

## RÄUMLICHE UND ZEITLICHE AUFTEILUNG DES PAARUNGSPLATZES BEI GROßLIBELLEN (ODONATA, ANISOPTERA)\*

H. KAISER

### Abstract

Adult dragonflies visit ponds and rivers only for mating and for oviposition. Oviposition sites serve as mating places. The male dragonflies of a population partition their presence at the mating place either spatially or temporally. In the former case the males perch at the bank and stay there for longer visits (e.g. *Onychogomphus forcipatus*, Fig. 1). In the latter case the males keep on the wing all day long and pay successive short visits to the mating place relieving one another (e.g. *Aeschna juncea*, Fig. 2). Some Libellulid species have additionally an individual site tenacity and therefore territorial behaviour. In Aeschnids the intermale aggressiveness causes a reduction of visit length in crowded situations resulting in a regulation of mean density at the mating place (Fig. 4).

Libellen werden gewöhnlich als eng ans Wasser gebundene Tiere angesehen. Die Großlibellen-Imagines halten sich jedoch die überwiegende Zeit fernab von Gewässern auf und besuchen diese nur zur Paarung und zur Eiablage. Das Eiablage-

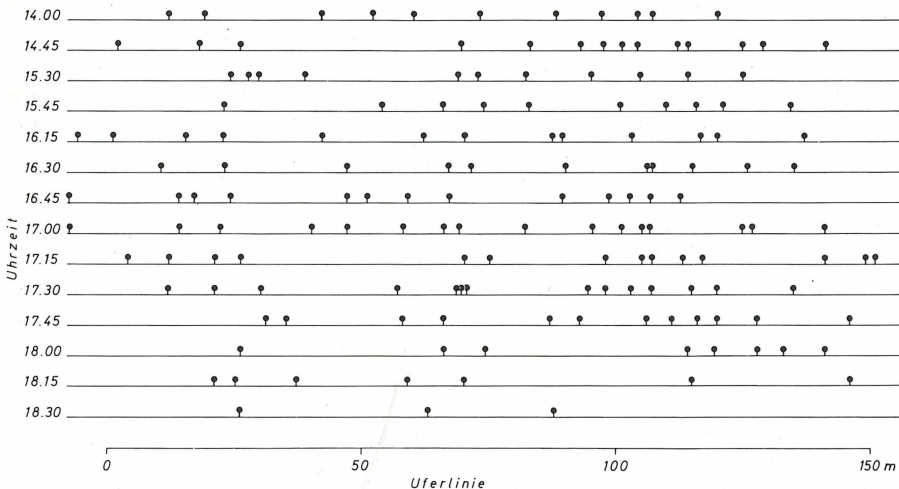


Abb. 1. Sitzplätze der Männchen von *Onychogomphus forcipatus* an einer 150 m langen Uferstrecke (Dreisam unterhalb von Freiburg im Breisgau, 15.7.1971). Die Sitzplätze wurden in Zeitabständen von 15 oder 30 Minuten registriert.

\* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft

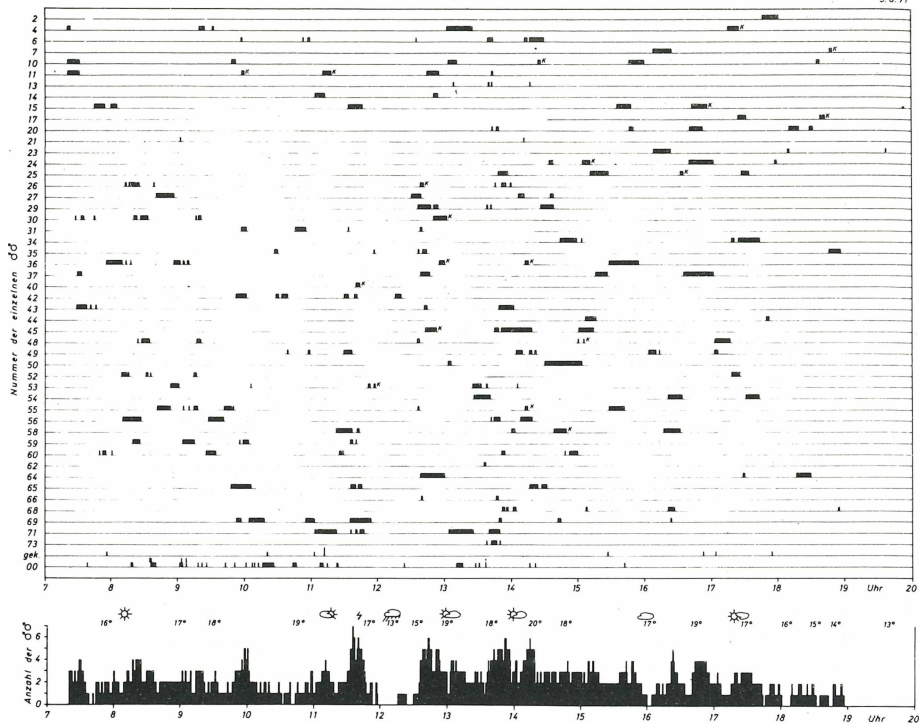


Abb. 2. Oben: Besuche der Männchen von *Aeschna juncea* am Paarungsplatz während eines Tages (Tümpel auf dem Monte Lussari, Südost – Alpen, 3.8.1971). Alle Libellen waren mit farbigen Flügelbinden markiert worden und konnten deshalb individuell registriert werden. In den beiden untersten Zeilen (gek und 00) sind die Besuche nicht identifizierter Männchen eingetragen. Ein K gibt den Beginn einer Kopulation an.

Unten: Anzahl der jeweils gleichzeitig am Tümpel anwesenden Männchen. In der oberen Bildleiste ist der Temperatur – und Wetterverlauf angegeben.

gewässer dient den Großlibellen also gleichzeitig als Paarungsplatz, an dem die kopulationsbereiten Männchen auf die Weibchen warten.

Wie teilen nun die Männchen einer Libellenpopulation den Paarungsplatz und damit auch ihre Paarungschancen untereinander auf? Zunächst sollen zwei Beispiele ausführlicher dargestellt werden.

### Räumliche Aufteilung bei *Onychogomphus forcipatus*

Diese Libellenart sucht Bäche und kleine Flüsse zur Paarung und Eiablage auf. Die Männchen sitzen dort mehrere Stunden lang täglich auf Steinen am Ufer, den Kopf der Wasserfläche zugewandt.

Sobald ein Männchen eine andere Libelle über die Wasserfläche fliegen sieht, fliegt er auf diese zu. Ein Weibchen versucht er zu ergreifen und mit ihr zu kopulieren, mit einem anderen Männchen kommt es zu Luftkämpfen, die nach einigen

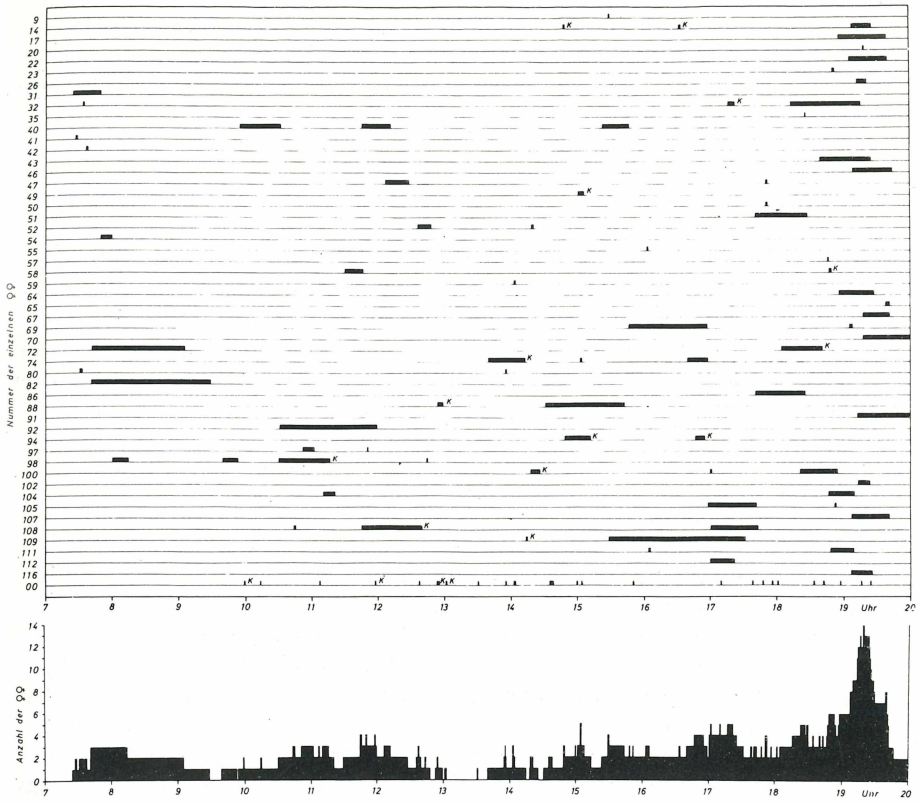


Abb. 3. Oben: Besuche der Weibchen von *Aeschna juncea* am Paarungs- und Eiablageplatz (gleicher Ort und Tag wie in Abb. 2). In der untersten Zeile (00) sind die Besuche nicht identifizierter Weibchen eingetragen. Ein K gibt den Beginn einer Kopulation an. Unten: Anzahl der jeweils gleichzeitig am Tümpel anwesenden Weibchen.

Sekunden beendet werden, und die Kampfpartner setzen sich dann wieder ans Ufer. Dicht benachbart sitzende Männchen fliegen nacheinander auf, sobald nur einer hochfliegt.

Die Dichte der paarungsbereiten Männchen am Gewässer ist direkt korreliert mit der Temperatur (KAISER 1974 c): Um die heiße Mittagszeit ist die Dichte am höchsten, sie fällt im Lauf des Nachmittags dann wieder rasch ab. Die Weibchen suchen das Gewässer selten und nur kurz auf.

Das Verhalten der Männchen von *O. forcipatus* erinnert zunächst an Territorialverhalten. Eine zu erwartende Konsequenz von Territorialverhalten wäre, daß die Männchen gleichmäßiger als zufällig entlang der Uferlinie verteilt sind. Die Registrierung der Sitzplätze einzelner Männchen während eines Besuchs zeigt jedoch, daß die Männchen ihre Sitzplätze fortlaufend wechseln (KAISER 1974 c), also keine individuelle Ortbindung haben, wie das bei Territorialverhalten zu fordern ist (Diskussion bei KAISER 1974 a). Eine gleichmäßige Verteilung könnte sich aber auch ohne individuelle Ortsbindung dann ergeben, wenn eng benachbart

sitzende Männchen solange besonders häufig miteinander kämpfen, bis sie sich in größerer Entfernung voneinander setzen. Die beobachtete Verteilung entlang des Ufers (Abb. 1 und KAISER 1974 c) weicht jedoch nicht nachweisbar von einer zufälligen Verteilung ab. Das aggressive Verhalten der Männchen dieser Art hat also keinen Einfluß auf ihre räumliche Verteilung.

### Zeitliche Aufeinanderfolge bei *Aeschna juncea*

Diese Art bevorzugt kleine moorige Tümpel. Im Gegensatz zur vorigen Art setzen sich die paarungsbereit am Gewässer wartenden Männchen nicht, sondern fliegen während ihres ganzen Besuchs am Ufer hin und her. Die einzelnen Besuche der Männchen sind kurz (wenige Minuten bis höchstens 1/2 Stunde), die meisten Männchen besuchen das Gewässer aber mehrere Male am Tag (Abb. 2). Das Verhalten der Männchen gegenüber Artgenossen ist ähnlich wie bei *O. forcipatus*.

Die Weibchen machen nur ein oder zwei Besuche pro Tag am Gewässer, bleiben dann aber meist längerer Zeit eiblegend da. Weibchen, die nur eiblagebereit sind, kommen bevorzugt in der Abenddämmerung (Abb. 3).

Obwohl an dem dargestellten Beobachtungstag insgesamt 48 Männchen das Gewässer besuchten und der Andrang der Männchen am Gewässer (gemessen als Ankunftsrate [Anzahl der angekommenen Männchen/30 min]) recht unterschiedlich war, hielten sich meistens nur 1 bis 3 Männchen gleichzeitig am Tümpel auf; nur kurzzeitig stieg ihre Anzahl bis auf 7 an. Trotz des ständigen Wechsels und der unregelmäßigen Aufeinanderfolge wird die jeweilige Dichte auf einen gleichmäßig niedrigen Wert eingeregelt, weil bei hoher Ankunftsrate und sich daraus ergebender kurzzeitig hoher Dichte die Männchen häufiger miteinander kämpfen und in Reaktion auf die Kämpfe ihre Besuchsdauer verkürzen (Abb. 4), woraus sich wiederum eine Verminderung der Dichte ergibt. Eine solche Regelung der Dichte am Paarungsplatz wurde bereits bei der verwandten Art *Aeschna cyanea* gefunden (KAISER 1974 b).

Bei *Aeschna juncea* teilen sich die Männchen den Paarungsplatz also im Ablauf der Zeit auf: Zu jedem Zeitpunkt sind nur einige wenige Männchen am Paarungsplatz anwesend, sie werden aber fortlaufend von anderen geschlechtsreifen Männchen der Population abgelöst. Das Aggressionsverhalten führt dazu, daß die Besetzung des Paarungsplatzes den ganzen Tag über gleichmäßig niedrig ist (Diskussion in KAISER 1974 a, b, c).

### Vergleich mit anderen Libellen und Diskussion

Das Verhalten von *O. forcipatus* ist typisch für alle bisher untersuchten Vertreter der Familie Gomphidae (ROBERT 1959, KAISER 1974 c): Die Männchen teilen sich den Paarungsplatz räumlich auf, ihr Aggressionsverhalten führt aber nicht zur Gründung von Territorien, weil sie keine individuelle Ortsbindung haben. Die Gomphiden tragen von allen Großlibellen die meisten ursprünglichen Merkmale, und es ist anzunehmen, daß auch das Verhalten der paarungsbereiten Männchen ursprüngliche Züge der Großlibellen trägt.

Auch bei der phylogenetisch jüngsten Großlibellenfamilie, den Libellulidae, gibt

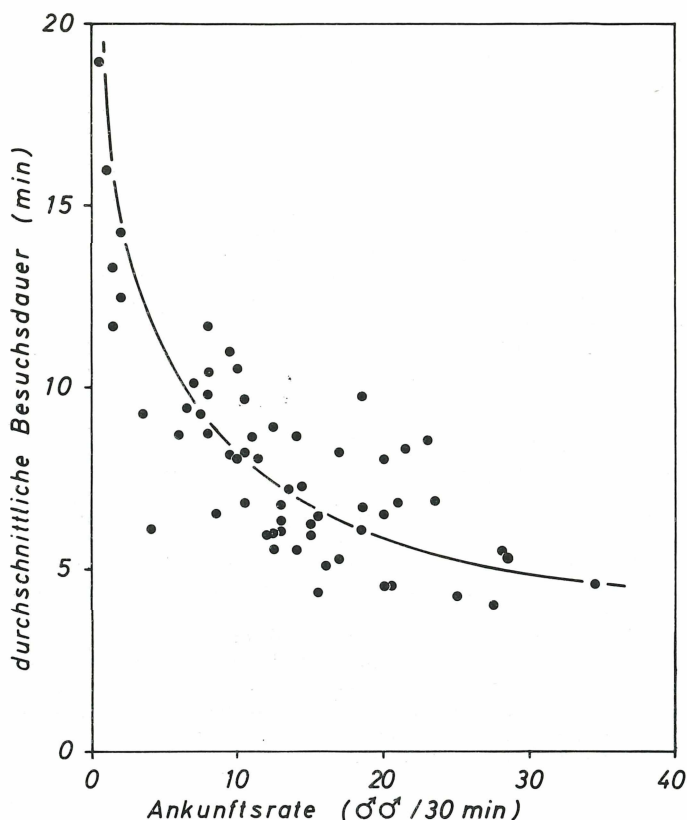


Abb. 4. Abhängigkeit der durchschnittlichen Besuchsdauer der Männchen von *Aeschna juncea* von der Ankunftsrate: Bei höherer Ankunftsrate ist die Besuchsdauer kürzer. Die durchgezogene Linie wurde von Hand eingezeichnet.

es Arten, deren Verhalten dem der Gomphiden gleicht. Die Männchen anderer Arten dieser Familie haben zusätzlich individuelle Ortsbindung und damit Territorialverhalten (JACOBS 1955, HEYMER 1969, CAMPANELLA & WOLF 1974), dazwischen gibt es Übergangsstufen. Bei einigen Arten hängt die Gründung der Territorien von der Populationsdichte ab (PAJUNEN 1966).

Im Gegensatz zu diesen beiden Familien, deren Männchen überwiegend sitzen und nur bei Annäherung von Artgenossen auffliegen, fliegen die Männchen der Aeschniden und Corduliiden während ihres ganzen Besuchs am Ufer hin und her. Bei diesen beiden Familien ist – vermutlich phylogenetisch unabhängig – eine zeitliche Aufeinanderfolge der Männchen am Paarungsplatz ausgebildet. Das hier für *Ae. juncea* geschilderte Verhalten ist typisch für die Aeschniden (KAISER 1974 a) und gleicht auch dem der Corduliiden (KORMONDY 1959, UBUKATA 1975, eigene Beob.). Es haben sich demnach zwei grundsätzlich verschiedene Möglichkeiten, den Paarungsplatz aufzuteilen, bei den Großlibellen herausgebildet: Die räumliche Aufteilung, bei der jedes Individuum für eine längere Zeitspanne einen

relativ kleinen Teil des Paarungsplatzes besetzt, und die zeitliche Aufteilung, bei der jedes anwesende Männchen einen großen Teil der Paarungsplatz überfliegt, aber nach kurzer Zeit dem nächsten Männchen Platz macht.

## LITERATUR

- CAMPANELLA, P.J. & WOLF, L.L. (1974): Temporal leks as a mating system in a temperate zone dragonfly (Odonata: Anisoptera). I: *Plathemis lydia* (Drury). Behaviour 51: 49–87.
- HEYMER, A. (1969): Fortpflanzungsverhalten und Territorialität bei *Orthetrum coerulescens* (Fabr., 1798) und *O. brunneum* (Fonsc., 1837) (Odonata; Anisoptera). Rev. Comp. Animal 3: 1–24.
- JACOBS, M.E. (1955): Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. Ecology 36: 566–586.
- KAISER, H. (1974 a): Verhaltensgefüge und Temporalverhalten der Libelle *Aeschna cyanea* (Odonata). Z. Tierpsychol. 34: 398–429.
- KAISER, H. (1974 b): Die Regelung der Individuendichte bei Libellenmännchen (*Aeschna cyanea*, Odonata). Eine Analyse mit systemtheoretischem Ansatz. Oecologia (Berl.) 14: 53–74.
- KAISER, H. (1974 c): Intraspezifische Aggression und räumliche Verteilung bei der Libelle *Onychogomphus forcipatus* (Odonata). Oecologia (Berl.) 15: 223–234.
- KORMONDY, E.J. (1959): The systematics of *Tetragoneuria*, based on ecological, life history, and morphological evidence (Odonata: Corduliidae). Misc. Publ. Museum Zool., Univ. Michigan 107: 1–79.
- ROBERT, P. – A. (1959): Die Libellen. Bern, Kümmerly und Frey.
- PAJUNEN, V. I. (1966): The influence of population density on the territorial behaviour of *Leucorrhinia rubicunda* L. (Odon., Libellulidae). Ann. Zool. Fenn. 3: 40–52.
- UBUKATA, H. (1975): Life history and behavior of a Corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. II. Reproductive period with special reference to territoriality. J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool. 19: 812–833.

Anschrift des Verfassers:

Priv.-Doz. Dr. H. KAISER, Zoologisches Institut der Universität, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie, 5 Köln 41, Weyertal 119