

Die Falkenlibellen Europas

Corduliidae

1. Auflage

Hansruedi Wildermuth



Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 653
Westarp Wissenschaften · Hohenwarsleben · 2008

Inhaltsverzeichnis

	Foreword	5
	Einleitung	10
1	Was sind Falkenlibellen?	13
1.1	Corduliidae – eine Libellenfamilie?	13
1.2	Arten oder Unterarten?	22
1.3	Die Libelluloidea – eine junge Verwandtschaftsgruppe	27
1.4	Kennzeichen der Corduliidae	31
1.5	Falkenlibellen weltweit und in Europa	40
2	Vom Ei zur Prolarve	46
2.1	Entwicklung im Ovar: vom Oogonium zum Ei	46
2.2	Das Ei – eine Zelle mit spezieller Hülle	48
2.3	Einzeleier, Laichballen und Laichschnüre	51
2.4	Väterliches Erbgut als Beitrag zur künftigen Generation	55
2.5	Befruchtung – Kombination von mütterlichem und väterlichem Erbgut	58
2.6	Von der Zygote zur Prolarve	59
2.7	Entwicklungsökologie – Anpassung an nordisches Klima	66
3	Leben unter Wasser: Das Larvenstadium	70
3.1	Lange Vorbereitung für ein kurzes Erwachsenenleben	70

3.2	Wachstum – Entwicklung in ungleichen Schritten	71
3.3	Entwicklungsmilieu Wasser – flüssig, eisförmig oder verdampft	78
3.4	Atmung mit dem Enddarm	83
3.5	Nahrung aufspüren und Beute fangen	86
3.6	Feinde vermeiden – Thema mit Variationen	99
3.7	Schmarotzer und Trittbrettfahrer	108
4	Vom Wasser- zum Landleben: Metamorphose und Emergenz	111
4.1	Hormonal gesteuerte Umwandlung	111
4.2	Von der Larve zur Imago	113
4.3	Wo und wann schlüpfen?	120
4.4	Saisonale Emergenzmuster	128
4.5	Geschlechtsverhältnis – zu Gunsten der Weibchen?	131
4.6	Missglückte Emergenz und Tod vor dem Jungfernflug	133
5	Imaginalleben	136
5.1	Imaginalstadium – letzter Abschnitt des Individuallebens	136
5.2	Reifung abseits vom Wasser	140
5.3	Saisonale Flugperioden und tageszeitliche Aktivitätsmuster	145
5.4	Jäger und Gejagte	150
5.5	Endo- und Ektoparasiten	157
5.6	Thermoregulation: »Hot blooded insects«?	162
5.7	Falkenlibellen – fliegende Falken?	172
6	Haben Falkenlibellen Falkenaugen?	178
6.1	Komplexe Verhaltensweisen erfordern leistungsfähige Sinne	178
6.2	Ein Sehsystem mit 37.000 Augen	182
6.3	Blickfeld, Distanzenschätzen und Sehschärfe	187
6.4	Farben- und Polarisationssehen	191
6.5	Wie finden Männchen und Weibchen Wasser?	196

6.6	Bewegungs- und Dämmerungssehen	202
7.	Fortpflanzung	211
7.1	Erbgut kopieren, neu kombinieren und räumlich verteilen	211
7.2	Treffpunkt der Geschlechter: der Rendezvousplatz	213
7.3	Sind Falkenlibellen territorial?	220
7.4	Paarungseinleitung nach Blitzangriff	231
7.5	Während und nach der Paarung	239
7.6	Spermienkonkurrenz – auch bei Corduliiden?	245
7.7	Eiablage – möglichst ohne störende Männchen	250
8	Falkenlibellen in Raum und Zeit	260
8.1	Verbreitungsmuster und Populationen	260
8.2	Verbreitung im Raum	261
8.3	Verbreitung im Lauf der Zeit	270
8.4	Raum- und Strukturnutzung	277
8.5	Populationen in Raum und Zeit	286
9.	Gefährdung und Schutz der Falkenlibellen	292
9.1	Sind Falkenlibellen schutzbedürftig?	292
9.2	Wie Gefährdung sich abschätzen lässt	295
9.3	Rote Listen – taugliche Instrumente?	299
9.4	Aktuelle Rückgangs- und Gefährdungsursachen	303
9.5	Schutzmaßnahmen mit und ohne Wirkung	309
10	Europas Falkenlibellen: die Arten	313
10.1	Vorbemerkungen zu den Artkapiteln	313
10.2	<i>Cordulia aenea</i>	325
10.3	<i>Epithea bimaculata</i>	336
10.4	<i>Macromia splendens</i>	347
10.5	<i>Oxygastra curtisii</i>	359

10.6	<i>Somatochlora alpestris</i>	373
10.7	<i>Somatochlora arctica</i>	384
10.8	<i>Somatochlora borisi</i>	394
10.9	<i>Somatochlora flavomaculata</i>	400
10.10	<i>Somatochlora metallica</i>	410
10.11	<i>Somatochlora meridionalis</i>	421
10.12	<i>Somatochlora sahlbergi</i>	428
10.13	<i>Somatochlora graeseri</i>	434
10.14	<i>Rupicapracornucercus andreasi</i>	436
11	Dank	440
12	Literatur	442
13	Register	493

»...dass es denn auch nicht befremdet, wenn wir unter den Cordulinen Formen finden, die als den reinsten und vollendetsten Ausdruck der Idee einer Libelle zu bezeichnen erlaubt sein dürfte.«

Friedrich Ris 1910

»Like their namesake gems, Emeralds are generally scarce and difficult to find. Many species breed in rare types of aquatic habitats (especially bogs), are secretive, have a short flight season, or fly for only a short time of the day.«

Sydney W. Dunkle 2000

Einleitung

Was für die amerikanischen »Smaragde« zutrifft, gilt auch für die europäischen Falkenlibellen: Bei uns sind manche Arten genauso schwierig zu finden oder ebenso auf seltene Habitate spezialisiert wie in Nordamerika. Zudem bilden die Corduliiden eine heterogene Libellengruppe mit mehreren Eigenarten. Unter ihnen gibt es solche, die ihre Eier ähnlich wie Kröten in Laichschnüren ablegen, sich manchmal weit abseits von jeglichem Gewässer paaren oder auch in dunkler Nacht zur Eiablage zum Wasser fliegen. Einige entziehen sich den Forscherblicken weitgehend, weil sie eine heimliche Lebensweise führen, sich in winzigsten, verstreut liegenden Moorpfützen entwickeln, als Larven in abgelegenen Tundra Weihern am Nördlichen Eismeer leben oder in geringer Dichte nur gerade ein paar warme Flüsse der historischen Region Thrakien besiedeln. Viele Besonderheiten der Corduliiden sind erst in jüngerer Zeit bekannt geworden. Genauso verhält es sich mit dem Großteil der weniger spektakulären Erkenntnisse zur »Alltagsbiologie« der Familie in den Bereichen Entwicklung, Physiologie, Verhalten, Ökologie, Systematik und Evolution.

Als erste europäische Falkenlibelle wurde in der Literatur *Cordulia aenea* bekannt. Beschrieben wird sie von JOHN RAY in seiner 'Historia insectorum' (RAYUS 1710), allerdings ohne Namen (JÖDICKE & VAN TOL 2003). CARL VON LINNÉ erwähnt sie in seiner 'Fauna Svecica' (LINNAEUS 1746) ebenfalls, und im epochalen Werk 'Systema naturae' (LINNAEUS 1758) erscheint sie unter erstmaliger Anwendung der binären Nomenklatur als *Libellula aenea*. Die Entdeckung weiterer Arten ließ lange auf sich warten. Dann, zwischen 1825 und 1889, wurden gleich acht neue Arten beschrieben. Darauf kam Europa – sieht man von der Beschreibung der Unterart *Somatochlora metallica meridionalis* im Jahr 1935 ab – erst nach der Jahrtausendwende zu einer für die Wissenschaft neuen Art (MARINOV 2001a).

Das Wissen um die Lebensweise der europäischen Corduliiden blieb lange Zeit bescheiden. Einer der ersten, der sich eingehender mit der Naturgeschichte mitteleuropäischer Libellenarten befasste, war PIERRE-ANDRÉ ROBERT. Der Schweizer Kunstmaler und Entomologe verstand es, die Ergebnisse seiner Freilandstudien und Larvenaufzuchten in Wort und Bild akribisch genau und allgemein verständlich festzuhalten. Sein Werk 'Les Libellules' (1958) mit dessen deutscher Ausgabe 'Die Libellen' (1959), in dem er die Lebensweise dreier Corduliidenarten genauer beschreibt, war in der Folge Anregung und Basis für manche weiter gehende Untersuchung. Wichtige Grundsteine zum Verständnis von Ökologie und Verhalten der Falkenlibellen legten zunächst mehrere Forscher außerhalb Europas: EDWARD KORMONDY in Nordamerika an drei *Epitheca*-Arten am Ende der 1950er-Jahre, HIDENORI UBUKATA in Japan an *Cordulia amurensis* in den 1970er-Jahren und RICHARD ROWE gegen Ende der 1980er-Jahre an vier Corduliiden Neuseelands. Dann entstanden in Europa, unter anderem im Rahmen einer breit angelegten Untersuchung von KLAUS STERNBERG im Schwarzwald, die ersten gründlichen Studien zur Ökologie zweier *Somatochlora*-Arten. Bei Beginn der Recherchen zum vorliegenden Buch, um 1995, stellte sich aber bald heraus, dass bezüglich der Corduliidenbiologie große Kenntnislücken bestanden. Das Projekt war nun Ansporn, das Wissensdefizit wenigstens teilweise beheben. In diesem Zusammenhang, aber auch unabhängig davon, machte die ökologische und verhaltensbiologische Erforschung der europäischen Falkenlibellen in den vergangenen zehn Jahren große Fortschritte, dies nicht zuletzt dank mehrerer Diplomarbeiten und Dissertationen, die in einigen Fällen nur eine Art zum Thema hatten. Wichtige Beiträge lieferten KARIN BAUMANN, GÖTZ ELLWANGER, ISABELLE FLÖSS, LE YEN HA, FRANK JOHANSSON, PETER KNAUS, BERND TROCKUR und KARIN ULLRICH.

Im Hinblick auf das Buchprojekt setzte ich mir zum Ziel, alle europäischen Corduliidenarten in ihren natürlichen Lebensräumen und wenn möglich in allen Lebensstadien selbst gesehen zu haben. Ich habe es nur auf neun Arten gebracht und damit nicht geschafft. Andererseits konnte ich einige davon als Larven und Imagines im Freiland und Labor ausgiebig beobachten und hinsichtlich ganz unterschiedlicher Aspekte studieren. Dies kam meinem Wunsch entgegen, möglichst viel Originalmaterial als Grundlage für die Zeichnungen zu verwenden. Bei einigen Illustrationen war es unumgänglich, auf publizierte Abbildungen und Grafiken zuzückzugreifen. Um den Stil zu vereinheitlichen, wurden sie umgezeichnet.

Was an den Corduliiden besonders fasziniert, ist nicht nur das funkelnde Smaragdgrün der Augen mancher Arten, der Metallglanz am Körper, die ungläubliche Manövrierfähigkeit im Flug und ihr geheimnisvolles Verhalten inmitten einsamer Moorlandschaften. Sie begeistern auch als Objekte wissenschaftlicher Fragestellung und sind damit eine intellektuelle Herausforderung für jeden, der neue Einblicke in das Leben dieser Insekten gewinnen möchte. Wer sich lange und eingehend mit einer Tiergruppe beschäftigt, dem wächst sie ans Herz. Dies geht mir mit den Falkenlibellen nicht anders. So ist zu hoffen, dass Artenschutzbemühungen auch bei ihnen greifen, immer im Bewusstsein, dass sie nur einen sehr kleinen Teil der Biodiversität ausmachen. Gelingt es aber, lokal oder regional auch nur eine oder wenige Arten zu erhalten und zu fördern, profitieren andere Organismen ebenso.

Rüti, 27. Februar 2007
Hansruedi Wildermuth

1 Was sind Falkenlibellen?

1.1 Corduliidae – eine Libellenfamilie?

Falkenlibellen heißen sie im deutschen Sprachraum ihres eleganten Fluges wegen (SCHIEMENZ 1953), »Emeralds« oder »Emerald Dragonflies« in angelsächsischen Ländern, weil ihre Augen grün funkeln wie Smaragde (Brooks 1997b, DUNKLE 2000) und Corduliidae aufgrund von *Cordulia aenea*, einer von zahlreichen Arten der weltweit verbreiteten Libellenfamilie. Wieviele und welche Arten diese Gruppe umfasst, ist nicht klar, nicht einmal für Europa. Hier sind es je nach systematischer Gliederung zwischen acht und elf. Ordnet man *Macromia splendens* und *Oxygastra curtisii* je einer eigenen Familie zu, wie dies in neueren Arbeiten vorgeschlagen wird (BECHLY 1996a, LOHMANN 1996a), kommt man auf neun. Wird zudem *Somatochlora meridionalis* als Unterart von *S. metallica* eingestuft, sind es acht (vgl. aber Kap. 10.13). Je nach Gebrauch kann der Name »Corduliidae« Unterschiedliches beinhalten. Während manche Odonatologen das Taxon noch im alten, weiteren Sinn (Corduliidae sensu lato [s.l.]) verstehen, benutzen es andere nur noch im engeren Sinn (Corduliidae sensu stricto [s.s.]) und schließen dabei alle früheren Unterfamilien außer den Corduliinae aus. Das klassische System der Libellen ist im Umbruch und die alte Familie der Corduliidae in Auflösung. Diese wird nicht als monophyletisch, sondern als möglicherweise paraphyletisch angesehen, d.h. sie bildet vermutlich keine geschlossene Abstammungsgemeinschaft (z.B. JARZEMBOWSKI & NEL 1996).

Diese Monographie hält sich an die herkömmliche Einteilung. Damit sollen die Bestrebungen zu neuer Klassifizierung weder ignoriert noch behindert werden. Da gleichwohl mehr oder weniger enge verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Arten der Corduliiden s.l. bestehen und sich viele Autoren odonatologischer Veröffentlichungen mit faunistischer, physiologischer, ökologischer oder verhaltensbiologischer Thematik bei der Zuordnung ihrer Untersuchungsobjekte immer noch nach dem herkömmlichen System richten, sollen hier *Macromia splendens* und *Oxygastra curtisii* eingeschlossen werden. Außerdem wird *Somatochlora meridionalis* als Art behandelt. Damit umfasst die europäische Corduliidenfauna mit der in Bulgarien neu entdeckten *Somatochlora borisi* (MARINOV 2001a) elf Arten (Tab. 1).

Tab. 1: Europäische Corduliidae s.l. (TILLYARD & FRASER 1938-1940). Deutsche Namen nach WENDLER et al. (1995). In Klammern gesetzte Namen nach SCHIEMENZ (1953) und JURITZA (2000). * Deutsche Übersetzung von »Bulgarian Emerald« nach DIJKSTRA & LEWINGTON (2006). WENDLER et al. (1995) führen in ihrer Liste der europäischen Libellenfauna auch den Sibirischen Flussherrscher (*Macromia sibirica* DJAKONOV, 1926) auf, wobei sie sich auf BOEV et al. (1989) stützen. Nach BOEV et al. (1989) ist *M. sibirica* (in d'AGUILAR & DOMMANGET 1998 als *M. amphigena fraenata* MARTIN, 1907 aufgeführt) westlich des Urals nicht sicher nachgewiesen und zählt daher nicht zur europäischen Libellenfauna (vgl. Kap. 10.4). Andererseits fehlt in der Tabelle *Somatochlora graeseri*, die nun auch im Südlichen Ural nachgewiesen ist (vgl. Kap. 10.13).

wissenschaftlicher Name	deutscher Name	Unterfamilie
<i>Cordulia aenea</i> (LINNAEUS, 1758)	Falkenlibelle (Gemeine Smaragdlibelle)	Corduliinae
<i>Epithea bimaculata</i> (CHARPENTIER, 1825)	Zweifleck	Corduliinae
<i>Macromia splendens</i> (PICTET, 1843)	Europäischer Flussherrscher (Prächtige Smaragdlibelle)	Macromiinae
<i>Oxygastra curtisii</i> (DALE, 1834)	Gekielter Flussfalke (Gekielte Smaragdlibelle)	Gomphomacromiinae
<i>Somatochlora alpestris</i> (SELYS, 1840)	Alpen-Smaragdlibelle	Corduliinae
<i>Somatochlora arctica</i> (ZETTERSTEDT, 1840)	Arktische Smaragdlibelle	Corduliinae
<i>Somatochlora borisi</i> MARINOV, 2001	Bulgarische Smaragdlibelle*	Corduliinae
<i>Somatochlora flavomaculata</i> (VANDER LINDEN, 1825)	Gefleckte Smaragdlibelle	Corduliinae
<i>Somatochlora metallica</i> (VANDER LINDEN, 1825)	Glänzende Smaragdlibelle	Corduliinae
<i>Somatochlora meridionalis</i> NIELSEN, 1935	Balkan-Smaragdlibelle	Corduliinae
<i>Somatochlora sahlbergi</i> TRYBOM, 1889	Polar-Smaragdlibelle	Corduliinae

Im 19. Jh. wurden die Corduliiden s.l. anfänglich den Segellibellen (Libellulidae) zugeteilt (SELYS 1840). Später zählte SELYS (1871, 1874) in seiner »Synopsis des Cordulines« die damals bekannten Corduliiden s.l. zur Unterfamilie »Cordulines« innerhalb der Familie »Libellulidées«. Auch KIRBY (1890) führte das Taxon in seiner systematischen Übersicht »A Synonymic Catalogue of Neuroptera Odonata, or Dragonflies« als Unterfamilie Corduliinae der Familie Libellulidae auf und stellte es neben die Unterfamilie Libellulinae. TILLYARD (1917) gliederte die Corduliinae in seinem klassischen

Werk »The Biology of Dragonflies« weiter auf und schuf neben den Eucorduliini mit den Synthemini, Macromiini, Idocorduliini und Cordulephyini vier zusätzliche Taxa. Zwei Jahrzehnte später veröffentlichten TILLYARD & FRASER (1938-1940) ihre Neuklassifizierung der Ordnung Odonata auf der Grundlage neuer Interpretationen des Flügelgeäders. In dieser Arbeit erhielten die Falkenlibellen als Corduliidae erstmals den Rang einer eigenen Familie und wurden zusammen mit den Libellulidae in die Überfamilie Libelluloidea gestellt. Die Corduliidae s.l. teilen sich in acht Unterfamilien auf (vgl. Tab. 2). Nach dem klassischen System mit den von LINNAEUS (1758) geschaffenen Verwandtschaftskategorien erhält beispielsweise die in Europa vorkommende Unterart bzw. Nominatform des Zweiflecks *Epithea bimaculata bimaculata* folgende Stellung:

Ordnung (Ordo)	Odonata
Unterordnung (Subordo)	Anisoptera
Überfamilie (Superfamilia)	Libelluloidea
Familie (Familia)	Corduliidae
Unterfamilie (Subfamilia)	Corduliinae
Gattung (Genus)	<i>Epithea</i>
Art (Spezies)	<i>Epithea bimaculata</i>
Unterart (Subspezies)	<i>Epithea bimaculata bimaculata</i>

Viele neuere regionale Übersichtswerke halten sich immer noch an dieses System (z.B. d'AGUILAR et al. 1985, ASKEW 1988, WATSON et al. 1991, PILON & LAGACÉ 1998), wobei einige Autoren bestimmten Unterfamilien wie etwa den Macromiinae Familienrang zugestehen (z.B. WALKER & CORBET 1975, WENDLER & NÜSS 1994, d'AGUILAR & DOMMANGET 1998, GRAND & BOUDOT 2006). Andererseits werden die Falkenlibellen auch in der revidierten Auflage von »Dragonflies of North America« (NEEDHAM et al. 2000) traditionellerweise als Corduliinae aufgeführt. ST. QUENTIN (1939) schlägt in seiner systematischen Analyse der Corduliinae vor, diese stärker von den Libellulinae abzutrennen und in die Nähe der Cordulegastridae und Gomphidae zu stellen. Umgekehrt vertreten HEIDEMANN & SEIDENBUSCH (1993) die Auffassung, dass die Aufteilung der Familie Libellulidae (Libelluloidea sensu TILLYARD & FRASER 1938-1940) in zwei oder drei neue Familien aufgrund der Larvmorphologie nicht zu begründen sei. Sie stützen sich dabei auf den einheitlichen Bau der Fangmaske der europäischen Arten, wobei ihnen allerdings nicht aufgefallen ist, dass die mediane Naht auf der Ventralseite des Prämentums bei den Libelluliden fehlt (THEISCHINGER & FLECK 2003).

In ähnlichem Sinn, aber aufgrund weitergehender Überlegungen, führen CARLE & LOUTON (1994) die Corduliidae in ihrem Familienschlüssel überhaupt nicht mehr auf und integrieren die Corduliinae im Sinne von FRASER (1957) in die Familie Libellulidae. Die alte Einheit der Corduliiden als Familie ist damit im Zerfall und die Diskussion um ihre Neugliederung voll im Gang.

Tab. 2: Übersicht über die Corduliidae s.l.; Artenzahlen der Unterfamilien und Gattungen. * *C. linaenea* fälschlicherweise als eigene Art aufgeführt, ** unter Cordulephyinae aufgeführt, *** unter *Neurocordulia* aufgeführt, **** WATSON et al. (1991) erwähnen 2 Arten, ***** unter *Idionyx* aufgeführt.

Unterfamilie/Gattung	Anzahl Arten				Verbreitung
	DAVIES & TOBIN (1985)	TSUDA (1991)	BRIDGES (1994)	SCHORR et al. (2005)	
Cordulephyinae	4	4	6	4	
<i>Cordulephya</i>	4	4	4	4	Australien
Corduliinae	119	133	133	154	
<i>Aeschnosoma</i>	5	5	5	5	S-Amerika
<i>Antipodochlora</i>	1	1	1	1	Neuseeland
<i>Cordulia</i>	2	2	3*	3	Eurasien, N-Amerika
<i>Dorocordulia</i>	3	4	5	3	N-und S-Amerika
<i>Epicordulia</i> (<i>Epitheca</i>)	1	1	1	1	N-Amerika
<i>Epitheca</i>	2	2	2	2	Eurasien
<i>Guadalca</i>	1	1	1	1	Guadalcanal (Salomonen)
<i>Helocordulia</i>	2	2	2	2	N-Amerika
<i>Hemicordulia</i>	33	34	35	35	von O-Afrika bis Ozeanien
<i>Heteronaias</i>	1	1	-.**	1	Luzon (Philippinen)
<i>Libellulosoma</i>	1	1	-.**	1	Madagaskar
<i>Metaphya</i>	3	3	3	4	SO-Asien
<i>NaVICordulia</i>	-	-	-	10	S-Amerika
<i>Neurocordulia</i>	6	6	6	7	N-Amerika
<i>Paracordulia</i>	1	1	1	1	Brasilien
<i>Pentathemis</i>	1	1	1	1	N-Australien
<i>Platycordulia</i>	1	1	-.***	-	S-USA
<i>Procordulia</i>	13	12	13	16	SO-Asien, Australien, Ozeanien
<i>Rialla</i>	1	1	1	1	S-Amerika
<i>Santosia</i>	-	-	1	3	Brasilien
<i>Somatochlora</i>	29	41	39	43	N-Amerika, Eurasien
<i>Tetragoneuria</i> (<i>Epitheca</i>)	10	11	11	11	N-Amerika
<i>Williamsonia</i>	2	2	2	2	N-Amerika
Gomphomacromiinae	38	38	40	40	
<i>Apocordulia</i>	1	1	1	1	Australien
<i>Archaeophya</i>	2	2	2	2	Australien
<i>Austrocordulia</i>	3	3	3	3	Australien
<i>Austrophya</i>	1	1	1	1	Australien
<i>Gomphomacromia</i>	7	7	7	4	S-Amerika, Mexiko
<i>Hesperocordulia</i>	1	1	1	1	Australien
<i>Lathrocordulia</i>	1	1	2	2	Australien
<i>Lauromacromia</i>	1	2	2	3	S-Amerika
<i>Micromidia</i>	3	3	3	3	Australien
<i>Neocordulia</i>	8	7	8	9	S-und Mittel-Amerika

<i>Nesocordulia</i>	6	6	6	6	Madagaskar
<i>Oxygastra</i>	1	1	1	1	SW-Europa, Maghreb
<i>Pseudocordulia</i>	1****	1	1	2	Australien
<i>Syncordulia</i>	2	2	2	2	S-Afrika
Idionychninae	34	36	38	40	
<i>Idionyx</i>	23	24	28	29	S- und SO-Asien
<i>Idiophya</i>	-****	2	-****	-****	Indien, Philippinen
<i>Macromidia</i>	11	10	10	11	S- und SO-Asien
Idomacromiinae	2	2	2	2	
<i>Idomacromia</i>	2	2	2	3	W-Afrika
Macromiinae	114	123	119	117	
<i>Didymops</i>	2	2	2	2	N-Amerika
<i>Macromial/Phyllomacromia</i>	112	121	117	115	alle Kontinente außer S-Amerika
Neophyinae	1	1	1	1	
<i>Neophya</i>	1	1	1	1	W-Afrika
Synthemistinae	33	36	35	43	
<i>Austrosynthemis</i>	-	-	-	1	Australien
<i>Choristhemis</i>	2	3	3	2	Australien
<i>Eusynthemis</i>	7	6	6	14	Australien, Salomonen
<i>Palaeosynthemis</i>	-	-	-	8	Neuguinea, Molukken
<i>Synthemiosis</i>	1	1	1	1	Tasmanien
<i>Synthemis</i>	23	26	25	15	Australien, Ozeanien, Neuguinea
<i>Tonyosynthemis</i>	-	-	-	2	Australien

Das phylogenetische System von FRASER (1957) wird heute deshalb als überholt betrachtet, weil es auf der Verwendung von Symplesiomorphien, d.h. von gemeinsamen ursprünglichen Merkmalen, beruht. In der durch HENNIG (1950) begründeten konsequent-phylogenetischen Systematik werden zur hierarchischen Gliederung der Taxa ausschließlich apomorphe (abgeleitete) Merkmale herbeigezogen, plesiomorphe (ursprüngliche) und konvergente Merkmale hingegen abgelehnt. Das zoologische System soll demnach nur noch aus monophyletischen Gruppen bestehen, d.h. aus Taxa, die alle Nachkommenarten einer Stammart enthalten. Ausgangspunkt ist eine Drei-Taxa-Beziehung, wobei man sich fragt, ob von den drei Arten oder Artengruppen zwei auf eine Ausgangsform zurückgehen, die nicht gleichzeitig auch Ausgangsform der dritten ist. Haben zwei Arten oder Artengruppen bestimmte abgeleitete Merkmale gemeinsam, ist die Forderung nach Synapomorphie erfüllt und die beiden Taxa gelten als monophyletische Schwestergruppen. Resultat derartiger Untersuchungen sind dichotome grafische Darstellungen in Form von Kladogrammen (Abb. 1-3). Sie zeigen die relative phylogenetische Verwandtschaft auf, sind aber keine Stammbäume. Erweisen sich alle drei Arten oder Artengruppen als ein Monophylum, lässt sich dieses Taxon mit anderen monophyletischen Gruppen einer erneuten Drei-Taxa-Analyse unterziehen. So kommt man zu immer höheren taxonomischen Einheiten.

Da die Beurteilung der Merkmale in der phylogenetischen Systematik ähnlich wie in der klassischen, aristotelisch-typologischen Systematik einer ge-

wissen Willkür unterworfen ist, gibt es zwischen den Autoren unterschiedliche Auffassungen. Dies zeigen die beiden Beispiele von BECHLY (1996a) und LOHMANN (1996a) in Abb. 1 & 2. In den Kladogrammen sind zwischen Ordnung und Familie zahlreiche neue Kategorien eingeschaltet. Beiden Systemen ist gemeinsam, dass die klassische Gliederung der Odonata in die gleichwertigen Unterordnungen Zygoptera, Anisozygoptera und Anisoptera fehlt. Die Anisozygoptera und die Anisoptera werden als Schwestergruppen betrachtet und als Monophylum Epiprocta (LOHMANN 1996a) oder Epiproctophora (BECHLY 1996a) den Zygoptera gegenübergestellt. Als apomorph gelten bei den Epiprocta unter anderem folgende Merkmale: Augen vergrößert und einander genähert; Cerci (Appendices superiores) und Epiproct (Appendix inferior) am Abdomenende des Männchens als Zange ausgebildet, womit dieses bei der Tandembildung das Weibchens am Hinterkopf ergreift; Larve mit hochentwickelten Tracheenkiemen in rektaler Kiemenkammer und mit kurzer Analpyramide.

Die klassische Familie der Corduliidae im Sinne von TILLYARD & FRASER (1938-1940) ist vom Umbruch in der zoologischen Systematik in besonderem Maß betroffen. Die Auseinandersetzungen um die Stellung der Taxa sind aber keineswegs abgeschlossen. Bereits FRASER (1957) hob die Syntheminae sensu TILLYARD & FRASER (1938-1940) in den Familienstatus (heute Synthemistidae) und führte unter den Corduliidae nur noch sieben Unterfamilien auf. Die europäischen Gattungen ordnete er drei Unterfamilien zu, nämlich den Macromiinae (*Macromia*), Gomphomacromiinae (*Oxygastra*) und Corduliinae (*Cordulia*, *Somatochlora*, *Epitheca*). Bald darauf gab GLOYD (1959) der *Macromia*-Gruppe Familienrang. Die Gomphomacromiinae nach FRASER (1957) haben durch CARLE & LOUTON (1994) inzwischen ebenfalls Familienstatus erhalten und figurieren in ihrem Bestimmungsschlüssel als »Gomphomacromiidae stat. nov.«. MAY (1995a, 1996) kommt aufgrund morphologischer Studien zum Schluss, dass die klassischen Corduliidae – selbst wenn man die Gomphomacromiidae ausschließt – nicht monophyletisch, sondern paraphyletisch sind. Danach enthält die Gruppe nur einen Teil der Arten, die auf dieselbe Stammart zurückgehen, und ihre Bildung beruht auf der Wertung von symplesiomorphen Merkmalen. BECHLY (1996a) teilt die Corduliidae sensu TILLYARD & FRASER (1938-1940) in zehn Familien ein und schafft in seinem kladistischen System zehn neue Kategorien (vgl. Abb. 3). *Oxygastra* wird darin nicht mehr den Gomphomacromiidae zugerechnet, sondern erhält als Schwestergruppe der Italoansida eigenen Familienstatus. Die nächsten Verwandten der Corduliinae sind damit nicht mehr die übrigen Unterfamilien der Corduliidae im klassischen Sinn, sondern die Libellulidae. Innerhalb des so genannten »MCL-Komplexes« (Macromiiden-Corduliiden-Libelluliden-Komplex) nach CARLE (1995)

sind die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse aber noch unklar. Einen neuen Versuch zur phylogenetischen Gliederung der Libelluloidea unternimmt P_{FAU} (2005) allein aufgrund der vergleichenden funktionellen Morphologie des »Penis«-Endgliedes (»Glans« der Vesica spermalis, vgl. Kap. 7.6). Dabei werden die Corduliidae s.l. als multiple paraphyletische

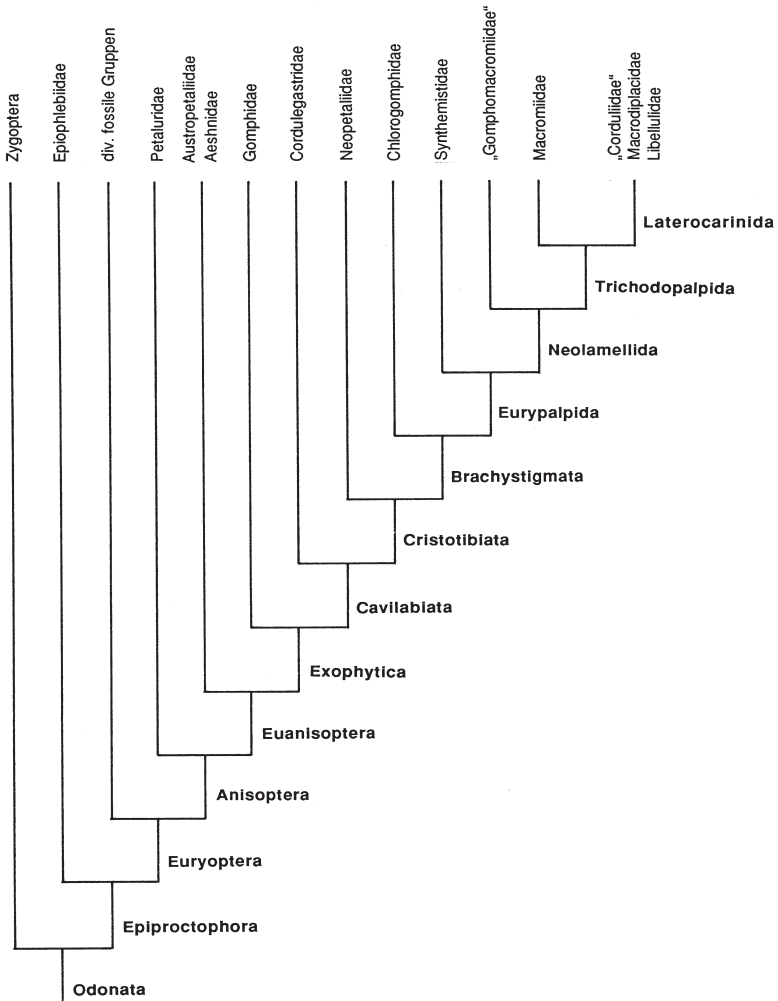


Abb. 1: Stellung der Falkenlibellen (»Corduliida«) innerhalb der Odonata nach dem konsequent-phylogenetischen System in zwei verschiedenen Kladogrammen. Gemäß BECHLY (1996a).

Gruppe interpretiert. Weitere Untersuchungen, insbesondere solche mit molekularbiologischen Methoden, werden neue Erkenntnisse bringen. Die Ergebnisse erster Untersuchungen an rRNA-Genfragmenten aus Mitochondrien von 40 ausgewählten Anisopteren-Arten, zwischen denen anhand des Vergleiches von Nukleotidsequenzen die genetische Distanz bestimmt wurde, zeigen in Bezug auf die interfamilären Beziehungen weitgehende

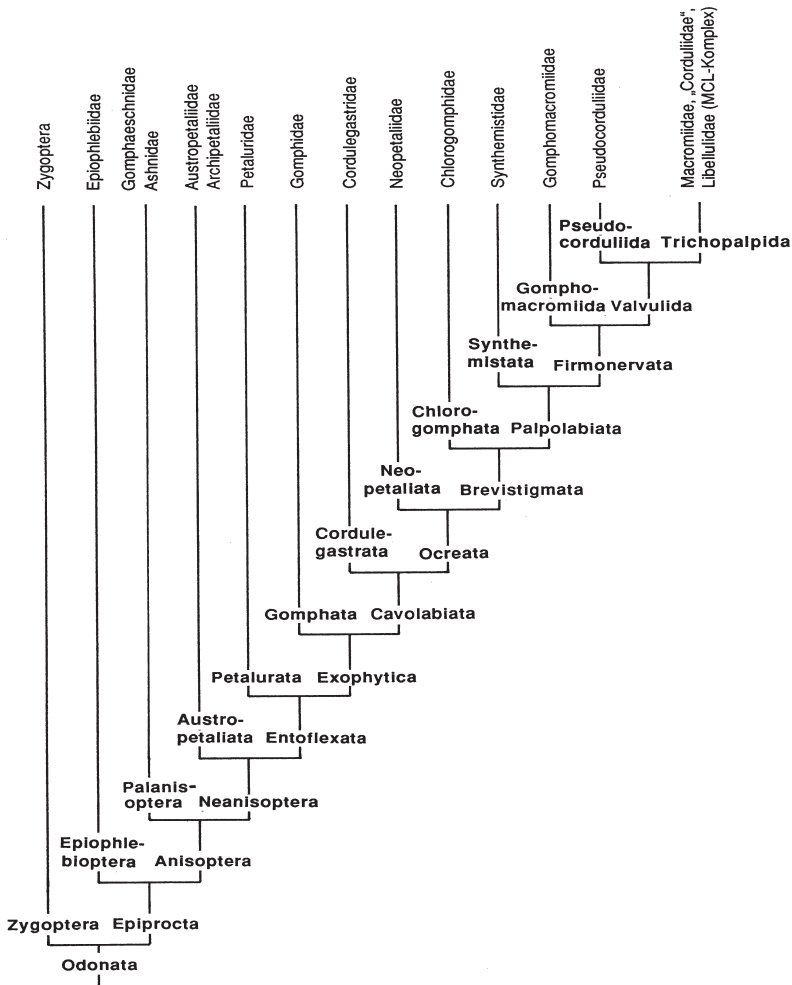


Abb. 2: Stellung der Falkenlibellen (»Cordulidae«) innerhalb der Odonata nach dem konsequent-phylogenetischen System in einem Kladogramm nach LOHMANN (1996).

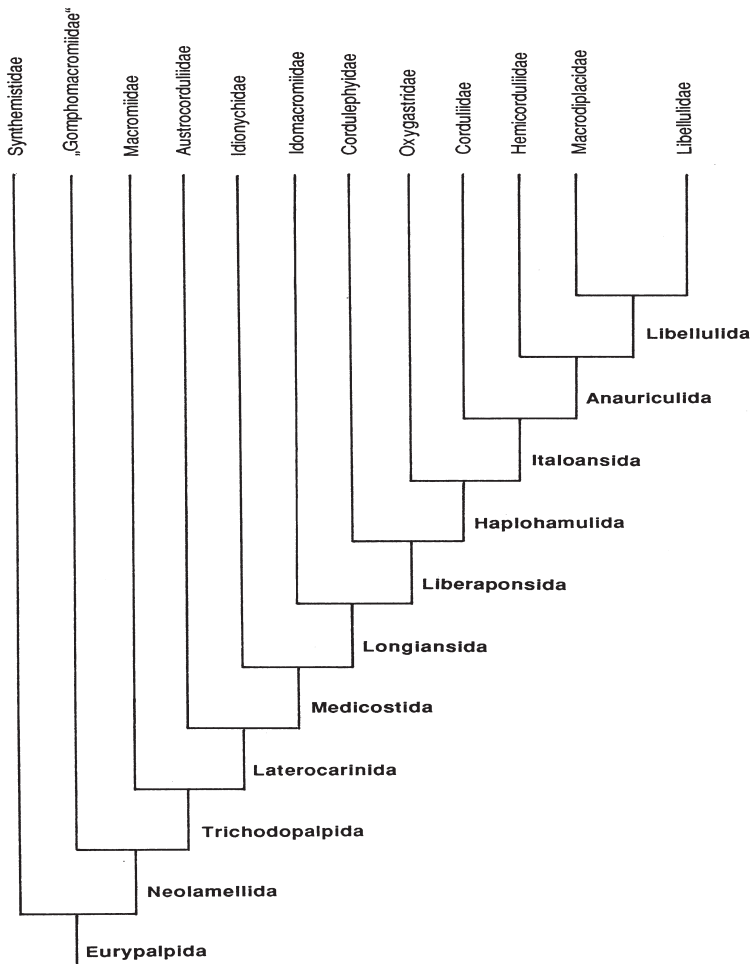


Abb. 3: Kladogramm der Corduliidae sensu TILLYARD & FRASER (1938-1940) nach BECHLY (1996a).

Übereinstimmung mit den Befunden aus morphologischen Analysen (MISOFF et al. 2001). Dabei rückt *Oxygastra* allerdings noch weiter an den Rand des »MCL-Komplexes« und erscheint als Schwestertaxon der übrigen Libelluloidea im klassischen Sinn. Demnach sind *Macromia* und *Somatochlora* enger miteinander verwandt als mit *Oxygastra*. Allerdings sind in dieser Untersuchung nur sehr wenige Corduliiden-Arten einbezogen (Abb.

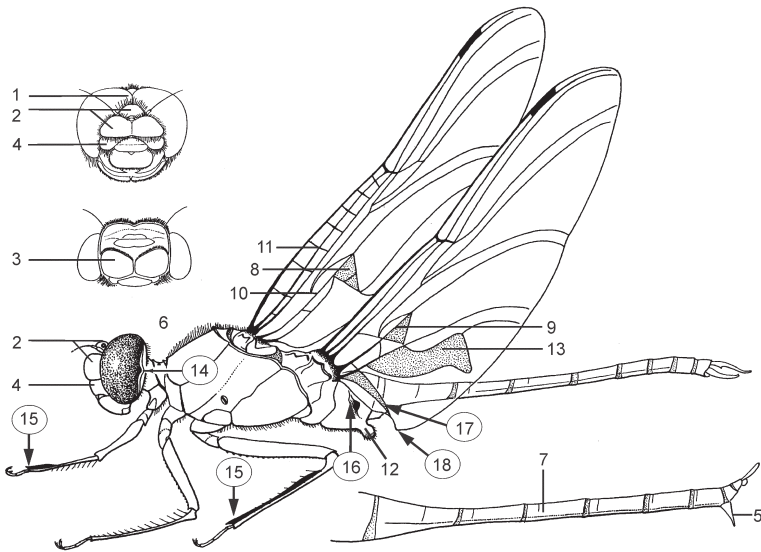


Abb. 7: Allgemeine Kennzeichen der Libelluloidea und Corduliidae s.l. (*Somatochlora metallica*).

Libelluloidea

- 1 Augen berühren sich dorsal auf langer Linie
- 2 Vertex groß, kissenartig hervorstehend; Frons konkav
- 3 Seitenlappen des Labiums (Labialpalpen) groß, berühren sich median auf langer Linie
- 4 Postclypeus seitlich deutlich herabgezogen
- 5 Ovipositor zurückgebildet, nur Scheidenvorhanden
- 6 Thorax mit mehr oder weniger dichtem Haarpeiz
- 7 Abdomen mit Seitenkielen
- 8 Flügeldreieck im Vorderflügel quer zur Flügellängsachse stehend, von Arculus entfernt
- 9 Flügeldreieck im Hinterflügel parallel zur Flügellängsachse stehend, an Arculus grenzend oder in dessen Nähe gerückt
- 10 Arculus meist ungebrochen

- 11 Antenodaladern von Costa und Subcosta zusammenfallend
- 12 Großer Genitallobus am 2. Abdominalsegment

- 13 Anschleife im Hinterflügel meist stiefelförmig

Corduliidae

- 14 Hinterrand des Komplexauges mit Ausbuchtung
- 15 Tibialkiele mindestens an den Vorder- und Hinterbeinen, nur bei Männchen vorhanden
- 16 Öhrchen (Aurikel) klein und ungezähnt, nur bei Männchen vorhanden
- 17 Analdreieck vorhanden
- 18 Hinterrand des Hinterflügels bei den Männchen i.d.R. zum Analwinkel ausgebuchtet

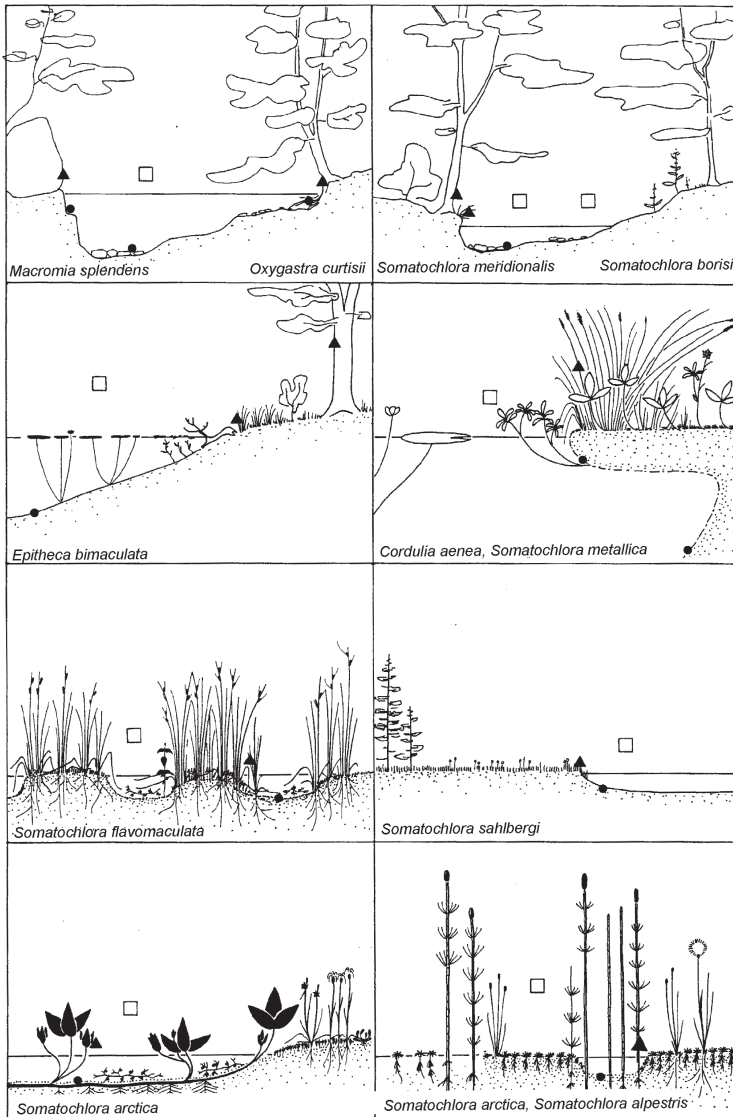


Abb. 116: Struktur der Entwicklungsgewässer europäischer Corduliiden. Punkte: Aufenthaltsort der Larven, Dreiecke: Schlupfsubstrate, Quadrate: Rendezvous- und Eiablageplätze. (Orig.).



Foto 1. *Somatochlora arctica*. Strukturfarben charakterisieren Thorax und Augen. Am Komplexauge ist die Dreiteilung anhand der Fazettengröße zu erkennen. Vor der Ausbuchtung am hinteren Augenrand liegt der hell gefärbte Rest des Larvalauges. Foto: E. KNAPP/Autor.



Foto 2. *Somatochlora alpestris*. Die beiden Komplexaugen berühren einander auf kurzer Linie. Zwischen den Antennen ist der große mittlere Ocellus erkennbar. Foto: E. KNAPP/Autor.