

Alternative Taktiken im Fortpflanzungsverhalten von *Calopteryx splendens* in einem geographischen Vergleich (Odonata: Calopterygidae)

Alternative Reproductive Tactics of *Calopteryx splendens* in a Geographic Comparison (Odonata: Calopterygidae)

DAGMAR HILFERT-RÜPPELL & GEORG RÜPPELL

Zusammenfassung: Männchen der in Europa weit verbreiteten Gebänderten Prachtlibelle *Calopteryx splendens* zeigten bei hoher Individuendichte verschiedene alternative Fortpflanzungstaktiken, zwischen denen sie wechselten. Vorangegangene Paarungen beeinflussten die Wahl der Taktik und den Ausgang von Kämpfen. Häufigkeit, Intensität und Erfolg des alternativen Fortpflanzungsverhaltens waren bei einer nördlichen Population von *C. splendens* größer als bei einer südlichen. Die Bronzene Prachtlibelle *Calopteryx haemorrhoidalis*, die nur im westlichen Mittelmeergebiet vorkommt, ließ im Untersuchungszeitraum weder am gemeinsamen Schlafplatz noch in Käfigversuchen (enclosure experiments) Fortpflanzungstaktiken beobachten. Diese geographischen Variationen im Verhalten innerhalb einer Art sowie im Vergleich zu einer südlichen Art werden in Bezug auf das Klima diskutiert.

Schlüsselwörter: Prachtlibellen, *Calopteryx splendens*, *Calopteryx haemorrhoidalis*, Fortpflanzungsverhalten, alternative Taktiken, geographische Unterschiede

Summary: Males of the widespread European Banded Demoiselle *Calopteryx splendens* exhibited in high densities different alternative reproductive tactics between which they were able to change. Precedent copulations influenced the choice of the tactic and the outcome of fights. The causes are discussed. In a northern population of *C. splendens* frequency, intensity and success of the alternative reproductive tactics were higher than in a southern population. The Copper Demoiselle *Calopteryx haemorrhoidalis* that is restricted to the western Mediterranean Region, never showed alternative tactics during the investigation period, neither at the roosting site nor in enclosure experiments. These geographical variations of the behaviour within a species and in comparison to a southern species are discussed in a climatic context.

Keywords: Calopterygidae, *Calopteryx splendens*, *Calopteryx haemorrhoidalis*, reproductive behaviour, alternative tactics, geographical variation.

1. Einleitung

Artspezifisches Fortpflanzungsverhalten kann sowohl zwischen Populationen als auch innerhalb einer Population variieren (EMLEN & ORING 1977). Alternative Fortpflanzungstaktiken sind bei einer Reihe von Tieren bekannt. Sie treten bei Säugetieren z. B. bei See-
elefanten (LE BOEUF 1974), Ochsenfröschen

(EMLEN 1976) und Fischen auf, ebenso bei Insekten, z. B. bei Käfern (LAWRENCE 1987), Wespen (NONACS & REEVE 1995) und Libellen (FORSYTH & MONTGOMERIE 1987; IRUSTA & ARAÚJO 2007).

Das Fortpflanzungssystem der Prachtlibellen (Calopterygidae) basiert auf Polygynie mit Ressourcenverteidigung (EMLEN & ORING 1977; MEEK & HERMAN 1990): Die Haupt-

taktik der Männchen besteht darin, dass sie Eiablageplätze als Territorien monopolisieren, in denen sie die Weibchen vor der Paarung meistens anbalzen. Neben diesem Territorialverhalten sind mehrere alternative Taktiken der Männchen beschrieben worden (FORSYTH & MONTGOMERIE 1987; PLAISTOW & SIVA-JOTHY 1996; HILFERT & RÜPPELL 1997). Falls die Weibchen imstande sind, die Männchenqualität abzuschätzen, können qualitativ weniger „wertvolle“ Männchen durch die Anwendung alternativer Taktiken die weibliche Partnerwahl unwirksam machen (LUTTBURG 2004). In mehreren Studien wurde gezeigt, dass diese verschiedenen Paarungstaktiken situationsabhängig sind (HILFERT-RÜPPELL 2004; CÓRDOBA-AGUILAR & CORDERO-RIVERA 2005). Eiablageplätze haben eine Schlüsselfunktion bei Calopterygiden, denn sie beeinflussen die räumliche Verteilung und Aktivität beider Geschlechter (ALCOCK 1987; CÓRDOBA-AGUILAR 2000; WAAGE 1987; CONRAD & HERMAN 1987; MEEK & HERMAN 1990). Zunehmende Konkurrenz zwischen Männchen, häufig durch Mangel an Eiablageplätzen und damit an qualitativ hochwertigen Territorien hervorgerufen, führt zu Auseinandersetzungen zwischen den Männchen (MEEK & HERMAN 1990; FINCKE 1997) und ebenso zu alternativem Fortpflanzungsverhalten (PAJUNEN 1966; TSUBAKI & ONO 1986; FORSYTH & MONTGOMERIE 1987; PLAISTOW & SIVA-JOTHY 1996; HILFERT & RÜPPELL 1997). Dieses Verhalten wiederum erhöht das Prädatations- und Verletzungsrisiko und führt zu höheren Zeit- und Energiekosten für die Libellen (THORNHILL & ALCOCK 1983). Die Männchen müssen diese Kosten und Nutzen abwägen und sich für eine Paarungstaktik entscheiden, um ihren Lebenszeit-Fortpflanzungserfolg („lifetime reproductive success“) optimieren zu können (ANDERSSON 1994).

Bei der asiatischen *Mnais*-Gruppe (Calopterygidae) ist bekannt, dass es genetisch manifestierte unterschiedliche Farbmorphen gibt, die verschiedene Paarungstaktiken anwenden

(TSUBAKI 2003). Bei anderen Calopterygiden jedoch finden sich innerhalb einer Population von gleich gefärbten Männchen mehrere Taktiken, zwischen denen sie wechseln können. Ursache für diese Wechsel sind Paarungserfolge und gewonnene Kämpfe (HILFERT-RÜPPELL 2004).

Das häufige Auftreten des alternativen Fortpflanzungsverhaltens wird oft als Folge des unvorhersehbar wechselnden Wetters in Norddeutschland diskutiert (HILFERT-RÜPPELL 2004). Die vorliegende Arbeit zieht einen Vergleich des alternativen Paarungsverhaltens zwischen einer nördlichen und südlichen Population von *Calopteryx splendens* sowie mit einer Population der westmediterran verbreiteten *Calopteryx haemorrhoidalis*.

2. Material und Methoden

Calopteryx splendens wurde während mehrerer Jahre zwischen 1996 und 2007 in Norddeutschland an der Oker bei Braunschweig (52°26'N; 10°23'E) und in Südfrankreich am Canal de Vergière in der Crau und am Canal La Chapelette (43° 33'N; 4°51'E) untersucht. Am Canal de Vergière wurde auch *Calopteryx haemorrhoidalis* bearbeitet. Die Oker hatte eine Breite von 14-20 m und eine Tiefe von 0,7-1,50 m, die Fließgeschwindigkeit an der Wasseroberfläche variierte von 0,45 bis 0,6 ms⁻¹. Der Canal de Vergière war etwa 2-4 m breit und seine Tiefe schwankte zwischen wenigen Zentimetern und einem halben Meter. Das Wasser strömte mit 0,2-0,8 ms⁻¹. Die Chapelette war im Untersuchungszeitraum 3-4 m breit, 30-60 cm tief und wies eine Strömungsgeschwindigkeit um 0,5 ms⁻¹ auf (alle gemessen mit Driftkörpern).

Lufttemperatur, Bewölkungsgrad und Windgeschwindigkeit wurden stündlich notiert. Alle Untersuchungen fanden zwischen 10:00 und 18:00 Uhr statt, d. h. in dem täglichen Zeitraum, in dem die Männchen der Prachtlibellen Territorialverhalten zeigten. Im Folgenden wird der Bereich mit Eiablagesubstrat, den die Männchen besetzten, d. h. durch op-

tisch auffällige Präsenz markierten und gegen Artgenossen verteidigten, Territorium oder Revier genannt. Außerdem fand an der Oker und am Canal La Chapelette neben dem Territorialverhalten Schlafplatzverhalten statt, welches morgens ab 8:00 Uhr und abends bis 21:30 Uhr beobachtet wurde.

Ausschließlich immature und adulte Männchen und Weibchen wurden mit fortlaufenden Zahlen auf den beiden Hinterflügeln mit einer silberfarbenen, schnell trocknenden Flüssigkeit aus einem Lackstift (EDDING 710) markiert. Diese Markierung hielt über die gesamte Lebenszeit der Libellen und war noch aus etwa 15 m Entfernung mit dem Fernglas (ZEISS 10x50 und ZEISS 8x21) ablesbar. Insgesamt wurden 1996 und 1997 von *C. splendens* an der Oker 734 Männchen und 199 Weibchen und am Canal La Chapelette 378 Männchen und 260 Weibchen markiert. Bei *C. haemorrhoidalis* waren es 1996 am Canal de Vergière 184 Männchen und 44 Weibchen.

Das Paarungsverhalten wurde tagsüber und auch während der Dämmerung in allen Einzelheiten notiert und die Dauer der verschiedenen Verhaltenselemente gemessen. Dabei war entscheidend, ob die Paarung im Anschluss an die Balz oder alternativ zustande kam und ob sie vollständig ausgeführt wurde.

Kämpfe zwischen Männchen um das Revier waren von besonderem Interesse. Etwa 200 Luftkämpfe von *C. splendens* wurden ohne einzugreifen beobachtet, die Flugdauer der einzelnen Kontrahenten gemessen und der Gewinner am Ende notiert. Als Gewinner wurde das Tier gewertet, welches in dem Territorium blieb und dort Revier-, Kampf- und Balzflüge zeigte. Der Verlierer verließ meist das Gebiet. Flügelbeschädigungen und Beinverluste der Tiere wurden gezählt.

In einem Experiment wurde das Verhalten der Männchen durch Handpaarungen nach der Methode von OPPENHEIMER & WAAGE (1987) manipuliert. Dabei wurde je ein Tier an den Flügeln vorsichtig in je eine Hand ge-

nommen und das Abdominale des Männchens über die dorsale Seite des Weibchenthorax gestrichen, bis die Analappendices sich öffneten. Die wurden vorsichtig an den Hinterkopf des Weibchens angedrückt, dann griff das Männchen meist zu.

Zusätzlich wurden Enclosure-Versuche durchgeführt. In einem handelsüblichen Moskitonetz, das direkt über das jeweilige Fließgewässer gehängt wurde, hatten Männchen unbeschränkten Zugang zu Weibchen. Die Versuchsdauer betrug 30 und 60 min. Das Geschlechterverhältnis wurde variiert (10♂:10♀ oder 10♂:5♀). Die Verhaltensweisen im Käfig wurden von außen gemessen und gezählt.

Von 80 Männchen wurden die Körper während 48 h bei 70 °C im Trockenschrank dehydriert und es wurde das Trockengewicht mit einer Waage (SARTORIUS, Messgenauigkeit $\pm 0,001\text{mg}$) bestimmt. Anschließend erfolgte eine Fettextraktion nach der Methode von MARDEN & WAAGE (1990). Als Lösungsmittel diente jedoch aus gesundheitlichen Gründen nicht Chloroform, sondern Dichlormethan (CH_2Cl_2). Nur das Fett von Thorax und Abdomen wurde extrahiert, da die restlichen Körperteile keine Fettreserven enthalten, die kurzfristig verfügbar wären (MARDEN & WAAGE 1990). Der Fettgehalt jedes Individuums wurde aus der Differenz zwischen Trockengewicht vor und nach der Fettextraktion berechnet.

Alle statistischen Auswertungen wurden mit dem Programm SPSS durchgeführt. Dabei half das Benutzerhandbuch SPSS für Windows (KÄHLER 1994). Es wurden sowohl parametrische als auch nichtparametrische Testverfahren angewendet (SOKAL & ROHLF 1995).

3. Ergebnisse

Alternatives männliches Paarungsverhalten kam bei *Calopteryx splendens* an der Oker in folgenden Taktiken zum Ausdruck (vgl. Abb. 1):

- Ergreifen des Weibchen am Ruheplatz

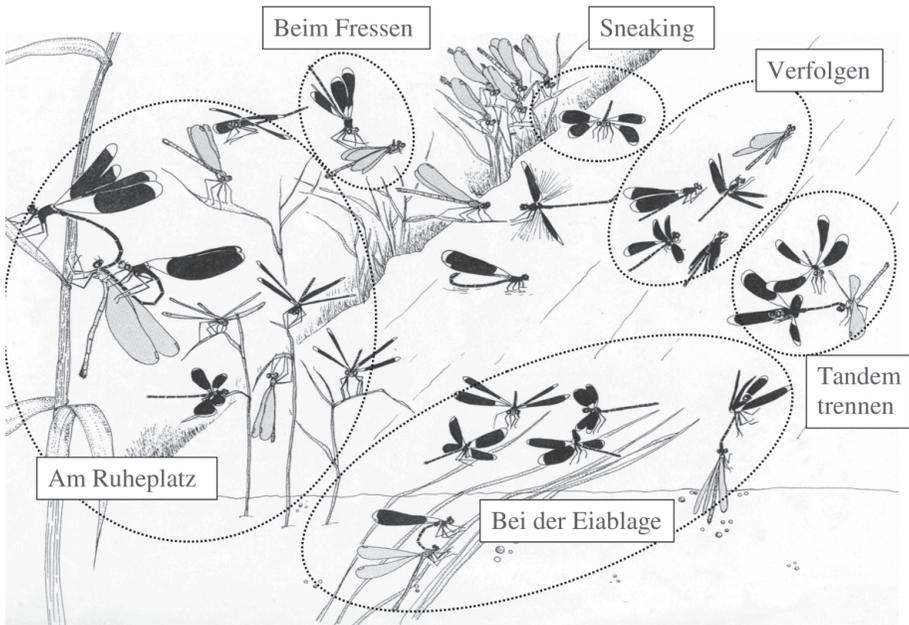


Abb. 1: Alternatives Fortpflanzungsverhalten von *Calopteryx splendens* in Norddeutschland. Bei hoher Dichte versuchen Männchen, Weibchen ohne Balz zu ergreifen: Weibchen werden überall verfolgt. Bei der Eiablage unter Wasser tauchen Männchen ebenfalls unter, um sich zur Paarung anzukoppeln. Sitzende oder fliegende Tandems können getrennt werden. Beim „Sneaking“ schleichen sich nichtterritoriale Männchen in ein Territorium ein. Am Ruheplatz zeigen beide Geschlechter eine typische Aufwärmhaltung mit ausgebreiteten Flügeln. Die sich dadurch stärker aufwärmenden Männchen (dunkle Flügel) suchen dann fliegend nach Weibchen und paaren sich mit ihnen (verändert aus RÜPPELL et al. 2005).

Fig. 1: Alternative reproductive behaviour of *Calopteryx splendens* in Northern Germany. At high densities males try to grasp females without courting: females are pursued everywhere. During submerged oviposition males dive, too, to couple for pairing. Tandems which are sitting or flying can be separated. “Sneaking” males enter territories of territorial males. At the roosting site both sexes show a typical warming-up posture with outspread wings. The males getting warmer by their dark wings, search in flight for females and copulate (modified after RÜPPELL et al. 2005).

Tab. 1: Verschiedene Männchendichten und ausgewählte Verhaltensweisen von *Calopteryx splendens* in Norddeutschland (aus HILFERT-RÜPPELL 2004). M = Männchen, W = Weibchen.

Tab. 1: Different densities of males and selected behavioural elements of *Calopteryx splendens* in Northern Germany (from HILFERT-RÜPPELL 2004). M = males, W = females.

	19.07.-24.07.	25.07.-05.08.	06.08.-20.08.	χ^2 ; p
M territorial	43	102	66	18,7; 0,000
M nicht-territorial	5	48	54	
M verfolgen W nicht	41	126	85	8,34; 0,015
M verfolgen W	7	24	35	
eierlegendes W flieht	0	3	15	7,11; 0,029
eierlegendes W wird ergriffen	6	6	11	
Eiablage über Wasser	4	2	0	12,8; 0,002
Eiablage unter Wasser	6	20	27	



Abb. 2: Weibchen entkommen ihren männlichen Verfolgern fast immer. Diese setzen ihre Flügel dabei nicht nur zum Fliegen ein, sondern senden damit auch Signale zu den Rivalen und zum Weibchen (aus HILFERT-RÜPPELL & RÜPPELL 2007).

Fig. 2: Females escape the pursuing males nearly every time. The males do not only fly with their wings but are signalling with them to rivals and to the females at the same time (from HILFERT-RÜPPELL & RÜPPELL 2007).

- Packen des Weibchens, während dieses frisst
- Sneaking: Einschleichen in ein besetztes Territorium
- Verfolgen eines fliegenden Weibchens
- Tandem-splitting: gewaltsamer Versuch, ein Tandem zu trennen und das Weibchen zu ergreifen
- Ergreifen des Weibchens, während dieses Eier legt

Mit zunehmender Männchendichte stiegen auch die allgemeine Aktivität der Männchen und die Häufigkeit dieser alternativen Taktiken. So verfolgten die Männchen vorbei fliegende Weibchen z. B. signifikant häufiger als bei geringerer Männchendichte ($\chi^2 = 8,336$; $p = 0,015$; $N = 318$) (Tab. 1, Abb. 2).

3.1. Wechsel der Taktik

Paarungen beeinflussten den Kampfscheid: Nach einem entschiedenen Kampf wurde der Verlierer handgepaart. Kämpfte er danach nochmals gegen den vorherigen Gewinner, war die Kampfdauer im Gegensatz

zur Zeit vor der Kopula nun nicht mehr von der Differenz des Fettgehaltes der beiden Kontrahenten abhängig. Waren die kämpfenden Männchen verschieden fett, wurde nur kurz gekämpft. Meist gewann das fettere Männchen. Nach einer Paarung des Verlierers waren Kämpfe auch bei verschieden fetten Männchen nicht so schnell entschieden (Abb. 3).

Diejenigen Männchen an der Oker, die versuchten, am Abend ohne Balz am Schlafplatz zu Kopulationen zu kommen, zeigten tagsüber verschiedene Paarungstaktiken. Der Wechsel von Paarungstaktiken wurde ebenfalls von Kopulationen beeinflusst: Nach Handpaarungen wechselten alle so beeinflussten Männchen von *C. splendens* an der Oker ihre Taktik. Zeigten sie zuvor Einschleichen in ein Territorium oder Lauern in der Gruppe über Eiablageplätzen, so wurden sie danach territorial ($N = 5$).

In Südfrankreich kam bei *C. splendens* alternatives Fortpflanzungsverhalten am Schlafplatz ebenfalls vor. Die Männchen versuchten, Weibchen ohne Balz zu ergreifen und Paarungen zu erreichen (Abb. 4). Im Gegensatz

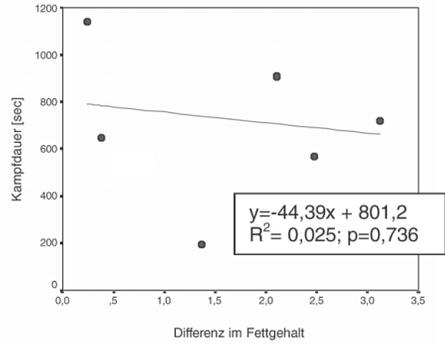
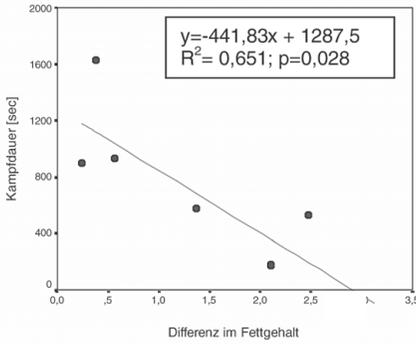


Abb. 3: Die Dauer des Kampfes gegen denselben Kampfpartner hängt vor einer Paarung (links) von der Differenz im Fettgehalt der beiden Kontrahenten ab, nach einer Paarung (rechts) dagegen nicht mehr (aus HILFERT-RÜPPELL 2004).

Fig. 3: The duration of a fight with the same opponent correlates before a pairing (left) to the difference of fat content of both rivals, after a pairing (right) this is not the case any more (from HILFERT-RÜPPELL 2004).

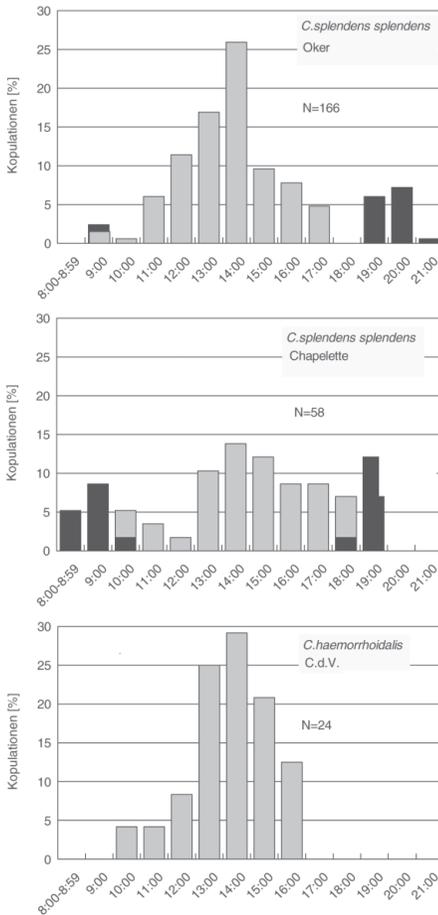


Abb. 4: Relativer Anteil der stündlichen Kopulationen am Ort der Tagesaktivität (graue Säulen) und am Schlafplatz (schwarze Säulen) in den Jahren 1996 und 1997 bei *Calopteryx splendens* an der Oker (Norddeutschland) und am Canal La Chapelette sowie bei *Calopteryx haemorrhoidalis* am Canal de Vergière (C.d.V.) (beides Südfrankreich). N= Stichprobenumfang (aus HILFERT-RÜPPELL 2004).

Fig. 4: Copulations during the day (grey columns) and at the roosting site (black columns) in percentage during the course of the day in 1996 and 1997 of *Calopteryx splendens* at the Oker (Northern Germany) and at La Chapelette and of *Calopteryx haemorrhoidalis* at the Canal de Vergière (C.d.V.) (both Southern France). N= Sample size (from HILFERT-RÜPPELL 2004).

dazu zeigte *C. haemorrhoidalis* dieses Verhalten weder tagsüber noch am Schlafplatz. Auch in Käfigversuchen war dieser Unterschied deutlich: Bei *C. splendens* kam es zu vielen Paarungen, während es bei *C. haemorrhoidalis* unter dem Moskitonetz keine Paarungen ohne vorhergegangene Balz gab.

3.2. Intensität des alternativen Verhaltens

An der Oker versuchten sieben Männchen von *C. splendens* aus der Tandemstellung mit dem am Schlafplatz ergriffenen Weibchen durchschnittlich doppelt so lange, das Paarungsrad zu schließen wie fünf Männchen in Südfrankreich (Abb. 5).

Zudem erreichten die Männchen der norddeutschen Population doppelt so viele Paarungen am Schlafplatz wie ihre südfranzösischen Geschlechtsgenossen (Abb. 6) ($\chi^2 = 4,67$; $p = 0,031$).

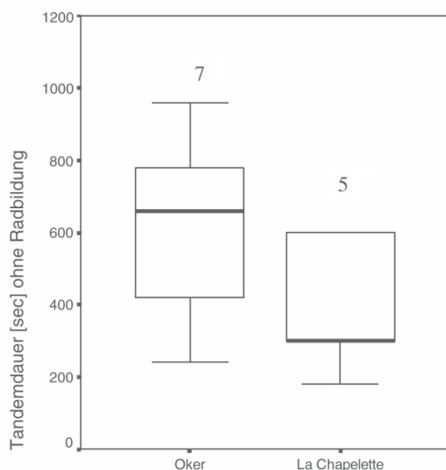


Abb. 5: Zeitspanne, während der Männchen von *Calopteryx splendens* an den Schlafplätzen an der Oker und am Canal La Chapelette erfolglos versuchten, aus einem Tandem ein Rad zu bilden. N über den Plots (aus HILFERT-RÜPPELL 2004).

Fig. 5: Duration with which the males of *Calopteryx splendens* at the roosting sites of Oker and La Chapelette tried in vain to build the copulation posture from tandem position. N above the plots (from HILFERT-RÜPPELL 2004).

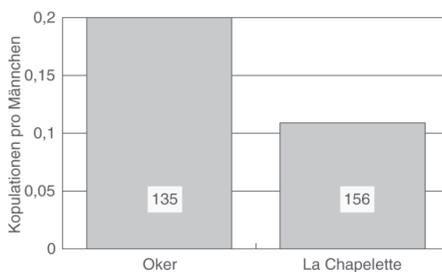


Abb. 6: Kopulationen pro Männchen von *Calopteryx splendens* an den Schlafplätzen an der Oker und an La Chapelette. Anzahl erfasster Männchen in den Säulen (aus HILFERT-RÜPPELL 2004).

Fig. 6: Copulation numbers per male of *Calopteryx splendens* at the roosting sites of Oker and La Chapelette. Number of males in the columns (from HILFERT-RÜPPELL 2004).

3.3. Beschädigungen und Verletzungen

Bei alternativen Paarungstaktiken kam es häufig zu Auseinandersetzungen zwischen Männchen sowie zwischen Weibchen und Männchen. Dabei stürzten sich die männlichen Kontrahenten aufeinander und versuchten, die Rivalen auszuschalten und ein Weibchen zu ergreifen. In der Folge kam es bei beiden Geschlechtern zu Beschädigungen von Flügeln und Beinen (Abb. 7).

An der Oker wiesen von den 1911 untersuchten Männchen 345 (18,05 %) Verletzungen auf, am Canal La Chapelette 111 von 856 (12,97 %); der Unterschied war signifikant ($\chi^2 = 11,11$; $p = 0,001$). Auch bei den Weibchen war die Verletzungsrate im Norden mit 24,07 % signifikant höher als im Süden mit nur 8,11 % ($\chi^2 = 10,26$; $p = 0,001$). An der Oker wurden insgesamt 224 Weibchen, am Canal La Chapelette 80 Weibchen untersucht (Abb. 8).

4. Diskussion

Geographische Variationen im Verhalten einer Art wurden bisher selten untersucht. Vielmehr fokussierte sich das Interesse vieler Studien auf geographische Variationen in der

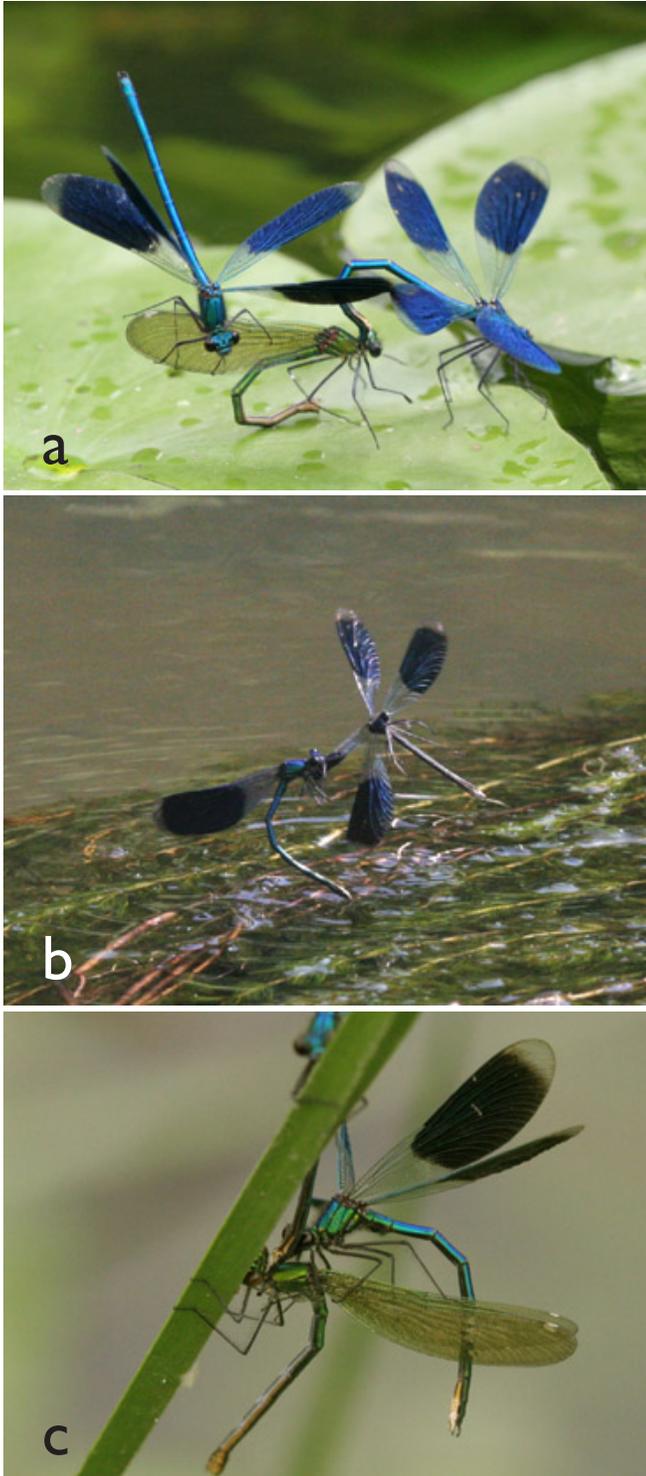


Abb. 7: Aggressives, alternatives Fortpflanzungsverhalten von *Calopteryx splendens* in Norddeutschland. (a) Ein Männchen landet auf den Flügeln eines Tandemweibchens; (b) ein Männchen beißt dem anderen in den rechten Vorderflügel und reißt es ins Wasser; (c) Versuch einer Tandemtrennung durch Beißen in die Analappendices (aus HILFERT-RÜPPELL & RÜPPELL 2007).

Fig.7: Aggressive, alternative reproductive behaviour of *Calopteryx splendens* in Northern Germany. (a) A male lands on the wing of a female in tandem position; (b) a male bites the other male in his forewing and tries to pull him into the water; (c) attempt to separate a tandem by biting into the anal appendages (from HILFERT-RÜPPELL & RÜPPELL 2007).

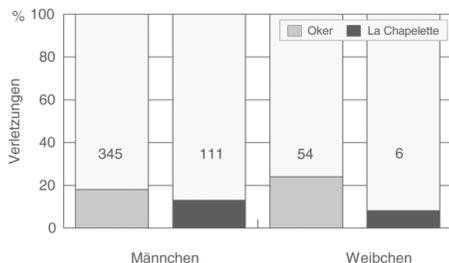


Abb. 8: Relativer Anteil verletzter Männchen und Weibchen (beschädigte Flügel und Beinverluste) von *Calopteryx splendens* an der Oker (graue Säulen) und am Canal La Chapelette (schwarze Säulen). N in den Säulen (aus HILFERT-RÜPPELL 2004).

Fig. 8: Damages (wings and losts of legs) of males and females of *Calopteryx splendens* at the Oker (grey columns) and at La Chapelette (black columns). N in the columns (from HILFERT-RÜPPELL 2004).

Morphologie und der Genetik (ZINK & REMSEN 1986; FOSTER 1999). Alternatives Paarungsverhalten, bei dem die Männchen versuchen, ohne Balz zu Paarungen zu kommen, tritt bei *Calopteryx splendens* bei hohen Individuendichten sowohl in Norddeutschland als auch in Südfrankreich auf (HILFERT-RÜPPELL 1997, 2004). Dabei ist die Taktik „Weibchenverfolgen“ am häufigsten. Es wenden sie alle Männchen an, die ein vorbeifliegendes Weibchen sehen. Sie versuchen, dieses zu ergreifen. Zeitlupenanalysen zeigen, dass die Männchen beim Verfolgen ihre Flugweise verändern und dadurch den mitfliegenden Männchen und dem Weibchen Signale senden (HILFERT-RÜPPELL & RÜPPELL in Vorbereitung). Wird ein Eier legendes Weibchen von einem Männchen entdeckt, versucht dieses, jenes zu ergreifen und aus dem Wasser zu ziehen. Tandems können gewaltsam getrennt werden. Auch am Schlafplatz suchen Männchen nach Weibchen und paaren sich dort mit ihnen (HILFERT-RÜPPELL 1997).

Die Männchen wechseln zwischen den Taktiken. Dabei haben Kopulationen einen Einfluss auf die Entscheidung beim Taktikwechsel.

Mit der Paarung wird wahrscheinlich der Hormonhaushalt der Tiere verändert (GROSS 1996). In der Folge lassen Neurohormonkaskaden die Motivation der Männchen zum Kämpfen und zum Taktikwechsel ansteigen (TRUEMANN et al. 1998). Dies zeigen besonders die Ergebnisse zur Abhängigkeit der Kampfdauer vom Fettgehalt vor und nach einer Paarung. Durch eine Paarung höher motivierte Männchen versuchen von einer alternativen Taktik zu Territorialität und Balz zu wechseln, da diese Taktik erfolgreicher ist (FORSYTH & MONTGOMERIE 1987; PLAISTOW & SIVA-JOTHY 1996; HILFERT-RÜPPELL 2004). Allerdings gibt es Unterschiede in der Intensität des alternativen Fortpflanzungsverhaltens zwischen den Populationen von *C. splendens* in Norddeutschland und Südfrankreich: Die Männchen der norddeutschen Population ergriffen Weibchen häufiger im Käfig und waren erfolgreicher im Erzielen von Kopulationen als die Männchen der südlichen Population. Die Anzahl von Tandembildungen am Schlafplatz war im Norden ebenfalls häufiger als im Süden: Während die Männchen in Norddeutschland morgens und abends häufig Weibchen ohne Balz ergriffen, zeigten die Männchen in Südfrankreich diesbezüglich eine dreimal geringere Aktivität. Zusätzlich waren die norddeutschen Männchen im Erreichen einer Kopulation am Schlafplatz erfolgreicher. Möglicherweise ist diese geographische Variationen im Schlafplatz- und Enclosure-Paarungsverhalten Ausdruck unterschiedlicher klimatischer Bedingungen. Schönwettertage sind in Südfrankreich häufiger als in Norddeutschland. Die Durchschnittstemperatur während der Flugperiode von Prachtlibellen von Mai bis September lag für die Jahre von 1961 bis 1990 in Marseille (40 km vom Untersuchungsgebiet entfernt) bei 20,8 °C und die durchschnittliche monatliche Niederschlagsmenge bei 31,6 mm, während die entsprechenden Werte für Braunschweig (20 km entfernt) für die Jahre 1970 bis 2000 bei 15,6 °C und 56,6 mm Niederschlag lagen (MÜHR 2007). Die Unterschiede

zwischen den nördlichen Populationen von Prachtlibellen traten wahrscheinlich so deutlich hervor, weil im Norden auch für Prachtlibellen klimatisch ungünstige Perioden erfasst wurden.

Das Nutzen jeder Gelegenheit, zur Paarung zu kommen, birgt Risiken, wie die hohen Verletzungsraten in Norddeutschland zeigen. Trotzdem sollten die Libellen in klimatisch ungünstigen Gebieten dieses Verhalten zeigen, da sonst ihr individueller Fortpflanzungserfolg in Frage gestellt werden könnte. Bei geringerer Paarungsaktivität könnte es in klimatisch sehr ungünstigen Jahren zu Engpässen in der Genvielfalt kommen (FOSTER & ENDLER 1999).

Diese Interpretation wird unterstützt durch unseren Befund, dass es bei der westmediterranean verbreiteten Bronzener Prachtlibelle *C. haemorrhoidalis* weder am Schlafplatz noch im Käfig zu Kopulationen kam. Bei sehr hohen Dichten wurden allerdings auch bei dieser Art alternative Paarungstaktiken beobachtet (CÓRDOBA-AGUILAR & CORDERO-RIVERA 2005).

Danksagung

Wir danken H. WILDERMUTH (Rüti) herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

ALCOCK, J. (1987): The effects of experimental manipulation of resources on the behaviour of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defence polygyny. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2475-2482.

ANDERSSON, M. (1994): *Sexual Selection*. Princeton University Press; Princeton.

CONRAD, K.F., & HERMAN, T.B. (1987): Territorial and reproductive behaviour of *C. aequabilis* SAY (Odonata: Calopterygidae) in Nova Scotia, Canada. *Advances in Odonatology* 3: 41-50.

CÓRDOBA-AGUILAR, A. (2000): Reproductive behaviour of the territorial damselfly *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* Ocharan (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 29: 295-305.

CÓRDOBA-AGUILAR, A., & CORDERO-RIVERA, A. (2005): Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): Status of knowledge and research perspectives. *Neotropical Entomology* 34: 861-879.

EMLÉN, S.T. (1976): Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 1: 283-313.

EMLÉN, S.T., & ORING, L.W. (1977): Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 196: 215-223.

FINCKE, O.M. (1997): Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns and female choice. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 201-220.

FORSYTH, A., & MONTGOMERIE, R.D. (1987): Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behavioral Ecology* 21: 73-81.

FOSTER, S.A. (1999): The geography of behaviour: an evolutionary perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 190-195.

FOSTER, S.A., & ENDLER, J.A. (1999): *Geographic Variation in Behavior*. Oxford University Press.

GROSS, M.R. (1996): Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 92-98.

HILFERT, D., & RÜPPELL, G. (1997): Alternative mating tactics in *Calopteryx splendens* (Odonata: Calopterygidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 11: 411-414.

HILFERT-RÜPPELL, D. (2004): Optimierung des Fortpflanzungsverhaltens: wichtige Einflussgrößen auf Territorialität und auf Paarungen von europäischen Prachtlibellenmännchen (Odonata: Zygoptera). <http://www.digibib.tu-bs.de/docid=00001567>.

HILFERT-RÜPPELL, D., & RÜPPELL, G. (2007): *Juwelenschwingen – Gossamer Wings*. Splendens Verlag; Cremlingen.

IRUSTA, J.B., & ARAÚJO, A.J. (2007): Reproductive tactics of sexes and fitness in the dragonfly *Diastatops obscura*. *Journal of Insect Science* 7: 24.

KÄHLER, W.-M. (1994): *SPSS für Windows*. Datenanalyse unter Windows. Vieweg; Braunschweig, Wiesbaden.

LAWRENCE, W.S. (1987): Dispersal: an alternative mating tactic conditional on sex ratio and body size. *Behavioral Ecology* 21: 367-373.

- LE BOEUF, B.J. (1974): Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist* 14: 163-176.
- LUTTBURG, B. (2004): Female mate assessment and choice behavior affect the frequency of alternative male mating tactics. *Behavioral Ecology* 15: 239-247.
- MARDEN, J.H., & WAAGE, J.K. (1990): Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour* 39: 954-959.
- MEEK, S., & HERMAN, T.B. (1990): The influence of oviposition resources on the dispersion and behaviour of calopterygid damselflies. *Canadian Journal of Zoology* 69: 835-839.
- MÜHR, B. (2007): www.klimadiagramme.de
- NONACS, P., & REEVE, H.K. (1995): The ecology of cooperation in wasps: causes and consequences of alternative reproductive decisions. *Ecology* 76: 953-967.
- OPPENHEIMER, S.D., & WAAGE, J. (1987): Hand pairing: A new technic for obtaining copulations within and between *Calopteryx* species (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 16: 291-296.
- PAJUNEN, V.I. (1966): Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odonata: Calopterygidae). *Annales Zoologica Fennica* 3: 201-214.
- PLAISTOW S.J., & SIVA-JOITHY, M.T. (1996): Energetic constraints and male mate-securing tactic in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London B* 263: 1233-1238.
- RÜPPELL, G., HILFERT-RÜPPELL, D., REHFELDT, G., & SCHÜTTE, C. (2005): Die Prachtlibellen Europas. Die Neue Brehm Bücherei Bd. 654, Westarp Wissenschaften; Hohenwarsleben.
- SOKAL, R., & ROHLF, F.J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman; New York.
- THORNHILL, R., & ALCOCK, J. (1983): *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press; Cambridge, Massachusetts, London.
- TRUEMANN, J.W., S.C. GAMMIE, & McNABB, S. (1998): Role of neuroendocrine cascades in orchestrating complex behavioral programs in insects. S. 65-85 in: ELSNER, N., & WEHNER, R. (Hrsg.): *Neuroethology on the move, Proceedings of the 26th Göttingen Neurobiology Conference Vol I*, G. Thieme Verlag; Stuttgart, NY.
- Tsubaki, Y. (2003): The genetic polymorphism linked to mate-securing strategies in the male damselfly *Mnais costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Population Ecology* 45: 263-266.
- TSUBAKI, Y., & ONO, T. (1986): Competition for territorial sites and alternative mating tactics in the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 97: 234-252.
- WAAGE, J.K. (1987): Choice of oviposition sites by female *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 439-446.
- ZINK, R.M., & REMSEN, J.V. (1986): Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. *Current Ornithology* 4: 1-69.

Dr. Dagmar Hilfert-Rüppell
 Prof. a. D. Dr. Georg Rüppell
 An der Wasserfurche 32
 D- 38162 Cremlingen-Destedt
info@splendens-verlag.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2008

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Hilfert-Rüppell Dagmar, Rüppell Georg

Artikel/Article: [Alternative Taktiken im Fortpflanzungsverhalten von *Calopteryx splendens* in einem geographischen Vergleich \(Odonata: Calopterygidae\).
Alternative Reproductive Tactics of *Calopteryx splendens* in a Geographic Comparison \(Odonata: Calopterygidae\) 93-103](#)