

Spermienkonkurrenz bei mitteleuropäischen Zygoptera - eine Übersicht

von Joachim Kuhn

Summary

Sperm competition in Central European Zygoptera
- a survey

Morphological clues to sperm displacement ability in some European Zygoptera are shown in scanning electron micrographs of male genitalia (**Calopteryx splendens** - Calopterygidae; **Lestes sponsa**, **L. dryas** - Lestidae; **Ischnura elegans**, **I. pumilio**, **Coenagrion puella**, **C. pulchellum**, **C. mercuriale** - Coenagrionidae). The ability to remove and/or reposition sperm of previous males from the storage organs of females prior to inseminating them requires further investigation in **Platycnemis pennipes** (Platycnemididae). Phenomena, consequences and unsolved problems of zygopteran sperm competition are briefly reviewed. Zygopteran penis morphology probably involves valuable taxonomic and phylogenetic potential.

Kurzfassung

Kernstück der vorliegenden Arbeit ist der Beleg, daß die Männchen zumindest eines Großteils der mitteleuropäischen Zygoptera über die morphologischen Voraussetzungen zur Verlagerung bzw. Ausräumung von Vorgängersperma in/aus dem weiblichen Genitaltrakt verfügen. Darüber hinaus werden Phänomene, Konsequenzen und Probleme

der Spermienkonkurrenz bei den Zygoptera in knapper Form dargestellt und diskutiert.

1. Einführung: Spermienkonkurrenz und Anpassungen zu deren Vermeidung bei Zygoptera-Männchen

Wo sich Insektenweibchen vor der Befruchtung einiger oder aller Eier mit mehr als einem Männchen paaren, können die Spermien ("Ejakulate") dieser Männchen u.U. im Weibchen um die Fertilisation der Eier konkurrieren (Spermienkonkurrenz, PARKER 1970). Spermienkonkurrenz geschieht also zwischen Insemination und Befruchtung. Der gängigen Auffassung zufolge umfaßt sie nicht nur die direkte Konkurrenz zwischen Spermien bzw. Ejakulaten, sondern auch andere Mechanismen der postkopulatorischen Konkurrenz zwischen Männchen, welche bewirken, daß Rivalen-Sperma verdünnt, in ungünstige Position gebracht, entfernt und ersetzt, oder sonstwie unwirksam gemacht werden. Die Selektion im Kontext der Spermienkonkurrenz begünstigt einerseits die Evolution von Vorrichtungen und Vorgehensweisen, welche die Rivalen-Gameten möglichst wirkungsvoll auszuschalten in der Lage sind, andererseits aber auch die Evolution von "Taktiken" der Männchen, Rivalen möglichst wirkungsvoll davon abzuhalten, eben diese Errungenschaften einzusetzen (PARKER 1970, 1984).

Vor 10 Jahren gelang WAAGE (1979a) der Nachweis, daß die Ligula - der sekundäre Penis - der nordamerikanischen Prachtlibelle **Calopteryx maculata** (Calopterygidae) nicht nur die Spermaübertragung bewerkstelligt, sondern zunächst die äußerst effiziente mechanische Ausräumung des Vorgängerspermas aus dem weiblichen Genitaltrakt. Kurz darauf ließen MILLER u. MILLER (1981) und MILLER (1982) keinen Zweifel daran, daß Entsprechendes bei der in Europa vorkommenden Coenagrionide **Enallagma cyathigerum** geschieht. Und die Männchen von **Lestes vigilax**, einer nordamerikanischen Lestide, verlagern

Vorgängersperma innerhalb des Spermaspeichers der Weibchen, packen es kompakter zusammen und nehmen überdies einen Teil davon heraus (WAAGE 1982). Seither wurden derartige Machenschaften für eine Handvoll weiterer nordamerikanischer Zygoptera gezeigt: für *Calopteryx dimidiata* und die Coenagrioniden *Argia moesta*, *A. sedula*, *Ischnura ramburii* (WAAGE 1984, 1986) und *Enallagma hageni* (FINCKE 1984). Hinzu kam kürzlich die europäische *Ischnura elegans* (MILLER 1987 a,b).

Aus morphologischen und ethologischen Indizien schloß WAAGE (1984, 1986), daß die Fähigkeit zur Verfrachtung von Vorgängersperma unter den Zygopterenmännchen - zumindest der gemäßigten Breiten Nordamerikas und Europas - weit verbreitet ist: Zum einen sind die distalen Abschnitte der Ligulae der Männchen vieler Zygopterentaxa ähnlich strukturiert wie diejenigen, die nachweislich an der Spermaaus- oder -umräumung beteiligt sind, und überdies korrespondieren die Spermaspeicherorgane der Weibchen, soweit bekannt, in Gestalt und Größe eng mit der Ligulamorphologie (morphologische Indizien). Zum andern paaren sich die Weibchen vieler Taxa vor der Eiablage in vielen Fällen mehrfach und werden vor und während der Eiablage vom letzten Männchen bewacht (ethologische Indizien). Spermienkonkurrenz war mithin höchstwahrscheinlich ein sehr wesentliches Moment in der Evolution sowohl der Genitalstrukturen als auch des Fortpflanzungsverhaltens der Zygoptera (WAAGE 1984, 1986).

2. Ligulae mitteleuropäischer Zygoptera-Männchen: Morphologie im Kontext der Spermienkonkurrenz

Der sekundäre Kopulationsapparat der Zygopteren-Männchen (Abb. 1) besteht aus einem Spermabehälter (der Vesica spermalis), einer Vielzahl von Strukturen, die der Verankerung und Führung

des Ovipositors des Weibchens bei der Kopulation dienen, und aus der Ligula, dem sekundären Penis der Zygoptera. Die Ligula besteht ihrerseits aus zwei Gliedern, einem proximalen Schaft und einem Distalglied. Letzteres ist bei einigen Taxa als Klappe ausgebildet, die durch den Druck des Ligula-Schwellkörpers - eines Hohlraums mit epidermalen Drüsen, die den Binnendruck steuern - vorgeklappt werden kann. Zur Morphologie und Funktionsweise des Kopulationsapparates und seiner Bestandteile vgl. PFAU (1971), MILLER (1987a) und MILLER u. MILLER (1981).

Zygopteren sperma ist flüssig; die weitverbreitete Ansicht, Zygopterenmännchen übertragen Spermatophoren (z.B. FRASER u. ASAHINA 1970), ist irrig (SRIVASTAVA u. SRIVASTAVA 1987). Zygopterenweibchen speichern Sperma zum einen in der Bursa copulatrix, einer dorsalen Tasche der Vagina an der Einmündung des Oviduktes, und zum andern ggf. in einer Spermatheca, die in die Bursa oder deren Öffnung mündet und die sich aufgabeln kann (so bei **Calopteryx**; vgl. die Abbildungen in WAAGE 1979a, 1982, 1984, 1986, MILLER 1987a, WATANABE u. ADACHI 1987).

Die Ligulae einiger mitteleuropäischer Zygoptera sind in den Abb. 2-7 dargestellt. In den Abbildungslegenden wird auf die im Zusammenhang mit der Spermaverlagerung wesentlichen Strukturen hingewiesen; dabei handelt es sich i.d.R. um proximad gerichtete Zähnchen, Haken, Borsten o.ä., deren Vorhandensein ein wesentliches morphologisches Indiz für die Fähigkeit zur Spermamausräumung bzw. -verlagerung darstellt (s.o., WAAGE 1984, 1986).

Calopterygidae: Die Ligula von **Calopteryx splendens** (Abb. 2) gleicht derjenigen der amerikanischen **C. maculata** bis in kleinste Details (REM-Aufnahmen in WAAGE 1979a), wo die distale, schaufelartige Klappe

bei der Spermaausräumung in die Bursa copulatrix, die längs beborsteten, hornartigen (spiralgeligen) Anhänge in die der Bursa anhängende Spermatheca vordringen. Auch die Ligula von **C. virgo** dürfte entsprechend gestaltet sein (vgl. Abb. 5 in PFAU 1971).

L e s t i d a e : Die distalen Abschnitte der Ligulae von **Lestes dryas** und **L. sponsa** (Abb. 3) gleichen sehr weitgehend demjenigen von **L. virgilax**; für diese Art konnte WAAGE (1982) zeigen, daß die Ligula sowohl zur Ausräumung als auch zur Verlagerung von Vorgängersperma eingesetzt wird. Die Verlagerung erfolgt dergestalt, daß die Spermamasse tiefer in die Bursa und somit weiter von der Mündung des Oviduktes weg gedrückt wird - die eigenen Spermien haben dann lagebedingt Vorrang bei der Befruchtung (WAAGE 1982). Abb. 3 drängt den Verdacht auf, daß der distale Abschnitt der **Lestes**-Ligula ähnlich einem Greifbagger eingesetzt wird; man beachte in diesem Zusammenhang die durch dichtstehende Zähnchen rauhe Oberfläche des End"polsters" am ventralen Arm (= "Schaufel") des Distalabschnitts (= "Bagger"). **Lestes**-Weibchen haben keine abgesetzte Spermatheca (auch WATANABE u. ADACHI 1987), demgemäß fehlen entsprechende Fortsätze am Ligula-Endabschnitt.

C o e n a g r i o n i d a e : Die distale Klappe samt Fortsätzen ist bei **Coenagrion** (Abb. 4) und **Ischnura** (Abb. 6, vgl. WAAGE 1984, 1986, MILLER 1987a) von ähnlicher Gestalt. Bei den drei untersuchten **Coenagrion**-Arten (**C. puella**, **C. pulchellum** (ohne Abb.) und **C. mercuriale**) unterscheidet sie sich allenfalls geringfügig. Die Basis der Fortsätze scheint bei **Coenagrion** dünner und weniger ausgeprägt rinnig zu sein als bei **Ischnura**. Hingegen sind die Haken auf den Endabschnitten der Fortsätze bei **Coenagrion** kräftiger als bei **Ischnura**. Abb. 4a dokumentiert nach proximal weisende Zähnchen auf der Innenseite der Basis der distalen Klappe für

C. puella. Die Struktur auf der dorsalen Außenseite des Ligula-Schaftes von **Coenagrion** (Abb. 5, vgl. die Kammschuppen auf dem dünnen, distalen Ligula-Fortsatz von **Argia moesta**; REM-Aufnahmen in WAAGE 1986) könnte zur Säuberung der Vagina von aus der Bursa geförderter Spermamasse dienen. An **Ischnura elegans** konnte MILLER (1987a) die Vorgänge bei der Spermausräumung und -übertragung bis ins Detail aufklären. Die Ligula von **Enallagma cyathigerum** wurde von MILLER u. MILLER (1981) rasterelektronenmikroskopisch dargestellt; die distale Klappe ist innen dicht mit feinen Häkchen besetzt, entbehrt aber länger, dünner Fortsätze, wie sie bei **Coenagrion** und **Ischnura** vorkommen. Auch für **E. cyathigerum** bestehen detaillierte Vorstellungen vom Mechanismus der Spermausräumung (MILLER u. MILLER 1981).

Platycnemididae: Die dünnen Fortsätze der distalen Klappe sind bei **Platycnemis pennipes** (Abb. 7) entgegengesetzt orientiert wie bei den untersuchten Coenagrioniden (Abb. 4, 6). Auf der Außenseite der (rinnigen!) Fortsätze sind keine Haken oder Zähnchen zu finden. Der Ligula-Schaft trägt hingegen proximal gerichtete Zähnchen o.ä. Ob **Platycnemis** zur Verlagerung von Vorgängersperma befähigt ist, bedarf näherer Untersuchung.

Exkurs: Das in der Morphologie des sekundären Kopulationsapparates der Zygoptera liegende taxonomische Potential ist bisher erst in Ansätzen ausgeschöpft worden. Vor allem die supraspezifische Taxonomie könnte davon profitieren. Wie die sekundären Kopulationsapparate in toto (vgl. z.B. SCHMIDT 1916) scheinen auch die Ligulae weitgehend "gattungsspezifisch" gebaut zu sein; die Unterschiede zwischen Arten derselben Gattung sind nur graduell (s.o.: **Calopteryx**, **Lestes**, **Coenagrion**, **Ischnura**; auch FINCKE 1984 und MILLER u. MILLER 1981 für **Enallagma**). Möglicherweise könnten hier wesentliche

Bausteine für ein konsistentes, detailliertes phylogenetisches System der Zygoptera im Sinne der HENNIGSchen Kladistik erarbeitet werden (vgl. PFAU 1971: Abb. 26 für ein Stammbaumschema der Odonaten-Unterordnungen) - ein solches System sieht sich derzeit noch erheblichen Schwierigkeiten gegenüber.

3. Ausblick: Spermienkonkurrenz, Fortpflanzungsverhalten und die Interessen der Weibchen

Vor dem Hintergrund der Spermienkonkurrenz kann das Fortpflanzungsverhalten der Zygoptera in einem neuen Licht verstanden werden (v.a. WAAGE 1984, 1986; THORNHILL u. ALCOCK 1983: Kap. 11): So wird der Eiablage "im Tandem", wie sie von der Mehrzahl der Zygoptera praktiziert wird, oder der Bewachung legender Weibchen durch die Männchen aus der Distanz (non-contact guarding; v.a. bei den territorialen Calopterygidae) nicht mehr vorrangig die Rolle zuerkannt, die legenden Weibchen vor den Störungen durch die allgegenwärtigen fremden Männchen zu bewahren, sondern primär die Funktion, das Sperma des bewachenden Männchens vor der Ausräumung durch einen Rivalen zu schützen und somit die Vaterschaft wenigstens für die während der Bewachung gelegten Eier zu sichern. Auch die extrem verlängerten Kopulationen in der Gattung **Ischnura**, deren Weibchen bei der Eiablage allein zu sein pflegen, werden heute als eine Form des mate guarding begriffen (MILLER 1987a; ähnlich verhält sich auch **Nehalennia speciosa** (Coenagrionidae), SCHIESS 1973).

Das Interesse der Männchen ist klar zu fassen: Ihnen geht es darum, die Vaterschaft für einen möglichst großen Teil wenigstens des nächsten Geleges zu sichern. Nun kann das Spiel allerdings nicht ohne die Weibchen gespielt werden: Schon das Paarungsrade kann nur zustande kommen, wenn das Weibchen sein Abdomen vorkrümmt und den Kontakt seines Ovipositors mit dem Kopula-

tionsapparat des Männchens herstellt - bei den Zygotera können Kopulationen wahrscheinlich nicht durch das Männchen erzwungen werden (z.B. FINCKE 1984, MILLER u. MILLER 1981, WAAGE 1984). Zumindest bei einigen Arten bestimmt das Weibchen ferner die Dauer der Kopula, bei der es den Ligulaschaft zwischen den Hälften des Legesäbels einklemmt - diese für eine erfolgreiche Kopulation notwendige Führung für die Ligula kann vom Weibchen jederzeit "verweigert" werden, wodurch die Kopula gelöst wird (MILLER u. MILLER 1981 für **Enallagma cyathigerum**). Darüberhinaus nimmt das Weibchen möglicherweise Einfluß auf Gestalt und Größe der Spermaspeicherorgane (Bursa copulatrix und Spermatheca) sowie auf den Zustand des gespeicherten Spermas und kontrolliert vielleicht sogar die Befruchtung (WAAGE 1984). So liegt bei **Enallagma cyathigerum** das Sperma in der Bursa copulatrix - die der Ligula des Männchens zugänglich ist - als kompakte Masse vor, wobei die Spermien hier weitgehend inaktiv sind, während die Spermatheca - die für das Männchen unzugänglich ist - hochaktives, weniger viskoses Sperma enthält (MILLER 1982). Auch die Bewegung der Spermien im weiblichen Genitaltrakt obliegt maßgeblich dem Weibchen, wie MILLER (1987a) bei **Ischnura elegans** nachweisen konnte; auch bei **I. elegans** ist die Spermatheca, im Gegensatz zur Bursa copulatrix, für die Ligula und ihre Anhänge unerreikbaar.

All dies deutet darauf hin, daß ein volles Verständnis der Morphologie und Biologie im Kontext der Zygoteren-Spermienkonkurrenz bei ausschließlich Männchen-zentrierter Sichtweise nicht zu gewinnen ist. Es scheitert derzeit noch an der mangelhaften Kenntnis der weiblichen Interessen (s. auch KNOWLTON u. GREENWELL 1984, PARKER 1984): Welche Selektionsvorteile begünstigen mehrfache Kopulationen der Weibchen mit verschiedenen Männchen, bezogen auf die Lebensspanne und auf einzelne (Teil-)Gelege?

Die von WALKER (1980) zusammengestellten Erklärungsversuche wurden von WAAGE (1984) für Libellen ergänzt und diskutiert: Sie sind entweder auf Zygoptera nicht anwendbar - es besteht normalerweise kaum eine Notwendigkeit für das Weibchen, seinen schon nach der ersten Kopulation beträchtlichen Spermavorrat zu ergänzen oder zu erneuern, wenigstens nicht für die Befruchtung eines einzigen (Teil-) Geleges (auch FINCKE 1984). Oder sie sind derzeit noch rein hypothetisch - so könnten wertvolle Bestandteile des Spermas vom Weibchen resorbiert werden (wofür es keine Hinweise gibt), es könnte das Weibchen die genetische Diversität seiner Nachkommenschaft erhöhen (was einen unvollständigen Befruchtungsvorrang des letzten Männchens oder mehrere Kopulae pro Gelege voraussetzt), es könnte das Weibchen genetisch überlegene Männchen wählen, wobei der Spermienvorrat von früheren Kopulationen die Fertilität garantiert. Oder sie erkennen dem Weibchen lediglich ein passives Erdulden des kleineren Übels in Form zusätzlicher Kopulationen zu und beziehen sich überdies nur auf einzelne Taxa:

- a) Der Zugang zu Eiablageplätzen wird durch territoriale Männchen kontrolliert, die Eiablagemöglichkeit wird mit einer vorherigen Kopulation mit dem Revierinhaber - die in der Regel eine neuerliche Kopulation ist - "erkauft" (v.a. Calopterygidae, z.B. WAAGE 1978, 1979b; vgl. HEYMER 1973 für die europäischen Arten).
- b) Neuverpaarung mit folgender Bewachung durch das Männchen während der Eiablage kann Zeit- und Energieverluste reduzieren, die auf Störungen durch andere Männchen zurückgehen (WAAGE 1978, 1979b).
- c) Weibchen, die zur Eiablage unter Wasser gehen, werden von (nicht-territorialen) Männchen nach vorheriger Kopulation über Wasser bewacht; beim Wiederauftauchen, das oft vor Abschluß eines Vollgeleges geschieht, verunglücken die Weibchen nicht selten und werden

dann vom bewachenden oder, häufiger, von einem "ledigen" Männchen gerettet - hauptsächlich mit letzterem kommt es sodann zu Kopulation (FINCKE 1984, 1985, 1986 für die amerikanische **Enallagma hageni**; ähnlich dürften sich in Mitteleuropa **Enallagma cyathigerum** und **Cercion lindeni** verhalten, vgl. DOERKSEN 1980, DREYER 1986, ROBERT 1958, UTZERI, FALCHETTI u. CARCHINI 1983).

Welche Selektionsvorteile mehrfache Kopulationen der Weibchen (mit verschiedenen Männchen) begünstigen, ist also - von den zuletzt genannten Ausnahmen abgesehen - nach wie vor weithin spekulativ und unverstanden.

4. Anmerkungen: Nomenklatur, Material und Methoden

Die Nomenklatur der europäischen Taxa folgt ASKEW (1988).

Die untersuchten Männchen (je 2) von **L. sponsa**, **L. dryas**, **I. elegans**, **I. pumilio**, **E. cyathigerum**, **C. pulchellum** und **C. puella** stammen vom Schmiechener See (Raum Ulm/Donau, 18.-26.06.1986), diejenigen von **C. splendens**, **P. pennipes** und **C. mercuriale** aus kopfstarken Populationen an Gräben und Bächen bei Tiengen (Raum Freiburg i. Br., 04.07.1986).

Arbeitsgang zu den rasterelektronenmikroskopischen (REM-)Bildern: Den in FAE, i.e. ein Formol-Alkohol (Ethanol)-Eisessig-Gemisch, fixierten Tieren wurden die Abdominalsegmente I-III (Abb. 1) bzw. die Ligula entnommen. Auf eine Alkohol- und eine Alkohol/Aceton-Reihe folgte eine Critical-Point-Trocknung, die es ermöglicht, die Vielzahl der membranösen und flexiblen Strukturen weitestgehend zu konservieren. Im Sputter-Coater wurden die Objekte sodann mit Gold bedampft.

Abb. 1: Der sekundäre Kopulationsapparat der Zygoterenmännchen von ventral (REM).
a: **Enallagma cyathigerum** (Coenagrionidae);
b: **Lestes sponsa** (Lestidae);
c: **Calopteryx splendens** (Calopterygidae).

Abkürzungen (vgl. PFAU 1971): HA = Hamulus anterior, HP = Hamulus posterior, L1 = 1. (proximales) Glied der Ligula (Ligula = sekundärer Zygoterenpenis), L2 = 2. (distales) Glied der Ligula, LA = Lamina anterior, LB = Lamina batilliformis, MR = Mündung des Reservoirs der Vesica spermalis, VE = vordere mediane Einsenkung, VS = Vesica spermalis. Der Kopulationsapparat umfaßt sternale Strukturen der Abdominalsegmente III (nur Vesica spermalis) und II (alle übrigen).

Abb. 2-7: REM-Aufnahmen von Zygoteren-Ligulae. Zur Orientierung vgl. Abb. 1. Alle Richtungsbezeichnungen beziehen sich auf die Ruhelage beim nicht kopulierenden Männchen.

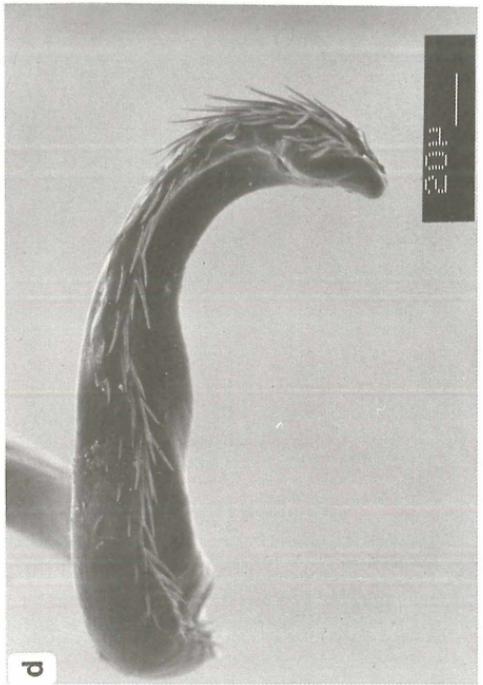
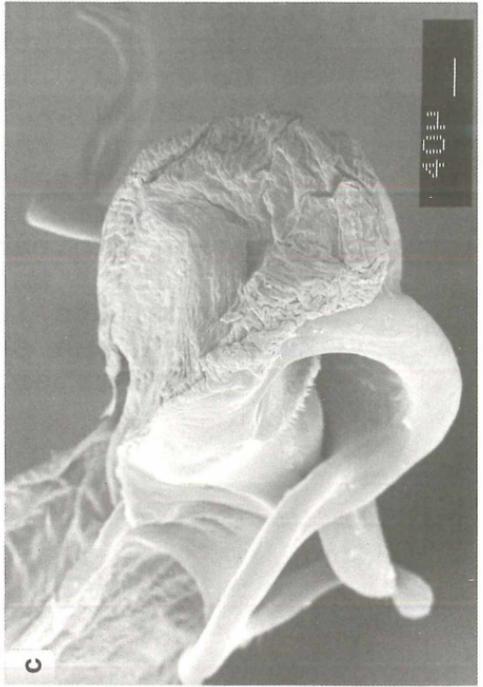
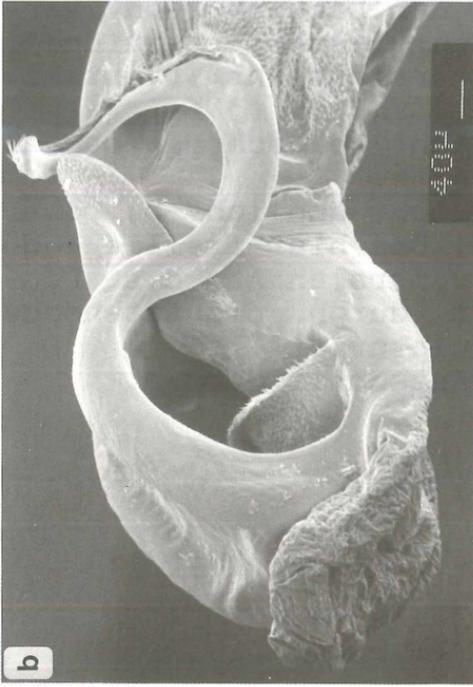
Abb. 2: Ligula von **Calopteryx splendens** (Calopterygidae).

a: Ansicht von lateroventral. Am distalen Bereich des proximalen Abschnitts (= des Ligula-Schaftes) finden sich proximad gerichtete Borsten. Auf der Ventralseite ist der Schaft stark sklerotisiert und spröde.

b: Lateralansicht des distalen Abschnitts (Ventralseite oben, unten rechts ist die dorsale Spermarinne sichtbar).

c: Ansicht von schräg caudal auf die Dorsalseite mit der membranösen Spermarinne.

d: Ende eines spiraligen, lateralen Fortsatzes des distalen Abschnitts. Die in einem schmalen Längsband inserierenden Borsten weisen nach proximal und sind im Vergleich zu ähnlichen Strukturen bei **Coenagrion** (Abb. 4c) und **Ischnura** (Abb. 6c) sehr lang.



- Abb. 3: Distaler Bereich der Ligulae von Vertretern der Gattung **Lestes** (Lestidae).
- a: **L. dryas**, Lateralansicht (Ventralseite unten).
 - b: **L. dryas**, Ansicht von schräg caudal auf die Ventralseite.
 - c: **L. sponsa**, Ansicht ähnlich b, aber mehr von ventral. Das hier freiliegende End"polster" am ventralen Arm des Distalabschnitts ist durch dichtstehende Zähnchen rauh skulpturiert.
 - d: Vergrößerter Ausschnitt aus c.

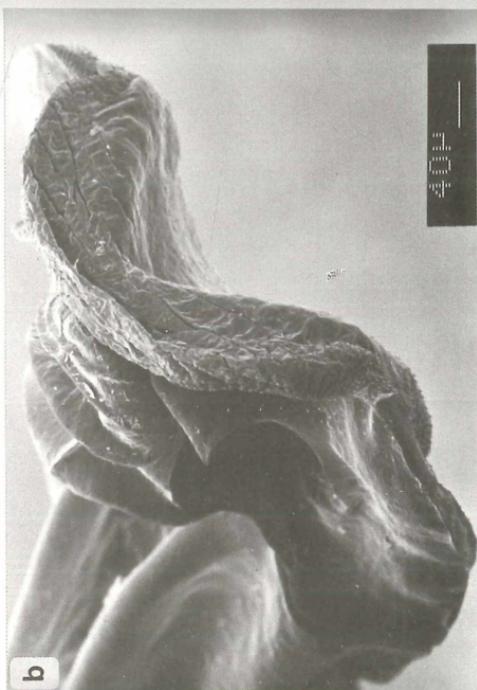
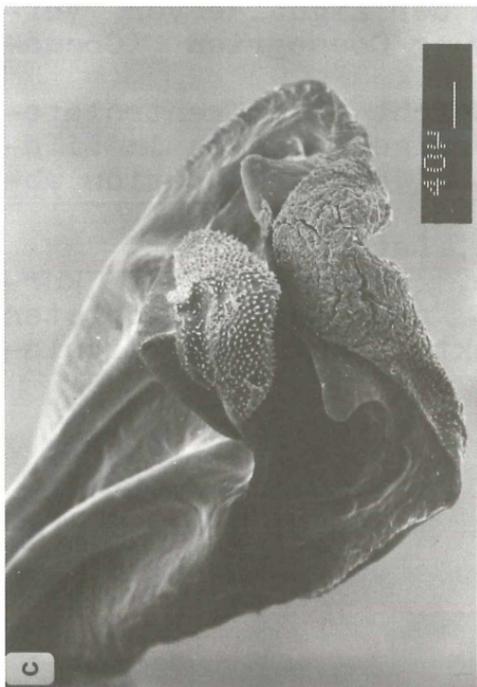
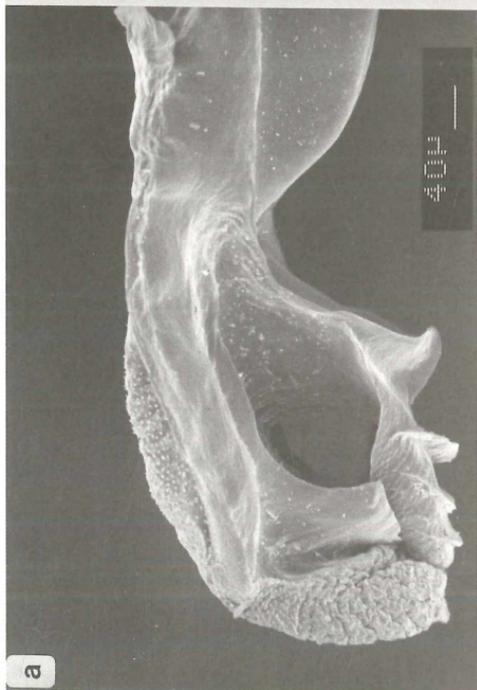


Abb. 4: Distaler Bereich der Ligulae von Vertretern der Gattung **Coenagrion** (Coenagrionidae).

a: **C. puella**, Ansicht von ventrolateral; der fadenförmige Fortsatz im Bildvordergrund ist bei der Präparation abgebrochen.

b: **C. mercuriale**, Lateralansicht.

c: **C. mercuriale**, Fadenende mit kurzen, kräftigen, proximad gerichteten Haken. Zur Struktur auf dem Ligulaschaft vgl. Abb. 5.

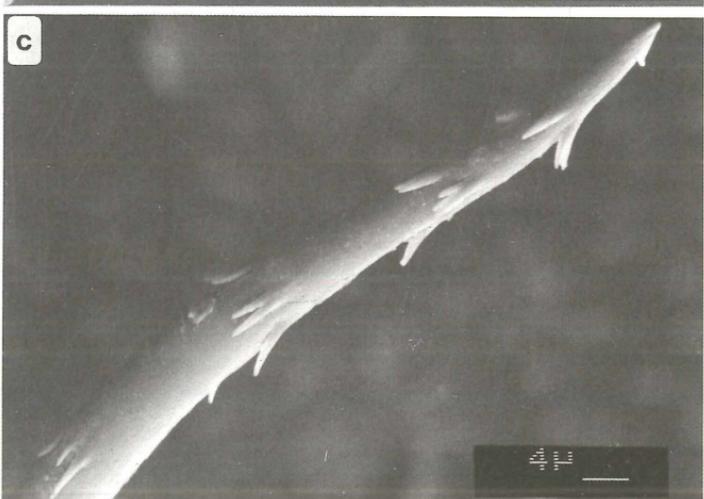
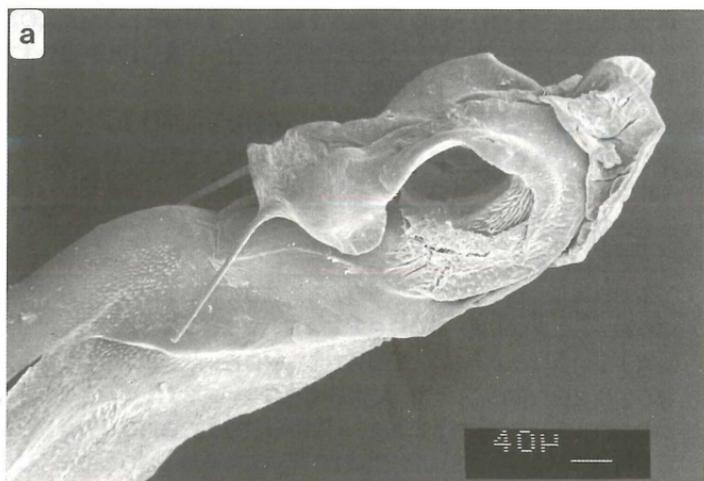


Abb. 5: **Coenagrion mercuriale** (Coenagrionidae), Struktur der dorsalen Außenseite des Ligula-Schaftes.

a: Übersicht (vgl. Abb. 4b).

b: Vergrößerter Ausschnitt aus a, Bereich um das Ende des fadenförmigen Fortsatzes.

c: Vergrößerter Ausschnitt aus b. Die Struktur auf der dorsalen Außenseite des Ligula-Schaftes (auch Abb. 4a, b, vgl. Abb. 7a) rührt von kammförmig ausgezogenen, proximal gerichteten und dachziegelartig übereinandergreifenden Schuppen. Auf der Ventralseite des Ligula-Schaftes stehen Felder von nach proximal weisenden Zähnchen (rechts in a und b, vgl. Abb. 4a, b).

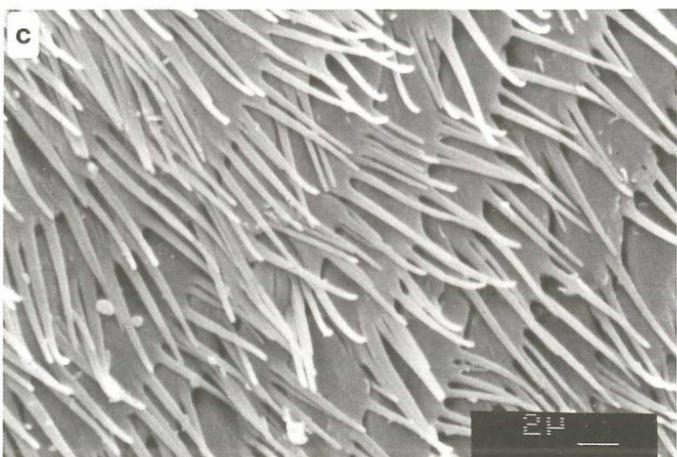
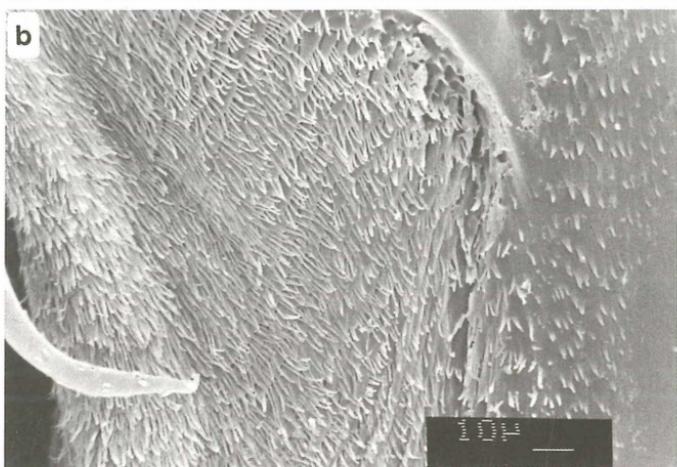
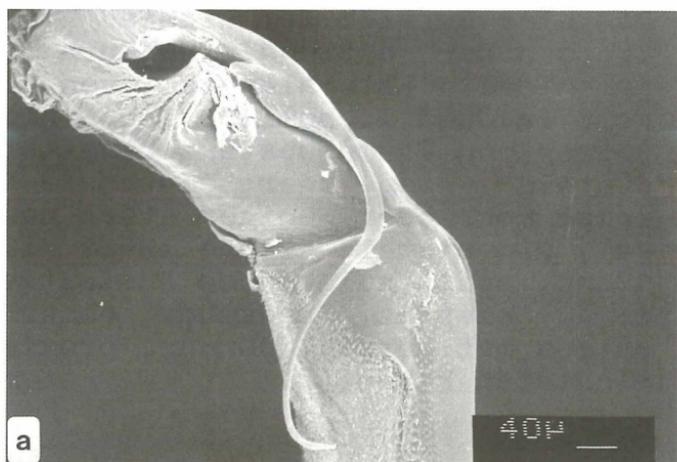


Abb. 6: Distaler Bereich der Ligulae von Vertretern der Gattung **Ischnura** (Coenagrionidae). Lateralansicht von **I. elegans** (a) und **I. pumilio** (b, hier mit Fetzen von Fremdschubstanz behaftet). Das distale Glied der **Ischnura**-Ligulae weist mehr oder weniger stark nach dorsal. Die distale Klappe läuft in zwei dünne, spitz zulaufende Fortsätze aus. c: **I. elegans**, Endstück eines Fortsatzes mit kurzen, dünnen, proximad gerichteten Haken.

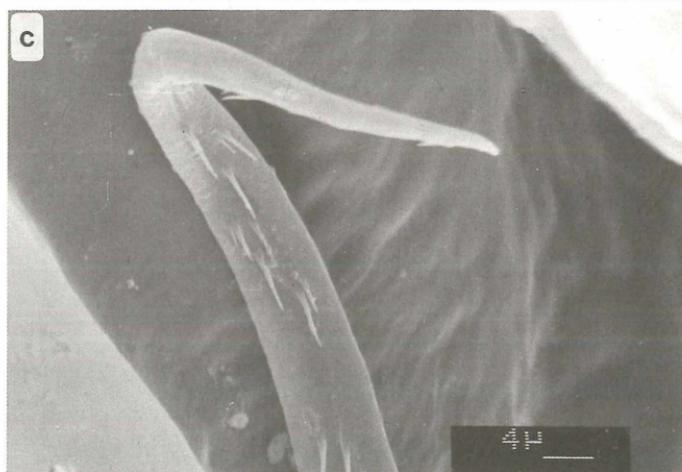
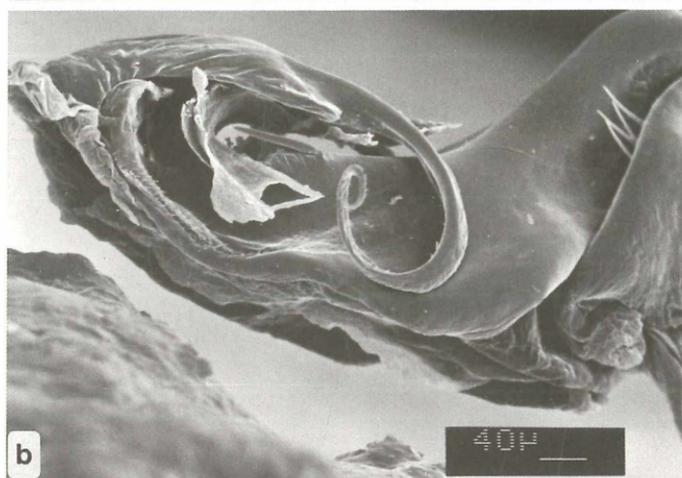
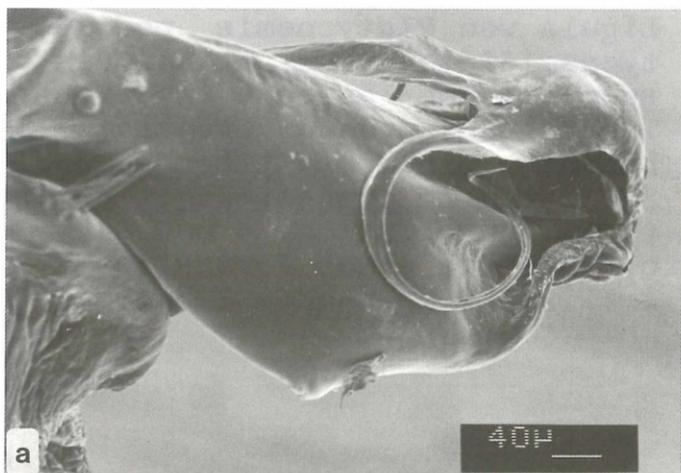
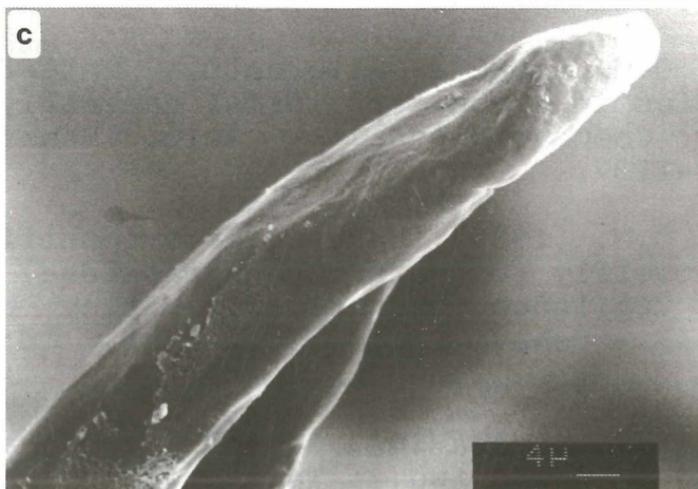
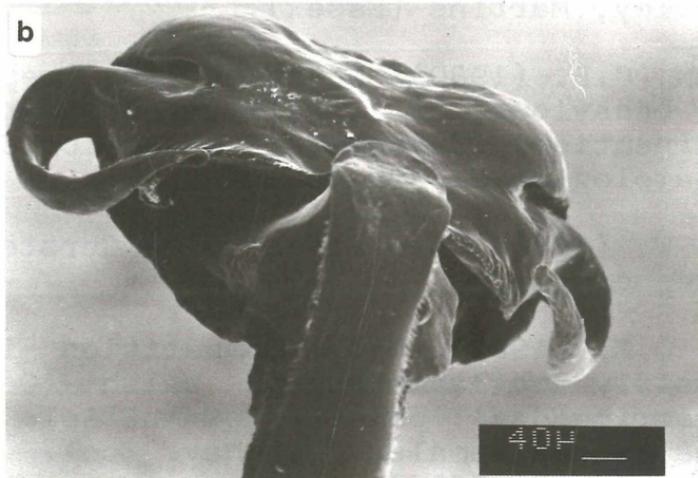
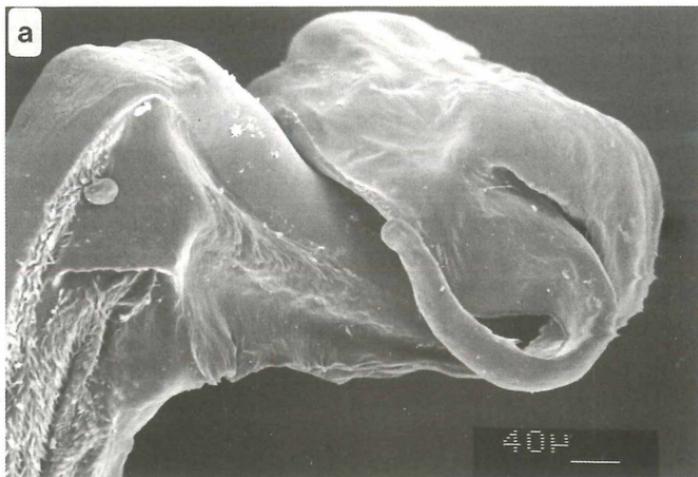


Abb. 7: Ligula von **Platycnemis pennipes** (Platycnemididae). Ansicht des distalen Abschnitts von lateral (a, Ventralseite links oben) und von ventral (b); man beachte die Orientierung der dünnen Fortsätze am umgeschlagenen Endlappen (vgl. hingegen Abb. 4 und 6).
c: Endstück eines Fortsatzes - es ist frei von Dornen oder Zähnchen.



5. Danksagung:

Die hier veröffentlichten REM-Bilder entstanden am Zoologischen Institut der Universität Freiburg. Für ihre wertvolle Hilfe und Mitarbeit danke ich insbesondere Christine Gutmann, Roland Melzer (Freiburg), Agnes Türk und Dieter Schmidl (MPIV Seewiesen). PD Dr. P. Hammerstein (Seewiesen) und Prof. Dr. E. Schmidt (Bonn) sahen das Manuskript kritisch durch.

6. Literatur:

- ASKEW, R.R. (1988): The dragonflies of Europe. - Harley, Martins (Essex).
- DOERKSEN, G.P. (1980): Notes on the reproductive behaviour of **Enallagma cyathigerum** (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae). - Odonatologica 9: 293-296.
- DREYER, W. (1986): Die Libellen. - Gerstenberg, Hildesheim.
- FINCKE, O.M. (1984): Sperm competition in the damselfly **Enallagma hageni** Walsh (Odonata: Coenagrionidae): benefits of multiple mating to males and females. - Behav. Ecol. Sociobiol. 14: 235-240.
- FINCKE, O.M. (1985): Alternative mate-finding tactics in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). - Anim. Behav. 33: 1124-1137.
- FINCKE, O.M. (1986): Underwater oviposition in a damselfly (Odonata: Coenagrionidae) favors male vigilance, and multiple mating by females. - Behav. Ecol. Sociobiol. 18: 405-412.
- FRASER, F.C. u. ASAHINA, S. (1970): Odonata. - In: S.L. Tuxen (ed.): Taxonomist's glossary

of genitalia in insects. 2nd ed., pp. 32-37.
Munksgaard, Copenhagen

- HEYMER, A. (1973): Verhaltensstudien an Prachtlibellen. Beiträge zur Ethologie und Evolution der Calopterygidae Selys, 1850 (Odonata; Zygoptera). - Z. Tierpsychol. Beih. 11.
- KNOWLTON, N. u. GREENWELL, S.R. (1984): Male sperm competition avoidance mechanisms: the influence of female interests. - In: R.L. Smith (ed.): Sperm competition and the evolution of animal mating systems, pp. 61-84. Academic Press, Orlando etc.
- MILLER, P.L. (1982): The occurrence and activity of sperm in mature female **Enallagma cyathigerum** (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae). - Odonatologica 11: 159-161.
- MILLER, P.L. (1987a): An examination of the prolonged copulations of **Ischnura elegans** (van der Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). - Odonatologica 16: 37-56.
- MILLER, P.L. (1987b): Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. - Biol. Rev. 45: 525-567.
- MILLER, P.L. u. MILLER, C.A. (1981): Field observations on copulatory behaviour in Zygoptera, with an examination of the structure and activity of the male genitalia. - Odonatologica 10: 201-218.
- PARKER, G.A. (1970): Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. - Biol. Rev. 45: 525-567.
- PARKER, G.A. (1984): Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. - In: R.L. Smith (ed.): Sperm competition and the evolution of animal mating systems, pp. 1-

60. Academic Press, Orlando etc.

- PFAU, H.K. (1971): Struktur und Funktion des sekundären Kopulationsapparates der Odonaten (Insecta, Palaeoptera), ihre Wandlung in der Stammesgeschichte und Bedeutung für die adaptive Entfaltung der Ordnung. - Z. Morph. Tiere 70: 281-371.
- ROBERT, P.-A. (1985): Les Libellules (Odonates). - Delachaux u. Niestle, Neuchatel, Paris.
- SCHIESS, H. (1973): Beitrag zur Kenntnis der Biologie von **Nehalennia speciosa** (Charpentier, 1840) (Zygoptera: Coenagrionidae). - Odonatologica 2: 33-37.
- SCHMIDT, E. (1916): Vergleichende Morphologie des 2. und 3. Abdominalsegments bei männlichen Libellen. - Zool. Jb. Anat. 39: 87-200.
- SRIVASTAVA, V.K. u. SRIVASTAVA, B.K. (1987): On the zygopteran sperm material, with reference to the spermatophore. - Odonatologica 16: 393-399.
- THORNHILL, R. u. ALCOCK, J. (1983): The evolution of insect mating systems. - Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts) London (England).
- UTZERI, C., FALCHETTI, E. u. CARCHINI, G. (1983): The reproductive behaviour in **Coenagrion lindeni** (Selys) in central Italy (Zygoptera: Coenagrionidae). - Odonatologica 12: 259-278.
- WAAGE, J.K. (1978): Oviposition duration and egg deposition rates in **Calopteryx maculata** (P. de Beauvois) (Zygoptera: Calopterygidae). - Odonatologica 7: 77-88.

- WAAGE, J.K. (1979a): Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. - Science 203: 916-918.
- WAAGE, J.K. (1979b): Adaptive significance of postcopulatory guarding of mates and nonmates by male **Calopteryx maculata** (Odonata). - Behav. Ecol. Sociobiol. 6: 147-154.
- WAAGE, J.K. (1982): Sperm displacement by male **Lestes vigilax** Hagen (Zygoptera: Lestidae). - Odonatologica 11: 201-209.
- WAAGE, J.K. (1984): Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. - In: R.L. Smith (ed.): Sperm competition and the evolution of animal mating systems, pp. 251-290. Academic Press, New York etc.
- WAAGE, J. K. (1986): Evidence for widespread sperm displacement ability among Zygoptera (Odonata) and the means for predicting its presence. - Biol. J. Linn. Soc. 28: 285-300.
- WALKER, W.F. (1980): Sperm utilization strategies in nonsocial insects. - Am. Nat. 115: 780-799.
- WATANABE, M. u. ADACHI, Y. (1987): Number and size of eggs in three emerald damselflies, **Lestes sponsa**, **L. temporalis** and **L. japonicus** (Odonata: Lestidae). - Zool. Sci. 4: 575-578.

Joachim Kuhn
Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
Abt. Wickler
Seewiesen
D-8130 Starnberg 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: [1988](#)

Autor(en)/Author(s): Kuhn Joachim

Artikel/Article: [Spermienkonkurrenz bei mitteleuropäischen Zygoptera - eine Übersicht 174-201](#)