

Libellenstudien I

Von

Privatdozent Dr. Otto Storch

Aus der Biologischen Station in Lunz N.-Ö. und dem II. Zoologischen Institute
der Universität Wien

(Mit 2 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 7. Februar 1924)

1.

Die Eiablage von *Somatochlora metallica*.

Durch die schönen biologisch-systematischen »Odonatenstudien« Wesenberg-Lund's (1913/14) angeregt, benutzte ich meinen diesjährigen Sommeraufenthalt an der Biologischen Station in Lunz N.-Ö. (August 1923) zu einigen biologischen Beobachtungen an diesen Tieren. Ich richtete dabei mein besonderes Augenmerk auf *Somatochlora metallica* Vanderl., welche am Lunzer Untersee ziemlich häufig ist. Dank der genannten Arbeit (siehe auch Wesenberg-Lund, 1913 und 1915) und der auf ein gleiches Ziel gerichteten Untersuchungen von Portmann (1921), welche u. a. eine auf diesbezüglichen Beobachtungen fußende und die umfangreiche einschlägige, vor allem auch amerikanische Literatur berücksichtigende, zusammenfassende Darstellung der verschiedenen Arten der Eiablage der Odonaten geben, ist dieser Vorgang bei dieser Tiergruppe nun gut bekannt und zeigt eine interessante, weitgehend differenzierte Vielfältigkeit, die oft bis zur Ausbildung von spezifischen Sondergewohnheiten bei Gattungen, ja selbst Arten heruntergeht und so eine wertvolle Vermehrung der systematischen Trennungsmerkmale bildet.

Doch weist das sonst ziemlich geschlossene Bild eine auffallende Lücke auf und diese betrifft die Gattung *Somatochlora*. Es liegen wohl ein paar Angaben über die Art der Eiablage dieser Form vor, sie lauten jedoch widersprechend. Wesenberg-Lund hält es nach allem, was man bisher darüber weiß, für nicht ausgeschlossen, daß *Somatochlora metallica* in irgendeiner Weise ihre Eier in abgestorbene Pflanzenteile, Treibholz etc. einbohrt, und Portmann schließt sich dieser Ansicht an. Ich hatte nun in Lunz Gelegenheit, einige Weibchen dieser Art bei der Eiablage genau beobachten zu können, und will hierüber wegen des Interesses, das dieser eigenartige Modus der Eiablage erfordert, und weil er mir die Veranlassung gab zu einer weitergehenden Beschäftigung mit dieser Tiergruppe, an erster Stelle in diesen Mitteilungen berichten.

Es war nicht leicht, die Weibchen aufzufinden. Die auffallenden großen, smaragdgrünen Tiere jagten ziemlich häufig in raschem, niedrigem Fluge die Ufer der Fischzuchtteiche und des Untersees entlang und es gelang mir, eine größere Anzahl einzufangen. Es waren jedoch lauter Männchen. Über 20 hatte ich schon erbeutet, ohne darunter auch nur ein Weibchen vorzufinden; doch waren solche sicher zugegen; ich hatte Gelegenheit gehabt, einige Paarungsräder hoch in der Luft fliegend beobachten zu können. Ich machte mich nun auf die Suche nach ihnen, suchte verstecktere Örtlichkeiten auf und hatte endlich die Genugtuung des Erfolges.

Am 22. August saß ich am vorgerückten Vormittag bei brütendem Sonnenschein in einem kleinen Boote nahe beim Ufer im Phragmitesbestand in der Nähe der Kanaleinmündung. Eine Anzahl von Somatochloren patrouillierten in geringer Höhe über dem Schilf hin und her und gingen manchmal für einen Augenblick nieder bis knapp über den Wasserspiegel oder den Boden. Einige davon fing ich, alle diese Tiere waren Männchen. Da hörte ich plötzlich ein auffälliges lautes Schnarren von Libellenflügeln. Ich wendete mich um und bemerkte eine *Somatochlora* knapp an der Uferlinie in ganz geringer Höhe über der Erde sich schwebend halten und unter beständigem hörbarem Flügelschlag charakteristische Bewegungen ausführen. Ohne daß der Leib abgelenkt wurde, indem das Tier wie ein starrer Stab um eine quere Drehungsachse sich drehte, welche in der Gegend der Anheftungsstelle der Flügel sich befindet, schlug es mit seinem Körperhinterende gegen den feuchten Erdboden. Es war offenbar ein in Laichablage begriffenes Weibchen. Jedes Aufschlagen des Hinterendes verursachte ein Geräusch, das am ehesten dem einer mähenden Sense zu vergleichen ist, nur war es kurz abgerissen. Eine Zeitlang, wohl ein paar Minuten hindurch, führte das Tier diese Beschäftigung durch, dann verließ es den Platz und flog von dannen. Ich fuhr zu der im Schatten der Phragmitespflanzen liegenden Stelle hin, um nachzusehen, ob sich Eier finden ließen. Da kam die Libelle wieder und setzte ihr Laichgeschäft wieder fort. Nun konnte ich aus einer Entfernung von kaum einem Meter zusehen, meine Anwesenheit störte das von seiner Arbeit ganz in Anspruch genommene Tier nicht im mindesten. Wieder unter schnarrendem Flügelschlag wurde mit unglaublicher Wucht die Hinterleibspitze gegen das feuchte Erdreich geschlagen; es erweckte den Eindruck, als sollten die abgehenden Eier in die Erde eingehämmert werden. Nach einer Anzahl von solchen, mit dem charakteristischen Sensengeräusch verbundenen Hammerschlägen ging die Libelle rückwärtsfliegend um ein paar Leibeslängen zurück (sie steht nämlich stets mit dem Kopfe landeinwärts gerichtet) und kam über das Wasser zu stehen. Hier erfolgte dann immer ein einziger Schlag mit dem Hinterleibsende ins Wasser, worauf das Tier wieder vor ans Land ging und das Hämmern wieder aufnahm. Dieses typisch nach

einiger Zeit sich wiederholende Intermezzo des Zurückweichens über das Wasser und Eintauchens der Hinterleibspitze in dasselbe machte mir den Eindruck, als ob es sich dabei nicht um eine Eiablage, sondern um eine Reinigung des Hinterleibsendes handelte. Fast 10 Minuten sah ich diesem schönen Naturschauspiele zu. Einmal verließ das Tier die winzige Bucht, deren feuchter Erde sie die Keime für ihre Nachkommenschaft in großer Zahl anvertraut hatte, und ging in ganz niedrigem Fluge um einen Strauch herum an eine ähnliche, daneben liegende Stelle, um hier sofort wieder ihre anstrengende Tätigkeit aufzunehmen. Doch kehrte sie bald wieder zu dem alten Platze, dem Orte ihrer Prädilektion, zurück. Plötzlich kam in pfeilschnellem Fluge ein Männchen daher, stürzte sich auf das Weibchen, erfaßte es in sicherem Griffe mit seiner Hinterleibszange am Kopfe, zwang es im Nu zur Bildung des Paarungsrades — all das war das Werk weniger Sekunden — und das eigentümliche, aus zwei Lebewesen gebildete Luftfahrzeug ging von dannen, über die Baumkronen hinweg hoch in die Luft, wo es meinen Blicken entwand. All das ging so schnell, so plötzlich und mit solcher Vehemenz vor sich, daß ich überrascht und fast erschreckt zurückblieb.

Am nächsten Tage, den 23. VIII., stieß ich zufällig auf eine zweite eierlegende *Somatochlora*. Ich hatte den ganzen Vormittag nach solchen gesucht und machte mich um die Mittagszeit unverrichteter Dinge auf den Heimweg. Ich ging auf dem Dammwege zwischen den Fischteichen und bekam plötzlich das charakteristische Geschnarre der Flügelschläge einer eierlegenden *Somatochlora* zu Ohren. Ein paar Schritte von mir entfernt sah ich tatsächlich ein Tier bei diesem Geschäfte. Es wurde von einem *Sympetrum Danae*-Männchen belästigt, das aber bald vertrieben war. Der Vorgang ging in gleicher Weise wie der am Vortage beobachtete vor sich. Einige Zentimeter über dem Wasserrande hackte das Tier mit seinem Hinterleibsende in die feuchte Erde des abschüssigen Dammhanges. Dabei fährt die Libelle in kurzem Zickzack hin und her, so daß jeder Schlag eine andere Stelle trifft. Nach mehrmaligem Hämmern, welcher Vorgang stets mit dem starken Flügelgeschnarre verbunden ist, weicht sie über das Wasser zurück und es erfolgt das einmalige Eintippen der Hinterleibsspitze ins Wasser. Sofort schießt sie wieder vor über das Land und setzt das Einhacken fort.

Zu meiner Überraschung bemerkte ich (die Stelle war sonnenbeschienen und günstiger für die Beobachtung, da die Libelle hier auch von der Seite beobachtet werden konnte), daß das Körperhinterende einem Spitzhammer glich. Der Ovipositor von *Somatochlora* besitzt bekanntlich einen sehr einfachen Bau; es ist eine einfache Valvula vulvae vorhanden, die Bauchplatte des 8. Abdominalsegmentes setzt sich in eine dreieckige, spitzig endende, ventral heruntergebogene Schuppe fort, deren Seitenränder nach hinten umgelegt sind, so daß sie eine nach hinten offene Rinne

bildet. Sie geht distal in eine scharfe Spitze aus und hat eine derart schräg nach hinten gerichtete Lage, daß die nach hinten umgelegten Seitenränder normal zur Längsachse des Tieres zu stehen kommen (Fig. 1). Der Ovipositor greift nach hinten über das 8. Segment hinaus und ist unbeweglich, er besitzt während der

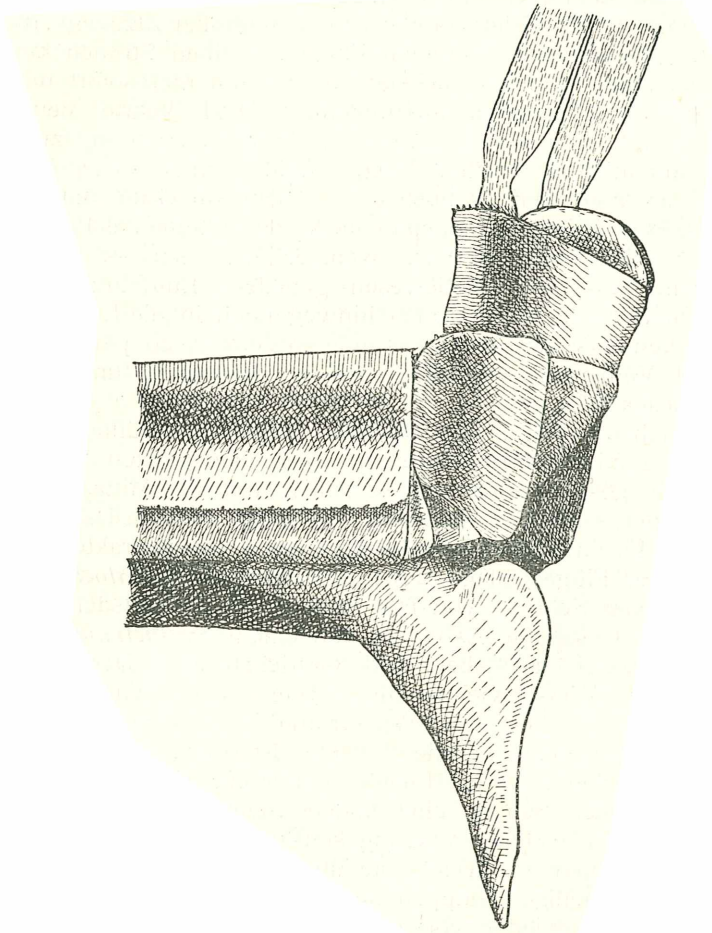


Fig. 1. Hinterende eines Weibchens von *Somatochlora metallica* bei der Eiablage mit Spitzhammerbildung.

Eiablage dieselbe Stellung wie vorher. Seine senkrecht gestellten Seitenränder schneiden sich ungefähr mit der Mitte des 9. Abdominalsegmentes.

Das für *Somatochlora* Eigentümliche und für ihre Eiablagehaltung Charakteristische liegt darin, daß die hinter dem Legestachel liegenden Abdominalsegmente (das 9. und 10. Segment) mit den Analanhängen während der Eiablage dorsal emporgeschlagen,

normal aufgerichtet sind, so daß sie mit dem Ovipositor in einer normal zur Körperlängsachse stehenden Linie liegen. Der Ventral-kontur der beiden letzten Körperringe bildet die direkte Fortsetzung der Hinterränder des Ovipositors. Auf diese Weise erscheint das Hinterende des Tieres tatsächlich in einen Spitzhammer umgewandelt! Das Weibchen von *Somatochlora metallica* führt also bei der Eiablage nicht allein eine hämmernde Bewegung aus, sondern hat dabei seinen Körper zu einem richtigen, dazu tauglichen Werkzeug umgewandelt! Das Tier hält seinen ganzen Vorderkörper bis inklusive das 8. Hinterleibssegment starr gestreckt, dieser Teil des Tieres bildet den langen Hammerstiel, dem der Ovipositor und die beiden letzten Körperringe als Spitzhammer aufsitzen. Die zwei Flügelpaare, die weit vorne am Stiele angebracht sind, verstehen es, dieses Werkzeug kunstgerecht zu handhaben, setzen es unter eigenartig schnarrenden Schlägen in Schwung und hacken die Hammerspitze mit Wucht in die Erde ein. Es ist ein eigenartiges und wunderbares Verhalten, wie hier ein ganzes Tier sich zu einem grob mechanischen Werkzeug verwandelt. Der Zweck dieses Verhaltens ist leicht vorstellbar. Bei jedem Einhacken wird ein kleines Grübchen in die weiche Erde eingegraben, in das einige Eier versenkt werden.

Ich fing später die Libelle mit dem Netze, holte sie aus diesem heraus und trug sie, das Tier an den emporgeschlagenen Flügeln haltend, in das einige Minuten entfernte Laboratorium, um sie zu konservieren. Die Hammerform des Körperhinterendes blieb während des ganzen Transportes erhalten, so daß ich sie gut und aus nächster Nähe beobachten konnte. Aus der Geschlechtsöffnung, die über dem Ovipositor in der Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Körperring gelegen ist, quollen in ununterbrochenem Strome die Eier hervor und stauten sich davor zu einem kugelförmigen Pakete an. Das Tier führte öfter das Hinterleibsende zum Munde und suchte die Eier abzustreifen. Ich bemühte mich, das zu verhindern, aber es gelang ihm doch einmal, und so ging mir ein großer Eiballen verloren. Doch quollen weitere Eier nach, die ich dann mit dem Tiere konservierte. Bei der Konservierung senkten sich, wohl infolge der dadurch verursachten Kontraktion der Streckmuskeln, die aufgerichteten Hinterleibsegmente etwas, so daß das konservierte Objekt die charakteristische Hammerbildung leider nicht vollständig zeigt. Die Eier sind kugelig wie bei allen Libellen, welche ihre Eier nicht in Pflanzengewebe einbohren, und an einem Pole mit einer Spitze versehen.

Die folgenden Tage gelang es mir, noch eine Anzahl Weibchen von *Somatochlora* bei der Eiablage zu beobachten und im ganzen sieben Exemplare zu fangen, welche ich konservierte. Irgendwelche neue Beobachtungen konnte ich hierbei nicht machen. Es ist erwähnenswert, daß ich Weibchen von *Somatochlora* nur während der Eiablage und im Fluge während der Paarung zu Gesichte bekam. Wo sie sich sonst aufhalten, ist mir unbekannt geblieben. In der

Zeit der Eiablage streifen sie in sehr niedrigem Fluge, ungefähr 10 cm über der Erde schwebend, die Uferränder ab und hacken dort und da die Eier ein. Da die Ufer zumeist einen dichten Pflanzenwuchs tragen, entgehen sie leicht der Beobachtung. Auch die Männchen jagen zu dieser Zeit vorzugsweise die Ufer der Teiche und des Sees entlang, halten sich jedoch in größerer Höhe, gewöhnlich knapp über dem Schilf und den Binsen auf und lassen sich nur hie und da für einen Moment gegen den Boden herab. Dies erweckt den Eindruck, als ob sie auf der Suche nach den Weibchen begriffen wären.

Wie aus den Literaturangaben hervorgeht, ist die Eiablage von *Somatochlora metallica* doch schon beobachtet worden. Es ist möglich, daß es sich in jener Form um eine solche gehandelt hat, von welcher Wesenberg-Lund (1913 bis 1914, p. 180) berichtet. Vor allem gibt aber Torka (1909) in einer kleinen Mitteilung, die bisher übersehen wurde, eine gute, zutreffende Beschreibung dieses Vorganges. Er beobachtete an zwei verschiedenen Tagen des Monats August 1909, wie sich ein Weibchen von *Cordulia* (= *Somatochlora*) *metallica* am Rande eines Sees etwa 40 cm vom Wasser entfernt an einer feuchten, sandigen, von Schilfrohr umkränzten Stelle zu schaffen machte. »Die Anklappen hoch emporgehoben und den spitzen Legebohrer nach unten gerichtet, flog dieses Weibchen zeitweise rüttelnd über den Sand und versenkte wippend mit dem Hinterleib in demselben seine Eier. Jedesmal, wenn es 4 bis 6 Eier abgelegt hatte, flog es zum nahen Wasser und stieß den Legebohrer in das Wasser, um ihn gleichsam abzuwaschen.«

2.

Das Flugbenehmen der Odonaten bei exophytischer Eiablage.

Wesenberg-Lund (1913 bis 1914) hat eine Einteilung der Eiablagearten der Odonaten gegeben; er unterscheidet zwei Hauptmodi: 1. Die Eier werden in Pflanzengewebe eingebohrt, 2. sie werden frei auf ein Substrat abgeworfen. Tillyard (1917) trifft die gleiche Einteilung und nennt die erste Art »endophytische«, die zweite »exophytische Eiablage.« Tillyard hebt gleichzeitig hervor, daß in Korrelation mit der endophytischen Eiablage das Vorhandensein der kompletten Form des Ovipositors und die längliche Eiform steht, während bei den Formen mit exophytischer Eiablage eine mehr oder weniger weitgehende Reduktion des Ovipositors platzgegriffen hat und die Eier rund sind. Es ist nach der im vorigen Abschnitte gegebenen Beschreibung des Eiablagevorganges bei *Somatochlora metallica* klar, daß diese Form nicht, wie Wesenberg-Lund vermutete, in der ersten Gruppe einzureihen, sondern daß sie den Formen mit exophytischer Eiablage zuzurechnen ist.

Es ist noch ein weiterer Unterschied hervorzuheben, welcher stets zwischen diesen beiden Modi der Eiablage vorhanden ist und auf den wohl Wesenberg-Lund bedacht war, als er bei den Formen mit exophytischer Eiablage von einem freien Abwerfen der Eier spricht. Während die ihre Eier in Pflanzengewebe einbohrenden Libellen die Eiablage stets hängend oder sitzend vollführen, geschieht sie bei den Tieren mit exophytischer Eiablage im Fluge. Auch in dieser Beziehung ordnet sich *Somatochlora metallica* den Libellen mit exophytischer Eiablage ein und für die übrigen Odonaten mit diesem Eiablagemodus wird im weiteren Verlaufe dieser Abhandlung der Nachweis für das Zutreffen dieses Satzes erbracht werden. So lernen wir hiermit zwei interessante Merkmale, die Reduktion des Ovipositors und die Ablage der Eier im Fluge, kennen, welche mit der exophytischen Ablage der Eier in fester Korrelation stehen. Es lohnt sich wohl der Mühe, in raschem Überblick die Verteilung dieser Merkmale im Bereiche der Odonaten kennen zu lernen und einige Worte über die Wertigkeit dieser Merkmale sowie über die innere Begründung dieser Korrelationen damit zu verbinden.

Was die Frage des Ovipositors anlangt, so ist schon seit langem die Meinung vertreten worden, daß der vollkommen entwickelte Ovipositor bei den Odonaten ein primitives Merkmal vorstellt und daß es erst sekundär bei gewissen Formen zu einer Reduktion des Legeapparates bis zu einem vollständigen Verschwinden desselben bei manchen Arten gekommen ist. Alle *Zygoptera* zeigen in dieser Beziehung ein primitives Verhalten und besitzen einen kompletten Ovipositor. Ein solcher besteht aus einer vierteiligen, aus je zwei Gonapophysen des 8. und 9. Sternites gebildeten Terebra, welche zwischen den paarigen Valvae des 9. Sternits eingeschlossen liegt und zum Anstechen von Pflanzengewebe dient. (Die hier gegebenen Beschreibungen der Oviposatoren entnehme ich F. Ris, 1909, Bd. I.) Alle Zygopteren bohren ihre Eier in Pflanzengewebe ein, und zwar in sitzender Stellung.

In der zweiten Unterordnung der Odonaten, den *Anisoptera*, sind die weiblichen Genitalsegmente in außerordentlich verschiedener Weise gestaltet und hier zeigt sich deutlich die Korrelation von Reduktion des Legeapparates, exophytischer Eiablage und Eiablage im Fluge sowie auch, daß alle diese Merkmale spätere Erwerbungen sind, die den höherstehenden Formen zukommen. In der primitiveren Familie dieser Unterordnung, den *Aeschnidae*, finden sich nur zwei Subfamilien (*Petalurinae* und *Aeschninae*), welche durchaus einen kompletten, im Sinne der Zygopteren ausgebildeten Ovipositor besitzen, und die hierhergehörigen Formen bohren ausnahmslos ihre Eier in Pflanzengewebe ein. Für die Subfamilie der *Aeschninae* sind bei Wesenberg-Lund und bei Portmann eine Anzahl von Beobachtungen und Literaturhinweisen angeführt, welche ihre Eiablage in sitzender Stellung nachweisen.

Bezüglich der *Petalurinae* verweise ich auf die Beschreibung von *Petalura gigantea* bei Tillyard (1909, p. 261) und von *Tachopteryx Thoreyi* bei Kennedy (1917, p. 513).

Alle übrigen Subfamilien der *Aeschnidae*, die *Cordulegasterinae*, *Chlorogomphinae* und *Gomphinae*, zeigen eine mehr oder weniger weit fortgeschrittene Reduktion des Ovipositors. Besonders interessant sind diesbezüglich die *Cordulegasterinae*, deren Ovipositor noch ziemlich komplett gebaut ist; er besteht aus zwei Gonapophysen des 8. Segmentes, die scheidenartig zwei kleinere des 9. Segmentes umschließen; doch fehlen die sonst vom 9. Segmente gebildeten Valven; ebenso fehlt die Zähnelung an den Gonapophysen. Der Ovipositor ist mächtig entwickelt, in die Richtung der Körperlängsachse gestellt und überragt mit seiner Spitze stark das Abdomenende. Es ist also hier nur eine geringfügige Reduktion zu verzeichnen. Doch ist dieser Legeapparat infolge der Rückbildung der Zähnelung und seiner sonstigen Ausbildung nicht mehr zum Einbohren von Eiern in Pflanzengewebe tauglich. Die Eiablage der *Cordulegasterinae* erfolgt auch in ein anderes Substrat (in Schlamm) und geht im Fluge vor sich, davon wird später noch ausführlich die Rede sein. Das Gleiche, nämlich exophytische Eiablage im Fluge, trifft auch für die *Gomphinae* und *Chlorogomphinae* zu, deren Ovipositor eine außerordentliche Vereinfachung im Vergleich zu den *Cordulegasterinae* erfahren hat; es ist nur eine einfache Valvula vulvae vorhanden.

In der zweiten, hochentwickelten, heutigentages florierenden Familie der *Anisoptera*, den *Libellulidae*, sind die Weibchen fast ausnahmslos bloß mit einer einfachen Valvula vulvae ausgestattet, die aus der 8. Bauchplatte gebildet wird. Soweit bisher Beschreibungen von hierhergehörigen Formen vorliegen — und es sind deren zahlreiche vorhanden —, ist die Eiablage stets exophytisch und findet im Fluge statt. Auf eine genauere Beschreibung derselben wird weiter unten eingegangen werden. Nur eine Gattung will ich gleich hier besprechen, es ist dies *Synthemis*, die zum primitivsten Tribus (*Synthemini*) der ersten Subfamilie (*Corduliinae*) der *Libellulidae* gerechnet wird (Tillyard, 1917), weil sie gerade in dem Punkte, den wir hier näher behandeln, nämlich in bezug auf die Eiablage im Fluge, gewisse interessante Abweichungen zeigt (Tillyard, 1910). Innerhalb dieser Gattung ist die Ausbildung des Ovipositors außerordentlich verschieden, einige Arten besitzen einen gut entwickelten Legeapparat, bei einigen mangelt er vollständig und einige Arten zeigen Zwischenformen. Tillyard beobachtete fünf Spezies bei der Eiablage. Alle, auch die mit gut entwickeltem Ovipositor, benützen diesen nicht als Bohrer, sondern werfen die Eier fliegend ins Wasser ab. Nur bei einer Art, *Synthemis macrostigma*, die einen langen, gut ausgebildeten Ovipositor besitzt, ist von Tillyard beobachtet worden, daß sie außer im Fluge zuweilen auch sitzend die Eier ins Wasser ablegt,

indem sie sich leicht an einem Halme festhält, wobei jedoch ihre Flügel stets in Bewegung bleiben. Tillyard schildert die Eiablage dieser interessanten Form folgendermaßen (1910, p. 356): »The female returns alone to the swamps, and selects a part of it away from the main drainage, where the muddy ooze is only just covered with stagnant water. There she lays her eggs, sometimes hovering in the manner of *Synthemis eustalacta*, and sometimes holding lightly to a reedstem, still keeping her wings in motion, and washing the eggs out on the mud at its base.« Er hebt mit Recht hervor, daß wir es in dieser Art mit einer Form zu tun haben, welche die ursprüngliche Gewohnheit, die Eiablage sitzend zu vollführen, noch nicht ganz verloren hat. Er sagt: »It seems, that this species is less advanced than any other known to me, in its method of oviposition. The fact that the female still clings occasionally to reed-stems, shows that it has not quite lost the instinct of oviposition in the *Aeschnid* manner.« *Synthemis macrostigma* muß demnach als eine interessante Zwischenform angesehen werden, die mit Deutlichkeit zeigt, daß die Eiablage im Fluge eine sekundäre Erwerbung ist. Alle übrigen bisher beschriebenen *Libellulidae* zeigen exophytische Eiablage im Fluge, wir werden auf sie noch zurückkommen.

So sehen wir also die Regel bestätigt, daß mit dem Aufgeben der endophytischen Eiablage, mit dem Übergange zur exophytischen Eiablage bei den Odonaten Hand in Hand geht erstens eine Reduktion des Ovipositors und zweitens die Absolvierung der Eiablage im Fluge. Diese beiden, der exophytischen Eiablage korrelierten Eigenschaften sind ebenso wie die exophytische Eiablage selbst sekundäre Erwerbungen. Dafür sprechen die bei den *Cordulegasterinae* und bei einigen *Synthemis*-Arten offenbar im Beginne der Rückbildung begriffenen, noch gut entwickelten Oviposatoren in bezug auf das eine Merkmal; dafür spricht die eigentümliche Doppelart der Eiablage bei *Synthemis macrostigma*, zum Teil in sitzender Stellung, zum Teil im Fluge, in bezug auf das andere Merkmal.

Es ist einleuchtend, daß das Einstechen von Eiern in Pflanzengewebe, das eine hohe Kraftäußerung erfordert, nur von einem sitzenden Tiere durchgeführt werden kann; durch das Anklammern an einen Gegenstand bekommt es einen genügenden Widerhalt, um seinen Bohrer wirksam verwenden zu können. Andererseits ist es natürlich, daß eine Emanzipation von der endophytischen Eiablage, die Durchführung der Eiablage im Fluge ein hoch ausgebildetes, zu besonderen Flugkunststücken befähigtes Flugvermögen zur Voraussetzung hat. Denn die exophytische Eiablage spielt sich niemals bei den Odonaten in Form eines einfachen sorglosen Fallenlassens der Eier aus der Luft ab, sondern es findet stets eine Übergabe der Eier in oder auf ein bestimmtes Substrat (in Wasser, in feuchte Erde, auf

Pflanzen) durch das auf den Flügeln befindliche¹ Tier statt. Es wird dabei durch eigentümliche, bei den verschiedenen Formen in verschiedener Weise ausgeführte Flugmanöver das Hinterleibsende mit dem bestimmten Substrate in Berührung gebracht. Das erfordert jeweils eine ganz besondere Kunstfertigkeit des Fliegens, die sich die Odonaten mit exophytischer Eiablage in verschiedener Weise angeeignet haben.

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, ist es verständlich, daß kein Mitglied aus der Unterordnung der *Zygoptera* über die endophytische, in sitzender Stellung erfolgende Eiablage hinausgekommen ist. Die Zygopteren besitzen zwei gleich gebaute, nicht besonders große, zumeist mit Hilfe eines kurzen, schlanken Stieles (Petiolus) am Thorax befestigte Flügelpaare, und wenn sie auch im allgemeinen als ganz gute Flieger zu bezeichnen sind, so ist doch ihr Flugvermögen keineswegs als besonders hoch ausgebildet anzusehen und zu irgendwelchen schwierigeren Kunststücken befähigt. Im wesentlichen zeigen sie einen ruhigen, gleichmäßig fortschreitenden Flug. Über eine besondere Kraft, Schnelligkeit und Ausdauer des Fluges dieser zarten Tiere, über besondere Flugmanöver, die sie durchzuführen vermöchten, hat noch kein Beobachter zu erzählen Veranlassung gefunden. Sie sind keine großen Künstler in scharfen Wendungen. Sie verbringen einen Großteil ihres Imagolebens hängend oder sitzend, sind nur wenig auf den Flügeln, fliegen aufgescheucht auf, um sich bald wieder niederzulassen, jagen nicht nach Beute, sondern halten von ihrem Sitze aus nach einer solchen Ausschau, holen sich das erspähte Beutetier in kurzem Fluge und gehen zum Verspeisen desselben gleich wieder in die hängende oder sitzende Stellung über. Die Paarung findet stets ruhend statt und wird nur in sehr wenigen Fällen im Fluge begonnen. Höchstens verstehen es einige, in Paarungsketten zu fliegen. Die Eiablage wird stets ruhend durchgeführt. Das Fliegen dient diesen Tieren im wesentlichen nur zur einfachen Ortsveränderung, alle wichtigen Lebensverrichtungen, besonders solche, welche eine besondere Fertigkeit in Flugkunststücken verlangen, werden in ruhender Stellung ausgeführt. Es wird in einer der nächsten Mitteilungen ausgeführt werden, daß diese eingeschränkte Flugfähigkeit der Zygopteren mit dem speziellen Bau und der einfachen Physiologie ihres Flugapparates in Zusammenhang steht, wodurch sie zu besonderen, stark variierbaren Flugleistungen ungeeignet sind.

¹ Ich wähle diese Ausdrucksweise, weil die zur Verfügung stehenden Tätigkeitswörter »Fliegen« (= in der Luft sich vorwärtsbewegen) und »Schweben« (= an einer Stelle in der Luft stillestehen) zu enge Begriffe sind. Es wird im Verlaufe dieser Abhandlung gezeigt werden, daß es sich im Flugbenehmen der Anisopteren um wesentlich kompliziertere Flugevolutionen handelt, für deren zusammenfassende Bezeichnung bisher ein entsprechendes Wort fehlt.

In großem Gegensatz dazu steht die Unterordnung der *Anisoptera*, die schon auf den ersten Blick durch die höhere Komplikation des Flugapparates, die ungleichmäßige Ausbildung von Vorder- und Hinterflügel, welche breit dem Thorax aufsitzen, gekennzeichnet ist. Große, starke Tiere, zeigen die Anisopteren in ihren Flugleistungen eine wesentlich höhere Entwicklungsstufe. Sie sind viel auf den Flügeln und zeigen oft eine staunenswerte Kraft, Schnelligkeit und Ausdauer des Fluges. Unter ihnen finden wir die Wanderlibellen, die oft viele Meilen weite Züge unternehmen, und auch die stationären Formen sind an schönen Tagen häufig ununterbrochen auf Patrouillengängen in der Luft. Sie sind der Kraft des Sturmes gewachsen, sie können in der Luft schwebend an einem Punkte verharren, sie sind Künstler im Ausführen scharfer Wendungen, können plötzlich rechtwinkelig seitwärts abbiegen, auf der Stelle kehrt machen, können plötzlich senkrecht emporsteigen und sich senkrecht herabstürzen und von manch einer hierhergehörigen Form wird erzählt, daß sie das Kunststück zu vollbringen versteht, nach rückwärts zu fliegen. Immer mehr Lebensverrichtungen können sie fliegend vollziehen: sie erspähen sich ihre Beute im Fluge, sie erjagen sie sich im Fluge, sie verzehren und verdauen sie im Fluge, die Männchen erhaschen die Weibchen im Fluge, sie schlagen fliegend das Paarungsrad, sie durchschießen, eine eigentümlich aus zwei Lebewesen aufgebaute Flugmaschine, als Paarungsrad die Luft, in einigen Fällen (z. B. *Libellula depressa* und *quadrifasciata*) wird die Kopulation ganz im Fluge durchgeführt. Allein in dieser Tiergruppe finden sich endlich auch viele Arten — es ist hier fast die Regel geworden —, welche sich von der langwierigen, anstrengenden Arbeit, jedes Ei einzeln in Klammerstellung in Pflanzengewebe einzustecken, loszumachen verstanden. In eigentümlichen, komplizierten und geschickten Flugbewegungen, die nur diese Virtuosen der Fliegerkunst durchzuführen vermögen, haben sie es gelernt, ihre Eier in oder auf ein bestimmtes Substrat zu applizieren. Bei einigen Formen folgt die Verrichtung all dieser Lebensfunktionen unmittelbar aufeinander, ohne daß sie sich dazwischen auch nur für eine Sekunde zum Ausruhen niederlassen. Im Bereiche der Anisopteren finden wir die vollkommensten Lufttiere der Jetztzeit. (Siehe diesbezüglich auch die zitierten Arbeiten von Wesenberg-Lund.)

Wesenberg-Lund (1913 bis 1914) hat die Odonaten mit exophytischer Eiablage eingeteilt in solche, welche ihre Eier einzeln ablegen, und in solche, welche ihre Eier in größeren zusammenhängenden Klumpen oder in Strängen abwerfen. In der erstgenannten Gruppe unterscheidet er weiter drei Typen, indem er das Substrat, in oder auf welches die Eier abgelegt werden, zum Einteilungsgrund nimmt:

1. Formen, welche hauptsächlich auf der Oberfläche der Gewässer von Wellen ihre Eier von der Abdominalspitze abspülen lassen,
2. Formen, welche ihre Eier hauptsächlich auf feuchter Erde,

Schlamm, Algenmassen ablegen, und 3. Formen, welche sie in feuchte Erde einbohren. Diese Einteilung gibt wohl in einigen Beziehungen eine gute Übersicht über die verschiedenen Modi der exophytischen Eiablage und berücksichtigt gewisse Regelmäßigkeiten; doch glaube ich, daß die hierbei verwendeten Merkmale mehr akzessorischer Natur sind und einer tieferen Bedeutung für eine Systematik entbehren. Das geht schon daraus hervor, daß hierbei ganz nahe verwandte Formen in verschiedene Kategorien gestellt werden, während im System verhältnismäßig weit entfernte Formen in dieselbe Rubrik fallen.

Ich glaube eine auf gewichtigeren Merkmalen fundierte Einteilung in Vorschlag bringen zu können, eine Einteilung, die ziemlich gut mit der systematischen Gliederung der Anisopteren parallel läuft und deshalb als eine natürliche betrachtet werden muß. Freilich ist es mir nur möglich, die großen Umrißlinien derselben zu entwerfen. Die Details, auf welche meiner Ansicht nach besonderer Wert zu legen ist, haben bisher wenig Beachtung gefunden und werden nur gelegentlich bei der Beschreibung erwähnt, so daß viele Beobachtungen diesbezüglich unbrauchbar oder wenigstens unsicher sind. Immerhin liegen genügend Angaben vor, die ich durch eigene Beobachtungen ergänzen kann, um die Grundzüge dieser Einteilung klarlegen zu können.

Ich habe mich zu einer so frühzeitigen Veröffentlichung meiner diesbezüglichen Ansichten entschlossen, weil mir als Angehörigem des Lehrkörpers einer Großstadtuniversität nur gelegentlich die Möglichkeit geboten ist, Beobachtungen im Freien anzustellen, und weil ich die Hoffnung hege, daß ich durch diese Ausführungen eine Anzahl Mitarbeiter gewinnen werde, die mehr Gelegenheit zu Beobachtungen im Freien haben oder denen, als Bewohnern anderer Gegenden und Weltteile, andere Formen zu beobachten möglich ist. Das Problem ist, glaube ich, interessant genug, um für meinen Appell Erfolg erhoffen zu können.

Verschiedene Beobachtungen, die ich über die im Fluge erfolgende Eiablage zu machen Gelegenheit hatte, und ein eingehendes Studium der einschlägigen Literatur haben mich darauf verwiesen, in der Art und Weise der Flugbewegungen, welche mit der Eiablage einhergehen, einen wichtigen und bedeutungsvollen Einteilungsgrund zu erblicken, worauf ich ja schon in den früheren Zeilen verschiedentlich hinwies. Die im Bereich der Anisopteren stets sich steigernde Flugfähigkeit und Flugvirtuosität, die es ihnen gestattet, immer mehr Lebensfunktionen fliegend zu vollziehen, hat es ihnen auch ermöglicht, verschiedene Wege einzuschlagen, um ihre Eier fliegend einem bestimmten Substrate zu übergeben. Die exophytische, im Fluge erfolgende Eiablage ist sicherlich nicht nur keine primäre, eine erst spät erworbene Eigenschaft der Odonaten, sondern hat sich ebenso gewiß erst innerhalb der Unterordnung der Anisopteren herausgebildet und dies wohl mehrere Male

selbständig, von verschiedenen Ausgangspunkten aus; das geht ja aus den früheren Ausführungen mit Deutlichkeit hervor. Und so ist es zu ganz verschiedenen Verhaltensformen gekommen, unter denen die auf den Flügeln befindlichen Tiere ihre Eier abgeben. Die Möglichkeit hierzu war durch die ganz allgemein in dieser Unterordnung vorhandene hohe Flugtüchtigkeit gegeben und wurde in der verschiedensten Weise durch Aneignung besonderer Flugkunststücke ausgenützt. Die Korrelation zwischen exophytischer Eiablage und im Fluge erfolgender Eiablage ist keine lose, sondern eine tief begründete, es besteht hier ein enger Kausalzusammenhang, die höchste Beherrschung der Flugkunst, die es vermag, die Verrichtung fast aller Lebensfunktionen vom Erdleben abzuziehen und in das Luftleben zu verlegen, ist unbedingte Voraussetzung dafür. So wird es wohl begreiflich, daß eine Einteilung der exophytischen Eiablage nach dem Flugbenahmen bei derselben ein wesentliches Merkmal trifft, das mit mehr Recht heranzuziehen ist als das Substrat, in oder auf welches die Eier abgelegt werden, und der Umstand, ob sie einzeln oder in Klumpen abgehen.

Bevor ich jedoch in die Darstellung der verschiedenen Arten des Flugbenahmens bei exophytischer Eiablage eingehe, möchte ich noch einmal den Eiablagemodus von *Somatochlora metallica* analysieren, und zwar nun unter besonderer Hervorhebung und Präzisierung der Punkte, welche mir von besonderer Wichtigkeit erscheinen. Erstens hält sich das Tier dabei über einer Stelle schwebend. Zweitens bildet der Körper dabei einen starren Stab, der nicht durchgebogen wird, etwa indem der Hinterleib sich gegen den Thorax rechtwinkelig nach unten biegt und so seine Spitze mit dem Erdboden in Berührung bringt; nur die letzten zwei Segmente werden, ein interessantes Spezifikum von *Somatochlora*, emporgerichtet, wodurch die Spitzhammerform des Hinterleibes entsteht. Drittens wird der starre Stab des Körpers um einen vorne in der Gegend der Flügelansatzstellen gelegenen Drehpunkt derart gedreht oder geschwungen, daß das Körperhinterende abwechselnd nach unten schlägt, in die Erde hackt und das Tier sich wieder in die Horizontale zurückdreht. Der Tierkörper bewegt sich dabei wie ein zweiarmiger Hebel, dessen Arme ungleich lang sind und dessen längerer Arm, das Abdomen, abwärts gedreht wird. Diese Betätigung des zweiarmigen Hebels wird von den beiden Flügelpaaren durchgeführt. Sicherlich ein eigenartiges Fliegerkunststück, welches nicht ohne weiteres geleistet werden kann, wofür wir in anderen Tiergruppen nicht leicht seinesgleichen finden und das wohl besondere Konstruktionsanpassungen dieser Flugmaschine nötig gemacht hat, um es vollbringen zu können.

Wir wollen versuchen, uns dieses Kunststück, wenigstens in groben Umrissen, mechanisch verständlich zu machen. Soweit wir bisher darüber orientiert sind, scheint in bezug auf die Flügel-

bewegungen bei den Odonaten ein durchgreifender Unterschied zu bestehen. Bei den Zygopteren erfolgt der Schlag der Vorder- und der Hinterflügel in verschiedener Phase; während die Vorderflügel sich heben, senken sich die Hinterflügel und umgekehrt (Bull, 1909, siehe auch die Zeitlupenaufnahmen von *Agrion* bei Voß, 1914). Bei den Anisopteren dagegen schlagen sie gewöhnlich synchron, arbeiten sie gemeinsam in gleicher Phase, ohne daß sie jedoch dazu durch eine Koppelung gezwungen wären, wie es z. B. bei den Hymenopterenflügeln der Fall ist, deren Vorder- und Hinterflügel durch Häkchen zu einer einheitlich schlagenden Platte vereinigt sind (Zschokke, 1919). Außerdem ist zu berücksichtigen, daß allein bei den Odonaten im ganzen Insektenreiche die Flugmuskulatur direkt an den Flügeladern, nicht wie sonst am Thorax, inseriert (Lendenfeld, 1881), wodurch eine selbständige Betätigung jedes Flügelpaares möglich wird. Dies trifft für die Zygopteren ebenso wie für die Anisopteren zu.

Ferner scheint ein weiterer durchgreifender Unterschied zwischen den Zygopteren und den Anisopteren darin zu liegen, daß bei jenen der Schwerpunkt hinter den Flügelansatzstellen, im vorderen Bereich des langgestreckten Abdomens, liegt, bei den Anisopteren dagegen im Thorax zwischen den Wurzeln von Vorder- und Hinterflügeln. Demoll (1918) hat dies einerseits für *Calopteryx* und *Agrion*, andererseits für *Libellula depressa* nachgewiesen. Er bringt weiter, meines Erachtens mit Recht, die Fähigkeit vieler Libellen, außerordentlich schnell auf der Stelle zu drehen, mit dieser nach vorne zwischen die Flügelwurzeln verlegten Schwerpunktslage des Körpers in Zusammenhang (p. 21); eine solche Lage des Schwerpunktes ist auch bisher sonst bei keiner Insektengruppe festgestellt worden. Da nun, wie schon oben erwähnt wurde, den Anisopteren diese Fähigkeit des außerordentlich raschen Drehens auf der Stelle ziemlich allgemein und in ausgesprochenem Maße zukommt, liegt auch die Annahme nahe, daß ihnen auch diese besondere Schwerpunktslage allgemein zu eigen sei, sie gegenüber den Zygopteren auszeichne und eine der Grundlagen für ihre Flugvirtuosität bilde.

Unter der Zugrundelegung dieser Verhältnisse ist man imstande, sich eine vorläufige Vorstellung über die Mechanik des Flugbehaltens von *Somatochlora metallica* zu bilden. Was einmal das Schweben an einer Stelle betrifft, so glaube ich, daß dies bei dieser Form wie überhaupt bei den Anisopteren durch alternierenden, leichten Flügelschlag zustandekommt. Warum ich der Meinung bin, daß bei den Anisopteren eine solche Schlagart ein Schweben an Ort und Stelle bewirkt, während die gleiche Art der Flügelbewegung bei den Zygopteren die normale Schlagart bei der Vorwärtsbewegung ist, werde ich erst in einer der nächsten Mitteilungen zu begründen imstande sein, wenn ich den funktionellen Bau des Zygopteren- und des Anisopterenflügels zu besprechen Gelegenheit gehabt

habe. Eine gewisse vorläufige Begründung für diese meine Ansicht wird in Bälde gegeben werden.

Mir kommt es einstweilen vor allem darauf an, eine Vorstellung davon zu vermitteln, wie die eigenartige in der Vertikalebene erfolgende Drehbewegung des Tieres zustande kommt. Es ist wohl klar, daß bei einem solchen frei und horizontal in der Luft schwebenden Stabe, den das Tier bei dieser Gelegenheit darstellt, ein eine derartige Drehbewegung verursachendes Drehmoment nur dann zustande kommen kann, wenn zu beiden Seiten des Schwerpunktes auf die beiden Hebelarme normal darauf stehende, aber entgegengesetzt gerichtete Kräfte wirksam werden. Dies kann ich mir nur in der Weise durchgeführt vorstellen, daß als Abschluß des durch leichtes alternierendes Schwirren der Vorder- und Hinterflügel verursachten Schwebens an Ort und Stelle plötzlich ein starker, in besonderer Weise durchgeführter Schlag des Vorderflügels nach abwärts und des Hinterflügels nach aufwärts erfolgt, wobei den Flügeln ein Ausschwingen erlaubt ist; d. h. es folgt darauf eine kurze Ruhepause in der Flügelschlagbewegung, die durch diesen Flügelschlag auf das Tier übertragenen Rückstöße können voll zur Geltung kommen. Es ist verständlich, daß sich dann der lange Hebelarm des Hinterkörpers nach abwärts drehen muß und so sein ihm hinten aufsitzender Spitzhammer sich mit Wucht in die Erde bohrt.

Ich bin einstweilen nicht in der Lage, die hier gegebene Vorstellung vom Zustandekommen dieser eigentümlichen vertikalen Drehbewegung an Ort und Stelle bis in die Details zu begründen. Nur noch einen Umstand kann ich vorläufig zur Stütze ins Treffen führen, das ist das eigenartige schnarrende Flügelgeräusch, welches ein in der Eiablage begriffenes Weibchen von *Somatochlora metallica* hören läßt. Sind die Tiere in fortschreitendem Fluge begriffen, so ist ihr Flügelschlag unhörbar. Nur während der Eiablage, wo die Weibchen sich schwebend an einer Stelle halten und ihren Hammer in Schwung setzen, hört man das auffällige Geräusch. Es kann nur von den Flügeln herrühren und kommt offenbar dadurch zustande, daß die beiden Flügelpaare sich alternierend bewegen. Bei der verhältnismäßig starken Breitenentwicklung der Flügel von *Somatochlora* wie überhaupt der Anisopteren gegenüber den Zygopteren ist es hierbei wohl unvermeidlich, daß der elastische Hinterrand des Vorderflügels den gesteiften Vorderrand des Hinterflügels streift; dadurch wird der Hinterrand der Vorderflügel in Schwingung versetzt und ruft das schnarrende Geräusch hervor. Übrigens hört man auch bei den Männchen ein solches Flügelgeschnarre, ein momentanes, wenn sie im Fluge plötzlich eine scharfe Wendung nach aufwärts machen, ein länger dauerndes, wenn sie sich auf ein Weibchen stürzen und einen Moment schwebend über demselben stehen. Ähnliches habe ich bei *Aeschna cyanea* feststellen können. Man vernimmt einen deutlich hörbaren

Flügelschlag, wenn sie plötzlich in scharfer Wendung nach einer Beute stößt. Ich führe alle diese Flügelgeräusche, die sich hier und da bei besonderen Flugmanövern der Anisopteren vernehmen lassen, darauf zurück, daß ihr normalerweise gleichphasig vor sich gehender Flügelschlag bei bestimmten Flugevolutionen alternierend vor sich geht. — Warum der normalerweise alternierend erfolgende Flügelschlag der Zygopteren unhörbar bleibt, kann gleichfalls erst in einer der folgenden Mitteilungen erläutert werden, in welchem ich den funktionellen Bau der Flügel dieser Tiere behandeln werde.

Dieses eigenartige Flugbenehmen von *Somatochlora metallica* bei der Eiablage, diese »Eiablage in ruhender Schwebestellung mit vertikaler Drehbewegung«, wie ich sie bezeichnen will, um für diesen Modus einen kurzen Ausdruck festzulegen, ist nicht auf diese Form allein beschränkt, sondern findet sich, soweit dies aus der Literatur (siehe Wesenberg-Lund) zu ersehen ist, auch bei allen ihren nächsten Verwandten, in der ganzen Tribus der *Eucorduliini*. Mehr oder weniger genaue Angaben liegen vor über *Cordulia aenea*, *Epitheca bimaculata*, *Tetragoneuria cynosura*. Ein Unterschied in der Eiablage dieser Formen gegenüber *Somatochlora* besteht wohl, er betrifft aber nicht das Flugbenehmen, sondern nur das Substrat, dem die Eier anvertraut werden. Alle diese Formen legen ihre Eier ins Wasser ab, indem sie mit Hilfe der gleichen Schwingbewegung ihr Abdomenende in das Wasser eintippen.

Doch nicht alle *Corduliinae* (d. i. die Subfamilie, denen die eben besprochenen Formen alle angehören) zeigen dieses Flugbenehmen. Besonders interessant von unserem Standpunkt aus ist der Eiablagemodus der Formen der nach Tillyard (1917) primitivsten Tribus dieser Unterfamilie, der *Synthemini*, von welchen Tillyard (1910) einige Arten (5) in ihrer Eiablage beschrieben hat. Die genaueste Schilderung liegt von *Synthemis eustalacta* vor. Tillyard schreibt (1910, p. 340): »Although the female possesses a conspicuous ovipositor, it is of apparently no use to her except perhaps in controlling the exit of the eggmasses. She flies close to the water, along the edges of the reed-beds, continually dipping the tip of her abdomen into the water, so as to wash out her eggs, which fall down and settle on the mud. This is done in a characteristic fashion, with the abdomen held nearly vertical and brushed forward at each dip, so as to touch the water gently. Sometimes the action appears to be done easily and not hurried, but at other times — particularly when a storm is brewing — I have seen it carried out in great haste, and apparently in considerable trepidation.«

Darnach wird also von dieser Form das Abdomen bei der Eiablage gegen den Thorax fast rechtwinkelig nach abwärts gebogen getragen, und indem sie knapp über dem Wasserspiegel

fliegt und in mehr oder weniger raschem Tempo das Abdomen noch weiter abbiegt und wieder etwas zurückführt, also gleichsam ihr Hinterleibsende an der Wasseroberfläche abbürstet, bringt sie die Abdomenspitze zum oftmaligen Eintauchen ins Wasser und wäscht so die aus der Geschlechtsöffnung austretenden Eier ab. Was für uns hierbei von Interesse ist, ist der Umstand, daß bei diesem Modus der Eiablage nur das Abdomen und seine Bewegungen eine Rolle spielen, daß das Tier eigentlich gar kein besonderes Flugbenehmen dabei zeigt; das Tier ist in ständiger, scheinbar in normaler Weise vor sich gehender Vorwärtsbewegung begriffen. Von irgendwelchen Besonderheiten des Fliegens, von Flugkunststücken kann dabei keine Rede sein. Man kann sich ohne weiteres vorstellen, daß diese Art der Eiablage, welche nur durch eine besondere Betätigung des Abdomens, durch bestimmte Bewegungen desselben durchgeführt wird, ebenso von einem sitzenden wie von einem fliegenden Tiere bewerkstelligt werden könnte. Bei *Somatochlora* dagegen, bei der die besondere Art der Eiablage an das eigentümliche Flugbenehmen gebunden ist, wäre sie von einem sitzenden Tiere unvorstellbar.

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet wird die von Tillyard (1910) geschilderte Doppelart der Eiablage der schon oben besprochenen anderen *Synthemis*-Art, von *S. macrostigma*, unserem Verständnis nähergerückt. Sie legt die Eier teils im Fluge, zuweilen in sitzender Stellung ab. Die Eiablage im Fluge erfolgt (siehe das Zitat p. 9) in der Weise von *S. eustalacta*, d. h. also, ohne daß sie ein besonderes Flugbenehmen bei der Eiablage besitzt. Damit hängt es zusammen, daß sie auch imstande ist, sich zuweilen an einem Grashalme festzuhalten und in sonst übereinstimmender Weise die Eiablage durchzuführen. *Synthemis macrostigma* ist durch die Doppelart der Eiablage, im Fluge und in sitzender Stellung, bemerkenswert; scheinbar die ganze Gattung *Synthemis* jedoch dadurch, daß ihre exophytische, im Fluge erfolgende Eiablage nicht unter Zuhilfenahme einer besonderen Flugart durchgeführt wird. Es ist dies der einzige bisher mit Sicherheit bekannte Fall, wo die im Fluge erfolgende Eiablage nicht an ein besonderes Flugbenehmen gebunden ist. Damit bekundet diese Art der exophytischen Eiablage offensichtlich ihren primitiven, wenig spezialisierten Charakter, der sich bei *S. macrostigma* noch sinnfälliger durch die Doppelart der Eiablage dokumentiert. Ob die gleichfalls von Tillyard (1910) beobachteten, auch in die Tribus der *Synthemini* gehörigen Formen *Metathemis guttata* und *Choristhemis flavoterminalata* ebenfalls diesen primitiven Modus der exophytischen Eiablage besitzen, geht aus der nicht genügend eingehenden Schilderung nicht hervor.

Noch eine dritte Art von Eiablage bei Angehörigen der Unterfamilie der *Cordulinae* ist bisher bekannt geworden. Es handelt sich um *Cordulephya pygmaea* (Tribus *Cordulephyini*.

Tillyard, 1917), von der ebenfalls von Tillyard (1911) eine genauere Beschreibung vorliegt. Sie lautet (p. 397): »The oviposition is carried out as follows. Suddenly, from the top of some bush or tree where she has been resting, the female will dart down to the water, and, in a most hurried and restless manner, begin to wash out the eggs, in large clusters, from the open vulva of segment 8, which is quite unprovided with any projecting ovipositor. This is done by continual wavings up and down of the abdomen each downward stroke bringing it in contact with the water. During the whole time the flight of the female is so bewildering that it is difficult to follow, and so rapid is their motion that I have often seen the body of the insect poised with the wings invisible. A swaying and almost pendulous-like motion backwards and forwards is kept up at the same time, so that the movements of the insect are almost impossible to follow. The only way to capture the female at such a time is to knock it, if possible into the water, and draw it into the bank with the net. After ovipositing in this manner for a few minutes, visiting perhaps from fifty to hundred yards of the borders of the stream, the female will suddenly rise with great swiftness, and disappear as quickly as it came.«

Bei einer flüchtigen Lektüre dieser Beschreibung wird es einem vielleicht scheinen, als läge der gleiche Modus der Eiablage vor wie bei *Synthemis*. Denn das *Cordulephya*-Weibchen jagt in eiligstem Fluge über das Wasser und die Eiablage findet statt »durch kontinuierliches Auf- und Abschwngen des Abdomens, wobei jeder Niederschlag dieses mit dem Wasser in Kontakt bringt«. Aber kann man wohl glauben, daß ein Abbiegen des Hinterleibes gegen den Thorax und seine Streckung ununterbrochen in einem so raschen Tempo wiederholt wird, daß »der auf den Flügeln hängende Körper des Insekts praktisch unsichtbar wird«, daß »ein Schwingen und eine fast pendelartige Bewegung rückwärts und vorwärts die ganze Zeit hindurch zustande kommt, so daß die Bewegungen des Insekts fast unmöglich zu verfolgen sind«? Ich habe diese Beschreibung immer dahin verstanden und kann mir den Vorgang gar nicht anders vorstellen, als daß hier der wie bei *Somatochlora* gestreckt gehaltene Körper durch eine besondere Art des Flügelschlages als Ganzes in diese überaus rasche Pendelbewegung versetzt wird, daß wir es hier mit einer vertikalen Drehbewegung des ganzen Tieres wie bei *Somatochlora* zu tun haben. Nur besteht hier der Unterschied, daß das Tier nicht auf einer Stelle schwebend sich hält und in größeren Zeitabständen eine Schwingung durchführt, sondern daß das Tier vorwärts fliegt und jeder Flügelschlag nicht nur die Lokomotion bewirkt, sondern gleichzeitig auch das Pendeln des Körpers verursacht, welches mit der Eiablage in Zusammenhang steht. Auf diese Weise würde die Schnelligkeit der Pendelbewegung des Körpers, die wohl der Schnelligkeit des Flügelschlages entsprechen muß, wenn das Tier dabei unsichtbar wird, verständlich werden. Dann haben wir aber ebenso

wie bei *Somatochlora* auch bei *Cordulephya* ein besonderes Flugverhalten, eine speziell für die Eiablage eingestellte Flugart zu verzeichnen.

Es liegt noch von einer weiteren Form, die einer besonderen Tribus (*Macromiini*) der *Corduliinae* zugerechnet wird, die Beschreibung der Eiablage vor. Es handelt sich um *Macromia magnifica* (Kennedy, 1915). Die Eiablage wird folgendermaßen geschildert (p. 319): »In ovipositing the female would fly several times back and forth over a short beat of 40 or 50 feet, striking her abdomen on the surface of the water at 3 to 5 foot intervals. This beating back and forth generally lasted until a male discovered her, when she would be taken away in copulation.« Aus dieser Beschreibung geht nur hervor, daß die Eiablage nicht in ruhender Schwebestellung, sondern in fortschreitendem Fluge erfolgt, ohne daß man sich über die besondere Art des Flugverhaltens eine Vorstellung machen kann, weshalb sich ein näheres Eingehen auf diesen Fall erübrigt.

Wenn wir nun im System zurückgehen und uns der primitiven ersten Familie der Anisopteren, den *Aeschnidae*, zuwenden (die *Corduliinae* gehören zur zweiten Familie der *Libellulidae*), so finden wir auch hier sehr verschiedene Arten der Eiablage. Von den zwei Unterfamilien der *Petalurinae* und *Aeschninae* ist schon oben gesprochen worden, sie zeigen typische endophytische Eiablage und besitzen einen kompletten Ovipositor, der im Bau dem der Zygopteren entspricht.

Sehr interessant und für unsere Betrachtungen von Wichtigkeit sind die Eiablagegewohnheiten der zur Unterfamilie der *Cordulegasterinae* gehörigen Formen. Ihr ziemlich gut entwickelter, wenn auch etwas reduzierter, offensichtlich in Anpassung an ihren eigenartigen Modus der Eiablage umgebildeter Ovipositor ist schon früher (p. 8) beschrieben worden. Es liegen schon eine Anzahl von Beschreibungen der Eiablage mehrerer *Cordulegaster*-Arten vor, die zum Teil widersprechend lauten und von denen die eine und die andere unwahrscheinlich klingen (Literatur bei Wesenberg-Lund, 1913 bis 1914). Alle zuverlässigeren (Drabble, 1905, von *C. annulatus*, Ris, 1905, von *C. bidentatus* und Kennedy, 1917, von *C. dorsalis*) geben jedoch eine im wesentlichen übereinstimmende Darstellung. Ich will die jüngste und ausführlichste Beschreibung (Kennedy, 1917), die auch von einer bildlichen Darstellung begleitet ist, hier im Wortlaute anführen. Kennedy sagt von *C. dorsalis* (p. 518f.): »August 16, on Stevens Creek, I saw a female oviposit and a chance acquaintance described to me the manner of oviposition of another female that agreed with my own observations, which are as follows; The female flew hurriedly up the creek and every few yards stopped and with a sudden backing or downward stroke, while hovering with the body in a perpendicular position, stabbed her large ovipositor into the

coarse sand along the stream edge where the water was about 1 inch deep. She thus thrusts her abdomen down through the inch of the water driving her ovipositor into the sand beneath. Four to ten such perpendicular thrusts were made at each stop. Some stops were along the open beaches, but more were in quiet nooks between large rocks where she would have barely room enough for her wing expanse. She usually faced the center of the stream while ovipositing, though once she faced upstream and once toward the bank. The peculiar perpendicular position with the up and down motion reminded me strongly of the manner of oviposition of some crane flies, except that the latter oviposit in damp soil and support themselves on their slender legs while making the vertical thrusts. Figure 146 shows the position of the female while ovipositing.«

Auch *Cordulegaster* zeigt darnach ein für die Eiablage charakteristisches Flugverhalten. Das Tier stellt seinen ganzen Körper vertikal und der ständig in dieser Stellung erhalten bleibende Körper wird unter eigenartigen Flügelschlägen gehoben und mit Wucht wieder vertikal heruntergeführt, so daß das Abdomen das nicht sehr tiefe Wasser durchstößt und sich mit seinem Ende, welches von dem spitz auslaufenden, in die Körperlängsrichtung gestellten Ovipositor überragt wird, in den den Boden der Bachbucht bedeckenden Sand einbohrt. In das erzeugte Loch werden die Eier abgesetzt. Das Tier mit seinen Bewegungen ist zu vergleichen einem mit einer Spitze versehenen Stocke, der gehoben und niedergestoßen wird und so in den Boden Löcher bohrt. Nur wird hier das Heben und vor allem auch das mit Wucht erfolgende Herabstoßen durch Flügelkraft zustande gebracht, wobei letzteres einem Rückwärtsfliegen in gedrehter Lage gleichkommt. Dieses Manöver wird an derselben Stelle einige Male durchgeführt, um unweit davon in der gleichen Weise wiederholt zu werden. Sicherlich wieder ein sehr eigentümliches Fliegerkunststück, das in seiner Wesensart von den bisher beschriebenen Virtuosenstückchen durchaus abweicht und wohl eine ganz andere Spezialisierung des Flugapparates dieser Tiere zur Voraussetzung hat.

Leider sind wir über den genaueren Modus der Eiablage der primitivsten Subfamilie der *Aeschnidae*, der *Gomphinae*, nicht genau unterrichtet. Dies ist deshalb besonders bedauernd, weil die Gomphinen unter den Anisopteren die meisten ursprünglichen Charaktere bewahrt haben (Handlirsch, 1922), obwohl ihnen gerade ein ursprüngliches Merkmal, das für uns von besonderem Interesse ist, der vollkommene Ovipositor, fehlt. Er ist ganz rückgebildet. Was wir nun mit Sicherheit über den Modus der Eiablage dieser interessanten Formen aussagen können, ist wenig und hat Wesenberg-Lund in den Satz zusammengefaßt (1913 bis 1914, p. 187): »Es unterliegt keinem Zweifel, daß die *Gomphinae*, indem sie über dem Wasserspiegel fliegen und diesen mit der

Spitze des Abdomens berühren, ihre Eier frei ins Wasser ablegen.« Auch die neuerdings erfolgten Beschreibungen der Eiablage einer Anzahl amerikanischer Gomphinen durch Kennedy (1917) bringen über nähere Details keinen Aufschluß. Einige etwas ausführlichere Beschreibungen aus dieser Arbeit, die immerhin gewisse Besonderheiten hervorheben, will ich hier anführen.

Ophiogomphus severus (p. 532): »The eggs are laid on the rifles. In ovipositing the females operate from stones in the rapids. A female will fly out from a seat on a stone, make one tap on the water with her abdomen, and then return to rest for a moment, when she repeats the single tap.«

Ophiogomphus morrisoni (p. 536): »In ovipositing the female poises just over the water and as the wave passes beneath her drops the tip of the abdomen in the water, raising it again as soon as the wave has passed.«

Ophiogomphus bison (p. 541): »The females oviposit where the water is the swiftest.«

Octogomphus specularis (p. 576): »She came volplaining down through an opening in the canopy of alders and, while going through evolutions involving several figures, 8's and S's, she touched the surface of the pool lightly with the tip of her abdomen at intervals of 2 to 6 feet. After 20 seconds of this she airily spiraled up and out into the sunshine, where she alighted on a bush on the hillside above the creek.«

Die Schilderung der Eiablage von *Ophiogomphus morrisoni*, daß das Weibchen, wenn eine Welle unter ihr vorbeigeht, die Abdomenspitze ins Wasser taucht und sie wieder hebt, sobald die Welle passiert ist, könnte die Vermutung nahelegen, daß das Abdomen gegen den Thorax gedreht wird und kein besonderes Flugbenehmen vorliegt. Dagegen ließe sich aus der Beschreibung von *Octogomphus specularis*, wonach sie bei Vollführung von Achter- und S-förmigen Kurven mit der Wasseroberfläche in Berührung kommt, herauslesen, daß bei dieser Form ein für die Eiablage charakteristisches Flugbenehmen vorliegt. Zur Entscheidung dieser Fragen sind noch weitere Beobachtungen abzuwarten, ich hoffe, in Bälde selbst welche beibringen zu können.

Es erübrigt nun noch, als letzte Gruppe die zweite Unterfamilie der *Libellulidae*, die *Libellulinae*, zu denen die höchst entwickelten Formen gehören, in ihrem Eiablageverhalten zu besprechen. Tillyard (1917) stellt als primitivsten Typus dieser Subfamilie die Tribus *Tetrathemini* auf und gibt auch von einer hiergehörigen Form (*Nannophlebia Risi*) eine gute Beschreibung der Eiablage. Er schildert sie folgendermaßen (1912, p. 716): »Along the beautiful Bellinger River, the females fly very rapidly, and oviposit by dashing in close to the edge, washing the ova out by brushing the abdomen rapidly on the surface of the water.

This action is somewhat similar to that of *Cordulephya* female, but is not carried out so furtively. They are very difficult to catch while ovipositing. I knocked out into the water but it rose quickly and flew away.«

Es ist also bei dieser Form wieder ein charakteristisches Flugbenehmen bei der Eiablage zu konstatieren. »Sie wäscht die Eier ab, indem sie das Abdomen sehr rasch an der Wasseroberfläche abbürstet« und zeigt damit ein Verhalten, das dem von *Cordulephya* sehr ähnlich ist. Wahrscheinlich müssen wir uns auch den ganzen Vorgang in der gleichen Weise, nämlich durch rasche vertikale Drehbewegungen (Pendelbewegungen) des ganzen, gestreckt gehaltenen Körpers durch Wirkung spezifischer Flügelschläge ausgeführt vorstellen. Ob freilich vollständige Übereinstimmung mit *Cordulephya* herrscht oder doch spezifische Unterschiede vorhanden sind, darüber läßt sich einstweilen nichts aussagen.

Ich hatte selbst Gelegenheit, Formen dieser Unterfamilie bei der Eiablage genauer beobachten zu können, u. z. v. *Sympetrum Danae* in Lunz, welche dort am Untersee, und vor allem bei den Fischteichen in großer Zahl vorkommt, und *Sympetrum vulgatum*, welche sich an den Auwässern des Wiener Praters reichlich vorfindet. Diese Gattung wird von Tillyard in die Tribus der *Sympetrini* gestellt. Die von mir beobachteten Formen werfen die Eier zumeist ins Wasser ab, indem sie ihr Hinterleibsende ein wenig ins Wasser eintippen, gleichsam nur, um mit ihrer gut entwickelten, normal abstehenden, spitz endenden Valvula, welche dem Ovipositor von *Somatochlora* sehr ähnlich, nur kleiner ist, das Wasserhäutchen zu durchstoßen, damit die Eier nicht am Oberflächenhäutchen hängen bleiben und sicher untersinken. Nur selten sah ich sie die Eier an trocken gelegten Pflanzen oder schwimmenden Algenmassen abstreifen. Wesenberg-Lund dagegen, der eine größere Artenzahl bei der Eiablage beschreibt, gibt an, daß sie hauptsächlich auf feuchter Erde, Schlamm, Algenmassen ihre Eier abstreifen.

Mir ist sofort aufgefallen, daß bei ihnen die wesentlichen Legegewohnheiten, vor allem die Bewegungsvorgänge bei der Eiablage, mit denen von *Somatochlora metallica* vollständig übereinstimmen. Auch sie halten sich schwebend über einer Stelle und der Körper bildet einen starren Stab, welcher um einen vorne in der Gegend der Flügelwurzeln gelegenen Drehpunkt gedreht wird. So wird abwechselnd in regelmäßigen Zeitabständen das Körperhinterende nach unten geschlagen und wieder gehoben. Sie verharren oft eine Minute und länger an der gleichen Stelle und schwingen periodisch ihren Hinterleib nach abwärts und bringen ihn so zum Eintauchen ins Wasser. Wesenberg-Lund berichtet von *S. sanguineum*, daß er pro Sekunde, bei jedem Schlag ins Wasser, einen Flügelschlag hören konnte. Im wesentlichen also eine volle Übereinstimmung mit dem Flugbenehmen von *Somatochlora* bei der Eiablage.

Aber ein gewichtiger Unterschied gegenüber *Somatochlora* besteht doch. Ich sah ja bei beiden von mir beobachteten Arten hie und da die Weibchen allein die Eiablage vornehmen und auch andere Autoren haben das Gleiche beobachtet. Aber das Normale ist, daß die Weibchen dabei von den Männchen begleitet werden, das Männchen hält das Weibchen per collum und das Männchen führt die schwingende Bewegung aus und schwingt dabei das Weibchen nach abwärts, wobei sich der in der Fortsetzung der Körperachse des Männchens liegende, gestreckt gehaltene Körper des Weibchens wie ein spanisches Rohr durch den Schwung bogig krümmt und seine Hinterleibsspitze mit dem Substrate in Berührung bringt. Bei den Sympetrinen besitzen also nicht nur die Weibchen ein für die Eiablage bestimmtes, spezifisches Flugverhalten, sondern dieses ist auch von den Männchen übernommen worden, was bei keiner der bisher beschriebenen Formen der Fall war. Wir werden sehen, daß dies auch bei anderen Libellulinen vorkommt.

Es kommt auch bei Odonaten mit endophytischer Eiablage vor, daß die Männchen, wie der Ausdruck dafür lautet, die Weibchen bei der Eiablage begleiten. Bei den *Agrionidae* ist dieses Verhalten die Regel (Portmann, 1921). Auch bei den Anisopteren mit endophytischer Eiablage sind derartige Fälle bekannt (*Anax*). Aber ihre Unterstützung dabei ist mehr passiver Natur. Sie halten mit ihren Hinterleibszangen den Prothorax der Weibchen fest und klammern sich entweder gleichfalls an der Unterlage an (*Lestinae*) oder sie stehen frei und senkrecht auf dem Prothorax der Weibchen (*Agrioninae* und *Anax*). Sie verhelfen dadurch wohl den Weibchen zu einer sichereren Verankerung an der Unterlage, welche für diese zu einem wirksamen Gebrauch ihres Bohrers notwendig ist. Diese Begleitung der Weibchen durch die Männchen bei der Eiablage ist doch wesentlich verschieden von jener, welche sich nicht selten bei den *Libellulinae* findet. Hier ist die Unterstützung durch die Männchen bei der Eiablage eine aktive, die Männchen nehmen die Durchführung des für die Eiablage charakteristischen, für den Erfolg derselben wesentlichen Flugbehnehmens auf sich. Es ist dies eine sehr merkwürdige Erscheinung. Denn es liegen von den übrigen Odonaten mit exophytischer Eiablage bisher keine Angaben vor, daß die Männchen bei sonstigen Gelegenheiten ähnliche Fliegerkunststücke aufführten, wie die Weibchen bei der Eiablage. Sie sind ein Spezifikum nur der Weibchen.

Soweit aus der Literatur hervorgeht, besitzt eine große Anzahl von Libellulinen den gleichen Modus der Eiablage, eine solche »in ruhender Schwebestellung mit vertikaler Drehbewegung«. Es sind dies die Gattungen *Libellula*, *Orthetrum*, *Tramea*, *Leucorrhinia*, *Platythemis* und *Diplax*, welche einer Anzahl von verschiedenen Tribus zugerechnet werden. Unterschiede bestehen nur in bezug auf das Substrat, in oder auf welches die Eier abgelegt werden (zumeist

in Wasser), und darin, daß bei den einen (z. B. *Libellula*, *Leucorhina*, *Tramea*) die Weibchen die Eiablage allein besorgen, bei den anderen (außer *Sympetrum* noch *Orthetrum*) die Weibchen dabei von den Männchen begleitet werden.

Es ist eine sehr merkwürdige Erscheinung, daß bei zwei verwandtschaftlich doch ziemlich entfernten Libellengruppen, den *Eucorduliini* einerseits, vielen höheren Formen der *Libellulinae* andererseits, das gleiche Flugbenehmen sich vorfindet. Es spricht nichts dafür, daß diese beiden Gruppen in einer direkten Entwicklungslinie liegen, daß sie von einer gemeinsamen Form abstammen, die u. a. auch schon das gleiche Flugbenehmen bei der Eiablage sich erworben hätte. Das geht schon daraus hervor, daß sowohl bei den *Corduliinae* (*Synthemini*, *Cordulephyini*) als auch bei den *Libellulinae* (*Tetramimini*) andere, und zwar wenigstens zum Teil primitivere Arten des Flugbenehmens vorkommen. Wir sind zur Annahme gezwungen, daß sich in diesen beiden Unterfamilien die gleiche Art des Flugbenehmens bei gewissen Formen unabhängig und selbständig herausgebildet hat, daß wir in dieser Gleichartigkeit eine Konvergenzerscheinung zu erblicken haben. Ob das gleiche auch für *Cordulephya* und *Nannophlebia* gilt, läßt sich einstweilen nicht entscheiden.

Damit haben wir unseren Überblick über die verschiedenen Arten des Flugbenehmens bei den Odonaten mit exophytischer Eiablage beendet. Unsere Kenntnisse darüber sind wohl noch sehr lückenhaft und es wird eine wesentliche Ergänzung unseres Wissens darüber notwendig sein, um ein geschlossenes Bild davon entwerfen zu können. Aber ich glaube mit meinen Ausführungen dargetan zu haben, daß auch das Wenige, was wir bis heute darüber mitteilen können, uns zeigt, mit was für interessanten, in den verschiedensten Richtungen auswertbaren Erscheinungen wir es in dem Flugbenehmen bei der Eiablage zu tun haben, abgesehen von dem Interesse, welches das Phänomen an und für sich als besondere Äußerung der Flugvirtuosität dieser Tiere besitzt. Insbesondere für einen weiteren Ausbau der durch Wesenberg-Lund und Portmann glücklich begonnenen biologischen Systematik der Odonaten halte ich eine Ausdehnung und Sicherung der bisher vorliegenden Beobachtungen von großem Wert. Und so hege ich als Erfolg dieser Ausführungen die Hoffnung, daß bei künftigen Beobachtungen und Beschreibungen der Eiablage dem Flugbenehmen eine eingehende Beachtung zuteil werde.

Und nun noch eine Bemerkung über Gedankengänge, die mir im Laufe der Beschäftigung mit diesen Fragen gekommen sind, und über Tatsachen, welche die Richtigkeit dieser Gedanken zu unterstützen scheinen. Wir haben eine Anzahl verschiedenartiger Flugbenehmen bei der Eiablage kennen gelernt, die oft sehr verwunderlich sich ausnehmen und die sich voneinander in der markantesten Weise abheben. Sollen all diese so grundverschiedenen Arten von Flug-

benahmen nur rein im Instinktleben der Tiere verankert sein, vielleicht noch eine etwas verschiedene Physiologie des Flugapparates zur Grundlage haben, ohne daß sie morphologisch in irgendeiner Weise zum Ausdruck kommen? Ohne daß sie irgendwie in das sonst doch so aufnahmebereite Strukturbild der Tiere ablesbar eingegraben sind?

Es ist mir aufgefallen, daß *Somatochlora* einerseits, *Sympetrum* andererseits in bezug auf die Ausbildung und den Aderverlauf des Analteiles der Hinterflügel eine sehr große Ähnlichkeit besitzen. Beide Gattungen gehören, wie wir wissen, verschiedenen Unterfamilien an, und in beiden Unterfamilien zeigt der Analteil außerordentlich große Verschie-

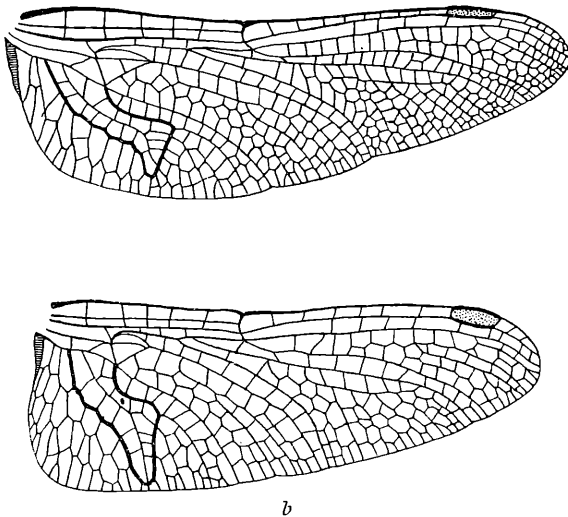


Fig. 2. Rechter Hinterflügel eines Weibchens von *Somatochlora metallica* (a) und eines Männchens von *Sympetrum Danae* (b). Analschleife stark ausgezogen.

denheiten in der Ausbildung, so daß diese Konvergenzerscheinung auffällig ist, ebenso auffällig wie das im wesentlichen gleichartige Flugbenahmen bei der Eiablage dieser beiden Gattungen. Beide besitzen nämlich eine verlängerte sogenannte Analschleife, welche aus zwei Zellreihen aufgebaut ist, eine Mittelrippe besitzt, bis gegen den Flügelrand reicht und im distalen Teil abknickt, so daß dieser Teil (die sogenannte Zehe) normal auf den Flügelrand zu stehen kommt (Fig. 2). Ich ging der Sache weiter nach und fand, daß in der Unterfamilie der *Corduliinae* nur den *Eucorduliini* und in der Unterfamilie der *Libellulinae* den *Libellulini*, *Brachydiplacini*, *Sympetrini*, *Leucorrhiniini*, *Trithemini* und *Trameini* dieses charakteristische Merkmal zukommt. Nun haben wir gesehen, daß, soweit bekannt, auch nur Formen, die einer der eben genannten Tribus zugehören, eine »Eiablage in ruhender Schwebestellung mit

vertikaler Drehbewegung« zeigen. Für welche dies mit Sicherheit zutrifft, sind in namentlicher Aufzählung die: *Eucorduliini*, *Libellulini*, *Brachydiplacini*, *Sympetrini*, *Leucorrhiini*, *Trameini*. Die gleichartige Verteilung des Flugbenehmens und der Flügelstruktur ist darnach offensichtlich. In der Familie der *Aeschnidae* ist die Analschleife in der charakteristischen Ausbildung bei keiner Form anzutreffen. Insbesondere fehlt sie allen Formen in der ganzen Unterordnung der Anisopteren, bei denen eine andere Art des Flugbenehmens mit Sicherheit festgestellt ist. So liegt es nahe, hier von einer gewiß sehr interessanten Korrelation zwischen einem biologischen Verhalten, dem charakteristischen Flugbenehmen bei der Eiablage, und einem morphologischen Merkmal, der verlängerten Analschleife, zu sprechen.

Ich will mich einstweilen damit begnügen, einfach die Tatsache dieser Korrelation aufzuzeigen. Um die innere Verknüpfung, den physiologischen Zusammenhang zwischen dem charakteristischen Verlauf des Adernetzes im Hinterflügel und dem Flugverhalten bei der Eiablage nachzuweisen, ein Verhältnis, das mir sehr wahrscheinlich erscheint, dazu wären weiter ausholende Ausführungen notwendig, welche den dieser Abhandlung gesteckten Rahmen zu sehr überschreiten würden. Dazu wäre der Nachweis notwendig, daß der Verlauf des Adernetzes in den Libellenflügeln, das bisher nur eine systematische Bedeutung besaß, auch ganz allgemein, nicht nur in diesem besonderen Fall, eine funktionelle Bedeutung besitzt, daß in dem Aderwerke durchaus eine funktionelle Struktur vorliegt. Diesem Nachweise werden die nächsten Mitteilungen gewidmet sein.

Noch auf eine zweite Übereinstimmung im Flügelbau und im Flugbenehmen bei der Eiablage sei hier kurz hingewiesen, welcher wahrscheinlich ebenfalls eine tiefere Bedeutung zugrunde liegt. Nur bei den *Libellulinae*, nicht aber bei den *Corduliinae* und den *Aeschnidae* kommt eine Beteiligung der Männchen bei der Eiablage in der Form vor, daß die Männchen, mit den Weibchen zusammengekettet, das sonst nur für die Weibchen charakteristische Flugbenehmen selbst auszuführen vermögen. Es ist bemerkenswert, daß auch nur bei den *Libellulinae* der Umriß der Hinterflügel in den beiden Geschlechtern gleich ist, der Analrand derselben einen gerundeten Verlauf besitzt. Für die *Corduliinae* dagegen ebenso wie für die *Aeschnidae* ist es charakteristisch, daß die Umrißlinie des Hinterflügels im männlichen Geschlecht anders gestaltet ist als im weiblichen, daß gerade in dem maßgebenden Flügelteil, in welchem wir schon ein mit dem Flugbenehmen in Beziehung stehendes Merkmal gelegen fanden, im Analteile, der Flügelrand bei den Männchen winkelig ausgezogen ist, während er bei den Weibchen wie in beiden Geschlechtern der *Libellulinae* einen gerundeten Verlauf zeigt. Liegt es nicht nahe, die Tatsache, daß es bei einigen Formen der *Libellulinae* den Männchen möglich war, sich das

eigentümliche Flugbenehmen der Weibchen anzueignen, auf diese Gleichartigkeit im Baue der Hinterflügel bei beiden Geschlechtern, die nur hier vorliegt, zurückzuführen? Auch darauf soll später noch zurückgekommen werden.

Zum Schlusse noch einige Worte über den Flug der Libellen und der Insekten überhaupt im allgemeinen. Demoll (1918) hat neuerdings in schärfster Weise den Unterschied gekennzeichnet, der den Insektenflug gegenüber dem Vogelflug charakterisiert. Während, allgemein gesprochen, der Vogelflug hauptsächlich auf dem Prinzip des »Drachenfluges« beruht, ist die Flugweise der Insekten nur aus den Prinzipien des »Hubfluges« zu verstehen. Beim Drachenfluge ist das Primäre die Vorwärtsbewegung, das Sekundäre das Heben des Körpers. »Wie der Drachen sich nur dadurch in der Luft zu halten vermag, daß ihm — gegenüber der ihn umgebenden Luft — eine Vorwärtsbewegung mitgeteilt wird, ebenso nutzt der Vogel die Bewegung, die er sich mit Hilfe des Flügelschlages erteilt, dazu, um auf der Luft zu segeln« (p. 1). Dem ist der für die Insekten charakteristische Hubflug gegenüberzustellen, bei welchem »die Arbeit der Flügel zunächst dazu führt, den Körper in der Luft zu halten; und erst die Kraft, die durch diese Arbeitsleistung nicht aufgezehrt wird, kann nun in den Dienst der Fortbewegung gestellt werden« (p. 1).

Allgemein wird hervorgehoben, daß das von den Vögeln verwirklichte Prinzip des Drachenfluges das rationellere ist. Bereits Lilienthal (1889) führte aus, daß beim Drachenflug drei Viertel und bei optimal gebauten Flugflächen gar nur ein Viertel der beim Hubfluge zu leistenden Arbeit erforderlich ist, um unter sonst gleichen Umständen eine bestimmte Last zu heben. Und so sieht man sich vor die Frage gestellt, wieso die Insekten trotz des offenbar unrationellen Prinzipes des Hubfluges dennoch fast allgemein dieses Prinzip in Anwendung bringen. Demoll unternimmt es in der sehr interessanten Abhandlung, alle die Umstände aufzuweisen, die es verständlich machen können, daß für kleine Tiere, vor allem für die Insekten, »der Hubflug trotz aller seiner Nachteile das Gegebenere ist« (p. 2). Er führt eine Anzahl von Faktoren auf, die »beim Drachenflug ungünstig für die Insekten ins Gewicht fallen« (p. 5), diesen ist der überwiegende Teil der Abhandlung gewidmet.

So berechtigt nun der Gesichtspunkt ist, unter dem hier die Frage des Insektenfluges behandelt wird, und so erfolgreich und nutzbringend eine Beschäftigung mit dem Problem bei Behandlung von dieser Seite sein mag, es ist nicht der einzige Standpunkt, von dem aus das Problem betrachtet werden kann. Stellen wir nicht das Rationelle in den Vordergrund, sondern die Variationsbreite der Flugmöglichkeiten, so gebührt dem Hubflug unbedingt der Vorrang. Der Drachenflug ist an viele Bedingungen geknüpft, die erfüllt sein müssen, um ausgeführt werden zu können, und zeigt damit eine große Beschränkung in den Flugmöglichkeiten. Der Hubflug dagegen

gibt größere Freiheit in der Beherrschung der Luft. Er ist wohl verschwenderischer in der Verausgabung von Energie, bietet dafür aber fast unbegrenzte Möglichkeiten und macht denjenigen, welcher ihn ausübt, in viel höherem Grade zum Bewohner der Luft.

Der Hubflug besitzt dem Drachenfluge gegenüber mindestens zwei Freiheitsgrade mehr: Er hat nicht die Vorwärtsbewegung zur Voraussetzung; und so ist der Hubflieger instandgesetzt, Vorwärtsbewegung, Stillestehen in der Luft und Rückwärtsfliegen zu meistern. Beim Hubflug ist dem Bau und der Bewegung des durch Flügelschlag getragenen Körpers größere Freiheit gegeben; es ist weder dem Körperschwerpunkt eine genau bestimmte Lage zugewiesen noch hat der Hubflug zur unbedingten Voraussetzung, daß der ganze Körper des Fliegers in Anpassung an die Luftwiderstandsgesetze gebaut sei und daß er ein starres System bilde, dessen geringste Bewegung und Formänderung steuernd wirkt. Der Hubflieger wird von seinen Flügeln getragen und ist frei in Körperform und Körperbewegungen; es wird ihm so ermöglicht, durch Wirkung des Flügelschlages plötzliche Drehbewegungen des Körpers auf der Stelle und Pendelbewegungen während des Fluges auszuführen. Diese Freiheiten des Hubfluges haben die Anisopteren, diese größten Meister der Fliegerkunst, in höchstem Maße unter den Insekten auszunutzen verstanden, sie haben daraus alle Konsequenzen gezogen. Sie haben die Verrichtung fast aller Lebensfunktionen ins Luftleben verlegt, selbst wo es nur unter Anwendung so eigenartiger und komplizierter Fliegerkunststücke möglich war wie bei der Eiablage.

Literaturverzeichnis.

- Bull L., 1909. Recherches sur le vol de l'insecte. Compt. rend. Acad. sci. Paris, T. 149.
- Demoll R., 1918. Der Flug der Insekten und Vögel. Jena.
- Drabble E., 1905. Method of oviposition by *Cordulegaster annulatus*. Entomologist, V. 38.
- Handlirsch A., 1922. Systematische Übersicht. In: Handbuch der Entomologie. herausgegeben von Schröder, Bd. 3, Kap. 9, Jena.
- Kennedy C., 1915. Notes on the Life history and Ecology of the Dragonflies of Washington and Oregon. Proc. U. St. Nat. Mus. 49.
- 1917. Notes on the Life history and Ecology of the Dragonflies of Central California and Nevada. Ibid. 52.
- Lendenfeld R., 1881. Der Flug der Libellen. Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Flugorgane der Insekten. Sitzungsber. Akad. Wiss., Wien, I. Abt., Bd. 83.
- Lilienthal O., 1889. Der Vogelflug als Grundlage der Fliegerkunst. Berlin.
- Portmann A., 1921. Die Odonaten der Umgebung von Basel. Beitrag zur biologischen Systematik der mitteleuropäischen Libellen. Inaug.-Dissert. Basel.
- Ris F., 1905. Oviposition in *Cordulegaster*. Entomol. News. V. 16.
- 1909 bis 1917 Libellulinen. In: Collect. Zoolog. du Baron Edm. de Sely Longchamps. Bruxelles.
- Storch O., 1924. Libellenstudien I (Vorläufige Mitteilung). Akad. Anz. der Akad. der Wiss. Wien, Nr. 4.
- Tillyard R. I., 1909. Studies in the life-histories of Australian Odonata. I. The life-history of *Petalura gigantea* Leach. Proc. Linnean Soc. New south Wales, V. 34.
- 1910. Monograph of the genus *Synthemis*. Ibid. V. 35.
- 1911. On the genus *Cordulephya*. Ibid. V. 36.
- 1912. Description and life-history of a new species of *Nannophlebia*. Ibid. V. 37.
- 1917. The Biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera). Cambridge Univ. Press.
- Torka V., 1909. Eierablage des Weibchens *Cordulia metallica* Linden. Zeitschr. wiss. Insektenbiol., Bd. 5.
- Voß F., 1914. Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten. Verh. D. Zool. Ges. Freiburg.
- Wesenberg-Lund C., 1913. Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. naturwiss. Forschung, Bd. 8.
- 1913 bis 1914. Odonatenstudien. Intern. Revue f. Hydrobiol., Bd. 6.
- 1915. Insektlivet i ferske vande. Nordisk Forlag, Kopenhagen.
- Zschokke F., 1919. Der Flug der Tiere. Berlin.

Ausführliche Literaturangaben über die Eiablage der Odonaten findet bei Wesenberg-Lund (1913 bis 1914) und Portmann (1921).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften
mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [133](#)

Autor(en)/Author(s): Storch Otto

Artikel/Article: [Libellenstudien I 57-85](#)