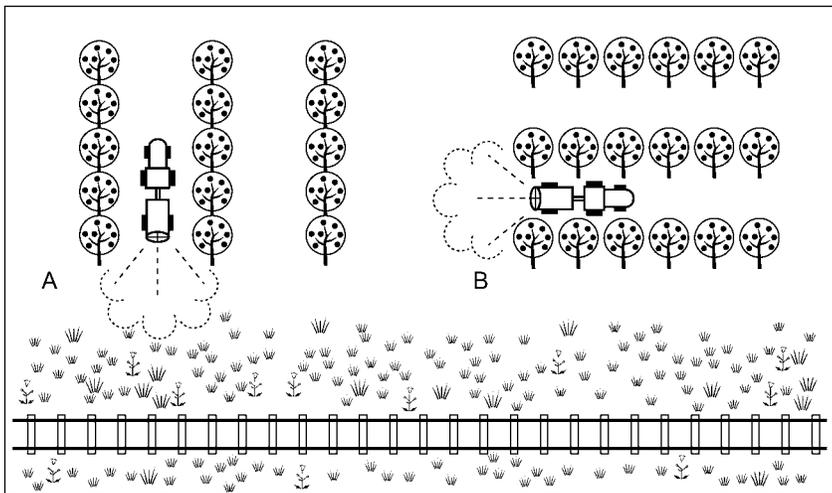


Abb. 28: Exposition von Saumstrukturen und ihrer »Nicht-Ziel-Organismen« an Apfelanlagen durch Insektizid-Sprühnebel-Abdrift, in Abhängigkeit von der Anordnung der Pflanzreihen: Saumbiotopstrukturen, die rechtwinklig zu den Pflanzreihen von Apfelanlagen verlaufen (A), sind einer wesentlich stärkeren Abdrift durch Insektizid-Sprühnebel ausgesetzt als parallel verlaufende Saumbiotopstrukturen (B), Erklärung im Text (Grafik: M. BERG, P. SCHÜLE).

6 Morphologie, Anatomie und Physiologie

6.1 Habitus und Körpergröße

Die äußerliche Morphologie von *M. religiosa* entspricht dem generalistischen Grundtyp, den man sich gemeinhin unter einer Gottesanbeterin vorstellt und der typisch für die ganze Unterfamilie ist (Abb. 34, Abb. 35): ein kleiner dreieckiger Kopf; ein verlängerter Prothorax mit zwei kräftigen, zu Raubbeinen umgestalteten Vorderextremitäten; ein jeweils kürzerer und weniger sklerotierter Meso- und Metathorax, der jeweils ein Paar einfache Lauf- oder Schreitbeine sowie ein körperlanges Flügelpaar trägt; und schließlich ein beim Männchen schlanker, beim Weibchen leicht ovoider Hinterleib (Abdomen), der in ein Paar gegliederte Cerci ausläuft. Loben- oder Dornenbildungen, wie sie bei anderen Mantodeentaxa häufig vorkommen (z. B. Hymenopodidae, Toxoderidae oder Empusidae), fehlen vollständig. Die Gattung *Mantis* enthält eher schlank anmutende Gottesanbeterinnen, morphologisch und phylogenetisch am nächsten stehen ihr die Gattungen *Statilia* STÅL, 1877 und *Mantilia* ROY, 1992 (vgl. Kap. 3.1), aber eine ausgeprägte, rein äußerliche morphologische Ähnlichkeit besteht auch zu den afrotropischen Gattungen *Paramantis* ROY, 1967 und *Alalomantis* GIGLIO-TOS, 1917.

Mantis religiosa ist eines unserer größten heimischen Insekten. Dies gilt jedoch wegen ihres Sexualdimorphismus vor allem für die wesentlich massigeren weiblichen Imagines, die ihre zierlicheren männlichen Geschlechtsgenossen in der Körperlänge um etwa ein Drittel überragen können. Die Körperlänge der Imagines (Vertex bis Abdomenapex [ohne Anhänge wie Cerci, Styli]) kann je nach Herkunft der Tiere sehr variabel sein. So berichtet FISCHER (1853), dass Exemplare von *M. religiosa* aus Afrika fast die doppelte Größe europäischer Individuen der Art erreichen können: »Habitat in Europâ meridionali et temperatâ, [...]. In Africâ totâ et insulâ Madeirâ; (specimina consueto fere duplo majora, cercis ♂ perlongis).« Und KALTENBACH (1963) fügt seinen Größenangaben für Imagines von *M. religiosa* aus dem Mittelmeerraum ergänzend hinzu: »Im Gebiet sind mir die größten

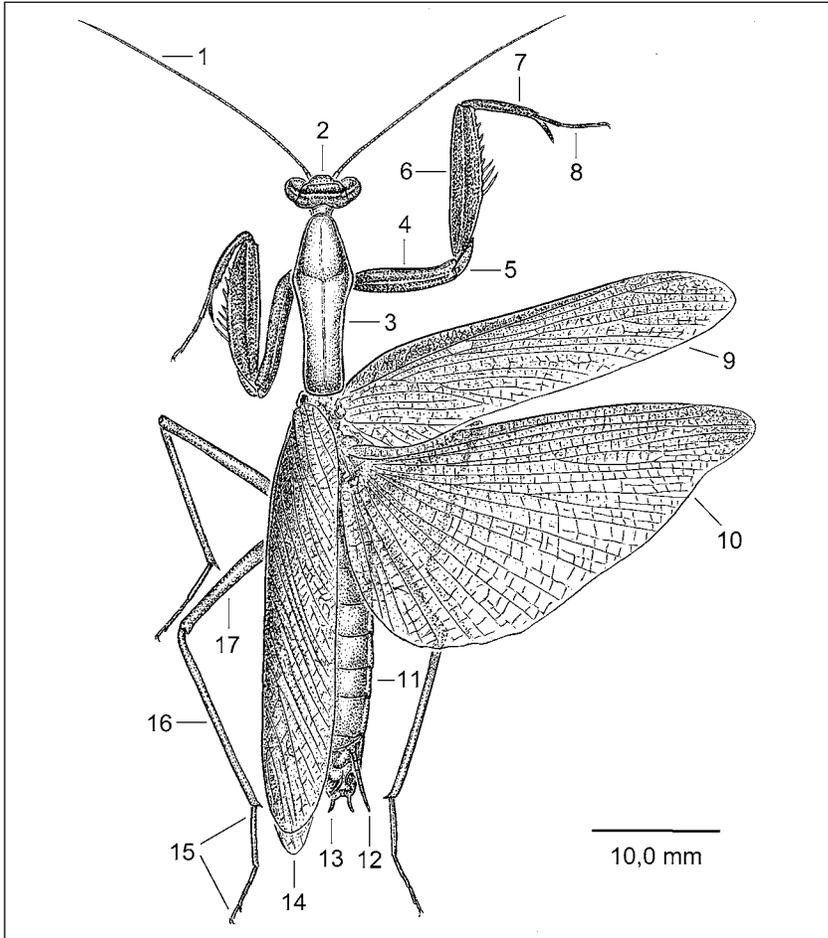


Abb. 34: Männliche Imago von *Mantis religiosa*, Habitus dorsal: 1 linke Antenna, 2 Caput, 3 Pronotum, 4 rechte Vordercoxa, 5 rechter Vordertrochanter, 6 rechtes Vorderfemur, 7 rechte Vordertibia, 8 rechter Vordertarsus, 9 rechtes Tegmen (entfaltet), 10 rechte Ala (entfaltet), 11 Abdomen (einige Tergite sichtbar), 12 rechter Cercus, 13 linker Stylus, 14 Spitze der linken Ala, 15 linker Hintertarsus, 16 linke Hintertibia, 17 linkes Hinterfemur (Original, Zeichnung: P. SCHÜLE).

Exemplare von der Montenegrischen Küste und aus Korsika bekannt.« Die Körperlänge der Imagines kann aber auch innerhalb einer Population stark schwanken, abhängig vom Nahrungsangebot einzelner Larven während ihrer postembryonalen Entwicklung. Darüber hinaus unterscheiden sich auch die Imagines einzelner Unterarten in ihrer Körpergröße. Am zier-

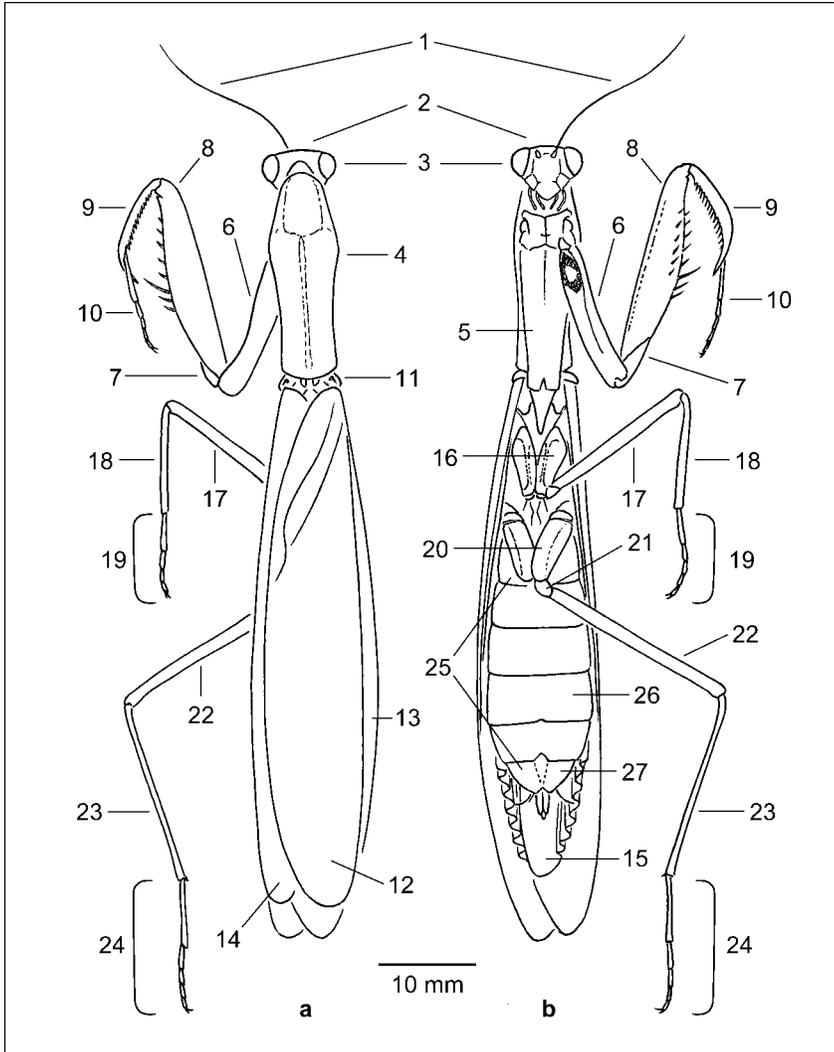


Abb. 35: Weibliche Imago von *Mantis religiosa*, Habitus dorsal (a) und ventral (b): 1 Antenna, 2 Caput, 3 Komplexauge, 4 Pronotum, 5 Prosternum, 6 Vordercoxa, 7 Vordertrochanter, 8 Vorderfemur, 9 Vordertibia, 10 Vordertarsus, 11 Flügelgelenk, 12 rechtes Tegmen, 13 Costalfeld, 14 linkes Tegmen, 15 Ala, 16 Mittelcoxa, 17 Mittelfemur, 18 Mitteltibia, 19 Mitteltarsus, 20 Hintercoxa, 21 Hintertrochanter, 22 Hinterfemur, 23 Hintertibia, 24 Hintertarsus, 25 Abdomen mit 6 sichtbaren Sterniten, 26 fünfter Sternit, 27 siebenter Sternit (Subgenitalplatte). Nach VIDLIČKA (2001), neu kombiniert und verändert (Zeichnung: P. SCHÜLE).

lichsten sind Exemplare der Subspezies *M. religiosa polonica* BAZYLUK, 1960, deren Männchen lediglich zwischen 34 und 40 mm lang werden und deren Weibchen mit einer Körperlänge von nur 43 bis 53 mm ebenfalls vergleichsweise klein bleiben (vgl. BAZYLUK 1960, 1977). Deutlich größer werden Individuen südlicherer Populationen bzw. Unterarten, deren Männchen bis 73 mm und deren Weibchen bis 88 mm Körperlänge erreichen können (vgl. PAULIAN 1959, BAZYLUK 1960, KALTENBACH 1963, ROY 1967, BATTISTON et al. 2010). Bei heimischen Exemplaren beträgt die Körperlänge der Männchen durchschnittlich 50 mm, die der Weibchen etwa 65 mm (BERG eigene Beob.).

6.2 Kopf

Der Kopf (Caput) von *M. religiosa* ist mäßig groß und im Umriss mehr oder weniger gleichseitig dreieckig; er sitzt an der Vorderseite des Prothorax und wird von diesem nicht bedeckt. Seine auffallende Beweglichkeit erhält er dadurch, dass er sich nach hinten deutlich verschmälert und durch eine tiefe Einschnürung vom Prothorax getrennt wird. Die Kopfstellung ist orthognat, also nahezu senkrecht. Der Kopf trägt an den dorsolateralen Ecken die auffällig großen Facettenaugen und zwischen diesen im Übergangsbereich von Stirn (Frons) und Scheitel (Vertex) drei deutlich kleinere Ocellen, die daher auch als Stirn- oder Scheitelaugen bezeichnet werden. Zwischen den Facettenaugen, beiderseits des ventralen Ocellus sind die langen, in der Zahl ihrer Glieder leicht variierenden Antennen in Fühlergruben beweglich eingelenkt. An der Vorderseite sitzen die kräftigen Mundwerkzeuge, die durch einen deutlich ausgebildeten Clypeus und ein sog. Frontalschild (Postclypeus) gegen die Stirn abgegrenzt werden (vgl. BEIER & JAUS 1933, BEIER 1964, EHRMANN 2002).

Eine detaillierte Beschreibung des Kopfes geben YUASA (1920), BEIER & JAUS (1933) sowie BEIER (1964, 1968b), denen wir hier weitgehend folgen (dabei beziehen sich die Zahlenangaben in Klammern auf die Nummerierung in Abb. 36): Der relativ stark gekrümmte Vertex (11) ist wegen des Fehlens einer echten Frontal- und Occipitalnaht (Stirn- und Hinterhauptsnaht) gegen die benachbarten Bereiche Frons und Genae (Wange: 6) nicht abgegrenzt, so dass er bis zur Postoccipitalnaht (19) rund um das Hinterhauptsforamen (Hinterhauptsloch: 18) zu reichen scheint. Der schmale Streifen am Rande des Hinterhauptsloches (18), den die Postoccipitalnaht (19) von der übrigen Kopfkapsel trennt, wird als Postocciput bezeichnet. Der Vertex (11) endet an der Quernaht (17), die zur Postoccipitalnaht (19) führend von der Parietalfurche (16) abgeht, die noch weiter bis an das hintere Mandibelgelenk reicht. Die innen leistenförmig erhöhte nahtähnliche Parietalfurche

(16) verläuft vorne parallel zum dorsalen Rand der Augen, beide Seiten treffen sich in der Mitte in der Coronalnaht (Scheitelnaht: 10). Hinten trennen die Parietalfurchen (16) Genae (6) und Postgenae (Hinterwange: 20) voneinander. Die Furchen sind auch Stütz- und Festigungselemente für die Kopfkapsel bzw. die kräftige Kaumusculatur, ähnlich den entsprechenden Blechsicken und Versteifungsstrukturen einer Autokarosserie. Zum Vertex (11) gehören noch die paarigen Ocellen (8) sowie die Fühlerbasis (Ansatz von 7). Die Antennen sind ab dem dritten Glied fadenförmig. Die Anzahl ihrer Glieder ist nicht genau festgelegt, im Mittel werden 86 Glieder beim Weibchen gezählt und 92 beim Männchen (BEIER 1964), eine andere Quelle nennt 74 (♀) bzw. 79 (♂) Segmente (FAUCHEUX 2009). Im Bereich der Stirn (Frons) liegen der Frontalocellus (9) und der Frontalschild (13), der deutlich abgegrenzt ist, und dessen ventrale Seite an den Clypeus (14) grenzt. Nebenaugenhöcker, kleine Erhebungen zwischen dem Innenrand der Komplexaugen und der Parietalfurche des Vertex, sind nur schwach ausgeprägt.

Ein weiteres die Stabilität des Kopfes erhöhendes und gleichzeitig als Muskelansatzstelle fungierendes Element ist das Tentorium (24), ein stark sklerotisiertes, aber schmales, querbalkenartiges Gerüst innerhalb der Kopfkapsel. Seine vorderen Arme haben jeweils einen hohen Kamm, der mit der seitlichen Begrenzung des Frontalschildes (13) verschmilzt, und münden in die beiden Enden der die Stirn vom Frontalschild trennenden Epistomalnaht. Die kürzeren hinteren Arme verbinden sich mit den Postgenae (20). Im Gegensatz zu YUASA (1920) konnte STRENGER (1942) bei *M. religiosa* keine oberen Tentoriumarme nachweisen.

Ventral des Clypeus folgt das bewegliche Labrum (Oberlippe: 1), das an seinem vorderen Rand mit zahlreichen Sinnesorganen besetzt ist und die Mundwerkzeuge fast ganz bedeckt. Sie entsprechen den Mundwerkzeugen anderer Geradflügler, sind aber der räuberischen Lebensweise angepasst. Die dem Kauen dienenden paarigen, dreikantigen Mandibeln (d) sind stark sklerotisiert, zudem kräftig, gedrungen und etwas asymmetrisch gestaltet, basal und distal haben sie einige spitze Kauzähne (Molarzähne und Apikalzähne oder Incisivi), zwischen denen eine scharfe Schneide verläuft. Eine basale Kauplatte, wie sie bei den verwandten Schaben ausgebildet ist, fehlt der Gottesanbeterin, was auf die rein räuberische Ernährungsweise zurückzuführen ist. Durch die Asymmetrie der Oberkiefer kann sich die linke der Mandibeln scherenartig über die rechte bewegen, wobei die Molarzähne ineinandergreifen. Von den Mandibelgelenken ist das vordere als doppeltes, das hintere (25) als einfaches Kugelgelenk ausgebildet.

Hinter den Mandibeln liegen die ebenfalls paarigen Unterkiefer oder Maxillen (e). Diese gliedern sich von innen nach außen in Cardo (Basalteil:

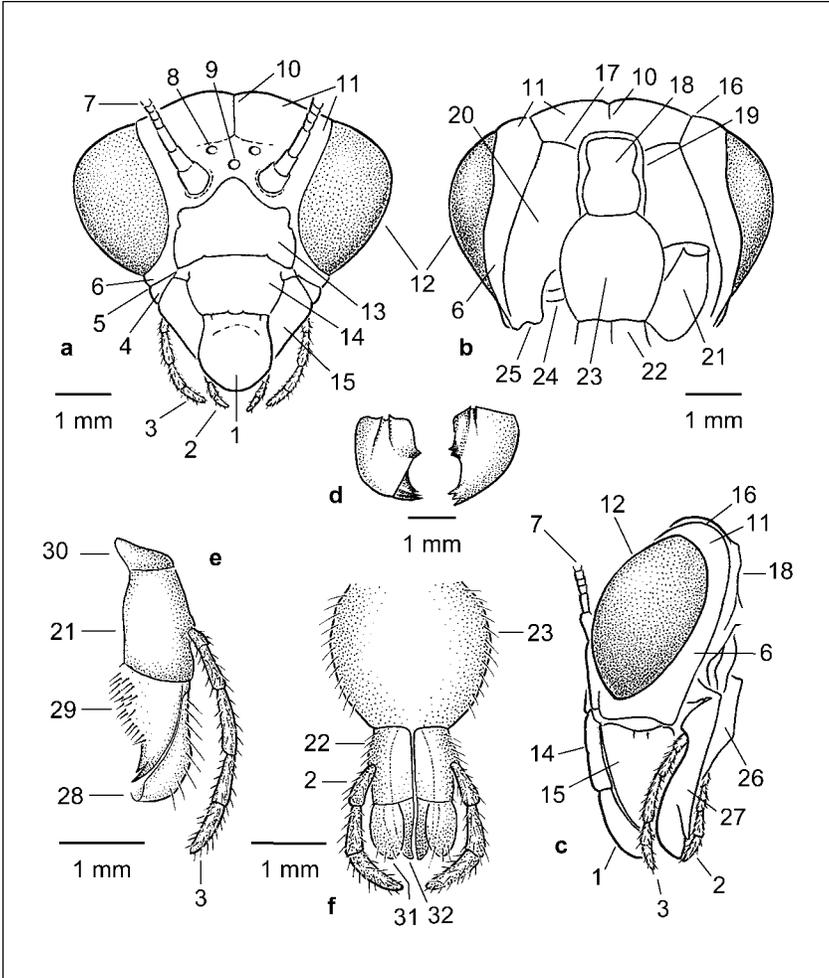


Abb. 36: Kopf und Mundteile von *Mantis religiosa*: **a** Kopf (♀) von vorn, **b** Kopf (♀) in Hinteransicht und **c** Kopf (♀) von der Seite, **d** Mandibeln, **e** rechte Maxille von unten, **f** Labium von unten; 1 Labrum, 2 Labialpalpus, 3 Maxillarpalpus, 4 Subgenae, 5 Subgenalnaht, 6 Genae, 7 Antenna, 8 Scheitelocellus, 9 Frontalocellus, 10 Coronalnaht, 11 Vertex, 12 Komplexauge, 13 Frontalschild, 14 Clypeus, 15 Mandibel, 16 Parietalfurche, 17 Quernaht, 18 Hinterhauptsluch, 19 Postoccipitalnaht, 20 Postgenae, 21 Maxillarstipes, 22 Labialstipes, 23 Mentum, 24 Tentorium, 25 hinteres Mandibelgelenk, 26 Labium, 27 Maxille, 28 äußere Maxillarlade (Galea), 29 innere Maxillarlade (Lacinia), 30 Cardo, 31 äußere Kaulade des Labiums (Paraglossa), 32 innere Kaulade des Labiums (Glossa). a-c nach YUASA (1920), d-f nach MUHR (1876), neu kombiniert und verändert (Zeichnung: P. SCHÜLE).

7 Biologie und Ökologie

7.1 Eiablage

Die Gottesanbeterin hat im südlichen Europa nördlich der Januar-Isotherme von +10 °C und in den gemäßigten Klimazonen der Nordhalbkugel (West-, Mittel-, Ost-Europa, Asien, südl. Kanada, nordöstl. USA) einen univoltinen Entwicklungszyklus, bildet also nur eine Generation pro Vegetationsperiode aus. In den Subtropen und Tropen dagegen lässt sich ein zunehmender Trend hin zu einem bi- bis trivoltinen Generationenzyklus feststellen. Während in Nordafrika zum Teil bereits alle Entwicklungsstadien von *M. religiosa religiosa* nebeneinander angetroffen werden können (z. B. frisch geschlüpfte Larven und gleichzeitig Imagines), bilden die rein tropischen Unterarten *M. religiosa eichleri* und *M. religiosa siedleckii* grundsätzlich zwei bis drei Generationen pro Jahr aus (ROY 1963, GILLON & ROY 1968, EDMUNDS 1986, MATERNA mündl. Mitt.). Dieser Entwicklungszyklus wird als ursprünglich angesehen (KALTENBACH 1963, BEIER 1964, 1968b). Häufiger und weiter verbreitet ist jedoch der vom Normalverhalten abweichende Typus gemäßigter Klimazonen, bei dem es zu einer winterlichen Diapause in der Embryonalentwicklung kommt, so dass die klimatisch ungünstige Jahreszeit im Eistadium überdauert wird. Dieser auch für Mitteleuropa und Deutschland gültige Entwicklungszyklus wird hier beschrieben.

Tafel 3: Eiablage von *Mantis religiosa*. **1:** Trächtiges Weibchen bei der Suche nach einem Eiablageplatz im Gleisschotter. **2:** Weibchen beim Absetzen seiner Oothek an der Unterseite eines Schottersteines, der für die fotografische Aufnahme vorsichtig umgedreht wurde, ohne dass sich das Tier stören ließ! **3:** Nach zwei Stunden war die Eiablage beendet, und das Weibchen ruhte sich noch einige Minuten vor ihrem etwa 40 mm langen und 15 mm breiten Gelege aus, das beim Aushärten allmählich eine bräunliche Farbe annahm. **4** zeigt eine Makroaufnahme des Abdomenapex während der Eiablage: Die nach oben gebogenen Ränder der Subgenitalplatte verteilen und formen durch »Tupfbewegungen« das zwischen ihnen hervorquellende Sekret, das zuvor von den (nicht sichtbaren) ventralen Valven homogenisiert und aufgeschäumt wurde. Durch die runde Form der beiden oberen Ränder der Subgenitalplatte entstehen die nach vorn gebogenen Lamellen der Schlupfzone oberhalb der Eikammern. Die beiden Cerci streichen ständig prüfend über die Oberfläche der entstehenden Oothek (alle Aufnahmen B. KRÜGER).



Die Eiablage erfolgt je nach den klimatischen Gegebenheiten zwischen Ende August und Ende Oktober (PRZIBRAM 1907b, SALT & JAMES 1947, JAMES 1943, 1948, 1958, BAZYLUK 1960, 1977, EHRMANN 1985, SCHÜTTENGRUBER 1996, BERG & KELLER 2004), bei besonders günstigen Klima- und Nahrungsbedingungen in Südeuropa auch noch im November (CHOPARD 1920a, 1923, BUGNION 1923, ZACHER 1928, BINET 1954). Die Eier werden nicht einzeln abgelegt, sondern immer zu mehreren von einer schützenden Hülle umgeben als Oothek an einer Unterlage befestigt. Die Ablage erfolgt am Boden oder in dessen Nähe, und zwar bevorzugt an der Unterseite locker übereinanderliegender Steine, z. B. im Gleisschotter oder auf ähnlichen Schotterflächen (Taf. 4: 5, 6), an Naturstein- und Trockenmauern, in Lesesteinhaufen, Steinriegeln und Felsspalten oder unter dem freiliegenden Rand aus dem Erdreich herausragender, sog. »eingewachsener« Gesteinsbrocken, aber auch unter Metallteilen, z. B. stillgelegten Gleisen (Taf. 4: 3, 4), alten Blechen, an trockenem Holz, z. B. am Boden liegenden Ästen und alten Eisenbahnschwellen (Taf. 4: 2), sowie an Gräsern und derberen, lignifizierten lebenden oder abgestorbenen Pflanzenteilen (Taf. 4: 1, Taf. 5: 1–4, vgl. PAGENSTECHER 1864, SLINGERLAND 1900, STÄGER 1950, FABRE 1952, BINET 1954, JAMES 1958, KALTENBACH 1963, DOLDERER 1964, BAZYLUK 1960, 1977, EHRMANN 1985, SCHOPPMANN & SCHOPPMANN 1988, KLATT 1989a, SCHOPPMANN 1989, EISENBERG & HURD 1990, SCHÜTTENGRUBER 1996, DETZEL & EHRMANN 1998, BERG & KELLER 2004, STÄRZ 2006, BERG & SCHWARZ eigene Beob.).

Nach SCHOPPMANN (1989) wird durch Ablage oberhalb des Bodens die Belüftung der Ootheken gefördert und Brutverlusten durch übermäßige Feuchtigkeit, Pilzbefall und Fraß (Ameisen, Grillen, Kleinsäuger, vgl. Kap. 7.9.1) vorgebeugt. SCHÜTTENGRUBER (1996) ermittelte in Trockenrasen der »Perchtoldsdorfer Heide« (Niederösterreich), auf der Steine als Ablagemöglichkeiten fehlen, Anheftungsstellen der Ootheken an Pflanzenteilen bis zu einer Höhe von etwas über 25 cm, wobei die meisten Gelege in einer Höhe zwischen etwa fünf und 15 cm über dem Boden angebracht worden waren (vgl. Taf. 5). Ähnliche Anheftungshöhen der Ootheken an Pflanzen

Tafel 4: Typische Eiablageorte von *Mantis religiosa*. **1:** Oothek von *M. r. eichleri* in der Vegetation einer gambischen Feuchtsavanne (W-Afrika). Der Pflanzenstängel wird an der Rückseite der Oothek von dem bereits erhärteten Schaum des Geleges fest umhüllt. **2:** Oothek an der Unterseite eines (für die Aufnahme umgedrehten) Holzstückes einer morschen Bahnschwelle. **3:** stillgelegte Gleise einer Bahnbrache. **4** (Detailaufnahme von **3**): Diese schöne Oothek wurde an der Unterseite des vorderen Gleises in **3** abgelegt. **5:** Gleisschotter mit sich anschließendem Trockenrasen einer Bahnbrache. **6** (Detailaufnahme von **5**): Oothek an der Unterseite eines (für die Aufnahme umgedrehten) Schottersteines des in **5** gezeigten Bereiches. **7:** Betonplatten eines Kabelkanales auf einem Bahngelände. **8** (Detailaufnahme von **7**): Oothek mit (vermutlich durch Grillen verursachtem) Fraßschaden an der Unterseite einer in **7** gezeigten (für die Aufnahme umgedrehten) Betonplatte (Fotos: **1:** S. MATERNA, **2:** M. KELLER, **3–8:** B. KRÜGER).



(5 bis 30 cm über dem Boden) fanden auch EISENBERG & HURD (1990) in den östlichen USA sowie SALT & JAMES (1947) und JAMES (1948, 1958) im südlichen Ontario (Kanada), BAZYLUK (1956, 1960, 1976, 1977) und LIANA (2007) auf Waldlichtungen im südöstlichen Polen, SCHOPPMANN & SCHOPPMANN (1988) an grasbewachsenen Wegrändern eines aufgelassenen Weinbergs (Weinbergsbrache) im nordöstlichen Wienerwald (Niederösterreich) und KLATT (1989a) auf einer innerstädtischen Industriebrache im Südwesten Deutschlands (Freiburg im Breisgau).

Nach eigenen Beobachtungen werden von *M. religiosa* bei der Wahl von Anheftungsstellen für die Gelege geeignete, Hohlräume bildende Steine gegenüber Pflanzenteilen immer dann bevorzugt, wenn sie als Ablagemöglichkeiten im Habitat auch in ausreichender Menge zur Verfügung stehen. Fehlen Steine im Lebensraum, werden die Ootheken in der Vegetation befestigt (Taf. 5, vgl. auch BERG et al. 2008). Der Vorteil von Steinen (oder Metallteilen) als Ablageorte für Ootheken liegt in ihrer durch die Frühjahrs-sonne raschen oberflächlichen Erwärmung, die in ideal abgemilderter Form (zwischen 20 und 25 °C) an die für die Anheftung der Eipakete gewählten Unterseiten des Ablagematerials weitergeleitet wird. Dadurch kommt es nach Überwinterung der Gelege zu einer beschleunigten Weiterentwicklung der Embryonen, selbst wenn die Luft die genannten Temperaturwerte noch nicht erreicht (BERG & KELLER 2004, vgl. auch Kap. 7.3).

Die Weibchen der Gottesanbeterin beginnen gewöhnlich bald nach der Begattung an sonnigen Tagen mit der aktiven Suche nach Eiablagemöglichkeiten. Dabei werden nach Freilanduntersuchungen von HIDEG (1994) und eigenen Beobachtungen an markierten Exemplaren auch größere Entfernungen (bis 30 m) am Boden laufend (Taf. 3: 1) oder in der Vegetation kletternd zurückgelegt, da die trächtigen Tiere infolge ihres hohen Gewichts flugunfähig sind. Für die Orientierung und Klettergeschwindigkeit, die bis 11,4 cm/s betragen kann, sind dabei die drei Ocellen von entscheidender Bedeutung (BAYRAMOGLU-ERGENE 1965). Geeignete Eiablageorte werden

Tafel 5: Ootheken an Pflanzenteilen (5–15 cm über dem Boden). **1:** Frische, noch weißliche Oothek an lignifiziertem Zweig. Gut zu erkennen ist die schmale Larven-Schlupfzone in der Mitte der Dorsalseite, deren dicht geschlossene Lamellen noch mit dem weißen, feinporigen (talkumartigen) Oothekenschäum überzogen sind, der bei der Ablage ein Verkleben der Lamellen verhindert. **2:** Ebenfalls frische, aber einige Tage früher abgelegte Oothek an einem derben Grashalm, dorsolateral. Die äußere Hülle hat durch Oxidationsvorgänge (s. w. u.) bereits eine bräunliche Färbung angenommen. **3:** Dasselbe Gelege wie in 2, ventrolateral, die Anheftungsstelle mit der den Grashalm teilweise umschließenden Oothekenhülle ist sichtbar. Deutlich zu erkennen ist auch der etagenartige Aufbau aus zahlreichen Schichten (Sekretscheiben, s. w. u.). **4:** Oothek an Gräsern, dorsolateral, die ausgezogene Spitze zeigt die Legerichtung an: von unten nach oben. Alle Aufnahmen entstanden am 23. September 2007 auf Sandtrockenrasen am Braunkohle-Tagebau Nochten/Sachsen (Fotos: B. KRÜGER).



nischen, wodurch eine Sättigung des Habitats und ein daraus folgender Konkurrenzausschluss vermieden wird. Ein Vergleich mit strukturell ähnlichen, aber weitaus artenreicheren tropischen Lebensräumen zeigt, dass bei den meisten holarktischen Habitaten die Kapazitätsgrenze im Bezug auf Mantodeen tatsächlich noch nicht erreicht ist; man kann das z. B. daran ersehen, wie leicht Nordamerika von eingeschleppten paläarktischen Mantodeentaxa kolonisiert werden konnte (*Tenodera sinensis*, *T. angustipennis*, *M. religiosa*, *Iris oratoria*). Die Gründe für die heutige relative Mantodeenarmut nördlicher Breiten sind eher klimatischer und paläogeographischer Natur.

7.8 Nahrungsbiologie und Beutetiere

Die Gottesanbeterin ist karnivor und lebt räuberisch – oder, wie es der bekannte amerikanische Entomologe ASHLEY B. GURNEY (1911–1988) ausdrückte: »The only thing mantids would seem to pray for is a square meal« (1950). Als sog. Lauerjäger hängt oder sitzt sie oft stundenlang regungslos in der Vegetation, infolge ihrer Gestalt und Färbung den sie umgebenden Pflanzenteilen wunderbar angepasst und durch die zusätzlich bewirkte optische Auflösung der Körperkonturen (Somatolyse) für ihre Beutetiere (aber auch ihre Feinde) praktisch unsichtbar. Selbst erfahrenen Entomologen fällt es nicht immer leicht, eine völlig bewegungslos auf Beute lauende *M. religiosa* in der Vegetation zu entdecken (Taf. 2: 1). Dabei wird die unmittelbare Umgebung von der Gottesanbeterin mit ihren leistungsfähigen Facettenaugen ständig beobachtet und jedes vorbeikriechende oder -fliegende, sich in der Nähe niederlassende potenzielle Beutetier (z. B.

Tafel 14: Erstnachweis eines Beutetieres der Junglarven von *Mantis religiosa* im natürlichen Lebensraum. **1:** Diese Larve des 2. Stadiums (L2, Frontalansicht, Körperlänge etwa 10 mm) hat eine Mauermilbe (*Balaustium murorum*) erbeutet und sogleich mit den Fangbeinen zu den Mundwerkzeugen geführt. Die Anzahl der Beine des Beutetieres lässt nur die Aussage zu, dass es sich nicht um eine sechsbeinige Larve, sondern um ein achtbeiniges postlarvales Stadium der Milbe handelt (Deutonymphe oder Adultus). Nach WOHLTMANN (schriftl. Mitt. 2010) ist eine genauere Bestimmung nur durch eine mikroskopische Untersuchung der Genitalien möglich. Datum der Aufnahme und Größe der Beute sprechen jedoch für den Adultus der Milbe. **2** zeigt die Junglarve der Gottesanbeterin in Lateralansicht unmittelbar nach dem Verzehr des Beutetieres: Auf dem Weg der verschluckten Nahrungspartikel zum Kropf schimmert der intensiv rote Farbstoff der Milbe und ihres Abwehrsekretes sogar durch die Wandung des Oesophagus und die Kutikula des Prothorax hindurch. Die Aufnahmen entstanden am 10. Juni 2005 auf der Bahnbrache »Schöneberger Südgelände« im Stadtgebiet von Berlin. Ausführliche Angaben zu diesem wichtigen und häufigen Beutetier der Junglarven von *M. religiosa* im Text (Fotos: B. KRÜGER, Determination der Milbe: Dr. A. WOHLTMANN).



Blütenbesucher) sofort durch ruckartiges Hinwenden des frei beweglichen Kopfes mit den Augen verfolgt und fixiert, wobei noch Bewegungen von Beutetieren in 60 cm Abstand wahrgenommen werden (REICHE 1983). Entfernt sich das Beutetier wieder, so nimmt die Gottesanbeterin erneut ihre typische, entspannte Lauerstellung ein (Taf. 2: 1). Kommt die Beute jedoch allmählich näher, ohne aber sogleich ergriffen werden zu können, so steigert sich die Aufmerksamkeit und Erregung der Gottesanbeterin deutlich, indem sie sich durch äußerst langsame und daher kaum wahrnehmbare Bewegungen zunächst genau in Richtung des Beutetieres wendet. Hierbei ist neben der Mobilität des Kopfes auch die Beweglichkeit des Prothorax von großem Nutzen, der an der Verbindung zum Metathorax stark abgewinkelt werden kann (Taf. 15: 4) und somit der Gottesanbeterin ein optisches Fixieren der Beute durch die »Scharfsehzone« (Fovea) ihrer Facettenaugen ermöglicht (vgl. hierzu BEIER & HEIKERTINGER 1952, SCHIEMENZ 1954, LÄSSIG & KIRMSE 1972, ROSSEL 1983, KIRMSE & KIRMSE 1985, PRETE et al. 1999, Kap. 6.11.3), obwohl sie einen Großteil ihres eigenen Körpers erst noch in Richtung des Opfers drehen muss. Bleibt das Beutetier weiterhin außerhalb der Reichweite, so wird es in der Regel ganz allmählich angeschlichen (STÄGER 1950, RAZOWSKI 1953, GAUSS 1959, FELLINGER et al. 2003, BERG & KELLER 2004, SCHWARZ eigene Beob.). Dabei werden jedoch nur kurze Distanzen (< 30 cm) zurückgelegt und die durch Wind ausgelösten Bewegungen der Vegetation ausgenutzt, indem die Anpirschbewegungen dann gleichzeitig beschleunigt, nach Abflauen des Windes aber sofort wieder verlangsamt werden, so dass der gesamte Vorgang des Anschleichens einige Zeit in Anspruch nehmen, bei Windstille manchmal sogar mehrere Minuten dauern kann (BERG & KELLER 2004). Hat sich die Gottesanbeterin ihrer Beute bis auf Reichweite genähert, werden die zuvor noch dicht anlie-

Tafel 15: *Mantis religiosa* mit verschiedenen Beutetieren. **1:** Adultes Weibchen der Gottesanbeterin an einer Skabiosen-Flockenblume (*Centaurea scabiosa*) mit einem frischgefangenen Hauhechel-Bläuling, *Polyommatus (Polyommatus) icarus*. Die Flügel färbung auf dem Foto trägt, der Falter konnte sicher determiniert werden (det. B. KRÜGER). Die Aufnahme entstand im September 2003 am Badberg/Kaiserstuhl. **2:** Ein grünes (vermutlich hungriges) Weibchen hat ein sich näherndes braunes Männchen als Beute ergriffen und sofort begonnen, das gefangene Tier vom Kopf her aufzufressen. **3:** Strohfarnbees Weibchen an Blutrotem Radnetzspinn (*Cornus sanguinea*), eine subadulte männliche *M. religiosa*-Larve im rechten Fangbein haltend, während das linke Raubbein beim Fressen des bereits abgetrennten Kopfes der Beute gelegentlich unterstützend eingreift. **4:** Grünes Weibchen an einem trockenen Fruchtstand des Johanniskrautes (*Hypericum perforatum*) mit einer erbeuteten Radnetzspinne (Araneide). Der Prothorax der Gottesanbeterin ist mit dem Mesothorax beweglich verbunden und kann daher stark abgewinkelt werden, hier nach dem Fangschlag beim Fressakt. **5** und **6:** Braunes Weibchen, eine gefangene Feldheuschrecke (*Chorthippus biguttulus*) fressend (**5** = Detailaufnahme von **6**). Die Aufnahmen 2–6 entstanden auf der Bahnbrache »Schöneberger Südgelände« im Stadtgebiet von Berlin (Fotos: B. KRÜGER).



genden Schienen der beiden Raubbeine – einer geöffneten Spitzzange ähnlich – etwas von den Schenkeln gelöst, und durch plötzliches Vorschnellen der Fangbeine wird das Beutetier schließlich blitzschnell ergriffen. Meist erfolgt der Fangschlag von der Dorsalseite des Opfers her (STÄGER 1950), da sich insbesondere wehrhafte Tiere wie große Araneiden, Tettigoniiden und Vespiden auf diese Weise gefahrloser überwältigen lassen, als wenn sie von der Ventralseite her angegriffen werden würden (BERG eigene Beob.). Sollte der Schlag nicht auf Anhiel richtig »sitzen«, wird die Beute durch zwei- bis dreimaliges Umgreifen schnell in eine der Gottesanbeterin zusagende Position gebracht (BERG, SCHWARZ & MEHL eigene Beob.).

Wenn das Opfer nicht allein durch Streckung der Raubbeine erreicht werden kann, kommt es beim Fangschlag noch zu einer gleichzeitigen Streckung der Schreitbeine und dadurch ruckartiger Vorverlagerung des gesamten Körpers. Diese Reichweitenvergrößerung wurde von COPELAND & CARLSON (1979) sowie CORRETTE (1990) für *Tenodera sinensis* beschrieben, trifft aber auch auf *M. religiosa* und die meisten anderen Mantodeen zu (BERGER 1985, PRETE et al. 1990, PRETE & HAMILTON 1999, BERG, SCHWARZ & MEHL eigene Beob.). Sie ermöglicht der Gottesanbeterin, auch etwas entferntere Beutetiere sicher zu erreichen und zwischen den Dornen der Schenkel und Schienen der Raubbeine unentrinnbar einzuklemmen. Die Effektivität dieser beiden Greifzangen wird noch dadurch erhöht, dass die nadelspitzen Dornen von Schiene (Tibia) und Schenkel (Femur) bei geschlossenen Fangbeinen in entgegengesetzte Richtungen ragen und die Tibia apikal in einen mächtigen, gebogenen Enddorn ausläuft, wodurch ein Entweichen auch derb sklerotisierter Beutetiere in jede Richtung sicher verhindert wird (LOXTON & NICHOLLS 1979, BERG & SCHWARZ eigene Beob.). Zudem sind die langen Diskoidaldornen und die großen Innendornen des Femurs basal beweglich und werden beim Fangschlag durch Beutetiere scharniergelenkartig nach vorn in Richtung Knie gebeugt, so dass auf diese Weise auch ein tiefes Eindringen größerer Opfer zwischen Tibia und Femur ermöglicht wird (LOXTON & NICHOLLS 1979, HEVERS & LISKE 1991). Andererseits verhindert eine Sperre beim Wiederaufrichten der Dornen durch ein sich wehrendes Opfer eine Überdehnung ihres basalen Gelenks und somit ein Umknicken in die entgegengesetzte Richtung, wodurch sie

Tafel 16: *Mantis religiosa* beim Verzehr eines Beutetieres. **1:** Weibchen der Gottesanbeterin mit einer gefangenen Hymenoptere, die – wehrlos zwischen den Tibial- und Femoraldornen eingeklemmt – sicher mit beiden Fangbeinen vor den Mundwerkzeugen gehalten wird. Die Mandibeln haben den Chitinpanzer der Beute aufgebrochen, die Maxillen reißen ständig Fleischstücke aus der Wunde. **2:** Derb sklerotisierte, unverdauliche Körperteile, wie die Flügel des Opfers, werden nicht gefressen, sondern (mit den Mundwerkzeugen haltend) nach Überstreckung des Kopfes und Öffnen der Mandibeln einfach fallengelassen (Fotos: B. KRÜGER).

