

# Verhaltensbeobachtungen an *Nehalennia speciosa* in Bezug auf Raum, Zeit und Wetter (Odonata: Coenagrionidae)

Rafał Bernard<sup>1</sup> und Hansruedi Wildermuth<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut für Umweltbiologie, Abteilung Allgemeine Zoologie, Adam-Mickiewicz-Universität,  
Umultowska 89, PO-61-614 Poznań, <rbernard@amu.edu.pl>

<sup>2</sup> Haltbergstrasse 43, CH-8630 Rüti, <hansruedi@wildermuth.ch>

## Abstract

Behaviour of *Nehalennia speciosa* with regard to space, time and weather (Odonata: Coenagrionidae) — The behaviour of *N. speciosa* was studied at five small bog lakes in NW Poland with regard to habitat use, diurnal activity and influence of the weather. In total we discerned 22 behavioural elements some of which were considered in the context of different environmental situations. The imagines stayed almost exclusively in a narrow belt of thin-leaved sedges at the edge of the open water or in corresponding vegetation of adjacent shallow water bodies. The diurnal pattern of the localization of imagines in the vertical profile of the vegetation is described, stressing their movement downwards from the late forenoon and upwards in the late afternoon. Reproductive activity started in the morning, peaked around two hours before solar noon, and decreased rapidly in the early afternoon. Generally, precopula and copula lasted longer in the morning than in the afternoon. Calm, warm and rather humid atmospheric conditions with subdued or sporadically interrupted insolation proved optimal for the species' activity, whereas wind, strong precipitation, and temperatures below ca 15°C as well as above ca 23-24°C with strong insolation were unsuitable. In light rain and under a cloudy sky – provided that conditions were calm and temperatures were around 20°C – activity was diminished but not completely suppressed. It is inferred that imagines of *N. speciosa* are morphologically and ethologically adapted to habitats with obtrusive obstacles to flight, a humid microclimate and small spatial compass.

## Zusammenfassung

Das Verhalten von *Nehalennia speciosa* wurde in Nordwest-Polen an fünf kleinen, von Wald umschlossenen Mooreseen im Hinblick auf Raumnutzung, tageszeitliche Aktivität und Wetterabhängigkeit untersucht. Insgesamt ließen sich 22 Verhaltenselemente unterscheiden, wovon einige im Zusammenhang mit Umweltsituationen näher in die Studie einbezogen wurden. Die Imagines hielten sich fast ausschließlich im schmalen Ufergürtel mit dichten Beständen dünnhalmiger Seggen sowie über landeinwärts gelegenen Schlenken mit ent-

sprechender Vegetation auf. Dabei zeichnete sich ein Tagesmuster der Aufenthaltsbereiche im Vertikalprofil ab, indem die Tiere am späten Vormittag die schattigen Tiefenbereiche und am späten Nachmittag die besonnten oberen Zonen aufsuchten. Die Paarungsaktivitäten begannen am Morgen, erreichten ihren Höhepunkt etwa zwei Stunden vor Solarmittag und gingen am frühen Nachmittag rasch zurück. Präkopula und Kopula dauerten am Morgen tendenziell länger als am Nachmittag. Für die Aktivität optimal erwies sich windstille, feucht-warme Witterung bei leicht verschleierter Sonne oder teilweiser Bewölkung, während sich Wind, starker Regen und Temperaturen unter ca. 15°C wie auch über ca. 23-24°C bei gleichzeitig intensiver Sonneneinstrahlung ungünstig auswirkten. Leichter Regen und stärkere Bewölkung dämpften die Aktivität, unterdrückten sie aber nicht völlig, falls Windstille und Temperaturen um 20°C herrschten. Die Ergebnisse lassen den Schluss zu, dass die Imagines der Zwerglibelle morphologisch und ethologisch an ein Habitat mit großem Raumwiderstand, feuchtem Mikroklima und geringer Ausdehnung angepasst sind.

## Einleitung

Die Zwerglibelle *Nehalennia speciosa* ist in der gemäßigten Zone nördlich der großen Gebirgszüge von Europa bis Japan verbreitet, in vielen Regionen ihres Areals aber sehr selten geworden oder ausgestorben (BERNARD & WILDERMUTH 2005). Die Art führt ein verborgenes Dasein, entsprechend wenig bekannt ist die Lebensweise der schwierig zu beobachtenden Imagines. Die Lebensräume und Habitatansprüche wurden namentlich in der Schweiz (DEMARMELS & SCHIESS 1977), in Süddeutschland (KUHN 1992, SCHMIDT 1994, KUHN & BÖRZSÖNY 1998, SCHMIDT & STERNBERG 1999), in Polen (BERNARD 1998, BERNARD & BUCZYŃSKI 2006) und in den Baltischen Staaten (BERNARD unveröff.) untersucht und für den europäischen Teil des Verbreitungsareals von BERNARD & WILDERMUTH (2005) zusammenfassend dargestellt. SCHMIDT (1994) erfasste nebst der Vegetation auch das Mikroklima im Imaginalhabitat. Erste Ansätze zum Studium des Verhaltens der als flugscheu bekannten Libellenart stammen von SCHIESS (1973), SCHMIDT (1994) und NARAOKA (1996), die vor allem das Fortpflanzungsverhalten beschreiben. REINHARDT (1994) und SCHMIDT (1994) gehen außerdem auf die geringe Mobilität und die hohe Ortstreue ein. Ohne genauere Angaben zu machen, weisen KUHN & BÖRZSÖNY (1998) darauf hin, dass Zwerglibellen auch bei relativ kühler Witterung aktiv sind, an warmen Tagen selbst bei trübem Wetter und sogar bei leichtem Regen, was für eine Kleinlibelle ungewöhnlich ist. Ziel der vorliegenden Studie war es, die Kenntnisse zum Verhaltensrepertoire und zur Verhaltensökologie der Art zu vertiefen. Dabei standen Raum-, Zeit- und Wetteraspekte im Vordergrund. Wir gingen der Frage nach, wo im Habitat und zu welcher Tageszeit sich bestimmte Verhaltensweisen abspielen. Außerdem wollten wir wissen, wie sich die Imagines bei bewölktem oder bedecktem Himmel, bei relativ niedrigen Temperaturen, Nebel und Regen, bei raschem Wetterwechsel sowie in der

Dämmerung und nachts verhalten. Mit den Antworten auf die Fragen erhofften wir einen Beitrag zum besseren Verständnis der Umweltansprüche einer ökologisch spezialisierten und in Mitteleuropa stark gefährdeten Libellenart (vgl. SAHLÉN et al. 2004).

## Untersuchungsgebiete und Methoden

Die Beobachtungen erfolgten an zehn Tagen zwischen 7. Juni und 29. Juli 2004 an fünf Lokalitäten der Pommerschen Seenplatte in NW-Polen: (1) kleiner Moorsee 2 km E Golce, 53°22'N 16°28'E, (2) Głodne Jeziorka ('Hungerseen'), von W her der zweite und vierte von fünf kleinen Kesselmoor-Seen im Drawieński Nationalpark, 5-5,5 km W Tuczno, 53°12'N 16°04'E, (3) Kesselmoor-Kleinsee 3,5 km SE Porost, 53°54'N 16°42'E, (4) Kesselmoor-Kleinsee Diabelskie ('Teufelssee') beim Forsthaus Węgorzyno, 4,5 km W Tursko 54°07'N 16°53'E, (5) Kesselmoor-Kleinsee 5,5 km N Nadarzyce, 53°31'N 16°30'E.

Bei allen sechs Gewässern handelte es sich um Primärbiotope, um kreisförmige bis ovale dystrophe Kleinseen von ca. 50 bis 170 m Durchmesser mit Schwingrasen-Gürteln, die an schmale Sphagnum-Moore grenzten und von Kiefernwald umschlossen waren. Von der Waldumgebung her bildete Gewässer (3) für NW-Polen eine Ausnahme, indem die Verlandungszone zunächst in Birkenbruch und dann in Buchenwald überging. Nähere Angaben zu den Habitaten finden sich in BERNARD (1998, BERNARD & BUCZYŃSKI 2006) und BERNARD & WILDERMUTH (2005). Auf die Raumstruktur des Imaginal-Lebensraums wird weiter unten eingegangen (vgl. Ergebnisse).

Sämtliche Beobachtungen wurden aus Distanzen zwischen ca. 0,5 und 3 m durchgeführt, teils mittels Fernglas mit Nahfokussierung. Als weitere Hilfsmittel kamen Thermometer, Uhr, Diktaphon und Notizblock zum Einsatz. Um die Tiere möglichst wenig zu stören und um Trittschäden zu minimieren, erfolgten die Verhaltensbeobachtungen und Zählungen jeweils über längere Zeit vom selben Standort aus. Aufgrund der geringen Körpergröße und der Tarnfärbung waren die Imagines im Gewirr von Halmen und Blättern manchmal nicht leicht zu beobachten, besonders im unteren Teil der Vegetation. Dabei erwies sich das blaue 'Schlusslicht' am Abdomen beim Auffinden von *Nehalennia speciosa* als hilfreich. Um auch Einzelheiten sehen zu können, war eine möglichst weitgehende Annäherung nötig, was sich im Bereich von Schwingrasen allerdings als schwierig erwies. Die Bewegungen des Beobachters sowie das durch den Beobachter verursachte Absinken der Vegetationsdecke veranlasste die Tiere meist zur Flucht. Relative Sitzhöhe und Sitzwinkel wurden deshalb nicht gemessen, sondern aus sicherer Distanz möglichst sorgfältig geschätzt und bei der Auswertung in grobe Klassen eingeteilt. Im Fokus stand dabei aber in der Regel nicht das Einzeltier, sondern die am Beobachtungsort erfassbare Teilpopulation. Die Wetterdaten wurden

mit Ausnahme der Lufttemperatur (ca. 1 m über Boden) nur qualitativ erfasst, d.h. es wurden keine Messungen durchgeführt. Windstärke und Bewölkungsgrad, zum Beispiel, wurden nur geschätzt und in zwei bzw. drei Kategorien erfasst (vgl. Tab. 1 und 2).

Der vollständige Tagesverlauf des Fortpflanzungsverhaltens wurde an Gewässer (1) am 22. Juli auf einer 35 m<sup>2</sup> großen, hauptsächlich mit Schlammsiegenried (*Caricetum limosae*) bestandener Fläche bei mehr oder weniger konstanten Wetterbedingungen (teilweise bewölkt/Schleierwolken, windstill oder sehr leichter Wind) von 06:50 bis 17:30 h MESZ verfolgt. Die abendliche Fortsetzung der Beobachtungen erfolgte an derselben Stelle am 29. Juli von 18:20 bis 22:03 h, nach einem Tag mit ähnlichen Wetterverhältnissen wie eine Woche zuvor, wobei die Sonne allerdings stärker schien und die abendlichen Temperaturen rasch auf tiefe Werte abfielen.

## Ergebnisse

### Verhaltenselemente und Verhaltensabläufe

Wir beobachteten mehrere deutlich unterscheidbare Verhaltensweisen von *Nehalennia speciosa*, die – manchmal in etwas modifizierter Form oder Ausprägung – wiederholt auftraten, deshalb als Gesetzmässigkeiten betrachtet und im Folgenden als Verhaltenselemente bezeichnet werden. Zum besseren Vergleich mit der Literatur sind auch die entsprechenden englischen Ausdrücke angegeben (vgl. z.B. CORBET 1999).

**Sitzen (perching, Abb. 1a).** Die Individuen hielten sich mit allen Beinen am Substrat fest. Bei diesem handelte es sich in den meisten Fällen um dünne Halme und Blätter zweier Seggenarten (*Carex limosa*, *C. lasiocarpa*). Der Winkel zwischen der Körperachse und dem Sitzsubstrat – der Sitzwinkel (perching angle) – variierte zwischen 0 und 90°.

**Rotieren (sidling round, Abb. 1b).** Mit kreisbogenförmiger Bewegung drehte sich die sitzende Libelle bei Annäherung des Beobachters um den Halm und wendete sich so von jenem ab. Rotieren wurde vor allem bei frisch geschlüpften Tieren festgestellt. Ausgefärbte Individuen zeigten dieses Verhalten als Taktik zur Feindvermeidung bei relativ tiefen Temperaturen (10-13°C). Bei einer Kopfbreite von ca. 3 mm und einem Halmdurchmesser von ca. 1 mm (*Carex limosa*) war es der Libelle möglich, ihren Körper größtenteils hinter dem Sitzsubstrat zu verstecken und die Störungs- oder Gefahrenquelle gleichzeitig im Auge zu behalten. Nachts, im Schein der Taschenlampe und bei Temperaturen von 10,0-10,5°C, blieb die Reaktion aus. Rotieren im Zusammenhang mit Thermoregulation – indem sich ein Individuum der Sonneneinstrahlung aussetzte oder sich davon abwendete – wurde nicht beobachtet.

**Klettern (climbing).** Auf- und Abwärtsklettern am Halm wurde bei frisch geschlüpften Individuen gesehen.

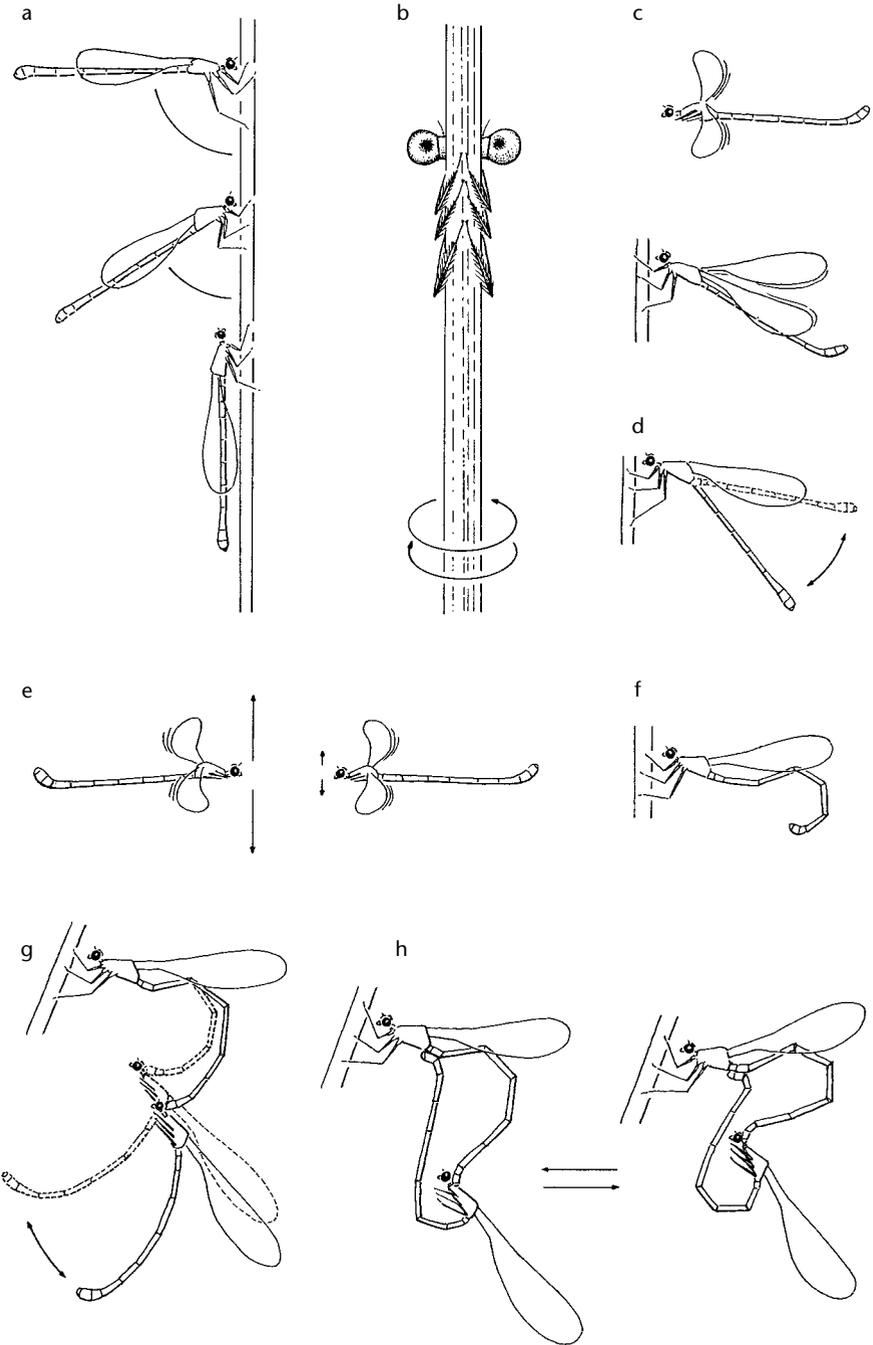
**Fliegen (flying).** Allgemein verhielt sich *N. speciosa* flugträg. Ortsveränderungen durch Fliegen wurden in verschiedenen Situationen beobachtet, zum Beispiel im Zusammenhang mit Angriff, Flucht, Beuteerwerb, Thermoregulation, Paarbildung, Vertikalverschiebung im Habitat oder bei der Begegnung zweier Individuen. Manchmal flogen die Einzeltiere oder Paare auch spontan, d.h. ohne erkennbares Motiv. In den meisten Fällen führte der Flug nur einen oder mehrere Zentimeter bis wenige Dezimeter weit, selten mehr als einen Meter, und es schien, als würden sie von Halm zu Halm hüpfen.

**Wippen (waving, Abb. 1d).** Die sitzende Libelle schwenkte das gestreckte Abdomen in der Vertikalebene, ohne dabei Thorax und Kopf in die Bewegung einzubeziehen. Der Sitzwinkel betrug mindestens 45°, die Wippamplitude schätzungsweise etwas weniger. Wippen erfolgte manchmal nach der Landung an einem Halm oder nach dem Drohen.

**Abweisen (refusal display, Abb. 1f).** Bei Annäherung eines Männchens an ein sitzendes matures – vermutlich aber paarungsunwilliges – Weibchen krümmte dieses die hintere Abdomenhälfte nach ventral und bildete einen halbkreisförmigen Haken. Die Körperhaltung ist ein Signal für Paarungsverweigerung. In einem beobachteten Fall zeigte ein Weibchen dieses Verhalten im Flug gegenüber einem sich annähernden Männchen und ‘tanzte’ dabei mit großer Amplitude auf und ab. In der Folge wendete sich das Männchen ab und das Weibchen setzte sich.

**Drohen (threat display, Abb. 1c).** Die Individuen (vermutlich beiderlei Geschlechts) bogen die Abdominalsegmente 8, 9 und 10 aufwärts und präsentierten das auffällig blaue ‘Schlusslicht’. Drohen erfolgte gegenüber artgleichen oder artfremden Individuen und im Flug wie auch im Sitzen, bei letzterem vielfach mit teilweise geöffneten oder flatternden Flügeln. Auslöser für das Drohverhalten waren an- oder vorbeifliegende Individuen und Tandems. Beim Frontaldrohen standen sich zwei Libellen (vermutlich Männchen) in der Luft gegenüber. Dann und wann verschob sich eines der Tiere plötzlich einige Zentimeter auf- oder abwärts, ausnahmsweise machten beide die gleiche Vertikalbewegung gleichzeitig. Diese Form von Drohverhalten wurde als **Tanzen (dancing, Abb. 1e)** bezeichnet. Amplitude und Frequenz der Vertikalbewegung variierten; in vielen Fällen erschien der Tanz als rasches Hopsen oder Zittern.

**Angreifen (attacking).** Angriffe aus dem Flug, auf artgleiche Individuen oder Tandems, mit Körperkontakt und möglicherweise unter Einsatz von Klauen und Kiefern wurden nur selten gesehen. In zwei beobachteten Fällen glichen die Attacken einem Tanz, indem der Angreifer in horizontaler Richtung hin- und herschnellte, ohne dass es zum Körperkontakt kam. Der eine dieser Scheinangriffe richtete sich auf ein sitzendes Individuum von *N. speciosa*, der andere auf ein vorbeifliegendes Weibchen von *Coenagrion puella*. Verfolgung nach dem Angriff wurde nur einmal festgestellt.



**Reinigen (cleaning).** Die Tarsen der Hinterbeine strichen wiederholt über das nach ventral gebogene Hinterleibsende. Die Handlung wurde an Einzeltieren beobachtet, in einem Fall auch an einem Weibchen im Tandem kurz nach der Kopulation.

**Jagen und Fressen (foraging and feeding).** Der Beuteerwerb wurde zweimal gesehen. Im einen Fall fing die Libelle im Stoßflug ein kleines schwarzes Insekt, das wie eine Diptere aussah. Im anderen Fall handelte es sich bei der Beute um einen Kleinschmetterling, der eingesammelt und später als *Elachista* sp. bestimmt wurde. Der Beuteverzehr erfolgte im Sitzen und wurde bei mehreren Individuen beobachtet.

Die **Paarung (copulation)** verlief über eine Sequenz mehrerer Elemente, von denen fünf der Verkopplung der Genitalien – der Radstellung – vorausgingen. Einige konnten sich mehrfach bis vielfach wiederholen. Im Einzelnen sind dies:

**Weibchensuche (female search).** Mehrmals wurde beobachtet, dass die Männchen aktiv im Flug nach Weibchen suchten. Dabei drangen sie in geringer Höhe (<20 cm) über dem Wasser tief in die Vegetation ein und zwängten sich fliegend durch die engen Lücken zwischen den dicht stehenden Vegetationsteilen ('Suchflug'). Sitzen und Fliegen über kurze Strecken im oberen Vegetationsbereich standen teilweise ebenfalls im Zusammenhang mit der Weibchensuche. In einem beobachteten Fall stürzte sich ein Männchen aus dem Sitzen auf ein vorbeifliegendes Weibchen, anschließend kam es zur erfolgreichen Paarung.

**Tandembildung (tandem formation).** Das Männchen ergriff das meist sitzende Weibchen aus dem Flug und koppelte sich an dessen Prothorax.

**Kopulationsaufforderung I (invitation to copulation I, Abb. 1g).** Das Männchen vollführte in Tandemstellung mit dem Abdomen ruckartige Bewegungen in ventraler Richtung, wobei das Weibchen – insbesondere zu Beginn oder bis zur Spermaübertragung des Männchens – passiv blieb und das Abdomen gestreckt hielt oder mit leichter ventraler Krümmung des Abdomens hin zum männlichen Kopulationsapparat reagierte. Zum vorübergehenden kurzen Genitalkontakt kam es in dieser Phase nur in einem beobachteten Fall. Mit den Zuckbewegungen forderte das Männchen seine Partnerin zur Kopulation auf.

**Spermaübertragung (sperm translocation).** Im Anschluss an Kopulationsaufforderung I kam es zur Spermaübertragung in der für Kleinlibellen üblichen Form. Sie dauerte einige Sekunden.

Abbildung 1: Verhaltenselemente von *Nehalennia speciosa*. (a) Sitzen und Sitzwinkel, (b) Rotieren, (c) Drohen im Flug und im Sitzen, (d) Wippen, (e) Tanzen, (f) Abweisen, (g) Kopulationsaufforderung, (h) Pumpen während der Paarung. — Figure 1: Behavioural elements of *Nehalennia speciosa*. (a) Perching and perching angle, (b) sidling round, (c) threat display in flight and on perch, (d) waving, (e) dancing, (f) refusal display, (g) invitation to copulation, (h) pumping during copulation.

**Kopulationsaufforderung II (invitation to copulation II).** Wiederum stimulierte das Männchen durch wiederholtes rhythmisches Biegen des Abdomens die Partnerin zur Verbindung ihres Abdomenendes mit seinem sekundären Kopulationsapparat. Gleichzeitig versuchte das paarungswillige Weibchen sein Abdomenende dem männlichen Kopulationsorgan zu nähern. Die Bewegungen in Kopulationsaufforderung I und II erfolgten etwa alle 1,5 Sekunden und wiederholten sich einige Male bis 70-mal, im Fall geringer Kooperation des Weibchens bis 200-mal. Die Kopulationsaufforderung endete mit zwei- bis mehrmaligem **Berühren der Genitalien (genital touching)**. Anschliessend kam es zur

**Bildung des Paarungsrades (wheel formation).** Die Genitalöffnung am 8. Abdominalsegment verankerte sich am sekundären Kopulationsapparat des Männchens. Damit schloss sich das Tandem zum Paarungsrade und die Kopulationsphase begann.

**Pumpen (pumping, Abb. 1h).** Während der Kopulation hob und senkte das Männchen die ersten Abdominalsegmente langsam und in rhythmischer Folge, wobei sich das Weibchen passiv mitbewegte. Alle 3-6 Sekunden erfolgte eine Pumpbewegung (4 Mess-Serien).

**Schlagen (kicking).** Während der Paarung, zwischen den Pumpphasen, wurden Phasen mit wiederholtem Schlagen beobachtet. Dabei hob das Männchen den Vorderteil seines Abdomens an und schlug es dann mit einem plötzlichen Ruck kräftig nach unten. Das Weibchen machte die Schleuderbewegung passiv mit. Es wurden Serien mit <10 bis 44 Schlägen beobachtet, wobei ungefähr alle 1,5 Sekunden ein Schlag erfolgte. Schlag- und Pumpserien konnten sich mehrmals abwechseln. Die Bedeutung dieser Schläge blieb unklar.

**Postkopulationsverhalten (postcopulatory behaviour).** Nach der Paarung löste sich zunächst die Genitalverkopplung. Die Tandemverbindung blieb in der Regel noch eine Zeit lang bestehen, im Maximalfall 46 Minuten. Darauf trennten sich die Paarungspartner. In einigen Fällen schüttelte sich das Weibchen unmittelbar vor der Trennung der Tandemverbindung. Ferner wurde einmal beobachtet, dass ein Weibchen nach dem Wegflug des Männchens sitzen blieb und sein Abdomenende reinigte.

## Raum und Raumnutzung

An den Untersuchungsgewässern besiedelte *N. speciosa* den schmalen, im seichten Wasser stehenden und weiter landeinwärts teils mit Torfmoos (*Sphagnum* spp.) durchsetzten Seggengürtel an der Wasserkante sowie – falls vorhanden – weiter landeinwärts gelegene, mit schmalblättrigen Helophyten bestandene Schlenken im *Sphagnum*-Moor. Außerhalb dieser Vegetationsbestände war die Art nur selten und vereinzelt anzutreffen. Lediglich an Lokalität (1) hielten sich mehrere Individuen regelmäßig auf zwei kleinen, bis

zu 3 bzw. 5 m vom Wasser entfernten Flächen mit *Carex rostrata* auf. Damit beschränkte sich das Vorkommen der Lokalpopulationen auf einen sehr engen Raum, wobei das Imaginalhabitat direkt über dem Larvalhabitat lag. An Lokalität (5) war *N. speciosa* selbst innerhalb des insgesamt günstig erscheinenden Habitats auf eine Fläche von mehreren Dutzend Quadratmetern limitiert.

Bei den Helophytenbeständen handelte es sich um die Pflanzengesellschaften des 30-50 cm hohen Schlammseggenrieds (*Caricetum limosae*) unter Einschluss des *Scheuchzeria palustris*-Aspekts und des 60-80 cm hohen Fadenseggenrieds (*Caricetum lasiocarpae*). An manchen Stellen existierten die Assoziationen allerdings nicht in reiner Form. An den Lokalitäten (1) und (2) kamen die beiden Vegetationseinheiten nebeneinander vor. Dabei bevorzugten die Zwerglibellen das Schlammseggenried oder Mischbestände von *Carex limosa* und *C. lasiocarpa* gegenüber dem reinen Fadenseggenried. In geringem Ausmass nutzten sie auch Bestände von *Scheuchzeria palustris* und *Agrostis canina*, die an den Lokalitäten (3) und (4) an die Seggengesellschaften grenzten oder in diese eingeschlossen waren. All diese Vegetationseinheiten wiesen in ihrem Raumaspekt entscheidende Gemeinsamkeiten auf: Sie setzten sich hauptsächlich aus ziemlich dicht stehenden, mehr oder weniger vertikalen Elementen grasähnlich dünnhalmiger und schmalblättriger Pflanzen zusammen. Beispiel eines typischen Imaginalhabitats ist das in den Abbildungen 2 und 3 dargestellte Schlammseggenried von Lokalität (1). Über flutenden Torfmoosen (*Sphagnum* sp.) dominierte hier *Carex limosa*. Dazwischen eingestreut fanden sich schmalblättrige Pflanzen wie *Carex rostrata*, *Eriophorum angustifolium*, *Calamagrostis stricta* und *Agrostis canina* sowie die breitblättrigen Arten *Menyanthes trifoliata*, *Potentilla palustris* und *Lysimachia thyrsoiflora*. In den unteren Schichten war die Vegetation dichter als in den oberen, da unten tote und lebende Seggenhalme und -blätter den Raum stärker füllten als oben (vgl. Abb. 2), wobei selbst hier schmale Korridore offen blieben.

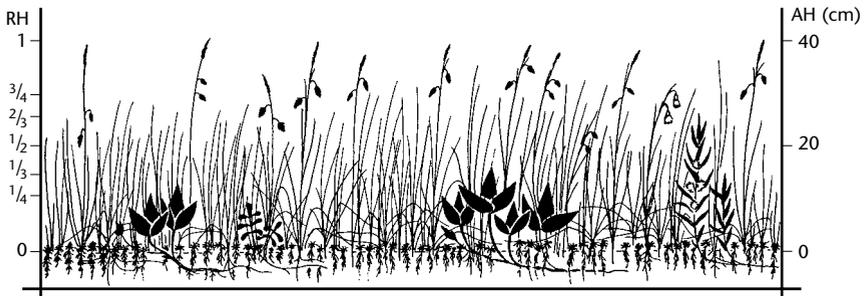


Abbildung 2: Raumstruktur des Imaginalhabitats von *Nehalennia speciosa*, Beispiel Schlammseggenried (*Caricetum limosae*), Mooresee E Golce. AH absolute Vegetationshöhe, RH relative Vegetationshöhe. — Figure 2: Spatial structure of the imaginal habitat of *Nehalennia speciosa* with the plant community *Caricetum limosae* as an example; mire lake E of Golce. AH absolute height of vegetation, RH relative height of vegetation.

Größere Lücken zwischen den Pflanzenteilen gab es auch an Stellen mit breitblättrigen Pflanzen. Heterogen strukturierte, mit Blättern von *M. trifoliata* durchsetzte Schilmschilfbestände erwiesen sich für *N. speciosa* als optimal. An solchen Stellen wurden bis 60 Individuen pro Quadratmeter gezählt (Abb. 3).

Sämtliche beobachteten Verhaltensweisen wie Ruhen, Nahrungssuche und soziale Interaktionen spielten sich im beschriebenen Habitat ab. Dabei nutzten die Tiere die Vegetationsschichten unterschiedlich. Als Sitzsubstrat dienten fast ausschließlich dünne Vegetationsteile in verschiedenen Höhen über dem Wasser. Nur einmal wurde beobachtet, dass ein Individuum nach kurzem Flug auf dem Rand eines Fieberklees landete. Während ihrer Aktivitätsphasen, bei günstigen Wetterbedingungen, hielten sich die Tiere hauptsächlich in der oberen Hälfte der Pflanzenbestände auf, beim abendlichen Sonnenbad – in wahrscheinlich typischer Form nur einmal beobachtet – im obersten Viertel, vorwiegend nahe der Halmspitzen. Wurden sie aufgescheucht, setzten sie sich nach kurzem Flug, oft höher als zuvor, an einen Halm oder ein Seggenblatt, während sich frisch geschlüpfte Tiere bei drohender Gefahr hinter dem Sitzsubstrat versteckten. In ungünstigen Wetterphasen zogen sie sich tief in die Vegetation zurück. An Tagen mit sonnig-warmem Wetter kam es zu tageszeitlichen Wanderungen in der Vertikalen. Solche Bewegungen – insbesondere aufwärts gerichtete – erfolgten bei frisch geschlüpfte Tieren an Halmen kriechend, bei ausgefärbten durch kurze Flüge.



Abbildung 3: Ausschnitt aus einer Population von *Nehalennia speciosa* im Imaginalhabitat (Caricetum limosae), Moorsee E Golce. Auf dem originalen Farbbild sind 25 Individuen zu sehen (Pfeile). — Figure 3: Section of population of *Nehalennia speciosa* in the imaginal habitat (Caricetum limosae), mire lake E of Golce. On the original colour photo 25 individuals are recognizable (arrows).

Die Flugdistanzen waren je nach Situation unterschiedlich. Nach kühlem Starkregen und in den Anfangs- oder Endphasen der täglichen Aktivität sowie während der Vertikalverschiebung flogen die Tiere nur einen bis wenige Zentimeter weit und landeten wieder auf demselben Sitzsubstrat oder wenig daneben. Spontanflüge führten aber auch bei günstigen Wetterbedingungen meist nur über 10-50 cm. Auf einen sich nähernden menschlichen Beobachter reagierten die Tiere mit Fluchtflügen, die häufig nach wenigen Dezimetern und nur selten nach mehr als einem Meter endeten. 'Suchflüge' waren in allen Schichten des Habitats zu beobachten, selbst in den unteren mit besonders großem Raumwiderstand, wobei die Männchen auch sehr schmale Lücken durchflogen, soweit diese Platz für die ausgebreiteten Flügel boten. Aktive Flüge über größere Distanzen und über das Habitat hinaus wurden nur zweimal gesehen. Beide Male wurden die Tiere vom Beobachter aufgescheucht. In einem Fall handelte es sich um ein Tandem, das auf die Wasserfläche hinaus flog und – vermutlich infolge eines schwachen Windstosses – abstürzte, kurz wieder aufflog, nochmals aufs Wasser fiel und dann vom Wind weggetrieben wurde. Im zweiten Fall flog ein Individuum auf der Flucht bei ca. 12-13°C und Windstille ebenfalls auf die Wasserfläche hinaus und landete bald auf dem Wasser.

Als potenzielle Prädatoren fanden wir den Kleinen Wasserfrosch (*Rana lessonae*), der sich im Imaginalhabitat von *N. speciosa* an Gewässer (1) in relativ hoher Dichte aufhielt, sowie Spinnen, vermutlich meist Streckerspinnen (Tetragnathidae), die ihre Netze in geringer Dichte im oberen Teil der Vegetation aufspannten. Froschangriffe auf Zwerglibellen sahen wir nie und in Spinnennetzen gefangene Tiere nur selten.

#### Verhalten im Tagesverlauf

An bestimmte Tageszeiten gebundene Aktivitäten waren nur während der wenigen Beobachtungstage mit durchgehend sonnig-warmem, windstillem Wetter zu erkennen. Tendenziell hielten sich die Tiere am frühen Morgen in den oberen Vegetationsschichten auf, verschoben sich am späten Vormittag und gegen Mittag abwärts, blieben während des Mittags sowie mindestens am frühen Nachmittag in tieferen Schichten, um gegen den späten Nachmittag wieder in höhere Positionen zu steigen. Nahrungsaufnahme wurde nur sporadisch ab Mittag bis zum frühen Abend beobachtet; eigentliche Jagdperioden ließen sich nicht erkennen.

Deutlicher zeigte sich die Tagesperiodik bei den in Abbildung 4 zusammengefassten Paarungsaktivitäten. Um 06:55 h, zwei Stunden nach Sonnenaufgang, bei durch Nebel und Wolken vollständig verdeckter Sonne, hielten sich die Tiere im oberen Drittel der Vegetation auf. Sie waren bereits aktiv, was sich unter anderem durch kurze Flüge und agonistisches Verhalten äußerte. Um 07:25 h, zweieinhalb Stunden nach Sonnenaufgang, ließ sich das erste Tandem blicken, um 08:35 h – nachdem sich der Nebel gelichtet und die Temperatur erhöht hatte – waren es acht, dann nahm ihre Anzahl rasch ab,

sank bis 09:30 h auf null und schwankte von 10:00 bis 15:15 h zwischen null und drei. Das letzte Tandem bildete sich um 15:15 h, rund  $2\frac{1}{4}$  h nach Solar- mittag. Spätestens um 16:00 h war jegliche Paarungsaktivität erloschen.

Das erste Paarungsrade wurde um 08:08 h, rund drei Viertel Stunden nach der Sichtung des ersten Tandems, festgestellt, just nachdem sich der Nebel gelichtet hatte und die Temperatur etwas angestiegen war. Darauf nahm die Anzahl kopulierender Paare rasch zu und erreichte um 11:00 h mit 26 das Tagesmaximum, blieb während ca. eineinhalb Stunden etwa gleich und sank dann rasch ab. Um 15:15 h wurden noch zwei Paarungsräder gesehen, um 16:00 h keines mehr.

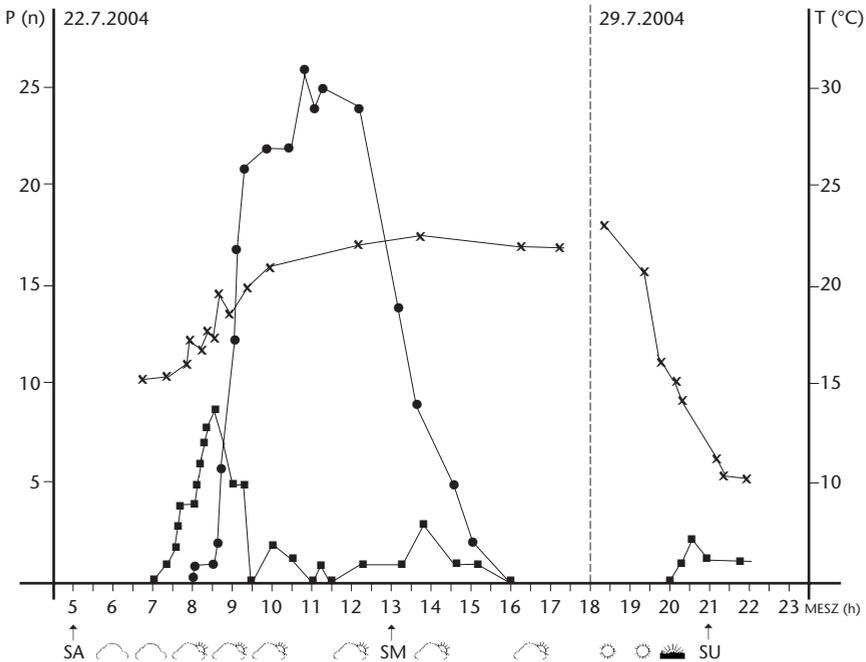


Abbildung 4: Paarungsaktivität von *Nehalennia speciosa* im Tagesverlauf; Moorsee E Golce. P (n) Anzahl Paare; T (°C) Lufttemperatur; MESZ Mitteleuropäische Sommerzeit; SA Sonnenaufgang; SM Solarmittag; SU Sonnenuntergang; ☁ neblig oder bewölkt oder bedeckt; ☂ teilweise sonnig oder Schleierwolken; ☀ sonnig; 🌑 Sonne verschwindet hinter Lokalhorizont; ■ Tandems; ● Paarungsräder; X Temperaturverlauf.

— Figure 4: Diurnal reproductive activity of *Nehalennia speciosa*, mire lake E of Golce. P (n) number of pairs; T (°C) air temperature; MESZ Central European Summer Time (CEST); SA sunrise; SM solar noon; SU sunset; ☁ foggy or cloudy or overcast; ☂ partly sunny or subdued sunshine; ☀ sunny; 🌑 sun disappears behind local horizon; ■ tandems; ● copulation wheels; X temperatureverlauf.

Am 22. Juli, in der Beobachtungszeit von 06:55 h bis 17:50 h, dauerte die Paarungsphase ungefähr achteinhalb Stunden (von 07:25 h bis ca. 16:00 h). Während der ersten eineinhalb Stunden war die sexuelle Aktivität in der Fokuspopulation ziemlich niedrig. In dieser Zeitspanne bildeten sich hauptsächlich Tandems. Das erste Paarungsräder wurde erst etwa eine Stunde nach Erscheinen des ersten Tandems beobachtet. Gegen neun Uhr ging die Anzahl der Tandems rasch zurück. Gleichzeitig war ein zahlenmäßig starker Anstieg kopulierender Paare zu verzeichnen. Dabei betrug die maximale Anzahl der Paarungsräder beinahe das Dreifache der maximal am Morgen gezählten Tandems. Aus dem Verlauf der beiden Kurven geht hervor, dass die Paare am früheren Vormittag weit länger in präkopulativer Tandemstellung blieben als später. Die Maximalphase der reproduktiven Aktivität lag – gemessen an der Anzahl kopulierender Paare – zwischen 11:00 und 11:30 h rund eineinhalb bis zwei Stunden vor Solarmittag. Die letzten Paarungsräder wurden 2 h 20 min nach Solarmittag beobachtet. Am Abend des 29. Juli, gegen 18:30 h, hielten sich die meisten Tiere im obersten Drittel der Vegetation auf, aber nur wenige saßen direkt unterhalb der Halmspitzen. Bevor der Beobachtungsplatz in den Baumschatten zu liegen kam, befanden sich fast alle Individuen im obersten Viertel. Mit kurzen Flügen hatten viele von ihnen den obersten Halmbereich bis zu den Halmspitzen erreicht. Sie waren nur noch wenig aktiv. Bemerkenswert ist, dass um 20:15 h nochmals ein Tandem beobachtet wurde und um 20:30 h ein zweites mit sich schüttelndem Weibchen. Kurz vor und nach dem Eindunkeln konnte nur noch eines der beiden Tandems ausgemacht werden.

Nach unseren Beobachtungen dauerten bestimmte Phasen des Paarungsablaufes am Morgen länger als am Nachmittag. Auffällig war dies bei der Kopulationsaufforderung, wofür allerdings nur wenige und in einigen Fällen unvollständige quantitative Daten vorliegen. Um 08:40 h wurde bei einem Tandem während Phase I der Kopulationsaufforderung 74 Zuckbewegungen des Männchens beobachtet, bevor es zur Spermaübertragung kam. Das Männchen eines zweiten Tandems vollführte zur ungefähr gleichen Tageszeit rund 200 Zuckbewegungen. Zwischenhinein, nach etwa 100 Bewegungen, fand die Spermaübertragung statt. Anschließend verschwand das Paar, ohne dass die Kopulation beobachtet werden konnte; vermutlich war das Weibchen nicht paarungsbereit. Bei einem dritten Tandem, das sich um 13:55 h gebildet hatte, verlief das Geschehen zeitlich proportional ähnlich, aber mit weit weniger Zuckbewegungen: Bis zur Spermaübertragung wurden 13 Zuckungen gezählt, danach nochmals 15. In einem vierten Tandem, das sich um 14:22 h formiert hatte, folgte das Auffüllen der Spermavesikel auf ca. 25 Zuckungen, dann forderte das Männchen das Weibchen mit fünf Zuckbewegungen zur Paarung auf. Dabei kam es dreimal kurz zum Genitalkontakt, bevor sich das Rad schloss. Ein fünftes Tandem, das um 14:55 h entstand, kopulierte bereits nach etwa 15 Zuckbewegungen; zwischenhinein – nach elf Bewegungen – erfolgte die Spermaauffüllung.

Die Kopulationsdauer konnte bei sechs Paaren teils genau und teils ungefähr ermittelt werden. Bei einem Paar, das kurz nach 08:00 h mit der Kopulation begann, dauerte sie mindestens 2 h 28 min, bei drei Paaren, die zwischen 09:20 und 10:53 h kopulierten, genau 1 h 15 min beziehungsweise mindestens 1 h 15 min und 1 h 33 min. Die beiden Paarungen, die nach Solarmittag – ab ca. 14:00 h – beobachtet wurden, waren nach 49-55 min und nach 28-29 min beendet.

Die Fortpflanzungsaktivität von *N. speciosa* begann am Morgen des 22. Juli bereits bei noch nebeligen Verhältnissen und weit früher als bei den syntopen Libellenarten. Selbst zwischen 09:00 und 10:00 h, als sich die Wetterverhältnisse gebessert hatten, hielt sich noch keine andere Libellenart für längere Zeit am Gewässer auf. Erst ab 10:15 h waren die ersten Männchen von *Coenagrion puella* und *Enallagma cyathigerum* regelmäßig zu sehen. Gleichzeitig erschienen auch *Leucorrhinia albifrons* und *L. dubia* am Wasser.

### Aktivität und Wetter

Unter Aktivität wird hier jegliche Form von Bewegung verstanden. Eingeschlossen ist auch 'aufmerksames Warten', das sich daran erkennen lässt, dass ruhig sitzende Tiere sehr schnell auf Reize wie vorbeifliegende Artgenossen reagieren.

Allgemein äußerte sich hohe Aktivität einer beobachteten Teilpopulation darin, dass sich die meisten Individuen in den oberen Vegetationsschichten

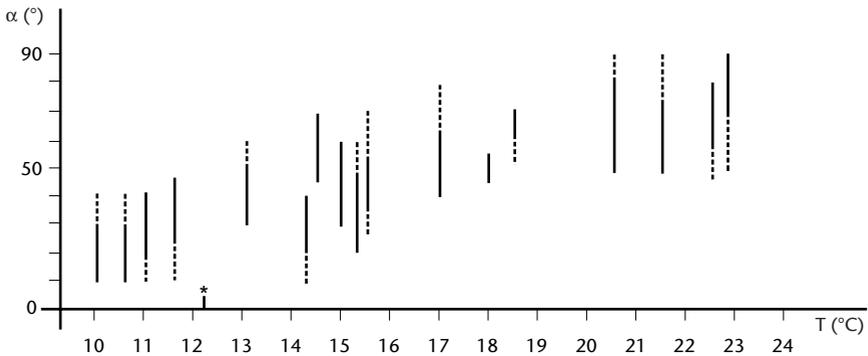


Abbildung 5: Sitzwinkel ( $\alpha$ ) und Lufttemperatur (T) bei Teilpopulationen von *Nehalennia speciosa* in 18 verschiedenen Situationen. Durchgehende Balken: Hauptbereich, unterbrochene Balken: Nebenbereiche. \* nach kalter Nacht. — Figure 5: Perching angle ( $\alpha$ ) and air temperature (T) of subpopulations of *Nehalennia speciosa* in 18 different situations. Continuous bars: main range, interrupted bars: secondary range, \* after cold night.

Tabelle 1: Aufenthaltsort und Aktivität beobachteter Teilpopulationen bei verschiedenen Windverhältnissen. Die Tabellenwerte geben die Anzahl gefundener Situationen an. — Table 1: Position and activity of observed population sections in various wind conditions. The values indicate the number of recorded situations.

|  | AUFENTHALTSHÖHE IN DER VEGETATION |              | AKTIVITÄT       |        |      |
|--|-----------------------------------|--------------|-----------------|--------|------|
|  | untere Hälfte                     | obere Hälfte | null bis gering | mittel | hoch |
| windstill oder schwacher Wind          | 3                                 | 9            | 2               | 5      | 6    |
| wechselnder, mäßiger oder starker Wind | 6                                 | 0            | 6               | 1      | 0    |

aufhielten, wobei der Sitzwinkel mehr als 45° betrug. Aktivität manifestierte sich auch darin, dass die Individuen ab und zu ihr Abdomen bewegten, hie und da kurz aufflogen und den Sitzplatz wechselten und mit Artgenossen interagierten. Der Aktivitätsgrad war erwartungsgemäss wetterbeeinflusst. Bemerkenswert ist, dass mindestens ein Teil der Tiere auch bei verhältnismäßig niedrigen Temperaturen (ca. 15°C), leichtem bis dichtem Nebel, Bewölkung und selbst bei schwachem Regen aktiv war. Bei gleichzeitig wehendem mäßigem bis starkem Wind war die Aktivität allerdings weit geringer oder auf die windgeschützten Vegetationsschichten beschränkt. Die übrigen Libellenarten des Gewässers, falls überhaupt anwesend, verhielten sich in diesen Situationen in der Regel passiv. Einzig *Cordulia aenea* patrouillierte manchmal auch bei kühlerem, bewölktem und leicht regnerischem Wetter am Wasser.

Es ist anzunehmen, dass sich die verschiedenen Wetterfaktoren kombiniert auf die Aktivität der Zwerglibellen auswirken. Da die vorhandenen Daten für eine multivariate Analyse nicht genügen, wird im Folgenden versucht, den Einfluss von Temperatur, Wind und Sonneneinstrahlung auf das Verhalten einzeln zu erfassen.

**Temperatur.** Im Bereich zwischen 10 und 23°C wurde der Sitzwinkel mit steigender Lufttemperatur tendenziell größer (Abb. 5). Bei 10-11,5°C betrug er bei den meisten Tieren 10-30°, bei einigen bis 40°. Im Bereich von 22 bis 23°C bewegten sich die entsprechenden Hauptwerte zwischen 60 und 90°. Nur in einem Fall, nach einer kalten Nacht mit Temperaturen unter 10°C, hielten viele Tiere am Morgen bei 11,7-12,9°C den Körper beinahe oder vollständig parallel zum Sitzsubstrat (Sitzwinkel 0-10°). Zwischen der Temperatur und dem Aufenthaltsbereich der Zwerglibellen in der Vegetation war hingegen keine klare Beziehung zu erkennen (Abb. 6). Nach einem sonnig-warmen Tag blieben die Tiere auch bei rasch sinkenden Temperaturen im obersten Viertel ihres Habitats. Andererseits verschwanden sie bei 22-25°C und starker Sonnen-

einstrahlung zwischen spätem Vormittag und frühem Nachmittag in den tieferen Schichten der Vegetation. Hier waren die meisten Tiere auch nach kalter ( $<10^{\circ}\text{C}$ ) Nacht am Morgen bei  $11,7\text{-}12,9^{\circ}\text{C}$  anzutreffen. Zwischen  $14$  und  $20^{\circ}\text{C}$  hielten sie sich in unterschiedlichen Höhenbereichen auf.

**Wind.** Wie aus Abbildung 6 und Tabelle 1 hervorgeht, wird der Aufenthaltsbereich im Habitat vielmehr durch die Luftbewegung als durch die Lufttemperatur bestimmt. Dasselbe gilt für die Aktivität. Da die Sitzhöhe und die Aktivität der Zwerglibellen lediglich geschätzt wurden, schien eine entsprechend grobe Gliederung in nur zwei bzw. drei Kategorien angezeigt. Dabei ergaben sich je nach Windverhältnissen deutliche Unterschiede im Verhalten. Bei Windstille oder schwachem Wind war die Aktivität mittel bis hoch und die Tiere hielten sich hauptsächlich in der oberen Vegetationshälfte auf. Mäßiger bis starker Wind trieb die Zwerglibellen in die tieferen Vegetationsschichten, wo sie höchstens geringfügig aktiv blieben. An windgeschützten Stellen, zum Beispiel hinter dicht stehender *Carex lasiocarpa*-Vegetation, waren manche Individuen auch bei stärkerem Wind aktiv.

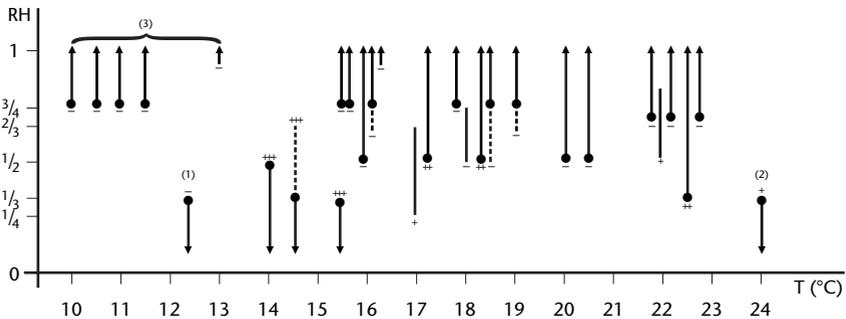


Abbildung 6: Aufenthaltsbereich von *Nehalennia speciosa* in der Vegetation bei verschiedenen Temperaturen und Windverhältnissen. RH relative Vegetationshöhe (vgl. Abb. 2). Pfeile aufwärts: Sitzbereich oberhalb Punkt, Pfeile abwärts: Sitzbereich unterhalb Punkt, Balken: ganzer Sitzbereich, durchgehender Balken: Hauptsitzbereich, unterbrochener Balken: Nebensitzbereich, (1) Morgen nach kalter Nacht, (2) starke Sonneneinstrahlung, (3) Abend nach sonnigem Tag, - windstill, + schwach windig, ++ Wind rasch wechselnd von windstill über schwach bis mäßig windig, +++ mäßig bis stark windig. — Figure 6: Perching range of *Nehalennia speciosa* in vegetation under various temperatures and wind conditions. RH relative vegetation height (cf. Fig. 2). Arrow pointing upward: Perching range above dot, arrow pointing downward: perching range below dot, bar: whole perching range, continuous bar: main perching range, interrupted bar: secondary perching range, (1) morning after cold night, (2) intense insolation, (3) evening after sunny day, - calm, + slightly windy, ++ wind rapidly changing from calm to light or moderate wind, +++ moderate to strong wind.

Tabelle 2: Aktivität beobachteter Teilpopulationen bei verschiedener Sonneneinstrahlung. Die Tabellenwerte geben die Anzahl gefundener Situationen an. — Table 2: Activity of the observed population sections during various solar radiation. The figures indicate the number of recorded situations.

| WETTERSITUATION   | AKTIVITÄT       |        |      |
|---|-----------------|--------|------|
|   | null bis gering | mittel | hoch |
| volle Sonne   | 6               | 3      | 0    |
| teilweise<br>bewölkt oder Schleierwolken                | 3               | 2      | 7    |
| stark bewölkt oder<br>dichter Nebel oder leichter Regen | 4               | 3      | 0    |

**Sonneneinstrahlung.** In Bezug auf den Einfluss der Sonne auf das Verhalten liegen Beobachtungen zur Wahl des Aufenthaltsorts sowie zur Aktivität vor. Bei starker Sonneneinstrahlung und entsprechend hohen Temperaturen stiegen die Zwerglibellen vom späten Vormittag an in die unteren Vegetationsschichten ab. Andererseits exponierten sie sich im obersten Viertel der Vegetation und unter einem Sitzwinkel bis zu 90° der Abendsonne bis zu deren Verschwinden hinter den Bäumen. Bei voller Sonneneinstrahlung waren die Tiere genauso wie bei starker Bewölkung nur schwach bis mittel aktiv. Die höchste Aktivität wurde bei teilweise bewölktem oder mit Schleierwolken überzogenem Himmel festgestellt (Tab. 2).

## Diskussion

### Verhaltenselemente und Verhaltensabläufe

Die beobachteten Verhaltenselemente und Verhaltensabläufe von *Nehalennia speciosa* entsprechen weitgehend denen, die von SCHIESS (1973), SCHMIDT (1994), NARAOKA (1996) und SCHMIDT & STERNBERG (1999) beschrieben wurden. Sie sollen hier nur insofern diskutiert werden, als sich neue Aspekte oder Widersprüche ergeben.

Häufigstes Verhaltenselement von *N. speciosa* ist Sitzen am Halm; es nimmt selbst in Perioden erhöhter Aktivität die meiste Zeit in Anspruch. Bei unseren Beobachtungen fiel auf, dass der Sitzwinkel zwischen 0 und 90° variierte, sich je nach Tageszeit und Witterungsverhältnissen innerhalb einer beobachteten Gruppe von Individuen aber auf bestimmte Größenbereiche beschränkte. Außerdem wiesen Tiere, die immer wieder einmal aufflogen oder

soziale Interaktionen zeigten, einen größeren Sitzwinkel auf als solche, die sich träg verhielten. Dieser wird deshalb als Indikator für die Aktivitätsbereitschaft gedeutet.

*Nehalennia speciosa* gilt allgemein als flugträge Kleinlibelle, die nach SCHMIDT & STERNBERG (1999) «kaum mehr als 1-3 m am Stück» fliegt. Dennoch ist Fliegen nach unseren Beobachtungen auch während der kurzen Vertikalwanderung die häufigere Form der Fortbewegung als Klettern, mindestens in den oberen Schichten der Vegetation. Klettern als Hauptform der Vertikalbewegung konnten wir – anders als SCHMIDT & STERNBERG (1999) – nur bei frisch geschlüpften, nicht aber bei adulten Individuen feststellen.

Nach unseren Feststellungen manifestierte sich agonistisches Verhalten bei der Zwerglibelle in verschiedenen Intensitätsstufen und reicht von einfachem Drohen im Sitzen über Drohflüge und Scheinangriffe bis zu Attacken unter Einsatz von Kiefern und Klauen, wobei die schwächste Aggressionsform weitaus dominierte. Letzteres ist für die Beteiligten wahrscheinlich vorteilhaft, weil dadurch – insbesondere bei hoher Individuendichte – Energie gespart und das Prädations- wie auch das Verletzungsrisiko verringert wird.

Das Berühren der Genitalien (genital touching) wurde von ROBERTSON & TENNESSEN (1984) im Zusammenhang mit der Kopulationseinleitung beschrieben und bei verschiedenen Arten mehrerer Gattungen von Kleinlibellen beobachtet. Dieses Verhaltenselement ist bei manchen Arten anscheinend Voraussetzung für die Spermientranslokation beim Männchen. Bei der amerikanischen Zwerglibelle *Nehalennia irene* wurde es allerdings nicht beobachtet (ROBERTSON & TENNESSEN 1984) und bei *N. speciosa* konnte NARAOKA (1996) nicht sehen, ob das Weibchen während dieser Phase der Kopulationsaufforderung das männliche Kopulationsorgan berührte. Nach unseren Befunden kann es bei *N. speciosa* manchmal tatsächlich zu kurzem Genitalkontakt kommen, doch scheint dies keine Voraussetzung für die Spermientranslokation zu sein. Diese erfolgt auch dann, wenn das Weibchen auf die Kopulationsaufforderung nur wenig oder überhaupt nicht erkennbar reagiert. In einem beobachteten Fall trennten sich die Partner allerdings, ohne dass das Männchen Spermien übertrug, dies offenbar mangels Kooperation des Weibchens.

Das Pumpen während der Paarung wird in Analogie zum entsprechenden Verhalten von *Enallagma cyathigerum* (MILLER & MILLER 1981) als Handlung zur Ausräumung von Fremdspermien gedeutet. Das Verhaltenselement ist aber nicht mit dem bereits von SCHIESS (1973) und SCHMIDT & STERNBERG (1999) erwähnten 'Schlagen' während der Kopulation gleichzusetzen. Vielleicht steht diese heftige Bewegung ebenfalls im Zusammenhang mit der Ausräumung des Vorgängerspermas, wobei im Gegensatz zum Pumpen möglicherweise die tiefer liegenden Teile der weiblichen Samenspeicherorgane erreicht werden. Genitalmorphologische Untersuchungen könnten weiteren Aufschluss geben.

## Raum und Raumnutzung

Sämtliche beobachteten Verhaltensweisen von *N. speciosa* spielten sich in verhältnismäßig engem Raum ab. Die polnischen Gewässer, an denen die Art untersucht wurde, waren durchwegs Primärbiotope mit in sich ähnlicher Verlandungsvegetation. Als besiedelt erwiesen sich aber nur die schmalen Seggengürtel an der Wasserkante und, wo vorhanden, auch die weiter landeinwärts gelegene Schlenken mit den entsprechenden Pflanzengesellschaften, dem Schlammseggenried und dem Fadenseggenried (vergl. BERNARD 1998, BERNARD & WILDERMUTH 2005, BERNARD & BUCZYŃSKI 2006). Diese beiden Assoziationen haben von der Raumstruktur her viel Ähnlichkeit mit den Zwerglibellenhabitaten Bayerns (KUHN & BÖRZSÖNY 1998), Baden-Württembergs (SCHMIDT & STERNBERG 1999) und der Schweiz (DEMARMELS & SCHIESS 1977). Bei diesen handelt es sich vielfach – regional sogar ausschließlich – um sekundäre Lebensräume. Meist sind es ehemalige Torfabbaustellen.

Außerhalb des typischen Habitats wurden Individuen der Art nur sporadisch angetroffen. Offenbar verließen sie dieses selten freiwillig und entfernten sich dann nicht weit davon, wobei sie am ehesten in die landseits benachbarte, 1-2 m breite *Sphagnum*-Zone eindrangen. Dass sie sich ortstreu und stenotop verhalten, zeigen Ergebnisse von Markierungsversuchen in einem nordpolnischen Primärhabitat (REINHARDT 1994) wie auch Beobachtungen in süddeutschen Sekundärhabitaten (SCHMIDT & STERNBERG 1999). Fliegen die Tiere, insbesondere frisch geschlüpfte oder kopulierende, vertikal über das Habitat hinaus, bei Störungen zum Beispiel, können sie vom Wind verdriftet werden. Landen sie auf der offenen Wasserfläche, endet der Flug fatal.

Die Imagines von *N. speciosa* sind morphologisch und ethologisch gut an die Raumtextur ihres Habitats angepasst, das durch dicht und vertikal stehende dünne Halme und schmale Blätter und damit durch großen Raumwiderstand im Sinne von HEYDEMANN (1956) charakterisiert ist; größere freie Flugräume fehlen. Mit ihren kurzen Flügeln sind die Tiere bei einer Dichte von 12-30 (-50) Halmen und Blättern/dm<sup>2</sup> (SCHMIDT & STERNBERG 1999) besser als alle anderen Zygopteren imstande, durch die engen Räume zwischen den Habitat-elementen zu fliegen. Flugstrecken von mehr als einigen Metern sind nicht nötig, weil das kleinräumige Habitat gleichzeitig Jagdgebiet, Rendezvous- und Eiablageplatz ist. Die hohe Individuendichte verkürzt außerdem die Flugdistanzen bei der Partnersuche. Insgesamt ist der Raumwiderstand des Imaginalhabitats von *N. speciosa* so groß, dass dieses von anderen Libellenarten höchstens in geringem Maß genutzt werden kann; bei unseren Beobachtungen erwies sich ihre Präsenz als marginal und beschränkte sich fast ausschließlich auf die oberste Vegetationsschicht. Die interspezifische Raumkonkurrenz wird damit stark vermindert oder entfällt ganz.

In der Vertikalen nutzt *N. speciosa* ihr Habitat unterschiedlich. Dies hängt damit zusammen, dass der Raumwiderstand in den unteren Vegetationsschichten größer ist als in den höher gelegenen; in der obersten Schicht sind nur noch wenige Halm- und Blattspitzen vorhanden. Wenn an den unteren Straten Fiebertkleblätter beteiligt sind, ergeben sich auch Unterschiede in Form und Ausdehnung der Strukturelemente. Die tief gelegenen Schichten werden außer zur Eiablage, die vorwiegend in vermoderte Seggenhalme und -blätter erfolgt (SCHIESS 1973, NARAOKA 1996, SCHMIDT & STERNBERG 1999), hauptsächlich während der Ruheperioden benutzt, die durch die Tageszeit und das Wetter bedingt sind. Es ist zu erwarten, dass sich die meisten Verhaltensweisen mit Flugbewegungen in der oberen Vegetationshälfte abspielen, weil sich hier am wenigsten Raumwiderstand bietet. Außerdem ist das Prädationsrisiko durch Frösche (vgl. SCHMIDT & STERNBERG 1999) kleiner als weiter unten, und die Spinnen bauen ihre Netze im oberen Teil des Zwerglibellen-Habitats meist nur in verhältnismäßig geringer Dichte – möglicherweise deshalb, weil die dünnen Halme und Blätter häufig in Bewegung sind. Dies erschwert das Aufspannen der Netze und verkürzt deren Haltbarkeit. Besonders wichtig für die Wahl unterschiedlicher Straten im Habitat ist das Mikroklima. Nach SCHMIDT (1994) halten sich Zwerglibellen-Imagines bevorzugt an Orten mit ausgeglichen feucht-warmen Verhältnissen auf. Während der sehr warmen bis heißen Vormittags-, Mittags- und Nachmittagsstunden meiden sie die oberen Vegetationsschichten mit direkter Sonneneinstrahlung, weil für sie Austrocknungs- oder Überhitzungsgefahr besteht. In Situationen mit niedrigeren Temperaturen und geringerer Einstrahlung exponieren sie sich der Sonne zur Aufwärmung und suchen dazu die Halmspitzen auf.

### Verhalten im Tagesverlauf

Die Befunde lassen ein für *N. speciosa* spezifisches diurnales Aktivitätsmuster erkennen. Nach unseren Beobachtungen sind die Perioden mit bestimmten Verhaltenselementen allerdings weniger klar abgrenzbar als dies von SCHMIDT (1994) in einem Ethogramm dargelegt wird. So konnten wir keine festen Jagdzeiten ermitteln. Die Nahrungsaufnahme erfolgte vielmehr sporadisch während der Fortpflanzungsaktivitäten oder danach, wobei eine Überlagerung der Nahrungsaufnahme mit anderen Aktivitäten aber auch in der Darstellung von SCHMIDT (1994) zum Ausdruck kommt. SCHIESS (1973) und NARAOKA (1996) geben als Hauptperiode für den Nahrungserwerb den Nachmittag an, doch weist NARAOKA darauf hin, dass Beutefang den ganzen Tag über beobachtet wurde. Ein deutlicheres tageszeitliches Muster zeichnete sich für den Wechsel des Aufenthaltsortes in der Vegetation ab, allerdings nur für mehr oder weniger homogen sonnig-warmes Wetter: Am Morgen suchten die

Tiere die oberen Lagen auf, begaben sich ab dem späten Vormittag in den Schatten der tiefen Schichten, um den späten Nachmittag bis zum lokalen Sonnenuntergang wieder in den obersten Positionen zu verbringen. Durch das Abtauchen in tiefere Vegetationsschichten mit höherer Luftfeuchtigkeit während der heißesten Tageszeit vermeiden die Tiere wahrscheinlich zu starke Aufwärmung und die damit verbundene Austrocknung des Körpers. Dazu stellte SCHMIDT (1994) durch Messungen fest, dass Seggenbestände mit Streuschicht, deren Luft sich über 30°C erwärmt und bezüglich der Feuchtigkeit ein Sättigungsdefizit von mehr als 10 mbar aufweist, von *N. speciosa* nicht besiedelt werden. Das Sättigungsdefizit beträgt in optimalen Aufenthaltsbereichen der Imagines selbst bei einer Strahlung von 800 W/m<sup>2</sup> und einer Temperatur von 26°C nicht mehr als 5-8 mbar.

Die Tendenz, austrocknende Sonnenstrahlung und Orte geringer Luftfeuchtigkeit zu meiden, ist möglicherweise auch der Grund dafür, dass die Paarungsaktivität schon früh am Morgen beginnt und bereits vor dem Solarmittag rasch abklingt. Erste Anzeichen reproduktiver Aktivität wurden in Polen wie in Süddeutschland (SCHMIDT & STERNBERG 1999) zweieinhalb Stunden nach Sonnenaufgang festgestellt, während in Japan das erste Tandem – vermutlich aufgrund der relativ hohen Temperaturen – bereits knapp eine Stunde nach Sonnenaufgang beobachtet wurde (NARAOKA 1996). Das erste Paarungsrads erschien in Polen dreieinviertel Stunden nach Sonnenaufgang. Ähnliche Zeiten, d.h. zwischen zweieinhalb und gut drei Stunden, werden auch für die Schweiz, für Japan und Süddeutschland angegeben (SCHIESS 1973, NARAOKA 1996, SCHMIDT & STERNBERG 1999). Alle Autoren stimmen darin überein, dass der Höhepunkt der Paarungsaktivität am späten Vormittag, etwa zwei bis zweieinhalb Stunden vor Solarmittag, erreicht ist. Nach unseren Beobachtungen ließ sich eine deutliche zeitliche Verschiebung der Maximalzahlen von Tandems und Paarungsrädern erkennen; die Kurvengipfel liegen mehr als zwei Stunden auseinander. NARAOKA (1996) stellte eine noch größere Zeitverschiebung fest. Er erklärt dies damit, dass am Morgen zahlreiche Tandems mit paarungsunwilligen Weibchen gebildet wurden und die Verkopplung sich löste, bevor es zur Kopulation kam. Im Gegensatz zu NARAOKA sahen wir keine Tandems, die sich trennten, wobei wir uns allerdings nicht auf Einzelpaare, sondern auf Gruppen von Tieren konzentrierten. Verlauf und Gipfelhöhen der Kurven sowie die Anzahl festgestellter Zuckbewegungen in der Präkopula (Kopulationsaufforderungen) lassen bei unseren Beobachtungen eher den Schluss zu, dass die Tandemphase am Morgen deutlich länger dauerte als am späten Vormittag und Nachmittag. Nach SCHIESS (1973) kann ein Paar mit rezeptivem Weibchen bis 40 min, nach SCHMIDT & STERNBERG (1999) bis 50 min in Tandemstellung bleiben, bevor die Kopulation eingeleitet wird. Sie machen allerdings keine Angaben über die Tageszeit. Wie die Präkopula dauert auch die Kopula am Morgen länger als nach dem Solarmittag. Für den Morgen gibt NARAOKA (1996) maximal 4 h 27 min an, für den Nachmittag 26 min. Nach unseren Befunden betragen die ent-

sprechenden Werte 2 h 28 min und 49-55 min. SCHMIDT (1994) gibt für die Kopulationsdauer 20-190 min an ( $n = 12$ ), ohne aber auf die entsprechenden Tageszeiten einzugehen. Die wenigen vorhandenen Daten genügen nicht für eine statistische Analyse. Immerhin lassen die Werte eine Tendenz zur negativen Korrelation zwischen der Dauer und dem tageszeitlichen Beginn der Paarungsaktivität eines Paares erkennen, wie dies auch für *Argia vivida* (CONRAD & PRITCHARD 1990), *Ischnura graellsii* (CORDERO 1990) und *Enallagma cyathigerum* (PERRY & MILLER 1991) festgestellt wurde. Wahrscheinlich hängt die relativ lange Dauer der Präkopulations- und Kopulationsphase bei *N. speciosa* am Morgen mit Spermienkonkurrenz zusammen und kann damit als eine Form des 'mate guarding' angesehen werden (vgl. auch KUHN 1989). Verkoppelt sich ein Männchen mit einem Weibchen am Morgen frühzeitig, kommt es Konkurrenten zuvor, muss aber seine Partnerin bis kurz vor der Eiablage, die allgemein etwa zwei Stunden vor Solarmittag beginnt und vier bis fünf Stunden vor Sonnenuntergang endet (SCHMIDT 1994, NARAOKA 1996), besetzt halten. Die Hypothese, dass Männchen durch verlängerte Kopulation ihre Weibchen solange bewachen bis die allgemeine Paarungsaktivität deutlich abgeklungen ist, wird von ROBERTSON (1985), MILLER (1987) und in erweiterter Form auch von CORDERO (1990) zur Erklärung der besonders lange dauernden Paarung bei *Ischnura*-Arten postuliert. Sie gilt aber nur für Situationen mit hoher Männchendichte bzw. großem Männchenüberschuss. Nach CORDERO (1990) bewachen die Männchen von *I. graellsii* ihre Weibchen während der ersten Kopulationsphase ('in-copula guarding'), d.h. vor der Spermienübertragung auf das Weibchen. *Nehalennia speciosa* ist möglicherweise ein weiteres Beispiel für Partnerbewachung während der ersten Kopulationsphase und damit für eine der Männchentaktiken, um der Spermienkonkurrenz durch Rivalen zuvorzukommen. Bei dieser Art kommt wahrscheinlich eine Bewachungsphase in Tandemstellung vor der Kopulation ('pre-copula guarding') hinzu, wie dies auch bei *Coenagrion scitulum* beobachtet wurde (UTZERI & SORCE 1988).

#### Aktivität und Wetter

Aufenthaltsort und Verhalten der Imagines von *N. speciosa* werden weitgehend von den atmosphärischen Bedingungen bestimmt. Als optimal gilt grundsätzlich ein ausgeglichenes feucht-warmes Mikroklima des Habitats (SCHMIDT 1994, SCHMIDT & STERNBERG 1999). Modifiziert wird das Verhalten durch direkt auf die Individuen einwirkende Faktoren an ihrem jeweiligen Aufenthaltsort: Strahlungsintensität, Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Wind und Niederschläge. Bestimmend ist zweifellos weniger der Einzelfaktor als eine Kombination verschiedener Faktoren. Für eine genaue Analyse der Verhältnisse wäre allerdings ein statistisch multivariates Verfahren erforderlich, wozu aber die vorliegenden Daten nicht genügen. Diese erlauben dennoch einige Aussagen, wenn auch nur in Form von Tendenzen.

Die Temperatur bestimmt maßgeblich die Aktivität des Individuums. Messungen in Süddeutschland ergaben, dass *N. speciosa* bereits bei einer Körpertemperatur von 12°C fliegt (SCHMIDT 1994). Nach dem Sitzwinkel beurteilt zeigten einige Tiere in polnischen Habitaten schon bei Lufttemperaturen von 10-11,5°C erste Aktivitätsbereitschaft, doch blieben die meisten Individuen auch bei leicht erhöhten Temperaturen von 11,5-13°C weiterhin inaktiv. Erst zwischen 13,5-15°C wurden klare Anzeichen erhöhter Aktivität festgestellt. Diese stieg mit zunehmender Temperatur weiter an. Ab ca. 15°C war die Flugaktivität bereits rege und es bildeten sich die ersten Tandems – selbst bei leichtem Nebel und ohne Sonnenschein. Unter diesen Bedingungen war sonst keine andere syntope Libellenart aktiv.

Zwischen der Umgebungstemperatur und dem Aufenthaltsort im Habitat war keine klare Beziehung ersichtlich. Bei Temperaturen von 16 bis 23°C waren die Tiere zwar meist in der oberen Hälfte der Vegetation anzutreffen, doch hielten sie sich zwischen 10 und 16°C in einigen Situationen ganz oben und in einigen ganz unten auf. Offenbar waren andere Faktoren maßgeblicher. Zum Beispiel blieben die Tiere nach einem sonnig-warmen Abend im Bereich der Halmspitzen, selbst bei rasch sinkender Temperatur und zunehmender Dunkelheit. Andererseits suchten sie in einem Fall bei 24°C die tieferen Vegetationsschichten auf, wohl um der starken Sonneneinstrahlung auszuweichen. Ähnliche Beobachtungen machten LEMMEL & NORENZ (1986) in Niedersachsen, wo sich die Tiere bei Temperaturen über 25°C in bodennahe Bereiche von *Molinia*-Horsten zurückzogen.

Wind wirkt sich unabhängig von der Temperatur eindeutig einschränkend auf die Aktivität von *N. speciosa* aus. Für die leichten und flugschwachen Tiere besteht bei Wind hohe Verdriftungsgefahr. Die einzige Möglichkeit dieser Gefahr auszuweichen besteht darin, durch höhere Pflanzen vor Wind geschützte Zonen oder die tiefer liegenden Vegetationsschichten aufzusuchen.

Insgesamt erweisen sich für die Aktivität der Zwerglibelle windstille, luftfeuchte und warme Verhältnisse mit gedämpfter Sonneneinstrahlung oder teilweiser Bewölkung als optimal. Ungünstig sind Wind, starker Regen und Temperaturen unter ca. 15°C. Nachteilig wirken sich auch Temperaturen über ca. 23-24°C bei gleichzeitig starker Sonneneinstrahlung aus. Leichter Regen und stärkere Bewölkung dämpfen die Aktivität, unterdrücken sie aber nicht völlig, worauf auch LEMMEL & NORENZ (1986) sowie KUHN & BÖRZSÖNY (1998) hinweisen, allerdings nur unter der Voraussetzung von Windstille und Temperaturen um 20°C. Damit bewohnen die Imagines von *N. speciosa* einen räumlich eng mit dem spezifischen Larvenhabitat (vgl. SCHMIDT 1994) verbundenen Lebensraum, der weitgehend durch das Mikroklima sowie durch die Raumstruktur geprägt ist, welche die interspezifische Konkurrenten zum großen Teil und potenzielle Prädatoren mindestens teilweise fernhält.

## Dank

Klaus Burbach, Rüdiger Mauersberger und Florian Weihrauch danken wir für kritische Kommentare und Korrekturen, die zur Verbesserung der ursprünglichen Manuskriptversion führten.

## Literatur

- BERNARD R. (1998) [The present knowledge about the distribution and ecology of *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) (Odonata: Coenagrionidae) in Poland] (polnisch, ausführliche englische Zusammenfassung). *Rocznik naukowy Polskiego Towarzystwa Ochrony Przyrody "Salamandra"* 2: 67-93
- BERNARD R. & P. BUCZYŃSKI (2006) New data on the occurrence of *Nehalennia speciosa* in Poland (Odonata: Coenagrionidae). *Opuscula Zoologica Fluminensia* (im Druck)
- BERNARD R. & H. WILDERMUTH (2005) *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) in Europe – a case of a vanishing relict (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 34: 335-378
- CONRAD K.F. & G. PRITCHARD (1990) Pre-oviposition mate-guarding and mating behaviour of *Argia vivida* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology* 15: 363-370
- CORBET P.S. (1999) *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester
- CORDERO A. (1990) The adaptive significance of the prolonged copulations of the damselfly, *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour* 40: 43-48
- DEMARMELS J. & H. SCHIESS (1977) Zum Vorkommen der Zwerglibelle *Nehalennia speciosa* (Charp. 1840) in der Schweiz (Odonata: Coenagrionidae). *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft Zürich* 122: 339-348
- HEYDEMANN B. (1956) Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 1956: 332-347
- KUHN J. (1989) Spermienkonkurrenz bei mitteleuropäischen Zygoptera – eine Übersicht. *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag Düsseldorf* 1988: 174-201
- KUHN J. (1992) Artenhilfsprogramme für Libellen in Südbayern: *Nehalennia speciosa* (Charpentier), *Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov, *Aeshna isosceles* (Müller) und *Libellula fulva* Müller (Zygoptera: Coenagrionidae; Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae). *Libellula* 11: 141-153
- KUHN J. & L. BÖRZSÖNY (1998) Zwerglibelle – *Nehalennia speciosa* (Charpentier 1840). In: KUHN K. & K. BURBACH (Bearb.) *Libellen in Bayern*: 106-107. Ulmer, Stuttgart
- LEMMEL G. & H. NORENZ (1986) Ein neues Vorkommen der Zwerglibelle (*Nehalennia speciosa*) in Niedersachsen. *Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens* 39: 32-34
- MILLER P.L. (1987) An examination of the prolonged copulations of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 16: 37-56
- MILLER P.L. & C.A. MILLER (1981) Field observations on copulatory behaviour in Zygoptera, with an examination of the structure and activity of the male genitalia. *Odonatologica* 10: 201-218

- NARAOKA H. (1996) [Ecology and change of body colour of *Nehalennia speciosa* (Coenagrionidae, Odonata)] (japanisch, mit englischem Titel; englische Übersetzung des Autors unveröffentlicht). *Gekkan-Mushi* 307: 7-13
- PERRY S.J. & P.L. MILLER (1991) The duration of the stages of copulation in *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 20: 349-355
- REINHARDT K. (1994) Zur Aktivität von *Nehalennia speciosa* (Charpentier) in Nordpolen (Zygoptera: Coenagrionidae). *Libellula* 13: 1-8
- ROBERTSON H.M. (1985) Female dimorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburi*: females mimicking males. *Animal Behaviour* 33: 805-809
- ROBERTSON H.M. & K.J. TENNESSEN (1984) Pre-copulatory genital contact in some Zygoptera. *Odonatologica* 13: 591-595
- SAHLÉN G., R. BERNARD, A. CORDERO RIVERA, R. KETELAAR & F. SUHLING (2004) Critical species of Odonata in Europe. In: CLAUSNITZER V. & R. JÖDICKE (Hrsg.) «Guardians of the watershed. Global status of dragonflies: critical species, threat and conservation.» *International Journal of Odonatology* 7: 385-398
- SCHIESS H. (1973) Beitrag zur Kenntnis der Biologie von *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 2: 33-37
- SCHMIDT B. (1994) Vegetation, Struktur und Mikroklima von Larval- und Imaginal-Habitaten der Zwerglibelle (*Nehalennia speciosa*) sowie Untersuchungen zu Habitatwahl und ökologischen Ansprüchen im Alpenvorland – eine biozöologische Fallstudie. Diplomarbeit, Universität Freiburg i. Br.
- SCHMIDT B. & K. STERNBERG (1999) *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) – Zwerglibelle. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 1: 358-368. Ulmer, Stuttgart
- UTZERI C. & G. SORCE (1988) La guardia pre e post-copula negli Zigotteri: due case specializzati. *Atti XV Congresso Nazionale Italiano di Entomologia, L'Aquila*: 731-737