

**FORTPFLANZUNGSVERHALTEN VON
SOMATOCHLORA ARCTICA (ZETTERSTEDT)
(ANISOPTERA: CORDULIIDAE)***

H. WILDERMUTH

Haltbergstrasse 43, CH-8630 Rüti, Switzerland
e-mail: hansruedi@wilderdmuth.ch

Eingegangen am 25. März 2002 / Angenommen am 15. Mai 2002

REPRODUCTIVE BEHAVIOUR IN *SOMATOCHLORA ARCTICA* (ZETTERSTEDT) (ANISOPTERA: CORDULIIDAE) – The reproductive behaviour in relation to structural habitat resources was studied at mountain bogs of the Central Alps (Tyrol, Austria). The ♂♂ searched for mates at small clearings in coniferous forests where numerous scattered oviposition sites were hidden in dense vegetation, using 3 tactics: (1) they scanned the oviposition sites by slow flights at low height over large vegetated areas (scan flight), (2) they patrolled restricted areas with frequent hover stops while chasing any intruder (patrol flight), (3) they dived repeatedly into gaps of emergent vegetation, searching for ♀♀ close to the water (dive flights). 62% of the ♀♀ remained undiscovered by ♂♂, 11% fled successfully and 27% accepted copulation (n = 139). The copulation was always initiated in the air or on the ground when both partners plunged into the vegetation following a clash. Immediately after the take off – and possibly after intramale sperm translocation – the tandem assumed the wheel position. The pairs often circled over the clearings for several minutes and perched on sunlit branches of spruce or pine trees, 0.8-12 m above ground (mean 2.75 m, n = 20). During copulation that lasted 31-150 min (mean 85 min, n = 14) rhythmic pumping movements of the ♂ basal abdominal segments with frequencies from 0.14 to 0.36 Hz were observed. Copulation terminated by disengagement of the genitalia, then the partners separated immediately or after a short tandem flight. Oviposition never followed directly upon copulation and always occurred unguarded. The oviposition sites were selected carefully at shallow puddles among emergent vegetation. Eggs were laid by touching soaked moss or turf mud with the tip of the abdomen during rhythmic dipping flight movements with mean frequency of 0.61 Hz. One oviposition bout lasted 1-3 min and featured an egg flow of 1.7-4.5 eggs per s. Ovipositing females were sometimes successfully attacked by frogs (*Rana temporaria*), and males were occasionally found in orb-webs of spiders (*Araneus sp.*); however, predation risk was low at rendez-vous sites. Sperm competition is discussed with respect to behaviour during copulation and to the morphology of ♂ and ♀ genitalia.

* N.W. Moore gewidnet, im Hinblick auf seine Verdienste um den weltweiten Schutz der Libellen.

EINLEITUNG

Somatochlora arctica ist in ganz Mitteleuropa verbreitet, kommt aber kaum irgendwo noch häufig vor (MAIBACH & MEIER, 1987; NUNNER & STADELMANN, 1998; STERNBERG, 2000). Während die Lebensraumansprüche dieser Moorlibelle, insbesondere der Larven, verhältnismässig gut untersucht sind (ZIEBELL & KLINGER, 1980; CLAUSNITZER, 1985; STERNBERG, 1985, 1990; WILDERMUTH, 1986, 1987), ist zum Verhalten der Imagines nur wenig bekannt. Auch zur Fortpflanzungsbiologie gibt es lediglich spärliche Angaben (PRENN, 1935; SMITH, 1984; SONEHARA, 1985; STERNBERG, 2000). Dies hängt damit zusammen, dass sich die Art der direkten Beobachtung oft entzieht: Die Individuen führen eine verborgene und unauffällige Lebensweise, die lokalen Populationen sind grösstenteils klein, die Vorkommen schwierig auffindbar oder schwer zugänglich und die Tiere konzentrieren sich in den Fortpflanzungshabitaten kaum punktuell, weil die Eiablageplätze vielfach verstreut und versteckt liegen. Am meisten Erfolg versprechen verhaltensökologische Untersuchungen an Orten mit relativ grossen Lokalpopulationen und räumlich begrenzten Rendezvousplätzen. Solche Situationen sind in Mitteleuropa am ehesten noch im Bereich der Alpen zu finden, wo auch die vorliegende Studie entstand. Ziel war es, im Hinblick auf das Verständnis des raumbezogenen Fortpflanzungsverhaltens von *S. arctica* Beobachtungsmaterial und Daten am Rendezvous- und Eiablageplatz zu sammeln. Dabei standen folgende Fragen im Vordergrund: (1) Wie verhalten sich die Männchen bei der Partnersuche? Gibt es verschiedene Taktiken? (2) Wo und wie verläuft die Paarbildung? (3) Was geschieht während der Kopulation? Wie lange dauert sie? Wo halten sich die Paare auf? (4) Wo und auf welche Art findet die Eiablage statt? (5) Inwiefern sind Männchen und Weibchen am Rendezvous- und Eiablageplatz der Prädation ausgesetzt?

UNTERSUCHUNGSGEBIET UND METHODEN

Die Untersuchung konzentrierte sich auf eine moorige Waldlichtung im Südteil des Kreuzmooses am Kleinmutzkopf bei Nauders (Tirol, Österreich), direkt an der Grenze zur Schweiz (47°56'N 10°30'E). Das Gebiet liegt auf 1670 m ü. NN und ist nach SCHREIBER (1977) klimatisch der mittleren Berggrünlandstufe zuzuordnen. Die ungefähre Jahresmitteltemperatur beträgt 4.0-5.0° C, die Durchschnittstemperatur im Sommerhalbjahr 8.0-9.0° C. Die Lichtung war ca. 170 m lang und 40 m breit, von W nach E ausgerichtet und an den Längskanten von Hügeln flankiert, die mit Fichte (*Picea excelsa*), Berg-Föhre (*Pinus montana*) und Lärche (*Larix decidua*) bestockt waren. Die Moormulde selbst neigte sich schwach nach E, war nahezu baumfrei und an den meisten Stellen dicht mit niedriger Flachmoorvegetation bewachsen. Oberflächenwasser war nur in Form sehr kleiner, überall verstreuter und in der Vegetation versteckter Pfützen vorhanden, die lediglich senkrecht von oben sichtbar waren. Ihre Gesamtfläche schwankte mit dem Wasserstand; bei sommerlicher Trockenheit konnte das oberflächliche Wasser fast gänzlich verschwinden. Das Moor wurde teilweise aus kleinen Tümpelquellen gespeist, deren Wasser am Ostende der Lichtung auf einer Breite von 3-4 m flächig abfloss. Zusätzliche Beobachtungen wurden im Nordteil des Kreuzmooses und in einem weiteren Moor beim Tiefhof (1600 m ü. NN) gemacht, wo es als Rendezvous- und Eiablageplätze auch bis zu 2 m² grosse, vegetationslose Torfweiher in Form von Hirschshulen gab. Im

Übrigen waren diese beiden Moore sehr ähnlich wie der Südtel des Kreuzmooses.

Die vorliegende Extensivstudie begann in der ersten Septemberhälfte 1990, wurde 1995 und 1996 an einigen Tagen Ende Juli/Anfang August fortgesetzt und konzentrierte sich schliesslich auf die Flugperioden 1999-2001. In diesen drei Jahren konnte *S. arctica* während der letzten Juli- und der beiden ersten Augustdekaden an 10 Tagen mit optimalem Wetter während insgesamt 41 Stunden im Hinblick auf Fortpflanzungsaktivitäten beobachtet werden. Dabei überwachte ich vom SE-Rand der Lichtung aus eine Moorfläche von etwa 20x5 m² mit günstigen Eiablageplätzen von *S. arctica*. Als Hilfsmittel diente ein Fernglas mit Nahfokussierung bis 2.8 m und eine Stoppuhr. Die Lufttemperatur wurde am Schatten 0.5 m über dem Boden gemessen. Kopulations-, Postkopulations- und Eiablageverhalten wurden fotografisch dokumentiert.

Manche Verhaltenselemente wie Luftkämpfe, Paarbildung oder Spermientranslokation liefen derart schnell ab, dass Einzelheiten von Auge nur im Glücksfall erkannt wurden. Einblicke in das Kopulationsverhalten aus kürzester Distanz waren bei zwei Paaren möglich, die sich ca. 1 m über Boden an einen Fichtenzweig gesetzt hatten und sich während der ganzen Kopulationsdauer aus nächster Nähe beobachten liessen. Weitere Paare in grösserer Höhe wurden mit dem Fernglas auf Verhaltenselemente geprüft.

Zur Bestimmung des Eiflusses fing ich einige Weibchen während der Eiablage, hielt sie an den zusammengefalteten Flügeln und tauchte die Abdomenspitze während einer halben Minute alle zwei Sekunden in ein wassergefülltes Gefäss. Eier, die sich bis zum Beginn der Probenahme über der Legeklappe angesammelt hatten, wurden vorher weggespült. Anschliessend wurden die Tiere freigelassen und die Eier ausgezählt.

Somatochlora arctica und *Aeshna juncea* waren die häufigsten Libellen am Beobachtungsplatz. *S. alpestris* kam ebenfalls vor, allerdings viel seltener. Als sporadische Nahrungsgäste erschienen ferner *A. grandis* und *Cordulia aenea*. Die Weibchen der beiden *Somatochlora*-Arten liessen sich während der Eiablage aus einer Entfernung von 2-3 m an ihrer Gestalt und Farbmusterung leicht unterscheiden. Bei fliegenden Männchen erwies sich die eindeutige Bestimmung schwieriger, war aber bei an Ort schwirrenden Individuen mit dem Fernglas möglich: *S. arctica* wirkt zierlicher als *S. alpestris*, und die Augen sind goldgrün, während die von *S. alpestris* blaugrün scheinen (vgl. STERNBERG, 2000).

WETTER UND TAGESPHÄNOLOGIE

Beide Geschlechter erreichten am Rendezvous-Platz nur dann eine hohe Aktivität, wenn die Sonne schien und die Lufttemperatur zwischen 21-27°C lag. Sobald eine Wolke die Sonne verdeckte, nahm die Aktivität rasch ab und erlosch meist vollständig. Nur vereinzelt flogen Männchen und Weibchen im Moor auch bei vorübergehender Bewölkung und bei Temperaturen zwischen 16 und 17°C; ein Männchen jagte im Extremfall am besonnten Moorrand noch bei 15.1°C. Die Aktivität am Paarungsplatz begann auch an wolkenlosen Tagen gewöhnlich nicht vor 10.00 Solarzeit (= ca. 11.30 MESZ), obwohl die Lichtung bereits mindestens zwei Stunden davon beschienen war, erreichte ihr Maximum um den höchsten Sonnenstand und nahm nach 14.30 wieder ab. Individuen beiderlei Geschlechts flogen am späten Nachmittag sporadisch so lange über dem Moor, bis dieses in den Baumschatten zu liegen kam.

PARTNERSUCHE DER MÄNNCHEN

Soweit festgestellt werden konnte, erreichten die Männchen die Lichtung im Steil- oder Horizontalflug vom Wald her und verliessen sie auf dieselbe Art. Über dem Moor

flogen sie mit horizontal oder schwach aufwärts geneigtem Abdomen langsam bis in der Luft stillstehend, meist gegen den Wind, dicht über der Vegetation bzw. 30-70 cm über dem Wasser oder Grund. Dabei liessen sich drei Typen von Suchflügen unterscheiden (Abb. 1):

(1) ABSUCHFLUG – In schwach gebogener Kurven- oder wenig gebrochener Zickzacklinie suchten die Männchen Flächen ab, die weit über das Beobachtungsfeld hinaus gingen. Sie bewegten sich kontinuierlich fliegend oder schwirrend langsam vorwärts und standen manchmal auch kurz still. Eine Strecke oder Fläche konnte auch mehrmals abgeflogen werden. Begegneten sich zwei Männchen, kam es zu Luftkämpfen.

(2) PATROUILLENFLUG – Die Männchen patrouillierten während mehrerer Minuten (maximal festgestellte Dauer 22 min) auf einer begrenzten Fläche (z.B. $3 \times 10 \text{ m}^2$ oder $5 \times 5 \text{ m}^2$). Dabei flogen sie langsam eine kurze Strecke, standen schwirrend in der Luft still, drehten die Körperachse und flogen eine weitere Strecke bis zum nächsten Schwirrhalt. So entstand eine ungefähr zickzackförmige Fluglinie mit Wendepunkten bzw. Schwirrhaltungen von durchschnittlich 5 s Dauer ($n = 40$, Extremwerte 1 und 14 s). In die Patrouillenflüge konnten auch vegetationslose Torfweiher einbezogen sein. Der Aufenthalt an einem solchen ca. 1.5 m^2 grossen Gewässer betrug im Durchschnitt 9.1 s ($n = 113$, Extremwerte 1 und 44 s). Begegnungen mit männlichen Artgenossen führten immer zu Luftkämpfen. Einzelne Männchen unterbrachen oder beendeten die Patrouillenflüge mit einer mehrminütigen Pause und setzten sich im Territorium in die Vegetation. Auf der Beobachtungsfläche waren gleichzeitig maximal 4 Männchen anwesend, meist aber nur 1-2, oft auch gar keines – dies selbst bei optimalen Flugbedingungen.

(3) TAUCHFLUG – Mehrmals wurde beobachtet, wie ein Männchen in die Vegetation eintauchte, die darunter liegenden Wasserflächen einige s lang inspizierte und wieder auftauchte. Der Vorgang wiederholte sich mehrmals an benachbarten Stellen. In einem

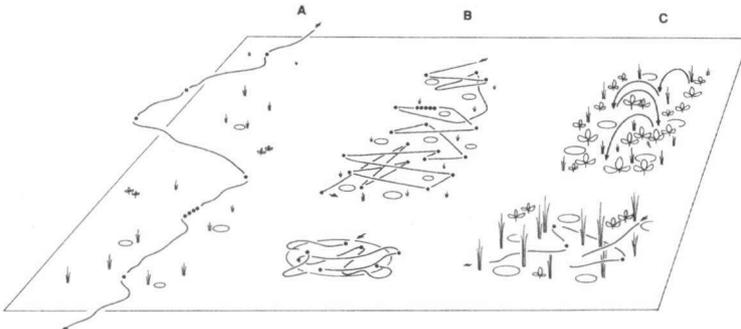


Abb. 1. Weibchen-Suchtaktiken der Männchen von *Somatochlora arctica* an den Eiablageplätzen: Fluglinien mit Schwirren an Ort (Punkte). – [A: Absuchflug, – B: Patrouillenflug über verstreuten, in der Vegetation versteckten Kleinstgewässern bzw. an einem Torfweiher, – C: Tauchflug (hüpfend und völlig in Vegetation eingetaucht)].

Fall flog ein Männchen auf einer Strecke von ca. 8 m langsam und ohne zu schwirren 10-15 cm über dem Wasser zwischen den emersen Pflanzenteilen durch, fing dann eine Beute aus der Luft und fuhr mit dem Suchflug auf dieselbe Art weiter.

Taktik (2) wurde am häufigsten, (3) am seltensten festgestellt, wobei die Grenzen zwischen den Flugtypen nicht immer klar erkennbar waren.

Auf ihren Suchflügen entdeckten die Männchen regelmässig andere Libellen, die bis 10 m über ihnen vorbeiflogen, und steuerten sie sofort an. Weitere Fluginsekten wie kleine Steinfliegen (Plecoptera), Köcherfliegen (Trichoptera) und grosse Schwebfliegen (Syrphidae) wurden ebenfalls kurz verfolgt, ohne sie dann weiter zu beachten. Fliegende Heuschrecken (*Stethophyma grossum*) und weibliche Riesenschnaken (*Tipula maxima*), die an den Eiablageplätzen von *S. arctica* auf- und abtanzten, wurden ebenfalls inspiziert und in einem Fall auch ergriffen, dann aber sofort wieder losgelassen. Nur selten packten patrouillierende Männchen ein Beuteinsekt, verzehrten es in der Luft und liessen dabei Flügel oder andere Körperteile fallen.

An den Luftkämpfen, die jeweils höchstens einige Sekunden dauerten, beteiligten sich meist zwei, selten drei oder vier Männchen. Die Angriffe erfolgten häufig von der Seite. Hie und da standen sich die Kontrahenten für Sekundenbruchteile schief aufgestellt gegenüber, streckten die Beine aus und suchten einander zu ergreifen. Manchmal kam es zu Zusammenstössen mit knisternden Flügelgeräuschen, in einem Fall auch zur Verkeilung, sodass beide Kontrahenten zu Boden trudelten. Oft umkreisten sie einander mehrmals, ohne aber dabei in schraubenförmiger Linie aufzusteigen, bis einer den Platz verliess. *S. arctica*-Männchen kämpften auch mit *Aeshna juncea*, waren dieser aber unterlegen.

Arteigene Weibchen wurden durch die Männchen meist während der Eiablage entdeckt, am häufigsten dann, wenn jene den Platz wechselten und aus der Vegetation aufstiegen. 86 von 139 (62%) eierlegenden Weibchen, die ich beobachtete, blieben unentdeckt. Einige Männchen erkannten die Weibchen selbst dann nicht, wenn sie 2-3 m am Eiablageplatz vorbei patrouillierten. Die Entdeckungsrate von 0.38 dürfte eher zu hoch liegen, da vermutlich mehrere Eiablagen innerhalb der Beobachtungsfläche übersehen wurden.

PAARBILDUNG, SPERMIENTRANSLOKATION UND PAARFLUG

Alle 38 im Südteil des Kreuzmooses beobachteten Paarungsräder bildeten sich über den Eiablageplätzen im Moor; keines flog aus dem Wald herzu. Die Männchen ergriffen die Weibchen in rasantem Flug entweder direkt bei der Eiablage über dem Wasser oder dann, wenn sie eine neue Eiablagestelle suchten. Beim Zusammenprall stürzten beide oft ab. Die Ankopplung an das Weibchen erfolgte in der Luft oder, häufiger, in der Vegetation. In diesen Fällen entzogen sich die Vorgänge der direkten Beobachtung. Nach 5-15 s flog das Tandem auf, unmittelbar danach bildete sich in der Luft das Paarungsräder. In den meisten Fällen hatten die Weibchen vor dem Überfall keine

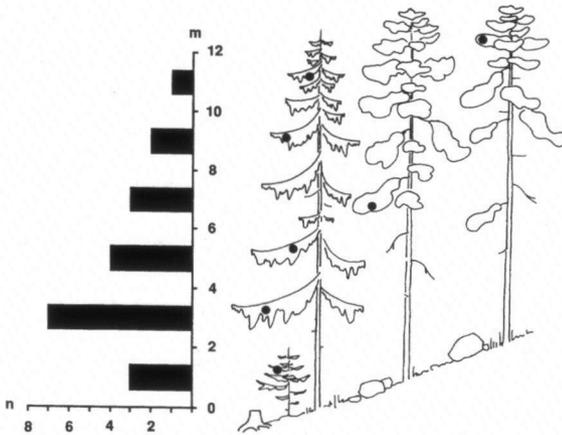


Abb. 2. Lage und vertikale Verteilung der Paarungsplätze von *Somatochlora arctica* am Moorrand. Punkte: Beispiele von Kopulationssitzplätzen an Waldrandbäumen.

während etwa 1 s um 180° nach ventral umbog und das Ende mit der Basis in Kontakt brachte; der Vorgang wird als Spermientranslokation interpretiert.

Einige Paare steuerten direkt auf Bäume zu und gewannen dabei rasch an Höhe, während andere in langsamem Flug 2-5 m über Boden bis mehrere Minuten lang über dem Moor kreisten oder Schleifen zogen, bis sie schliesslich dem Wald zuflogen. 20 von 38 Paaren verschwanden zwischen den Bäumen, meist am südexponierten Hang nördlich der Lichtung, 16 landeten auf einer Fichte oder Föhre am besonnten Rand des gleichen Waldes und 2 an je einer kleiner Fichte im Moor. Nur 2 von 18 Paaren wechselten während der Kopulation den Platz. Die Sitzhöhe über Boden betrug im Durchschnitt 2.75 m (n = 20 unter Zuzug von 2 Beobachtungen aus einem benachbarten Moor), Extremwerte 0.8-12.0 m; Abb. 2).

Dreimal beobachtete ich ein intraspezifisches «Dreigespann» mit zwei Männchen. In allen Fällen klammerte sich das zweite Männchen an das fliegende Paarungsrade. Eines der Paare flog weiter und setzte sich an einen Fichtenzweig. Das neue Männchen hielt sich ca. 20 Sekunden am Weibchen fest und flog dann weg. Die beiden andern Paare stürzten mit dem zusätzlichen Männchen in die Vegetation ab und verharren eine Zeit lang regungslos. Beim einen Paar lösten sich alle drei Individuen voneinander, beim andern blieb das Rad bestehen und das zweite Männchen entfernte sich.

Verschiedentlich kam es auch zu interspezifischen Paarungsversuchen. In einem Fall sah ich, wie ein *Somatochlora*-Tandem aus der Vegetation aufstieg und beide Partner das Abdomen nach ventral krümmten. Das Paar flog unsicher und landete nach 10 m in der Vegetation. Kurz darauf löste sich das Männchen und flog weg, während das Weibchen noch verweilte. Beim Männchen handelte es um *S. arctica*, beim Weibchen um *S. alpestris*. Viermal beobachtete ich sexuell motivierte Angriffe von

Gelegenheit, Paarungs-unwilligkeit zu signalisieren. Nur einmal sah ich, wie eines bei Annäherung eines Männchens im Flug das Abdomen hakenförmig nach ventral krümmte. Das Männchen flog dreimal auf das Weibchen zu, ergriff es aber nie und liess dann von ihm ab. Anschliessend fuhr das Weibchen mit der Eiablage fort. In zwei Fällen war zu sehen, wie das Männchen unmittelbar nach dem Aufflug aus der Vegetation im Tandem sein Abdomen

Aeshna juncea-Männchen auf eierlegende *arctica*-Weibchen. In einem Fall wurde das Weibchen beim Zusammenprall zu Boden geschleudert. Das Männchen koppelte sich im Verlauf von 15 s an das Weibchen und flog dann im Tandem ab. Das Weibchen krümmte das Abdomen

hakenförmig nach ventral und schloss das Rad nicht. Bald darauf löste das Männchen den Zangengriff und das Weibchen liess sich in die Vegetation fallen.

Kopulationseinleitungen wurden zwischen 10.30 und 15.30 Solarzeit beobachtet, mit einem Maximum kurz nach dem Zenit (Abb. 3).

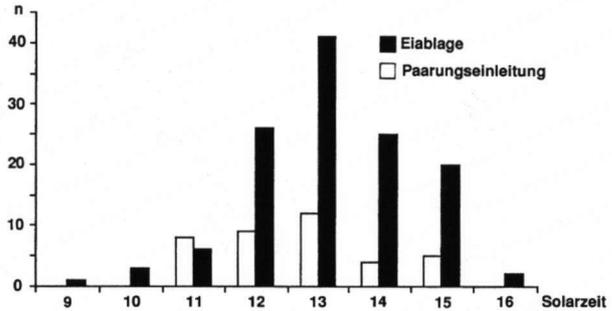


Abb. 3. Verteilung der Paarungs- und Eiablageaktivitäten im Tagesverlauf. 12.00 Solarzeit entspricht ca. 13.30 MESZ.

KOPULA UND POSTKOPULA

Bei 14 Paaren konnte die vollständige Kopulationsdauer bestimmt werden. Ohne Einbezug des vorangehenden Paarungsfluges ergaben sich folgende Werte (in min): 31, 34, 40, 41, 41, 44, 55, 67, 126, 130, 138, 139, 148, 150 (\bar{x} 85). Ein weiteres Paar beendete die Kopulation bereits nach 2 min, vermutlich vorzeitig. In den Verhaltensabläufen liess sich kein einheitliches Muster erkennen. Einziges konstantes Element war eine Dorsoventralbewegung («Pumpen»), bei der das Männchen die basalen Abdominalsegmente rhythmisch 1 - 2 mm anhub und wieder senkte (Abb. 4). Die Senkphase dauerte bis mehrere s, die Hebephase ca. 0.5 s. Bei drei Paaren wurden durchschnittliche «Pump»-Frequenzen von 0.14 Hz ($n = 74$), 0.29 Hz ($n = 18$) und 0.36 Hz ($n = 26$) festgestellt. Frequenzen und Amplituden konnten auch im selben Paar variieren. Die Bewegungen begannen, nachdem sich das Rad gesetzt hatte, hielten während fast der ganzen Kopulationsdauer an, konnten aber auch durch längere Pausen unterbrochen werden, wobei das Paar jeweils in Senkphase ruhte. Bei zwei Paaren hörten die Bewegungen 20 min, bei einem Paar 8 min vor Kopulationsende auf. Bei einem weiteren Paar verharrte das Männchen unmittelbar vor Kopulationsende während ca. 1 min in der Hebephase der Dorsoventralbewegung. Im Verlauf der Kopulation traten bei beiden Geschlechtern sporadisch weitere Verhaltenselemente auf: Augen- bzw. Kopfwischen mit Vorderbeinen, Flügelzucken oder kurzes Schwirren, Nachgreifen am Sitzsubstrat (Männchen). Stärkere Windböen veränderten manchmal die Sitzposition der Paare, ohne diese aber wegzublasen.

12 Paare blieben während der ganzen Kopulationsdauer am selben Ort, immer in der Sonne oder höchstens partiell bzw. zeitweise beschattet. Nur an einem Nachmittag mit

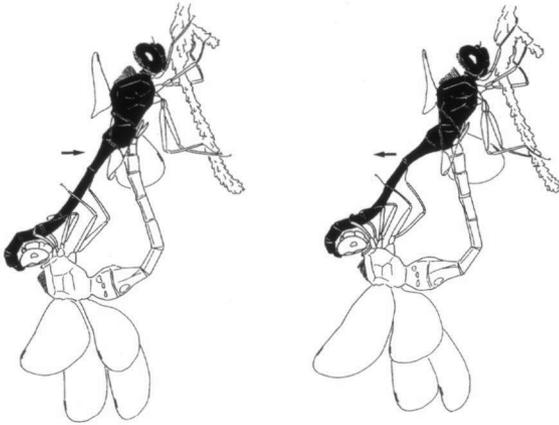


Abb. 4. Kopulationshaltung und -bewegungen von *Somatochlora arctica*. Senkphase (links) und Hebephase (rechts); – nach Fotos.

und Weibchen plötzlich und flogen augenblicklich weg. Bei den andern 7 Paaren löste sich zuerst die Verkopplung zwischen weiblichem Abdomenende und männlichem Kopulationsapparat. Die Paare blieben 1-2 s in Tandemstellung, bevor sich die Partner noch im Sitzen oder nach kurzem Tandemflug vollständig trennten. Von den 7 Paaren verweilte nach der Trennung in 3 Fällen das Männchen und von 3 Paaren das Weibchen zwischen 2 und 11.5 min am Paarungsplatz, während der Partner jeweils gleich abflog. Bei einem Paar blieb das Weibchen 3 min, das Männchen 3.5 min. Während der postkopulären Ruhepause bog eines der Weibchen die Abdomenspitze rhythmisch ($f = 2$ Hz) aufwärts und spreizte dabei gleichzeitig die Abdominalanhänge mit einer Frequenz von 0.5 Hz. Alle Weibchen verschwanden nach der Kopulation im Wald; keines suchte den Eiablageplatz auf. Nur eines der Männchen flog direkt zum 10 m entfernten Rendezvous-Platz, verjagte ein *A. juncea*-Männchen und verliess anschließend die Waldlichtung.

besonders hohen Maximaltemperaturen ($25,5^{\circ}$ C) wechselte ein Paar den Platz einmal, ein anderes dreimal. Das erste Paar kreiste während des Wechsels ca 0.5 min über der Lichtung, bevor es sich in der Nähe des alten Platzes setzte. Das zweite Paar flog jeweils nur 1-2 m weit. Beide Paare beendeten die Kopulation im Schatten.

Bei 8 Paaren konnte die Beendigung der Kopulation verfolgt werden. In einem Fall trennten sich Männchen

EIABLAGE

Häufig benutzte Eiablageplätze waren Stellen mit lückiger Vegetation aus Schlammegge (*Carex limosa*) und Fieberklee (*Menyanthes trifoliata*), durchsetzt mit Gelber Segge (*Carex flava*) und Sumpfschachtelhalm (*Equisetum fluviatile*). Zwischendurch gab es zahlreiche Plätze mit kleinen Pfützen und wasserdurchränktem Laubmoos (*Drepanocladus* sp.), die senkrecht von oben teils sichtbar waren und teils unter der Vegetation versteckt lagen. Wie und auf welchem Weg die Weibchen aus der Umgebung das Moor erreichten, konnte nicht ermittelt werden. Waren sie einmal über geeigneten Moorflächen angelangt, suchten sie die Stellen zur Eiablage in langsamem Tiefflug dicht über der Vegetation sorgfältig aus, tauchten manchmal in

Vegetationslücken und wechselten den Ort auch ohne Eier zu legen. Hatten sie einmal einen Platz ausgewählt, blieben sie meist bis zum Schluss auf einer Fläche von ca. 5-10 m². Zur Eiablage flogen sie oft in kleine Höhlungen in der Vegetation und verrieten ihre Anwesenheit lediglich durch knisternde Geräusche, die bei Berührung der Flügel mit Vegetationsteilen entstanden. Als Eiablagesubstrat benutzten sie meist ermerse Moospolster, seltener auch Torfschlamm oder freies Wasser, selbst Pfützen von nur 7x7 cm² Fläche.

Bei der Eiablage schwirten die Weibchen mit leicht schief aufwärts gehaltenem Körper und nach dorsal abgelenkten Abdominalsegmenten 9 und 10 wenige cm über dem Substrat. Mit rhythmischen, wippenden Bewegungen schlugen sie das Abdomenende alle 1-3 s auf das Substrat (Dipfrequenz $\bar{\varnothing}$ 0.61 Hz, Spannweite 0.30-0.92 Hz, n = 19 mit insgesamt 775 Dips). Dabei verschoben sie sich nach einem bis wenigen Aufschlägen um einige cm und wechselten kontinuierlich oder plötzlich zu einem benachbarten Platz in wenigen dm Entfernung. Im Durchschnitt traten 3.2 Eier pro s in kontinuierlichem Fluss aus der Geschlechtsöffnung (n = 5, Spannweite 1.7-4.5). Ein Weibchen, das zu Beginn der Eiablage gefangen wurde, legte insgesamt 257 Eier ab, zwei überhaupt keine. Da die Weibchen meist erst entdeckt wurden, nachdem sie mit Eierlegen begonnen hatten, konnte die vollständige Dauer nur in drei Fällen ermittelt werden. Sie betrug 70, 126 und 180 s, in drei weiteren Fällen > 4, 6 und 7 min, wobei die Weibchen die Eiablage eine Zeit lang unterbrachen, zweimal infolge Störung durch Männchen. Es kam oft vor, dass sich die Tiere zwischenhinein oder am Ende einer Ablagerunde setzten. Am Schluss verließen sie den Ort im flachen Tief- oder steilem Aufwärtsflug und steuerten geradlinig dem Wald zu.

Eierlegende, von Männchen angegriffene Weibchen versuchten zu fliehen. Dabei steuerten sie in rasantem Horizontalflug, verfolgt von den Männchen (in einem Fall 3 hinter einem Weibchen), dem Waldrand zu. Viermal stürzten sich Weibchen auf der Flucht in die Vegetation, erstarrten augenblicklich in zufälliger Haltung und blieben regungslos in den Halmen hängen. Die Männchen schwirten jeweils während 15-20 s über den Weibchen, ohne sie zu entdecken. Nach weiteren 15 bzw. 20 s flogen drei der Weibchen weg, das vierte blieb 13 min. Eines fuhr unmittelbar danach mit der Eiablage fort. Auf Angriffe von *A. juncea*-Männchen reagierten *S. arctica*-Weibchen in derselben Weise. Weibchen, die Angriffen von Grasfröschen (*Rana temporaria*) entkamen, flüchteten nicht, sondern wechselten nur den Platz. Zwei Weibchen flohen vor einander, als sie sich während der Eiablage frontal begegneten. 86 Weibchen legten ihre Eier unbehelligt ab, 15 konnten bei Männchen-Angriffen erfolgreich fliehen und in 38 Fällen kam es zur Kopulation.

Die Eiablagen fanden zwischen 08.30 und 16.30 Solarzeit statt, mit einem deutlichen Maximum kurz nach dem Zenit (Abb. 3).

PRÄDATION

Zwei Männchen von *S. arctica* verfangen sich im Netz von Kreuzspinnen (*Araneus*

quadratus und *A. sp.*), die an kleinen Fichten im Moor aufgespannt waren. An den Eiablageplätzen mit Beständen des Fieberklees (*Menyanthes trifoliata*) wurden mehrfach Angriffe von Grasfröschen auf eierlegende Weibchen beobachtet, einer mit Erfolg. Neben dem Frosch lag ein isolierter Flügel eines weiteren *arctica*-Individuums. Ein Paarungsrad, das im Steilflug den Waldrand ansteuerte, wurde über eine Strecke von ca. 15 m von einem Buchfink (*Fringilla coelebs*) verfolgt, konnte aber zwischen den Bäumen entkommen.

DISKUSSION

PARTNERSUCHE DER MÄNNCHEN, PAARUNGSSYSTEM

Alle beobachteten Paarungsräder bildeten sich auf der untersuchten Waldlichtung; keines flog aus der Umgebung hinzu. Es ist deshalb anzunehmen, dass die Männchen von *S. arctica* ihre Paarungspartner ausschliesslich an den Eiablageplätzen suchen, ähnlich wie dies bei *S. alpestris* (KNAUS, 1999) und *Cordulia aenea* (UBUKATA, 1975) beobachtet wurde. *S. arctica*-Männchen patrouillierten nach meinen Beobachtungen in allen Gebieten des Alpenraumes nie über trockenen Stellen. Dies steht im Gegensatz zum Verhalten von *S. flavomaculata*, deren Eiablageplätze in einem Habitat ebenfalls versteckt und weit verstreut liegen (WILDERMUTH, 1997; STERNBERG & ULLRICH, 2000). Die Männchen dieser Art etablieren ihre Territorien oft abseits des Wassers, bevorzugt in der Nachbarschaft von auffälligen Vertikalstrukturen, wo sie auf Weibchen warten (FLÖSS, 1998; WILDERMUTH 1998). Der Unterschied zwischen den beiden Arten könnte darauf beruhen, dass in vielen Fortpflanzungs-Habitaten von *S. arctica* Büsche, Einzelbäume und Schneisen als auffällige Landmarken fehlen.

Die drei festgestellten Flugtypen der Männchen entsprechen verschiedenen Taktiken der Partnersuche. Haupttaktik im Untersuchungsgebiet ist der Patrouillenflug, während Absuch- und Tauchflug als alternative Taktiken einzustufen sind. Es bleibt aber unklar, in welchen Situationen die eine oder andere Verhaltensform zur Anwendung kommt. Möglicherweise hängt die Entscheidung von der Männchendichte oder von der Verteilung günstiger Eiablageplätze im Raum ab. Alternative Taktiken bei der Partnersuche sind auch von *Somatochlora alpestris* (WILDERMUTH & KNAPP, 1996) und *S. meridionalis* (KOTARAC, 1993) beschrieben worden, ebenso von *Aeshna subarctica* (SCHMIDT, 1964), *A. juncea* (WILDERMUTH & KNAPP, 1996) und *Boyeria irene* (JURZITZA, 1967; WILDERMUTH, 2000); sie scheinen bei den «flie»-Typen sensu CORBET (1962, 1999) verbreitet zu sein.

Die durchschnittliche Verweildauer territorialer Männchen an einem Platz konnte nicht ermittelt werden, da keine Tiere markiert wurden. Nach den wenigen Daten zu schliessen, scheinen sie einen Ort nur einige Minuten bis etwa eine halbe Stunde zu halten und dann die Stelle zu wechseln oder zu verschwinden und möglicherweise am gleichen Tag später wieder zu erscheinen, ähnlich wie dies bei *S. alpestris* (KNAUS

1999), *Cordulia aenea* (UBUKATA, 1975; BROOKS et al., 1997; HA, 2000), *C. shurtleffi* (HILTON, 1983), *Oxygastra curtisii* (LEIPELT et al., 2001) und anderen Corduliiden der Fall ist. Beschränkte Aufenthaltszeiten am Rendezvous-Platz sind auch für *Aeshna cyanea* (KAISER, 1974; INDEN-LOHMAR, 1997) und *A. juncea* (KAISER, 1975) typisch.

Die beobachteten territorialen Auseinandersetzungen von *S. arctica*-Männchen waren jeweils rasch beendet und verliefen weniger aggressiv als bei *S. alpestris* (KNAUS, 1999) oder *S. flavomaculata* (WILDERMUTH, 1998). Möglicherweise hängt dies damit zusammen, dass günstige Rendezvous-Plätze im Beobachtungsgebiet häufig, weit verstreut, nicht durch visuell auffällige Strukturen markiert und deshalb als Ressourcen weniger wertvoll sind als für *Somatochlora*-Arten mit punktuell konzentrierten Begegnungsorten.

Das Paarungssystem von *S. arctica* lässt sich keinem der gängigen Klassifizierungssysteme eindeutig zuordnen. Nach THORNHILL & ALCOCK (1983) dürfte es sich aus Sicht der Männchen primär um «Ressourcenverteidigungs-Polygynie» (resource defence polygyny) und sekundär um «Langzeit-Such-Polygynie» (prolonged searching polygyny) handeln. Da auch die Weibchen sich höchstwahrscheinlich mehrmals paaren, wäre nach CONRAD & PRITCHARD (1992), die ein ökologisches Klassifizierungssystem vorschlagen, Promiskuität zutreffender als Polygynie. *S. arctica* lässt sich aufgrund der vorliegenden Befunde allerdings keiner ihrer Klassen eindeutig zuweisen. Am ehesten käme noch die Systeme «Begegnungs-Beschränkung» (encounter-limited mating) oder «Ressourcen-Beschränkung» (resource limitation) in Frage, wobei nicht alle Eigenschaften von *S. arctica* dazu passen. Am eindeutigsten stimmen die Merkmale mit dem System «Aufgeschobene Eiablage» (postponed oviposition) von CORBET (1999) überein: Die Eiablageplätze liegen weit verstreut, die Kopulation dauert lang und intrasexuelle Selektion bei Männchen ist zu erwarten. Auch die übrigen Eigenschaften des Systems, die alle nur schwach ausgebildet sind, treffen zu.

PAARBILDUNG, SPERMIENTRANSLOKATION UND PAARFLUG

Die Einleitung der Kopulation erfolgt immer in der Luft, meist durch einen Überraschungsangriff des Männchens von oben oder von der Seite. Dabei werden die Partner manchmal zu Boden geschleudert (vgl. auch PRENN, 1935), was bei *S. flavomaculata* (MÜNCHBERG, 1932) und *S. alpestris* (KNAUS, 1999; eigene Beob.) ebenfalls vorkommt. Die Ankopplung des Männchens an das Weibchen geschieht in der Vegetation oder in der Luft, ähnlich wie bei *Cordulia aenea amurensis* (UBUKATA, 1975).

Wann es zur Übertragung der Spermien von der Genitalöffnung zum Kopulationsorgan des Männchens kommt, ist unklar. Es bestehen grundsätzlich drei Möglichkeiten: (a) bevor sich das Paar bildet (z.B. beim Patrouillenflug), (b) während sich das Männchen an das Weibchen ankopfelt und (c) nachdem sich das Tandem gebildet hat. Entsprechende ventrale Krümmungsbewegungen des Abdomens wurden bei *S. arctica* für die

Möglichkeiten (b) und (c) beobachtet, nicht aber für (a). Für andere Corduliiden gibt es zum Zeitpunkt der Spermientranslokation unterschiedliche Angaben: Bei *C. a. amurensis* (UBUKATA, 1975, 1984) und *Procordulia grayi* (ROWE, 1987) soll sie vor der Kopulationseinleitung stattfinden, bei *C. a. aenea* (STERNBERG & SCHMIDT, 2000), *Oxygastra curtisii* (HEYMER, 1964), *Somatochlora metallica* (JURZITZA, 1966; HEYMER, 1968), *S. meridionalis* (UTZERI et al., 1998) und *Epitheca cynosura* (KORMONDY, 1959) hingegen im Tandem, unmittelbar vor der Bildung des Paarungsrades. Bei *S. alpestris* erfolgt sie nach STERNBERG (2000a) meist direkt nach Ergreifen des Weibchens und nur sehr selten beim Patrouillenflug. Vielleicht bestehen für alle Arten alle drei Möglichkeiten, je nach Füllungszustand der Spermienvesikel vor der Kopulation. Bei einem patrouillierenden Männchen von *C. a. amurensis* fand UBUKATA (1984) in der Vesikel zahlreiche Spermien, bei *C. a. aenea* war sie hingegen nach eigenen Befunden bei vier Individuen leer und bei einem gefüllt (unveröff.), bei *S. flavomaculata* ebenfalls voll (WILDERMUTH, 1998). Hinzu kommt, dass der als Spermientranslokation gedeutete Vorgang rasch abläuft und im Flug nur selten deutlich zu sehen ist; einziges im Feld direkt beobachtbares Indiz ist die schleifenförmige Ventralkrümmung des Abdomens.

Das Tandem schliesst sich immer in der Luft zum Rad. Der nachfolgende Paarflug kann in mehr oder weniger direkter Linie zum Kopulationsplatz führen. Vielfach zieht das fliegende Paar aber während mehrerer Minuten weite Schleifen über dem Moor, bevor es sich setzt (vgl. auch SONEHARA, 1985). Die Frage nach der Bedeutung des Paarfluges, der bei *S. flavomaculata* in noch stärker ausgeprägter Form vorkommt (ULLRICH, 1995; WILDERMUTH, 1997), bleibt offen. Bemerkenswerterweise fehlen die kreisenden Paarflüge bei *S. alpestris* (KNAUS, 1999; eigene Beob.).

KOPULA UND POSTKOPULA

Für die Kopulationsdauer von *S. arctica* werden 28 (PRENN, 1935), 20-30 (SONEHARA, 1985) und 30 -> 50 min (STERNBERG, 2000) genannt. Diese Angaben beruhen allerdings auf einer bis wenigen Beobachtungen. Die vorliegenden Daten zeigen, dass die Dauer stark variiert und bis zu 2,5 h betragen kann. Auch im Ablauf der Kopulation, soweit direkt beobachtbar, gibt es kein konstantes Muster: «Pumpen» des Männchens ist zwar ein obligatorisches Verhaltenselement, doch gibt es zwischen den Paaren Unterschiede in Bezug auf die Frequenzen und Amplituden der Dorsoventralbewegung, die Dauer der «Pump»-Phasen und die dazwischen liegenden Pausen sowie die Schlussphase. Die Beendigung der Radstellung verläuft ebenfalls unterschiedlich, und auch nach der vollständigen Trennung verhalten sich die Partner uneinheitlich.

Bei anderen *Somatochlora*- und weiteren Corduliiden-Arten Europas liegt die Kopulationsdauer, sofern überhaupt genügend bekannt, in ähnlichem Rahmen wie die von *S. arctica* (z.B. MÜNCHBERG, 1932; ROBERT, 1959; UBUKATA, 1984; STERNBERG, 2000a; STERNBERG & ULLRICH, 2000). Jedenfalls gehören sie

nach CORBET (1962) zum Typus mit langer Kopulationsdauer. Während der Paarung verhält sich *S. arctica* ähnlich wie *Cordulia aenea amurensis*, deren Paarungsverhalten UBUKATA (1984) mit der «Angelruten-Technik» (ST. QUENTIN, 1934) untersucht hat. Vom Männchen ausgehende rhythmische «Pump»-Bewegungen kommen ebenfalls regelmässig vor, und die Paarung wird nach Auflösung des Rades in Postkopulation-Tandemstellung beendet, bevor sich die Partner vollständig trennen.

Die rhythmischen Dorsoventralbewegungen im Paarungsrade werden mit Spermienkonkurrenz in Verbindung gebracht (UBUKATA, 1984). Möglicherweise verdrängt oder beseitigt das Männchen dabei das Sperma des Vorgängers aus Positionen, von denen aus die Eier befruchtet werden können. Morphologische Untersuchungen des sekundären Kopulationsapparates des Männchens und der inneren Geschlechtsorgane des Weibchens stützen diese Vermutung: Das aufblähbare Endglied des «Penis» ist mit zahlreichen rückwärts gerichteten Stachelschuppen und mit zwei beweglichen geisselförmigen Cornua versehen, die in Bursa und Spermatheken des Weibchens einzudringen vermögen (H. Wildermuth, unveröff.).

Die Kopulation von *S. arctica* endet mit der Auflösung des Paarungsrades, wobei die Partner in der Regel noch kurz in Tandemstellung verweilen, ähnlich wie bei *Cordulia aenea* (UBUKATA, 1984). Dann folgt eine Ruhepause. Diese scheint aber nicht obligatorisch zu sein wie z. B. bei *Orthetrum coerulescens* (MILLER & MILLER, 1989), wenigstens nicht für beide Geschlechter gleichzeitig oder dann nicht am Kopulationsort. Die Partner bleiben danach nicht in Kontakt und beide verlassen den Paarungsplatz. Es ist offenbar typisch für Arten mit langer Kopulationsdauer, dass die Männchen nach beendeter Paarung nicht gleich zum Rendezvous-Platz zurückkehren (UBUKATA, 1984).

EIABLAGE

Die Eiablageplätze von *S. arctica* liegen, im Gegensatz zu denen von *S. alpestris* (WILDERMUTH, 1999), immer abgetrennt von grösseren offenen Gewässern, an stark verwachsenen Stellen mit kleinflächig verteiltem, sehr seichtem Oberflächenwasser und unterschiedlichen, meist niederwüchsigen Pflanzengesellschaften (WILDERMUTH, 1986, 1987). Im Extremfall genügen halmfreie, wasserdurchtränkte *Sphagnum*-Polster mit dazwischen liegendem nacktem Torfschlamm. Häufig ist aber eine Krautschicht mit locker bis dicht stehenden Halmen (v.a. aus *Carex* spp.) vorhanden. An Lokalitäten mit mesotrophen Verhältnissen kommen Deckung bietende Bestände mit Fieberklee hinzu. Beide Geschlechter erkennen die Rendezvous- und Eiablageplätze anhand des horizontal polarisierten Lichtes, das von den kleinen, oft in der Vegetation verborgenen Wasserflächen über dunklem Grund reflektiert wird (WILDERMUTH & SPINNER, 1991; WILDERMUTH, 1998b). Zur Eiablage suchen die Weibchen Vegetationslücken auf, wobei sie in den von Halm- und Blattstrukturen verdeckten Höhlungen vielfach unsichtbar und für die Männchen kaum erreichbar sind – ein Modus, der dem «Laubentanz» (bower dance) von *Procordulia smithii* ähnlich ist

(ROWE, 1987).

Die Weibchen von *S. arctica* legen ihre Eier wie die meisten Corduliiden ohne Begleitung der Männchen ab. Körperhaltung und Bewegungen entsprechen denen von *S. alpestris* (ROBERT, 1959; KNAUS, 1999). Während einer Ablagerunde bleiben sie auf einer verhältnismässig kleinen Fläche und legen einige Hundert Eier ab. Rechnet man mit einer Abgabe von 1.7-4.5 Eiern pro s, ergeben sich für Eiablagerunden von 1-3 Minuten minimal 102-306 und maximal 270-810 Eier. Das Auszählergebnis von 257 Eiern bei einem Weibchen liegt innerhalb dieser Grössenordnung, während die Angabe von PRENN (1935) mit 899 Eiern ($n = 1$) knapp darüber liegt. Bei *S. alpestris* kam KNAUS (1999) mit derselben Methode auf maximal 410 Eier. Höchstwahrscheinlich besucht jedes Weibchen im Verlauf der Reproduktionsperiode den Eiablageplatz mehrmals, wie dies bei *S. alpestris* anhand markierter Tiere gezeigt worden ist (KNAUS, 1999).

Während der Untersuchungsperioden waren vermutlich die meisten Weibchen bereits verpaart. Jedenfalls erschienen diese nur zur Eiablage am Wasser; sie verhielten sich dabei unauffällig und versuchten bei Männchenangriffen zu fliehen. Die Entdeckungs- und Kopulationsraten von 0.38 bzw. 0.27 lagen verhältnismässig tief und sind vergleichbar mit denen von *S. alpestris* mit 0.45 bzw. 0.12 (KNAUS, 1999). Die Männchen erkennen die Weibchen selbst aus nächster Nähe nur dann, wenn sie sich bewegen. Sturzflug in die Vegetation und anschliessendes Totstellen ist bei Corduliiden eine verbreitete Taktik der Weibchen, um zusätzliche Kopulationen zu vermeiden; sie kommt auch bei *S. alpestris*, *S. metallica*, *S. flavomaculata* und *Cordulia aenea* vor (UBUKATA, 1975, 1983; WILDERMUTH, 1998 und unveröff.; KNAUS, 1999). Aus dem tageszeitlich parallelen Verlauf der Eiablage- und Kopulationsaktivitäten lässt sich schliessen, dass *S. arctica*-Weibchen die Gewässer nicht gehäuft zu Zeiten mit niedriger Männchendichte aufsuchen, wie dies z.B. bei *Aeshna juncea* der Fall ist (KAISER, 1975). Damit verhält sich *S. arctica* nach bisherigen Kenntnissen ähnlich wie *S. alpestris* (KNAUS 1999).

PRÄDATION

Am Rendezvous- und Eiablageplatz besteht für beide Geschlechter von *S. arctica* ein gewisses Prädationsrisiko; es ist aber gering, vermutlich noch geringer als für Arten, die aufgrund der Habitatgeometrie zusammen mit den Prädatoren geklumpt vorkommen (REHFELDT, 1995). Die Männchen dürften bei der Partnersuche vor allem Netzspinnen zum Opfer fallen, die eierlegenden Weibchen Grasfröschen, letzteres allerdings nur an Stellen mit entsprechender Deckung für die Prädatoren. Auch Jagdspinnen (*Dolomedes fimbriatus*) können Weibchen bei der Eiablage überfallen (NUNNER & STADELMANN, 1998). Während der Kopulation besteht für die Paare kaum Gefahr entdeckt zu werden, da sie im Geäst der Nadelbäume optimal getarnt sind.

DANK

ELISABETH FAYET half mit grosser Geduld bei der Datenaufnahme. PETER KNAUS übernahm die kritische Durchsicht des Manuskriptes und PHILIP CORBET korrigierte das summary. Allen sei herzlich gedankt.

LITERATUR

- BROOKS, S.J., A. McGEENEY & S.A. CHAM, 1997. Time sharing in the male Downy Emerald, *Cordulia aenea* (L.) (Corduliidae). *J. Br. Dragonfly Soc.* 13: 52-57.
- CLAUSNITZER, H.-J., 1985. Die Arktische Smaragdlibelle (*Somatochlora arctica* Zett.) in der Südheide (Niedersachsen). *Libellula* 4: 92-101.
- CONRAD, K.F. & G. PRITCHARD, 1992. An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of natural, inter- and intrasexual selection on males. *Biol. J. Linn. Soc.* 45: 255-269.
- CORBET, P.S., 1962. *A biology of dragonflies*. Witherby, London.
- CORBET, P.S., 1999. *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester.
- FLÖSS, I., 1998. *Struktur- und Raumnutzung der Gefleckten Smaragdlibelle (Somatochlora flavomaculata Vander Linden 1825) in einer voralpinen Moorlandschaft*. DiplArb. Univ. Zürich.
- HA, L.Y. 2000. *Untersuchungen zur Emergenz und Mobilität der Gemeinen Smaragdlibelle (Anisoptera: Corduliidae) und zur Libellenfauna in der Umgebung von Winterthur (Kt. Zürich, Schweiz)*. DiplArb. Eidg. Techn. Hochsch., Zürich.
- HEYMER, A., 1964. Ein Beitrag zur Kenntnis der Libelle *Oxygastra curtisi* (Dale, 1834). *Beitr. Ent.* 14: 31-44.
- HEYMER, A., 1968. Le comportement d'appétence sexuelle chez quelques anisoptères non territoriaux (Odon.). *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)* 4: 891-900.
- HILTON, D.F.J., 1983. Reproductive behaviour of *Cordulia shurtleffi* Scudder (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 12: 15-23.
- INDEN-LOHMAR, C., 1997. *Sukzession, Struktur und Dynamik von Libellenpopulationen an Kleingewässern, unter besonderer Berücksichtigung der Ökologie von Aeshna cyanea (Müller, 1764)*. Diss. Univ. Bonn.
- JURZITZA, G., 1966. Zur Übertragung der Spermas auf das Copulationsorgan der Odonatenmännchen. *Tombo* 9: 15-16.
- JURZITZA, G., 1967. Ein Beitrag zur Kenntnis der *Boyeria irene* (Fonscolombe) (Odonata, Aeshnidae). *Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Dtl.* 26: 149-154.
- KAISER, H., 1974. Verhaltensgefüge und Temporalverhalten der Libelle *Aeshna cyanea* (Odonata). *Z. Tierpsychol.* 34: 398-429.
- KAISER, H., 1975. Räumliche und zeitliche Aufteilung des Paarungsplatzes bei Grosslibellen (Odonata, Anisoptera). *Verh. Ges. Ökol., Wien* 1975: 115-120.
- KNAUS, P., 1999. *Untersuchungen zur Emergenz, zur Mobilität und zum Paarungssystem an einer Metapopulation von Somatochlora alpestris (Selys 1840) in den Zentralalpen (Anisoptera: Corduliidae)*. DiplArb. Univ. Zürich.
- KORMONDY, E.J., 1959. The systematics of Tetragoneuria, based on ecological, life history, and morphological evidence (Odonata: Corduliidae). *Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Mich.* 107: 1-79.
- KOTARAC, M., 1993. Dragonfly observations in the Raka area, Lower Carnolia, eastern Slovenia, with a note on the behaviour of *Somatochlora meridionalis* Nielsen (Anisoptera: Corduliidae). *Notul. odonatol.* 4: 1-20.
- LEIPELT, K.G., R. SOMMER & A. MARTENS, 2001. Territorialität bei *Oxygastra curtisii* (Odonata: Corduliidae). *Libellula* 20: 155-170.
- MAIBACH, A. & C. MEIER, 1987. *Verbreitungsatlas der Libellen der Schweiz (Odonata)*. Documenta

- faunistica helvetica, 4. Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel.
- MILLER, P.L. & A.K. MILLER, 1989. Post-copulatory "resting" in *Orthetrum coerulescens* (Fabricius) and some other Libellulidae: time for "sperm handling"? (Anisoptera). *Odonatologica* 18: 33-41.
- MÜNCHBERG, P., 1932. Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Libellenunterfamilie der Cordulinae Selys. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrograph.* 27: 265-302.
- NUNNER, A. & H. STADELMANN, 1998. Arktische Smaragdlibelle *Somatochlora arctica* (Zetterstedt 1840). In: K. Kuhn & K. Burbach, [Hrsg.], *Libellen in Bayern*. Ulmer, Stuttgart, pp. 152-153.
- PRENN, F., 1935. Aus der Tiroler Libellenfauna. Zur Biologie von *Somatochlora arctica* Zett. und *Som. alpestris* Selys. *Sber. Akad. Wiss. Wien* 114: 119-130.
- REHFELDT, G.E., 1995. Natürliche Feinde, Parasiten und Fortpflanzung von Libellen. *Odonatol. Monogr.* 1: 1-173.
- ROBERT, P.-A., 1959. *Die Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern.
- ROWE, R.J., 1987. *The dragonflies of New Zealand*. Auckland Univ. Press, Auckland.
- SCHMIDT, E., 1964. Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen. *Z. wiss. Zool.* 169: 303-386
- SCHREIBER, K.-F., 1977. *Wärmegliederung der Schweiz auf Grund von phänologischen Geländeaufnahmen in den Jahren 1969 bis 1973*. Grundlagen für die Raumplanung. Eidgenöss. Justiz- und Polizeidepartement, Bern.
- SMITH, E.M., 1984. Some observations at the breeding sites of emeralds (Corduliidae) in Scotland. *J. Br. Dragonfly Soc.* 1: 37-38.
- SONEHARA, I., 1985. Observations on the life-history of *Somatochlora arctica* in Nagano Prefecture. *Tombo* 28: 23-30. – [Jap., with Engl.s.].
- STERNBERG, K., 1985. *Zur Biologie und Ökologie von sechs Hochmoorlibellenarten in Hochmooren des Südlichen Schwarzwaldes*. DiplArb. Univ. Freiburg i.Br..
- STERNBERG, K., 1990. *Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung*. Diss. Univ. Freiburg i.Br.
- STERNBERG, K., 2000. *Somatochlora arctica*. In: K. Sternberg & R. Buchwald, [Hrsg.], *Die Libellen Baden-Württembergs*, Bd. 2, pp. 251-264, Ulmer, Stuttgart.
- STERNBERG, K., 2000a. *Somatochlora alpestris*. In: K. Sternberg & R. Buchwald, [Hrsg.], *Die Libellen Baden-Württembergs*, Bd. 2, pp. 236-250, Ulmer, Stuttgart.
- STERNBERG, K. & B. SCHMIDT, 2000. *Cordulia aenea*. In: K. Sternberg & R. Buchwald, [Hrsg.], *Die Libellen Baden-Württembergs*, Bd. 2, pp. 209-218, Ulmer, Stuttgart.
- STERNBERG, K. & K. ULLRICH, 2000. *Somatochlora flavomaculata*. In: K. Sternberg & R. Buchwald, [Hrsg.], *Die Libellen Baden-Württembergs*, Bd. 2, pp. 265-275, Ulmer, Stuttgart.
- ST. QUENTIN, D., 1934. Beobachtungen und Versuche an Libellen in ihren Jagdrevieren. *Konowia* 13: 275-282.
- THORNHILL, R. & J. ALCOCK, 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- UBUKATA, H., 1975. Life history and behavior of a corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. II. Reproductive period with special reference to territoriality. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Zool.)* 19: 812-833.
- UBUKATA, H., 1983. An experimental study of sex recognition in *Cordulia aenea amurensis* Selys (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 12: 71-81.
- UBUKATA, H., 1984. Oviposition site selection and avoidance of additional mating by females of the dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys (Corduliidae). *Res. Popul. Ecol.* 26: 285-301.
- ULLRICH, K., 1995. *Stillwasservegetation in der südlichen Oberrheinebene: Pflanzengesellschaften-Synökologie und Besiedlung durch Somatochlora flavomaculata und Sympetrum sanguineum (Odonata)*. DiplArb. Univ. Freiburg i.Br.
- UTZERI, C., A. CORDERO, S. SANTOLAMAZZA CARBONE, L. DELL'ANNA & L. MANCINI, 1998. *Somatochlora meridionalis* Nielsen, 1935 nel Lazio (Italia centrale), con note di autecologia

- e compartamento (Odonata: Corduliidae). *Opusc. zool. flumin.* 163: 1-16.
- WARD-SMITH, A.J., D.J. SUSSEX & S.A. CHAM, 2000. Flight characteristics of the brilliant emerald *Somatochlora metallica* (Vander Linden) in south-east England. *J. Br. Dragonfly Soc.* 16: 24-28.
- WILDERMUTH, H., 1986. Zur Habitatwahl und zur Verbreitung von *Somatochlora arctica* Zetterstedt 1844 in der Schweiz. *Odonatologica* 15: 185-202.
- WILDERMUTH, H., 1987. Fundorte und Entwicklungsstandorte von *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) in der Schweiz (Odonata, Corduliidae). *Opusc. zool. flumin.* 11: 1-10.
- WILDERMUTH, H., 1997. Phänologie und Larvenhabitats von *Somatochlora flavomaculata* (Vander Linden) in einem Moorkomplex (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 16: 17-32.
- WILDERMUTH, H., 1998. Terrestrial and aquatic mating territories in *Somatochlora flavomaculata* (Vander Linden) (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 27: 225-237.
- WILDERMUTH, H., 1998a. Dragonflies recognize the water of rendezvous and oviposition sites by horizontally polarized light: a behavioural field test. *Naturwissenschaften* 85: 297-302.
- WILDERMUTH, H., 2000. Alternative Taktiken bei der Weibchensuche von *Boyeria irene* (Odonata: Aeshnidae). *Libellula* 19: 143-155.
- WILDERMUTH, H. & E. KNAPP, 1996. Räumliche Trennung dreier Anisopterenarten an einem subalpinen Moorweiher. *Libellula* 15: 57-73.
- WILDERMUTH, H. & W. SPINNER, 1991. Visual cues in oviposition site selection by *Somatochlora arctica* Zetterstedt (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 20: 357-367.
- ZIEBELL, S. & U. KLINGER, 1980. Zur Ökologie von *Somatochlora arctica* (Zetterstedt, 1840) (Odonata). *Drosera* 80: 17-24.