

Verhaltensgesteuerte Thermoregulation bei *Leucorrhinia pectoralis* und *L. rubicunda* (Odonata: Libellulidae)

Hansruedi Wildermuth¹, Angelika Borkenstein² und Reinhard Jödicke³

¹) Haltbergstrasse 43, CH-8630 Rüti, hansruedi@wildermuth.ch

²) Lebensborner Weg 5, D-26419 Schortens, angelikaborkenstein@t-online.de

³) Am Liebfrauenbusch 3, D-26655 Westerstede, reinhard.joedicke@ewetel.net

Abstract

Behavioural thermoregulation in *Leucorrhinia pectoralis* and *L. rubicunda* (Odonata: Libellulidae) – Libellulids are perchers that control their body temperature – in contrast to the endothermic fliers – during their activity periods at sunny sites mainly by perch selection and body posture. Hitherto, thermoregulation in Libellulidae was studied only in a few species applying an experimental-invasive method to measure the thoracic temperature. As to *Leucorrhinia* spp. nothing has been published in this respect. Aiming to learn more about the behavioural thermoadaptation of this cool and cold temperate Holarctic genus, we studied *Leucorrhinia pectoralis* and *L. rubicunda* in peat bogs of the Swiss Plateau and Lower Saxony in northwestern Germany. All data were collected by observation, photo documentation and measures of temperature without capture and intervention. The breeding water and its terrestrial environment turned out to be a richly structured thermal landscape with vast differences varying up to 25°C between diverse sites, which were preferred or avoided by the dragonflies depending on the given situation. For a spontaneous takeoff from a shaded roost, *L. rubicunda* needed a minimum temperature of ca 17°C. In the morning and after cloudy periods both species first flew to a sunlit site where they pressed their body with spread legs and wings against the substrate ('dorsally exposed warm-up posture') and thus assimilated the direct and indirect radial heat as well as most probably also heat conduction from the substrate. A 'warm-up obelisk posture' was seen rarely and only in *L. rubicunda*. The insects preferred light bark and deadwood but also flat parts from green herbs and bushes for basking. *Leucorrhinia rubicunda* preferentially basked directly on the ground in wind-sheltered grooves. With rising temperatures they gave up their close link to the ground but remained within the ground vegetation. On sunny days mature males of *L. pectoralis* arrived at ca 17°C at the water, those of *L. rubicunda* at ca 14°C. Both species sat there at ambient temperatures between 20 and 30°C in a horizontal or oblique body posture on an elevated, sunlit perch above the water or on the water's edge, always with free view of the open water. From time to time they took off for a patrol flight and occasionally they flew ashore for basking. On hot days with an ambient temperature above 30°C most individuals left their sunlit sites to seek out shade, which was especially obvious in *L. rubicunda*. All males remaining at the water changed their posture and sun exposure for heat avoidance: They either directly faced the sun

(‘sun-facing heat posture’) or they adopted the ‘heat obelisk posture’, the abdominal tip pointing to the sun, the wings holded V-shaped and the legs stretched. In both postures the sunlit body surface was reduced to a minimum. For fine adjustment of the body temperature they controlled the heat input by turning the abdomen or the whole body in all three spatial axes. Heat release by convection resulted from wind effects on elevated, wind-exposed perches. In hot conditions *L. rubicunda* preferred frontal exposure to the sun and adopted the obelisk posture only in extremely hot periods when there was no compensating cooling by wind. All forms of behavioural thermoregulation are of great adaptive importance. The effective warm-up enables young *L. rubicunda* individuals optimal use of the hours of sunshine that may be scarce during cold April days. Thus, the species is able to feed, escape and disperse at low air temperatures. During hot conditions mature males of both species use behavioural heat avoidance to remain at water for reproductive activities instead of withdrawal into the shade of the terrestrial habitat. It remained unclear to what extent wing whirring and flapping played a role in warming up. Both *Leucorrhinia* species have demonstrated that they are able to apply it in extreme situations but we have never observed this to be performed systematically during diurnal hours.

Zusammenfassung

Segellibellen (Libellulidae) sind ‚Percher‘-Libellen, die ihre Körpertemperatur – im Gegensatz zu den endothermen ‚Flier‘-Typen – während ihrer Aktivitätszeiten an besonnten Plätzen vorwiegend durch Sitzplatzwahl und Körperhaltung steuern. Genauer untersucht wurde die Thermoregulation der Libelluliden erst an einigen wenigen Arten, dies mit experimentell-invasiver Methode der Temperaturmessung im Thorax. Über *Leucorrhinia* spp. ist dazu bisher nichts publiziert worden. Mit dem Ziel, mehr über die verhaltensgesteuerte Thermoadaptation bei dieser in den kühl- und kaltgemäßigten Zonen der Holarktis verbreiteten Gattung zu erfahren, untersuchten wir *Leucorrhinia pectoralis* und *L. rubicunda* in Mooren des Schweizer Mittellandes und des nordwestlichen Niedersachsens. Sämtliche Daten wurden durch Beobachtung, Fotodokumentation und Temperaturmessung ohne Fang und Eingriff erfasst. Der Lebensraum beider Arten, bestehend aus dem Fortpflanzungsgewässer und dessen terrestrischer Umgebung, erwies sich als reich strukturierte Thermallandschaft mit enormen Temperaturunterschieden bis über 25°C zwischen verschiedenen Stellen, die von den Libellen je nach Situation genutzt oder gemieden wurden. Zum spontanen Abflug vom unbesonnten Ruheplatz war für *L. rubicunda* eine Mindesttemperatur von rund 17°C nötig. Am Morgen und nach Schattenphasen flogen beide Arten zunächst zu einer besonnten Stelle, wo sie sich mit gespreizten Beinen und ausgebreiteten Flügeln flach an die Unterlage drückten (‚dorsalexponierte Aufwärmhaltung‘) und so direkte und indirekte Strahlungswärme sowie vermutlich auch durch Konduktion übertragene Substratwärme aufnahmen. Die ‚Aufwärm-Obeliskenhaltung‘ war nur gelegentlich und auch nur bei *L. rubicunda* zu sehen. Bevorzugte Aufwärmsubstrate waren helle Baumrinde und Totholz, es wurden aber auch flächige grüne Pflanzenteile von Kräutern und Sträuchern benutzt. *Leucorrhinia rubicunda* setzte sich zum Aufwärmen bevorzugt auf den Boden und nutzte dabei windgeschützte Bodenvertiefungen. Mit zunehmender Wärme gab sie die enge Bodenbindung auf, verblieb jedoch in der Bodenvegetation. Bei Sonnenschein erschienen die reifen Männchen von *L. pectoralis* bei rund 17°C, die von *L. rubicunda* bei

rund 14°C am Fortpflanzungsgewässer. Hier saßen beide Arten bei Lufttemperaturen zwischen 20 und 30°C in horizontaler oder schiefer Körperhaltung an erhöhten, besonnten Stellen über dem Gewässer oder am Uferstrand, stets mit Blick auf die freie Wasserfläche. Dazwischen patrouillierten sie kurz über dem Wasser und flogen gelegentlich auch an Land, um sich dort aufzuwärmen. Bei Lufttemperaturen ab 30°C verließen die meisten Tiere ihre besonnten Plätze und suchten gezielt den Schatten auf, was besonders bei *L. rubicunda* augenfällig war. Die am Wasser verbliebenen Männchen änderten zur Hitzevermeidung ihre Sitzposition: Sie richteten entweder ihre Körperachse mit dem Kopf genau gegen die Sonne (,frontalexponierte Hitzehaltung') oder nahmen eine ,Hitze-Obeliskenhaltung' ein, indem sie die Hinterleibsspitze gegen die Sonne richteten, die Flügel v-förmig hielten und hochbeinig auf der Warte saßen. In beiden Stellungen reduzierte sich die bestrahlte Körperfläche auf ein Minimum. Zur Feinregulierung der Körpertemperatur passten sie die Wärmezufuhr durch Drehen des Hinterleibs oder des ganzen Körpers in allen drei Raumachsen an. Wärmeabfuhr durch Konvektion ergab sich bei leichtem Wind auf etwas erhöhten, windexponierten Warten. *L. rubicunda* bevorzugte bei Hitze die frontale Ausrichtung zur Sonne und wechselte nur in extremen Phasen bei Windstille in die Obeliskenhaltung. Alle diese Arten verhaltensgesteuerter Thermoregulation sind von hoher adaptiver Bedeutung. Das effiziente Aufwärmen junger *L. rubicunda* ermöglicht die optimale Nutzung der im April oft kurzen Sonnenphasen; die Art kann so trotz niedriger Lufttemperatur fressen, fliehen und dispergieren. Andererseits ist es maturen Männchen beider Arten durch Hitzevermeidung möglich, auch bei hohen Temperaturen am Gewässer fortpflanzungsaktiv zu sein und sich nicht an kühlere Stellen im Landhabitat zurückziehen zu müssen. Inwieweit Endothermie durch Flügelzittern und -flattern eine Rolle beim Aufwärmen spielt, konnte nicht geklärt werden. Beide untersuchten Arten haben in extremen Situationen gezeigt, dass sie dazu fähig sind, doch wurde dies während der von uns kontrollierten Tagesstunden nie systematisch angewandt.

Einleitung

Libellen gehören wie alle Insekten zu den wechselwarmen (poikilothermen) Tieren, was impliziert, dass sich ihre Körpertemperatur passiv der jeweiligen Umgebungstemperatur anpasst. Seit den experimentellen Untersuchungen von MAY (1976, 1977, 1978) und HEINRICH & CASEY (1978), spätestens aber seit Erscheinen von Bernd Heinrichs Buch mit dem bezeichnenden Titel »The Hot-Blooded Insects«, ist allgemein bekannt, dass Libellen ähnlich wie andere Insektengruppen imstande sind, ihre Körpertemperatur in begrenztem Rahmen physiologisch und verhaltensgesteuert aktiv zu regulieren (HEINRICH 1993: 117 ff.). Nach Art der Thermoregulation und des Verhaltens unterscheidet CORBET (1962: 126) bei den Anisoptera zwischen ,Flier'- und ,Percher'-Typen (s.a. CORBET 1999: 282 ff., CORBET & MAY 2008). Die Vertreter der ,Flier', hauptsächlich Aeshnidae und Corduliidae, sind endotherm, d.h. sie können durch Flügelzittern ihre Flugmuskulatur aufwärmen und bei hohen Umgebungstemperaturen während des Dauerflugs überschüssige Wärme aktiv gesteuert über die Körperoberfläche abgeben (z.B. MAY 1976, 1979). ,Percher'-Libellen, andererseits, zu denen hauptsächlich die

Gomphidae und Libellulidae zählen, sind ektotherm (heliotherm) und steuern ihre Körpertemperatur in der Regel allein durch Sitzplatzwahl und Körperhaltung (CORBET 1999: 282 ff.).

Verhaltensgesteuerte Thermoregulation ist bei den Perchern an einigen Arten genauer untersucht, bei den Gomphidae beispielsweise an *Hagenius brevicollis* (TRACY et al. 1979) und *Arigomphus villosipes* (MAY 2017), bei den Libellulidae an *Pachydiplax longipennis* (MAY 1976), *Micrathyria* spp. (MAY 1977; WORTHEN 2016), *Sympetrum frequens* (ISHIZAWA 1998) und *S. vicinum* (MAY 1998). Über die zwölf Arten der Gattung *Leucorrhinia* ist nahezu nichts bekannt. Lediglich SFORMO & DOAK (2006) ermittelten experimentell die minimale Flugtemperatur und die Thermoregulation im Thoraxbereich, machten aber keine Angaben zur Sitzplatzwahl und zur Körperstellung in Bezug auf die Sonneneinstrahlung.

Wir berichten hier über das thermoregulatorische Verhalten von zwei paläarktischen *Leucorrhinia*-Arten, die sich in Europa hauptsächlich in moorigen oder moorartigen Gewässern der kühl- und kaltgemäßigten Klimazonen entwickeln (WILDERMUTH & MARTENS 2019). Während *L. pectoralis* vergleichsweise eher südlich, d.h. vom nördlichen Mittelmeergebiet bis ins südliche Fennoskandinavien, verbreitet ist, reicht das Areal von *L. rubicunda* von Mitteleuropa über den Polarkreis hinaus bis fast zum Eismeer (KALKMAN & MAUERSBERGER 2015: 264–265; KALKMAN & LOHR 2015: 265–267). Beide gelten als Frühjahrsarten im Sinne von CORBET (1957, 1962: 95, 96), d.h. der Schlupf erfolgt saisonal früh und synchron. Bei syntopem Vorkommen beider Arten beginnt die Emergenz von *L. rubicunda* noch früher als die von *L. pectoralis* (WILDERMUTH & MARTENS 2019: 647, 655). *Leucorrhinia rubicunda* gehört zu den frühesten Libellenarten in Mitteleuropa und ist daher in besonderem Maß kühlen Phasen im Frühjahr ausgesetzt. Für beide hier untersuchten Arten gilt die Erwartung, dass sie sich weit häufiger aufwärmen müssen, als sich vor Überhitzung zu schützen; ihre Flugzeit ist zu Beginn der Periode mit hochsommerlichen Temperaturen bereits zu Ende. Seit den 1990er-Jahren, auch 2017 und vor allem im Jahr 2018, fielen mit den gestiegenen Jahresdurchschnittstemperaturen allerdings mehrmals Hitzetage in die Flugzeit dieser Libellenarten. Damit stellte sich die Frage, ob und wie sie es als Percher-Typen durch Steuerung ihrer Verhaltensweisen schaffen, auch bei Außentemperaturen über 30°C fortpflanzungsaktiv zu sein, ohne sich zu überhitzen.

Hauptziel dieser Studie war es, das thermoadaptive Verhalten der beiden *Leucorrhinia*-Arten bei unterschiedlichen Umgebungstemperaturen zu ermitteln und miteinander zu vergleichen. Angeregt durch zufällige, seltene Einzelbeobachtungen an *L. pectoralis*-Männchen, die bei Mittagshitze Obeliskenhaltung eingenommen hatten, und an *L. rubicunda*-Individuen, die trotz anhaltender Kälte im April schlüpften und zur Reife gelangten, gingen wir der Frage nach, wie die beiden Arten durch Sitzplatzwahl und Körperhaltung auf Sonneneinstrahlung bei niedrigen und hohen Temperaturen reagieren. Insbesondere achteten wir darauf, wo und wie die beiden Arten sich aufwärmen und so ihre Abflugbereitschaft optimieren. Ein weiterer Schwerpunkt betraf die Feineinstellung und Änderung der Körperhaltung von geschlechtsreifen Männchen in Bezug zum Sonnenstand, nachdem

sie auf einer Warte gelandet waren, sowie die Frage, ob sie bei einer bestimmten Temperaturschwelle den Rendezvousplatz verlassen. Sämtliche Untersuchungen erfolgten im Feld, ohne Fang und invasive Eingriffe an den Tieren, d.h. allein durch Beobachtung, Fotodokumentation und Temperaturmessung.

Untersuchungsgebiete, Material und Methoden

Leucorrhinia pectoralis wurde (von HW) hauptsächlich an zwei Stellen im östlichen Schweizer Mittelland untersucht: (1) im Torfriet bei Pfäffikon ZH (47,366247°N, 8,760057°O, 543 m ü. NHN) und (2) im Ambitzgi/Böndlerried bei Wetzikon ZH (47,302324°N, 8,796624°O, 538 m ü. NHN). Ergänzende Beobachtungen stammen vom (3) Chrutzelen-Moos bei Rifferswil ZH (47,247153°N, 8,511981°O, 594 m ü. NHN). Beim Gebiet (1) handelte es sich um ein ca. 1,5 ha großes, rundum von Wald umgebenes, ehemaliges Torfabbaugelände. Im aufgelichteten, mit Waldkiefer *Pinus sylvestris* und Hängebirke *Betula pendula* locker bestandenen Moor befanden sich rund ein Dutzend alte Handtorfstiche, die ab 2010 im Rahmen einer Hochmoorregeneration nach und nach freigelegt worden waren (weitere Angaben, inkl. zu *L. pectoralis*, in WILDERMUTH 2016). Lokalität (2) war ein rund 5 ha großes, weitgehend abgetorfte Hochmoor in einer mit Bäumen und Gebüsch durchsetzten flachen Geländemulde. Im regenerierenden Hochmoor befanden sich rund 20 kleine, nach Naturschutzrichtlinien gepflegte Handtorfstiche, in denen die Entwicklung u.a. von *L. pectoralis* von 1971 bis 2018 verfolgt wurde (WILDERMUTH 1980, 2001, 2008, unveröff.). Das ehemalige, ca. 0,5 ha große Torfstichgelände im Chrutzelen-Moos (3) war locker mit Kiefern und Birken bestanden und vollständig von Nadelwald (v.a. Gemeine Fichte *Picea abies*) umgeben. *Leucorrhinia pectoralis* entwickelte sich hier in regenerierten Handtorfstichen. In allen drei Beobachtungsgebieten war die Abundanz der Art verhältnismäßig gering. Bei Bestandsaufnahmen wurden pro Durchgang und Gebiet maximal 40–55 Männchen gezählt, meist waren es weit weniger (vgl. WILDERMUTH 2007, 2016). Dabei verteilten sich die Tiere auf verschiedene Torfstiche, sodass sich gleichzeitig höchstens drei bis vier Individuen überblicken ließen.

Leucorrhinia rubicunda wurde (von AB und RJ) hauptsächlich in zwei Moorgewässern auf der nordwestdeutschen Ostfriesisch-Oldenburgischen Geest untersucht: (1) im Engelsmeer bei Schortens, Lkr. Friesland (53,535647°N, 7,914843°O, 9 m ü. NHN) und (2) im Hollweger Moor bei Westerstede, Lkr. Ammerland (53,276858°N, 7,860183°O, 8 m ü. NHN). Das Engelsmeer entstand in seiner heutigen Form erst 2008 durch Abholzung, Grabenverschluss und Ausbaggern im Bereich eines ehemaligen Klosterteichs, der in einem vermoorten Quellhorizont angelegt war. Die während der Untersuchung wasserführenden Bereiche verteilten sich auf rund 3 ha; *L. rubicunda* hatte sich hier schnell etabliert. Zu Beginn der Flugzeit saßen auf einer Rundwegstrecke von rund 20 m Länge ca. 30 Jungtiere, während sich zur Hauptflugzeit bis zu 200 Individuen gleichzeitig im Gebiet aufhielten.

Das Hollweger Moor ist Bestandteil des ursprünglich riesigen Komplexes der Ostfriesischen Zentralmoore. Es wurde bis 1965 abgetorft und entwickelte sich infolge der Dauerentwässerung zu einem von Grünland umgebenen Birkenwald, der 1991 unter Naturschutz (91 ha) gestellt wurde. Renaturierungsmaßnahmen durch Grabenverschlüsse führten ab 1996 zur Wiedervernässung eines Kernbereichs, der während der Untersuchung knapp 10 ha umfasste. *Leucorrhinia rubicunda* besiedelte hier vor allem die größeren Wasserflächen in den tiefsten Abtorfungshorizonten. Während der Hauptflugzeit saßen ca. 0,5–1 Männchen pro 1 m Uferlinie. Zu Beginn der Flugzeit sonnten sich pro 50 m Moorpfad etwa 75 Jungtiere. Ergänzende Beobachtungen stammen vom Fintlandsmoor im Lkr. Ammerland (53,165710°N, 7,906963°O), Spolsener Moor im Lkr. Friesland (53,370985°N, 7,875713°O), Geestmoor im Lkr. Emsland (52,609668°N, 7,191698°O) und von einem Teich-Schachtelhalm-Gewässer bei Schwanewede (53,227132°N, 8,562878°O). In all diesen Mooren flog auch *L. pectoralis*, allerdings in geringer Abundanz, lediglich im letztgenannten Weiher war diese sehr häufig.

In den Jahren 2017 bis 2018 untersuchten wir systematisch das thermoregulatorische Verhalten der beiden *Leucorrhinia*-Arten, insbesondere die Sitzplatzwahl und die Körperhaltung bei direkter Sonneneinstrahlung. Unsystematische Aufzeichnungen aus vorhergehenden Jahren flossen mit ein. Untersucht wurden sowohl juvenile als auch mature Individuen an kalten, mäßig warmen und heißen Sonnentagen. Dokumentarische Fotos der Autoren ergänzten alle Beobachtungen. Sowohl die Lufttemperatur als auch die Umgebungstemperatur der Libellen am Sitzplatz wurden mit Digitalthermometern (Greisinger GTH 175/PT, Auflösung 0,1°C), ausgestattet mit einem langen Thermofühler, gemessen. Bei Messung der Lufttemperatur wurden die Einflüsse durch Bodenwärme und direkte Sonneneinstrahlung vermieden, indem das Thermometer rund 1 m über den Boden und gleichzeitig in den Schatten und zum Vergleich gelegentlich auch in die Sonne gehalten wurde. Zur Messung der unmittelbaren Umgebungstemperatur der Libellen wurde der Thermofühler in direkte Nähe zum Körper oder zum Sitzplatz gebracht. Zur Wärmemessung von Sitzsubstraten und der Thoraxoberfläche kamen bei *L. rubicunda* Infrarot-Thermometer (Votcraft IR 260-8S, Auflösung 0,1°C, Emissionsgrad 0.95) zum Einsatz, mit denen die Abstrahlwärme gemessen werden konnte.

Im Folgenden werden die gemessenen Temperaturen wie folgt differenziert:

T_a = Lufttemperatur im Schatten [ambient temperature]

T_{as} = Lufttemperatur, Thermofühler von Sonne beschienen [ambient temperature, thermal sensor sunlit]

T_{be} = unmittelbare Umgebungstemperatur des Libellenkörpers [body-environmental temperature]

T_{pe} = Oberflächentemperatur des Sitzplatzsubstrats [perch temperature]

T_{th} = experimentell-invasiv ermittelte Temperatur der Flugmuskulatur [thorax temperature] (z.B. MAY 1976); hier nur in der Diskussion erwähnt

Bei *L. pectoralis* fokussierten sich die Beobachtungen aufgrund der relativ geringen Abundanz jeweils auf Einzeltiere – meist Männchen, seltener auch Paarungsräder. Von 2016 bis 2018 registrierte ich (HW) an 31 Tagen mit günstigen Wetterverhältnissen insgesamt 715 adulte Männchen und 72 Paarungsräder. Obeliskenhaltung wurde nur in 14 Fällen beobachtet und dokumentiert.

Bei *L. rubicunda* stützen sich – wenn im Text nicht anders erwähnt – alle Aussagen zum Aufwärm- und Hitzevermeidungsverhalten auf eine hohe Anzahl von Individuen, die sich bei gegebenen Wetterbedingungen gleich verhielten. Wir (AB, RJ) beschränkten uns dann auf die fotografische Dokumentation und begleitende Temperaturmessung einzelner, repräsentativer Individuen und kamen so auf rund 100 Datensätze. Nur solche Individuen wurden dokumentiert, die sich aktiv und unbeeinflusst einen Sonnenplatz ausgesucht und diesen mindestens 1 min beibehalten hatten. Obeliskenhaltung wurde nur bei 13 Individuen beobachtet und dokumentiert.

Ergebnisse

Leucorrhinia pectoralis

Generelles Verhalten

Nach dem Schlupf führte der Jungfernflug jeweils steil aufwärts und endete in den meisten Fällen an höher gelegenen randlichen Zweigen oder im Kronenbereich eines Baumes, selbst wenn dieser 30 m oder mehr vom Schlupfort entfernt war. Landungen in der Bodenvegetation, wie sie bei der syntopen *Libellula quadrimaculata* oft zu sehen waren, wurden nicht bemerkt. Damit entzogen sich die Tiere in den meisten Fällen den Blicken des Beobachters. Gelegentlich machten sie beim Jungfernflug einen Zwischenhalt auf Augenhöhe im Blattwerk eines Busches und verharrten hier in hängender Haltung (Abb. 1). Wo sie ihre Reifungszeit verbrachten, blieb unbekannt. Vermutlich hielten sie sich im Kronenbereich der Birken und Kiefern auf; jedenfalls konnte ich *Leucorrhinia pectoralis* während jahrzehntelanger Beobachtungszeit fast nur an den Fortpflanzungsgewässern oder in deren nächsten Umgebung finden. Hier saßen sie auf besonnten Blättern von Büschen und Zwergsträuchern, auf Farnwedeln und Totholz oder an senkrechten Baumstämmen, kaum je aber auf dem Boden. Auch Paarungsräder nutzten oft diese Substrate, bevor sie zur Eiablage ans Wasser flogen. Der beobachtete Aufenthalt im terrestrischen Habitat nahe am Gewässer stand zumeist im Zusammenhang mit Fortpflanzungstätigkeiten, nicht aber mit Jagdaktivitäten. Mature Tiere waren nur bei vollem Sonnenschein oder dünner Wolkendecke sowie bei entsprechend hohen Temperaturen (s.u.) flugaktiv. Verdeckte eine Wolke die Sonne, blieben sie noch eine zeitlang am Ort, verschwanden aber bald in den Bäumen oder setzten sich gelegentlich eine Weile auf erwärmtes Totholz. In diesen Situationen waren sie scheuer als bei Sonnenschein und nach der Flucht fanden sie erst bei erneut vollem Sonnenschein an die Gewässer zurück.

Struktur- und Thermomosaik im Fortpflanzungshabitat

Das Verhalten beider Geschlechter von *L. pectoralis* am Fortpflanzungsgewässer sowie in dessen näheren Umgebung erwies sich auch auf kleinem Raum als stark temperaturabhängig. Im reich strukturierten Gelände herrschten sehr unterschiedliche Temperaturen, wie das Beispiel in Abbildung 2 zeigt. Lufttemperaturen von 22–23°C gab es während der Flugzeit oft. In diesen Situationen war es an den Sitzplätzen nahe am Wasser und über der Wasseroberfläche 5–10° wärmer, während die Wassertemperatur bereits wenig unter der Oberfläche deutlich tiefer als 20°C lag. Andererseits konnten sich potenzielle Sitzplätze auf Farnwedeln und Blattwerk von Sträuchern auf mehr als 30°C erwärmen, an der Rinde von Kieferstämmen auf über 40°C und auf hellem Totholz bis 55°C. Zwischen der Lufttemperatur und der Substrattemperatur bestanden in allen gemessenen Fällen beachtliche Unterschiede von ca. 15–30°, wobei es jeweils auf die Beschaffenheit und die Exposition des Substrats ankam (Abb. 3a). Ob die Thermosonde beim Messen im Schatten oder in der Sonne lag, spielte eine untergeordnete Rolle; die Unterschiede betrug lediglich 0,6–3,7°C. Vor der Sonne vorbeiziehende Wolken und leichte Luftzüge führten zu vorübergehenden Abkühlungen an den Messstandorten, wobei die Luft rasch, das Sitzsubstrat jedoch träge reagierte (Abb. 3b). Etwas Kühlung gab es an heißen Tagen durch zeitweise leicht wehenden Wind, insbesondere an Sitzwarten in 0,5–1,5 m Höhe, ebenso 0,2–0,3 m über dem stets kühleren Wasser und im Halbschatten/Schatten von Pflanzen oder des Sitzsubstrats (dickeres Totholz) selber.



Abbildung 1: Männchen von *Leucorrhinia pectoralis*. (a) Nach dem Jungferflug und (b) nach kurzem Weiterflug in hängender Position an einem Weidenbusch *Salix cinerea*, 08.05.2018. – **Figure 1.** Male of *L. pectoralis*. (a) After maiden flight and (b) after short onward flight in hanging position on a willow bush *Salix cinerea*, 08-v-2018. Photos: HW

Mindesttemperaturen bei morgendlicher Ankunft am Fortpflanzungsgewässer

Da die nächtlichen Ruheplätze von *L. pectoralis* unbekannt waren, ließ sich die T_a beim morgendlichen Abflug zu den Fortpflanzungsgewässern nicht ermitteln. Im überblickbaren ca. 0,6 ha großen Kerngebiet des Torfrieds erschienen die ersten Männchen an sieben Untersuchungstagen je nach den atmosphärischen Bedingungen rund 2¼ bis 4½ Stunden nach Sonnenaufgang bei T_a zwischen 15,0 und 20,4°C. Dabei spielte auch die allgemeine Sonneneinstrahlung eine Rolle: Hohe dünne Wolkenfelder und leichter Hochnebel verzögerten die Ankunft der Tiere. Als Beispiel für einen Flugtag mit optimalen Verhältnissen sei der 2. Juni 2018 angeführt: Sonnenaufgang war 05:33 h, die T_a betrug um 06:15 h 12,5–13,3°C und

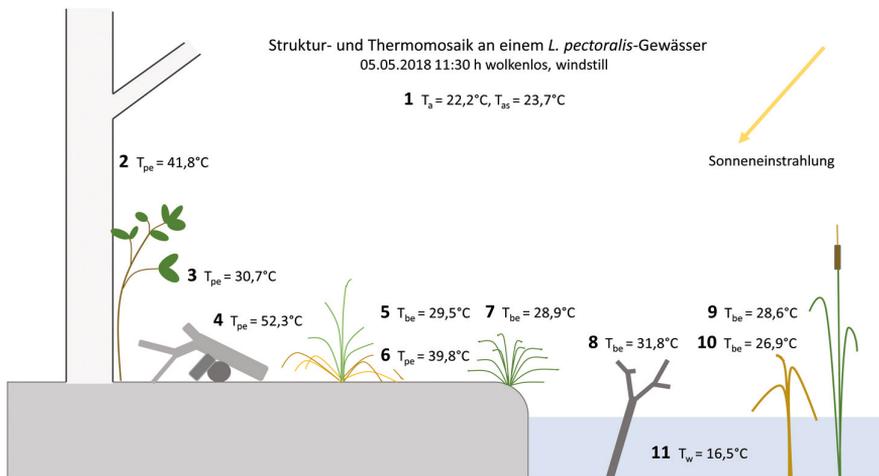


Abbildung 2: Struktur- und Thermomosaik im Fortpflanzungshabitat von *Leucorrhinia pectoralis* (Torfried Pfäffikon ZH, Schweiz). 1 Luft 1 m über Boden, 2 Birkenstamm weiß, 3 Blattwerk auf Busch, 4 Totholzhaufen hellgrau, 5 *Molinia caerulea*-Horst grün, 6 *Molinia*-Horst trocken, bodennah, 7 *Carex*-Horst, 8 Totholzast im Wasser, 9 *Typha latifolia* grün, 10 *T. latifolia* trocken, 11 Wasser ca. 15 cm unter Oberfläche. T_a = Lufttemperatur im Schatten, T_{as} = Lufttemperatur in der Sonne (Thermofühler besonnt), T_{be} = unmittelbare Umgebungstemperatur am Sitzsubstrat, T_{pe} = Sitzsubstrattemperatur (Thermofühler an oder dicht unter Oberfläche), T_w = Wassertemperatur. – **Figure 2.** Mosaic of structure and temperature in the reproductive habitat of *L. pectoralis* (Torfried Pfäffikon ZH, Switzerland). 1 Air 1 m above ground, 2 birchstem white, 3 foliage of bush, 4 pile of deadwood light grey, 5 tuft of moor grass, green, 6 moor grass, dry, close to ground, 7 tuft of sedge (*Carex elata*), 8 branch of deadwood in water, 9 cattail green, 10 cattail dry, 11 water ca 15 cm below surface. T_a = ambient temperature in shade, T_{as} = ambient temperature in sun (thermal probe sunlit), T_{be} = body-environmental temperature on perch, T_{pe} = substrate temperature of perch (thermal probe at or just below surface), T_w = water temperature.

im Moor lag leichter Bodennebel. Um 06:30 h erreichten die ersten Sonnenstrahlen den westlichen Rand der Moorlichtung und um 07:00 h war deren halbe Fläche besonnt. Die Suche nach *L. pectoralis* blieb bis zu diesem Zeitpunkt erfolglos. Um 07:45 h belief sich T_a auf 15,0°C, T_{pe} von besonntem hellem Totholz auf 25,0°C. Wenig später erschienen an einem kleinen Torfstich gleichzeitig zwei Männchen von *L. pectoralis*, die sich kurz bekämpften. Eines blieb am Gewässer, floh bei An-

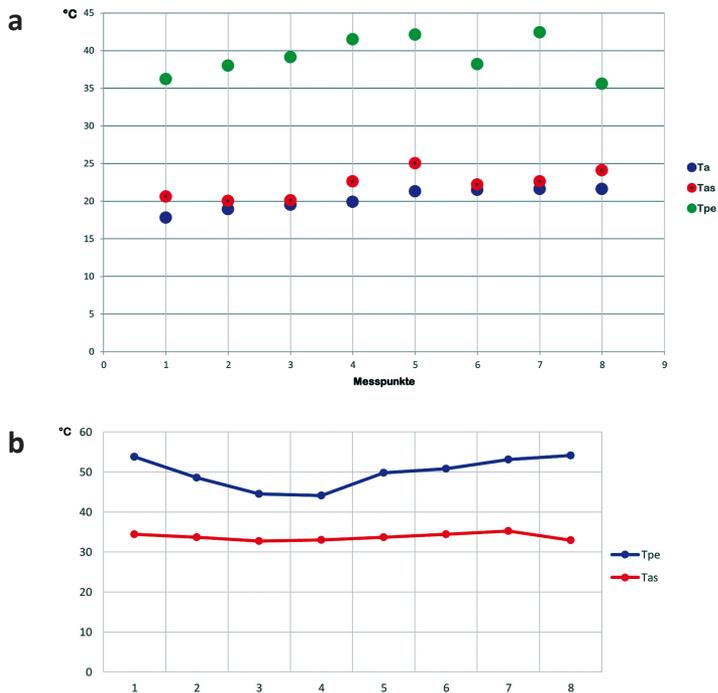


Abbildung 3: Temperaturunterschiede zwischen verschiedenen Sitzsubstraten und der Luft im Fortpflanzungshabitat von *Leucorrhinia pectoralis*. (a) T_{pe} (grün) und T_a (rot)/ T_{as} (violett) an einem wolkenlosen, windstillen Tag um die Mittagszeit. 1 Trockene Seggenblätter am Boden, 2 Tannenzapfen, 3 Birkenstamm, 4 Totholz, 5 Birkenast, 6 Kiefernstamm braun, 7 Kiefernstrunk hellgrau, 8 Kiefernstamm braungrau, mit Flechten; (b) Änderung der Luft- und Substrattemperatur während kurz durch Wolke verdeckter und anschließend wieder voll strahlender Sonne im Verlauf von ca. 70 s. Blau: T_{pe} (hellgraues Totholz, liegend), orange: T_{as} . Abkürzungen siehe Abbildung 2. – **Figure 3.** Temperature differences between the air and various perch substrates at the reproduction habitat of *L. pectoralis*. (a) T_{pe} (green) and T_a (red)/ T_{as} (violet) on a clear, windless day around noon. 1 Dry sedge blade litter on ground, 2 fir cone, 3 birch trunk, 4 deadwood, 5 birch branch, 6 pine trunk brown, 7 pine stub light grey, 8 pine trunk brown-grey, with lichens; (b) change of air and substrate temperature during short cloudiness and subsequent sunshine in the course of ca 70 s. Blue: T_{pe} (light grey deadwood on the ground), orange: T_{as} . Abbreviations see Figure 2.

näherung des Beobachters, kam 12 min später zurück, flog erneut, setzte sich 5 m davon entfernt an einen besonnten Birkenstamm ($T_{pe} = 30,8^{\circ}\text{C}$) und etablierte sich nach 3 min Aufwärmung an Baumrinde am selben Torfstich. In der Folge, zwischen 08:00 und 09:00 h, wiederholten sich diese Beobachtungen an anderen Gewässern, die nach und nach ins Sonnenlicht kamen. Dabei pendelten die Tiere zwischen Gewässer und besonnten Stellen von Baumstämmen zwischen 1–5 m Höhe oder von Totholzhaufen. Bis 09:15 h war T_a auf $18,1^{\circ}\text{C}$ gestiegen. *L. pectoralis* war am Morgen meistens die erste Libelle an den verschiedenen Gewässern. Die syntopen Arten *Cordulia aenea*, *Libellula quadrimaculata* und *Brachytron pratense* erschienen in der Regel später, ebenso *Coenagrion puella*.

Aufwärmen im Sonnenlicht

Zum Aufwärmen am frühen Morgen, nach Abkühlung der Luft infolge vorübergehender Bewölkung oder nach Schlechtwetterperioden nutzten die Tiere stets Substrate mit deutlich höherem T_{pe} als T_a . Eindeutiges Aufwärmverhalten an Substraten wurde bei T_a zwischen $15,0$ und $21,3^{\circ}\text{C}$ registriert ($n = 14$), einmal auch bei $25,3^{\circ}\text{C}$ bei bedecktem Himmel. In acht gemessenen Fällen von verschiedenen



Abbildung 4: Aufwärmverhalten von *Leucorrhinia pectoralis* an Baumrinde. (a) Sich sonnendes junges Männchen an dünnem Birkenast, Thorax an die Unterlage gepresst und Beine gespreizt. Sonneneinstrahlung von rechts oben, 24.05.2008; (b) sich sonnendes älteres Männchen frühmorgens an senkrechtem Birkenstamm. Wärmeaufnahme von der Baumrinde und Bestrahlung der dorsalen Körperseite, 02.06.2018. – **Figure 4.** Warm-up behaviour of *L. pectoralis* at tree bark. (a) Juvenile male basking on a thin birch branch, thorax pressed close to the substrate and legs spread, sun light from top right, 24-v-2008; (b) mature male basking early in the morning at a vertical birch trunk, thermal absorption from tree bark and insolation of the dorsal body side, 02-vi-2018. Photos: HW

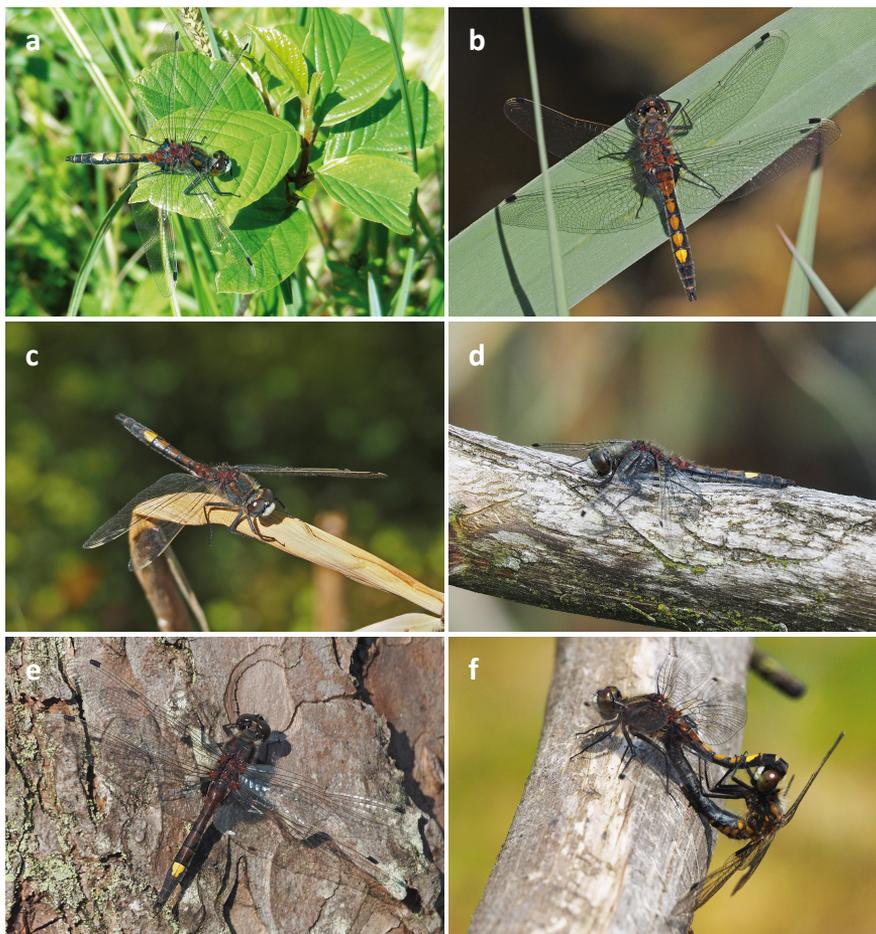


Abbildung 5: Aufwärmverhalten von *Leucorrhinia pectoralis* an verschiedenen Substraten. (a) Männchen auf grün glänzendem Faulbaumblatt, 27.05.2013; (b) auf mattem grünem Schilfblatt, 07.05.2018; (c) auf trockenem geknicktem Schilfhalm, 30.05.2017; (d) auf Totholz bei vorübergehender Bewölkung, 19.05.2018; (e) an Kiefernstamm frühmorgens, 02.06.2018; (f) Paarungsrund auf Totholz, 18.05.2017. Bei (a–e) ist deutlich zu sehen, wie der Thorax bei gespreizten Beinen auf die Unterlage gedrückt wird, während dies beim Paarungsrund (f) nicht der Fall ist. – **Figure 5.** Warm-up behaviour in *L. pectoralis* on different substrates. (a) Male on green glossy leaf of alder blackthorn, 27-v-2013; (b) on matt-green reed blade, 07-v-2018; (c) on dry kinked reed stalk, 30-v-2017; (d) on deadwood during temporary cloudiness, 19-v-2018; (e) on pine trunk early in the morning, 02-vi-2018; (f) copulation wheel on deadwood, 18-v-2017. Photos (a–e) clearly show how the thorax with spread legs is pressed against the support, which is not the case with the pairing wheel (f). Photos: HW

zum Aufwärmen benutzten Substraten betrug T_{pe} 26,1–34,0°C ($\emptyset = 31,0$). Dabei wählten die Tiere bevorzugt helle Strukturelemente wie Birkenrinde, graues rindenloses Totholz, trockene emerse Teile von Breitblättrigem Rohrkolben *Typha latifolia*, seltener fahle dürre Grasbüschel (Gewöhnliches Pfeifengras *Molinia caerulea*) in Bodennähe, jedoch auch besonnte grüne Blätter von Büschen (Faulbaum *Frangula alnus*, Weiden *Salix* spp.), Heidelbeere *Vaccinium myrtillus*, Sumpffarn *Thelypteris palustris*, Steife Segge *Carex elata*, *T. latifolia* oder Schilfrohr *Phragmites communis*. Beim aktiven Aufwärmen drückten die Libellen bei seitlich abgespreizten Beinen den Körper oder zumindest den Thorax an die Unterlage und hielten die Flügel waagrecht ausgebreitet, oft auch leicht nach vorn und unten (Abb. 4, 5). An größerflächigen Substraten pressten sie die distale Flügelhälfte ebenfalls an die Unterlage (Abb. 5b, d, e). Es kam vor, dass sie kurz nach einer Landung aufflogen und dann erneut, aber in einer anderen Position landeten oder dass sie sich auf dem Substrat sitzend in der Frontalebene drehten, um ihre Exposition zur Sonne zu optimieren. Paarungsräder nutzten aufgewärmte Substrate durch Sitzplatzwahl des Männchens, wobei dieses mit angekoppeltem Weibchen nicht in der Lage war, sich dicht an die Unterlage anzuschmiegen (Abb. 5f). Beim Aufwärmen verhielten sich die Tiere meist scheu und flohen schon bei geringen Störungen.

Aufwärmen durch Flügelflattern und -schwirren

Zwar konnte Flügelschwirren an den Schlafplätzen aus den oben geschilderten Gründen nicht nachgewiesen werden, dennoch ließ sich in einem Fall klar dokumentieren, dass auch *L. pectoralis* dazu fähig ist. Am 23. Mai 2018 scheuchte ich im UG (2) um 15:45 h an einem beschatteten, dicht mit Teich-Schachtelhalm *Equisetum fluviatile* bewachsenen Torfweiher ein während vorübergehender Bewölkung offenbar unterkühltes Paarungsrad auf, das beim versuchten Abflug in die Vegetation abstürzte und möglicherweise sogar kurz ins Wasser fiel. Die Kopula löste sich, wobei das Weibchen sich auf den Sporenstand eines Schachtelhalm-sprosses rettete und bald danach mit Flügelzittern begann. Dies dauerte – mit kurzen Unterbrechungen – rund zweieinhalb Minuten, dann flog das Weibchen ab, das Männchen folgte ohne vorangegangenes Schwirren und beide entschwanden.

Verhalten in der Sonne bei Wärme

An warmen Tagen, in einem Temperaturfenster von T_a zwischen ca. 20–30°C, war *L. pectoralis* an den Gewässern oder deren unmittelbaren Umgebung vorwiegend fortpflanzungsaktiv. Dabei saßen die Männchen in typischer Percher-Manier an exponierten, besonnten Stellen am oder über dem Wasser. Am Gewässerrand nutzten sie meist die waagrecht oder leicht schiefen Stellen der bogenförmig über dem Wasser hängenden *Carex*-Blätter, oft auch Blüten- und Fruchtsände, stets mit freiem Blick auf die Wasserfläche und den Raum darüber. Andere nutzten als Warte aus dem Wasser ragende Totholzäste oder Teile von Rohrkolben- und Schilfpflanzen, oft geknickte und trockene. Von hier aus starteten sie in un-

regelmäßigen Abständen zu Patrouillenflügen oder Luftkämpfen mit Rivalen, bei Gelegenheit auch zum Ergreifen eines angekommenen Weibchens. Auf der Warte hielten sie den Körper schief aufwärts bis waagrecht und ließen sich von dorsal oder lateral von der Sonne bescheinen (Abb. 6). Die Flügel hielten sie waagrecht ausgebreitet oder wenig nach vorne-unten geneigt, allenfalls in der Körperquerachse auch leicht aufwärts gedreht. In diesen Situationen waren sie optimal startbereit, reagierten blitzschnell auf heranfliegende Libellen und verfolgten auch artfremde Männchen von z.B. *L. quadrimaculata* oder *B. pratense*.

Sonnenvermeidung bei Hitze

Bei T_a gegen 30°C wurde es an den besonnten Sitzwarten derart heiß, dass hier ein Verbleib der Männchen nur möglich war, wenn sie sich durch ihre Haltung gegenüber der Sonne so einstellten, dass der Körper minimal direkt bestrahlt wurde. Dabei nahmen sie Obeliskenhaltung ein (im Folgenden als ‚obeliskieren‘ bezeichnet), die sich durch drei Merkmale kennzeichnete: Beine teilweise gestreckt und damit Körper vom Sitzsubstrat abgehoben, Flügel v-förmig aufwärts gehalten und Abdomenspitze der Sonne entgegengestreckt (‚Hitze-Obeliskenhaltung‘, Abb. 7, 8). Der Winkel zwischen der Körperachse bzw. dem Abdomen und der Horizontalen hing vom Sonnenstand und von der Strahlungsenergie ab, im Maximalfall betrug er rund 80° . Die Libellen landeten oft in horizontaler oder leicht schiefer Haltung auf der Warte und veränderten dann den Winkel der Körperachse oder auch



Abbildung 6: Körperhaltung von *Leucorrhinia pectoralis* am Rendezvous-Platz in der Sonne bei Wärme. (a) Schiefe Haltung auf Warte über dem Wasser, 08.06.2010; (b) horizontale Haltung mit Blick auf die Wasseroberfläche von waagrecht Warte am Gewässerrand aus, 03.06.2015. – **Figure 6.** Body posture of *L. pectoralis* at the rendezvous in the sun under warm conditions. (a) Oblique posture on perch above water, 08-vi-2010; (b) horizontal posture with unobstructed view on the water surface from horizontal perch at water's edge, 03-vi-2015. Photos: HW

nur des Abdomens schrittweise, bis die offenbar optimale Position erreicht war (Abb. 8 b, c, d). Diese konnte bis fünf Minuten und länger eingehalten oder auch innerhalb einer Minute angepasst werden. Mitentscheidend für die Feinregulierung der Position war auch der Einstrahlungswinkel zum Libellenkörper, d.h. es kam darauf an, ob die Strahlen genau von dorsal oder dorso-lateral eintrafen. Zur Hitzevermeidung landeten die Männchen oft auf der Schattenseite eines freistehenden Schilf- oder Rohrkolbenhalmes, den Körper gestreckt mit dem Kopf voran gegen die Sonne zeigend („frontalexponierte Hitzehaltung“). Die Flügel hielten sie ausgebreitet und ein Großteil des Körpers lag im eigenen Schatten sowie in dem des Substrats (Abb. 9a). Direkt bestrahlt wurden dann nur Kopf und Thorax von vorne, ebenso die Flügelvorderkanten. Zur Korrektur drehten sie sich manchmal etwas um den Halm, bis sie sich genau in dessen Schatten positioniert hatten. In einem Fall benutzte ein Männchen ein kräftiges rundes Totholz als Warte. Hier saß es eine Zeitlang hochbeinig in der Sonne, um dann allmählich rückwärts auf die Schattenseite des Substrats zu kriechen, bis nur noch Kopf und Thorax angestrahlt waren (Abb. 9c, d). Selten einmal benutzte ein territoriales Männchen eine Sitzwarte im Halbschatten. Im Paarungsrad hängt sich das Männchen zur Hitzevermeidung stets an steil aufgerichtetes Substrat, oft an die Knickstelle eines Schilf- oder Rohrkolbenhalmes (Abb. 9b). Welche der beiden Körperhaltungen häufiger war, wurde nicht ermittelt.

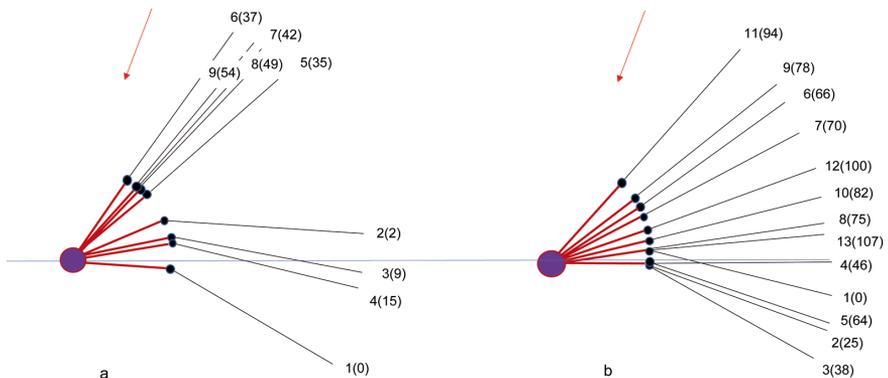


Abbildung 7: Korrekturen der Sitzhaltung eines Männchens von *Leucorrhinia pectoralis* am Rendezvous-Platz bei Hitze und starker Sonneneinstrahlung von rechts oben (roter Pfeil). **(a)** 03.06.2017 ab 15:02 h während 55 s; **(b)** 03.06.2017 ab 15:05 h während 95 s. **1–12:** Reihenfolge der Positionen, in Klammern: Zeit (s) nach Beginn der Dokumentation. Daten nach Fotos von der Seite, rechtwinklig zur Körperlängsachse. Violett: Kopf, rot: Brust, schwarz: Hinterleib. – **Figure 7.** Corrections of the perching posture of a male *L. pectoralis* at the rendezvous under hot conditions and heavy sun radiation from top right (red arrow). **(a)** 03-vi-2017 starting at 15:02 h and lasting 55 s; **(b)** same day starting at 15:05 h and lasting 95 s. **1–12:** order of positions, in brackets: time (s) after start of documentation. Data after photos in lateral view. Violett: head, red: thorax, black: abdomen.

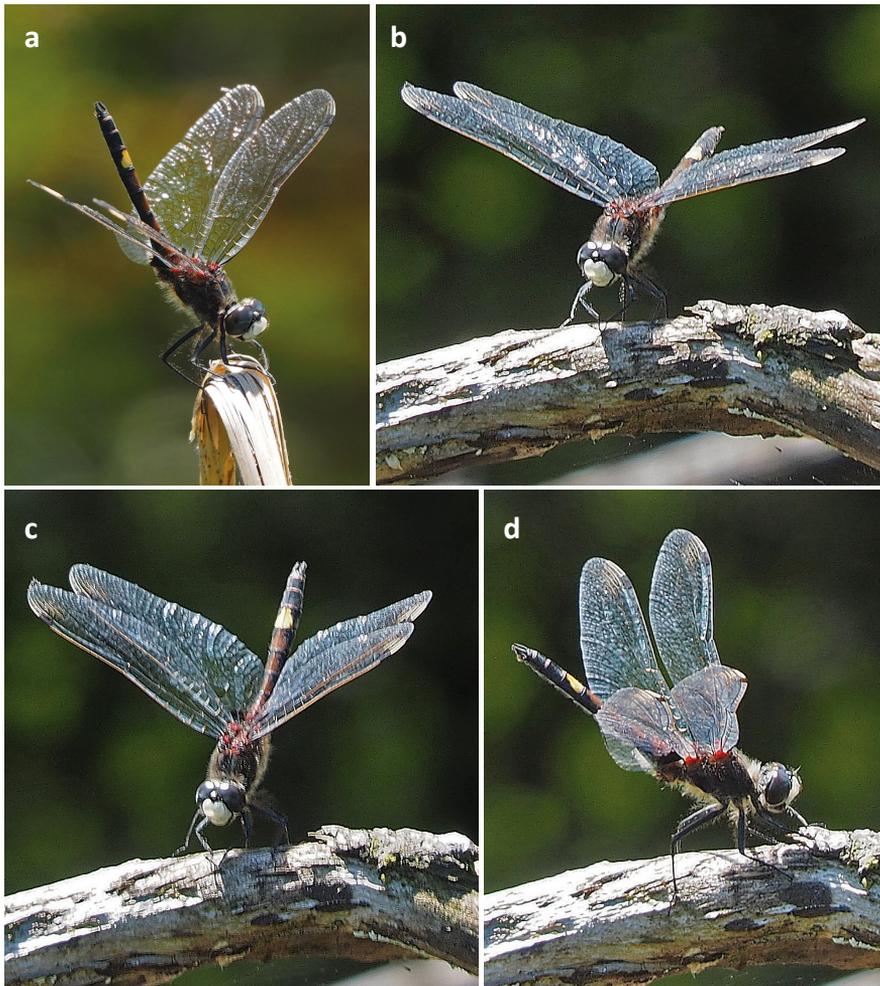


Abbildung 8: Körperhaltung von *Leucorrhinia pectoralis* zur Hitzevermeidung am Rendezvous-Platz bei T_a 30,3°C. (a) Hitze-Obeliskenhaltung auf geknicktem Schilfhalm als Warte über dem Gewässer: Abdomen der Sonne entgegengestreckt, Thorax vom Sitzsubstrat abgehoben, Flügelhaltung v-förmig, 10.07.2016; (b–d) Anpassung der Körperhaltung nach der Landung auf Totholz als Warte über dem Gewässer, (b) 53 s, (c) 55 s und (d) 57 s nach Landung auf der Warte, Sonneneinstrahlung von links oben, 18.07.2016. – **Figure 8.** Body posture of *L. pectoralis* for heat avoidance at the rendezvous, T_a 30.3°C. (a) Heat obelisk posture on kinked reed stem as perch above water: abdominal tip pointing to the sun, thorax set apart from perch substrate, wing posture v-shaped, 10-vii-2016; (b–d) adjustment of body posture after landing on a branch of deadwood as perch at water, (b) 53 s, (c) 55 s and (d) 57 s after landing on perch, insolation from top left, 18-vii-2016. Photos: HW

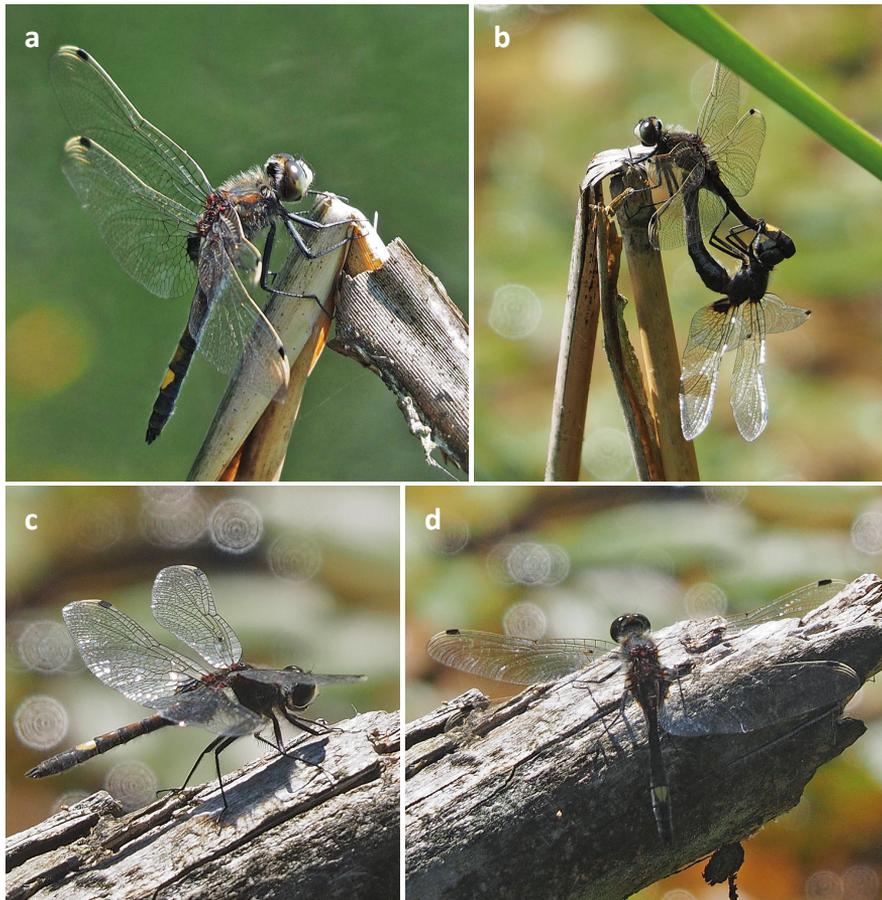


Abbildung 9: Frontalexponierte Hitzehaltung von *Leucorrhinia pectoralis* am Rendezvous- und Paarungsplatz bei Hitze und starker Sonneneinstrahlung. (a) Männchen auf geknicktem Schilfhalm über Wasser, Sonneneinstrahlung von steil rechts oben, 24.06.2016; (b) Paarungsrund auf geknicktem Schilfhalm am Gewässerrand, Sonneneinstrahlung von steil links oben, 10.07.2016; (c, d) Anpassung der Körperhaltung eines Männchens auf einer Tothholzwarte über Wasser bei starker Sonneneinstrahlung (im Bild von hinten oben); (c) stützbeinige Sitzhaltung nach der Landung auf heißem Substrat; (d) Drehung gegen die Sonne nach 25 s., 10.06.2017. – **Figure 9.** Sun-facing heat posture of *L. pectoralis* at the rendezvous and mating site under hot conditions and heavy insolation. (a) Male on kinked reed stalk above water, insolation from steeply top right, 24-vi-2016; (b) copulation wheel on kinked reed stem on the water's edge, insolation from steeply top left, 10-vii-2016; (c, d) male's adjustment of body posture on a deadwood branch above water with heavy insolation from top behind; (c) stilted perching posture after landing on hot substrate; (d) turn and facing to the sun after 25 s, 10-vi-2017. Photos: HW

Leucorrhinia rubicunda

Generelles Verhalten

Jungtiere zeigten – vom Tag des Jungfernfluges bis zum Erlangen der Geschlechtsreife – eine auf zwei verschiedene Habitattypen ausgerichtete Lebensweise: Sie alternierten zwischen den Baumkronen (meist Moor-Birke *Betula pubescens*) und dem Boden samt niedriger Vegetation (meist Gewöhnliches Pfeifengras *Molinia caerulea* und Besenheide *Calluna vulgaris*). Die Baumkronen wurden bei schlechtem Wetter und nachts aufgesucht, sie waren auch oft das Ziel bei Flucht. Die Libellen entzogen sich hier meistens den Blicken der Beobachter, doch zeigten die Fälle erfolgreicher Sichtverfolgung, dass sie sich entweder auf Blätter und Zweige setzten oder sich daran hängten. Tiere, die in Augenhöhe im Gebüsch hingen, ließen dort Anpassungen ihrer Sitzhaltung erkennen: Während der ersten 24 bis 48 Stunden nach dem Schlüpfen legten die Tiere nachts in hängender Haltung ihre Flügel dorsal zusammen; das galt auch für Schlechtwetterphasen bei Tag (Abb. 10a). Bei einsetzender Besonnung drehten sie ihre Dorsalseite mit ausgebreiteten Flügeln zur Sonne (Abb. 10b). Bevor sie abflogen, nahmen sie – unterstützt durch Flügelflattern – eine sitzende Position ein (Abb. 10c). Sobald sie an ihrem Sitzplatz in den Baumkronen durch Sonnenstrahlung die für einen Abflug ausreichende Körpertemperatur erreicht hatten, flogen sie an den Boden, um sich dort weiter aufzuwärmen. Die Lebensweise geschlechtsreifer, reproduktionsaktiver Tiere war am Fortpflanzungsgewässer komplexer als das der Jungtiere. Beim terrestrischen Aufenthalt pendelten aber auch Adulte zwischen den Baumkronen und der Bodenschicht.

Mindesttemperaturen beim Abflug

Bei völlig bedecktem Himmel und kühlen Wetterverhältnissen fanden wir immer wieder Individuen in der Bodenvegetation, die den Abflug in die Baumkronen verpasst hatten. Am frühen Morgen waren sie mit Tau bedeckt und ebenso wenig flugfähig wie Individuen im weiteren Tagesverlauf, die unter einer T_a von rund 17°C noch nicht von Sonnenstrahlen erreicht wurden (Abb. 10d). Beim Versuch, die Tiere zum Abflug zu bewegen, ließen diese sich entweder fallen oder stürzten unmittelbar beim Start ab. Zahlreiche Messungen der T_{be} ergaben eine Temperaturspanne von 15,9 bis 17,8°C, bei welcher der Abflug einem Teil der Tiere noch misslang, dem anderen Teil hingegen schon gelang. Spontaner Abflug – also ohne Störung – wurde durch Dauerbeobachtung von sechs Jungtieren bestimmt, die während der letzten Apriltage im Schatten hingen: Er erfolgte bei einer T_{be} von 15,3 bis 16,6°C ($\bar{\phi} = 16,2^\circ\text{C}$), nachdem ein plötzlicher Sonnendurchbruch für mehr Helligkeit und einen Anstieg der T_a sorgte, ohne die Tiere direkt zu bestrahlen.

Aufwärmen im Sonnenlicht

Gezieltes Aufwärmen durch Aufsuchen direkter Sonnenstrahlung gehörte zum Grundverhalten aller beobachteten Individuen. Besonders gut war dies an kühlen Tagen und in den kühleren Morgen- und Abendstunden warmer Tage zu beob-



Abbildung 10: Generelles Verhalten immaturer *Leucorrhinia rubicunda* bei niedriger T_a . (a) Geschlossene Flügel: in den ersten Lebensstunden während der Nacht, in Schlechtwetterphasen auch tagsüber, 29.04.2018 mittags, $T_a = 12^\circ\text{C}$; (b) beim Aufenthalt in Bäumen und Gebüsch: Ausrichtung der Dorsalseite zur Sonne mit ausgebreiteten Flügeln, sobald Besonnung einsetzt, 29.04.2018, $T_a = 12^\circ\text{C}$; (c) vor dem Abflug: durch Flügelflattern unterstützter Wechsel von hängender in sitzende Position, 29.04.2016, T_a und $T_{be} = 16,2^\circ\text{C}$; (d) nicht abflugfähiges Weibchen an bedecktem Tag bei Temperaturen unter 17°C in der Bodenvegetation ruhend, 24.04.2015 mittags, $T_a = 15,5^\circ\text{C}$. – **Figure 10.** General behaviour of immature *L. rubicunda* at low T_a . (a) Closed wings: within the first 24–48 hours of life during the night, in poor weather also by day, 29-iv-2018 at noon, $T_a = 12^\circ\text{C}$; (b) perching in trees or shrubbery: exposition of the dorsal side with open wings towards the sun as soon as sun shines, 29-iv-2018 at noon, $T_a = 12^\circ\text{C}$; (c) before takeoff: switch from hanging to sitting position, supported by wing fluttering, 29-iv-2016, T_a and $T_{be} = 16.2^\circ\text{C}$; (d) female perching on ground vegetation unable to takeoff on an overcast day at temperatures below 17°C , 24-iv-2015 at noon, $T_a = 15.5^\circ\text{C}$. Photos: AB (a, c, d), RJ (b)

achten. Dieses Verhalten betraf frischgeschlüpfte und juvenile Individuen ebenso wie ausgefärbte.

Die am Boden gewählten Sitzplätze waren sämtlich sonnenexponiert und windgeschützt. Die Jungtiere konzentrierten sich auf den mit *M. caerulea* bewachsenen Moorwegen und Lichtungen, nutzten aber auch Sonnenflecke inmitten lichter Birkenwaldbestände. Sie saßen meistens auf dem hell reflektierenden, dem Boden aufliegenden Grasfilz des Vorjahres und nutzten vor allem die der Sonne zugewandten Bultseiten. Falls diese Stellen dem Wind ausgesetzt waren, wählten sie die Senken zwischen den Bulten oder sonstige Bodenvertiefungen, die den Wind abschirmten. Messungen belegten besonders günstige kleinklimatische Verhältnisse an diesen Sitzplätzen. So war T_{be} meistens deutlich höher als T_a . Die Körperhaltung war nahezu uniform: Der Kopf war von der Sonne abgewandt, die Längsachse von Kopf, Thorax und Abdomen stand in einem rechten Winkel zur Sonne, die Flügel waren ein wenig zeltdachähnlich abgesenkt und die Beine waren angezogen, sodass sich die Körperunterseite dicht über dem Substrat befand („dorsalexponierte Aufwärmhaltung“, Abb. 11a). Vereinzelt sahen wir auch Jungtiere, die seitlich bis frontal zur plötzlich durchbrechenden Sonne ausgerichtet am Boden saßen. Diese Tiere hoben dann leicht ihr Abdomen, das dadurch mehr Angriffsfläche für die Sonnenstrahlen bot („Aufwärm-Obeliskenhaltung“, Abb. 12). Dabei kam es unter den gegebenen Umständen aber nicht zu steil aufgestellten Abdomina. Nach erfolgreichem Aufwärmen begannen die Jungtiere mit Jagdflügen, die gezielt auf überfliegende Beute ausgerichtet waren. Zum Verzehr kamen sie wieder auf den Boden zurück. In dieser Phase waren die Tiere sehr scheu und reagierten auf Störung mit Flucht, entweder in die Baumkronen oder an einen entfernteren Bodenplatz.

Bei ausgefärbten Tieren konnte das Aufwärmen in direkter Sonne am besten an warmen Schönwettertagen während der kühleren Phasen am frühen Morgen und späten Abend beobachtet werden (weitere Fakten zur ungewöhnlichen Tagesperiodik von *L. rubicunda* sollen an anderer Stelle publiziert werden). Sobald die Strahlen der aufgehenden Sonne die Stämme freistehender Bäume erreichten, kamen die ersten Individuen aus den Baumkronen herabgeflogen und setzten sich zur weiteren Wärmeaufnahme perlschnurartig an die besonnten Stämme (Abb. 11b). Innerhalb weniger Minuten landeten hier immer mehr Tiere und reihten sich am Stamm auf. Es handelte sich ausschließlich um Männchen, die alle die gleiche Körperhaltung einnahmen: Mit senkrecht hängendem Abdomen, leicht abgesenkten Flügeln und angezogenen Beinen setzten sie ihre Dorsalseite der Sonne aus. Sobald die Sonne den Boden erreichte, flogen die Tiere auch an sonnenexponierte Stellen direkt auf den Boden oder auf abgestorbene *Molinia*-Blätter. Dort fanden sich auch vereinzelt Weibchen, die hier nicht behelligt wurden. Nach weiteren 10–20 min verließen die ersten Männchen die Aufwärmplätze und flogen zum Fortpflanzungsgewässer. So erschienen an drei sonnigen Tagen (9., 21. und 27.05.2018) die ersten Männchen bei einer T_a von jeweils 14,2, 13,8 und 13,9°C am Wasser. Sie setzten sich so ans Ufer, dass sie sich in hängender Position bei dorsaler Exposition weiter im direkten Sonnenlicht aufwärmten



Abbildung 11: *Leucorrhinia rubicunda* beim Aufwärmen im Sonnenlicht. (a) Junges Weibchen an sonnenexponiertem und windstillem Sitzplatz am Boden, Dorsalseite senkrecht zur Sonne ausgerichtet, 02.05.2018, $T_a = 14,2^\circ\text{C}$, $T_{be} = 28,9^\circ\text{C}$; (b) Männchen an einem sonnenbeschienenen Birkenstamm, bereits 41 Minuten nach Sonnenaufgang von seinem Schlafplatz in den Baumkronen zum weiteren Aufwärmen an diese Stelle geflogen, Körper dem Substrat eng anliegend, Flügel abgesenkt, 27.05.2018 um 05:53 h, $T_a = 14,3^\circ\text{C}$, $T_{be} = 16,6^\circ\text{C}$; (c) perlchnurartige Reihe sich an Baumstamm aufwärmender Individuen bei sinkender Sonne, 21.05.2018, 80 Minuten vor Sonnenuntergang, $T_a = 22,7^\circ\text{C}$, $T_{be} = 27,9^\circ\text{C}$. (d) abendliches Sonnenbad von Männchen, Weibchen und Paarungsrädern, 08.05.2018, 70 Minuten vor Sonnenuntergang, $T_a = 21,5^\circ\text{C}$, $T_{be} = 28,6^\circ\text{C}$. – **Figure 11.** *Leucorrhinia rubicunda* during warming-up in sunlight. (a) Juvenile female at sunlit and windless site on the ground, body dorsally exposed to the sun, 02-v-2018, $T_a = 14.2^\circ\text{C}$, $T_{be} = 28.9^\circ\text{C}$; (b) male at a sunlit birch trunk, just 41 minutes after sunrise flown from its roosting site on the canopy to this site, body closely pressed to the substrate and wings lowered, 27-v-2018 at 05:53 am, $T_a = 14.3^\circ\text{C}$, $T_{be} = 16.6^\circ\text{C}$; (c) bead chain-like row of individuals basking on tree trunk in the sinking sun, 21-v-2018, 80 minutes before sunset, $T_a = 22.7^\circ\text{C}$, $T_{be} = 27.9^\circ\text{C}$; (d) basking males, females and copulating pairs basking in the evening sun, 08-v-2018, 70 minutes before sunset, $T_a = 21.5^\circ\text{C}$, $T_{be} = 28.6^\circ\text{C}$. Photos: RJ (a, b), AB (c, d)

und gleichzeitig die ufernahe Wasserzone im Blick hatten. Sobald ein Weibchen oder ein Kontrahent ins Blickfeld geriet, starteten sie zu einem Percher-typischen Kontrollflug.

Bei sinkender Sonne nutzte *L. rubicunda* wieder sonnenexponierte Stämme, um sich aufzuwärmen (Abb. 11c). Dabei richteten die Tiere – Männchen, Weibchen und Paarungsräder – in hängender Position ihre Dorsalseite zu Sonne aus (Abb. 11d). Am 21. Mai 2018 lagen bereits um 21:13 h (18 min vor Sonnenuntergang) die Stämme vollständig im Schatten. In der Regel gaben die Tiere ihre Sitzpositionen an den Stämmen auf, sobald sie nicht mehr von der Sonne erreicht wurden. An besonders warmen Abenden, so am 21. Mai 2018 bei einer T_{be} von 19,8°C oder am 6. Juni 2018 bei 18,6°C, saßen jedoch immer noch einige Männchen, Weibchen und Räder an den Stämmen. Bei Abbruch der Beobachtungen nach Sonnenuntergang waren jedoch alle abgeflogen.



Abbildung 12: Aufwärm-Obeliskenhaltung von *Leucorrhinia rubicunda* bei Kälte. Junges Weibchen, bei $T_{be} = 14,8^{\circ}\text{C}$ noch nicht flugbereit, mit gegen diffuse Sonne angehobenem Abdomen, im Hintergrund die Thermosonde, 26.04.2018. – **Figure 12.** Warm-up obelisk posture of *L. rubicunda* at low temperatures. Juvenile female, not yet ready for flight at 14.8°C, with her abdomen lifted towards hazy sun, thermal probe in background, 26-iv-2018. Photo: AB

Aufwärmen durch Flügelflattern und -schwirren

Wir sahen insgesamt nur fünf Individuen, die vor dem Abflug ihre Flügel bewegten. In zwei Fällen handelte es sich um mature Männchen, die frühmorgens zum Aufwärmen an einen Baumstamm geflogen waren. Dem Abflug ging jeweils ein kräftiges Flattern bei gestreckten Beinen voraus, das in beiden Fällen 10–15 s dauerte. Eines dieser Männchen war das früheste Tier, das am 27. Mai 2018 nach Sonnenaufgang zum Sonnenbad erschien (T_a und T_{be} s. Abb. 11b). Dieses Männchen flog nach dem Flattern an einen Aufwärmplatz am Boden.

Bei den drei anderen Individuen handelte es sich um ein juveniles Weibchen, ein juveniles Männchen und ein ausgefärbtes Männchen. Sie alle zeigten (1. Mai 2014, mittags bei leichter Bewölkung, $T_a = 14^\circ\text{C}$) ein Flügelzittern bei geringer Schlagamplitude, das jeweils nach 1–2 s durch eine Pause von 0,5–1 s unterbrochen wurde. Alle Tiere flogen nach ca. 3 min ab.

Verhalten in der Sonne bei Wärme

An warmen Tagen wurden die bei kühlem Wetter aufgesuchten Aufwärmplätze gemieden. Messungen ergaben dort eine T_{be} oberhalb 30°C . Noch drastischer erwies sich die Situation an heißen Tagen: Messungen an einem *Molinia*-Bult auf

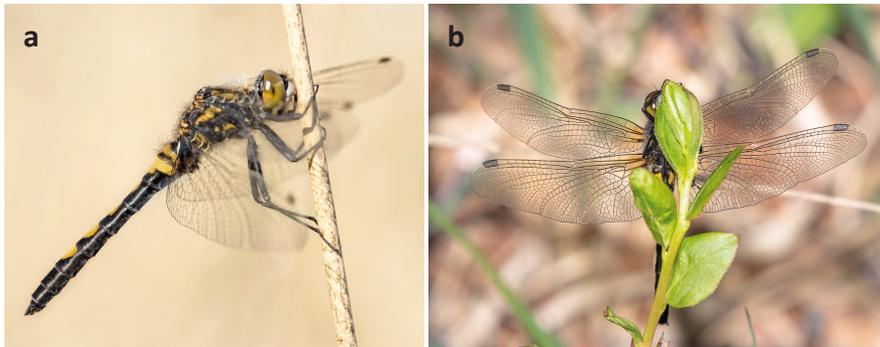


Abbildung 13: Verhalten von *Leucorrhinia rubicunda* bei hohen Temperaturen im terrestrischen Habitat. (a) Junges Männchen in höherer Sitzposition in der Bodenvegetation, hier an vorjährigem *Molinia*-Halm, Überhitzungsschutz durch Wind, variable Körperhaltung und Ausrichtung zur Sonne, 21.04.2018, $T_a = 19,4^\circ\text{C}$, $T_{be} = 25,5^\circ\text{C}$; (b) Weibchen im Schatten von *Vaccinium*-Blättern im lichten Wald, 06.05.2018 nachmittags, $T_a = 24,8^\circ\text{C}$, $T_{be} = 30,8^\circ\text{C}$. – **Figure 13.** Behaviour of *L. rubicunda* at high temperatures in the terrestrial habitat. (a) Young male in higher perch position within ground vegetation, here at a previous year's *Molinia* stem, prevention of overheating by wind, variation in body posture and exposure to the sun, 21-iv-2018, $T_a = 19,4^\circ\text{C}$, $T_{be} = 25,5^\circ\text{C}$; (b) female in the shade of *Vaccinium*-leaves in sparse forest, 06-v-2018 in the afternoon, $T_a = 24,8^\circ\text{C}$, $T_{be} = 30,8^\circ\text{C}$. Photos: AB (a), RJ (b)

einem Weg im Hollweger Moor ergaben z.B. am 19. April 2018 um 16:00 h eine T_{be} von 44,5°C, während die T_a 29,2°C betrug. In einer Bodenrinne, die im Engelsmeer gerne zum Aufwärmen aufgesucht wurde, kletterte das Thermometer am 29. Mai 2018 um 15:00 h bei einer T_a von 29,0°C sogar auf 54,8°C. Grundsätzlich änderte sich die Sitzplatzwahl und Körperhaltung an warmen Tagen. Die Jungtiere wählten jetzt höhere Sitzpositionen, indem sie die Bodenvegetation ausnutzten und sich vor allem an höhere *Calluna*-Triebe oder ähnliche Substrate setzten, die das abgestorbene Pfeifengras um 10–50 cm überragten (Abb. 13a). In dieser Position waren sie spürbar dem Wind ausgesetzt, der die T_{be} meistens auf dem Niveau der T_a hielt. Die Körperhaltungen waren sehr unterschiedlich; bei einer T_{be} zwischen etwa 22 bis 29°C sahen wir sowohl hängende (mit mehr oder weniger senkrechtem Abdomen) als auch sitzende Tiere, deren Abdomen schräg bis waagrecht gehalten wurde; die Flügel waren immer waagrecht ausgebreitet. Auch die Ausrichtung zur Sonne variierte von dorsal über lateral zu ventral, wobei mit zunehmender Wärme immer häufiger der Kopf der Sonne zugewandt war. In Phasen mit diesen Wärmeverhältnissen beobachteten wir die Jungtiere beim Jagen.

Mature Männchen hielten sich bei solchen Temperaturen fast immer am Wasser auf. Am Ufer saßen sie meistens in einer Höhe von 30 ± 20 cm auf überhängendem Substrat und hatten – unabhängig vom Sonnenstand – ihren Kopf zum Wasser ausgerichtet. Hier zeigten sie typisches Percher-Verhalten mit regelmäßigen Suchflügen über die Wasserrandzone und Rückkehr auf die bevorzugte Sitzwarte. Für Ruhepausen flogen sie in Halbschatten in Ufernähe oder in den angrenzenden Wald (s.u.).

Sonnenvermeidung bei Hitze

Bei einer T_a ab 25°C erreichte die T_{be} trotz milderndem Wind in der Regel Werte oberhalb 30°C. An solchen Tagen suchte die Art gezielt Sitzplätze im Halbschatten und Schatten auf, die sie vor allem in den gewässernahen Waldrandzonen oder gezielt hinter schattenwerfendem Substrat fand (Abb. 13b). Dabei waren die präferierten Sitzplätze immer ausreichend hoch und entsprechend windexponiert; meist handelte es sich um Totholz in der Bodenschicht. Mature Tiere nahmen hier bei leicht gestreckten Beinen eine Sitzhaltung mit waagrechtem Abdomen ein und hielten die Flügel weit offen, manchmal auch leicht abgesenkt oder aufgestellt (Abb. 14).

Die Anzahl der bei Hitze am Gewässer verbleibenden Männchen war geringer als die der Männchen im Schatten. Diejenigen, die am Wasser ausharrten, saßen möglichst windexponiert (Abb. 15a). Sie richteten ihre Längsachse mit dem Kopf voran zur Sonne aus, wodurch Thorax und Abdomen der direkten Sonnenstrahlung entzogen waren; die Flügel blieben waagrecht geöffnet (frontalexponierte Hitzehaltung). In dieser Position hielten die Männchen auch eine $T_a > 30^\circ\text{C}$ aus. Wenn es durch nachlassenden Wind für die Männchen am Sitzplatz noch heißer wurde, änderten sie schrittweise oder durch eine mit Flattern unterstützte Aktion ihre Sitzposition, indem sie ihre Körperachse um 180° drehten (Abb. 15a, b) und – mit der Abdomenspitze voran – zur Sonne ausrichteten. Dabei wurden

die Beine gestreckt und die Flügel v-förmig angehoben (Hitze-Obeliskenhaltung, Abb. 15c, d, 16a, 17b, c, e). Diese Obeliskenhaltung beobachteten wir auch bei juvenilen und ausgefärbten Männchen an terrestrischen Nahrungsplätzen (Abb. 16b).

Bei sechs verschiedenen Individuen in Obeliskenhaltung gelang die Messung der T_{be} mit Werten zwischen 30,2 und 34,9°C. Bei allen Beobachtungen wirkte diese extreme Sitzposition instabil, denn sie wurde ständig – vor allem bei Wind – durch Flügelflattern und Beinhaltung korrigiert. Abbildung 17 zeigt Unterschiede in den Sitzpositionen eines Männchens in Abhängigkeit von Temperatur und Wind. Bei einem syntopen Vorkommen von *L. rubicunda* und *L. pectoralis* in dem Teich-Schachtelhalm-Gewässer, wo beide Arten am 27. Mai 2017 zahlreich flogen, waren bei einer T_a von 28°C einige Obelisk-Männchen von *L. pectoralis*, aber noch keine von *L. rubicunda* zu sehen.



Abbildung 14: Verhalten maturer Männchen von *Leucorrhinia rubicunda* bei Hitze. Deutliche Einschränkung der Aufenthaltsdauer am Wasser, stattdessen Rückzug in den nahen lichten Wald und Auswahl eines windexponierten Sitzplatzes in Bodennähe, waagerechte Sitzhaltung mit leicht gestreckten Beinen, 08.05.2018 mittags, $T_a = 29,3^\circ\text{C}$, $T_{be} = 31,2^\circ\text{C}$. – **Figure 14.** Behaviour of mature males of *L. rubicunda* under hot conditions. Striking reduction of the presence at the water, instead withdrawal in the adjacent forest and choice of a perch on the wind-exposed ground, horizontal posture with slightly stretched legs, 08-5-2018 at noon, $T_a = 29.3^\circ\text{C}$, $T_{be} = 31.2^\circ\text{C}$. Photo: RJ

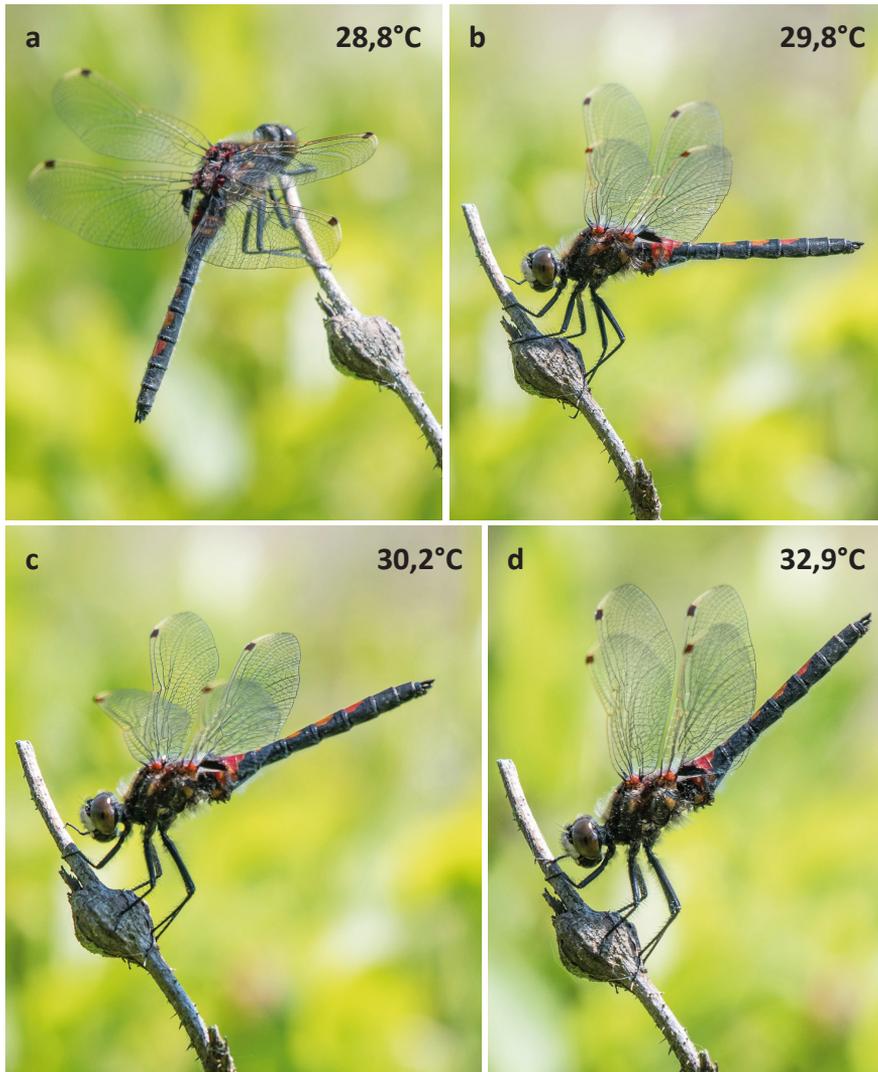


Abbildung 15: Stufenweise Einnahme der Obeliskenhaltung von *Leucorrhinia rubicunda*. (a) Ausgangsposition: Männchen, frontal gegen die Sonne gerichtet; (b) Drehung der Körperachse um 180° bei zunehmender Hitze; (c, d) schrittweiser Übergang zur Obeliskenhaltung bei steigender Temperatur, 09.05.2018, $T_a = 28,2^\circ\text{C}$, $T_{be} = 28,8\text{--}32,9^\circ\text{C}$. – **Figure 15.** Stepwise adoption of the obelisk posture in *L. rubicunda*. (a) Initial position: male, facing the sun; (b) turn of body axis by 180° during increasing heat; (c, d) stepwise adoption of obelisk posture with increasing heat, 09-v-2018, $T_a = 28.2^\circ\text{C}$, $T_{be} = 28.8\text{--}32.9^\circ\text{C}$. Photos: AB

Diskussion

Aufgrund der weit auseinander gelegenen Untersuchungsorte sowie der unterschiedlichen Abundanzen und Habitatstrukturen lässt sich das generelle Verhalten von *Leucorrhinia pectoralis* und *L. rubicunda* in unserer Studie nur bedingt vergleichen. So konnte zum Verhalten im Landhabitat (Jagen, Ruhen, Thermoregulation) von *L. rubicunda* weit mehr in Erfahrung gebracht werden als von *L. pectoralis*. Dies hängt auch damit zusammen, dass Letztere zumindest im Schweizer Mittelland immer nur in geringer Abundanz auftritt und die Tiere sich abseits der Gewässer verstreuen; sie werden deshalb leicht übersehen. *L. rubicunda* ist in ihrem Landhabitat vor allem bei Kälte stark bodenorientiert; das gilt nicht nur für juvenile, sondern auch für adulte Tiere. Im Gegensatz dazu dürfte sich *L. pectoralis* zumindest bei der Nahrungssuche kaum in Bodennähe aufhalten, denn es gibt keine diesbezüglichen Beobachtungen. Auch konnte nicht festgestellt werden, dass *L. pectoralis*-Individuen in der frühen Imaginalphase zum Nächtigen oder Überdauern von Schlechtwetterphasen die Flügel dorsal falteten. Im Verhaltensrepertoire zur Optimierung der Sonneneinstrahlung bei Kälte und auch beim Vermeiden der Sonne bei Hitze offenbart sich jedoch eine weitgehende Übereinstimmung.



Abbildung 16: Hitze-Obeliskenhaltung von *Leucorrhinia rubicunda* am Wasser und während der terrestrischen Ansitzjagd. (a) Matures Männchen über dem Wasser, 09.05.2018, $T_a = 29^\circ\text{C}$, T_{be} nicht gemessen; (b) juveniles Männchen zwischen Nahrungsflügen am Bodensitzend, 25.06.2018 mittags, $T_a = 22^\circ\text{C}$, T_{be} auf $\geq 30^\circ\text{C}$ geschätzt. – **Figure 16.** Heat obelisk posture of perching and foraging *L. rubicunda*. (a) Mature male on the perch above water, 09-v-2018, $T_a = 29^\circ\text{C}$, T_{be} not measured; (b) juvenile male perching on the ground between foraging flights, 25-vi-2018 at noon, $T_a = 22^\circ\text{C}$, estimated $T_{be} \geq 30^\circ\text{C}$. Photos: AB

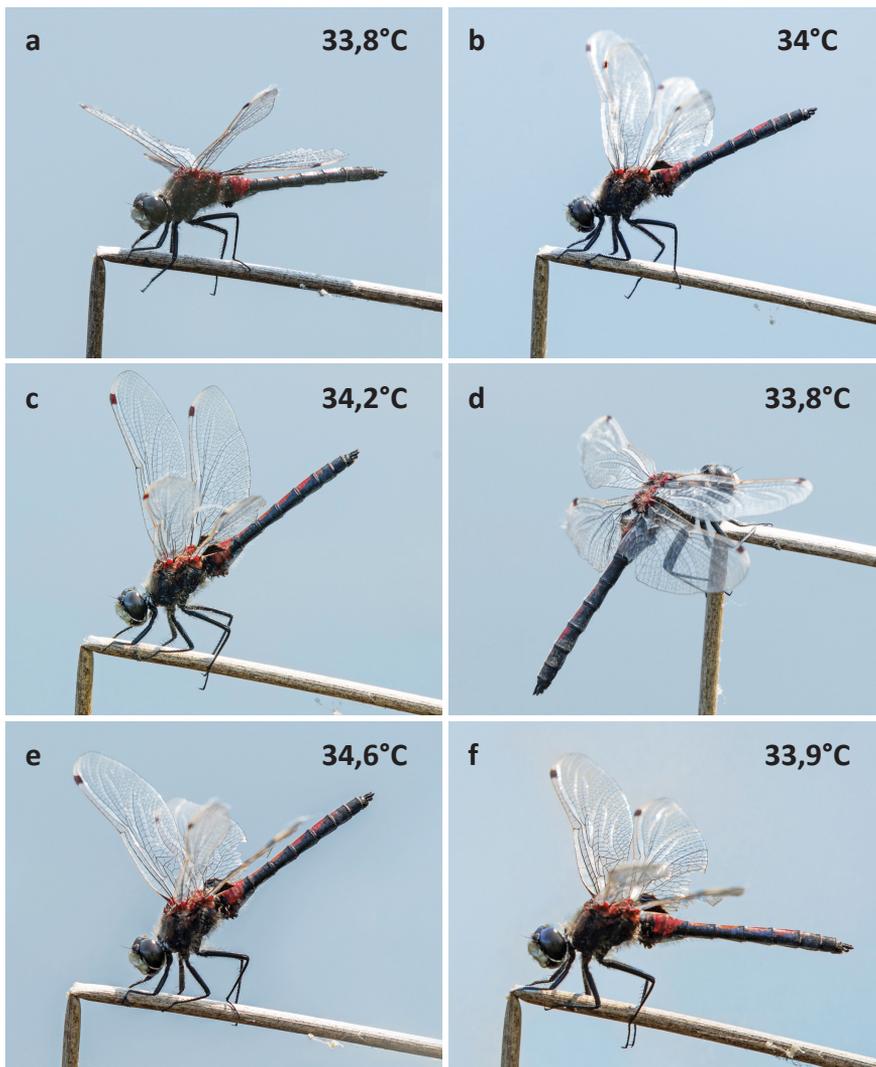


Abbildung 17: Sechs verschiedene Sitzpositionen eines Männchens von *Leucorrhinia rubicunda* aus einer 15-minütigen Dokumentations-Sequenz am Wasser. (a–c, e) Obeliskenhaltung: je heißer, desto ausgeprägter; (d, f) Einfluss von Windböen auf die Stabilität der Obeliskenhaltung bis hin zur Aufgabe dieser Stellung, 29.05.2018, $T_a = 27^\circ\text{C}$, T_{be} siehe Abbildungen. – **Figure 17.** Six different body postures of a perching male of *L. rubicunda* from a 15-minute documentation sequence. (a–c, e) Obelisk posture: the hotter, the more distinct; (d, f) impact of wind gusts on the stability of obelisk posture, ranging to its interruption, 29-v-2018, $T_a = 27^\circ\text{C}$, T_{be} see Figures. Photos: AB

Mindesttemperaturen beim Abflug

Ein Unterschied zwischen den hier untersuchten *Leucorrhinia*-Arten ist ihre Phänologie. In Niedersachsen, wo beide Arten vorkommen, schlüpft *L. rubicunda* im Mittel 14 Tage früher als *L. pectoralis* (Datenbank der AG Libellen in Niedersachsen und Bremen; K. Baumann pers. Mitt.). *L. rubicunda* fliegt demnach bereits im April und muss die dann regelmäßig auftretenden Schlechtwetterphasen überstehen. So erfolgen Schlupf und Jungfernflug auch an Tagen, an denen die maximale T_a deutlich unter 10°C bleibt (z.B. am 24.04.2016 bei $T_a = 6^\circ\text{C}$; AB). Besonders drastisch verlief die frühe Emergenzphase im Jahr 2017: Die ersten geschlüpften Individuen wurden am 9. April gesehen, einem warmen, sonnigen Tag, an dem T_a 20°C erreichte. Am nächsten Tag begann eine Schlechtwetterphase über mehrere Tage, bei der die Höchsttemperaturen nur noch Werte von $7\text{--}11^\circ\text{C}$ erreichten und keine weitere Emergenz mehr beobachtet wurde. Erst am 20. April besserte sich das Wetter wieder. An diesem sonnigen Tag setzte die Emergenz erneut ein, außerdem wurde ein ausgefärbtes Männchen am Wasser gesehen (RJ). Die Tatsache, dass dieses Männchen trotz der Kälte in den vergangenen elf Tagen zur Geschlechtsreife gelangte, verleitet zur Vermutung, *L. rubicunda* sei deshalb kälteresistenter als später schlüpfende Arten (z.B. *L. pectoralis*), weil sie mit einer besonderen Veranlagung trotz niedriger T_a flugfähig sein kann. Diese Hypothese erwies sich als falsch, wie unsere Messungen zur minimalen Flugtemperatur (MFT) zeigen. In Wahrheit sind es die Sonnenstunden, die den jungen Libellen in der kalten Phase das Überleben ermöglichen: Die Jungtiere sind in der Lage, durch angepasstes Verhalten die dabei angebotene Wärmeenergie optimal zu nutzen und sich soweit aufzuwärmen, dass sie zumindest zeitweise jagen, fliehen und dispergieren können (s.u.).

Die vorgenannten Beobachtungen bestätigen die mangelnde Eignung von T_a für die Beurteilung von Flugaktivität, weil sie den Effekt des thermoadaptiven Verhaltens der Libellen nicht berücksichtigt. Dieser Effekt wird bei der Beurteilung von Libellenaktivitäten vielfach unterschätzt. Ohne Zweifel sind Libellen ‚Sonnentiere‘, die in der gemäßigten Klimazone nur bei warmen und schönen Wetterbedingungen am Wasser zu finden sind – egal, ob man T_a nun im Schatten (z.B. MOORE 1953) oder in der Sonne misst (z.B. HILFERT-RÜPPELL 1998). Es ist aber ein weitverbreiteter Fehler, Libellenaktivitäten unter kalten Bedingungen auszuschließen. So wurde beispielsweise erst jüngst demonstriert, dass die allgemein als ‚Spätaufsteher‘ beurteilte *Aeshna viridis*, lange bevor sie am Fortpflanzungsgewässer auftaucht, bereits im Morgengrauen den wichtigsten Teil ihrer Paarungsaktivitäten hinter sich gebracht hat. Dabei nehmen die Weibchen suchenden Männchen eine T_a von 7°C , Nebel und Tau in Kauf, wenn sie die dichte Vegetation am Rendezvousplatz fliegend durchkämmen (BORKENSTEIN et al. 2016).

Entscheidend für die Flugbereitschaft der Libellen ist ihre Thoraxwärme (T_{th}), die in der Odonatologie mit einer experimentell-invasiven Standardmethode nach MAY (1976) gemessen wird. Wir haben auf den damit verbundenen Eingriff verzichtet und stattdessen T_{be} bevorzugt, die im Feld ohne Beeinflussung des Libellenverhaltens ermittelt werden kann. Unsere Messergebnisse zur MFT in ei-

ner Situation ohne direkte Sonnenstrahlung demonstrieren die Unfähigkeit von *L. rubicunda*, bei einer T_{be} unterhalb 16°C spontan abzufliegen. Der Spontanabflug setzt vermutlich auch eine ausreichende Helligkeit voraus und wird bei plötzlicher Beeinflussung durch direkte Sonnenstrahlung umgehend beschleunigt.

Obwohl die Lufttemperatur bei der morgendlichen Ankunft der ersten Männchen am Fortpflanzungsgewässer aus den oben geschilderten Gründen nur näherungsweise als MFT gedeutet werden kann, fügen sich unsere Beobachtungen an *L. pectoralis* gut in die Messwertreihe von SFORMO & DOAK (2006) ein. Die T_a betrug bei Ankunft der ersten Männchen von *L. pectoralis* mindestens 15°C, meist zwischen 17 und 18°C. Damit war die Art vor *L. quadrimaculata*, *C. aenea* und *Brachytron pratense* aktiv. Für eine optimale Aktivität liegen T_{th} und damit auch T_{be} und T_a sicher höher. Dies zeigte sich auch dadurch, dass sich die Tiere nach ihrer Ankunft am Gewässer weiter aufwärmten. Vermutlich ist *L. rubicunda* noch besser als *L. pectoralis* in der Lage, mit kühlen Temperaturen umzugehen, denn die Männchen besetzten schon bei einer morgendlichen T_a von rund 14°C ihre Sitzwarten am Wasser.

Bei drei syntopen *Leucorrhinia*-Arten in Alaska (*L. borealis*, *L. hudsonica* und *L. proxima*), die als Einheit unter *Leucorrhinia* spp. untersucht wurden, fanden SFORMO & DOAK (2006) mit der T_{th} -Standardmethode (vgl. MAY 1976) eine MFT von rund 18°C, was sich in der gleichen Größenordnung wie unsere Messungen bewegt. Andere Percher, wie *Sympetrum danae* und *Libellula quadrimaculata*, benötigten 14 bzw. 21°C, die endothermen Flier *Cordulia shurtleffii* und *Aeshna interrupta* 21 bzw. 22°C (SFORMO & DOAK 2006). Was durch die niedrigere MFT der Spätsommerart *S. danae* bereits angedeutet wird, findet bei herbstaktiven Arten der kühl-gemäßigten Zone in der Paläarktis weitere Bestätigung: Deren MFT liegt deutlich unter der von *L. rubicunda*. Beim rein heliothermen *Chalcolestes viridis* z.B. wurde bei geschlossener Wolkendecke und 9°C ein erfolgreicher Spontanstart beobachtet (BORKENSTEIN & JÖDICKE 2017), während *Sympetrum striolatum* noch bei T_a von 3,9°C und Bodenfrost flugaktiv war, sich aber vorher in der Sonne und durch Flügelschwirren aufwärmen konnte (11.11.2016; AB). Für das ostpaläarktische *Sympetrum frequens* ermittelte ISHIZAWA (1998) eine MFT von rund 15°C.

Aufwärmen durch Flügelflattern und -schwirren

Gewöhnlich sind es Flier, die Flügelschwirren zur Aufwärmung der Flugmuskulatur anwenden, eindrucklich zum Beispiel beim Massenschlupf von *Anax imperator* vor dem Jungfernflug (z.B. CORBET 1957, 1962: plate iv). Von den Perchern wird Aufwärmen der Flugmuskulatur durch Flügelschüttern nur ausnahmsweise und meist von tropischen Arten erwähnt: z.B. von *Orthetrum caffrum* (MCGEOCH & SAMWAYS 1991) oder von *Micrathyria atra* (WORTHEN 2016). Unter den paläarktischen Perchern der kühl-gemäßigten Zone gelten die Libelluliden *Sympetrum depressiusculum* (z.B. MILLER et al. 1984), *S. frequens* (ISHIZAWA 1998) und *S. striolatum* (MOORE 1953; STERNBERG 1990) als Ausnahmen, die sich durch Arbeit der Flugmuskulatur aufwärmen können. SFORMO & DOAK (2006) erwähnen hingegen

ausdrücklich, dass Flügelschwirren bei Libelluliden allgemein nicht vorkommt (siehe auch HEINRICH & CASEY 1978, HEINRICH 1993). Im Gegensatz dazu haben wir dies bei einigen Libellulidae-Arten, z.B. auch bei beiden hier untersuchten *Leucorrhinia*-Arten, beobachtet, allerdings nur selten. Auffallend sind unsere Daten von flatternden *L. rubicunda*-Männchen beim Aufwärmen an Baumstämmen in der frühen Morgensonne. Diese Aufwärmplätze werden von den in den Baumkronen übernachtenden Tieren gezielt angefliegen. Dazu muss vorher schon eine Erwärmung am Schlafplatz stattgefunden haben, die den Abflug ermöglicht. Wir vermuten, dass hierbei Flügelschwirren regelmäßig eingesetzt wird, was aber durch die für unsere Augen kryptische Übernachtung bisher übersehen blieb. Dieser Aspekt soll an anderer Stelle unter Berücksichtigung weiterer Fakten zum Flügelschwirren heimischer Libelluliden vertieft werden.

Struktur- und Thermomosaik im Lebensraum

Im Fortpflanzungshabitat, d.h. über der Wasserfläche sowie am Ufer und in dessen Nähe, lässt sich das thermoregulatorische Verhalten beider Arten gut beobachten. Dabei zeigt sich, dass Sitzplatzwahl und Körperhaltung stark vom Thermomosaik des land- und wasserseitigen Habitats beeinflusst ist; zwischen den verschiedenen Strukturelementen gibt es enorme Temperaturunterschiede. Je nach Situation und Tageszeit werden die Strukturelemente entweder zur Aufwärmung oder als Aussichtswarte benutzt. Wird es hier gelegentlich zu heiß, erfolgt die Feinregulierung der Temperatur durch Körperhaltung. Über eine ähnlich kleinräumige Thermallandschaft mit ihrer Libellenfauna in einem Botanischen Garten Südafrikas berichten MCGEOCH & SAMWAYS (1991). Im Fokus steht dabei die Aufwärmung auf verschiedenen Substraten; Hitzevermeidung durch Obeliskenhaltung u.ä. wird nicht erwähnt, obwohl T_a während drei Wochen $30,7 \pm 2,1^\circ\text{C}$ betrug und die in dieser Studie häufigste Art, *Trithemis arteriosa*, oft obeliskiert (RJ, HW pers. Beob.).

Auch das Reifungshabitat von *L. rubicunda* hat sich als Thermomosaik erwiesen. Vielfache Messungen haben gezeigt, dass die Jungtiere stets aktiv solche Stellen aussuchen, wo sie das optimale Faktorengefüge aus Sonnenstrahlung und Wind finden. Bei Kälte handelt es sich um sonnenexponierte und gleichzeitig windgeschützte Plätze, deren lokale Temperatur in der Regel die T_a erheblich übertrifft. Dabei spielt das vorjährige Pfeifengras, das dem Boden aufliegt und aufgrund seiner Helligkeit die Sonne stark reflektiert, als Sitzsubstrat eine besondere Rolle. Bei Wärme sitzen die Jungtiere höher in der Vegetation, nehmen somit Wind in Kauf, bleiben aber sonnenexponiert. In dieser Situation unterscheiden sich T_a und T_{be} nur wenig.

Aufwärmen im Sonnenlicht

Bei T_a unter 20°C zeigen beide Arten typisches heliothermes Verhalten sowohl durch die Wahl des Sitzplatzes als auch durch Körperstellung. Dabei nutzen sie die direkte Strahlungsenergie der Sonne sowie die indirekte, von der Sitzunter-

lage abgestrahlte Wärme (Albedo), teilweise auch die Wärmezufuhr durch Konduktion über direkten Kontakt des Körpers, insbesondere des Thorax, mit dem aufgewärmten Substrat. Auf die Unterlage gepresste Flügel halten die Wärme zusätzlich zurück. Bei Wind suchen sie im Landschafts-Thermomosaik bodennahe, geschützte Mikrohabitate auf, was namentlich für *L. rubicunda* zutrifft. Helle, das Licht reflektierende Unterlagen werden bevorzugt. Bei flacher Sonneneinstrahlung setzen sie sich bevorzugt flach und in senkrechter Haltung an die besonnte Rinde senkrechter Baumstämme. Dabei exponieren sie ihre dorsale oder dorso-laterale Körperseite voll der Sonne, wie dies von anderen Libelluliden, z.B. von *Sympetrum* spp. und *Orthetrum* spp., im Landhabitat auch am Boden bekannt ist (z.B. WILDERMUTH & MARTENS 2019: 694, 701, 720, 779, 788). Das von uns festgestellte Aufwärmverhalten beider *Leucorhinia*-Arten entspricht mit der dorsalexponierten Aufwärmhaltung dem generellen Muster ektothermer Percher (CORBET 1999: 285 ff.). Das gilt auch für die gelegentlich gesehenen jungen Individuen von *L. rubicunda*, die sich beim Aufwärmen frontal zur Sonne ausrichten und dabei das Abdomen anheben, um es der Strahlung auszusetzen (Abb. 12). Vermutlich lag es am hohen Sonnenstand, dass die von uns beobachteten, am Boden sitzenden Jungtiere ihre Abdomina nicht so steil wie bei der typischen Obeliskenhaltung aufstellten. Aufwärm-Obeliskenhaltungen sind in der Literatur nur selten erwähnt und dargestellt (z.B. bei ROBERT 1959: Tf. 41 S. 304 *Sympetrum striolatum*; MAY 1976: *Pachydiplax longipennis*; ROWE & WINTERBOURN 1981: *Diplacodes bipunctata*; DELL'ANNA et al. 1990: *Trithemis annulata*). Trotzdem scheint es, dass – zumindest unter bestimmten Voraussetzungen – die Aufwärm-Obeliskenhaltung zum normalen thermoregulatorischen Verhalten einiger Percher gehört. So wurden in einer Sandheide an der Küste im mittleren Finnland (64°N), in der die Libellen aufgrund des Mangels an senkrechten Substratstrukturen viel auf dem Boden saßen, bevorzugt bei flachem Sonnenstand die Abdomina aufgestellt, um die Sonnenstrahlung zu maximieren; betroffen waren neben *L. rubicunda* auch *L. dubia*, *Sympetrum danae* und *S. flaveolum* (A. Schröter pers. Mitt.).

Verhalten in der Sonne bei Wärme

Im Temperaturfenster zwischen 20°C und 30°C sind beide Arten besonders flugaktiv; die Männchen fliegen von der Warte oft auf zu kurzen Patrouillenflügen und zur Verfolgung von Rivalen. Am Rand des Gewässers oder auch darüber sitzen die fortpflanzungsmotivierten Männchen meist auf erhöhten Warten mit Blick aufs Wasser. Dabei halten sie ihren Körper waagrecht oder schief mit unterschiedlicher Exposition zur Sonne. Mittels Feinregulierung der Körperachsen, Flügelstellung und Beinhaltung können sie sich je nach T_a weiter aufwärmen, T_{th} beibehalten oder erhöhen. Auch die Höhe der Warte ist von Bedeutung. Von manchen Libellenarten ist bekannt, dass die Wahl der Sitzplatzhöhe u.a. der Thermoregulation dient (MILLER 1964; MAY 1976; KRÜNER 1977). Im terrestrischen Lebensraum entfällt bei Jungtieren und Alttieren von *L. rubicunda* innerhalb des genannten Temperaturfensters die bei Kälte obligatorische Körperausrichtung

zur Sonne; im ‚Wohlfühlbereich‘ kann jede Körperstellung eingenommen werden. Die Bodenbindung, die für Kälte so typisch ist, wird mit steigender T_a zunehmend aufgegeben. Dann setzen sich die Tiere so hoch in die Bodenvegetation, dass der Wind für einen Wärmeausgleich sorgen kann.

Sonnenvermeidung bei Hitze

Bei $T_a > 30^\circ\text{C}$ und gleichzeitig starker Sonneneinstrahlung geraten die territorialen Männchen in einen Zielkonflikt [trade-off]: Einerseits sollten sie an optimal exponierter Stelle des Fortpflanzungsgewässers auf ihrer Sitzwarte verharren, von wo aus sie ankommende Rivalen oder Weibchen erblicken und anfliegen können. Andererseits sollten sie sich in den Schatten zurückziehen, um Überhitzung zu vermeiden. Ausharren auf der Warte wird bis zu einem gewissen Grad möglich durch Anpassungen in der Sitzhaltung, dies durch zwei alternative Möglichkeiten:

(1) Die Libelle richtet den gestreckten Körper kopfvoran zur Sonne, nimmt somit die frontalexponierte Hitzehaltung ein. Die Einstrahlung beschränkt sich so im Minimalfall auf das Gesicht, den vorderen Pterothorax und die Flügelkanten. Durch Drehung des Körpers in der Längsachse gelangt dieser zudem in den Schatten des senkrechten Sitzsubstrats.

(2) Die Libelle richtet die Abdomenspitze zur Sonne und nimmt die für viele Percher typische Hitze-Obeliskenhaltung ein (CORBET 1962: 131). Damit reduziert sich die bestrahlte Körperfläche deutlich; der Körperschatten ist dann mehr als halbiert (MAY 1978). Beide beobachteten *Leucorrhinia*-Arten sind zudem in der Lage, nach der Landung auf einer Warte die direkt Eintreffende und vom Sitzsubstrat reflektierte Strahlungsenergie durch Feinkorrekturen der Körperhaltung zu regulieren. Dabei kann sich der Körper durch Drehung um alle drei Raumachsen anpassen, zumeist um die vertikale oder laterale Körperachse, d.h. in der Sagittal- und in der Frontalebene. Abdomen, Flügel und Beine – alle mit dem Thorax gelenkig verbunden – sind außerdem einzeln ausrichtbar.

Obeliskenhaltung ist bei Gomphiden und Libelluliden verbreitet, meist aber nur von Sommer-Arten bekannt und wird bei einer T_a von 30°C oder mehr eingenommen. Zwar existieren zahlreiche Abbildungen von obeliskierenden Libellen in Büchern (z.B. CORBET 1962: 131; BOUDOT et al. 2017: 352, 382, 410), gelegentlich auch auf deren Umschlag (z.B. SUHLING & MARTENS 2007; SAMWAYS 2008), genauer untersucht wurde dieses Verhalten im Detail noch kaum, obwohl bereits CORBET (1962: 129) darauf hinweist, dass durch sorgfältige Studien der Körperhaltung noch viel zum Thermalverhalten der Percher in Erfahrung gebracht werden kann. Wie unsere Beobachtungen zeigen, sind sogar Frühjahrsarten wie *Leucorrhinia rubicunda* und *L. pectoralis* in der Lage zu obeliskieren. Dies wird nur deshalb sehr selten beobachtet, weil zur Flugzeit dieser Arten Hitzetage Ausnahmen sind. Selbst im Hitzejahr 2018 verhielt es sich so, dass die sehr früh fliegende, eher nordisch verbreitete *L. rubicunda* in Nordwestdeutschland mehrmals, *L. pectoralis* mit der späteren Flugperiode in der Schweiz jedoch kein einziges Mal in Obeliskenhaltung angetroffen wurde. Die Ursache ist klar: Hitzetage gab es

in den nordwestdeutschen Mooren bereits Ende April, im Schweizer Mittelland hingegen erst im Juli, also nach der Flugperiode von *L. pectoralis*. Das Temperaturfenster für die Einnahme der Obeliskenhaltung könnte bei *L. pectoralis* etwas eher erreicht sein als bei *L. rubicunda*, was unsere Beobachtung an einem Gewässer mit syntopem Vorkommen beider Arten nahelegt.

Leucorrhinia-Männchen können zur Hitzevermeidung auch durch Sitzplatzwahl beitragen, indem sie höher gelegene Warten, z.B. die Spitze eines Totholz-zweigs oder eines abgebrochenen Schilfhalms, wählen. Wärme wird hier bereits bei leichtem Wind durch Konvektion abgeführt.

Die frontalexponierte Hitzehaltung bei gleichzeitiger Schattensuche hinter dem Sitzsubstrat, wie bei *L. pectoralis* beobachtet (Abb. 9d), wird von den *Leucorrhinia*-Arten vermutlich nur selten benutzt. Sie hat wohl den Nachteil, dass die Übersicht über das Gelände durch das Sitzsubstrat etwas behindert wird und der Start nicht sofort in alle Richtungen möglich ist. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass der große Gomphide *Hagenius brevistylus*, anders als z.B. die *Onychogomphus*-Arten, zur Hitzevermeidung nur diese Hitzehaltung einnimmt (TRACY et al. 1979), wie dies von uns auch bei allen europäischen *Libellula*-Arten beobachtet wurde.

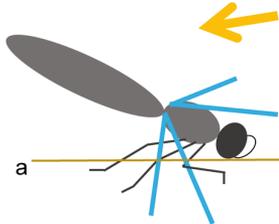
Rückzug in den Schatten oder Halbschatten von Gehölzen am Gewässer oder – häufiger – in den Wald haben wir ebenfalls regelmäßig bei Hitze beobachtet. Auch E.G. Schmidt (pers. Mitt.) berichtete, dass *L. pectoralis* an heißen Tagen über Mittag mit steilem Aufwärtsflug vom Gewässer verschwindet, um später hier wieder zu erscheinen. Wenn *Sympetrum frequens* die Obeliskenhaltung bei hohen T_a zur Hitzevermeidung nicht mehr reicht, suchen die Tiere den Waldschatten auf (ISHIZAWA 1998).

Im Zusammenhang mit der phänotypischen Thermoadaptation und deren Feinregulierung stellt sich die Frage, wie und mit welchen Sensoren Libellen die Temperatur messen. Von mehreren Großlibellenarten ist bekannt, dass sie in den Antennen Sinneszellen besitzen, die den Thermo- bzw. Hygro-Rezeptoren anderer Insekten gleichen (REBORA et al. 2008, 2009). Da die Percher beim Aufwärmen wie bei der Hitzevermeidung durch Sitzplatzwahl und durch Körperhaltung fein regulieren können, ist anzunehmen, dass auch andere Körperteile mit entsprechenden Sensillen ausgerüstet sind. Damit sind elektronenmikroskopische Studien und elektrophysiologische Experimente gefragt.

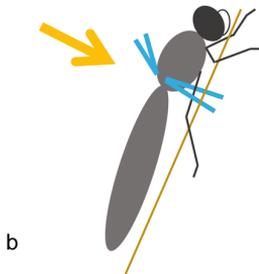
Eine weitere Frage ergibt sich im Hinblick auf die evolutive Entwicklung verhaltensgesteuerter Thermoregulation bei den untersuchten *Leucorrhinia*-Arten. Antworten darauf dürften allerdings nur spekulativen Charakter haben. Sowohl die Körperhaltungen zur Aufwärmung als auch diejenigen zur Hitzevermeidung der Männchen lassen immerhin die Hypothese zu, dass die Tiere bei Flugwetter dazu tendieren, sich am Gewässer möglichst täglich an einer besonders günstigen Stelle und auch möglichst lange aufzuhalten. Damit erhöht sich ihre Fortpflanzungschance. Bei starker Einstrahlung besteht jedoch die Gefahr von Überhitzung und damit von Hitzestarre und Tod. Mit dem Wechsel von der ‚normalen‘ hori-

Wärme gewinnen

Flache Sonneneinstrahlung



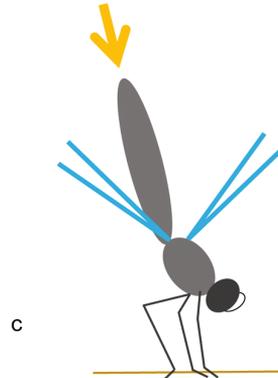
Aufwärm-Obeliskenhaltung
Frontale Sonnenzuwendung
Körperlängsachse ca. 30–45°
zur Einstrahlung



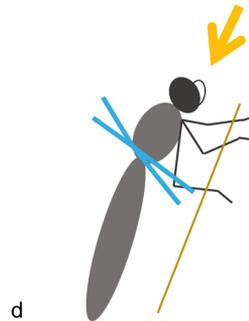
Dorsalexponierte Aufwärmhaltung
Dorsale Sonnenzuwendung
Körperlängsachse 90°
zur Einstrahlung

Hitze vermeiden

Steile Sonneneinstrahlung



Hitze-Obeliskenhaltung
Kaudale Sonnenzuwendung
Körperlängsachse ca. 0–30°
zur Einstrahlung



Frontalexponierte Hitzehaltung
Frontale Sonnenzuwendung
Körperlängsachse 0°
zur Einstrahlung

Abbildung 18: Generalisiertes Schema der Körperhaltung von Leucorrhinien zum Wärmegewinn (links) bei flacher Sonneneinstrahlung und zur Hitzevermeidung (rechts) bei steiler Sonneneinstrahlung. – **Figure 18.** Generalised pattern of warm-up postures at flat-angle insolation (left) and of heat avoidance at high-angle insolation (right) in *Leucorrhinia* spp. (a) Warm-up obelisk posture: frontal facing to sun, longitudinal body axis ca 30–45° to insolation; (b) dorsally exposed warm-up posture: dorsal facing to sun, longitudinal body axis ca 90° to insolation; (c) heat obelisk posture: caudal facing to sun, longitudinal body axis ca 0–30° to insolation; (d) sun-facing heat posture: frontal facing to sun, longitudinal axis 0° to insolation.

zontalen bis schiefen Körperhaltung zur Obeliskenhaltung oder zur frontalexponierten Hitzehaltung verschiebt sich bei diesem trade-off zwischen ‚bleiben‘ und ‚wegfliegen‘ das Gleichgewicht zu Gunsten von ‚bleiben‘, was einen Fitnessvorteil zur Folge hat. Ähnliches gilt für das verhaltensgesteuerte frühmorgendliche Aufwärmen in Kombination mit der Wahl des Sitzsubstrats. Je früher die minimale Flugtemperatur erreicht ist, desto länger kann das Zeitfenster für Fortpflanzungsaktivitäten genutzt werden.

Ausblick

Unsere Beobachtungen an zwei *Leucorrhinia*-Arten haben gezeigt, dass diese über ein weitgehend ähnliches thermoregulatorisches Verhaltensrepertoire verfügen. Es umfasst vor allem die Aspekte einer gezielten Sitzplatzwahl sowie der Einnahme von bestimmten Körperhaltungen, um entweder Wärme aufzunehmen oder aber Hitze zu vermeiden. Von den vier in Abbildung 18 dargestellten Haltungen, die wir als *Leucorrhinia*-typisch einschätzen und die darüber hinaus generell für viele Percher charakteristisch sein könnten (s. Review in CORBET 1999: 285–291), nehmen beide Arten beide Hitzehaltungen ein. Zur Wärmeaufnahme dient beiden Arten typischerweise die dorsalexponierte Aufwärmhaltung, während der Aufwärm-Obelisk lediglich bei *L. rubicunda* und nur selten zu beobachten ist; vermutlich erweist sich dieser in den gemäßigten Breiten besonders morgens und abends, bei flacher Sonneneinstrahlung, als vorteilhaft (A. Schröter pers. Mitt.). Unsere unsystematischen Beobachtungen an anderen westpaläarktischen *Leucorrhinia*-Arten – beispielsweise der Obeliskenhaltung bei *L. albifrons*, *L. caudalis* und *L. dubia* – lassen vermuten, dass die hier beschriebenen Formen verhaltensgesteuerter Thermoregulation bei allen Arten der Gattung, und damit auch bei den nearktischen Vertretern, weit verbreitet ist. Gestützt wird diese Annahme durch ergänzende Beobachtungen an *Leucorrhinia* von A. Schröter (pers. Mitt.) in Russland und Fennoskandinavien. Den hohen adaptiven Wert verhaltensgesteuerter Thermoregulation nutzen zweifellos auch andere Libelluliden mit den gleichen Mitteln. Allein bei Betrachtung des Hitzeobelisken erscheint es wahrscheinlich, dass sämtliche Vertreter der Gattung *Sympetrum* diese Haltung ebenfalls beherrschen. Vermutlich gibt es aber auch einige Arten der Libellulidae, z.B. *Libellula depressa*, bei welchen die Obeliskenhaltung nicht zum Verhaltensrepertoire gehört. Es gilt also, hier in Zukunft genau hinzusehen.

Dank

Wir bedanken uns bei Rüdiger Mauersberger für hilfreiche Hinweise zum Manuskript, bei Asmus Schröter für anregende Diskussionen zum Thema und für konstruktive Vorschläge zur Verbesserung dieses Beitrags, sowie bei Birgit Rödder für ihre Bemühungen um das sorgfältige, ansprechende Layout mit den zahlreichen Abbildungen.

Literatur

- BORKENSTEIN A. & R. JÖDICKE (2017) *Chalcolestes viridis* im Raureif. *Mitteilungen der AG Libellen in Niedersachsen und Bremen* 3: 12–16
- BORKENSTEIN A., A. SCHRÖTER & R. JÖDICKE (2016) *Aeshna viridis* is an early bird – matutinal matings in a crepuscular species (Odonata: Aeshnidae). *Odonatologica* 45: 37–56
- BOUDOT J.-P., D. GRAND, H. WILDERMUTH & C. MONNERAT (2017) Les Libellules de France, Belgique et Suisse. Biotope, Mèze
- CORBET P.S. (1957) The life history of the Emperor Dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). Blackwell Scientific Publications, Oxford
- CORBET P.S. (1962) A biology of dragonflies. Witherby, London
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Cornell University Press, Ithaca, NY
- CORBET P.S. & M.L. MAY (2008) Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A reappraisal. *International Journal of Odonatology* 11: 151–171
- DELL'ANNA L., C. UTZERI & C. BELFIORE (1990) Perching behaviour in *Trithemis annulata* (Pal. de Beauv.) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 19: 375–380
- HEINRICH B. (1993) The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation. Springer-Verlag, Berlin
- HEINRICH B. & T.M. CASEY (1978) Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. *Journal of Experimental Biology* 18: 1–10
- HILFERT-RÜPPELL D. (1998) Temperature dependence of flight activity of Odonata by ponds. *Odonatologica* 27: 45–59
- ISHIZAWA N. (1998) Thermoregulation in *Sympetrum frequens* (Selys), with notes on other *Sympetrum* species (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 27: 317–334
- KALKMAN V.J. & M. LOHR (2015) *Leucorrhinia rubicunda* (Linnaeus, 1758). In: BOUDOT J.-P. & V.J. KALKMAN (eds), Atlas of the European dragonflies and damselflies. 265–267. KNNV publishing, The Netherlands
- KALKMAN V.J. & R. MAUERSBERGER (2015) *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825). In: BOUDOT J.-P. & V.J. KALKMAN (eds), Atlas of the European dragonflies and damselflies. 264–265. KNNV publishing, The Netherlands
- KRÜNER U. (1977) Revier- und Fortpflanzungsverhalten von *Orthetrum cancellatum* (Linnaeus) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 6: 263–270
- MAY M.L. (1976) Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Anisoptera). *Ecological Monographs* 46: 1–46
- MAY M.L. (1977) Thermoregulation and reproductive behavior in tropical dragonflies of the genus *Micrathyria*. *Ecology* 58: 787–798
- MAY M.L. (1978) Thermal adaptations of dragonflies. *Odonatologica* 7: 24–47
- MAY M.L. (1979) Thermal adaptation in dragonflies, revisited. *Advances in Odonatology* 5: 71–88
- MAY M.L. (1998) Body temperature regulation in a late-season dragonfly, *Sympetrum vicinum* (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology* 1: 1–13
- MAY M.L. (2017) Body temperature regulation in the dragonfly, *Arigomphus villosipes* (Odonata: Anisoptera: Gomphidae). *International Journal of Odonatology* 20: 151–163
- MCGEOCH M.A. & M.J. SAMWAYS (1991) Dragonflies and thermal landscape: implications for their conservation. *Odonatologica* 20: 303–320

- MILLER P.L. (1964) Notes on *Ictinogomphus ferox* Rambur (Odonata, Gomphidae). *The Entomologist* 97: 52–66
- MILLER A.K., P.L. MILLER & M.T. SIVA-JOTHY (1984) Precopulatory guarding and other aspects of reproductive behaviour in *Sympetrum depressiusculum* (Selys) at rice fields in southern France (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 13: 407–414
- MOORE N.W. (1953) Population density in adult dragonflies (Odonata – Anisoptera). *Journal of Animal Ecology* 22: 344–359
- REBORA M., S. PIERSANTI & E. GAINO (2008) The antennal sensilla of the adult of *Libellula depressa* (Odonata: Libellulidae). *Arthropod Structure & Development* 37: 504–510
- REBORA M., S. PIERSANTI & E. GAINO (2009) Comparative investigation of the antennal sensilla in adult Anisoptera. *Odonatologica* 38: 329–340
- ROBERT P.-A. (1959) Die Libellen (Odonata). Kümmerly & Frey, Bern
- ROWE R.J. & M.J. WINTERBOURN (1981) Observations on the body temperature and temperature associated behaviour of three New Zealand dragonflies (Odonata). *Mauri Ora* 9: 15–23
- SAMWAYS M.J. (2008) Dragonflies and damselflies of South Africa. Pensoft, Sofia - Moscow
- SFORMO T. & P. DOAK (2006) Thermal ecology of Interior Alaska dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Functional Ecology* 20: 114–123
- SUHLING F. & A. MARTENS (2007) Dragonflies and damselflies of Namibia. Gamsberg Macmillan, Windhoek
- STERNBERG K. (1990) Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung. Dissertation, Universität Freiburg
- TRACY C.R., B.J. TRACY & D.S. DOBKIN (1979) The role of postering in behavioural thermoregulation by Black Dragons (*Hagenius brevistylus* Selys; Odonata). *Physiological Zoology* 52: 564–571
- WILDERMUTH H. (1980) Die Libellen der Drumlinlandschaft im Zürcher Oberland. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 125: 201–237
- WILDERMUTH H. (2001) Das Rotationsmodell zur Pflege kleiner Moorgewässer. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 33: 269–273
- WILDERMUTH H. (2007) *Leucorrhinia pectoralis* in der Schweiz – aktuelle Situation, Rückblick und Ausblick (Odonata: Libellulidae). *Libellula* 26: 59–76
- WILDERMUTH H. (2008) Konstanz und Dynamik der Libellenfauna in der Drumlinlandschaft Zürcher Oberland – Rückblick auf 35 Jahre Monitoring. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 153: 57–66
- WILDERMUTH H. (2009) Season and temperature dependent location of mating territories in *Somatochlora flavomaculata* in a heterogeneous environment (Odonata: Corduliidae). *International Journal of Odonatology* 12: 181–193
- WILDERMUTH H. (2016): Auswirkungen der Hochmoorregeneration auf die Libellenfauna (Odonata) des Torfriedens Pfäffikon (ZH). *Entomo Helvetica* 9: 41–51
- WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2019) Die Libellen Europas. Quelle & Meyer, Wiebelsheim
- WORTHEN W.B. (2016) Observation of wing-whirring behavior in a tropical dragonfly, *Micrathyrja atra* (Odonata: Libellulidae). *Notulae odonatologicae* 8: 261–265

Manuskripteingang: 27. September 2018