

## GEDANKEN ZUM “VIER-BEINE-SITZEN” BEI LIBELLEN

A. HEYMER

Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, Avenue du Petit Château, F-91800 Brunoy (Essone), Frankreich

**Abstract** – SOME CONSIDERATIONS ON “FOUR-LEG PERCHING” IN DRAGONFLIES – In odonates, the prothoracal legs serve, among other purposes, for holding prey while eating and, with the help of the specialised tibial combing spikes, they function as a “cleaning apparatus” for the head and the compound eyes. Thus, early in the hexapod evolution they have assumed the functions, which entailed that in some spp. the clasping reflex is no longer elicited during perching. Among the phylogenetically relatively young Libellulinae, the non-use of fore legs while sitting on substrate seems a general habit in

*Libellula* and *Orthetrum*. Apparently, this behavioural peculiarity is to be considered a progressive feature in phylogeny. In the Zygoptera, this phenomenon has been so far recorded only in the euphaeid, *Dysphaea dimidiata*, which displays a perching behaviour convergent to that in *Orthetrum*.

### Einleitung

Die eigenartige Verhaltensweise, bei der das prothorakale Beinpaar nicht mehr zum Sitzen dient, wurde erstmals bei den Gattungen *Libellula* und *Orthetrum* bewußt bemerkt (SCHIEMENZ, 1953).

Nach diesen Feldbeobachtungen wurden dann auch in diesem Buch die Farbtafeln entsprechend ausgeführt. "Der Maler hätte allerdings die Tibien ganz an den Femur angelegt zeichnen müssen, denn auf den Farbtafeln stehen sie etwas ab..." (H. Schiemenz., in litt.), doch im Text wird leider nicht auf dieses interessante Verhalten eingegangen. Weitere ikonographische Dokumente hierzu finden wir für die Gattung *Orthetrum*, für *Libellula depressa*, *L. quadrimaculata* und die japanische *Onychothemis culminicola* (BUCHHOLZ, 1957; ROBERT, 1958; PORTMANN, 1962; CORBET, 1962; sowie in zahlreichen, mit hervorragenden photographischen Dokumenten illustrierten Büchern vorwiegend japanischer Autoren), ohne daß auch hier dieses Verhalten erörtert wurde. Seine späte Entdeckung ist wohl darauf zurückzuführen, daß Einzelheiten ohne optische Hilfsmittel im Felde nicht oder nur kaum zu beobachten sind, selbst wenn man darum weiß, da sich die dünnen Beine vom Substrat kaum abheben und in der typischen Ruhestellung bei den meisten Libelluliden die Beine von den Flügeln verdeckt werden. Das vordere Beinpaar hebt sich nur wenig ab, wenn es vertikal an den Prothorax angelegt ist und verschwindet zwischen der Wölbung der Facettenaugen und dem breiten Thorax.

### Beobachtungen

Zur genauen Betrachtung, wie das vordere Beinpaar an den Prothorax angelegt wird, fängt man am besten eine *Libellula* oder *Orthetrum* und hält sie mit nach oben zusammengelegten Flügeln in der Hand. In dieser Haltung wird der "Anlegerreflex" automatisch ausgelöst und man kann den Vorgang genauestens betrachten. Die Femora werden dabei senkrecht nach oben gerichtet und liegen dem Prothorax eng an, während die Tibien, in extreme Beugestellung gebracht, den Femora anliegen und nach unten weisen. Die Tarsalglieder werden dabei medianwärts gekrümmt. Dabei überragen die femoral-tibialen Gelenke den Prothorax nach oben, was vor allem auf Photo-Dokumenten in Draufsicht gut zu erkennen ist (EDA, 1971; BELLMANN, 1993; JURZITZA, 1993). Eine solche Haltung des prothorakalen Beinpaares wird übrigens von allen Libellen im Fluge eingenommen.

Der Nichtgebrauch des ersten Beinpaares beim Sitzen scheint zumindest bei den Gattungen

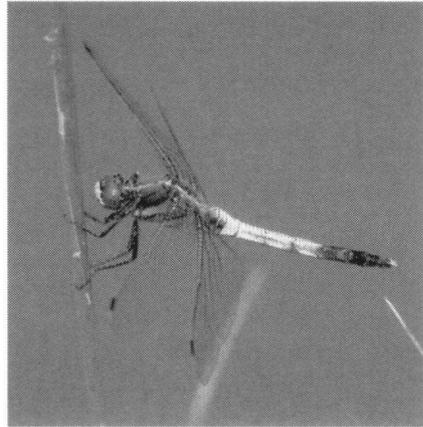


Abb. 1. Vier-Beine-Sitzen eines *Orthetrum albistylum*-Männchens. – (Photo: Heiko Bellmann)

*Libellula* und *Orthetrum* fest im Aktionsschema verankert zu sein (Abb. 1). Selbst bei starken Wind, der die Libellen aus dem Gleichgewicht bringt, nehmen sie das prothorakale Beinpaar nur selten zu Hilfe, nur gelegentlich wird ein einzelnes Vorderbein zum besseren Festhalten am Substrat benutzt. Während der Begattung setzen sich die Männchen mit angekoppeltem Weibchen in copula an einen senkrechten oder bevorzugt schrägen Pflanzenstängel, wobei sie 6 Beine benutzen, da durch das Gewicht des Weibchens eine zusätzliche Belastung entsteht, während das Weibchen das männliche Abdomen nur mit 4 Beinen umklammert (Abb. 2). Entsprechend dem Ökotyp besetzt das Männchen von *O. brunneum* Reviere mit großen freien Felsflächen und sitzt in der Regel auch während der Begattung auf dem Boden, also auf einer horizontalen Unterlage, wobei das prothorakale Beinpaar nicht in Aktion tritt. Setzt es sich jedoch mit dem Weibchen in copula an steile oder schräge Pflanzenstängel, benutzt es alle 6 Beine, um sich am Substrat festzuhalten (HEYMER, 1969). Es zeigt in seinem Sitzverhalten also durchaus eine gewisse Plastizität, wie es auch bei anderen Arten dieser beiden Gattungen zu beobachten ist. Bei *L. depressa* und *L. quadrimaculata*, die ausschließlich im Fluge kopulieren, hält sich das Weibchen am männlichen Abdomen nur mit 4 Beinen fest. Nachts beim Schlafen hängen die Individuen mit allen 6 Beinen senkrecht an

einem Pflanzenstängel.

Ein interessantes Verhalten zeigen die Weibchen von *Zygonix natalensis* (Zygonictinae) sowie von *Tramea basilaris*, *lacerata*, *limbata* und *transmarina* (Pantaliinae), die sich während des Tandem-Fluges mit den Mittel- und Hinterbeinen am männlichen Abdomen festhalten, während das vordere Beinpaar am Prothorax angelegt bleibt (MARTENS et al., 1997). Wie sie sitzen, wird nicht berichtet.

Die nachfolgenden Listen wurden nach verschiedenen Autoren und deren photographischen Abbildungen oder Zeichnungen, unveröffentlichten Dokumenten von Gerhard Jurzitza (in litt.) und zahlreichen eigenen Aufnahmen und Feldbeobachtungen zusammengestellt, wobei es sich bei einigen Arten jeweils nur um Einzelbeobachtungen handelt.

#### Das Vier-Biene-Sitzen:

Euphaeidae: *Dysphaea dimidiata*

Gomphidae: *Aphylla distinguenda*, *A. theodora*, *Cacooides latro*, *Gomphoides praevia*, *Gomphus flavipes*, *Ictinogomphus clavatus*, *I. pertinax*, *Phyllocycla argentina*, *P. basidenta*, *P. vesta*

Corduliidae: *Didymops floridensis*

Macrodiplactidae: *Macrodiplax balteata*

Libellulidae:

– Libellulinae: *Dasythemis mincki*, *Libellula angelina*, *L. cyanea*, *L. depressa*, *L. fulva*, *L. herculea*, *L. incesta*, *L. julia*, *L. luctuosa*, *L.*

*pulchella*, *L. quadrimaculata*, *L. semifasciata*, *Nesiothemis farinosum*, *Orthemis ambinigra*, *O. ferruginea*, *O. nodiplaga*, *Orthetrum albistylum*, *O. cancellatum*, *O. coerulescens*, *O. glaucum*, *O. japonicum*, *O. luzonicum*, *O. ramburi*, *O. sabina*, *Palpopleura lucia*, *Plathemis lydia*

– Diastatopodinae: *Perithemis tenera*

– Sympetrinae: *Crocothemis erythraea*, *Erythemis simplicicollis*, *E. vesiculosa*, *Erythrodiplax connata*, *E. minuscula*, *E. umbrata*, *Sympetrum maculatum*

– Leucorrhiniinae: *Brachymesia batesi*, *Planiplax phoenicura*

– Onychotheminae: *Onychothemis culminicola*

– Rhyotheminae: *Rhyothemis variegata*

– Pantaliinae: *Pantala flavescens*, *Tauriphila* sp., *Tramea binotata*, *T. carolina*, *T. cophysa*, *T. virginia*.

**Sitzende Paarungsräder** (das Männchen sitzt mit 6 Beinen am Substrat, das Weibchen hält sich mit 4 Beinen am männlichen Abdomen fest):

Aeshnidae: *Aeshna mixta*, *A. subarctica*, *Anaciaeschna isosceles*, *Brachytron pratense*

Corduliidae: *Somatochlora flavomaculata*

Libellulidae: *Libellula fulva*, *Orthetrum brunneum*, *O. cancellatum*, *O. coerulescens*, *O. japonicum*, *O. ramburi*.

#### Diskussion

Das Vier-Beine-Sitzen bei Libellen scheint ein progressives Merkmal darzustellen, da es vorwiegend bei Libelluliden, insbesondere bei den Libellulinae, der weitaus modernsten Unterfamilie vorkommt. Da dieses Verhalten ansonsten nur vereinzelt dokumentiert werden konnte, erscheint es für die relativ ursprünglichen Gomphidae weniger einleuchtend, deren Vertreter seit mehr als 220 Millionen Jahre nachweisbar sind, während die Libelluliden erst vor etwa 25 MJ in Erscheinung traten (B. Misof, in litt.).

Die Frage nach dem Grund der Herausbildung dieser Verhaltensform ist nicht leicht zu beantworten, doch betrachtet man das Verhalten als "Motor der Evolution", so scheint das Nicht-Mehr-Benutzen des prothorakalen Beinpaars während des Sitzens auf einem Funktionswechsel zu beruhen. Dies scheint nahezu liegen, da das vordere Beinpaar bei Libellen relativ spezialisiert ist. Schon die Stellung der Coxa läßt erkennen, daß es sich zum

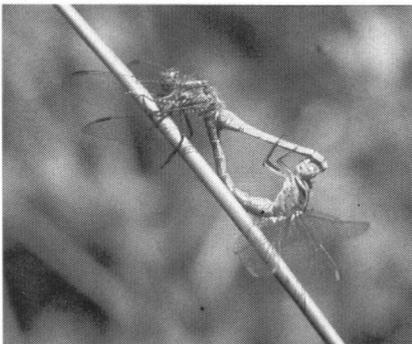


Abb. 2. Paarungsrad von *Orthetrum coerulescens*: während das Männchen mit 6 Beinen am Substrat sitzt, hält sich das Weibchen mit nur 4 Beinen am männlichen Abdomen fest. – (Photo: Armin Heymer)

Laufen praktisch nicht mehr eignet, denn die Gelenke erlauben nur mehr eine Schwenkung senkrecht zur Körperachse. Es dient vor allem als Halteorgan beim Beuteverzehren und als Putzapparat von Kopf und Facettenaugen, wozu an den Tibien hochspezialisierte Kammdornen ausgebildet wurden (ST. QUENTIN, 1936). Es übernahm also im Verlaufe der Hexapoden-Evolution schon früh zusätzliche Funktionen und führte bei einigen Arten wohl dazu, daß beim Sitzen der Klammerreflex nicht mehr ausgelöst wurde, zumal Libellen-Imagines nur sehr selten laufen.

Bei den Weibchen der meisten Zygopteren und auch bei Aeshniden beobachtet man während der Eiablage ein Rückwärtslaufen. Das tun auch die Männchen, wenn legende Paare am senkrechten Substrat unter Wasser gehen, wie etwa bei *Lestes sponsa* und einigen Coenagrionidae. Bei der neotropischen Libelluliden-Gattung *Micrathyria* (Brachydiplactinae) konnte ein "slowly walking" während der Eiablage oder beim Platzwechsel beobachtet werden, wenn das Weibchen zunächst nicht am optimalen Ort landete (PAULSON, 1969), während es bei anderen Anisopteren fehlt. Die Männchen der Calopterygidae und Polythoridae landen bei der Werbung auf den Spitzen der zusammengelegten Flügel der Weibchen, dann laufen sie eiligen Schrittes den Flügelvorderrand entlang bis zum Thorax, um den Zangengriff vorzunehmen (HEYMER, 1973; FRASER & HERMAN, 1993).

Ein interessantes Verhalten zum Aktionsschema des prothorakalen Beinpaars wurde bei der Libellulide *Leucorrhinia rubicunda* entdeckt. Vor allem gegenüber Belästigungen seitens der Männchen verteidigen sich legende Weibchen, indem sie die am Prothorax angelegten Vorderbeine blitzschnell senkrecht nach oben gegen den Störer strecken und so den Zangengriff zu verhindern

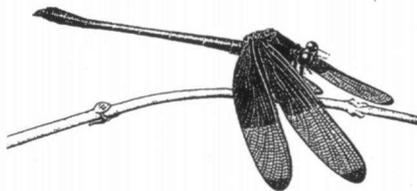


Abb. 3. Das der Gattung *Orthetrum* konvergente Sitzverhalten der Euphaeide *Dysphaea dimidiata*. – (nach LIEFTINCK, 1959)

suchen. Auch Männchen in Tandem können auf diese Weise Rivalen zurückstoßen (RÜPPELL, 1989). Ein Verteidigungsverhalten, das auch für *Chalcolestes viridis* und *Enallagma civile* dokumentiert werden konnte und wohl bei noch anderen Arten vorkommen mag.

Unter Zygopteren gibt es nur einen sicheren Nachweis eines Vier-Beine-Sitzens, jedoch von besonderem Interesse. Die javanische Euphaeide *Dysphaea dimidiata* zeigt ein sehr ungewöhnliches, der Gattung *Orthetrum* konvergentes Sitzverhalten (HEYMER, 1975), indem die Flügel in Ruhestellung weit nach vorn unten abgebogen werden und dabei das erste Beinpaar nicht mehr zum Sitzen benutzt, sondern ebenfalls eng an den Prothorax angelegt wird (Abb. 3).

Ein obligatorisches Vier-Beine-Sitzen hat sich unter den Hexapoden mehrmals unabhängig entwickelt und existiert vor allem bei hochspezialisierten Lauerjägern mit zu Greiforganen umgewandelten Vorderbeinen wie bei Fangschrecken (Mantodea), Fanghaften (Mantispidae) und Wasserläufern (*Ranatra*, Nepidae). Weiter bei Lepidopteren wie manchen Eulenfaltern (Noctuidae) mit speziellen Duftorganen an den Vorderbeinen und vielen Tagfaltern wie Danaidae, Nymphalidae und Satyridae, bei denen die Vorderbeine zu krallenlosen Putzpfoten umgebildet, stark verkürzt und zum Sitzen gar nicht mehr geeignet sind (HAUPT, 1993). Eine evolutionsbiologische Untersuchung zum Thema konnte ich trotz Kollegenhilfe leider nicht auffinden, sicher aber wäre eine solche Arbeit lohnenswert.

Bei Libellen wurde das Vier-Beine-Sitzen wohl meist übersehen, denn bewußt bemerkt wurde es nur von SCHIEMENZ (1953) und BUCHHOLTZ (1957). Bei allen Dokumenten handelt es sich lediglich um Photonachweise, ohne daß textlich darauf eingegangen worden wäre (ISHIDA, 1958; ISHIDA & HAMADA, 1973; ROBERT, 1958; MOORE, 1960; CORBET, 1962, 1999; PORTMANN, 1962; EDA, 1965, 1971; YAMAMOTO, 1967; JURZITZA, 1978, 1993 & in litt.; MILLER, 1982; SANDHALL, 1987; DUNKLE, 1989; MOORE & MACHADO, 1992; BELLMANN, 1993; TENNESSEN, 1999; und andere). Es liegen also keine gerichteten Untersuchungen vor, obwohl dies sehr wünschenswert wäre. Dabei müßte herausgearbeitet werden, zu wieviel Prozent dieses Verhalten von den einzelnen

Arten, nach Männchen und Weibchen getrennt, jeweils praktiziert wird. Die Tatsache, daß es innerhalb der Libelluliden vor allem bei den Libellulinae regelmäßig vorzukommen scheint, weist auf einen phylogenetischen Aussagewert hin, den es aber noch zu ergründen gilt. In diesem Sinne soll die vorliegende Zusammenstellung einen Anstoß geben.

**Dank** – Kollege GERHARD JURZITZA scheute keine Mühe bei der Durchsicht seiner umfangreichen Photo-Dokumente und las auch kritisch das Manuskript, wofür ich ihm herzlichst danken möchte.

**Literatur** – BELLMANN, H., 1993, *Libellen*, Weltbild, Augsburg; – BUCHHOLZ, K.F., 1957, *Bonn. zool. Beitr.* 8: 297-301; – CORBET, P.S., 1963, *A biology of dragonflies*, Witherby, London; – 1999, *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*, Harley, Colchester; – DUNKLE, S.W., 1989, *Dragonflies of the Florida peninsula, Bermuda and the Bahamas*, Scient. Publishers, Gainesville/FL; – EDA, S., 1965, *Tombo* 8 (Titelphoto); – 1971, *ibid.* 14 (Titelphoto); – FRASER, A.M. & T.B. HERMAN, 1993, *Odonatologica* 22: 411-429; – FRASER, F.C., 1957, *A reclassification of the order Odonata*, R. Zool. Soc. NSW, Sydney; – HAUPT, J. & H. HAUPT, 1993, *Insekten und Spinnentiere am Mittelmeer*, Kosmos, Stuttgart; –

HEYMER, A., 1969, *Revue Compt Animal* 3: 1-24; – 1973, *Fortschr. Verhaltensf.* 11: 1-100; – 1975, *Z. Tierpsychol.* 37: 163-181; – 1997, *Vie Milieu* 47: 229-246; – ISHIDA, S., 1958, *Tombo* 1: 3-6; – ISHIDA, S. & Y. HAMADA, 1973, *Dragonflies of Japan*, Yama-to-kaikoku, Tokyo; – JURZITZA, G., 1978, *Unsere Libellen*, Kosmos, Stuttgart; – 1993, *Libellules d'Europe*, Delachaux & Niestlé, Lausanne; – LIEFTINCK, M.A., 1959, *Levende Nat.* 62: 98-106; – MARTENS, A., K. GRABOW & D. HILFERT, 1997, *Odonatologica* 26: 477-482; – MILLER, P.L., 1982, *Tombo* 25: 27-28; – MOORE, N.W., 1960, in P.S. Corbet, C. Longfield & N.W. Moore, *Dragonflies*, pp. 106-126, Collins, London; – MOORE, N.W. & A.B.M. MACHADO, 1992, *Odonatologica* 21: 499-503; – PAULSON, D.R., 1969, *Tombo* 12: 12-16; – PORTMANN, A., 1962, *Das Tier als soziales Wesen*, Rheinverlag, Zürich; – ROBERT, P.-A., *Les libellules*, Delachaux & Niestlé, Neuchâtel; – RÜPPELL, G., 1989, *Odonatologica* 18: 391-396; – SANDHALL, A., 1987, *Trollsländor i Europa*, Interpublishing, Stockholm; – SCHIEMENZ, H., 1953, *Die Libellen unserer Heimat*, Urania, Jena; – ST. QUENTIN, D., 1936, *Zool. Anz.* 115: 225-231; – TENNESSEN, K., 1999, *Argia* 11(3): 15; – YAMAMOTO, Y., 1967, *Tombo* 10: 34.

*Eingegangen am 29. Januar 2001*