

# Der lange Tag der *Leucorrhinia rubicunda* (Odonata: Libellulidae)

Reinhard Jödicke<sup>1</sup> und Angelika Borkenstein<sup>2</sup>

<sup>1</sup>) Am Liebfrauenbusch 3, 26655 Westerstede, Germany; reinhard.joedicke@magenta.de

<sup>2</sup>) Lebensborner Weg 5, 26419 Schortens, Germany; angelikaborkenstein@t-online.de

## Abstract

**The long day of *Leucorrhinia rubicunda* (Odonata: Libellulidae)** – Amongst the Central European Libellulidae species *L. rubicunda* displays a particularly long diel activity. We studied the morning and evening activities of this species on hot and sunny days during its main flying season in 2018, both at the water and in its terrestrial habitat. Already three quarters of an hour after sunrise the first males flew from their roosting sites in the canopy of birch trees to sunlit trunks for warming up. About 20 minutes later they started to occupy their perches at the water, where females had already been ovipositing without having been harassed by males. During the whole course of the day typical perching of the males and occasional visits of females at the water with subsequent copulation took place. Oviposition was hardly possible when male abundance was high, because females were constantly disturbed by males. In the evening, as soon as the water was shaded, the behaviour of males switched from perching to permanent flying. Other individuals used this time for collective and sustained hunting in the air or basking on the last sunlit trunks of birch trees. Shortly before sunset the number of wheel formations increased, then the males rapidly disappeared. Oviposition still regularly took place after sunset, defining *L. rubicunda* as a vespertine species.

## Zusammenfassung

*Leucorrhinia rubicunda* fällt unter den heimischen Libelluliden durch ihre ungewöhnliche Tagesrhythmik auf. Die von uns gelegentlich beobachtete Aktivität sowohl am frühen Morgen als auch am späten Abend untersuchten wir 2018 eingehender an heißen, sonnigen Tagen während der Hauptflugzeit am Fortpflanzungsgewässer und im terrestrischen Lebensraum. Bereits eine Dreiviertelstunde nach Sonnenaufgang flogen die Männchen von den Schlafplätzen in den Baumkronen an besonnte Baumstämme zum Aufwärmen und besetzten etwa 20 Minuten später ihre Sitzplätze am Wasser. Weibchen legten dann bereits ungestört ihre Eier ab. Das typische Percher-Verhalten der Männchen sowie gelegentliche Besuche der Weibchen am Gewässer bestimmten den gesamten Tagesverlauf, wobei es immer wieder zu Paarungen kam. Eiablagen waren bei hoher Männchendichte tagsüber bei Sonnenschein nur selten möglich, denn die Männchen störten permanent

durch aggressive Paarungsversuche. Wenn am Abend die Sonne hinter den Bäumen verschwand und das Gewässer im Schatten lag, wurden die Männchen zu Dauerfliegern. Andere Individuen jagten in dieser Zeit anhaltend in lockerem Schwarm oder sonnten sich im letzten Abendlicht an Baumstämmen. Paarbildungen am Wasser waren kurz vor Sonnenuntergang besonders häufig, dann verließen die Männchen rasch das Gewässer. Eiablagen fanden regelmäßig noch nach Sonnenuntergang statt. Demnach gehört *L. rubicunda* zu den Arten mit vespertinen Flugaktivitäten.

## Einleitung

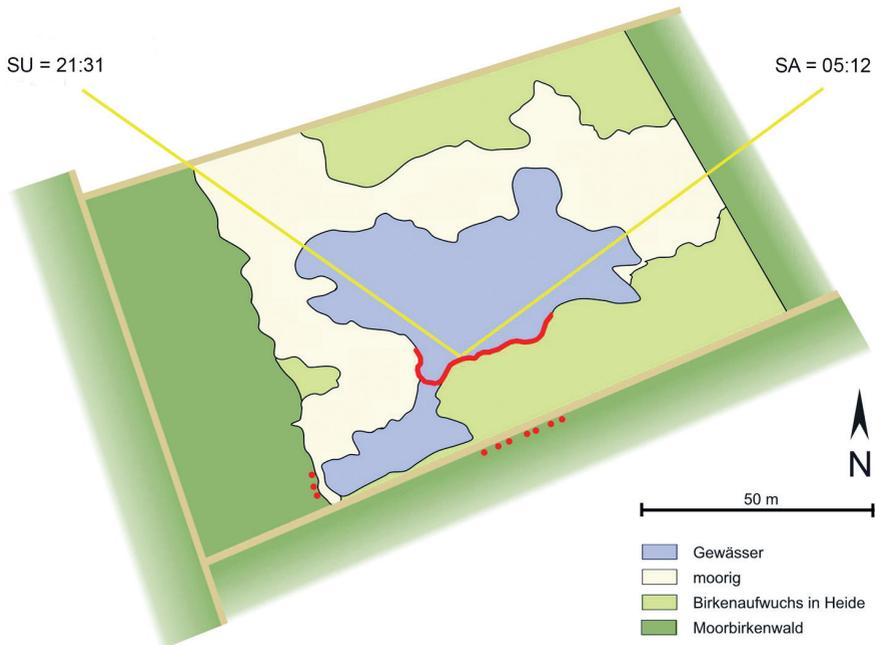
Die große Mehrheit aller Libellenarten ist tagaktiv (CORBET 1999: 303). Das gilt besonders auch für die paläarktischen Arten in der kühlgemäßigten Klimazone. Von einigen wenigen Aeshniden und Corduliiden ist bekannt, dass sie auch Dämmerungsflieger sind (z.B. MÜLLER 1993; WILDERMUTH 2008: 208 ff.). In einer Studie an zwei dieser Arten, *Aeshna viridis* und *A. grandis*, wurde die Dämmerungsaktivität präzisiert durch matutinale Aktivität (im Morgengrauen) und vespertine Aktivität (in der Abenddämmerung) (BORKENSTEIN & JÖDICKE 2016; BORKENSTEIN et al. 2016, 2017). Arten der Libelluliden zeigen ein unimodales Muster ihrer Aktivität, das kurz nach Mittag das Maximum erreicht. Bei ihnen sind matutinale und/oder vespertine Flüge weitgehend unbekannt. Einzige bekannte Ausnahme ist bisher *Sympetrum depressiusculum*, das bereits vor Sonnenaufgang zur Tandembildung fliegen kann (MILLER et al. 1984; ANDERS & GRABOW 1992; REHFELDT 1995; EWERS 1996). Allerdings fiel uns bei Untersuchungen in Nordwestdeutschland auf, dass *Leucorrhinia rubicunda* deutlich früher am Morgen und auch später am Abend aktiv war als andere Arten der Libelluliden (vgl. JÖDICKE & BORKENSTEIN 2019; JÖDICKE et al. 2021: 282–286).

*Leucorrhinia rubicunda* ist eine paläarktische Art mit nördlicher Verbreitung, die von Mitteleuropa im Westen bis zum Altai im Osten reicht. Sie besiedelt saure Gewässer mit flutenden Sphagnen (KALKMAN & LOHR 2015). Ihre ökologischen Ansprüche sowie ihr reproduktives und thermoregulatorisches Verhalten sind gut untersucht (PAJUNEN 1963, 1966; RÜPPELL 1989, 1990; SOEFFING 1990; WILDERMUTH et al. 2018), aber zu ihrer Tagesrhythmik wurde bisher nur wenig bekannt (STERNBERG 2000; WILDERMUTH & MARTENS 2019: 654). Wir haben daher ihre Aktivitäten während der frühen Morgen- und späten Abendphasen untersucht. Die Ergebnisse werden hier vorgestellt und diskutiert.

## Untersuchungsgebiet

Die Untersuchung erfolgte morgens und abends an sonnigen, heißen Tagen im Jahr 2018 während der Hauptflugzeit von *L. rubicunda* im Hollweger Moor bei Westerstede, Lkr. Ammerland, Niedersachsen (53.27686° N, 7.86018° E, 8 m ü. NHN). Dieses Moor wurde bereits beschrieben (WILDERMUTH et al. 2018). Bei

dem eigentlichen Untersuchungsgebiet (Abb. 1) handelte es sich um einen erst im Winter 2007/2008 wiedervernässten, ca. 0,75 ha großen und von Moorbirkenwald umgebenen Torfstich, der sich während der Untersuchung – je nach Tiefe des Abgrabungshorizonts – etwa zu je einem Drittel aus Moorgewässer, temporär überstauten Torfböden mit *Molinia caerulea* und *Eriophorum angustifolium* sowie aus Feucht- und Trockenheide mit jungem Birkenaufwuchs zusammensetzte. Das zentrale Gewässer, das in den Randzonen mit *Juncus effusus* gesäumt und im ganzen Wasserkörper mit flutenden Sphagnen durchsetzt war, wies eine hohe Abundanz von *L. rubicunda* auf; die Männchendichte betrug bis zu 1 ♂/m Ufer. Am Südufer konnte ein etwa 40 m langer Abschnitt besonders gut eingesehen werden; er wurde regelmäßig abgegangen. Durch das direkte Nebeneinander von Fortpflanzungsgewässer und terrestrischem Habitat ließ sich zeitgleich das gesamte Aktivitätsrepertoire erfassen; nur die nächtlichen Ruheplätze in der



**Abbildung 1:** Das Untersuchungsgebiet im Hollweger Moor, Niedersachsen, Nordwestdeutschland. **—** 40 m regelmäßig kontrolliertes Südufer; **—** Richtung von Sonnenaufgang (SA) am 27.05.2018 und Sonnenuntergang (SU) am 21.05.2018; **•••** sonnenbeschienene Birkenstämme am Morgen und Abend. – **Figure 1.** The study site in the Hollweger Moor, Lower Saxony, NW Germany; **—** water body; **—** bog; **—** young birch trees in peatland heather; **—** birch forest. **—** 40 m of southern bank, continuously controlled; **—** direction of sunrise (SA) on 27-v-2018 and sunset (SU) on 21-v-2018; **•••** sunlit birch stems in the morning and evening.

Kronenschicht des angrenzenden Birkenwaldes entzogen sich unserer Beobachtung.

Die nach Sonnenaufgang (SA) angestrahlten Birkenstämme am südwestlich angrenzenden Waldrand standen ca. 35 m vom Ufer entfernt, die von der Abendsonne erwärmten Stämme ca. 17 m entfernt in südsüdöstlicher Richtung. Bei hohem Sonnenstand war das Gewässer vollständig besonnt. Wegen der umgebenden Waldkulisse fiel es aber bereits 60–40 min vor Sonnenuntergang (SU) in den Schatten, und ab 30 min vor SU waren die sonnenexponierten Birkenstämme ebenfalls nicht mehr beschienen. Diese Verhältnisse galten auch am Morgen, doch verspäteten sich die ersten Sonnenstrahlen um weitere 5 min, weil der Wald im Osten höher war als der im Nordwesten. Zwischen dem Südufer und dem abends besonnten Waldrand wuchs ein dichtes, etwa 2,5 m hohes Gebüsch mit jungen Moorbirken, das bei den Jagdaktivitäten eine wichtige Rolle spielte.

## Material und Methoden

Im Zeitraum von Anfang Mai bis Anfang Juni wurde an fünf Morgen und an sechs Abenden beobachtet. Zu allen Zeiten war der Himmel bei mäßigem Wind völlig offen. Die Lichtverhältnisse wurden mit einem Luxmeter (MetruX K von Metrawatt) gegen den offenen Himmel gemessen, die Temperaturen mit einem Digitalthermometer (Greisinger GTH 175/PT, Auflösung 0,1°C), und zwar die Lufttemperatur ( $T_a$ ) im Flugbereich der Männchen ca. 30 cm über dem Wasserspiegel im Uferbereich sowie die Temperatur unmittelbar am Libellenkörper ( $T_{be}$ ) (vgl. WILDERMUTH et al. 2018).

Die Beobachtungen am Morgen begannen direkt nach SA. An Birkenstämmen, die von der aufgehenden Sonne beschienen wurden, protokollierten wir die Zeitpunkte anfliegender *L. rubicunda* und deren eingenommene Sitzhaltung (definiert nach WILDERMUTH et al. 2018: 131), verbunden mit Licht- und Temperaturmessungen. Sobald die Sonne das Ufer des Gewässers erreichte, brachen wir die Beobachtung am Aufwärmplatz ab und konzentrierten uns auf das Verhalten am Wasser, bis sich dort mindestens 10 Männchen mit ihrem typischen Percher-Verhalten eingefunden hatten, d.h. sie beobachteten des Gewässer von ihrer Sitzwarte (perch) in der Ufervegetation aus und starteten von dort aus kurze Inspektionsflüge.

Abendbeobachtungen begannen am späten Nachmittag, wenn die Sonne zwei Stunden vor SU einen tiefen Stand erreicht hatte. Ab dieser Zeit beobachteten wir das Verhalten am Gewässer, an den Stämmen und im Jagdhabitat zwischen Wasser und Wald. Sobald das Südufer in Schatten fiel, konzentrierten wir uns auf das Geschehen über dem Wasser und brachen erst in der Abenddämmerung ab, wenn es keine Aktivitäten von *L. rubicunda* mehr gab.

Die Fotos stammen nicht vom Hollweger Moor, sondern wurden im Engelsmeer bei Schortens, Lkr. Friesland, Niedersachsen (53.53564° N, 7.91484° E, 9 m ü. NHN) aufgenommen.

**Tabelle 1:** Tageszeitlich früheste und späteste Zeitpunkte [solar] aktiver Männchen und Weibchen, von Radbildungen und Eiablagen bei *Leucorrhinia rubicunda* im Mai 2018. Hollweger Moor, Niedersachsen, Nordwestdeutschland (Ortszeit: -1:25 h). – **Table 1.** Earliest and latest diel times [solar] of active males and females of *L. rubicunda*, wheel formations and oviposition in May 2018. Hollweger Moor, Lower Saxony, NW Germany (local time: -1:25 h).

	Von	Bis	Dauer [h]
Aktive ♂	07:18	22:53	15:35
Radbildung	07:43	22:52	15:09
Eiablage	07:37	23:18	15:41
Aktive ♀	07:37	23:18	15:41

## Ergebnisse

Die ersten aktiven Männchen beobachteten wir am frühen Morgen, sobald die Sonne über die Waldkulisse gestiegen war und die Birkenstämme südwestlich vom Gewässer erreicht hatte. Das früheste Männchen flog 41 min nach SA (27.05.2018, Ortszeit 05:53) von der Kronenschicht des angrenzenden Birkenwaldes direkt zu einem sonnenbeschienenen Stamm, nahm eine hängende dorsalexponierte Aufwärmhaltung ein und schwirrte noch ca. 30 s mit den Flügeln ( $T_{be} = 16,6^{\circ}\text{C}$ ,  $T_a = 14,3^{\circ}\text{C}$ ; Tab. 1). Weitere Männchen folgten in den nächsten Minuten und reihten sich perlschnurartig an den Birkenstämmen zum Aufwärmen auf. Sobald die Sonne den Boden erreicht hatte, wärmten sich die Männchen auch dort auf.

Am Wasser erschienen zuerst Weibchen. Das früheste Weibchen flog 59 min nach SA (27.05.2018, Ortszeit 06:11,  $T_a = 13,9^{\circ}\text{C}$ ; Tab. 1) ein, suchte nach geeigneten Eiablagestellen und vollführte dort Dip-Bewegungen. Bald kamen weitere Weibchen hinzu (Abb. 2). Zwischendurch setzten sie sich in die Ufervegetation, um sich hier kurz aufzuwärmen. Sieben bis elf Minuten nach den Weibchen erschienen die ersten Männchen, setzten sich aber zunächst in die Ufervegetation zum weiteren Aufwärmen. Die früheste Radbildung wurde 66 min nach SA beobachtet (27.05.2018, Ortszeit 06:18 h,  $T_a = 14,0^{\circ}\text{C}$ ; Tab. 1). In den folgenden 30 min fanden sich immer mehr Männchen in der Uferzone ein, während die Aufwärmplätze an den Birkenstämmen aufgegeben wurden.

Im weiteren Tagesverlauf blieben die Männchen kontinuierlich am Gewässer aktiv, und über den ganzen Tag hinweg erschienen immer wieder Weibchen und versuchten, Eier abzulegen (Abb. 3, 4). Meistens wurden sie dabei durch Männchen massiv gestört, die sie über dem Gewässer im Flug ergriffen und sich ankopelten. Zur Kopula flogen die Paare zumeist in Radformation in ihr terrestrisches Habitat, in der Regel direkt in die Kronenschicht des angrenzenden Birkenwaldes. Nur selten beobachteten wir Widerstand des Weibchens beim Radschluss; in diesen Fällen flogen die Paare im Tandem ab. Zur Mittagszeit war die Männchen-

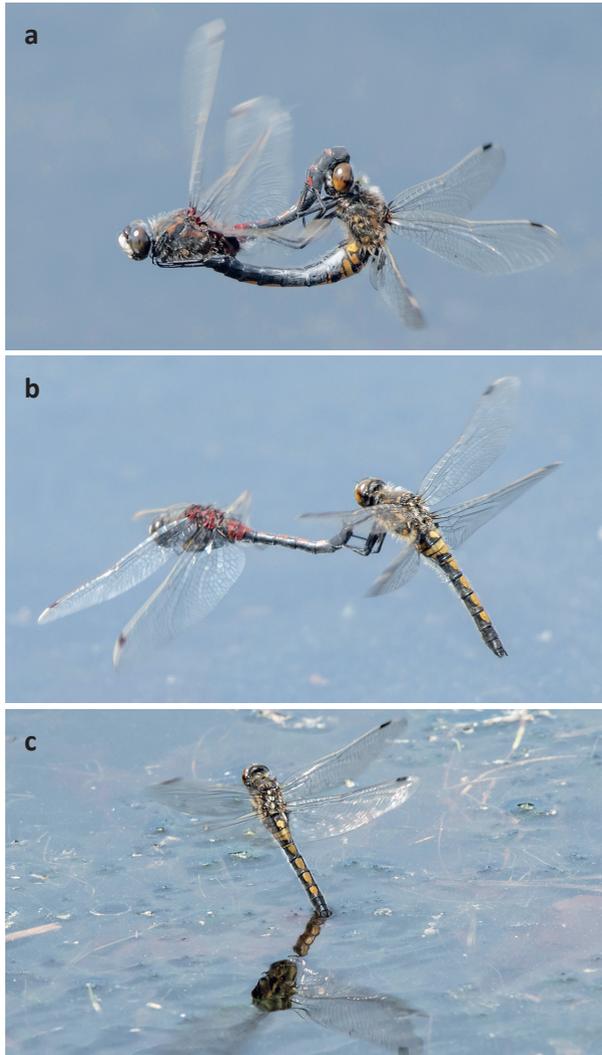
dichte am Gewässer wegen der teils 30°C überschreitenden Lufttemperaturen deutlich geringer (statt max. 1 ♂/m nur ca. 0,1 ♂/m Uferlinie) als am Vormittag oder späten Nachmittag.

Etwa zwei Stunden vor SU mehrte sich die Anzahl der Individuen an sonnenexponierten Birkenstämmen. Dabei überwogen die Männchen mit etwa 80%, der Rest verteilte sich auf einzelne Weibchen und Paarungsräder. Beim Sonnenbad blieben die Weibchen unbelästigt. Die Temperatur am besonnten Stamm war an den warmen Abenden nur etwa 5°C höher als die Lufttemperatur im Schatten (z.B. am 20.05.2018, Ortszeit 20:30 h,  $T_{be} = 25,7^{\circ}\text{C}$ ,  $T_a = 21,2^{\circ}\text{C}$ ). In der Regel flog *L. rubicunda* vor Verschwinden der Sonne ab, doch saßen bei einer Stichprobe am 20. Mai noch um 21:13 h einige Tiere – auch Weibchen und Paare – am Stamm im tiefen Schatten ( $T_{be} = 25,7^{\circ}\text{C}$ , 16 min vor SU). Die spätesten an einem Birkenstamm hängenden Tiere – ein Männchen, ein Weibchen und ein Rad – wurden am 6. Juni um 21:30 h protokolliert (1.400 lx,  $T_a = 18,6^{\circ}\text{C}$ ); bei der nächsten Kontrolle um 21:57 h (6 min nach SU) waren sie alle abgeflogen.

In der kurzen Phase 70–50 min vor SU jagten einige Individuen über den jungen Birken. Dabei war es windstill, die Luft voller Mücken und der Sonnenstand schon sehr flach. Bis zu 40 Tiere flogen dicht über den Spitzen des ca. 2 m hohen



**Abbildung 2:** Im flachen Licht am Morgen und Abend sind die austretenden Eier bei *Leucorrhinia rubicunda* gut zu sehen. Die Eier bilden einen Eiklumpen, der im Wasser über flutendem Torfmoos abgestreift wird. Engelsmeer, Niedersachsen, Nordwestdeutschland, 09.05.2018. – **Figure 2.** At a low sun position in the morning and evening the emerging eggs of *L. rubicunda* are easily visible. They form an egg mass, which is wiped off in the water above submerged peat moss. Engelsmeer, Lower Saxony, NW Germany, 09-v-2018. Photo: AB



**Abbildung 3:** Eiablage von *Leucorrhinia rubicunda* bei vollem Tageslicht, ungestört bei niedriger Männchendichte. (a) Nach der Kopulation im terrestrischen Habitat fliegt das Paar in Radformation zurück zum Gewässer; (b) das Paar trennt sich; (c) die Eier werden im Dip-Flug über flutendem Torfmoos abgegeben, oft vom Männchen bewacht. Engelsmeer, Niedersachsen, Nordwestdeutschland, 02.06.2019. – **Figure 3.** Oviposition in *L. rubicunda*, undisturbed when male concentration is low. (a) After mating in the terrestrial habitat the couple returns to the water in wheel position; (b) the couple separates; (c) female deposits eggs in typical dipping flight above submerged peat moss, often guarded by the mate. Engelsmeer, Lower Saxony, NW Germany, 02-vi-2019. Photos: AB

Birkenaufwuchses auf einer Fläche von 250 m<sup>2</sup> hin und her und hinterließen dabei das Bild eines lockeren Schwarms. Die Fluggeschwindigkeit dabei war auffallend niedrig, während für das Ergreifen einer Beute rasche Richtungsänderungen vorgenommen wurden. Die Beute wurde im Flug verzehrt.

Solange die letzten Sonnenstrahlen noch Teile des Gewässerrands erreichten, hielten sich Männchen in der Uferzone auf und zeigten typisches Percher-Verhalten (Abb. 5). Dabei steigerte sich die Abundanz kontinuierlich von ca. 0,2 ♂/m auf ca. 0,5 ♂/m. Auch Weibchen erschienen regelmäßig unbegleitet am Wasser, wurden vor erfolgreicher Eiablage aber stets von einem Männchen abgefangen. Entsprechend häufig sahen wir Paarungsräder, die zur Kopula in den terrestrischen Lebensraum abflogen.



**Abbildung 4:** Kryptische Eiablage von *Leucorrhinia rubicunda* bei hoher Männchendichte. Die Weibchen werden vom Männchen auf den Wasserspiegel über flutendem Torfmoos abgesetzt, bleiben dort unauffällig sitzen und geben ihre Eier in dieser Position ab. (a) Bei vollem Tageslicht, 12.05.2018; (b) im flachen Abendlicht, 09.05.2018. Engelsmeer, Niedersachsen, Nordwestdeutschland. – **Figure 4.** Cryptical oviposition in *L. rubicunda* when male concentration is high. The females are put down by their mates to the water surface above submerged peat moss, stay there sitting inconspicuously, and deposit eggs in that position. (a) in broad daylight, 12-v-2018; (b) at low sun elevation in the evening, 09-v-2018. Engelsmeer, Lower Saxony, NW Germany. Photos: AB

Sobald ein Uferabschnitt nicht mehr von der Sonne beschienen war, änderte sich das Verhalten der dort anwesenden Männchen sofort. Sie gaben das Percher-Verhalten auf und wurden zu Fliern, d.h. zu Dauerfliegern (Abb. 6). Vierzig Minuten vor SU lag das gesamte Gewässer im Schatten, und es gab kein einziges Männchen mehr, das in der Vegetation saß. Die Zahl der anwesenden Männchen war jetzt maximal; allein auf der Probestrecke von 40 m wurden an jedem Abend bis zu 50 fliegende Männchen gezählt. Bei dieser Dichte begegneten sich die Männchen permanent, umflogen einander auch immer wieder, doch kam es nie zum Kampf oder zu Vertreibungen. Auch Weibchen erschienen jetzt besonders häufig; entsprechend viele Paarbildungen wurden beobachtet. Die Phase hoher Abundanz dauerte nur wenige Minuten und brach bei den Männchen spätestens 20 min vor SU rasch zusammen. Die späteste Paarbildung wurde 2 min vor SU registriert (20.05.2018, 21:27 h Ortszeit; Tab. 1). Die späteste sichere Beobachtung eines Männchens gelang nur eine Minute danach am selben Tag (21:28 h Ortszeit, 420 lx,  $T_a = 17,9^\circ\text{C}$ ; Tab. 1).

Ausgiebige Eiablagen (Abb. 7) konnten erst dann beobachtet werden, wenn sich am Ufer nur noch vereinzelt Männchen aufhielten. An vier Beobachtungsenden flogen einige Weibchen auch noch nach SU. So waren am 21. Mai 10 min nach SU noch fünf Weibchen gleichzeitig bei der Eiablage zu sehen ( $17,3^\circ\text{C}$ , 120 lx). Die tageszeitlich späteste Eiablage erfolgte um 21:53 h Ortszeit; zu diesem Zeitpunkt



**Abbildung 5:** Männchen von *Leucorrhinia rubicunda* in der Uferzone zeigt bei Sonnenstrahlung typisches Percher-Verhalten. Dabei sitzt es auf einer Warte mit gutem Überblick und unternimmt von dort aus kurze Inspektions- und Aggressionsflüge. Engelsmeer, Niedersachsen, Nordwestdeutschland, 13.05.2016. – **Figure 5.** Male of *L. rubicunda* at the breeding site shows a typical perching behaviour in direct sunlight. He perches on his observation point and starts from there for short inspection and aggression flights. Engelsmeer, Lower Saxony, NW Germany, 13-v-2016. Photo: AB

flog das Weibchen auch ab (30.05.2018, 10 min nach SU, 19,7°C, 150 lx; Tab. 1). Die in Bezug zum Sonnenuntergang späteste Beobachtung einer Eiablage gelang 20 min nach SU (21.05.2018, Ortszeit 21:51 h, 16,9°C). Nur eine Minute später verließ das letzte Weibchen das Gewässer (Ortszeit 21:52 h, 65 lx).

## Diskussion

Zur Tagesrhythmik von *L. rubicunda* ist bisher nur sehr wenig geschrieben worden. Leider hat V.I. Pajunen, der sich mehrere Jahre mit der Gattung *Leucorrhinia* in Finnland beschäftigte, zur Tagesphänologie nur Daten von *L. dubia* publiziert (PAJUNEN 1962). RÜPPELL (1990) berichtet aus Ostniedersachsen, dass bei hochsommerlichem Wetter in der zweiten Maihälfte die Männchen von *L. rubicunda* ab 09:00 h am Gewässer erschienen. Erst zwei Stunden später tauchten die ersten



**Abbildung 6:** Männchen von *Leucorrhinia rubicunda* fliegen kontinuierlich in der Uferzone, sobald das Gewässer am Abend im Schatten liegt. Dabei paaren sie sich noch mit einfliegenden Weibchen, sind gegenüber konkurrierenden Männchen aber nicht mehr aggressiv. Wegen der schwachen Lichtverhältnisse am Abend wird hier ein bei Tageslicht aufgenommenes Foto gezeigt. Engelsmeer, Niedersachsen, Nordwestdeutschland, 15.05.2014. – **Figure 6.** Males of *L. rubicunda* start to fly continuously along the bank as soon as the water body has fallen into shadow. They still mate with females but show no aggression towards other males in this situation. Due to the weak light in the evening a photo is shown here that was taken in daylight. Engelsmeer, Lower Saxony, NW Germany, 15-v-2014. Photo: AB

Weibchen auf; sie kamen meistens im Paarungsrund ans Wasser, danach erfolgte die Eiablage. In einem Moor im Süden Schleswig-Holsteins begann die Aktivität am Wasser um 08:30 h bei einer  $T_a$  von 22°C und einer Lichtstärke von 22.000 lx (SOEFFING 1990). Ein Tagesprotokoll vom 16. Mai 1989 zeigt einen Anstieg der Männchendichte bis 10:00 h und ein anschließend stabiles Niveau bis 17:00 h. Zu diesem Zeitpunkt beschatteten nahe Bäume das Gewässer, und die Männchen flogen ab. An unbeschatteten Gewässern hielt die Aktivität der Männchen länger an (SOEFFING 1990).

Mit nur wenigen, aber gezielten Kontrollen unter Schönwetterbedingungen haben wir für *L. rubicunda* eine deutlich längere Aktivitätsphase vom frühen Morgen bis in die Abenddämmerung dokumentiert, wie sie in diesem Ausmaß bisher unbekannt war (Tab. 1). Weder der tageszeitlich frühe Flugbeginn noch die Eiablagen nach Sonnenuntergang entsprechen dem sonst üblichen Bild einer unimodalen Tagesrhythmik bei maximaler Aktivität in der wärmsten Zeit am Mittag, wie sie für einige Libelluliden der kühlgemäßigten Klimazone beschrieben ist (zusammengefasst in CORBET 1999: 304-306). Gleich einleitend sei betont, dass die hier geschilderten Verhältnisse nicht der Norm der Tagesrhythmik von



**Abbildung 7:** Ungestörte Eiablage von *Leucorrhinia rubicunda* konnte beobachtet werden, wenn am frühen Morgen und späten Abend keine bzw. nur wenig Männchen am Gewässer anwesend waren. Engelsmeer, Niedersachsen, Nordwestdeutschland, 15.05.2014. – **Figure 7.** Undisturbed oviposition of *L. rubicunda* was seen, when in early morning and late evening few or no males were present at the water. Engelsmeer, Lower Saxony, NW Germany, 15-v-2014. Photo: AB

*L. rubicunda* entsprechen. Vielmehr zeigen sie, welche extreme Aktivitätszeiten bei optimalem Wetter möglich sind. Wir sehen im Wesentlichen zwei Aspekte der an den Untersuchungstagen herrschenden Wetterverhältnisse als Ursache für die langen Aktivitätskurven: Zum einen herrschte morgens stets eine Lufttemperatur von mindestens 13,8°C; die klare Sonne sorgte für einen raschen Temperaturanstieg. An den Abenden betrug die  $T_a$  zum Zeitpunkt der letzten Eiablagen mindestens 16,9°C und bei der spätesten Flugaktivität eines Weibchens mindestens 15,0°C. Zum anderen wurde es an allen Untersuchungstagen um die Mittagszeit sehr heiß. Bei Temperaturen ab 30°C verlässt *L. rubicunda* in der Regel das Gewässer und sucht schattige Plätze im lichten Wald auf (WILDERMUTH et al. 2018). Dieser Effekt zeigte sich auch bei unserer Untersuchung: Bei Stichproben um die Mittagszeit war die Abundanz deutlich niedriger als an Tagen mit gemäßigten Temperaturen. Alles deutet also darauf hin, dass sich an heißen Tagen die Flugaktivitäten mehr in die kühleren Morgen- und Abendstunden verschieben.

Der Aktivitätsbeginn von *L. rubicunda* bereits in der ersten Stunde nach Sonnenaufgang ist ein erstaunliches Phänomen. Messungen haben gezeigt, dass die Art ohne direkte Sonneneinstrahlung nicht in der Lage ist, unter 16°C spontan abzufliegen (WILDERMUTH et al. 2018). Die bei den frühen Aktivitäten ermittelten Temperaturen liegen aber allesamt unter 16°C. Um diese Zeit ist der Unterschied zwischen  $T_a$  und  $T_{be}$  wegen des flachen Sonnenstands noch gering (nur 2,3°C beim frühesten Männchen am Birkenstamm), sodass die Flugbereitschaft nicht durch den Einfluss direkter Sonnenbestrahlung zu erklären ist. Wie schaffen es die früh aktiven Individuen dennoch, von ihren Schlafplätzen in den Birkenkronen abzufliegen und einen sonnenexponierten Birkenstamm zum Aufwärmen zu erreichen? Aufschlussreich ist das beschriebene Flügelflattern des frühesten Männchens. Es zeigt, dass *L. rubicunda* wie Flier-Libellen in der Lage ist, durch Muskelarbeit seine Thoraxtemperatur zu erhöhen. Dieses Verhalten galt für Libelluliden mit Percher-Verhalten lange Zeit als ungewöhnlich (z.B. SFORMO & DOAK 2006), wurde aber bei *L. rubicunda* und übrigens auch *L. pectoralis* bereits im Rahmen einer früheren Studie beobachtet (WILDERMUTH et al. 2018). Aktuelle Untersuchungen belegen ein ebensolches Verhalten nicht nur für weitere Percher-Libelluliden der kühlgemäßigten Klimazone – z.B. für *Sympetrum striolatum* (BORKENSTEIN & JÖDICKE 2019) –, sondern auch für die tropische *Micratyria atra* (WORTHEN 2016). Diese Beispiele legen nahe, dass Thermoregulation durch endogenes Flügelschwirren auch unter Perchern verbreiteter ist als vermutet und bisher weitgehend übersehen wurde.

Das beobachtete morgendliche Warmflattern des *L. rubicunda*-Männchens deutet darauf hin, dass es für den Reproduktionserfolg der Männchen wichtig ist, möglichst früh bereit für den Aufenthalt am Fortpflanzungsgewässer zu sein. Dieses Ziel wird vermutlich durch obligatorisches Flügelflattern am Schlafplatz erreicht, um so auf eine ausreichende Betriebstemperatur für den Flug zum Sonnenbad unter optimalen Bedingungen zu kommen. Der Flug aus der Kronenschicht von Schlafbäumen direkt an einen sonnenexponierten Birkenstamm ist durch direkte Beobachtung belegt, während das Aufwärmen durch Flattern am

Schlafplatz bisher nur Hypothese ist (vgl. WILDERMUTH et al. 2018). Diese mutmaßliche Funktionskette gilt natürlich ebenso für Weibchen, die am frühen Morgen das Gewässer aufsuchen. Weil wir sie nicht an den besonnten Birkenstämmen fanden, wo sich die frühesten Männchen aufwärmten, vermuten wir, dass die Weibchen nach dem Flügelplattern am Übernachtungsplatz direkt zum Wasser fliegen. Insgesamt wird der Aktivitätsbeginn am Morgen vor allem durch tiefe Temperaturen limitiert. Ein noch früherer Start erscheint unrealistisch, denn bei den gegebenen Koordinaten dürfte es im Mai kaum wärmer werden als im Untersuchungszeitraum. Weiter im Norden, trotz längerer Sonnenphase und der Verlagerung der Hauptflugzeit in den Juni, sind ausreichend hohe Morgentemperaturen noch unwahrscheinlicher.

An allen Untersuchungstagen waren eierlegende Weibchen sowohl die ersten als auch die letzten Individuen von *L. rubicunda* am Gewässer. Ausgiebige Eiablagen haben wir ausschließlich in den kurzen Phasen ohne anwesende Männchen beobachtet (Abb. 7). Dieser Umstand bestätigt eine deutliche Tendenz zur Männchenvermeidung (male avoidance) bei eierlegenden Libellenweibchen (CORBET 1999: 527). Besonders oft ergibt sich diese Situation bei starker Bewölkung, während der Dämmerungsphasen und in der Nacht (CORBET 1999: 528). Beispielsweise für *Aeshna cyanea*, *A. mixta* und *Orthetrum cancellatum* zeigen HILFERT & RÜPPELL (1997), dass die Weibchen zur Eiablage am Vormittag vor den Männchen am Gewässer erscheinen, was dem bei *L. rubicunda* von uns beobachteten Verhalten entspricht. PAJUNEN (1966) bestätigt für *L. rubicunda*, dass die Männchen bei plötzlicher Bewölkung das Gewässer verlassen, die Weibchen aber bleiben und ungestört Eier legen. Unter normalen Flugbedingungen – bei Sonne, ausreichender Wärme und damit bei steigender Männchendichte – wird die Eiablage von *L. rubicunda* erheblich gestört (PAJUNEN 1963, 1966; RÜPPELL 1989, 1990; eigene Beobachtungen). Bei den oft hohen Abundanz in den westniedersächsischen Mooren haben wir meistens den von RÜPPELL (1990) geschilderten »wirren Knäuel« attackierender Männchen gesehen, die eine Eiablage weitgehend verhindern. Strategien zur Männchenvermeidung bei nicht-rezeptiven, legebereiten Weibchen erscheinen daher für deren individuellen Reproduktionserfolg wichtig. Ein umfassendes Review zum Eiablageverhalten ist bei WILDERMUTH & MARTENS (2019: 654) nachzulesen. Von diesem komplexen und höchst variablen Verhaltensrepertoire haben wir frühmorgens und spätabends nur drei Elemente registriert: den unbegleiteten Einflug der Weibchen, die rasche Paarbildung mit dem Abflug in Radformation und die Eiablage im Dip-Flug (Abb. 2, 3c, 7).

Noch ungeklärt ist das weitere Verhalten der spät gebildeten Paarungsräder, die alle das Gewässer verlassen. Wir haben nie die Rückkehr eines Paarungsrades zum Ende der Beobachtungszeit beobachtet, andererseits aber besonders späte Paarbildungen registriert, die ihre Kopulation unmöglich in den wenigen Minuten bis zum Ende der Flugaktivitäten beenden konnten. Wir vermuten, dass diese Paare gemeinsam übernachten und das Rad erst am nächsten Morgen lösen.

Der hier geschilderte aggregierte und anhaltende Jagdflug ist für *L. rubicunda* ein ungewöhnliches Verhalten. Normalerweise jagen die Tiere von einer Sitzwar-

te aus – je nach Wärmeverhältnissen vom Boden oder von der bodennahen Vegetation (WILDERMUTH et al. 2018). Ansammlungen von jagtfliegenden Individuen sind uns während vieler Beobachtungsjahre nur sehr selten begegnet, so z.B. bei plötzlichem Aufhellen des Himmels nach Regen und bei sehr flachem Sonnenstand am Abend; in allen Fällen waren dann auch die Beutetiere in großer Dichte flugaktiv. Dieses Verhalten von *L. rubicunda*, die als typische Percher-Libelle gilt, ist nur mit dem von Aeshniden oder Corduliiden zu vergleichen, die als Flier-Typen gelegentlich im Schwarm beim vespertinen Jagdflug zu beobachten sind (z.B. MÜLLER 1993; WILDERMUTH 2008: 154–155; BORKENSTEIN & JÖDICKE 2016; BORKENSTEIN et al. 2017). Wir vermuten als Grund für den Dauerflug bei der Jagd eine thermische Konsequenz der fehlenden Sonnenplätze: Die Tiere können sich nicht mehr auf Sitzwarten aufwärmen und bleiben nur beim Dauerflug ausreichend warm. Aber auch Aggregation der Beute mag für das Libellenverhalten eine Rolle gespielt haben. Die Jagd auf Mückenschwärme oder andere dicht konzentrierte Insekten ist im Dauerflug vermutlich effizienter als im Ansitzflug.

Die völlige Aufgabe des Percher-Verhaltens der am Ufer aktiven Männchen genau in dem Moment, in dem die Abendsonne hinter den Bäumen verschwindet und das Gewässer in tiefen Schatten fällt, ist die dritte Verhaltensbesonderheit, die nicht zum üblichen Repertoire eines Perchers passt. Wie auch beim endothermen Aufwärmen durch Flügelplappern und bei der Nahrungsaufnahme im anhaltenden Jagdflug verhält sich *L. rubicunda* bei fehlender Sonnenbestrahlung wie eine Flier-Libelle, d.h. die Männchen werden zu Dauerfliegern über der Uferzone (Abb. 6). CORBET & MAY (2008) führen weitere Beispiele auf, bei denen Verhaltensmerkmale der Flier bei klassischen Perchern beobachtet wurden, und stellen die Frage, ob der Unterschied zwischen diesen definierten Typen dichotom, d.h. eindeutig getrennt und ohne Überschneidungen, ausgeprägt ist oder aber fließende Übergänge einschließt. Sie plädieren dafür, die Trennung zwischen Percher und Fliern im Sinne einer Dichotomie beizubehalten, zumindest dann, wenn es um das Verhalten der Männchen am Rendezvousplatz geht. Unsere Beobachtungen stützen diese Sichtweise nicht; hier gibt es weiteren Forschungsbedarf.

Insgesamt belegen unsere Daten zu *L. rubicunda* eine ungewöhnlich lange Aktivitätszeit vom frühen Morgen bis in die Abenddämmerung hinein. Die Extremzeiten umspannen eine Aktivitätsperiode von 16 Stunden. Limitierender Faktor am Morgen ist die niedrige Lufttemperatur, weshalb vor Sonnenaufgang keine flugaktiven Tiere anzutreffen sind. Die Art kann daher nicht zu den matutinalen Dämmerungsfliegern gezählt werden. Da sie aber bis nach Sonnenuntergang flugaktiv bleiben kann, sind die Kriterien einer vespertinen Art erfüllt. Für das Aktivitätsende am Abend spielt die Beleuchtungsstärke sicherlich eine entscheidende Rolle; die dann gemessenen Lufttemperaturen waren höher als zu Beginn der Flugaktivität am Morgen. Damit ist *L. rubicunda* durch ihre perfekt ausbalancierte verhaltensgesteuerte Thermoregulation eine an niedrige Temperaturen angepasste Art. Dazu gehören, wie auch bei anderen Arten der Gattung, nicht nur Sitzplatzwahl und Körperhaltung (WILDERMUTH et al. 2018), sondern auch die Fähigkeit zur endogenen Thermoregulation durch Flügelplappern.

## Nachwort

Das Untersuchungsgewässer trocknete bereits Ende Juli 2018 durch ausbleibende Niederschläge aus. Das überlebte die nachwachsende Larvengeneration nicht. Weil es auch in den Jahren 2019 und 2020 im Sommerhalbjahr viel zu wenig regnete, konnte *L. rubicunda* ihren Bestand nicht regenerieren; sie ist dort im gesamten Moorkomplex verschwunden und teilt damit das Schicksal aller semivoltinen Libellenarten. Große Bereiche der bisher mit Wasser gefüllten Torfabbauflächen sind mittlerweile dicht mit *Juncus effusus* überwachsen und haben ihren Gewässercharakter verloren. Dazu gehört auch das hier untersuchte zentrale Gewässer.

## Dank

Wir bedanken uns für den gründlichen Manuskriptfeinschliff durch unsere Gutachter Hansruedi Wildermuth und Asmus Schröter.

## Literatur

- ANDERS U. & K. GRABOW (1992) *Sympetrum depressiusculum* (Libellulidae) – Fortpflanzungsverhalten in Massenansammlungen. Film E3133 v. G. Rüppell. *Publikationen zu Wissenschaftlichen Filmen*, Sektion Biologie 21: 45–58
- BORKENSTEIN A. & R. JÖDICKE (2016) Crepuscular collective flight of *Aeshna viridis* in Central Europe (Odonata: Aeshnidae). *Notulae odonatologicae* 8: 297–307
- BORKENSTEIN A. & R. JÖDICKE (2020) Body posture of *Sympetrum striolatum* at low temperatures in the absence of direct solar irradiation (Odonata: Libellulidae). *Notulae odonatologicae* 8: 297–307
- 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
- BORKENSTEIN A., A. SCHRÖTER & R. JÖDICKE (2017) Matutinal mating in *Aeshna grandis* and *A. viridis* – a behavioural pair of twins prefers early-morning sex (Odonata: Aeshnidae). *Odonatologica* 46: 207–226
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies. Behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester
- CORBET P.S. & M.L. MAY (2008) Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology* 11: 155–171
- EWERS M. (1996) Zur Biologie und Ökologie der Sumpf-Heidelibelle *Sympetrum depressiusculum* (Selys, 1841) nach Untersuchungen an den Ahlhorner Fischteichen. Diplomarbeit, Universität Oldenburg
- HILFERT D. & G. RÜPPELL (1997) Early morning oviposition of dragonflies with low temperatures for male-avoidance (Odonata: Aeshnidae, Libellulidae). *Entomologia Generalis* 21: 177–188
- JÖDICKE R. & A. BORKENSTEIN (2019) Der lange Tag der *Leucorrhinia rubicunda*. 38. Jahrestagung Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen (GdO e.V.), 15.–17. März 2019 in Karlsruhe

- JÖDICKE R., K. BAUMANN, A. PIX & A. BORKENSTEIN (2021) *Leucorrhinia rubicunda* – Nordische Moosjungfer. In: BAUMANN K., R. JÖDICKE, F. KASTNER, A. BORKENSTEIN, W. BURKART, U. QUANTE & T. SPENGLER (Ed.) Atlas der Libellen in Niedersachsen und Bremen. Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Libellen in Niedersachsen und Bremen, Sonderband: 282–286
- KALKMAN V.J. & M. LOHR (2015) *Leucorrhinia rubicunda* (Linnaeus, 1758). In: BOUDOT J.-P. & V.J. KALKMAN (Ed.) Atlas of the European dragonflies and damselflies: 265–267. KNNV Publishing, Zeist
- MILLER A.K., P.L. MILLER & M.T. SIVA-JOTHY (1984) Pre-copulatory guarding and other aspects of reproductive behaviour in *Sympetrum depressiusculum* (Selys) at rice fields in southern France (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 13: 407–414
- MÜLLER O. (1993) Beobachtungen zur abendlichen Dämmerungsaktivität von *Aeshna grandis* (Linnaeus, 1758) und *Aeshna mixta* (Latreille, 1805) (Odonata, Aeshnidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 37: 39–44
- PAJUNEN V.I. (1962) Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* v.d. Lind. (Odon., Libellulidae). *Annales Zoologici Societatis Zoologicae-Botanicæ Fennicae Vanamo* 24 (4): 1–79
- PAJUNEN V.I. (1963) Reproductive behaviour in *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind. and *L. rubicunda* L. (Odon., Libellulidae). *Annales Entomologici Fennici* 29: 106–118
- PAJUNEN V.I. (1966) The influence of population density on the territorial behaviour of *Leucorrhinia rubicunda* L. (Odon., Libellulidae). *Annales Zoologici Fennici* 3: 40–52
- REHFELDT G.E. (1995) Natürliche Feinde, Parasiten und Fortpflanzung von Libellen. *Odonatological Monographs* 1: 1–173
- RÜPPELL G. (1989) Fore legs of dragonflies used to repel males. *Odonatologica* 18: 391–396
- RÜPPELL G. (1990) *Leucorrhinia rubicunda* (Libellulidae) – Fortpflanzungsverhalten. Film E3068 des IWF, Göttingen, 1989. *Publikationen zu Wissenschaftlichen Filmen*, Sektion Biologie 28: 1–12
- SFORMO T. & P. DOAK (2006) Thermal ecology of Interior Alaska dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Functional Ecology* 20: 114–123
- SOEFFING K. (1990) Verhaltensökologie der Libelle *Leucorrhinia rubicunda* (L.) (Odonata: Libellulidae) unter besonderer Berücksichtigung nahrungsökologischer Aspekte. Dissertation, Universität Hamburg
- STERNBERG K. (2000) *Leucorrhinia rubicunda* (Linnaeus, 1758) – Nordische Moosjungfer. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) (2000) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2: 427–436. Ulmer, Stuttgart
- WILDERMUTH H. (2008) Die Falkenlibellen Europas. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben
- WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2019) Die Libellen Europas. Quelle & Meyer, Wiesbaden
- WILDERMUTH H., A. BORKENSTEIN & R. JÖDICKE (2018) Verhaltensgesteuerte Thermoregulation bei *Leucorrhinia pectoralis* und *L. rubicunda* (Odonata: Libellulidae). *Libellula* 37: 97–134
- WORTHEN W.B. (2016) Observation of wing-whirring behavior in a tropical perching dragonfly, *Micrasyria atra* (Odonata: Libellulidae). *Notulae odonatologicae* 8: 261–265

Manuskripteingang: 15. März 2021