Drei aussergewöhnliche Beobachtungen zum Fortpflanzungsverhalten der Libellen

Autor(en): **Wildermuth, Hansruedi**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel**

Band (Jahr): **34 (1984)**

Heft 4

PDF erstellt am: **01.06.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-1042588

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Entom. Gesellschaft Basel 34 (4) : 121-129 ; Dezember 1984

Drei aussergewöhnliche Beobachtungen zum Fortpflanzungsverhalten der Libellen

Hansruedi WILDERMUTH

Mythenweg 20, CH-8620 Wetzikon

Abstract

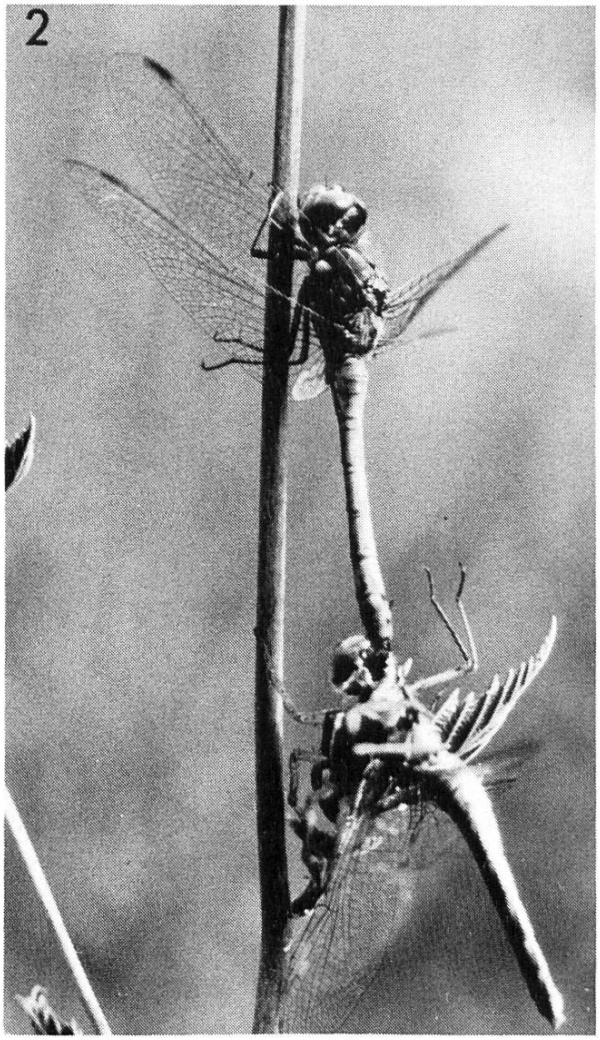
Three extraordinary observations concerning reproductive behaviour of dragonflies are described. (1) An ovipositing pair of *Sympetrum striolatum*, the female of which had been killed by a large spider, was seen at a pond in north-eastern Switzerland. The insects made normally looking egg-laying movements, in tandem formation, with the feeding spider still attached to the female's thorax. During the procedure the male lost all but the head of its mate, as well as the spider. Nevertheless the animal went on making oviposition movements for a while. (2) A triple-connection of *Aeshna affinis* was observed in southern France, consisting of a male attached to the head of a female participating in a copulation wheel. This type of triple-connection has so far not been described. (3) A heterospecific pairing including copulation could be photographed in south-eastern France. The pair consisted of a male *Calopteryx haemorrhoidalis* and a female *C. splendens*, a species combination not known so far. The described examples of defective actions are discussed as "natural experiments" which may contribute to the understanding of the normal reproductive behaviour.

Bei Tieren, deren Verhaltensweisen zum grossen Teil angeboren sind, kommt es immer wieder einmal zu "fehlerhaften" Handlungen. Im Rahmen des Fortpflanzungsverhaltens sind es oft Erbkoordinationen, die – bezogen auf die jeweilige Situation – zwecklos erscheinen und dem Prinzip der Fitness zuwiderlaufen, weil die Individuen ihr genetisches Material nicht vererben können. Für den Biologen sind solche "Unglücksfälle" oft bedeutsam, indem sie – gewissermassen als zufällige "Natur-Experimente" – zum Verständnis des Normalverhaltens beitragen können. In diesem Sinn sollen auch die nachfolgenden Beobachtungen verstanden werden.

Eiablage eines *Sympetrum*-Tandems mit totem Weibchen

An einem neugeschaffenen Moorweiher im Böndlerriet bei Wetzikon ZH beobachtete ich am 3.9.1984 um 13 Uhr die Fortpflanzungsaktivitäten

1


2

3

der Libellen. Dabei fiel ein eierlegendes Paar von *Sympetrum striolatum* durch sein besonderes Verhalten auf. Bei den typischen Wippbewegungen, die das Tandem im Flug ausführte, machte das Weibchen einen leblosen Eindruck, indem es schwerfällig hin und her baumelte. Nach etwa einer halben Minute setzte sich das Paar 15 Meter neben dem Weiher an eine Spierstaude, wo es sich genauer beobachten und fotografieren liess. Dabei stellte sich heraus, dass das Weibchen tatsächlich tot war. Auf seinem Thorax sass eine mittelgrosse Raubspinne (*Dolomedes fimbriatus*), welche die Cheliceren in die Gelenkshaut hinter dem Kopf ihres Opfers eingeschlagen hatte (Abb. 1). Die Spinne wurde im Flug mitgetragen. Offenbar liess sie sich beim Fressen durch die Bewegungen der Libelle überhaupt nicht stören. Nach etwa einer Minute versuchte diese wegzufliegen. Es gelang aber nicht, weil die Spinne sich mittlerweile am Pflanzenstengel verankert hatte. Das Männchen unternahm mehrere erfolglose Startversuche, wobei es mit schwirrenden Flügelschlägen frei in der Luft stand. Schliesslich klammerte es sich an das Weibchen und biss es mit hörbarem Knacken in den Kopf ohne sich indessen abzukoppeln (Abb. 3). Nach einer Weile streckte es sich, um kurz darauf erneut am Weibchen zu knabbern. Im Verlauf dieses Vorgangs wurde der Kopf des Weibchens um 180° gedreht (Abb. 2).

Nach weiteren Startbemühungen gelang es dem Männchen schliesslich, sich samt Weibchen und Spinne loszureissen. Es flog zum Weiher zurück, wo es mit der "Eiablage" fortfuhr (Abb. 4A). Darauf entfernte es sich, erschien aber nach kurzer Zeit wieder. Inzwischen hatte es Spinne und Weibchen verloren, hielt aber dessen Kopf noch immer mit den Abdominalanhängen fest und führte allein die charakteristischen Flugbewegungen aus, die sonst bei eierlegenden Tandems und Einzelweibchen zu sehen sind (Abb. 4B). Nach etwa 15 Sekunden verschwand die Libelle endgültig.

Der Handlungsablauf zeigt, dass das *Sympetrum*-Männchen weder den Tod noch den fast vollständigen Verlust des Weibchens "realisierte". Offenbar genügten die bei der Umklammerung des Partners entstandenen taktilen Reize, um das genetisch fixierte Programm zum Eiablageverhalten normal ablaufen zu lassen. Die exophytische Eiablage aus der Luft in

---

Abb. 1. Tandem der Grossen Heidelibelle (*Sympetrum striolatum*). Das Weibchen wird von einer Raubspinne (*Dolomedes fimbriatus*) ausgesogen. Vermutlich wurde das Paar beim Ausruhen auf einer Pflanze überfallen.
Abb. 2. Die Spinne hat am Pflanzenstengel Fuss gefasst. Während mehrerer erfolgloser Startversuche des Libellenmännchens wurde dem Weibchen der Kopf um 180° gedreht.
Abb. 3. Das Libellenmännchen beisst seine Partnerin in den Kopf, während die Spinne weitersaugt.

Tandemstellung ist charakteristisch für *Sympetrum*-Arten (Corbet, 1962). Bei *S. striolatum* folgt sie – wie bei anderen Vertretern der Gattung auch – kurz auf die Kopulation. Nach geraumer Zeit löst sich das Männchen vom eierlegenden Weibchen. Dieses fährt dann mit der Eiablage fort, und zwar mit den gleichen wippenden Flugbewegungen wie in der Tandem-Stellung und wird währenddessen von seinem Mänchen noch eine Zeitlang bewacht. Bei der Eiablage des verkoppelten Paares stellt sich nun die Frage, welcher der beiden Partner die führende Rolle spielt. Nach Blitzlichtaufnahmen freifliegender Paarungsräder von *S. danae* stellte Jurzitza (1973) fest, dass das Weibchen während des Fluges inaktiv ist. Dies ist aber im Fall eierlegender Tandems anders. Mindestens während des Rüttelfluges können beim Weibchen dieselben Flügelbewegungen beobachtet werden wie beim Männchen. Dass dem Männchen – wie bereits Moore (1952) vermutete – trotzdem eine führende Rolle zukommen muss, zeigt die Tatsache, dass es auch mit einem toten Weibchen oder sogar nur mit dessen Kopf am Abdomenende typische Eiablagebewegungen aufführt. Zum selben Schluss kam Eda (1976) aufgrund einer ähnlichen Beobachtung an *Sympetrum frequens*.

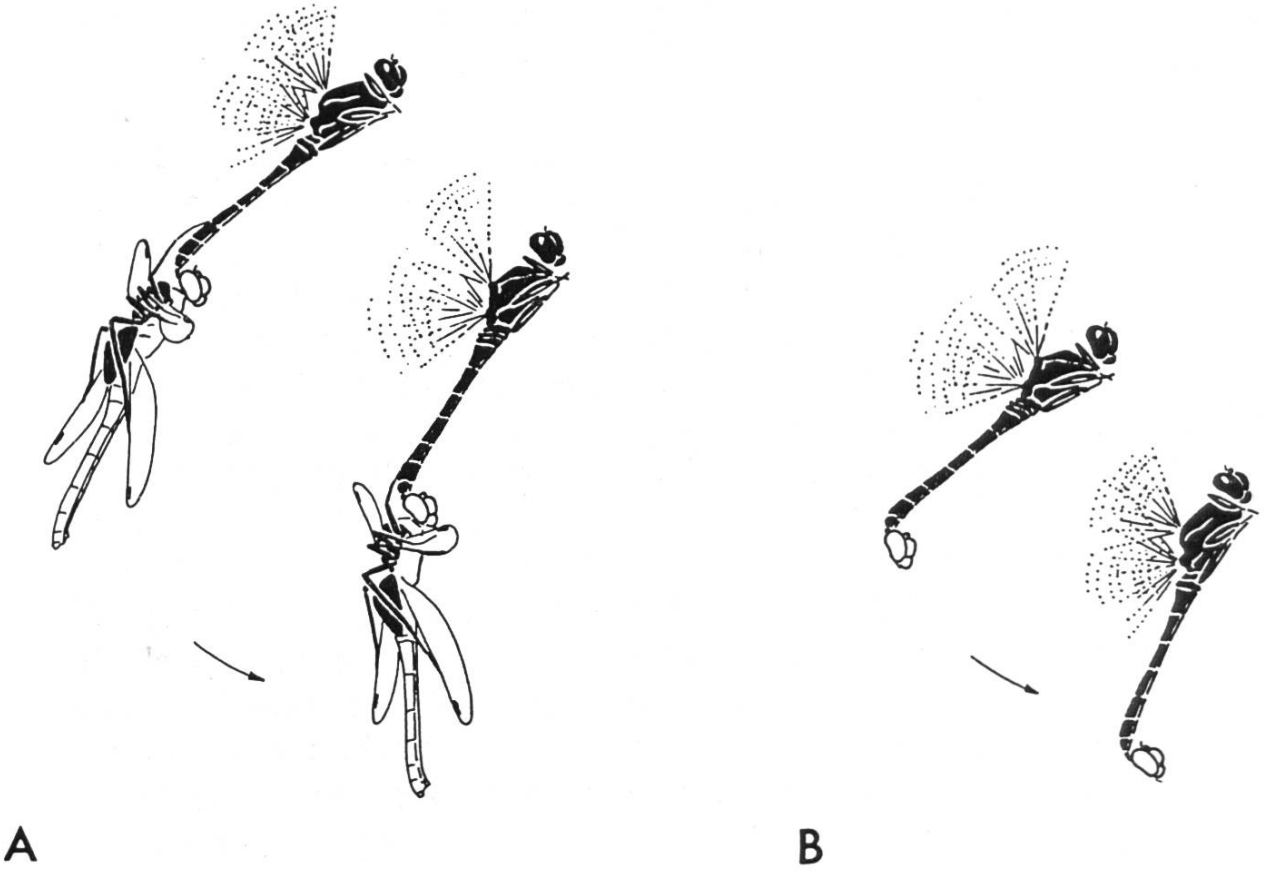
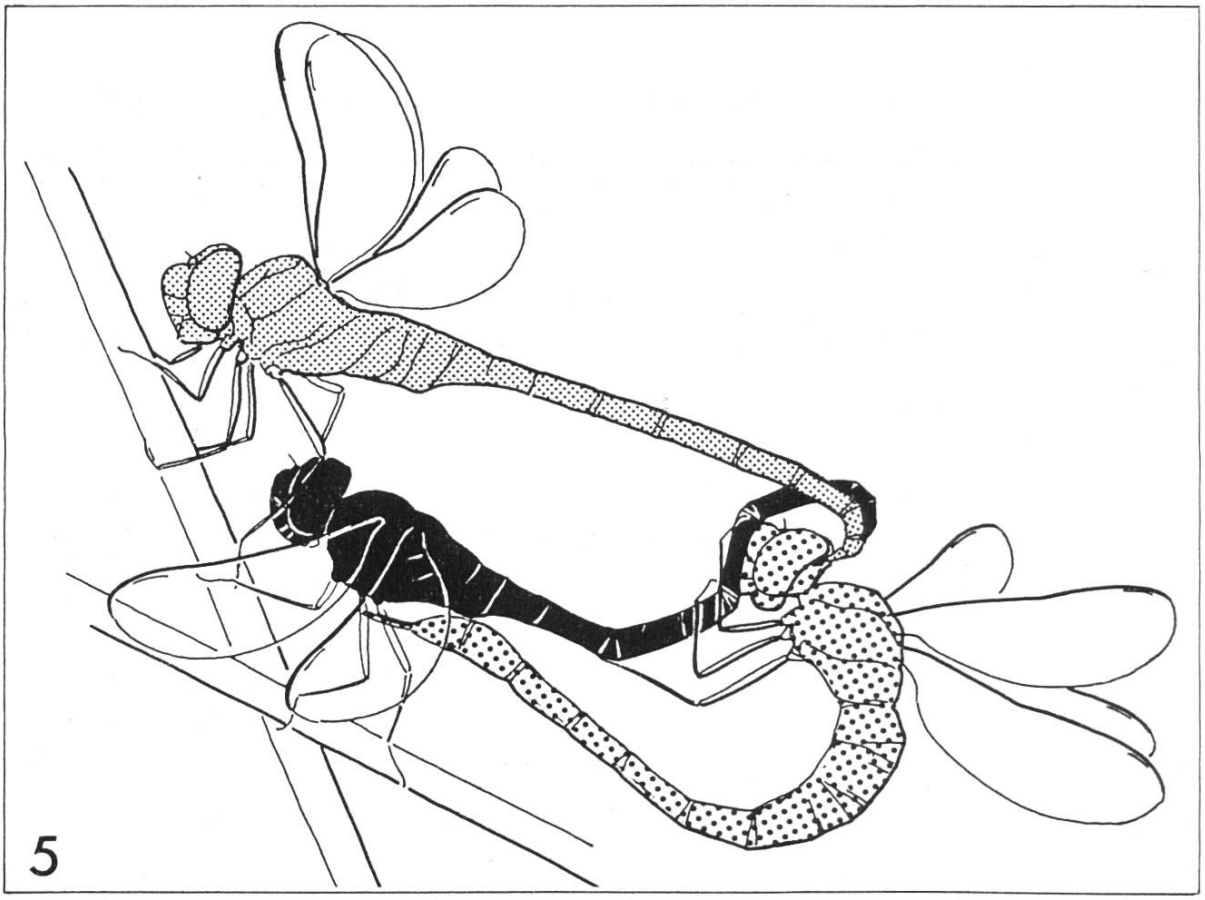
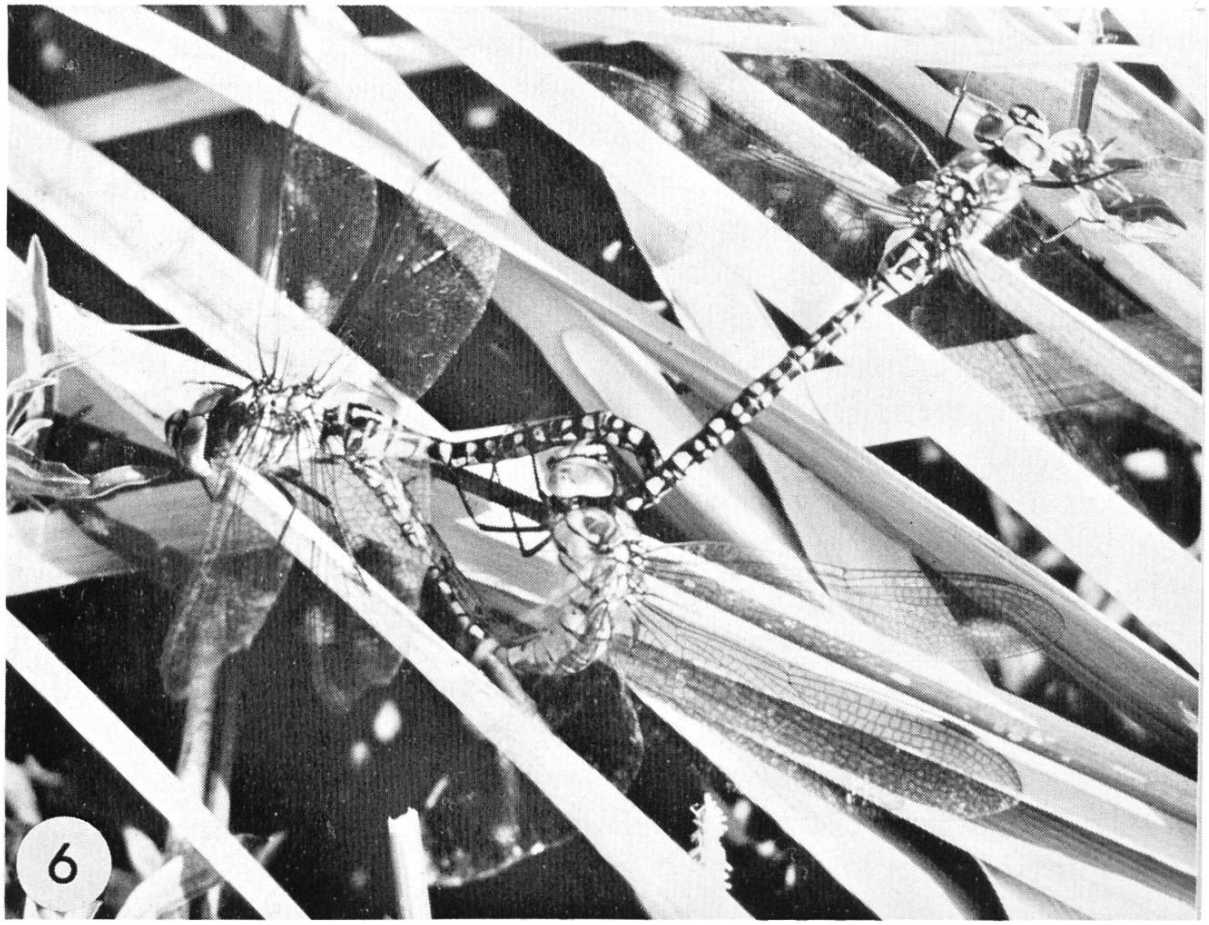


Abb. 4. A : Eiablagebewegungen des Tandems mit totem Weibchen und Spinne. B : Eiablagebewegungen des Männchens, das noch den Kopf des Weibchens festhält.

Paarungsrad mit zusätzlich angekoppeltem Männchen bei *Aeshna affinis*

Die zweite Beobachtung verdanke ich meinem Freund Egon Knapp. Auf einer gemeinsamen Exkursion zum Stausee von La Rouvière bei Quissac (Südfrankreich) am 14.7.1984 stiessen wir bei der Suche nach Libellen zufälligerweise auf eine Kopula von *Aeshna affinis*, an der drei Individuen beteiligt waren. Entdeckt wurde das Dreigespann (Theischinger, 1975), nachdem es vom Boden aufgescheucht wurde. Es flog einige Meter weiter, um sich erneut in der Sumpfvegetation niederzulassen. Dabei gelang es, die Tiere aus der Nähe zu beobachten. Am Hinterkopf des Weibchens waren gleichzeitig zwei Männchen verankert. Mit einem davon bildete es das für die Art typische Paarungsrad (Utzeri und Raffi, 1983), wobei jenes das Abdomen stark s-förmig abbog. Beim Satelliten-Männchen war der Hinterleib bis zum 8. Segment gestreckt. Während der ganzen Beobachtungszeit klammerte es sich nie an die beiden anderen Tiere, sondern hielt sich beim Sitzen an der Vegetation fest (Abb. 5). Dabei ragte sein Körper schräg aus der Ebene des Paarungsrades heraus und machte den Anschein eines Fremdkörpers (Abb. 6). Erstaunlicherweise war das Dreigespann durchaus in der Lage zu fliegen, auch über grössere Strecken. Es liess sich aber nicht feststellen, welche der drei Tiere aktiv am Flug beteiligt waren. Dreigespanne sind bei Libellen schon mehrfach beschrieben worden. Eine Zusammenfassung über die verschiedenen Typen sowie die mögliche Entstehungsweise derartiger "triple-connections" hat Eda (1970, 1973) veröffentlicht. Dabei ist hauptsächlich die japanische Literatur berücksichtigt worden. Das von uns beobachtete Dreigespann entspricht keinem der von Eda erwähnten Typen. Weitaus am häufigsten geschieht es, dass sich ein Männchen mit seinen Abdominalanhängen an einem bereits verpaarten Männchen (in Tandem- oder Kopulastellung) verankert. Daraus resultieren die Typen A, AB und B. Das hier beschriebene Dreigespann von *A. affinis* könnte als Vorstadium zu Eda's Typ O aufgefasst werden. Dieser entsteht dadurch, dass sich ein Männchen am bereits verpaarten Weibchen in normaler Art festhält, worauf das erste Männchen seine Umklammerung hinter dem Weibchenkopf löst ; es ist dann lediglich noch mit seinem Kopulationsorgan an der Hinterleibsbasis mit dem Abdominalende des Weibchens verkoppelt. In unserem Fall hat das erste Männchen seine Verankerung mit den Hinterleibsanhängen (noch ?) nicht aufgegeben. Weshalb sich das zweite Männchen mit einem kopulierenden Weibchen zu paaren versucht, ist nicht klar. Möglicherweise sind dabei überhöhte Paarungsmotivation oder Erkennungsfehler im Spiel.


5


6

Heterospezifische Paarung zwischen *Calopteryx haemorrhoidalis* und *C. splendens*

Libellenpaare, an denen sich Angehörige verschiedener Arten beteiligen, sind schon mehrfach beschrieben worden. Nach der zusammenfassenden Darstellung von Bick und Bick (1981) wurde unter 93 beobachteten Paarungen aber nur in 18 Fällen eine echte Kopulation registriert. Das nachfolgend erwähnte Paar erscheint aus zwei Gründen erwähnenswert : erstens weil es zur Bildung eines normalen Paarungsrades kam und zweitens, weil diese Artenkombination unseres Wissens erstmals festgestellt wurde.

Das Paar wurde am 25.7.1982 von meinem Freund Albert Krebs entdeckt. Bei einem gemeinsamen Aufenthalt in der Nähe von Manosque (Südfrankreich) sammelten wir während mehrerer Tage Fotodokumente zum Fortpflanzungsverhalten von *Calopteryx*. Dabei konzentrierten wir uns auf einem Bachabschnitt in der Durance-Aue, an dem *C. splendens* und *C. haemorrhoidalis* in grosser Anzahl flogen. Lediglich in einem einzigen Fall konnten wir eine heterospezifische Paarung feststellen. Die Tiere sassen in Kopula auf einem Schilfblatt (Abb. 7). Am Paarungsrad fiel nichts Aussergewöhnliches auf. Da das Paar zu spät entdeckt wurde und nach kurzer Beobachtungszeit wieder entschwand, konnte leider weder über das prä- noch über das postkopulative Verhalten etwas in Erfahrung gebracht werden.

Heterospezifische Paarungen gibt es bei Odonaten zwischen Angehörigen verschiedener Arten, Gattungen und Familien (Bick und Bick, 1981). Obwohl derartige Paarungsversuche schon oft beobachtet wurden, gehören sie im Fortpflanzungs-Alltag der Libellen immer zu den Ausnahmeerscheinungen. Das bestätigt sowohl die allgemeine Felderfahrung wie auch die Durchsicht der Literatur. Zur eigentlichen Kopulation kommt es noch seltener, und Hybriden treten nur ganz vereinzelt auf (z.B. Bilek, 1955). Offenbar funktioniert das etablierte System der Arterkennung als zuverlässige Kreuzungsbarriere. Selbst bei optisch sehr ähnlichen sympatrischen Arten sind fehlerhafte Paarungen bestimmt eine Seltenheit. So konnten wir in unserem südfranzösischen Beobachtungsgebieten nie Paarungsversuche zwischen *Calopteryx xanthostoma* und *C. meridionalis*

Abb. 5. Paarungsrad mit zusätzlich angekoppeltem Männchen (triple-connection) von *Aeshna affinis*. Schwarz : Männchen des Paarungsrades, grob punktiert : Weibchen, fein punktiert ; Satelliten-Männchen. Nach einer Farbfoto umgezeichnet.
Abb. 6. Dasselbe Dreigespann wie in Abb. 5. Das Satelliten-Männchen ist mit dem Weibchen verkoppelt und ragt wie ein Fremdkörper aus der Ebene des Paarungsrades heraus.

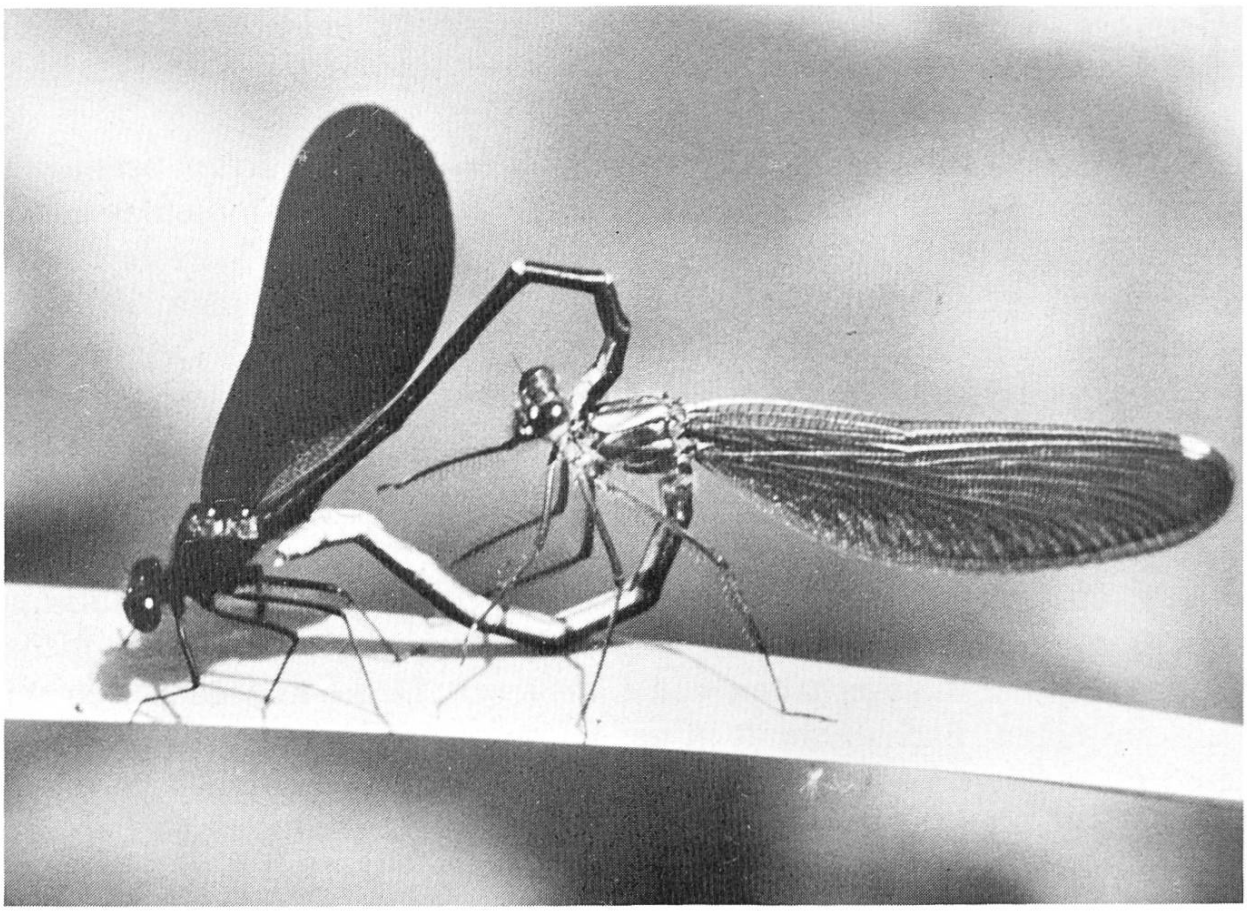


Abb. 7. Heterospezifische Paarung zwischen einem Männchen von *Calopteryx haemorrhoidalis* und einem Weibchen von *Calopteryx splendens*. Nach einer Farbfoto von A. Krebs. Selbst auf dem Schwarz-weiss-Bild ist ersichtlich, dass sich an der Kopula zwei verschiedene Arten beteiligen. Das Männchen von *C. splendens* hätte ein dunkles Flügelband, das Weibchen von *C. haemorrhoidalis* wäre an der dunklen Flügelspitze zu erkennen.

feststellen. Selbst Heymer (1973), der das Verhalten europäischer *Calopteryx*-Arten eingehend untersuchte, erwähnt keine einzige heterospezifische Paarung. Wieso es manchmal trotzdem dazu kommt, ist unklar. Möglicherweise treten bei der Filterung oder Auswertung von Signalen ausnahmsweise Fehler auf. Wären solche Fehler genetisch programmiert und durch Mutation entstanden, würde der entsprechende Gensatz rasch ausgemerzt. Es könnte sich aber durchaus auch um einen momentanen "Ausrutscher" handeln,, nach dem die Tiere wieder erfolgreich mit arteigenen Partnern kopulieren würden. Die Individual-Fitness würde dadurch kaum beeinträchtigt (Krebs und Davies, 1981). Für Weibchen sind erfolglose Paarungen allerdings verhängnisvoller, da ihr elterliches Investment grösser ist als dasjenige der Männchen (Thornhill und Alcock, 1983).

Den Herren Egon Knapp und Albert Krebs danke ich für Ihre Informationen und Mithilfe. Prof. B. Kiauta bin ich für die Beschaffung von Literatur zu Dank verpflichtet.

Literatur

BICK, G. H. und J. C. BICK (1981): Heterospecific pairing among Odonata. Odonatologica **10**, 259-270.

BILEK, A. (1955). – Der erste Fall von Hybridisation bei Libellen. Ein *Anax*-Hybrid (Odonata). NachrBl. bayer. Ent. **12**, 115-117.

CORBET, P. S. (1962). – A Biology of Dragonflies. Witherby, London, 247 S.

EDA, S. (1970). – Triple-connection in the Odonata. Tombo **13**, 17-20.

EDA, S. (1976). – A male of *Sympetrum frequens* making ovoposition with a moribund female. Tombo **19**, 27-28.

EDA, S. et al. (1973). – Further observations on the triple-connection of Odonata. Tombo **16** : 16-17.

HEYMER, A. (1973). – Verhaltensstudien an Prachtlibellen. Fortschritte der Verhaltensforschung 11. Parey, Berlin und Hamburg. 100 S.

JURZITZA, G. (1973). – Zwei Flugtypen bei Paarungsrädern von Libellen. Odonatologica **2**, 329-332.

KREBS, J. R. und N. B. DAVIES, Hrsg. (1981): Oeko-Ethologie. Parey, Berlin und Hamburg, 377 S.

THEISCHINGER, G. (1975). – Ein "Dreigespann" von *Petalura gigantea* Leach. Tombo **18**, 45.

THORNHILL, R. und J. ALCOCK (1983). – The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge, 547 S.

UTZERI, C. und R. RAFFI (1983). – Observations on the behaviour of *Aeshna affinis* (Vander Linden) at a dried-up pond (Anisoptera : Aeschnidae). Odonatologica **12**, 141-151.