 **ENCYCLOPAEDIA
CINEMATOGRAPHICA**

FILM E 3068

Leucorrhinia rubicunda (Libellulidae)
Fortpflanzungsverhalten

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM • GÖTTINGEN

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 20 · NUMMER 16 · 1990

FILM E 3068

Leucorrhinia rubicunda (Libellulidae)
Fortpflanzungsverhalten



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl.), farbig, 137 m, 12 1/2 min (24 B/s). Hergestellt 1988, veröffentlicht 1989.

Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt. Die Aufnahmen wurden von Prof. Dr. G. RÜPPELL, Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, hergestellt. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Schnitt: G. RÜPPELL, R. DRÖSCHER.

Zitierform:

RÜPPELL, G.: *Leucorrhinia rubicunda* (Libellulidae) – Fortpflanzungsverhalten. Film E 3068 des IWF, Göttingen 1989. Publikation von G. RÜPPELL, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 20, Nr. 16/E 3068 (1990), 12 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. G. RÜPPELL, Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, Pockelsstr. 10a, D-3300 Braunschweig.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Redaktion: G. LOTZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftlichen Ergänzungen zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt werden.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film

Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen

Tel. (05 51) 20 22 04

GEORG RÜPPELL, Braunschweig:

Film E 3068

Leucorrhinia rubicunda (Libellulidae) — Fortpflanzungsverhalten

Verfasser der Publikation: GEORG RÜPPELL

Mit 3 Abbildungen

Inhalt des Films:

Leucorrhinia rubicunda (Libellulidae) — Fortpflanzungsverhalten. Der Film zeigt die nordische Moosjungfer *Leucorrhinia rubicunda* am Fortpflanzungsgewässer. Anfliegende Paarungsräder werden von einzelnen Männchen attackiert und trennen sich erst an einer ungestörten Stelle. Vom Männchen bewacht legt das Weibchen bei hoher Männchendichte im Sitzen die Eier ab. Trotzdem kommt es zu Angriffen und heftigen Auseinandersetzungen um die Weibchen. Ein neuer Abwehrmechanismus wird beschrieben. Oft koppeln sich mehrere Tiere aneinander und fliegen auch so ab. (Mit Zeitlupe.)

Summary of the Film:

Leucorrhinia rubicunda (Libellulidae) — Reproduction Behaviour. The film shows the nordic moss dragon-fly *Leucorrhinia rubicunda* on typical reproduction waters. On-coming mating circles are attacked by single males and only separate in an undisturbed position. The male guards the female as the female lays its eggs very close to the male. This does not prevent attacks and heftly fights for the female. A new defence mechanism is described. Several individuals join one another and fly off together. (Slow motion frames.)

Résumé du Film:

Leucorrhinia rubicunda (Libellulidae) — Comportement de reproduction. Le film montre la libellule (demoiselle) nordique *Leucorrhinia rubicunda* au bord des eaux de reproduction. Les couples de libellules en vol, en forme de roue pour la reproduction, sont attaqués par des mâles solitaires et ne séparent que à un endroit tranquille. La femelle, surveillée par son partenaire, dépose les oeufs en position assise au milieu d'une nuée de mâles. Malgré cela on observe des attaques et de violents démêlés au sujet des femelles. Un nouveau mécanisme de défense est alors décrit. Souvent plusieurs bêtes s'attachent les unes aux autres et s'envolent ainsi. (Au ralenti.)

Allgemeine Vorbemerkungen

Das Fortpflanzungsverhalten der Libellen wird aus der Sicht der Soziobiologie (DAWKINS [1]; KREBS und DAVIES [2]) plausibel. Danach konkurrieren zur Fortpflanzungszeit Männchen um Weibchen, da die männlichen Fortpflanzungsprodukte immer in sehr viel größerer Zahl vorliegen als die der Weibchen. Eigentlich konkurrieren somit die Spermien um die Eier. Betrachtet man die männlichen Organismen als „Behälter“ der Samen, dann müßten ihre Anpassungen so ausgerichtet sein, daß sie ihre Samen zur Fortpflanzung bringen, also mit anderen Männchen um die Begattung (sprich Weibchen) konkurrieren. Auch die Weibchen verhalten sich so, daß eine Begattung und erfolgreiche Eiablage gewährleistet ist. Sind sie bereits begattet, müssen sie die weiteren werbenden bzw. angreifenden Männchen vermeiden. Beide, Männchen wie Weibchen, können bei heftigen Auseinandersetzungen bei der Werbung die Artgenossen in Gefahr bringen oder sogar töten (RÜPPELL [3]). Das Verhalten der Libellen zeigt also egoistische Tendenzen, besser genetischer Eigennutz genannt. Besonders bei nicht verwandten Tieren ist dieser Eigennutz ausgeprägt. Bei Verwandten kommt es oft zu kooperativem, helfendem oder altruistischem Verhalten, da bei Verwandten bis zu einem gewissen Grade gleiche Gene vorhanden sind. Die an den Fortpflanzungsgewässern erscheinenden Libellen sind wahrscheinlich nicht verwandt, so daß bei ihnen der genetische Eigennutz intensiv auftritt. Den Männchen scheint jedes Mittel recht zu sein, um Weibchen zu begatten. So sind „Vergewaltigungen“ und Tandemtrennungen durch angreifende Männchen filmisch dokumentiert worden (RÜPPELL [10]–[12]). Die Konkurrenz der Männchen um die Weibchen ist bei den Libellen besonders auch deshalb so hoch, weil sich die Männchen in der Fortpflanzungszeit die meiste Zeit am Fortpflanzungsgewässer aufhalten, Weibchen dorthin aber nur kurzzeitig zur Eiablage fliegen. Die Männchen sind dort deshalb immer in der Überzahl. Die Konkurrenzintensität kann durch die verschiedene Männchendichte variiert werden. Bei *Perithemis tenera* waren alle Konkurrenzverhaltensweisen bei hoher Männchendichte sehr viel ausgeprägter als bei geringer Männchendichte (vgl. RÜPPELL, RUDOLPH und HADRY [13]).

Verbreitung und Ökologie

Die Nördliche Moosjungfer *Leucorrhinia rubicunda* ist im östlichen Nordeuropa weit verbreitet. Im südlichen Teil des Verbreitungsgebietes kommt sie nur in höhergelegenen Lagen vor. Durch ihre Fortpflanzung ist sie vor allem an Hochmoorgewässer gebunden, fliegt aber auch an Altarmen. PAJUNEN ([3]–[7]) beschreibt Vorkommen, Brutbiologie und sonstige Lebensweise für finnische Populationen sehr ausführlich. Allerdings fehlen diesen Darstellungen die modernen Deutungen der Soziobiologie. *Leucorrhinia rubicunda* ist eine Frühsommerart. Die Flugzeit reicht von Ende April bis Mitte Juni. Wie auch andere in diesem Zeitraum fliegende Arten schlüpft ein großer Teil der Population an wenigen Tagen. So kommt es kurzzeitig zu einer hohen Dichte geschlechtsreifer Tiere am Fortpflanzungsgewässer. In einem Dünenmoorschlatt westlich von Gifhorn konnten im Sommer 1986 ca. 600 Männchen von *Leucorrhinia rubicunda* gleichzeitig am Gewässer geschätzt werden (Größe des Gewässers etwa 100 x 100 m). Am Beobachtungsgewässer im Bissendorfer Moor nördlich von Hannover, in dem die Filmaufnahmen entstanden, hielten sich gleichzeitig ca. 30–70 Männchen auf. Dieses Gewässer war im Durchmesser ca. 30 m groß.

Paarung und Eiablage

Im Beobachtungszeitraum von Mitte bis Ende Mai erschienen die Männchen bei hochsommerlichen Temperaturen schon ab 9 Uhr am Gewässer. Die meisten von ihnen flogen im Uferbereich umher. Einige saßen auf am Ufer stehenden Pflanzen, wohin sie viele Male nach Abflügen wieder zurückkehrten, aber die Sitzwarte auch wechselten. Andere Männchen saßen bis 30 m Umkreis verstreut am Boden. Die Ankunft der Weibchen erfolgte bei hoher Populationsdichte meistens im Kopulationsrad. Es schien, als ob dadurch die Weibchen eine Art Geleitschutz durch das Männchen zum Fortpflanzungsgewässer erfuhren. Die Kopulationsräder flogen ab etwa 11 Uhr zielstrebig zum Wasser.

Eiablage und Störungen

Meistens stürzten von allen Seiten Männchen auf das Paar, das schon beim Anflug der Störer wieder abflog. Ungestörte Räder blieben unbeweglich auf dem Torfmoosrasen sitzen, der sich kreisförmig um den Hochmoorweiher erstreckte. Auch solche sitzenden Paare wurden angegriffen, wobei die Angreifer versuchten, sich irgendwo am Rad festzuhalten.

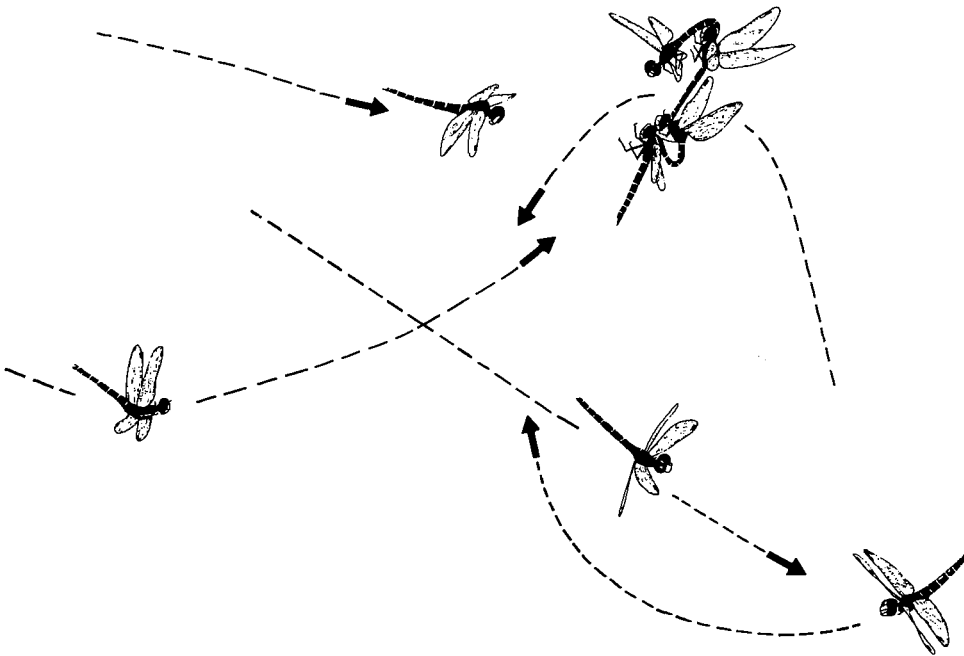


Abb. 1. Angreifende Männchen von *Leucorrhinia rubicunda* bei hoher Männchendichte. Nachdem sich drei Männchen an einem Weibchen angekoppelt haben, greift ein viertes an und weitere Männchen nähern sich

Durch Flügelschläge wurden sie meistens abgewehrt. In vielen Fällen flog das Paar nach dem Angriff davon. Das Bemühen des Rad-Männchens, schnell zu fliehen, konnte man auch an seiner besonderen Flugtechnik ablesen. Die Flügelschläge wurden mit erhöhter

Schlagfrequenz und vergrößerter Schlagamplitude durchgeführt. Außerdem verwandte das Männchen manchmal den synchronen Schlagmodus, d. h. die Vorder- und Hinterflügelpaare wurden in Phase gleichzeitig vor- und zurückgeschlagen, wie das bei extremen Flugmanövern bei Libellen beschrieben worden ist (RÜPELL [8]). Hatte ein Paar einen ungestörten Platz auf dem Torfmoosrasen erreicht, dann trennte es sich meist nach einigen Sekunden. Das Männchen streckte vorher die Flügel senkrecht nach oben, um dann anschließend den Griff seiner Analappendices am Hinterkopf des Weibchens zu lösen. Dieses flog ein Stückchen auf, legte sich aber bei hoher Männchendichte sofort wieder auf das Wasser. Näherte sich keine andere Libelle, dann flog das Weibchen auf und begann dippend Eier abzulegen. Bei hoher Männchendichte blieb es jedoch nie lange ungestört. Näherte sich ein Männchen, ließ sich das Weibchen sofort wieder auf das Wasser fallen und blieb dort solange sitzen, bis keine Männchen mehr in unmittelbarer Nähe flogen. Dieses Verhalten ist auch von PAJUNEN [4] als „dropping behaviour“ beschrieben worden. Im Sitzen legten die Weibchen häufig Eier ab. In Portionen (einige dutzend bis einige hundert Eier pro Portion) quollen die Eier aus dem Abdomen, wobei das Weibchen geringe Ortswechsel von einigen Zentimetern unternahm. Das dazugehörige Männchen bewachte oftmals das Weibchen, wobei es andere Männchen anflog oder von diesen angeflogen wurde. Dabei konnten verschiedene Verhaltensweisen beobachtet werden, die dem Schutz des Weibchens dienten. Oft floh das Männchen, so daß die Rivalen vom eierlegenden Weibchen weggelockt wurden. Manchmal kam es zu einem Luftkampf, bei dem die Angreifer durch den Anflug vertrieben oder in seltenen Fällen ergriffen und fortgeschleppt wurden (REHFELDT, mdl. Mittlg.).

Weibchenabwehr angreifender Männchen

Die einzeln herumfliegenden Männchen suchten unablässig nach auf dem Wasser sitzenden Weibchen. Hatten sie eines gefunden, dann versuchten sie, es zu ergreifen und sich in der Halsregion anzukoppeln, um das Weibchen aus dem Wasser zu ziehen. Viele Weibchen wehrten sich, indem sie sich am Torfmoosrasen mit allen 6 Beinen festhielten. Ein anderer noch nicht bekannter Abwehrmechanismus von Weibchen und Männchen konnte aus den Zeitlupenaufnahmen erkannt werden: Abwehren mit den Vorderbeinen (vgl. Abb. 2). Weibchen, die Eier ablegten und kein Interesse an einer erneuten Kopulation hatten, wehrten den Angreifer auch dadurch ab, daß sie ihre Vorderbeine über den Kopf nach oben in die gefährdete Zone streckten, in der sich der Angreifer anzukoppeln versuchte. Das nach-oben-Klappen der Vorderbeine erfolgte aus der für viele Libellen typischen Haltung der Vorderbeine. Libelluliden sitzen auf den hinteren und mittleren Beinpaaren, während sie die vorderen Beinpaare an den Prothorax angelegt nach oben halten, so daß sie von der Seite wie eine Manschette des Halses aussehen. Auch beim Flug werden die Vorderbeine in dieser eigenartigen Stellung hinter dem Kopf nach oben gehalten. Die Femura zeigt nach oben, die Tibien mit den Tarsen weisen jedoch nach unten dabei. Kleinlibellen wie *Calopteryx splendens* und die meisten Coenagrioniden halten nur beim Flug ihre Vorderbeine in der eben beschriebenen Stellung. Die mittleren und hinteren Beinpaare sind an den Thorax unten angelegt, wobei die Femura nach hinten, die Tibien jedoch nach vorne zeigen. Aus dieser Stellung heraus können sie bei der Landung oder bei Beuteflügen sehr schnell nach vorn gestreckt werden. Da die Vorderbeine nach oben stehen,

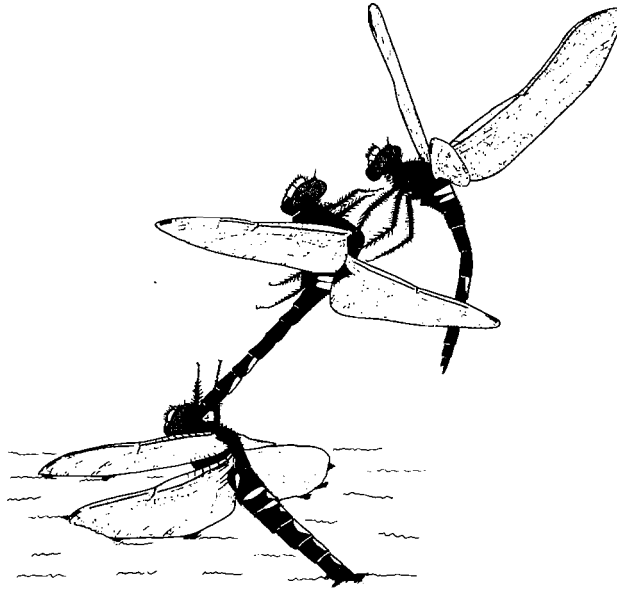


Abb. 2. Der Abwehrmechanismus mit den Vorderbeinen: Ein Männchen hat ein auf der Wasseroberfläche eierablegendes Weibchen ergriffen. Dieses hat sich mit nach oben gereckten Vorderbeinen vergeblich gewehrt. Das angekoppelte Männchen wird nun seinerseits von einem weiteren Männchen angegriffen und wehrt sich erfolgreich mit nach oben gereckten Vorderbeinen

brauchen nur noch die Tibien mit den Tarsen nach oben geschwenkt zu werden, um den gefährdeten Halsbereich zu schützen. Diese Abwehrbewegung des nach-oben-Streckens der Beine erfolgt in wenigen Millisekunden (RÜPPELL [9]).

Weibchen können so fremde Männchen abwehren, aber auch Männchen, die von anderen Männchen angegriffen werden, zeigen das gleiche Abwehrverhalten mit den nach oben gereckten Vorderbeinen. Trotz der Abwehrverhaltensweisen können sich Männchen oftmals am Weibchen oder auch am Tandemmännchen ankoppeln.

Unterschiede bei hoher und geringer Männchendichte

Bei hoher Männchendichte fliegen die Männchen meistens umher und sitzen nur kurz auf ihrer Warte. Die Weibchen kommen nur im Rad zum Gewässer, legen im Sitzen ab und versuchen, wie beschrieben, sich der angreifenden Männchen zu erwehren (vgl. Abb. 2 und 3). Die Männchen verfolgten ein Weibchen oftmals in einem regelrechten Schwarm. Bis zu 20 Männchen versuchten, ein fliehendes Weibchen einzuholen. Bei einer Flucht senkrecht nach oben entkamen die Weibchen meistens und verschwanden im Umkreis. Über dem Wasser wurden Weibchen dagegen meistens eingeholt. Bei diesen wilden

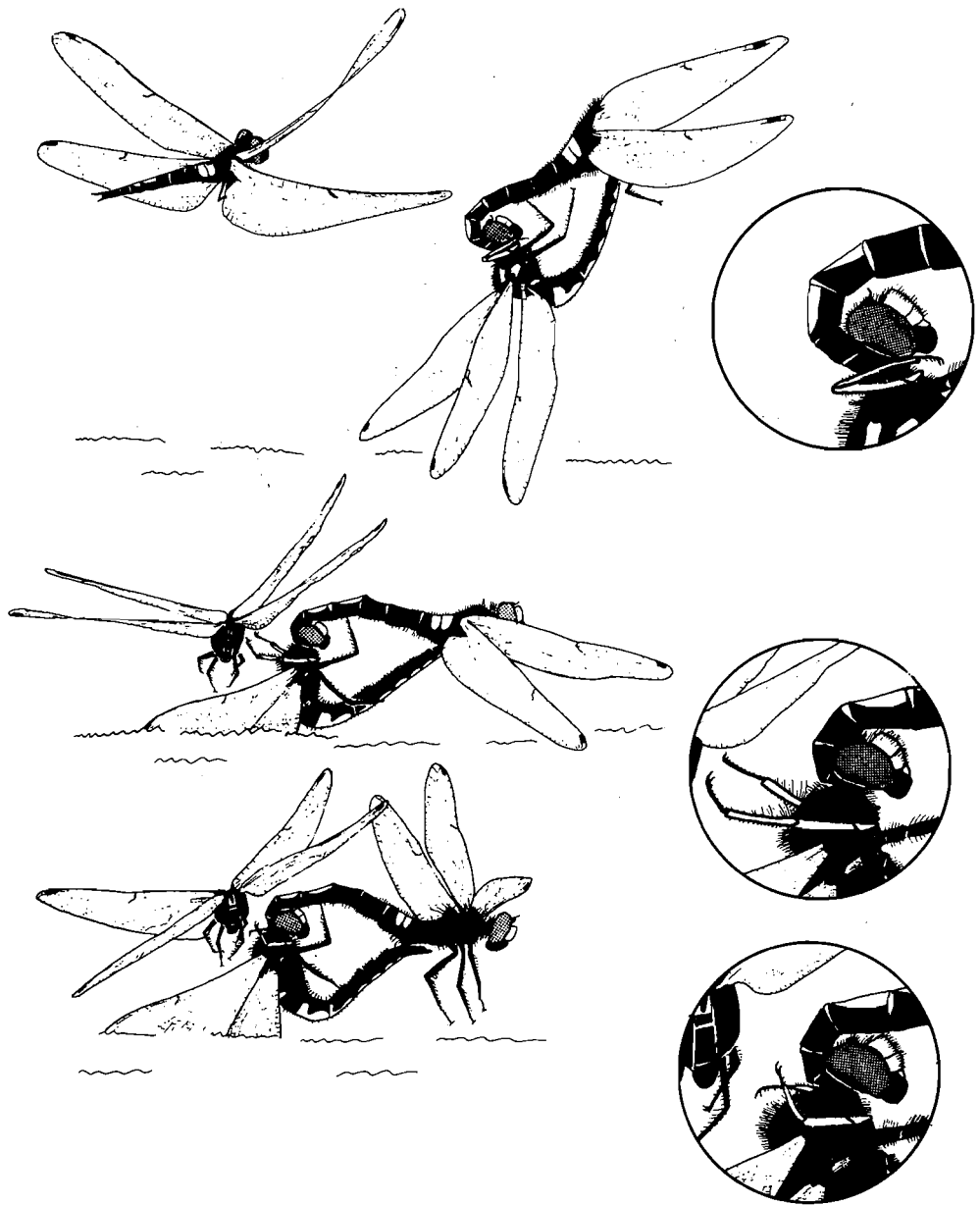


Abb. 3. Ein Rad von *Leucorrhinia rubicunda* ist auf dem Wasser gelandet und wird von einem Männchen attackiert. Das Weibchen stößt mit nach oben gereckten Vorderbeinen dieses Männchen erfolgreich zurück (von unten nach oben, rechts Ausschnitte von links)

Jagden können sich aber auch Männchen gegenseitig ergreifen. Oftmals entstand ein wirrer Knäuel, und es flogen 4–5 aneinandergestellte Tiere davon. Waren drei Tiere — zwei Männchen und ein Weibchen — zusammengestellt, konnte man noch von einem koordinierten Flug sprechen. Bei 4 und mehr Tieren war der Flug sehr unkontrolliert, und die Tiere fielen irgendwo ins Wasser oder in die Ufervegetation. Dort lösten sich die zusammengestellten Tiere durch das Ziehen einzelner Tiere auf. Manchmal flogen zwei oder drei zusammengestellte Männchen ab. blieb ein Männchen beim Weibchen, versuchte es eine erneute Kopulation. Häufig waren auch Männchen der Schwesternart *Leucorrhinia dubia* an solchen Weibchenfangversuchen beteiligt. Es kam zu Mischpaarungen, so daß in ca. 10% der Fälle am *Leucorrhinia rubicunda*-Weibchen ein *dubia*-Männchen befestigt war. Ob es dabei zu echten Kopulationen kam, konnte nicht festgestellt werden. Am Ende der Fortpflanzungsperiode oder bei schlechterem Wetter, wenn die Männchendichte geringer war, sah man auch Weibchen aus dem Umfeld alleine einfliegen, um dann relativ ungestört im Dippflug Eier abzulegen. Das Eierablegen aus dem Sitzen bei hoher Männchendichte ist demnach ein Männchenvermeidungsverhalten der Weibchen. Für sie bedeutet eine erneute Kopulation unnötigen Energieverlust und auch ein gewisses Risiko. Es kann zu Beschädigungen oder Abstürzen ins Wasser kommen. Manchmal konnte sich ein Weibchen oder ein Männchen nicht mehr von der Wasseroberfläche erheben, besonders wenn es mit den Oberseiten der Flügel, also rücklings, aufs Wasser fiel. Viele im Wasser treibende *Leucorrhinia*-Flügel zeugten davon, daß solche Unglücksfälle relativ häufig waren. Die im und auf dem Wasser lebenden Wanzen wie *Gerris* fraßen die Körper der Libellen umgehend auf. Es soll noch erwähnt werden, daß nicht nur die Schwesternart *Leucorrhinia dubia*, sondern auch die viel größere Art *Libellula quadrimaculata*, also der Vierfleck, auf eierlegende oder alleinfliegende Weibchen flog und sie zu ergreifen versuchte, ja selbst *Enallagma cyathigerum* versuchte mehrfach, einzeln auf dem Wasser eierablegende *Leucorrhinia rubicunda*-Weibchen zu ergreifen, wurde aber regelmäßig durch Flügelschläge abgewehrt.

Zur Entstehung des Films

Der Film wurde im Mai 1988 an einem Moorweiher im Bissendorfer Moor nördlich von Hannover hergestellt. Kamera: LOCAM Modell 51 mit Kern Switar 16–100 mm und Canon 200 mm auf Ektachrom Negativ Film, Tageslicht, 25 DIN. Aufnahme: G. RÜPPELL.

Filmbeschreibung

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

An Moorgewässern lebt die Nordische Moosjungfer *Leucorrhinia rubicunda*. Zahlreiche Libellen versammeln sich im Spätfrühling bei Sonnenschein an den Kolken. Männchen erkennt man an den rotbraunen Flügelmalen und dem rotgemusterten Hinterleib. Der Hinterleib der Weibchen trägt dagegen ein gelbliches Zeichnungsmuster. Dieses Weibchen wird gleich von einem Männchen ergriffen und fortgeschleppt. In großer Zahl über dem Gewässer fliegende Männchen warten auf Weibchen, die einzeln aus dem Umland ankommen. Die Zeitdehnung verdeutlicht, wie ein auf dem Wasser niedergehendes Weibchen von einem Männchen ergriffen wird.

In der Uferregion findet die Kopulation statt.

Als Paarungsräder fliegen die Moosjungfern zum Gewässer zurück und meiden dabei Bereiche mit hoher Männchendichte. Das Paar fliegt über den Sphagnumgürtel, der zur Eiablage geeignet ist. Erst in einer relativ ruhigen Zone lassen sich die Tiere nieder. Durch Flügelschlagen des Männchens wird ein hinzukommendes Paarungsräder zum Weiterfliegen veranlaßt.

Dieses Paar wird von einem Männchen angegriffen und fliegt auf. Hier koppelt sich der Angreifer am Männchen an und zieht das Rad aus dem Wasser.

Ein anderes Radmännchen fliegt mit synchronen Schlägen seiner Vorder- und Hinterflügel. Ein derartiges Flügelheben des Männchens erfolgt unmittelbar vor der Radtrennung. Das Männchen löst den Klammergriff seiner Analappendices, und das Paar trennt sich. Dieses Weibchen wird von einer Windböe umgeworfen. Es kann sich nicht mehr von der Wasseroberfläche lösen und ertrinkt.

Ein anderes Paar trennt sich bereits im Flug. Das auffliegende Weibchen läßt sich sofort wieder auf die Wasseroberfläche fallen, als fremde Männchen näherkommen.

Bei hoher Männchendichte legen Weibchen von *Leucorrhinia rubicunda* in dieser wenig auffallenden Stellung Eier in großen Ballen ab. Normalerweise wird das fliegend oder sitzend ablaichende Weibchen von dem Männchen bewacht, das es zuvor begattet hat.

Hier fliegt das bewachende Männchen vor anderen Libellen davon, so daß sein Weibchen unbehelligt bleibt.

Ein *rubicunda*-Weibchen ist von einem Männchen der nahe verwandten Art *Leucorrhinia dubia* ergriffen worden. Arteigene Männchen nähern sich ebenfalls und inspizieren das Paar. Das *dubia*-Männchen wehrt das *rubicunda*-Männchen durch heftige Flügelschläge ab.

Dieses *rubicunda*-Männchen hat ein Weibchen ergriffen und versucht, es aus dem Wasser zu ziehen. Es wird dabei von Artgenossen und drei großen Vierfleck-Libellen gestört. Während des Ankoppelns kann ein Angreifer abgewehrt werden. — Der Start gelingt jedoch nicht sofort, da sich das Weibchen am Torfmoos festhält.

Wieder hat ein *dubia*-Männchen ein *rubicunda*-Weibchen ergriffen, das bereits einen großen Eiballen abgelegt hat. Das Weibchen hält sich jedoch mit Erfolg fest und kann die Eiablage fortsetzen.

Wie stark die Konkurrenz um die Weibchen ist, zeigt dieses Beispiel: Drei Männchen versuchen, sich an ein Weibchen anzukoppeln und werden von weiteren Männchen angefliegen.

Beim Startversuch in der Uferregion wird ein Männchen einer Vierergruppe abgeschüttelt. Nur das führende Männchen hat hier die Beine in Flughaltung angelegt. Mit hoher Schlagzahl versucht das vordere Männchen, ein Tandem aus der Vegetation herauszuziehen. Durch heftige Flugbewegungen beider Männchen wird der Haltegriff am Weibchen gelöst. Das hintere Männchen versucht, durch heftiges Flügelschlagen und Körperschütteln zu entkommen.

Gegen Ende der Fortpflanzungszeit wird die Männchendichte geringer, und die Weibchen können ihre Eier ungestörter im Dippflug ablegen. Nur in der Nahaufnahme bei starker Zeitdehnung erkennt man den Eiballen an der Abdomenspitze.

Aber auch bei geringer Männchendichte werden eierlegende Weibchen immer wieder von Männchen verfolgt und ergriffen.

English Version of the Spoken Commentary

The Darter Dragonfly *Leucorrhinia rubicunda* frequents moorland pools.

Large numbers of the dragonflies assemble at bog pools in the late spring sunshine.

Males are recognizable by their reddish brown stigma and the red patterning on the lower abdomen. The abdomen of the female, on the other hand, has yellowish markings.

This female is about to be seized by a male and carried off. Large numbers of males fly up and down above the water, waiting for individual females to appear from the surrounding countryside. In slow motion it is very easy to see how a female is seized by a male as she approaches the surface of the water.

Copulation takes place at the edge of the pool.

In "wheel posture" the copulation flight takes them back to the pool while avoiding areas with a high density of males. The pair flies across the sphagnum belt, which is a suitable site for egg laying. The dragonflies do not alight until they have found a relatively quiet zone. The male's wingbeats cause an approaching pair in wheel posture to change course and fly away again.

This pair is attacked by a male and flies off. The attacker attaches himself to the other male and pulls the wheel out of the water.

Another „wheel posture“ male is flying with synchronous beats of his fore and hind wings. This type of male wing stretching immediately precedes separation from the wheel posture. The male releases the grip of his anal appendages, and the pair separates.

This female has been blown over by a gust of wind. No longer able to take off from the water, she drowns.

Another pair has already separated in the air. The ascending female immediately drops down to the water surface at the approach of alien males.

With a high male population density the female *Leucorrhinia rubicunda* lays her large egg packets in this less conspicuous attitude. While ovipositing, either in flight or on the ground, the female is generally guarded by the male after decoupling.

Here the guardian male flies off, to distract other dragonfly males from molesting his mate.

A *rubicunda* female is seized by a male of the closely related species *Leucorrhinia dubia*. Conspecific males also approach and inspect the pair. The *dubia* male wards off the *rubicunda* male with violent wingbeats.

This *rubicunda* male has seized a female and is attempting to pull her out of the water. He is deterred by other conspecifics as well as three big Four-spotted *Libellulas*. At the start of copulation, an attack can be warded off. — But the copulation flight cannot start here because the female remains clinging to the sphagnum moss.

Again a *dubia* male has seized a *rubicunda* female that has just deposited a large egg package. The female succeeds in clinging on and is able to continue oviposition.

This sequence serves to show how strong the competition for the females can be. Three males are attempting to couple up with one female, and further males are intruding.

At an attempted take-off on the shore zone a male is shaken out of a group of four. Only the dominant male has his legs tucked up in the flight position. With rapid wingbeats the front male tries to pull a tandem pair out of the vegetation. With vigorous flight move-

ments on the part of both males, the grasp on the female is relaxed. The male at the rear tries to escape with violent wingbeats and body shaking.

Towards the end of the mating season, the male population density decreases and the females can lay their eggs in dipping flight without being disturbed so much. Only in slow motion close-up is it possible to recognize the egg package at the tip of the female's abdomen.

But even when the male population density is low, the egg laying females are repeatedly pursued and seized by male dragonflies.

Literatur

- [1] DAWKINS, R.: Das egoistische Gen. Berlin, Heidelberg, New York 1978.
- [2] KREBS, J. R., und N. B. DAVIES: Einführung in die Verhaltensökologie. Stuttgart, New York 1984.
- [3] PAJUNEN, V. I.: A description of aggressive behaviour between males of *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind. (Odon., Libellulidae). Ann. ent. Fenn. 28 (1962), 108–118.
- [4] PAJUNEN, V. I.: Reproductive behaviour in *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind. and *L. rubicunda* L. (Odon., Libellulidae). Ann. Ent. Fenn. 29, 2 (1963), 106–118.
- [5] PAJUNEN, V. I.: Aggressive behaviour in *Leucorrhinia caudalis* Charp. (Odon., Libellulidae). Ann. Zool. Fenn. 1 (1961), 357–369.
- [6] PAJUNEN, V. I.: The influence of population density on the territorial behaviour of *Leucorrhinia rubicunda* L. (Odon., Libellulidae). Ann. Zool. Fenn. 3 (1966), 40–52.
- [7] PAJUNEN, V. I.: Mechanisms of sex recognition in *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind., with notes on the reproductive isolation between *L. dubia* and *L. rubicunda* L. (Odon., Libellulidae). Ann. Zool. Fenn. 1 (1964), 55–71.
- [8] RÜPPELL, G.: Kinematic analysis of symmetrical Flight manoeuvres of Odonates. J. exp. Biol. 144 (1989), 13–42.
- [9] RÜPPELL, G.: Forelegs of dragonflies used to repel males. Odonatologica 18, 4 (1989), 391–396.

Filmveröffentlichungen

- [10] RÜPPELL, G.: *Orthetrum cancellatum* (Libellulidae) – Flug- und Fortpflanzungsverhalten. Film E 2851 des IWF, Göttingen 1984. Publikation von G. RÜPPELL, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 16, Nr. 36/E 2851 (1984), 12 S.
- [11] RÜPPELL, G.: *Lestes viridis* (Lestidae) – Fortpflanzung – Reproductive Behaviour. Film E 2948 des IWF, Göttingen 1987. Publikation von G. RÜPPELL, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 19, Nr. 21/E 2948 (1987), 11 S.
- [12] RÜPPELL, G.: *Anax junius* (Aeshnidae) – Eiablage und Konkurrenz um die Weibchen. Film E 2998 des IWF, Göttingen 1987. Publikation von G. RÜPPELL und H. HADRY, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 19, Nr. 22/E 2998 (1987), 12 S.
- [13] RÜPPELL, G. und R. RUDOLPH: *Perithemis tenera* (Libellulidae) – Fortpflanzungsverhalten. Film E 3000 des IWF, Göttingen 1987. Publikation von G. RÜPPELL, R. RUDOLPH und H. HADRY, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 19, Nr. 24/E 3000 (1987), 10 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1–3: Zeichnung G. RÜPPELL.

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Die internationale ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA (EC) wurde 1952 gegründet. Sie hat die Aufgabe, wissenschaftliche Film- und Videodokumente zu sammeln und für Forschung und Lehre nutzbar zu machen. Über die Aufnahme der Dokumente in die ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA entscheidet unter Vorsitz des Editors der Redaktionsausschuß, ein internationales Gremium von Wissenschaftlern und Fachleuten für den wissenschaftlichen Film. EC-Archive in aller Welt machen die ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA der internationalen Wissenschaft verfügbar.

The international ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA (EC), founded in 1952, has the task to collect scientific film and video documents, and to render them useful to research and teaching. Under the leadership of the editor the editorial board, an international committee of scientists and scientific film experts, decide about the acceptance of documents in order to make them available through EC-archives all over the world.

L'Encyclopédie internationale du film ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA (EC), fondée en 1952, a pour but de collectionner des documents scientifiques du film et de la vidéo et de les rendre utiles à la recherche et à l'enseignement. C'est sous la présidence de l'éditeur que le comité de rédaction, un cercle international de scientifiques et d'experts du film scientifique, décide l'acceptation des documents pour les rendre accessibles dans le monde entier par l'intermédiaire des archives de l'EC.