

## ETHO-ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN *LESTES VIRIDIS* (VANDER LINDEN) (ZYGOPTERA: LESTIDAE)\*

W. DREYER

Lehrstuhl Tierökologie, Universität Bayreuth, Am Birkengut,  
Postfach 3008, D-8580 Bayreuth, Bundesrepublik Deutschland

*Eingegangen und Angenommen am 14. Juli 1978*

ETHO-ECOLOGICAL INVESTIGATIONS ON *LESTES VIRIDIS* (VANDER LINDEN) (ZYGOPTERA: LESTIDAE) — The rendezvous and oviposition behaviour of *L. viridis* are described and the results of marking experiments are reported. The ♂♂ have sexual appetence with territorial character. At 12 a.m. they occupy perch sites on tall trees, growing parallel to a pond's edge. They show a strong preference for the upper parts of the trees, when they occupy and defend vertical territories which have a half globular shape (diameter 1.5-0.4 m; density dependent). The perch sites form a bar to ♀♀ flying from assembling places in the near wood to the pond. During oviposition accompanying ♂♂ defend ♀♀ from mating interference by other ♂♂. The recapture rate of marked ♂♂ was 56%, that of marked ♀♀ 16% (within a distance of 120 m from the release place). 37% of marked ♂♂ and 10% of marked ♀♀ were recorded at a distance of 5 m from the release point (recapture dates 1-43 days after marking). Some details of oviposition are given.

### EINFÜHRUNG

Aus dem Verhaltensinventar der mediterranen Libellenart *Lestes viridis* liegen zahlreiche Beobachtungen vor. Nach Beschreibungen des Schlüpfens der Prolarve (PIERRE, 1904) und der Eiablage (PRENN, 1927, 1951) hat LOIBL (1958) erstmalig Beuteerwerb, Putzverhalten, "Wasserholen und Abdomenwippen", als Verhaltenselemente beschrieben und das Problem der Partnererkennung diskutiert. Angaben über Habitatstrukturen, Partnerfindungsmechanismen und Verhaltensweisen mit möglicher artisolierender Funktion, wie Ortstreue, Rendez-

\* Diplomarbeit aus dem Institut für Zoologie, Abteilung Ethologie (Prof. Dr. D. Matthes), Erlangen, Bundesrepublik Deutschland.

vous-Verhalten und selektive Arterkennung, sowie Angaben über Details der Eiablage, sind jedoch weitgehend ungeklärt. Die vorliegende Arbeit soll zur Klärung dieser Fragen beitragen.

## MATERIAL UND METHODE

Vom 12.8. - 21.10.1975 wurden im Weihergebiet bei Poppenwind, Kreis Höchstadt/Aisch, 49.40 N, 10.50 E, 303 m über NN, 1925 Individuen im Freiland beobachtet und deren Verhaltensweisen protokollarisch, fotografisch und cinematographisch festgehalten. 350 Ex. (187 ♂♂, 163 ♀♀) wurden mit täglich wechselnden Farbcodes (Nitrolack) an den Flügeln markiert. Die Markierungen wurden stets an sitzenden oder Eier ablegenden Tieren vorgenommen, die sich im Eiablagezentrum (Abb. 1) einer mit Eichen, Weiden und Erlen bestandenen Fläche (10 qm) am Rande eines Weiher aufhielten. Wiederfunde wurden zusätzlich mit der jeweils gültigen Farbe des Untersuchungstages markiert. Halbstündig wurde die Lufttemperatur registriert.

## ERGEBNISSE

### VERHALTEN DER ♀♀

Im Morgengrauen wurden einzelne Weibchen weitverstreut im Kiefernwald etwa 150 m nördlich des Eiablagezentrums am Heidekraut sitzend gefunden. In der Zeit von 9.00 - 11.00 Uhr waren dann in der Regel zwischen 9 und 21 ♀♀ der untersuchten Population auf einer Waldschneise (= SZ) etwa 100 m nördlich des Eiablagezentrums (= EZ) anzutreffen (Abb. 1). Die Tiere sitzen an Kieferstämmen von etwa 20 cm Durchmesser, bis zu einer Höhe von 4 m, sie halten das Abdomen dicht an den Stamm gelegt. Die Vorderflügel bilden über dem Abdomen einen Winkel von ca. 60°. Die bevorzugten Sitzstellen liegen an der Ost- und Südostseite der Stämme. Bei Temperaturen unter 20°C wird die Schneise nicht verlassen. Über 20°C ändert sich das Verhalten der ♀♀ mit zunehmender Tageszeit und Temperatur. Direkte Sonnenbestrahlung erhöht ihre Aktivität. Die Abdomina werden aufgerichtet und stets in Richtung Sonne gehalten. Die Flügel öffnen sich bis zu einem Winkel von 100°. Während des Sonnens fliegen die ♀♀ oft kürzere Strecken rückwärts vom Stamm weg und kehren stets, 1 - 2 m höher als der bisherige Sitzplatz, an ihren Stamm zurück. Gegen 12.00 Uhr sind bei günstiger Sonneneinstrahlung die höchsten Zweig spitzen der Bäume erreicht. Obwohl die ♀♀ dann nur schwer verfolgbar sind, sahen wir sie in 31 Fällen, einzeln, über den Wald in Richtung Süden abfliegen. Von 10 in der Waldschneise markierten ♀♀ wurden 4 nach 9 d am Markierungs ort gefunden. Die Beobachtungen lassen den Schluß zu, daß sich die Weibchen wegen der günstigeren Sonneneinstrahlung als im Hochwald in der erwähnten

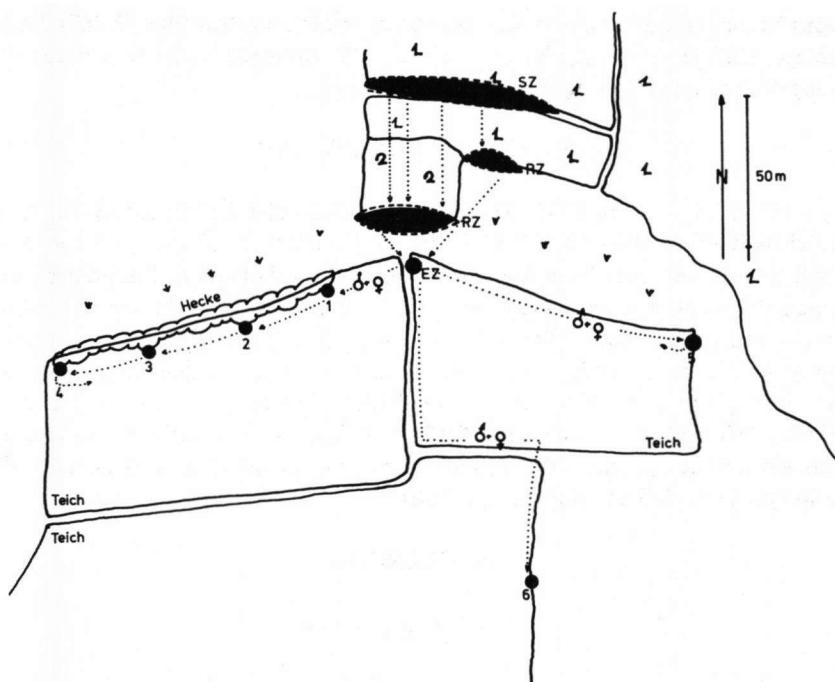


Abb. 1. Arealstruktur der untersuchten Population. 1-6: Eiablagestellen; – EZ Eiablagezentrum; – RZ Revierzone (Waldschneise); – gepunktete Linien: Flugwege.

Schneise zum Aufwärmen versammeln, bevor sie nach Süden zu den Eiablagegewässern fliegen.

#### VERHALTEN DER ♂♂

Die ♂♂ sind um 8.00 Uhr 35 - 50 m nördlich des Eiablagezentrums in einer Schonung mit 3 - 4 m hohen Kiefern und Laubbäumen zu finden. Sie sitzen in etwa 0,5 - 2 m Höhe an den Spitzen junger Kiefern und den Blättern von Laubbäumen. Im Gegensatz zu den ♀♀ halten die Männchen beim Sonnen ihre Flügel weit geöffnet (Sonnenhaltung); ihre Abdomina sind so wie die der ♀♀ zur Sonne gerichtet, ihre Flugaktivität ist gering. Die Tendenz, im Verlauf des Vormittages höhere Plätze zum Sonnen aufzusuchen, zeigen die Männchen nicht. In der Waldschneise der ♀♀ wurde bei 5 Kontrollen nur einmal 1 ♂ gefunden.

#### SEXUELLE APPETENZ DER ♂♂ IN EINEM "REVIER"

Das Verhalten, Tagesreviere zu besetzen, ist bei einigen Libellenarten seit

1934 (ST. QUENTIN) bekannt. Inzwischen ist Territorialverhalten im weitesten Sinne für eine Reihe von Libellenarten gefunden worden (*Plathemis*, *Perithemis*, JACOBS, 1955; *Sympetrum*, MAYER, 1961; *Calopteryx*, HEYMER, 1973).

Beobachtungen an *Lestes viridis* ergaben folgendes: Zwischen 12.00 Uhr und 12.15 Uhr besetzen überfallartig die ♂♂ die Zweigspitzen parallel zur Uferlinie stehender Büsche und Bäume. Sie halten ihre Abdomina genau in Richtung Sonne. Die Besetzung der Büsche oder Bäume erfolgt von den höchsten Spitzen ausgehend nach unten. Neuankommende ♂♂ lösen Aggressionshandlungen bei den Revierinhabern aus. In den meisten Fällen gelingt es den Revierinhabern, das neu hinzukommende ♂ nach unten abzudrängen. Sitzt dort bereits ein anderes dominantes ♂, wird der Neuankömmling solange weiter nach unten gedrängt, bis er einen freien Sitzplatz zum Aufbau eines eigenen Reviers findet. Jedes ♂ kehrt streng zu seinem einmal eingenommenen Sitzplatz zurück.

Größe, Form und Lage eines Einzelreviers kann in etwa mit einer Halbkugel verglichen werden, wobei der Sitzplatz des ♂ als Mittelpunkt der Grundplatte zu denken ist. Der Radius hängt wesentlich von der Dichte der revierbildenden ♂♂ ab. Durchschnittlich greift ein Revierinhaber den Eindringling aus einer Distanz von 1 - 1,5 m an. Nimmt die Dichte der Revier-♂♂ stark zu (bei Windstille und schnell ansteigenden Temperaturen), kann die Reviergröße auf einen Radius von 0,4 - 0,6 m schrumpfen. Der Revieraum erstreckt sich ausschließlich nach oben und zur Seite, Reaktionen auf unterhalb des Revieraumes fliegende Männchen erfolgen nicht.

In der hier verwendeten Interpretation stellt die Reviergrenze eine Entfernung vom Sitzplatz dar, bis zu der ein Revierinhaber auf ein anliegendes anderes ♂ reagiert. Verbindet man die an den Zweigspitzen der Bäumen und Sträucher liegenden und von ♂♂ allmählich besetzten Reviere, so erhält man eine nahezu parallel zur Uferlinie verlaufende "Grenze". Diese Grenzlinie bildet gewissermaßen einen Riegel für die aus dem Wald zum Wasser fliegenden ♀♀. Für die Annahme als Revierzone (RZ) scheint für die ♂♂ der Verlauf des Waldrandes nach den Himmelsrichtungen (im Untersuchungsgebiet von E nach W) keine Rolle zu spielen. Bei anderen Brutgewässern wurden auch von NW nach SE laufende Gebüschstreifen zum Revieraufbau angenommen. Ausschlaggebend für die Annahme als Revierzone ist vielmehr die Höhe und die Wassernähe der Gebüschergruppen. Stehen mehrere, in der Höhe gestaffelte, Busch- und Baumgruppen zur Verfügung, bevorzugen die ♂♂ die höchstmöglichen als Sitzplätze. Einzelne, isoliert stehende Büsche werden nicht als Revierplätze angenommen.

Die Körperhaltung der Revierinhaber unterscheidet sich wesentlich von der sich sonnenden ♂♂, oder der Körperhaltung von Tieren außerhalb der Paarungsaktivität. Nach dem Niedersetzen auf Zweigspitzen oder an ein exponiertes Blatt wippt das ♂ einige Male mit dem gestreckten Abdomen, wie es LOIBL (1958) für *Sympetrum*-Arten und *Lestes viridis* beschreibt. In der Ruhelage wird das Abdomen 60° zum Lot, im Idealfall fast waagrecht gehalten. Die Flügel

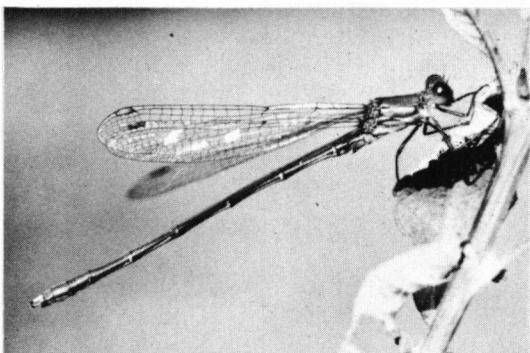


Abb. 2. Sitzweise eines (markierten) Reviermännchens.

andere besetzte Reviere, kommt es zu einer Kettenreaktion. Oft bilden diese Revier-♂ knäuelartige Gebilde von 8 - 10 Exemplaren, die sich aber schnell lösen, weil die ♂ bald zu ihren Plätzen zurückkehren. Nach erfolgreicher Abwehr wippt das ♂ beim Niedersetzen besonders heftig mit dem Abdomen ( $\sim 3$  s). In der Regel werden Eindringlinge bis zu 5 m über die Reviergrenzen hinaus verfolgt. Bis zum Zurückkehren auf den Sitzplatz verstrichen bei intraspezifischer Aggressionshandlung zwischen 3 und 20 s ( $n = 34$ ,  $\bar{x} = 7,7$ ), bei Reaktion auf andere Libellenarten kehrte das ♂ schon nach 3 - 5 s zurück. In mehreren Fällen konnten sogar Angriffe auf *Aeshna mixta* beobachtet werden. Dabei änderte die Großlibelle deutlich ihren Flugweg. Durch arteigene Eindringlinge wird die Anflugreaktion der ♂ stets ausgelöst. Darüber hinaus reagiert ein Revier-♂ auf andere durch den Revieraum fliegende Insekten, unabhängig von deren Größe. Fliegen artfremde ♀ von Kleinlibellen oder arteigene Paare in Postkopulakette durch den Revieraum, versucht das ♂ stets aufzureiten. Diese Beobachtungen lassen darauf schließen, daß die Arterkennung während des Anfluges noch nicht möglich ist. Für das Abbrechen der Angriffsflüge sind Flucht und "nach unten Abfliegen" des Rivalen wirksam. Haben im Laufe einer halben Stunde alle ♂ in der Revierzone einen Sitzplatz gefunden, läßt die Zahl der Kämpfe plötzlich nach. Die ♂ bleiben jetzt ruhig auf ihren Plätzen sitzen – die Reviere sind stabil.

An warmen, windstillen Tagen wurden in der Revierzone (RZ) etwa 250 dicht übereinander und nebeneinander liegende Reviere geschätzt. Die Aufenthaltsdauer auf den Revierplätzen wird von der Anzahl der ankommenden ♀ bestimmt, wobei die Räumung der Reviere von oben nach unten erfolgt. Wichtig erscheint die Beobachtung, daß die frei gewordenen hohen Sitzplätze nicht von tiefer sitzenden ♂ aufgefüllt werden. ♂, die keinen Kopulationspartner gefunden haben, verlassen zwischen 14.30 Uhr und 15.00 Uhr ihre Reviere, wobei ihre Aggressivität abnimmt und die Flügel- und Abdomenhaltung allmählich in

werden nach oben v-förmig geöffnet (Abb. 2).

Auf · schnell bewegte Objekte innerhalb des Revieraumes reagiert das ♂ blitzartig. Es schnellt von seinem Sitzplatz hoch und fliegt auf den Eindringling zu. Ein arteiges ♂ wird stets frontal angegriffen; der Verfolgte wendet sich dem Angreifer ebenfalls frontal zu. Fliegt ein Revier-♂ beim Angriff durch

eine entspanntere Sonnenhaltung übergeht. Von wechselnden Sitzplätzen aus jagen sie jetzt nach Beute. HEYMER (1973) konnte bei den Calopterygidae eine starke Bindung an die einmal gewählten Territorien feststellen. Für *L. viridis* trifft dies ebenfalls zu, jedoch nicht streng für einen einzelnen Sitzplatz, da die Reviere wesentlich dichter liegen als bei den Prachtlibellen. Lediglich ein individuell markiertes ♂ hatte nach 1, 2 und 6 d denselben Ast als Revierplatz gewählt. Die Wiederfunde markierter ♂♂ zeigen jedoch eine große Ortstreue an das Habitat. Von 187 im Eiablagezentrum (EZ) markierten ♂♂ wurden 104 (56%) im Raum zwischen Revierzone, Eiablagebusch 5, 6 und 4 (Abb. 1) wiedergefunden. Davon waren 11 ♂♂ nach jeweils 6 und 13 d Revier-♂♂ oder Kopulationspartner im Eiablagezentrum (= Markierungsort). Noch 43 d nach der Markierung hielt ein Männchen ein Revier besetzt. Nur 10% der ♀♀ konnten im Habitat wiedergefunden werden.

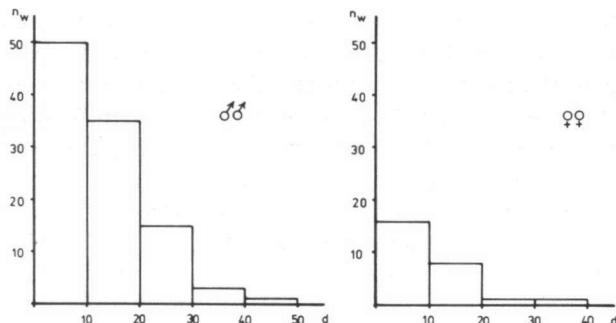


Abb. 3. Wiederfunde markierter ♂♂ und ♀♀ in Tagen nach der Markierung.  $n_W$  (♂♂) = 104;  $n_W$  (♀♀) = 26.

Als Lebensdauer konnte für ein ♂ 43 d nachgewiesen werden. Das älteste ♀ wurde 33 d nach der Markierung wiedergefunden. Geht man von einer 14-tägigen Reifephase vom Schlüpfen bis zur Geschlechtsreife (LOIBL, 1958) aus, dürften die Imagines von *Lestes viridis* etwa 2 Monate leben.

#### DAS VERHALTEN DER ♂♂ GEGENÜBER ANKOMMENDEN ♀♀

Nach der Stabilisierung der Reviere erscheinen die ♀♀. Einzeln, in 10 - 15 m Höhe fliegend, kommen sie über den Waldrand in Richtung Wasser. Die ♂♂ der höchstgelegenen Reviere, meist 3 - 4, starten blitzartig und überfliegen mit einem hakenförmig geschaubten Flugweg das ankommende ♀. Erst, wenn eines dieser ♂♂ über dem ♀, in derselben Blickrichtung, fliegt, stürzt sich dieses mit vorgestreckten Mittelbeinen auf den Thoraxrücken des ♂. Für die Rivalen ist das Aufreiten (BUCHHOLTZ, 1951) eines ♂ bereits Zeichen zur Rückkehr auf ihre

Plätze. Im Flug krümmt das ♂ sein Abdomen stark ventral und schiebt es zwischen seinen Femoralgelenken nach vorne und ergreift das ♀ mit den Hinterleibszangen am Prothorax. Mit dem "Ankoppeln" und Abfliegen "in Kette" scheidet das Männchen aus dem Revier aus. Nicht paarungswillige ♀♀ reagieren auf aufreitende ♂♂ mit heftigen Flügelschlägen oder lassen sich fallen. Revier-♂♂ reagieren auch noch nach mehreren Stunden auf vorbeifliegende ♀♀. Diese Paarbildungsversuche haben jedoch selten Erfolg, da die ♀♀ am Spätnachmittag offensichtlich nicht mehr so paarungswillig sind, wie zur Mittagszeit, oder bereits Eier abgelegt haben.

#### REAKTIONEN VON REVIER-♂ AUF POSTKOPULAKETTEN UND EIER ABLEGENDE PAARE

Fliegt eine Postkopulakette durch das Revier eines ♂, reitet das ♂ stets auf das ♀ auf. Bei mehreren 100 beobachteten Aufreitsversuchen war nie ein Aufreiten auf das ♂ des Tandems zu beobachten. ♂♂, die ihre Reviere auf Büschchen direkt am Ufer des Eiablagegewässers angelegt haben, bekommen wegen der Konkurrenz durch Revierinhaber auf den benachbarten höheren Waldbäumen meist keinen Kopulationspartner. Diese ♂♂ reiten bis zur Aufgabe des Reviers um etwa 15.00 Uhr ständig auf das ♀ Eier ablegender Paare auf. Lediglich die Blockade der weiblichen Halsregion durch den Eiablagepartner verhindert in solchen Fällen eine neue Paarbildung und somit eine Störung der Eiablage. Sehr wahrscheinlich liegt die Bedeutung eines die Eiablage begleitenden ♂ in dieser Blockade der weiblichen Halsregion. CORBET (1962) interpretierte die Begleitfunktion des ♂ bei der Eiablage ebenfalls in diesem Sinne: "Protection of the ovipositing female against male interference is achieved by . . . remaining in tandem with the ovipositing female."

#### DER ABLAUF DER PRAEKOPULA UND KOPULA

Die Praekopula, die Übertragung der Spermiozeugmen in das Spermareservoir des sekundären Kopulationsapparates, wird bei den Lestidae in Begleitung des ♀ und stets außerhalb des Reviers vollzogen. Während der Spermaübertragung des ♂ ist das ♀ inaktiv. Die Füllung des Reservoirs dauert mindestens 60 s, in 4 Fällen wurden 90 s benötigt. Nach dem Lösen der Praekopula hängt das Paar einige s in Kette, bis das Paarungsrad aus der vertikalen Hangstellung des ♀ heraus gebildet wird. Nach der Verankerung der Lamina batiliformis und der Lamina anterior beginnt das ♂ mit Pumpbewegungen. Durch Zusammenpressen der Vesica spermatis wird das Spermareservoir entleert. Diese Pumpbewegungen erfolgen 9 x /min und dauern während der gesamten Kopula an. Bei 19 beobachteten Begattungen dauerte die kürzeste 19 min, die längste 30 min.

## DAS EIABLAGEVERHALTEN

Unter den Libellenarten mit endophytischer Eiablage nimmt *Lestes viridis* eine Sonderstellung ein. Diese Libelle bohrt ihre Eier in das Rindenparenchym am Wasser stehender Holzgewächse. 21 verschiedene Holzgewächse sind bisher als Eiablagesubstrat bekannt. Eine Bevorzugung einiger Holzgewächse zur Eiablage nachzuweisen, gelang nicht. In den Versuchen wurden abgeschnittene Zweige von Eichen, Weiden, Erlen, Pappeln, Ulmen in gleicher Weise angenommen. Entscheidend für die Auswahl ist allein die Lage der Zweige zum Untergrund. Zur Erhaltung der Art ist es notwendig, daß die Eier nur in über Wasser befindliche Zweige gelegt werden. Diese Notwendigkeit liegt in der Larvalentwicklung begründet. Die beweglichen Prolarven verlassen im Frühjahr durch die Einstichöffnung ihre Eilogen und lassen sich fallen. Erst auf der Wasseroberfläche schlüpft die Larve I aus der Prolarve. Die Wasser-Landgrenze wird von den eiablagewilligen Paaren selbst unter dicht belaubten Büschen auf 10 - 20 cm genau erkannt. Untersuchungen an 100 angestochenen Zweigen verschiedener Habitate zeigten alle die angegebene Toleranzgrenze. Die Vermutung, der Reflexionsunterschied zwischen Wasser und Landoberfläche könnte die scharfe Linie für die Libelle erkennbar machen, ließ sich nicht bestätigen. Den Einfluß des polarisierten Lichtes für das Erkennen dieser Grenze habe ich noch nicht untersucht. Das Aufsuchen geeigneter Eiablagezweige erfolgt durch das ♂. Sofort nach Lösen des Paarungsrades fliegt das Tandem unter Führung des ♂ an der Wasser-Landgrenze entlang. Über Wasser hängende Zweige stellen sich wie Hindernisse in den Weg. Somit sorgt dieser Flugweg für eine leichtes Auffinden von über Wasser hängenden Zweigen. Eiablagestellen, an denen bereits Paare ablegen, werden bevorzugt angenommen. Oft legen an solchen Zweigen 15 - 20 Paare gleichzeitig ab. Für eine erfolgreiche Fortpflanzung bedeutsame erbkoordinierte Verhaltensweisen werden durch Schlüsselreize ausgelöst. Obwohl die Nachahmung der Schlüsselreize noch nicht gelungen ist, können Zweige mit horizontaler oder vertikaler Richtung möglicherweise Schlüsselreize bieten. Steckt man Zweige 1 m vom Ufer entfernt senkrecht ins Wasser, so kann man in kurzer Zeit fast alle eiablagewilligen Paare der Umgebung dort versammeln.

Vor dem Einstich der Eier prüft das ♀ das Substrat. Durch rechtwinkliges Abbiegen zwischen dem dritten und vierten und dann dem vierten und fünften Abdominalsegment erreicht das ♀ eine zur Körperlängsachse parallele Einstichrichtung. Der Legeapparat wird zwischen den Hinterbeinen in Höhe der Femoralgelenke des Mittelbeine an die Pflanzenepidermis angesetzt. Die mit Sinnesborsten besetzten Styli der Gonapophysae laterales betasten die Rinde des Astes. Vor der Versenkung der Eier in das Parenchym durchsticht das ♀ mit der stark sklerotisierten und mit mächtigen Sägezähnen besetzten Carina die Pflanzenepidermis. Der lange, leicht sichelförmige Legebohrer tritt zwischen den Gonapophysae hervor und wird in das Loch eingeführt. Die erforderlichen Kräfte zum Ein-

führen des Legebohrers erhält das ♀ durch die fest in die Rinde gekralten Beine. Der seitliche Abstand zwischen Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen ist bei der Eiablage gering. Mit dem Einstich des Legebohrers beginnt das ♀ mit einem sich ständig wiederholenden Bewegungsmuster zur Versenkung der Eier. Jedem An-sägen der Epidermis folgt der Einstich von 4 Eiern. Die länglich, ovalen Eier werden in einer x-Form in das Parenchym gestochen. Dabei sind die Epole der 4 Eier stets zur Einstichöffnung gerichtet. 4 eingestochene Eier bilden eine Eiloge. Wegen des gebogenen Legebohrers erfordert die Eiablage eine Verdrehung der letzten 3 Segmente des Abdomens. Verfolgt man eine größere Anzahl aufeinanderfolgender Einstiche, ergibt sich eine bemerkenswerte Stichfolge:

LO	LU	RO	RU	
RO	RU	LO	LU	
LO	LU	RO	RU	
RO	RU	LO	LU	...

(LO = links oben, LU = links unten, RO = rechts oben, RU = rechts unten).

Das ♀ legt also die Eier in einem strengen Rhythmus und beginnt eine neue Eiloge auf der Einstichseite, auf der es die vorhergehende beendet. Noch bemerkenswerter ist dieses Muster, wenn man die zwischen den Stichen gelegenen Bewegungen beachtet. Ist eine Seite, also LO LU, mit zwei Eiern beschickt, wird das Abdomenende gerade gestellt und der Legebohrer 2/3 herausgezogen. Nach der Drehung des Abdomenendes nach rechts erfolgt ein erneuter Einstich und Beschickung der rechten Eiloge. Sind alle vier Eier versenkt, wird das Abdomen gerade gestellt und der Legebohrer herausgezogen. Ohne den Sitzplatz zu verlassen, biegt das ♀ das Abdomen zwischen dem vierten und fünften Segment ab, um die Carina 1 cm unterhalb der letzten Eiloge erneut an die Epidermis anzusetzen. Ist die neue Einstichstelle fixiert, schreitet das Tier mit den Beinen solange abwärts, bis der senkrechte Anstellwinkel des Hinterleibs wieder erreicht ist. Nun erfolgt der Wechsel der Anstichrichtung (oben, unten). Somit bleibt die Seite rechts oder links des letzten Anstiches über mehrere Eilogen hinweg physiologisch fixiert. Bei 40 Eilogen begann ein ♀ nur 2 x nicht in der beschriebenen Reihenfolge. PRENN (1926) hat die Zeitdauer für die Beschickung einer Eiloge mit 90 - 120 s angegeben. Je nach Härte der Rinde reichen meine Werte (Eiche, Erle, Weide, Ulme) von 41-83 s, der Mittelwert liegt bei 61 s (n = 60).

#### DIE TÄGLICHE DAUER DER EIABLAGE

Die Bereitschaft zur Eiablage hängt auch von äußeren Faktoren ab, wie Temperatur und Windstärke. An Tagen mit optimalen Wetterbedingungen (windstill, > 20°C) beginnen die ersten Postkopulaketten um 11.00 Uhr mit der Eiablage. Diese Paare sind offensichtlich aus vereinzelt am Wasser sitzenden ♂♂ gebildet wor-

den. In pausenloser Folge werden zwischen 12 und 15 Eilogen beschickt. Danach tritt oft eine Ruhepause von einigen min ein, in der das ♀ den Ovipositor reinigt, wie es LOIBL (1958) beschrieben hat. Nach 15.00 Uhr pausiert das ♀ bereits nach 6 - 8 Eilogen. Ab 15.30 Uhr nimmt die Aktivität der Eiablage stark ab. Die Paare lösen sich und fliegen nach längerem Putzen in Richtung Wald ab. Lediglich an Tagen, denen einige Schlechtwettertage vorangingen, dauert die Eiablage bis etwa 17.00 Uhr. Ab 15.00 Uhr können vermehrt ♀♀ beobachtet werden, die nach dem Lösen des ♂ alleine weiter ablegen. Dies ist sicher auf die nachmittags abnehmende sexuelle Appetenz der ♂♂ zurückzuführen, wie auch JURZITZA (1969) vermutete.

#### ZUSAMMENFASSUNG DER VERHALTENSWEISEN IN EINEM SCHEMA

In Abbildung 4 sind die Triebhandlungsketten des Fortpflanzungsverhaltens zusammenfassend dargestellt. Das Schema zeigt, daß Partnerfindung, Praekopula, Kopula und Eiablage in mehrere aufeinanderfolgende Verhaltenselemente gegliedert sind. Die Störung einzelner Verhaltensabläufe, wie Praekopula oder Kopula, erfordern nicht eine Wiederholung der gesamten Kette des Fortpflanzungsverhaltens, angefangen von der Revierbesetzung. Es müssen nur Teilabschnitte wiederholt werden. Diese Beobachtung läßt vermuten, daß auch die einzelnen Verhaltensabläufe der Fortpflanzung bei *Lestes viridis* in einer hierarchisch aufbauenden Reihe einzelner Verhaltenselemente ablaufen, wie es TINBERGEN (1966) bei der Sandwespe *Ammophila* fand. Das Schlüsselereignis zum Durchlaufen der Fortpflanzungsverhaltensweisen ist das Erkennen eines art-eigenen kopulationsbereiten Partners. Im Schema ist dieses Ereignis mit "Bereit" dargestellt. Die Information: "Arteigener kopulationsbereiter Partner" könnte durch artspezifische Form und artspezifischen Druck der männlichen Appendices auf den weiblichen Prothorax im Sinne eines Schlüssel-Schloß-Prinzips übertragen werden. JURZITZA (1974) fand bei Coenagrionidae morphologische Hinweise auf einen derartigen Mechanismus. Die Fähigkeit zum Erkennen art-eigener Kopulationspartner muß beim ♀ fixiert sein, da ♂♂ auch artfremde ♀♀ mit den Appendices ankoppeln. Solche Fehlpaarungen werden nur durch Abschüttelbewegungen der ♀♀ verhindert. Ob ♂♂ arteigene ♀♀ erkennen, ist ungeklärt.

#### GRÖSSE DES AREALS DER UNTERSUCHTEN POPULATION

Das Untersuchungsgebiet liegt in einem Weihergebiet mit zahlreichen aneinanderstoßenden Teichen. Auf den Dämmen stehen vereinzelt Erlen und Weiden. In einem Radius von 600 m um das Eiablagezentrum (10 qm) wurden alle Erlen- und Weidenbüschle, deren Zweige über Wasser hängen, regelmäßig kontrolliert. Im Zeitraum von 1 - 43 d wurden 37% der markierten ♂♂, 10% der markierten

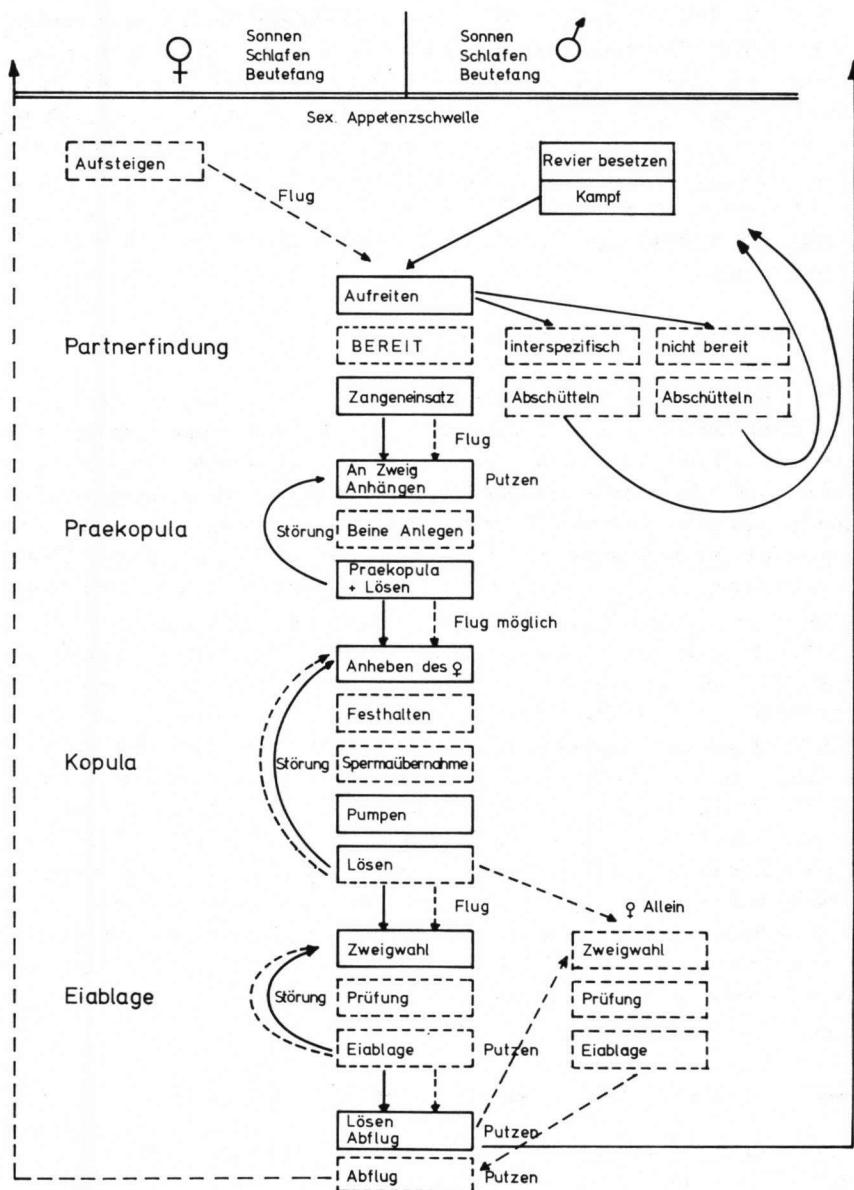


Abb. 4. Schema der Handlungsketten des Fortpflanzungsverhaltens.

♀ in der Fläche des Eiablagezentrums (= Markierungsort) gefunden. 18% der markierten ♂ und 6% der markierten ♀ wurden in einer Entfernung von 10 - 120 m vom EZ wieder beobachtet. An Büschen der weiteren Umgebung wurden nie markierte Tiere der untersuchten Population gefunden, obwohl vereinzelt ablegende Paare angetroffen wurden. Diese Paare könnten aus Nachbarpopulationen stammen oder windverdriftet sein. Des öfteren konnte beobachtet werden, daß fliegende Postkopulaketten von Windböen erfaßt und mehrere 100 m abgetrieben wurden. Die hohe Wiederfundrate von 56% der ♂ und 16% der ♀ in einer Entfernung von 120 m von EZ und das Fehlen von Wiederfunden außerhalb dieser Entfernung läßt den Schluß zu, daß das Habitat dieser Population nach Süden durch die Eiablagebüsche 4, 5 und 6 begrenzt ist (Abb. 1).

## DISKUSSION

Welchen biologischen Sinn kann territoriales Verhalten für *Lestes viridis* haben? Die temporäre Besiedlung eines Mikrohabitats durch die ♂ quer zur Flugrichtung der ♀ stellt einen wirkungsvollen Mechanismus der Partnerfindung dar. Als Voraussetzung für eine optimale Kopulationsrate kann aggressives Verhalten eine räumliche Verteilung der ♂ bewirken, wie KAISER (1974) an *Aeshna cyanea* feststellte. Die vertikale Verteilung der Warteplätze ist sicher Folge eines Konkurrenzdruckes. Die bevorzugt eingenommenen hoch gelegenen Sitzplätze bieten bessere Chancen zur Wahrnehmung der in großer Höhe anfliegenden ♀. Konkurrenzschwache ♂ werden in die ungünstigeren tieferen Positionen abgedrängt. Durch dieses Präferenzverhalten wird das Risiko von Fehlpaarungen mit syntop lebenden anderen Lestidae verringert. Die Besetzung der hoch gelegenen Positionen hilft den Kopulationserfolg zu sichern und unterliegt damit einer Selektionsprämie.

HEYMER (1973) hat als Bedingung für den Territorialitätsbegriff bei Odonaten gefordert, daß auch Begattung und Eiablage im Revier vollzogen werden. Dies trifft für *L. viridis* nicht zu. Da jedoch die ♀ an Rendezvousplätzen erwartet werden, Aggression und Ortsbindung bei allen ♂ der Population zur gleichen Zeit bestehen, wie KAISER (1974) fordert, stellt die sexuelle Appetenz der ♂ von *L. viridis* zumindest eine Vorstufe territorialen Verhaltens dar. Betrachten wir die Eiablage in Holzgewächse. Außer *L. viridis* (und gelegentlich *L. barbarus*) legen alle anderen syntopen Gattungen und Arten der Lestidae ihre Eier in Pflanzen der Verlandungsvegetation.

Welche Vorteile könnte die Eiablage in Holzgewächse haben? Ephemere Gewässer unterliegen ständig dem Risiko der Austrocknung im Herbst und im Winter der Durchfrostung bis tief in den Boden. Das Rindenparenchym ist als Schutz gegen Trockenheit und Kälte geeignet. Selbst Lufttemperaturen von -32°C können unbeschadet überstanden werden (MÜNCHBERG, 1933). Bei der Suche nach möglichen Faktoren für die Erschließung von Holzpflanzen als

Eiablatesubstrat sollte der Gedanke eines Ausweichens auf den Druck parasitoider Insekten nicht völlig ignoriert werden. Diesem Gedanken würde auch der Befund von JARRY (1960) nicht widersprechen, der 11% der Eier von *L. viridis* von einer Mymaridae (*Anagrus incarnatus*) parasitiert fand; denn submers ablegende Arten sind demgegenüber einem viel breiteren Parasitenpektrum unterworfen (Chalcidoidea, Mymaridae, Tetragrammidae, Trichogrammidae; CORBET, 1962). Daß der Druck parasitoider Insekten zu ökologischer Differenzierung führen kann, zeigte ZWÖLFER (1975) bei phytophagen Insekten. SINGER et al. (1971) sah ebenfalls in der Erschließung neuer Eiablatesubstrate einen Schutz vor Prädatoren und ein Ausweichen vor parasitierenden Insekten mit auf Eiablagepflanzen der Wirte festgelegtem Suchverhalten.

#### DANKSAGUNG

Herrn Professor Dr. D. MATTHES danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und manchen Rat während der Durchführung. Herrn Professor Dr. H. ZWÖLFER bin ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes zu Dank verpflichtet.

#### LITERATUR

- BILEK, A., 1967. Zur Eiablage von Chalcolestes viridis. *NachrBl. bayer. Ent.* 16 (1-2): 13-14.
- BUCHHOLTZ, C., 1951. Untersuchungen an der Libellengattung Calopteryx Leach unter besonderer Berücksichtigung ethologischer Fragen. *Z. Tierpsychol.* 8: 273-293.
- CORBET, P., 1962. *A biology of dragonflies*. Witherby, London.
- CRAIG, W., 1918. Appetites and aversions as constituents instincts. *Biol. Bull.* 34: 91-107.
- DREYER, H., 1964. Beiträge zur Ökologie und Biologie der Libellen des Fränkischen Weingeschriebes. *Ber. naturf. Ges. Bamberg* 39: 74-84.
- HEYMER, A., 1973. *Verhaltensstudien an Prachtlibellen*. Parey, Berlin-Hamburg.
- JACOBS, M.E., 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology* 36: 566-586.
- JARRY, D.M. 1960. Notes sur Anagrus incarnatus parasite des pontes de Lestes viridis. *Annls Soc. Hort. Hist. nat. Hérault* 100: 59-63.
- JURZITZA, G., 1969. Eiablage von Chalcolestes viridis in Postkopula und ohne Begleitung durch das Männchen, sowie Gedanken zur Evolution des Fortpflanzungsverhaltens bei den Odonaten. *Tombo* 12: 25-27.
- JURZITZA, G., 1974. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen des Zangengriffes und der Laminae mesostigmatale einiger Coenagrionidae. *Forma Functio* 4: 377-392.
- KAISER, H., 1974. Die Regelung der Individuendichte bei Libellenmännchen (Aeschna cyanea). *Oecologica* 14: 53-74.
- LOIBL, E., 1958. Zur Ethologie und Biologie der deutschen Lestiden. *Z. Tierpsychol.* 15 (1): 54-81.
- MÜNCHBERG, P., 1933. Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Lestinae. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 28: 141-171.
- PIERRE, Abbé, 1904. Sur l'élosion des oeufs des Lestes viridis. *Annls Soc. ent. Fr.* 73: 477-484.
- PRENN, F., 1927. Aus der Nordtiroler Libellenfauna. I. Zur Biologie von *Lestes viridis*.

- Verh. zool.-bot. Ges. Wien* 76: 26-33.
- PRENN, F., 1951. Procecidienbildung und Prolarve. *Nachr. naturw. Mus. Aschaffenb.* 31: 1-12.
- ROBERT, P.A., 1959. *Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern.
- SINGER, M.C., P.R. EHRLICH & L.E. GILBERT, 1971. Butterfly feeding on lycopsid *Science* 172: 1341-1342.
- ST. QUENTIN, D., 1934. Beobachtungen und Versuche an Libellen in ihren Jagdrevieren. *Konowia* 13: 275-282.
- TINBERGEN, N., 1966. *Instinktlehre*. Parey, Berlin-Hamburg.
- ZWÖLFER, H., 1975. Artbildung und ökologische Differenzierung bei phytophagen Insekten. *Verh. dt. zool. Ges.* 1974: 394-401.