

Verhaltensgesteuerte Thermoregulation bei *Somatochlora flavomaculata* (Odonata: Corduliidae)

Hansruedi Wildermuth

Haltbergstrasse 43, CH-8630 Rüti, <hansruedi@wildermuth.ch>

Abstract

Behavioural thermoregulation in *Somatochlora flavomaculata* (Odonata: Corduliidae) — The sp. is a 'flier' that typically regulates its body temperature by physiological means. In a field study on the Alpine foothills it was shown that it also thermoregulates behaviourally. The flight activity ranged from 19 to 35°C ambient temperature. Below 28°C males patrolled exclusively in the sun, and basking individuals achieved optimal incident insolation by adopting an appropriate posture. Above 32.5°C active males stayed completely in the shade of trees and bushes. Between 28 and 32.5°C all transitions existed: more than half of the males patrolled partly in the shade, while the others flew either completely in the sun or entirely in the shade. As ambient temperatures rose, on their patrol stretches, males had a tendency to stay longer in the shade than in the sun. At high temperatures they often perched on the shaded side of a plant stem with their body axis pointing towards the sun. The results are discussed in the context of the relation between physiological and behavioural thermoregulation by 'fliers', especially Corduliidae.

Zusammenfassung

In einer Feldstudie im nördlichen Alpenvorland wurde nachgewiesen, dass die Männchen der 'flier'-Libelle *Somatochlora flavomaculata* bei ihren Patrouillenflügen zur verhaltensgesteuerten Thermoregulation fähig sind. Die Art war bei Lufttemperaturen von 19 bis 35°C flugaktiv. Unterhalb 28°C patrouillierten die Männchen ausschließlich in der Sonne, und im Sitzen exponierten sie sich durch bestimmte Körperhaltung der Einstrahlung. Oberhalb 32,5°C waren flugaktive Männchen nur noch vollständig im Schatten von Bäumen und Sträuchern zu sehen. Zwischen 28 und 32,5°C gab es alle Übergänge: Mehr als die Hälfte aller Männchen patrouillierte zum Teil im Schatten, die übrigen entweder ganz in der Sonne oder vollständig im Schatten. Mit steigenden Lufttemperaturen zeigten sie bei den Patrouillenflügen eine Tendenz, sich auf den Flugstrecken im Schatten länger aufzuhalten als in der Sonne. Bei hohen Temperaturen setzten sie sich oft auf die Schattenseite eines Halmes und richteten die Körperachse gegen die Sonne. Die Ergebnisse werden im Rahmen des Verhältnisses von physiologischer zu verhaltensgesteuerter Thermoregulation der 'flier'-Libellen, insbesondere der Corduliiden, diskutiert.

Einleitung

Als wechselwarme Tiere beschränken die Libellen ihre Aktivität zwangsläufig auf eine verhältnismäßig enge Temperaturspanne. Im Gegensatz zu manchen Poikilothermen sind sie aber imstande, ihre Körpertemperatur in begrenztem Rahmen physiologisch und verhaltensgesteuert selbst zu regulieren (HEINRICH 1993: 117 ff.). Nach der Form ihrer Thermoregulation gehört *Somatochlora flavomaculata* zusammen mit den übrigen Corduliiden und den Aeshniden zu den 'flieger'-Libellen im Sinne von CORBET (1962: 126). Diese können sich durch Flügelzittern endotherm aufwärmen und bei hohen Umgebungstemperaturen im Dauerflug die Abgabe überschüssiger Wärme aktiv steuern (MAY 1976, 1979, HEINRICH 1993: 117 ff.). An ihren Jagd- und Rendezvousplätzen patrouillieren sie oft unermüdlich, auch bei relativ niedrigen Aussentemperaturen. Anders als bei den 'percher'-Libellen spielt bei ihnen die verhaltensgesteuerte Thermoregulation eine untergeordnete Rolle. Wohl deshalb ist jene bisher kaum untersucht worden. Lediglich zu *Epitheca cynosura* und *Procordulia smithii* sind durch MAY (1987) bzw. ROWE & WINTERBOURN (1981) einige spärliche Angaben verfügbar. Aber gerade die Corduliiden – insbesondere die europäischen Arten – eignen sich wenig für diesbezügliche Feldstudien, weil manche selten sind oder sich der Beobachtung meist entziehen. *Somatochlora flavomaculata* bildet eine Ausnahme, da sie lokal häufig auftritt, wenig scheu ist und die Männchen an vertikalen Landschaftselementen oft terrestrische, seltener auch aquatische Reviere etablieren, die sie lange besetzt halten (FLÖSS 1998, WILDERMUTH 1998). Aufgrund dieser Gegebenheiten ließ sich die Frage stellen, in welchem Temperaturbereich die Art aktiv sei und welche Körperhaltung bezüglich der Sonneneinstrahlung die Tiere im Sitzen wie im Flug bei verschiedenen Temperaturen einnehmen. Speziell interessierte, inwieweit die Männchen bei hohen Umgebungstemperaturen den Schatten aufsuchen und dennoch flugaktiv bleiben.

Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

Ort der Feldstudie war die 'Drumlinlandschaft Zürcher Oberland', ein Naturschutzgebiet bei Wetzikon, ca. 20-23 km ESE des Stadtzentrums von Zürich, Schweiz (47°19'N, 08°48'E). *Somatochlora flavomaculata* flog hier über weitgehend abgetorften Moorflächen. Diese bestanden aus einem kleinräumigen Mosaik partiell verschilfter Streuwiesen, Hoch- und Heidemoorflächen, Futterwiesenparzellen, Büschen, Baumgruppen und Hecken, die teils von Wald umgeben waren. Die Art entwickelte sich hier während der letzten Jahrzehnte regelmäßig in verstreut liegenden Flachmoorschlenken, verlandenden Torfstichen und Gräben (WILDERMUTH 1980, 1997).

Die Untersuchungsfläche beschränkte sich hauptsächlich auf das Teilgebiet 'Böndlerried/Ambitzgi' im Westen des NSG, das von 1984 bis 2005 im Rahmen eines Programms zum Langzeitmonitoring der Libellen auf ungefähr desselben Transekts während der ganzen Saison regelmäßig begangen wurde. Die rund 700 m lange Strecke führte durch alle Vegetationstypen des Moores, vorbei an zwölf kleinen Torfstichen, einigen Schlenkenbereichen und einem Graben. Daneben standen verstreut Büsche, Bäume und Baumhecken. Bei den Bestandsaufnahmen begegnete ich häufig auch *S. flavomaculata*, wobei deren Verhalten jeweils mitnotiert wurde. Die gezielten Beobachtungen und Messungen zur verhaltensgesteuerten Thermoregulation konzentrierten sich auf die Jahre 2003 bis 2005.

Temperaturmessungen wurden mit einem Digitalthermometer (No. 568 175, Gertsch electronic) durchgeführt, einem Gerät mit 8 cm langer Metallsonde (Durchmesser 2,5 mm) am Ende eines 1 m langen Kabels und einer Messgenauigkeit von $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$. Im Normalfall wurde die Lufttemperatur im Schatten 0,5-0,8 m über dem Boden bestimmt. Temperaturen an der Oberfläche oder im Körper der Libellen sowie diejenigen der Sitzsubstrate konnten damit nicht ermittelt werden. Hinweise – allerdings ungenaue – auf Oberflächentemperaturen von Substraten ergaben sich dadurch, dass die Metallsonde einige Minuten der Sonnenstrahlung ausgesetzt wurde. Die Unterschiede zwischen Schatten- und 'Sonnentemperatur' betragen dabei meist nur 1,5-3,0 $^{\circ}\text{C}$, wobei entscheidend war, ob Windstille oder leichter Wind herrschte. Besontenes flächiges Substrat, z.B. Totholz, konnte sich bis $>15^{\circ}\text{C}$ über die Lufttemperatur erwärmen.

Von den territorialen Männchen, die regelmäßig auf ungefähr derselben Bahn hin- und herpendelten, ließen sich auch die Flugstrecken messen. Bei höheren Temperaturen lagen diese teilweise im scharf begrenzten Schatten von Bäumen und Büschen, womit für eine Anzahl Individuen auch die Sonnen- und Schattenanteile der Pendelstrecken ermittelt werden konnten. Bei der Auswertung wurden die Schatten- und Sonnenanteile dieser Strecken in vier grobe Klassen eingeteilt (vgl. Abb. 5). Desweiteren ergab sich die Möglichkeit, die zeitlichen Anteile zu erfassen, während denen ein Männchen im Schatten und in der Sonne flog. Messungen mit Stoppuhr und Maßband erwiesen sich als wenig handhabbar, so dass ich die Zeiten schließlich durch Zählen und die Strecken durch Abschreiten schätzte.

Die Vermutung, dass *S. flavomaculata* als typische 'flieger'-Libelle bei niedrigen Temperaturen die Flugmuskulatur durch Flügelzittern aufwärmt, wurde durch ein einfaches Experiment geprüft. Dazu fing ich einige wenige Männchen aus dem Flug, hielt sie eine Zeit lang kühl und exponierte sie anschließend bei günstiger Flugtemperatur auf pflanzlichem Substrat der direkten Sonnenstrahlung.

Ergebnisse

Erfasste Verhaltensweisen

Inaktive, in der Vegetation ruhende Imagines von *Somatochlora flavomaculata* wurden im Gebiet nie angetroffen, bei trübem oder regnerischem Wetter genauso wenig wie in der ersten Vormittagshälfte bei sonnig-warmen Verhältnissen. Hingegen ließen sich während der Aktivitätsphasen mehrere Verhaltenselemente in unterschiedlicher Häufigkeit erfassen: Jungfernflüge, Jagdflüge, Such- und Patrouillenflüge der Männchen, Luftkämpfe zwischen territorialen Männchen, Paarungen und Paarungsflüge, Eiablagen und Sitzen in der Vegetation. Am seltensten wurden Jungfernflüge und Eiablagen festgestellt, am häufigsten patrouillierende und kämpfende Männchen. Von 2002 bis 2005 traf ich allein auf den Transekten insgesamt 773 patrouillierende Männchen und 122 kopulierende Paare an. Eine kleinere, aber unbestimmte Anzahl Individuen beobachtete ich beim Sitzen – fast ausnahmslos Männchen, die zwischen Patrouillenflügen ruhten oder Paare, die sich nach längeren Flugmanövern über den Eiablageplätzen in die Vegetation setzten. Verhaltensgesteuerte Thermoregulation manifestierte sich am deutlichsten bei den Patrouillenflügen und im Sitzverhalten.

Temperaturspanne der Flugaktivität

Die niedrigste Lufttemperatur im Schatten, bei der *S. flavomaculata* fliegend angetroffen wurde, betrug 19,0°C. Beobachtet wurde ein Individuum, das bei vollem Sonnenschein in einer Höhe von meist 8-10 m jagte. Zu diesem Zeitpunkt erwärmte sich die Thermosonde an der Sonne auf maximal 22,5°C. Für Patrouillenflüge lag die niedrigste gemessene Lufttemperatur bei 19,3°C. Unterhalb 21°C waren die Tiere nur ausnahmsweise flugaktiv, d.h. in neun von ca. 350 gemessenen Fällen. Bis 28°C flogen alle Individuen vollständig in der Sonne, darüber oft teilweise oder ganz im Schatten von Bäumen und Büschen. Bei vorübergehender Bewölkung verschwanden die Tiere meist ziemlich bald. Sehr vereinzelt war *S. flavomaculata* auch bei bewölktem Himmel aktiv, aber nur bei schwülem Wetter mit Temperaturen um 25°C und darüber. Dünne Schleierwolken beeinträchtigten die Flugaktivität wenig. Bei dichterem, rasch aufziehender und bei wechselnder Bewölkung wurden die Patrouillenflüge un stet und die Tiere verließen die Territorien vorübergehend oder ganz. An Sonnentagen patrouillierten die Männchen bis zu 34°C regelmäßig, darüber nur noch sehr selten. Der höchste Messwert mit einem flugaktiven Männchen betrug 35,1°C. Hitzetage mit derart hohen Temperaturen gab es im Untersuchungszeitraum allerdings nur wenige; sie waren lediglich im Hitzesommer 2003 häufiger. Es fiel aber auf, dass oberhalb ca. 33°C Lufttemperatur keine oder nur noch sehr wenige syntope 'flier'-Libellen (Corduliidae, Aeshnidae) zu sehen waren. Auch andere Insekten wie beispielsweise Schwebfliegen (Syrphidae) verhielten sich dann inaktiv und suchten



Abbildung 1: Sich sonnendes Männchen von *Somatochlora flavomaculata* in windgeschützter Lage 70 cm über dem Boden. Der Sitzwinkel beträgt ca. 45°, die Sonnenstrahlen treffen im Bild von oben rechts ungefähr senkrecht auf den Körper ein. Aufnahme vom 17.08.1995 13:45 h Solarzeit, Lufttemperatur 20°C. — Figure 1: Basking male of *Somatochlora flavomaculata* in a place sheltered from wind 70 cm above ground. Perching angle ca 45°, angle of dorsally incident sun rays ca 90°. Hinwil, Switzerland, 47°19'N, 08°48'E, 17-VIII-1995 13:45 h solar time, air temperature 20°C.



Abbildung 2: Ruhendes Männchen von *Somatochlora flavomaculata* im Schatten eines dürren Fichtenzweiges 80 cm über dem Boden. Die Sonnenstrahlen treffen im Bild von oben links ein, die Körperachse der Libelle ist gegen die Sonne gerichtet. Aufnahme vom 28.06.2005 10:30 h Solarzeit, Temperatur 29,3°C. — Figure 2: Perching male of *Somatochlora flavomaculata* on the shaded side of a dry spruce twig 80 cm above ground. The body axis of the dragonfly is directed towards the sun. Wetzikon, Switzerland, 47°19'N, 08°48'E, 28-VI-2005 10:30 h solar time, air temperature 29.3°C.

schattig-feuchte Mulden mit dichter, langhalmiger Seggenvegetation auf. An Hitzetagen ($>30^{\circ}\text{C}$) setzten sich patrouillierende *S. flavomaculata* -Männchen zwischendurch häufiger und länger als bei niedrigeren Temperaturen. Rüttelphasen waren seltener oder blieben ganz aus. Messungen liegen dazu allerdings keine vor.

Flügelzittern vor dem Start

Drei Männchen wurden am 19. August 2005 bei $24\text{-}25^{\circ}\text{C}$ Lufttemperatur aus dem Patrouillenflug gefangen, zwei davon in einem ersten Versuch um 17:00 h während ca. 30 min bei $11,8^{\circ}\text{C}$ im Dunkeln gehalten und anschließend bei $24,8^{\circ}\text{C}$ an die Sonne gesetzt. Nach 1-2 min setzte Flügelzittern ein, dann wurden die beiden Individuen für weitere 10 min in die Kälte zurückgebracht und wieder der Sonne exponiert. Das Flügelzittern begann nach 147 bzw. 300 s, der Abflug erfolgte nach 243 bzw. 403 s. Das dritte Männchen verweilte eine Stunde bei $11,8^{\circ}\text{C}$, bis es an die Sonne kam. Es vergingen dann 1320 s bis zum Einsetzen des Flügelzitterns und der Abflug erfolgte bereits 5 s später. Die Temperatur betrug zu dieser Zeit $23,6^{\circ}\text{C}$.

Körperhaltung und Sonneneinstrahlung

Patrouillierende Männchen setzten sich unregelmäßig für einige Sekunden bis Minuten in die Vegetation, meist an einen frei stehenden Schilfhalm. Dabei exponierten sie ihren Körper der Sonne auf unterschiedliche Weise. Bei Temperaturen von ca. $21\text{-}28^{\circ}\text{C}$ ließen sie sich zur Wärmeaufnahme hauptsächlich senkrecht oder schräg von oben bescheinen, manchmal auch von der Seite. Dabei betrug der Sitzwinkel – der Winkel zwischen der Körperachse und der Vertikalen – ungefähr 45° , oft auch weniger bis minimal 0° , selten mehr, aber nie 90° . Nach der Landung am Substrat behielten sie ihre Körperhaltung bis zum Abflug meistens bei und veränderten sie nur selten. In einem Fall, bei 20°C und mäßigem Wind, landete ein Männchen an einem dünnen Himbeerstängel in windgeschützter Lage derart, dass es ungefähr senkrecht von oben beschienen wurde. Dann drehte es sich langsam unter Beibehaltung eines Sitzwinkels von 45° solange, bis Thorax und Abdomen der Sonneneinstrahlung maximal ausgesetzt waren (Abb. 1). Bei Temperaturen ab ca. 28°C setzten sich patrouillierende Männchen oder kreisende Paarungsräder zwischendurch oft in den Schatten eines Pflanzenteils, zum Beispiel hinter einen Schilfhalm oder unter ein Schilfblatt (Abb. 2), wobei sie den Sitzplatz jeweils gezielt von der sonnenabgewandten Seite her anfliegen. Oft hingen sie auch mehr oder weniger senkrecht unter schief oder waagrecht stehenden Vegetationsteilen. An dünnen Zweigen oder Halmen richteten die Libellen ihre Körperachse häufig gegen die Sonne. Auch in diesen Fällen wurde der Landeplatz beim Anflug an das Sitzsubstrat ausgesucht und dann beibehalten. Vielfach setzten sich Einzeltiere und Paare auch an den Schatten im Innern eines Busches (Abb. 3) oder in krautiger Vegetation (Abb. 4).



Abbildung 3: Paarungsrund von *Somatochlora flavomaculata* im Schatten eines Weidenbusches. Aufnahme vom 28.06.2005 12:00 h Solarzeit, Lufttemperatur 31,9°C. — Figure 3: Copula of *Somatochlora flavomaculata* in the shade of a willow bush. Wetzikon, 28-VI-2005 12:00 h solar time, air temperature 31.9°C.



Abbildung 4: Paarungsrund von *Somatochlora flavomaculata* im Schatten eines Schilfblattes. Aufnahme vom 12.07.2001 13:00 h Solarzeit, Lufttemperatur 25°C. — Figure 4: Copula of *Somatochlora flavomaculata* in the shade of a reed blade. Wetzikon, 12-VII-2001 13:00 h solar time, air temperature 25°C.

Während der Patrouillenflüge in der Sonne war zur Einstrahlungsrichtung weder von der Flugrichtung noch von der Körperhaltung her ein klarer Bezug erkennbar. Wenn die Männchen patrouillierten, hielten sie die Körperachse waagrecht oder leicht schief nach hinten unten geneigt. An Hecken und Waldrändern verlief die Flugstrecke parallel bis senkrecht zum Gehölzrand und bei leichtem Wind hielten die Tiere während der Patrouillenflüge die Windrichtung ein, vermutlich um nicht seitlich abzudriften. Dabei legten sie im Flug gegen den Wind häufig Rüttelphasen ein und brauchten damit weit länger als auf der Gegenstrecke mit Rückenwind, die sie immer zügig zurücklegten. In einem Einzelfall, bei 30,1-30,7°C, war während etwa einer Viertelstunde ein deutlicher Bezug zur Sonneneinstrahlung zu sehen. Die 3-4 m lange, 0,7 bis 1,0 m über trockenem Boden und zu ca. 20 % im Strauchschatten liegende Patrouillenstrecke verlief ziemlich genau in der Richtung zur Sonne. Auf der Strecke zur Sonne hin wurden regelmässig mehrere, bis 20 s dauernde Rüttelphasen eingeschaltet, dies sogar bei schwachem Rückenwind. Das Männchen hielt die Körperachse ständig nach hinten unten geneigt, mit einem Winkel von ca. 55-65° zur Senkrechten, wobei die Sonnenstrahlen mit einem Winkel von ca. 40° zur Vertikalen auf das Tier eintrafen. Damit war unverkennbar, dass die Einstrahlung auf Thorax und Abdomen während des Fluges stark reduziert wurde.

Patrouillenflüge in der Sonne und im Schatten

Die Territorien der Männchen lagen meist in der Nähe von Büschen, Bäumen oder an Kanten von Schilfbeständen, am häufigsten über trockenem Land, aber auch über Schlenken, Gräben und Torfstichen. Innerhalb des Reviers konnten die Flugstrecken kreuz und quer verlaufen und Stellen mit Rüttelphasen enthalten. Häufig pendelten die Individuen ungefähr auf derselben Strecke regelmäßig hin und her. In solchen Fällen ließen sich Streckenlänge und Flugdauer gut abschätzen. Im Bereich zwischen 19,5 und 28°C patrouillierten die Männchen ausschließlich in der Sonne, oberhalb 32,5°C vollständig im Schatten von Bäumen und Sträuchern. Zwischen 28 und 32,5°C gab es alle Übergänge: Mehr als die Hälfte der Männchen patrouillierte zum kleineren oder größeren Teil im Schatten, die übrigen flogen entweder ganz in der Sonne oder vollständig im Schatten, d.h. die vier Temperaturbereiche bezüglich der Sonnen- und Schattenanteile überschritten sich erheblich (Abb. 5). Es zeigte sich aber eine klare allgemeine Tendenz, die Territorien bei höheren Temperaturen von der Sonne in den Schatten zu verlegen. In einer Anzahl von Fällen wurde auch die Dauer bestimmt, die ein Individuum brauchte, um eine Patrouillenstrecke ganz bzw. teilweise in der Sonne bzw. im Schatten zurückzulegen. Von 18 Individuen waren die Daten auswertbar (Abb. 6). In Bezug auf Streckenlänge und Flugdauer zeigten sich grosse individuelle Unterschiede. Tendenziell nahm der Anteil der Aufenthaltsdauer im Schatten mit steigender Temperatur zu, bis die Tiere schließlich den Schatten nicht mehr verließen.

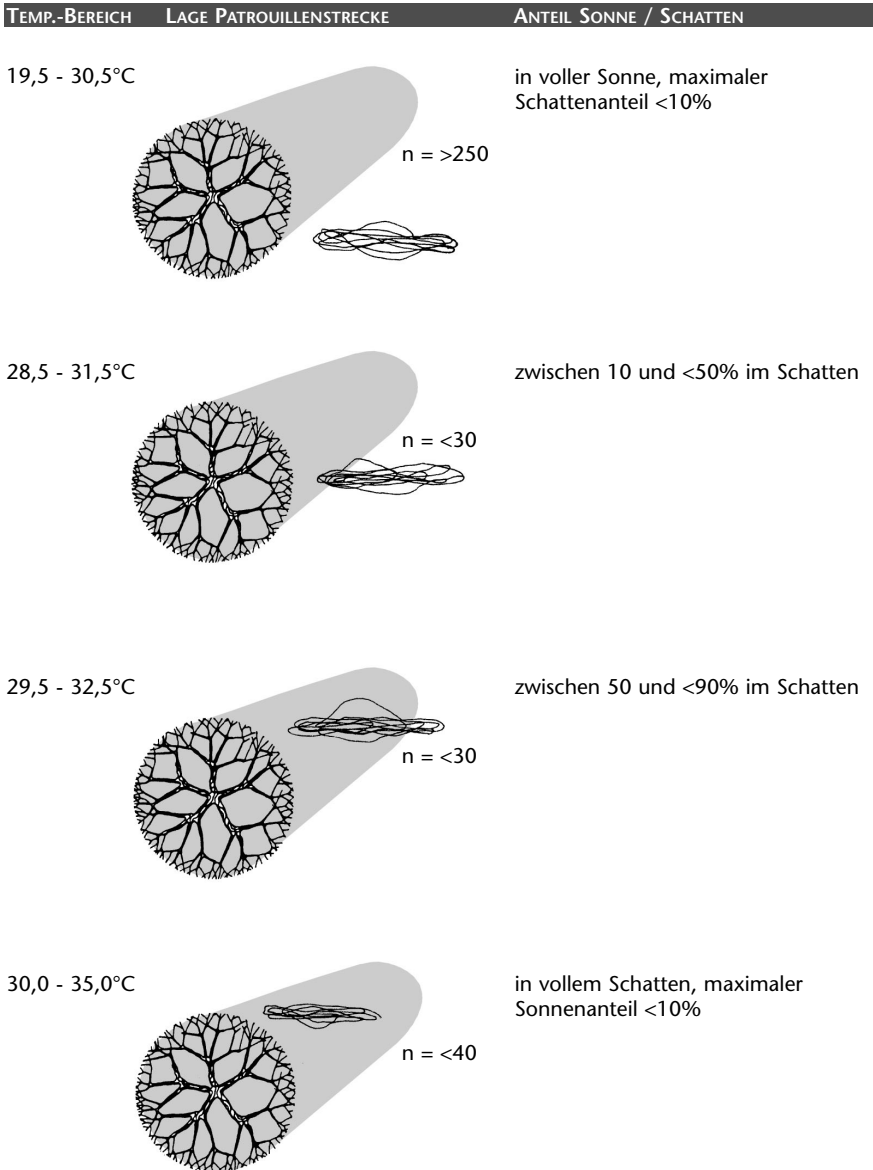


Abbildung 5: Lage der Patrouillenstrecken territorialer Männchen von *Somatochlora flavomaculata* in verschiedenen Temperaturbereichen. — Figure 5: Flight paths of territorial males of *Somatochlora flavomaculata* at different temperature ranges.

Baden oder Trinken

Zufällig und nur sehr selten wurde beobachtet, wie ein Männchen ein kleines Torfgewässer aus flachem Winkel zielgerichtet ansteuerte, mit dem Vorderkörper die Wasserfläche kurz berührte und in derselben Richtung wieder aufstieg. In einem Fall kehrte die Libelle nach dem Auffliegen nach kurzer Strecke zum Wasser zurück und berührte es nochmals. Der Vorgang wiederholte sich mehrere Male.

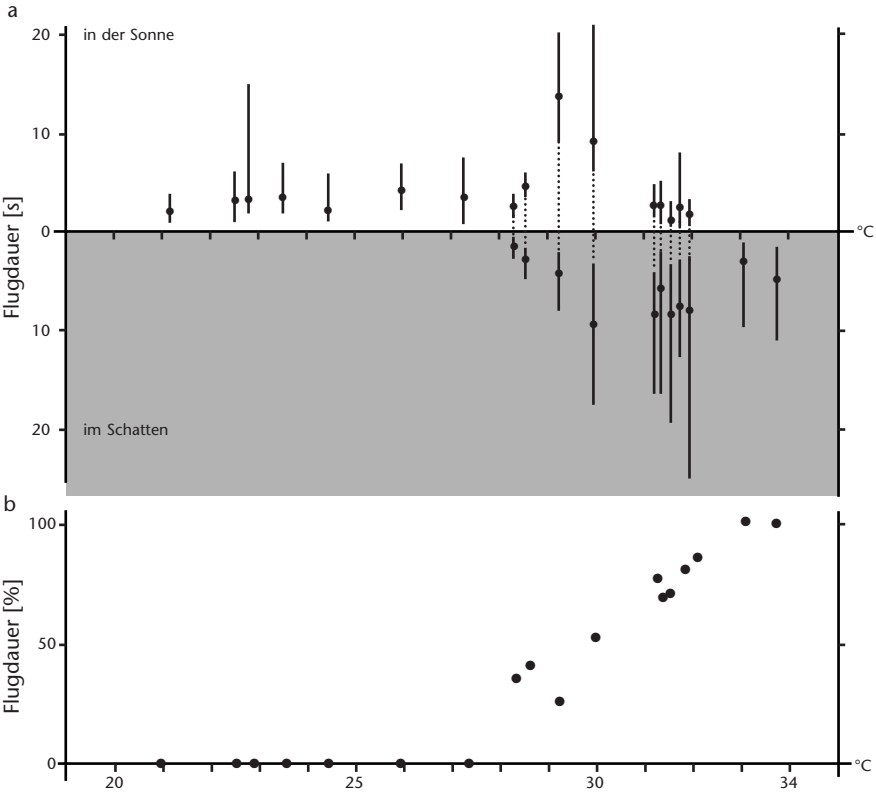


Abbildung 6: Flugdauer territorialer Männchen von *Somatochlora flavomaculata* pro Patrouillenstrecke an der Sonne bzw. im Schatten bei verschiedenen Temperaturen. (a) Absolute Dauer: Punkte = Durchschnittswerte, Balken = Streubreite. Mit gepunkteten Linien verbundene Balken gehören zum selben Individuum; (b) relative Dauer: durchschnittlicher Zeitanteil des Patrouillenfluges im Schatten. — Figure 6: Duration of flight of territorial males of *Somatochlora flavomaculata* per stretch in sun and in shade at various temperatures. (a) Absolute duration: dots = mean, bars = range. Bars connected by a dotted line pertain to the same individual; (b) proportion of time spent patrolling in the shaded stretch.

Diskussion

Aktivitätstemperatur

Somatochlora flavomaculata gilt im Vergleich zu anderen Corduliiden Mitteleuropas als wärmebedürftige Art. In der Schweiz ist sie bis 1100 m üNN nachgewiesen, doch fallen mehr als 80 % der Fundstellen in Höhenlagen zwischen 300 und 600 m und damit in die Obst-Ackerbaustufe mit durchschnittlichen Jahrestemperaturen von 8,0-9,5°C (FLÖSS 2005). Die untere Aktivitätsschwelle liegt nach den vorliegenden Beobachtungen bei 19,0°C, nach FLÖSS (1998) bei 20,2°C. Sie ist damit vergleichbar mit der von *Epitheca cynosura*, einer nordamerikanischen Corduliide, deren Männchen ab 18-19°C am Rendezvousplatz erscheinen (MAY 1987).

Somatochlora flavomaculata fliegt – wohl hauptsächlich temperaturbedingt – nie am frühen Vormittag und am späten Abend oder gar nachts, wohingegen *Cordulia aenea* bereits kurz nach Sonnenaufgang bei 14°C Lufttemperatur und abends noch nach Sonnenuntergang am Wasser angetroffen werden kann (HW unpubl.). *Procordulia smithii* fliegt in Neuseeland ebenfalls schon bei 14°C (ROWE & WINTERBOURN 1981). Für *Cordulia amurensis* hat UBUKATA (1975, 1981) in Japan in einem Fall sogar 5-6°C als tiefste Flugtemperatur gemessen. Männchen von *Somatochlora metallica* lassen sich selbst vor Sonnenaufgang bei Patrouillenflügen am Wasser (G. Lehmann pers. Mitt.) und Weibchen um Mitternacht bei der Eiablage beobachten (STERNBERG & SCHMIDT 2000, A. Maibach pers. Mitt.). Temperaturangaben liegen dazu allerdings keine vor.

Damit *S. flavomaculata* als 'flieher'-Libelle bei rund 20°C Lufttemperatur zum Flug starten kann, muss sie ihre Thoraxtemperatur durch Muskelarbeit erhöhen, was sich – wie experimentell gezeigt – durch Flügelzittern manifestiert. Da nie inaktive, in der Vegetation ruhende Imagines angetroffen wurden, konnten allerdings keine Beobachtungen zu allfälligem morgendlichem Aufwärmverhalten gemacht werden. Vermutlich hielten sich die Tiere in diesen Situationen wie auch nachts unauffindbar in Baumkronen auf. Es gibt zu den Startvorbereitungen auch keine Messungen im Labor. Lediglich bei *Somatochlora arctica* hat sich in einem Aufwärmversuch gezeigt, dass das Versuchstier bei 18,4°C Umgebungstemperatur abgeflogen ist (STERNBERG 1990).

VOGT & HEINRICH (1983) haben im Experiment nachgewiesen, dass die Thoraxtemperatur während des Abflugs nach vorgängigem Muskelzittern bei *Cordulia shurtleffii* 31-32°C und von *Epitheca princeps* 29-37°C erreicht. Entsprechende Untersuchungen an *E. cynosura* haben ergeben, dass bei dieser Art zum Start 30-36°C nötig sind (MAY 1987). Während des Fluges bewegt sich ihre Thoraxtemperatur zwischen 34 und 44°C. Sie kann diejenige der Umgebung um 19°C übersteigen und bis 44°C betragen. Bei *P. smithii* liegt die Thoraxtemperatur im Flug durchschnittlich 5,4°C höher als die Umgebungstemperatur; beträgt diese nur 14°C, ist der Thorax allerdings 10°C wärmer

(ROWE & WINTERBOURN 1981). Steigt die Umgebungstemperatur auf 28-30°C, treten bei *S. flavomaculata* im Dauerflug an der Sonne wahrscheinlich Überhitzungsprobleme auf. Die obere Grenze der Lufttemperatur für Flugaktivität liegt bei etwa 35-36°C. *Epitheca cynosura* fliegt im Osten der USA (40°N) ebenfalls noch bei 35°C (MAY 1987). Bei *Cordulia amurensis* hat UBUKATA (1975) während einer fünfjährigen Untersuchung in der Nähe von Sapporo (43°N) keine obere Temperaturgrenze für die Flugaktivität gefunden. Während seiner mehrjährigen Untersuchung ist es allerdings nie wärmer als 28,8°C geworden. Ob *S. flavomaculata* wie andere 'flieger'-Libellen physiologisch imstande ist, überschüssige Wärme abzuleiten, bleibt vorläufig unbekannt. Bei *E. cynosura* geschieht dies hauptsächlich über den Thorax und in vermindertem Maß auch über den Kopf (MAY 1987), nicht aber über das Abdomen wie bei Aeshniden (HEINRICH 1993: 118 ff).

Eine weitere Möglichkeit, bei hoher Köpertemperatur Wärme abzugeben, ist die Erzeugung von Verdunstungskälte. Als Folge von hohem Wasserverlust besteht für die Libelle allerdings Austrocknungsgefahr (TRACY et al. 1979). MAY (1987) schätzt, dass *E. cynosura* durch wirksame evaporative Kühlung stündlich 11 % des Körpergewichts verlieren würde. Ob solcher Wasserverlust durch Nahrungsaufnahme und Trinken kompensiert werden könnte, ist ungewiss. Die beobachteten Sturzflüge von *S. flavomaculata* aufs Wasser könnten Trinkverhalten zeigen. Börzsöny (in CORBET 1999: 285) hat an einem vom Wasser auffliegenden Männchen einen Wassertropfen unter dem Kopf gesehen sowie Bewegungen, die er als Trinken interpretiert. Möglicherweise dient die Benetzung des Vorderkörpers aber auch der Abkühlung. Beobachtungen, die solchermaßen interpretiert werden können, gibt es von weiteren Corduliiden. So berichtet UBUKATA (1975) über «badende» Männchen von *C. amurensis*. Dabei stürzen sich die Tiere aus dem Zickzackflug auf die freie Wasserfläche, tauchen den ganzen Körper mit offen gehaltenen Flügeln ein und fliegen nach etwa einer Sekunde wieder 1-2 m hoch. Das Prozedere kann sich ein- bis achtmal wiederholen.

Thermoregulation durch Verhalten

Im Gegensatz zu den 'flieger'-Libellen steht bei den 'percher'-Libellen nicht die physiologische, sondern die verhaltensgesteuerte Thermoregulation im Vordergrund. 'Percher'-Libellen sind ektotherm, d.h. bei ihnen vollzieht sich die Regulierung der Köpertemperatur durch die Aufnahme und Abgabe von Wärme über die Umwelt. Gesteuert wird der Wärmetausch durch die Wahl der Tageszeit für die Hauptaktivität, die Wahl des Mikrohabitats und des Sitzsubstrats sowie durch die Körperhaltung in Bezug auf die Sonneneinstrahlung (CORBET 1999: 283). Die Stellung der Flügel hängt davon ab, ob diese ganz oder beinahe farblos sind wie beispielsweise bei *Sympetrum vicinum* (MAY 1998) und *Crocothemis erythraea* (STERNBERG 1989, 1999) oder schwarz und dunkelrot gefärbt wie bei *Diastatops intensa* (WILDERMUTH 1994).

Ein Teil des typischen Verhaltensrepertoires der 'percher'-Libellen zur Regulierung der Körpertemperatur ist auch bei *Somatochlora flavomaculata* nachweisbar. Beim Sonnenbad im Sitzen können die Individuen ihre Körperhaltung in Bezug auf die einfallende Strahlung ähnlich wie die 'percher'-Libellen dem augenblicklichen Wärmebedürfnis anpassen und auch korrigieren. Letzteres kommt allerdings selten vor; meist nehmen die Tiere bereits beim Landen die 'richtige' Stellung ein. Dabei wählen sie oft windgeschützte Stellen in Bodennähe und nutzen damit das lokale Thermomosaik (MCGEOCH & SAMWAYS 1991). Die Flügel werden im Gegensatz zu manchen 'percher'-Libellen nicht zur Thermoregulation benutzt. *Somatochlora flavomaculata* setzt sich zur Wärmeaufnahme auch nie auf den Boden oder andere flächige Substrate mit Wärmerück- oder -abstrahlung, wie dies bei vielen Libelluliden und Gomphiden üblich ist. Unter den Corduliiden gehört Sitzen am Boden nur bei den nordamerikanischen *Williamsonia*-Arten zum Verhaltensrepertoire (CHARLTON 1984, DUNKLE 2000). Im Fliegen wie im Sitzen an der Sonne nimmt der beinahe schwarze Körper von *S. flavomaculata* viel Strahlungswärme auf, wie STERNBERG (1990) an der ähnlich düster gefärbten *Somatochlora arctica* experimentell nachgewiesen hat: Bei Individuen, die mit einer Filmleuchte bestrahlt wurden, stieg die Abdominaltemperatur innerhalb von nur zehn Minuten von 16 auf 27°C und übertraf die Lufttemperatur um etwa 5,5°C.

Mit dem Problem der Überhitzung wird *S. flavomaculata* wie andere Corduliiden der gemäßigten und nördlichen Breiten eher selten konfrontiert. Durchschnittlich gibt es im schweizerischen Mittelland etwa fünf Hitzetage (Tagesmaximum > 30°C) pro Jahr. Im sehr heißen Sommer 2003 waren es in Zürich-Kloten allerdings 35 und in der Stadt Zürich 27. Bei solchen Temperaturen setzt sich *S. flavomaculata* oft in den Schatten oder Halbschatten. Werden die Individuen dabei teilweise beschienen, richten sie ihre Körperachse gegen die Sonne, was im Effekt der 'Obeliskstellung' vieler Libelluliden und Gomphiden gleichkommt. Bei *Somatochlora alpestris* sah P. Knaus (pers. Mitt.), wie ein Männchen bei starker Sonneneinstrahlung in sitzender Haltung den Körper durch Drehung derart in Position brachte, dass nur die Stirnseite des Kopfes beschienen wurde. Ausrichtung mit dem Kopf zur Sonne kann auch bei 'percher'-Libellen beobachtet werden, zum Beispiel bei *Libellula depressa* (WILDERMUTH & HORVÁTH 2005) unter den Libelluliden oder bei *Hagenius brevistylus* (TRACY et al. 1979) unter den Gomphiden. Über eine thermoregulatorische Ausrichtung zur Sonne während des Fluges wird hier erstmals berichtet. Da dies nur einmal – aber während längerer Zeit und sehr deutlich – gesehen wurde, handelte es sich möglicherweise um eine Ausnahmeerscheinung.

Vielfach belegt ist die Eigenschaft der Männchen von *S. flavomaculata*, die Patrouillenstrecken im Revierflug ab ca. 28°C in den Schatten zu verlegen. Bemerkenswert ist dabei, dass sie im Bereich von 28-32,5°C zwischen Schatten und Sonne regelmäßig hin- und herpendeln. Bei einer bestimmten Tem-

peratur ist der zeitliche oder räumliche Anteil der Schattenstrecken zwar individuell verschieden, doch zeigt sich innerhalb einer Population mit steigender Temperatur eine klare Tendenz zur Vergrößerung des Schattenanteils. Ab 32,5°C Lufttemperatur wird die direkte Sonneneinstrahlung beim Revierflug vollständig gemieden. Bei *Epithea cynosura* hat MAY (1987) ebenfalls festgestellt, dass die Tendenz der Männchen im Schatten zu patrouillieren mit steigender Lufttemperatur signifikant zunimmt. Die Individuen wechseln allerdings nicht zwischen beschatteten und besonnten Stellen. Dass die ostmediterrane verbreitete *Somatochlora meridionalis* hauptsächlich im Schatten fliegt und besonnte Stellen deutlich meidet (KOTARAC 1993, GRAND 1997), könnte ebenfalls mit Thermoregulation zusammenhängen.

Um bei hohen Temperaturen Überhitzung zu vermeiden, könnten die *S. flavomaculata*-Männchen in ihren Revieren häufiger ruhen oder weniger lang rütteln. Tatsächlich unterbrechen sie manchmal ihre Flüge mit Ruhephasen. In einem gemessenen Fall hat deren Summe sogar länger als die der Flugphasen gedauert (Börzsöny in CORBET 1999: 284). Mangels korrelativer Daten kann der Eindruck, die Flugmuskelaktivität würde an Hitzetagen reduziert, vorläufig nicht bestätigt werden. Immerhin hat MAY (1987) bei patrouillierenden Männchen von *E. cynosura* an der Sonne eine schwach signifikante negative Korrelation zwischen der relativen Rütteldauer und der Umgebungstemperatur festgestellt.

Nach den Ergebnissen zu schließen verfügt *S. flavomaculata* – wie wohl auch andere ‘flieg’-Libellen – nebst der physiologischen Thermoregulation auch über die Möglichkeit, die Körpertemperatur verhaltensgesteuert zu regulieren. Damit sind die Männchen in der Lage, auf das lokale Thermomosaik fein abgestimmt zu reagieren und auch bei hohen Umgebungstemperaturen im Revier aktiv zu bleiben.

Dank

Andreas Martens und Florian Weihrauch danke ich für manche Hinweise und Verbesserungsvorschläge zur ursprünglichen Fassung des Manuskripts.

Literatur

- CHARLTON R.E. (1984) A colony of *Williamsonia fletcheri* (Odonata: Corduliidae) discovered in Massachusetts. *Entomological News* 96: 201-204
- CORBET P.S. (1962) A biology of dragonflies. Witherby, London
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies: Behaviour and ecology of Odonata. Harley, Colchester
- DUNKLE S. (2000): Dragonflies through binoculars. Oxford University Press, New York
- FLÖSS I. (1998) Struktur- und Raumnutzung der Gefleckten Smaragdlibelle (*Somatochlora flavomaculata* Vander Linden 1825) in einer voralpinen Moorlandschaft. Diplomarbeit, Universität Zürich
- FLÖSS I. (2005) *Somatochlora flavomaculata* (Vander Linden, 1825). In: WILDERMUTH H., Y. GONSETH & A. MAIBACH (Hrsg.) Odonata - Die Libellen der Schweiz. Fauna Helvetica 12: 278-281. CSCF/SEG, Neuchâtel
- GRAND D. (1997) *Somatochlora meridionalis* Nielsen, 1935 (Odonata, Anisoptera). Analyse bibliographique et compléments biologiques. *Martinia* 13: 67-86
- HEINRICH B. (1993) Hot-blooded insects. Springer, Berlin & Heidelberg
- 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). *Notulae Odontologicae* 4: 1-4
- MAY M.L. (1976) Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* 46: 1-32
- MAY M.L. (1979) Insect thermoregulation. *Annual Review of Entomology* 24: 313-349
- MAY M.L. (1987) Body temperature regulation and responses to temperature by male *Tetragoneuria cynosura* (Anisoptera: Corduliidae). *Advances in Odonatology* 3: 103-119
- MAY M.L. (1998) Body temperature regulation in a late-season dragonfly, *Sympetrum vicinum* (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology* 1: 1-13
- MCGEOCH M.A. & M.J. SAMWAYS (1991) Dragonflies and the thermal landscape: implications for their conservation (Anisoptera). *Odonatologica* 20: 303-320
- ROWE R.J. & M.J. WINTERBOURN (1981) Observations on the body temperature and temperature associated behaviour of three New Zealand dragonflies (Odonata). *Mauri Ora* 9: 15-23
- STERNBERG K. (1989) Beobachtungen an der Feuerlibelle (*Crocothemis erythraea*) bei Freiburg im Breisgau (Odonata: Libellulidae). Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 64/65: 237-254
- STERNBERG K. (1990) Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbinding. Dissertation, Universität Freiburg im Breisgau
- STERNBERG K. (1999) Thermoregulation. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 1: 135-141. Ulmer, Stuttgart
- STERNBERG K. & B. SCHMIDT (2000) *Somatochlora metallica* (Vander Linden 1825), Glänzende Smaragdlibelle. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2: 275-284. Ulmer, Stuttgart
- TRACY B.J., C.R. TRACY & D.S. DOBKIN (1979) Desiccation in the Black Dragon, *Hagenia brevistylus* Selys. *Experientia* 35: 751-752
- UBUKATA H. (1975) Life history and behaviour of a corduliid dragonfly *Cordulia aenea amurensis* Selys. II. Reproductive period with special reference to territoriality. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University* (VI, Zoology) 19: 812-833

- UBUKATA H. (1981) Survivorship curve and annual fluctuation in the size of emerging population of *Cordulia aenea amurensis* Selys (Odonata: Corduliidae). *Japanese Journal of Ecology* 31: 335-346
- VOGT F.D. & B. HEINRICH (1983) Thoracic temperature variations in the onset of flight in dragonflies (Odonata, Anisoptera). *Physiological Zoology* 56: 236-241
- WILDERMUTH H. (1980) Die Libellen der Drumlinlandschaft im Zürcher Oberland. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft Zürich* 125: 201-237
- WILDERMUTH H. (1994) Reproductive behaviour of *Diastatops intensa* Montgomery (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 23: 183-191
- WILDERMUTH H. (1997) Phänologie und Larvenhabitate von *Somatochlora flavomaculata* (Vander Linden) in einem voralpinen Moorkomplex (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 16: 17-32
- WILDERMUTH H. (1998) Terrestrial and aquatic mating territories in *Somatochlora flavomaculata* (Vander Linden) (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 27: 149-286
- WILDERMUTH H. & G. HORVÁTH (2005) Visual deception of a male *Libellula depressa* by the shiny surface of a parked car (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology* 8: 97-105.