

Verhaltensbeobachtungen an Prachtlibellen

oder:

Ethologische Studien über die Südliche Prachtlibelle (*Calopteryx xanthostoma* CHARPENTIER, 1825)(*Zygoptera: Calopterygidae*) am Oberlauf der Loire während des DJN/YEE-Sommerlagers bei Serre de la Fare vom 25.7.-9.8.1992

von Jan Benda, Maren Nicolaysen, Alfons Krismann, Johannes Heidelberger, Patrick Emmerich und Britta Müller

I: Die Erlebnissgeschichte

Zwiegespräche am Fluß

von Maren Nicolaysen

Ein Morgen voller Schönheit, voller Ruhe... die Atmosphäre in mich aufnehmend sitze ich am Ufer der Loire und mache mir so meine Gedanken:

Wie schön sich das Prachtlibellenmännchen im Gegenlicht abhebt, denke ich. Tief schwarz ist seine Silhouette, dahinter funkeln in ständiger Bewegung die kristallinen Linien und Wellen der Loire. Ich bleibe so sitzen, warte mit dem Libellenmännchen auf dem kleinen Stein, in dessen Strömungsschatten etwas flutender Hahnenfuß an der Oberfläche treibt. "Meinst du, die paar Zweiglein Hahnenfuß in deinem Revier würden einem Weibchen zur Eiablage reichen?" Ich werte sein Flügelspreizen als positive Antwort. "Hm, er muß es wissen", denke ich. Dabei ist sein Revier, verglichen mit den anderen im gleichen Gebiet, wirklich auffallend klein: Ein aus dem Wasser ragender Stein von wenigen Zentimetern Durchmesser und ein paar dürrtige Zweiglein flutender Vegetation. Dennoch verteidigt das Prachtlibellenmännchen sein kleines Reich schon den ganzen Vormittag mit nicht nachlassender Vehemenz. "Klein aber mein" - dieses Sprichwort scheint auch für Libellen zu gelten. Wie um eine leidige Diskussion zu beenden, spreizt mein Freund noch einmal entschieden die Flügel, fliegt dann einen kleinen Kreis um Stein und Wasserpflanzen herum und setzt sich erneut. Nun betrachte ich ihn aus einem anderen Winkel. Die Zeit steht still. Nichts ist da als plätscherndes Wasser und reflektierende Sonnenstrahlen um das Prachtlibellenmännchen auf seinem Ansitz. Es ist kein ungeduldiges Warten, auch kein Zeittotschlagen ... es liegt solche Selbstverständlichkeit in all diesen Augenblicken, daß mir sowas wie Muße kommt, etwas, das ich in unserer hektischen Welt fast schon vergessen glaubte.

Ich wechsele hinüber auf die andere Seite und setze mich in die Nähe meines Männchens. Nun sehe ich es ganz nah im Glanz der Sonne. In wievielen Farben dieser kleine Körper leuchtet! Mal ist die Brust an der Seite smaragdgrün metallisch und auf dem Sattel golden überhaucht, dann wieder erscheint mir das ganze Tier inklusive der Flügelladerung von solch einem tiefen schönen Blau, daß ich mich einen Moment lang in

den Farben verliere. Wieder spreizt mein Männchen die Flügel. Aber ich habe nicht das Gefühl, er wolle kokettieren, denn seine Aufmerksamkeit geht ganz in die Ferne und verliert sich in ihrer Unendlichkeit. Mich nimmt er überhaupt nicht wahr. Ich betrachte noch ein wenig sein Gesicht. Der Kopf ist auf der Stirn puschelig behaart. Die kurzen Antennen ragen spitz und keck nur kurz darüber hinaus. Er sieht überhaupt ganz gewitzt aus. "Was du nun wieder alles da reininterpretierst", denke ich. Trotzdem - ich kann mir nicht helfen - es liegt etwas in diesen dunklen Augen, in denen sich die Sonne spiegelt. Sie sind übrigens zweifarbig. Das untere Drittel ist gelblich. Ich komme mit meiner Betrachtung nicht weiter, denn ein zweites Männchen stört unseren Frieden. Dem Eindringling schleudert mein Freund geradezu seine dunklen Flügelbinden entgegen. Von frontal macht ein solches Flügelkreuz einen imposanten Eindruck. Der Schaukampf ist nach kurzer Flugjagd denn auch schnell entschieden. "Hey, das ging ja wie am Schnürchen" - Flügelspreizen - "hast du etwas anderes erwartet?" soll das wohl heißen ... wir werden uns schon vertrauter. Noch ein kurzes Auffliegen, diesmal um ein Insekt aus der Luft zu greifen, und schon sitzt er wieder da. Jetzt kann ich seine Mandibeln arbeiten sehen - "hey, nicht stopfen, du hast ja Zeit!". Und wieder Sonne und plätscherndes Wasser ... bis mehr Leben in das Beobachtungsgebiet kommt. Auf einmal häufen sich die Revierauseinandersetzungen und Weibchen werden verpaart. Meine Aufmerksamkeit wandert, aber ich behalte "meinen Freund" weiter im Auge. Er ist da am Rande doch etwas im Abseits, verläßt sein Revier aber die ganze Zeit nicht. Geduld zahlt sich ja bekanntlich aus. Obwohl ich ja schon so meine Zweifel daran hatte, ist schließlich auch in seinem Gebiet ein Weibchen, das er eifrig umwirbt und bewacht. "Paß gut auf", denke ich, "hier drüben werden schon wieder dauernd Weibchen 'geklaut'" - aber eigentlich kann ich ihm ja nichts erzählen...

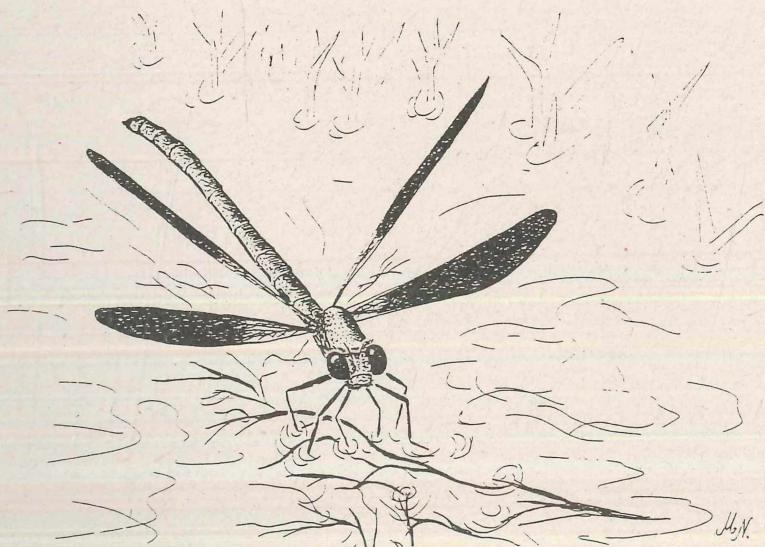


Abbildung 1: Flügelspreizendes Männchen

II: Steckbrief der Südlichen Prachtlibelle *Calopteryx xanthostoma* (CHARPENTIER, 1825)

von Jan Benda

Die Prachtlibellen gehören mit ihrem schillernden Körper und ihren gefärbten Flügeln zu unseren schönsten Kleinlibellen (*Zygoptera*). In Europa kommen vier Arten vor, davon sind zwei in Deutschland heimisch. Die anderen beiden, darunter *Calopteryx xanthostoma*, kommen nur in Südeuropa vor. Weitere Arten der Gattung sind auf der ganzen Welt verbreitet.

Calopteryx xanthostoma verbringt ein bis zwei Jahre ihres Lebens als Larve in einem sauberen Fließgewässer. Dort klettert sie auf der Suche nach Beutetieren zwischen Wasserpflanzen und im Wurzelwerk der Ufervegetation herum. Hat sie etwas gefunden, packt sie es mit ihrer Fangmaske und verzehrt es anschließend. Ab etwa Mitte April steigen die unscheinbar braunen Larven aus dem Wasser und klammern sich an einem Pflanzenstengel fest. Kurz darauf platzt die Larvenhaut auf und langsam schiebt sich die eigentliche Libelle heraus. Diese braucht noch einige Stunden, bis sie richtig entfaltet und erhärtet ist, um dann den letzten, nur etwa zwei Wochen langen Lebensabschnitt als prächtig gefärbtes Fluginsekt zu beginnen.

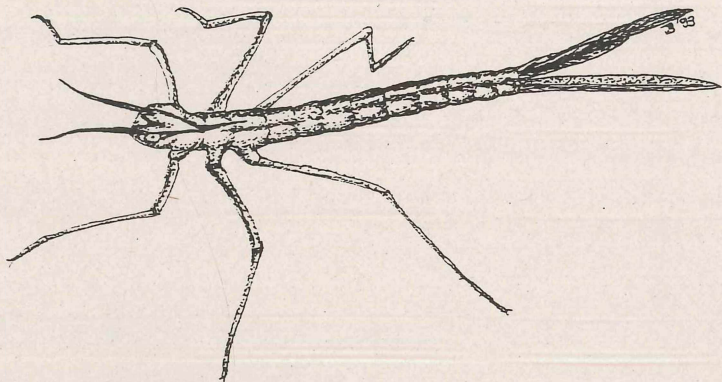


Abbildung 2: Die Larve der Südlichen Prachtlibelle

Die metallischen Farben sind sogenannte Strukturfarben, d.h. sie kommen nicht durch Pigmente sondern durch Interferenz des Lichts an der besonders fein strukturierten Oberfläche zustande - ähnlich dem Schillern von Seifenblasen in allen Regenbogenfarben. Bei *C. xanthostoma* schillern die Männchen je nach Lichteinfall prächtig blau oder grün. Die Unterseiten der letzten drei Hinterleibssegmente sind hell beige gefärbt. Diese "Laterne" ist bei allen Prachtlibellenarten unterschiedlich hell gefärbt - von weiß über gelb bis rot. Die Flügel sind nur im basalen Drittel durchsichtig, während der restliche Bereich dunkelblau schillernd oder schwarz erscheinen kann. Das Weibchen hingegen glänzt metallisch gold-grün. Seine letzten Hinterleibssegmente sind als Ganzes hellbraun und matt gefärbt. Die Flügel leuchten durchscheinend bronzefarben bis grün. An

der Flügelspitze haben die Weibchen ein hell-weißes Pseudo-Pterostigma. Der Hinterleib von *Calopteryx xanthostoma* erreicht eine Länge von 33-39mm.

Nach einer gewissen Reifezeit finden sich die ausgewachsenen Prachtlibellen morgens an geeigneten Eiablageplätzen ein. Das sind meistens flutende Wasserpflanzen. Ein Teil der Männchen besetzt dort Reviere und verteidigt diese gegenüber anderen Männchen. Kommt ein Weibchen in ein Revier, wird dieses von dem Reviermännchen angebalzt und anschließend begattet. Die sehr ausgeprägte Balz enthält als ein wichtiges Element das Zeigen des Eiablageplatzes. Dabei läßt sich das Männchen mit hochgebogenen Hinterleib - die "Laterne" wird sichtbar - auf der Wasseroberfläche des Eiablageplatzes treiben. Ein weiteres Balzelement ist der Schwirrflug, bei dem das Männchen in der Luft vor dem Weibchen hin und her pendelt. Das Männchen bewacht dann auch sein Weibchen bei der anschließenden Eiablage. Andere Männchen "klauen" sich die Weibchen aus den Revieren und verpaaren sich ohne vorherige Balz mit ihnen. Die Weibchen legen ihre Eier in Wasserpflanzen ab. Dabei können sie auch unter Wasser gehen. Die Nächte verbringen die Prachtlibellen gemeinsam in der Vegetation sitzend in "Schlafgruppen".

Wie bei allen Libellen, besitzt das Männchen außer dem Geschlechtsorgan am Ende des Hinterleibes ein zusätzliches Kopulationsorgan am zweiten Hinterleibssegment. In dem Geschlechtsorgan wird das Sperma produziert, welches dann vor der Kopulation in das Kopulationsorgan umgefüllt werden muß. Die Eier der Weibchen werden nicht sofort bei der Kopula befruchtet, sondern das Sperma wird in Samentaschen aufbewahrt und erst bei der Eiablage zur Befruchtung der Eier verwendet.

Das Männchen kann mit seinem Kopulationsorgan Sperma des Vorgängers aus der Samentasche des Weibchens "herauslöfeln". Es wird so sichergestellt, daß trotz wiederholter Begattung des Weibchens durch verschiedene Männchen nur sein Sperma zur Befruchtung der Eier führt.

III: Das Lager

1. Die Vorgeschichte

Im Sommer 1991 fand in Rußheim bei Karlsruhe anlässlich des neuen Libellenbestimmungsschlüssels von Arne Wendler und Johann-Hendrik Nüß ein mehrtägiges DJN-Seminar zum Thema Libellen statt. Auf dem Seminar stand aber nicht das bloße Bestimmen der Libellenarten im Vordergrund, sondern wir machten auf spielerische Weise zum Teil mit Atrappenversuchen Beobachtungen am Verhalten dieser interessanten Tiere. Dabei wurde die Idee geboren, ein extra Sommerlager durchzuführen, auf dem wir dann zwei Wochen lang intensiv das Verhalten einer Libellenart studieren könnten. Schon bald haben wir am Oberlauf der Loire einen geeigneten Lagerplatz dafür gefunden, so daß im Sommer 1992 das Libellen-Camp dort stattfinden konnte.

2. Die Landschaft

Unser Lagerort lag rund 60 Fließkilometer abwärts der Loirequelle im südöstlichen Teil des französischen Zentralmassivs, etwa 8km südlich von Le Puy (Auvergne). In der welligen Hochebene des Zentralmassivs (750 - 900 m ü. NN) hat sich die Loire in einer meist nur etwa 100 m breiten, steil abfallenden Wildschlucht eingegraben. An den stellenweise senkrecht abfallenden Wänden der bis zu 100 m tiefen Schlucht tritt großflächig das anstehende Gestein (Granit) zu Tage. Weniger steile Flanken der engen Loireschlucht sind überwiegend mit Wald bedeckt, der durch Kiefer oder Eiche geprägt ist. Die steilen Hangbereiche der Schlucht und Blockschutthalden im äußeren Flußbett sind natürlicherweise waldfrei. Hier haben sich gehölzarme Trockenstaudenfluren aus-

gebildet. Diese stehen neben Weiden- und Pappelgebüsch v.a. auf den periodisch umgelagerten Sand-, Kies und Schotterflächen, die auch ganz vegetationsfrei sein können. Der Auwaldgürtel des Flusses ist an den meisten Stellen sehr schmal. Die Hochebene ist dünn besiedelt und befindet sich überwiegend in landwirtschaftlicher Nutzung. Prägend sind hier relativ kleine, durch Steinwälle und Feldgehölze abgegrenzte Grünlandflächen.

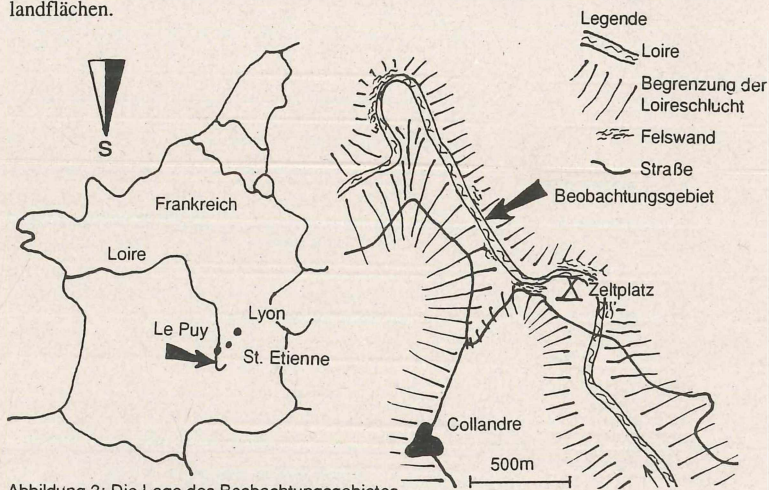


Abbildung 3: Die Lage des Beobachtungsgebietes

Im Gegensatz zu nahezu allen anderen Flüssen dieser Größe in Europa ist das Flußsystem der Loire von schwerwiegenden wasserwirtschaftlichen Eingriffen bisher verschont geblieben. Zwar haben örtlich begrenzte Maßnahmen wie Eindeichungen, Stauwehre und Intensivierung der landwirtschaftlichen Nutzung in einigen Flußabschnitten negative ökologische Auswirkungen gehabt, jedoch besitzt das Flußgebiet in seiner Gesamtheit noch immer einen einzigartigen, natürlichen Strukturreichtum. Der Sommer ist durch Niedrigwasser geprägt, da der Fluß dann nicht durch Schmelzwasser gespeist wird. Die nahezu unreguliert gebliebene Gewässerdynamik ermöglicht in der Aue eine Vielfalt an unterschiedlichsten Lebensraumtypen in enger räumlicher Durchdringung: Alt- und Nebenarme, Auwälder, vegetationsarme Kies- und Sandflächen sowie bei Hochwasser z.T. weiträumig überflutete Auenflächen.

Das Weiterbestehen dieser letzten Wildflußlandschaft Europas ist seit 1986 stark gefährdet. Zu dieser Zeit wurde von der französischen Staatsregierung ein Programm zum Ausbau der Loire und ihrer Nebenflüsse beschlossen. Die Ziele dieses Programms sind v.a. (1) der Schutz vor Katastrophenhochwassern und damit der Zugewinn neuen Baulands, (2) die Erhöhung der Niedrigwasserführung im Sommer zur Gewährleistung der Kühlwasserentnahme der vier Kernkraftwerke am Loireunterlauf und (3) die Wasserentnahme für die Bewässerung landwirtschaftlicher Nutzflächen im Mittel- und Unterlauf. In einer ersten Planungsphase sollen zunächst vier Staudämme errichtet werden, von denen drei an Nebenflüssen geplant sind, der vierte am Oberlauf der Loire im Zentralmassiv, an eben der Stelle, die 1992 unser Lagerplatz gewesen ist. Hier in "Serre de la Fare" hat eine örtliche Bürgerinitiative (SOS Loire vivante) einen breiten, z.T. internationalen Widerstand organisiert, so daß der Baubeginn bislang verhindert werden konnte. Eine endgültige Entscheidung über das Ausbauprogramm liegt bislang nicht vor.

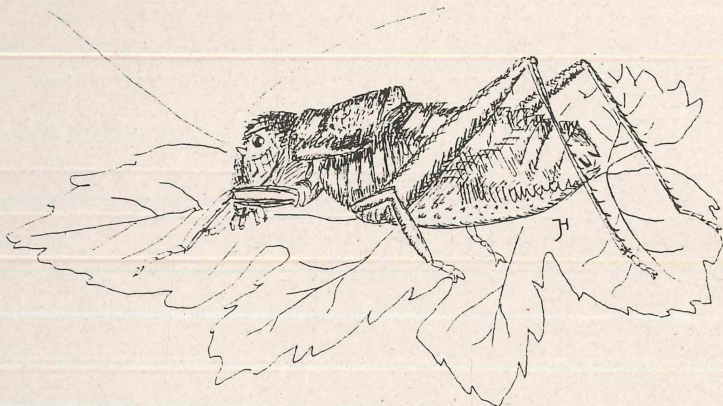


Abbildung 4: Eine der vielen Heuschrecken im Gebiet: Die Sattelschrecke

3. Danksagung

Roberto Epple und all die anderen Mitglieder von SOS Loire vivante haben uns tatkräftig bei der Durchführung des Lagers geholfen und wir haben durch viele interessante Gespräche mit ihnen einiges über die Staudammproblematik erfahren und auch viele schöne Stunden mit ihnen verbracht. Wir wollen uns an dieser Stelle nochmals herzlichst dafür bedanken!

Bedanken wollen wir uns auch bei den übrigen Teilnehmern des Lagers, die so ausdauernd bei den Beobachtungen mitgemacht haben und bei der Entstehung dieser Arbeit mitgeholfen haben. Dies waren: Arne Wendler, Christiane Tresselt, Jana Piackova, Joke Verdegaal, Karen Benda, Karin Grabitz, Matthias Horstkotte, Matthias Riedel und Ulrike Dürr.

4. Das Beobachtungsgebiet

von Britta Müller

Da wir nicht wußten, welche Libellenarten uns an unserem Lagerort erwarteten, unternahmen wir erstmal zwei große Erkundungsexkursionen entlang der Loire und deren Nebenflüssen. Schließlich fanden wir nicht weit vom Lagerplatz "Serre de la Fare" entfernt, ca. 500m flußabwärts, eine geeignete Stelle, an der wir sehr gut die Südliche Prachtlibelle (*Calopteryx xanthostoma*) bei der Revierbildung, der Balz und der Eiablage beobachten konnten. An dieser Stelle verbrachten wir insgesamt sieben Tage.

Die Loire fließt dort mit klarem Wasser von Süd nach Nord und ist mit 30 bis 70cm Wassertiefe recht gleichmäßig flach. Ihr Bett besteht hauptsächlich aus Kieselsteinen und v.a. in Ufernähe vereinzelt größeren Blöcken, die aus dem Wasser ragen. Die Breite der Loire beträgt hier ungefähr 35m, und sie fließt mit ca. 2 -3m/sec. durch das Beobachtungsgebiet. Die Steine sind z.T. mit Algen bewachsen, außer Flutendem Hahnenfuß (*Ranunculus aquatilis* agg.) ist im Wasser jedoch keine weitere Vegetation vorhanden. Der Beobachtungsplatz am Ostufer wurde durch eine Weiden-Erlen-Reihe von den anschließenden trockenen und heißen Schotterflächen getrennt. Am gegenüber-

liegenden Ufer erhoben sich ca. 70m hohe, steile Felswände, die abends bald ihre Schatten auf "unser" Gebiet warfen.

Unsere Beobachtungen beschränkten sich auf eine ostufernahe Wasserfläche der Größe von ungefähr 9 x 7m, an der sich aus Steingruppen Inseln gebildet haben, die mit 30 bis 50 cm hohem Rohrglanzgras (*Phalaris arundinacea*) bewachsen sind. Das anfangs dicht aufrecht stehende Gras wurde im Laufe der Zeit durch Regen und andere Einflüsse etwas lädiert. Die Inseln bildeten einen dem Ufer zugewandten Bogen. Zwischen dieser Inselkette und zwei weiteren Richtung Ufer liegenden Inseln befanden sich recht geschützt kleinere Eiablageplätze aus Flutendem Hahnenfuß (*Ranunculus aquatilis* agg.). Hauptaugenmerk unserer Beobachtung war jedoch meist der im Norden gelegene große Hahnenfuß-Eiablageplatz Nr. I. Sowohl Steine und Gras am Rande der Inseln, als auch weitere einzelne aus dem Wasser ragende Halme, *Ranunculus*-Zweige und kleinere Steine dienten als Sitzwarten. Die minimale Entfernung zwischen Ufer und Beobachtungsgebiet betrug etwas weniger als einen Meter (Gebiet IV). Die angrenzende Ufervegetation, in der die Paarungen meist stattfanden, bestand hauptsächlich aus niedrigen Weiden und höheren Erlen von bis zu 5m Höhe, z.T. auch aus niedrigen Brombeeren und Brennesseln sowie Rohrglanzgras-Beständen. Dazwischen standen wenige große Steine. Flußaufwärts von unserer Beobachtungsstelle waren für einige hundert Meter keine Sitzwarten vorhanden, außerdem war die Strömung dort schwächer. Unterhalb unserer Stelle gab es zwar Sitzwarten, hier aber war die Strömung stärker, noch weiter flußabwärts waren sogar reichlich Steine/Steingruppen vorhanden, jedoch ohne Grasbewuchs bei gleichzeitig noch stärkerer Strömung. Unser Gebiet lag somit recht isoliert. Insgesamt ließen sich sechs Eiablageplätze unterscheiden.

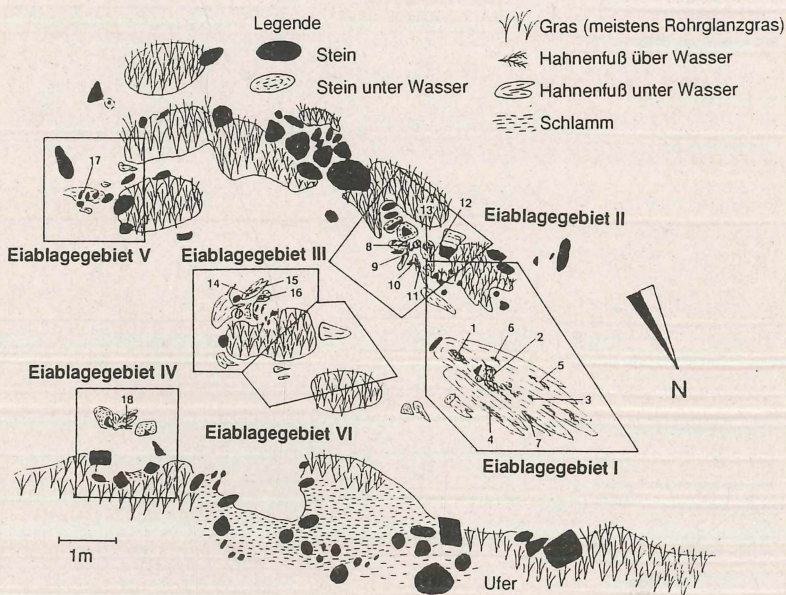


Abbildung 5: Das Beobachtungsgebiet und Eiablageplätze I - VI (entsprechen den Revieren). Die arabischen Ziffern bezeichnen genauer die Stellen, an denen Eier abgelegt wurden.

IV: Die Auswertung der Listen

Teil A: von Jan Benda

1. Einleitung

Neben der einfachen Beobachtung der Prachtlibellen haben wir zum einen versucht, möglichst viele Tiere individuell zu markieren, und zum anderen verschiedene Tabellen entworfen, die wir gezielt während unseren Beobachtungen ausgefüllt haben.

2. Die Markierung der Prachtlibellen

Um Individualbeobachtungen machen zu können (z.B. zur Revierstetigkeit, Paarungshäufigkeit, Eiablage,...) haben wir im Laufe des Beobachtungszeitraumes 245 Prachtlibellen individuell markiert und vermessen. Dazu haben wir vor allem am 27., 28. und 29.7.'92 innerhalb etwa zwei Stunden alle Prachtlibellen in der Umgebung des Gebietes mit Keschern eingefangen. Diese haben wir dann mit einer einfachen Schiebelehre vermessen (rechte Vorderflügelänge, Hinterleibslänge und Gesamtlänge), mit einem roten oder lilanen Filzstift eine Zahl auf die Flügelunterseite gemalt und anschließend wieder im Beobachtungsgebiet freigelassen.

Tag	27.7.	28.7.	29.7.	30.7.	3.8.	Gesamt
Männchen	38	67	21	18	11	115
Weibchen	0	50	24	10	6	90
Gesamt	38	117	45	28	17	245

Tabelle 1: Anzahl der an den einzelnen Tagen markierten Prachtlibellen

Am 30.7. und am 3.8. haben wir noch nebenher einige Tiere markiert, in der Hoffnung, die Anzahl der markierten Tiere im Gebiet etwas zu erhöhen. Trotzdem erwies es sich als aussichtslos, ausreichend markierte Tiere für einen längeren Zeitraum im Gebiet zu haben. Dies ist auch angesichts der vielen tausend Prachtlibellen, die zu unserer Beobachtungszeit an der Loire zu finden waren, nicht verwunderlich.

Länge	Männchen			Weibchen		
	Flügel-	Hinterleib-	Gesamt-	Flügel-	Hinterleib-	Gesamt-
mittlere Länge /mm	29,7	36,3	45,6	33,6	35,4	44,9
kleinster Wert /mm	26,5	33,0	42,0	31,5	32,5	41,5
größter Wert /mm	32,0	38,5	49,5	42,0	38,5	48,0
Variationsbreite = (größter - kleinster)/mittlerer	18,5%	15,2%	16,5%	31,0%	17,0%	14,5%

Tabelle 2: Die Abmessungen der Prachtlibellen

Männchen und Weibchen sind fast gleich groß (ca. 45mm). Die Weibchen sind aber tendenziell um etwa 1mm kleiner als die Männchen. Auch die Hinterleibslänge ist in etwa gleich (ca. 36mm). Auffällig ist aber, daß die Weibchen durchschnittlich längere (Vorder-) Flügel haben als die Männchen (um ca. 13%). Dies könnte daran liegen, daß die Weibchen wegen ihrer Eier schwerer sind und deswegen mehr Auftrieb brauchen. Andererseits schleppen die Männchen die Weibchen im Tandem völlig selbständig ohne die Unterstützung der Weibchen ab, sie müssen dabei also wesentlich mehr Auftrieb entwickeln. Es sollte auch beachtet werden, daß die Variationsbreite der Vorderflügel bei den Weibchen um fast das Doppelte größer ist als bei den Männchen.

Unsere Meßfehler werden bei der Flügelängenmessung bei $\pm 0,5\text{mm}$ liegen, bei der Hinterleibs- und der Gesamtlängenmessung aber bei mindestens $\pm 1,5\text{mm}$, da es oft sehr schwierig war, die Libelle dazu veranlassen, ihren Hinterleib möglichst still und gerade

zu halten! Irgendwelche (linearen) Korrelationen zwischen Flügellänge, Hinterleibslänge und Gesamtlänge können nicht festgestellt werden.

3. Das Wetter an den Beobachtungstagen

Ab dem zweiten Beobachtungstag (28.7.) haben wir regelmäßig die wesentlichsten Wetterdaten während unserer Beobachtungen aufgeschrieben:

- Lufttemperatur
- Wassertemperatur
- Bewölkung
- Windstärke
- Niederschlag

Die Temperaturen wurden mit einem einfachen Haushalts-Digitalthermometer gemessen. Die Lufttemperatur wurde im Schatten einer Erle 1m vom Loireufer entfernt aufgenommen. Es kann sein, daß die Temperatur an diesem geschützten Ort generell etwas niedriger war als an unserem offenem Beobachtungsgebiet - der Temperaturverlauf wird aber prinzipiell derselbe gewesen sein. Auch wissen wir nicht, wie genau das Thermometer arbeitete. Aus diesen Gründen sollten die Absoluttemperaturen mit Vorsicht genossen werden. Die Bewölkung haben wir in x/8 geschätzt. Bei Windstärke und Niederschlag haben wir nur subjektive Angaben gemacht.

Datum	28.7.'92	29.7.'92	30.7.'92	3.8.'92	5.8.'92
Lufttemperatur					
Maximum	24,5 °C	24,7 °C	25,8 °C	25,0 °C	25,9 °C
gemessen um	16.00	13.45	18.00	17.00	17.15
Temperatur um 14.00 Uhr	22,5 °C	24,7 °C	24,5 °C	19,5 °C	21,6 °C
Mittel von 12.00 bis 17.00	21,8 °C	24,6 °C	(24,5 °C)	21,9 °C	22,7 °C
Wassertemperatur					
Maximum	22,6 °C	22,8 °C	23,5 °C	21,4 °C	21,9 °C
gemessen um	17.00	17.30	17.30	16.30	17.45
Temperatur um 14.00 Uhr	21,1 °C	21,2 °C	21,6 °C	20,2 °C	19,9 °C
Bewölkung	0/8	ab 14.30 etwa 4/8	0/8	wechselnd 2/8 - 8/8	0/8
Niederschlag	0	0	0	um 13.30 1/2h um 17.15 1h	0
Wind	windstill	schwach	schwach	schwach, bei Regen stürmisch	windstill, ab 16.30 schwach

Tabelle 3: Die Eckdaten des Wetters an den Beobachtungstagen

Die Lufttemperatur lag bis grob etwa 12.00 Uhr unter der Wassertemperatur, stieg dann aber kräftig an, um spätestens ab 15.00 Uhr knapp unter dem Maximum zu stagnieren. Dieses wurde meist erst nach 16.00 Uhr erreicht und lag bei ca. 25°C. Ab etwa 18.45 Uhr wurde das Beobachtungsgebiet von der gegenüberliegenden Felswand beschattet, die Temperatur viel dann entsprechend schnell ab. Die Maximaltemperaturen wie auch die Temperaturmittel unterschieden sich an den fünf Beobachtungstagen nur um $\pm 1^\circ\text{C}$.

Am 3.8.'92 wurde es wegen der den ganzen Tag vorhandenen, wechselnden Bewölkung früher warm als sonst. Durch die beiden Gewitterregen um 13.30 und 17.30 kam es aber zu deutlichen Temperatureinbrüchen um 3 bzw. 5 °C auf gut 19 °C. Der Himmel war während des Regens vollständig bedeckt.

Die Wassertemperatur stieg im Laufe des Tages gleichmäßig an, bis sie am späten Nachmittag (etwa 17.00 Uhr) ihr Maximum erreichte. Dieses lag im Mittel bei 22,5 °C und unterschied sich an den einzelnen Beobachtungstagen um nur $\pm 1^\circ\text{C}$.

4. Die "Anwesenheitsliste"

Während der Beobachtung der Eiablage und Paarungen am 27. und 28.7. haben wir langsam den Eindruck bekommen, daß die Männchen einige Sitzplätze bevorzugen und dort oft über längere Zeit zu beobachten sind. Da wir schon vorher wußten, daß Prachtlibellen ein ausgeprägtes Revierverhalten haben, haben wir schließlich am 29.7. die Belegung der Sitzplätze systematisch aufgezeichnet. Dazu numerierten wir 67 Sitzplätze im Beobachtungsgebiet durch und vermerkten dann zwischen 10.00 und 18.00 Uhr alle 10 Minuten welche Prachtlibelle sich auf welchem Sitzplatz befand. Die Nummern der markierten Prachtlibellen konnten wir bequem mit einem normalen Fernglas ablesen. Obwohl wir immer mindestens zu viert diese Aufzeichnungen machten, war es nicht immer leicht: Zum einen bereitete es Schwierigkeiten, in den Grasbüscheln die Sitzplatznummern genau voneinander abzutrennen, zum anderen saßen die Libellen nicht immer zu den Aufnahmezeitpunkten still, sondern auch dann wechselten sie natürlich ihren Standort, so daß es schwierig war, den Überblick zu behalten.

Schon während unserer Aufzeichnungen wurde uns bald klar, daß die einzelnen Sitzplätze nicht auch jeweils ein Revier darstellen. Es war vielmehr so, daß es ca. 6 große (1-3m²) Reviere an den Eiablageplätzen im Gebiet gab, die jeweils von einem Männchen (wenn überhaupt) beansprucht wurden - das Reviermännchen. Die meisten anderen Männchen - die "Raubritter" saßen um die Reviere herum - meist auch enger beisammen -, mischten sich in Streitigkeiten in den Revieren ein und "klauten" Weibchen (näheres darüber siehe unter VI).

Die Auswertung der Aufzeichnungen bestätigen diese Beobachtungen:

46 markierte Libellen konnten während der Beobachtungszeit festgestellt werden. Davon waren nur 2 die ganze Zeit bis auf ein bis zwei Unterbrechungen in einem Revier anwesend. 6 weitere haben wenigstens eine Stunde am Stück ein Revier halten können. Dies schafften sie meist zwei- bis dreimal am Tag, wobei sie jeweils ein Revier bevorzugten. Zusätzlich zu diesen Reviermännchen befanden sich bis zu etwa vier weitere Männchen in dem Reviergebiet; diese wechselten aber oft ihren Standort. 5 Männchen waren zumindest immer mal wieder den ganzen Tag anwesend, wechselten aber oft das Revier. Die restlichen 33 wurden nur zu maximal 4 verschiedenen Zeitpunkten gesichtet. Natürlich waren auch einige unmarkierte Männchen im Gebiet, ihr Anteil nahm im Laufe des Tages zu, war aber gegenüber den markierten insgesamt etwas geringer. Von ihnen hielten wahrscheinlich 6 Stück über ca. 1 Stunde ein Revier, die anderen hielten sich wesentlich kürzer in den Revieren auf.

Männchen Nummer:	Typ	Zeit									
		10	11	12	13	14	15	16	17		
28	Reviermännchen	IV-----		IV-----				IV-----			
4	Reviermännchen	III-----			III-----				III-----		
34	Reviermännchen	III-----		II-----				III-----			
3	Reviermännchen	IV-----					II--	IV-----	II--	IV-----	II-----
57	Raubritter		II	II---	II--	II--	II	II	III	II-----	II
24	Raubritter	IV	IV	II	IV	II	II--	IV		IV	IV
141	Raubritter		II--								
105	Raubritter				IV	IV					

Tabelle 4: Einige Beispiele für die verschiedenen Anwesenheitstypen. Die römischen Zahlen bezeichnen die Reviernummern

5. Die Aktivitätslisten

Am 3. und 5.8.'92 haben wir für Männchen und Weibchen getrennt alle 15 Minuten abgezählt, wieviele Tiere gerade welchen Tätigkeiten nachgehen. Bei den Männchen haben wir folgende Tätigkeiten unterschieden:

Nicht-Revierrännchen: sitzend, fliegend, fliegend über Eiablageplatz, Luftkampf
 Revierrännchen: sitzend, Luftkampf, Balz, Paarung, Weibchen bei der Eiablage bewachend

und bei den Weibchen:

sitzend, fliegend

Eiablage: über Wasser gestört/ungestört, unter Wasser
 Paarung

Die Nummern der markierten Libellen haben wir beidesmal nicht mehr berücksichtigt, da sich viel zu wenige markierte Tiere im Gebiet aufhielten. Der große Fehler bei diesen Aufzeichnungen war, daß eben nur zu bestimmten Zeitpunkten die Aktivitätsart festgestellt wurde. Was dazwischen geschah, ging dabei unter. Es kann aus diesem Grund keine Aussage über die verschiedenen Aktivitätsarten im Ablauf des Tages gemacht werden. Auswerten lassen sich aber die Gesamtzahl der Männchen bzw. Weibchen, das Verhältniss Revierrännchen zu Nicht-Revierrännchen und in etwa die Anzahl der Eierlegenden Weibchen. Allein damit lassen sich trotzdem noch einige Dinge erkennen, auch wenn die Daten von nur zwei verschiedenen Tagen stammen und durch die Erfassung nur zu bestimmten Zeitpunkten etwas unzureichend sind.

a) Die Männchen

Die Männchen tauchen am späten Vormittag auf (vor 10.15 bzw. ab 11.45 Uhr). Kurz darauf (nach 15 bzw. 45 Minuten) sind die ersten 2 - 3 Reviere besetzt. Die Gesamtzahl der Männchen nimmt tendenziell im Laufe des Tages zu. Erst am späten Nachmittag (ab ca. 16.00 Uhr) werden fast alle vorhandenen Reviere besetzt (bis zu 6). Spätestens nach 18.00 Uhr nimmt die Anzahl der im Gebiet anwesenden Männchen rapide ab.

Die Zunahme der Nichtrevierrännchen bewirkt meistens kurze Zeit später eine Auffüllung der freien Reviere unter Abnahme der Nichtrevierrännchen (zumindest bis etwa 16.00 Uhr läßt sich das erkennen).

Am 3.8. waren im ganzen Gebiet immer die Revierrännchen in der Überzahl, am 5.8. waren Revier- und Nichtrevierrännchen etwa gleich stark vertreten.

Bei den kurzen Regeneinbrüchen am 5.8. waren die Nichtrevierrännchen schneller verschwunden als die Revierrännchen und waren anschließend auch schneller wieder da.

Am 5.8. haben wir noch aufgeschrieben, in welchen Eiablagegebieten sich die Männchen aufhielten.

Reviernummer	Größe in m ²	Besetzung		Revier- männchen	Nichtrevierrännchen Maximal anwesend
		von	bis		
I	2,6	13.15	19.00	1-2	3
II	0,4	12.30	18.00	1(-2)	1
III	0,1	12.30	18.00	1(-2)	1
V	0,05	16.15	18.00	1	1
VI	0,02	16.00	18.15	1	0

Tabelle 5: Die Besetzung der Reviere am 5.8.'92

Es lassen sich aufgrund dieser Daten drei Reviertypen unterscheiden:

- 1) beliebte Reviere: ab etwa 12.30 Uhr besetzt, Raubritter sind öfter anwesend (Revier II und III)
- 2) sehr beliebte Reviere: wie 1), öfters auch zwei Reviermännchen, mehrere Raubritter anwesend (Revier I)
- 3) unbeliebte Reviere: erst ab 16.00 Uhr besetzt, kaum Raubritter anwesend (Revier V und VI)

b) Die Weibchen

Einzelne Weibchen beginnen am 3.8. um 11.45 Uhr am 5.8. um 13.30 mit der Eiablage. Das ist beidesmal mindestens eine Stunde nach dem Auftreten der ersten Reviermännchen. Erst nach 15.00 Uhr beginnen dann mehrere Weibchen mit der Eiablage. Die Eiablageaktivität läßt um 16.30 Uhr nochmals etwas nach, erreicht nach 17.00 Uhr ihr Maximum und hört nach 18.00 Uhr ganz auf. Da dummerweise nur alle 15 Minuten die Daten erfaßt wurden, fallen wohl viele Eiablagen, die kürze als 15 Minuten waren, in dieser Auswertung weg.

Wenn Weibchen sich im Gebiet aufhielten, waren sie auch meistens mit der Eiablage beschäftigt.

Eiablageplatz	Gesamtzahl Weibchen	Erste Weibchen	Erste Eiablage	Anzahl Eiablagen
I	19	13.15	13.30	18
II	7	14.15	14.15	4
III	17	14.00	14.00	15
V, VI	0	-	-	0

Tabelle 6: Die Weibchen an den Eiablageplätzen am 5.8.'92

Die Beliebtheit der einzelnen Eiablageplätze am 5.8. ist in etwa so wie bei den Männchen (die Reviere der Männchen entsprechen den Eiablageplätzen!). In den Eiablageplätzen V und VI waren überhaupt keine Weibchen anwesend, die Männchen haben diese Reviere auch erst aufgesucht, nachdem in den anderen zuviel Betrieb war. Dies waren auch die kleinsten Eiablageplätze mit den wenigsten Eiablagemöglichkeiten. Auffällig ist aber, daß etwa genausoviele Weibchen in Eiablageplatz III wie in I waren, die Männchen aber eindeutig Revier I bevorzugten. Der Eiablageplatz I war aber mit Abstand der größte und bot somit auch viel mehr Platz. Dort ging es meistens heiß her, die Weibchen konnten dort viel seltener ungestört Eier ablegen als etwa in Revier III, da dort immer viele Männchen sich um die Weibchen stritten. In den anderen Revieren waren immer nur wenige Männchen anwesend, in diesen konnten die Weibchen dann auch ungestörter und über einen längeren Zeitraum ihre Eier ablegen.

Teil B: von Johannes Heidelberger und Patrik Emmerich

1. Einleitung

Als wir im Sommer '92 auf das Libellenlager an der Loire fuhren, wußten wir kaum, was uns erwarten würde. Aber schon am zweiten Tag waren wir begeistert dabei, Libellen zu markieren und zu beobachten. Mit Schieblehre, Stoppuhr und Fernglas bewaffnet verbrachten wir ganze Tage am Wasser. Wir malten uns aus, was alles mit den Daten gemacht werden könnte, welche Pionierleistungen wir vollbrachten.

Aber schon auf dem Nachlager wurde unsere Begeisterung gebremst, da die angefertigten Listen dermaßen chaotisch waren, daß wir ein ganzes Wochenende damit verbrachten, sie ins Reine zu schreiben. Als es dann an die Auswertung am Computer ging, bemerkten wir, daß viele Ideen und Auswertungspunkte aus Datenmangel einfach keine

Ergebnisse brachten, z.B. der Balzerfolg in Abhängigkeit von Revier-/Nichtrevier-männchen/Größe der Männchen.

Deshalb unser Rat für weitere Aktionen dieser Art:

Spezialisiert und konzentriert euch auf einen bestimmten Punkt, über den ihr etwas in Erfahrung bringen wollt und plant die Beobachtung vorher durch (wenn Listen während des Beobachtens gestaltet werden, kann das nur zu Chaos führen).

Ein wenig haben wir aber doch aus den Listen herauslesen können und wir konnten sogar ein paar Diagramme erstellen. Zur Auswertung benutzten wir die Tabellenkalkulation MS Excel unter Windows.

Wir hoffen, daß es trotz der spärlichen Ergebnisse interessant ist, die Diagramme anzusehen und vielleicht auch nochmals zu interpretieren.

2. Das Paarungsverhalten

Am 27., 28. und 29.7. haben wir die Paarungsdauern gestoppt. Aufgeschrieben haben wir die Paarungsdauer, die Uhrzeit und die Nummer des Männchens, soweit diese markiert waren. Am 27.7. haben wir zusätzlich den Ort der Paarung, am 29.7. die Herkunft des Männchens vermerkt. Ob vor der Bildung des Paarungsrades auch Sperma übertragen wurde, haben wir am 28. und 29.7. mit aufgeschrieben.

Die Paarungen fanden oft etwas abseits statt, z.B. im Ufergebüsch, oder aber in der direkten Umgebung des Reviers.

a) Störungshäufigkeit

Von den beobachteten Paarungen wurden nur drei gestört. Das entspricht nur ca. 5% der Gesamtmenge aller Paarungen. Daran ist zu erkennen, daß Paarungen in der Regel nicht gestört werden.

b) Paarungsdauer

Der Durchschnitt der Paarungsdauern betrug:

am 28.07.92	114 Sekunden
am 29.07.92	85 Sekunden
am 30.07.92	89 Sekunden

Die großen Abweichungen sind durch folgendes zu erklären: Die Dauer der Paarungen liegt zwischen 40 Sekunden und 3½ Minuten, was bei einer geringen Datendichte zur Verfälschung der Ergebnisse führt.

c) Abhängigkeit der Dauer von verschiedenen Faktoren

Dauer in Abhängigkeit von der Lufttemperatur

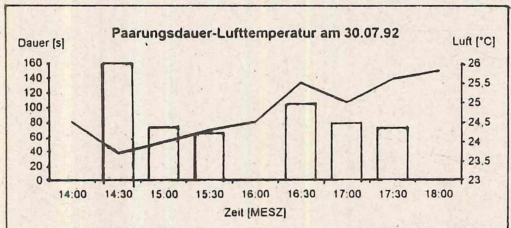
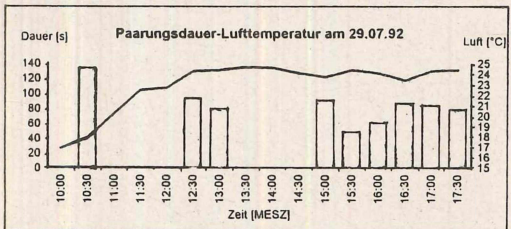
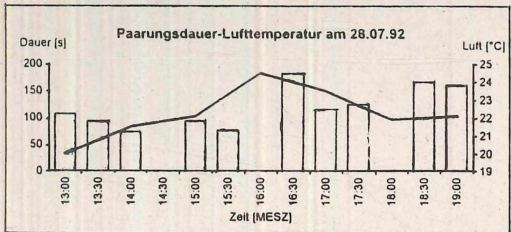
Für die Paarungsdauer erkennt man keine besondere Temperatursensibilität (siehe Tabelle 7). Bei hoher Temperatur gab es in der Regel mehr Paarungen, was sich auf die Paarungsdauer antiproportional auswirkte, d.h. wenn es viele Paarungen gab, war die Paarungsdauer relativ gering (siehe Tabelle 8). Dieser Effekt ist aber nicht sehr ausgeprägt.

In den Diagrammen stellt eine Säule den Durchschnitt der Paarungsdauern in jeweils halbstündigen Abschnitten dar.

Dauer in Abhängigkeit bereits vorheriger Paarungen der Männchen

Zwischen der Dauer von Mehrfachpaarungen besteht kein Zusammenhang. Zweit- und Drittpaarungen können kürzer oder länger sein als vorausgegangene Paarungen.

Tabelle 7: Abhängigkeit der Paarungsdauer von der Lufttemperatur



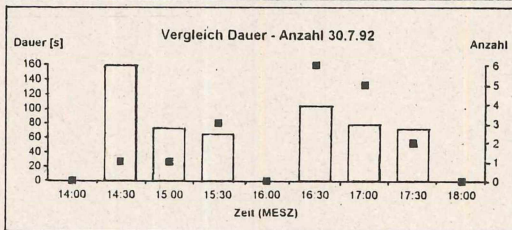
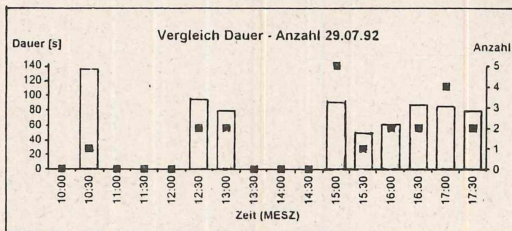
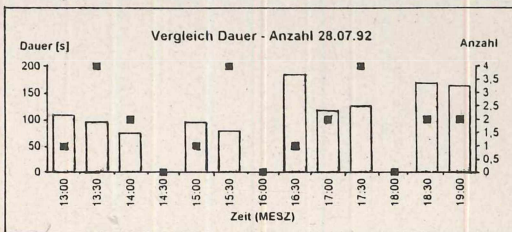
Dauer [s]



Luft [°C]

Tabelle 8: Abhängigkeit der Paarungsdauer von der Anzahl der Paarungen

16



Dauer [s]



Anzahl

Das Spektrum der Zweitpaarungsdauern ist aber viel weiter als das der Erstpaarungsdauern. Die Erstpaarungsdauern erstrecken sich von 60s-120s, die der Zweitpaarungen jedoch von 30s-200s. Aber aufgrund der geringen Datendichte sind keine Rückschlüsse zu ziehen.

d) Mehrfachpaarungen

Männchen paaren bis zu vier mal pro Tag. Man kann nicht erkennen, welche Männchen sich bevorzugt mehrfach paaren. Die mehrfachpaarenden Männchen sind nicht überdurchschnittlich groß. Genauere Untersuchungen scheitern leider an zu geringer Datendichte.

3. Eiablage

Am 27. und 30.7. haben wir die Eiablagen etwas genauer unter die Lupe genommen. Wir haben an diesen beiden Tagen den Zeitpunkt, die Dauer und den Ort der Eiablage protokolliert.

a) Störungshäufigkeit

Die Störungshäufigkeit war sehr hoch. Von den beobachteten 43 Eiablagen waren 39 gestört (das entspricht ca. 91% der Eiablagen!). Nur die vier ungestörten Eiablagen fanden unter Wasser statt. Daran erkennt man, daß Eiablagen über Wasser in der Regel von Männchen gestört werden.

b) Eiablagedauer in Abhängigkeit des Wetters

Aufgrund der geringen Datendichte war leider kein allgemeiner Zusammenhang nachzuweisen. Bei den Beobachtungen am 27. und 30.7. gab es aber spätnachmittags bei größter Wassertemperatur die meisten und längsten Eiablagen.

Erwähnenswert ist noch eine Unterwassereiablage, die **100 Minuten** dauerte.

Anzahl der
Eiablagen

Eiablagedauern

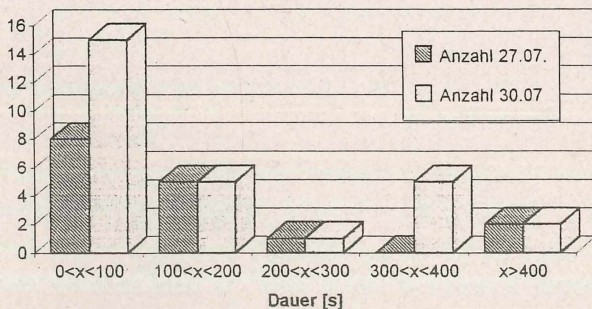


Tabelle 9: Anzahl der Eiablage zu verschiedenen Zeiten

4. Aktivität

a) Abhängigkeit der Männchendichte von der Witterung

Aus den Beobachtungen der Männchenaktivität am 3.8. und am 5.8.'92 geht hervor, daß die Männchen sehr wettersensibel sind (siehe Tabelle 10).

In dem Diagramm vom 3.8.'92 (Tabelle 10) ist festzustellen, daß bei einem Temperatureinbruch und Bewölkungsaufzug (gegen 14.00 Uhr) die Männchendichte im Beobachtungsgebiet stark zurückging.

Es ist leider nicht genau zu erkennen, ob Reviermännchen oder Nicht-Reviermännchen die Stellung länger halten, wobei die Tendenz bei den Reviermännchen liegt.

b) Abhängigkeit der Weibchendichte von der Witterung

Mit viel Phantasie läßt sich auch bei den Weibchen eine Wettersensibilität erkennen. Aus Tabelle 10 geht hervor, daß bei dem Temperatureinbruch (gegen 14.00 Uhr) die Weibchen, bzw. das Weibchen aus dem Beobachtungsgebiet verschwindet.

c) Vergleich der Männchendichte und der Weibchendichte

Im Beobachtungsgebiet war die Anzahl der Männchen 2 bis 5 mal so hoch als die der Weibchen. Allgemein kann man sagen, daß sich nachmittags viel mehr Weibchen im Beobachtungsgebiet aufhielten als vormittags. Aus dem Diagramm vom 3.8. (Tabelle 10) ist zu erkennen, daß dies bei den Männchen nicht zutrifft (bei ihnen war die Dichte vor- und nachmittags ähnlich).

V: Bewegungsmuster

von Alfons Krismann

1. Einleitung

Die Loire stellt im Untersuchungsgebiet ein ausgesprochen ideales Gebiet für Prachtlibellen, insbesondere der Südlichen Prachtlibelle (*Calopteryx xanthostoma*), dar. Wir konnten dort auf einem Flußabschnitt von ca. 100 m mehrere tausend aktive Prachtlibellen beobachten. Bei diesem Anblick stellte sich die Frage, ob wir es mit einem mehr oder weniger großem chaotischen, also zufälligem "Hin- und Hergefliege" zu tun haben oder ob sich bestimmte Prinzipien dahinter verstecken.

Uns interessierten nicht nur die kleinräumlichen Bewegungen, die oft mit Revier- und Paarungsverhalten zu erklären sind, sondern auch die weiterläufigen. Dabei stellten sich uns einige Fragen:

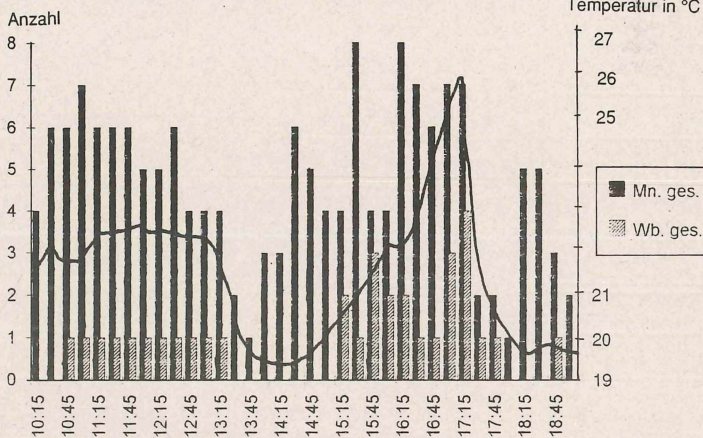
- Ist die Südliche Prachtlibelle standortstreu?
- Falls dies nicht der Fall ist, fliegen sie eher flußauf- oder flußabwärts?
- Gibt es Unterschiede in den Bewegungsmustern zwischen Weibchen und Männchen?

Alle diese Fragen sind methodisch aufwendig zu bearbeiten und konnten von uns nicht beantwortet werden, es wurden allerdings einige interessante Beobachtungen gemacht.

2. Methode

An zwei Tagen, dem 29. und 30.7.92 wurde die nähere Umgebung des Markierungsgebietes (siehe unter IV 2 in dieser Arbeit) nach markierten Prachtlibellen abgesucht. Dabei wurde die Loire 80 m flußauf- und 180 m flußabwärts (am 29. nur 155 m fluß

Männchen- / Weibchendichte am 3.08.92



Männchen- / Weibchendichte am 5.08.92

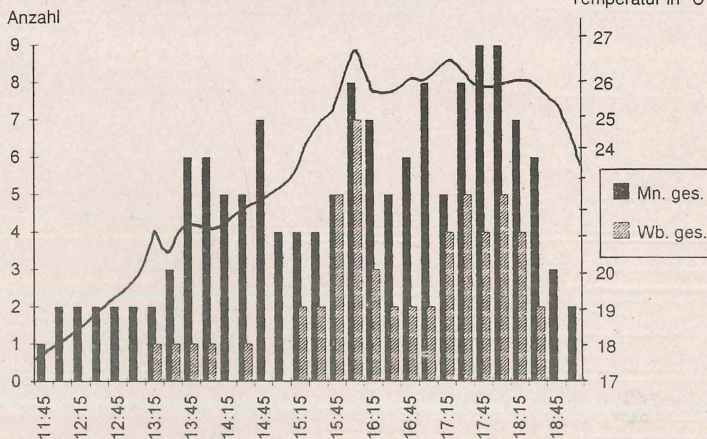


Tabelle 10: Männchen- und Weibchendichte mit Wetter

abwärts) zu zweit abgesucht. Die Kontrollgänge waren 530 bzw. 600 m lang, das ca. 10 m breite Markierungsgebiet sowie eine 5 m - Zone um dieses Gebiet wurden nicht erfaßt. Beobachtet wurde dabei die direkte Ufervegetation und trockenliegende Steine im Flußlauf. In keinem Fall wurden die Libellen direkt gestört, das Ablesen der Markierungsnummer erfolgte mit Ferngläsern (7 und 8-fache Vergrößerung). Die Kontrollgänge wurden von den gleichen Personen in gleicher Weise durchgeführt, allerdings am zweiten Tag zu etwas früherer Tageszeit (13.38 bis 15.20 Uhr, statt 16.40 bis 18.00 Uhr).

Nach den Kontrollgängen wurde mittels eines 20 m - Meßbandes das kontrollierte Gebiet vermessen und die grobe Ufervegetations- und Morphologiestruktur sowie potentielle Laichgebiete (*Ranunculus aquatilis* agg., Wasser-Hahnenfuß) kartiert.

3. Ergebnisse

Die Wiederfundraten waren relativ gering. Am 29.7. wurden 17 (davon 1 Weibchen) markierte Libellen und am 30.7. 19 (davon 4 Weibchen) Libellen gefunden. Am 29.7. waren 200 Prachtlibellen markiert (38 am 27., 117 am 28. und 45 am 29.7.), davon 74 Weibchen, am 30.7. 228, davon 84 Weibchen. Berücksichtigt man nicht die Tiere, die sich in einem Umkreis von 5 bis 20 m vom Untersuchungsgebiet entfernt befunden haben, erhält man für den 29.7. 5 Tiere (nur Männchen) und für den 30.7. 8 Tiere (davon 1 Weibchen). Am zweiten Tag wurden 2 Libellen zweimal beobachtet (Nr. 86 und 227). Insgesamt wurden 6 Tiere an beiden Tagen beobachtet (Nr. 8, 66, 86, 87, 90 und 95).

Die meisten Wiederfänge konzentrierten sich in einem Gebiet von maximal 20 m um das Markierungsgebiet, die übrigen Beobachtung waren so gering, daß keine offensichtlichen Tendenzen erkennbar sind und u.a. deshalb auch nicht statistisch getestet wurden (z.B. auf Zufallsverteilung flußauf- und abwärts mit Binomial- oder Mann-Whitney-U-Test).

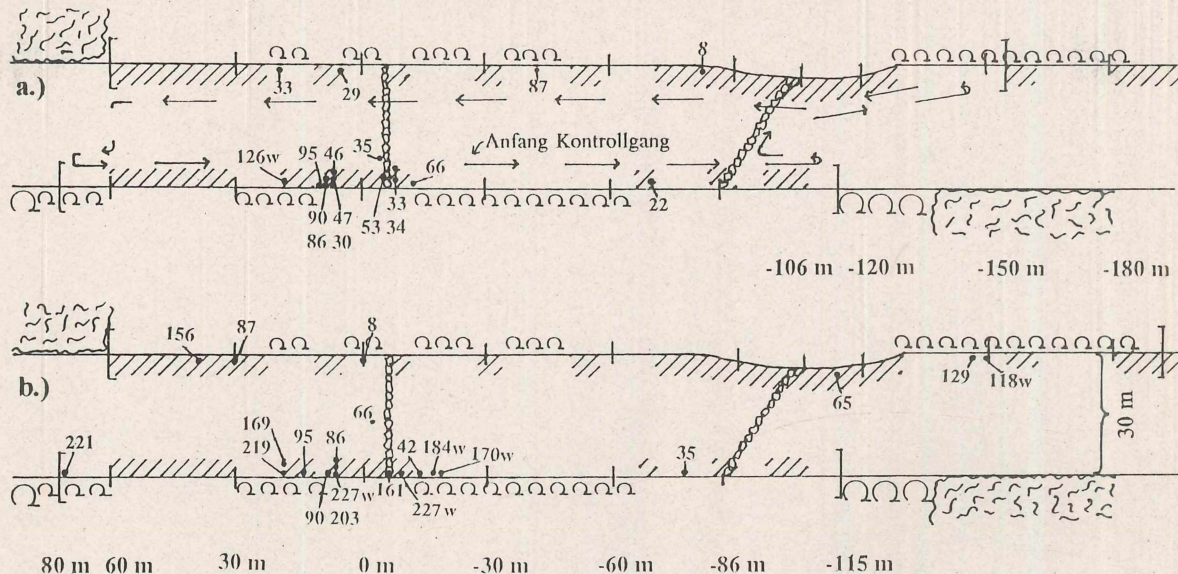
Aufgrund dieser methodischer Schwierigkeiten können hier nur einige interessante Einzelbefunde aufgelistet werden:

- Ein Wiederfund wurde zufällig noch kurz nach der Markierungsperiode 1,5 km oberhalb des Gebietes gemacht! (Weibchen Nr.139 am 5.8.'92)
- Ein Exemplar wechselte innerhalb einer Stunde und von einem Tag auf den anderen das Loireufer, ohne dabei (scheinbar) nennenswert flußauf- oder flußabwärts geflogen zu sein (Nr. 86).
- Berücksichtigt man die an den beiden Beobachtungstagen im Markierungsgebiet registrierten Tiere, beträgt die Wiederfundrate insgesamt 16 % (29.7.) und >6.5 % (30.7.; es existiert keine Angabe über die Gesamtzahl der im Beobachtungsgebiet wiedergefundenen markierten Tiere).
- Um statistisch auswertbare Wiederfundraten zu erhalten, müssten deutlich mehr Libellen markiert werden (wahrscheinlich deutlich über 1000 Exemplare) und eine größere und einheitlichere Kontrollstrecke abgesucht werden.

4. Diskussion

Gemessen am Arbeitsaufwand sind die Ergebnisse unbefriedigend, wenn man sie an den Fragestellungen mißt. Als Vorversuch ergibt die Untersuchung wertvolle methodische Hinweise.

Die ökologisch interessanteste Ausgangsthese ist gewesen: Insbesondere weibliche adulte Südliche Prachtlibellen fliegen signifikant häufiger flußaufwärts als -abwärts und legen flußaufwärts ihre Eier ab, um Abdriftverluste der Larven im strömenden Wasser

Abbildung 6: Wiederfunde von markierten *Calopteryx xanthostoma* a) am 27.7. b) am 30.7.'92

Legende:

- 33 : Rückfangort einer männlichen Prachtlibelle
- 170w : Rückfangort einer weiblichen Prachtlibelle

[: Begrenzung des Kontrollgebietes

⌔ : Gebüsch (z.B. Weiden, Erlen)

/// : Wasserhahnenfuß

~~~~~ : Felsen



auszugleichen. GIBBONS & PAIN (1992) stellten fest, daß Prachtlibellen bevorzugt in stark strömenden Flußabschnitten Eier ablegen. Es ist zu erwarten, daß ein Abdriften der Larven trotz Anpassung an die Strömung erfolgt. Hinweise aus der Literatur liegen uns für diese Art nicht vor, sie wurden aber für andere Libellenarten beschrieben (Tagung im April 1993 in Ulm von der Schutzgemeinschaft Libellen Baden-Württemberg). Einige methodische Schwierigkeiten und Fehlerquellen lassen bei dieser Untersuchung keinerlei Aussage in bezug auf die Ausgangsthese zu:

- Das Kontrollgebiet ist zu klein und uneinheitlich gewesen. Durch die steilabfallenden Felsen könnten die Libellen daran gehindert oder bestärkt werden größere Strecken zu fliegen.
- Die Zahl der markierten Tiere (200 bzw. 228) ist deutlich zu klein, falls nur mit einer Tendenz (z. B. zum Flußaufwärtfliegen) gerechnet wird und weil die Wiederfundrate sehr gering ist. Letzteres hängt u.a. mit der sehr geringen durchschnittlichen Lebenserwartung von Prachtlibellen zusammen (BUCHHOLTZ, 1951: 12 Tage für *Calopteryx splendens*; KLÖTZLI, 1971: 10 bis 12 Tage für *C. virgo*; WAAGE, 1972 4 bis 6 Tage für *C. maculata*).
- Wiederfunde im Umkreis von 20 m hätten in diesem Fall das Ergebnis wesentlich beeinflusst. Es ist schwierig hier eine Grenze zu ziehen.
- Vor allem die Weibchen halten sich oft im Gebüsch auf und sind dort u. a. aufgrund ihrer unauffälligen Färbung sehr schwer auszumachen (HIGASHI & UEDA, 1982, fanden, daß sich *Calopteryx cornelia* - Männchen signifikant bevorzugt in aquatischer Vegetation unter 1 m Höhe aufhalten, während Weibchen keine Präferenzen zu niedriger oder höherer Vegetation zeigten).

Vergleicht man die Wiederfundraten innerhalb des Markierungsgebietes (9 m x 7 m) inclusive 20 m - Umkreis mit denjenigen, die außerhalb dieses Gebiets gemacht wurden (29.7. 16 % zu 2,5 %; 30.7. >6,5 % zu 3,5 %), erkennt man, ungeachtet der sicherlich großen "Dunkelziffer" von nicht gefundenen Tieren, daß die Südliche Prachtlibelle relativ standortstreu ist (vergleiche auch KLÖTZLI, 1971). Ein weiteres Indiz ist die im vorherigen Teil untersuchte hohe Revierstetigkeit. In der Arbeit von KLÖTZLI (1971) kann in der gelieferten Datentabellen für Revierstetigkeit von *C. virgo* nachgeschaut werden, daß in einem (seltenen) Fall eines Revierwechsels eine Distanz von 205 m innerhalb eines Tages zurückgelegt wurde (und in einem Fall interessanterweise am nächsten Tag wieder zurück zum alten Revier). Vermutlich hängt dies damit zusammen, daß ein Männchen, das das Revier wechselt unter Umständen sehr weit fliegen muß, um ein unbesetztes zu finden (s. WAAGE 1972). In KLÖTZLIs Untersuchungsgebiet traten dagegen wesentlich geringere Dichten auf (15 bis 52 Reviermännchen auf einem 370 m langen Flußabschnitt). Die größten nachgewiesenen zurückgelegten Strecken (Weibchen, 1,5 km flußaufwärts nach 9 Tagen, und Männchen, 145 m flußabwärts nach 1 Tagen) übertreffen die in der Literatur gefundenen (Werte für *C. maculata* in WAAGE, 1972, für Männchen 536 und für Weibchen 122 m innerhalb eines Tages). In diesem Zusammenhang stellte WAAGE (1972) wiederum für *C. maculata* fest, daß die Weibchen im Durchschnitt signifikant weiter fliegen als Männchen (*Calopteryx aequabilis* - Weibchen knapp doppelt so weit, HENDERSON & HERMAN, 1984), aber daß die Spannweite der Flüge innerhalb eines Tages bei den Männchen wesentlich größer ist (Männchen sind halt doch unsteter...).

Für zukünftige Untersuchungen mit den in der Einleitung genannten Fragestellungen, sollten mindestens folgende Bedingungen erfüllt sein:

- Anzahl markierter Tiere >1000.
- Kontrollstrecke mindestens 200, besser 500 m flußauf- und abwärts.
- Gleichförmiges ungestörtes Untersuchungsgebiet.

- Genügend große Dichte von Prachtlibellen: Es sollte möglich sein an einem Vormittag 200 bis 400 Tiere zu markieren. Untersuchungsgebiete mit geringen Dichten eignen sich genauso, die Untersuchung zieht sich dann aber über mehrere Wochen hin, um genügend Daten für eine statistische Auswertung zu bekommen.
- Alle potentiellen Reviere sollten besetzt sein. In neu besiedelten Gebiete kann mit anderen Effekten gerechnet werden.

### 5. Literaturverzeichnis

- BUCHHOLTZ, C. (1951): Untersuchungen an der Libellen-Gattung *Calopteryx*-Leach unter besonderer Berücksichtigung von ethologischer Fragen. Z. Tierpsychol. 8, S. 273-293
- GIBBONS, D. W. & PAIN, D. (1992): The influence of river flow rate on the breeding behaviour of *Calopteryx damselflies*. Journal of Animal Ecology 61, S. 283-289
- HENDERSON, J. B. & HERMAN, T. B. (1984): Movement patterns and behaviour of *Calopteryx aequabilis* say (Zygoptera: Calopterygidae) in Nova Scotia, Canada. Adv. Odonatol. 2, S. 45-55
- HIGASHI, & UEDA, T (1982): Territoriality and movement pattern in an population of *Calopteryx cornelia* (Selys)(Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica 11 (2), S. 129-137
- KLÖTZLI, A. M. (1971): Zur Revierstetigkeit von *Calopteryx virgo* (L.)(Odonata). Mitt. Schweiz. Entomolog. Ges., Bd. 34 (3 &4), S. 240-248
- WAAGE, J. K. (1972): Longevity and mobility of adult *Calopteryx maculata* (Beauvois, 1805)(Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica 1 (3), S. 155-162

## VI: Spezielle Verhaltensbeobachtungen

von Maren Nicolaysen und Jan Benda

***"Ich habe mich stets darum bemüht, unvoreingenommen zu bleiben, um auf jede auch noch so geliebte Hypothese verzichten zu können (ich kann der Versuchung nicht widerstehen, zu jedem Thema eine Hypothese aufzustellen), sobald die Tatsachen sie widerlegen. Ich habe auch gar keine andere Wahl, denn mit Ausnahme der Korallenriffe kann ich mich an keine einzige zunächst aufgestellte Hypothese erinnern, die nicht nach einiger Zeit aufgegeben oder wesentlich modifiziert werden mußte."***  
(Charles Darwin)

### 1. Einleitung

In den ersten Tagen des Libellenlagers an der Loire 1992 hatten wir noch keine klare Vorstellung, mit welcher Libellenart wir uns beschäftigen sollten. So sammelten wir Eindrücke von der Gegend - den Schotterflächen der Loire, der Schönheit ihres Laufs, dem Insektenreichtum im Tal... Schließlich fanden wir eine schöne Stelle, die der Südlichen Prachtlibelle *Calopteryx xanthostoma* gute Möglichkeiten zur Eiablage bot, und die sich gleichzeitig gut abgrenzen und überschauen ließ.

Wir setzten uns dort nieder und zeichneten systematisch alle paar Minuten das Geschehen unter den Libellen im Gebiet auf. Aber mit mehr nur einer Ahnung dessen, was dort tatsächlich auf dem Wasser passierte und der Ungenüge, dies in Zahlen auf dem Papier festzuhalten, gewann zunächst die einfache, neugierige und teilnehmende Beobachtung die Oberhand. Mal waren wir gefesselt vom Geschehen, mal saßen wir ge-

dankenverloren am Ufer der Loire - treibend auf ihren glitzernden Wellen, während sich nichts weiter ereignete. Nur ein Reviermännchen auf "seinem" Stein spreizte ab und an die Flügel oder umflog in kleinem Kreise sein Revier. Das konnte lange so gehen. Diese Situation erinnert an ein Zitat von Herrn Wesenberg-Lund, der 1943 ein faszinierendes Buch über Süßwasserinsekten schrieb:

*"Man lernt bald, daß man sich biologische Beobachtungen nicht erläßt, ebenso, daß das nötige Instrumentarium sehr spärlich ist. Ein Paar Gläser, eine gute Lupe und ein Kescher sind alles, was man braucht; je älter ich wurde, umso weniger benutzte ich den Kescher. Die meisten meiner Beobachtungen kamen bei wachem Ausruhen mit angespannten Sinnen, aber völliger Entspannung des Körpers zustande. Es kommt darauf an, nicht zu jagen, nicht zu töten, nicht mit einem Schmetterlingsnetz rumzurennen, nicht den Frieden der Natur zu stören."*

So saßen wir an der Loire und ließen uns von der Fülle an Reaktionsmöglichkeiten im Verhalten der Prachtlibellen, den Abstufungen, Feinheiten und Nuancen gefangen nehmen. Dies war der Beginn eines Erkenntnisprozesses. Es kommt darauf an, das anfängliche Wirrwarr von Eindrücken neu zu ordnen, immer wiederkehrende Verhaltensweisen zu erkennen und in Zusammenhängen vielleicht zu verstehen. Das war schwierig und nicht immer möglich. Eine intensive Literatursuche im Nachhinein hat hier verschiedentlich neue Anregungen gegeben.

## 2. Allgemeines

Witterungsabhängig finden sich die Prachtlibellen-Männchen im Laufe des Vormittags an für die Eiablage geeigneten Plätzen ein, wo sie teilweise Reviere an Flutendem Hahnenfuß besetzen. Männchen ohne Revier (Nicht-Reviermännchen) sitzen in den Rohrglanzgras-Inseln in der Nähe der Territorien, während die Reviermännchen Sitzwarten in ihren Revieren aufsuchen.

## Die Reviermännchen

Als Reviere beanspruchen die Männchen Gebiete, die zur Eiablage geeignete flutende Pflanzen sowie eine Sitzwarte enthalten. Sie verbringen den Großteil der Zeit auf dem Ansitz, wo sie auf Weibchen warten und immer wieder ihre Flügel spreizen. Letzteres wurde von uns als Signal an die Artgenossen (Männchen und/oder Weibchen) gedeutet (siehe Artikel: "Was sehen Prachtlibellen" Absatz 10) der als Mittel, sich bereitzuhalten.

Immer wieder flog das Reviermännchen sein Territorium ab. Dabei konnten wir zwei verschiedene Flugtypen unterscheiden:

- 1) Langsamer, synchroner Flügelschlag, der dem Drohflug bei den Revierkämpfen ähnelt ("Abstecken des Reviers")
- 2) Dem Balzflug (s.u.) ähnlicher Schwirrflug (eventuell zum Auffinden von Weibchen) Über seinem Revier beansprucht das Männchen einen größeren Luftraum (maximal 2m Durchmesser und etwa so hoch wie die umgebende Vegetation), in dem es keine männlichen Artgenossen duldet. D.h., Reviermännchen halten eine größere Distanz zu gleichgeschlechtlichen Artgenossen als Nichtreviermännchen, was wir als hohe Individualdistanz bezeichnen. Dies ist neben der Balz ein wesentlicher Verhaltensunterschied gegenüber nicht territorialen Männchen. Eindringlinge ins Revier werden mit Flügelspreizen gewarnt. Meist jedoch ist ein deutlicheres Abwehrverhalten notwendig: Das Männchen fliegt auf und zeigt dem Rivalen frontal seine vier schwarz glänzenden Flügelbinden. Der Eindruck eines solchen dunklen Kreuzes signalisiert auch für das menschliche Empfinden ein deutliches "Stop! Bis hierher und nicht weiter". Beim anschließenden Flugschauspiel präsentieren sich die Männchen gegenseitig möglichst eindrucksvoll die prächtig gefärbten Flügel. Dieser Schaukampf geht über in gegenseitiges Jagen in kleinen Kreisen über das Revier, jedoch kommt es nie zu "Handgreiflichkeiten". Je nach Ermüdungsgrad reagieren die Männchen unterschiedlich



vehement. Bei sehr aggressiven Begegnungen wird die Jagd bis weit (>5m) über die Grenzen des Revieres ausgedehnt.

### **Die Nicht-Reviermännchen**

Nicht-Reviermännchen sitzen "traut vereint" in den Rohrglanzgrasbeständen in nahem Umkreis der Reviere. Sie haben also eine sehr geringe Individualdistanz. Von dort mischen sie sich in stattfindende Revierstreitigkeiten ein oder versuchen selbst das Reviermännchen zu vertreiben. Bei Anwesenheit von Weibchen ist ihre Aggressivität besonders hoch. Sie können dann als "Raubritter" Weibchen aus dem Paarungsgeschehen oder beim Eierlegen "entführen" und diese ohne vorangegangene Balz begatten. Generell zeigen nicht territoriale Männchen kein Balzverhalten. Sie fordern ihre Partnerin nach der Paarung auch nicht gezielt zur Eiablage auf, da sie kein Revier besitzen.

### **Die Weibchen**

Die Weibchen finden sich immer erst ein bis zwei Stunden nach den ersten Männchen im Gebiet ein. Einige fliegen direkt auf die flutende Vegetation, um dort Eier abzu legen. Andere setzen sich zunächst in das Rohrglanzgras, um dann von dort in ein Revier - meist das am nächsten gelegene - einzufiegen. Sie beginnen hier entweder gleich mit der Eiablage oder verhalten sich abwartend.

Inwieweit die Weibchen den Eiablageplatz oder das Reviermännchen auswählen, werden wir weiter unten anhand konkreter Beobachtungen noch diskutieren.

Gelegentlich wurde beobachtet, daß ein durch das Beobachtungsgebiet fliegendes aber nicht bleibendes Weibchen über Strecken von 10 bis 15 Metern von einem Reviermännchen stromaufwärts über die Grenzen des Beobachtungsgebietes hinaus verfolgt wurde. Dabei schien uns das verfolgende Männchen nicht näher als 50 cm an die Dame seines Herzens heranzukommen, drehte dann ab und flog in sein Revier zurück. Erstaunlicherweise folgte daraufhin in drei Fällen das zuvor verfolgte Weibchen eigenständig nach - der Rundumblick der Komplexaugen scheint in der Verfolgung ein Werberverhalten ausgemacht zu haben, das dem menschlichen Auge entgeht.

### **Die Balz**

Obwohl Prachtlibellen für ihr ausgeprägtes Balzverhalten bekannt sind, läßt sich kein festgelegter Ablauf beschreiben. Vielmehr werden einige Grundelemente in unterschiedlicher Reihenfolge und Ausprägung gezeigt. Ein vollständiger Balzablauf, wie im Folgenden beschrieben, ist eher die Ausnahme und nur bei geringer Individuendichte zu beobachten.

Ein durch ein Revier fliegendes Weibchen wird sogleich von dem Reviermännchen verfolgt. Das Männchen kehrt jedoch nach wenigen Metern wieder zurück in sein Revier und das Weibchen folgt ihm nach kurzer Zeit. Dort wird es von dem Männchen im Schwirflug angefliegen. Dieses landet dann auf der Wasseroberfläche, biegt seinen Hinterleib nach oben, so daß die helle Unterseite der letzten Hinterleibssegmente sichtbar wird ("Laterne zeigen") und läßt sich auf der Wasseroberfläche ca. 20 - 30cm abtreiben. Es fliegt im Schwirflug vor und wiederholt dies noch ein- bis zweimal, so daß der Betrachter den Eindruck gewinnt, hier würde der Eiablageplatz gezeigt. Daraufhin pendelt das Männchen vor dem Weibchen im Schwirflug hin und her um dann schließlich auf der Umworbenen zu landen und sich anzukoppeln. Dabei konnten wir nie erkennen, daß das Weibchen seine Paarungsbereitschaft irgendwie signalisiert hätte.

### **Die Paarung**

Das Männchen schleppt seine Partnerin im Flug in die Ufervegetation. Dort füllt es zuerst seine Samentaschen auf, um dann mit dem Weibchen das Paarungsrad zu bilden.

Auch ohne Balz ergriffene Weibchen - insbesondere von "Raubrittern" - haben sich hierbei nie verweigert. Dies wäre ohne weiteres denkbar, denn das Paarungsrade kommt letztendlich nur durch aktives Hochbiegen des Hinterleibs von Seiten des Weibchens zustande.

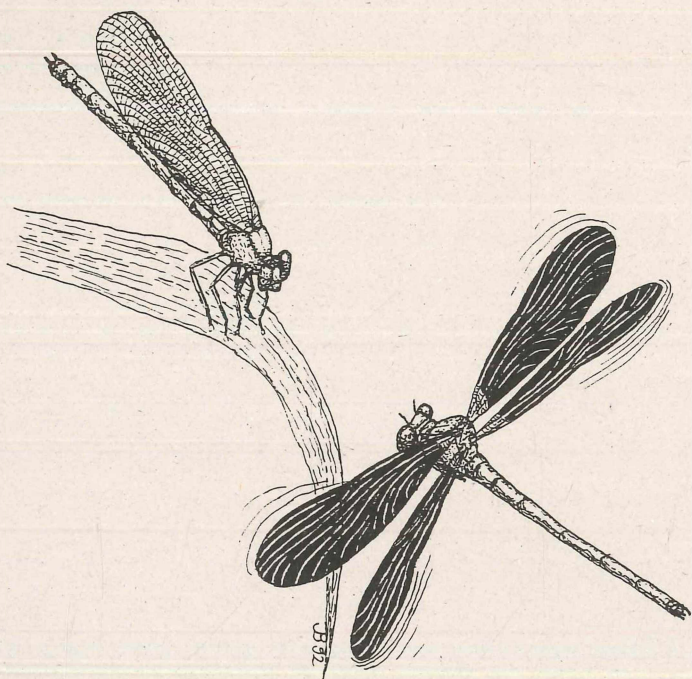


Abbildung 7: Bei der Balz pendelt das Männchen im Schwirrfly vor dem Weibchen hin und her.

Das Männchen fliegt, wenn es sich um ein Reviermännchen handelt, sofort nach dem Öffnen des Paarungsrades zurück in sein Territorium, während das Weibchen noch 1 bis 2 Minuten mit stark nach unten gekrümmten Hinterleib in der Ufervegetation sitzen bleibt. I.d.R. folgte das Weibchen dann dem Männchen in sein Revier, wo letzteres erneut den Hinterleib hochbiegt (Laternezeigen) und meistens auch das oben beschriebene Abtreibeverhalten (siehe Balz) zeigt, was das Weibchen zur Eiablage auffordert.

## **Die Eiablage**

Die Weibchen stechen die Eier mit dem Hinterleib im Wasser in die Stengel des Flutenden Hahnenfußes. Dabei bleiben sie bevorzugt über Wasser. Sie können aber auch - oft in Sekundenschnelle - unter Wasser tauchen. Dabei klettern sie manchmal lange Zeit (Rekordzeit: 100min) über weite Strecken im Pflanzengewirr herum - immer mit dem Kopf gegen die Strömung. Oft ragen die Flügelspitzen noch aus dem Wasser heraus. Auf Störungen reagieren sie mit Standortwechseln über Wasser oder sie verlassen das Revier.

Das Reviermännchen bewacht seine Partnerin aufmerksam bei der Eiablage und vertreibt eindringende Männchen. Diese Weibchen können in der Regel ungestörter Eier ablegen als solche ohne Schutz. Daher suchen die Weibchen bevorzugt die Gesellschaft anderer eierlegender Prachtlibellen. Auf diese Weise können sich ganze Weibchengruppen bis zu sechs Tieren bilden.

## **3. Spezielles und Diskussion**

### **Das Reviermännchenproblem oder "die Sache mit der Balz"**

#### **Beobachtung:**

Ein bereits mehrfach beim Eierlegen gestörtes Weibchen wird von einem "Raubritter" ergriffen und in die nahe Ufervegetation geflogen. Das Weibchen ermöglicht trotz fehlender Balz durch Aufbiegen seines Hinterleibs die Bildung des Paarungsrades. Anschließend fliegt das revierlose Männchen davon, ohne dem Weibchen einen Eiablageplatz zu zeigen - es hat ja auch kein Revier. Das Weibchen sucht nach kurzer Zeit selbständig eines der Reviere auf. Es taucht dort innerhalb weniger Sekunden - bevor das dortige Reviermännchen überhaupt eine Chance zur Reaktion hat - unter Wasser und legt am Flutenden Hahnenfuß seine Eier ab.

Solche und ähnliche Situationen haben wir sehr häufig beobachtet. Der einzige Unterschied war die Art der anschließenden Eiablage: Neben der Eiablage unter Wasser konnten sich die Weibchen ebenso gut zu einem von einem Reviermännchen bewachten eierlegenden Weibchen gesellen, um so ungestört zu sein.

Mindestens genauso häufig sind solche Weibchen nicht zur Eiablage gekommen, da sie gleich wieder von dem Reviermännchen angebalzt oder von einem anderen "Raubritter" entführt wurden.

Besonders bei hoher Individuendichte konnten Nicht-Reviermännchen auf diese Weise erfolgreich Weibchen begatten. Die Häufigkeit des "Weibchenklauens" nahm mit einem ungünstigeren Männchen-Weibchen-Verhältnis zu.

#### **Überlegung:**

Der Paarungserfolg eines Calopteryx-Männchens ist mit erfolgreicher Begattung eines Weibchens noch nicht gesichert, sondern erst, wenn das Weibchen die mit seinem (!) Sperma befruchteten Eier erfolgreich abgelegt hat. Der vom Weibchen zunächst in einer Tasche aufbewahrte Samen könnte von späteren Partnern des Weibchens durch deren eigenen Samen ersetzt werden.

Da "Raubritter" revierlos sind, also keinen Eiablageplatz anbieten können, sollten sie sich dieser Überlegung zufolge nicht fortpflanzen können. Damit hätte der Energieaufwand, den Reviermännchen in Balz und Revierverteidigung stecken, durchaus seine Berechtigung.

Die obige Beobachtung beweist aber, daß sich auch Nicht-Reviermännchen in die nächste Generation einbringen können, wenn ihre Partnerinnen sich geschickt in ein



Revier "einschmuggeln" oder direkt unter Wasser gehen. Diese Strategie erfordert von den "Raubrittern" einen viel geringeren Zeit- und Energieaufwand im Vergleich zu den Reviermännchen. Sie können daher schneller erneut zur Paarung kommen. Andererseits kann der "Weibchenklaus" halsbrecherisch gefährlich sein. Manchmal gerieten ein Tandem oder einzelne Tiere auf die Wasseroberfläche und trieben ein Stück flußabwärts, bis sie sich aufrappeln konnten; einmal ertrank ein Männchen dabei wahrscheinlich.

### Diskussion:

Ist Balz also unnötig? Der Blick ins Lehrbuch [2] verrät, daß die Aufgaben der Balz folgende sind:

- Aufmerksamkeit des Partners erregen
- Synchronisation der sexuellen Aktivität
- Verdrängung der Rivalen
- Artisolierung

Seitens des Weibchens kann die Balz die Auswahl des besten Männchens ermöglichen. Dies ist vor allem bei solchen Tieren von Bedeutung, die sich nur ein einziges oder wenige Male verpaaren. Calopteryx-Weibchen gehen jedoch sehr viele Paarungen ein. Für sie wäre ohne Balz die Qualität der Männchen nach dem Zufallsprinzip verteilt. Durch Auswahl von Männchen nach bestimmten Kriterien können die Weibchen die Wahrscheinlichkeit auf einen besonders tauglichen Partner natürlich erhöhen. Hier könnte die Balz oder die Revierqualität eine Rolle spielen.

Welche Vorteile bringt die Wahl eines Reviermännchens gegenüber einem Nicht-Reviermännchen dem Weibchen?

- Dem Weibchen wird eine Eiablagemöglichkeit gezeigt, wo es mit einiger Wahrscheinlichkeit in Ruhe - da es bewacht wird - Eier legen kann. Nach Waage [7] legen bewachte Weibchen der in Kanada heimischen verwandten Art *Calopteryx maculata* im Schnitt 12 - 15 Minuten unbehelligt ihre Eier ab, während unbewachte Weibchen (über Wasser) nur 1 - 2 Minuten Ruhe haben.
- Es kann - auch in Anbetracht höherer genetischer Vielfalt durch häufige Paarungen - nicht im Interesse der Weibchen sein, vor lauter Paarungen nicht zur Eiablage zu gelangen. Insofern ist es auch verwunderlich, daß wiederholt herausgegriffene Weibchen sich nie verweigerten. Ist eine neue Paarung vielleicht weniger zeit- und kraftaufwendig, als sich zu wehren?

Da die Weibchen auch selbständig Eiablageplätze aufsuchen und hierbei die Gesellschaft anderer eilegender Weibchen suchen von deren Männchen sie mitbewacht werden oder als Alternative zur Bewachung unter Wasser Eier legen, sind sie nicht auf den Schutz durch das eigene Männchen angewiesen. Insofern kommen die Weibchen der "Raubritter" und letztere selbst auch ohne Balz zur erfolgreichen Fortpflanzung - auch wenn eine gesicherte bewachte Eiablage vorteilhaft ist.

Welche Vorteile bringen Balz und Revierbesetzung dem Männchen?

- Sie erhöht die Chance auf ein Weibchen. Dies trifft v.a. bei einer Individuendichte zu, bei der etwa gleichviele paarungswillige Männchen wie Reviere vorhanden sind. In diesem Fall kann das Reviermännchen Rivalen von der "Bühne" verdrängen. Bei sehr hoher Männchendichte hingegen werden Weibchen nicht selten ohne Balz von seitlich einfliegenden "Raubrittern" dem Reviermännchen "vor der Nase" weggegriffen.
- Ein Reviermännchen kann die Eiablage durch Verteidigen des Weibchens gewährleisten (es ist auch ein Teil der Balz, den Eiablageplatz zu demonstrieren). Es kann auch das Weibchen zum längeren Bleiben und damit zur Eiablage oder erneuten Paarung bewegen. Die abschließende Eiablage ist v.a. für das Männchen wichtig, denn sein Fortpflanzungserfolg ist erst damit gesichert.

## Revier- oder Nicht-Reviermännchen, das ist hier die Frage!

### Überlegung:

Dem letzten Abschnitt zufolge können "Raubritter" (Nichtreviermännchen) sich ebenfalls fortpflanzen. Wenn "Raubritter" erfolgreich sein können, Männchen also, die ihre Qualitäten und Fähigkeiten nicht durch Revierbesetzung und Balz unter Beweis stellen mußten, tritt die Frage auf, ob dieses Verhalten eventuell genetisch verankert sein könnte und welche Auswirkung dies dann auf die Folgegeneration hätte. Zu welchem Anteil wären "Raubritter" dann in der nächsten Generation vertreten? Kann die Balz langfristig sogar verlorengehen? Wäre dann die Artisolierung nicht mehr gewährleistet? Daraus möglicherweise resultierende unfruchtbare Nachkommen wirken allerdings als Gegenspieler zum Verlust der Balz im Verhaltensrepertoire der Libellen. Wirkt sich die fehlende Bewährung durch die Balz negativ auf den Genpool aus?

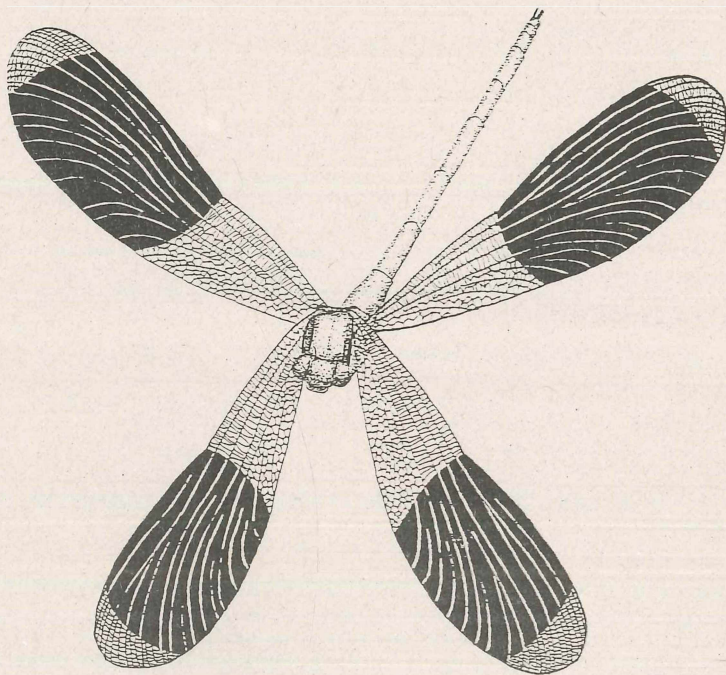


Abbildung 8: Der Drohflug des Männchens

Folgende Beobachtung vom 13.8.92 (nach 17 Uhr) spricht jedoch gegen ein genetisch festgelegtes Raubritterverhalten: Dem Reviermännchen aus Revier I gelingt es, das schlecht bewachte Weibchen aus dem Nachbarrevier zu "klauen".

Über einen umgekehrten Fall bei der kanadischen Schwesterart *Calopteryx maculata* berichtet auch Waage [5]: Er fügte zu den vorhandenen Eiablageplätzen neue hinzu, indem er Stöcke im Wasser plazierte und flutendes Laichkraut (*Potamogeton*) daran befestigte. Vorher nicht-territoriale Männchen besetzten diese Reviere daraufhin innerhalb weniger Minuten und wurden Reviermännchen. In diesem Fall ist das Auftreten von "Raubrittern" also rein von dem Männchen-Revier-Verhältnis abhängig.

Unsere eigenen Beobachtungen vom 7.8.'92 (späterer Nachmittag, relativ geringe Individuendichte) scheinen wiederum das Gegenteil zu beweisen: Während das große Eiablagegebiet I noch umkämpft ist, ist das nahe gelegene Gebiet II mit dem Stock als sehr attraktiver Ansitz unbesetzt. Hingegen sind zwei weniger gute Reviere am Rande des Beobachtungsgebietes von Reviermännchen bewacht. Darunter eines, das am selben Tag bereits zweimal von Weibchen nach erfolgter Balz zur Eiablage abgelehnt wurde. Auch nicht-territoriale Männchen sind im Gebiet, jedoch vorwiegend um den großen Eiablageplatz I herum.

### Diskussion:

Es besteht für fast alle Männchen die Möglichkeit, ein besseres Revier zu besetzen. Warum tun sie das nicht? Ist das "Raubritter"/Revier-Verhalten doch genetisch festgelegt? Aber es gibt eine Reihe weiterer Erklärungsmöglichkeiten, die besser mit den vorher genannten Beobachtungen in Einklang stehen:

- Die Männchen können die Situation nicht überblicken, sie merken nicht wenn ein Revier frei wird (siehe Artikel "Was sehen Prachtlibellen" Absatz 6.2.).
- Das Verhalten hängt von der Tageszeit ab. Es könnte daher sein, daß vor allem morgens, wenn die Libellen von ihren Schlafplätzen aus flußauf- bzw. abwärts wandern, Reviere gewechselt, beibehalten oder neu besetzt werden.
- Das Verhalten ist vom Alter der Tiere abhängig. Pajunen [4] schreibt, das Verhaltensmuster der Männchen sei über mehrere Tage konstant. Typische Nicht-Reviermännchen hätten in einem bestimmten Zeitraum selten Reviere besetzt und umgekehrt. Auch Maria Klötzli [3] vermutet, daß Revierstetigkeit während bestimmter Lebensabschnitte der Libellen ausgeprägter bzw. weniger ausgeprägt ist: "Revierstetigkeit ist bei Männchen mittleren Lebensalters besonders hoch, während junge und alte Männchen sich mit weniger guten Revieren begnügen. Eine solche Aufteilung des Raumes wäre im Hinblick auf die Fortpflanzungsrate der Population vorteilhaft, denn in den mittleren Lebensabschnitt fällt sicher die Zeit mit der höchsten Fortpflanzungsaktivität."

Ob ein Prachtlibellenmännchen sich als Reviermännchen oder "Raubritter" verhält, kann neben dem Revier-Männchen-Verhältnis, dem tageszeitlich bedingten Verhalten und dem Alter der Tiere noch von einigen anderen Faktoren abhängen:

Bei sehr geringer Dichte (ca. 2 Tiere pro Gebiet) konnten wir nur Reviermännchen im Gebiet beobachten. Mit steigender Anzahl von Tieren gesellen sich immer mehr Nicht-Reviermännchen dazu. Es bleiben dabei durchaus Reviere unbesetzt. Reviermännchen und "Raubritter" lassen sich klar voneinander trennen. Bei noch höheren Dichten kommt es verstärkt zu Luftkämpfen - die Reviermännchen sind fast nur noch mit der Revierverteidigung beschäftigt. Dadurch bleibt ihnen immer weniger Zeit und Kraft für die Balz, die entsprechend stark verkürzt wird. Sie unterbrechen diese auch, um Eindringlinge zu verjagen. Ihre Individualdistanz wird zwangsläufig immer geringer, da sie sonst mit der Revierverteidigung überhaupt nicht mehr hinterher kommen. Sie zeigen also bei sehr hohen Dichten ein den "Raubrittern" zunehmend ähnelndes Verhalten. In dieser Situation wechselt das Reviermännchen in einem Revier immer häufiger. Deshalb kann bei sehr hohen Dichten kaum noch von **dem** Reviermännchen geredet werden.



Zu sehr hohen Dichten kann es aber nur kommen, wenn die Struktur des Gebietes auch genügend Sitzplätze um das Revier herum bietet. Erst dadurch wird eine größere Ansammlung von Prachtlibellen überhaupt möglich.

Der Drang zum Weibchenklauf hängt aber nicht nur von der Individuendichte allein ab, sondern das Männchen-Weibchen-Verhältnis spielt dabei auch eine wichtige Rolle. Sind viel zu wenige Weibchen vorhanden, so daß es für ein Männchen ziemlich unwahrscheinlich ist, ein Weibchen auf "halbwegs anständige Weise" zu erringen, sind die Männchen allgemein aggressiver und nutzen jede Situation, um ein Weibchen zu erhaschen. So konnten wir einmal beobachten, wie ein vorbeifliegendes Weibchen von einem über ihm fliegenden Männchen auf die Wasseroberfläche gedrückt und dann ergriffen wurde.

Für das Einzeltier wird auch dessen Ermüdungsgrad ein weiterer Faktor sein. Hat ein Reviermännchen sich bei der Revierverteidigung zu sehr verausgabt, wird es wohl bald von einem anderen Männchen verdrängt werden; es selber wird dann gezwungenermaßen in die Rolle eines "Raubritters" schlüpfen, wenn es das Gebiet nicht gleich ganz verläßt.

Wenn sich die Männchen um Reviere streiten, taucht die Frage auf, ob die Weibchen ebensolche Kriterien haben.

### Die Sache mit den wählerischen Weibchen

Auch wenn Mann dies Frauen im allgemeinen nachsagt; stimmt es bei den Prachtlibellen? Welche Auswahlkriterien wären für ein Prachtlibellenweibchen vorstellbar?

- Größe und Qualität des Eiablageplatzes, die im Vorbeifliegen beurteilt werden könnten.
- Fließgeschwindigkeit des Flusses, die durch die Balz erkennbar gemacht wird, denn das Abtreiben des Männchens über dem Eiablageplatz stellt ja einen Teil der Balz dar.

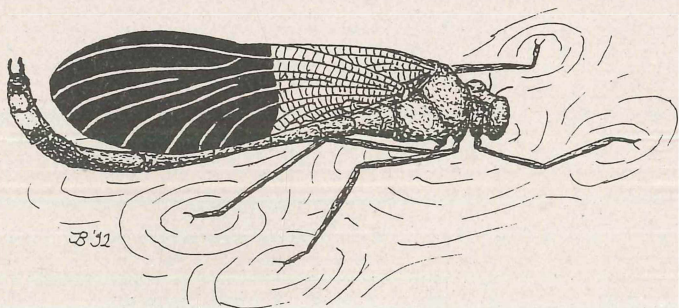


Abbildung 9: Abtreiben und Laterne-zeigen des Männchens bei der Balz

- Außerdem könnte das Männchen selbst nach Merkmalen (Auslösern) beurteilt werden, die bei der Balz sichtbar werden (z.B. Farbintensität der Flügelbinden, Laterne, Stärke, Größe, Geschwindigkeit des Flügelschlags o.ä.).

Die Möglichkeiten der Weibchen sind allerdings schwierig zu beurteilen, da wir nicht mit ihren Augen sehen, jedoch ist folgende Beobachtung aufschlußreich:

Am 7.8.92 fliegt ein Männchen, das ein sehr kleines Revier besetzt hat einem vorbeifliegenden Weibchen nach. Dieses dreht ab und folgt dem Männchen tatsächlich ins Revier. Nach normaler Balz erfolgt die Paarung. Im Anschluß fliegt erst das Männchen, dann das Weibchen in das kleine Revier mit nur einem einzelnen kleinen Zweig flutender Vegetation. Das Männchen zeigt durch Abtreiben den Eiablageplatz und motiviert so das Weibchen zu einem Eiablageversuch. Das Weibchen befindet den einzelnen Zweig allerdings als nicht ausreichend und scheint das Gebiet verlassen zu wollen. Erneut zeigt das Männchen den Platz durch "Abtreiben lassen" über das Zweiglein hinweg, was das Weibchen zu einem erneuten Versuch bewegt. Dann fliegt es aber entschieden auf und verläßt das Beobachtungsgebiet insgesamt. Haargenau diese Beobachtung wiederholt sich kurze Zeit später mit einem neuen Weibchen.

#### Diskussion:

Der oben angeführte Balzteil des "sich-abtreiben-lassens" fungiert demzufolge nicht als Auswahlkriterium, denn die Ablehnung des Platzes erfolgt erst, als das Weibchen schon mit der Eiablage beginnen will. Das Männchen hat hier also ganz umsonst Paarungsmühen gehabt, denn sein Sperma wird mit hoher Wahrscheinlichkeit von dem nächsten Männchen aus der Samentasche des fortgeflogenen Weibchens entfernt. Es wurde nie beobachtet, daß ein Weibchen ein Reviermännchen oder sein Revier vor der Eiablage abgelehnt hätte. Diese Beobachtungen legen den Schluß nahe, daß die Qualität des Eiablageplatzes für die Weibchen gleichgültig ist, solange überhaupt Eier abgelegt werden können.

#### Die Sache mit dem Altruismus - oder: Das Problem mit den vielen Weibchen und der Wiedererkennung des eigenen.

##### Beobachtung:

Am 5.8.92 bewacht ein Männchen zunächst nur sein eigenes Weibchen und kurz darauf noch 3 zusätzliche, die sich dazugesellt haben. 2 Weibchen wechseln mehrmals den Platz. Nach wenigen Minuten beginnt das Männchen wieder zu balzen und umwirbt nacheinander alle 4 Weibchen seines Gebietes kurz im Schwirrflug - auch das bereits von ihm verpaarte! Die Balz vertreibt die Weibchen in ein Nachbarrevier, jedoch kehren sie gleich darauf an den verlassenen Eiablageplatz zurück. Wiederum balzt das Männchen im Schwirrflug, ergreift dann ein Weibchen und verpaart sich mit ihm in der nahen Ufervegetation. Die anderen Weibchen verlassen das Gebiet in der Zwischenzeit nicht. Nach Rückkehr erst des Männchens und dann seiner Partnerin wird die Gruppe als Gesamtheit vom Reviermännchen bewacht, jedoch verlassen 3 Weibchen nach kurzer Zeit das Gebiet.

##### Überlegung:

Anscheinend ist das Männchen nicht in der Lage, sein eigenes Weibchen von anderen in seinem Revier zu unterscheiden. Bewacht es auch fremde Libellen bei der Eiablage mit, macht es sich ungewollt um die Nachkommen seiner Rivalen verdient - dieses scheinbar selbstlose Verhalten wird als "Altruismus" bezeichnet.

Wie weit geht ein derart unvorteilhaftes Verhalten (für das Männchen) eigentlich? Wann gewinnt der Trieb zu balzen die Oberhand über die Bewachung des Weibchens?



nach einer Paarung? Hat die Anzahl der Weibchen einen Einfluß darauf? Hat das Männchen vielleicht auch Vorteile von dieser Situation (z.B. sehr zügige Paarungen)?

Wenn ein Männchen, das eine Weibchengruppe bewacht, nach sehr kurzer Zeit neu balzt und sich verpaart, wiegt der Vorteil, eigene Nachkommen zu haben vielleicht den Nachteil die Nachkommen der Konkurrenz durch Bewachung zu fördern wieder auf?

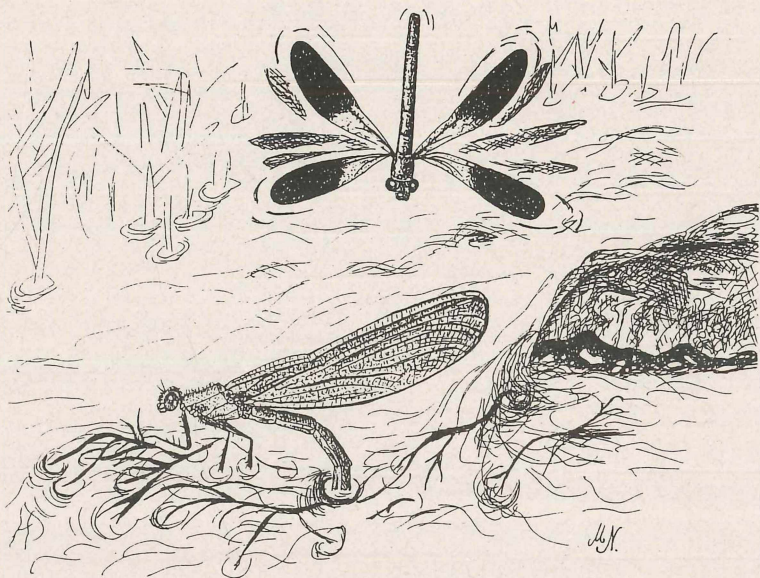


Abbildung 10: Ein Männchen balzt eine eierlegendes Weibchen an

#### Diskussion:

Auch Waage [7] beobachtete bei der kanadischen Prachtlibellenart *Calopteryx maculata* eine signifikant höhere Ankunftsrate neuer Tiere bei eierlegenden Weibchengruppen. Diese wurden mangels Individualerkennung sogar bewacht, wenn das eigene Weibchen nicht ins Revier zurückkehrte oder es verließ. Waage fand, daß die Intervalle zwischen den Paarungen der Reviermännchen bei *Calopteryx maculata* auffallend konstant sind, also unabhängig von der Möglichkeit, sich zu verpaaren, der Anzahl der eiblegenden Weibchen oder der vorausgegangenen Aggression.

Im Gegensatz zu den Beobachtungen von Waage interpretiert Alcock [1] das Bewachen von Weibchen ohne direkten Kontakt (im Gegensatz zur Bewachung im Tandem bei den meisten anderen Kleinlibellen) als Anpassung an eine möglichst baldige Neupaarung noch während das eigene Weibchen Eier ablegt. Die Energie und physiologischen Kosten einer neuen Kopulation seien gemessen an den Chancen, mehr Nachkommen zu haben, relativ gering.

Unsere eigenen Beobachtungen sind leider zu wenige, um Aussagen zu treffen, aber die oben beschriebene Situation entspricht weitestgehend den Untersuchungen von Waage.



Die Zeit bis zur erneuten Balz nach einer Paarung kann zwei Gründe haben. Entweder ist die "Pause" physiologisch bedingt, oder es handelt sich um ein genetisch festgelegtes Verhalten im Paarungsablauf der Prachtlibellen. Der Auffassung von Alcock widerspricht die eigene Beobachtung, daß Prachtlibellen nicht zur Individualerkennung befähigt sind. Auch spricht das schlechte Auflösungsvermögen der Facettenaugen der Prachtlibellen gegen eine Individualerkennung (siehe Artikel "Was sehen Prachtlibellen?"). Schnelle Neupaarungen haben letztendlich nur einen Sinn, wenn nicht das eigene, bereits verpaarte Weibchen durch Neupaarung von der Eiablage abgehalten wird.

### **Die "alleinerziehenden" Weibchen - oder: Die Sache mit der Eiablage unter Wasser**

#### **Beobachtungen:**

Ein Weibchen verbringt 100 Minuten unter Wasser in dem Gewirr des Hahnenfußteppichs.

Die durchschnittliche Zeit der Unterwassereiablage (ca. 30 Minuten) liegt deutlich höher als die Zeit der bewachten Eiablage über Wasser (ca. 10 Minuten).

Einem Weibchen, das bereits dreimal kurz hintereinander im Eiablagegebiet I von Männchen ergriffen und verpaart worden war und nur sekundenweise Eier legen konnte, war es gelungen, vor einem vierten Nicht-Revierrännchen zu fliehen. Dieses Männchen verfolgte das Weibchen, das erst etwa sechs Meter flußaufwärts flog und dann wieder zum Eiablageplatz zurückkehrte. Dort landete es und ging sofort unter Wasser, noch bevor das verfolgende Männchen es erreichte. Das Weibchen legte dann länger als 30 Minuten unter Wasser Eier ab.

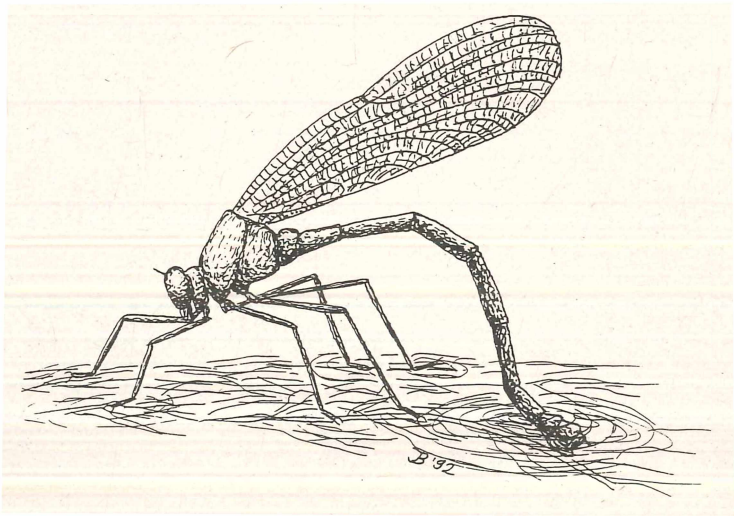


Abbildung11: Weibchen bei der Eiablage über Wasser

### Fragen:

Sind unter Wasser vielleicht bessere Eiablagemöglichkeiten vorhanden, oder tauchen die Weibchen wegen der Störungen durch Männchen ab? Sind die Pflanzenstengel an der Oberfläche eventuell besetzt und die Weibchen daher gezwungen, unter Wasser zu gehen? Brauchen die Weibchen länger, weil es unter Wasser schwieriger und energieaufwendiger ist, Eier abzulegen, oder werden mehr Eier in die Wasserpflanzenstengel gestochen? Bewegen sich Libellen wegen einer schlechteren Sauerstoffversorgung unter Wasser langsamer?

### Diskussion:

Die aufgeworfenen Fragen lassen sich schwierig beantworten. Wäre es tatsächlich so, daß die Weibchen aus Platzmangel unter Wasser gingen, müßten sie dies mit fortschreitender Beobachtungsdauer (über mehrere Wochen) vermehrt tun, denn die Pflanzenstengel an der Wasseroberfläche würden mit der Zeit immer voller. Dies war unserem Eindruck nach jedoch nicht der Fall. Hingegen konnten wir mehrmals beobachten, daß nach Störungen durch paarungswillige Männchen die Weibchen unter Wasser gingen. Andere Weibchen gingen aber trotz extremer Störungen nicht unter Wasser.

Waage [6] untersuchte im Labor die Anzahl der abgelegten Eier von *Calopteryx maculata* und fand, daß im Schnitt 7 - 10 Eier pro Minute eingestochen werden. Dies gilt für die in Kanada häufigen Wasserpflanzen. Die maximale Eiablagezeit pro Tag und Weibchen war 75 Minuten (525 - 575 Eier). Er untersuchte außerdem Wasserpflanzen, an denen hintereinander mehrere Weibchen Eier gelegt hatten und fand, daß oft dieselben Regionen der Pflanze belegt waren, jedoch hatten die Eier nie direkten Kontakt oder waren übereinander gestochen. Waage schreibt außerdem, daß die Weibchen während seiner Studien nicht versuchten, simultanes Eierlegen an ein und derselben Pflanze zu vermeiden.

Untersuchungen zu Eiablagen unter Wasser wurden nicht vorgenommen. Es ist aber durchaus vorstellbar, daß, bedingt durch die Strömung oder die Behinderung durch die Wasserpflanzen oder den Sauerstoffmangel unter Wasser weniger Eier pro Minute abgelegt werden, als über Wasser. Auch sind die Gefahren, von Fischen oder anderen Wassertieren gefressen zu werden vielleicht höher als über Wasser, wo die Libellen viel mobiler sind. Beides wären für ein Libellenweibchen gute Gründe, zunächst eine Eiablage an der Wasseroberfläche zu versuchen und nur im Notfall (z.B. häufige Störung) abzutauchen.

### 4. Zusammenfassung

Bei der Prachtlibellenart *Calopteryx xanthostoma* verläuft die Balz abhängig von der Aktivität im Gebiet unterschiedlich ausgeprägt oder fällt ganz weg. Letzteres gilt nur für Nicht-Revierrännchen, die quasi als "Raubritter" Weibchen aus den Revieren "klauen". Dadurch stören sie das gesamte Paarungsgeschehen und die Eiablage. Obwohl "Raubritter" keine eigenen Reviere mit Möglichkeit zur Eiablage besetzen, können von ihnen verpaarte Weibchen in bestimmten Situationen zur Eiablage kommen, die "Raubritter" sich also erfolgreich fortpflanzen! Das Verhalten einer Libelle als "Raubritter"- bzw. Revierrännchen ist von einer ganzen Reihe von Faktoren abhängig, deren Zusammenspiel sich schwierig überblicken läßt.

Die Weibchen der Prachtlibellen scheinen keine Präferenzen für besondere Gebiete oder Männchen zu haben. Ihr Interesse gilt einzig der Eiablage, die sich aufgrund des hohen "Freierdrucks" meist schwierig gestaltet und sogar weit über eine Stunde lang unter Wasser erfolgen kann. Um den Kopplungsversuchen unverpaarter Männchen zu entgehen, legen Weibchen auch gerne in Gruppen ab, die von einem Revierrännchen bewacht werden. Letzteres kann in einer solchen Situation das eigene Weibchen nicht von

neu hinzugeflogenen unterscheiden. Es beginnt eine gewisse Zeit nach seiner letzten Paarung, neu um ein beliebiges Weibchen zu werben.

### 5. Literatur

- [1] ALCOCK, J. (1979): Multiple mating in *Calopteryx maculata* (Odon.: alopterygidae) and the advantage of non-contact guarding by males. *Journal of Natural History* 13: 439-446.
- [2] ANGERMANN, H. UND VOGEL, G. (1984): dtv-Atlas zur Biologie, Band 2.
- BELLMANN, HEIKO (1987): Libellen: beobachten - bestimmen; Verlag J. Neumann-Neudamm, Melsungen
- DREYER, W. (1986): Die Libellen; Hildesheim
- HEYMER, ARMIN (1973): Verhaltensstudien an Prachtlibellen. "Fortschritte der Verhaltensforschung" Nr. 11. Beihefte zur "Zeitschrift für Tierpsychologie". Verlag Parey, 100 S., 50 Abb.
- [3] KLÖTZLI, M. (1971): Zur Revierstetigkeit von *Calopteryx virgo* (L.). Mit. Schweiz. Entom. Ges. 43, 240-248.
- [4] PAJUNEN, V.I. (1966b): Aggressive behavior and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odon., Calopterygidae). *Ann. Zool. Fenn* 3: 201-214.
- [5] WAAGE, J.K. (1972): Longevity und mobility of adult *Calopteryx maculata* (Beauvois, 1805) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 1 (3): 155-162.
- [6] WAAGE, J.K. (1978): Oviposition duration and egg deposition rates in *Calopteryx maculata* (P. de Beauvois) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 7 (1) 77-88.
- [7] WAAGE, J.K. (1979): Adaptive Significance of Postcopulatory Guarding of Mates and Nonmates by Male *Calopteryx maculata* (Odonata). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 147-154.

WENDLER, ARNE & NÜß, J.H. (1991): Libellen; DJN, Hamburg

### VII: Anschriften der VerfasserInnen:

Alfons Krismann  
Tannenrauchstr. 35/215  
CH-8038 Zürich

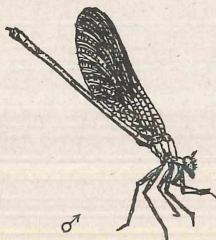
Britta Müller  
Schauinslandweg 1  
78086 Brigachtal

Jan Benda  
Lehmgrubenweg 11  
74321 Bietigheim

Johannes Heidelberger  
Südstr. 22  
76684 Tiefenbach

Maren Nicolaysen  
Dorfstr. 42  
24107 Kiel-Ottendorf

Patrick Emmerich  
Sonnenhang 20  
76684 Tiefenbach





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Naturkundliche Beiträge des DJN](#)

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Benda Jan, Nicolaysen Maren, Krismann Alfons,  
Heidelberger Johannes, Emmerich Patrick, Müller Britta

Artikel/Article: [Verhaltensbeobachtungen an Prachtlibellen 3-36](#)