

Der Fangapparat der Odonaten.

Von

Douglas St. Quentin.

Mit 8 Textabbildungen.

Die ganze Ordnung der Odonaten zeigt das Bestreben, möglichst viele Lebensbetätigungen im Fluge zu vollziehen. Diese Tendenz ist bei den einzelnen Gruppen verschieden weit fortgeschritten. Sie ist an der Morphologie und Anatomie des Libellenkörpers unschwer nachzuweisen. So wurde der Thorax durch die verstärkte Ausbildung der Flügelmuskulatur stark modifiziert. Die Beine gelangten dabei näher an den Kopf und wurden als Organe der Fortbewegung so untauglich, daß bei vielen Gattungen, wie Libelluliden und Gomphiden nur mehr ein Sitzen, bei Aeshniden sogar nur mehr ein Hängen im Gezweig möglich ist. Die Beine wurden einer neuen Funktion, dem Nahrungserwerb, angepaßt und zu einem Apparat des Beutefangens, dem Fangkorb, umgewandelt. Verschiedene Modifikationen haben zusammengewirkt, um die Beine dieser neuen Funktion tauglich zu machen. Diese Modifikationen sollen, anknüpfend an vorangegangene Arbeiten über Odonatenbeine (St. Quentin 1936, 1938 und 1951, Cowley 1937 und 1941) untersucht werden.

Anpassungen an den Beinen zum Zwecke des Beutefangens sind von vielen Insekten bekannt. Sie kommen bei Orthopteren, Rhynchoten und Dipteren vor, um nur die bekanntesten zu nennen. Doch sind die Raubbeine dieser Formen vom Fangkorb der Odonaten grundlegend verschieden. Stets sind die Vorderbeine allein umgestaltet, während Mittel- und Hinterbeine ihre ursprüngliche Funktion als Bewegungsorgane bewahren. Diese Insekten, meist keine besonderen Flieger, beschleichen ihre Beute, fallen sie lauernd an. Die Odonaten dagegen, die „vollkommensten Lufttiere der Jetzt-

zeit“ (Storch, 1924, p. 67) haben alle drei Beinpaare zum Fangkorb umgestaltet. Im Fluge, bei einigen Arten sogar in bestimmten Jagdreviere (St. Quentin, 1934), wird die Beute aufgestöbert, gefaßt und, wenn nicht allzu groß, auch gefressen.

Die Anpassung der Beine an ihre neue Funktion ist bei den einzelnen systematischen Gruppen der Odonaten verschieden weit gediehen. Einzelne morphologische Beintypen lassen den Weg erkennen, den diese Anpassung genommen hat. Die Umbildung der Beine zum Fangkorb läßt sich an folgenden Merkmalen erkennen: an der Beinstellung, an den Beingelenken, an der relativen Länge der Beine und Beinglieder und an der Bedornung.

Die Stellung der Odonatenbeine, weit nach vorne gegen den Kopf zu gerückt, ist ein kennzeichnendes Merkmal der ganzen Ordnung. Ursprünglich (Needham and Heywood, 1929, p. 13, u. Sargent, 1937, p. 81) waren wohl die Thoraxsegmente rechtwinklig zur Körperachse, die Pleuralnähte parallel zur Lotrechten angeordnet. Die starke Entwicklung der Flugmuskulatur verdrängte die Tergiten caudalwärts, brachte die Sternite entsprechend kopfwärts. Die Pleuralnähte erhielten ihre kennzeichnende schiefe Stellung und die Beine gelangten nach vorne. Dieser Vorgang muß sehr frühe eingetreten sein, denn schon der Thorax der Protoodonaten zeigt diese Gestalt. Sie erschwerte den Beinen ihre Funktion als Bewegungsorgane ebensowohl, als sie der neuen Funktion, dem Beutefang, dienlich war.

Bei Zygopteren, obwohl schlechtere Flieger, ist diese Verzerung der Thoraxsegmente (nach Needham and Heywood, l. c.) stärker als bei den besser fliegenden Anisopteren. Allerdings haben beide Unterordnungen in der Entwicklung ihrer Flugmuskulatur und Flugart verschiedene Wege eingeschlagen.

Die Flügel der Anisopteren inserieren am höchsten Punkt des Thoraxdorsums, oberhalb des Schwerpunktes (nach Demoll, 1918, p. 21, zwischen den Wurzeln der beiden Flügelpaare) des Libellenkörpers. Der Körper hängt in einer stabilen Gleichgewichtslage. Die Libelle ist zu einem sicheren und wendigen Fluge befähigt. Die Flügel, über dem Rücken nicht zusammenlegbar, sind auch zu einem passiven Drachenflug geeignet. Sie zeigen im Laufe ihrer Entwicklung zu besser fliegenden Formen die Tendenz, einen brei-

ten Ananteil auszubilden, der durch ein kompliziertes Geäder gestützt wird. Neben dem aktiven Hubflug kann auch ein passiver Gleitflug auftreten, der in extremen Fällen die weltweite Verbreitung einzelner Arten, z. B. *Pantala flavescens* (Fabr.) ermöglicht hat (s. Bartenev, 1931, p. 471).

Bei Zygopteren liegt der Schwerpunkt des Tierkörpers hinter dem Flügelansatz (Demoll, l. c.). Die Gleichgewichtslage ist daher viel unstabiler. Der Flug ist wenig wendig und viel unsicherer, die über dem Dorsum zusammenklappbaren Flügel zu einem kräfte-sparenden Drachenflug ungeeignet. Die Flügel dieser Unterordnung zeigen die Tendenz, ihre größte Breite im apikalen Drittel auszubilden und den Ananteil zurückzubilden. Diese Flügelform bedingt einen Schwirrflug, der große Anforderungen an die Flügel-muskulatur stellt, ohne sehr raumfördernd zu wirken. Die weite Verbreitung vieler Zygopteren muß eher dem hohen geologischen Alter als ihrer aktiven Verbreitungsfähigkeit zugeschrieben werden.

In beiden Unterordnungen verlagerte, wenn auch nicht in identischer Weise, die verstärkte Ausbildung der Flugmuskulatur den Ansatz der Beine nach vorne und ermöglichte, daß alle drei Beinpaare einen Fangapparat bilden, dessen Mittelpunkt unschwer zur Höhe der Mundöffnung gebracht werden kann.

Die Änderungen an den Gelenken sind weniger auffallend. Immerhin erforderte die Funktion des Fangapparates Bewegungen, die von Schreitbewegungen kaum weniger verschieden sind als die Bewegungen einer Hand von einem Fuß. Das Zusammenschlagen der drei Beinpaare beim Erfassen der Beute erforderte vor allem eine erweiterte Beweglichkeit der Beine gegen den Kopf zu. Dadurch scheint das Gelenk zwischen Coxa und Trochanter, ursprünglich ein Kugelgelenk, für Bewegungen parallel zur Körperachse erweitert, für solche lateralwärts eingeschränkt worden zu sein, indem Chitinvorsprünge am Innen- und Außenrand der Coxa in entsprechenden Ausbuchtungen des Trochanters einspielen. Diese Gelenkssperren finden sich an allen drei Beinpaaren und sind besonders bei Arten mit hellen Beinen gut sichtbar (Abb. 1). An der Außenseite der Beine sind diese Vorsprünge stets stärker als an der Innenseite, an den mehr allseitig beweglichen Vorderbeinen schwächer als an Mittel- und Hinterbeinen angelegt.

Wahrscheinlich fällt diesen „Sperren“ die Aufgabe zu, die Beine gegen einen seitlichen Druck von innen her, etwa gegen den Widerstand der Beute im Fangkorb, zu versteifen, Bewegungen parallel zur Körperachse, das Zusammenschlagen der Beine etwa, eine sichere Führung zu verleihen. Verhöff (1903, p. 208) hat diese „Sperren“ beschrieben und abgebildet, ohne allerdings auf ihre Funktion einzugehen. Auch der buchtenförmige Einschnitt des Trochanters an seiner Ventralseite könnte die Beweglichkeit des Gelenkes gegen den Kopf zu erweitern. Zusammenfassend kann die Umgestaltung des ursprünglichen Kugelgelenkes zwischen Coxa und Trochanter zu einem Scharniergelenk als Anpassung an die Bewegungen der Beine im Dienste des Fangapparates angesehen werden.

Die relative Beinlänge ist sicherlich auch durch die neue Funktion beeinflusst worden, doch ist es nicht leicht, diesen



Abb. 1. Coxa-Trochanter-Gelenk von *Indophaea cardinalis*.

Einfluß zu erkennen und zahlenmäßig festzuhalten; wie überhaupt die relative Beinlänge einer Form schwer zu bestimmen ist. Ein Vergleich der Beinlänge mit der Körperlänge z. B. ergibt durch die oft sehr verschiedene Länge der Abdomina irreführende Unterschiede bei gleich großen Arten, bei ♂♂ und ♀♀ der gleichen Art. Sicherer erscheint es (nach Cowley, 1941, p. 159), die maximale Kopfbreite zum Vergleich heranzuziehen. Messungen an einem größeren Material ergab, daß das Verhältnis der maximalen Kopfbreite zur Länge der Hinterbeine von 1:1,8 bis 1:3,5 schwanken kann. Bei Zygopteren sind die Verhältnisse ähnlich. *Calopterygidae* (*Agrionidae*) sind lang-

beiniger als *Agrionidae* (*Coenagrionidae*). Besonders langbeinig sind die Gattungen *Calopteryx* Leach (*Agrion* Fabr.), *Matrona* Selys, *Echo* Selys und *Vestalis* Selys.

Ein Vergleich der relativen Beinlänge von Larve und Imago ergab bei den untersuchten Formen, daß die Larven etwas langbeiniger als die Imagines sind. Als Beispiel bringt Tab. 1 die relative Beinlänge von Larve und Imago einiger langbeiniger Formen, Corduliiden (nach St. Quentin, 1938b als eigene Familie aufgefaßt) und Calopterygiden.

Tabelle 1. Das Verhältnis der maximalen Kopfbreite zur Länge der Hinterbeine.

Anisoptera:	Larve	Imago
<i>Epopthalmia elegans</i> Hag.	1:4	1:3
<i>Epitheca bimaculata</i> Charp.	1:4	1:2.3
<i>Somatochlora flavomaculata</i> v. L.	1:3.6	1:2.2
<i>Cordulia aenea</i> L.	1:3.6	1:2.2
Zygoptera:		
<i>Matrona basilaris</i> Sel.	1:5.7	1:4
<i>Calopteryx splendens</i> Harr.	1:4.4	1:3.6

Diese Tabelle zeigt, daß die angeführten Arten als Larven etwas langbeiniger als im imaginalen Leben sind. Es scheint, wenigstens bei den untersuchten Arten, bei der Imago eine Beinverkürzung erfolgt zu sein. Wenn auch das untersuchte Material noch keine allgemeinen Feststellungen gestattet, halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß eine solche Beinverkürzung bei Odonaten die Regel ist.

Die Langbeinigkeit der in der Tabelle genannten Larven kann ungezwungen als eine Anpassung an ihr Leben auf einem weichen Substrat erklärt werden. Gerade von diesen Corduliiden-Arten sind die Larvenbiotope gut bekannt. Schon Hora (1927, p. 125) versuchte indische *Macromia*-Arten nach ihren Larvenbiotopen einzuteilen. Fraser (1936, p. 126) beschreibt die Larvenbiotope dieser Arten und nennt ihre langen Beine „eminently adapted for clinging“. Lieftinck (1940, p. 96) schließt sich Frasers Meinung an und führt die Gestalt der extrem langbeinigen *Macromia sylvanica* Fraser als eine Anpassung an ihr Biotop zurück.

Auch unsere langbeinigen Corduliidengattungen *Somatochlora* Selys und *Cordulia* Leach bewohnen als Larven ähnliche Biotope. Sie leben auf der submersen Vegetation oder auf dem weichen Sandgrund langsam fließender Gewässer, stets auf einem weichen Substrat. Sicherlich ist ihre Langbeinigkeit durch das Leben auf diesem nachgiebigen Substrat bedingt. Im gleichen Sinne erklärt auch Gebien (1938, p. 125) die Langbeinigkeit gewisser Käfer (Tenebrioniden) durch das Leben auf einem weichen Substrat; in diesem Falle auf dem weichen Wüstensand. Ein schönes Beispiel einer gleichgerichteten Anpassung einer Larve im Wasser und einer Imago auf dem Lande.

Als wesentlich soll hervorgehoben werden, daß die relative Langbeinigkeit der genannten Arten im Larvenstadium erworben

und, wenn auch abgeschwächt, bei der Imago noch erhalten ist. Bei den Imagines der Libellen ist dann eine Verkürzung eingetreten, die vor allem an den Vorderbeinen im Vergleich zu den übrigen Beinpaaren festzustellen ist.

Es sind Anzeichen vorhanden, daß diese Langbeinigkeit bei Calopterygiden relativ noch nicht allzu lange erworben wurde. Denn dieses Merkmal kann auch innerhalb einer Gattung bei einer Art allein auftreten. So zeigt die Gattung *Lais* Selys bei der Art *L. pruinosa* Hag. viel längere Beine als die anderen Arten der Gattung. Ebenso kann auch eine Unterart oder eine Rasse innerhalb einer Art sich durch längere Beine von den übrigen Rassen oder Unterarten unterscheiden.

Als Beispiel mag der Rassenkreis *Neurobasis chinensis* L. dienen. Dieser Rassenkreis bewohnt in mehreren Rassen (Lieftinck, 1940, p. 341) China, Indien, die Sundainseln, die Philippinen und reicht mit seinen südlichsten Ausläufern bis in die australische Region hinein. Nach dieser Verbreitung zu schließen, muß das asiatische Festland als der Entstehungsherd des Rassenkreises angesehen werden. In Borneo findet sich die Rasse *N. chinensis longipes* Hag., die ihren Namen nach ihren langen Beinen erhalten hat. Von der Festlandrasse ist sie außerdem durch das Fehlen des Pterostigma bei ♂♂ und ♀♀, dann einer regressiven Färbung der Sterniten und durch andere Merkmale unterschieden. Nach diesen Merkmalen zu schließen, scheint *N. chinensis longipes* Hag. spezialisierter als die Festlandrasse und Nominatrasse *N. chinensis chinensis* L. zu sein. Sie ist auch wahrscheinlich von dieser abzuleiten. Sie kann erst nach ihrem Eindringen in Borneo entstanden sein. Hier hat sie das Merkmal der längeren Beine ausgebildet, das Pterostigma eingebüßt usw. Leider ist nicht bekannt, ob auch die Larve der Rasse aus Borneo längere Beine als die Festlandrasse zeigt und ob in den Larvenbiotopen Unterschiede festzustellen sind.

Einen ganz abweichenden Beintypus finden wir bei einigen Gomphiden, bei den Gattungen *Podogomphus* Karsch, *Notogomphus* Selys, *Labrogomphus* Needham und *Hagenius* Selys. Bei diesen Gattungen zeigen Vorder- und Mittelbeine normale Längenmaße, während die Hinterbeine stark verlängert erscheinen. Mit Ausnahme von *Hagenius* Selys sind die Larven dieser Gattungen unbekannt, sodaß die Beinlängen von Larve und Imago nicht verglichen werden können. Die Larve von *Hagenius* Selys scheint eher langbeinig zu sein, doch zeigen die Hinterbeine keine abweichenden Maße. Hier scheint die Verlängerung der Hinterbeine nur den Imagines zuzukommen und keine Larvenanpassung zu sein.

Änderungen in den Längenverhältnissen einzelner Beinpaare und Beinglieder sind unschwer festzustellen. Insekten mit Laufbeinen, z. B. ein Laufkäfer oder eine Küchenschabe, zeigen gleich-

lange Vorder- und Mittelbeine. Die Hinterbeine sind um ca. 30% länger. Das gleiche zeigen einige Gomphiden und die Reliktform *Uropetala carovei* White. Bei den anderen untersuchten Formen sind die Vorderbeine stets etwas kürzer als die Mittelbeine, während die Hinterbeine um etwa $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ länger, den Längenverhältnissen des Laufbeintypus entsprechen. Der Unterschied in der Länge von Vorder- und Mittelbein zeigt bei Anisopteren ein allmähliches Ansteigen, das, in großen Umrissen, bei den Gomphiden beginnt, hier bis etwa 25% ansteigt, bei Aeshniden und Corduliiden bis 35% erreichen kann. Tab. 2 bringt eine kleine Übersicht von 20 Gattungen und Arten.

Tabelle 2. Die Verkürzung der Vorderbeine in % der Mittelbeine.

<i>Ophiogomphus serpentinus</i> Charp.	0	<i>Libellula quadrimaculata</i> L.	10
<i>Macrogomphus annulatus</i> Sel.	0	<i>Orthemis ferrucinea</i> Fabr.	10
<i>Gomphus vulgatissimus</i> L.	0	<i>Tramea burmeisteri</i> Pal.	16
<i>Onychogomphus forcipatus</i> L.	8	<i>Orthetrum brunneum</i> Fons.	18
<i>Ictinus rapax</i> Sel.	10	<i>Leucorrhinia rubicundula</i> L.	25
<i>Bojeria irene</i> Fons.	5	<i>Epitheca bimaculata</i> Charp.	25
<i>Brachytron hafniense</i> M.	6	<i>Hemicordulia asiatica</i> Sel.	26
<i>Gynacantha kirbyi</i> Krüg.	10	<i>Macromia trituberculata</i> Fras.	30
<i>Anax imperator</i> Leach.	15	<i>Somatochlora metallica</i> v. d. L.	30
<i>Aeshna cyanea</i> Müll.	18	<i>Cordulia aenea</i> L.	34

Die Gomphiden der Tabelle zeigen die Vorder- und Mittelbeine fast gleich lang. Die Tätigkeit im Rahmen des Fangkorbes scheint hier die Beinlänge noch nicht beeinflußt zu haben. Auch die anderen untersuchten Gomphiden (*Gomphus pulchellus* Sel., *Megalogomphus superbus* Fras., *Lindenia tetraphylla* v. d. L.) weichen darin nicht wesentlich ab. Nur *Microgomphus souteri* Fraser, eine hochspezialisierte Form, hat die Vorderbeine viel stärker, etwa um 25%, kürzer als die Mittelbeine. Bei allen Gomphiden mit Ausnahme von *Microgomphus* betrifft die Verkürzung der Vorderbeine stets nur die Femora. Die Tibien sind immer gleich lang. Nur bei *Microgomphus* sind auch die Tibien der Vorderbeine etwas kürzer als die der Mittelbeine.

Die Aeshniden der Tabelle zeigen die Verkürzung der Vorderbeine schon deutlicher ausgeprägt. Auch die anderen untersuchten Arten (*Aeshna isosceles* Müll., *Ae. mixta* Latr., *Ae. grandis* L., *Ae. affinis* v. d. L., *Ae. januaria* Hag., *Ae. brevistyla* Ramb., *Anax partenope* Sel., *Hemianax ephippiger* Burm., *Bojeria vinosa*

Say, *Amphiaeschna ampla* Ramb.) zeigen eine Verkürzung der Vorderbeine von 10 bis 18%. Nur *Aeshna crenata* Hag. hat die Vorderbeine um ca. 35% verkürzt, also fast doppelt so stark wie die anderen Arten der Gattung. Bei Aeshniden sind oft neben den stets verkürzten Femora auch die Tibien etwas verkürzt. Am stärksten bei *Ae. crenata* Hag., ca. 16%.

Die Libelluliden und Corduliden zeigen die stärkste Verkürzung der Vorderbeine. Hier ist die Tibia der Vorderbeine immer auch verkürzt, meist um etwa 8 bis 12% kürzer als die der Mittelbeine. Die Verkürzung der Tibia tritt auch bei solchen Formen auf, deren Vorderbeine viel weniger verkürzt sind als etwa bei *Aeshna crenata* Hag.

Bei Zygopteren sind die Vorderbeine bei allen untersuchten Formen verkürzt, meist um 10 bis 40% kürzer als die Mittelbeine. Die Hinterbeine sind um 25 bis 40% länger. Eine Gruppierung der Gattungen nach dem Grade der Verkürzung, wie auf Tab. 2, ist bei dieser Unterordnung nicht durchführbar, da die Verkürzung oft bei den einzelnen Arten innerhalb einer Gattung große Unterschiede zeigt. Sie beträgt z. B. bei unseren einheimischen *Lestes*-Arten 25 bis 40%. Die Tibia ist bei allen untersuchten Arten stets auch verkürzt.

Zusammenfassend kann über die Längenverhältnisse der einzelnen Beinglieder und Beinpaare festgestellt werden, daß primitive Odonaten in der gleichen Länge von Vorder- und Mittelbeinen noch das ursprüngliche Verhältnis wie bei einem Laufbein erhalten haben. Bei anderen höher spezialisierten Formen tritt eine Verkürzung der Vorderbeine auf. Der Unterschied in der Länge der Vorder- und Mittelbeine ist bei relativ kurzbeinigen Formen, wie Gomphiden und Aeshniden, gering, am größten bei Corduliden, die zu den langbeinigsten Anisopteren zählen. Dieser Unterschied in der Beinlänge ist wohl kaum ein ursprünglicher Zustand, sondern sekundär durch die Tätigkeit der Beine beim Beutefang entstanden.

Bei Anisopteren ist gezeigt worden, daß die Verkürzung besonders bei langbeinigen Arten stark ausgeprägt ist. Da die Beinverlängerung auf eine Larvenanpassung zurückgeführt wurde, zeigt die starke Verkürzung der Vorderbeine gerade bei diesen

Formen, daß die larvale Tendenz der Beinverlängerung kombiniert mit der imaginalen Tendenz der Beinverkürzung zu einem Typus mit kurzen Vorderbeinen und relativ langen Mittel- und Hinterbeinen geführt hat. An den Vorderbeinen hat also die imaginale Tendenz über die larvale den Sieg davongetragen.

Bei *Zygopteren* ist das nicht der Fall. Eine so langbeinige Form wie *Matrona basilaris* Sel. zeigt als Larve und Imago den gleichen Unterschied in den Vorder- und Mittelbeinen von ca. 10%. Hier scheint die larvale Tendenz zur Beinverlängerung über der imaginalen der Beinverkürzung obsiegt zu haben. Allerdings weichen die *Zygopteren* in allen Belangen so weit von den *Anisopteren* ab, daß Vergleiche der beiden Unterordnungen nur mit großem Vorbehalt statthaft sind.

Änderungen in der Bedornung.

Von der Bedornung der Odonatenbeine war bis jetzt bekannt, daß die drei Beinpaare zwei Reihen von Dornen tragen, von denen die eine mehr nach vorne, die andere mehr nach hinten gerichtet ist. Gemäß ihrer unterschiedlichen Stellung sollen diese beiden Dornenreihen auch verschiedene Funktionen im Fangkorb zu erfüllen haben. In der Dornenanzahl, der Dornenlänge und Dornen-anordnung besteht eine große Mannigfaltigkeit, die in der systematischen Literatur vielfach zur Trennung von Gattungen und Arten benützt wird.

Bei *Anisopteren* zeigte die Untersuchung eines größeren Artenmaterials mehrere Bedornungstypen, die deutlich eine zunehmende Spezialisierung des Fangapparates erkennen lassen.

So zeigt *Uropetala carovei* White und einige primitivere Gomphidengenera, wie etwa *Lindenia tetraphylla* v. d. L. (Abb. 2), einen Bedornungstypus, den ich für den ursprünglichsten von allen rezenten Odonaten ansehe. Hier ist der Femur bis nahe an dem tibialen Gelenk ventral ebenso gerundet wie an seinem Dorsum, zum Unterschied von den Femora anderer Odonaten, die stets an der Ventralseite abgeflacht sind. Bei *Uropetala* sind ebenso wie in der Beinlänge auch in der Beinform und Bedornung die Merkmale eines primitiven Schreitbeines noch erhalten. An Stelle der beiden Dornenreihen trägt hier der Femur unregelmäßig angeordnete, sehr kurze Dornen. Nur knapp vor dem tibialen Gelenk ist die

Kutikula zu einer Mulde abgeflacht, an deren Rändern einige Dornen in einer Reihe angeordnet stehen. Vielleicht haben wir hier die ersten Anlagen der beiden Dornenreihen, die den Femur der anderen Odonaten kennzeichnen. Es ist anzunehmen, daß die verstreut stehenden Dornen, soweit die Ventralfläche des Femur sich abflacht, rückgebildet werden, während die Dornen längs der Mulde verstärkt werden, sodaß ein Bedornungstypus entsteht, wie er bei Odonaten die Regel ist. Die folgenden Bedornungstypen bestätigen ungezwungen diese Annahme.

Bei *Megalogomphus superbis* Fras. ist der Femur bis zu seiner Hälfte, bei *Microgomphus sauteri* Fras. in seiner ganzen Länge abgeflacht und mit zwei Dornenreihen versehen.

Es scheint, daß die Bedornung des Femurs am tibialen Gelenk zuerst erscheint und proximalwärts gegen den Trochanter vorschreitet. In der Regel sind bei Gomphiden die Dornen kurz und die beiden Reihen verlaufen ziemlich parallel. Eine Differenzierung der beiden Dornenreihen zu zwei verschiedenen Funktionen, wie bei den anderen Anisopteren, ist hier noch kaum angedeutet.

Einen abweichenden Gomphidentypus mit langen Dornen zeigen die Gattungen *Podogomphus* Karsch, *Notogomphus* Selys und *Labrogomphus* Nedham. Da diese Gattungen noch sehr ungenau benannt sind, läßt sich über die Entstehung dieser Modifikation nichts aussagen. *Podogomphus* und *Notogomphus* gehören wahrscheinlich zur gleichen Gattung (Longfield, 1936, p. 477, und St. Quentin, 1942, p. 111). *Labrogomphus* mag diesen Bedornungstypus selbständig erworben haben.

Bei *Aeshniden* sind die Dornen etwas länger und die beiden Dornenreihen deutlich verschieden gerichtet. Am Femur des ersten Beinpaares, an der nach vorne gerichteten Reihe, zeigen die ersten Dornen oft ein von den übrigen Dornen abweichendes Aussehen. Sie sind kürzer, schwach chitinisiert, daher heller im Aussehen, stumpf und erscheinen oft wie gegen die Fläche des Femurs angedrückt. Sie kommen sehr häufig bei Zygopteren an dieser Stelle vor (Abb. 5). Cowley (1937, p. 123) meinte, daß diese „femoral combs“ mit den von mir (St. Quentin, 1936, p. 225) beschriebenen „Kammornen“ am distalen Ende der Tibia strukturell übereinstimmen und daß beide zusammenwirkend vielleicht als eine Vorrichtung zum Festhalten kleiner Beuteinsekten dienen könnten. Diese Deutung scheint aber nicht zuzutreffen, weil beide Dor-

nenarten ganz verschieden gebaut sind. Wie Abb. 6 zeigt, sind für die „Kammdornen“ lappenartige seitliche Verbreiterungen kennzeichnend, welche den Femurdornen fehlen. Auch gelangen die beiden Dornenarten beim Zusammenschlagen von Femur und Tibia gar nicht zu einem Kontakt. Wahrscheinlich stellen diese Femurdornen in Rückbildung befindliche Dornen vor, die im Verlauf der Entwicklung, als die Beine vorgezogen und höhergestellt wur-

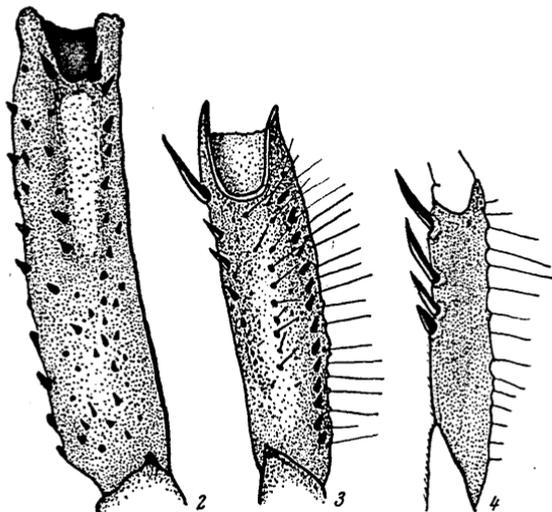


Abb. 2 bis 4. Entwicklung der Femurbedornung.

2 *Lindenia tetraphylla*. 3 *Orthetrum brunneum*. 4 *Brechmorhoga chalybdea*.

den, unmittelbar unter das Mentum gelangten. Es trat eine Rückbildung ein, die Dornen wurden vor allem entchitinisiert. Die Rückbildung ist bei Aeshniden auf dem Stadium, daß die stark deformierten Dornen noch erhalten sind. Bei den meisten Anisopteren sind, wie die nächsten Bedornungstypen zeigen, die Dornen an dieser Stelle schon verschwunden. Die Dornen an dieser Stelle der Mittel- und Hinterbeine sowie die Dornen der zweiten Femurreihe zeigen alle das gleiche gewöhnliche Aussehen.

Der nächste Bedornungstypus ist nur bei einigen Libellulidengattungen gefunden worden. Er findet sich bei *Libellula* L. und *Orthetrum* Newm. Die modifizierten Femurdornen sind hier restlos verschwunden. Die Femurbedornung beginnt an der vorderen

Reihe des ersten Beinpaars erst ungefähr auf der distalen Hälfte des Femurs und ist durch wenige, aber kräftige Dornen gekennzeichnet. Die zweite Dornenreihe ist vollständig an der Zahl, aber die Dornen sind alle sehr kurz. Lange Borsten begleiten diese Dornenreihen (Abb. 3). Viel häufiger findet sich ein anderer Bedornungstypus, der vielleicht von diesem abzuleiten ist. Hier zeigt der Femur an der nach vorne gerichteten Dornenreihe das gleiche Bild (Abb. 4); doch die Dornen der zweiten Reihe sind verschwunden. Lange,

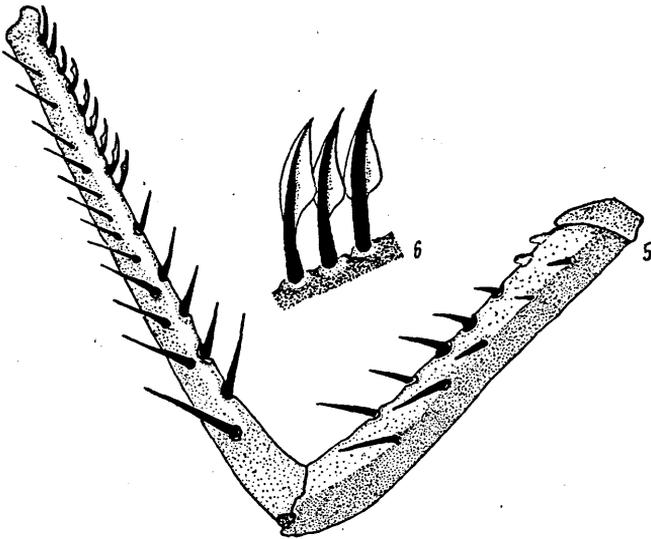


Abb. 5 bis 6. 5 Vorderbein von *Enallagma cyathigerum*. 6 Drei „Kammdornen“.

biegsame Borsten haben ihre Funktion übernommen. Dieser Typus ist bei vielen höheren Libelluliden und Corduliiden zu finden.

Schließlich sei noch eine Dornenmodifikation erwähnt, die zwar schon lange bekannt ist und die, da sie nur den ♂♂ zukommt, wohl nicht mit dem Fangapparat zusammenhängt. Sie findet sich an den Tibien der Mittel- und Hinterbeine der Gattungen *Cordulegaster* Leach und *Allogaster* Selys und besteht aus einer dicht gestellten Reihe von Dornenstümpfen von eigenartiger Gestalt (Abb. 8). Eine ähnliche Bildung hat zuerst Calvert (1903, p. 187) an den Hintertibien der Gattung *Epigomphus* Selys entdeckt. Calvert (Pl. VIII, Fig. 10 und 11) zeigt uns auch, wie diese Mo-

difikation entstanden ist. Bei *Epigomphus suboptusus* Selys zeigt ein Exemplar Dornen an den Hintertibien zu kurzen Stumpfen umgewandelt, aber in der gewöhnlichen Anzahl (Fig. 10), während ein zweites (Fig. 11) die doppelte Anzahl zeigt. Eine ähnliche Dornenmodifikation zeigt nach *Laidlaw* (1926, p. 227) *Leptogomphus lansbergei* Selys.

Bei *Zygopteren* wurden bei allen untersuchten Formen zwei Dornenreihen am Femur wie an der Tibia gefunden. Die Anzahl der Dornen und ihre Lage schwankt ungemein und

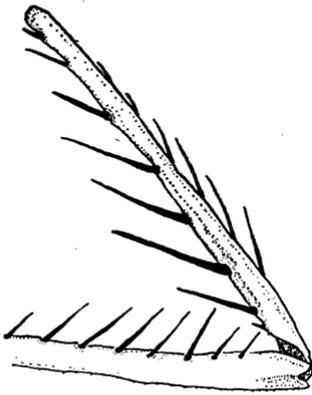


Abb. 7. Mittelbein von *Lestes virens*.

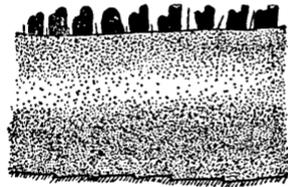


Abb. 8. Tibiendornen des Mittelbeines von *Cordulegaster bidentatus* ♂.

ergibt wertvolle systematische Merkmale für einzelne Gattungen und Gattungsgruppen. Wenn angegeben wird (*Needham and Heywood l. c.*) „The spines increase in size and number from the front to the hindlegs“, so mag das für die Zahl der Dornen noch angehen, die Dornenlänge aber nimmt von den Vorderbeinen zu den Hinterbeinen in der Regel ab. Die Stellung des längsten Dornes einer Reihe ist von der Anzahl der Dornen abhängig. Am Femur steht der längste Dorn bei einer relativ geringen Dornenanzahl als letzter der Reihe (Abb. 3 und 4), bei größerer Dornenanzahl etwas distal der Femurhälfte. An der Tibia von Formen mit relativ wenig Dornen steht der längste Dorn als erster der Reihe, sodaß bei einer solchen Form die beiden längsten Dornen um das Kniegelenk stehen.

Bei Formen mit vielen Dornen steht auf der Tibia der längste Dorn als dritter oder vierter der Reihe, am Femur als dritt- bis viertletzter. Von Dornenmodifikationen der Tibiendornen wären die schon erwähnten Kammdornen, jene lappig verbreiterten Dornen (Abb. 5 und 6) am distalen Tibienende zu nennen. Sie wurden (St. Quentin 1936, p. 225) als Putzapparat gedeutet und auch (Cowley 1937, p. 124) mit den modifizierten Femurdornen in Beziehung gesetzt. Jedenfalls kann festgehalten werden, daß an den Vorderbeinen die proximalen Femurdornen für den Fangapparat weniger Wert zu haben scheinen, da sie meist reduziert sind. Die distalen Tibiendornen aber scheinen eine Funktion außerhalb des Fangapparates, als Putzapparat, erhalten zu haben. Es ist bemerkenswert, daß sie auch bei solchen Formen gut ausgebildet sind, bei denen die übrigen Tibiendornen nur ganz kurz sind, wie in der Gattung *Dictérias* Selys.

Bei den untersuchten Lestiden ist der erste Dorn der nach vorne gerichteten Reihe an der Tibia aller drei Beinpaare auffallend kurz. Dieser Zwergdorn (Abb. 7) wurde bei *Lestes sponsa* Hansem., *L. dryas* Kirby, *L. virens* Charp., *L. viridis* v. d. L., *L. temporalis* Sel., *L. virgatus* Burn., bei *Ceylanolestes davenporti* Fras., bei *Sympecma fusca* v. d. L. und *S. praedisca* Brauer gefunden. Vielleicht läßt sich dieses Merkmal systematisch verwerten, etwa um die Gattung *Lestes* abzugrenzen.

Die Funktion des Fangapparates.

Die drei Beinpaare mit ihrer Bedornung bilden den Fangapparat, dessen Wirkungsweise nach Needham and Heywood (l. c.) zwar leicht zu begreifen, aber sehr schwer zu beobachten ist. In der Regel wird bei den großen Anisopteren die Beute von unten angefliegen. Die Beine schlagen gegen den Kopf zusammen und halten die erfaßte Beute vor der Mundöffnung fest. Die Beute wird von den Tibien gegen die Femora gepreßt. Vergleicht man das Zusammenschlagen der Beine mit dem Zuschnappen eines Wirbeltiergebisses, so können die Tibien mit dem Unterkiefer, die Femora mit dem Oberkiefer und die Dornen dieser Glieder mit der Kieferbezahnung verglichen werden.

Die beiden Dornenreihen auf Femur und Tibia schließen einen Winkel ein, der in der Regel bei der Tibia größer als am Femur

und an den Vorderbeinen größer als an den Mittel- und Hinterbeinen ist. Auch in der Gestalt und Anordnung der Dornen zeigen die beiden Dornenreihen desselben Gliedes Unterschiede, die meist desto größer sind, je größer der Winkel ist, den die beiden Dornenreihen miteinander einschließen.

Am Femur ist der Unterschied der beiden Dornenreihen des ersten Beinpaares besonders auffällig. Gegen die Dornen der nach vorne gerichteten Reihe wird die Beute gepreßt. Die Dornen dieser Reihe wie die Dornen der gleichen Reihe an der Tibia stellen den aktiven Teil der Bedornung vor. Wie in der Entwicklung des Wirbeltiergebisses die Tendenz zu beobachten ist, von einem Gebiß mit zahlreichen und gleichartigen Zähnen (Reptil) zu einem Gebiß mit reduzierter Zahnzahl und bestimmten Zahnformen (z. B. Huftiere) zu gelangen, so geht die Entwicklung dieser Dornenreihe von einem Typus mit vielen gleichartigen Dornen (Abb. 2) zu einem mit wenigen, aber kräftigen und wirksam gestellten Dornen (Abb. 4) über. Die Dornen der zweiten, mehr nach hinten gerichteten Reihe kommen beim Zusammenschlagen der Beine mit der Beute nicht unmittelbar in Kontakt. Sie scheinen weniger die Aufgabe zu haben, die Beute aktiv festzuhalten, als passiv die Wand des „Fangkorbes“ zu bilden und ein Durchbrechen der Beute zu verhindern. Dieser Rolle, die Wand des Fangkorbes möglichst dicht zu halten, entspricht auch die Tatsache, daß man an ihnen keine Reduzierung ihrer Zahl und auch keine Differenzierung ihrer Gestalt findet. Bei einigen Formen (Libelluliden und Corduliiden) können sie durch lange biegsame Borsten ersetzt werden. Eine Modifikation, wohl geeignet, eine dichte Wand des Fangkorbes zu bilden, dabei Bewegungen der Beine weniger zu behindern als lange steife Dornen.

An der Tibia sind vor allem am ersten Beinpaare die beiden Dornenreihen verschieden. Die vordere Reihe zeigt eine Arbeitsteilung in proximale Dornen, die zum Fange der Beute dienen, und in distale, die zu anderen Zwecken modifiziert sind. Die hintere Reihe ist von zahlreichen Dornen gebildet, die untereinander alle gleich sind. An den Mittel- und Hintertibien sind die beiden Dornenreihen kaum verschieden.

Zusammenfassend kann der Prozeß, der die Libellenbeine aus Schreitorganen zu einem Apparat im Dienste der Nahrungsaufnahme modifizierte, etwa folgendermaßen umrissen werden. Die

starke Entwicklung der Flügelmuskulatur verlagerte die Beine nach vorne. Dadurch wurden sie der Schreitfunktion entzogen, der Fangapparat aus allen drei Beinpaaren ermöglicht. Das ursprüngliche Kugelgelenk zwischen Coxa und Trochanter wurde im Sinne eines Scharniergelenkes modifiziert. An den Vorderbeinen wurden zuerst die Femora, später auch die Tibien verkürzt. Die Dornen der Beine ordneten sich in zwei Reihen an, die jede eine besondere Funktion im Fangapparat zu versehen haben: die nach vorne gerichtete Reihe als aktive „Fangzähne“ zum Festhalten der Beute, die nach hinten gerichtete Reihe als „Wand“ des Fangkorbes. An den Vorderbeinen erfolgten weitere Modifikationen der Dornen. Am Femur blieben nur wenige, aber wirksam gestellte Dornen, an der Tibia wurde die Dornenzahl eher vermehrt und neben den „Fangdornen“ auch „Kammdornen“ ausgebildet.

Literatur.

- Bartenef, A. N. 1931, Über die geographische Verbreitung von *Pantala flavescens* Fabr. (*Odonata*, *Libellulinae*). Zool. Jahrb. Abt. Syst. 60, 471—488. — Calvert, P. P. 1903, On some American *Gomphinae* (*Odonata*) Ent. News 14, 138—142. — Cowley, J. 1937, Tibial and femoral Combs, an a trochanteral Brush, in the Odonata. Proc. Ent. Soc. London (4) 12, 123—125. — Ders. 1941, A new species of *Protoneura* from Peru, and a review of the group of *Protoneura tenuis* Selys (*Odonata*, *Protoneuridae*) Trans. R. ent. Soc. Lond. 91, 145—173. — Demoll, B. 1918, Der Flug der Insekten und Vögel. — Fraser, F. C. 1934—36, *Odonata* I—III. Fauna Brit. India. — Gebien, H. 1938, Körperbau und Lebensweise der Wüstentenebrioniden. VII. Kongreß f. Ent. I. 118—132. — Hora, S. 1927, Animal life in torrential streams. J. Bombay N. Hist. Soc. 32, 111—126. — Laidlaw, F. F. 1926, Spolia Mentawiensia Dragonflies (*Odonata*). J. Malayan Branch R. As. Soc. 4, 214—233. — Lieftinck, M. A. 1940, Descriptions and Record of South-East asiatic *Odonata*. Treubia 17, 337—390. — Longfield, C. 1936, Studies on African *Odonata*, with synonyms and descriptions of new species and subspecies. Tr. ent. Soc. Lond. 85, 467—498. — Needham and Heywood 1929, A Handbook of the Dragonflies of North America. — Sargent, W. D. 1937, The internal thoracic skeleton of the Dragonflies. Ann. ent. Soc. America 30, 80—95. — St. Quentin, D. 1934, Beobachtungen und Versuche an Libellen in ihren Jagdrevieren. Konowia 13, 275—282. — Ders. 1936, Der Putzapparat der Odonaten. Zool. Anz. 115, 225—231. — Ders. 1938, Die Tibialleiste der Odonaten. Zool. Anz. 121, 226 bis 239. — Ders. 1938 a, Die systematische Stellung der Unterfamilie der *Corduliinae* Selys (Ordnung *Odonata*). VII. Kongreß f. Ent. I. 345—360. — Ders. 1942, Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Deutsch-Ostafrikas, insbesondere des Matengo-Hochlandes. IV. *Odonata*. Ann. Naturh. Mus. Wien, 52, 106—116. — Ders. 1951, Secondary Sexual Characters on the Legs of *Zygoptera* (*Odonata*), Ent. News 62, 105—108. — Storch, O. 1923, Libellenstudien. Ak. Wiss. Wien 4, 57—85. — Verhöff, W. 1903, Über Tracheatenbeine, Trochanter und Praefemur. Zool. Anz. 26, 202—210.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1954

Band/Volume: [04](#)

Autor(en)/Author(s): Quentin Douglas St.

Artikel/Article: [Der Fangapparat der Odonaten. 375-390](#)