

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 20 · NUMMER 7 · 1989

FILM E 2975

Mecistogaster ornatus (Pseudostigmatidae)
Flugverhalten und Nahrungserwerb

Foraging Flight



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film – Film Data

Stummfilm, 16 mm, farbig, 76 m, 7 min (24 B/s). Hergestellt 1986, veröffentlicht 1988.
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.

Silent film, 16 mm, colour, 76 m, 7 min (24 f/s). Produced 1986, published 1988.
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.: *Mecistogaster ornatus* (Pseudostigmatidae) – Flugverhalten und Nahrungserwerb. Film E 2975 des IWF, Göttingen 1988. Publikation (deutsch und englisch) von G. RÜPPELL, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 20, Nr. 7/E 2975 (1989), 15 S.

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

Prof. Dr. G. RÜPPELL, Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, Pokkelsstr. 10 a, D-3300 Braunschweig.
O. Fincke, Department of Zoology, University of 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 2975

Mecistogaster ornatus (Pseudostigmatidae) Flugverhalten und Nahrungserwerb

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

Mit 5 Abbildungen – With 5 Figures

Inhalt des Films:

Mecistogaster ornatus (Pseudostigmatidae) – Flugverhalten und Nahrungserwerb. Der Film zeigt verschiedene Flugmanöver wie Start, Vorwärts-, Rückwärts- und Kurvenflug sowie das Herausgreifen von kleinen Spinnen aus deren Netzen. Die Phasenbeziehungen zwischen Vorder- und Hinterflügeln bei den verschiedenen Manövern ändern sich und sind sehr deutlich erkennbar.

Summary of the Film:

Mecistogaster ornatus (Pseudostigmatidae) – Foraging Flight. The film shows various flight manoeuvres as take-off, forward-, backward- and turning-flight, as well as grasping small spiders from their webs. The phase-relationship between fore- and hindwindings are clearly visible. (For English Version see pp. 11–14.)

Résumé du Film:

Mecistogaster ornatus (Pseudostigmatidae) – Vol à la recherche de la nourriture. Le film montre diverses manoeuvres de vol comme l'envol, le vol vers l'avant, vers l'arrière et le demi-tour ainsi que la saisie de petites araignées de leur toile. La phase de rapport entre les deux paires d'ailes est nettement visible.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die zu den Zygopteren gehörende Riesenlibelle *Mecistogaster ornatus*¹ ist im primären und sekundären Tieflandregenwald verbreitet. Sie kommt in Costa Rica auch in Tiefland-trockenwäldern vor. CALVERT [4] beschrieb ihre Verbreitung von Mexiko bis Peru. Die Pseudostigmatiden werden wegen ihrer Eigenschaft, vor Spinnennetzen auf der Stelle zu fliegen, auch als „Hubschrauber“-Libellen bezeichnet. Ihre außergewöhnlich langen Abdominae sind als Anpassung an das Eierlegen in Bromeliaceenkelche gedeutet worden

¹Neuere Version: *M. ornata*.

(CALVERT [5]). Es mag sein, daß diese Deutung zutrifft, jedoch haben auch noch andere Selektionsdrücke bei der Entwicklung des langen Abdomens eine Rolle gespielt, da z. B. *Mecistogaster-linearis*-Männchen längere Abdominae besitzen als die Weibchen. Während der Fortpflanzungszeit scheint ein Männchen dem anderen sein langes Abdomen in auffälliger Weise zu präsentieren.

In Panama legt *M. ornatus* ihre Eier in wassergefüllte Baumlöcher. Die Adulten sind saisonal, sie schlüpfen aus den Larven von November bis Januar, verteilen sich dann und suchen Nahrung in der Trockenzeit. Während dieser Zeit reagieren Männchen und Weibchen nicht aufeinander. Sie besitzen gleichartig gefärbte Flügel mit gelben Spitzen. Im April und Mai dagegen, während der späten Trocken- und der frühen Regenzeit, beginnen die Unterseiten der Männchenflügel dunkel zu werden, teilweise werden sie sogar schwarz. Wenn die Männchen hängen, kann man nur die schwarzen Flügelspitzen erkennen. Weil die Oberseite der Spitzen jedoch gelb bleibt, kann man die Geschlechter im Flug nur schwer erkennen (die gelben Spitzen der Weibchen werden bräunlich durchsetzt, aber der Gesamteindruck bleibt gelb). Diese ungewöhnliche Verfärbung während der Fortpflanzungszeit ist ganz stark an den Beginn des sexuellen Verhaltens, und bei den Weibchen an den Beginn der Eiproduktion gekoppelt. Die Männchen von *M. ornatus* sind nicht territorial, sondern suchen die Weibchen überall im Wald, besonders bei der Nahrungssuche. Sie kopulieren mit ihnen, wenn sie sie zufällig treffen. Anders als bei *M. coeruleatus*-Männchen, die durch ihre Größe bei der Territorialverteidigung einen Vorteil haben, variieren die Größen der Männchen von *M. ornatus* nicht sehr und auch nicht von denen der Weibchen. Die Larvenökologie mag erklären, warum *M. ornatus* keinen großen Vorteil davon hat, Baumlöcher zu verteidigen. In großen Baumlöchern überleben nur wenige der Larven von *M. ornatus*. Die meisten von ihnen werden von größeren Libellenlarven wie *M. coeruleatus* und *Gynacantha membranalis* (FINCKE [9]) gefressen. Kleine Baumlöcher werden von *M. ornatus* nicht verteidigt. Die Larven, die dort zuerst leben, fressen alle anderen Späterkommenden. Da *Megaloprepus* und *Gynacantha* größere Löcher bevorzugen, findet man in kleineren Löchern vor allem Larven von *Mecistogaster ornatus*.

Nahrungssuche

Wie andere Pseudostigmatiden auch, sucht *M. ornatus* vor allem in Sonnenflecken oder Lichtungen nach Nahrung. Dort kann sie die glitzernden und reflektierenden Spinnennetze erkennen, in denen sich der Beutegreifer selbst verheddern könnte. Die Riesenlibellen suchen in Lücken zwischen und an den Seiten der Bäume, wo sie systematisch auf und ab fliegen. Wenn eine Riesenlibelle ein Netz erkannt hat, dann rüttelt sie vor ihm. Vermutlich kann die niedrige Schlagfrequenz der Riesenlibelle das Spinnennetz nicht zum Schwingen bringen und die Spinnen so vor ihren Angreifern warnen. Wenn eine Riesenlibelle eine Spinne erblickt hat, fliegt sie ein Stückchen rückwärts und schießt dann vorwärts ins Netz. Mit den vorgestreckten Beinen reißt sie die Spinne an sich und zerrt die Spinne im Rückwärtsflug aus dem Netz heraus. Fliegend oder auf einer Sitzwarte frißt sie die Spinne auf; bis auf die Beine, die sie fortwirft. Falls die Libelle aus dem Netz Blütenteile oder andere unbrauchbare Objekte ergriffen hat, wirft sie sie ebenfalls sofort weg. Kleine, weichhäutige Spinnen (3–5 mm Cephalothorax-Abdomenlänge) werden in einigen Minuten verzehrt, gleichgroße Spinnen mit einer harten, stacheligen Oberfläche wie

Gastrocantha oder *Microthema* können dagegen erst in einer längeren Zeit (bis zu 45 min) bearbeitet werden (FINCKE, pers. Beob.). Selten nimmt *M. ornata* Beutetiere, die sich im Netz verfangen haben, zu sich, um so als Netzparasit zu agieren. Nie hat FINCKE gesehen, daß *M. ornatus* fliegende Insekten gefangen hat oder von der Oberfläche von Blättern Insekten abgesammelt hätte, wie das andere tropische Coeagrioniden tun. Interessant ist, daß zwei *Argia*-Arten, die normalerweise fliegende Beute fangen, auch kleine Spinnen (junge und kleine ausgewachsene) aus ihrem Netz herausgreifen, wie das auch die Pseudostigmatiden tun (FINCKE, pers. Beob.). Das mag zeigen, daß zwar die Pseudostigmatiden durch ihre Fähigkeit zum Langsamflug hervorragend ausgestattet sind, um die Netzspinnen zu fangen, daß aber die niedrige Flügelschlagfrequenz nicht notwendigerweise eine Voraussetzung für diese Ernährungsmethode ist.

Eine Anzahl von Beutegreifervermeidungsstrategien der Spinnen scheint gegen diese „Hubschrauberjäger“ gerichtet zu sein. Die Riesenlibellen scheinen eher solche Spinnen erbeuten zu können, die bei einer Störung im Netz bleiben, als solche, die sich an einem Faden herablassen. In einem Fall allerdings verfolgte eine *M. ornatus* eine herabfallende Spinne und holte sie sich aus einem Blätterhaufen unter dem Netz. Auch eine andere Spinne, die sich in ein Blattversteck zurückzog, wurde von der Libelle herausgezogen. Tarntrachten sowie irreleitende, auffällige Netzstrukturen vieler Spinnen können darüberhinaus als Schutzanpassung gegen die Bejagung durch Riesenlibellen angesehen werden.

Flugverhalten

Da die Flügel von *M. ornatus* nur dem Flug und nicht der Verständigung dienen, tritt ihre aerodynamische Wirksamkeit deutlich hervor. Die Flügel von *M. ornatus* sind kürzer als die von *M. coerulatus*. Sie erreichen nur 60 mm im Gegensatz zu 80 mm der größeren Verwandten. Die Flügelschlagfrequenz ist demnach bei *M. ornatus* dementsprechend höher. Sie reicht von 10 Hz beim langsamen Sinkflug bis zu 22,5 Hz beim schnellen Rückwärtsflug. Die Höchstgeschwindigkeit der Flügelspitzen beträgt bei *M. ornatus* 3,5 m/sec und liegt damit vergleichbar hoch wie bei *M. coerulatus*, die ihre längeren Flügel mit einer geringeren Frequenz schlägt, und wie bei den Prachtlibellen, die ihre kürzeren Flügel mit höherer Frequenz schlagen (RÜPPELL [13]). *M. ornatus* benötigt einen gleichmäßigen und langsamen Flug, um sich einem Spinnennetz behutsam zu nähern, und einen kraftvollen Rückwärtsflug, um die Beute aus dem Netz herauszuziehen oder um auch Vögeln, Eidechsen oder großen Raubspinnen zu entkommen, die sich von eierlegenden Weibchen von *M. ornatus* ernähren. Um beides zu bewerkstelligen, kann *M. ornatus* von der gegenläufigen Schlagmethode zu einer mehr gleichläufigen umschalten. Um sehr viel Auftrieb und Vortrieb zu erzeugen, schlagen beide Flügelpaare in die gleiche Richtung. Einige andere Libellenarten benutzen diesen gleichläufigen Flügelschlagmodus ebenfalls, und zwar in extremen Flugsituationen wie Senkrechtstart oder Rückwärtsflug (RÜPPELL [14]). Für plötzliche Beschleunigungen erzeugen die Libellen ihren Vortrieb durch Widerstand, der an den steil eingestellten Flügeln entsteht. Wenn wie beim gleichläufigen Schlagmodus beide Flügelpaare Vortrieb erzeugen, sinkt der Körper in der gleichen Zeit ab. Während des anschließenden entgegengesetzten Flügelschlages mit flach geneigt eingestellten Flügeln wird dann Auftrieb erzeugt und die Libelle fliegt aufwärts (Abb. 2). Um diesen

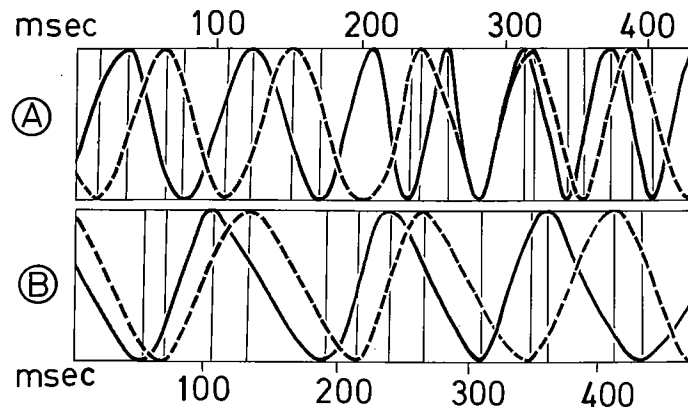


Abb. 1. Der zeitliche Verlauf der Vorder- (durchgezogene Linie) und Hinterflügel (unterbrochene Linie) von *M. ornatus* (A) und *M. coerulatus* (B). Die abwärts laufenden Linien stellen den Vorschlag (Abschlag), die aufwärts laufenden Linien stellen den Rückschlag (Aufschlag) dar
 A: *M. ornatus* fliegt zuerst auf der Stelle (1. Periode), dann langsam vorwärts (2. Periode) und schnell vorwärts kurz hinter der 200-m/s-Marke. Nach dem gleichläufigen Flügelschlag (um die 300-m/s-Marke) fliegt die Libelle schnell rückwärts und dann anschließend wieder auf der Stelle

B: *M. coerulatus* fliegt langsam vorwärts mit fast gleichläufigem Flügelschlag und nach Verschiebung der Phasenbeziehung zur Gegenläufigkeit landet das Tier an einem Zweig

Fig. 1. The course of the fore- (solid line) and the hindwings (broken line) of *M. ornatus* (A) and *M. coerulatus* (B). Lines going downwards = forestroke (downstroke), lines going upwards = backstroke (upstroke)
 A: *M. ornatus* flies first on the spot (1st period) then slowly forward (2nd period) and fast forward immediately after the 200-m/s-marking. Afterwards, beating its wings synchronously the damselfly flies backward (around the 300-m/s-marking) and finally on the spot again

B: *M. coerulatus* flies slowly forward and, after shifting phases of wing beat, alternates the beating of fore- and hindwings (at the right end) just before landing

Abb. 2: Geschwindigkeiten (a) und zeitgleich die Phasenbeziehungen der Vorder- und Hinterflügel (b) sowie die dazugehörigen Bahnen der Flügelspitzen (c) von *M. ornatus* bei gleichläufigem Schlagmodus. Bei jedem Aufschlag (= Rückschlag) aufsteigende Linie in (b) nimmt die Horizontalgeschwindigkeit (durchgezogene Linie in (a)) zu. Bei jedem Vorschlag (= Abschlag) in (b) (abfallende Linien) nimmt die Horizontalgeschwindigkeit dagegen ab und die Vertikalgeschwindigkeit (durchbrochene Linie in (a)) zu. (c): Die Bahn der Flügelspitzen (links) von beiden rechten Flügeln und rechts nur von dem rechten Vorderflügel sind einmal tiefest (links) und einmal raumfest (rechts) dargestellt. Der Pfeil (links) und die Wellenlinie (rechts) zeigen die Flugrichtung an.

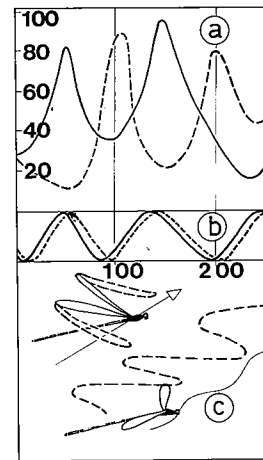


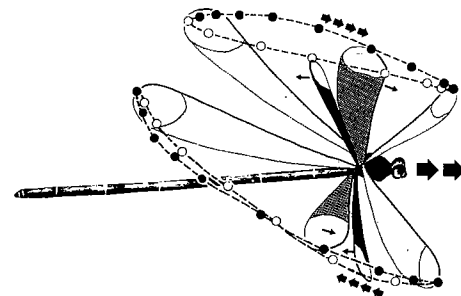
Fig. 2. *M. ornatus* flies diagonally upward, (a) the vertical speed of its body (broken line) and horizontal speed (solid line) varying simultaneously according to the course of the beats (b) of the forewings (solid line) and hindwings (broken line) during synchronous flight mode. Lines going upwards = backstroke, lines going downwards = forestroke. (c): The flight direction (solid line and arrow) of the same manoeuvre is depicted as well as the path (broken line) of both tips of the right wings (left, animal oriented) and that of the right forewing (right, space oriented).

Abb. 3. Beim Vorwärtsflug werden die Flügel flach geneigt vorwärts geschlagen (dunkelgrau) und steil eingestellt rückwärts geschlagen (schwarz).

Die Flugrichtung ist durch die dicken schwarzen Pfeile angegeben, die Schlagrichtung durch die kleinen Pfeile. Zusätzlich geben die sehr kleinen Pfeile an den Flügeln die augenblickliche Bewegung dieser Flügelphasen an. Dargestellt sind die beiden rechten Flügel in seitlicher Ansicht beim Durchgang durch die Aufnahmegerichtung und an den vorderen und hinteren Umkehrpunkten.

Fig. 3. Forward flight of *M. ornatus* (thick arrows).

The right wings are shown in the middle of their way backward (black) and forward (dark grey) as well as their turning points. On their way back they are inclined steeply.



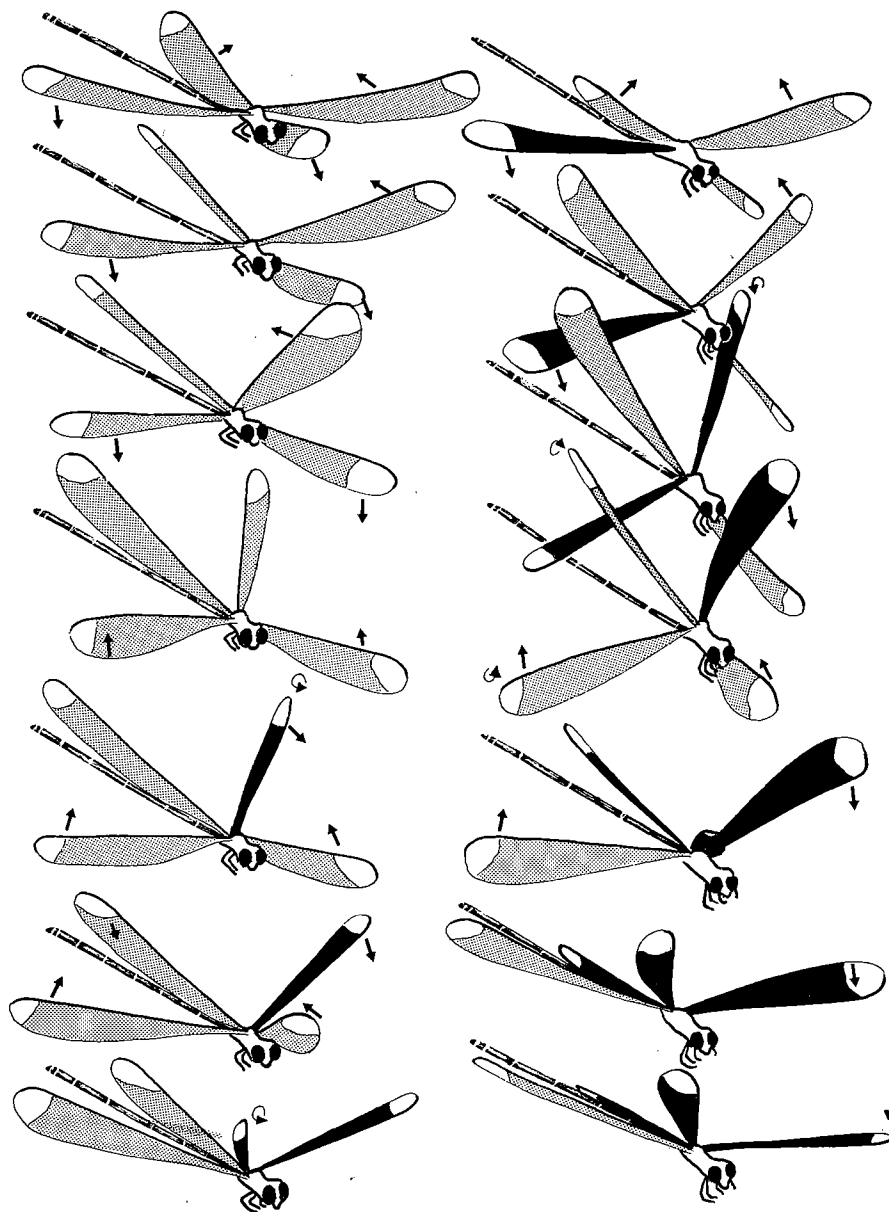


Abb. 4. Aufeinanderfolgende Phasen vom Rückwärtsflug (links) und Vorwärtsflug (rechts) von *M. ornatus*

Die Pfeile zeigen die Bewegungsrichtung der Flügel an. Die schwarzen Flügelflächen sind die Oberseiten, die grauen Flügelflächen sind die Unterseiten

Fig. 4. Backward flight (left, from top to bottom) and forward flight (right, from top to bottom)
Arrows indicate the beat direction, dorsal sides of the wings black, ventral sides grey

ungleichmäßigen Flug zu vermeiden, der durch diese pulsierende Auftrieb- und Vortriebproduktion entsteht, wird ein gegenläufiger Schlagmodus angewandt. Dabei erzeugt ein Flügelpaar den nötigen Vortrieb und das andere gleichzeitig den nötigen Auftrieb. Nach der Schlagumkehr in der darauffolgenden Periode kehren sich auch diese Kraftwirkungen um. Das Ergebnis ist ein sehr gleichmäßiger Flug in einem sehr großen Geschwindigkeitsbereich, vom Flug auf der Stelle bis zum Geradeaus- oder Rückwärtsflug.

Abb. 5. Rückwärtsflug von *M. ornatus*

A: Der rechte Vorderflügel ist in seinem Bewegungsablauf dargestellt, die Bahn der Flügelspitze als unterbrochene Linie. Der Flügel wird steil eingestellt vorwärts und flach geneigt rückwärts geschlagen. B: Plötzliches Absinken durch Abbrechen eines Flügelschlages. Der Bewegungsablauf des linken Vorderflügels ist als Aufeinanderfolge schematisierter Flügelquerschnitte dargestellt. Die kleinen Dreiecke weisen an der Vorderkante des Flügels zur morphologischen Unterseite. Der 2. Vorschlag wird abgebrochen (weißer Pfeil), der Flügel bewegt sich mit der Hinterkante voran abwärts, und das Tier verliert ca. 5 cm an Höhe

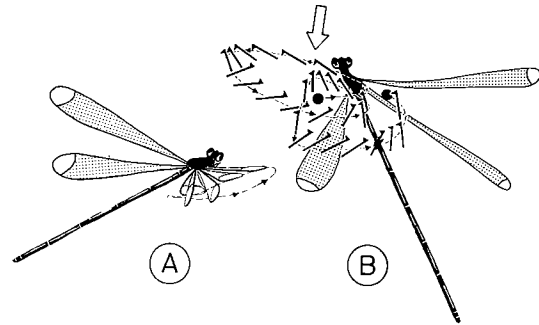


Fig. 5: Backward flight of *M. ornatus*

A: The wings as represented by the right forewing are steeply inclined in the forestroke and less inclined in the backstroke. B: Wing beat path (broken line) of the right forewing. The damselfly sinks several centimeters by precariously ending the forward stroke, and entering the backstroke (white arrow). The cross-sections are placed after estimation (small triangles indicate the ventral side) in the path of the tip of the left forewing (broken line, beginning at the left point)

Um die Fluggeschwindigkeit und -richtung zu ändern, stehen *M. ornatus* grundsätzlich zwei Möglichkeiten zur Verfügung. In dem einen Falle werden die Einstellwinkel der Flügel verändert, in dem anderen Falle die Schlagrichtung. Will die Libelle schnell vorwärts fliegen, werden die steil eingestellten Flügel rückwärts geschlagen, will sie dagegen rückwärts fliegen, wird der Vorschlag mit steil eingestellten Flügeln geschlagen (Abb. 4, 5). Durch die steile Einstellung der Flügel entstehen sehr viele Wirbel, und es wird mit Widerstand geflogen. Sehr viel weniger Energie kostet dagegen die andere Methode mit Verstellen der Schlagbahn. Will die Libelle vorwärts, wird die Schlagbahn nach vorn unten abgeneigt, will sie dagegen rückwärts fliegen, wird sie nach vorn oben aufgerichtet. Hierbei sind die Einstellwinkel der Flügel meistens flach geneigt, so daß kaum Wirbel entstehen. Der Vorteil der kraftkostenden Methode ist die Plötzlichkeit der Beschleunigung, der Vorteil der weniger kraftkostenden Methode ist die Energieersparnis.

Um Kurven zu fliegen, werden die beschriebenen Methoden in asymmetrischer Weise angewandt, so daß ein Drehmoment des Körpers erzeugt wird. Im allgemeinen wird die ökonomischste Methode benutzt. Beim schnellen Vorwärtsflug werden Kurven durch Schräglage der Flügelschlagebene geflogen. Die Flügelschlagebene ist dann zur Kurvenmitte hin geneigt, und zwar umso steiler, je enger die Kurve geflogen wird. Eine Beobach-

tung zeigt sehr deutlich, daß immer dann Energie beim Fliegen gespart wird, wenn es möglich ist. Als eine Libelle vor einem Spinnennetz auf der Stelle flog, verstellte sie plötzlich ihre Flügel in eine aerodynamisch ineffektive Position, so daß sie einige Zentimeter vor dem Netz absackte. Dieser Vorgang kostete sie kaum Energie und brachte sie dennoch in eine gewünschte neue Position.

Zur Entstehung des Films

Der Film wurde im Januar/Februar 1986 auf Barro Colorado Island, Panama, von GEORG RÜPPELL gedreht. Kamera LOCAM Mod. 51 und Rolex H 16 Reflex mit Kern Switar 16-100 mm und Canon 4/200 mm Makro Linse auf Fuji-Negativ-Highspeed Film.

Filmbeschreibung

24 B/s¹

- 1.-2. *M. ornatus* fliegt zwischen Büschen.
3. Nahaufnahme einer hängenden *M. ornatus*.

150-460 B/s

4. Start rückwärts.
- 5.-6. Vorwärtsflug, Rückwärtsflug und Flug auf der Stelle.
7. Nahaufnahme von Flugmanövern in Frontalansicht.
- 8.-9. Inspizieren von Spinnennetzen und Nahrungsumfang.
10. Auf der Stelle fliegen vor einem Netz.
11. Nahaufnahme einer auf der Stelle fliegenden *M. ornatus*.
12. Nahaufnahme vom Greifen und Fallenlassen eines Nahrungsobjektes.
13. Nahaufnahme eines Rückwärtsfluges mit gleichläufigem Flügelschlag.
14. *M. ornatus* fängt Beute und läßt Teile davon fallen.

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

Mecistogaster ornatus (Pseudostigmatidae) – Foraging Flight

General Preliminary Remarks

The pseudostigmatid damselfly *Mecistogaster ornatus* is found in both primary and secondary lowland wet forests, and is known to inhabit lowland dry forests in Costa Rica. CALVERT [4] noted its distribution from Mexico to Peru. The pseudostigmatids are commonly called "helicopter" damselflies for their habit of hovering in front of spider webs while searching for small spiders on which they feed. The long abdomens which characterize the family have been thought to be adaptations for egg-laying in tank bromeliads (CALVERT [5]). However, while such habits may have selected for long abdomens, this is probably not the only explanation, because males of the pseudostigmatid, *Mecistogaster linearis* have relatively longer abdomens than do females (FINCKE [7]). In this species, sexual selection via male-male competition has probably also contributed to the evolution of long abdomens. Males display at one another during the breeding season, holding the long abdomens horizontal in flight.

In Panama, *M. ornatus* lay their eggs in water-filled treeholes. Adults are seasonally abundant, emerging from November to January, during the late wet season and early dry season. Adults remain dispersed, foraging throughout the dry season. During this time males and females have identical yellow-tipped wings and do not react to each other when they meet. However in April and May, during the late dry and early wet season, the ventral surface of a male's forewings begin to darken, gradually turning completely black (apparently the result of melanization). When the male perches, only the black tips show. Because the dorsal surface remains yellow, the sexes still appear similar in flight (the yellow tips of the females become tinged with brown but the overall effect remains yellow). This unusual development of breeding color dimorphism corresponds with the onset of mating behaviour in males and with the break of reproductive diapause in females which now start to yolk up eggs.

Rather than defend territories, male *M. ornatus* search for females throughout the forest, mating opportunistically in light gaps where both sexes forage. Consequently, unlike the territorial *M. coerulatus*, larger male *M. ornatus* have no mating advantage and sexual dimorphism in the size and weight of adults is insignificant. Its larval ecology may explain why *M. ornatus* would not benefit by defending treeholes. In large treeholes few *M. ornatus* larvae survive because most are eaten by the larvae of two larger odonate species (*M. coerulatus* and *Gynacantha membranalis*) (FINCKE [9]). Small treeholes are likewise not worth defending because although, *M. ornatus* can survive there if they are the first to colonize the hole, cannibalism results in only one offspring emerging per hole per season.

Foraging behaviour

Like other pseudostigmatids, *M. ornatus* forages primarily in sunflecked areas or treefall gaps where the damselflies can visually detect the glistening spider webs which otherwise could entrap the would-be predator. The damselflies search for webs in branch falls and at the leafy edges of trees, systematically searching up one side of a tree and down the other. Once a damselfly locates a web, it hovers in front of it. The low wing beat frequency

characteristic of their hovering flight is unlikely to set up vibrations on the web which would warn the spider of an impending attack. If it locates a spider, *M. ornatus* backs up slightly and then darts at the prey, often hanging on the webbing with its legs for several seconds before pulling back with the spider held in its forelegs. In flight or at a perch it eats the spider, all except for the legs which it snips off. Although the damselflies may also pluck small flowers or debris from the webs, they drop such mistakes within seconds. Small, soft-bodied spiders (3–5 mm cephalothorax-abdomen length) are consumed within minutes, whereas a similar sized spider with a spiny, hard carapace such as *Gastrocantha* or *Microthema* require up to 45 min to eat (FINCKE, pers. obs.). Very rarely *M. ornatus* may catch and eat a lightly wrapped prey item that it finds in a web, thus acting as a web parasite. I (OMF) have never seen *M. ornatus* catch flying insects, or forage by gleaning on leaves as do several small tropical coenagrionid damselflies. It is interesting that two species of small *Argia* damselflies that forage on flying prey, also pluck tiny spiders (juveniles and probably small adults) from their webs in a manner much like the pseudostigmatids (FINCKE, pers. obs.). Thus, although the slow flight of pseudostigmatids may make them well-suited for feeding on spiders, low wing beat frequency is not necessarily a prerequisite for this method of finding a meal.

A number of anti-predator behaviours of spiders appear to be adaptations for eluding these "helicopter" predators which are surprisingly adept in catching spider prey. The damselflies are more successful in catching those spider species that remain in the web after a disturbance than those which drop from their web on a dragline. However, on one occasion after an unsuccessful hit at a spider, a *M. ornatus* dropped down into the leaf litter below the web, and then flew up with the unlucky spider in its jaws. On another occasion a damselfly plucked a spider from its curled leaf retreat. One of the more ingenious anti-predator behaviours is seen in the camouflaged cyclosid spiders which hide in the middle of a line of debris they routinely place in their webs, thereby often avoiding detection by a hovering damselfly.

Flight behaviour

Because males do not use their wings to communicate threat, the flight of *M. ornatus* reflects selection for manoeuvrability that is not comprised by selection on signalling ability. With its smaller wings, *M. ornatus* realizes a higher wing beat frequency (10 beats/sec in slow sinking flight — 22.5 Hz in fast backward flight) than does *M. coerulatus* (4.7–13 Hz). The maximum velocity of the wingtips is 3.5 m/sec, similar to both *M. coerulatus* which beat their longer wings with lower frequency, and the smaller Calopterygids which beat their shorter wings with higher frequency (RÜPPELL [13]). *M. ornatus* needs a steady and slow flight for a gentle approach to a spider's web and a powerful flight to pull the prey out of the web or to escape birds, lizards, or the large roving spiders that prey on ovipositing females. To manage both, *M. ornatus* uses phase-shifting of the beats of fore- and hind-wings. To produce a lot of lift and trust both pairs of wings beat simultaneously in the same direction. Several other dragonfly species also use the synchronous wing beat in extreme flight situations such as vertical take-off or backward flight (RÜPPELL [14]). For sudden acceleration odonates produce thrust by drag caused by steeply inclined wings. If, in the synchronous flight mode, both pairs of wings produce thrust simultaneously, the body

sinks but at the same time accelerates. During the opposite stroke phase lift is produced and the odonate rises (Fig. 2). To avoid this unsteady flight resulting by a pulsating production of lift and thrust, a phase shifted wing beat mode is used. One pair of wings produces lift while the other pair produces thrust. In the opposite stroke phase the effects change accordingly. The result is steady flight with capability of a wide range of velocities from hovering flight to medium forward speed.

M. ornatus uses two methods to change flight direction. One energetically costly method used only rarely is to reverse the angles of inclination of its wings. To fly forward the wings are steeply inclined and stroked backwards, whereas in backward flight the steeply inclined wings are stroked forwards (Fig. 4, 5). Beating highly inclined wings creates many vortices and consequently this method produces drag. The velocity of the wing tips decreases during the highly inclined phase from 3.5 m/sec to 2.6 m/sec. Although this method costs the insect time and energy, it provides very sudden acceleration. More often, flight direction is changed by changing the position of the wing beat plane. Downward inclination of the wings results in forward flight whereas an upward inclination results in backward flight. While this method is more energy efficient it leads only to slow manoeuvres.

To turn, all of the above methods may be used in an asymmetric manner resulting in rotation of the body. In general, the most economic method is used. In fast forward flight, turns are effected by banking the wing plane rather than by braking sharply on one side. The wing beat plane is then inclined downward to the curve direction. A further observation supports the hypothesis that *M. ornatus* conserves energy in flight whenever possible. When a *M. ornatus* flew in front of a spider web, it stopped its wing beat so that the wings dropped with their sharp edge leading, causing neither lift nor thrust. As a result, the insect sank down to the level of the spider.

Notes on Making the Film

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

Description of the Film

24 B/s¹

- 1.-2. *M. ornatus* flies between bushes.
3. Close-up of a perching *M. ornatus*.

150-460 f/s

4. Take-off backwards.
- 5.-6. Flight forwards, on the spot and backwards.
7. Close-up of flight manoeuvres in frontal view.
- 8.-9. Inspecting a spider's web and catching prey.

¹The headline in *italics* corresponds with the subtitle in the film.

10. Hovering in front of a web.
11. Close-up of a hovering *M. ornatus*.
12. Close-up: Grasping and dropping a subject.
13. Close-up: Backward flight with synchronous wing beat.
14. Close-up: *M. ornatus* catches prey and drops part of it.

Literatur – Bibliography

- [1] ALEXANDER, D. E.: Unusual phase relationships between the forewings and hindwings in flying dragonflies. J. exp. Biol. 109 (1984), 379–383.
- [2] ALEXANDER, D. E.: Wind tunnel studies of turns by flying dragonflies. J. exp. Biol. 122 (1986), 81–98.
- [3] AZUMA, A., S. AZUMA, I. WATANABE und T. FURUTA: Flight mechanics of a dragonfly. J. exp. Biol. 116 (1985), 79–107.
- [4] CALVERT, P.: In: Godman and Salvin (ed.): Biologia Centrali Americani Insecta Neuroptera 50 (1907).
- [5] CALVERT, P.: Studies on Costa Rica Odonata. II. The habits of the plant-dwelling larva of *Mecistogaster modestus*. Ent. News 22 (1911), 402–411.
- [6] CHADWICK, L. E.: The wing motion of a dragonfly. Bull. Brooklyn. Entom. Soc. XXXV/4 (1940), 109–112.
- [7] FINCKE, O. M.: Giant damselflies in a tropical forest: reproductive biology of *Megaloprepus coerulatus* with notes on *Mecistogaster*. Advances in Odonatology 2 (1984), 13–27.
- [8] FINCKE, O. M.: Sperm competition in the damselfly *Enallagma hageni*: benefits of multiple mating for males and females. Behav. Ecol. Sociobiol. 13 (1984), 235–240.
- [9] FINCKE, O. M.: Effects of larval ecology on territoriality and reproductive success of a giant damselfly (Odonata: Pseudostigmatidae). Unveröff.
- [10] FINCKE, O. M.: Effects of interspecific larval interactions on the evolution of mating systems in treehole-breeding damselflies. Unveröff.
- [11] MAY, M. L.: Allometric analysis of body and wing dimensions of male anisoptera, Odonatologica 10, 4 (1981), 279–291.
- [12] MAY, M. L.: Wingstroke Frequency of Dragonflies (Odonata: Anisoptera) in Relation of Temperature and Body Size. J. Comp. Physiol. 144 (1981), 219–240.
- [13] RÜPPELL, G.: Kinematic and behavioural aspects of flight of the male Banded *Agrion Calopteryx* (*Agrion splendens*, L. In: GEWECKE und G. WENDLER: Insect Locomotion. Berlin und Hamburg 1985, 195–204.
- [14] RÜPPELL, G.: Kinematic analysis of symmetrical Flight manoeuvres of Odonates. J. exp. Biol. 144 (1989), 13–43.
- [15] WAAGE, J. K.: Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. In: SMITH, R. L., (ed.): Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Orlando 1984, 251–290.

Filmveröffentlichungen – Filmography

- [16] RÜPPELL, G.: *Anax junius* (Aeschnidae) – Eiablage und Konkurrenz der Männchen um die Weibchen. Film E 2998 des IWF, Göttingen 1987. Publikation von G. RÜPPELL und H. HADRYS, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 19, Nr. 22/E 2998 (1987), 12 S.

- [17] RÜPPELL, G.: *Lestes viridis* (Lestidae) – Fortpflanzungsverhalten/Reproductive Behaviour. Film E 2948 des IWF, Göttingen 1987. Publikation von G. RÜPPELL, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 19, Nr. 21/E 2948 (1987), 11 S.
- [18] RÜPPELL, G.: *Calopteryx splendens* (Calopterygidae) – Flugverhalten des Männchens und Balz. Film E 2741 des IWF, Göttingen 1984. Publikation von G. RÜPPELL, E. BARTELS und H. SCHULZE, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 16, Nr. 37/E 2741 (1984), 16 S.

Abbildungsnachweis – Sources of the Figures

Abb. 1–5: Zeichnung G. RÜPPELL.

Fig. 1–5: graphic G. RÜPPELL.