

Zum Paarungs- und Eiablageverhalten der Libellen

von Eberhard Schmidt

Mit 4 Fotos auf Titelblatt und Tafel

„Libellen leben am Wasser“ — diese Binsenweisheit ist in dieser Form jedoch ungenau und müßte richtig heißen: „Libellen fallen uns am Wasser auf“. Die noch nicht geschlechtsreifen Imagines meiden nämlich die Gewässernähe und streifen je nach Art mehr oder weniger weit umher. Auch von den adulten Imagines können wir einzelne ♂♂ und die Mehrzahl der ♀♀ (offensichtlich die weniger oder nicht paarungsgestimmten Individuen) selbst bei sonnigem Wetter abseits der Gewässer antreffen. Sie verteilen sich aber wie die juvenilen Imagines einzeln über größere Gebiete und sind daher nicht leicht zu finden. An den Gewässern erscheinen dagegen adulte ♂♂ schon am frühen Vormittag sonniger Tage in großer Zahl und besetzen bis zum späten Nachmittag die artspezifischen Regionen (zumeist sind es die Eiablageregionen, z. T. außerdem die angrenzenden Uferzonen — als Beispiel s. Abb. 1). Charakteristisch sind für diese ♂♂ eine hohe Flugaktivität und die Aggressivität gegen ♂♂ der gleichen oder ähnlicher Arten, die die Vertreibung der weniger aktiven ♂♂ aus dem Gewässerbereich bewirkt und bei verschiedenen Arten eine mehr oder weniger deutliche Abgrenzung von Revieren erkennen läßt (Tagesreviere sind z.B. für unsere *Calopteryx*-Arten typisch: ZAHNER 1960). Die einzeln und in geringerer Zahl die Brutgewässer aufsuchenden paarungsgestimmten ♀♀ treffen dort also auf ein dichtes Netz von aktiven ♂♂, die sich sofort und heftig auf jedes in ihren Bereich geratende ♀ stürzen, um die Paarung einzuleiten. Nach der Paarung bzw. Eiablage verlassen die ♀♀ wieder die (♂♂-Zonen der) Gewässer, so daß der ♂♂-Überschuß während der Paarungsaktivitätszeiten gewahrt bleibt.

Die Libellen suchen somit die Brutgewässer, also wohl bestimmte und begrenzte Gebiete ihres oft ausgedehnten Lebensraumes, zur Paarfindung auf. Wegen der unterschiedlichen Paarungsaktivität der Geschlechter entsteht dort eine hohe ♂♂-Dichte, die das Zusammentreffen der ♀♀ mit paarungsgestimmten ♂♂ sichert. So bedarf es keiner zusätzlichen z. B. chemischen (wie bei Nachtfaltern), akustischen (wie bei Heuschrecken) oder optischen (wie bei den ♂♂-Schwärmen von Mücken und Eintagsfliegen) Anlockung des suchenden Partners.

Dieser Typ der Paarfindung gilt nach unserem bisherigen, noch lückenhaften Wissen für fast alle einheimischen und für die Mehrzahl der übrigen Libellenarten. Bei unseren Moorlibellen *Aeschna juncea* (L.) und *Ae. subarctica* Walker suchen jedoch außerdem einzelne ♂♂ regelmäßig in der Umgebung der Brutgewässer die zum Sonnen bevorzugten Birkenstämme nach ♀♀ ab (SCHMIDT 1964). Hier erfolgt also die Paarfindung nicht nur am Ort der Eiablage, sondern auch in den zum Jagen und Sonnen bevorzugten Gebieten und nicht nur dadurch, daß paarungsgestimmte ♀♀ in die Zonen hoher Dichte aktiver ♂♂ fliegen, sondern auch dadurch, daß paarungsgestimmte ♂♂ die von den ♀♀ bevorzugten Regionen absuchen. Dieser zweite Paarfindungstyp ist bei verschiedenen exotischen Libellenarten, deren Larven sich im Dunkel des tropischen Urwaldes entwickeln (wie bei der ostafrikani-

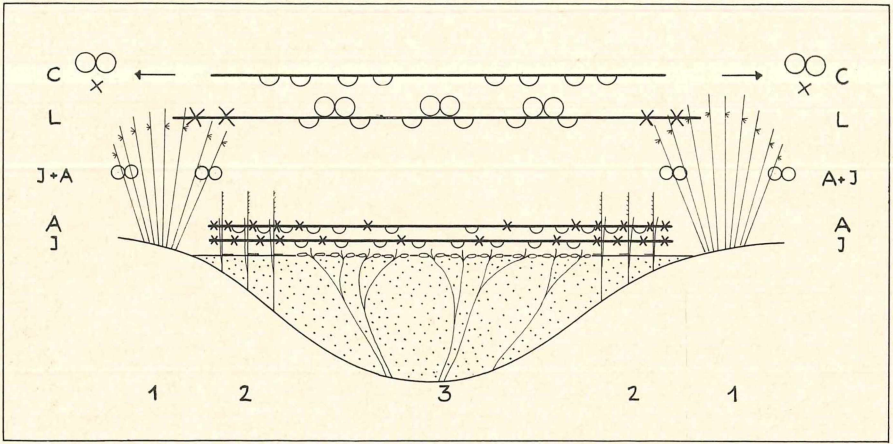


Abb. 1: Schema der ♂♂-Zonen, Paarungs- und Eiablageregionen der Libellen eines kleinen Weihers (Frühsommeraspekt)

Vegetationszonen:

1. *Juncus effusus*-Zone; 2. *Glyceria fluitans*-Zone; 3. *Potamogeton natans*-Zone

Libellenzonen:

Ausgezogene Linie: Flugbereich paarungsgestimmter ♂♂; Kreuze: Ruheplätze paarungsgestimmter ♂♂; Halbkreise: Eiablageregion; Doppelkreise: Region, in der üblicherweise die Paarung vollzogen wird

Libellenarten:

- C: *Cordulia aenea* (L.) (Ausdauernder Flug der ♂♂ über den Eiablageregionen. Zur Kopulation verlassen die Paare das Gewässer und setzen sich an Gebüsch oder in Baumkronen der Umgebung (Abb. 2). Die Eiablage erfolgt später ohne Begleitung des ♂.)
- L: *Libellula quadrimaculata* L. (Ansitzjagd der ♂♂ vom Ufer aus über den Eiablageregionen. Die kurze Paarung erfolgt dort im Fluge. Die Eiablage schließt sich gleich unter „Bewachung“ des ♂ an.)
- A: *Coenagrion puella* (L.) (Ansitzjagd der ♂♂ in den Eiablageregionen. Zur Kopulation verlassen die Paare der ♂♂-Zonen (Abb. 3). Die Eiablage erfolgt gleich anschließend mit angekoppeltem ♂ (Abb. 5).)
- I: *Ischnura elegans* (Vanderlinden) (Wie *C. puella*, die Eiablage erfolgt jedoch in der Regel erst am Nachmittag nach dem Abklingen der Paarungsaktivität der ♂♂ und ohne Begleitung des ♂ (Abb. 4).)

schen Aeschnide *Gynacantha bullata*) oder in weit verstreuten Kleinstbiotopen leben (wie bei der amerikanischen Bromeliaceen-Libelle *Mecistogaster modestus*), vorherrschend. An ihren Brutbiotopen fand man fast ausschließlich Eier legende ♀♀ und kaum ein ♂. Die paarungsgestimmten ♂♂ suchen offenbar in den von den Imagines bewohnten Zonen der sonnigen Baumkronen nach ♀♀ (CORBET 1962). Als Zwischenform dieser beiden Paarfindungstypen kann das für verschiedene Aeschniden (z.B. *Brachytron pratense* (Müller), *Aeschna mixta* Latr. und *Ae. subarctica* Walker) und Cordulinen (z.B. *Cordulia aenea* (L.)) charakteristische Absuchen der Eiablageplätze nach ♀♀ angesehen werden.

Bei den meisten Libellenarten decken sich also die Orte der Paarfindung und der Eiablage. Dennoch können nur bei verhältnismäßig wenigen Arten die Eier legenden ♀♀ die Nachstellungen paarungsgestimmter ♂♂ abwehren (z.B. durch ruckartiges Flügelspreizen wie einige Zygopteren, beispielsweise unsere *Calopteryx*-Arten: BUCHHOLTZ 1951, oder passiven Widerstand bei der Paarungseinleitung wie vereinzelt bei *Aeschna*-Arten: SCHMIDT 1964). Ein Mechanismus, der Paarungsversuche mit nicht paarungsgestimmten (z. B. Eier legenden) ♀♀ hemmt, ist erstaunlicherweise nur bei sehr wenigen Libellenarten (möglicherweise bei *Aeschna viridis* Eversm. und *Ae. grandis* (L.)) festzustellen. Bei einigen Arten (vgl. CORBET 1962) führt das ♂ vor dem Ergreifen des ♀ besondere Werbungszeremonien durch, die vielfach vom ♀ beantwortet werden müssen, damit es zur Kopulation kommt (bei unseren *Calopteryx*-Arten z.B. flattert das ♂ in charakteristischer Weise vor dem ♀ und krümmt sein Abdomenende hoch, so daß dessen weißlich bzw. rötlich gefärbte Unterseite zur Schau gestellt wird: BUCHHOLTZ 1951). Unmittelbar nach der Paarung ist das ♂ vieler Libellulinen-Arten (z. B. des Vierflecks *Libellula quadrimaculata* L., des Plattbauchs *L. depressa* L. sowie der Moorlibellen *Leucorrhinia dubia* (Vanderl.) und *L. rubicunda* (L.)) am Ergreifen seines Eier legenden (oder ruhenden) letzten Kopulationspartners gehemmt, während gleichzeitig seine Aggressivität gegen andere ♂♂ erhöht ist. Das ♂ fliegt dann, oft rüttelnd, in der Nähe des Eier legenden ♀ und stürzt sich sofort und heftig auf nahende ♂♂, um deren Kopulationsversuche mit dem Eier legenden ♀ abzuwehren. Man spricht daher von einem „Bewachen“ des Eier legenden ♀ durch den letzten Kopulationspartner. Zahlreichen Libellenarten (z. B. fast allen Lestiden, Coenagrioniden und Aeschniden) fehlt jedoch erstaunlicherweise ein Paarungsversuche mit Eier legenden ♀♀ hemmender Mechanismus völlig. Der für die Paarfindung so günstige Überschub paarungsgestimmter ♂♂ in den Eiablage-regionen führt somit zur Störung der Eiablage durch ständige Kopulationsversuche unverpaarter ♂♂ (bei *Leucorrhinia dubia* (Vanderl.) werden z. B. die ♀♀ trotz der Bewachung durch den letzten Kopulationspartner vielfach schon nach kurzer Eiablage wieder zu erneuter Paarung gegriffen und sind schließlich von den zahlreichen Kopulationen so ermattet, daß sie zur Eiablage nicht mehr fähig sind: SCHMIDT 1964). Dieses Bild läßt verschiedene Autoren geradezu von einer „Vergewaltigung“ oder „Notzüchtigung“ der ♀♀ sprechen (z.B. MÜNCHBERG 1930). Einer Deutung entzieht sich dieses Phänomen, da bei den bisher untersuchten Arten eine Kopulation zur Befruchtung aller (reifen) Eier des ♀ ausreicht (CORBET 1962). Auch die kopulierenden Paare werden durch sie anfliegende ♂♂ gestört. Bei starkem ♀♀-Mangel erfolgt sogar gelegentlich ein der Paarungseinleitung entsprechendes Ergreifen von Paarungsrädern bzw. -ketten sowie von ♂♂.

Die für die einzelnen Arten typischen Formen des Paarungs- und Eiablageverhaltens lassen sich weitgehend als Schutz vor den Störungen durch unverpaarte ♂♂ deuten:

1. Werbungszeremonien:

Sie bilden, wenn sie vom ♀ beantwortet werden müssen, einen guten Schutz nicht paarungswilliger (z. B. Eier legender) ♀♀ (s. o.).

2. Verlassen der ♂♂-Zonen nach der Paarungseinleitung:

- a. Libellenarten mit langer Paarungsdauer (über 5 min) verlassen die ♂♂-Zonen nach der Einleitung der Paarung (im Tandem bei den Zygopteren, im Paarungsrad bei Anisopteren) und vollziehen die eigentliche Kopulation (d. h. die Samenübertragung vom ♂ zum ♀) im Sitzen abseits der ♂♂-Zonen (Abb. 1–3). Dieses Verhalten ist für die meisten Libellenarten typisch.
- b. Bei einige Minuten langer Paarung ist ein Verweilen in den ♂♂-Zonen der Gewässer möglich, wenn die ♂♂ (Tages-) Reviere einnehmen (unter den einheimischen Arten bei *Calopteryx virgo* (L.) und *C. splendens* (Harris)).
- c. Eine kurze (weniger als eine halbe Minute dauernde) und ganz im Fliegen erfolgende Paarung ist auch ohne feste Reviere in den ♂♂-Zonen möglich (unter den einheimischen Arten bei *Libellula quadrimaculata* L. und *L. depressa* L.). — Die bei den Libellulinen in allen Zwischenstufen verwirklichte Tendenz zur Abkürzung der Paarungsdauer und zum Fortfall des Setzens während der Kopulation deute ich ebenfalls als Schutz vor den Störungen durch ♂♂. Erstere mindert die Häufigkeit der Zusammenstöße und die zweite erhält den Paaren die Beweglichkeit und damit die Möglichkeit zum raschen Ausweichen.

3. Schutz der Eiablage durch den letzten Kopulationspartner:

- a. Vielen Libellenarten (fast allen Aeschniden, Gomphiden, Cordulegasteriden und Cordulinen) fehlt ein Schutz des Eier legenden ♀ durch den letzten Kopulationspartner. Die Paare trennen sich nach der Kopulation abseits vom Gewässer, zu dem die ♀♀ zur Eiablage unabhängig vom ♂ zurückkehren. Bei hoher ♂♂-Dichte nähern sie sich dann rasch und unauffällig den Eiablagebereichen und wählen versteckte Plätze, so daß sie von den dortigen ♂♂ oft übersehen werden (oder sich ihnen durch die Flucht entziehen können). Vielfach erfolgt die Eiablage auch vorwiegend nach dem Abklingen der Paarungsaktivität der ♂♂ am späten Nachmittag (wie bei *Ischnura elegans* (Vanderl.): KRIEGER und KRIEGER-LOIBL 1958, Abb. 4) und in der Dämmerung (wie z.B. bei *Aeschna subarctica* Walker. SCHMIDT 1964 und bei vielen Cordulinen: CORBET 1962).
- b. Bewachung durch den letzten Kopulationspartner (s.o.): Diese Bewachung des Eier legenden ♀ ist unter den einheimischen Arten für die Gattung *Calopteryx* und für viele Libellulinen (*Libellula*-, *Orthetrum*-, *Leucorrhinia*-Arten) typisch. Die Paare trennen sich am Eiablageplatz (zu dem die Arten, die sich bei der Kopulation abseits der ♂♂-Zonen setzen, am Ende der Paarung zurückkehren), so daß der für die Auslösung des Bewachungsverhaltens offenbar notwendige raum-zeitliche Zusammenhang des ♂ mit seinem Kopulationspartner erhalten bleibt. — Die Bewachung, die erst in neuerer Zeit erkannt worden ist, versagt jedoch bei hoher ♂♂-Dichte bei Arten ohne Werbungszeremonie, da sich dann oft mehrere ♂♂ gleichzeitig auf das Eier legende ♀ stürzen (s. o.: *Leucorrhinia dubia* (Vanderl)).

c. Eiablage mit angekoppeltem ♂:

Einen guten Schutz vor Paarungsversuchen mit Eier legenden ♀♀ bietet die Eiablage im Tandem, bei der sich das ♂ nach der Kopulation nicht vom ♀ trennt, sondern die Hinterleibsanhänge verankert läßt (Abb. 5). Sie ist für fast alle Zygopteren (Ausnahmen: *Calopteryx*, *Ischnura*) und für Gattung *Sympetrum* unter den einheimischen Libellulinen typisch und auch bei einzelnen Aeschniden (z. B. bei *Anax parthenope* Selys und der mediterranen *Aeschna affinis* Vanderl.) festgestellt worden (CORBET 1962). Auch zu diesem Verhalten gibt es verschiedene Übergänge. Nennen möchte ich unsere Schlankjungferart *Enallagma cyathigerum* (Charp.), bei der die Eiablage über Wasser im Tandem, submers dagegen ohne Begleitung durch das ♂ erfolgt, und die amerikanische Libelluline *Tramea onusta* Hagen, bei der das ♀ während der im Fliegen erfolgenden Eiablage bei jedem Niederwippen (zum Abstreifen der Eier an der Wasseroberfläche) vom ♂ losgelassen und danach wieder gegriffen wird (NEEDHAM und HEYWOOD 1929).

4. Exophytische Eiablage:

Auch die im Fliegen (exophytisch) erfolgende Eiablage der Anisopteren mit reduziertem Legeapparat (Cordulegasteriden, Gomphiden, Libelluliden) bietet einen besseren Schutz vor den Nachstellungen der ♂♂ als das Einstechen der Eier im Sitzen (Zygopteren, Aeschniden), da die ♀♀ schneller vor nahenden ♂♂ fliehen können und die kürzere Eiablagedauer das Risiko der Entdeckung mindert. — Die primäre Bedeutung dieser Eiablageform liegt jedoch sicher in der Erschließung neuer Eiablagebereiche (z.B. der Gewässerzonen, in denen die Vegetation nicht bis an die Wasseroberfläche reicht) und stellt somit gewissermaßen ein Gegenstück zu der den Anisopteren offensichtlich nicht möglichen submersen Eiablage von Zygopteren dar.

Die vorliegenden Ausführungen sollen einen Überblick des Fortpflanzungsverhaltens der Libellen unter Betonung der Paarfindungstypen und damit in Zusammenhang stehender Verhaltenseigentümlichkeiten der Libellen geben. Sie können nicht die ganze Vielfalt der Paarungs- und Eiablageformen berücksichtigen und beziehen sich vorwiegend auf die einheimischen Arten, über die eingehende Beobachtungen vorliegen. Bei vielen Arten bestehen jedoch noch entscheidende Lücken in unserem Wissen von ihrem Paarungsverhalten, so daß sie sich nur bedingt in eine schematische Übersicht (Tab. 1) einordnen lassen.

Tabelle 1. Paarungs- und Eiablagetypen der einheimischen Libellen

Eiablage im Sitzen (endophytisch)	Eiablage im Fliegen (exophytisch)	
<p>Lange Paarung (0,5—1,5 h) abseits der ♂♂-Zonen</p> <p><i>fast alle Zygoptera, Anax parthenope, Aeschna affinis</i></p>	<p>Lange Paarung (10—15 min) abseits der ♂♂-Zonen</p> <p><i>Sympetrum</i></p>	<p>Eiablage mit angekoppeltem ♂</p>
<p>Werbung, mittellange Paarung (1—5 min) im Revier des ♂</p> <p><i>Calopteryx</i></p>	<p>Lange Paarung (10—15 min) abseits der ♂♂-Zonen</p> <p>viele <i>Libellulinae</i> (<i>Orthetrum</i>, <i>Libellula fulva</i> (?), <i>Leucorrhinia</i>)</p>	<p>Eiablage mit bewachendem ♂</p>
<p>Lange Paarung (0,5—2 h) abseits der ♂♂-Zonen</p> <p><i>fast alle Aeschnidae, Ischnura</i></p>	<p>Lange Paarung (10—100 min) abseits der ♂♂-Zonen</p> <p><i>Corduliinae, Gomphidae, Cordulegasteridae</i></p>	<p>Eiablage allein</p>

Zusammenfassung

Die Paarfindung erfolgt bei der Mehrzahl der Libellenarten dadurch, daß die paarungsgestimmten Individuen die Brutgewässer aufsuchen. Unterschiedliche Paarungsaktivität der Geschlechter führt dort zu einem Überschuß paarungsaktiver ♂♂, der den ♀♀ ein rasches Zusammentreffen mit einem Kopulationspartner sichert. Bei den Moorlibellen *Aeschna juncea* (L.) und *Ae. subarctica* Walker suchen einzelne ♂♂ außerdem in den zum Sonnen und Jagen bevorzugten Gebieten abseits der Brutgewässer nach ♀♀. Dieser zweite Paarfindungsmodus ist bei verschiedenen exotischen Libellenarten, die sich im Dunkel des tropischen Urwaldes oder in weit verstreuten Kleinstbiotopen entwickeln, vorherrschend.

Den meisten Libellenarten fehlt offensichtlich ein generell Paarungsversuche mit Eier legenden ♀♀ und kopulierenden Paaren hemmender Mechanismus. Der Überschuß paarungsgestimmter ♂♂ in den Eiablageregionen führt somit zu Störungen der Paarung und der Eiablage. Die verschiedenen Typen des Paarungs- und Eiablageverhaltens werden (unter besonderer Berücksichtigung einheimischer Arten) als Schutz vor Störungen durch unverpaarte ♂♂ gedeutet.

Literatur

BUCHHOLTZ, CH. (1951): Untersuchungen an der Libellen-Gattung *Calopteryx* Leach unter bes. Berücksichtigung etholog. Fragen. Z. Tierpsychol. **8**, 273—293. — CORBET, PH. (1962): A Biology of Dragonflies. London, 247 pp. — KRIEGER, F. u. KRIEGER-LOIBL, E. (1958): Beiträge zum Verhalten von *Ischnura elegans* und *I. pumilio* (Od.). Z. Tierpsychol. **15**, 82—93. — MÜNCHBERG, P. (1930): Zur Biologie der Odonatengenera *Brachytron* Eversm. und *Aeschna* Fabr. Z. Morph. Ökol. Tiere **20**, 172—232. — NEEDHAM, J. G. u. HEYWOOD, H. B. (1929): A Handbook of the Dragonflies of North America. Springfield, 378 pp. — SCHMIDT, EB. (1964): Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen (Od.). Z. wiss. Zool. **169**, 313—386. — ZAHNER, R. (1960): Über die Bindung der mitteleurop. Calopteryx-Arten (Od., Zygopt.) an den Lebensraum des strömenden Wassers. II. Der Anteil der Imagines an der Biotopbindung. Int. Rev. Hydrobiol. **45**, 101—123.

Anschrift des Verfassers: Dr. Eberhard Schmidt, 23 Kiel, Hansastraße 72



Abb. 2. Paarungsrade von *Cordulia aenea* (L.)

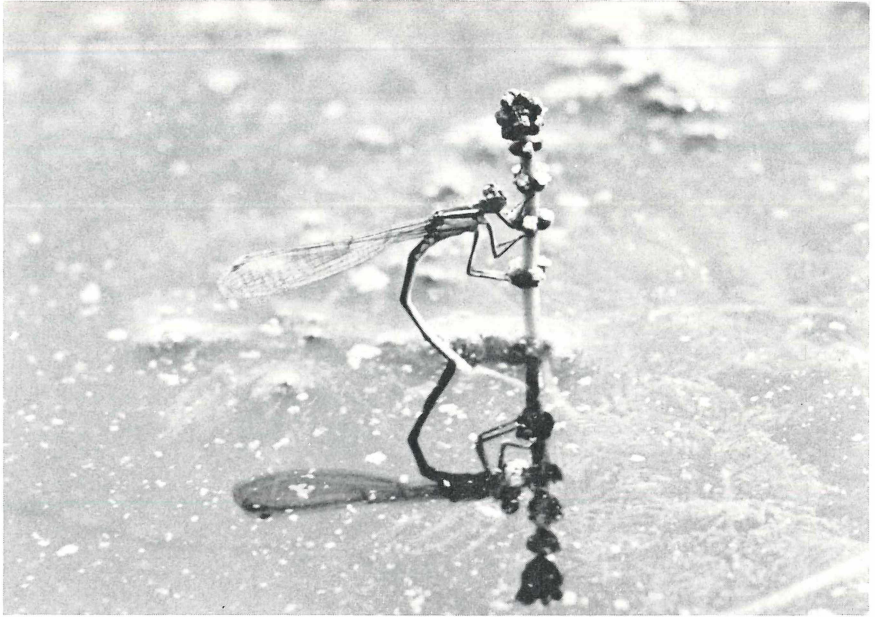


Abb. 4. Eiablage von *Ischnura elegans* (VANDERL.) (in *Myriophyllum spicatum* eines Sees)

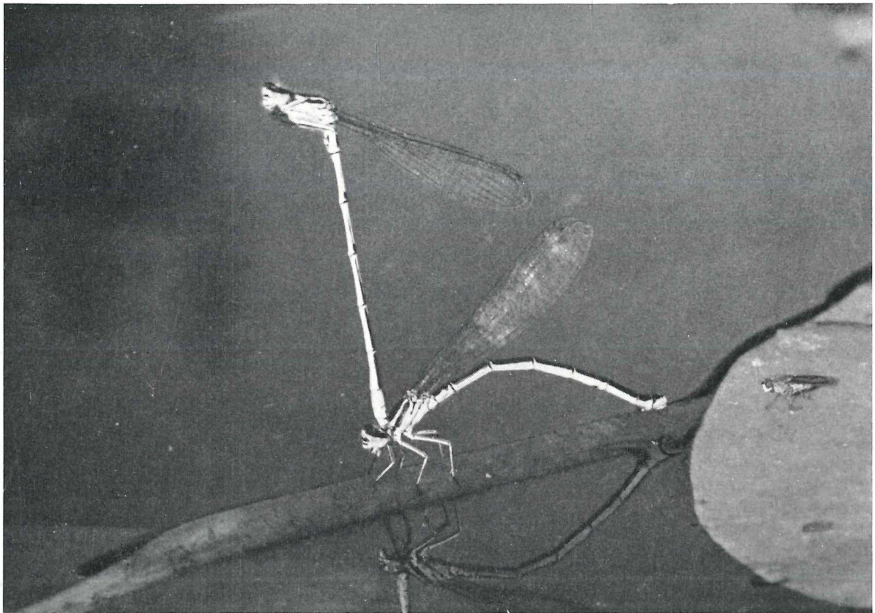


Abb. 5. Eiablage von *Coenagrion puella* (L.) mit angekoppeltem ♂

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Faunistisch-Ökologische Mitteilungen](#)

Jahr/Year: 1963-1965

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Schmidt Eberhard Günter

Artikel/Article: [Zum Paarungs- und Eiablageverhalten der Libellen 313-319](#)