Libellenbrief 2

Die Schlupfphasen der Libellen

Karlheinz Schroth

Libellenbrief 2

Die Schlupfphasen der Libellen

2011 führte ich Untersuchungen über die Schlupfphasen der Libellen, vorwiegend bei Großlibellen durch.
An 44 Tagen (vom 23. April bis 16. August) konnte ich mehr als 70 Individuen während der Schlupfphase filmen, wobei allein 17 Individuen der Schwarzen Heidelibelle dabei waren.
Darunter ist auch eine Reihe von kompletten Filmszenen, die vom Hochklettern an den Schlupfort bis hin zum Jungernflug eine Nachbeobachtung und genaue Analyse möglich machen.
Eine ausführliche Bearbeitung des Filmmaterials fand in der Wintermonaten statt.

Die Zielsetzung:

Insbesondere sollten Kontroll- und Begrenzungsmuster innerhalb der einzelnen Prägungsphasen analysiert werden. Der Grundgedanke lag darin, dass Prozesse lebender Organismen immer Feedbackmechanismen haben müssen und sich innerhalb einer bestimmten Grenze bewegen. Außerdem sollte geklärt werden, welche Prozesse der psycho- und somatischen Ausprägung auf andere Tiergruppen übertragbar sind. Die Hypothese, dass orbitale Strukturen eines der Grundelemente des Lebens sind und abstrakte Konzentrationsmuster (Orbitale, Raumrichtungen, Hydrowinkel) eine Bedeutung für Entwicklungsprozesse haben, sollte dabei berücksichtigt werden. Insbesondere sollte durch diese Forschung auch auf Zusammenhänge in Bezug auf Effektormechanismen untersucht werden, dabei geht es um Gelenkrezeptoren, welche unter anderem auch die Lage und Haltung (Ausrichtung) der Gliedmaßen bestimmen.
Auch wollte ich durch Vergleiche der einzelnen Arten herausfinden, ob man daraus Erkenntnisse über evolutionstechnische Fragen beantworten kann. Das Thema „Evolution durch Konzentrationsmuster“ ist eines der Schlüsselthemen.

Die Schlupfzeit einer Falkenlibelle (Cordulia aenea) kann sehr unterschiedlich sein. Aus meiner Erfahrung liegt sie im Durchschnitt bei etwas zweieinhalb bis drei Stunden. Ich habe folgend eine Männchen das am 7. Mai 2011 geschlüpft ist, repräsentativ mit den entsprechenden Zeiten aufgeführt.

Schlupfphasen einer Falkenlibelle (Cordulia aenea) 7. Mai 2011

0. Umwandlungsphase unter Wasser als Larve
   a. Einstellung der Enddarmatmung Tage zuvor
   b. Kopf aus dem Wasser strecken und Umgebung beobachten.

1. Aus dem Wasser klettern und Sitzposition einnehmen — ca. 9 Uhr

Gesamtschlupfzeit ca. 2 1/2 Stunden — Stunden:Min:Sek:

   a. Abdominalmassage
   b. Kaudale und rostrale Muster
   c. Beinmassage und ruckartiges Lockern
   d. Aufgeblähter Köcher des Hinterflügel oft heller als Vorderflügel — 9:47:46

Schlupfzeit 102 Minuten = 1 Stunde und 42 Minuten

2. Feste Plazierung — *12 Min. 44*

   Austrocknung des dorsalen Thorax — 9:49:56
   Abdomenpumpen — 9:54:16
   Aufdrücken der Flügelbasis ín Innervallen - parallele Flügelköcher
   Spreizen der Flügelköcher — 10:02:20

12 Min. 06

3. Aufbrechen des dorsalen Thorax über die Schlupfmarke — 10:02:40

   Herausdrücken der Brust und der Augen mittels Pumpbewegungen
   Herausziehen der dorsalen Tracheenhäute
   Herausziehen der Unterlippe und
   Beine pneumatisch (oder hydraulisch) gegeneinander schieben — 10:04:17
   Anwinkeln der Beine, Beisswerkzeuge ausrichten (Vorphase)
   Ausrichten der Beinen vor den Thorax (Sternphase)
   Ausrichten der Beinen an den Thorax — 10:06:20

3 Min. 08

4. Starrephase bei Kopfüberhaltung

   - Ausrichtung der Beisswerkzeuge eingestellt — 10:14:46
   a. Aufwippen des Abdomen gegen die Brust
      (fällt aus bei starker Windböe - vorzeitiges Herausziehen des Abdomen, dann stärkeres Wippen zu Beginn der Flügelausprägung
   b. Öffnungsphase - Flügel fallen seitlich zusammen

28 Min. 28

5. Herausziehen des Abdomen - 11 Sekunden (bei Regen auch 50 Sec.) — 10:17:54

   Aufbrechen des Thorax bis Herausziehen des Abdomen 15 Min. 14 Sec.
   a. Beginn der Flügelprägung, rütteln des ganzen Körpers — 10:20:14
   b. Pumpbewegungen, regelmäßiges Spreizen der Flügel
   c. Kontrolle der Flügelausprägung (Scheitelpunkt)
   d. Flügel ausgeprägt noch milchig — 10:30:54

6. Abdomenprägung — *47 Min. 16*

   Aufblähen und Ausrichtung - Flügel noch milchig — 10:46:22
   Starkes Pumpen des Abdomen mit Ringbildung abfliesender Hämolymphe
   Strecken des Abdomen — 11:02:24
   Abgabe von Flüssigkeit
   Beginn der Ausfärbung — 11:05:04
   Flügelöffnung (zuvor putzen der Augen) — 11:22:37

7. Jungfernflug - davor noch Flügelzittern bei kühlen Temperaturen — 11:33:38

Grundsätzlich sollte immer die Gesamtschlupfzeit angegeben werden, soweit dies möglich ist.
Wenn sich die Zeit verlängert in der die Larve ihre Plazierung findet, kann sich dies beschleunigend auf die nächsten Phasen auswirken.

Die Schlupfphasen der Falkenlibelle (Cordulia aenea)

Männchen der Falkenlibelle um 10.30 Uhr wartend auf die ankunft der Weibchen

Wer hat sie nicht schon einmal beobachtet, die schnellen und rastlosen Flieger am Weiher oder Teich. Sie glänzen metallisch grün in der Sonne, bei schlechtem Wetter wirken sie aber unscheinbar. Die Falkenlibelle atmet sehr schnell, das mag am langen ausdauernden Kontrollflug am Weiher liegen, der bereits morgens um 9 Uhr beginnt. Oft sitzen sie, wenn sie eine Verschnaufpause brauchen. An niedrigen Laub- oder Nadelbäumen geschieht dies in einer Höhe von zwei bis fünf Metern, um dort die Ankunft der Weibchen um ca. 11 Uhr zu erwarten. Einige Paare konnte ich regelmäßig viele Tage um ca. 11:05 Uhr beobachten, wie sie an einer kleinen Birke oder angrenzenden Büschen ihre erste Platzierung fanden und dort hingen. Bei einer Störung flogen sie sofort hoch in die angrenzenden Bäume.

Paarungsrad um 11.05 Uhr an einer Birke

Schlupfphasen einer Falkenlibelle (Cordulia aenea)

Ab Mitte April, wenn die Temperaturen über 20° C klettern, beginnt die Falkenlibelle sich auf die Schlupfphase vorzubereiten. Wechselt das Wetter abrupt aus einer Schlechtwetterphase heraus, wird die Falkenlibelle erst am zweiten Schönwettertag mit dem Schlüpfen beginnen. Das mag daran liegen, dass sie sich auf die Luftatmung erst einstellen muss und dabei gleichzeitig das Ufer beobachtet, so wie ich es bei den Mosaikjungfern oft fest stellen konnte.

Die erste Libelle schlüpfte 2011 an einem Weiher in der Nähe von Nürnberg am 23. April, die letzte am 8. Juni. Insgesamt waren es ca. 1200 Tiere dieser Art.
Zwischen ca. 8.30 bis 9.00 Uhr kletterten die meisten Larven aus dem Wasser. Einzelne Nachzügler konnten auch nach 11 Uhr noch beobachtet werden.
Die meisten schlüpften einige Zentimeter von der Wasserlinie entfernt. Einige jedoch krabbelten aber 2 m weit und konnten dann am Röhricht noch ca. 1,60 m hochklettern. Sie können im Notfall daher zusammengenommen eine Strecke von mehr als 3,60 m mühelos zurücklegen, was auch frühere Beobachtungen ergaben. Einzelne Tiere schlüpften auch am abgestorbenen Schilf im Wasser, in der Nähe des Ufers.
Die Schlupfpflanzen bei Falkenlibellen sind: **Binsen, Schilf, Röhricht und Gras**. Jede Schlupfstelle hat aber ihre Tücken oder Vorteile.
Binsen sind sehr gut geeignet, da sie bei windigen Bedingungen abfedern. Einzelne Binsen sind oft ungeeignet, da die Larve keinen guten Halt finden. Besonders durch das mittlere Beinpaar, das weit zur Seite ausgreift, finden sie beim Aufklettern noch einen nahestehen Binsenhalm. Zwei oder drei Binsen gebündelt ergeben mehr Halt und federn bei Wind besser ab, denn an einem einzigen Halm schaukeln sie oft so sehr, dass sie ihre Exuvie verlieren, die sie beim gesamten Schlupfvorgang normalerweise zum Halten brauchen. Sie können während der entscheidender Phasen herunterfallen und haben dann keine Möglichkeit mehr zur Entwicklung.
Die meisten Individuen konnte ich deshalb an Binsen beobachten. Die Höhe lag bei ca. 50 bis 70 cm über dem Boden.

Röhricht vom Vorjahr ist oft nicht vorhanden aber ein idealer Schlupfplatz. Wenn es an der Wasserlinie wächst, klettern die meisten Larven 70 bis 160 cm hoch. Sie können sich an ihm sehr gut festhalten so dass der Aufstieg deshalb weniger mühevoll ist. Röhricht hat außerdem den idealen Durchmesser für die Beine der Falkenlibelle. Es federt nicht so gut wie Binsen ab, da es stabiler ist. Dieses Abfedern verbessert sich je höher sie klettern, denn weiter oben sind die abgestorbenen Röhrichthalme elastischer und federn damit optimal ab. Ein großer Vorteil liegt auch darin, dass ein Verbiss durch Ameisen viel geringer ist und so gut wie nicht stattfindet.

Cordulia aenea

Schilf wird in der Regel weniger bevorzugt. Abgestorbenes Schilf ist sehr spröde und kann leicht durch die Einwirkung des Windes umknicken und ins Wasser fallen. Die Larve kann sich zwar sehr gut festhalten, da die Klauen gut eingreifen können. Sie schlüpfen daher auch in einer Höhe von 70 cm und mehr. Da sich Schilf aber sehr fest und unbeweglich im Wind verhält, hat es keine federnde Wirkung. Die Gefahr bei Wind ist hoch, dass die noch nicht ausgeprägte Libelle ins Wasser fällt oder die Flügel zusammenkleben. Durch starkes hin und her schütteln oder anschlagen an das Schilf können Risse entstehen, durch die Hemolymphe während der Schlupfphasen austreten kann, so dass die Libelle Probleme z.B. mit der Flügelprägung bekommen kann.

Gras wird nur für in der Vegetation umherirrende Larven als Notlösung verwendet. Sie schlüpfen oft nur in 10 bis 20 cm Höhe, wo die Gefahr groß ist von Ameisen entdeckt und zerstückelt zu werden.

Das ideale Entwicklungsgewässer für die Falkenlibelle besitzt gut besonnte Ufer: Da sie als eine der ersten Arten schlüpft, die Sonne also nicht so lange scheint wie im Sommer, hat sie eine kurze Schlüpfzeit von in der Regel unter 3 Stunden. Im Gegensatz zum Vierfleck oder der Blaugrünen Mosaikjungfer, aber auch der Glänzenden Smaragdlibelle, die eher eine Schlupfzeit von 4 Stunden benötigt, geht man von normalen klimatischen Schlupfbedingungen aus.

Wind: Hier wäre noch zu erwähnen, dass die Windverhältnisse eine sehr wichtige Rolle für viele Prozesse spielen. Er ist oft der Taktgeber um eine neue Schlupfphase einzuleiten. Durch die Verdunstung hilft er der Larve beim Austrocknen und Härten. Leichter Wind ist ein Beschleuniger. Absolute Windstille ist deshalb nicht ideal, vor allem bei kühlen Temperaturen. Zu starker Wind kann aber auch Schäden verursachen.

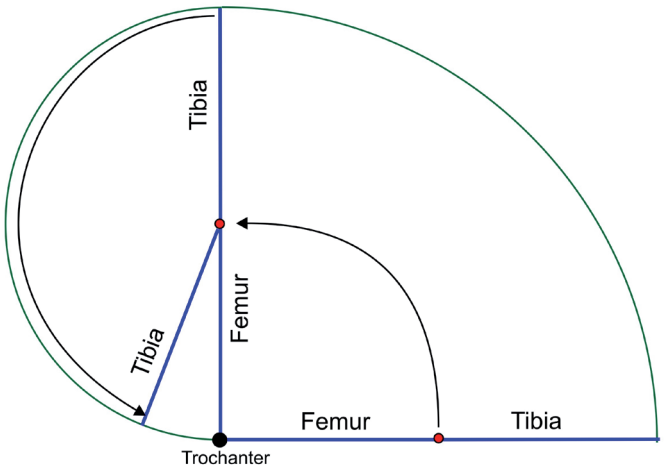
Die Larve klettert aus dem Wasser

Die Larven stellen einige Tage vor ihrer Verwandlung das Fressen ein. Unter der Larvenhaut bildet sich durch Umwandlungsprozesse das bereits fertige Imago in geknitterter Form. Zum Ende dieser Phase öffnen sich (Libellen-BW 1) die Stigmen, wobei nach meinen Beobachtungen die Stigmen auch Wochen und Monate davor bereits Luftblasen abgeben. Ich habe das im „Libellenbrief 1“ bereits beschrieben. Die Larven strecken Kopf und Thorax aus dem Wasser und beginnen atmosphärischen Sauerstoff aufzunehmen. In dieser ersten Phase der Umwandlung wird die Enddarmatmung eingestellt. Sie müssen dann in absehbarer Zeit schlüpfen, da sie in diesem Fall nur noch kurze Zeit unter Wasser existieren können. In kleinen Tümpeln kann man beobachten, wie sie an Pflanzenstielen sitzen und den Kopf aus dem Wasser strecken. Ich konnte Aufnahmen von Aeshna cyanea machen, wie sie mit dem Kopf nach unten am Schilf klammerten und die Abdomenspitze aus dem Wasser hielten. Auch an Substrat das auf der Wasseroberfläche liegt, kann man sie beobachten, wie sie unterhalb von Pflanzenstielen sitzen und das Abdomenende aus dem Wasser halten um zu Atmen halten.

Wie bereits erwähnt, klettert die Larve frühestens am zweiten Tag einer Schönwetter-Periode aus dem Wasser. Dies fiel mir schon seit Jahrzehnten auf. Wenn es Ende April kühl und regnerisch war, sich dies bis zum 3/4. Mai hinzog, am 5 Mai eine Schönwetter-Periode begann, dann konnte ich am 6. und 7. Mai mit Sicherheit *Cordulia aenea* beim Schlüpfen beobachten. Die Erklärung lag sicher darin, dass sich die Larven ab dem 5. Mai erst auf die Luftatmung umstellen mussten und dann am nächsten Tag erst schlüpfen konnten. Schwieriger ist es, wenn das Wetter unregelmäßig wird. Dann kann man bei kleinen Populationen die Schlupfzeiten schlechter bestimmen. Bei großen Populationen gibt es eine gleichmäßigere Verteilung. Hat die Larve sich entschlossen zu schlüpfen, dann kann der Aufstieg am passenden Schlupfhalm sehr mühevoll sein.

Die Larve klettert zielstrebig an einem Halm nach oben, macht aber ab und zu eine Pause. Die langen Beine, vor allem die des mittleren Beinpaares greifen weit aus. Dies hat den Vorteil, dass sie eine nebenstehende Binse noch mit einbeziehen kann, so dass die Larve einen besseren Halt findet, aber auch Schwankungen die durch den Wind entstehen gedämpft werden.

Bewegungsmuster der Beine:



Ohne Massage geht es nicht

Larven führen vor der Emergenz grundsätzlich einige Massagen durch. Normalerweise klettert die Larve an ihren Schlupfort hoch und macht dabei ab und zu eine Pause. Hat sie die ideale Stelle gefunden, führt sie dort Massagen durch und schlüpft danach. Bei schlechtem Wetter, wenn eine Larve herunterfällt und noch einmal hochklettern muss, also wenn zwischen dem Zeitpunkt, aus dem sie endgültig aus dem Wasser klettert und sich platziert, fallen diese Selbst-Massagen besonders ausführlich aus.
Es gibt verschiedene grundsätzliche Muster bei Massageübungen:
- Die Abdomenkrümmung, die sich wiederum in eine rostrale und kaudale Haltung unterteilt.
- Die Massage der Beine.
- Ab und zu ruckartige Bewegungen.
- Symmetrische oder asymmetrische Haltungen der Beine
- Aufblähen der Flügelköcher.

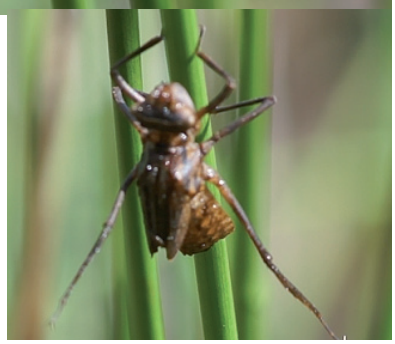
Der Hinterflügel schimmert oft heller als der Vorderflügel durch.

Die Larve klettert bereits in einer starken rostralen Haltung (nach vorwärts gerichteter Effekt - Areaktionslehre 2010). In dieser Ausrichtung kann sie nicht schlüpfen.

Es gibt zwei grundsätzlich verschiedene Krümmungsmuster. Bei der rostralen Haltungsstruktur wird eine Krümmung nach vorne (nach rostral = mundwärts) entwickelt. Bei der kaudalen Haltung dagegen nach rückwärts (kaudal = schwanzwärts).
Auch beim Menschen spielen kaudale und rostrale Haltungsmuster in den einzelnen Entwicklungsphasen vom Kleinkind bis zum Erwachsenen eine Rolle. Jedoch zeigen sie sich nicht durch eine deutlich gekrümmte Haltung aus, vielmehr durch einen Konzentrationsimpuls, wobei eine geringfügige Differenz zwischen sensiblen und motorischen Impulsen durch eine einseitige Konzentrationsausrichtung entwickelt wird und die Phasen, wie auch charakterliche Eigenschaften daraus gefördert werden. Auch bei allen Säugetieren ist dies so.

Larve in kaudaler Haltung. Oft wechseln rostrale und kaudale Ausrichtungen in schneller Abfolge.

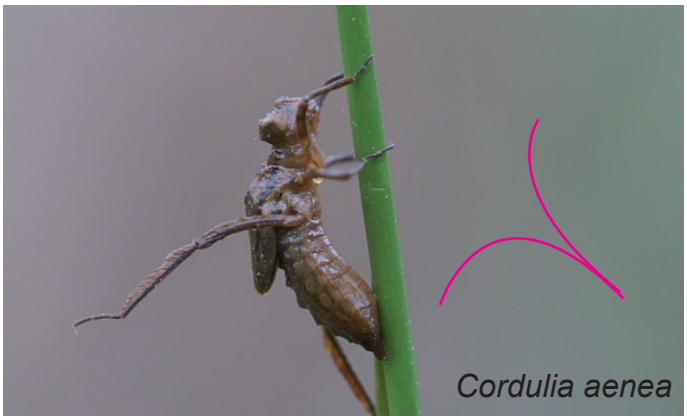
Dieses Krümmen hat sicher zwei Ursachen. Einerseits soll die alte Larvenhaut gelockert werden. Andererseits übt die Larve die *kaudalen* und *rostralen* Haltungsmuster eine, denn auch die Schlupfphasen stellen vermeintlich einen ständigen Wechsel zwischen diesen beiden Haltungspositionen dar, wie wir später noch sehen werden. Nach jeweils kurzen Ruhepausen beginnt die Larve mit verschiedenen Massageübungen. Einerseits wird sie damit die alte Haut der Beine zu lockern, andererseits müssen die Beine, die in der Larvenhaut stecken, elastisch gemacht werden. Sie müssen später durch das Gelenk geschoben werden, das oft einen Winkel kleiner als 30° besitzt.



Larve führt regelmäßig Massagen durch. Deutlich sind die langen Beine der Falkenlibelle zu erkennen, die für diese Art typisch sind.

Die Massageübungen einer Larve können sehr verschieden in ihrer Intensität ausfallen. Gerade die Beinübungen können intensiv sein oder nahezu wegfallen. Die Bedingungen sind sehr verschieden. Bei warmen Temperaturen, Sonnenschein und kurzen Entfernungen, welche die Larve zur Schlupfstelle zurücklegt, vermindern sich diese Übungen und werden oft nur auf die erst rostrale und dann kaudale Haltung reduziert.
Je länger eine Larve braucht um den Schlupfplatz zu erreichen oder wenn sie von der Binse fällt und neu hochklettern muss, werden diese Massagen ausführlicher durchgeführt. So ist ersichtlich, dass besonders ein Festkleben der austrocknenden Außen-Hülle vermieden werden soll.

Eine Larve, die bei Regen aus dem Wasser geklettert ist. Die hintere Hälfte des Abdomen ist rund angeschwollen. Aus dieser Situation heraus kann sie nicht schlüpfen. Das letzte Beinpaar weißt einen exakten Hydrowinkel von 104,47° auf. Der Hinterflügel ist noch nicht angeschwollen.



Bei Regenwetter verzögern sich die Prozesse und es kommt zu einer stärkeren Massage und einer längeren rostralen Haltung. Das letzte Bein wirkt bereits etwas mehr gebogen. Die Larve bildet auf dem Bild zwei Krümmungen aus. In der Regel werden die Beine nur in der rostralen Krümmung so nach hinten gestreckt.

Die Larve hat ihren festen Schlupfplatz gefunden oft kommt es zu ruckartigen Bewegungen oder Aufwippen, bei der die ganze Larve durchgeschüttelt wird. Dies könnte daran liegen, dass die Larve noch Luft einsaugt. Sie wirkt nun stärker aufgebläht als zuvor.
Dann beginnt der eigentliche Schlupfprozess. Der Abdomen ist fast gerade ausgerichtet. Sie beginnt mit dem Abdomen zu pumpen, wobei eine Streckung des Kopfes und des Abdomen gleichzeitig wie eine Ziehharmonika wirkt. Dieses Abdomenpumpen endet mit einem starken Druck auf die Flügelbasis. Die Flügelköcher werden angehoben und es erfolgt eine kurze Pause. Das Pumpen beginnt von neuem usw.

Hier erkennt man das Aufdrücken der Flügelbasis und das Spreizen der Flügelköcher, das in Intervallen stattfindet.
Das Abdomen ist unterseits (ventral) flach, da die Larve seitlich in den Pleurit-Strang Lymphe aufbaut. Der Köcher des Hinterflügels ist angeschwollen und wird hell, da die feinen Flügelstrukturen durchschimmern, die nun weiß werden. Die Augen schwellen an und werden hell.
Gleichzeitig beginnt eine starke Austrocknung des dorsalen Thorax, damit die Haut dort leichter gesprengt werden kann. Trockene Haut bricht leichter als feuchte.

Pleurit-Strang und Arbeit in der Fangmaske

Sympetrum danae

Die Larvenhaut von Cordulia aenea ist nicht besonders durchsichtig, deshalb nehme ich Szenen der Schwarze Heidelibelle (Sympetrum danae) zur Darstellung.
Bevor die Haut der Larve aufspringen kann, beginnt die Larve Hämolymphe in die Seitenkammern (Pleurite) des Abdomen zu verlagern. In dieser Phase wirkt die Larve von oben gesehen breit und löffelförmig. Von der Seite gesehen wirkt sie flach. Im Bild oben sieht man leicht grünlich lateral am Abdomen im Pleurit die Hemolymphe durchschimmern. Im unteren Bild ist sie ebenfalls sehr deutlich zu erkennen. Die Hämolyphe wird zurückgehalten, denn sie wird später zum Prägen der Augen und Flügel verwendet.

Schwarze Heidelibelle

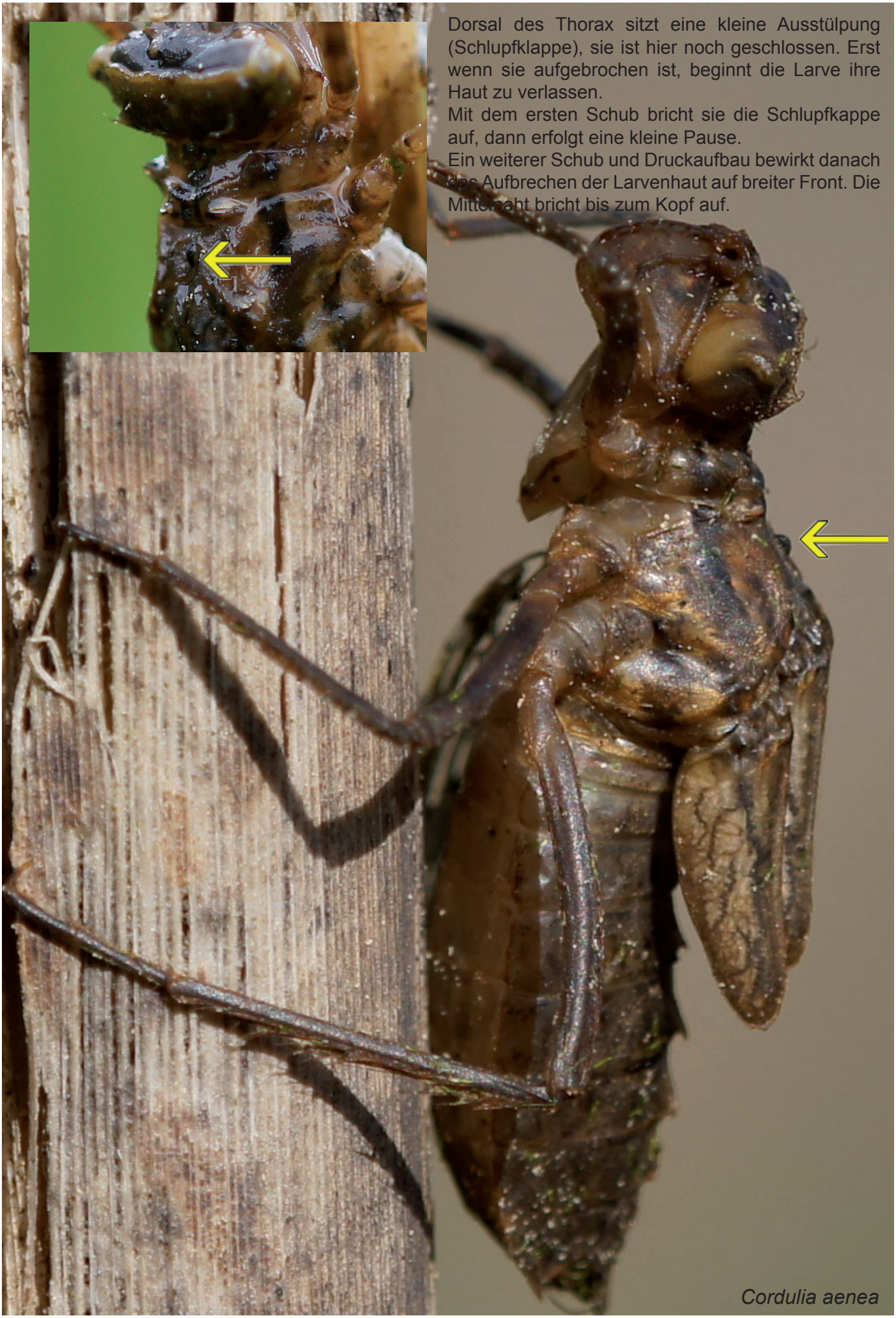
Nach der Verlagerung der Hämolymphe pumpt die Larve Luft in den Abdomen. Sie schwillt immer mehr an. Die Larvenhaut ist weitgehend Luftdicht, so ist auch zu vermuten, dass die eingepresste Luft auch dazu verwendet wird, die alte Haut von der neuen deutlich abzugrenzen. In diesem Stadium ist auch bei Gegenlicht gut zu erkennen, wie sie an der Fangmaske arbeitet und die Unterlippe ständig zurückzieht.

Schwarze Heidelibelle

Die abgebildete Larve von *S. danae* ist mit Ihrer Schlupfhaltung noch nicht zufrieden. Die Winkelstrukturen passen nicht, so versucht sie eine besser Ausrichtung zu finden. Im unteren Bild hat sie diese Idealhaltung eingenommen. Dabei wird die Konzentration aller Beine auf einen Punkt gelenkt. Diese Haltung basiert auf der Grundlage der Hydrowinkel-Konstruktion. Sie stellt eine Schlupfhaltung dar, die später noch eingenommen wird. Da sie die Schlupfphase aus dieser Haltung heraus beginnt, kann sie später verkürzt werden.
Ich werde darauf an anderer Stelle noch genauer eingehen.

Die Schwarze Heidelibelle hat die richtige Schlupfstellung gefunden und bläht sich mit Luft auf, sie verliert ihre vorherige Form.

Exuvie einer Falkenlibelle. Auch sie findet man oft mit Beinstellungen, die auf einen Punkt zeigen. Voraussetzung ist, dass sie an einem einzelnen Halm schlüpfen.

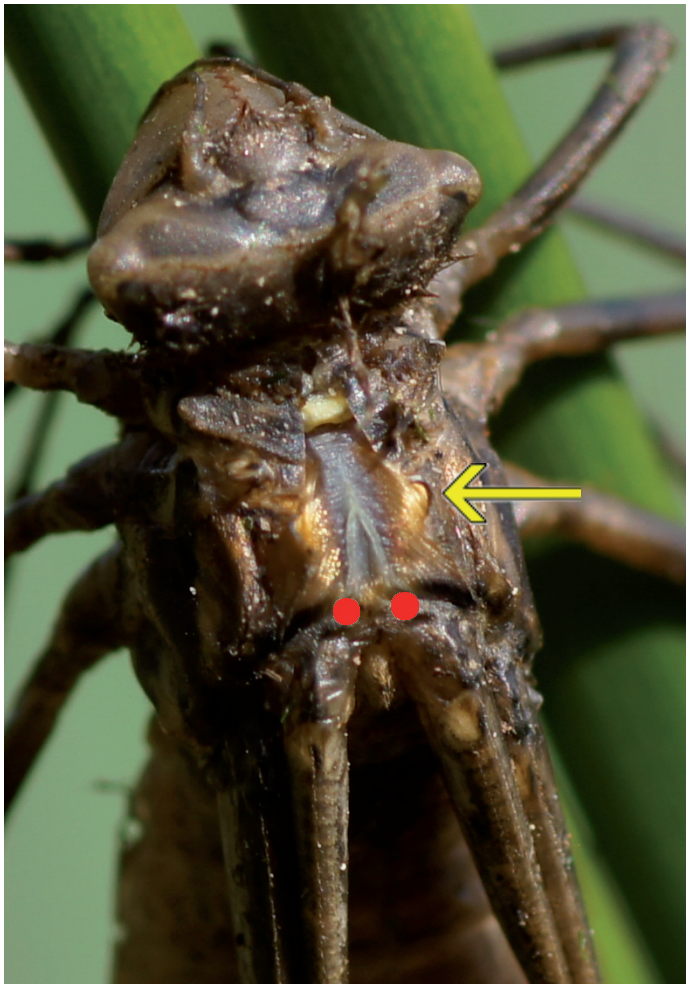


Dorsal des Thorax sitzt eine kleine Ausstülpung (Schlupfklappe), sie ist hier noch geschlossen. Erst wenn sie aufgebrochen ist, beginnt die Larve ihre Haut zu verlassen.
Mit dem ersten Schub bricht sie die Schlupfkappe auf, dann erfolgt eine kleine Pause.
Ein weiterer Schub und Druckaufbau bewirkt danach das Aufbrechen der Larvenhaut auf breiter Front. Die Mittelnaht bricht bis zum Kopf auf.

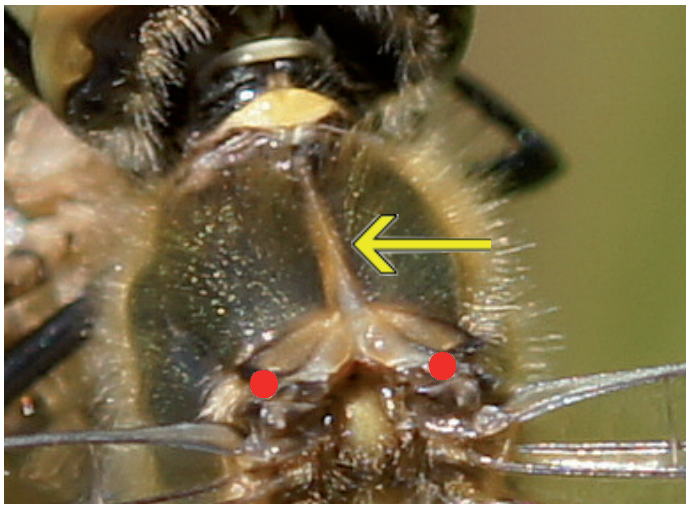
Cordulia aenea

Das Aufbrechen an dem dafür vorgesehenen Bruchpunkt (Schlupfmarke) wird durch mehrmaliges Pumpen hervorgerufen.

Danach bricht die Larvenhaut an einer Bruchnaht weiter auf. Der Metathorax wird in Intervallen mit Pausen als erstes herausgedrückt. In diesem Stadium erkennt man deutlich die Knitterstruktur des darunter liegenden Brustkorbes. Diese Knitterstruktur bildet eine Spitze exakt an der Bruchstelle, an der sich die Schlupfmarke befindet.



Die Brust dehnt sich zunehmend aus. Die Knitterstruktur verschwindet langsam. Was aber erwähnenswert ist: Oberhalb des Bruchpunktes dehnt sich der Metathorax parallel zur Körperachse, während unterhalb eine um 90° versetzte seitliche Ausrichtung erfolgt. Die Flügelbasis wird auseinander geschoben.



Man kann die Entwicklung an einer bereits ausgeformten Libelle betrachten. Gelber Pfeil: ursprünglicher Bruchpunkt, an dem die Schlupfklappe lag. Rote Punkte: nach außen entwickelte Verschiebung der Flügelbasis.

Bei dieser sich in der Schlupfphase befindlichen Schwarzen Heidelibelle *(Sympetrum danae)* ist der Verlauf des unter der Schlupfklappe befindlichen Dreiecks der Flügelbasis zu erkennen. Es triftet hier seitlich auseinander, im unteren Bild sieht man die Knitterstruktur des Thorax.

Grosser Blaufpfeil - Larve - sie wird erst im nächsten Jahr schlüpfen.

Auch von der Seite gesehen kann man die Schlupfklappe bei der Schwarzen Heidelibelle sehr gut erkennen.

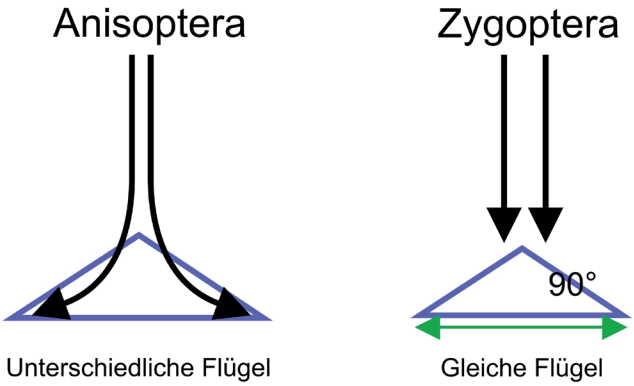
Hier stellt sich die Frage, ob an Larven bereits diese Schlupfklappe erkennbar ist. Hierzu habe ich links unten eine noch nicht schlupfreife Larve des Großen Blaupfeils, durch die Wasseroberfläche fotografiert, abgebildet. Schon an den kurzen Flügelköchern ist klar, dass sie noch nicht schlupfreif ist. Sie besitzt noch keine Schlupfklappe.
Rechts dagegen ist der Rücken einer Larve der Schwarzen Heidelibelle abgebildet, welche die letzte Häutung schon hinter sich hat. Bei ihr ist die dunkle Schlupfklappe deutlich sichtbar.

Schwarze Heidelibelle - Larve letztes Stadium Das Emergenz-Dreieck (Stigmen und Flügelansatz) ist gut sichtbar.

Becherjungfer, bei Reith im Winkel vor dem Schlupf

Federlibelle, ein bereits geschlüpftes Weibchen

Bei Kleinlibellen gibt es einen deutlichen Unterschied. Wie man bei der kurz vor dem Schlüpfen dargestellten Großen Becherjungfer erkennen kann, stehen die Schlupfklappen bereits bei der Larve weit auseinander und liegen links und rechts an der Basis des Flügeldreiecks. Dieses Dreieck ist in dieser Phase bereits ausgeprägt, ganz im Gegensatz zu dem der Großlibellen. Die Frage ist, ob dieses Merkmal bei den einzelnen Kleinlibellen unterschiedlich ist und zumindest bei einzelnen Arten als Bestimmungsmerkmal dienen könnte. In diesem Jahr konnte ich das Bruchmuster noch nicht eindeutig klären.



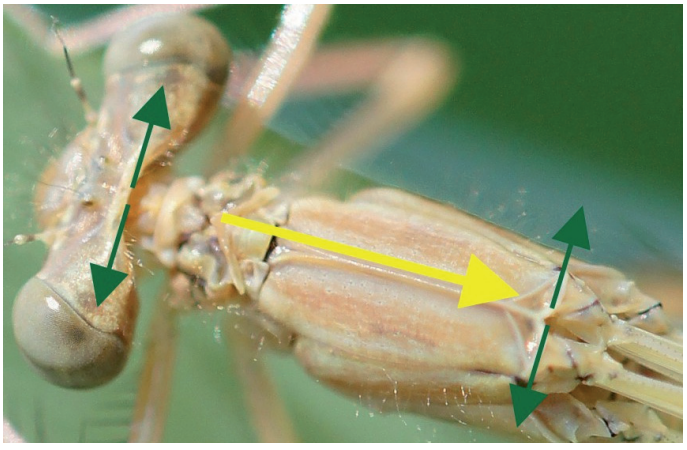
Unterschiedliche Flügel

Gleiche Flügel

Kleinlibellen haben einen längeren gestreckten Mesothorax als die Großlibellen. Sie benötigen mehr Platz, um ihn in geknitterter Form in der Larve unterzubringen.
Zudem ergeben sich daraus zwei verschiedene Konzentrationsmuster, die mit der Flügelstruktur im Zusammenhang verstanden werden können. Die Flügelausprägung der Kleinlibellen erfolgt durch eine lineare, geradlinige Konzentration, bei den Großlibellen beschreibt die Konzentrationsausrichtung der Vorderflügel einen Bogen.
Evolution durch Konzentrationsmuster ist eines der Themen, die mich immer wieder beschäftigen. Gehen wir rein hypothetisch davon aus, dass Konzentrationsmuster in einem Zusammenhang mit der Form und Ausprägung einer Art stehen, dann wird auch verständlich, dass solche Momente wie das Aufbrechen in ein neues Leben der Libellen, feste Eingravierungen auch in ihr späteres Leben bewirken.
Anisoptera entwickelt durch die vorgegebene Ausdrehung der Flügelbasis einen Spin in der Konzentration, der bereits in der Larve vorhanden sein musste, sonst hätte sich der Thoraxbereich so nicht vorbilden können.

Blaugrüne Mosaikjungfer

Auch muss hier die Frage erlaubt sein, ob sich die Augenstellung aufgrund solcher Muster entwickelt hat, ebenso die Struktur der Flügel.
Der Knitterstruktur des Thorax glättet sich nach dem Aufbrechen gleichzeitig in zwei Richtungen, nach hinten und zur Seite hin.
Die Struktur der Flügel arbeitet auch später in dieser 90° versetzten Ausrichtung. Die Vorderflügel sind für den Vortrieb und die Hinterflügel für den Auftrieb dominant.

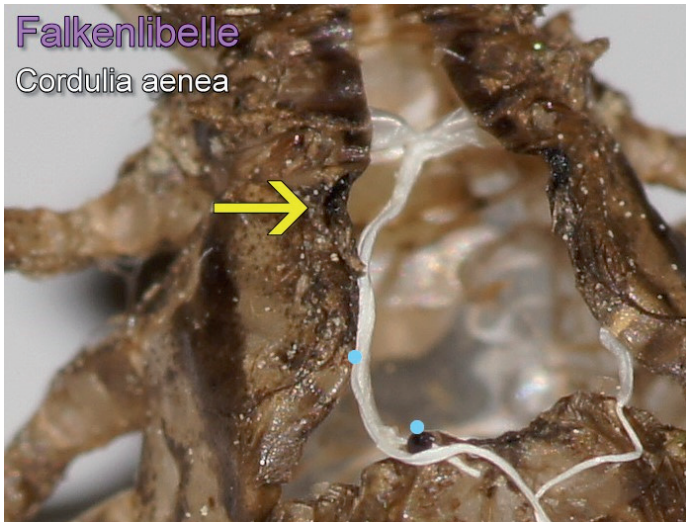


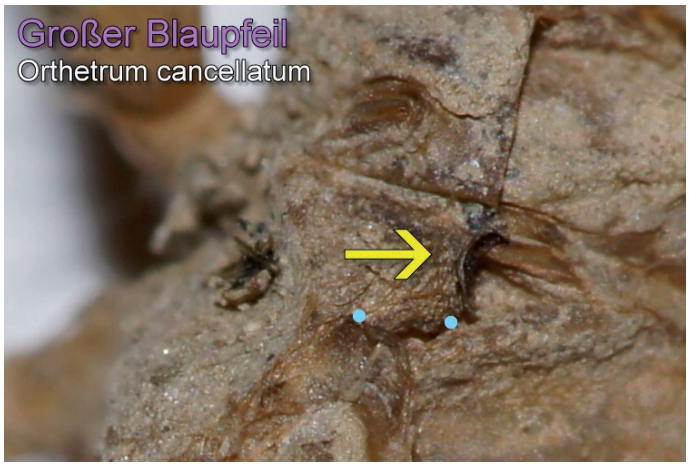
Blaue Federlibelle

Dieses ist bei den Kleinlibellen ganz anders. Sie prägen ihren Mesothorax parallel linear aus. Das Flügeldreieck ist bereits vorhanden. Die Flügel sind ebenfalls linear, also gleich ausgerichtet, Vorder- und Hinterflügel sind nahezu gleich. Die Augen sind weit voneinander getrennt. Um 90° gedrehte Konzentrationsstrukturen wirken unabhängig voneinander. Bei den Grosslibellen sind die Abläufe verbunden. Flussjungfern bilden eine Ausnahme, sie haben auch ein anderes Schlupfmuster.

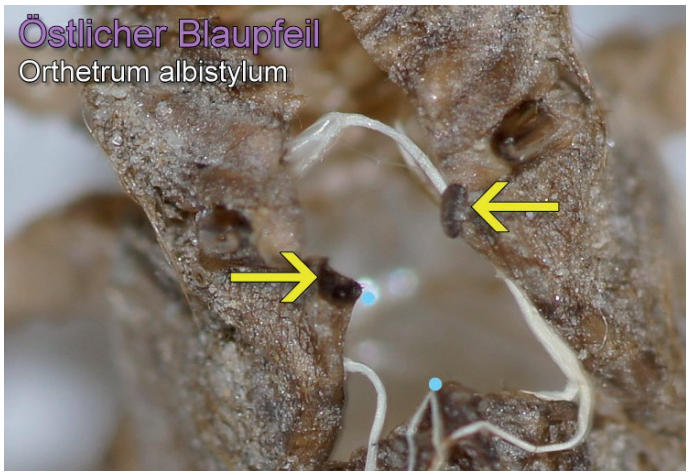
Die Schlupfklappen bei den Exuvien verschiedener Arten.

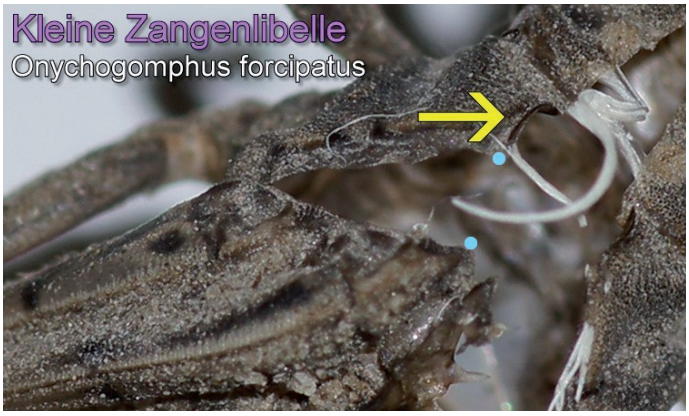
Bei allen Exuvien lässt sich die Schlupfklappe leicht erkennen. Sie scheinen von Art zu Art unterschiedlich zu sein und könnten bei manchen Arten eventuell zur Bestimmungshilfe mit den bekannten Merkmalen herangezogen werden.
Im folgenden habe ich einige Exuvien als Beispiel dargestellt. Um aber deutliche Unterschiede festzustellen, müssten noch ausführliche Untersuchungen mit großen Serien vorgenommen werden.



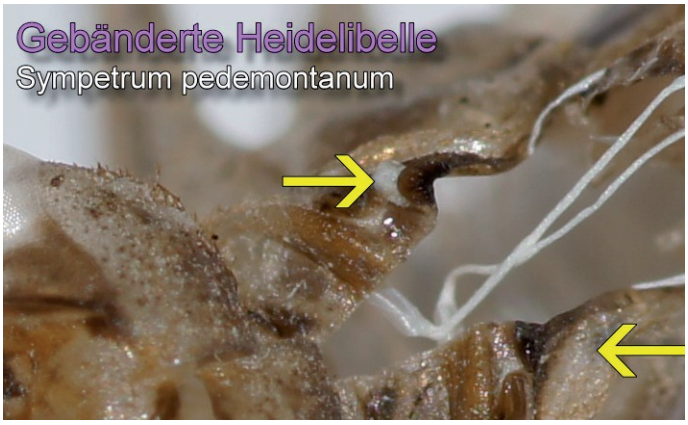


Beim Großen Blaupfeil ist die Schlupfklappe etwas größer als beim Östlichen Blaupfeil.



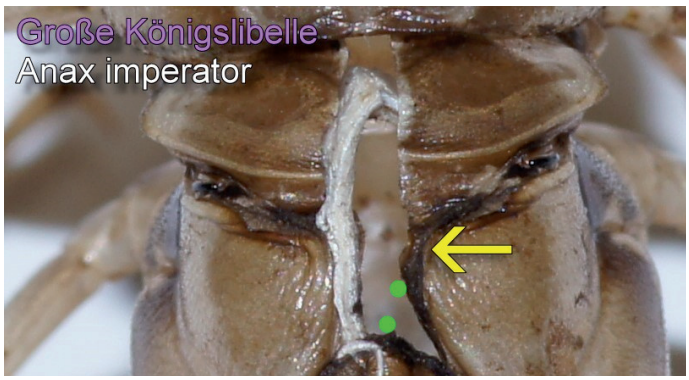

Kleine Zangenlibelle
Onychogomphus forcipatus

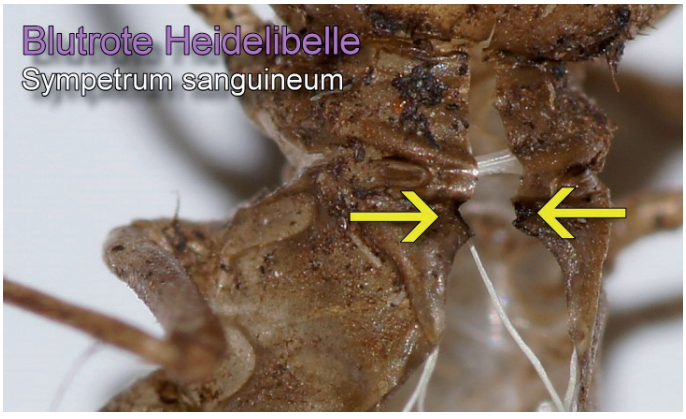
Blaugrüne Mosaikjungfer
Aeshna cyanea

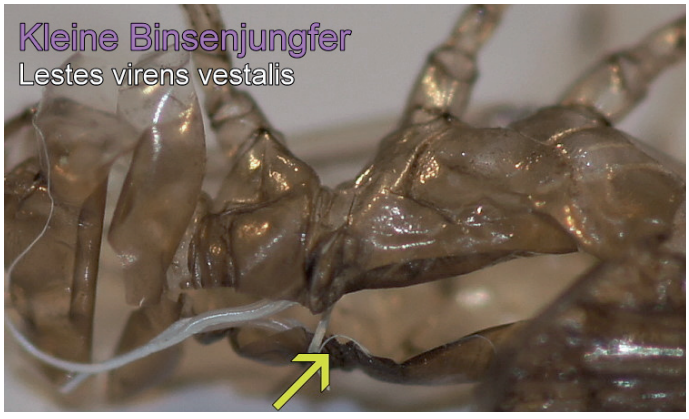

Gebänderte Heidelibelle
Sympetrum pedemontanum

Braune Mosaikjungfer
Aeshna grandis

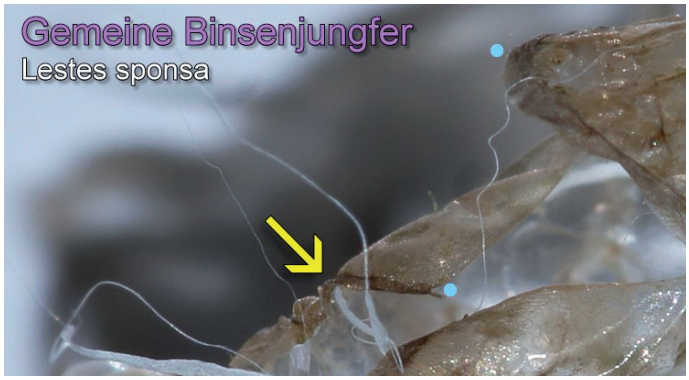
Große Heidelibelle
Sympetrum striolatum


Große Königslibelle
Anax imperator

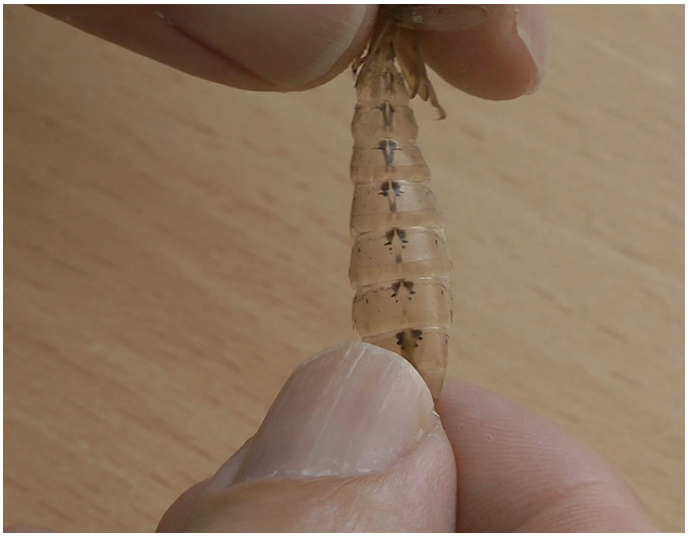

Blutrote Heidelibelle
Sympetrum sanguineum


Kleine Binsenjungfer
Lestes virens vestalis

Schwarze Heidelibelle
Sympetrum danae


Gemeine Binsenjungfer
Lestes sponsa

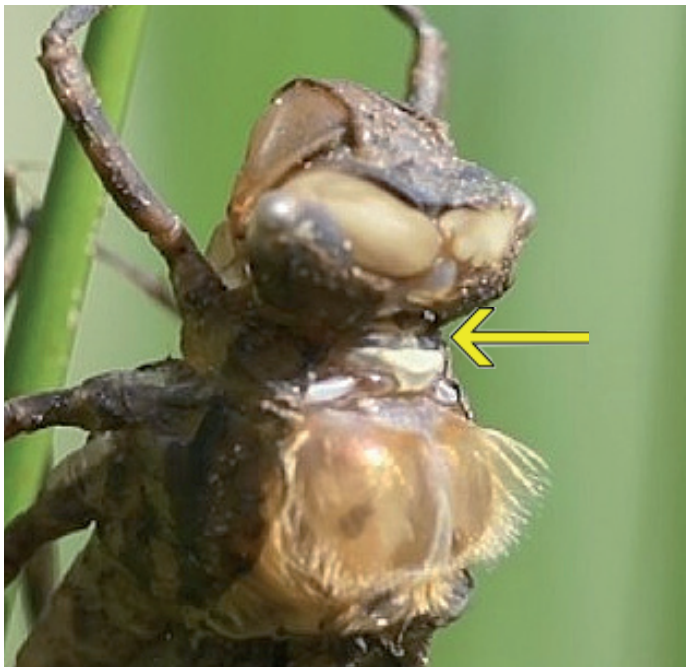
Warum benötigen die Larven eine Schlupfklappe? Normalerweise kennt man die Exuvien als sehr empfindliche und leicht vom Wind verwehbare Häute, da sie meist trocken sind.
Wenn man wie auf dem nächsten Foto eine noch feuchte Larvenhaut zu dehnen versucht, dann wird man sehr schell feststellen, dass sie sehr stabil sein kann. Viele Libellen, besonders Mosaikjungfern schlüpfen sehr früh am Morgen und sind oft mit Tau bedeckt. Nachts kühlt es ab und schlupfbereite Larven werden durch den Tau ständig benässt. Die Larvenhaut ist dann sehr stark aufgequollen und wirkt dick und elastisch wie ein Gummihandschuh. Die Larvenhaut, unter der sich die bereits fertig ausgeprägte Larve befindet muss absolut wasserdicht sein. Ein Aufbrechen der Nahtstellen wäre nicht möglich, zumal durch eine Abkühlung bei Regen die Prozesse und der Druck gehemmt und verzögert sind. Ein Schlüpfen wäre so nicht möglich. Die Schlupfmarke stellt eine Klappe dar, die mit weniger Druck oder leichter Spannung geöffnet werden kann. Sie ist eine Garantie für den Schlupferfolg, auch unter schwierigen Bedingungen.



Eine noch feuchte Exuvie einer Braunen Mosaikjungfer ist nach 24 Stunden immer noch extrem dehnbar, da sie in einem verschlossenen Gefäß aufbewahrt wurde.

Der Thorax ist nun aufgebrochen

Die Brust schiebt sich immer mehr mittels Pumpbewegungen aus der Exuvie. Dabei beginnt die Haut über dem Kopf aufzubrechen. Augen und Brustkorb werden gleichermaßen aufgepumpt.

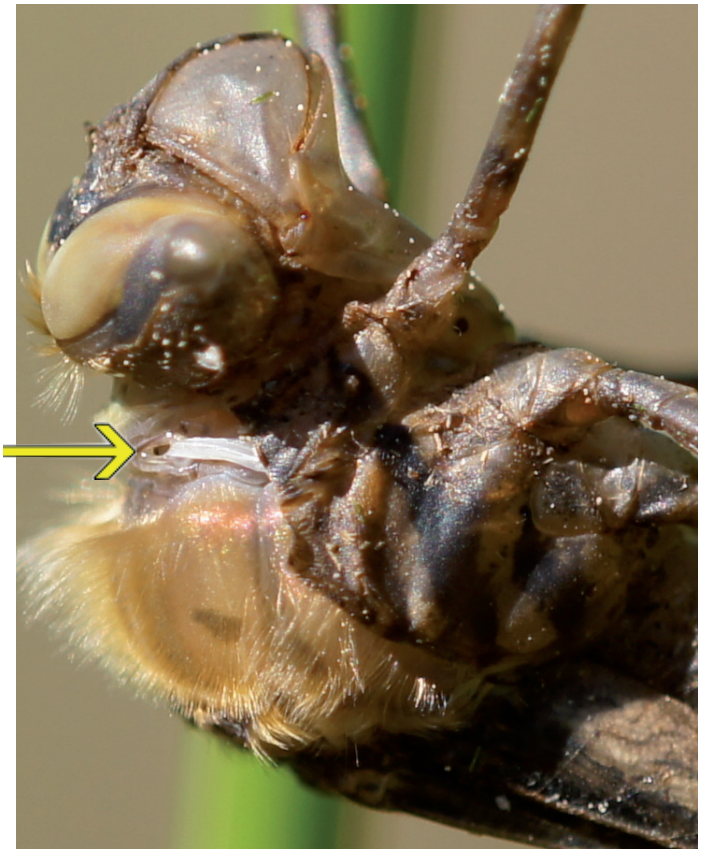


Nach der Ausprägung des Thorax wird Flüssigkeit in den Kopfbereich gepumpt. Die Augen beginnen sich auszuprägen. Nahezu zusammenhängend werden die Beisswerkzeuge und die Fühler gehäutet.
Segellibellen haben dorsal der Vorderbrust (Pronotum) feine dünne und durchsichtige Häute, die bei jedem Pumpvorgang aufgebläht werden (Pfeil) und als Puffer dienen. Beim Vierfleck wird dies noch deutlicher. Diese Häute könnten dazu dienen, einen Druckausgleich zu schaffen und die Druckverhältnisse zu begrenzen und Schädigungen zu vermeiden. Nach einem starken Pumpvorgang wird immer wieder eine Pause eingelegt. Oder haben sie eine andere Funktion? Wir werden noch sehen.

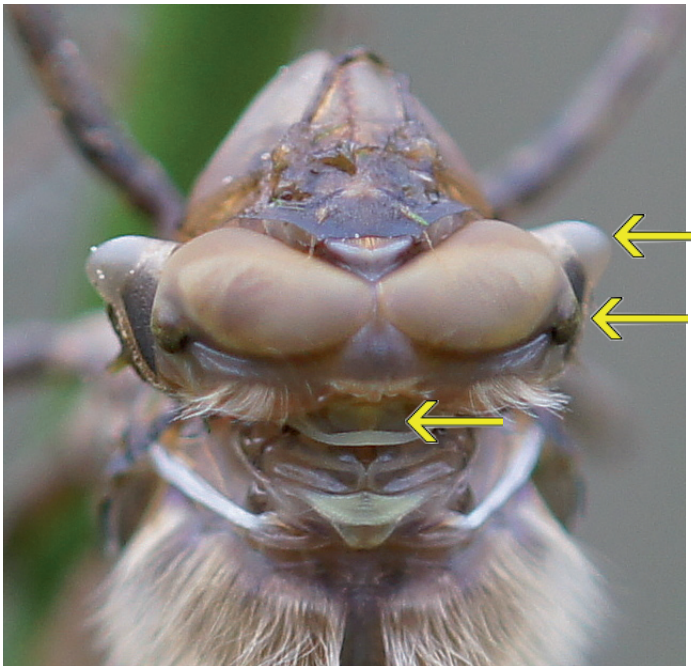
Eingesogen

Aufgebläht

In dieser Phase besteht die große Gefahr, dass durch einen Kälteeinbruch wie zum Beispiel durch Regen eintreten, der Schlupfprozess so unterbrochen wird, dass die Libelle nicht mehr schlüpfen kann. In allen anderen Phasen kommt es nur zu Verzögerungen.
Dieser Schlupffehler ist eindeutig, da der Thorax bereits ausgefärbt ist und die Libelle immer noch in der Exuvie steckt.



Die angehende Libelle hat nun begonnen die Tracheenhäute, die durch den ganzen Körper laufen, heraus zu ziehen. Sie sind an die alte Larvenhaut fest angehaftet. Dort wurden die Stigmen vor dem Schlupf verschlossen. Man sieht den starken Druck, den diese Häute aushalten müssen, aber auch wie elastisch sie sind, solange sie noch feucht sind.



In diesem Bild erkennt man den Teil des Auges, der außerhalb lag und nun wie ein kleiner Sack über den Hinterrand des Kopfes liegt. Dieser Bereich wird erst am Ende der Augenprägung endgültig ausgeformt. Diese Augenzone dient wahrscheinlich dazu die endgültige Augenform festzulegen. Da bei der Larve dieser Teil schon fertig ausgeprägt war und benutzt wurde, benötigt er später den stärksten Druck, um sich um zu formen.
Man sieht bei dieser Szene gut, den Ballon vorderhalb des Prothorax, der sich regelmäßig aufbläht und dann wieder einzieht. Im Bild ist er eingezogen. Nicht geklärt ist, ob es sich um ein hydraulischen oder pneumatisches System handelt.

Großlibellen besitzen 4 Thorakalstimen, zwei dorsal zwischen Prothorax und Mesothorax und jeweils ein Stima lateral des Mesothorax. Hier sieht man eine lange dorsal austretende Tracheenhaut und die lateral das Thorax befindliche Tracheenhaut ist ebenfalls gut zu erkennen, da sie weiß ist. Die Atmung der Libellen erfolgt über dieses Tracheensystem, durch Diffusion.

Herausziehen der Beine

Mittleres Beinpaar eingezogen

Diese Phase ist für die Libelle sehr anstrengend, denn sie zieht in kurzen Abständen kontinuierlich die Häute der Tracheen, die Beine und die Flügel aus der Exuvie. Beim Herausziehen der Beine entwickelt die angehende Libelle einen Mechanismus durch den sie die Beine schonend herausziehen kann. Man muss bedenken, dass die Beine und Tarsen sehr weich und biegsam sind. Die Beine werden versetzt angezogen. Dazu bedient sie sich der noch weichen Coxa (Beinansätze an der Brust), sie wirken wie eine Saugglocke. Die Coxa wird abwechselnd paarig eingesogen. Beim Einziehen eines der Beinpaare werden die anderen herausgeschoben. Das Einziehen scheint ein aktiver Prozess zu sein, im Gegensatz zum Herausschieben, bei dem es sich um einen passiven Prozess handelt.
Damit aber die Beine nicht wieder in die leeren Beinhäute hinein gedrückt werden, haben Libellen bis ans Ende von Tibia und Tarsus (Klauen) kleine Borsten, die distal ausgerichtet sind, also immer vom Körper weg zeigen.
Dies dürfte der hauptsächliche Grund sein warum schlüpfenden Insekten, diese Borsten in dieser Ausrichtung besitzen.
Auch bei Spinnen (bei der Häutung), die gerade stehende Borsten (90°) an den Beinen haben, entwickelten einzelne große starke hydrogewinkelte Borsten mit distaler Ausrichtung.

Betrachten wir eine bereits geschlüpfte Falkenlibelle, lässt sich gut erkennen, dass die Borsten immer vom Körper weg (distal) zeigen. Die Borsten haben verschiedene Längen, das mag auch einen Grund zu haben. Die Libelle macht nach dem Aufbrechen des Thorax bis hin zum Herausziehen des letzten Beines ca. 60 Abdominalzüge (Schwarze Heidelibelle: Bei einer Beinlänge [drittes Beinpaar] von 14 mm wären dies 0,2 mm pro Zug). Das heißt, der Abdomen zieht sich so oft zusammen und führt dabei jedes mal eine Pumpbewegung aus. Die Abstände, in denen die Beine heraus gezogen werden, sind geringer als die Länge der Borsten am Unterschenkel (Tibia). Wären alle Borsten in dieser Länge, käme es zu einem hin- und her-rutschen der Beine. Deshalb ist es notwendig, dass die Libelle kürzere und längere Borstenhaare (Femur). So können sich die einen auch bei kurzen Zügen aus der ursprünglichen Larvenhülle herausziehen und verhaken, so dass ein zurück rutschen vermieden wird.
Wichtig scheint auch, dass die kurzen Borsten bei Großlibellen am Oberschenkel sitzen.

Auf diesem Bild ist das letzte Beinpaar eingezogen. Im Film kommt dies besser zur Geltung.
Die Mundwerkzeuge arbeiten nun sehr aktiv und bewegen sich ständig.

Vier Bilder aus einer Filmsequenz vom 8. Mai 2011 zeigen deutlich den Ablauf, wie sich die einzelnen Beine aus der alten Hülle ziehen.
Im ersten Bild zieht sich das dritte Bein ein und man erkennt, wie die Coxa nach innen gesaugt wird. Dann drückt sich sofort die Coxa wieder heraus. Kontinuierlich danach wird das zweite Bein in die Brust eingezogen, so dass sich die Coxa wiederum einsaugt. Auch sie drückt sich gleichsam wieder heraus und die Coxa des ersten Beinpaares saugt sich ein. Die Frage die hier im Raum steht, welcher Mechanismus kommt hier zur Geltung. Die Coxa beim ausgeformten Tier ist hart und nicht dehnbar. In dieser Situation ist sie aber extrem dehnbar. Zum Anderen kommt dazu, dass sich ein derartiger Bewegungsablauf durch Muskelkontraktion nicht erklären lässt. Es müsste ein Muskel Verwendung finden, der danach nicht mehr gebraucht würde. Meiner Meinung nach kann es sich nur um ein pneumatisches System erklären.
Betrachten wir auf Seite 16 die Blase, die am Prothorax sitzt, kommen wir zur Lösung dieser Frage. Denn ihr Aufblähen und Zusammenziehen läuft konform mit dem ersten Beinpaar. Die Larve muss zu jedem Beinsegment eine Luftkammer besitzen, in denen sie die Luft jeweils verschiebt.

Es besteht aber auch die Möglichkeit, dass es sich um ein hydraulisches System handelt. Untersuchungen diesbezüglich müssten noch erfolgen.

Sind die ersten und zweiten Beinpaare herausgezogen, wird dieser Mechanismus eingestellt und die Coxa nicht mehr bewegt. Sie härtet sich von un an aus. Nach einer Abkühlung z.B. durch Regen, sind diese Prozesse verlangsamt.

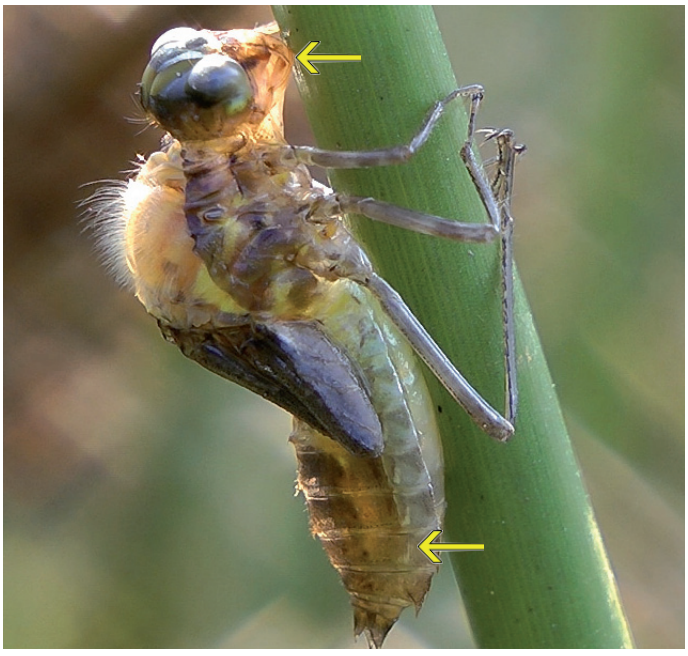
Durch die Einstellung des Zugmechanismus muss dieses durch die Streckung des Abdomen und eindrehen der Brust endgültig herausgezogen werden. Was bei der Falkenlibelle oft nicht so einfach erscheint, da das dritte Beinpaar bei ihr sehr lang ist.

Herausziehen der Beine

Ein Vergleich mit der Schwarze Heidelibelle in der Durchsicht.

Die Exuvie der Falkenlibelle ist wenig durchsichtig, so dass festgestellt werden kann, was in ihr während der Schlupfphasen geschieht.

Eine Filmaufnahme der Schwarzen Heidelibelle, die ich im Durchlicht der Sonne aufgenommen hatte, zeigt deutlich, dass bereits während der ersten Phase des Herausschiebens des Thorax aus der Larvenhülle, die Unterlippe aus der Fangmaske gezogen wird. Die Beißwerkzeuge arbeiten in diesem Stadium sehr intensiv. Sie bewegen sich ständig, um sich auszurichten.

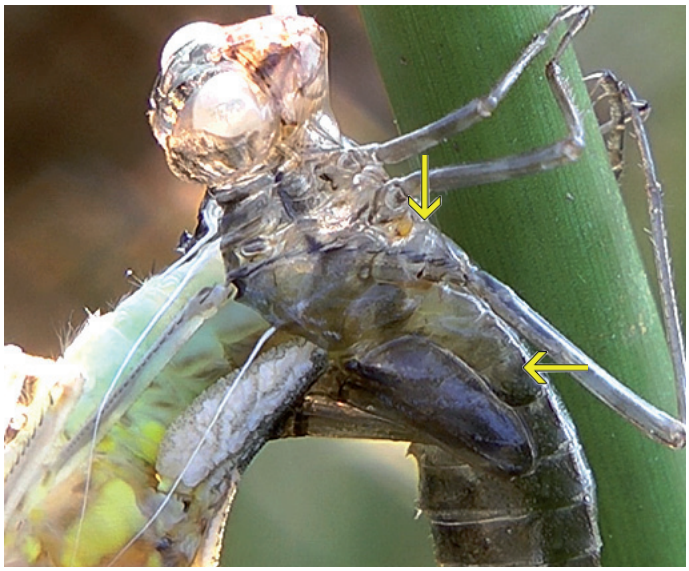


Durch die Gegenlicht-Aufnahme zeigt sich der Verlauf des Abdomenendes während der einzelnen Phasen. Die Pleurite sind deutlich zu erkennen und wirken durch die segmentale Einschnürung wie der Bewegungsapparat einer Schlange. Das Abdomen schiebt sich gleichmäßig aus der Abdomenhülle der Exuvie und kann dadurch nicht mehr zurückrutschen.

Darstellung des 10. Abdominalsegmentes, das sich bei jedem zusammenziehen des Abdomen nach innen schiebt. Deutlich sind die mit Lymphe gefüllten Pleuride zu erkennen. Bei der Schwarzen Heidelibelle haben viele Tiere eine grünlich gefärbte Hämolymphe, so kann man deren Verlauf gut erkennen.

Auch sieht man in dieser Filmaufnahme sehr gut die Häutung des Enddarms innerhalb der Exuvie, der mit gehäutet wird und als ein kleiner dunkler Schatten in der Exuvie verbleibt.

Die Pleurite dienen als Stabilisierung und wirken besonders dafür, dass die Libelle nicht aus der Larvenhaut fällt, und sich zusätzlich noch an der Unterseite des zweiten Exuviensegments fest verspreizen kann. In der Durchsicht sieht man deutlich den Verlauf des Abdomenendes.



Im Film sieht man ebenso gut den Verlauf der Beine, wie sie sich durch die leeren Beinhüllen der Exuvie ziehen und deren Borsten, die schwarz und deshalb gut sichtbar sind. Betrachtet man die Larvenhäute, wird erkennbar, dass sie die Länge aufweisen und bis zum Ende des Abdomen reichen.

Cordulia aenea

Beim Herausziehen der Beinpaare bringt sich die Falkenlibelle in eine kopfüber rückwärts nach unten hängende Lage. Nach dem ersten Beinpaar wird das zweite und danach das dritte Beinpaar befreit. Kommt es dazu, dass eine Klaue hängen bleibt, dann wird das dritte Beinpaar vor dem Ersten herausgezogen, was ernsthafte Probleme verursachen kann, das kommt aber selten vor. Sind alle Beine befreit, beginnt die Libelle mit deren struktureller Ausrichtung.
Die Beine sind beim Durchziehen durch die Larvenhaut extrem biegsam und elastisch, sie formen sich in wenigen Sekunden gerade aus.
Ein ständiges Rucken der Gliedmaßen bringt sie in die richtige Position, in der sie aushärten.
Die Härtung besteht aus mehreren Phasen, was den Schluss zulässt, dass nicht nur die Härtung der Beine, sondern auch eine Stabilisierung der Funktionen erreicht werden soll. Oft sind es schnelle ruckende Bewegungen aber meist ganz feine sensible Impulse, die ein ständiges korrigieren der Ausrichtung erfordert. Dabei spielen sicher auch Widerstände in den Gelenken eine wichtige Rolle, wie ich sie beim Effektortest (www.effektortest.de) beschrieben habe. In den Gelenken sitzen bei Säugetieren Rezeptoren, welche die Lage und Spannung der Muskelsehnen kontrollieren, damit es nicht zu einer Überdehnung kommt, aber auch die Spannung in der Muskulatur. Bei Insekten muss dieses System ebenfalls vorhanden sein und ein Härtungsmuster für bestimmte Verhalten eingravieren.

Fehlerhafte Schlupfentwicklung

Bei einer fehlerhafte Schlupfentwicklung, die ich fotografiert habe, hing bei einer Falkenlibelle eine Klaue des zweiten Beinpaares fest. Sie überging dies und stellte dadurch den *Pneumomechanismus* ein, was schwerwiegende Folgen für dieses Individuum hatte. Denn ab diesem Zeitpunkt kamen alle Prozesse durcheinander und die Libelle hatte keine Chancen mehr sich normal zu entwickeln.

Ein Bein vom zweiten Beinpaar hängt noch in der Beinhülle der Exuvie. Alle rechten Beine, sowie das linke erste Bein, befinden sich bereits in einer weit fortgeschrittenen Phase.

Auch wenn die Phase des Herausziehens der Beine aufgrund dieser Störung nicht abgeschlossen ist, besteht ein hoher Druck zur Weiterentwicklung.

Einzelne Prozesse können zwar durch Hemmung gebremst werden. Der gesamte Schlupfablauf wird dadurch nicht durcheinander gebracht. Der Druck für die folgenden Prozesse ist so groß, dass die Libelle bereits die Flügel ausgeprägt hat, aber immer noch mit einem Bein in der Exuvie hängt.

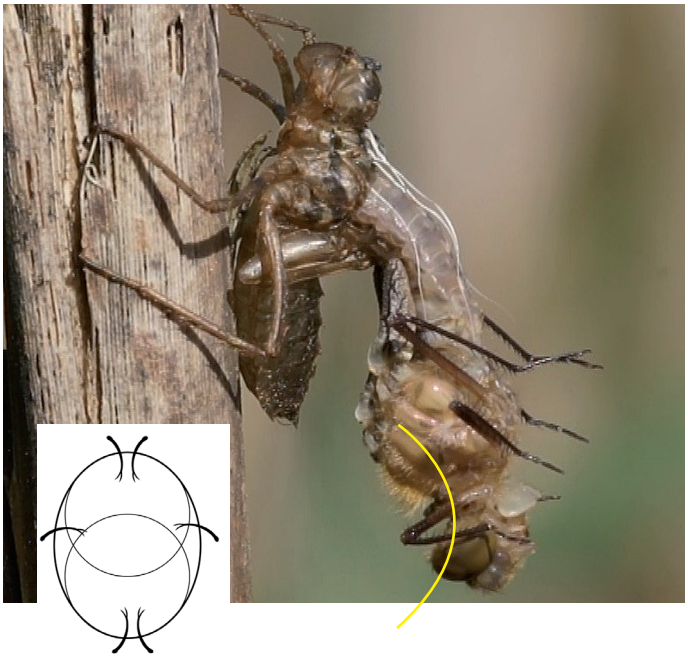
Die Härtungsphase der Beine kennt drei grundsätzliche Abschnitte:

- Die Vorphase mit Aktivitäten der Beißwerkzeuge Sie kann aus mehreren Unterphasen bestehen.
- Die eigentliche Härtungsphase (Starrephase)
- Die Öffnungsphase aus der Starre heraus

Die Phasen fallen bei den einzelnen Familien unterschiedlich aus. Auch Abweichungen der einzelnen Individuen einer Art vor allem im Zeitplan sind möglich. Es gibt Individuen, die sehr genau und geordnet schlüpfen, aber auch welche, die es mit den Kontrollmechanismen nicht so genau nehmen, vor allem bei hohen Temperaturen. Wir haben gelesen, dass durch den hohen Zeitdruck, Phasen nicht so genau ausgeführt werden um den Gesamtverlauf einzuhalten. Ein Austrocknen in den einzelnen Phasen mag eine große Rolle spielen, denn dies nimmt die Dehnbarkeit und leitet einen Härtungsprozess ein.

Vorphase, punktuelle Konzentration, Sternphase und ruckartige Bewegungen

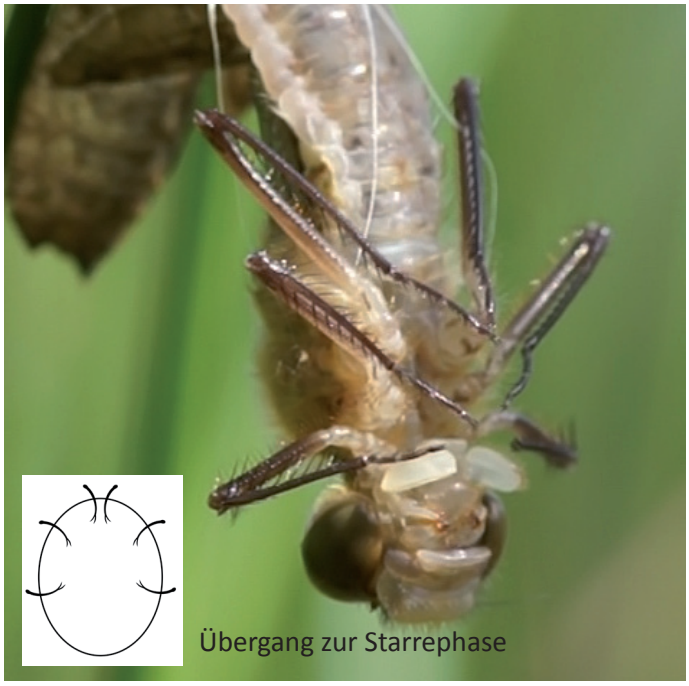
Die Vorphase bezeichne ich als die Phase, zwischen dem Herausziehen des letzten Beinpaares und dem Eintreten der Starrephase in kopfüber hängender Position. Diese Vorphase gibt es bei allen Arten. Sie kann aber unterschiedlich von den Konzentrationsmustern und der Ausrichtung der Beine ausfallen. Diese Vorphase scheint sehr komplexe Strukturen zu besitzen. Bei der Falkenlibelle sind die Beine besonders lang. Der Umstand, dass sie das Pumpen der Beinbasis mit der Brust einstellt und das letzte Beinpaar nur durch Strecken des Körpers herausziehen kann, bleibt es oft noch in der Exuvie, wobei sie in dieser Position bereits beginnen kann, mit der Phasenabwicklung fortzufahren.



Diese Phase erkennt man daran, dass die Beingelenke lateral gesehen einen deutlichen Bogen beschreiben. Es ist die erste Phase, bei der die Libelle versucht eine optimale Koordination der Beinpaare und Tarsen in Bezug auf die Brust zu herzustellen. Die Konzentration scheint immer auf Orbital (Kreise) Strukturen einzustellen.

Was passiert nun in dieser Phase?
Wie man in einer Szene des Films feststellen kann, versucht die Falkenlibelle die optimale Position aller Gliedmaßen auszurichten und bringt die Tarsen in eine Position, als würden sie ein Ei (Orbital) umgreifen. Die Tarsen des ersten Beinpaares setzen dabei unten an, die des zweiten an der Seite und die des dritten von oben. Dieses Orbital hat eine ovale Form (Oval-Phase). Diese Phase kommt auch einem ausgewogenen Yoga gleich. Sie bewegt dabei extrem entspannt und locker einzelne Beine, richtet sie aus und versucht den Mittelpunkt zu finden. Danach versucht sie immer wieder alle Beine gleichzeitig nach außen anzuziehen, als würden sie wie über einen Ring gezogen. Hier wird deutlich dass es sich um eine exakte Abstimmung der Konzentrationsmuster der Beine handelt, sie werden sozusagen justiert.

Bei solchen Übungen werden Spannungsmuster der Beine mit den im Gehirn vorgeprägten Strukturen abgeglichen.



Nach der Ovalphase entwickelt die Libelle die Sternphase. Auch diese Phase wird von deutlichen Beinkorrekturen begleitet. Wie schon der Name sagt, konzentrieren sich die Tarsen auf einen Punkt, die Beingelenke beschreiben von der lateralen Ansicht immer noch einen Bogen. Die Ausrichtung der Beine zueinander wird immer wieder durch Hydrowinkel (Winkelstruktur des Wassermoleküls) bestimmt. Deshalb ist anzunehmen, dass sie Ausrichtungen aufgrund magnetischer Spannungen wahrnimmt. Bei der obigen Abbildung liegen alle Beinpaare frei, was in der nächsten Abbildung anders ist.

Ob man die Sternphase als eine eigene Phase betrachten kann?

Ich komme immer mehr zu der Auffassung, das es eine sehr wichtige Übergangsphase ist, da sie alle Großlibellen praktizieren. In der Starrephase wird ein Punkt festgehalten, von dem aus nachfolgend die Beine an den Brustkorb gelegt werden, zur Starre- und eigentlichen Härtungsphase.

Die Beine müssen bei der ausgereiften Libelle ganz schnell bewegt werden, damit sie auf einen Punkt, z.B. bei der Landung ansetzen können.

Dieses Männchen der Falkenlibelle befindet sich bereits in der Sternphase, hat aber immer noch das letzte Beinpaar in der Exuvie, das es nun herausziehen muss, damit sie in die nächste Phase, in die Starrephase übertreten kann.

Nach einem Regenschauer wird der Schlupfprozess wesentlich gebremst. Dies kann, wie bei diesem Weibchen der Falkenlibelle, eine chaotische Beinhaltung zur Folge haben. Insbesondere kommt durch diese Stresssituation eine starke Asymmetrie der Körper-Hälften zustande. Da sie normalerweise die Beine symmetrisch herauszieht, kommt es nun zu einer rechts/links Bewegung.

Dieses scheint sicher eine Notsituation zu sein.
Schon bei früheren Beobachtungen stellte ich folgendes fest und habe es dokumentiert:
Wenn Larven sterben, weil z.B. ein Tümpel austrocknet, entwickeln sie eine starke asymmetrische Beinhaltung und bzw. gekrümmte Haltung der Körperachse.

In diesem Stadium kann man immer wieder ruckartige Bewegungen feststellen. Die Ursache kann hierfür vielfältig sein. Eines ist aber sicher, dass diese Rucks für verschiedene Kontroll-Prozesse benutzt werden. Grundsätzlich muss man sagen, dass diese Rucks immer dann auftreten, wenn eine Störung eintritt, eine Störung behoben werden muss oder eine Störung vorbeugend vermieden werden soll. Diese Rucks sind oft so schnell und auch differenziert, so wird einmal das ganze Tier, ein andermal nur der Abdomen oder die Brust alleine oder der Abdomen gegen die Ausrichtung der Brust gekippt, dass man davon ausgehen kann, dass es sich um Reflexmuster handelt.

Solche Rucks sind eventuell in ihren Mustern ähnlich von Ticks bei Menschen, die in der Regel auch unbewusst vollzogen werden. Ebenso gibt es viele Menschen, die beim Einschlafen Rucks in einzelnen Gliedmaßen oder am Körper haben. Sie nehmen dies oft gar nicht selbst wahr. Auch sie entwickeln dieses Ruckes durch Entladungen (Lösungen) von gehemmten oder verspannten Positionen im Organismus und in den Konzentrationen, die sie tagsüber aufgebaut haben. Deshalb kommt dies besonders oft beim Einschlafen zur Geltung.

Schwarze Heidelibelle

Die Schwarze Heidelibelle in der Orbitalphase

Die Tarsen richten sich im Orbital aus. Danach folgt ein langsamer Übergang zur Starrephase ohne eine deutliche Sternbildung. Bei der Bildung des Sterns würden die Bein in dieser Phase erst ganz zusammengeklappt und später zur Starrephase an den Korpus angelegt werden. In diesem Fall ist das Zusammenlegen der Beine und das Anlegen an den Korpus gleichzeitig erfolgt.

Die Blaugrüne Mosaikjungfer (Aeshna cyanea) hat eine wesentlich komplexere Vorphase bei der Aushärtung und Strukturierung des Oberkörpers und der Beine. Ich will dies an den einzelnen Abschnitten innerhalb der Vorphase eines Weibchens vermitteln.

Bild links oben: Das Weibchen hat kurz davor das letzte Beinpaar aus der Exuvie gezogen (Gelenke beschreiben einen Bogen). Die Haltung ist hier deutlich anders als bei den Segellibellen. Alle Tarsen zeigen in eine Richtung. Sie versucht nun ihre Beine langsam mit vielen korrigierenden Bewegungen in eine ovale Position zu bringen. Das bedeutet, dass die Tarsen ein Oval bilden, wie ich dies auch bei der Falkenlibelle beschrieben hatte. Jedoch ist hier ein Unterschied festzustellen. Während die Falkenlibelle das Oval in der vertikalen Position entwickelte, benutzt die Blaugrüne Mosaikjungfer horizontal. Dadurch entsteht ein ganz anderes Bild und eventuell auch andere Verhaltensmuster, die bei der Libelle später in der Imaginalphase damit in Zusammenhang stehen könnten, worauf ich noch eingehen werden.

Im nächsten Abschnitt der Vorphase bildet sie mit den Gelenken ein ovales Orbital frontal zum Kopf gerichtet. Danach geht sie in ein weiteres Oval-Orbital über, das zur sagittalen Achse (90° Drehung) ausgerichtet ist. Dies ist der Übergang zur nachfolgenden Sternphase (Bild unten) wie sie auch bei der Falkenlibelle festzustellen ist.

Die Sternphase bildet wiederum den Übergang zur Starrephase, die eine der wichtigsten Phasen beim Schlupf aller Libellen ist.

Die Bein-Gelenke bilden in dieser Unterphase bei Aeshna cyanea einen Bogen wie bei Cordulia aenea.

Unter normalen Umständen schlüpft Aeshna cyanea bereits in der Nacht, deshalb sind die Möglichkeiten nicht gut, sie beim Schlüpfen zu filmen.
Dagegen schlüpfen Weibchen, oft erst morgens um 7 Uhr, dann hat man natürlich auch gute Chancen den Schlupfvorgang zu beobachten.
Dabei kamen nach meinen Beobachtungen immer ca. 5 Männchen auf ein Weibchen. In guten Jahren, in denen sehr viele schlüpfen, kommt es vor, dass die Männchen auch tagsüber schlüpfen.

Bei der Blaugrünen Mosaikjungfer arbeiten die Mundwerkzeuge sehr intensiv. Besonders die Unterlippe und die Beiswerkzeuge bewegen sich ständig in der gesamten Vorphase, um sich beim Aushärten abzustimmen. In der Starrephase wird auch wie bei allen anderen Arten die Aktivität der Mundwerkzeuge eingestellt.

Bei der Blaugrünen Mosaikjungfer ist die Knitterstruktur am Thorax zu erkennen, da dieser immer noch nicht ganz ausgeprägt ist.
Auch im nächsten Bild erkennt man die Flügel, die noch eingefaltet sind.

Das Hüftglied (Coxa) wirkt wie eine Glocke, das direkt am Torso sitzt. Es muss beim Herausziehen der Beine elastisch sein, durch den Pumpmechanismus. In diesem Stadium scheint es bereits weitgehend ausgehärtet zu sein.

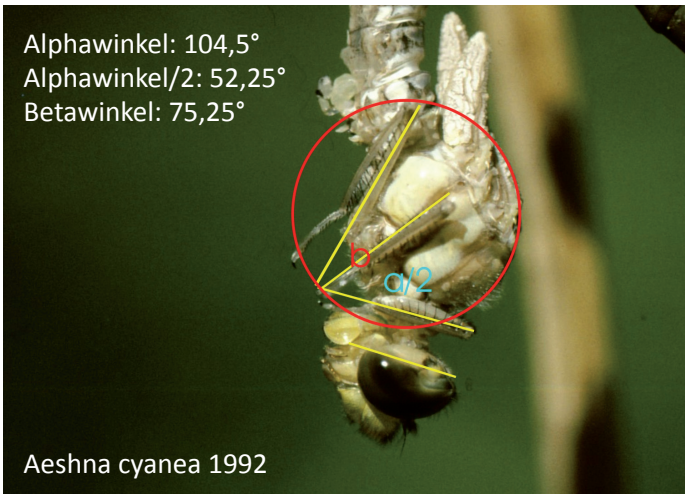
Hier sieht man die Kniegelenke. Die Gelenkköpfe sind in die Gelenkkapseln eingebettet, welche später dafür sorgen, dass es nicht zu einem seitlichen abknicken der Beinschienen kommt. Sie müssen exakt ausgerichtet und danach gehärtet werden.

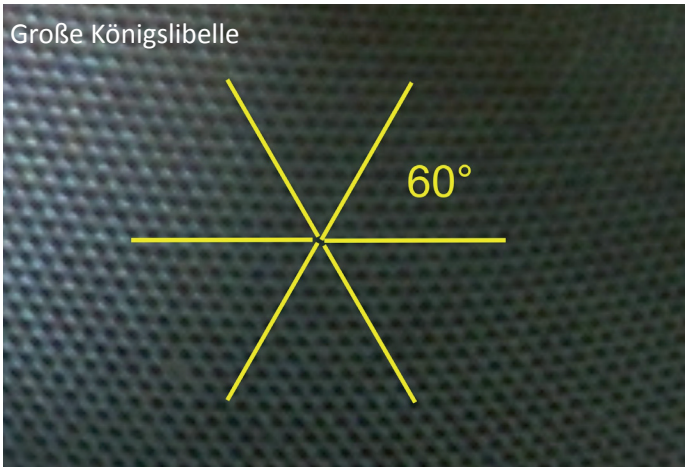
Außerdem wird hier deutlich, dass die Beine einerseits lange, aber auch ganz kurze Beindorne besitzen. Sie dienen unter anderem dazu, dass die Beine beim Herausziehen aus der Exuvie nicht mehr zurückrutschen können und gleichzeitig einen Abstand zwischen der Beinschiene und der Exuvienhülle sichern.

Winkelstrukturen der Libellen

Mit den Winkelstrukturen der Libellen befasse ich mich schon seit 20 Jahren und bin zu dem Ergebnis gekommen, dass nahezu alle Winkel Hydrowinkel beschreiben. Hydrowinkel entwickeln sich aufgrund bestimmter Drehmuster des Wassermoleküls (Libellenbrief 1).

Die Flügeladerung, Beinhaltungen, ebenso die Flugmuster und Flügelhaltung spiegeln die Winkel des Wassermoleküls wieder. Es gibt auch so gut wie keine 90° Winkel, die für sich selbst stehen, sie lehnen sich fast immer an den Hydrowinkel an. Einzig und allein besitzen die Augen eine Winkelstruktur, die mit 60° die Folge zusammengedrückter Kreise ist.



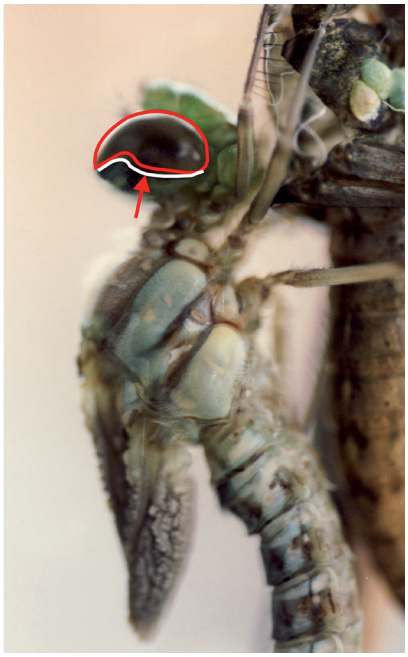


Punktuelle Konzentration (Sternphase)

Seinerzeit hatte ich bereits versucht Libellen so zu fotografieren, dass man später damit Analysen durchführen kann.

1992 hatte ich mich bereits mit orbitalen Strukturen befasst und das Buch „Der Hydrowinkel 104,5°“ veröffentlicht.

Der Grund lag in der Erkenntnis, dass sich fast alles an der Libelle auf den Hydrowinkel beziehen lässt. Die Winkel lassen sich deutlicher bemessen als bei anderen Tieren. Daraus entwickelte sich mein Interesse für diese Tiergruppe, das bis heute anhält.



Was mich besonders interessierte, war die Frage, ob es eventuell einen Zusammenhang zwischen den Haltungen der Beine und der Prägung der Augen gibt.

Wie man im linken Bild in der Vergrößerung nachmessen kann, sind die Augen noch nicht vollends ausgeprägt. Durch eine exakte Überzeichnung der Augen und die Übertragung auf ein Bild, ist zu erkennen, dass die Augen in einer späteren Phase etwas ausgeprägter und runder geworden sind als zuvor.

Die weiße Markierung im linken Bild stellte die rote Markierung im rechten Bild dar.

So kam ich zu der Vermutung, dass die Orbitalbildungen der Beine eine Auswirkung auf die Form der Augen haben kann.

Die Starrephase ist die eigentliche Härtungsphase

Nach der Sternphase folgt die eigentliche Starrephase. Dabei verharrt die Falkenlibelle wie alle anderen Großlibellen fast nahezu bewegungslos, in einer Starre. Auch die Aktivität der Mundwerkzeuge wird dabei eingestellt. Die Tarsen des zweiten und dritten Beinpaares bilden eine kleine Kugel (rundes Orbital). Das erste Beinpaar steht dagegen. Bewegungen finden ab und zu durch die Fühler statt. Im Abdomen sind keine bis leichte Bewegungen feststellbar.

Die Libelle ist in dieser Phase völlig unbeweglich und reagiert nicht mehr auf störende Faktoren. Ausgenommen ist natürlich, wenn sie von Insekten berührt wird, besonders, wenn Ameisen ihr Leben bedrohen.

Falkenlibelle *Cordulia aenea*

Zur Starrephase gibt es nicht viel zu sagen, auch wenn sie in der Regal ca. 10 Minuten dauert, in Ausnahmefällen länger. Diese 10 Minuten sind für die Libelle eine lange Zeit innerhalb der Schlupfphase, in der sie besonders unempfindlich und gefährdet ist.

Bei dieser Aufnahme ist die optimale Haltung der Tarsen gut zu erkennen. Die Tarsen der letzten Beinpaare wirken als würden sie eine Kugel halten. Die Tarsen des ersten Beinpaares stehen mit 90° zu denen des zweiten.

Falkenlibelle *Cordulia aenea*

Bei dieser Libelle lockern sich bereits die Flügel und fallen zusammen. Ein sicheres Zeichen dafür, dass sie sich auf die Umkehrung des Körpers und auf das unmittelbar damit verbundene Herausziehen des Abdomen vorbereitet.

Die Öffnungsphase

Nach der Starrephase folgt die Öffnungsphase, an deren Ende das Herausziehen des Abdomen steht.

Vor dem Herausziehen des Abdomen aus der Exuvie beginnt die Falkenlibelle oft die Brust zum Abdomen hin zu kippen. Der Winkel verändert sich nur sehr geringfügig, ist aber im Film zu erkennen. In dieser Phase fällt der Druck meist langsam aus den noch zusammen gefalteten Flügeln. Danach beginnt die Falkenlibelle leicht die Beine zu öffnen. Sie befindet sich nun in der Öffnungsphase und stellt sich darauf ein das Abdomen herauszuziehen und den Körper wieder nach oben aufzurichten. Es ist zu vermuten, dass sie gleichzeitig den Druck aus dem Abdomen (Pleurite) nimmt, um ihn später besser herausziehen zu können, was den Zusammenfall der Flügel zur Folge hat. Diese Öffnungsphase ist bei der Falkenlibelle nicht deutlich zu erkennen und fällt meist ganz aus. Im Gegensatz zu den Heidelibellen, die diese Phase viel ausführlicher entwickeln.

Sympetrum danae, Verteilung der Lymphe

Die Schwarze Heidelibelle ist während der Schlupfphase sehr durchsichtig. Manche dieser Art besitzen eine grünlich schimmernde Lymphe. Die mit Lymphe gefüllten Bereiche sind daher gut zu erkennen.
Besonders große Populationen an einem mit Grundwasser gefüllten klaren See. Früher wurde dort Kohle abgebaut, der PH-Wert liegt im sauren Bereich bei 5,2. Dort schlüpft eine sehr große Zahl von Sympetrum danae.

Beim Vierfleck ist diese Öffnungsphase deutlicher wahrzunehmen, da sie allgemein länger ist.

Vierfleck

Im Bild oben sind bereits die ersten Anzeichen der Beinöffnung zu erkennen. Bei dieser Libelle entwickelt sich die Öffnung der Beine langsam und öffnet sich (Bild unten) immer weiter. Diese Öffnungsphase dauerte in diesem Fall 2 Minuten und 12 Sekunden.

27. Mai Vierfleck, Zeit 8:59:57

Beim Vierfleck dauert die Starrephase bis zum Herausziehen des Abdomen länger als bei der Falkenlibelle. Geht man bei der Falkenlibelle von ca. 3 Stunden aus, muss man beim Vierfleck mit vier Stunden rechnen.

Abdomen-Auszugsphase 27. Mai (13 Sek.)

Schwarze Heidelibelle

Durch einen starken Impuls, einmal Hin und Her schwingend, werden Tarsen und Tibia auf eine Eben gebracht.

Die Bein-Öffnungsphase von Sympetrum danae ist deutlich zu erkennen, sie kann aber in ihrer Länge und Intensität sehr schwanken. Sie ist eine Vorbereitungsphase für das gleichmäßige Herausziehen des Abdomen. Ist die Vorphase sehr lang gewesen, dann verkürzt sich in der Regel die Öffnungsphase, was durch kühle Temperaturen hervorgerufen werden kann.

Sympetrum danae vollzieht aber immer, auch wenn die Öffnungsphase nahezu ausfällt, einen deutlichen Test mit dem dritten Beinpaar, das sie erst etwas öffnet und dann wieder fast schließt.
Oft kommt es vor, dass sie in der Bein-Öffnungsphase starke ruckartige Bewegungen macht und das dritte Beinpaar einmal hin und her schwingt. Dabei kommt es jeweils zu einer Symmetrierung in der Ausrichtung, so dass Tarsen und Tibia exakt gleichmäßig ausgerichtet sind.

Abdomenauszug

Nachdem nun die Beine weitgehend gehärtet sind, erfolgt wieder eine deutliche Schnittstelle im Prozess des Schlupfes. Es ist die Phase in der die Libelle den Abdomen aus der Exuvie zieht. Wie bereits in der Öffnungphase gesehen, fallen die Flügel kurz vor dieser Aktion bei den meisten Individuen zusammen. Dies scheint bei den einzelnen Arten unterschiedlich zu sein. Bei der Falkenlibelle ist dieser Zusammenfall besonders häufig zu beobachten, ebenso bei der Blaugrünen Mosaikjungfer, beim Vierfleck eher selten, bei Heidelibellen fast nie. Das Zusammenfallen der Flügel kann ein Zeichen dafür sein, dass der Druck aus dem Thorax und den Augen genommen wird. Auch ist zu vermuten, dass dieser Druckabfall auf die noch immer aufgeblähten Pleurite einwirken soll und diese für den anstehenden Abdomenauszug abschwellen muss. Das Abdomen wird durch ein Verspreizen der letzten Abdominalsegmente nach hinten und den Pleuriten zur Seite hin in der Exuvie gehalten.

Aeshna cyanea

Gerade bei der Blaugrünen Mosaikjungfer kommt es sehr oft vor, dass besonders das Weibchen mit den letzten Abdominalsegmenten in der Exuvie hängen bleibt. Bei ihr fallen die Flügel besonders stark zusammen, um den Druck aus den Pleuriten zu nehmen, die in diesem Stadium immer noch mit Lymphe gefüllt sind. Beim Vierfleck kommt es vor, dass die Flügel zusammenfallen. Bei ihm sind die Pleurite aber wesentlich kleiner, der Effekt ist dadurch auch geringer. Eher tendiere ich zu der Annahme, dass der Vierfleck die Luft aus dem Abdomen ableitet, denn er hat im Gegensatz zu den anderen Arten sehr große Luftkammern.

3 Sekunden vor dem herausziehen des Abdomen

Ein untrügliches Zeichen bei dieser Falkenlibelle ist der Zusammenfall der Flügel. Dauert diese Haltung zu lange, z.B. bei Abkühlung durch Regen, können die Flügel so stark aufeinander fallen, dass einzelne Flügel abgeknickt sind und geschädigt werden.

23. Mai 12 Sekunden - Falkenlibelle

Den Moment des Herausziehens des Abdomens zu dokumentieren ist immer einer der interessanten Aktionen, die man nicht verpassen möchte. Vom Aufbrechen des Thorax bis zu diesem Moment sind es nie unter 15 Minuten, aber auch nicht viel länger. Bei Regen kann aber fast eine halbe Stunde vergehen. Beim Vierfleck dauert diese Phase meist länger. Aber auch der Vorgang des Abdomenauszuges kann sehr unterschiedliche Zeiten aufweisen. Bei der Falkenlibelle sind es unter guten Voraussetzungen 7 bis 12 Sekunden. Beim Vierfleck und der Glänzenden Smaragdlibelle dauert dieser Prozess meist länger, da sie oft unter Bäumen versteckt schlüpfen (beschattet) und daher eine längere Schlupfzeit benötigen.

Manchmal klappt das Herausziehen sehr gut. Dauert es länger, ist immer zu erkennen, dass bei diesem Prozess das Abdomen solange zusammengezogen und wieder gestreckt wird, bis nach und nach das letzte Segment aus der Exuvie heraus geschoben wird. Die einzelnen Segmente verhaken sich dabei, ebenso die Pleurite zur Seite hin und verhindern durch ihre Einschnürung ein zurückrutschen. Nicht geklärt ist ob noch vorhandene Faltungen des Abdomen ein zurückrutschen zusätzlich verhindern.

Nach dem Herausziehen des Abdomen hat die Falkenlibelle wieder eine aufrechte Position eingenommen.

Gehen wir einen Schritt zurück und betrachten uns die Vorphase der Schwarzen Heidelibelle. Sie probt erkennbar bereits in der Öffnungsphase das Haltemuster, das sie später benötigt. Derartig deutliche Öffnungen sind aber nicht so häufig.

Sympetrum danae mit deutlich sichtbarer Öffnungsphase

Das dritte Beinpaar greift von unten, das zweite von der Seite und das erste von oben gegen das dritte. Nun versteht man das grundsätzliche System, das immer wieder auftaucht. Ob beim Hochklettern der Larve, in der Vorphase oder Starrephase, aber auch später können wir dies bei den ausgereiften Imagines oft feststellen.
Dabei bilden die Tarsen fast immer ein Orbital (Wahrnehmungskreis).
Wenn sich die Libelle umkehrt, streckt sie fast immer erst das dritte Beinpaar aus, dann folgen die anderen, die sich schließlich an der Exuvie festklammern.

Bei dieser Glänzenden Smaragdlibelle dauerte der Prozess vom Aufrechtstellen des Körpers bis zum Ausziehen des letzten Segmentes 58 Sekunden. Somatochlora metallica schlüpft meist in der zweiten Maihälft. Das Wetter ist oft regnerisch, sie gibt sich auch mit weniger besonnten Uferabschnitte zufrieden. Ihre Schlupfzeit ist deshalb auch länger als bei der Falkenlibelle und muss mit ca. 4 Stunden angenommen werden.

Aeshna cyanea beim Herausziehen des Abdomen. Sie setzt das dritte Beinpaar von unten, das zweite Beinpaar von der Seite, das erste am Ende von oben an und bildet mit allen drei Beinpaaren ein Orbital. Es ist ein Muster, das sie immer wieder benutzt, auch späteren beim Beutefang.

Entwicklung der Flügel bis zum Scheitelpunkt

Nachdem die Libelle aufrecht an der Exuvie hängt, macht sie eine Pause.
Nach dieser Pause beginnt sie die Flügel auszuprägen, indem sie Lymphe hineinpumpt. Bei den Segellibellen wird dabei aber nicht die Lymphe verwendet, die in den Pleuriten zurückgehalten wurde, denn sie wird später noch gebraucht. Beim Pumpen in die Flügel arbeitet der Abdomen wieder rhythmisch wie eine Ziehharmonika.

Diese Schwarze Heidelibelle hat gerade begonnen die Flügel auszuformen. Kleine Unterschiede (Asymmetrien) die oft bestehen werden schnell ausgeglichen, können sich aber je nach Sonnenlichteinfall erst verstärken.

Die Knitterstruktur der Flügel ist bei der Schwarzen Heidelibelle gut zu erkennen.
Die Großlibellen entwickeln alle in der ersten Phase der Flügelausprägung eine kaudale, gekrümmte Abdomenhaltung. Das bedeutet, dass der Abdomen nach hinten gekrümmt ist. Die Flügel sind in dieser Phase noch gleich lang, deshalb stehen die Pterostigmen der Vorderflügel auch etwas über denen der Hinterflügel. Das wird sich ändern.

Ein Flügel der Blaugrünen Mosaikjungfer. In dieser Phase sind die Dornen auf den Flügeladern zu erkennen. Sie schützen die Flügel, vor dem Zusammenkleben.

Bei der Flügelprägung ist der Abdomen noch nicht ausgeprägt. Deshalb befinden sich vorderseits der Abdominalsegmente geknitterte Strukturen, die sich später strecken werden. Lateral liegen Pleurite, die wiederum feine sehr kleine Dornen besitzen. Halfen auch sie mit die Libelle kopfüber in der Exuvie zu halten?

Entwicklung der Flügel - Phase 1 bis zum Scheitelpunk

Bei diesem Vierfleck sind die Pleurite besonders am 6. bis 7. Segment noch stark angeschwollen, was bestätigen könnte, dass diese während der Prägephasen auch zum Halt in der Exuvie herangezogen wurden.
Die Lymphe wird hier immer noch gehalten. Pumpaktivitäten im Abdomen werden innerhalb im Luft gefüllten Bereich vollzogen.

Der Hinterrand des Hinterflügels berührt exakt die Behaarung der letzten 5 Pleurite am Abdomen. Damit ist für den Vierfleck der Scheitelpunkt innerhalb der Flügelprägung erreicht und der Flügel hat die gewünschte Form erreicht. Nun wird sich der Abdomen wieder vom Flügel entfernen.

Durch starke Pumpbewegungen mit Hilfe des Abdomen, der sich nun stark dehnt und zusammenzieht, wird in die Flügel Lymphe gepumpt. Die Pleurite haben hier keine Funktion, ihre Behaarung wird aber immer deutlicher und stellt sich langsam auf. Weder eine Kontrolle durch die Abdomenkrümmung, noch durch die Pterostigmen findet jetzt statt.

Der Scheitelpunkt ist weit überschritten, die Flügel sind immer noch nicht endgültig ausgeprägt, was an einem leichten Knick der zum Hinterrand führenden Längsader zu erkennen ist.

Diese Falkenlibelle ist gegen die Neigung geschlüpft. Da sie den Abdomen so krümmen muss, so wie sich der Flügel ausprägen soll, muss auch der entsprechende Platz vorhanden sein, da sie dabei vertikal locker, (durch die Schwerkraft ausgerichtet) hängen muss. Diese Falkenlibelle ruckt deshalb ständig besonders stark an das abgestorbene Schilf, um zu testen, wie viel Spielraum noch besteht.
Das kostet Energie und bringt den Rhythmus durch einander. Solche starren abgestorbenen Pflanzenteile vibrieren ständig, was man auf den Filmaufnahmen erkennen kann.

Glänzende Smaragdllibelle

Wie bereits erwähnt, dauert die Schlupfzeit der Glänzenden Smaragdlibelle ca. 3-4 Stunden, also länger als bei der Falkenlibelle. Somatochlora metallica arbeitet die einzelnen Phasen sehr genau und ausgeglichen aus. Sie arbeitet sich sehr vorsichtig aber zielstrebig an die Scheitelphase heran. Gleichzeitig beachtet sie auch die Deckungsgleichheit der Pterostigmen. Dieses Exemplar ist perfekt geschlüpft, da sie durch Bäume weitgehend geschützt ist und Ungleichheiten durch eine einseitige Sonnenbestrahlung weitgehend vermieden wurden. Auch bei ihr genügt eine kleiner perfekter Klick um alle Pleurite zu treffen, damit sie weiß, dass der Flügel perfekt ausgeprägt ist. Von diesem Zeitpunkt an, wird auch sie den Abdomen wieder strecken.

Bei diesem Bild wird erklärbar, dass die gekrümmte Haltung des Abdomen die Flügelausprägung zum Analwinkel hin fördert. Das mag mit ein Grund sein, dass sich der Hinterflügel differenziert vom Vorderflügel prägt, also dass beide Flügelpaare unterschiedlich sind. Im Gegensatz dazu verhält es sich bei Kleinlibellen anders, worauf ich später noch genauer eingehen werde.

Cordulia aenea

Die aktive Anpassung der Flügel zueinander kommt im Film gut zur Geltung.

Bei der Prägung der Flügel kann man beobachten, wie bei jedem Pumpvorgang der vordere Flügel in den hinteren Flügel hineingeschoben wird.

Die Libelle scheint genau zu erkennen, dass es dadruch zu einer Verschiebung der Flügelspitzen kommt.

Damit sich keine Abweichung entwickeln kann, versucht sie immer wieder durch starkes Rucken, den hinteren Flügel herauszuschlagen.

Die Frage die sich dabei stellt ist die:
Wie nimmt sie diese Abweichungen wahr? Ist das Pterostigma schon in der Lage diese Abweichung zu messen? Oder sind es Rezeptoren in den Flügeln, welche dieses feststellen können.

Sie besitzen einzelne Sinneshaare an den Flügeln (Sensillen) deren Bedeutung man darin sieht, indem sie beim Fliegen die Windrichtung und Windstärke erkennen kann.

Erreichen des Scheitelpunktes der Schwarzen Heidelibelle

14. Juli 14:51:30 bei Reith im Winkel, Schwarze Heidelibelle, optimaler Scheitelpunkt

Die schwarze Heidelibelle ist eine chaotisch wirkende Art. Sie nimmt es oft mit den einzelnen Kontrollmustern und mit dem Ablauf nicht so genau. Das mag vielleicht an der Jahreszeit liegen. Sie ist die kleinste Heidelibelle hat aber die breitesten Hinterflügel, auch dies könnte ein Grund sein.

Selbst nach dem Erreichen der Pleurite geht Smpetrum danae noch nicht zur nächsten Phase über.
Der Grund mag darin liegen, dass die Flügel zu weich sind und der Abdomen nicht richtig berührt wird, da sich die Flügel hinten ausdrehen. Wahrscheinlich ist, dass die Pterostigmen sich durch den fehlenden Druck der Lymphe in der Flügelbasis nicht abstimmen. Als sich die Pterostigmen berühren, geht auch sie in die nächste Phase über und der Abdomen entfernt sich zunehmend vom Hinterrand der Flügel.

Die Pterostigmen überschneiden sich, die Libelle kann in die nächste Prägungsphase übergehen.

Nullpunkt (Scheitelpunkt) durch Rütteln, wenn es nicht anders geht. Sypetrum danae ist eine Art, die sehr häufig und intensiv rüttelt, um den Scheitelpunkt zu erreichen.
Da die Flügel bei dieser Art extrem weich sind, drehen sie sich anfänglich meist aus und es kommt zu einer Entwicklung über die Pleurite hinaus. Deshalb die extrem breiten Hinterflügel

Damit die Flügel nicht zusammenkleben, drückt sie die Flügel in einem pulsierenden Rhythmus, bei jedem Abdomenpressen an der Basis auseinander. Zwischen den Flügeln sitzen Dörnchen und Harre mit Sensillen über die sie den Abstand, aber auch Verschiebungen kontrollieren kann. In dieser Phase sind die Flügel extrem empfindlich und können leicht an einer Binse kleben bleiben.

Herbst Mosaikjungfer

Die Libelle (Bild links) versuchte mittels pumpen mit der Brust die von ihr mit dem Abdomen vorgegebenen Form die Flügel weiter auszuformen. Es bleibt aber immer ein Abstand von wenigen Millimetern. Der Grund lag darin, dass sie mit dem Abdomen an einer abgestorbenen Binse hängen blieb. Als sie sich mit starkem Rütteln von Ihr löste, schnellte der Abdomen zurück und der Flügel berührte für den Bruchteil einer Sekunde das Abdomen mit dem hinteren Rand des Hinterflügels (Bild Mitte). Dies genügte für sie als Scheitelpunkt, an dem sie die Ausprägung des Hinterflügels einstellte und mit der Prägung und Streckung des Abdomen begann. Nun muss die Libelle den Abdomen langsam gerade richten und die Flügel so ausrichten, dass sie seitlich mit ihren Enden an das zweite Segment angepasst sind. Bei der Herbst-Mosaikjungfer ist nur der Kontakt dorsal des Abdomens maßgebend (Dorsalprägung), was bei vielen anderen Arten ganz anders ist.
Beim Vierfleck z. B. sind es die Borsten der Pleurite (Lateralprägung), die berührt werden müssen. Der Kontrollmechnismus des Hinterflügels ist hier klar verständlich.
Wie sieht es aber mit dem Vorderflügel aus, wo findet er seine Kontrolle? Hier könnte die Möglichkeit bestehen, dass das Pterostigma die Kontrolle für den Vorderflügel ausübt, indem die vier Pterostigmen in Deckung gebracht werden. Beim Pterostigma handelt es sich meiner Meinung nach um ein Sinnesorgan, das die Körperabstände misst, auch beim Fliegen.
In dieser Phase sind deutlich Aktivitäten in der Brust und im zweiten Segment sichtbar.

Bei Mosaikjungfern kann man das Männchen daran erkennen, dass die Ränder der Flügelbasis des Hinterflügels anders geprägt sind. Das mag daran liegen, dass das zweite Segment anders geprägt ist und dies nur eine Anpassung an dessen Form bedeutet. Männchen werden durch diese Aussparung nicht beim Flug behindert.

Endgültige Flügelprägung und Ausprägen des Abdomen

Deutlich ist das Pumpen oberhalb der Flügelbasis zu erkennen. Ein helle Platte unter der Außenhaut, die deutlich zum Flügel hin pumpt, ist im Film gut zu erkennen.

Nach der Überschreitung des Scheitelpunktes entfernt sich der Flügel immer weiter vom Abdomenende. Erst wenn er nicht mehr milchig wirkt und ganz durchsichtig ist, hat er seine endgültige Form erreicht. Nun wird die Libelle beginnen, den Abdomen mit Luft aufzublasen. Die Flüssigkeit hat sich aus den Pleurit-Strängen zurückgezogen, da diese nicht mehr gebraucht werden. Man kann dies an den beiden versetzten Strichen lateral der Abdominalsegmente erkennen. Am zweiten Segment sind in diesem Film deutlich Pump-Bewegungen im Abdomen zu erkennen.

Die Legeklappe ist angeschwollen und noch gebogen.
Der weibliche Flügel passt sich an das zweite Segment an, so dass später beim Flug kein Zwischenraum entsteht, was für die Tragfähigkeit beim Segeln wichtig sein kann. Welche Rolle spielt dabei die Membrenula (weiße Haut zwischen den Flügeln) und Abdomen?

Das Abdomen wird nun immer länger und praller. Dies geschieht durch ein Organ, das im zweiten Segment liegt.

Es pumpt ununterbrochen. Man kann einen leichten Ring (Schatten) im Abdomen feststellen, der kontinuierlich in kurzen Abständen vom zweiten Segment bis in die letzten Segmente herabläuft und sich dort sammelt und darin einen dunklen Schatten bildet. Es handelt sich um Hämolymphe.

Hier wird deutlich, dass das Volumen des Abdomen allein größer ist, als die Larve zuvor. Zudem ist auch erkennbar, dass der Rand des Hinterflügels an das erste bis dritte Abdominalsegment angepasst wird.

Eine zusätzliche Hilfe für die Streckung des Abdomen ist die Hämolymphe, die sich im Ende des aufgeblasenen Abdomen befindet und ihn damit beschwert. Noch deutlicher sieht man das bei Kleinlibellen.

Eine Frage, mit der ich mich aber noch nicht weiter beschäftigt habe: Wie ist der Zusammenhang zwischen Luftsäcken und Prägungsmustern?

Haben diese Luftsäcke, die alle Libellen besitzen eine Funktion beim Schlupfprozess? Dies wäre denkbar, denn diese Luftsäcke könnten pneumatische Wirkungen haben, die eine Formung in einzelnen Stadien der Emergenz bewirken.

26. Mai 2011 - 10:25 Uhr - Aufblähen des Abdomen: Flügel zum Abdomen Alpha/2 Winkel (52,52°)

Ich will hier noch einmal auf den Hydrowinkel eingehen. Bei dem ersten Bild (Vierfleck) haben die Flügel zum Abdomen einen steileren Winkel. Der Abdomen ist aufgebläht. Der Rand des Vorderflügels steht zum Abdomen im Alpha/2 Winkel (52,52°). Die Membranula ist hier nur ganz schmal zu erkennen. Ist hier der Flügelrand der Massgeber für die Flügelhaltung?

26. Mai - 11:13 Uhr - Hinterflügel zum Abdomen 75,52° (Betawinkel) kurz vor Flügelöffnung

Im späteren Verlauf kommt die Membranula stärker zur Geltung, so dass sie nun wieder breiter wird. Hier könnte eine Kontrolle über den äußeren Rand der Membranula erfolgen. Der Abdomen hat sich verschlankt und gibt nun mehr Raum an der Flügelbasis frei. Die Flügel spreizen sich weiter vom Abdomen weg. Der Winkel wird auf den Beta-Winkel von 75,52° vergrößert auf den Hinterflügel bezogen, wenn man von oberhalb der Flügelbasis ausgeht.

In diesem Fall kommt eine Abweichung des Hinterflügels zur Geltung. Er wurde angehoben. Wenn man eine Linie vom Pterostigma zur Mitte des Flügelansatzes zieht, diese steht nahezu exakt im Hydrowinkel zum Abdomen. Erst wenn diese Winkelstruktur erreicht ist, öffnet die Libelle die Flügel.

Flügelhinterrand
Anpassung an die Abdomenform

Auch hier steht wieder ein Kontrollmuster zur Debatte. Das Abdomen ist aufgebläht. Der Flügelhinterrand ist weiter ausgeformt, als vor dieser Phase. In dieser Phase ist der Analwinkel des Flügels etwas gebogen, der Bereich des Analdreiecks (beim Männchen) bildet die Ausformgrenze und damit bestimmt er den Winkel der Flügel zum Abdomen. Die Membranula wird dabei ganz eingedrückt. Wobei zu vermuten ist, dass entsprechende Sensillen oder Sensoren am ersten bis dritten Segment vorhanden sind. Auch die Spannung der Membranula könnte hier als Indikator fungieren.
Die weitere Frage ist, ob diese weiße elastische Haut alleine die Flügelstellung bestimmt oder die Kontrolle für die Ausformung des Abdomen darstellt.

Die Hinterflügel-Vorderkante von Pterostigma bis Nodus steht im Winkel von ca. 52,25° (Alpha/2) zum Abdomen, der Vorderflügel vom Ansatz bis Nodus im Winkel von ca. 37,75°. Beide Winkel bilden zusammen 90°. Was nach meiner Hypothese darauf zurückzuführen ist, dass der Vorderflügel von seiner Funktion her um 90° versetzt wirkt. Der Vorderflügel wirkt mehr frontal, der Hinterflügel ist mehr für den Auftrieb (vertikal) zuständig. Hier zeigt sich die Bedeutung der Hydrowinkel, denn mit ihrer Hilfe lassen sich gut Winkel bestimmen.

Bei dieser Glänzenden Smaragdlibelle ist die Legescheide ausgeprägt. Die Hymolymphe ist gut im 7. bis 10. Segment grünlich schimmernd zu erkennen.

In diesem Stadium gibt sie oft bereits überschüssige Schlupfflüssigkeit ab. Meistens aber wartet man vergebens. Die Lymphe wird oft wieder in der Kreislauf zurückgepumpt.

Vor dem Öffnen der Flügel erfolgt die Prägung des Legeapparates

Vor dem Öffnen der Flügel prägt die Libelle die Geschlechtsorgane aus. Beim Weibchen ist dies deutlich an der Legeklappe zu erkennen. Im folgenden Bild sehen wir den noch unausgeprägten Legeapparat der Glänzenden Smaragdlibelle. Sie befindet sich in der Phase ehe sie den Abdomen ausprägt. Die Legescheide ist lang und gekrümmt und deshalb auch ein gutes Merkmal für diese Art.

21. Mai 2011, 09:39:54 - Somatochlora metallica

Dazu im Vergleich ein Weibchen der Falkenlibelle. Die Lymphe wurde wieder zurückgepumpt. Der Legeapparat ist ausgeprägt. Die Flügel sind noch geschlossen.

Bevor die Falkenlibelle ihre Flügel öffnet, beginnt sie mit der Verschlankung des Abdomens. Der Abdomen war aufgebläht, man konnte Bewegungen im Abdomen erkennen, soweit dieser einsehbar war.
Pumpbewegungen waren am 2. Segment sichtbar.

Nun verändert sich das Aktivitätsmuster im Abdomen. Das Abdomen dehnt sich im Querschitt regelmäßig auf und zieht sich vom 2. bis zum 8. Segment wieder zusammen, was auf ein deutliches Atmungsmuster hinweist.
Wobei das Abdomen immer schmäler wird. Nun wird Flüssigkeit abgegeben, meist einzelne Tropfen mit einem Abdomendurchmesser oder kleiner. Danach legt sich die Scheidenklappe immer mehr an das Abdomen an.

Ich zeige hier das gesamte Bild, denn die Stigmen werden in dieser Phase möglichst exakt angepasst, die Flügel sind nahezu deckungsgleich. Die Mebranula liegt auf dem zweiten Segment, das Analdreieck liegt an. Die Flügel werden etwas stärker angestellt.

26. Mai 2011 - 10:25 Uhr - Aufblähen des Abdomen: Flügel zum Abdomen Alpha/2 Winkel (52,52°)

Ich will hier noch einmal auf den Hydrowinkel eingehen. Beim ersten Bild (Vierfleck) haben die Flügel zum Abdomen einen steileren Winkel. Das Abdomen ist aufgebläht. Der Rand des Vorderflügel steht zum Abdomen im Alpha/2 Winkel (52,52°). Die Membranula ist hier nur ganz schmal zu erkennen. Ist hier der Flügelrand der maßgebende Faktor für die Flügelhaltung?

26. Mai - 11:13 Uhr - Hinterflügel zum Abdomen 75,52° kurz vor der Flügelöffnung

Im späteren Verlauf kommt die Membranula stärker zur Geltung, so dass sie wieder breiter wird. Hier könnte eine Kontrolle über den äußeren Rand der Membranula erfolgen. Das Abdomen hat sich verschlankt und gibt nun mehr Raum an der Flügelbasis frei. Die Flügel spreizen sich weiter vom Abdomen weg. Der Winkel wird auf den Beta-Winkel von 75,52° erweitert.

In diesem Fall kommt eine Abweichung des Hinterflügels zur Geltung. Er wurde angehoben, so dass nun, wenn man eine Linie vom Pterostigma zur Mitte des Flügelansatzes zieht, dieser steht nahezu im Hydrowinkel exakt zum Abdomen. Erst wenn diese Winkelstruktur erreicht ist, öffnet die Libelle die Flügel.

27. Mai 2011 - Vierfleck - Luftkammern Zeit 12:18 Uhr

Der Vierfleck besitzt sehr große und umfangreiche Luftkammern, die sich ständig bewegen. Während der Schlupfphasen arbeiten diese besonders aktiv.
Auch späteren beim Imago kann man die Luftkammern arbeiten sehen. Sie sind nicht fest in der Libellenhaut verankert. In diesem Bild wird auch die Membranula sehr stark gespannt.

Analdreieck und Membranula

Die Membranula ist ein weißer dünner Hautlappen , der proximal (zum Körper hingewandt) an den Flügelenden liegt. Sie reicht bei Aeshna cyanea vom ersten Drittel des Analdreiecks bis zur Flügelbasis. Diese Membranula sitzt an der Basis von den Vorder- und Hinterflügeln. Am Hinterflügel ist sie stärker ausgeprägt, als am Vorderflügel.
Welche Funktion dieses dünne Häutchen hat ist nicht bekannt, da sich in der mir bekannten Literatur keine Hinweise finden.
Der Analwinkel und die daraus resultierende Spitze des Hinterflügels ist bei den Männchen anders als bei den Weibchen. Dies gilt aber nicht bei allen Arten.

Im Bild oben ist deutlich die Anpassung an die Abdomenform zu erkennen, die Membranula ist eingedrückt, Flügelende und Behaarung des ersten und ein Teil des zweiten Segmentes berühren sich. Zudem ist hier zu erkennen, dass an der Spitze des hinteren Randes am Flügel noch ein kleiner Rest einer solchen Haut ist, der aber später nach der endgültigen Trockung verschwindet.

Beim öffnen der Flügel ist wieder zu erkennen, wie sich das Analdreieck an die Segmente anpasst. Das dritte Segment ist stark eingekerbt, so dass die Öffnung der Flügel nur möglich wird, wenn diese entsprechend eingeschnürt sind.

Bei Männchen, die im Morgengrauen warten mussten, wegen der Abkühlung zwischen 3 und 6 Uhr und deshalb eine sehr lange Schlupfzeit benötigen, ist die Membranula wieder sehr straff geworden.
Durch das Andrücken des Flügel-Hinterrandes beim Prägen der Flügel war sie zuvor zusammengedrückt worden.
Ob es sich bei der Membranula um ein Kontrollsystem handelt, das den Anstellwinkel der Flügel kontrolliert, ebenso die Flügelschrägstellung, ist die Frage.
Bei der Ausrichtung der Gliedmaßen spielen wahrscheinlich Effektormechanismen eine Rolle. Das sind rückkoppelnde Wirkungen zwischen Gelenksenoren und daraus resultierende Impulse, die ein Überdehnen der Gelenke verhindern. So ist es zumindest bei allen Säugetieren. Auch die Ausrichtung der Beinhaltung hängt damit zusammen. Die Flügel der Libellen sind aber Ausbuchtungen der Kutikula des Rückens und bewegen sich sehr schnell. Deshalb wäre es verständlich, dass entsprechende Kontrollmuster vorhanden sind, die einerseits mithelfen optimale Anstellwinkel zu finden oder eine Überdehnung vermeiden.

Auch die Weibchen haben diese Membranula.

Auch die Weibchen haben diese Membranula. Jedoch besteht ein wesentlicher Unterschied beim Hinterrand der Flügel, welche bei ihnen rund sind, sie besitzen aber kein Analdreieck wie die Männchen.

Betrachten wir aber die ersten Abdominalsegmente, können wir erkennen, dass diese verschieden sind. Eine Anpassung erscheint deshalb auch verständlich.

Flügelbasis und Abdominaldreieck bei einem Männchen der Falkenlibelle in der Schlupfphase.

Flügelbasis und zweites Segment bei einem Weibchen der Falkenlibelle.

Flügelbasis und zweites Segment bei einem Weibchen der Falkenlibelle mit aufgeblähtem Abdomen.

Zweites Segment bei einem Männchen der Falkenlibelle.

Flügelbasis und zweites Segment bei einem Weibchen der Falkenlibelle, das bereits abflugbereit ist.

Flügelbasis und zweites Segment bei einem Weibchen der Falkenlibelle, das bereits Abflugbereit ist.

Bei Arten wie der Falkenlibelle, der Blaugrünen Mosaikjungfer und einigen anderen besteht eine Unterschied bei den Geschlechtern, der sich am zweiten Segment zeigt. Bei den Männchen wirkt das zweite Segment eckiger als bei den Weibchen. Das mag der Grund sein, dass der Flügel an der hinteren Basis verschieden ist. Beim Vierfleck dagegen ist das zweite Segment bei den Geschlechtern gleich. Das mag der Grund dafür zu sein, dass sie nicht am Flügelhinterrand unterscheidbar sind.

Weibchen und Männchen des Vierfleck kann man aus dieser Sicht nicht unterscheiden.

14. Juli bei Reith im Winkel

Schwarze Heidelibelle mit aufgeblasenem Abdomen, dahinter die Große Pechlibelle. Viele Kleinlibellen sind aus dem Wasser geklettert. Nur ganz wenige schlüpfen, da die Temperatur den ganzen Tag nicht mehr als 13,5° erreicht. Der Himmel war ganz bedeckt und einige Larven kletterten wieder ins Wasser zurück. Die anderen waren immer noch am Nachmittag an der Binse platziert.

Die Hinterflügel sind nun im Beta-Hydrowinkel ausgerichtet.

16. Juli 2011, 10:16:48 - Schwarze Heidelibelle

Typische Flügelhaltung von Sympetrum danae vor dem Jungfernflug.
Die Schwarze Heidelibelle lässt sich sehr viel Zeit für die Härtung der Flügel. Wenn sie nicht gestört wird, sitzt sie viele Stunden, da sie wenig scheu ist.
Oft werden die Flügel durch den Wind umgeklappt. Diese Art scheint nicht die Kraft zu besitzen wie andere Heidelibellen, sie ist auch die kleinste unter ihnen. Zur Paarungszeit weigern sich die Weibchen bei den Versuchen der Männchen sich anzukoppeln. Das ist für diese Art ganz besonders wichtig. Weibchen dürfen nur Männchen akzeptieren, die kräftig genug sind, sie bei der Eiablage zu halten. Sympetrum danae streift im Tandem über der Wasseroberfläche viele Meter vom Ufer entfernt die Eier ab. Sehr häufig wird dabei das Weibchen zu tief ins Wasser getaucht. Sind die Anhänge nicht stark genug fallen die Weibchen ins Wasser. An einem See mit hoher Abundanz landen täglich 20 bis 30 Weibchen im Wasser, die nahezu alle ertrinken.
Die Schwarze Heidelibelle hat einen sehr kurzen Abdomen und sehr breite Flügel.

Daher haften die Weibchen viel stärker an der Wasseroberfläche als dies z.B. bei den Mosaikjungfern der Fall ist, die sich leichter aus dem Wasser befreien können.

Selektionsmerkmal:
Das hintere Flügelpaar der Schwarzen Heidelibelle ist sehr breit und entwickelt sich oftmals über den Scheitelpunkt in der Ausprägungsphase hinaus. Das mag daran liegen, dass sie erst sehr spät im Juli/August schlüpft. Oft sind sie am Morgen mit Tau bedeckt und schlüpfen bei bedeckten Himmel. Die Flügel bleiben dann lange lappig und sind eingedreht und werden weit über die Pleurite hinaus ausgeprägt. Erst wenn sie später fester und ausgehärteter sind berühren sie die Pleurite, was das Signal für die Überschreitung des Scheitelpunktes bewirkt. Je breiter der Flügel desto geringer sind dann auch die Überlebenschancen bei der Eiablage, was eine natürliche Selektion bedeuten kann. Die Ausfallquote durch ins Wasser gefallene Weibchen, scheint wesentlich höher als der Verlust durch Spinnen oder andere Fressfeinde.

Bei dieser Schwarzen Heidelibelle sind Muskelstränge der Flugmuskulatur seitlich der Brust durch die Haut sichtbar. Man kann dadurch die Ausrichtung des Muskelzuges gut bestimmen. Die Muskeln ziehen nicht genau parallel, sondern besitzen eine Winkelabweichung von 14,5° (Gamma/2 Winkel). Dies müsste sich auch wieder in der Bewegungsrichtung der Flügel zueinander finden.

29. Juni 2011, 09:36:38 - Blutrote Heidelibelle
Kurz vor der Flügelöffnung sind bei diesem Männchen die Pumpbewegungen deutlich durch die Außenhaut zu erkennen. Ein Käfer verursacht eine Störung, die Libelle öffnet darauf die Flügel.

Auch nach dem Öffnen der Flügel lassen sich die Bewegungen im 2. Abdominalsegment sehr gut beobachten. Ein Strang der sich dorsal durch das ganze Abdomen zieht. Die Flügel der Heidelibellen reagieren sehr sensibel auf leichteste Windböen. Sie vibrieren dann leicht. Die Frage ist ob diese Vibrationen die Muskulatur aufwärmen und ob diese Flügel-Bewegungen, in diesem Fall der Blutrote Heidelibelle, erkennen lassen, wann die Flügel so gehärtet sind, dass der Jungfernflug beginnen kann. Es muss ein System geben, was der Libelle anzeigt, wann die Flügel und der Korpus flugreif sind.

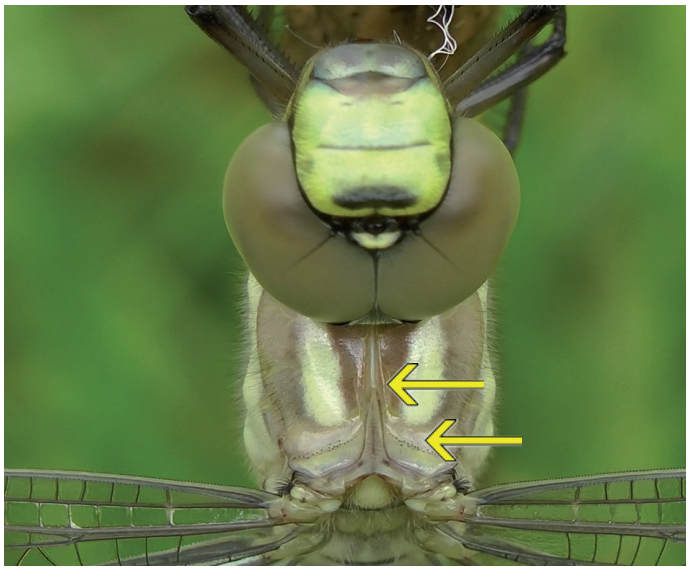
Eine Flügelöffnung aufgrund einer Störung im oberen Bild. Normalerweise werden die Flügel mit einem Schlag geöffnet, so dass sie 180° gegeneinander stehen. Eine schnellere oder vorzeitige Öffnung entsteht immer dann, wenn eine Störung vorliegt. Durch eine starke Windböe, durch ein Insekt, aber auch durch die Anwesenheit eines Menschen kann dies ausgelöst werden, was beweist, dass Libellen im Starre-Stadium auch wahrnehmen. Sie können sich nur nicht wehren, da Bewegungsstörungen (Lageänderungen) auch Entwicklungsänderungen nach sich ziehen können. In diesem Fall wurde das Öffnen der Flügel durch die Berührung eines dünnen Grashalms ausgelöst.

6. Juni 2011, 08:20:16 Blaugrüne Mosaikjungfer, 9 Minuten vor dem Abfliegen.

Das Weibchen pumpt mit dem 9. Segment und gibt von Zeit zu Zeit einen Tropfen der Schlupfflüssigkeit ab. Die Flügel sind bereits 13 Minuten geöffnet. Das bedeutet, dass zwischen dem Öffnen der Flügel und dem Abflug 22 Minuten vergangen sind.

6. Juni 2011 - 08:30:11 - Beginn Flügelzittern - Blaugrüne Mosaikjungfer

Sie beginnt mit leichtem Zittern der Flügel, das immer stärker wird, bis die Flügelbasis der beiden Motoren, Vorderflügel- und Hinterflügelbasis gegenläufig rotieren. Dies hat zur Folge, dass die starken Kräfte beginnen die dorsalen Platten der Vorderbrust zu bewegen, die den starken Schwung abfedern, um in der Brust keine Schäden zu verursachen. Die Mittelbrust ist daher oberhalb des Flügelansatzes gespalten. Bei Kleinlibellen ist dies anders, sie besitzen keine solch aufgespaltenen Brustplatten, da sie auch nicht solch starke rotierende Kräfte in den Flügeln entwickeln können.



Die starken Chitinplatten links und rechts an der Brust oberhalb der Flügelbasis federn die starken Schwingungen der Vorderflügel ab. Der Pfeil oben zeigt auf die Stelle an der die Schlupfklappen saßen, die mittels des darunter liegenden spitzen Dreiecks in der Lage war die Schlupfklappe der Larvenhaut an dieser Stelle zu durchbrechen.

Die Vibration der Flügelpaare arbeitet mal synchron, mal gegeneinander. Hier wird deutlich, dass die Bewegungen der Flügelpaare unabhängig voneinander agieren können.

10 Sek. nachdem sie mit dem Flügelzittern begann und einem kurzen Säubern der Augen startet sie ihren Jungfernflug.

28. Juni Zeit 06:56:00
Aeshna cyanea Männchen mit Morgentau bedeckt.

6. Juni 2011, 07:49:06
Flügelzittern und rostraler Abflug (nach vorne abfliegend)

28. Juni 2011, 07:35:24
Auf der Innenseite der Tibia besitzen viele Libellen Kammdorne, die sich zum Gelenk hin vergrößern und deren Enden einen Bogen beschreiben. Deshalb sind sie optimal geeignet die Augen zu wischen, die ebenfalls rund sind.

Die Männchen von Aeshna cyanea schlüpfen in der Regel bei Nacht, deshalb ist es nicht leicht sie beim Schlüpfen zu filmen. In Jahren, in denen Sie sehr häufig sind, kann man sie auch am Tage beim Schlüpfen beobachten. Wenn ich morgens das Gebiet abging und geschlüpfte Tiere fand, waren sie mit Tau bedeckt. Die Bedingungen scheinen ungeeignet. Vor allem schien ihnen auch Regen in der Nacht nichts auszumachen. Deshalb zeichnete ich die Schlupfraten und Tagestemperaturen an 21 Tagen regelmäßig auf um herauszufinden, an welchen Tagen und zu welcher Zeit sie schlüpfen.
Ein Zusammenhang zwischen Niederschlagsraten und Sonnenstunden ließ sich nicht erkennen.
Jedoch schien eine Zusammenhang zwischen den Temperaturen und Witterungsbedingungen am Vortag zu bestehen. Tageshöchsttemperaturen von 23°C und Nachttemperaturen über 14°C waren hier Grenzwerte.
Bei Nachttemperaturen von unter 12°C zwischen 3 und 5 Uhr nachts wenn es abkühlt, scheinen die Schupfprozess einzustellen.
Ob die Luftfeuchtigkeit eine Rolle spielt konnte ich nicht klären, dazu hatte ich einfach zu wenig Datenmaterial. Aeshna cyanea kommt mit Regen, Tau und hoher Luftfeuchtigkeit scheinbar sehr gut zurecht. Dies könnte ein Vorteil sein, denn die Larvenhaut und alle Chitinteile bleiben dadurch sehr elastisch.

Nach meinen Erkenntnissen schlüpfen die Männchen der Blaugrüne Mosaikjungfer in der Nacht vor 3 Uhr, vor allem wenn es um Mitternacht Temperaturen von 17°C bis 20° C hat. Das Thermometer fällt dann um 3 Uhr auf 13°C bis 17°C ab (Flügelzittern bereits ab 5:44:00 Uhr gefilmt. Schlupfbeginn mindestens 4 Stunden früher). Die Libelle befindet sich dann in einem Zustand, in dem die Flügel und das Abdomen schon ausgeprägt sind und deshlab in eine Art Schlupfstarre fällt. Durch eine hohe Luftfeuchtigkeit sind sie dann am Morgen oft ganz mit Tau bedeckt. Die Flügel fallen dabei etwas zum Abdomen hin zusammen. Sobald die Temperaturen steigen, das kann bereits ab 5 Uhr stattfinden, Re-Strukturieren sie die Haltung der Flügel.

Regnet es zu diesem Zeitpunkt, nehmen sie keinen Schaden, da sie bereits mit Tau bedeckt sind. Aber auch bei bedecktem Himmel, bestehen keine Probleme. Die Libellen warten bis die Flügel nahezu getrocknet sind. Was aber ganz besonders typisch für A. cyanea ist, ist ein ausgiebiges Flügelzittern, was durch die Kältestarre in der Nacht verständlich wird.
Weibchen dagegen schlüpfen nach dieser Kühlungsphase in der Nacht z. B. um 8 Uhr wenn die Temperaturen wieder steigen, deshalb haben sie eine kürzere Schlupzeit (Biologische Induktion - Wärmesteigerung).

5. Juli 10:53:44, Herbst-Mosaikjungfer Abflug rostral nach oben.

Auch sie leitete ihren Jungernflug mit einem längeren Flügelzittern ein. Der Abflug erfolgt bei Edellibellen grundsätzlich rostral, das heißt zum Kopf hin nach vorne weg. Dieses Muster bedingt, dass Parungsräder, aber auch einzelne Tiere der Edellibellen sich in der Regel vertikal hängend Plazieren, im Gegensatz zu den meisten Segellibellen (wie Heidelibellen oder Vierfleck), die sich gerne horizontal platzieren und meist eine dorsale Abflugrichtung wählen. Aeshna cyanea bleibt in der Regel die gesamte Schlupfzeit bis zum Abflug an der Exuvie sitzen.
Diese Libelle benötigte zwischen Öffnen der Flügel und dem Abflug exakt 45 Minuten.

Mit dem Jungfernflug ist der Emergenz-Vorgang der Libelle abgeschlossen.

Dieser Vierfleck macht eine kurze Pause einige Meter vom Schlupfort, kurz danach ist er in der Vegetation verschwunden.

Kleinlibellen im Vergleich

Interessant wird es, wenn wir einzelne Schlupfphasen der Kleinlibellen mit denen der Großlibellen vergleichen.
Kleinlibellen schlüpfen vorwärts aufrecht im Gegensatz zu Großlibellen, die kopfüber rückwärts schlüpfen. Durch diese unterschiedlichen Schlupfmuster gibt es auch unterschiedliche Impulse der Entwicklung.
Kleinlibellen besitzen ein anderes System beim Herausziehen der Beine. Die Kraft wird bei ihnen durch das Strecken des Abdomen erzeugt. Sie können daher nicht so leicht zurückrutschen.
Wenn man das Beingelenk betrachtet, verfügt dieses nicht über die Pneumatik der Großlibellen. Großlibellen ziehen die Beinpaare mit symmetrischen Impulsen in einem vertikalen Ablauf heraus.
Kleinlibellen wirken auf die Beine so ein, indem sie seitlich hin und her schwanken.
Das bewirkt eine horizontale Konzentrationsausrichtung.
Der Schlupfmechanismus scheint insgesamt auf grundsätzlich verschiedenen Verhaltensmustern zu beruhen.

Daraus könnte sich erklären, dass Kleinlibellen evolutionstechnisch die Augen auseinander entwickelten.
Bei Großlibellen dagegen stehen sie zusammen und berühren sich. Ausgenommen sind Flusslibellen, auch sie haben auseinander stehende Augen. Ist dies auch wiederum auf die vorwärts gerichtete Schlupfvariante zurückzuführen. Ebenso scheint sich dieses Muster in der Ausrichtung der Facettenaugen wieder zu finden.

Die Becherjungfer befindet sich in der Starrephase. In dieser Situation kann sie wesentlich stärker auf Störungen regagieren, als dies bei den Großlibellen der Fall ist.

Nimmt die Becherjungfer Bewegungsmuster eines Menschen wahr, versucht sie auch in dieser Situation sich hinter der Binse zu verstecken. Das liegt auch daran, dass sie während dieser Phase nicht absolut bewegungslos ist, denn Kleinlibellen stimmen in diesem Zustand immer noch die Beißwerkzeuge ab, die dann ständig noch in Bewegung sind.

Durch die rostrale Schlupfhaltung bei den Kleinlibellen gibt es unterschiedliche Wirkungen der Schwerkraft auf die Entwicklung verschiedener Körperteile.
Betrachten wir das Abdomen, welches sich in dieser Phase bei den Großlibellen nach hinten hin verjüngt. Bei den Kleinlibellen dagegen muss es sich zum Ende hin verdicken, damit es halt in der Exuvie findet und nach oben hin gestreckt werden kann. Dabei mag die Schwerkraft bei der evolutionstechnischen Entwicklung eine Rolle gespielt haben, denn Flüssigkeit lässt sich leichter nach unten als nach oben transportieren. Der Pleuritstrang wird nur in dieser Phase gebraucht und kann danach abgebaut und dem Flüssigkeitskreislauf zugeführt werden.

Wahrscheinlich bedingt die Schwerkraft bei der Entwicklung der Flügelform eine Rolle. Die Flügel bei Großlibellen stehen nach der Befreiung aus der Larvenhaut nach unten. Die Flüssigkeit wird durch die Schwerkraft einen leichten Druck nach unten erzeugen. Der Flügel ist daher spitz nach oben zulaufend.

Bei Kleinlibellen ist dies anders. Ihre Flügel werden nach oben aus den Flügelköchern gezogen. Die Schwerkraft wirkt deshalb zum Flügelende hin. Dort sammelt sich mehr Lymphe als am Flügelansatz.

Wenn wir die Flügel von Groß- und Kleinlibellen betrachten, dann finden sich in ihrer Form diese Muster wieder.

Die Libelle klammert sich fest. Hier kommt auch das Haltungsmuster durch die Tarsenausrichtung der einzelnen Beinpaare wieder zur Geltung: die Ziehen-Halten-Schieben-Stellung.
Das ersten Beinpaares greift von oben, das zweite von der Seite und das dritten von unten.
Die letzten Segmente des Abdomen verlängern sich und sie kann es jetzt aus der Exuvie ziehen.

13. Juli 2011, 08:03:38 Reith im Winkel Becherjungfer (Bestimmung durch Ringe an den Beinen)

Das Bild oben zeigt ein Männchen der Gemeinen Becherjungfer. Diese Phase der Flügelprägung gibt es bei Großlibellen nicht. Sie versucht mit den Flügelspitzen das zehnte Segment zu treffen. Bei dieser Prozedur gleicht sie immer wieder die Form des Abdomen an und passt es in die Flügel-Hinterkante ein.
Dass sie das Abdomen vom Flügel immer wieder entfernt, hängt sicher mit Konzentrationsmustern zusammen, die ich später noch näher erläutern werden. Die Entwicklung des Flügels darf nicht gehemmt werden, daher kommt es immer wieder zu dieser Abfolge: Abdomen weghalten, Lymphe pumpen, Abdomen anlegen und Flügel prüfen, Abdomen wieder weghalten usf.

13. Juli Zeit 07:50:10 bei Reith im Winkel, Becherjungfer

In der nächsten Phase wird die Weiterentwicklung des Abdomen angehalten und der Flügel dagegen weiter geprägt. Er passt sich im weiteren Verlauf der Form des Abdomen immer wieder exakt an. Das Abdomen steht bei Kleinlibellen anders zur Flügelbasis und zur Brust, was wiederum auf die rostrale Schlupfhaltung zurückzuführen ist. Deshalb ist es für sie möglich beide Flügel an das Abdomen bei der Prägung anzulegen.

Ein Scheitelpunkt wie bei den Großlibellen, der eine einmalige Berührung benötigt, ist deshalb bei Kleinlibellen auch nicht erkennbar.
Ebenso wird durch dieses vorwärts schlüpfende System der Flügel viel schmäler.

Durch die Dorsalprägung bei den Kleinlibellen können die Flügel immer wieder kontrolliert und nachgepasst werden.

Aufgeblähter Abdomen, ständiges Abtasten mit dem Abdomen

Der Flügel ist weitgehend ausgeprägt und das Abdomen verlängert sich. Es kommt zu einer Überprägung des Winkels der Flügel zum Brustkorb und Abdomen zwischen Segment zwei und sechs (kaudale Krümmung). Dagegen findet in Segment sieben bis zehn ein anderer Prozess statt. Hier bilden sich Konzentrationsmuster, die eine engegengesetzte Krümmung (rostrale Krümmung) haben. Der Grund mag eine Konzentration sein, die sich auf die Vorderkante der Flügel im Bereich der Pterostigmen bezieht.

In dieser Situation erfolgt immer noch ein Antasten mit dem Abdomen an die Flügel. Eventuell wird ein Flügelkontakt an ein bestimmtes Segment, zur Kontrolle der Flügellänge hergestellt.

Wahrscheinlicher ist eine Kontrolle damit die Hinterkanten der vier Flügel angeglichen bleiben. Würden die Pterostigmen die Flügel zum vorderen Rand abstimmen, wäre dies ein perfektes Kontrollsystem für die Flügelbreite. Alle vier Flügel könnten von ihrer Breite her exakt gleich gebildet werden. Was aussagen würde, dass in diesem Stadium Anstellwinkel und Flügelform in einem gewissen Maße noch nachjustiert werden könnten.

14. Juli 2011, 07:36:06
Diese Gemeine Becherjungfer kann sich nicht entscheiden, ob sie schlüpfen soll. Bei 13,5°C kleben sie noch am Abend am Schlupfsubstrat fest. Würde die Sonne für einige Minuten scheinen, würden sie sofort schlüpfen. So können sich nur wenige der Tiere entscheiden und wagen diesen Schritt. Einige dagegen stellen sich auf den Kopf klettern mal nach oben, mal nach unten oder zurück ins Wasser.

Bei der Speer-Azurjungfer sind die Pleurite gut sichtbar, das verbreiterte Abdomenende, was für Kleinlibellen in dieser Phase typisch ist

Es wird noch eine andere Struktur verständlich. Kleinlibellen haben im Gegensatz zu Großlibellen **Kiemenblättchen**. Ihre Atmung ist als Larve nach außen gekehrt.
Bei dieser rostralen Schlupfart wird das Abdomen beim Schlupfprozess nach oben geschoben und in den letzten Segmenten durch Druck manifestiert.
In dieser Situation könnte ein Enddarm mit Kiemenblättchen nicht herausgezogen werden. Darin lag wahrscheinlich auch der Grund, warum Kleinlibellen ihre Atmung außerhalb des Körpers entwickelt haben, weil es technisch nicht anders möglich gewesen ist.

Hier noch ein Bild der Speer-Azurjungfer das Fragen aufwirft.
Hat die Abdomenkrümmung einen Einfluss auf die Kräfteverteilung in den Flügeln, was ich ja schon mehrmals angesprochen habe. Die Libelle krümmt das Abdomen nach vorne, dies stellt eine rostrale Krümmung dar.
Wird dadurch eine höhere Konzentration auf den vorderen Bereich der Flügel gelenkt, dort wo die großen Flügeladern sitzen?

23. April 2011, 21:35:38 - Rostrale Haltung

Frühe Adonislibelle 23. April 2011

Mittwoch, 6. Juli 2011, 07:52:02

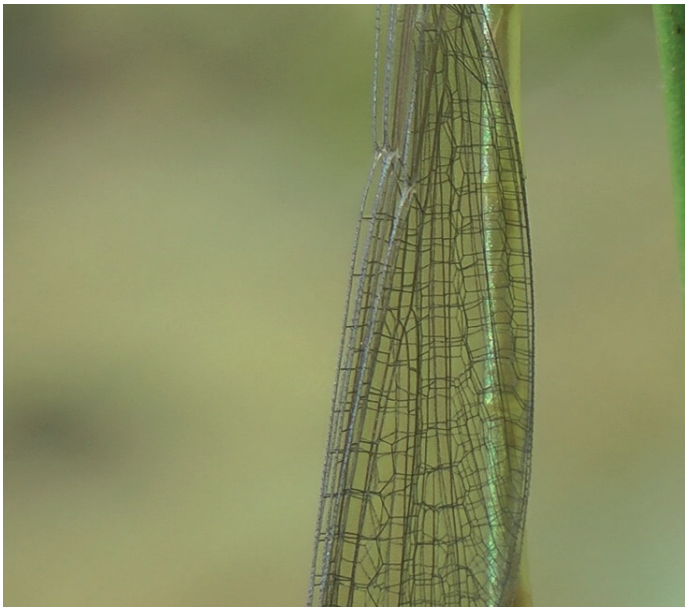
Die Kleine Binsenjungfer (Männchen) hat eine andere Strategie als es bei den Großlibellen der Fall ist. Sie zieht die Beine aus der Exuvie heraus, indem sie ständig nach links und rechts schwankt und damit die Beine durch kleine Impulse immer mehr herauszieht. Da mag die Beobachtung verständlich sein, dass sich Kleinlibellen in allen Phasen bewegen können (reagieren) und versuchen sich hinter dem Schlupfhalm zu verstecken. Großlibellen können in der gesamten Phase des Herausbrechens aus der Exuvie und bis zur Starrephase der Beinhärtung, nur in extremen Situationen reagieren. Unterstützung findet die Kleinlibelle durch das Strecken des Abdomen der nach oben triftet und sich gleichfalls mit Luft aufbläht, so dass ein zurückrutschen nicht möglich ist. Kleinlibellen müssen durch diese Schlupfart keine Lymphe in den Pleuriten zurückhalten, wie das bei den kopfüber hängenden Großlibellen der Fall ist. Auch für die Flügelausprägung werden keine Pleurite benötigt, da sie den Scheitelpunkt dorsal treffen.

Sie versucht durch ständiges Einziehen und Strecken der einzelnen Beine die optimale Haltung (Sternbildung) zu finden. Hier wird auch wieder deutlich, dass es sich um die optimalen strukturellen Ausrichtungen handeln muss, um die Beinstrukturen so zu festigen, wie sie später auch im Einklang benutzt werden können.

Diese Männchen der Kleinen Binsenjungfer entwickelt die Flügel und den Abdomen scheinbar erst unkontrolliert. 40 Minuten, nachdem sie mit dem Schlüpfen begann, beginnt das Tier anfänglich mittels des Abdomenschlagens den Kontakt zu den Flügeln aufzubauen (Bild unten) und zu kontrollieren.

Starkes Schlagen des Abdomen gegen die Flügel und gemeinsames Schlagen gegen den Stiel kann nur bewirken, dass Vorderflügel und Hinterflügel bei dieser Art auf eine Linie gebracht werden.

In der nächsten Phase wird das Abdomen verlängert, was daran zu erkennen ist, dass Schlupfflüssigkeit in das 7. bis 10. Segment verteilt wird und diese durch das Gewicht der Flüssigkeit gestreckt werden.



Alle vier Flügel werden in der letzten Phase bei Lestes virens vestalis auf die von der Sonne abgewandte Seite gelegt. Auch bei Lestes viridis konnte ich dies feststellen, als zwei Libellen spiegelverkehrt zu Sonne geschlüpft sind. Beide hielten alle vier Flügel von der Sonne abgewandt.

Auch Lestes sponsa hält die Flügel sonnenabgewandt. Die Ausprägung der Flügel ist hier sicher beendet.

4. August 2011, 10:17:04 Becherjungfer
In diesem Stadium spielt die Ausrichtung nicht die wichtigste Rolle. Später nach der Befreiung aus dem Abdomen muss sie aber einen anderen Platz suchen, wegen der weiteren Ausprägung, in der weitgehend vertikal ausgerichtet sein muss.

6. Juli 07:45 Uhr Weibchen

Die Kleine Binsenjungfer prägt ihre Flügelenden rund aus. Die Flügel entwickeln sich kontinuierlich durch die Formung des Abdomen, bevor sie die Länge des Abdomen erreichen und darüber hinaus ausgeprägt werden. Verliert sie für kurze Zeit den Kontakt zwischen dem hinteren Rand der Flügel und dorsal des Abdomen, beginnt sie zu rucken, bis der Kontakt wieder in seiner Breite hergestellt ist. Vorder- und Hinterflügel werden gleichzeitig kontrolliert und liegen auf einer Linie.

5. August 2011, 11:41:10 Becherjungfer
Auch hier besteht wieder ein Unterschied bei der Basisprägung der Flügel gegenüber Großlibellen. Das aufgeblasene Abdomen wird zwischen den Flügel gebracht.
Die Basis wird deutlich an die ersten Segmente angepasst, jedoch um 90° versetzt wie es bei den Großlibellen der Fall ist.
Bei den Kleinlibellen steht der Flügel längsseits zu den Abdominalsegmenten, bei den Großlibellen quer.

Kiemenblättchen endogen oder exogen

Larven besitzen eine Kiemenatmung, das heißt, dass sie über Kiemen den Sauerstoff aus dem Wasser filtern. Bei Großlibellen liegen die Kiemenblättchen endogen im Abdomen, bei den Kleinlibellen dagegen außerhalb des Körpers und sind als 3 Kiemenblättchen (Prokte) gut zu erkennbar.

Die Abbildung oben zeigt die Exuvie einer Kleinlibelle mit exogenen Kiemenblättchen, die während der Schlupfphase getrennt werden.

Die Abbildung links zeigt die Exuvie einer Großlibelle. Die Kiemen werden in der Exuvie gehäutet und bleiben meist als ein dunkler Schatten gut sichtbar.

Bei der Betrachtung der beiden unterschiedlichen Schlupftechniken fällt auf: Im Bild oben kann man erkennen, wie die Larve die Kiemenblättchen innerhalb der Exuvie häutet.
Dies ist nur bei einem pneumatischen Auszug der Beine möglich, denn das Abdomen hat viel Platz in der Exuvie und die Kiemenblättchen können nicht eingeklemmt werden.

Dies ist bei den Kleinlibellen ganz anders. Sie ziehen die Beine mechanisch aus den Beinhüllen der Larvenhaut. Dies tun sie mit Unterstützung des Abdomen, der an den letzten Abdominalsegmenten angeschwollen ist und sich fest verkeilt. Würden sich bei dieser Schlupfvariante die Kiemenblättchen endogen befinden, könnten sie in diesem Stadium nicht herausgezogen werden, da sie fest eingepresst wären.

Deshalb kann angenommen werden, dass sich die Kiemenblättchen der Larven aufgrund der verschiedenen Schlupfausrichtungen bei den Kleinlibellen exogen und bei den Großlibellen endogen entwickelt haben.

Diese Gemeine Becherjungfer steckt noch mit dem Kopf in der Exuvie. Sie ist bereits ausgefärbt und hätte um 10:34 Uhr normalerweise bereits lange schon abgeflogen sein sollen. Wie sie sich überhaupt soweit entwickeln konnte ist ein Rätsel, da mir Bilder in einer früheren Phase fehlen. Sie versucht in dieser Phase immer noch die Flügel zu justieren. Da ein Flügel etwas näher am Abdomen ist als die anderen drei, versucht sie diese Flügelanpassung durch Vibration oder stärkeres Wippen zu bewerkstelligen.

Kontrollmuster nach dem Jungfernflug

Ein Männchen des Grossen Blaupfeils versucht seinen linken verbogenen Hinterflügel zu reparieren.
Er versucht, obwohl er nahezu vollständig ausgehärtet ist, Lymphe in den Flügel zu pumpen. Es kommt so fortwährend zu leichten Bewegungen um den Vorderflügel an den Hinterflügel zu drücken. Dabei sind natürlich die feinen Borsten wichtig, die auf der Flügeloberfläche sitzen, dadurch können die Flügel nicht verkleben. Sensillen, die an feinen Haaren an der Flügeladerung sitzen, könnten hier auch hilfreich sein.

Kinetischer Effekt - Die Hypothese

Kleinlibellen schlüpfen ganz anders als Großlibellen. Sie ziehen ihren Körper nach oben aus der Exuvie. Großlibellen dagegen schieben sich rückwärts heraus. Das wirft natürlich die Frage auf, welche Verhaltens- oder Konzentrationsmuster lassen sich daraus ableiten? Lässt sich meine Hypothese vom kinetischen Effekt daraus erklären.

Bei Säugetieren ist es ja so:

Der kinetische Effekt entwickelt sich aus einer Differenz zwischen motorischen und sensorischen Nervenfasern, die gegenläufig parallel im Rückenmark verlaufen.

Durch die starke Innervation eines Nervs entsteht ein in eine Richtung drehendes Magnetfeld, um den Nerv herum (trotz Abschirmung). Dies hat zur Folge, dass der entgegen laufende Nerv minimal gehemmt wird. Daraus ergibt sich eine Differenz zwischen Motorik und Sensorik innerhalb bestimmter Schwellenwerte.

Diese Beeinflussung kann aber auch willentlich erzeugt werden. Beispielsweise kommt es durch die Schrägstellung der Ohren beim Hund oder Pferd zu einer kinetischen Wirkungen.

Kaudaler Effekt: Bei ihm ist es so, dass durch eine nach rückwärts gerichtete Konzentration eine Impulskraft (zum Steiß hin) erzeugt wird. Die Konzentration wird nach hinten geschoben weshalb eine Förderung der motorischen Nerven erfolgt, die sensiblen Nervenfasern dagegen werden gedämpft. Es kommt innerhalb bestimmter Schwellenwerte zu einer schnelleren Reaktion der Motorik, aber einer gedämpften im Bereich der Sensorik, was bedeutet, dass sensible Strukturen der Wahrnehmung gedämpft werden. Eine nach vorwärts gerichtete Konzentration bewirkt genau das Gegenteil.

Deshalb muß man bei Säugetieren vorsichtig sein, wenn sie die Ohren nach hinten anstellen, dann baut sich die Motorik auf was für eine Angriffsituation forteilhaft ist.

Klappen Säugetiere die Ohren nach vorne, dann sind sie aufmerksamm und sozial positiver eingestellt, dann entwickeln sie einen rostralen Effekt der eine sensible Dominatz besitzt. Man kann ganz einfach sagen: Ein Raubtier benötigt starke kaudale (motorische) Muster, ein Fluchttier dagegen rostrale (sensible) wiederum stärker sozialgebundene Muster.

Raubtiere sind deshalb meistens Einzelgänger, Fluchttiere dagegen leben in Gemeinschaften.

Trifft dieses System auch auf Libellen zu?

Wir haben am Anfang bereits gesehen, dass Larven wenn sie aus dem Wasser klettern durch die Krümmung (Brust und Abdomen) diesen Effekt einüben. Denn innerhalb der einzelnen Phasen kommt es immer wieder zu einem Wechsel zwischen kaudalen und rostralen Konzentrationsmustern. In der Phase, in der die Libelle aus der Exuvie schlüpft, besteht zwischen Klein- und Großlibellen eine gravierender Unterschied. Großlibellen entwickeln einen kaudalen Effekt und kippen ihren Körper nach hinten (kaudales Muster). Bei Kleinlibellen ist dies anders, sie richten sich auf und bilden eine Konzentration nach vorne, dies beinhaltet einen rostralen kinetischen Effekt.

Daraus ließen sich wahrscheinlich folgende unterschiedliche Muster erklären: Großlibellen entwickeln eine höhere Motorik und eine geringere Sensorik. Durch die gedämpfte Sensorik nehmen sie weniger wahr und reagieren nicht gleich auf jede Störung. Sie sprechen während des Schlupfes so gut wie nie auf Beobachter an. Natürlich reagieren sie sofort, wenn sie berührt werden, wie in einer Filmsequenz zu erkennen ist, als sich eine Fliege auf die Brust einer gerade Schlüpfenden Libelle setzt.

Großlibellen remplen sich sehr stark an. Im Gegensatz zu Kleinlibellen die wesentlich die wesentlich vorsichtiger sind.

Kleinlibellen können eine Fliege aus einem Spinnennetz ohne Probleme ganz präzise herausholen. Großlibellen können das nicht. Die Kleine Pechlibelle, kann sitzende Insekten von Gräsern weg einsammeln, was für sie typisch ist. Großlibellen können das nicht.

Ich habe immer wieder Aufnahmen gemacht bei denen Großlibellen ganz oder fast auf einer Kleinlibelle sitzen.

Großlibellen greifen nur fliegende Beute.

Eine Gemeine Winterlibelle und eine Gemeine Binsenjungfer konnte ich Fotografieren als sie mit einer Ähre spielten, sie auseinanderrissen.

Solche Beobachtungen konnte ich bei Großlibellen niemals machen.

Großlibellen dagegen sind meist Einzelgänger, und haben eine starkes Revierverhalten, was wiederum für kaudale Verhaltensmuster spricht.

Kleinlibellen leben oft in großen Gemeinschaften. Auch hier finden wir wiederum die entspechenden Unterschiede.

Natürlich gilt das nicht eins zu eins für jeweils alle Arten. Denn innerhalb der Familien gibt es Unterschiede.

Ich will das am Beisspiel der **Großen Pechlibelle** aufzeigen.

Die Entwicklung der Augen

Bei den meisten Großlibellen berühren sich die Augen. Die Erklärung könnte sein, dass bei einer kaudalen Haltung es zur einer Konvergenz in den nach rückwärts gerichteten Wahrnehungsmustern kommt (Großlibellen stehen in dieser Phase auf dem Kopf) . Bei einer kaudalen Haltung kommt es immer zu einer stärkeren Ich-Bezogenheit.

Kleinlibellen dagegen schlüpfen in einer rostralen Position, sie stehen dabei in der Exuvie und richten sich nach vorne aus. Ein nach rostral ausgerichtete Haltung bewirkt immer ein Konzentrationsmuster von sich weg führend und bewirkt ein auseinander triften der Konzentration.
Worauf sich auch das Schema des Herausziehens der Beine durch seitliches versetztes Schwanken erklärt.
Raubtiere allgemein basieren auf einer Dominanz kaudaler Muster, bei ihnen stehen die Augen näher zusammen als bei Fluchttieren, die in der Regel eine stärkere rostrale Struktur besitzen. Deshalb liegt auch die Vermutung nahe, dass die Augenstellungen Aufgrund dieses Umstandes der Schlüpftechnik entwickelt sind. Kleinlibellen schlüpfen stehend aus der Exuvie, deshalb stehen ihre Augen auseinander. Großlibellen dagegen schlüpfen kopfüber rückwärts, deshalb berühren sich ihre Augen. Wie sieht es aber mit den Flußjungfern aus?

Flussjungfern sind Großlibellen, die aber auseinander stehende Augen besitzen.

Würde man davon ausgehen, dass sich die Augen der Kleinlibellen aufgrund der Situation, auseinander entwickelt haben, da sie immer an Binsen oder Gräsern sitzen und damit optimal um die Binse herumsehen können ohne dass die Binse störend wirkt. Dann müssten Flussjungfern eine ähnliche Sitzposition einnehmen. Das tun sie aber nicht. Also kann die Ursache nicht an der Lebensweise sondern nur am Schlupfverhalten liegen, denn Flussjungfern schlüpfen grundsätzlich stehend in der Exuvie und nicht so wie es die anderen Großlibellen tun.

Daraus ergibt sich, dass die tatsächliche Ursache für das Auseinandertriften der Augen die Schlupfhaltung während des Aufbrechens der Brust und dem Herausziehen des Abdomen sein muss.

Darin liegt für mich auch der Beweis, dass sich Flussjungfern in der Evolution zu einem späteren Zeitpunkt von den Großlibellen abgekoppelt und sich aus ihnen heraus entwickelt haben.
Dies lässt die Annahme zu, dass Libellen, würden sie sich neu entwickeln, wieder die Augenstellung so haben müssten, je nachdem welche Schlupfart sie wählen.

Das Herausschieben der Beine

Groß- und Kleinlibellen haben verschiedene Techniken, die sie beim Herausziehen der Beine anwenden. Großlibellen besitzen einen pneumatischen Mechanismus der die Beine in den Brustkorb einziehen kann und im Wechsel herausschiebt (symmetrisch).
Bei Kleinlibellen ist dies anders, sie verwinden ihren Brustkorb nach rechts und dann wieder nach links. Sie schwanken mit dem Brustkorb seitlich und ziehen so die Beine mechanisch aus der Exuvie (asymmetrisch). Dieses mag auch der Grund sein, dass Kleinlibellen eher seitlich abfliegen und Großlibellen nach vorne oder zum Rücken hin.
Wie das mit den Flussjungfern ist, dazu fehlen mir die Bilder.

Großlibellen, wie dieser Große Blaupfeil, haben kürzere Beinborsten, da es für sie besonders wichtig ist während des Schlupfvorgangs die Beine zu verspreizen, damit sie nicht mehr zurückrutschen können, wenn sie durch die Pneumatik die Beine gegeneinander verschoben werden.

Auch hier wieder ein Unterschied aufgrund der Schlupfart. Kleinlibellen ziehen die Beine durch seitliches Verschieben, dabei werden sie durch das Strecken des Abdomen in der Position gehalten. Sie müssen deshalb am Femur (Oberschenkel) keine kurzen Borsten haben. Das mag der Grund sein, warum sich die Beinborsten bei Kleinlibellen allgemein länger entwickelt haben, was den Beutefang wesentlich verbessert.

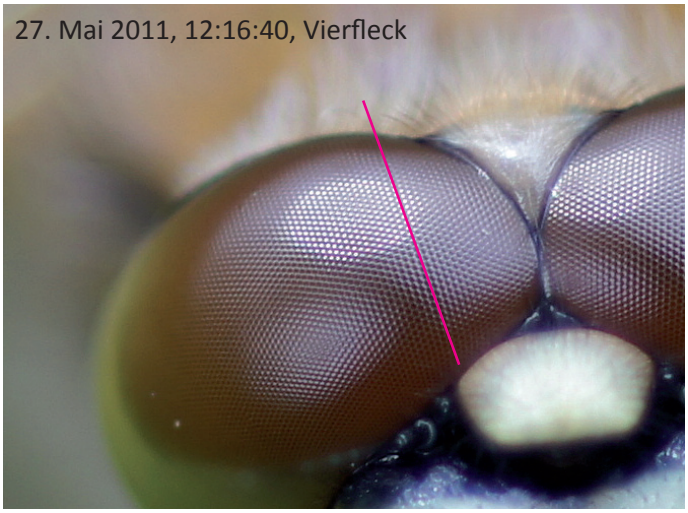
Evolutionstechnischer Zusammenhang der Ausrichtung der Fassettenaugen.

Auf einen weiteren Aspekt, den ich bereits schon angeschnitten habe, möchte ich hier noch einmal ausführlicher eingehen.

Libellen haben Facettenaugen. Die Facetten sind an der Front zueinander in einem Winkel von 60° ausgerichtet. Im ersten Moment findet man keine Ordnung in der Ausrichtung einzelner Facetten.

Betrachten wir aber das Ganze, lässt sich feststellen, dass die Ausrichtungen der Facetten in eine räumliche Ebene hineinpasst.

Bei den Großlibellen liegt diese Ebene so, dass damit eine vertikale Konzentration verbunden werden kann. Dies sieht man bei der Großen Königslibelle sehr gut.

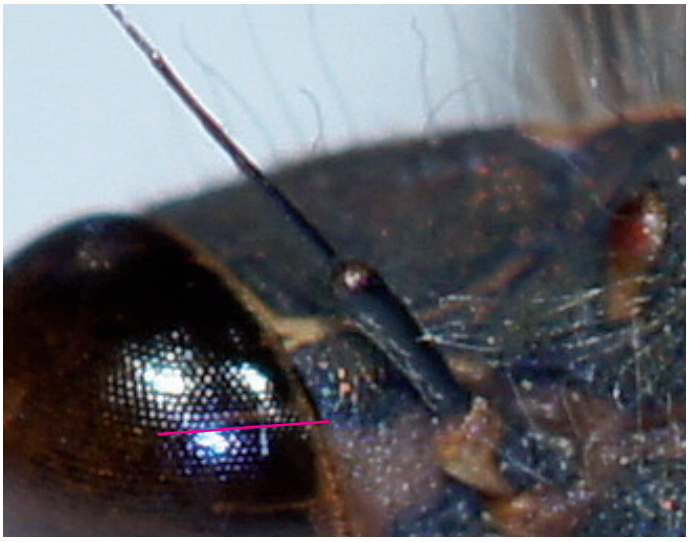


Auch bei dem Foto des Vierfleck wird diese Ausrichtung (mit der Körperachse) gut erkennbar, sie verbessert wahrscheinlich die Konzentration im vertikalen Bereich

Auch bei der Blaugrünen Mosaikjungfer zeigt sich diese Ausrichtung der Facetten wieder

Nun wird es interessant

Vergleichen wir die Ausrichtung der Fassetten bei Kleinlibellen gegenüber den Großlibellen, ich nehme hierzu die Augen der Gemeinen Winterlibelle.



Ihre Facetten sind so ausgerichtet, dass sie eine Linie in der horizontalen Ausrichtung finden (gegen die Körperachse). Liegt der Grund wieder in der Schlupfvariante? Wie wir bereits erkannt haben, müssen sich Kleinlibellen seitlich hin- und herwinden um die Beine aus der Exuvie zu bekommen. Haben sie deshalb eine stärkere Tendenz zu seitlichen Verhaltensmustern?
Auch die Vorliebe der Plazierung an Grashalmen lässt sich daraus ableiten, ebenso ihre daraus resultierenden seitlichen Abflugmuster.

Ameisen

Schäden bei der Emergenz durch Ameisen sind eine der Beobachtungen, die man besonders, bei Falkenlibellen immer wieder machen kann. Sie schlüpfen zu einer Tageszeit, in der die Ameisen ebenfalls sehr aktiv sind. Schlüpfen sie an hohem Schilf von mehr als einem Meter sind die Gefahren durch Ameisenverbiss sehr gering. Schlüpfen sie an Binsen in Höhen von 30 bis 50 cm, dann sind die Chancen höher, dass sie von Ameisen entdeckt werden. In vielen Filmabschnitten sind immer wieder einzelne Ameisen zu sehen, die an den nebenstehenden Binsen ständig hin und her laufen, an überschneidenden Binsen wechseln und sich neue Wege suchen.
Schlüpfen die Libellen dagegen über dem Wasser oder weit in der Vegetation, ist auch die Gefahr geringer während der Schlupfphase überrascht zu werden. Da Falkenlibellen, ebenso wie viele andere Arten, direkt am Ufer schlüpfen, sind sie immer in Gefahr. Wobei die Rate der Libellen, die dann tatsächlich getötet werden, im Verhältnis sehr gering ist. Auf jeweils ca. 50 Individuen kamen ein bis zwei Libellen, die durch Ameisen geschädigt wurden. Die Quote schien weit unter 2% zu liegen.

Am Bild sieht man drei Ameisen auf der noch unfertigen Libelle. Eine vierte Ameise ist an der Binse. Diese wenigen Ameisen können den Schlupfvorgang völlig lahmlegen. Der Flügeldruck fällt zusammen und aus offenen Wunden tritt Schlupfflüssigkeit aus.
Die Ameisen haben Duftspuren gelegt. Es kommt immer wieder vor, dass eine Ameise zurückläuft und diese Duftspur verstärkt. So finden sich immer mehr Ameisen ein.

Im Film, aus dem ich obiges Bild genommen habe, befand sich eine Falkenlibelle in der Starrephase. Sie verhielt sich immer so, als wolle sie sich aufstellen und in die nächste Phase übergehen. Viel jedoch immer wieder zurück. Bis mir schließlich aufgefallen ist, dass sich eine Ameise an den Flügelspitzen zu schaffen machte. Weiteren Ameisen folgten nicht, deshalb konnte sich dieses Exemplar weiter entwickeln. Solche Ereignisse, können aber dazu führen, dass die Libelle herunterfällt, dann ist sie den Ameisen endgültig ausgeliefert. Der Schlupfmechanismus kann dadurch durcheinander gebracht werden.

Die Beinhaltung bei dieser Falkenlibelle wird chaotisch, der Flügel fällt zusammen. Die Ameisen beißen gerne an den Flügeln und versuchen Teile davon abzutrennen.

Die immer zahlreicher werdenden Ameisen beißen mit ihren Mandibeln, die wie große Zangen wirken, nahezu an allen Teilen. Die Libelle wehrt sich, indem sie sich stark schüttelt. Mit den Beinen versucht sie, eine Binse zu greifen. Teile des Flügels werden bereits davon getragen.

Hier hängt das Abdomen nur noch an einer feinen Haut oder Trachee und wird im nächsten Moment herunterfallen, damit ist die Beute näher am Nest der Ameisen.

Ameisen haben so kräftige Zangen, dass die den Abdomen durchtrennen können.

Irgendwann hat alles mal ein Ende.

So auch diese Dokumentation. Es gibt sicher noch vieles zu sagen, so z.B. über Schlupffehler, über Fressfeinde und manche Details innerhalb der Schlupfphasen.

Details über die genaue Entwicklung der Kleinlibellen fehlen zum großen Teil. Erforderlich sind weitere Untersuchungen, um Aussagen und Schlüsse zu festigen oder sie zu ändern.

Bei vielen Themen wäre es wünschenswert gewesen, wenn mir mehrere Vergleichsserien und Ereignisse zur Verfügung gestanden hätten.

Dennoch glaube ich einen interessanten Einblick in den wichtigsten Lebensabschnitt der Libellen gegeben zu haben.

Eine weitere Forschung auf diesen Grundlagen und die Einbeziehung weiteren Arten, kann noch viel Interessantes ans Licht bringen.

Ich habe immer noch die Möglichkeit anhand der vielen Filmaufnahmen weitere Details zu erkennen.

Mein Problem lag aber darin, dass ich beim filmen, gar nicht so recht wusste, welche Details eigentlich wichtig sind.

Das hat sich erst in der Bearbeitung des Filmmaterials und der Dokumentation herausgestellt.

Ich hoffe, dass diese Dokumentation für jeden Leser ein neues Verständnis über Lebensprozesse zeigt.

Karlheinz Schroth

Begriffe

Abdomen: Hinterleib der Libelle
Abdomenpumpen: Das rhythmische Zusammenziehen und strecken des Abdomen, bei der Schlupfentwicklung.
Analdreieck: Dreieck an der Basis des Hinterflügels bei Großlibellen.
Apendix inferior: Unterer Anhang bei Großlibellen.
Apendices superiores: Obere Anhänge
Basisprägung: Flügelprägung in der zweiten Phase an der Flügelbasis zum zweiten und dritten Abdominalsegment.
Coxa: Hüfte bei Gliederfüßlern
dorsal: rückwärts oder am Rücken gelegen.
Dorsalprägung: Kontaktpunkt (Scheitelpunkt) bei der Flügelprägung an der Abdomenoberseite
Emergenz - Schlupf
endogen: nach innen oder innenliegend
exogen: außerhalb
Femur: Oberschenkel
Hydrowinkel: Winkel basierend auf den Winkelstrukturen drehender Wassermolkühle
kaudal: schwanzwärts
kaudaler Effekt: ablaufende Konzentration in der Wirbelsäule bei der die Motorik gefördert wird.
Lateral: seitlich liegend
Lateralprägung: Kontaktpunkt (Scheitelpunkt) bei der Flügelprägung seitlich des Abdomen
Lymphgürtel: Seitliche angeschwollene Pleurite, während der Schlupfphase bis zur Flügelprägung.
Membranula: weißer Hautlappen an der Hinterkante der Flügel bei Großlibellen
Orbital: psycho oder somatisches Konzentrationsmuster in der Form eines Kreises oder einer Kugel
Pleurit: seitlicher Strang des Abdomen bei der Larve
Pterostigma: Flügelmal
rostral: zum vorderen Ende des Köpers ausgerichtet
Rostraler Effekt: zum Kopf hin laufende höhere Impulskraft: motorisch hemmend, sensorisch fördernd, sensorische Dominanz
Scheitelpunkt der Flügelprägung
Prüfung für die Flügelprägung in Länge und Breite
Schlupfklappe
Klappe bei Segellibellen, die beim Schlüpfen als erstes aufbricht
Sensillen: Rezeptoren, die an den Haarwurzeln sitzen.
Starrephase: Die Phase in der die Libelle die Beine Härtet.
Thorax: Brust
Tybia: Unterschenkel
ventral: zur Vorderseite (bauchseits) des Körpers oder eines Körperteils

Literatur

Bellmann Heiko,
- *Der Kosmos Libellenführer*, 2007
Frankh-Kosmos Verlag, Stuttgard
Dijkstra Klaas-Douwe B, 2006
- *Dragonflies of Britan and Europe*
Georg Rüppell,
- *Die Prachtlibellen Europas*
Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 654
Heidemann Harald, Seidenbusch Richard
- *Die Libellenlarven Deutschlands*
Verlag Goecke & Evers, Keltern 2002 Band 72
Jödicke Reinhard, 1997
- *Die Binsenjungfern und Winterlibellen Europas*
Die neue Brehm-Bücherei Bd. 631
Maartens Andreas
- *Die Federlibellen Europas*
Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 626
Peters Günther
- *Die Edellibellen Europas*
Die Neue Brehm-Bücherei 585
Raab Rainer, Chovanec Andreas, Pennerstorfer
- *Libellen Österreichs*
SpringerWienNewYork, Wien 2007
Schroth Karlheinz,
- *Areaktionslehre 2010* – Band 7
Die Allgemeine Seh- und Wahrnehmungslehre
- *Der kinetische Effekt betrifft uns alle*
Areaktionslehre Band 6
Sternberg Klaus /Buchwald Rainer (Hrsg.), 1999
- *Die Libellen Baden-Würtembergs Band 1, Ulmer*
Suhling Frank, Müller Ole,
- *Die Flußjungfern Europas*
Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 628
Wildermuth Hansruedi,
- *Die Falkenlibellen Europas*
Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 653
Campbell Neil A. /Reece Jane B. Markl Jürgen (Hg.)
- *Biologie* - Deutsche Ausgabe -
6. aktualisierte Auflage, PEARSON STUDIUM