

ZUR KLASSIFIKATION DES EIABLAGEVERHALTENS DER ODONATEN

EBERHARD SCHMIDT

Biologie Seminar, Pädagogische Hochschule, Mürowikerstrasse 77,
D-239 Flensburg, Bundesrepublik Deutschland

Eingegangen am 4. März 1975

CLASSIFICATION OF OVIPOSITING BEHAVIOUR IN ODONATA. – Ovipositing behaviour in Odonata may be classified according to any of three independent sets of criteria, based on Central European species; the system may be worked out in more detail when tropical species are also considered. (1) Criteria based on functional morphology. Relationships between the ovipositing apparatus, the shape and the form of the eggs and the ways of depositing eggs: (a) a mobile, completely orthopteroid ovipositor for depositing longish eggs into relatively solid substrates, mostly plant tissue (ovipositor with or without supporting ridges on the lateral gonapophyses or on sternite 10), (b) ovipositor developed as a long rigid tube, used to deposit roundish eggs into a soft, mud-like substrate (*Cordulegaster*, analogous structures also in other Libelluloidea), (c) ovipositor reduced to vaginal valves or completely reduced; often with analogous transformations of the sternites for throwing or stripping off of roundish eggs (mostly one by one, rarely in batches) and for fixation during copulation (i.e. species specific). – (2) Criteria based on functional ethology. Degree of protection provided by the last copulation partner to the ovipositing ♀ from approaches of other ♂♂: (a) solitary oviposition (hidden or after period of main activity of ♂♂), (b) with watching ♂ (outside territory, or in ♂ territory), (c) oviposition in tandem under guidance of ♂ (in sitting position or in flight). – (3) Criteria based on ecology. Horizontal and vertical differentiation of the oviposition site (in the case of oviposition in flight, of the site where the majority of eggs land) within the biotope. – This tentative classification is strictly functional (based on analogies) and does not pretend to have any implications concerning the evolution of ovipositing behaviour. The latter should be analyzed by using entirely different principles, based on homologies.

EINLEITUNG

Die bisherigen Ansätze zur Aufstellung von Eiablagetypen bei unseren Libellen berücksichtigten meist einseitig vor allem den Anteil der ♂ (vgl. z.B. BUCHHOLZ, 1950; HEYMER, 1968 im Gegensatz zu z.B. WESENBERG-LUND, 1913, p. 167). Diese Aufstellungen von Eiablagetypen bzw. linearen Klassifikationen werden jedoch der zu beobachtenden Mannigfaltigkeit nicht gerecht. Hier soll nun eine mehrdimensionale Klassifikation zur Diskussion gestellt werden, die sich an frühere zweidimensionale Ansätze anschließt (SCHMIDT, 1965, und Vortrag auf der Arbeitstagung niederländischer und belgischer Libellenforscher in Utrecht, 1970). Als derartige Kategorien, die ähnlich den Dimensionen des Raumes (theoretisch) frei kombinierbar, d. h. von einander unabhängig sind, wären zu nennen:

KLASSIFIKATION

KATEGORIE DER FUNKTIONALEN MORPHOLOGIE

Hier geht es um den Zusammenhang von Eiablageverhalten und morphologischen Gegebenheiten der jeweiligen Art, insbesondere der Ausbildung des Eiablageapparates (vgl. dazu ST. QUENTIN, 1962), Eigestalt bzw. der Eihülle.

(1) Einstechen einzelner Eier im Sitzen in das Substrat (zumeist in lebende oder tote pflanzliche Gewebe, aber auch in den Boden, Moospolster etc.) mit einem beweglichen, vollständigen orthopteroiden Legeapparat: Legesäbel aus den Gonapophysen anterior des 8. Segmentes und den Gonapophysen mediales des 9. Segmentes (zum Anstechen des Substrates und der eigentlichen Eiablage) und breite Legeklappen aus den Gonapophysen laterales des 9. Segmentes (als schützende Hülle für den Legesäbel in der Ruhe sowie z. T. als Auflage beim Einstechen; am distalen Ende mit je einem Stylus oder/und mit Tastborsten als Orientierungshilfe bei dem Legevorgang); Eier langgestreckt, Eihülle z. T. am Ende mit Bildungen zur Verankerung im Substrat oder als Schlüpfhilfe für die Prolarve (CORBET, 1962).

(a) Legeapparat ohne Stützkante (bei einzelnen tropischen Zygopteren, bei den der Eiablagemodus unbekannt ist, und bei Petaluriden mit Eiablage auf den Boden oder zwischen Moos etc.: primär exophytische Eiablage nach ST. QUENTIN, 1962).

(b) Legeapparat mit Stützkante an der Unterseite der Legeklappen (Gonapophysen laterales), die hier mit Borsten oder Dornen in mannigfaltigen Modifikationen ausgerüstet sind (Zygoptera), oder am Sternit des 10. Segmentes (*Epiophlebia*, *Neopetaliidae* außer *Neopetalia*, *Aeshnidae*) in Form einer bedornen Aussackung oder eines bedornen ventralen Segmentrandes (z. B. *Gynacantha*); z. T. Spezialisierungen auf bestimmte

- Substrate (Baumrinden: *Lestes viridis*, Blätter der Krebssehre *Stratiotes Aeshna viridis*, Wassermoose wie *Sphagnum: Aeshna subarctica*).
- (2) Einbringen der Eier in ein weiches Substrat (z. B. Schlamm) oder direkt in das Wasser mit einem Legeapparat, der zu einem starren, das Hinterleibsende überragenden Rohr umgebildet ist; Eier ellipsoid.
- (a) Eiablage im Fluge, mit vertikal gehaltenem Abdomen auf- und absteigend in Bachschlamm oder direkt in das Wasser, Legeröhre aus den umgebildeten Gonapophysen anterior und mediales, Legeklappen (Gonapophysen laterales) reduziert: *Cordulegaster* und Verwandte (*Anotogaster, Allogaster*).
- (b) Legeröhren gibt es noch bei einigen tropischen oder subtropischen Corduliiden (z. B. *Gomphomacromia*): ebenfalls aus den umgebildeten Gonapophysen anterior und mediales) und Libelluliden (z. B. aus dem Sternit des 9. Segmentes bei *Urothemis*-Arten, aus den verlängerten Scheidenklappen bei *Sympetrum cordulegaster* und aus einer Kombination beider bei *Uraxis*), jedoch fehlt mir eine hinreichende Kenntnis des Eiablageverhaltens dieser Formen für eine endgültige Einordnung in das Schema.
- (3) Ovipositor zu einer Scheidenklappe oder völlig reduziert, dafür das 8. oder 9. Sternit oft besonders strukturiert. Diese Gebilde dienen als Auffang-/Sammelorgan für die rundlichen Eier vor dem Abwerfen oder Abstreifen und zur Verankerung im Kopulationsorgan der ♂, was die artspezifische Struktur erklärt.
- (a) Eier verkleben durch dicke Gallerthüllen zu einem Gelege, das im Sitzen am Legeapparat als Klumpen gesammelt, im Fluge zwischen Schilf oder auf Wasserpflanzen im Wasser abgelegt und meist an einem Ende angeheftet wird, dabei quillt es zu einem langen Strang auf (*Epithea*: ROBERT, 1959; ISHIDA, 1969; sowie *Tetragoneuria*: CORBET, 1962).
- (b) Eier werden einzeln abgelegt oder als Klumpen, der im Wasser 'explosionsartig' auseinander spritzt (Ansammlung der Klumpen meist im Rütteln über der Eiablagestelle, ausnahmsweise im Sitzen: *Gomphus vulgatissimus*, ROBERT, 1959), Abgabe der Eier bei den heimischen Arten stets im Fluge (bei einzelnen tropischen Libelluliden auch im Sitzen: CORBET, 1962), meist ein Auftupfen auf die Wasseroberfläche (Gomphiden, *Cordulia*) oder auf flutende/feuchte Pflanzenwatten oder -polster (*Somatochlora*, viele Libelluliden), bei *Somatochlora metallica* typisch ein Aufschlagen mit der spitzhammerartig ausgezogenen Scheidenklappe auf feuchten bis trocken/harten Boden etwas oberhalb der Wasserlinie, z. T. auch (z. B. *Libellula depressa*) oder stets ein Abwurf aus der Luft (speziell z. B. bei *Sympetrum flavoleum* mit Eiern, die an der Luft überhaupt nicht aneinanderhaften und die über sommertrockenem Sumpfboden u. ä. abgeworfen werden). Wegen zahlreicher Übergänge zwischen den einzelnen

Eiablageformen (vgl. CORBET, 1962) wird hier noch auf eine Untergliederung verzichtet.

KATEGORIE DER FUNKTIONALEN ETHOLOGIE

Hier geht es um die verschiedenen Formen der Beteiligung des ♂ bei der Eiablage (vgl. CORBET, 1962; HEYMER, 1974; SCHMIDT, 1965), die wohl in erster Linie aus dem Modus der Paarfindung (paarungsgestimmte ♂ sammeln sich an den Eiablageplätzen und greifen die dorthin zur Paarung, aber auch die zur Eiablage gekommenen ♀) als Schutz des Eier legenden ♀ durch den letzten Kopulationspartner vor den Nachstellungen anderer ♂ zu deuten ist. Eiablagemodus und Dauer/Ort der Kopulation sind aufeinander bezogen.

- (1) Eiablage allein (lange Kopula meist abseits der Eiablagezonen, die Paare trennen sich dort, das ♀ fliegt unabhängig vom ♂ zum Gewässer). Eiablage schon während der Hauptaktivitätszeit der ♂, aber dann versteckt in der Vegetation (zusätzlicher Schutz der ♀ durch Tarnfarben, ♂ meist mit speziellem Suchverhalten nach Eier legenden ♀: meiste Anisopteren außerhalb der Libelluliden) oder Eiablage submers (*Enallagma cyathigerum*, *Coenagrion lindeni*) oder Eiablage nach der Hauptaktivitätszeit der ♂ und dann offen (Ischnura, zusätzlich zum typischen Verhalten auch bei den meisten Anisopteren). Bei einigen Aeshniden (*Aeshna grandis*, *A. viridis*, *Anax imperator*) erfolgt die Eiablage schon offen während der Hauptaktivitätszeit der ♂, die ♂ fliegen relativ hoch über den Eiablagebereichen, haben keinen ausgesprochenen Suchflug nach Eier legenden ♀ und verfolgen auffliegende ♀ nur mit mäßiger Intensität, die Paarungen erfolgen dementsprechend mehr in den Jagdbereichen der Gewässerumgebung.
- (2) Eiablage mit bewachendem ♂ (Trennung des Rades am Eiablageort, der letzte Kopulationspartner begleitet das Eier legende ♀ und versucht, andere ♂ abzuwehren, was jedoch nur bei geringerer ♂-Dichte bzw. ♂-Aktivität erfolgreich ist).
 - (a) ohne Revierbildung (längere Paarung im Sitzen abseits der ♂-Zonen, Rückkehr im Rad wie bei *Leucorrhinia* oder sehr kurze Paarung im Fluge in den ♂-Zonen wie bei *Libellula quadrimaculata*, *L. depressa* oder Mischformen wie bei *Orthetrum cancellatum*, *Crocothemis*).
 - (b) Paarung und Eiablage im Revier des ♂ (*Calopteryx*).
- (3) Eiablage in Postkopula (optimaler Schutz des Eier legenden ♀, da der letzte Kopulationspartner die Zugriffsmöglichkeit für andere ♂ blockiert, daher Eiablage relativ offen in den Flugbereichen der ♂, die längere Paarung dagegen abseits der Eiablagebereiche, Rückkehr zum Wasser in Postkopula: meiste Zygopteren, einzelne Anisopteren). Bei submerser Eiablage brauchen die ♀ an sich nicht den Schutz des ♂, dennoch bleiben sie bei den meisten Arten zumindest bei kürzeren Tauchzeiten angekoppelt (Aus-

nahmen: *Enallagma cyathigerum*, *Coenagrion lindeni* submers ♀ stets allein, nur an der Wasseroberfläche Eiablage in Postkopula, vgl. SCHMIDT, 1964; HEYMER, 1973).

(a) Eiablage unter Führung des ♀ im Sitzen: ♂ stets am Substrat (*Lestiden*, *Aeshna affinis*, *Anax parthenope*) oder in der Regel frei in der Luft (z. B. *Coenagrion puella* und *C. pulchellum*) oder beides (an horizontalem Substrat meistens frei in der Luft, an vertikalem Substrat und submers stets am Substrat: *Platycnemis*, *Pyrrhosoma* u.a.).

(b) Eiablage unter Führung des ♂ im Fluge (*Sympetrum*).

KATEGORIE DER ÖKOLOGIE

Diese Kategorie ist recht komplex. Der Einfachheit halber werden hier die zeitliche Differenzierung (Phänologie der Eiablage) und die unterschiedlichen Biotopbevorzugungen außer Acht gelassen, zumal sie wesentlich von regionalen Bedingungen (Klima, Biotopangebot) und dem Bezug zum Verbreitungsgebiet der Art abhängen (vielfach besonders starke Abweichungen an der Grenze des Verbreitungsgebietes, z. B. *Coenagrion lunulatum*, *Ceragrion tenellum* in NW-Deutschland bevorzugt in Hochmooren!). Es bleibt die horizontale und die vertikale Differenzierung innerhalb eines Biotops, für die ich mich auf mitteleuropäische Verhältnisse beschränke. Zu beachten ist bei der Eiablage im Fluge, daß hier nur der Ort zählt, an dem die Eier mehrheitlich tatsächlich zum Liegen kommen, nicht dagegen der, wo sie vom ♀ abgegeben werden, die Platzierung ist in diesem Falle natürlich oft sehr ungenau, was durch erhöhte Eizahl ausgeglichen wird.

- (1) Sommertrockener Überschwemmungsbereich
 - (a) Eiablage auf den Boden bzw. die Moosschicht weit oberhalb der Sommerwasserlinie bzw. auf ± ausgetrockneten Tümpelboden (*Sympetrum flavoleum*, *S. sanguineum*, *Somatochlora* außer *metallica*).
 - (b) Eiablage in Großstauden (*Lestes*, besonders *L. dryas*, aber nicht *L. viridis*).
 - (c) Eiablage in Gehölze bis in die Kronenregion (*Lestes viridis*).
- (2) an der Uferlinie
 - (a) Eiablage etwas oberhalb der Wasserlinie auf den Boden (*Somatochlora metallica*) oder in Moospolster, Torf etc. (*Aeshna cyanea*).
 - (b) Eiablage an der Wasserlinie auf den Boden (z. B. *Sympetrum*-Arten), in Moospolster (z. B. *Aeshna subarctica*).
 - (c) Eiablage etwas unterhalb der Wasserlinie in den Boden (*Cordulegaster*).
 - (d) Eiablage in Uferstauden (wie 1b).
 - (e) Eiablage in Ufergehölze (wie 1c).
- (3) Im Flachwasserbereich (bis ca. 5 m Tiefe).

- (a) in Großstauden deutlich (0,3-1 m) oberhalb des Wasserspiegels (*Lestes*).
- (b) am Wasserspiegel: bevorzugt oder nur in oder auf schwimmende, d. h. horizontale Pflanzenteile, bei Frühjahrsarten also vor allem tote Blätter und Stengel vom Vorjahr, bei Sommerarten vor allem Schwimmblätter, in Mooren auch Mooswatten (z. B. *Sympetma*, *Coenagrion* außer *C. lunulatum*, *C. mercuriale*, *Ischnura*, *Brachytron pratense*, *Sympetrum*), auch in ± vertikale Blütenstengel von Wasserpflanzen (*Calopteryx*, *Lestes sponsa*, *Pyrrhosoma*, *Erythromma najas*) oder Stengel/Blätter von Riedpflanzen (z. B. *Coenagrion lunulatum*, *C. mercuriale*, meiste Aeshniden) und Torfwände o. ä. (z. B. *Aeshna grandis*).
- (c) submers in Wasserpflanzen (rückwärts schreitend: z. B. *Lestes*, *Pyrrhosoma*, *Coenagrion* div. spec., *Erythromma najas*, vorwärts schreitend: *Calopteryx*, *Enallagma*) oder auf Wasserpflanzen (*Libellula quadrimaculata*, *Sympetrum*, *Leucorrhinia dubia*, *L. rubicunda*) oder auf den Boden, (z. B. Gomphiden, *Cordulia*, *Orthetrum cancellatum*) bzw. in den Boden (*Cordulegaster*).

SCHLUSSBEMERKUNGEN

Die Differenzierungen innerhalb der drei Kategorien lassen sich vor allem bei umfassender Berücksichtigung der tropischen Arten noch erheblich vertiefen. Sie sollten aber auch so schon als Leitlinie bei Beschreibungen der Eiablage von Libellenarten benutzt werden und können dann gerade bei den Liebhaberodonatologen zu einer vertieften Beobachtung anregen. Dabei sollte auch die bei einzelnen Arten beachtliche Plastizität des Verhaltens (vgl. z. B. *Enallagma cyathigerum*: ROBERT, 1959; SCHMIDT, 1964) zum Ausdruck kommen.

Bei diesem Ansatz zur Klassifikation des Eiablageverhaltens der Libellen wurde bewußt ausschließlich funktional vorgegangen, es werden also analoge Verhaltensweisen ohne Rücksicht auf ihre Homologie zusammengefaßt. Untersuchungen im Hinblick auf die Evolution der Verhaltensformen sind so grundlegend anders orientiert, daß sie besser gesondert vorgenommen werden sollten. So dürfte z. B. die Eiablage im Tandem bei *Sympetrum* von der Eiablage mit bewachenden ♂ herzuleiten sein (diese ist ja für viele Libelluliden typisch und auch bei *Sympetrum*-Arten am Ende der Eiablage im Tandem verschiedentlich zu beobachten), bei Zygopteren (wie *Lestes* oder *Coenagrion*) und Aeshniden (wie *Anax parthenope*) dagegen direkt aus der Eiablage allein ohne Bezug zu einer Eiablage mit bewachendem ♂; umgekehrt ist die Eiablage allein submers bei *Enallagma cyanthigerum* und *Coenagrion lindeni* wohl als abgeleitet anzusehen, da diese beiden Arten an der Wasseroberfläche im Tandem die Eier ablegen und die ♂ beim Untertauchen der ♀ ein besonderes Warte-Verhalten zeigen. Zu

bedenken ist auch, daß bei der Homologisierung von Verhaltensweisen der Libellen im Bereich höherer Taxa (Familiengruppe) beim derzeitigen Kenntnisstand die Gefahr einer von den Faktoren nicht mehr gestützten Spekulation groß ist, während rein funktionale Analysen eher nachprüfbar sind.

LITERATUR

- BUCHHOLZ, K., 1950. Zur Paarung und Eiablage der Agrioninen (Odonata). *Bonn. zool. Beitr.* 1: 262-275.
- CORBET, P., 1962. A biology of dragonflies. Witherby, London.
- HEYMER, A., 1968. Eiablage der Libellen. *Umschau Wiss. Techn.* 21/68: 665-666.
- HEYMER, A., 1973. Ethologische Freilandbeobachtungen an der Kleinlibelle *Agrion lindeni* Selys, 1840. *Rev. Comp. Animal* 7 (3): 183-189.
- HEYMER, A., 1974. Verhaltensstudien an Prachtlibellen. Parey, Berlin.
- ISHIDA, S., 1969. Dragonflies. Hoikusha, Osaka.
- ROBERT, P., 1959. Die Libellen (Odonaten). Kümmerly & Frey, Bern.
- SCHMIDT, E., 1964. Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen (Odonata). *Z. wiss. Zool.* 169 (3/4): 313-386.
- SCHMIDT, E., 1965. Zum Paarungs- und Eiablageverhalten der Libellen. *Faun. Mitt. Nordd.* 2 (10-12): 313-319, Abb. p. 287-288, Titelblatt.
- ST. QUENTIN, D., 1962. Der Eilegeapparat der Odonaten. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 51: 165-189.
- WESENBERG-LUND, C., 1913. Odonaten-Studien. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 6: 155-228, 373-422.