

TENDENZEN DER ÄUSSEREN GESTALTUNG BEI LIBELLEN

von Heinz Steinmücken

Durch die Arbeiten PORTMANNS ist manchen erst bewußt geworden, welche Bedeutung die Natur der äußeren Gestaltung der Lebewesen zumeist. Offensichtlich vermeidet sie eine Beschränkung auf nur Nützliches und Zweckmäßiges, erstrebt vielmehr in Bezug auf das Äußere verschwenderische Vielfalt. Es gibt kaum noch ein Detail, und sei es in unseren Augen noch so unbedeutend, das nicht auch farblich in die Gestaltung des Äußeren einbezogen wird. Das übergeordnete Ziel der Gestaltungsvorgänge des Äußeren scheint die Selbstdarstellung zu sein, wobei die Evolution aus der Fülle des Dargebotenen das fördert oder ausmerzt, was im Sinne der Erhaltung der Art geeignet oder weniger geeignet ist.

In dieser Arbeit wird der Versuch gemacht, auf der Grundlage von Farbfotos in der Natur aufgenommener Libellen bestimmte Tendenzen der Farbgebung und Musterbildung aufzuzeigen. Die Photographie ist meiner Ansicht nach ein wichtiges und schonendes Instrument, unsere Umwelt zu erfassen. Was sie bezüglich Arterkennung zu leisten vermag, hat uns E. SCHMIDT wiederholt in Wort und Bild aufgezeigt (SCHMIDT 1982, 1985). Doch in der vorliegenden Arbeit geht es nicht um Arterkennung in systematischer Hinsicht, sondern das Erfassen von Eigenarten und Bestrebungen im Bereich der Gestaltung des Äußeren. In dieser Hinsicht ist nicht mehr die morphologische Struktur, sondern der optische Eindruck, der sich aus den verschiedenen Ansichten ergibt, begleitend. Wenn wir uns von der herkömmlichen Betrachtungsweise lösen, werden wir rasch erkennen, daß sich zu einem optischen Eindruck, den eine "Ansicht" (z.B. von vorn, seitl., oben etc.) vermittelt, verschiedene Körperteile über die Organgrenzen hinweg zu einem Gesamteindruck vereinigen.

Es ist anzunehmen, daß bestimmte Elemente der äußeren Gestalt der Libellen über die Selbstdarstellung hinaus auch eine funktionale Bedeu-

tung haben. Dies ist jedoch bislang größtenteils nur zu vermuten und muß durch sorgfältige Feldbeobachtungen oder experimentell abgeklärt werden.

Die mir bekannten, experimentellen Untersuchungen sind vornehmlich unter dem Gesichtspunkt der Arterkennung im Paarungsverhalten vorgenommen worden. Es sei auf Untersuchungen und Beobachtungen von BUCHHOLZ (1951, 1956) bei *Calopteryx* und *Platycnemis pennipes*, von KRIEGER u. KRIEGER-LOIBL (1958) bei *Ischnura elegans* und *Ischnura pumilio*, von LOIBL (1958) bei *Lestiden* und von PAJUNEN (1964) bei *Leucorrhinia dubia* verwiesen. Bei den einzelnen Arten wurden sehr verschiedene, z.T. sehr einfache Auslöser für einen Paarungsversuch der ♂ gefunden. Paarungswillige *Lestiden* flogen sogar alle auftauchenden Zygopteren gleich welcher Art und gleich welchen Geschlechtes an. Doch muß man berücksichtigen, daß es sich bei derartigen Versuchen nicht nur um Arterkennung als solche, sondern das Aussondieren von Schlüsselreizen für angeborene Auslösemechanismen handelt, die nichts darüber aussagen, ob außerhalb des Kopulationsverfahrens nicht auch andere Merkmale der äußeren Gestalt zur Kenntnis genommen werden und zu Reaktionen führen können.

Die folgenden Ausführungen mögen lediglich als Anregung dienen, der äußeren Gestalt vermehrte Aufmerksamkeit zu widmen. Mein Bildmaterial ist nicht so reichhaltig, um endgültige Aussagen machen zu können. Doch lassen sich gewisse Tendenzen aufzeigen. Leider können statt zahlreicher Farbdias mit exemplarischer Aussagekraft, hier nur wenige SW Reproduktionen gebracht werden.

Die Gestalt als Ganzes

Wir Menschen haben die Fähigkeit, in der wissenschaftlichen Sprache auch als "ratiomorph" bezeichnet, ein Gegenüber am Gesamthabitus erkennen zu können, ohne erst eine Analyse der Einzelheiten der Erscheinung vornehmen zu müssen. Es ist wahrscheinlich, daß auch die Libellen die Fähigkeit besitzen, die Artgenossen am Gesamteindruck, zu dem auch eine spezielle Flug- und Sitzweise gehören dürfte, erkennen zu können. Bei *Leucorrhinia dubia* z.B. erfolgt nach PAJUNEN (1964) der Erkennungsprozess in zwei Schritten. Zuerst reagiert das ♂ auf die allgemeine Form, Größe und das Flugbild. Danach erfolgt eine

nähere Unterscheidung nach Form und Größe des Abdomens (Farbunterschiede der Flecken waren nicht signifikant).

Gestaltungstendenzen der Libellen im Einzelnen

Libellen sind Augentiere. Das Gehör fehlt, soweit wir wissen, und auch der Geruchssinn scheint bei der innerartlichen Erkennung bzw. Verständigung keine Rolle zu spielen (KRIEGER u. KRIEGER-LOIBL (1958)) Beutetiere, Feinde und Artgenossen werden nur mit den Augen wahrgenommen und erkannt.

Es ist daher einleuchtend, daß das Äußere der Libellen bevorzugt auf "Ansicht", auf "Gesehen-werden wollen" ausgerichtet ist. Eine besondere Bedeutung im Leben der Libellen kommt dem Sonnenlicht zu. Es steigert nicht nur den Stoffwechsel und erhöht über die Erwärmung der Luft in den Luftkammern das Flugvermögen, es bringt auch das äußere Erscheinungsbild in besonderer Weise zur Geltung.

Am deutlichsten ist dies bei den Libellen mit Strukturfarben. Strukturfarben werden bekanntlich durch die Zerlegung des Lichtes in den Schichten der Chitinhülle gebildet. Je nach Einfallswinkel des Lichtes entstehen hell leuchtende oder trübe dunkle Farben. Bei gleichem Lichteinfall können an Flächen verschiedener Neigung bzw. Unebenheiten der Hülle Bilder entstehen, wie sie bei anderen Arten durch Pigmentfarben erzeugt werden, - allerdings mit dem Unterschied, daß Muster oder Flecken bei Pigmentfarben beständig, bei Strukturfarben flüchtig sind. Die Leuchtkraft jedoch, das Gleißeln und Schillern, den lebendigen Wechsel der Farben, den das Sonnenlicht z.B. bei Calopteryx aus den ungefärbten Schichten der Hülle hervorzuzaubern vermag, können die körpereigenen Farben nicht erreichen.

Aber das Sonnenlicht wirkt nicht nur farbbildend bei den Strukturfarben. Es kann ganz generell an glänzenden Oberflächen Reflexe entstehen lassen, die so regelmäßig anzutreffen und so augenfällig sind, daß man sie trotz ihrer Abhängigkeit vom Sonnenlicht nicht als unbedeutendes Zufallsprodukt abtun, sondern als Gestaltungselement mit möglicherweise sogar funktioneller Bedeutung ansehen sollte.

Besonders auffällig sind die Reflexe, die sich bei direkten Lichteinfall auf den Augen der Libellen bilden. Sie sind - abhängig von der

Anordnung der Facetten - bei den Zygopteren meistens rund, bei den Anisopteren mehreckig und am augenfälligsten bei den Libellen, die vom Ansitz jagen. Im vollen Sonnenlicht und aus einer gewissen Entfernung betrachtet, leuchten sie wie zwei Scheinwerfer und könnten dadurch im Sinne von sogenannten überoptimalen Augenattrappen auf Lebewesen wirken, die über angeborene Auslösemechanismen auf den Eindruck "Auge" verfügen (KOENIG (1975): "Das Tierreich ist übervoll von eigens herausdifferenzierten Augen, bzw. echte Augen vertarnenden Mustern, mit denen Feinde abgelenkt, Beute getäuscht oder Artgenossen beeinflusst werden."). Obwohl Reflexe allbekannt sind und sogar auf gemalten Abbildungen dargestellt werden, haben sie meiner Meinung nach bislang kaum Beachtung gefunden.

Herr Prof. Dr. G. Osche, Universität Freiburg, dem ich meine Bilder zeigte, regte an, zu prüfen, ob nicht ein Teil der an der glänzenden Oberfläche entwicklungsgeschichtlich alter Libellenarten auftretenden Reflexe im Zuge der Evolution durch Pigmentbildungen ersetzt und damit der Zufälligkeit des Lichteinfalls entzogen sein könnte.

In der Tat zeigte sich bei der Durchmusterung meiner Photos, daß auch außerhalb der Augen an bestimmten Stellen des Libellenkörpers Reflexe auftreten können, die bei gleichem Lichteinfall immer die gleich Form aufweisen und Pigmentflecken anderer Arten ähneln. Die Konfiguration der Lichtreflexe wird durch die Gestaltung der Oberfläche an der betreffenden Stelle bestimmt (Abb. 1).

Am deutlichsten ist dies bei Reflexen, die sich bei gewissen Anisopteren, z.B. *Lestes* und *Pyrrhosoma*, im Bereich der Zwischenaugenpartie bilden. Ihre Form kann sich denen der pigmentbedingten Postokularflecken so sehr nähern, daß sie aus einer gewissen Entfernung nicht unterschieden werden können (Abb. 2).

Auch die Reflexe auf der glänzenden Oberfläche des Abdomens mancher Libellenarten können Pigmentflecken ähneln. Bei manchen Smaragdlibellen haben sie auf den ersten Hinterleibssegmenten eine keilförmige Gestalt und ähneln so den Pigmentflecken von *Oxygastra curtisi*, *Anaciaeschna isosceles* oder *Aeshna cyanea* (Abb. 3).

Der gesamte Reflexverlauf über das Abdomen hinweg erinnert vielfach an das Pigmentfleckenmuster von *Gomphus vulgatissimus* oder *Leucorrhinia dubia*.

An den glänzend schwarzen Beinen z.B. von *Erythromma najas*  können

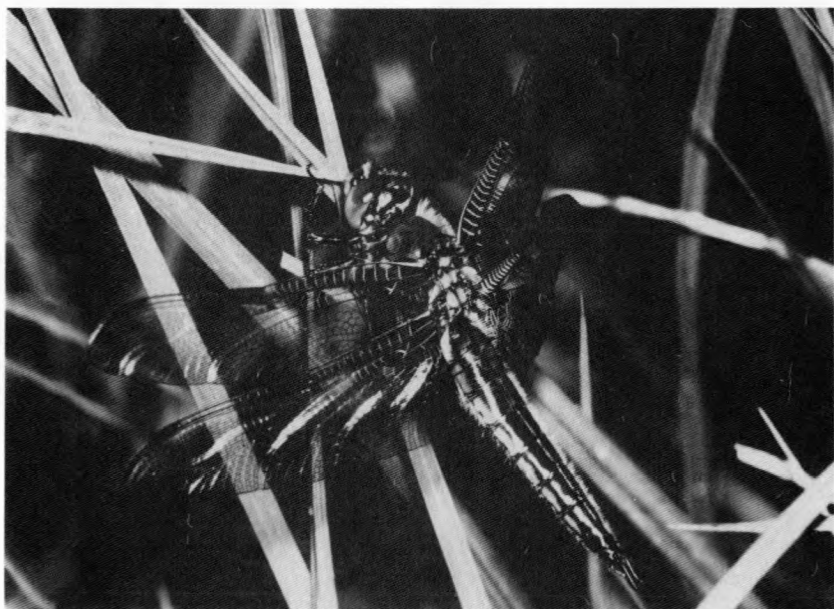


Abb. 1: *Libellula quadrimaculata*. Die Reihe der Lichtreflexe auf dem Abdomen durch das Blitzlicht des Photographen ähnelt den darunterliegenden Pigmentflecken.

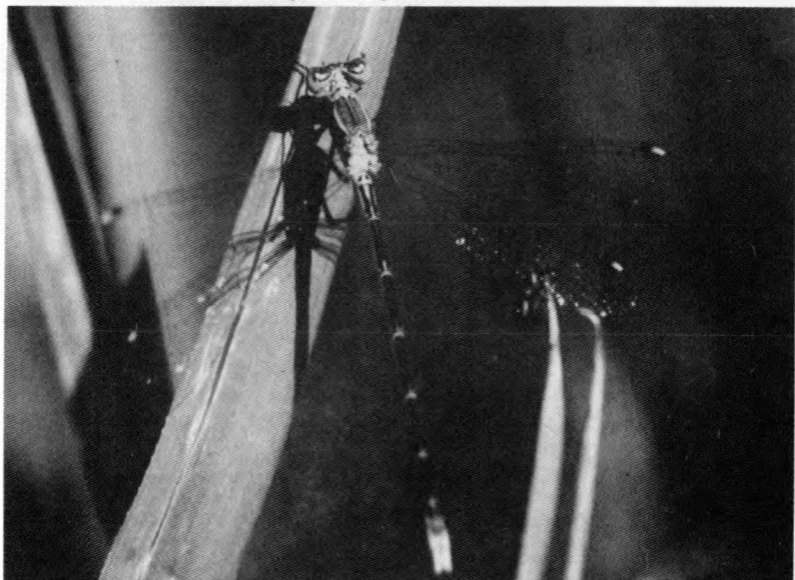


Abb. 2: *Lestes barbarus*. Die Lichtreflexe auf der Zwischenaugenpartie sind von echten Postokularflecken nicht zu unterscheiden. Hell leuchtende Hinterleibsanhänge.

Lichtreflexe einen Längsstreifeneffekt hervorrufen, wie er bei vielen Libellen durch Pigmentfarben erzeugt wird.

Angesichts derartiger Beobachtungen scheint es in der Tat nicht ausgeschlossen, daß im Zuge der Evolution bei den Libellen gewisse, für Selbstdarstellung, Beachtung oder Abschreckung geeignete Lichtreflexe durch körpereigene Farbbildungen ersetzt wurden, die das Individuum unabhängig vom Wechselspiel des direkten Lichtes machten.

Zu den "Materialien", welche bei der farblichen Gestaltung des Äußeren mitwirken, wären bei den Libellen demnach nicht nur Struktur-, Pigment- und Wachsfarben, sondern auch Lichtreflexe zu rechnen, die sich an bestimmten Stellen in markanter und konstanter Weise zu bilden pflegen.

Gestaltungselemente und "Ansichten" der Libellen

Ich glaube, es ist zweckmäßig, zwischen mehr stationären und mehr beweglichen Elementen der Libellengestalt zu unterscheiden. Die stationären Elemente, die den Körper vom Kopf bis zu den ersten Hinterleibssegmenten bilden, bestimmen wesentlich das Erscheinungsbild der ruhenden Libellen. Die Flügel, das Abdomen in seinem distalen Bereich und die Beine sind als bewegliche Elemente für eine Signalgebung geeignet und werden dafür in unterschiedlichem Ausmaß auch genutzt (Natürlich sind Flügel, Abdomen und Beine nicht ausschließlich Signalgeber, in individuell unterschiedlichem Ausmaß wirken sie stets auch am Erscheinungsbild der ruhenden Libelle mit.).

Bei der analytischen Betrachtung der Gestalt kann der Flugaspekt leider nicht berücksichtigt werden, obwohl dieser bei Insekten, die einen großen Teil ihres Lebens in der Luft verbringen, sicher eine große Rolle spielt. In der Tat haben RÜPPELL, G. und Mitarbeiter (1984) durch Filmaufnahmen mittels einer Hochleistungskamera bei *Calopteryx splendens* zeigen können, daß diese Libelle über ein Repertoire verschiedener Flugfiguren verfügt, mit deren Hilfe sie bestimmte "Absichten", wie z.B. Drohung oder Werbung, kenntlich machen kann. Darüber hinaus zeigen derartige Filme aber auch die Bedeutung der Strukturfarben für das Erscheinungsbild der fliegenden Libellen. Außerordentlich beeindruckend ist z.B. bei *Calopteryx* das Spiel des



Abb. 3: *Cordulia aenea*. Keilförmiger Reflex auf den ersten Hinterleibssegmenten.

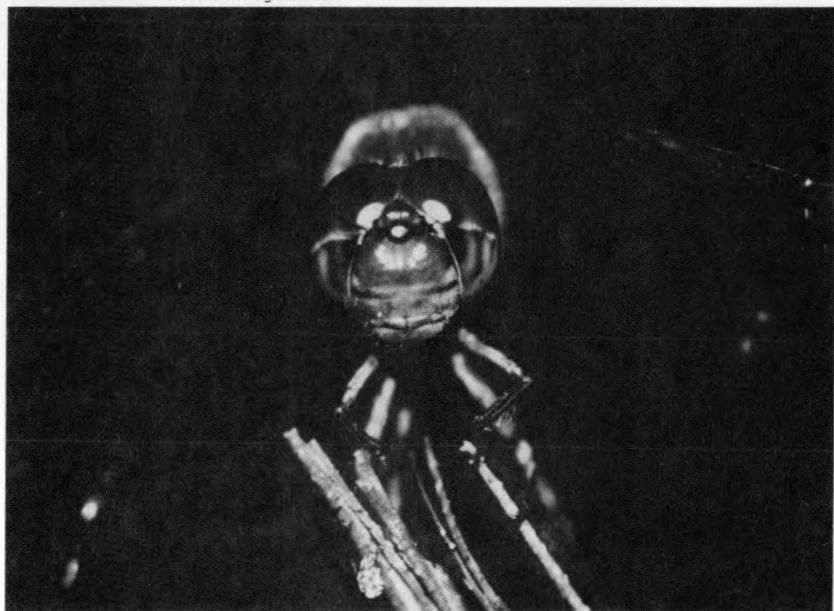


Abb. 4: *Sympetrum vulgatum*. Ansicht von vorn. Gesamtwirkung von Kopf, Thorax und Beinen. Die Zeichnung auf dem Postclypeus setzt sich in die Augen fort. Helle Lichtreflexe und zwei dunkle Flecken üben eine Augenattrappenwirkung aus. Die Schenkel imponieren infolge der Beinhaltung aus dieser Sicht einfarbig hell, die Tibien einfarbig dunkel mit hellem Lichtreflex.

Lichtes an den Ecken, Kanten und Rundungen des Körpers, mit blitzschnell erscheinenden und sogleich wieder verschwindenden grün-goldenen Reflexen und die optische Wirkung der sich Öffnenden und schließenden Flügel mit dem eindrucksvollen Wechsel der Lichtreflexe an der Flügelstruktur. Manche Merkmale der Flügel, wie die Basisflecken der Libelluliden oder die Flügelmale dürften wohl erst im Fluge ihre volle Wirkung entfalten. Dafür sprechen Aufnahmen von S. DALTON in seinem Buch "Im Fluge gestoppt" (1982).

Libellen sind als Flugtiere mit einem großen Gesichtsfeld, das "Rundumsicht" auf einen Blick erlaubt, für "Rundansicht" geschaffen. Jede Seite ihrer Gestalt ist in unterschiedlicher Weise auf "Ansehen" eingerichtet. Im Folgenden sollen einige Aspekte der verschiedenen "Ansichten" kurz geschildert werden.

Der optische Eindruck, der sich bei der Betrachtung von vorn, oben, seitlich oder unten ergibt, entsteht jeweils durch das Zusammenwirken verschiedener Körperteile. Deren Färbungen, Flecken, Streifen oder Muster sind in der Regel so angeordnet, daß sie sich an verschiedenen "Ansichten" mit jeweils anderer optischer Wirkung beteiligen.

Ansicht von vorn

Zu ihr gehören nicht nur' der Kopf, sondern hintermalend auch der Thorax und mehr oder weniger auch Flügel und Beine. Abb. 4 demonstriert das Zusammenwirken verschiedener Körperteile zu einem Gesamteindruck. Nicht selten hat die Vorderansicht für unser Empfinden etwas Abschreckendes oder Bedrohliches an sich, insbesondere, wenn die Zeichnung der Oberlippe wie bei *Libellula quadrimaculata*, *Calopteryx* oder einigen anderen Lestesarten ein "Zähnezeigen" demonstriert.

Ansicht von oben (dorsal)

Aus dieser Sicht umfaßt der optischen Eindruck je nach habitueller Ruuehaltung des Tieres und Stellung des Beobachters Teile des Gesichtes, der Augen, das Zwischenaugenfeld, den Prothorax, Thorax und gelegentlich auch die ersten Hinterleibssegmente mit ein (Abb. 5). Bei Coenagrioniden und Gomphiden sind die Zeichnungselemente gegenüber der Umgebung scharf und kontrastierend abgesetzt.

Der Bereich Kopf, Hals, Prothorax und Thorax in seinem vorderen Anteil hat bei weiblichen Tieren eine wichtige, funktionale Bedeutung.

Hier befindet sich der "Landeplatz" für kopulierende Männchen. Man hat den Eindruck, daß dieses Feld häufig ähnlich den Rollbahnen auf unseren Flugplätzen mit Markierungen versehen ist, die wie Orientierungshilfen imponieren. Diesbezüglich erscheinen mir wegen ihrer optischen Wirkung erwähnenswert:

Bei Lestes: Hals und Zwischenaugenfeld

Bei Coenagrioniden: Postokularflecken, helle Streifen an der Vorder- und Hinterkante des Pronotums oder Zwischenaugenfeldes, die oberen hellen Seitenstreifen am Thorax;

Bei Zygopteren: ein helles Scheiteldreieck, ein heller Hinterrand der Augen (Aeshna), der Hals oder - für unsere Augen besonders wirksam - eine kreisförmig angeordnete schwarz-gelbe Fleckung im Bereich der ausgebuchteten Rückseite der Augen, wie dies bei Sympetrumarten zu beobachten ist (Abb. 5).

Allerdings sind derartige Flecken oder Muster nicht nur zweckbedingt, da sie auch bei männlichen Individuen vorhanden sind. Als Grundtendenz hat wohl die Repräsentation zu gelten, der sich jedoch vermutlich eine funktionale Bedeutung zugesellen kann.

Das Zwischenflügel Feld wird allgemein kaum beachtet. Jedoch ist bemerkenswert, in welcher - für unsere Augen - ästhetischer Weise an den Flügelansatzstellen farblich kontrastierende oder harmonisierende Farbflecken angeordnet sein können (Abb. 6), die ihre volle Wirksamkeit wohl erst entfalten, wenn die Libelle im Flug die Flügel bewegt. Für das Libellenauge, das jeden einzelnen Flügelschlag gesondert wahrnimmt, dürfte sich ein Farbspiel ähnlich dem Kaleidoskop entfalten.

Ansicht von der Seite

Die oberen Abschnitte des Thorax gehören in der Regel nicht mehr zur Ansicht von oben, während die unteren - einschließlich der distalen Bereiche von Kopf und Abdomen - meist ohne scharfe Begrenzung in die "Ansicht von unten" übergehen. Bei manchen weiblichen Großlibellen finden wir eine Tendenz, die Seite des Abdomens streifenartig aufzuhehlen. Diese Erscheinung kann allein durch die Art des Lichteinfalls bewirkt werden, wie an Aufnahmen von Calopteryx gezeigt wurde, kann aber auch durch Pigmentfarben wie bei ♂ von Sympetrum sanguineum



Abb. 5: *Sympetrum cf. danae* SULZ. Helles Halsstück, hell-dunkel kontrastierende Zeichnung im Bereich der ausgehöhlten Dorsalseite der Augen. Hell-dunkel kontrastierende Fleckung im Bereich des Zwischenflügelfeldes. Die Musterung des Thorax schließt die ersten Hinterleibssegmente mit ein.

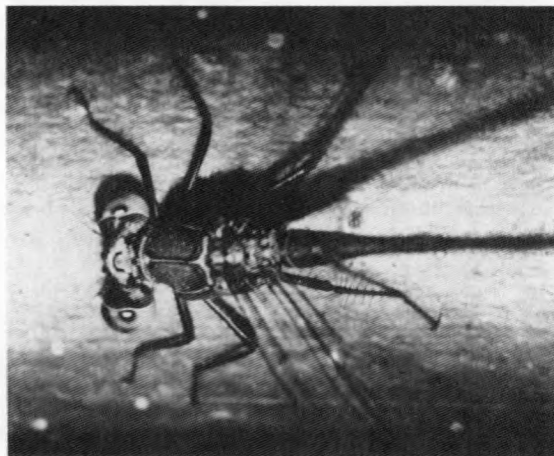


Abb. 6: *Lestes spec.* Helles Halsstück, umgeben von einem halbmondförmigen Fleck im Bereich der Zwischenaugenpartie. Dunkler Pupillenfleck in jedem Auge nach dorsal, mit centralem Lichtreflex.

oder *Ortetrum cancellatum*, ja sogar durch Wachsfarben (*Ortetrum brunneum*) hervorgerufen werden. Bei *Libellula quadrimaculata*, *depressa* u.a. ist der helle Seitenstreifen segmental unterteilt. Die semantische Wirkung derartiger Seitenstreifen wird besonders im Sonnenlicht und aus einer gewissen Entfernung betrachtet, deutlich.

Die Ansicht von unten

Die Ansicht von unten ist für unsere Augen wenig charakteristisch. Die Thoraxunterseite, Coxae und Trochanteren sind, soweit ich das an meinem Material beurteilen konnte, im Allgemeinen hell gehalten und - abgesehen von Ausnahmen - ohne Fleckenzeichnung. Das Abdomen kann, vor allem bei Zygopteren, einen blauen oder schwarzen Mittelstreifen aufweisen, der von hellen, meist nicht mehr scharf abgesetzten Seitenstreifen flankiert wird. Diese hellen, auf die Flanken des Abdomens übergreifenden Streifen können sowohl durch Pigment- als auch durch Wachsfarben (*Sympetrum*-Arten) gebildet werden. *Cordulia aenea* zeigt im Bereich der ersten Hinterleibssegmente statt der hellen Streifen je einen orangefarbenen und weißlichen Fleck.

Insgesamt habe ich auf Grund der mir zur Verfügung stehenden Photos den Eindruck, daß die Unterseite nebst der angrenzenden, seitlichen Körperpartien einer fliegenden Libelle für Artgenossen, die sich auf tieferer Ebene befinden, vor allem bei Drehungen und Wendungen des Körpers, aufmerksamkeitsregend wirken könnte. Bei sitzenden Tieren ist gegen den hellen Himmel auch ein kryptischer Effekt möglich.

Angesichts der Flecken im Bereich der ersten Hinterleibssegmente bei *Cordulia aenea* drängt sich der Gedanke auf, ob diese eventuell für das ♀ hilfreich oder ein Anreiz sein könnten, den Begattungsapparat des ♂ mit ihrem Hinterleibsende anzusteuern.

Auf die Bedeutung der hellen Anfärbungen im Bereich des Abdomenendes wird später noch eingegangen.

Das Auge

Wenn O. KOENIG in seinem Buch "Kultur und Verhaltensforschung" (1970) in Hinsicht auf den Menschen vom Auge als einem Organ für Lichtwahrnehmung und Ausdruck sprach, könnte man in bezug auf die Libellen sa-

gen: Das Libellenaugen ist zum Sehen und in gleicher Weise zum Ansehen bestimmt, ist Sinnesorgan und "Kleidungsstück". In dem Bestreben, das Auge in die Gestaltung des Äußeren einzubeziehen, lassen sich zwei gegensätzliche Entwicklungsrichtungen feststellen, zwischen denen es alle Übergänge gibt.

Zum einen besteht die Tendenz, das Auge in seiner Wirkung als Auge herauszustellen und es eventuell noch zusätzlich im Sinne eines Schauorgans anzufärben, zum anderen es farblich oder gestaltlich so in das Körperschema einzubeziehen, daß es als Auge kaum noch in Erscheinung tritt. Im letzteren Fall können helle Reflexe oder dunkle Flecken im Auge ("Auge im Auge") oder Strukturen außerhalb desselben eine optische "Augenwirkung" übernehmen (Atrappenfunktion).

Besonders variationsreich sind die Augen der Zygopteren angefärbt. Als leuchtendes Schauorgan finden wir sie bei *♂* von *Platycnemis pennipes* oder *Erythromma najas*. Eine betont augenähnliche Wirkung besitzen auch die *Lestes*-Augen, die halbkugelig aus dem Körperriveau hervorragen und mit solitär stehenden, dunklen Flecken versehen sein können, die im Sinne einer Pupille (oder als "Auge im Auge") die Augenwirkung erhöhen. Häufig ziert - je nach Lichteinfall - den dunklen Fleck im Auge noch ein heller Lichtreflex. Die Entstehung derartiger Flecken mit Pupillenwirkung scheint nach Bildern und Beobachtungen teils rein optisch durch direkten Einblick in die Facetten bedingt, (der Fleck wandert dann jeweils zum Betrachter gewandt über das Auge) teils scheint es sich um echte Farbflecken zu handeln. Die Wirkung ist die Gleiche.

"Schmückende" bzw. den Eindruck "Auge" mindernde Muster sind bänderartig angeordnete, kleine, dunkle Flecken (gelegentlich bei *Lestes* beobachtet) oder quer über das Auge verlaufende, dunkle Ringe oder farbige Bänder, bei *Pyrrhosoma nymphula* besonders ausgeprägt. Bei einigen *Coenagrioniden* (z.B. *hastulatum*, *pulchellum*, *puella*) kann der schwarz gefärbte, obere Augenabschnitt eine so scharfe Begrenzung nach caudal aufweisen, daß er aus seitlicher Sicht wie ein schwarzer Deckel wirkt. Von vorn betrachtet entpuppt sich dieser Bereich jedoch als Bestandteil eines schwarzen Bandes, das quer über den Kopf zieht und das "Gesicht" in eine obere schwarze und untere helle Hälfte teilt. Vom Aspekt "Auge" ist kaum noch etwas geblieben. Lichtreflexe,

vor allem aber die Postokularflecken können dann eine Attrappenwirkung ausüben.

Helle Färbungen im unteren Augenbereich ergänzen nicht selten die Musterung des "Gesichtes" (z.B. bei *Pyrrhosoma nymphula*) oder wirken mit halbmondförmigen Anteilen an der Gestaltung der Ansicht von dorsal mit (Abb. 7). So erklärt sich der Sinn mancher differenter Farbgebung im oberen und unteren Augenbereich. Die Augen der Großlibellen sind nicht so abwechslungsreich gefärbt wie die der Kleinlibellen. Neben einer Tendenz, sie durch homogen leuchtende Färbung als Schauorgane herauszustellen (z.B. bei *Gomphus pulchellus*, *Libellula fulva* u.a.) besteht die andere, die Augen farblich dem Körper anzugleichen, was die Augenwirkung mindern kann. Bei vielen Großlibellen ist der obere Augenbereich dunkler, der untere heller gefärbt und im unteren mit kleinen Flecken, die in konzentrisch nach vorn und hinten gerichteten Halbkreisen angeordnet sind, versehen. Wenn, wie bei Aeshniden, das Auge den Kopf kappenartig umgibt und farblich nicht hervorsticht, kann der Aspekt "Auge" völlig aufgehoben sein und eine optische Augenwirkung durch solitär stehende, größere, dunkle Flecken innerhalb einer kleinfleckigen Musterung erzielt werden. Auch helle Stirnwülste (*Libellula quadrimaculata* z.B.) können bei entsprechendem Lichteinfall augenähnlich wirken.

Die beweglichen Gestaltungselemente

Die ersten und letzten Segmente des Abdomens sind häufig in Bezug auf Form, Muster, Farbe oder das Erscheinen bestimmter Lichtreflexe von den übrigen Segmenten abgehoben. SCHMIDT (1953) vermutet eine Beziehung zum Geschlechtsleben. Das mag z.T. der Fall sein, andererseits kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, daß in gewissen Fällen die ersten Hinterleibssegmente gestalterisch zum Brustteil gehören und dessen Muster ergänzen bzw. abschließend begrenzen.

Anders dagegen die hellen Anfärbungen im Bereich der letzten Hinterleibssegmente oder Hinterleibsanhänge. Sie wirken an dem beweglichen Abdomen wie die Signalkelle des Stationsvorstehers vergangener Zeiten. Durch Heben und Senken - z.B. Werbeverhalten der *Calopteryx* ♂ - (PORTMANN (1921), BUCHHOLZ (1951), ROBERT (1959)) oder Einwärtskrümmen

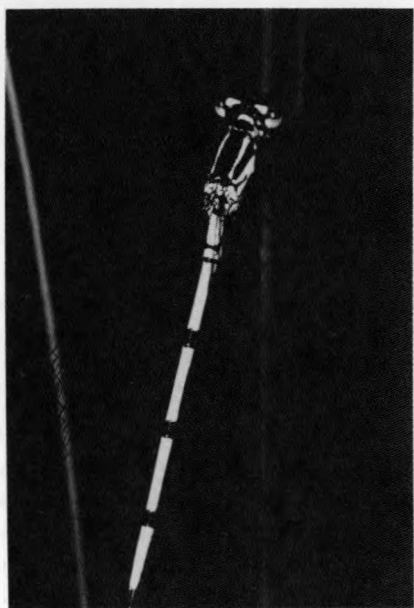


Abb. 7: *Coenagrion puella*. Der helle untere Bereich der Augen ergänzt mit halbmondförmigen Anteilen die Fleckzeichnung aus der Ansicht Ansicht von dorsal.

des Hinterleibs - ein allgemein bekanntes Abwehrverhalten nicht paarungswilliger ♀♀ vieler Libellenarten - werden Zeichen gegeben und verstanden. Die wie ein Schlußlicht imponierende Wirkung der letzten Hinterleibssegmente (SCHMIDT 1953) kann auf verschiedene Weise erzielt werden: Als reiner Beleuchtungseffekt (Lichtreflex), hervorgerufen durch die Form, Wölbung oder Abfall der Abdomenspitze, z.B. bei Smaragdlibellen, durch Strukturfarbe und Beleuchtung wie bei Calopteryx, durch leuchtende, klare Farben auf Grund einer Kombination von intrazellulär gelegenen, reflektierenden Partikeln mit darunter liegendem, absorbierendem Pigment wie bei Enallagma (CHARLES u. ROBINSON 1981) und anderen Coenagrioniden ♂♂, oder blaue Wachsfarben wie bei Lestes sponsa u.a. Auch helle ibere Hinterleibsanhänge (Lestes viridis) können wie ein "Schlußlicht" wirken. Daß durch helle Hinterleibsanhänge Zeichengebung erfolgen kann, zeigen Beobachtungen von TYLLYARD (Zit. nach SCHMIDT 1953) bei Hemphlebia mirabilis.

Kurz erwähnen möchte ich die bekannten weißen (splendens) oder roten (virgo) Flecke an der Unterseite des Abdomens bei Calopteryx-Arten. Mit ihrer Hilfe weisen die ♂♂ die ♀♀ auf günstige Eiablageplätze hin (RÜPPEL u. Mitarbeiter 1984).

Aber auch das ganze Abdomen kann als Signalgeber eingesetzt werden, wenn es in seiner Gesamtheit auffällig gefärbt ist. Die ♂♂ von Symptetrum sanguineum beispielsweise pflegen bisweilen ihren blutroten Hinterleib steil in die Luft zu strecken, was als Maßnahme gedeutet wird, sich Abkühlung zu verschaffen. Ich bin auf Grund der optischen Wirkung des erhobenen Abdomens aus der Sicht von vorn der Meinung, daß es sich auch um eine aufmerksamkeitserrregende Geste eines Revierinhabers handeln könnte. Dies sollte durch Feldbeobachtungen abgeklärt werden.

Die Flügel

Die Flügel sind nicht nur Tragflächen sondern werden in unterschiedlichem Ausmaß auch zur Darstellung und Signalgebung benutzt (BUCHHOLZ (1951), RÜPPEL u. Mitarbeiter (1984, 1985)). Sie wirken im Gesamteindruck entweder durch Anfärbung wie bei Calopteryx-Arten, oder, in Abhängigkeit von der Art des Lichteinfalls, durch gläserne Transparenz, schleierartige, bläuliche Trübung oder Effekte, die sich durch die

eigentümliche Knick- und Knitterstruktur ergeben. Insbesondere bei Streiflicht können höchst eindrucksvolle Bolder von hohem ästhetischen Reiz entstehen. Die optische Wirkung kann durch eine gelbe oder gelbrötliche Verfärbung von Flügeladern und Knoten oder Flecke verschiedener Größe, Farbe und Lokalisation gesteigert werden: Die Flügel werden zu Schauorganen.

Optisch besonders wirksam sind - abgesehen von den diffus gefärbten Flügeln der Calopteryx-Arten - die Querbänder von Sympetrum pedemontanum. Durch bestimmte Flügelhaltung- und -führung bringen die Tierchen sie auf ihrem Ansitz voll zur Geltung. Auch während ihres langsam flatternden Fluges sind die gut erkennbar. Auf Grund von Attrappenversuchen von FRANTSEVICH und MOKRISHOV (1984) kann man annehmen, daß die Querbänder bei ♂ sehr wichtig sind für das Erkennen von Rivalen und das Starten von Attacken auf dieselben. Die großen Flecken an der Flügelbasis bei Libellula depressa oder anderen Libelluliden und auch die gelben Flecken von Sympetrum flaveolum oder fonscolombei wirken - abgesehen vom Flug - am stärksten im Sitzen bei ausgebreiteten Flügeln, eine Haltung, die den Tieren angeboren ist. Bei auf dem Erdboden sitzenden Libellen können die gleichen, an sich so auffälligen Flecken an der Flügelbasis auch kryptisch wirken, wie bei Libellula quadrimaculata gezeigt werden konnte.

Flecken besonderer Art sind die Flügelmale, die außer Calopteryx ♂♂ alle Libellen besitzen. Abgesehen von ihrer möglichen Beseutung für die Stabilität der Flügelkanten haben sie auch eine gestalterische Wirkung und wohl auch Funktion. Wegen ihrer besonderen Lage erinnern sie an die Positionslampen der Flugzeuge und verdeutlichen die Stellung und Bewegung des jeweiligen Flügels. Ihre Farbwirkung kann je nach Lichteinfall beträchtlich variieren. Bei ausgebreiteten Flügeln wirken sie immer aufmerksamkeitsregend und sind für Libellenaugen mit ihrem hohen zeitlichen Auflösungsvermögen wohl auch im Fluge erkennbar. Inwieweit die Flügelmale signalgebend eingesetzt werden muß noch geklärt werden.

Die Beine

Wie zu erwarten, sind auch die Beine in den allgemeinen Gestaltungsprozess differenziert einbezogen. Als Beine werden hier Schenkel, Tibien

und Tarsen angesehen. Coxae und Trochanteren sind zwar funktional den Beinen zugehörig, gestalterisch aber mehr der Körperunterseite zuzurechnen und wie diese gefärbt. Diese Färbung kann - einfarbig wie bei *Libellula depressa*, in kontrastfarbiger Musterung wie bei *Onychogomphus forcipatus* - auf die Schenkel übergreifen.

Die Knie sind manchmal farblich hervorgehoben oder mit einem Lichtreflex versehen.

Die meisten Libellen besitzen längsgestreifte Beine, nur wenige haben einfarbige. Die Längsstreifung erfolgt in hell-dunkel kontrastierenden Farben (meist gelb-schwarz), sie kann auch, wie bereits erwähnt, durch gelbe Lichtreflexe auf dunklem Grund vorgetäuscht werden. Der Längsstreifeneffekt kann durch die Art der Beinhaltung völlig aufgehoben werden und - je nach Stellung des Beobachters - sowohl Einfarbigkeit als auch grobe Querstreifung resultieren, indem z.B. Schenkel und Tarsen einfarbig dunkel, die Schienen einfarbig hell erscheinen. Oder aber die Schenkel imponieren vorn hell, hinten dunkel, die Schienen umgekehrt.

Diese uns raffiniert anmutende Technik der Beingestaltung und Anfärbung mag auf der einen Seite gestaltsauflösende Wirkung haben, ist auf der anderen Seite aber ganz offensichtlich allgemein schmückend und auf Beachtung ausgerichtet. Es ist daher nicht verwunderlich, daß eine Tendenz bei einigen Arten weiterentwickelt wurde. Bei *Platycnemis pennipes* oder *Platycypha cal.* wurden die Beine durch Formgebung und Anfärbung zu Schauorganen entwickelt, mit denen z.B. *Platycypha cal.* nach Beobachtungen von ROBERTSON (1982) Reviereindringlinge durch wirbelndes Vorzeigen abzuschrecken versucht.

Allgemeine Gestaltungstendenzen. Zur Frage "semantisch" oder "kryptisch"

Arten mit Geschlechtsdimorphismus zeigen in der Regel gleichartige Tendenzen: Die Männchen sind auffällig gekleidet, wollen gesehen werden, die Weibchen streben eine mehr kryptische Wirkung an. Die semantische Tendenz ist bei ♂ von Zygopteren und Anisopteren verschieden. Die ♂ der Coenagrioniden beispielsweise bevorzugen eine Ausgestaltung mit hell-dunkel kontrastierenden Flecken und Mustern. Durch

ein leuchtendes "Schlußlicht" oder auffällige Augenfärbungen werden weitere Akzente gesetzt. Die ♂♂ der Anisopteren wirken mehr durch den Gesamtaspekt. Ein auffälliges Rot des gesamten Abdomens oder Körpers wie bei *Sympetrum*-Arten oder ein helles, im Sonnenlicht gleißendes Blau wie bei *Libellula*- oder *Orethrum*-Arten ziehen schon von weitem die Blicke auf sich.

Weibliche Individuen zeigen sowohl bei Zygopteren wie Anisopteren kryptische Eigenschaften, indem sie Schönheit mit Unscheinbarkeit in idealer Weise kombinieren. Die ♀♀ der Coenagrioniden z.B. wenden mit ihrer durch bräunlich-broncefarbene Flecken geschmückten dunkleren Oberseite das THAYERSCHE Prinzip der Gegenschattierung an (PORTMANN (1956)), da an den Flanken und der Unterseite helle Farben vorherrschen. Zudem sind es Farben, die mit grün und gelb verschiedener Schattierung trotz ihrer Helligkeit als Hintergrundfarben bezeichnet werden müssen. Die Farben der ♀♀ von Großlibellen zeigen mit gelb-bräunlichen oder grauen Farbtönen gleiche Eigenschaften. Selbst ein für unsere Augen auffälliges Rot wie bei manchen *Ischnura* ♀♀ hat als Hintergrundfarbe zu gelten, wenn es, wie gezeigt werden konnte, genau der Farbe des Halmknotens, der als Sitzunterlage benützt wurde, entspricht.

Derartiges ist auf Farbbildern häufig zu beobachten: Farben des Integuments bzw. einzelner Teile der äußeren Erscheinung können im Farbton exakt auf Farben abgestimmt sein, wie sie in der näheren oder weiteren Umgebung vorkommen. Manche Libelle, die aus der Nähe auffällig wirkt, verschmilzt aus größerer Entfernung mit der Umgebung.

Kryptische Färbungen besitzen die meisten Libellen ohne Geschlechtsdimorphismus. Die auffällige Fleckung der *Aeshna*-Arten z.B. geht, wenn die Tiere in den Blättern hängen, im Wechsel von Licht und Schatten des Blattwerks unter. Männchen und Weibchen der *Cordule gasteridae* oder *Gomphidae* können eine an Wespenmimikry erinnernde Musterung aufweisen. Doch tendiert auch hier meist das Gelb zu Grün und bekommt damit den Charakter einer Hintergrundfarbe.

Die Fähigkeit der Libellen, das Äußere schmückend hervorzuheben und zugleich in der Umgebung verschwinden zu lassen, ist bemerkenswert. Sie mag, abgesehen von der relativen Unzugänglichkeit ihrer Lebensräume einer der Gründe sein, daß sie sich über Jahrtausende gehalten haben.

Daß Farben altern können, sei nur am Rande erwähnt. Insbesondere Pigmentfarben blühen auf, stumpfen ab und signalisieren so Jugend, Geschlechtsreife oder baldigen Tod. Ähnliche Möglichkeiten ergeben sich durch Zeitpunkt und Dichte von Wachsausscheidungen.

Strukturfarben zeigen ein mehr konstantes Verhalten, sie leben selbst nach dem Tode des Individuums auf, wenn Licht auf die Hülle fällt.

Zusammenfassende Erörterung

Im Vorangehenden wurde versucht, aus der Analyse photographischer Aufnahmen Tendenzen der äußeren Gestaltung der Libellen aufzuzeigen. Wegleitend für derartige Betrachtungen ist weniger die morphologische Gliederung nach Körperteilen als vielmehr der optische Eindruck, der sich für einen Betrachter aus den verschiedenen "Ansichten" ergibt. An seinem Zustandekommen wirken jeweils verschiedene Körperteile mit.

Besondere Aufmerksamkeit wurde der farblichen Ausgestaltung des Äußeren gewidmet. Hier spielen neben Farben verschiedener Entstehungsweise offenbar auch Lichtreflexe eine Rolle. Sie können, obwohl abhängig von der Art des Lichteinfalls und der Form der reflektierenden Oberfläche, bei bestimmten Arten konstant in Lokalisation und Konfiguration sein und Pigmentflecken anderer Arten ähneln. Es ist nicht ausgeschlossen, daß einige dieser Reflexe im Zuge der Evolution durch Pigmentflecken ersetzt und damit der Zufälligkeit des Lichteinfalls entzogen wurden.

Wenn auch als Grundmotiv für die Gestaltung des Äußeren das allen Lebewesen immanente Streben nach Selbstdarstellung, nach Eigenart und Gefälligkeit zu gelten hat, dürfte der äußere Aspekt bei den Libellen zugleich die Grundlage für Kommunikation und Verständigung sein. Wer taubstumm ist und über ein (vermutlich) nur wenig differenziertes Geruchsvermögen verfügt, kann sich nur einer Sprache bedienen, die ihre Bestandteile dem sichtbaren Bereich entnimmt.

Dies wird durch mancherlei Beobachtungen, insbesondere die Analyse der Flugbilder durch RÜPPEL (1984,1985) bekräftigt: Sachverhalte werden durch Flugfiguren mitgeteilt und verstanden. Es ist zu vermuten, daß auch die Libellen sich mehr oder minder über das äußere Erscheinungsbild, durch Signale, Gebärden oder auch nur eine bestimmte

Präsentation ihrer Gestalt miteinander verständigen. Dies anzunehmen legt jedenfalls die Analyse der Gestaltungselemente nahe.

Doch geht es uns bei ihrem Anblick wie bei der Besichtigung einer unbekannten Keilschrift vergangener Epochen: Wir sehen die Schriftzeichen deutlich, doch wie sie im Sinne des natürlichen Adressaten, des Artgenossen, der eine gegenüber der unsrigen unterschiedliche Seh- und Erlebensweise besitzt, gelesen werden muß, wissen wir größtenteils nicht.

Literatur

- BECKER, E. (1941): Ein Beitrag zur Kenntnis der Libellenpigmente. *Biolog. Zentralbl.* 61: 588-602.
- BUCHHOLZ, Ch. (1951): Untersuchungen an der Libellengattung *Calopteryx*-Leach unter besonderer Berücksichtigung ethologischer Fragen. *Z. Tierpsych.* 8: 247-293.
- BUCHHOLZ, Ch. (1956): Eine Analyse des Paarungsverhaltens und der dabei wirkenden Auslöser bei den Libellen *Platycnemis pennipes* Pall. und *Platycnemis dealbata* Klug. *Z. Tierpsych.* 13: 13-25.
- CHARLES, M.S. and ROBINSON, J.V.: A scanning electron microscope study of the blue reflecting particles in *Enallagma civile* (Hagen) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 10 (3) 219-222.
- EXNER, S. zit. nach d'AGUILAR, J. DOMMANGET, J.L., PRECHAC, R. (1985): Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord. Delachaux et Niestle Editeurs, Neuchatel-Paris.
- FRANTSEVICH, L.I. and MOKRUSHOV, P.A. (1984): Visual stimuli releasing attack of a territorial male in *Sympetrum* (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 13 (3): 335-350.
- Hennig, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. Herausgegeben von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft zu Frankfurt am Main. Verlag von Waldemar Kramer in Frankfurt am Main.
- KOENIG, O. (1970): Kultur und Verhaltensforschung DTV
- KOENIG, O. (1975): Urmotiv Auge. R. Piper & Co Verlag München.
- KRIEGER, F. und KRIEGER-LOIBL, E. (1958): Beiträge zum Verhalten von *Ischnura elegans* und *Ischnura pumilio* (Odonata). *Z. Tierpsych.* 15: 83-93.
- LOIBL, E. (1958): Zur Ethologie und Biologie der deutschen Lestiden (Odonata). *Z. Tierpsych.* 15: 55-81.
- PAJUNEN, I. (1964): Mechanism of sex recognition in *Leukorrhinia*

- dubia v.d. Lind., and *L. rubicunda* L. (Odon., Libellulidae)
Annales Zoolog. Fennici 1, 89-91
- PORTMANN, A. (1921): Die Odonaten der Umgebung Basel. Inaugural Diss. Basel.
- PORTMANN, A. (1961): Neue Wege der Biologie. R. Piper & Co Verlag, München.
- PORTMANN, A. (1965): Die Tiergestalt. Herder-Bücherei Bd. 240, Verlag Herder Freiburg. Basel. Wien.
- ROBERT, P.A. (1959): Die Libellen (Odonaten). Kümmerly & Frey, Geographischer Verlag, Bern.
- ROBERTSON, H.M. (1982): Mating behaviour and its relationship to territoriality in *Platycypha calicata* (Selys). (Odonata:Chlorocyphidae) Paarungsverhalten und Revierbesitz bei der Lib. P.c. Behaviour 79, 11-27 zit. aus Z. Tierpsycholo. 62. 172 (1983).
- RÜPPEL, G., BARTELS, E. u. SCHULZE, H. (1984): *Calopteryx splendens* (Calopterygidae) - Flugverhalten des Männchens und Balz. Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 16 Nr. 37/E 2741 (1984) 16 S.
- RÜPPELL, G. (1985): Kinematic and behavioural aspects of the flight of the Banded Agrion. Insekt Loclmatation. Parey Verlag 1985.
- SCHIEMENZ, H. (1953). Die Libellen unserer Heimat. Urania-Verlag, Jena.
- SCHMIDT, E. (1953): Über das Schlußlicht am Abdomenende von Libellen. Naturwiss. 40, 335.
- SCHMIDT, E. (1982): Libellenfotos als Beleg für die Artbestimmung *Libellula* 1(2), S. 40-48.
- SCHMIDT, E. (1985): Diagnosehilfen für *Sympetrum fonscolombei* Selys 1840 nach Belegfotos. *Libellula* 4(1/1), S. 86-91.
- SCHMIDT, E. (1985): Fotomotizen zur Biologie heimischer Libellen III: Flugstudien an *Anax imperator* Leach 1815 *Libellula* 4(1/2), S. 113-116.

Anschrift des Verfassers:

Dr. med. Heinz Steinrücken

Im Büfang 3

D - 7801 Ehrenkirchen-Offnadingen