

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 20 · NUMMER 10 · 1989

FILM E 2976

Megaloprepus coerulatus (Pseudostigmatidae)
Flug- und Fortpflanzungsverhalten

Flying and Reproductive Behaviour



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film – Film Data

Tonfilm (Komm. deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 114 m, 10½ min (24 B/s). Hergestellt 1986, veröffentlicht 1987.

Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt. Die Aufnahmen wurden von Prof. Dr. G. RÜPPELL, Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, hergestellt. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Schnitt: R. DRÖSCHER.

Sound film (com., German or English) 16 mm, colour, 114 m, 10½ min (24 f/s). Produced 1986, published 1987.

The film is a research document and has been issued for use in research and higher education. The film was shot by Prof. Dr. G. RÜPPELL, Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig. Edited and published by the Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; cutting: R. DRÖSCHER.

Zitierform – Form of Citation

RÜPPELL, G.: *Megaloprepus coeruleatus* (Pseudostigmatidae) – Flug- und Fortpflanzungsverhalten. Film E 2976 des IWF, Göttingen 1987. Publikation (deutsch und englisch) von G. RÜPPELL und O. FINCKE, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 20, Nr. 10/E 2976 (1989), 20 S.

Anschrift der Verfasser der Publikation – Address of the Authors of the Publication

Prof. Dr. G. RÜPPELL, Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, Pokkelsstr. 10a, D-3300 Braunschweig.

O. FINCKE, Department of Zoology, Oklahoma, Norman, OK 73019, USA.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE
Sektion ETHNOLOGIE
Sektion MEDIZIN
Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK
Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN
NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Redaktion: G. LOTZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftlichen Ergänzungen zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt werden.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 20 22 04

GEORG RÜPPELL, Braunschweig:

Film E 2976

Megaloprepus coerulatus (Pseudostigmatidae) Flug- und Fortpflanzungsverhalten

Verfasser der Publikation — Authors of the Publication: GEORG RÜPPELL, Braunschweig,
und OLA FINCKE, Oklahoma (USA)

Mit 6 Abbildungen — With 6 Figures

Inhalt des Films:

Megaloprepus coerulatus (Pseudostigmatidae) — Flug- und Fortpflanzungsverhalten. Der Film zeigt ein territoriales Männchen, das ein Baumloch inspiziert, ein anderes Männchen androht und es verjagt, sowie im Tandem mit einem Weibchen in Radstellung fliegt. Nach dem Auffüllen seines sekundären Kopulationsapparates mit Sperma und nach der Kopulation bewacht das Männchen das eiblegende Weibchen.

Summary of the Film:

Megaloprepus coerulatus (Pseudostigmatidae) — Flying and Reproductive Behaviour. The film shows a territorial male, inspecting his treehole, threatening and chasing another male and flying in tandem and in copula. After filling up his sperm vesicle and after copulation the male guards the ovipositing female.
(For English version see pp. 14–19.)

Résumé du Film:

Megaloprepus coerulatus (Pseudostigmatidae) — Comportement de vol et de reproduction. Le film montre un mâle sur son territoire inspectant son trou d'arbre, menaçant et chassant un autre mâle et volant en tandem et en position de copulation. Après avoir rempli sa vésicule séminale et après la copulation, le male surveille la femelle pondreuse.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Riesenlibelle *Megaloprepus coerulatus* gehört zu der kleinen Gruppe der Pseudostigmatidae, die in den Tropen Regenwälder von Mexiko bis Bolivien bewohnt (CALVERT [4]). Mit Flügeln bis zu 90 mm und Abdomina bis 100 mm Länge gehören die Männchen von *M. coerulatus* zu den größten Fluginsekten der Welt. Ihr Flug beeindruckt selbst erfahrene

Regenwaldkenner. Die Verhaltensweisen, die auch die Entwicklung des Fluges mit bedingt haben, sind nicht minder bemerkenswert. Anders als die meisten anderen Libellenarten, die Fluginsekten fangen, leben diese Riesenlibellen von kleinen Spinnen, die sie aus den Netzen holen. Während sich andere Libellen an Gewässern versammeln, durchstreifen *M. coerulatus*-Männchen in langen Flügen den Wald, um dort Wasserlöcher in Baumstümpfen oder Bromeliaceen zu finden, die sie verteidigen. Dorthin kommen die Weibchen, um Eier abzulegen.

Flugverhalten

Der Flug von *M. coerulatus* ist auf Kosten der Rasanz vor allem in den Dienst der Verständigung getreten. Sexuelle Zuchtwahl hat wahrscheinlich die Farb- und Größenunterschiede in den Männchen- und Weibchenflügeln hervorgerufen. Männchen kann man von den kleineren Weibchen durch ein auffälliges weißes Flügelband auf dem inneren Flügelabschnitt unterscheiden. Dieses weiße Flügelband fehlt den Weibchen, die nur, wie auch die Männchen, die äußere weiße Flügelkennzeichnung besitzen. Der Sexualdimorphismus äußert sich bei der Flügelfläche noch auffälliger als bei der Flügellänge (Abb. 1). Der Umfang der Flügelflächengrößen bei den Männchen von *M. coerulatus* ist sehr viel größer als der der Weibchen oder anderer Libellenarten. Die große Flügelfläche (bis zu 45 cm²)

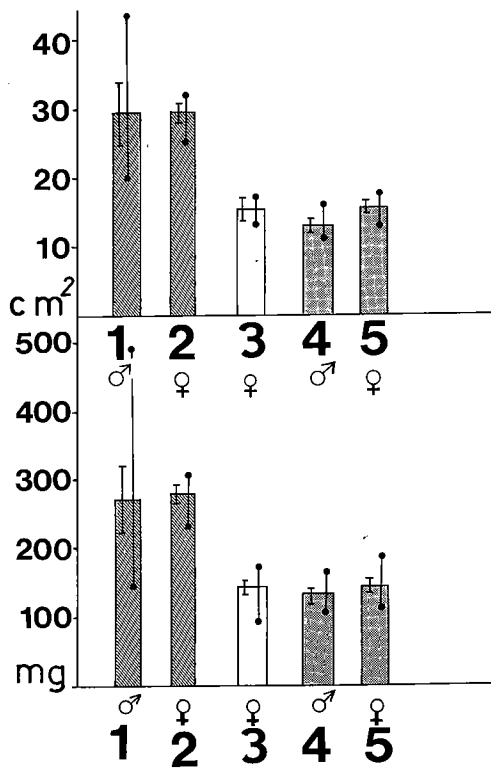


Abb. 1. Die Fläche (cm²) aller vier Flügel (oben) und das Gewicht (unten) von *M. coerulatus* ♂(1), *M. coerulatus* ♀(2), *Mecistogaster linearis* ♀(3) und *Mecistogaster ornatus* ♂(4) und ♀(5)

Die senkrechten Linien an der Spitze der Blöcke zeigen die Standardabweichung (linke Linie) und die Schwankungsbreite der Messungen (rechte Linie) an

Fig. 1. The area (cm²) of the four wings (top) and the weight (bottom) of *M. coerulatus* ♂(1), *M. coerulatus* ♀(2), *Mecistogaster linearis* ♀(3) and *Mecistogaster ornatus* ♂(4) and ♀(5).

Vertical lines at the top of the bars indicate standard deviation (left line) and the range of measurements (right line)

führt in Zusammenhang mit dem geringen Körpergewicht zu einer mittleren Flächenbelastung des Männchens von nur 9 mg/cm^2 und des Weibchens von $9,5 \text{ mg/cm}^2$ (verglichen mit 1120 mg/cm^2 bei der Stockente oder 170 mg/cm^2 bei der Kohlmeise). Diese geringe Flächenbelastung erlaubt es dem Männchen von *M. coerulatus*, sehr langsam und mit einer geringen Schlagfrequenz zu fliegen. Dadurch wird die Auffälligkeit der beim Drohverhalten gegenüber anderen Männchen zur Schau gestellten Flügel optimiert. Die meisten Libellen benutzen normalerweise die relativ effektive, phasenverschobene Flugmethode (Vorder- und Hinterflügel schlagen mehr oder minder gegenläufig), die einen gleichmäßigen Flug erzeugt. Seltener wird ein gleichläufiger Schlag der Vorder- und Hinterflügel benutzt. Während beim phasenverschobenen, gegenläufigen Modus ein Flügelpaar vor allem Auftrieb erzeugt, produziert das andere Paar gleichzeitig vor allem Vortrieb oder Rücktrieb. Bei der anschließenden umgekehrten Schlagphase kehren sich auch diese Luftkraftwirkungen um. So wird dauernd Auftrieb und ständig Vor- oder Rücktrieb erzeugt, und der Flug bleibt gleichmäßig. Ein gleichmäßiger Flug ist auch eine gute Methode, sich einem scheuen Weibchen zu nähern, wie das z. B. die Männchen der Prachtlibellen tun (Werbeflug).

Der gegenläufige Flugmodus wird meistens mit geringerer Amplitude, aber mit erhöhter Schlagfrequenz durchgeführt. Bei *M. coerulatus* konnte gegenläufiges Schlagen nur unmittelbar vor der Landung beobachtet werden. *M. coerulatus* fliegt normalerweise mit nahezu synchronem Schlag der Vorder- und Hinterflügel. Diese Gleichläufigkeit der Flügelschläge bringt zwar sehr viel Luftkräfte, kostet aber auch sehr viel Energie. Die Schlagamplitude ist sehr groß. Abhängig von der Größe des Männchens und von der Art des Flugmanövers, schlägt *M. coerulatus* mit einer sehr niedrigen Schlagfrequenz von 5–10 Hz. Im Durchschnitt schlagen größere Männchen ihre Flügel mit einer niedrigeren Frequenz als kleinere Männchen. Beim Verfolgungsflug ist die Flügelschlagfrequenz höher als beim Drohflug. Die niedrige Flügelschlagfrequenz im synchronen Schlagmodus erzeugt ein periodisches Aufleuchten der weißen und blauen Flügel, die wahrscheinlich ein hochwirksames Signal gegenüber anderen Männchen sind. Auch die Calopterygiden-Männchen, bei denen die auffällig gefärbten Flügel als Drohsignal benutzt werden, fliegen nach dem synchronen Flugmodus während ihres Territorialverhaltens (RÜPPELL [13]). Die meisten anderen Libellenarten begrenzen die Anwendung des synchronen Flugmodus auf extreme Flugsituationen, die sehr viel und plötzlich Luftkraft erfordern, wie vertikaler Start, Rückwärtsflug oder Transport eines Weibchens, das passiv ist, im Tandemflug. Trotz ihrer geringen Flügelschlagfrequenz zeigt *M. coerulatus* eine Vielfalt an Flugmanövern. Ein vertikaler Steigflug über mehr als 20 m, Rückwärtsflug mit angekoppeltem Weibchen oder scharfe Kurven bilden keine Probleme. Alle Manöver lassen sich auf Änderungen der Einstellwinkel der Flügel, der Schlagrichtungen, der Flügelschlaggeschwindigkeit oder der Schlagwinkel zurückführen (Abb. 6). Wenn die vier Flügel beim Vorwärtsflug sehr steil rückwärts geschlagen werden, erzeugen sie nur Schub, und die vorwärts fliegende Libelle verliert an Höhe. Werden die Flügel dagegen beim darauffolgenden Vorschlag nur flach geneigt eingestellt, dann erzeugen sie vor allem Auftrieb, der das Insekt mehr nach oben als nach vorne trägt. Das Ergebnis ist ein in der Form einer Treppe schwankender Flugweg (Abb. 2,5). Beim Rückwärtsflug dreht *M. coerulatus* die Einstellwinkel ihrer Flügel um. Nun werden die Flügel beim Vorschlag steil eingestellt und

rückwärts flach geneigt geschlagen. Beim Flug auf der Stelle sind die Einstellwinkel der Flügel bei Vor- und Rückschlag ähnlich groß. Meistens sind sie dann flach geneigt. Im Gegensatz zu dieser kraftkostenden Methode von *M. coerulatus* und den Prachtlibellen wechseln die meisten anderen Libellen die Flugrichtung einfach durch Verstellen der Schlagbahn und nicht durch Verändern der Einstellwinkel der Flügel, was den Widerstand vergrößert und mehr Energie kostet. Nur bei plötzlichen Beschleunigungen und Richtungsänderungen greifen auch Libellen, wie die Anisopteren, auf diese energiekostende

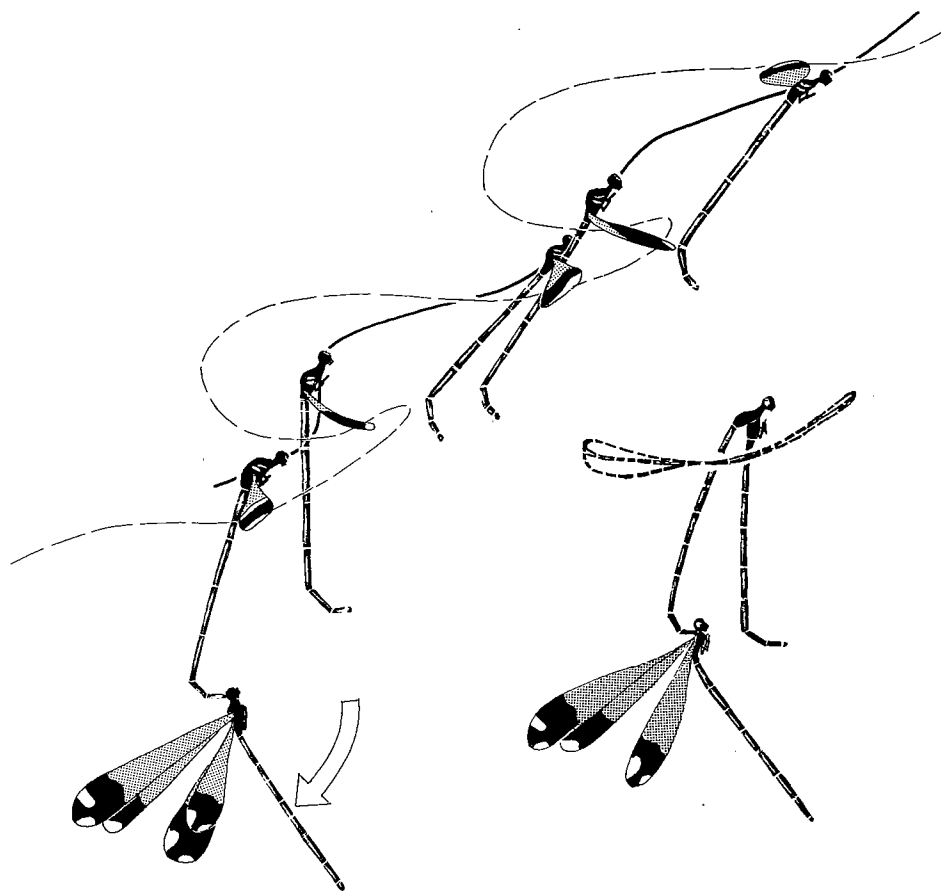


Abb. 2. Die Flugrichtung (durchgezogene Linie) und die Projektion der Flügelspitze des rechten Vorderflügels (punktirt) eines Männchens von *M. coerulatus* in Tandemposition beim Aufwärtsflug

Links: raumorientiert, rechts: tierorientiert. Gebogener Pfeil: Bewegung des Weibchens, das nach unten durchschwingt

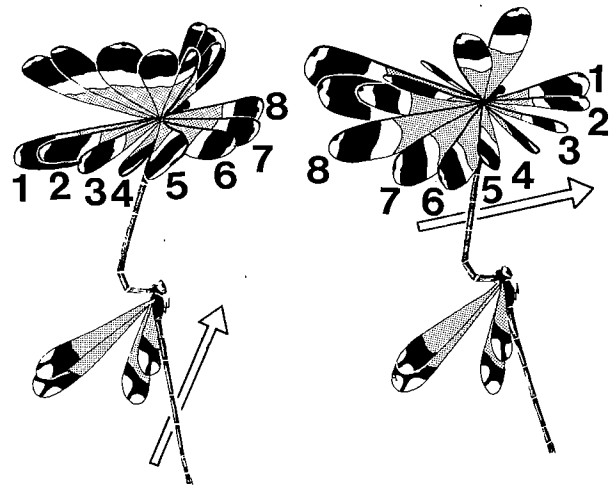
Fig. 2. Flight direction (solid line) and path of the right forewing tip (broken line) of a male *M. coerulatus* in tandem-position in upward flight

Left: space oriented, right: animal oriented. Bended arrow: movement of the female swinging around

Methode zurück. Für *M. coerulatus* ist wahrscheinlich der Vorteil dieser Methode (durch die niedrige Schlagfrequenz und den synchronen Flügelschlag die Auffälligkeit zu steigern) wertvoller als eine Energieersparnis durch einen gegenläufigen Schlag. Zu dieser auffälligen Flugart sind die Männchen von *M. coerulatus* jedoch nur in ihrem Lebensraum befähigt. Nur hier im tropischen Regenwald mit seinen hohen Temperaturen, die die Muskeffektivität steigern, und ohne viel Wind und Böen, die den Flug behindern würden, können die Männchen in der geschilderten Weise fliegen.

Abb. 3. Aufeinanderfolgende Flügelstellungen (rechte Vorder- und Hinterflügel) beim gleichen Vorgang wie in Abb. 2. Die Zahlen zeigen die Aufeinanderfolge an, die Pfeile deuten die Flugrichtung während des Vorschlags (links) und des Rückschlags (rechts) an.

Fig. 3. Successive wing positions (right fore- and hindwing) in the same process as in Fig. 2. The numbers indicate the sequence, the arrows indicate the flight direction during the forestroke (left) and the backstroke (right).



Fortpflanzungsverhalten

Der auffällige und energiekostende Flug unterscheidet *M. coerulatus* von den anderen Riesenlibellen und kann am besten unter dem Gesichtspunkt der Fortpflanzungsbiologie verstanden werden. *M. coerulatus* ist territorial, Männchen bewachen wassergefüllte Baumlöcher, in die Weibchen ihre Eier legen. Solche Löcher finden die Libellen am Ansatz von Ästen, in verfaulenden Stämmen oder in Bromeliaceenkelchen. Die Männchen nehmen solche Lichtungen in Besitz, auf denen sich mindestens ein Baumloch findet. Das territoriale Männchen kopuliert mit ankommenden Weibchen und verteidigt die Lichtung gegen Eindringlinge durch einen ritualisierten Kampf. Die Territorien sind zufällig über den Wald verteilt. Deshalb halten sich die Libellen weit zerstreut, ohne Anhäufungen, auf wenigen Plätzen im Walde auf. Selten werden mehr als 2–3 Männchen auf einer Lichtung angetroffen. In einem solchen System ist es sehr wichtig, die Anwesenheit durch ein optisches Signal schon weit über die Lichtung kundzutun. Die langlebenden Imagines (einige markierte Individuen lebten mindestens 6 Monate lang) sind das ganze Jahr, bis auf wenige Wochen am Ende der Trockenzeit im März/April in Panama, sexuell aktiv. In dieser Zeit kann man kaum Riesenlibellen beobachten, wahrscheinlich, weil sie nicht die offenen und heißen Lichtungen, sondern mehr kühlere Plätze im versteckten Unterholz aufsuchen. Von ihrem Verhalten während dieser Zeit ist wenig bekannt. Gleich nach Beginn der Regenzeit kann man alte Individuen jedoch beim Eierlegen oder bei der Verteidigung von Lichtungen beobachten. Austrocknungsexperimente haben ergeben, daß die meisten Larven innerhalb von 3–6 Wochen in austrocknenden Löchern sterben (FINCKE [9], [10]), was ein weiterer Hinweis dafür ist, daß diese Art die Trockenzeit als Imago übersteht.

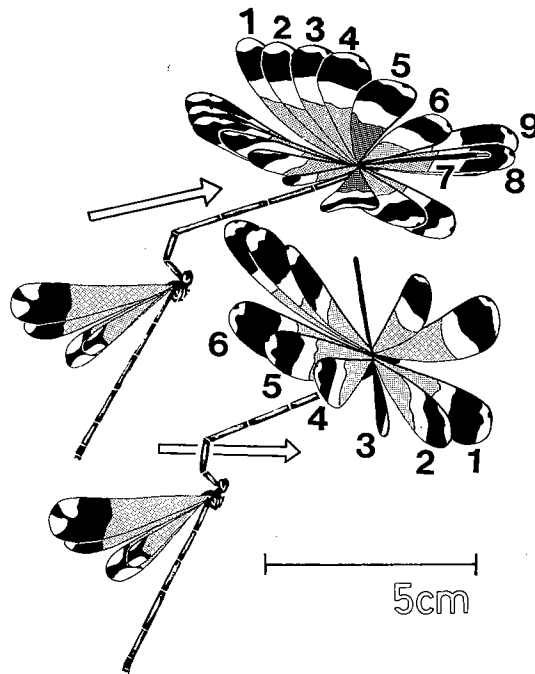


Abb. 4. Aufeinanderfolgende Flügelstellungen (Zahlen), (rechte Vorder- und Hinterflügel) während eines Vorwärtsfluges eines Tandems von *M. coeruleus*. Die Pfeile zeigen die Flugrichtung während des Vorschlages (oben) und des Rückschlages (unten) an.

Fig. 4. Successive wing positions (numbers) (right fore- and hind-wing) during forward flight of tandem *M. coeruleus*. Arrows indicate the flight direction during the forestroke (top) and backstroke (bottom).

Die Männchen warten neben ihrem Wasserloch ab 10 Uhr vormittags und bleiben in ihrem Gebiet bis höchstens 16 Uhr nachmittags. Sie patrouillieren in der Lichtung, fressen, und fliegen oft über das Wasserloch, immer auf der Ausschau nach Weibchen, die dort vielleicht Eier ablegen. Die Männchen präsentieren in auffälliger Weise ihre blau und weiß gezeichneten Flügel. Manchmal hängen sie hoch oben über der Lichtung in den Zweigen, öffnen und schließen im Hängen ihre Flügel und gleiten dann in auffälliger Weise in die Lichtung hinunter. Die Flügelfärbung dient der sexuellen Attraktion. Im Experiment greifen Männchen angebundene Weibchen an, deren Flügel so eingefärbt wurden, daß sie denen eines Männchens gleichen. Einem Weibchen gegenüber verhält sich das Männchen völlig anders. Es fliegt zu ihm hin und flattert dann über das Loch, so als wolle es das Weibchen dorthin locken. Kopulationsbereite Weibchen hängen ruhig und erwarten das Männchen, das sie anfliegt und sich dann mit seinen Analappendices an ihrem Pronotum befestigt. Nach der Samenübertragung von den primären in die sekundären Kopulationsorgane zuckt das Männchen und biegt sein Abdomen phasenweise aufwärts, um das Weibchen anzuregen, ihr Abdomen zu seinem sekundären Kopulationsapparat zu heben. Dann findet die Kopulation statt. Das Paar kann für einen oder auch für bis zu sieben Kopulationenschübe zusammenbleiben. Dazwischen wird immer wieder Samen in den sekundären Kopulationsapparat gebracht. Nach der Kopulation trennt sich das Paar, und das Männchen lockt und jagt das Weibchen zu dem Loch, wo es mit der Eiablage beginnt. Die Eiablage kann bis zu 45 min oder länger dauern. Oft ist aber ein Störer da, der das Weibchen verjagt, so daß es in ein anderes Baumloch ablegen muß, wobei auch unvertei-

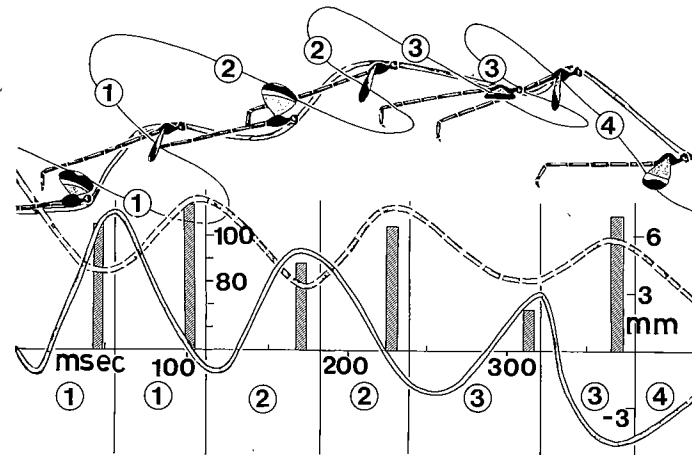


Abb. 5. Gleicher Vorgang wie in Abb. 4. Gezeigt wird im oberen Teil die Flugbahn (dicke durchgezogene Linie) und die Bahn der rechten Vorderflügelspitze (dünne Linie)

Die Zahlen ①—④ bezeichnen die Phasen des Vor- und Rückschlages, die nochmals im unteren Teil der Zeichnung erscheinen. Jeder Vorschlag (erste der zwei identischen Zahlen) erhöht den vertikalen Distanzgewinn (durchgezogene Linie), während sich der horizontale Distanzgewinn (gestrichelte Linie) dabei verringert (s. Ordinate rechts). Während des Rückschlages (zweite der identischen Zahlen) ist der Effekt umgekehrt. Die Geschwindigkeit des Körpers variiert ebenfalls (schraffierte Säulen, s. Ordinate links: mm/s)

Fig. 5. Same process as in Fig. 4. Depicted are in the upper part the flight path (thick solid line) and the path of the tip of the right forewing (thin line)

The numbers ①—④ identify the phases of fore- and backward stroke, which appear again in the lower part of the figure. Each forestroke (first of two identical numbers) continuously adds to the height (solid line) while the gain of distance (broken line) decreases (see ordinate at right). During backstroke (second of two identical numbers) the effect is reversed. The velocity of the body varies also (hatched bars, see ordinate at left: mm/s)

digte, kleinere Löcher in Frage kommen (O. FINCKE hat markierte Weibchen beobachtet, die mit zwei oder mehr Männchen in einer Woche kopuliert haben). Alle Kopulationen ($n=30$) fanden in der Nähe eines wassergefüllten Loches statt. Wenn man annimmt, daß das letzte Männchen, das mit dem Weibchen kopuliert hat, auch für die Befruchtung der Eier in Frage kommt, die in das Wasserloch gelegt werden — wie das allgemein für Libellen als wahrscheinlich gemacht werden konnte (WAAGE [15]; FINCKE [8]) — wird das territoriale Männchen für die Befruchtung der meisten Eier in seinem Baumloch verantwortlich sein. Gleichwohl können in einem Baumloch auch nicht von diesem Männchen befruchtete Eier zu Larven werden, denn die mittlere Territoriumsverweildauer beträgt nur ungefähr 2 Wochen. Danach können selbstverständlich auch andere Weibchen, die von anderen Männchen befruchtet worden sind, hier ihre Eier ablegen. So bestehen die Larven

eines Wasserloches aus Verwandten und Nichtverwandten. Wenn die Eier die ganze Zeit über mit Wasser bedeckt waren, schlüpfen aus ihnen nach zwei bis drei Wochen Larven. Diese sind ca. 2 mm lang und ernähren sich von kleinen Krebschen wie z. B. *Daphnia*. Nach einem Monat sind sie 5–7 mm lang und fressen Mückenlarven, die den Hauptteil ihrer Nahrung darstellen. Andere Nahrungsbestandteile sind Kaulquappen, Chironomidenlarven, die Larven von Schwebfliegen oder von anderen Libellen. Bei Nahrungsmangel fressen größere Larven auch kleinere der gleichen Art. Die Larven benötigen 4–8 Monate für ihre Entwicklung. Aus Löchern, die nur ca. 1 Liter Wasser enthalten, schlüpft meistens auch nur eine einzige Libelle. Größere Löcher beherbergen eine größere Anzahl von Libellenlarven und produzieren auch die größten Individuen, weil sie mehr und größere Nahrung beinhalten als kleinere (FINCKE [10]).

Alternative Fortpflanzungsstrategien

Die deutlichen Größenunterschiede von *M. coeruleus* sind unzweifelhaft das Ergebnis einer sexuellen Zuchtwahl (Männchen-Männchen-Konkurrenz). Große Männchen gewinnen sehr viel häufiger Territorialkämpfe. Am gleichen Ort sind Männchen, die kopulieren, signifikant größer als solche, die nicht zum Fortpflanzungserfolg kommen (FINCKE [7], [10]). Ein kleines Männchen hat zwei Möglichkeiten, auch zur Fortpflanzung zu kommen: es kann ein unbesetztes Wasserlochterritorium entdecken und dort mit ankommenden Weibchen kopulieren, bevor es von einem größeren Männchen verdrängt wird, oder es kann sich als „Satellitenmännchen“ verhalten. Diese Männchen fliegen, ganz im Gegensatz zum Territoriumsbesitzer, sehr unauffällig und verstecken sich in der Nähe des Wasserloches. Wenn das territoriale Männchen mit Verteidigungskämpfen beschäftigt ist oder einem anderen Weibchen nachfliegt, kann das „Satellitenmännchen“ das eierablegende Weibchen fangen und mit ihm kopulieren. So unterscheidet sich das Verhalten des „Satellitenmännchens“ von dem des Territoriumsbesitzers ganz erheblich. Ein Territoriumsbesitzer toleriert ein kleines Männchen als „Satellit“ in seinem Territorium, während er mit einem Eindringling, der offen herbeifliegt, ununterbrochen Kämpfe ausführt. Die Kämpfe zwischen Territoriumsbesitzern und „Satelliten“ sind nur kurz (normalerweise weniger als 3 Minuten). „Satelliten“ werden auch nur über eine kurze Entfernung gejagt und kehren schon bald unbemerkt in die Nähe des Wasserloches zurück. Kämpfe mit Eindringlingen sind sehr intensiv (die Männchen schlagen sich sogar mit den Flügeln). Diese Kämpfe können sich über mehrere Stunden hinziehen. Die einzelnen Männchen sind sehr flexibel in ihrem Verhalten. Ein kleines Männchen kann sich im Territorium eines großen Männchens als „Satellit“ verhalten und dann am gleichen Tag an einem anderen, kleineren unbesetzten Loch als Territoriumsmännchen auftreten. Die Männchen können ein bestimmtes Wasserloch bis zu 3 Monate verteidigen, oder sie verlassen es auch schon nach einigen Tagen. Freilandexperimente mit künstlichen Löchern zeigen, daß die Männchen vor allem mittelgroße und große Löcher auf offenen Lichtungen verteidigen, die häufig von Weibchen besucht werden. Sehr selten verteidigen sie kleine Löcher auf den Lichtungen und auch nicht mittlere und große Löcher im schattigen Unterholz, wo Weibchen kaum ankommen (FINCKE [10]). Diese Ergebnisse zeigen, daß das Verteidigen von Baumlöchern für die Männchen in zweifacher Hinsicht vorteilhaft ist: 1. ermöglicht es den Männchen, mit einer verhältnismäßig großen Zahl von Weibchen zu kopulieren, und 2. ist

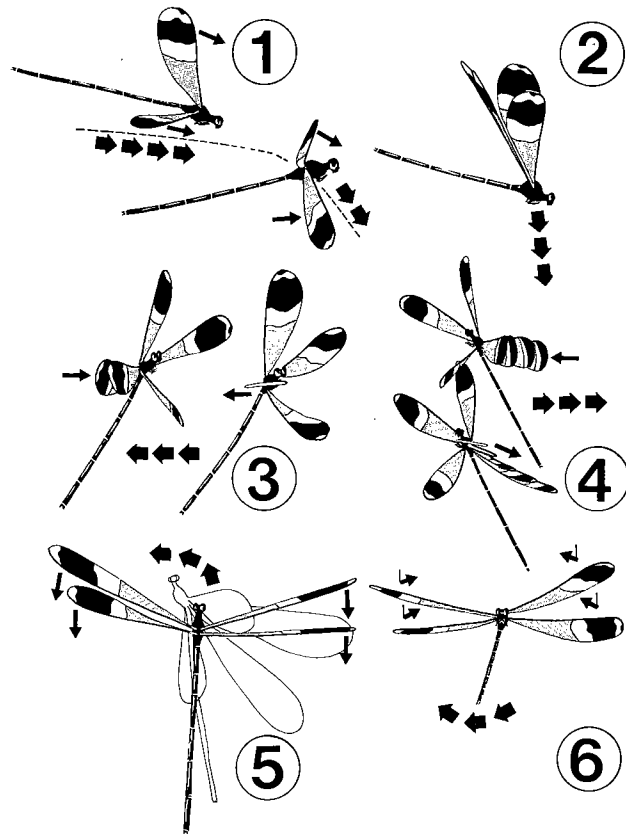


Abb. 6. Verschiedene Flugmanöver eines Männchens von *M. coerulatus* (dicke Pfeile = Flugrichtung, kleine Pfeile = Schlagrichtung)

① = Plötzliches Abbremsen und Höhenverlust durch steiles Einstellen der Flügelflächen während langsamen Vorschlagens; ② = Vertikaler Sinkflug durch eine aerodynamisch ineffektive Flügelstellung; ③, ④ = Rückwärtsflug (links: Flug nach links, rechts: Flug nach rechts) durch steiles Einstellen der Flügel während des Vorschlages. Der Flügel, der auf den Betrachter gerichtet ist, ermöglicht eine gute Einschätzung der Einstellwinkel (Gezeigt werden einige Flügelpositionen); ⑤ = Kurve nach links durch Rückschlag mit steil eingestellten rechten Flügeln (von oben gesehen). Das Männchen ist im Umriß eine Viertelsekunde nach der ersten Phase abgebildet; ⑥ = Kurve nach links durch Rückschlag mit steil eingestellten linken Flügeln (von vorne gesehen)

Fig. 6. Different flight manoeuvres of male *M. coerulatus* (Thick arrows: flight direction - small arrows: stroke direction)

① = Sudden slow down and loss of height caused by steep inclination of the wing plane during slow forestroke; ② = Vertical sinking flight caused by ineffective wing position ③, ④ = Backward flight (left: flying to left side; right: flying to right side) caused by steep wing inclination during forestroke. The wing directed towards the viewer easily allows estimations of inclination angles (Depicted are several wing positions); ⑤ = Turn to the left side by backstroke with steeply inclined right wings (view from above). The male is depicted in contour a quarter of a second after the first phase; ⑥ = Turn to the left side caused by backstroke with steeply inclined left wings (frontal view)

damit sichergestellt, daß wenigstens einige ihrer Nachkommen in großen Löchern heranwachsen, wo sie eine größere Überlebenschance und eine kürzere Entwicklungszeit haben als in kleinen Löchern.

Zur Entstehung des Films

Der Film wurde im Januar und Februar 1986 auf Barro Colorado Island, Panama, von G. RÜPPELL hergestellt. Kamera LOCAM Mod. 51 und Bolex H 16 Reflex mit Objektiven Kern Switar 16–100 mm und Canon 4/200 Macro auf Fuji-Negativ-High-speed-Film.

Filmbeschreibung

1. Der Biotop wird vorgestellt.
2. Ein Männchen inspiziert ein Baumloch.
3. Start.
4. Ein Männchen bei der Nahrungssuche.
5. Ein Männchen fliegt abwärts.
6. Start.
- 7.–9. Männchen drohen einander.
10. Start.
- 11.–13. Männchen drohen einander (Nahaufnahmen).
14. Ein Männchen gibt auf.
- 15.–17. Der Gewinner fliegt abwärts und gleitet dabei im Demonstrationsflug.
18. Ein Weibchen erscheint (50 B/s).
19. Das Männchen fängt es (24 B/s).
20. Das Männchen nähert sich einem Weibchen und landet auf ihm.
21. Ein Paar jagt einen Eindringling.
22. Vorwärts- und Kurvenflug in Tandemposition.
23. Das Männchen füllt seine Samentasche auf.
24. Die Kopulationshaltung – das sogenannte „Rad“ – wird eingenommen.
- 25.–27. Flug in Radstellung vorwärts und auf der Stelle.
28. Landung in Radstellung.
29. Kopulation (Nahaufnahme).
30. Ein „Satellitenmännchen“ wird gezeigt. Die Radstellung wird aufgelöst in die Tandemposition.
31. Start in Tandemposition.
32. Das Weibchen fliegt über dem Baumloch.
33. Das territoriale Männchen jagt ein „Satellitenmännchen“ davon.
- 34.–37. Das Weibchen legt Eier ab.

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

24–460 B/s¹

Die zu den größten rezenten Libellenarten gehörende Zygoptere *Megaloprepus coerulatus* lebt auf Lichtungen im panamesischen Regenwald. Die Männchen besetzen Reviere

¹ Die *Kursiv*-Überschrift entspricht dem Zwischentitel im Film.

mit wassergefüllten Baumlöchern, die als Eiablageplätze dienen. Von Zeit zu Zeit inspizieren die Männchen diese Wasserlöcher. Der annähernd synchrone Flügelschlag – hier in etwa 10facher Zeitdehnung – wird mit sehr niedriger Frequenz bis zu 10 Schlägen pro Sekunde ausgeführt. Im Revier auftauchende Rivalen werden sofort heftig angegriffen.

Die Größe der Männchen variiert stark. Die größeren besetzen die besten Reviere mit geeigneten Baumlöchern, die für legebereite Weibchen besonders attraktiv sind. Kleinere Männchen bleiben oft revierlos. Fliegen sie in einem Revier, werden sie vom größeren Tier sofort vertrieben.

In der 20fachen Verlangsamung werden die Flügelbewegungen deutlich: Beim Flug auf der Stelle werden die Flügel sowohl beim Vorschlag als auch beim Rückschlag mit schrägem Anstellwinkel geschlagen. Beim Rückwärtsflug dagegen sind die Flügel beim Vorschlag steil angestellt. Nach erfolgreicher Auseinandersetzung gleitet das Reviermännchen zum Baumloch zurück. Solche Gleitphasen können über 20 m weit führen.

Ein im Revier erscheinendes Weibchen wird sofort ergriffen, hier mit 24 B/s gefilmt – und hier mit 250 B/s. – Dieses im Schatten der Blätter hängende Weibchen wird jetzt ergriffen. Das Männchen befestigt sich mit seinen Analappendices hinter dem Kopf des Weibchens. Auch in Tandemstellung ist das Flugvermögen erstaunlich gut. Hier verjagt der Revierbesitzer mit anhängendem Weibchen einen Eindringling.

Das Männchen füllt erst nach dem Ergreifen des Weibchens aus seiner Geschlechtsöffnung am Hinterleib seine Spermathek am zweiten Abdominalsegment auf. Zur Einleitung der Kopulation hebt das Männchen das Weibchen an, das daraufhin sein Abdomen nach vorne krümmt, bis die Geschlechtsöffnung die Spermathek erreicht.

Auch in der sogenannten Radstellung kann das Paar noch sehr gut fliegen, wobei diesmal das Weibchen ab und zu die Flügel mitschlägt. Es gelingt sogar der steile Aufwärtsflug.

Während der Kopulation, die bis zu einer halben Stunde dauern kann, sind heftige Pumpbewegungen zu bemerken. – Ruhig sitzende Rivalen sind häufig im Revier anzutreffen.

Unmittelbar nach der Kopulation beginnt das Weibchen mit der Eiablage. Dabei wird es vom Männchen bewacht. – Hier verjagt das Reviermännchen einen Eindringling. – Das lange Abdomen ermöglicht es dem Weibchen, seine Eier auch in tiefer liegende kleine Wasserlöcher zu legen.

Megaloprepus coerulatus (Pseudostigmatidae) Flying and Reproductive Behaviour

General Preliminary Remarks

The damselfly *Megaloprepus coerulatus*, a member of the small neotropical family Pseudostigmatidae, inhabits mature lowland wet forests from Mexico to Bolivia (CALVERT [4]). Male *M. coerulatus* have wings up to 90 mm in length and abdomens up to 100 mm long, placing them among the world's largest flying insects. Even to a seasoned veteran of the neotropical forests, the sight of these insects in their characteristic slow flight remains a breath-taking experience. The behaviours which most likely influenced the evolution of their flight are equally remarkable. Unlike most dragonflies which forage on insects in flight, these damselflies pluck spiders from their webs. And whereas most odonates congregate at a breeding site such as a pond or stream, lone *M. coerulatus* males wander widely throughout the forest searching for and defending water-filled treeholes where females come to lay their eggs.

Flight Behaviour

In its flight, *M. coerulatus* has forfeited energetic efficiency in exchange for superior ability to signal to conspecifics. Sexual selection has apparently resulted in both the color and size differences between the wings of males and females. Males are distinguishable from the smaller females by a conspicuous white patch on the wing, anterior to a dark blue band. Females lack the broad white patch but instead have a dab of white at the wingtips. Sexual dimorphism in wing surface area is even more striking than the sexual differences in wing length (Fig. 1). The range of wing surface area in males is much greater than that of female *M. coerulatus*, or that of other damselfly species. A large wing area (up to 45 cm²) coupled with a low body weight leads to an average wing loading in male *M. coerulatus* of only 9 mg/cm², and in females of 9.5 (compared with 1120 mg/cm² in a mallard duck, or 170 mg/cm² in a titmouse). Low wing loading permits *M. coerulatus* to remain aloft while beating their wings quite slowly, thus permitting optimal display of the blue and white wings during threat display with other males.

Most odonates commonly use the relatively energy efficient phase-shifted flight mode which produces a smoother flight than if the wings beat synchronously in phase. In the phase-shifted mode the forewings move backward while the hindwings are on the way forward. The backward moving pair mainly produces lift whereas the forward moving pair produces most of the thrust. As the wings reverse direction each wing pair changes its effect, the one having produced lift now produces thrust and vice versa. Thus the nearly simultaneous production of both lift and thrust moves the damselfly very steadily—a suitable method for approaching a shy female. Male calopterygids use such phase-shifted wing beats to court and alight on a female. The alternating wing beats of the phase-shifted mode require a higher wing beat frequency because the amplitude of wing beats is small. *M. coerulatus* uses phase-shifted flight only immediately before landing.

M. coerulatus usually flies with nearly synchronous wing beats. In this powerful, but energetically inefficient flight mode, both fore- and hindwings move simultaneously in the

same direction, back and fro. This synchronous movement is aerodynamically more efficient than the phase-shifted flight mode (RÜPPELL [14]). Depending on the size of the male and the kind of flight manoeuvre used, *M. coerulatus* beat their wings only 5–10 times per second ($\bar{x}=7$). This is considerably lower than the wing beat frequency found in the phase-shifted mode of other odonates observed (RÜPPELL [14]). Larger males beat their wings at a lower frequency on average than do smaller males (up to 12 b/s). In chasing flight the wing beat frequency is higher than it is in threatening flight. Lower wing beat frequency coupled with the alternating lift and thrust of the synchronous mode produces slowly pulsating flashes of white and blue wings which are probably highly effective signals to any other male entering a defended gap area. Calopterygids, whose sexually dimorphic wings are also used as conspecific signals, likewise use the synchronous flight mode during territorial displays (RÜPPELL [13]). Most other dragonflies limit their use of the synchronous mode to flight situations requiring sudden power, such as vertical take-offs, backward flight, or while carrying a female in tandem flight.

Despite its low wing beat frequency, *M. coerulatus* performs an astonishing array of manoeuvres. Vertical flight through more than 20 m, fast backward flight while carrying a female, or sharp curves raise no technical problems. All manoeuvres result from changes in the angles of inclination and in the direction of the wing beat as well as changes in wing beat velocity and amplitude (Fig. 6). If in forward flight the four wings are highly inclined, they produce mainly thrust when beating backwards and the damselfly moves forward while losing height. Beating forwards with at a low angle of inclination between the wing surface and the direction of the beating produces mainly lift, moving the insect more upward than forward. The result is a hopping flight path (Fig. 2,5). When flying backwards, *M. coerulatus* reverses the angles of inclination and steeply inclines the wings during the forward stroke. The wings are then moved backward again at a small angle of inclination. The insect hovers in one spot if the wings are held at small angles of inclination in both forward and backward strokes. In contrast with *M. coerulatus*, most odonates change direction simply by changing the wing beat direction rather than the angle of inclination (which increases the drag).

For *M. coerulatus* the high energetic cost of wing beats may be compensated for by the ability to fly with low wing beat frequency, which makes the insect visually conspicuous. The relatively high ambient temperature characteristic of the tropics, which obviates fast wing whirring to raise body temperatures for flight and the relatively low wind velocity found in mature tropical forests may permit such energetically expensive, but conspicuous flight.

Reproductive Behaviour

The frequent use of an energetically expensive flight mode by *M. coerulatus* distinguishes its flight from that of other pseudostigmatids and is best understood in light of its reproductive territoriality at water-filled treeholes where females lay their eggs. Such holes may form in rotting burls, the crotch of branches, or in convolutions of the trunk of a fallen tree. Male *M. coerulatus* vie for residency of gaps with at least one such treehole. The resident male mates with arriving females and defends the gap against intruder males by ritualized fighting. Potential territories are scattered randomly throughout the forest and conse-

quently individuals remain dispersed, with rarely more than 2–3 individuals found in an area at any given time. In such a system, the ability to signal one's presence over an open gap would be an obvious advantage.

The long-lived adults (some marked individuals lived for at least 6 months) are reproductively active year around except in late dry season when the treeholes dry up. At this time, one observes very few individuals, not because they die, but probably because they are quiescent and frequent the cooler, shadier parts of the forest such as ravines, rather than the light gaps. Little is known about their behaviour during this period of estivation, but when the rains begin, old individuals can be seen laying eggs and defending territories. Drying experiments showed that most larvae die within 3–6 weeks of the evaporation of standing water in a hole (FINCKE [9], [10]), further evidence that this species survives the dry season as adults.

Males perch near their defended holes as early as 10 am, and remain in the vicinity until 2 to 4 pm, patrolling the gap area, feeding and frequently hovering over the treehole, checking for females that might have begun to oviposit. Males conspicuously display their blue and white wings. They may perch in a central location and slowly open and close their wings or fly high, and glide down into the gap. Wing coloration serves to signal an individual's sex; a male will attack a tethered female whose wings have been painted to resemble those of a male. Upon encountering a female, a resident male *M. coeruleatus* flies near her, and then flutters over the hole as if to attract her attention to it. If a female is receptive to mating, she perches after which the male pounces on her and "walks" down her wings to take her in tandem by attaching his anal appendages to her pronotum. After translocating sperm from his primary genitalia to the sperm vesicle on his second abdominal segment, the male "jerks" the female, thereby stimulating her to raise her abdomen to his secondary genitalia and copulation occurs. The pair may separate after one bout of mating or the male may copulate as many as 7 times, remaining in tandem to translocate more sperm to his seminal vesicle before each bout. After copulation the couple breaks tandem and the male "chases" the female to the hole unless she finds it herself and starts to oviposit in it. A female may oviposit an entire clutch in a defended hole (i. e. 45 min or longer duration), or, if disturbed, she may leave and oviposit either in another defended hole or in smaller, undefended treeholes. I (OMF) have observed marked females mating with 2 or more males within a week and all matings I have observed ($n = 30$) have been in the vicinity of a water-filled treehole. The eggs are laid just above the waterline and hatch in 2–3 weeks. Assuming that the last male to mate with a female sires the eggs immediately laid, as has been shown to be generally true for damselflies (WAAGE [15]; FINCKE [8]) a territorial male probably sires most of the eggs deposited in the hole during his residency. However, because the average residency of a male on a territory is about two weeks whereas the larvae require four to eight months to develop (depending on the size of the treehole), the larvae occupying a defended treehole may be both sibs and nonsibs.

Newly hatched larvae are about 2 mm and feed on small crustaceans (e. g. *Daphnia*). By one month they are 5–7 mm long and feed on mosquito larvae which constitute a major portion of their diet. Other prey include tadpoles and the larvae of chironomid midges, syrphid flies, and other odonates. When food stressed, larger larvae readily cannibalize smaller ones, and thus in holes containing less than a liter of water only one individual

usually emerges per season. Larger treeholes support a greater number of odonate larvae and produce the largest individuals because they contain larger and more abundant prey than do small holes (FINCKE [10]).

Alternative Mating Tactics

The male biased size dimorphism of *M. coeruleus* is undoubtedly the result of sexual selection in the form of male-male competition. Larger males are more likely to win territorial fights, and mated males are significantly larger than unmated found in the same locale (FINCKE [7], [10]).

A small male has two options by which he may mate: 1. he may discover an undefended treehole and mate with arriving females until being displaced by a larger male, or 2. he may act as a satellite perching near a defended hole and mating with females that arrive while the resident is absent or distracted by an intruder or another female. The behaviour of satellites differs dramatically from that of a territory resident or a contender for a territory. A resident male tolerates a small satellite in his territory whereas he will continually fight with a male intruder. Fights between a satellite and the resident are of short duration (usually less than 3 min) and satellites are chased only a short distance after which they return to perch near the hole unseen, lurking in the shadows. In contrast, a male contesting a territory displays his presence conspicuously to a resident. Fights with these intruders are intense (males may actually hit each other with their wings) and may continue off and on for several hours over a period of days. Individuals are flexible in their use of satellite behaviour. A small male may behave as a satellite at the hole of a larger male and then on the same day behave as a resident at a second hole in a nearby gap.

Males may defend a given treehole for as long as 3 months, or for only few days. Field experiments using artificial holes of various sizes placed in open gaps and in the understory indicated that males readily defend medium to large holes in open gap areas which are frequently visited by females. Males rarely defend small holes in shaded understory, where females are found infrequently (FINCKE [10]). These results are evidence that treeholes defense is advantageous to males in two ways: 1. it enables them to mate with a disproportionate number of females and 2. it insures that at least some of their offspring are placed in large holes where they may enjoy greater survivorship and faster growth to a larger adult size than they could in a small treehole.

Notes on Making the Film

The film was produced in January and February 1986 on Barro Colorado Island, Panama, by G. RÜPPELL with LOCAM Mod. 51 and Bolex H 16 Reflex camera with Kern Switar 16-100 mm and Canon 4/200 macro lenses using Fuji Negative High-Speed film.

Description of Film

1. A defended treefall gap is presented.
2. A male inspects a treehole.
3. Take-off.
4. A male looks for prey.

