

Männchenabwehr und Männchenauswahl (female choice) bei Weibchen von *Libellula quadrimaculata* (Odonata: Libellulidae)

Georg Rüppell und Dagmar Hilfert-Rüppell

An der Wasserfurche 32, D-38162 Cremlingen, g.rueppell@freenet.de

Hansruedi Wildermuth zum 80. Geburtstag gewidmet. Seine fachliche Kompetenz und tiefe Menschlichkeit sind uns immer das größte Vorbild.

Abstract

Male repelling and female choice of females of *Libellula quadrimaculata* (Odonata: Libellulidae) – By means of slow motion videos new behaviour can be discovered. Examples therefore were analysed: refusal of males by females of *Libellula quadrimaculata* by flying loops and active female choice. In the latter case a female was pursued by three males. A small male was always close to the female, who suddenly slowed down and hit the small candidate with its wings. Immediately after that she accelerated. By this a gap developed enabling a larger male to proceed and to grasp the female. This is the first time details of female choice in Anisoptera were analysed.

Zusammenfassung

Zeitlupenaufnahmen können helfen, noch unbekanntes Verhalten zu entdecken: Es werden Beispiele der Abwehr männlicher Bewerber durch Weibchen von *Libellula quadrimaculata* vorgestellt. Außerdem wird ein Fall von Partnerwahl analysiert. Ein Weibchen, das von drei Männchen verfolgt wurde, vermied ein kleines und akzeptierte ein größeres Männchen durch eine aktive Verhaltensänderung. Es verlangsamte plötzlich den Flug und schlug den kleinen Bewerber mit den Flügeln, um danach sofort wieder zu beschleunigen. Dadurch gewann es Abstand und ermöglichte einem größeren, dicht dahinter fliegendem Männchen, sich zu nähern und das Weibchen zu ergreifen. Es konnte zum ersten Mal der Bewegungsablauf von „female choice“ bei Großlibellen analysiert werden.

Einleitung

Das Erfassen schnellster Bewegungsvorgänge gelingt nur mit Zeitlupenaufnahmen. So sind viele unbekannte Flug- (RÜPPELL 1985, 1989a; BOMPHREY et al.

2016; RÜPPEL & HILFERT-RÜPPEL 2019) und Verhaltensweisen (GÜNTHER et al. 2014; GÜNTHER 2015, 2019, 2020; RÜPPEL et al. 2005, 2020; SCHNEIDER & WILDERMUTH 2019; WILDERMUTH & SCHNEIDER 2020) von Libellen erst mit dieser Methode entdeckt worden.

Besonders das Fortpflanzungsgeschehen der Libellen läuft sehr schnell ab. Hier interessiert seit langem das ausgeprägte Konkurrenzverhalten der Männchen und das Reagieren der Weibchen darauf (CORBET 1999: 428–453). Dieses Verhalten ist bei Prachtlibellen besonders auffällig und langsam und seine Analyse konnte deshalb auch schon viele wichtige Ergebnisse zur Verhaltensökologie und Evolutionsbiologie der Libellen beitragen (PAJUNEN 1966; HEYMER 1972; WAAGE 1984; SIVA-JOTHY & HOOPER 1996; HILFERT-RÜPPEL & RÜPPEL 1997; CORDERO 1999; HILFERT-RÜPPEL 2004; CORDOBA-AGUILAR 2005).

Bei anderen Kleinlibellen und bei Großlibellen dagegen sind Einzelheiten der meist schnellen Interaktionen des Fortpflanzungsverhaltens weitgehend unbekannt. Deshalb sind auch anekdotische Filmanalysen wichtig, hier Lücken zu schließen. Filmaufnahmen sind auch deshalb besonders wertvoll, weil sie zu Dokumenten führen, die jederzeit auswertbar sind.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der ablehnenden Reaktion von Weibchen auf sich annähernde Männchen. Schon lange ist bekannt, dass Männchen so viele Paarungen wie möglich anstreben und dass paarungsbereite Weibchen dagegen ihre Partner aussuchen (CLUTTON-BROCK 2007). Weibchen müssen deshalb die allermeisten Bewerber ablehnen. Bei Libellen erfolgt dieses oft sehr schnell und aggressiv (RÜPPEL 1989b; RÜPPEL & HILFERT-RÜPPEL 2013, 2014). Wegfliegen, Wegstoßen, Wegbeißen, Festhalten am Substrat oder Sich-Fallen-Lassen und bewegungsloses Verharren (bei *Aeshna cyanea*, eigene Beobachtungen; WILDERMUTH et al. 2019) oder zur Eiablage Untertauchen (CORBET 1999: 30) sind einige dieser Vermeidungsverhaltensweisen.

In dieser Arbeit soll auf das Fliehen vor Männchen von *L. quadrimaculata*-Weibchen eingegangen werden, um dann ausführlicher einen Fall von Abweisen eines kleinen und Akzeptieren eines größeren Männchens zu schildern.

Methoden

Die filmischen Arbeiten wurden in den Jahren 2012 und 2013 bei warmen und sonnigen Wetter ($> 25^{\circ}\text{C}$) an einem Teich von $9 \times 4,5 \text{ m}$ östlich Braunschweig ($52,23^{\circ} \text{N}$, $10,71^{\circ} \text{O}$) durchgeführt.

Es kam eine Casio EX F1-Kamera (Casio, Tokio, Japan) zum Einsatz, die 300 und 600 Bilder/s aufnehmen kann. Gefilmt wurde, indem die Kamera auf den Bereich fokussiert wurde, in dem die Libellen meistens flogen. Dann wurde ausgelöst, wenn Libellen erschienen und die Kamera während der Aufnahme seitlich und nach vorn und hinten mit dem Flug der Libellen mitgeschwenkt. Die Einzelbilder wurden auf einem großen Bildschirm und dem Programm QuickTime (7.7.1, Apple) analysiert. Zum Feststellen der Geschwindigkeiten markierten wir auf

durchsichtiger Folie den Hintergrund und bestimmten die Länge der Bewegungen der Libelle bei gleichzeitigem Verschieben der Folie zu den immer gleichen Hintergrundstrukturen. Als Vergleichsmaß für Strecken wurde die Körperlänge auf dem Bildschirm markiert und ausgemessen. Mit dem Verhältnis des Mittelwertes der Körperlänge (44 mm) aus DIJKSTRA et al. (2020: 253) oder der Flügelängen (GRABOW & RÜPPELL 1989) und den im Film gemessenen Länge ergab sich ein Umrechnungsfaktor, mit dem die realen Längenwerte geschätzt wurden. Das Weibchen erschien in den Filmaufnahmen deutlich größer als die Männchen, und bei den Männchen gab es ebenfalls Größenunterschiede (auf dem Bildschirm bestimmt nach jeweils maximal abgebildeter Körperlänge auf gleicher Flugposition): Weibchen ca. 45,8 mm, Männchen 1 ca. 39,4 mm und Männchen 2 ca. 42,7 mm). Da bei einer Frequenz von 300 B/s jedes Bild 1/300 s dauerte, wurde der reale Streckenwert mit 300 multipliziert, um die Geschwindigkeit in m/s zu erhalten.

Die Anzahl aller Flügelschläge wurden beim Weibchen ausgezählt, bei den Männchen stichprobenartig erfasst und auf die ganze Flugstrecke hochgerechnet. Wir prüften die Dauer der Loopings auf Normalverteilung und verglichen ihre Mittelwerte dann mit dem t-Test.

Ergebnisse

Männchen abwehren

Im Juni 2012 versammelten sich bis zu acht Männchen von *L. quadrimaculata* gleichzeitig am Teich und machten Jagd auf eierlegende Weibchen. Diese wehrten die Männchen oft ab, indem sie flohen oder Loopings flogen (Abb. 1). Erfolgreiche Flucht gelang den Weibchen am besten durch hohes Beschleunigen oder durch schnelle Richtungsänderungen. Loopings wurden durch steiles Abwärtsschlagen der Flügel durchgeführt, gekoppelt mit einer ventralen Abdomenkrümmung.

Diese Loopings ($n = 22$) führten in den meisten Fällen zum erfolgreichen Ausweichen. Nur in drei Fällen waren zwei Loopings dazu nötig, und in zwei weiteren Fällen blieb das Männchen am Weibchen und paarte sich mit ihm. Die Dauer der Loopings war unterschiedlich (Abb. 2, t-test, $p = 0,022$). Loopings, nachdem das Männchen das Weibchen ergriffen hatte ($n = 15$), dauerten im Mittel 0,13 s bei einer Standardabweichung von $SD = 0,023$. Flog das Weibchen dagegen alleine die Loopings ($n = 7$), dauerten diese nur durchschnittlich 0,078 s ($SD = 0,007$).

Auswählen eines Männchens

In einem Fall verfolgten zunächst drei Männchen ein Weibchen. Das kleinste Männchen blieb dabei stets dicht am Weibchen. Das Weibchen flog mit gedroselter Kraft, denn es schlug nur 27 Mal (gemessen) auf 52,1 % der Flugstrecke, während 47,9 % glitt es mit unbewegten Flügeln. Die beiden nächsten Verfolger schlugen sehr viel häufiger ($M1 = 56$ Mal, $M2 = 52$ Mal, hochgerechnet) und länger ($M1 = 97$ %, $M2 = 90,4$ % der Flugstrecke, gemessen) (Abb. 3).

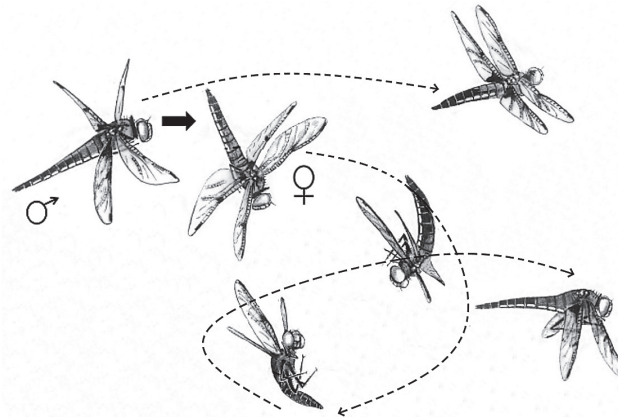


Abbildung 1: Ein Weibchen von *Libellula quadrimaculata* fliegt einen Looping, ohne vom Männchen (links) ergriffen zu werden, und entkommt. Das Männchen hatte das Weibchen zuvor am Abdomenende angestoßen und dadurch die Drehbewegung initiiert (aus einem Film mit 300 B/s). – **Figure 1.** A female *L. quadrimaculata* is flying a loop without being grasped by the male (left) and escapes. The male had touched the female at the tip of her abdomen, initializing the rotation movement (from a film at 300 fps).

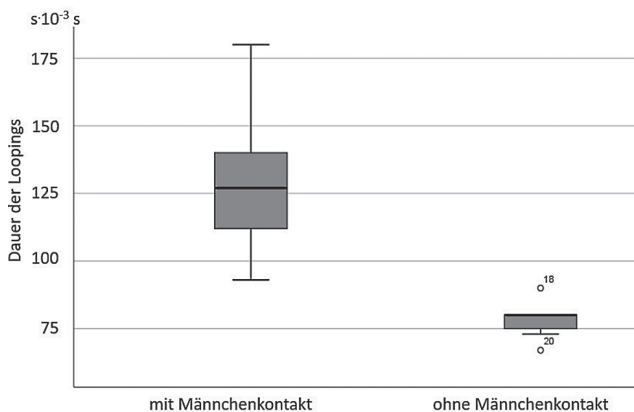


Abbildung 2: Dauer der Loopings von *Libellula quadrimaculata*-Weibchen mit ($n = 15$) und ohne ($n = 7$) Männchenkontakt. (Boxplots: Die Kästen stellen 75 % der Werte dar, die vertikalen Striche die restlichen 25 % und die kleinen Kreise Ausreißer dar.) – **Figure 2.** Duration of loops of females of *L. quadrimaculata* with ($n = 15$) and without ($n = 7$) contact to a male. (Boxplots: the boxes represent 75% of the data, the vertical lines the next 25% and the small circles are the outliers).

Die Fluggeschwindigkeiten variierten: Während des Verfolgungsfluges (bis zum rechten Ende des 1 m-Maßstabes in Abb. 3) betrug die Geschwindigkeit ca. 2 m/s $\pm$ 10 %. Dann bremste das Weibchen auf 0,5 m/s, so dass das dicht hinter ihr fliegende Männchen M1 ebenfalls gebremst wurde. In diesem Moment schlug das Weibchen zweimal mit den Flügeln auf M1. Sofort danach beschleunigte das Weibchen auf fast 2 m/s und M1 blieb zurück. Das Weibchen gewann dadurch einen Abstand von 1,5 Körperlängen zu M1. Währenddessen beschleunigte M2 auf 2,7 m/s, stieß in die Lücke und konnte das Weibchen ergreifen. Anschließend erfolgte die Paarung im Fluge.

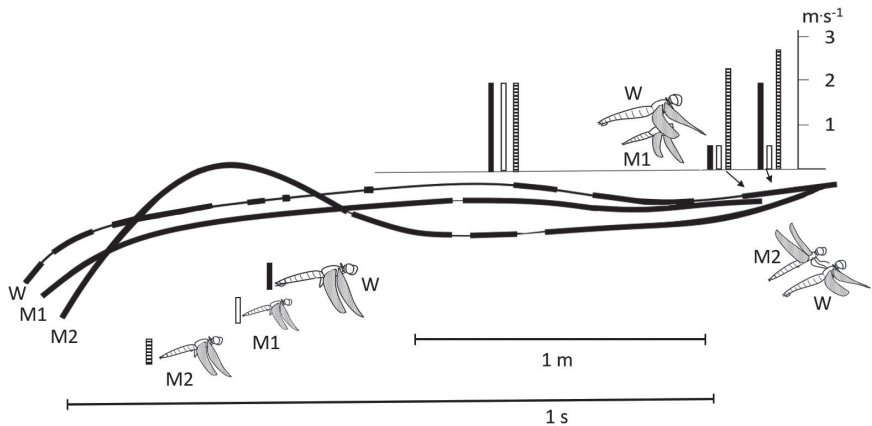


Abbildung 3: Die Flugwege von zwei Männchen von *Libellula quadrimaculata* (M1 und M2) und einem Weibchen (W) sowie die Fluggeschwindigkeiten an den betreffenden Flugabschnitten. Während M1 immer ganz dicht (weniger als eine Körperlänge) am Weibchen blieb, folgte M2 im Abstand von 10–15 cm (Zeichnungen links). Die dicken Linienabschnitte bedeuten Gleitflug, die dünnen Schlagflug. Die Fluggeschwindigkeiten in entscheidenden Momenten sind als Blockdiagramme dargestellt. W = schwarze Säulen, M1 = weiße Säulen, M2 = schraffierte Säulen. Beim Verfolgungsflug betrug die Geschwindigkeit $2 \pm 0,2$ m/s, beim Bremsen und Flügelschlagangriff 0,5 m/s bei W und M1 (Zeichnungen rechts oberhalb der Flugwege). Danach beschleunigte W auf 1,9 m/s und M2 auf 2,7 m/s. Dadurch entstand eine Lücke zwischen W und M1, in die M2 hineinstieß und sich an W ankoppelte (Zusammentreffen ihrer beiden Linien und Zeichnung rechts). Die Maßstäbe sind für Strecke m = Meter und Zeit s = Sekunden (nach Filmaufnahmen mit 300 B/s). – **Figure 3.** Flight paths of two males of *L. quadrimaculata* (M1 and M2) and one female (W) together with the flight velocities at the relevant flight sections. M1 remained always very close (less than one body length) to the female, M2 followed at a distance of 10–15 cm (in the figure at left). The thick lines symbolize gliding flight, the thin lines wing-beating. The flight velocities at important moments are depicted as columns. W = black columns, M1 = white columns, M2 = hatched columns. At pursuing flight the velocity was 2 ± 0.2 m/s, when slowing down and at wingbeat-attack 0.5 m/s at W and M1 (drawing at right above the flight paths). After that W accelerated to 1.9 m/s and M2 to 2.7 m/s. By this a gap between W and M1 was created in which M2 penetrated and grasped W (touching of both lines and drawing at right).

Diskussion

Großlibellen können nicht wie einige Kleinlibellen zur Eiablage abtauchen, weil die ausgebreiteten Flügel dieses verhindern. Die Weibchen entwickelten zur Männchenabwehr deshalb Verhaltensweisen in der Luft. Diese sind am Gewässer zur Fortpflanzungszeiten immer notwendig, da Männchen dort in der Regel immer in größerer Anzahl versammelt sind als Weibchen (höhere „operational sex-ratio“). Die Männchen konkurrieren um die Weibchen, genau wie die Spermien in einer unzähligen Überzahl um die nur Tausende von Eiern (DAWKINS 1976). Diese Spermien- und Männchenkonkurrenz ist bei vielen Frühsommerarten sehr hoch, weil die Individuendichte bei ihnen sehr hoch ist.

Dazu gehört auch *L. quadrimaculata*. Die Dichte kann an geeigneten Gewässern leicht bis 100 Individuen/ha erreichen. Dann werden in wilden Jagden immerzu Weibchen ergriffen und es kommt zu vielen wiederholten Paarungen. Diese werden im Fluge ausgeführt und dauern ca. 20 s. Gleich danach kommt es zur Eiablage, bei denen schon die nächsten Männchen attackieren (WILDERMUTH & MARTENS 2019: 674–677). Was bei diesen schnellen Interaktionen jedoch genau passiert, ist dem menschlichen Auge nicht möglich zu erkennen. Im Folgenden werden Abwehr und Auswahl von Männchen anhand der Ergebnisse aus Zeitlupenfilmaufnahmen diskutiert.

Loopings

Loopings fliegen ist bei Libellen häufig zu beobachten. Dabei geht es entweder darum, etwas wegzuschleudern oder um die Flugbahn zu ändern.

So zeigen Großlibellen Loopings häufig nach dem Trinken oder nach Eiablagen. Hier wird wahrscheinlich das vom Kontakt mit der Wasseroberfläche anhaftende Wasser weggeschleudert. Außerdem wurden Loopings bei *Orthetrum cancellatum* direkt nach der Übernahme eierlegender Weibchen beschrieben (Abb. 4; RÜPPELL 1984). Nach dem Ergreifen eines Weibchens schleuderten die Männchen das im Tandem anhängende Weibchen herum, wobei etwas Helles aus dem Weibchen herausspritzte. Es ist ungeklärt, ob es sich dabei um Wasser, um von einem anderen Männchen befruchtete Eier oder um Samen von einem Vorgänger handelte. Solche Loopings bei *O. cancellatum* nach einer Eiablage mit angehängtem Weibchen wurden vier Mal gefilmt.

Weibchen von *L. quadrimaculata* schleuderten Männchen, die sie zuvor ergriffen hatten, ab, um eine neuerliche Paarung zu vermeiden (RÜPPELL & HILFERT-RÜPPELL 2014). Der hier vorgestellte Fall eines Weibchen-Loopings von *L. quadrimaculata* zur Richtungsänderung des Fluges bei der Flucht vor einem attackierenden Männchen ist wahrscheinlich ein zufälliges Ereignis. Das Männchen rammte das anvisierte Weibchen, dessen Flug dadurch ein Drehmoment erhielt. Dieses wurde vom Weibchen zum Looping verstärkt, indem es seinen Thorax nach vorne beugte und dadurch eine mehr nach unten geneigte Flügelschlagbahn erhielt. Dieses aus den anderen Basisverhaltensweisen bekannte Looping-Verhalten wurde hier vom Männchen angestoßen und vom Weibchen fortgeführt. Es galt

in diesem Falle nur, den Looping in einem solchen Moment zu beenden, in dem eine andere Flugbahn als die des Männchens erreicht werden konnte, so dass die Flucht gelang.

Abwehren eines kleinen Männchens und Akzeptieren eines größeren

Bei Prachtilibellen existiert ein austariertes System von Balz und ‚female choice‘ (HILFERT-RÜPPELL 2004; CÓRDOBA-AGUILAR & CORDERO-RIVERA 2005). Weibchen entscheiden, welches Männchen sie aufgrund seiner Erscheinung und seines Verhaltens akzeptieren. Bei Großlibellen fehlen detaillierte Analysen der Bewegungsvorgänge von Weibchenwahlen (female choice). MILLER & MILLER (1985) berichten vom Testen von Männchen durch Weibchen bei Wettflügen bei *Onychogomphus forcipatus unguiculatus* (MILLER & MILLER 1985; SUHLING & MÜLLER 1996: 58–59). Genaue Messungen des Bewegungsablaufes konnten allerdings nicht durchgeführt werden. Das hatte methodische Ursachen: Die schnellen Interaktionen der Großlibellen können mit bloßem Auge nicht erkannt werden. Das hier vorgestellte Beispiel einer Zeitlupenanalyse zeigt, wie schnell Verhaltensentscheidungen bei Libellen gefällt werden können. Das Weibchen von *L. quadrimaculata* flog ca. 1 Sekunde vor den Verfolgern her und wandte dabei eine besondere Taktik an, vom suboptimalen Männchen wegzukommen und so Abstand zu schaffen, der dem

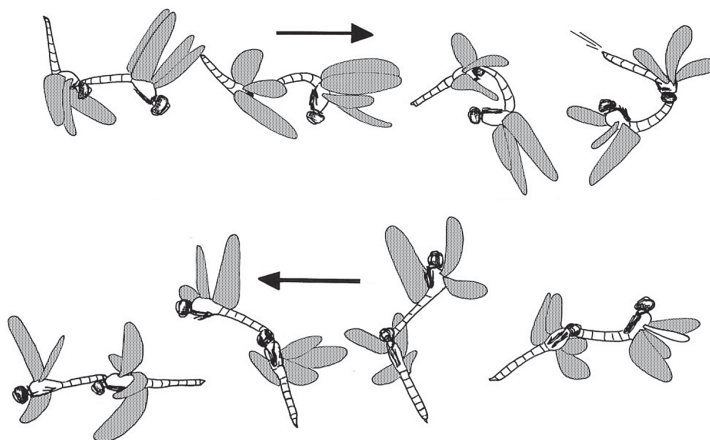


Abbildung 4: Fliegen eines Loopings bei einem Tandem von *Orthetrum cancellatum* (beginnend links oben). Das Männchen hatte das fliegend eierlegende Weibchen ergriffen und schleuderte es im Looping herum. Dabei spritzte etwas aus dem Weibchen heraus (4. Phase, rechts oben; Eier, Samen, Wasser?). Die Maßnahmen für den Looping waren steiles Abwärtsschlagen und ventrale Abdomenkrümmung (verändert aus RÜPPELL 1984). – **Figure 4.** Flying a loop of a tandem of *O. cancellatum* (beginning at top left). The male had grasped the female, ovipositing in flight and hurled her to a loop. In this a white substance splashed out of the female (4. phase at top right; eggs, sperm, water?). The measures for the loop were steep downward-beating and ventral bending of the abdomen (varied after RÜPPELL 1984).

größeren Männchen das Ankoppeln ermöglichte. Das Weibchen bremste seinen Flug innerhalb von 0,05 s ab, schlug mit den Flügeln auf den Verfolger und beschleunigte anschließend rasant. Dadurch schuf es in weniger als einer Zehntelsekunde eine Lücke, in die das nachfolgende größere Männchen hineinstieß und zum Ankoppeln nutzte. Dieses Verhalten ist nicht nur schnell, es zeigte auch ein Zusammenspiel der beiden Paarungspartner. Dass dieser komplexe Vorgang nicht zufällig passierte, sondern ein gezieltes Verhalten war, kann man daran erkennen, dass das Weibchen nicht mit voller Kraft vor den Männchen flog, sondern mit reduziertem Krafteinsatz flog, denn es zeigte in der Hälfte der Strecke einen kräfteschonenden Gleitflug. Außerdem führte es nur halb so viele Flügelschläge aus wie die beiden Verfolger. Es konnte jederzeit beschleunigen, was es ja auch tat, um die Lücke für das größere Männchen aufzutun. Einschränkend muss hier festgestellt werden, dass die Größenangaben der Individuen keine absoluten Werte darstellen, sondern aus optimalen Filmbildern und den mittleren Körperlängenangaben aus der Literatur (DIJKSTRA et al. 2020) gewonnen wurden.

Schlussfolgerungen

Alle geschilderten Verhaltensbeispiele lassen den Schluss auf ablaufende Automatismen zu: die große Schnelligkeit und Formkonstanz erscheinen nur damit möglich. Bei Weibchen sollte ein Programm zur Männchenoptimierung vorhanden sein, sozusagen die neuronale Grundlage für „female choice“. Nur damit könnten die extrem schnellen Reaktionen sinnvoll und wie beim Männchen-Abschleudern durch Loopings auf immer die gleiche Weise präzise ablaufen. Andere je nach Situation neu bewertete und ausgeführte Prozesse im Gehirn dafür erscheinen unwahrscheinlich, da solche Kalkulationen Zeit kosten würden, die bei der extremen Männchenkonkurrenz kaum vorhanden sein dürfte. Männchen, die sich ein Verhalten „zusammenbauen“, wären die Verlierer. Es sollten also „Male-choice-Programme“ beim Weibchen und „Weibchen-Ergreifen-Programme“ bei Männchen fest programmiert vorhanden sein. Nur damit lassen sich die ultraschnellen Abläufe erklären, im Sinne eines Funktionierens von kleinen Insektengehirnen nach HABERKERN & JAYARAMAN (2016). Sie gehen davon aus, dass im Insektengehirn neurale Darstellungen von häufig gebrauchten Bildern, wie beispielsweise von Beutebewegungen, vorhanden sind. Abweichungen davon sind einfach zu erkennen und können dann zum Steuern der eigenen Bewegungen benutzt werden. Bei solchen Automatismen müssten lediglich Anpassungen an die jeweilige zeitliche und räumliche Situation wie unterschiedliches Verhalten der Männchen oder Variationen der Umweltbedingungen, wie z.B. Änderungen der Luftströmung, vorgenommen werden.

Diese physiologischen Steuerungsmuster könnten besonders bei Libellen deshalb verwirklicht worden sein, weil es sich bei ihnen um eine sehr alte Insektenordnung handelt. Bei ihrer sehr langen Entwicklungsgeschichte waren sicherlich immer die Individuen im Vorteil, die schneller als die anderen waren. Dieser selektive Vorteil hat Libellen zu den schnellsten Insekten werden lassen, die fast alle anderen Insekten erbeuten können.

Dank

Wir danken André Günther und Reinhard Jödicke für viele hilfreiche Korrekturen und Ergänzungen.

Literatur

- BOMPHELY R.J., T. NAKATA, P. HENNINGSSON & H.-T. LIN (2016) Flight of the dragonflies and damselflies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371, doi/10.1098/rstb.2015.0389
- CLUTTON-BROCK T. (2007) Sexual selection in males and females. *Science* 318 (5858): 1882–1885
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies. Behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester
- CORDERO A. (1999) Forced copulations and female contact guarding at a high male density in a calopterygid damselfly. *Journal of Insect Behaviour* 12: 27–37
- CÓRDOBA-AGUILAR A. & A. CORDERO-RIVERA (2005) Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. *Neotropical Entomology* 34: 861–879
- DAWKINS R. (1976) The selfish gene. Oxford University Press, Oxford
- DIJKSTRA K.-D.B., A. SCHRÖTER & R. LEWINGTON (2020) Field guide to the dragonflies of Britain and Europe. Second edition. Bloomsbury Wildlife, London
- GRABOW K. & G. RÜPPELL (1989) Wing loading in relation to size and flight characteristics of European Odonata. *Odonatologica* 24: 175–186
- GÜNTHER A. (2015) Signalling with clear wings during territorial behaviour and courtship of *Chlorocypha cancellata* (Odonata, Chlorocyphidae). *International Journal of Odonatology* 18: 45–54
- GÜNTHER A. (2019) Reproductive behaviour of Chlorocyphidae. Part 1. Genus *Sclerocypha* Fraser, 1949 (Odonata). *Odonatologica* 48: 285–304
- GÜNTHER A. (2020): Reproductive behaviour of Chlorocyphidae. Part 2. Genus *Disparocypha* Ris, 1916 (Odonata). *Odonatologica* 49: 85–106
- GÜNTHER A., D. HILFERT-RÜPPELL & G. RÜPPELL (2014) Reproductive behaviour and the system of signalling in *Neurobasis chinensis* (Odonata, Calopterygidae) – a kinematic analysis. *International Journal of Odonatology* 17: 31–52
- HABERKERN H. & V. JAYARAMAN (2016) Studying small brains to understand the building blocks of cognition. *Current Opinion in Neurobiology* 37: 59–65
- HEYMER A. (1972) Verhaltensstudien an Prachtlibellen. Fortschritte der Verhaltensforschung 1. Parey, Berlin
- HILFERT-RÜPPELL D. (2004) Optimierung des Fortpflanzungsverhaltens: Wichtige Einflussgrößen auf Territorialität und auf Paarungen von europäischen Prachtlibellenmännchen (Odonata: Zygoptera). Dissertation, Technische Universität Braunschweig
- HILFERT-RÜPPELL D. & G. G. RÜPPELL (1997) Alternative mating tactics in *Calopteryx splendens* (Odonata: Calopterygidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 11: 411–414
- MILLER A.K. & P.L. MILLER (1985) Flight style, sexual identity and male interactions in a non-territorial dragonfly *Onychogomphus*

forcipatus unguiculatus (Van der Linden) (Odonata: Gomphidae). *Entomological Monthly Magazine* 121: 127–132

PAJUNEN V.I. (1966) Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odon., Calopterygidae). *Annales Zoologici Fennici* 3: 201–214

RÜPPEL G. (1984) Orthetrum cancellatum (Libellulidae) – Flug- und Fortpflanzungsverhalten. Film E 2851. *Publikationen zu Wissenschaftlichen Filmen*, IWF Göttingen, Sektion Biologie, Serie 16 (36): 1–11

RÜPPEL G. (1985) Kinematic and behavioural aspects of the flight of the male Banded Agrion, Calopteryx (Agrion) splendens L. In: GEWECKE M. & G. WENDLER (eds) *Insect locomotion*: 195–204. Parey, Berlin & Hamburg

RüppeU G. (1989a) Kinematic analysis of symmetrical flight manoeuvres of Odonata. *Journal of Experimental Biology* 144: 13–42

RÜPPEL G. (1989b) Fore legs of dragonflies used to repel males. *Odonatologica* 18: 391–396

RÜPPEL G. & D. HILFERT-RÜPPEL (2013) Biting in dragonfly fights. *International Journal of Odonatology* 16: 219–229

RÜPPEL G. & D. HILFERT-RÜPPEL (2014) Slow motion analysis of female refusal behaviour in dragonflies. *International Journal of Odonatology* 17: 199–215

RÜPPEL G. & D. HILFERT-RÜPPEL (2019) High-inclined and in-phase beating – sharp acceleration in Odonata. *International Journal of Odonatology* 23: 63–78

RÜPPEL G., D. HILFERT-RÜPPEL, G. REHFELDT & C. SCHÜTTE (2005) Die Prachtlibellen Europas. Die Neue Brehm Bücherei 654. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben

RÜPPEL G., D. HILFERT-RÜPPEL, B. SCHNEIDER & H. DEDENBACH (2020) On the firing line – interactions between hunting frogs

and Odonata. *International Journal of Odonatology* 23: 1–19

SCHNEIDER B. & H. WILDERMUTH (2019) How do emerging damselflies cope with predator attacks? (Odonata: Zygoptera). *Notulae Odonatologicae* 9: 152–157

SUHLING F. & O. MÜLLER (1996) Die Flußjungfern Europas. Neue Brehm Bücherei 628. Westarp Wissenschaften, Magdeburg & Spektrum, Heidelberg

SIVA-JOTHY M.T. & R.E. HOOPER (1996) Differential use of stored sperm during oviposition in the damselfly Calopteryx splendens xanthostoma. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 39: 389–393

WAAGE J.K. (1984) Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. In: SMITH R.L. (eds) *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*: 251–290. Academic Press, New York

WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2019) Die Libellen Europas. Quelle & Meyer, Wiebelsheim

WILDERMUTH H. & B. SCHNEIDER (2020) Froschattacken auf schlüpfende Kleinlibellen. *Libellula* 39: 91–104

WILDERMUTH H., R. JÖDICKE, A. SCHRÖTER & A. BORKENSTEIN (2019) Death feigning in sexual conflict between dragonflies (Odonata): does it exist? *Odonatologica* 48: 211–228