

Tagesperiodik der Flugaktivität von *Anax imperator* Leach (Anisoptera: Aeshnidae)

Reinhard Jödicke

eingegangen: 12. Juli 1997

Summary

The diel pattern of flight activity in Anax imperator Leach (Anisoptera: Aeshnidae) - All-day records at a pond in the Mediterranean Spain allowed an analysis of the reproductive and feeding behaviour which was separated into (1) patrol flight, (2) oviposition flight, and (3) feeding flight. All three types of flight were performed during the whole day between dawn and dusk, even during twilight with very low light intensity. The latest patrolling males continued flying in the evening until a threshold of 3 lx. Three diurnal periods of patrol flight have been evidenced and discussed in relation to the influence of temperature and light intensity. Due to the almost complete lack of copulation at the pond, the territory of patrolling males cannot be regarded as the mating place. Therefore the purpose of long lasting patrol flight and defence of a territory has to be scrutinized in a new context.

Zusammenfassung

Ganztägige Flugprotokolle an einem Teich im spanischen Mittelmeergebiet ermöglichten eine Analyse des zeitlichen Ablaufs von Reproduktions- und Jagdverhalten, wobei zwischen (1) Patrouillenflug, (2) Flug zwischen Phasen der Eiablage und (3) Jagdflug unterschieden wurde. Alle drei Flugtypen konnten über den gesamten Tagesverlauf zwischen Morgengrauen und Nachteinbruch auch bei sehr geringer Lichtintensität festgestellt werden. Patrouillierende Männchen flogen am Abend bis zu einer Beleuchtungsstärke von 3 lx. Im Tagesverlauf ließen sich beim Patrouillenflug drei Aktivitätsphasen unterscheiden, die hinsichtlich des Einflusses von Temperatur und Beleuchtungsstärke diskutiert werden. Die Territorien patrouillierender Männchen können nicht als Rendezvousplätze aufgefaßt werden, denn Paarung am Teich fand nur ausnahmsweise statt. Die Bedeutung von langanhaltendem Patrouillenflug und von Territoriumverteidigung muß daher neu hinterfragt werden.

Einleitung

Die meisten Lebensäußerungen von Libellenimagines, wie Ernährung, Thermoregulation, Patrouille, Paarung, Eiablage und Schlaf, unterliegen einem diurnalen Rhythmus. Die Erforschung der artspezifischen Aktivitätsmuster kann dazu beitragen, aspektweise die Biologie der Arten zu erhellen. *Anax imperator* bietet sich für quantitative Untersuchungen seiner tageszeitlichen Aktivitäten an, denn er gehört aufgrund seiner Größe, Färbung und langandauernden und uferorientierten Flugweise zu den auffälligsten Insekten und ist am Gewässer nicht zu übersehen. Immerhin ist durch Beobachtungen in Mitteleuropa und England bereits bekannt, daß *A. imperator* bei Sonnenschein „vom frühen Morgen bis gegen Abend“ am Wasser fliegt (ROBERT 1959) und dort die Männchen ihre größte Abundanz und Aktivität in der Mittagszeit zeigen (MOORE 1953, CORBET 1957). Ebenfalls überwiegend in der Mittagszeit findet die Eiablage statt (HILFERT & RÜPPELL 1997). Darüber hinaus wurde beschrieben, daß die Art noch in der Abenddämmerung flugaktiv sein kann, um nach Nahrung zu jagen (LUCAS 1900, LONGFIELD 1949, CORBET 1957, 1962, PETERS 1987).

Im Zufließbereich eines Stausees in Nordost-Spanien konnte ich in der ersten Julihälfte 1992 wiederholt beobachten, daß Männchen die Abenddämmerung bis zum Einbruch der Dunkelheit zur Verteidigung von Uferterritorien nutzen. Mein Vorhaben, das Phänomen des abendlichen Patrouillenfluges quantitativ zu belegen, scheiterte zunächst an den drastischen Wasserstandsschwankungen des Biotops. Auf einem nahegelegenen Golfplatz fand ich jedoch einen Teich mit konstanter Wasserführung, an dem *A. imperator* in hoher Abundanz flog. Von den hier realisierten Untersuchungen, die auf alle tagesperiodischen Flugaktivitäten zu verschiedenen Jahreszeiten ausgerichtet waren, wird im folgenden berichtet. Weitere Angaben zur Verbreitung, Häufigkeit und Phänologie der Art im Untersuchungsraum sind in einer früheren Arbeit nachzulesen (JÖDICKE 1996).

Das Untersuchungsgewässer

Sämtliche Beobachtungen stammen von einem Folienteich, der 1991 - also im Jahr vor Beginn der Untersuchung - auf einem Golfplatz neu angelegt worden war. Das Gelände - 0°55'30"E; 41°02'30"N - lag südwestlich von Mont-roig del Camp zwischen der Stadt Tarragona und dem Ebro-Delta in Katalonien/Nordost-Spanien und wies - bei einer Höhe von ca. 120 m üNN - eine Entfernung von 4 km zur Mittelmeerküste auf. Die Uferlinie des Teiches hatte eine Länge von 255 m. Seine Form wurde durch eine engere sowie zwei weit geschwungene Buchten bestimmt. Im Jahr der Neuanlage

waren einige *Typha*-Pflanzen eingebracht worden, die sich in den Jahren der Untersuchung bereits zu kräftigen Horsten entwickelt hatten. Die unmittelbare Umgebung bestand aus Rasenflächen, in die lückige Pinienbestände eingestreut waren. Außerhalb des Golfplatzes herrschte niedrige Macchie vor.

Material und Methode

In den Jahren 1992 und 1993 wurde an mehreren Tagen die Flugaktivität von *Anax imperator* am Teich und in seiner unmittelbaren Umgebung registriert. Dabei wurden überwiegend patrouillierende Männchen und eierlegende Weibchen am Wasser erfaßt, Nahrungsflüge beider Geschlechter nur in dem Umfang, wie diese sich auf das kontrollierte Gebiet erstreckten. Basierend auf der Ortszeit, die der mitteleuropäischen Zeit (September/Oktober) bzw. Sommerzeit (Mai/Juni) entsprach, habe ich im Viertelstundenrhythmus die jeweilige Beleuchtungsstärke und Lufttemperatur gemessen und die patrouillierenden Männchen gezählt. Die Zählung beschränkte sich 1992 auf die strukturreiche Bucht mit einer Uferlänge von 100 m, während ich 1993 das gesamte Gewässer durch einen Rundgang taxierte. Die Zeit zwischen den Messungen und Zählungen wurde für die Erfassung anwesender Weibchen und von Individuen beim Jagdflug genutzt.

Die Beleuchtungsstärke ermittelte ich behelfsmäßig mit einer Kleinbildkamera, die bei mittenbetonter Messung über ein 35-mm-Weitwinkelobjektiv senkrecht zum Himmel ausgerichtet war. Bei Dunkelheit ermöglichte eine Sucherbeleuchtung das Ablesen der Messung. Der ermittelte Lichtwert, ein Index für das Verhältnis von Filmempfindlichkeit, Belichtungszeit und Blende, wurde nach KÜBLER (1968) in Lux umgerechnet. Das angewandte Meßverfahren führte bei hohen Beleuchtungsstärken oberhalb 20 000 lx zu offensichtlichen Fehlern, da z.B. gelegentliche Wolken aufgrund ihrer starken Reflexion zu höheren Werten führten als unbewölktetes Himmelsblau. Die Messungen wurden daher im wesentlichen auf die Dämmerungsphasen am Morgen und Abend beschränkt.

Im Schatten meiner Sitzfläche habe ich ca. 30 cm oberhalb des Bodens die Temperatur gemessen. Kontrollmessungen der Temperatur im unmittelbaren Flugbereich patrouillierender Männchen führten zu keinen signifikanten Abweichungen. Hinweise auf die Zeiten von Sonnenauf- und -untergang entnahm ich einer Tageszeitung. Da sich diese Angaben auf Barcelona bezogen, nahm ich eine Korrektur um +4 min auf die gegebenen geographischen Koordinaten vor; anhand der korrigierten Werte erfolgte eine Umrechnung in Solarzeit.

Für das beschriebene Erfassungsprogramm wurden nur Schönwettertage ausgesucht, die möglichst bewölkungs- und windarm waren. Tabelle 1 zeigt die Untersuchungstermine.

Tab. 1: Überblick über die Untersuchungszeiten. - View of the time of investigation.

Datum	Dauer [h]	Tageszeit
29.IX.1992	2	vom frühen Abend bis zur Dunkelheit
1.X.1992	9	vom Vormittag bis zur Dunkelheit
2.X.1992	4	von der Dunkelheit bis zum Vormittag
30.V.1993	16	ganztäglich
17.VI.1993	3	vom frühen Abend bis zur Dunkelheit
18.VI.1993	3	von der Dunkelheit bis zum Vormittag
24.VI.1993	16	ganztäglich

Ergebnisse

Patrouillenflug

Patrouillenflug wird hier ausschließlich als Verhalten geschlechtsreifer Männchen verstanden, die eine Zeitlang ein Territorium besetzen und dieses fliegend kontrollieren. Territorien von *Anax imperator* können als dreidimensionaler Abschnitt der Uferzone beschrieben werden. Die Männchen zeigten in ihrem Territorium einen charakteristischen Flugstil: In 0,5 bis 1,5 m Höhe flogen sie kontinuierlich hin und her. Richtungswechsel beschränkten sich im wesentlichen auf die Territoriumsgrenzen, nur selten erfolgten sie spontan innerhalb des Territoriums. Der Vorwärtsflug wurde gelegentlich durch Schwirrflug ohne Ortsbewegung, einem „auf-der-Stelle-Stehen“, unterbrochen. Dabei neigten manche Individuen häufiger zum Schwirrflug als andere. Auch steigerte Wind die Bereitschaft zu schwirren. Bei allen Flugbewegungen blieb das Abdomen in der artspezifischen Weise leicht gekrümmt.

Die längste ununterbrochene Patrouille eines Männchens dauerte 171 min. Das bei geringer Männchendichte hinreichend identifizierbare Individuum besetzte am 2. Oktober 1992 sein Territorium 1 min vor Sonnenaufgang und flog erst im Verlauf des Vormittags ab. Wie andere Männchen auch, verzehrte dieses Tier während der Patrouille ab und zu kleine Fluginsekten.

Die Größe der Territorien war unterschiedlich. Besonders weiträumige Territorien gab es nur an strukturarmen Uferabschnitten bei gleichzeitig geringer Männchendichte. So pendelte ein Männchen an einer ca. 28 m langen Uferlinie mit nur spärlicher emerser Vegetation. Das kleinste kontinuierlich genutzte Territorium war eine seichte, allseitig von *Typha* umwachsene Wasserzunge mit einer Ausdehnung von ca. 3 x 4,5 m. Mehrfach wurde beobachtet, daß sich während der Patrouille die Territoriumsgrenzen kontinuierlich verschieben konnten. Auf diese Weise verlagerten manche Männchen ihren Flugort, wenn Konkurrenzdruck von den Nachbarterritorien her fehlte.

Patrouillierende Männchen waren gegenüber männlichen Artgenossen aggressiv. Bei Begegnungen an der Territoriumsgrenze und bei Kontakt mit neu am Gewässer einfliegenden Männchen kam es regelmäßig zu Angriffen und Luftkämpfen oder pfeilschnellen Verfolgungsflügen, die manchmal weit vom Teich wegführten und von denen oft nur einer der Kontrahenten ans Wasser zurückkam. Auf Eierlegende Weibchen erfolgten keine Reaktionen, fliegende Weibchen wurden jedoch angefliegen. Deren Abwehrverhalten (s.u.) verhinderte stets die Tandembildung. Obwohl während der meisten Zählintervalle Weibchen am Teich präsent waren, konnte ich insgesamt nur zwei Tandembildungen am Teich registrieren, von denen nur eine bis zum Paarungsrad führte. Der abgebrochene Kopulationsversuch mit sich heftig wehrendem Weibchen wurde 1 h nach solarem Mittag am 30. Mai 1993 beobachtet, der erfolgreiche 25 min vor Sonnenuntergang am 1. Oktober 1992.

An allen Untersuchungstagen erstreckte sich der Patrouillenflug nicht nur auf die Tageszeit mit starker Sonneneinstrahlung, sondern auch auf die Dämmerungsphasen am frühen Morgen und späten Abend. Patrouillenaktivitäten vor Sonnenaufgang und nach Sonnenuntergang erwiesen sich als regelmäßiges Phänomen (Abb. 1-3). In der Abenddämmerung war die Männchendichte besonders hoch. Demgegenüber war die Dichte patrouillierender Männchen während der Morgendämmerung viel kleiner: Am 30. Mai 1993 waren maximal zwei Männchen gleichzeitig anwesend, am 18. Juni 1993 vier, am 24. Juni 1993 nur eines und am 2. Oktober 1992 drei.

Nach dem Dämmerungsflug am frühen Morgen brach während des frühen Vormittags die Patrouillenaktivität in der Regel ab (Abb. 1, 2). Nur am 2. Oktober 1992 flog ein einzelnes Männchen kontinuierlich von Sonnenaufgang bis in den Vormittag hinein (s.o., Abb. 3).

Im Verlauf des Vormittags bei zunehmender Sonneneinstrahlung baute sich die Abundanz der Männchen rasch auf und hielt sich über mehrere

Stunden auf einem hohen Plateau, dessen zeitlicher Mittelwert mit dem solaren Mittag übereinfiel. Mit sinkender Intensität der Sonne am Nachmittag ging die Abundanz zurück. Während des Sonnenscheinfluges wurden stets Beleuchtungsstärken von mindestens 15 000 lx gemessen. Der bei der Feldarbeit gewonnene Eindruck, daß während der intensivsten Sonneneinstrahlung am Mittag die Flugaktivitäten merklich eingeschränkt wurden, kommt in den Abundanzkurven nur andeutungsweise zum Ausdruck; der Abundanzeinbruch am Mittag des 30. Mai 1993 zeigt eine Reaktion auf aufkommenden Wind in Verbindung mit Regen (Abb. 1).

Während des späten Nachmittags patrouillierten nur noch einzelne Männchen. In einigen Zeitrastern setzte der Patrouillenflug völlig aus (Abb. 1, 3). In dieser Phase war häufig zu beobachten, daß Männchen ihre Patrouille unterbrachen und sich im Territorium an *Typha* absetzten. Vereinzelt blieben die Tiere hier sitzen, bis der Dämmerungsflug einsetzte.

Tab. 2: Früheste Nachweise patrouillierender Männchen von *Anax imperator*. - Earliest records of patrolling males of *Anax imperator*. SA: Sonnenaufgang - sunrise.

Zeit vor SA [min]	Datum	Temperatur [°C]	Lichtstärke [lx]
14	30.V.1993	13,8	50
12	18.VI.1993	14,5	50
14	24.VI.1993	14,7	50
9	2.X.1992	16,3	18

Tab. 3: Späteste Nachweise patrouillierender Männchen von *Anax imperator*. - Latest records of patrolling males of *Anax imperator*. SU: Sonnenuntergang - sunset.

Zeit nach SU [min]	Datum	Temperatur [°C]	Lichtstärke [lx]
23	30.V.1993	18,3	6
25	17.VI.1993	16,5	3
25	24.VI.1993	15,6	3
17	29.IX.1993	18,2	4
15	1.X.1992	18,1	6

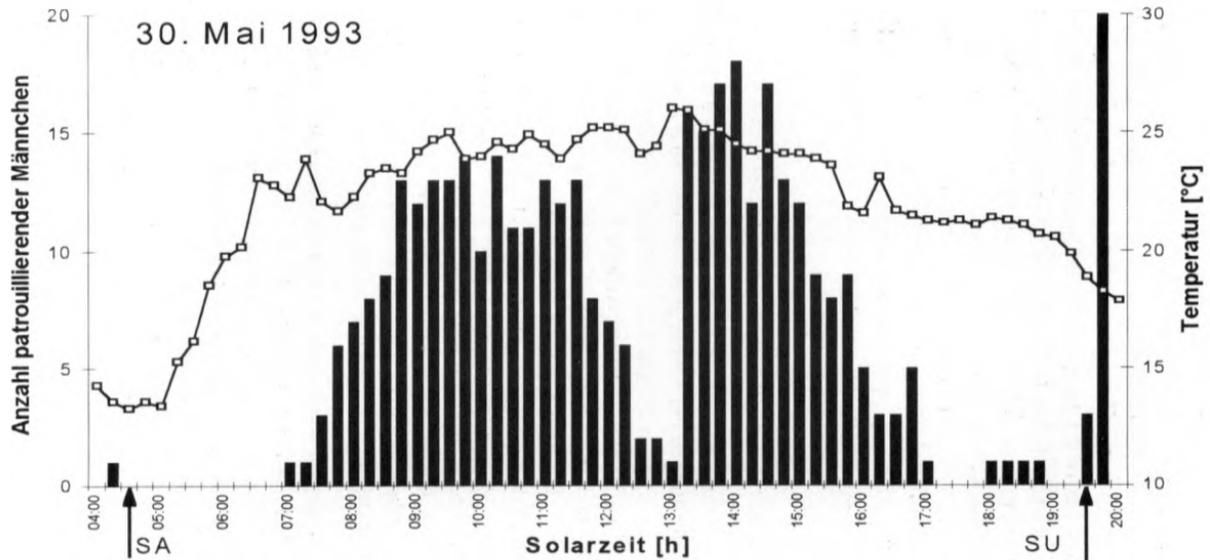


Abb. 1: Tageszeitliche Häufigkeit patrouillierender Männchen von *Anax imperator* am Untersuchungsgewässer und Temperaturkurve an einem Frühjhrstag. Während der Mittagszeit kamen Wind und Regenwolken auf. Die Zahl anwesender Männchen ging dabei deutlich zurück. SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang. - Diel abundance of patrolling males of *Anax imperator* at the pond, and temperature on a day in spring. At noon, the weather was windy and cloudy, and during this time the abundance of males conspicuously declined. SA = sunrise, SU = sunset.

Das Maximum der Flugaktivität geschlechtsreifer Männchen am Morgen und Abend fiel stets in die Dämmerungsphase zwischen 80-500 lx. Bei Beleuchtungsstärken unterhalb 100 lx veränderte sich der Flugstil patrouillierender Männchen: Sie flogen am frühen Morgen und späten Abend tiefer, in einer Höhe von 0,05-0,5 m über dem Wasserspiegel, und reagierten mit weniger Aggression bei Begegnungen mit anderen Männchen. In der Dämmerung wurde kein Schwirrfly mehr beobachtet. Die frühesten, besonders aber die spätesten Tiere patrouillierten bei noch größerer Dunkelheit (Tab. 2 und 3). Bei Lichtverhältnissen unter 50 lx war es nicht mehr möglich, die Tiere direkt zu sehen, doch war ihr Spiegelbild auf der reflektierenden Wasseroberfläche zu erkennen. Unter 5 lx waren keine Sichtmöglichkeiten mehr gegeben. Ich konnte jedoch das jeweils letzte Männchen am 17. und 24. Juni 1993 sowie am 29. September 1992 an mir vorbei vom Wasser wegfliegen hören.

Flug der Weibchen zwischen Phasen der Eiablage

Eierlegende Weibchen zeigten am Teich ein charakteristisches Flugverhalten. Bei Unterbrechungen der Eiablage erhoben sie sich zunächst rasch in eine Höhe von ca. 2 m und wechselten an eine andere Uferpartie. Hier hielten sie sich, oft mit leicht angehobenem Abdomen, im Schwirrfly auf einer Stelle, meistens in einer Höhe von 0,5 bis 1,5 m über geeignetem, flottierendem Substrat, das in der Übergangszone vom wasserwärtigen Röhrichtrand zum freien Wasser bevorzugt wurde. Bevor sich ein Weibchen zur Eiablage niederließ, vollzog es wiederholt wippende Auf- und Abflugbewegungen, die teilweise mit Flugschnörkeln und -taumeln verbunden waren, Manöver, die vielleicht einem Test auf lauernde Frösche dienten. Wenn schließlich die Landung auf dem Substrat erfolgte, begann das Weibchen unmittelbar, mit gekrümmtem Abdomen nach geeigneten Eiablagestellen zu tasten.

Auf nahende Männchen reagierten am Wasser fliegende Weibchen stets mit Abwehrverhalten. Meistens bewirkte bereits ein Abwärtskrümmen des Abdomens ein Erlöschen des Interesses der Männchen. Hartnäckige Annäherungen lösten eine abwärts - manchmal auch aufwärts - gerichtete Flucht in engen Flugspiralen aus. Dieses Manöver erwies sich als äußerst erfolgreich, denn es kam in seiner Folge nie zu Tandembildungen. Während der Eiablagepausen konnte ich sehr selten das Ergreifen kleiner Fluginsekten beobachten.

Wegen der Schwierigkeit, eierlegende Weibchen vollständig zu erfassen, konnte ich tagesperiodische Aspekte der Oviposition nicht quantitativ dar-

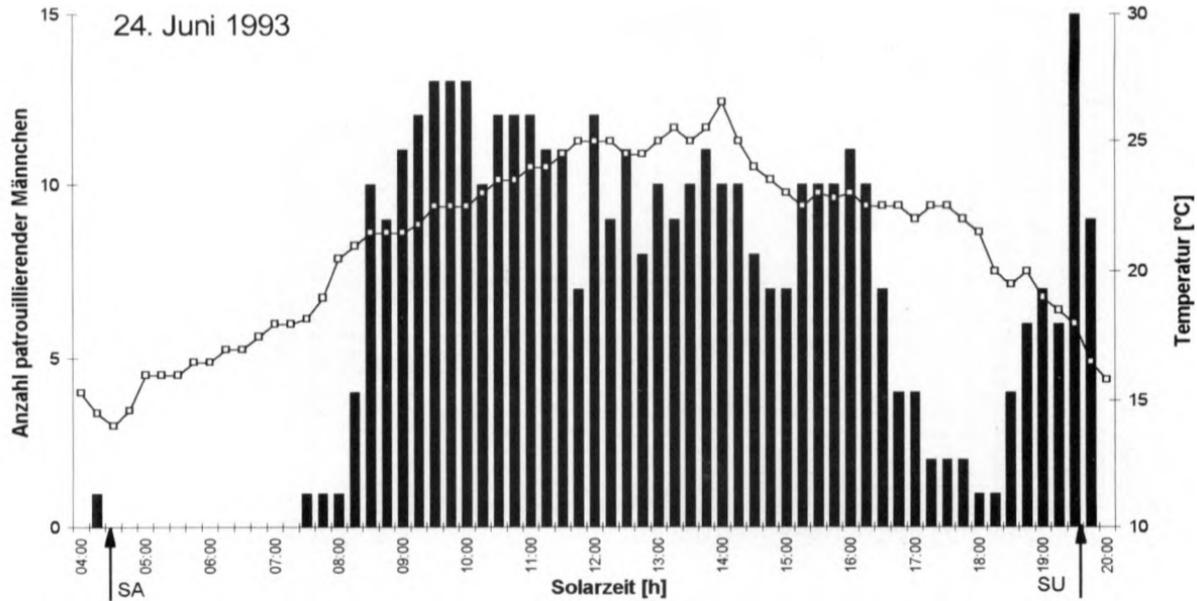


Abb. 2: Tageszeitliche Häufigkeit patrouillierender Männchen von *Anax imperator* am Untersuchungsgewässer und Temperaturkurve an einem Frühsommertag. SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang. - Diel abundance of patrolling males of *Anax imperator* at the pond, and temperature on a day in early summer. SA = sunrise, SU = sunset.

stellen. Die meisten Weibchen waren in den Mittags- und frühen Nachmittagsstunden anwesend; das zeigte sich an allen Untersuchungstagen. Maximal konnten so am 30. Mai 1993 einmal fünf, ein anderes Mal sieben gleichzeitig Eierlegende Weibchen gezählt werden. Einzelne Weibchen nutzten sogar die Dämmerungsphasen am Morgen und Abend (Tab. 4), doch waren das keine regelmäßigen Ereignisse. An anderen Tagen hatten nämlich die jeweils spätesten Weibchen 23 min (1. Oktober 1992) bzw. 15 min (30. Mai 1993) vor Sonnenuntergang ihre Aktivitäten eingestellt und waren bei 2 500 lx bzw. 1 500 lx abgeflogen. Bei Zusammenfassung aller Tagesprotokolle ergibt sich, daß der gesamte Tagesverlauf, beginnend vor Sonnenaufgang und endend nach Sonnenuntergang, zur Eiablage genutzt wurde.

Tab. 4: Extrem frühe und späte Eiablagen im Tagesverlauf bei *Anax imperator*. - Extremely early and late ovipositions of *Anax imperator*. SA: Sonnenaufgang - sunrise; SU: Sonnenuntergang - sunset.

Zeit vor SA [min]	Zeit nach SU [min]	Datum	Temperatur [°C]	Lichtstärke [lx]
-	17	17.VI.1993	18,5	12
10	-	18.VI.1993	14,5	60
-	14	24.VI.1993	16,5	115

Jagdflug

Auch am Teich, besonders aber in seiner unmittelbaren Umgebung, wurden während der Untersuchung immer wieder Tiere beobachtet, die der Jagd nachgingen. Typisches Verhalten war ein ruhiger Flug, der immer wieder durch Fangmanöver unterbrochen wurde, bei denen die Tiere ihre ursprüngliche Flugbahn mit einem Flugschnörkel verließen. Die Häufigkeit solcher Fangmanöver an bestimmten Stellen machte klar, daß die Verfügbarkeit von Nahrungsinsekten über den jeweils präferierten Flugort und die Flughöhe entschied. Bei lokal hoher Beutekonzentration wurden die Flugbahnen sehr unruhig. Jagende Individuen flogen sowohl dicht über dem Golfplatzrasen als auch in erheblicher Höhe deutlich über den Baumspitzen. Beim Jagdflug sah und fing ich Tiere beiderlei Geschlechts, teilweise auch unausgefärbte Individuen. Nie gab es territoriale, aggressive oder sexuell stimulierte Akte oder einen Bezug zum Teich, der über dort fliegende Beuteorganismen hinausging.

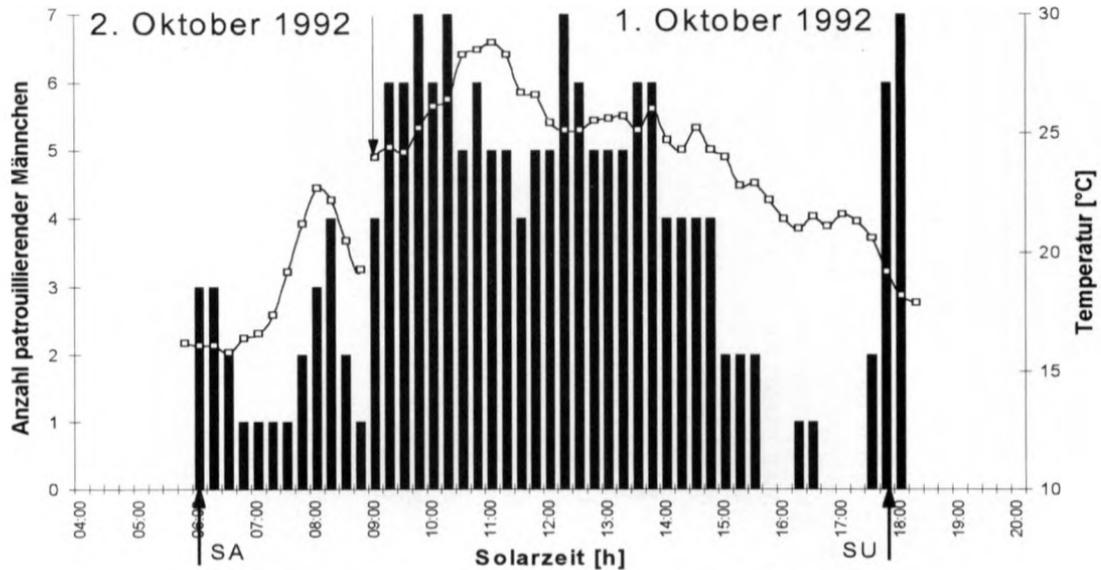


Abb. 3: Tageszeitliche Häufigkeit patrouillierender Männchen von *Anax imperator* an einem Uferabschnitt des Untersuchungsgewässers und Temperaturkurve an einem Herbsttag. Die Beobachtung begann am 1. Oktober um 09:00 Uhr (↑) und wurden für die Morgenstunden am Folgetag fortgesetzt. SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang. - Diel abundance of patrolling males of *Anax imperator* at the pond, and temperature on a day in autumn. The observation started at 09:00 a.m. on 1 October (↑), and was continued during the early morning hours of the following day. SA = sunrise, SU = sunset.

Über das tageszeitliche Muster des Jagdflugs konnte ich wegen meiner Bindung an den Teich keine quantitativen Fakten zusammenstellen. Die meisten Individuen sah ich jedoch am frühen Abend in der Phase zwischen schwindender Sonne und einsetzender Dämmerung, in einer Zeit also, in der die Patrouillenaktivitäten am Teich sehr niedrig waren. Auch in den Dämmerungsphasen am Morgen und Abend konnte Jagdflug beobachtet werden. So stellte ich am 30. Mai 1993 das früheste jagende Tier 14 min vor Sonnenaufgang fest, bei 13,6 °C und 50 lx. Am Abend desselben Tages dauerte die Jagdphase bis 22 min nach Sonnenuntergang. Zu diesem Zeitpunkt herrschten 18,5 °C und 25 lx.

Am Teich waren mehrfach Übergänge zwischen Patrouillenflug und Jagdflug festzustellen. Das betraf vor allem solche Männchen, die während der heißesten Mittagsstunden oder am späten Nachmittag nicht von Konkurrenten vom Teich vertrieben wurden und deren Patrouillenbereitschaft offensichtlich nachließ. Diese Tiere dehnten ihre Pendel- und insbesondere auch Schwirrflüge zunehmend auf die an den Teich angrenzenden Landpartien aus, um schließlich ganz abzufliegen. Es gab andererseits Männchen, die jagend am Teich eintrafen und hier noch weiterjagten, dabei aber zunehmend ruhiger wurden und schließlich ein Territorium besetzten. Diese Konstellation beobachtete ich vor allem in der Stunde nach Sonnenaufgang und vor Sonnenuntergang.

Diskussion

Anax imperator fliegt im gesamten Tagesverlauf, beginnend im ersten Morgengrauen und endend bei Nachteinbruch - das ist der überraschende Befund der Untersuchung. Zumindest unter den mediterranen Lebensverhältnissen gehört dieses Aktivitätsmuster offenbar zum regelhaften Verhalten der Art. CORBET (1962) grenzte solche Morgendämmerungsflieger („eocrepuscular fliers“) von denjenigen Arten ab, die nur während der Abenddämmerung fliegen („crepuscular fliers“).

Eine neue Erkenntnis ist auch, daß *A. imperator* die Dämmerungsphasen nicht nur zu Nahrungsflügen nutzt, sondern auch zu Patrouillenflug und Eiablage. Parallelen zu diesem Phänomen bei europäischen Arten sind rar; sie betreffen ausschließlich solche Arten, die wie *A. imperator* Dauerpatrouillierer sind: So dehnen *Boyeria irene* (MILLER & MILLER 1985), *Calliaeschna microstigma* (OTT 1989) und *Anax parthenope* (JÖDICKE 1996, K. STERNBERG pers. Mitt.) ihre sexuellen Aktivitäten bis in die Abenddämmerung aus, ebenso *Aeshna mixta* (OTT 1987), die auch im Morgengrauen (MILLER & MILLER 1985, JÖDICKE 1993) patrouilliert. Zu diesen Aeshniden

gesellt sich noch die Corduliide *Somatochlora metallica*. Weibchen dieser Art legen nach GEEST (1905) oft bei „schon völliger Dunkelheit“ ab (zit. nach WESENBERG-LUND 1913). Im Gegensatz zu diesen Nachweisen von Fortpflanzungsverhalten während der Dämmerung sind Hinweise auf abendlichen Nahrungsflug im Schrifttum relativ häufig (z.B. MÜLLER 1993); dieser Aspekt soll hier zunächst nicht weiter vertieft werden.

Das langanhaltende Aktivitätsmuster von *A. imperator* wird in der vorliegenden Arbeit für den Aspekt des Patrouillenfluges quantitativ dargestellt. Obwohl grundsätzlich zu allen Tageszeiten außerhalb der nächtlichen Dunkelheit Männchen anwesend sein können, läßt sich doch eine deutliche Periodizität der Aktivitäten erkennen: Die 1. Periode ist nur schwach ausgeprägt und beschränkt sich auf die Phase der Morgendämmerung. Die 2. Periode erstreckt sich über den langen Tagesabschnitt mit intensiver Sonnenstrahlung und könnte daher als Hauptperiode bezeichnet werden. Die 3. Periode findet während der Abenddämmerung statt. Ob diese Perioden einer endogenen Rhythmik folgen, ist ohne gezielte Versuche nicht zu beantworten. Die gleichzeitig protokollierten Temperatur- und Beleuchtungsverhältnisse lassen allerdings eine Diskussion möglicher exogener Auslöser zu.

CORBET (1962) vermutete im täglichen Temperaturgang den wichtigsten Einfluß auf das Aktivitätsmuster adulter Libellen. Auch LUTZ & PITTMAN (1970) kamen zu dem Schluß, daß Libellenaktivitäten einem Faktorengefüge aus Tageszeit, Lichtintensität und Temperatur unterliegen, wobei die Temperatur eine dominierende Rolle spielt. Ganz in diesem Sinne haben HILFERT & RÜPPELL (1997) den Beginn der täglichen Patrouillenaktivität von *A. imperator* vor dem Hintergrund ausreichender Lufttemperaturen diskutiert: In Norddeutschland ermittelten sie eine Schwellentemperatur von 16,3 °C, in Südfrankreich von 19,8 °C.

Die eigenen Befunde lassen eher Zweifel an der Dominanz des Temperatureinflusses aufkommen. Mit dem Verlauf der tagesperiodischen Kurve der Lufttemperatur kann das Aktivitätsmuster nämlich nicht gedeutet werden. Insbesondere das Erscheinen patrouillierender Männchen in der Morgendämmerung geht mit den niedrigsten Tagestemperaturen überhaupt einher. Die ermittelte Mindesttemperatur, bei der *A. imperator* an den Untersuchungstagen patrouillierte, betrug 13,3 °C. Der Abflug bei solchen Verhältnissen ist nur denkbar nach entsprechendem Aufheizen der Körpertemperatur durch Flügelvibrieren (vgl. CORBET 1957, POND 1973, MAY 1979, MILLER 1987, HEINRICH 1993, STERNBERG 1996). Der abendliche Aktivitätsgipfel ist charakterisiert durch fallende Temperaturen. Es ist wahrscheinlich, daß die Tiere in dieser Phase durch vorausgegangenen Nah-

rungsflug eine ausreichend hohe Thoraxtemperatur aufweisen und damit weitgehend unabhängig von der Lufttemperatur sind.

Da HILFERT & RÜPPELL (1997) nicht während der Dämmerungen beobachtet haben, sind die von ihnen ermittelten Schwellentemperaturen nur mit den Verhältnissen vergleichbar, die ich zu Beginn der 2. Aktivitätsperiode - also bei intensiver Sonnenstrahlung - gemessen habe. Abbildung 3 macht deutlich, daß der Beginn dieser Periode wegen nahtloser Übergänge von der Aktivitätsperiode am frühen Morgen nicht leicht zu definieren ist. Ich möchte mich daher auf den Zeitpunkt festlegen, ab dem mindestens zwei Männchen kontinuierlich anwesend waren: Dabei herrschten Temperaturen von 21,0 °C (24. Juni 1993) und 21,2 °C (2. Oktober 1992), aber auch von 23,9 °C (30. Mai 1993). Trotz einer gewissen Übereinstimmung mit der von HILFERT & RÜPPELL (1997) angegebenen Größenordnung (s.o.) erscheint zweifelhaft, ob es sich bei diesen Temperaturen tatsächlich um Schwellenwerte handelt. Abbildung 2 zeigt vielmehr, daß die zu Beginn der 2. Aktivitätsperiode gemessene Temperatur bereits deutlich früher erreicht war. Weitere Zweifel an der Bedeutung der Temperatur als Aktivität auslösender Faktor kommen bei Betrachtung der Wetterverschlechterung am Mittag des 30. Mai 1993: Obwohl die Temperatur weitgehend konstant hoch blieb, waren nahezu alle Männchen verschwunden. Erst bei wiederkehrendem Sonnenschein stellten sie sich wieder am Wasser ein. Vermutlich reagieren die Tiere bei Bewölkung auf die Veränderung der Polarisationsverhältnisse über dem Wasserspiegel: Das Gewässer wird bei fehlender Sonneneinstrahlung nicht mehr als geeignetes Habitat erkannt (WILDERMUTH 1997, K. STERNBERG pers. Mitt.).

In der heißesten Zeit, ein bis zwei Stunden vor bzw. nach dem solaren Mittag, wurden maximale Lufttemperaturen von 26,0 bis 28,8 °C gemessen. Solche Verhältnisse stellen offenbar noch kein oberes Limit für Patrouillenflug dar. Die Zahl anwesender Männchen nahm nämlich nur unwesentlich ab, auch wenn die individuelle Flugdauer jetzt vermutlich kürzer war; dieser Eindruck konnte mangels Markierung jedoch nicht quantifiziert werden. Das Phänomen eingelegter Ruhephasen während der Mittagszeit belegen UTZERI & GIANANDREA (1989) mit ihrer Beobachtung, daß sich *A. imperator* passiv an Schattenplätzen aufhält, wenn es sehr heiß („terribly hot“) ist. Demnach scheint sich die 2. Aktivitätsperiode im Hochsommer in zwei getrennte Schübe - einen am Vormittag, den anderen am Nachmittag - aufspalten zu können. Eigene, nicht näher protokollierte Beobachtungen an heißen Tagen mit Mittagstemperaturen oberhalb 30 °C bestätigen diese An-

nahme. Unter mitteleuropäischen Verhältnissen dürfte dieser Effekt allerdings eine eher unbedeutende Rolle spielen.

Offenbar korreliert das Aktivitätsmuster von *A. imperator* in besonderer Weise mit den Lichtverhältnissen. Exogener Auslöser für die Patrouillenaktivitäten während der ersten Phase bei Sonnenaufgang ist zweifellos nicht die Temperatur, da an allen Beobachtungstagen genau in dieser Phase die niedrigsten Werte gemessen wurden. Entscheidender Auslöser wird hier vermutlich die zunehmende Beleuchtungsstärke sein. Da das früheste Männchen bereits bei 18 lx mit dem Patrouillenflug begann, muß das Aufwärmen des Thorax durch Flügelvibriieren noch früher eingesetzt haben. An den Tagen mit kälteren Morgentemperaturen (vgl. Tab. 2) dauerte die Aufwärmphase offenbar länger, denn der Patrouillenflug begann erst bei 50 lx. Bei Lichtverhältnissen von 1 000 lx bis 4 000 lx stellten die Männchen ihren Patrouillenflug in der Regel ein. Die geringe Männchendichte am Wasser könnte darauf zurückzuführen sein, daß das Gros der Tiere während dieser Zeit dem Jagdflug nachgeht. In diese Richtung deuten die eigenen Befunde, doch fehlen weitergehende Erkenntnisse. Es ist auch denkbar, daß die kräftezehrenden Aktivitäten beim Aufwärmen und Patrouillenflug am frühen Morgen nur von besonders kräftigen und motivierten Individuen bewältigt werden können.

Beim Dämmerungsflug am Abend nutzt *A. imperator* noch niedrigere Beleuchtungsstärken als morgens. Das optische Auflösungsvermögen der Art stößt vermutlich bei einer Lichtintensität unterhalb 10 lx rasch an seine Grenze. Externer Auslöser für den abendlichen Dämmerungsflug wird vermutlich die abnehmende Beleuchtungsstärke sein. In der Dämmerungsphase zwischen 4 000 lx und 1 000 lx steigt die Dichte patrouillierender Männchen deutlich. Bei einer Beleuchtungsstärke zwischen 500 lx und 80 lx hat es den Anschein, als würden sich noch einmal alle geschlechtsreifen Akteure des Tages am Gewässer einstellen. Dieses Spektakel dauert einige Minuten, und nur einzelne Tiere patrouillieren bis zur Dunkelheit.

Im Gegensatz zum Dämmerungsflug scheint für die Hauptaktivitätsperiode direkter Sonnenschein eine wichtige Voraussetzung zu sein. Trotz der behelfsmäßigen Lichtmessungen zeichnet sich bei allen Protokollen eine Beleuchtungsstärke oberhalb 15 000 lx als Optimum für Flugaktivitäten ab, da bei diesen Verhältnissen die meisten Männchen den Teich frequentierten. Bei Werten unterhalb 15 000 tauchten sowohl am Vormittag als auch am Nachmittag nur einzelne Individuen zum „Sonnenscheinflug“ auf. Völlig offen ist allerdings, ob *A. imperator* dabei tatsächlich auf die Beleuchtungsstärke reagiert. Denkbar sind auch andere Stimuli, z.B. der mit der Sonnen-

einstrahlung verbundene Wärmeeffekt oder der Sonnenstand. Besonders wichtig sind vermutlich die Reflexionsverhältnisse von polarisiertem Licht am Wasserspiegel, die unmittelbar durch die Sonneneinstrahlung beeinflusst werden. WILDERMUTH (1997) hat gezeigt, daß Libellen Wasserflächen am reflektierten polarisiertem Licht erkennen. Auch außerhalb der Versuchstage fand ich immer wieder bestätigt, daß Flugaktivitäten in enger Abhängigkeit von direkter Sonneneinstrahlung stehen. Bereits MOORE (1953) wies auf die unmittelbare Abhängigkeit des Fluges von direktem Sonnenschein hin. Das gilt offenbar für alle tagaktiven terrestrischen Arthropoden (PARRY 1951).

Zusammenfassend ist davon auszugehen, daß der Patrouillenflug *A. imperator* nicht allein und auch nicht überwiegend durch die Lufttemperatur kontrolliert wird. Vielmehr muß den Lichtverhältnissen ein wichtiger Einfluß zugeschrieben werden. Die Lichtverhältnisse stehen zweifellos mit der Temperatur in Wechselwirkung, denn diese setzt für die Thermoregulation der Art physiologische Grenzbereiche. Im weiten Temperaturspektrum zwischen ca. 13 °C und 30 °C scheint jedoch kein physiologisches Limit gesetzt zu sein.

Weibchen bei der Eiablage zeigen nicht die dreigeteilte Periodizität der patrouillierenden Männchen. Gleichwohl können auch sie beide Dämmerungsphasen nutzen. Es ist daher anzunehmen, daß das Morgengrauen auch die Weibchen zur Flugaktivität stimuliert. Bei ausreichenden Temperaturen, nach meinen Aufzeichnungen mindestens 14,5 °C, kann sich die Eiablage kontinuierlich bis in die Abenddämmerung erstrecken. Eine Aktivitätssteigerung bei Sonnenuntergang ist, im Vergleich zu den Männchen, nicht nachweisbar. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von HILFERT & RÜPPELL (1997) scheinen die meisten Weibchen während der heißesten und lichtintensivsten Mittagszeit der Eiablage nachzugehen. Auch CORBET (1957) wies darauf hin, daß sich die Eiablage bis zum Abend erstrecken kann. Er hatte in England ein Weibchen noch bis zu 100 min vor der spätesten Beobachtung dämmerungsfiegender Individuen eierlegend angetroffen. Zu diesem Zeitpunkt war die Sonne allerdings offensichtlich noch nicht untergegangen.

Meine Beobachtungen am Teich bestätigen die mehrfach berichtete Vorliebe für Nahrungsflüge in den frühen Abendstunden. Dieser Aktivitätsschub könnte durch die um diese Zeit besonders häufig fliegenden Beutetiere gesteuert sein. Jagdflug kann jedoch zu allen Tageszeiten außerhalb der nächtlichen Dunkelheit beobachtet werden. Bei den Nahrungsflügen während der Dämmerungsphasen spielen zunehmende bzw. sinkende Beleuch-

tungsstärken offenbar ebenso eine stimulierende Rolle wie beim Patrouillenflug. Die bei den Männchen beschriebene Verzahnung von Patrouillen- und Jagdflug läßt vermuten, daß die hier diskutierten Beleuchtungsverhältnisse als externe Stimuli grundsätzlich Flugaktivitäten auslösen und die jeweilige Appetenz - Hunger oder Fortpflanzungstrieb - darüber entscheidet, ob das Tier Nahrung jagt oder patrouilliert. Einen nahtlosen Übergang vom Patrouillenflug zum Jagdflug beobachtete auch CORDOBA-AGUILAR (1995) beim abnehmenden Sonnenlicht zwischen Nachmittag und frühem Abend an *Anax walsinghami* in Mexiko.

Im spanischen Mittelmeergebiet ist ein Ausdehnen der Gewässerbesuche auch auf die Dämmerungsphasen offensichtlich ein regelmäßiges Phänomen. Bei allen Stichproben im Frühjahr, Sommer und Herbst waren bei Sonnenaufgang zumindest einzelne Tiere, bei Sonnenuntergang sogar viele Tiere am Wasser. Dieses Phänomen wurde in den nördlicheren Breiten Mitteleuropas und Großbritanniens bisher noch nicht dokumentiert. Lediglich CORBET (1957) berichtete von seiner Untersuchung in England, daß sich in der Dämmerungsphase von Juliabenden wiederholt Individuen am Teich einstellten und hier Nahrung jagten. Von besonderem Interesse ist sein Hinweis, daß es dabei gelegentlich zu aggressiven Aktionen kam. Dieser Umstand könnte als Indiz dafür gedeutet werden, daß die Männchen Übergangsformen zu Patrouillenflug zeigten. Patrouillierende Männchen während der Abenddämmerung wurden indes auf der tropischen Insel Mauritius festgestellt (A. MARTENS pers. Mitt.). In Übereinstimmung mit den spanischen Beobachtungen flogen die Männchen bei schwindendem Licht dicht über dem Wasserspiegel und waren weniger aggressiv.

Eierlegende Weibchen zeigen am Wasser in der Regel keine Bereitschaft zu kopulieren. Die hier geschilderten Abwehrreaktionen gegenüber interessierten Männchen werden grundsätzlich auch von anderen Beobachtern bestätigt (z.B. CORBET 1957, ROBERT 1959, CORBET et al. 1960, HILFERT & RÜPPELL 1997). Abweichungen in Details müßten gezielt durch die Analyse von Filmsequenzen geklärt werden. Die äußerst geringe Kopulationshäufigkeit am Gewässer, die ich in Spanien registriert habe, scheint jedenfalls keine Ausnahme zu sein. Ein Aufruf zum Erfahrungsaustausch über die Kopulationsorte und -zeiten bei *A. imperator* (JÖDICKE 1995) erbrachte interessante Diskussionsbeiträge: Offensichtlich sind Weibchen nur gelegentlich bereit zu kopulieren. Dies passiert wohl eher abseits der Gewässer und nur selten am Ort der Männchenterritorien (K. BUCK, P.S. CORBET, H. VON HAGEN, C. INDEN-LOHMAR pers. Mitt.). Vermutlich machen paarungswillige Weibchen durch einen langsamen und auffallenden Flug auf sich

aufmerksam (G. JURZITZA pers. Mitt.). Wenn demnach das Gewässer, an dem die Männchen patrouillieren und die Weibchen Eier legen, nicht der vornehmliche Paarungsplatz ist, muß der Sinn der langanhaltenden Patrouillenaktivitäten und der Territoriumverteidigung neu hinterfragt werden. Hier unterscheidet sich das Paarungssystem von *A. imperator* jedenfalls erheblich von dem anderer Aeshnidenarten, weil dort, wo die Männchen um ihre Territorien kämpfen, nur geringe Aussichten auf Kopulationen bestehen. Der Vergleich eines in Territorien aufgeteilten Gewässers mit einem Turnierplatz vom Kampfpläuer oder Schneehuhn, wie ihn CONSIGLIO (1976) in Anlehnung an CAMPANELLA & WOLF (1974) auch für *A. imperator* anstellte, geht wegen der offensichtlich andernorts stattfindenden Verpaarungen nach meinen Beobachtungen ins Leere. Um besser zu verstehen, warum sich die Männchen am Gewässer territorial verhalten und hier so anhaltend fliegen, bedarf es noch weiterer Untersuchungen. Dabei wird insbesondere von Interesse sein zu klären, wo und wann die Art überwiegend kopuliert.

Danksagung

Ich danke Franz "Don Corleone" Köppl für seinen Hinweis auf das Untersuchungsgewässer und Paul Mikhelson vom Golf Club „Bonmont Terres Noves“ für die Duldung eines Nichtgolfers auf dem Platz. Meine Frau Monika unterstützte die Untersuchung mit ihrer regen Anteilnahme und unermüdlischen Diskussionsbereitschaft. Philip S. Corbet gab wertvolle Anregungen zur Darstellung des Materials. Christoph Inden-Lohmar, Andreas Martens und Klaus Sternberg brachten wertvolle Diskussionsbeiträge ein und verhalfen dem Manuskript zur Druckreife.

Literatur

- CAMPANELLA, P.J & L.L. WOLF (1974): Temporal lek as a mating system in a temperate zone dragonfly (Odon., Anisoptera). I. *Plathemis lydia* (Drury). *Behaviour* 51: 49-87
- CONSIGLIO, C. (1976): Some observations on the spacing pattern of *Anax imperator* Leach (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 5: 11-14
- CORBET, P.S. (1957): The life-history of the emperor dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *J. Anim. Ecol.* 26: 1-69
- CORBET, P.S. (1962): *A biology of dragonflies*. Witherby, London
- CORBET, P.S., C. LONGFIELD & N.W. MOORE (1960): *Dragonflies*. Collins, London
- CORDOBA-AGUILAR, A. (1995): Changes from territorial to feeding activity in adult *Anax walsinghami* McL. before sunset (Anisoptera: Libellulidae). *Notul. odonatol.* 4: 90-91
- GEEST, W. (1905): Beiträge zur Kenntnis der bayrischen Libellenfauna. *Z. wiss. Insektenbiol.* 1: 254-256
- HEINRICH, B. (1993): *The hot-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer, Berlin

- HILFERT, D. & G. RÜPPELL (1997): Early morning oviposition of dragonflies with low temperatures for male-avoidance (Odonata: Aeshnidae, Libellulidae). *Ent. general.* 21: 177-188
- JÖDICKE, R. (1993): Crepuscular flight in *Aeshna mixta* Latr. (Anisoptera: Aeshnidae). *J. Br. Dragonfly Soc.* 9: 10-12
- JÖDICKE, R. (1995): Warum patrouilliert *Anax imperator*? *Hagenia* 9: 5
- JÖDICKE, R. (1996): Die Odonatenfauna der Provinz Tarragona (Catalunya, Spanien). *Adv. Odonatol. (Suppl.)* 1: 77-111
- KÜBLER, R. (1968): *Licht im Aquarium*. Franckh, Stuttgart
- LONGFIELD, C. (1949): *The dragonflies of the British Isles*. 2nd Ed. Warne, London
- LUCAS, W.J. (1900): *British dragonflies (Odonata)*. Upcott Gill, London
- LUTZ, P.E. & A.R. PITTMAN (1970): Some ecological factors influencing a community of adult Odonata. *Ecology* 51: 279-284
- MAY, M.L. (1979): Energy metabolism of dragonflies (Odonata: Anisoptera) at rest and during endothermic warm-up. *J. exp. Biol.* 83: 79-94
- MILLER, A.K. & P.L. MILLER (1985): Simultaneous occurrence of crepuscular feeding and sexual activity in *Boyeria irene* (Fonsc.) in southern France (Odonata, Aeshnidae). *Ent. mon. Mag.* 121: 123-124
- MILLER, P.L. (1987): *Dragonflies*. Cambridge University Press, Cambridge
- MOORE, N. (1953): Population density in adult dragonflies (Odonata-Anisoptera). *J. Anim. Ecol.* 22: 344-359
- MÜLLER, O. (1993): Beobachtungen zur abendlichen Dämmerungsaktivität von *Aeshna grandis* (Linnaeus, 1758) und *Aeshna mixta* (Latreille, 1805) (Odonata, Aeshnidae). *Ent. Nachr. Ber.* 37: 39-44
- OTT, J. (1987): *Etho-ökologische Untersuchungen an Libellen einer Kiesgrube*. DiplArb. Univ. Kaiserslautern
- OTT, J. (1989): *Populationsökologische Untersuchungen an Großlibellen (Anisoptera) - unter besonderer Berücksichtigung der Edellibellen (Aeshnidae)*. Diss. Univ. Kaiserslautern
- PARRY, D.A. (1951): Factors determining the temperature of terrestrial arthropods in sunlight. *J. exp. Biol.* 28: 445-462
- PETERS, G. (1987): *Die Edellibellen Europas*. Ziemsen, Wittenberg
- POND, C.M. (1973): Initiation of flight and pre-flight behaviour of anisopterous dragonflies *Aeshna* spp. *J. Insect Physiol.* 19: 2225-2229
- ROBERT, P.-A. (1959): *Die Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern
- STERNBERG, K. (1996): Colours, colour change, colour patterns and 'cuticular windows' as light traps - their thermoregulatory and ecological significance in some *Aeshna* species (Odonata: Aeshnidae). *Zool. Anz.* 235: 77-88
- UTZERI, C. & G. GIANANDREA (1989): Perching in the shade: a thermoregulatory behaviour in some dispersed Aeshnid dragonflies? *Opusc. zool. flumin.* 35: 7-8
- WESENBERG-LUND, C. (1913): Odonaten-Studien. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 6: 155-228, 373-422
- WILDERMUTH, H. (1997): How dragonflies detect water. *Abstr. Papers & Posters XIV int. Symp. Odonatol.*, Maribor: 40

