

Die Prachtlibellen Europas

Gattung *Calopteryx*

1. Auflage

Georg Rüppell
Dagmar Hilfert-Rüppell
Gunnar Rehfeldt
Carsten Schütte



Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 654
Westarp Wissenschaften · Hohenwarsleben · 2005

Mit 108 Abbildungen, 59 Farbfotos und 15 Tabellen

Abkürzungen der Bildautoren: Re = G. REHFELDT; Rü = G. RÜPPELL

Als Original gekennzeichnete Grafiken stammen von D. HILFERT-RÜPPELL.

Verfasst haben:

GEORG RÜPPELL	Kap. 1, 3, 3.3.1, 3.3.4, 4, 5, 5.1, 7.2, 9
DAGMAR HILFERT-RÜPPELL	Kap. 6, 6.1, 6.2, 6.3, 6.4, 6.5
GUNNAR REHFELDT	Kap. 2.1, 3.3.2, 3.3.3, 5.2, 5.3, 6.6, 7.1, 7.2, 7.3, 8.1, 8.2
CARSTEN SCHÜTTE	Kap. 3.1, 3.2, 7.2, 7.3

Titelbild: Knickfalten lassen die prachtvollen Flügel der Blauflügel-Prachtlibelle (*C. virgo*) zu ultraleichten und doch stabilen Tragflächen werden. Die Borsten der Beine sind bei Prachtlibellen besonders lang. Re

Alle Rechte vorbehalten, insbesondere die der
fotomechanischen Vervielfältigung oder Übernahme
in elektronische Medien, auch auszugsweise.

© 2005 Westarp Wissenschaften-
Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben
<http://www.westarp.de>

Satz und Layout: Gabi Severin
Druck und Bindung: Meiling Druck, Haldensleben

Vorwort

Ein Buch über Prachtlibellen in der renommierten Monographien-Reihe Die Neue Brehm-Bücherei zu schreiben verpflichtet. Viele traditionelle Erwartungen gilt es zu erfüllen und viele Anforderungen einer gewaltigen Stofffülle zu meistern. Das ist einer der Gründe, warum dieses Unterfangen so lange gedauert hat, denn bereits vor sechs Jahren sollte der Band erscheinen. Erst jetzt, im Jahre 2005, kann er zum Abschluss gebracht werden. Das hatte weitere Ursachen: Ein ehemaliger Mitautor musste seine berufliche Existenz gründen und deshalb absagen. Das war sehr bedauernswert, weil uns dadurch viel Kompetenz verloren ging. Andererseits wurde von einer Mitautorin erst in den letzten Jahren eine Dissertation über das Fortpflanzungsverhalten der Prachtlibellen fertiggestellt. Auch ganz neue Aspekte wie Zusammenhänge zwischen Güte von Prachtlibellenmännchen und Immunsystemeigenschaften konnten durch die Zeitverzögerung nun mit aufgenommen werden. Beides bereichert das Buch ungemein, weil modernste Aspekte aus diesen für viele Wissensgebiete wichtigen Feldern dadurch in das Buch Eingang finden konnten. Das dürfte den Leserkreis ganz wesentlich erweitern. Nicht nur Libellenliebhaber, Amateurforscher oder Landschaftsplaner sollen erreicht werden, sondern auch alle die Biologie Lernenden und Lehrenden, Museumsexperten oder Verwaltungsfachleute.

Wir vier Autoren hoffen sehr, dass das gelingen wird. Auch durch viele Abbildungen wollten wir das Buch attraktiv machen. Dabei kamen uns drei Dinge zugute: 1. das Schöpfen aus vorhandenen Zeitlupen- und anderen Filmen über Prachtlibellen. Die gezeichneten Phasen sind nicht erdacht oder gestaltet, sondern authentisch. 2. dass in unserem Autorenteam Dagmar ist, die neben dem Schreiben auch eine Leidenschaft und Kunstfertigkeit für das Zeichnen besitzt und 3. unser aller fotografisches Engagement.

Wer gerne selber Prachtlibellenfilme haben möchte, dem helfen wir gerne weiter (ruepell-film@t-online.de).

Wir vier hoffen sehr, dass unser Buch die meisten Erwartungen erfüllt und vielleicht Freude an den Prachtlibellen weckt oder verstärkt. Solche Freude gibt die Energie, die nötig ist, um diese wundervollen, fragilen und doch so eindrucksvollen Insekten zu schützen.

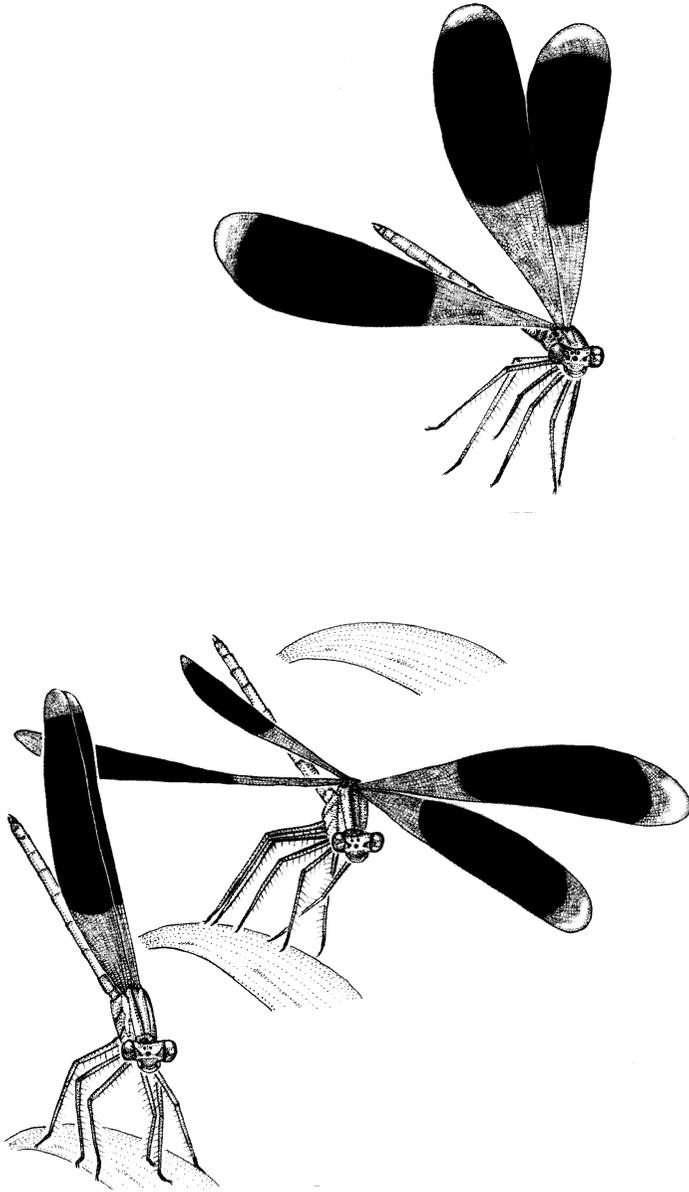


Abb. 1: Start eines Männchen von *Calopteryx splendens*: Mit einem Abschlag (mittlere Phase) und einem Aufschlag (oben) erzielt die Libelle eine deutliche Distanz zum Startpunkt, dem mitgezeichneten Blatt (Original, nach Filmaufnahmen).

Inhaltsverzeichnis

	Vorwort	5
1	Einleitung	9
2	Prachtlibellen im Überblick	14
2.1	Familie der Calopterygidae: Artenzahl und Verbreitung	14
3	Lebenszyklus	18
3.1	Das Eistadium	19
3.2	Das Larvenstadium	24
3.3	Das Imaginalstadium	34
3.3.1	Schlupf, Juvenilentwicklung	35
3.3.2	Thermoregulation	43
3.3.3	Schlafplätze	48
3.3.4	Funktionaler Bauplan	51
4	Der Flug	66
4.1	Flug mit Doppelfunktion	66
4.2	Vielseitige Flügel	86
5	Fressen und Gefressenwerden	90
5.1	Beutefang	90
5.2	Fressfeinde	98
5.3	Parasiten und Immunität	108
6	Fortpflanzung	111
6.1	Fortpflanzungssystem	111
6.2	Kopulation	120

6.3	Territorialverhalten	129
6.4	Kämpfe um Territorien	139
6.5	Alternatives Fortpflanzungsverhalten	148
6.6	Eiablage	161
7	Europäische Prachtlibellen	200
7.1	Arten, Phänologie und Verbreitung	200
7.2	Einnischung von <i>Calopteryx virgo</i> und <i>Calopteryx splendens</i>	211
7.3	Artenbestimmung	218
8	Artenschutz	224
8.1	Gefährdung	224
8.2	Schutzmaßnahmen	231
9	Ausblick	235
10	Literaturverzeichnis	237
11	Register	254

1 Einleitung

Prachtlibellen sind auffällige Insekten. So sind sie schon sehr früh beschrieben worden. R. A. RÉAUMUR hat bereits 1748 in seiner wegweisenden Insektenreihe: »Mémoires sur les insectes« sowohl Larven als auch Imagines bildlich dargestellt (Abb. 2). Ihm war es auch durch Beobachtungen im Freiland gelungen, das Samenauffüllen und die Paarung richtig darzustellen. Das war für die damaligen Zeiten geradezu revolutionär. Noch über 100 Jahre später war es üblich, ausschließlich in Museen zu arbeiten und zu zeichnen. Dabei kamen abstruse Bilder heraus, z.B. von Libellenlarven, die fliegende Insekten fangen. RÉAUMUR hat schon sehr früh gezeigt, dass Libellenforschung vor allem im Freiland erfolgen sollte.

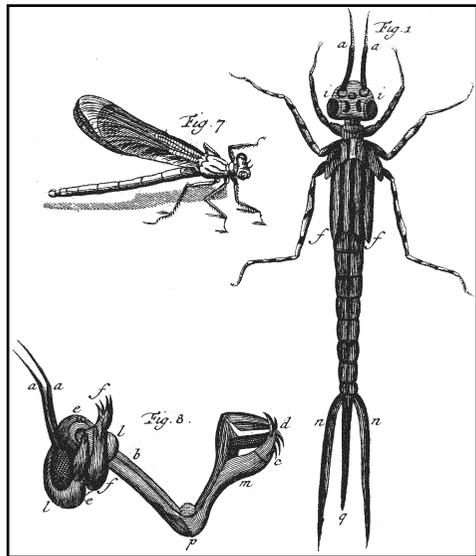


Abb. 2: Schon vor mehr als 250 Jahren hat RÉAUMUR selbst Einzelheiten von *Calopteryx splendens* - Larven und Imagines - richtig dargestellt (aus RÉAUMUR, 1748).

Gute Forschungsobjekte

Adulte Prachtlibellen lassen sich relativ leicht erforschen. Sie bewegen sich im Verhältnis zu Großlibellen langsam und ihr Aktionsradius ist begrenzt. Sie sind leicht zu markieren und lassen aus der Nähe mehr Einzelheiten ihres interessanten Verhaltens erkennen als die meisten anderen Libellen.

An manchen Fließgewässern kommen sie oft in sehr großer Zahl vor. Auf dem Höhepunkt ihrer Flugzeit konnten wir beispielsweise von *Calopteryx haemorrhoidalis* mehrere tausend Tiere auf einem Kilometer eines südfranzösischen Baches (Canal de Vergière, südlich von St. Martin de Crau bei Arles) zählen. Auch aus der Türkei und Spanien (M. LINDEBOOM, A. CORDERO mdl. Mitt.) wird vom Vorkommen unzähliger Prachtlibellen an bestimmten Bächen in der Hochsaison berichtet.

Da sie dazu auch bei langsamer Annäherung wenig scheu sind, können Prachtlibellen leicht beobachtet und gut gefilmt werden. Zudem kann man sie in der Hand verpaaren. Geschlechtsreife Weibchen und Männchen werden dazu vorsichtig zur Tandemstellung zusammengefügt. Greift das Männchen dann mit seinen Analanhängen zu, läuft anschließend meistens die Paarung völlig normal ab (OPPENHEIMER & WAAGE 1987). So kann man gezielt Paarungen herbeiführen und dadurch die Dominanzverhältnisse der Männchen verschieben (s. Kap. 6). Forschungen an Prachtlibellen sind heute überall auf der Welt verbreitet. Wichtig dafür sind moderne Fragestellungen und Methoden im Freiland, die den Tieren nicht schaden. Wie sich die Erforschung der Prachtlibellen geändert hat, zeigt die Geschichte.

Die Erforschungsgeschichte

Neben den klassischen Behandlungen der Morphologie und des Vorkommens von Libellen (SELYS-LONGCHAMPS 1840, CHARPENTIER 1840, TILLYARD 1917, SCHMIDT 1926, ST. QUENTIN 1936) ergaben sich später immer mehr ethologische und ökologische Untersuchungen (BUCHHOLTZ 1951, 1955, ROBERT 1959, ZAHNER 1959, 1960, CORBET, LONGFIELD, MOORE 1960, CORBET 1962). In den Mittelpunkt der aufblühenden Verhaltensforschung rückten die Prachtlibellen durch die Arbeiten von A. HEYMER, die in einer umfassenden Monographie gipfelten (HEYMER 1972). Nur 7 Jahre später wurden diese klassischen ethologischen Ansätze durch Untersuchungen zum Samenersatz (WAAGE 1979a) revolutioniert. Dadurch entstanden wichtige Bausteine zum modernen verhaltensökologischen und evolutionsbiologischen Verständnis der belebten Welt.

Modellorganismen für die Evolutionsbiologie

Durch die Entdeckung des Samenersatzes bei Prachtlibellen wurde ein weiteres Schlaglicht auf die Wirkungsweise der Evolutionsmechanismen geworfen. Neben dem von mehreren Säugetierarten beschriebenen Kindestöten bei der Übernahme einer Weibchengruppe durch neue Männchen war dieser Samenersatz bei Libellen ein weiteres wichtiges Argument, nicht mehr von der Erhaltung der Art, sondern vom egoistischen Verhalten des Individuums zu sprechen.

In dem neuen, verhaltensökologischen Feld erreichten die Calopterygiden unter den Libellen eine Ausnahmestellung. J. WAAGE hat eine ganze Fülle von Arbeiten an Prachtlibellen durchgeführt (WAAGE 1972, 1973, 1975, 1978, 1979a, 1979b, 1984a, 1984b, 1987, 1988).

Viele in Japan durchgeführten Untersuchungen (HIGASHI 1976, 1981, HIGASHI & KEDA 1982, SIVA-JOTHY & TSUBAKI 1989a, 1989b) beschäftigen sich mit Fortpflanzung und Anpassungsphänomenen. Ganz spezielle Fragen nach den Vorgängen im weiblichen Geschlechtsapparat rückten in den Mittelpunkt des Interesses (SIVA-JOTHY & HOOPER 1995, 1996, LINDEBOOM 1996, CORDERO 1999, 2003, CORDOBA-AQUILAR 2002, 2004), und ebenso die nach der Steuerung des Fortpflanzungsverhaltens (HILFERT-RÜPPEL 2004) sowie der physiologischen Güte durch eine gute Immunkompetenz erfolgreicher Männchen (CÓRDOBA-AQUILAR et al. 2003, KOSKIMÄKI et al. 2004, ROLFF & SIVA-JOTHY 2004).

Alle diese Untersuchungen versuchen die Frage zu beantworten, wie die Evolution verläuft. Die Theorie ist vorhanden: Durch das individuelle Streben der Weibchen nach den besten Genen für ihre Nachkommen werden meistens die bestangepassten Männchen zur Fortpflanzung kommen und ihre Gene weitergeben. Es setzen sich immer die an die örtlichen und klimatischen Gegebenheiten bestangepassten Individuen durch.

Auf lange Sicht führt diese differenzierte Entwicklung zu Unterschieden im Aussehen und Verhalten. Erst bilden sich Populationen mit unterschiedlichen Genmustern, dann Unterarten und schließlich verschiedene Arten.

Wohl bei keiner Libellengruppe scheint diese Dynamik so auffällig wie bei den Prachtlibellen, gibt es doch viele regionalen Verschiedenheiten in Aussehen und Verhalten. Das gilt sowohl für die europäischen *Calopteryx*- als auch für die japanischen *Mnais*-Formen. Bei diesen Libellen kommt der Eindruck auf, dass sie sich mitten in einem besonders dynamischen Evolutionsprozess befinden. Die vielen unklaren systematischen Beziehungen deuten darauf hin.

Wahrscheinlich sind die Prachtlibellen aus coenagrioniden-ähnlichen Zygopteren hervorgegangen und stellen eine eigene Familie mit wohldefinierten Sondermerkmalen dar (BECHLY 1996, PFAU 2002). Große Hoffnungen auf Klarheit werden auf die modernen, molekularbiologischen Methoden zur Verwandtschaftsbestimmung gesetzt. Nachdem früher vor allem Flügel- und Geschlechtsapparat-Merkmale zur systematischen Analyse herangezogen worden sind (BARTENEV 1912, DUMONT 1972) kommt nun genetischen Charakteristika größere Bedeutung zu (MISOF et al. 2000). So lassen sich durch sie in Kombination mit wichtigen morphologischen und Verhaltensmerkmalen deutliche Entwicklungslinien und Verwandtschaftsgrade erkennen (WEEKERS et al. 2001).

Schwerpunkte

Die Attraktivität der Prachtlibellen für die Forschung zeigt sich auch in der Vielzahl von Veröffentlichungen über sie. Wahrscheinlich gibt es über die Calopterygiden die meisten Veröffentlichungen von allen Libellen. Wie kann in einem so knapp bemessenen Band wie diesem auch nur ein Bruchteil all dieser Ergebnisse beschrieben werden?! Wir haben uns deshalb beschränken müssen und Schwerpunkte gesetzt: auf die Fortpflanzung, den Flug, die Ökologie mit Habitatbindung, auf die Prädation sowie auf Evolutionsfragen. Aus diesen Bereichen gibt es die meisten Ergebnisse und es sind auch unsere Arbeitsgebiete. Dass dabei die Männchen besonders im Mittelpunkt stehen, liegt nur daran, dass sie leichter zu erforschen sind als Weibchen: Sie sind oft an den gleichen Stellen anzutreffen und sehr auffällig. Weibchen ziehen dagegen mehr herum und sind tarngefärbt.

Für die Veröffentlichung zusammenfassender Ergebnisse der Prachtlibellenforschung ist jetzt ein überaus günstiger Zeitpunkt. Die Evolutionsforschung hat eine neue Sicht der Natur geschaffen, die logische und zutreffende Aussagen und Erklärungen von bisher rätselhaftem Verhalten und Strukturen ermöglicht. Außerdem haben umfassende Zeitlupenstudien des Fluges und des Verhaltens der Prachtlibellen durch noch nie gesehene Einzelheiten das neue Bild vervollständigt (RÜPPELL 1984, 1985, 1988, 1991, RÜPPELL & RUDOLPH 1993, RÜPPELL & HILFERT 1996); (Abb. 3).

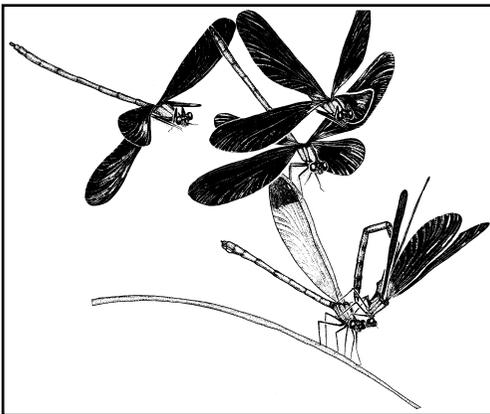


Abb. 3: Dieses *C. haemorrhoidalis*-Männchen koppelt sich an das sitzende Weibchen an. Davor schlägt es seine Flügel in einem artspezifischen Werbeflug, der nur mit Zeitlupenaufnahmen mit 500 Bildern pro Sekunde genau analysiert werden konnte (Original Rü, nach Filmaufnahmen).

Diese Chance soll mit der Schwerpunktsetzung in diesem Band genutzt werden. Es sind aber viele weitere Jahre gemeinschaftlicher Forschungen nötig, um die neuen Fragen zu beantworten, die sich aus all den Untersuchungen Hunderter von Libellenforschern erst ergeben haben. Dabei können auch kleinste und scheinbar unbedeutende Beobachtungen wichtig sein.

Deshalb soll dieser Band auch allen, die sich mit Prachtlibellen in ihrem Beruf oder in ihrer Freizeit beschäftigen und auch solchen, die noch nach einem reizvollen und lohnenden Beobachtungs- oder Forschungsfeld suchen, neue Anreize und Fragestellungen bieten. Wenn das gelänge, würden wir uns sehr freuen.

Schließlich kann Prachtlibellenforschung nicht nur wichtige Grundlagenfragen beantworten – auch für den Naturschutz ergeben sich viele bedeutende Möglichkeiten, etwa bei der Bewertung oder dem Management von Fließgewässern. So sollen durch diesen Band auch im Naturschutz Arbeitende angesprochen und für ihre Tätigkeit mit neuem Material ausgestattet werden.

Schließlich ist das Studium der Prachtlibellen auch ein großes Abenteuer und Vergnügen. Im Labor enthüllen die neuen molekularbiologischen, physiologischen und auch morphologischen Methoden immer weitere Geheimnisse. Das Verhalten der Prachtlibellen lässt sich dagegen nur im Freiland erforschen. Nur dort zeigen die Calopterygiden wie alle Libellen ihr vollständiges Leistungsvermögen und ihr komplettes Verhalten. Wenn sie in ihrem attraktiven Lebensraum und bei schönem Wetter aktiv sind, schließen wir uns ihnen gerne an. Ihnen dann stundenlang zuzuschauen, sie zu filmen oder zu fotografieren, mit ihnen einfache Versuche durchzuführen (ohne ihnen dabei zu schaden) ist eine wunderbare Tätigkeit: Die während der letzten 20 Jahre bei den Prachtlibellen in Südfrankreich und in Norddeutschland durchgeführten gemeinsamen Forschungs- und Filmarbeiten gehören für alle Mitglieder unserer Arbeitsgruppe zu den schönsten Erfahrungen.

Im folgenden Band sollen die Prachtlibellen Europas besprochen werden. Da sie aber auch weltweit im Blickpunkt der Forschung stehen, sollen besonders interessante Ergebnisse auch außereuropäischer Prachtlibellen zum Vergleich mit herangezogen werden.



Foto 1: Bei der Handpaarung werden Männchen und Weibchen (hier von *C. splendens*) vorsichtig zum Tandem zusammengefügt. Danach läuft die Paarung automatisch ab. Rü



Foto 2: Ein Männchen der Gebänderten Prachtlibelle *C. splendens*. Rü