

## Zur Morphologie und zum Verhalten der „Wandelnden Geige“ *Gongylus gongylodes* (Linné, 1758) (Mantodea, Empusidae)

On the Morphology and Behaviour of the “Wandering Violin Mantid”,  
*Gongylus gongylodes* (Linné, 1758) (Mantodea, Empusidae)

HARTMUT GREVEN & MARCEL BRENNER

**Zusammenfassung:** *Gongylus gongylodes* (Empusidae) ist eine asiatische Gottesanbeterin, deren Männchen eine doppelt gekämmte Antenne besitzen. Diese ist zudem bedeutend länger als die einfache, borstenförmige Antenne des Weibchens. Die Antennen beider Geschlechter sind dicht mit Sensillen besetzt, von denen nach ihrem äußeren Erscheinungsbild mehrere Typen unterschieden werden können: überaus zahlreiche *Sensilla basiconica* und unterschiedlich lange stumpfe *Sensilla trichodea* wahrscheinlich mit einem terminalen Porus. Alle werden als Chemorezeptoren gedeutet. Dieser antennale Geschlechtsdimorphismus erlaubt einige Spekulationen, u. a. über Geschlechterfindung (Anlocken der Männchen durch flüchtige Pheromone), Habitatbedingungen (relativ komplexe Lebensräume) und Verteilung (spärlich und lückenhaft). Dies müsste allerdings im Freiland geprüft werden. Der Fangapparat aus Tibia und Femur besteht aus der außen und innen mit Dornen bewehrten Tibia und dem ebenfalls außen und innen mit unterschiedlich großen Dornen besetzten Femur. Einige Discoidaldornen, aber auch die großen Dornen der inneren Reihe des Femur scheinen mehr oder weniger biegsam zu sein, die Dornenreihen der Tibia jedoch nicht. Ventral finden sich auf Femur und Tibia *Sensilla basiconica* sowie lange *Sensilla trichodea*, deren Basis von einem cuticularen Ring umgeben oder auf einer Seite verdickt ist. Erwachsene *Gongylus*-Weibchen sind in der Lage, auch sehr kleine Beute (*Drosophila* sp.) erfolgreich zu fangen. Der fünfgliedrige Tarsus, der mit zwei Klauen endet, besitzt *Sensilla trichodea* mit asymmetrischer Basis; er spielt beim Beutefang keine Rolle.

**Schlüsselwörter:** Antennendimorphismus, Fangbein, Sensillen, Rasterelektronenmikroskopie, Hochfrequenzvideographie

**Summary:** Males of the Asiatic praying mantis *Gongylus gongylodes* (Empusidae) possess bipectinated antennae, which are considerably longer than the simple, filiform antennae of the female. As judged by their external appearance, the antennae are densely covered with several types of sensilla, i.e. abundant *sensilla basiconica* and *sensilla trichodea* that differ in length and probably possess a distal porus. They are considered as chemoreceptors. The distinct antennal sexual dimorphism allows some speculations, e.g. with respect to mate localisation (the female may attract males by volatile pheromones), habitat structure (relative complex), distribution (sparse and patchy), which have to be proved in the field. The raptorial unit of the prothoracic legs consists of the tibia and the femur, which both exhibit a series of strong spines on their interior and exterior edge. The four discoidal spines of the femur, but also the large spines of its outer series appear more or less flexible, but not the spines of the tibia. At the ventral surface of the femur and to a lesser degree of the tibia there are *sensilla basiconica* and *sensilla trichodea*. The basis of the latter is surrounded by a cuticular wall or possess an asymmetrical base thickened at one side. Adults capture also very small prey such as *Drosophila* sp. The tarsus with five segments and two terminal claws has some *sensilla trichodea*. The tarsus does not play a significant role in prey capture.

**Key words:** antennal sexual dimorphism, raptorial leg, sensilla, scanning electron microscopy, high frequent videography

## 1. Einleitung

*Gongylus gongylodes* (Linnaeus, 1758), die Wandelnde Geige, ist eine in Indien, Sri Lanka, Java, Myanmar, Thailand, Bhutan und Bangladesh beheimatet Fangschrecke. Die Art bewohnt nicht allzu dichte Sträucher und Büsche in heißen und trockenen Gebieten, in denen tagsüber manchmal Temperaturen von über 40 °C erreicht werden. Genauere Freilandbeobachtungen scheinen zu fehlen (Fotos aus dem Freiland in LIEFTINCK 1938), vielleicht auch, weil die Tiere hier gut geschützt und schwer zu finden sind (z. B. WILLIAMS 1904). Auf ihrer Unterseite blau gefärbte, blattähnliche Ausbuchtungen des Prothorax an der Ansatzstelle der Fangbeine, die zentral einen schwarzen Fleck aufweisen und in Ruhestellung gegen die Sonne gerichtet sind, der einem Stiel ähnelnde Prothorax und seitlich schwankende Bewegungen ahmen eine sich im Wind bewegendende Blume nach. Diese soll Beute (Insekten, u.a. Schmetterlinge) anlocken (ANDERSON 1877; WILLIAMS 1904). Darüber hinaus wird vermutet, dass in Verteidigungsstellung die Färbung der prothorakalen Ausbuchtungen, der Femora und der Coxae eine abschreckende Wirkung haben; zudem sollen die Tiere in der Lage sein, mit den Femora der Hinterbeine und den Vorderflügeln Geräusche zu produzieren (WILLIAMS 1904; WILLEY 1906).

Wie alle Vertreter der Empusidae fällt *G. gongylodes* durch einen extremen Geschlechtsdimorphismus der vielgliedrigen Antennen auf. Die 7 bis 8 cm langen Männchen besitzen auffallend vergrößerte, gekämmte Antennen mit zahlreichen Gliedern, während die Antennen der etwas größeren Weibchen – sie erreichen Längen von etwa 9 bis 10 cm – vergleichsweise kurz und eher fadenförmig sind und daher auch weniger Glieder haben. Die kräftig ausgebildeten Fangbeine sind mantidentypisch ausgebildet (u. a. EHRMANN 2002).

Die Literatur gibt keine Auskunft über die antennalen Sensillen von *G. gongylodes*. Darüber hinaus scheint bei Mantiden generell die Ausstattung der Fangbeine mit solchen Sin-

nesorganen weitgehend unbekannt zu sein. Zumindest haben wir in der uns verfügbaren Literatur nichts darüber gefunden.

Im Folgenden beschreiben wir daher die Antennen beider Geschlechter sowie den Fangapparat, d.h. im Wesentlichen Femur und Tibia sowie den Tarsus der Vorderbeine von *G. gongylodes* anhand rasterelektronenmikroskopischer Aufnahmen, um eine Übersicht über die dort vorhandenen Sensillen zu erhalten, und dokumentieren mittels Hochfrequenzvideografie den Fang besonders kleiner Beute.

## 2. Material und Methoden

Zur Verfügung standen zwei tote erwachsene Männchen von *Gongylus gongylodes* sowie ein lebendes Weibchen. Von den Männchen wurden die Vorderbeine und Antennen abgetrennt, in kleinere Stücke zerlegt und unmittelbar auf metallene Objektträger geklebt, mit Gold bedampft und in einem Rasterelektronenmikroskop (REM) Leo 1430 VP (Fa. Zeiss) untersucht. Das gleiche geschah mit jeweils einer Antenne und einem Fangbein des Weibchens. Die Stücke wurden mehrere Stunden in einem Gemisch nach KARNOVSKY (1965) fixiert, vor dem Aufkleben über eine aufsteigende Alkoholstufe entwässert und nach der Kritischen-Punkt-Methode getrocknet.

Der Beuteschlag des Weibchens wurde in einem kleinen Terrarium mit Hilfe einer Hochgeschwindigkeitskamera (Motion Pro 500; Fa. Redlake, Objektiv 65-200 mm Brennweite, Fa. Olympus; Beleuchtung: Primalux 2500 Watt) mit 500 Bildern pro Sekunde aufgezeichnet. Als Beute dienten Tauffliegen (*Drosophila melanogaster*).

## 3. Ergebnisse

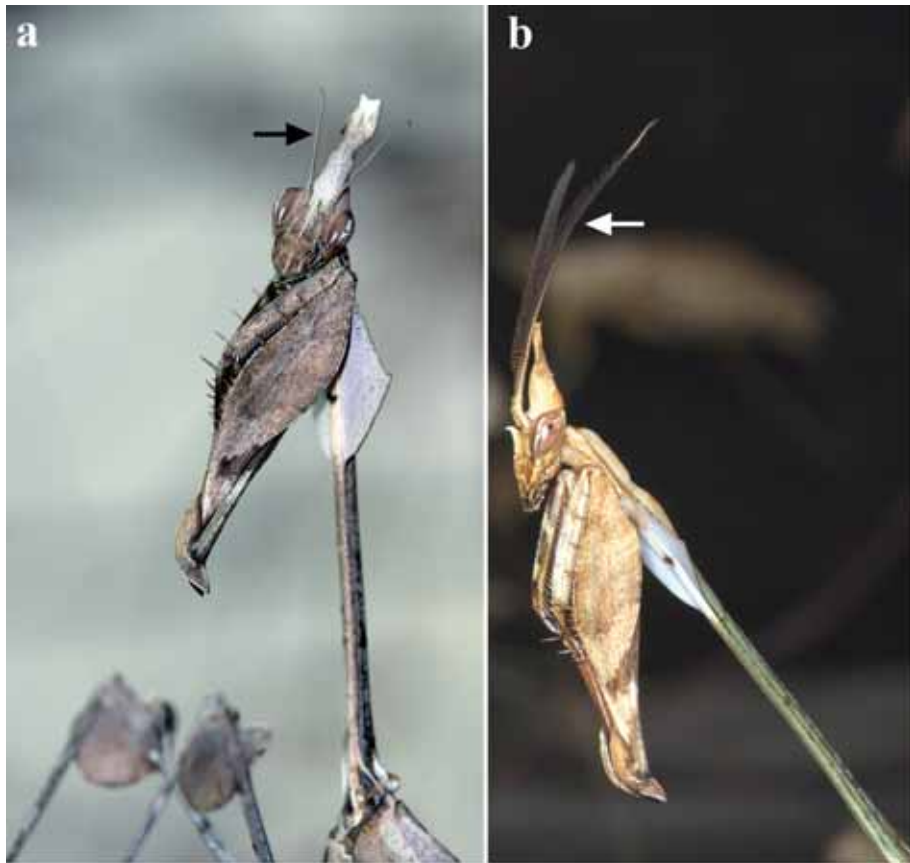
### 3.1. Organisation der Antennen

Die unterschiedlich gestalteten Antennen der beiden Geschlechter von *Gongylus gongylodes*

sind auf den Abbildungen 1 a, b, 2 a und 3 a zu sehen. Die Antenne des Männchens ist extrem vergrößert und doppelt gekämmt, die des Weibchens ist sehr viel kürzer und borstenförmig.

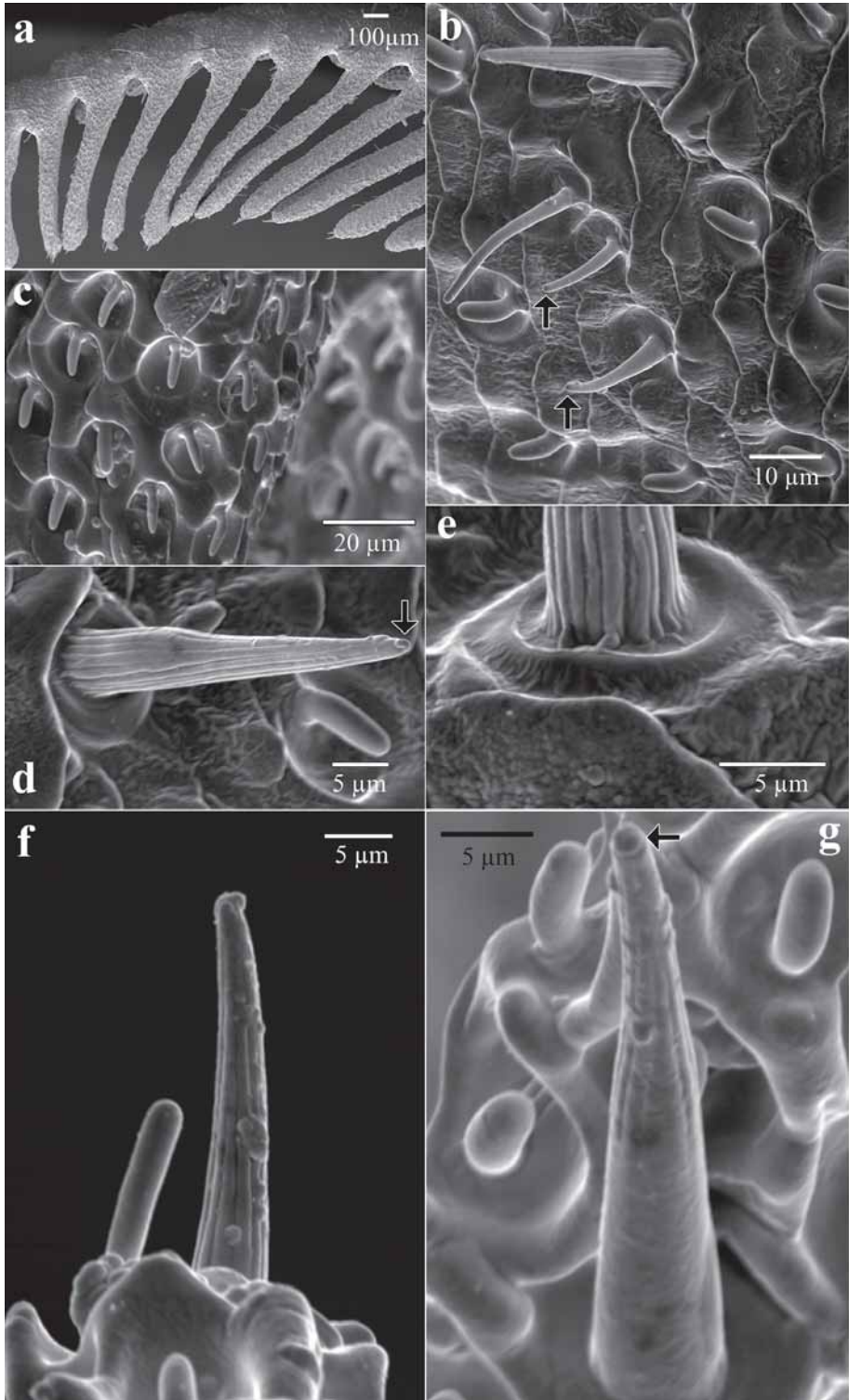
Die Antennen beider Geschlechter besitzen dieselben Typen von Sensillen (Abb. 2, 3). Auf der gesamten Antenne verteilt, beim Männchen auf dem Hauptast auch in Gruppen jeweils im mehr distalen Abschnitt eines

Antennengliedes angeordnet (Abb. 2 a, b), finden sich unterschiedlich lange haarförmige Sensillen (*Sensilla trichodea*). Die kürzeren Haarsensillen sind leicht gebogen, scheinen eine glatte Oberfläche zu besitzen (Abb. 2 b, 3 b) und stehen in der Mitte einer flachen, runden Vertiefung. Die eher einzeln stehenden kräftigeren Sensillen besitzen einen deutlich geriffelten, geraden Schaft (Abb. 2 b, d, e, 3 b, d), deren Basis von einem cuticularen



**Abb. 1:** Vorderkörper von *Gongylus gongylodes* mit Geschlechtsdimorphismus der Antennen (Pfeile). **(a)** Borstenförmige, kurze Antenne des Weibchens. **(b)** Doppelt gekämmte, lange Antenne des Männchens. Man beachte die blau gefärbten flügelartigen Ausbuchtungen des Prothorax an der Ansatzstelle der Vorderbeine. Die Bilder sind gedreht, so dass Kopf und Vorderbeine nach oben zeigen. Fotos: D. SCHULTEN.

**Fig. 1:** Anterior part of the body of *Gongylus gongylodes* showing the antennal sex dimorphism (arrows) of *Gongylus gongylodes*. **(a)** Filiform, short antennae of the female. **(b)** Bipectinated, long antennae of the male. Note the blue prothoracic expansions at the insertion of the raptorial legs. Pictures are rotated so that the head and raptorial legs face upwards. Photos: D. SCHULTEN.



Wall umgeben ist. Die unterschiedlich starke Riffelung des Schaftes sowie das unterschiedliche Aussehen der Basis (vgl. Abb. 2 d, e, 3 b, d) führen wir darauf zurück, dass die Antennenpräparate des Männchens von toten, luftgetrockneten, die des Weibchens aber von frisch fixierten und nach der Kritischen-Punkt-Methode getrockneten Tieren stammen. Alle Haarsensillen haben eine stumpfe Spitze, an der sich wahrscheinlich ein terminaler Porus befindet (Abb. 2 b, d, g, 3 b). Am terminalen Endglied der Antenne findet sich ebenfalls ein langes *Sensillum trichodeum* mit Porus und weniger auffälliger Riffelung des Schaftes (Abb. 2 f, g) sowie ein stumpf endendes *Sensillum trichodeum* (Abb. 2 f). *S. basicanica* sind bei beiden Geschlechtern die häufigsten Sensillen. Sie stehen entweder am Rande (Abb. 2 c, 3 c) oder in der Mitte (Abb. 3 b) einer flachen, glatten kreisförmigen Vertiefung der Cuticula. Bei hoher Auflösung zeigen diese Sensillen ebenfalls längs verlaufende Riefen (Abb. 3 c).

### 3.2. Organisation der Fangbeine

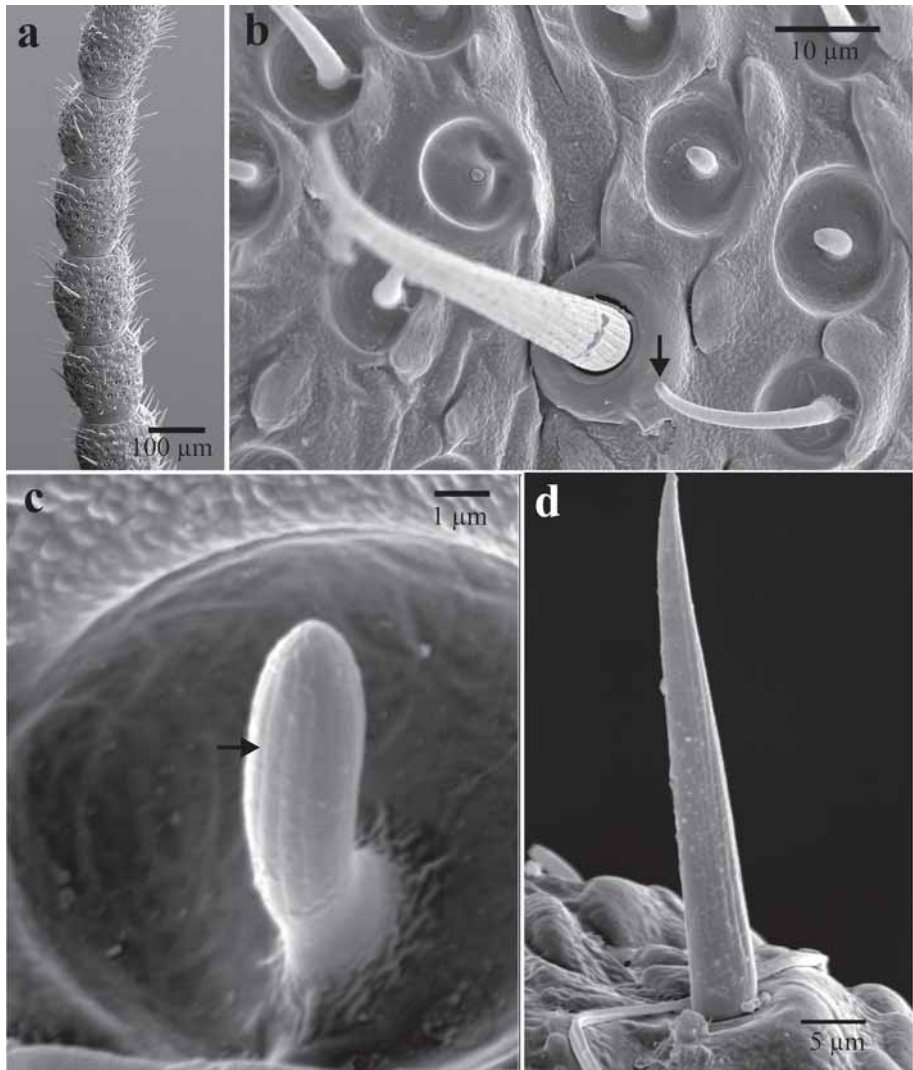
Die Fangbeine beider Geschlechter unterscheiden sich nicht wesentlich. Das Fangbein besteht aus einer relativ langen, beweglich eingelenkten Coxa, dem sich anschließenden kurzen Trochanter (nicht abgebildet), dem großen Femur, der Tibia und dem Tarsus (Abb. 4 a). Das Femur ist länger als die Coxa

und besitzt apikal, wo die Tibia inseriert, den sogenannten Genicularlobus und subapikal eine Putzbürste (Abb. 4 b). Anterodorsal, seitlich der Tibialklaue, inseriert der fünfgliedrige Tarsus, der mit zwei gleichgroßen Krallen endet (Abb. 4 a, c, 5 g). Femur und Tibia bilden den Greifapparat (Abb. 4 a, c). Das Femur besitzt an der Hinterkante eine Vertiefung, die Klauenfurchen, in der die Endklaue der Tibia liegt, wenn diese gegen das Femur gebeugt wird (Abb. 4 d).

Die ventrale Oberfläche des Femurs trägt nahe der Klauenfurchen medial die vier discoidalen Dornen (Abb. 4 e) sowie je eine Reihe dorsaler oder äußerer Dornen (sie sind in Lauerstellung auf der Außenseite) und ventraler oder innerer Dornen (Abb. 4 c). In der inneren Dornenreihe alternieren große und kleine Dornen, und zwar folgen auf einen großen Dorn jeweils drei kleine Dornen. Am proximalen Ende des Femurs liegt nur ein kleiner Dorn zwischen zwei großen Dornen (Abb. 4 d). Die äußere Reihe besitzt wenige große Dornen, zwischen denen jeweils zahlreiche sehr kleine Dornen stehen (Abb. 4 c). Mit Ausnahme dieser kleinen Dornen stehen alle anderen Dornen gewissermaßen auf einem „Sockel“ und sind mehr oder weniger stark mit schräg verlaufenden Riefen versehen (Abb. 4 b, d, e, 5 a). Vor allem auf drei der vier Discoidaldornen finden sich oberhalb des Sockels noch den Schaft des Dorns umgebende zirkuläre Falten (Abb. 4 e). Dies gilt

**Abb. 2:** Sensillen auf der Antenne des Männchens von *Gongylus gongylodes*. (a) Ausschnitt der Antenne mit Hauptast (oben) und Kamm. Man beachte die Gruppen von *Sensilla trichodea* auf den Gliedern des Hauptastes. (b) Ausschnitt aus dem Hauptast mit einer Gruppe gebogener, glatter *S. trichodea* (Pfeile), einem konischen, geriefen *S. trichodeum* (oben) sowie kurzen *S. basicanica*. (c) Ausschnitt aus dem Kamm mit zahlreichen *S. basicanica*. (d) *S. trichodeum* aus Abb. 2 b. (e) Basis des *S. trichodeum* aus Abb. 2 b. (f) Endglied der Antenne mit langem *S. trichodeum* und stumpfem *S. trichodeum* (links). (g) Distales *S. trichodeum* mit terminalem Porus (Pfeil).

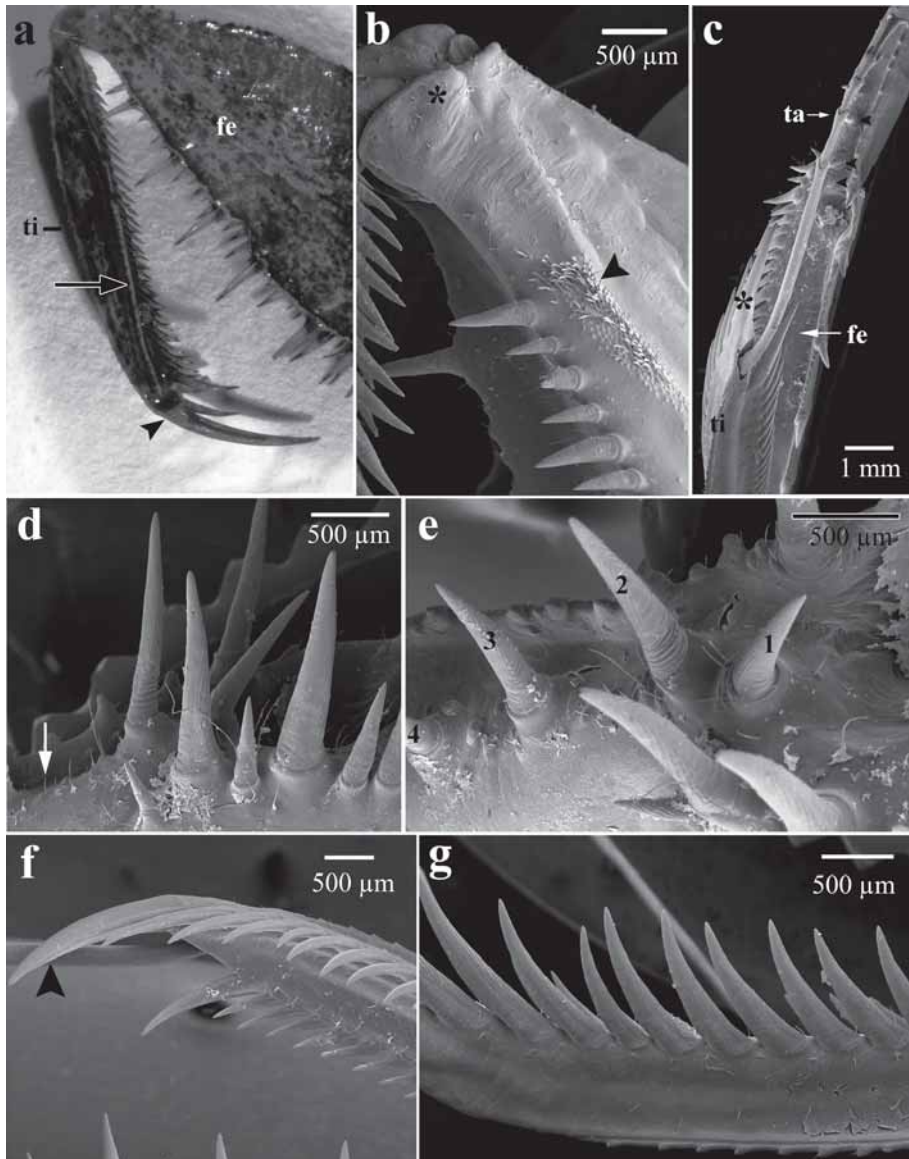
**Fig. 2:** Sensilla of the male antenna of *Gongylus gongylodes*. (a) Part of the bipectinated antenna. Note the groups of *sensilla trichodea* on the main branch. (b) Part of the main branch with bent and smooth *s. trichodea* (arrows), a thicker, grooved *s. trichodeum* (on the top) and short *s. basicanica*. (c) Part of the comb with numerous *s. basicanica*. (d) *S. trichodeum* from fig. 2 b. (e) Basis of the *s. trichodeum* from fig. 2 b. (f) Tip of the antenna with a long *s. trichodeum* and a blunt *s. trichodeum*. (g) Most distal *s. trichodeum* with terminal porus (arrow).



**Abb. 3:** Sensillen auf der Antenne des Weibchens von *Gongylus gongylodes*. (a) Ausschnitt aus der Antenne. (b) Ausschnitt aus einem Antennenglied mit *Sensilla basiconica* und zwei unterschiedlichen *S. trichodea*. Man beachte die unterschiedliche Basis und die stumpfe Spitze des kurzen Sensillum (Pfeil). (c) *S. basiconicum* mit Längsriefen (Pfeil). (d) *S. trichodeum* mit Längsriefung; derselbe Typ wie das große Sensillum in Abb. 3 b.

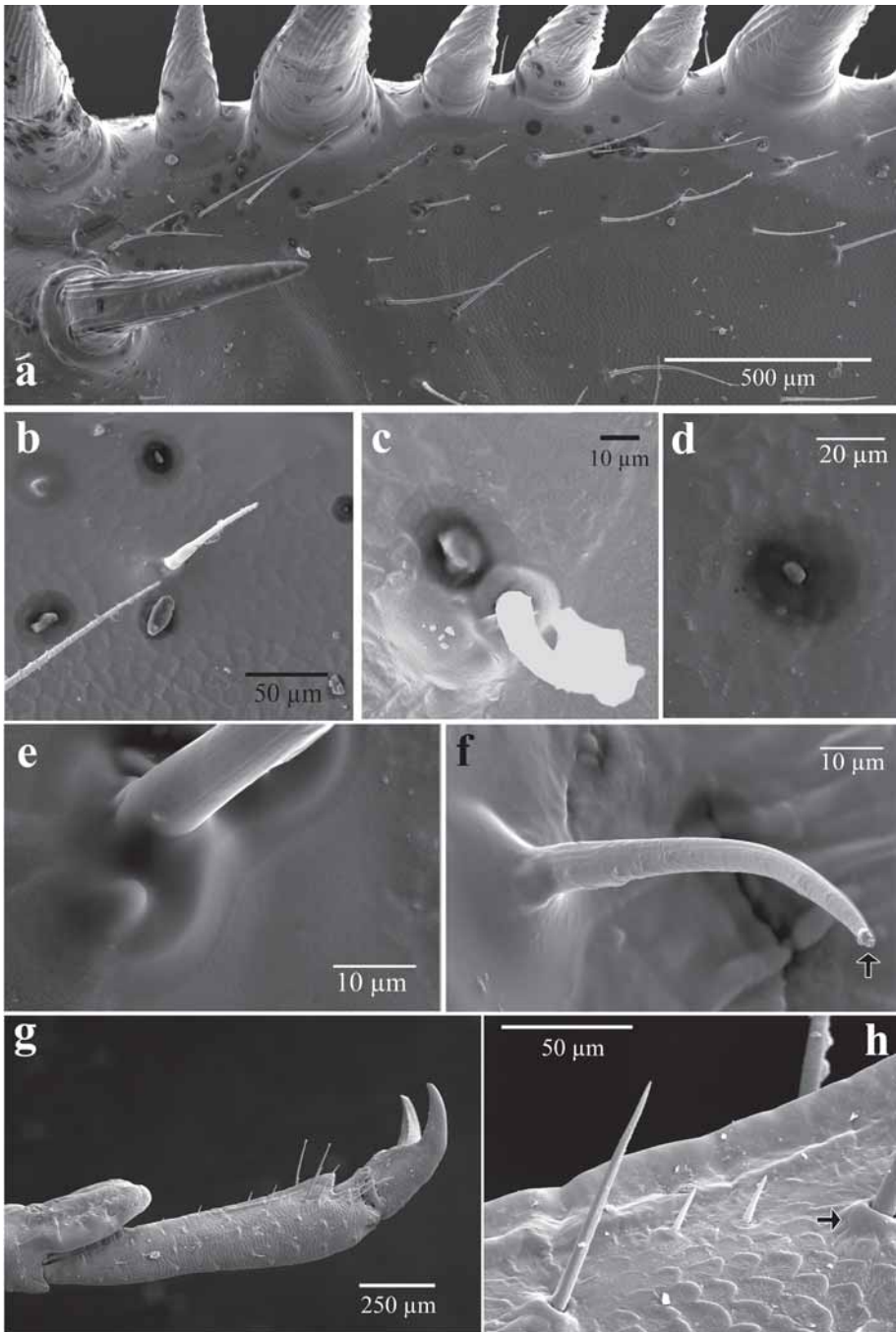
**Fig. 3:** Sensilla of the female antenna of *Gongylus gongylodes*. (a) Part of the antenna showing the segments. (b) Part of a segment with *sensilla basiconica* and two types of *s. trichodea*. Note the different bases and the blunt tip (arrow). (c) *S. basiconicum* with slight longitudinal grooves (arrow). (d) *S. trichodeum* with longitudinal grooves; the same type as the large sensillum in fig. 3b.

the femur (fe) and tarsus (ta); tibial claw (asterisk). Note insertion of the tarsus and the two series of spines on both the tibia and the femur, and the discoidal spines (arrowheads) at the medial basis of the femur. (d) Depression (arrow) in the posterior edge of the femur. (e) Series of four (1-4) discoidal spines. (f) Posterior edge of the tibia with non-movable spines, inner series (on the top); tibial claw (arrowhead). (g) Inner rigid series of tibial spines.



**Abb. 4:** Fangbein von *Gongylus gongyloides*. (a) Femur (fe), Tibia (ti), Tibialklaue (Pfeilkopf) und Tarsus (Pfeil), Lupenaufnahme. (b) Genicularlobus (Stern) und Putzbürste (Pfeilkopf) des Femur. (c) Fangapparat, ventral, mit Tibia (ti) und ventraler Oberfläche des Femur (fe) sowie Tarsus (ta); Tibialklaue (Stern). Man beachte die Einlenkung des Tarsus und die je zwei Dornenreihen auf Tibia und Femur sowie die Discoidaldornen (Pfeilköpfe) an der medialen Basis des Femur. (d) Klauenfurche (Pfeil) an der Hinterkante des Femur. (e) Die vier (1-4) discoidalen Dornen. (f) Hinterkante der Tibia mit starren Dornen, Innenseite (oben) und Tibialklaue (Pfeilkopf). (g) Innere starre Dornenreihe der Tibia.

**Fig. 4:** Raptorial prothoracic leg of *Gongylus gongyloides*. (a) Femur (fe), tibia (ti), tibial claw (arrowhead) and tarsus (arrow); picture taken with the binocular. (b) Genicular lobe (asterisk) and brush (arrowhead) of the femur. (c) Raptorial unit, ventral view, with tibia (ti) and ventral surface of



**Abb. 5:** Sensillen auf dem Femur (a-f) und auf dem Tarsus (g, h) von *Gongylus gongyloides*. (a) Lange *Sensilla trichodea* nahe der inneren Dornenreihe (oben). (b) Mehrere *S. coeloconica* und *S. trichodeum*. (c) *S. coeloconicum* mit benachbartem *S. trichodeum*. (d) *S. coeloconicum*. (e) Basis eines *S. trichodeum*. (f) Schwach gerieftes *S. trichodeum* mit terminalem Porus (Pfeil). (g) Tarsus mit Endklauen und *S. trichodea*. (h) Kurze und lange *S. trichodea* mit ringförmiger Basis.



nicht für die Dornenreihe der Tibia. Auch hier trägt die hintere dicke Kante eine dorsale oder äußere sowie eine ventrale oder innere Reihe spitzer Dornen, doch besitzen diese keinen Sockel (Abb. 4 f, g).

Nahe der Basis der Dornen und zwischen der äußeren und inneren Reihe der Dornen von Tibia und Femur können Sensillen identifiziert werden (Abb. 4 f, 5 a), und zwar leicht längs geriefte, stumpfe *Sensilla trichodea*, die aus unregelmäßig geformten cuticularen Erhebungen entspringen (Abb. 5 e, f) oder eine ringförmige, an einer Seite höhere Basis haben (Abb. 5 c), und kleine *Sensilla coeloconica*, d.h. stiftartige Sensillen in einer runden Vertiefung der Cuticula (Abb. 5 b, c, d).

Der Tarsus hat relativ wenige, kurze und lange, in Richtung Tarsusspitze geneigte *Sensilla trichodea*. Sie haben eine ringförmige Basis, die proximal höher ist als distal (Abb. 5 g, h).

### 3.3. Beutefang

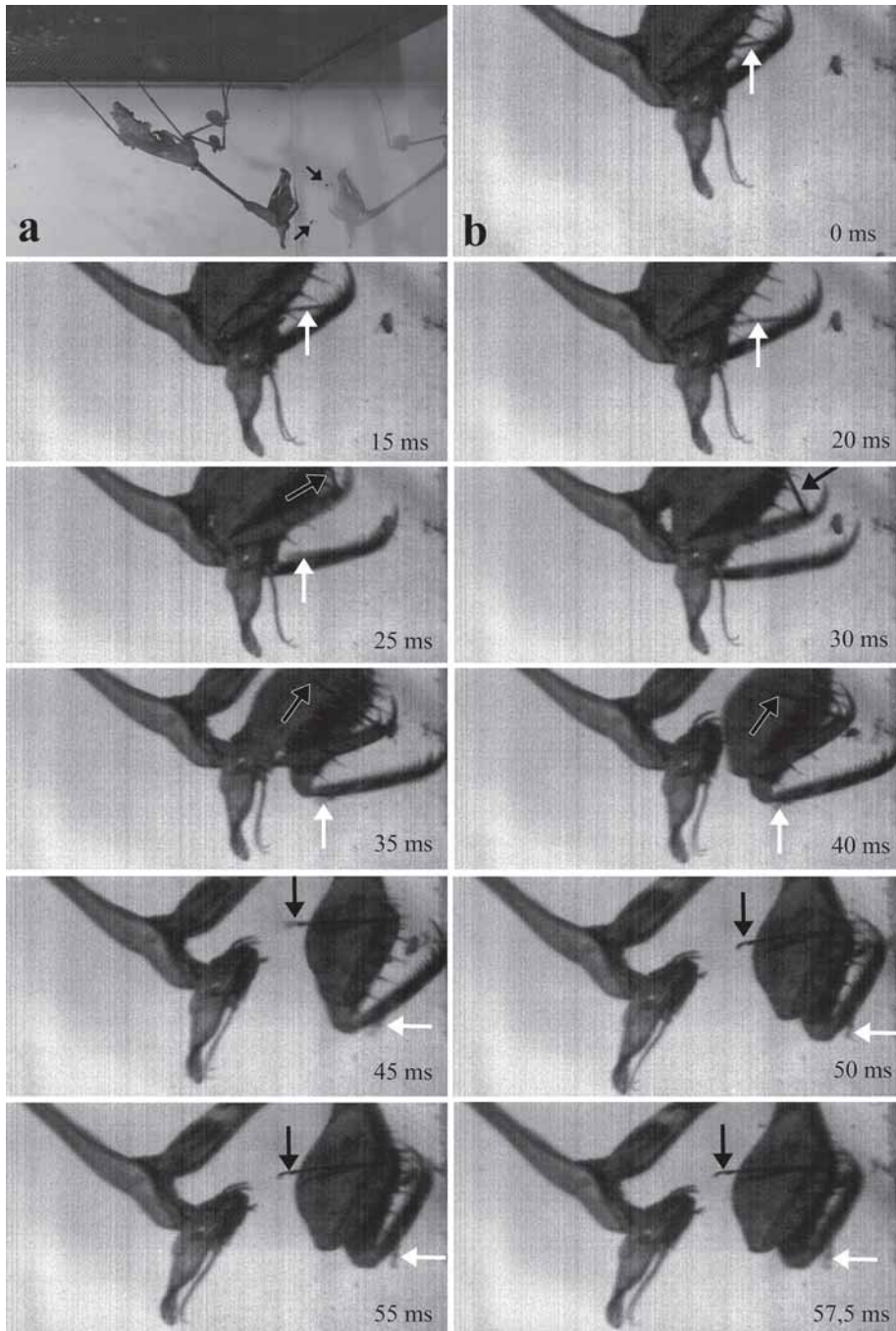
*Gongylus gongylodes* verfolgt beim Beutefang zwar eine „sit-and-wait-Strategie“. Unser Versuchstier streckte, wenn eine Taufliege nicht aus der Sitzhaltung zu erbeuten war, seinen Körper langsam in Richtung Beute. Bei der Annäherung sind die Vorderbeine noch angelegt. Beim Beuteschlag werden Tibia und Femur geöffnet und dann rasch wieder geschlossen. Anhand unserer hochfrequenzvideographischen Aufnahmen dauert das Strecken der Tibia ca. 28 ms und das Schließen schätzungsweise bis 22 ms. Vom Beginn des Beuteschlags bis zum Erreichen der Beute vergingen mindestens 45 ms. Allerdings war wegen der Kleinheit der Beute nicht immer deutlich auszumachen, wann diese ergriffen wurde (vgl. Abb. 6). Dann wurde die zwischen Femur und Tibia

festgehaltene Beute zum Mund geführt und gefressen. Der Tarsus scheint sich während des Beutefangs mehr oder weniger unkontrolliert zu bewegen (Abb. 6).

### 4. Diskussion

Dass die Antennen der Vertreter der Empusidae einen deutlichen antennalen Geschlechtsdimorphismus aufweisen, ist lange bekannt (s. u. a. WOOD-MASON 1878; Zusammenfassungen z. B. bei ROY 1999; EHRMANN 2002). Die Männchen haben längere und doppelt gekämmte Antennen, die auch mehr Platz für Sensillen bieten (u. a. SLIFER 1968). Obwohl bisher keine Zählungen vorliegen, gilt das ganz offensichtlich auch für *Gongylus gongylodes*. Diese Sensillen sind von variabler Gestalt, doch ist davon auszugehen, dass es sich hier ausschließlich oder doch zumindest überwiegend um Chemorezeptoren handelt (SLIFER 1968; HOLWELL et al. 2007). SLIFER (1968) hat die Sinnesorgane auf den unterschiedlich langen Antennen von Weibchen und Männchen der Gattung *Tenodera* (Mantidae) lichtmikroskopisch analysiert. Die Autorin fand hier ausschließlich unterschiedlich lange, dick- und dünnwandige stiftförmige Sinnesorgane mit distaler Öffnung oder winzigen Poren (ähnlich den hier vorgestellten *Sensilla basiconica*). Solche Poren sind charakteristisch für Chemorezeptoren (vgl. STEINBRECHT 1999), aber wohl präparationsbedingt im rasterelektronenmikroskopischen Bild nicht immer zu sehen. Mit Hilfe transmissionselektronenmikroskopischer oder elektrophysiologischer Untersuchungen könnten diese Sensillen eindeutiger charakterisiert werden, doch liegen solche Befunde für Mantiden unseres Wissens nicht vor. Wir halten dennoch die über-

**Fig. 5:** Sensilla of the femur (a-f) and the tarsus (g, h) of *Gongylus gongylodes*. (a) Long *sensilla trichodea* near the inner row of spines (on the top). (b) Several *s. coeloconica* and a single *s. trichodeum*. (c) *S. coeloconicum* with adjacent *s. trichodeum*. (d) *S. coeloconicum*. (e) Basis of a *s. trichodeum*. (f) Slightly grooved *s. trichodeum* with a terminal porus (arrow). (g) Tarsus with claws and *s. trichodea*. (h) Short and long *s. trichodea* with a circular basis.



**Abb. 6:** *Gongylus gongyloides* fängt eine Taufliege (*Drosophila melanogaster*; Pfeile); Hochfrequenzvideographie, 400 Bilder pro Sekunde. (a) Übersicht. *D. melanogaster* (Pfeile). (b) Der Beuteschlag mit beiden Vorderbeinen beginnt bei 0 ms; die Beute ist bei 45 ms erreicht. Man beachte die sich frei und ungeordnet bewegenden Tarsen (schwarzer und weißer Pfeil).

wiegende Anzahl der Sinnesorgane für Chemorezeptoren; eine zusätzliche mechanorezeptive Funktion ist zumindest für einige Haarsensillen mit langem, beweglichem Schaft und eingelenkter Basis nicht auszuschließen (vgl. auch HOLWELL et al. 2007). Chemorezeption spielt eine zentrale Rolle bei der Geschlechterfindung, da die Weibchen vieler Mantiden-Arten offensichtlich Pheromone produzieren, die die Männchen anlocken. Dafür sprechen die zahlreichen, sehr wahrscheinlich chemosensitiven Sensillen auf den Antennen der Männchen, das Verhalten von Männchen verschiedener Arten, die aktiv nach den Weibchen suchen, sowie spezielle Positionen („calling positions“), welche die Weibchen einnehmen, um ihre Pheromone abzugeben (u. a. ROBINSON & ROBINSON 1979; EHRMANN 2002; GEMENO et al. 2005; PEREZ 2005; Zusammenfassung bei MAXWELL 1999). Kürzlich ist auch ein solches Pheromon identifiziert worden (HURD et al. 2004). Dies ist zwar bei *G. gongyloides* noch nicht näher untersucht worden, doch dürften hier ähnliche Verhältnisse vorliegen. Dafür sprechen das Vorhandensein einer im Vergleich zu Weibchen größeren Anzahl von Chemorezeptoren auf den Antennen der Männchen sowie Beobachtungen im Terrarium, die belegen, dass die Tiere eine „calling position“ einnehmen (S. THEISEN, mdl. Mitteilung), bei der sie offenbar flüchtige Sexualpheromone abgeben. Das erklärt allerdings nicht das Vorkommen von immer noch relativ zahlreichen Chemorezeptoren auf den Antennen des Weibchens (SLIFER 1968).

Untersuchungen an zwei Mantiden-Arten mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen und Jagdstrategien (*Pseudomantis albobimbrata*: „sit-and wait“; *Ciulfina biseriata*: gelegentlich aktiver Jäger) haben gezeigt,

dass die Antennen der Männchen von *P. albobimbrata* deutlich länger als die der Weibchen und mit einigen kurzen *Sensilla trichodea* sowie zahlreichen *S. basiconica* bedeckt waren, während die Antennen der Weibchen nur unterschiedlich lange *S. trichodea* trugen. Bei *C. biseriata* waren die Antennen der beiden Geschlechter etwa gleich lang und besaßen lediglich kurze und lange *S. trichodea* (HOLWELL et al. 2007). Die Haarsensillen wurden als Kontaktchemorezeptoren mit möglicherweise mechanosensorischer Funktion, die gerieften *S. basiconica* als Geruchsrezeptoren angesehen (vgl. dazu auch ZACHARUK 1985; STEINBRECHT 1999).

Aus ihren Ergebnissen und Versuchen zur Partnerwahl sowie Angaben zum Lebensraum dieser beiden Arten schlossen die Autoren unter anderem, dass Mantiden-Arten, die chemische Signale über lange Distanzen aussenden (das Vorkommen zahlreicher antennaler Chemorezeptoren und das Verhalten von *G. gongyloides* sprechen dafür, s.o.), relativ komplexe Habitate bewohnen (die eine visuelle Kommunikation behindern) und eine lückenhafte Verbreitung haben, die eine Anlockung der flugfähigen Männchen über größere Entfernungen notwendig macht. Dies dürfte zumindest teilweise auch für *G. gongyloides* gelten; doch liegen für diese Art keine diesbezüglichen Beobachtungen vor. Darüber hinaus könnte – so vermuten die Autoren – die reiche Ausstattung der Männchen mit Chemorezeptoren auch für einen ausgeprägten sexuellen Kannibalismus sprechen, da Weibchen die angelockten Männchen fressen könnten.

Die Vorderextremitäten von *G. gongyloides* sind zu Fangbeinen vom femorotibialen Typ umgewandelt, die einen Beutschlag über längere Entfernungen ermöglichen. Allerdings dürfte die maximale Entfernung für den Beu-

**Fig. 6:** *Gongylus gongyloides* strikes *Drosophila melanogaster* (arrows); high speed videography, 400 frames per second. (a) Overview; *D. melanogaster* (arrows). (b) The strike with both forelegs begins approximately at 0 ms; the prey is touched approximately at 45 ms. Note the freely moving tibiae (black and white arrows).

teschlag die Körperlänge des Räubers nicht überschreiten (z. B. CORRETTE 1990; PRETE et al. 1990). Unter anderem sind die einzelnen Beinabschnitte verlängert und Femur sowie Tibia besitzen kräftige Dornen, die die Beute zwischen beiden Beinabschnitten festhalten (vgl. FRANTSEVICH 1998).

Sieht man einmal von den beweglichen Dornen des Femur ab (s. u.), findet sich über die Ausstattung des „Greifapparates“ mit Sensillen in der Literatur nichts. Nach dem äußeren Erscheinungsbild sind auf Femur und Tibia im Wesentlichen verschiedene *Sensilla trichodea* und *S. coelonica* zu unterscheiden, die wohl ebenfalls Chemorezeptoren evtl. z. T. kombiniert mit Mechanorezeptoren repräsentieren. Im Vergleich zu anderen Fangbeinen prinzipiell ähnlicher Bauart, z. B. von Wasserkorpionen (vgl. CLOAREC 1973; GREVEN & BRENNER 2005, hier auch weitere Literatur), fällt aber die relativ geringe Anzahl von Sinnesorganen bei *G. gongyloides* und anderen Mantiden (unpublizierte Beobachtungen) auf. Vielleicht ist eine genauere Prüfung der Beute bereits im Greifapparat von untergeordneter Bedeutung. Der Tarsus scheint beim Fang offenbar überhaupt keine Rolle zu spielen, da er sich nach unseren Videoaufnahmen dabei mehr oder weniger unkontrolliert hin und her bewegt. CORRETTE (1990) erwähnt lediglich, dass der Tarsus bei der Fortbewegung benutzt wird, aber während des Beutefangs „zurückgezogen“ wird.

Generell dienen die Dornen wohl dem Festhalten größerer Beute oder verhindern, dass kleine Beute aus dem Greifapparat flieht, weil die ineinander greifenden Dornen von Femur und Tibia eine Art „Käfig“ bilden. Lange Dornen an Femur und Tibia wie bei *G. gongyloides* sollen auf das Fangen von Fluginsekten, kurze Dornen auf den Fang laufender Beute hindeuten (EHRMANN 2002).

Die starken, dichtstehenden Dornen an den ventralen und dorsalen Rändern der Tibia sind stark (COPELAND & CARLSON 1977; LOXTON & NICHOLLS 1979). Das gilt offenbar auch für die Dornen der Hinterkante des Femur,

während drei der Discoidaldornen sowie zumindest die größeren Dornen der Vorderkante auch bei *G. gongyloides* gebeugt werden können. Amputationsversuche an *Hierodula membranacea* haben gezeigt, dass der größte Dorn aus der Reihe der Discoidaldornen sowie die Tibialklaue den Spalt (potenzieller Fluchtwinkel der Beute) zwischen Tibia und Femur verkleinern, wenn beide aufeinander geschlagen werden (LOXTON & NICHOLLS 1979). Darüber hinaus sollen die großen, beweglichen Dornen auf dem Femur auch als Mechanorezeptoren dienen. Sie werden von der ergriffenen Beute niedergedrückt, sorgen dafür, dass die Beugung der Tibia gegen das Femur erhalten bleibt und signalisieren, dass der Beuteschlag erfolgreich war (COPELAND & CARLSON 1977). Eindeutige morphologische Befunde für eine mechanosensorische Funktion dieser Dornen fehlen bisher.

Unsere Hochfrequenz-Videoaufnahmen sollten lediglich dazu dienen, den Beutefang von *G. gongyloides* zu illustrieren. Eine genaue Analyse war nicht geplant, zumal der Beutefang von Mantiden schon seit Jahrzehnten mit modernsten Methoden untersucht wird (Zusammenfassung bei PRETE et al. 1999; PRETE & HAMILTON 1999). Eine exakte Beschreibung der Bewegungsabfolge von *Tenodera aridifolia* beim Beutefang gibt u. a. CORRETTE (1990). *G. gongyloides* ist ganz offensichtlich eine polyphage Art mit einem breiten Beutespektrum – als Beutetiere für Erwachsene geben Züchter relativ große fliegende Insekten (u. a. Libellen und Schmetterlinge) an –, zu dem aber auch kleinste Insekten, z. B. *Drosophila* sp., zählen. Beim Lauern auf Beute („sit-and-wait“-Strategie) muss keine allzu große Energie aufgewendet werden, wie dies für andere Mantiden, die Lauerjäger sind, diskutiert wird (vgl. MATSURA & INOUE 1999). IWASAKI (1990) hat allerdings für *Tenodera aridifolia* gezeigt, dass die Hinwendung zur Beute und das Zuschlagen stark von deren Volumen (und damit vom Energiegehalt) abhängt, dass es also eine optimale Beutegröße zu geben scheint. Beim Beuteschlag werden Tibia und

Femur geöffnet und rasch wieder geschlossen.. Das Schließen ist die kürzeste Handlung beim Beutefang und dauerte bei der angebotenen Beute (*Drosophila melanogaster*) bis 22 ms. Die Zeit entspricht in etwa der, die bei anderen Mantiden für größere Beutetiere bestimmt wurde. Die für den gesamten Beuteschlag ermittelte Zeit, also vom Beginn der Coxa-Bewegung bis zum Ergreifen der Beute zwischen Tibia und Femur, ist nur grob abzuschätzen, da das Ergreifen wegen der Kleinheit kaum zu erkennen war. Die oben angegebene Zeit von 45 ms liegt im unteren Bereich der Größenordnung, die beispielsweise Gottesanbeterinnen benötigen, um größere Beute zu schlagen (40-70 ms; vgl. u. a. MITTELSTAEDT 1957; ROEDER 1960; CORRETTE 1990).

### Danksagung

Wir danken ganz herzlich Herrn D. SCHULTEN (Aquazoo-Löbbecke Museum Düsseldorf) für das Weibchen von *Gongylus gongyloides* sowie die Abbildungen 1 a und b, Herrn stud. rer. nat. A. DOMRÖSE (Düsseldorf) für zwei luftgetrocknete Männchen und Herrn Dipl. Biol. S. THEISEN (Düsseldorf) für Auskünfte zum Fortpflanzungsverhalten dieser Art.

### Literatur

- ANDERSON, J. (1877): Note on the floral simulation of *Gongylus gongyloides*, Linné. Proceedings of the Asiatic Society of Bengal: 193-195.
- CLOAREC, A. (1973): Structure sensori-nerveuse de la patte prothoracique de *Ranatra linearis* adulte (Insecta Hétero-ptère). forma et functio 6: 247-278.
- COPELAND, J., & CARLSON, A.D. (1977): Prey capture in mantids: prothoracic tibial flexion reflex. Journal of Insect Physiology 23: 1151-1156.
- CORRETTE, B.J. (1990): Prey capture in the praying Mantis *Tenodera aridifolia sinensis*. Coordination of the capture sequence and strike movements. Journal of experimental Biology 148: 147-180.
- EDMUNDS, M. (1975): Courtship, mating, and possible sex pheromones in three species of Mantodea. Entomologists Monthly Magazine 111: 53-57.
- EHRMANN, R. (2002): Mantodea. Gottesanbeterinnen der Welt. Natur und Tier-Verlag GmbH, Münster
- FRANTSEVICH, L. (1998): The coxal articulation of the insect striking leg: A comparative study. Journal of Morphology 236: 127-138.
- GEMENO, C., CLARAMUNT, J., & DASCA, J. (2005): Nocturnal calling behaviour in mantids. Journal of Insect Behavior 18: 389-403.
- GREVEN, H., & BRENNER, M. (2007). Sensillen auf den Fangbeinen von *Nepa cinerea* (Heteroptera) und Anmerkungen zum Beutefang. Entomologie heute 19, 115-127.
- HOLWELL, G.I., BARRY, K., & HERBERSTEIN, M.E. (2007): Mate location, antennal morphology, and ecology in two praying mantids (Insecta: Mantodea). Biological Journal of the Linnean Society 91: 307-313.
- HURD, L.E., PRETE, F.R., JONES, T.H., SINGH, T.B., CO, J.E., & PORTMAN, R.T. (2004): First identification of a putative sex pheromone in a praying mantid. Journal of Chemical Ecology 30: 155-166.
- IWASAKI, T. (1990): Predatory behavior of the praying mantis, *Tenodera aridifolia*. I. Effect of prey size on prey recognition. Journal of Ethology 8: 75-79.
- KARNOVSKY, M.J. (1965): A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. Journal of Cell Biology 27: 137A.
- LIEFTINCK, M.A. (1938): Eenige Bijzonderheden over *Gongylus gongyloides* (L.) (Orth., Mantidae). Entomologische Mededelingen van Nederlandsch-Indie 4 (3/4): 48-53.
- LOXTON, R.G., & NICHOLLS, I. (1979): The functional morphology of the praying mantis forelimb (Dictyoptera: Mantodea). Zoology of the Linnean Society 66:185-203.
- MATSURA, T., & INOUE, T. (1999): The ecology and foraging strategy of *Tenodera angustipennis*. Pp.61-68 in: PRETE, F.R., WELLS, H., WELLS, P.H., & HURD, L.E. (eds): The praying mantids. Johns Hopkins University Press, Baltimore, London.

- MAXWELL, M.R. (1999): Mating behavior. Pp.69-89 in: PRETE, F.R., WELLS, H., WELLS, P.H., & HURD, L.E. (eds): The praying mantids. Johns Hopkins University Press, Baltimore, London
- MITTELSTAEDT, H. (1957): Prey capture in mantids. Pp. 51-57 in: Scheer, B. (ed.): Recent advances in invertebrate physiology. University of Oregon Publications; Oregon.
- PEREZ, B. (2005): Calling behaviour in the female praying mantis, *Hierodua patellifera*. *Physiological Entomology* 30: 42-47.
- PRETE, F.R., KLIMEK, C.A., GROSSMAN, S.P. (1990): The predatory strike of the praying mantis, *Tenodera aridifolia sinensis* (Sauss.). *Journal of Insect Physiology* 36: 561-565.
- PRETE, F.R., & HAMILTON, K. (1999): Prey capture. Pp.194-223 in: PRETE, F.R., WELLS, H., WELLS, P.H., & HURD, L.E. (eds): The praying mantids. Johns Hopkins University Press, Baltimore, London.
- PRETE, F.R., WELLS, H., WELLS, P.H., & HURD, L.E. (eds. 1999): The praying mantids. Johns Hopkins University Press, Baltimore, London.
- ROBINSON, M.H., & ROBINSON, B. (1979): By dawn's early light: Matutinal mating and sex attractants in a neotropical mantid. *Science* 205, 825-827.
- ROEDER, K.D. (1960): The predatory and display strikes of the praying mantis. *Medical and Biological Illustration* 10: 172-178.
- ROY, R. (1999): Morphology and taxonomy. Pp. 19-40 in: PRETE, F.R., WELLS, H., WELLS, P.H., & HURD, L.E. (eds): The praying mantids. Johns Hopkins University Press, Baltimore, London.
- SLIFER, E.H. (1968): Sense organs on the antennal flagellum of a praying mantis, *Tenodera angustipennis*, and two related species (Mantodea). *Journal of Morphology* 124: 105-116.
- STEINBRECHT, R.A. (1999): Olfactory receptors. Pp. 155-176 in: Eguchi, E., & Tominaga, Y. (eds): Atlas of arthropod sensory receptors. Springer; Tokyo.
- WILLEY, A. (1906): Stridulation of *Gongylus gongyloides*. *Spolia Zeylanica* 3: 226-227.
- WILLIAMS, C.E. (1904): Notes on the life history of *Gongylus gongyloides*, a mantis of the tribe empusides and a floral simulator. *Transactions of the Royal Entomological Society of London (Part I)*: 125-137.
- WOOD-MASON, J. (1878): On the difference in the form of the antennae between the males of *Idolomorpha* and those of other genera of Empusidae, a subfamily of Mantidae. *Transactions of the Royal Entomological Society of London (Part IV)*: 259- 262.
- ZACHARUK, R.Y. (1985): Antennae and sensilla. Pp. 1-69 in: KERKUT, G.A., & GILBERT, L.I. (eds): *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press; Oxford.

Prof. Dr. Hartmut Greven  
 Marcel Brenner  
 Institut für Zoomorphologie und Zellbiologie  
 Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf  
 Universitätsstr. 1  
 D-40225 Düsseldorf  
 E-Mail: greven@uni-duesseldorf.de