

Alternative Taktiken bei der Weibchensuche von *Boyeria irene* (Odonata: Aeshnidae)

Hansruedi Wildermuth

eingegangen: 1. September 2000

Summary

Alternative tactics in mate search behaviour of Boyeria irene males (Odonata: Aeshnidae) – The flight behaviour of the males over water was studied at two mountain streams in southern France. Three flight styles were discriminated: cruise flight, territorial flight and search flight. All flight modes are described in detail and in association with the structural features of the habitat. Only the territorial and search flights were considered sexually motivated. Both tactics were restricted to the same oviposition and rendezvous sites, these being distributed nonhomogeneously along the watercourse. The shift from one to the other flight mode may be caused by male density. It is suggested that *B. irene* recognizes the rendezvous by bright linear structures with dark cavities along their border. This view is supported by the observation of an obviously deceived male that searched intensely for females along the border of a dirt road with structures similar to those at streams.

Zusammenfassung

Das Flugverhalten der Männchen von *B. irene* über Wasser wurde an zwei südfranzösischen Gebirgsbächen untersucht. Es ließen sich drei Flugtypen unterscheiden: Streckenflug, Territorialflug und Inspektionsflug. Die Flugtypen werden detailliert beschrieben und mit den Raumstrukturen des Habitats in Zusammenhang gebracht. Als eindeutig fortpflanzungsmotiviert erwiesen sich nur Territorial- und Inspektionsflüge. Die beiden Formen der Weibchensuche waren an den Wasserläufen auf dieselben, inhomogen verteilten Eiablageplätze beschränkt, wobei die Umstellung von der einen auf die andere Taktik möglicherweise aufgrund der Männchendichte erfolgte. Der ausgedehnte Inspektionsflug eines offenbar fehlgeleiteten Männchens entlang einer Straßenböschung läßt den Schluss zu, dass *B. irene* den Rendezvous-Platz an hellen, linearen Strukturen mit dunklen, randständigen Höhlungen erkennt.

Einleitung

Boyeria irene ist neben *Boyeria cretensis* und *Caliaeschna microstigma* die einzige Aeshnide Europas, die sich regelmäßig an Gebirgsbächen fortpflanzt (BATTIN 1987, PETERS 1987, LOPAU 1994). Während bei den übrigen 16 europäischen Arten der Familie die beiden Geschlechter einander gewöhnlich an stehenden, flächigen Gewässern treffen, ist der Rendezvous-Platz von *B. irene* durch lineare Landschaftsstrukturen und fließendes Wasser gekennzeichnet. Die Anisopteren der Fließgewässer verfügen über unterschiedliche Formen der Weibchensuche: *Onychogomphus f. forcipatus*-Männchen lauern von niedrigen Sitzwarten aus den Weibchen auf (MILLER & MILLER 1985, MARTENS im Druck), *Cordulegaster boltonii* patrouilliert dicht über dem Wasser auf langen Strecken, ohne sich aber territorial zu verhalten (KAISER 1982, OTT 1989), und *C. microstigma* sucht in gemächlichem Tiefflug die Uferhöhlungen systematisch nach Eier legenden Weibchen ab (HECKER 1999). Diese Art des Weibchensuchfluges wird auch von *B. irene* beschrieben (ROBERT 1959, WENGER 1963, JURZITZA 1967), wobei JURZITZA (1967) noch einen zweiten Flugtyp erwähnt, ohne allerdings genauer darauf einzugehen. MILLER & MILLER (1985) stellen außerdem Paarungsaktivitäten während einer kurzen abendlichen Jagdphase fest. Auch die an Bächen lebende *Somatochlora meridionalis* verfügt über verschiedene sexuell motivierte Flugtypen; dabei scheint jeder der Flugstile mit bestimmten Habitatstrukturen zu korrelieren (KOTARAC 1993). In diesem Zusammenhang stellten sich für *B. irene* folgende Fragen: (1) Welche Weibchensuch-Taktiken existieren, (2) wodurch sind sie charakterisiert, (3) inwiefern sind sie an bestimmte Strukturen des Rendezvous-Platzes gebunden und (4) woran wird dieser erkannt? Teilantworten ergaben sich aufgrund systematischer und zufälliger Beobachtungen an Populationen südfranzösischer Fließgewässer.

Untersuchungsgebiete und Methode

Die Beobachtungen konzentrierten sich auf zwei unterschiedliche Fließgewässer der Provence (Südfrankreich):

L' Ouvèze beim Col de l'Homme Mort, oberhalb Buis-les-Baronnies, Dép. Drôme, 44°17'N, 5°17'E, ca. 450 mNN. Kleiner, dauernd wasserführender Gebirgsfluss, der sich an dieser Stelle naturbelassen durch ein tief eingeschnittenes, teils schluchtartiges und mit hohen Felswänden flankiertes Tal ergießt. Die Berghänge bestehen hier aus lichtem, mit Föhren durchsetztem Eichenwald oder aus lockerem Gebüsch, stellenweise auch aus steilem, höchstens spärlich bewachsenem Fels.

Le Lauzon Rau bei Puyméras, N von Vaison-la-Romaine, Dép. Vaucluse, 44°15'N, 5°4'E, 380 - 480 mNN. Kleiner, an manchen Stellen schwer zugänglicher Bach, der den Flanken des Gros Moure (846 mNN) entspringt, unterhalb des Quellbereiches mit unterschiedlichem Gefälle durch ein steiles V-Tal fließt und nach einigen km in die Ouvèze mündet. Die Hänge sind mit lichtem Eichenwald bestockt, in dem die Jagdgebiete der Libellen liegen. Auf gerodeten Flächen gibt es Wein-, Aprikosen- und Olivenkulturen, deren vegetationsfreie Stellen den Libellen als Sonnenplätze dienen. An der Böschung einer Straße, die zum verlassenen Weiler Les Géants führt, beobachtete ich ein *Boyeria*-Männchen bei der Weibchensuche. Die Stelle liegt ca. 200 m vom Lauzon Rau entfernt und 80 m höher als das Gewässer; sie wird im Ergebnisteil genauer beschrieben.

Die Aufzeichnungen erfolgten an 7 sonnigen, warmen Tagen zwischen dem 17. und 28. Juli 2000, von ca. 08:30 bis 16:30 h Solarzeit, wobei ich mich jeweils höchsten 2 Stunden an derselben Stelle aufhielt. Beobachtet wurde von Auge bzw. mit einem Fernglas (Nahfokussierung bis 2,8 m), teils vom Ufer, teils vom Wasser aus. Da *Boyeria irene* bekanntlich wenig scheu ist, konnten die Individuen beim Territorialflug und während der Eiablage auch aus nächster Nähe inspiziert werden.

Ergebnisse

Struktur der Rendezvous- und Eiablageplätze

An der Beobachtungsstelle war das Flussbett der Ouvèze höchstens 15 m breit, wobei im Sommer bei normalem Wasserstand nur etwa 3 bis 5 m der ganzen Breite überschwemmt waren. Kolkbecken und strömungsberuhigte Bereiche wechselten ab mit rasch fließenden, teils stromschnellenartigen Strecken und mit großen Steinblöcken durchsetzten Stellen, an denen sich entsprechende Turbulenzen bildeten. Die Wassertiefe betrug je nach Relief wenige cm bis ca. 1,2 m. Das Bodensubstrat bestand aus einem abwechslungsreichen Mosaik aus glattem, schief geschichtetem Sandstein, Kies, Grobgeröll und hoch aus dem Wasser ragenden Felsblöcken mit dazwischen verkeilten Genisten aus Schwemmholz und Sand. Feinkies und Sand mit Detritusaufgaben gab es an Stellen mit schwachem Gefälle. Die Ufer waren felsig, steinig oder sandig und stellenweise unterspült, wobei sich insbesondere an Prallhängen bei sommerlichem Wasserstand bis 0,5 m hohe und etwa gleich tiefe Höhlungen bildeten, die mit erdigem Sand und Steinen ausgekleidet und lokal mit dünnen Laub- oder Lebermoospolstern überzogen waren (Abb. 1a). Die Höhlendecken und -wände waren von Baum- und Strauchwurzeln durch-

drungen, frei liegende Wurzeln ragten in die Nischen oder hingen vorhangartig an der oberen Böschungskante. Manche Uferstellen waren durch tief hängende, über das Wasser ragende Äste stark beschattet. Auf Niedrig- und Mittelwasserhöhe bestand die Ufervegetation hauptsächlich aus Grauerle (*Alnus incana*), Schwarzpappel (*Populus nigra*) und Purpur-Weide (*Salix purpurea*), an steilen, höher gelegenen Stellen aus lockerem Wald mit Flaum-Eiche (*Quercus pubescens*), Felsenmispel (*Amelanchier ovalis*), Hartriegel (*Cornus sanguinea*) und Rose (*Rosa* sp.). Zwischen Bäumen und Sträuchern gediehen auch krautige Pflanzen. Zahlreiche Exuvienfunde wiesen darauf hin, dass sich *B. irene* hier entwickelt. Unterhalb Vaison-la-Romaine fand ich an der Ouvèze über lange Strecken weder Imagines noch Exuvien von *B. irene*. Der Fluss hatte hier wenig Gefälle, war breit, offen, stark besonnt und veralgelt. Potentielle Eiablageplätze waren höchstens spärlich vorhanden.

Das Bachbett des Lauzon Rau war je nach Gefälle und Beschaffung des Untergrundes zwischen 0,2 und 2 m breit. Larven- und Exuvienfunde von *Boyeria irene*, *Cordulegaster boltonii*, *Onychogomphus uncatus* und *Calopteryx haemorrhoidalis* deuteten darauf hin, dass der Bach mehr oder weniger ständig Wasser führt. Es gab auch Strecken, an denen das Wasser während des Sommers versickerte und das Gewässer nur noch aus einer unterbrochenen Kette von Tümpeln bestand. Beobachtet wurde *B. irene* an zwei Orten im quellenahen Bereich, wo das Gewässer im Sommer ein 0,3 - 0,7 m breites, seichtes und schwach strömendes Rinnsal bildete. Entlang der Strecke gab es aber auch Abstürze mit kleinen Wasserfällen und Kolkbecken sowie Stellen, an denen das Wasser durch enge, eingetiefte Passagen floss oder sich zwischen Felsblöcken durchzwängte. Das Bodensubstrat des Bachbettes bestand je nach Lokalität aus anstehendem Fels, Felsblöcken, Geröll, Sand oder Schluff. Im ufernahen Wald dominierten unter den Holzpflanzen Eichen (*Quercus pubescens*, *Q. ilex*), Aleppo-Kiefer (*Pinus halepensis*), Stech-Wacholder (*Juniperus oxycedrus*) und Buchs (*Buxus sempervirens*).

Die potentiellen Eiablagestellen von *Boyeria irene* – und damit die Rendezvous-Plätze – waren entlang der beiden Wasserläufe, insbesondere an der Ouvèze, inhomogen verteilt. Benutzt wurden unterspülte Prallhänge mit weicher Erde, Moospolstern und Wurzeln, von Ästen beschattete Uferischen mit entsprechenden Eiablagesubstraten, zwischen Felsblöcken verkeilte Schwemmholzgeniste mit Feinsand sowie freiliegende Wurzelsockel des horstbildenden Strand-Pfeifengrases (*Molinia arundinacea*). Von den Weibchen unbeachtet blieben flache Geröllbänke sowie umspülte, nicht überhängende Felsen und Stromschnellen. Exuvien hingen im unmittelbaren Uferbereich, an

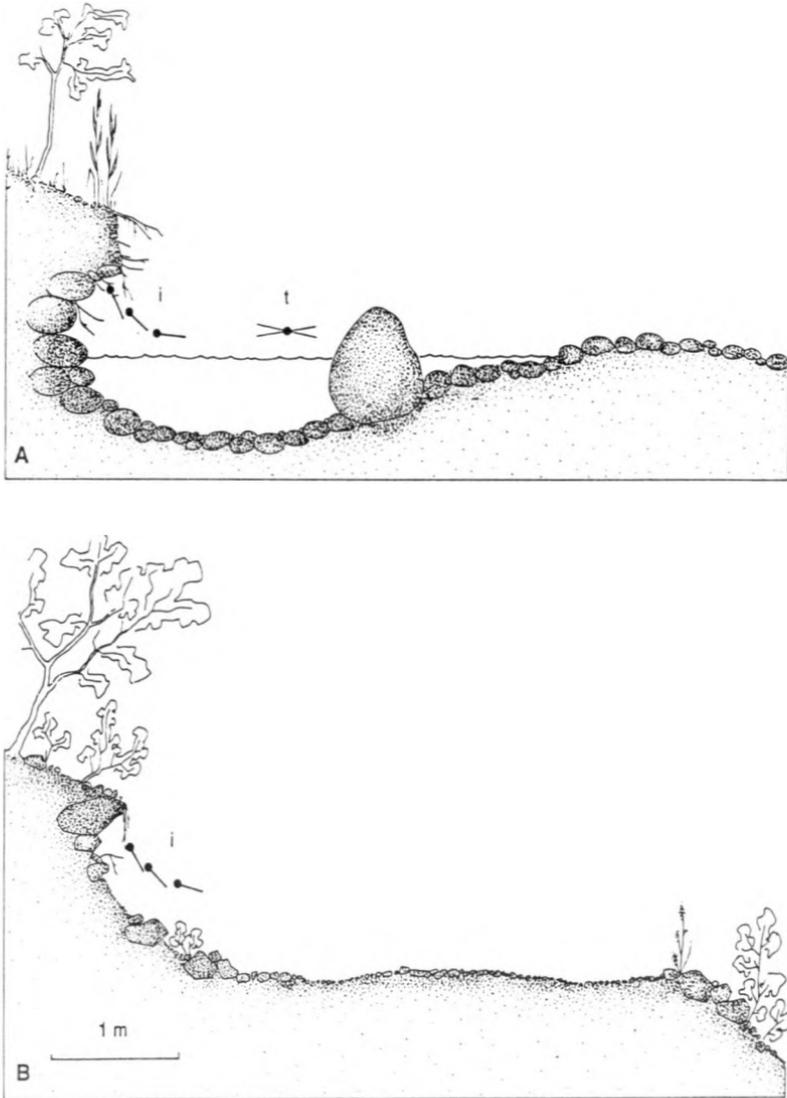


Abb. 1: Schnitt durch einen echten (A) und fiktiven (B) Rendezvous-/Eiablageplatz von *Boyeria irene*. (A) Ouvèze bei Buis-les-Baronnies, (B) Straßenböschung bei Puyméras. (i) Inspektionsflug, (t) Territorialflug. – Fig. 1: Cross section through a real (A) and a fictitious (B) oviposition / rendezvous site of *Boyeria irene*. (A) Ouvèze near Buis-les-Baronnies, (B) road side near Puyméras. (i) search flight, (t) territorial flight.

überhängenden Felsen, an den Wänden von Höhlungen, an Treibholz und an der Vegetation. Larven fanden sich hauptsächlich unter Steinen.

Flugtypen

Bei den Männchen ließen sich drei Flugstile unterscheiden:

- a) *Streckenflug* (Abb. 2A): Die Individuen flogen in zügigem Tempo ($v \sim 10 - 15$ km/h) flussauf- oder abwärts, wobei sie mehr oder weniger geradlinig oder in leichter Zickzacklinie dem Wasserlauf folgten. Manchmal hielten sie sich mehr an die Flussmitte, manchmal mehr an eines der Ufer. Die Flughöhe betrug ca. 0,2 bis 0,5 m über dem Wasser, selten mehr. Wie weit sie flogen, ließ sich nicht feststellen, da sie jeweils schon bald hinter einer Flusskurve oder einem Felsblock verschwanden. Streckenflüge wurden insbesondere am späten Vormittag beobachtet. Begegnungen mit Weibchen sah ich in diesem Zusammenhang nicht.
- b) *Territorialflug* (Abb. 2B, C): Die Männchen patrouillierten in ruhigem Flug entlang potentieller Eiablageplätze 0,1 bis 0,2 m über dem Wasser auf ungefähr gleicher Strecke hin und her, mit scharfen Wendungen an den Umkehrpunkten und einer Geschwindigkeit von 5,5 bis 7,2 km/h. Der Flug erfolgte ohne Schwirrhälte, aber mit kurzen Segelphasen, in denen die rauchbraunen Flecken an den Flügelspitzen sichtbar wurden. An der Ouvèze verliefen die Flugstrecken meist parallel zum Ufer, 0,5 bis 1 m von der Böschung entfernt. Sie lagen genauso an der Sonne wie im Schatten oder Halbschatten. An einigen Stellen patrouillierten die Männchen auch über Kolkbecken von 2 bis 3 m Durchmesser zwischen großen Felsblöcken. Bei den linearen Patrouillenflügen entlang des Ufers betrug die Flugstrecken 3 bis 10 m. In manchen, aber nicht in allen Fällen bildeten auffällige Geländemarken wie Felsblöcke oder über das Wasser ragende Äste die Grenzen der Patrouillierstrecken. Diese lagen immer in unmittelbarer Nachbarschaft zu den potentiellen Eiablageplätzen. Am Lauzon Rau flog ein Individuum während 11 min eine 8 m lange beschattete Strecke ab und kehrte jeweils dort um, wo die Sonnenstrahlen den Wasserlauf erreichten. Es hielt sich an das 0,3 bis 0,7 m breite, rotbraun gefärbte Rinnsal und ließ die beiden beinahe weiß erscheinenden, ca. 1 m breiten Schotterufer unbeachtet. Potentielle Eiablageplätze gab es hier nur am bachabwärts gelegenen Wendepunkt der Strecke. Ein anderes Männchen patrouillierte an diesem Gewässer etwa 10 min lang kreuz und quer über einem seichten, durch Uferhöhlungen begrenzten Becken von ca. 1,5 m Durchmesser.

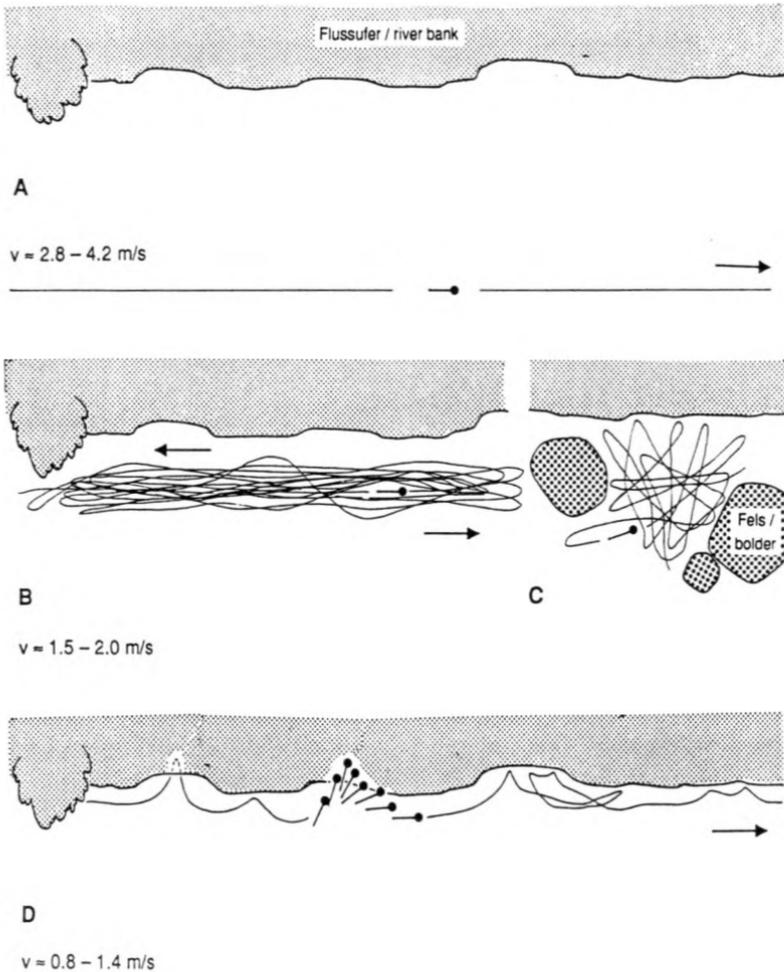


Abb. 2: Flugbahnen von *Boyeria irene*-Männchen beim Streckenflug (A), Territorialflug (B, C) und Suchflug (D). Sicht von oben auf das Flussufer. – Fig. 2: Flight paths of *Boyeria irene* during cruise flight (A), territorial flight (B, C) and search flight (D). View from above on the the river bank.

Aus dem ruhigen Flug verfolgten die *Boyeria*-Männchen unter starker Beschleunigung jede artfremde vorbeiziehende Libelle (*Onychogomphus forcipatus*, *Calopteryx splendens*), aber auch fallende Laubblätter und in Flugrichtung durch die Luft geworfene Holzstücke von Libellengröße wurden Pfeilschnell angefliegen. Mit anderen *B. irene*-Männchen kam es beim Zusammentreffen regelmäßig zu Auseinandersetzungen, wobei sich die Kontrahenten oft schief aufgerichtet gegenüber standen und einander in schraubenförmiger Linie umkreisten, bis einer den Platz verließ. Die Luftkämpfe führten manchmal weit über das Territorium hinaus. Ein individuell erkennbares Männchen – es hielt ein Bein im Flug steif ausgestreckt – ging während 22 Minuten dreimal als Sieger hervor und ließ sich beim vierten Kampf von einem Rivalen vertreiben. Meist lagen die Territorien isoliert und verteilten sich über größere Strecken. Nur in einem beobachteten Fall grenzten während etwa 10 min drei Reviere direkt aneinander. Dabei kam es jedesmal zu Luftkämpfen, wenn sich die Nachbarn begegneten. Einmal fiel einer der Kontrahenten auf das Wasser und reinigte anschließend Flügel und Abdomen. Dabei zog er das nach oben aufgebojene Abdomen kurz zwischen den hochgeklappten Flügeln durch und putzte anschließend das Ende des nun nach vorn-unten gekrümmten Abdomens mit ausgestreckten Beinen. Territorialflüge traten gehäuft in der zweiten Nachmittaghälfte auf. Dreimal entdeckte in meiner Anwesenheit ein patrouillierendes Männchen ein fliegendes Weibchen, das jeweils in wilder Jagd verfolgt wurde. Zur Paarung kam es aber in keinem der Fälle.

- c) *Inspektionsflug* (Abb. 2C): Bei dieser Flugart folgten die Männchen immer dicht und langsam ($v \sim 3\text{-}5$ km/h) der Uferlinie und flogen, oft im tiefen Schatten, unter überhängende Äste sowie in Höhlungen von Felsblöcken, Wurzelstöcken, Schwemmholzgenisten und unterspülten Prallhängen. Die Flughöhe betrug wenige cm bis 0,5 m. Durch die systematische Inspektion aller Nischen ergab sich eine girlandenartige Fluglinie. Im Allgemeinen folgten die Individuen dem Ufer stetig, entweder flussaufwärts oder -abwärts, kehrten manchmal ein kurzes Stück zurück, untersuchten eine Höhlung ein zweites Mal und flogen dann weiter vorwärts. Auch «experimentelle Höhlungen» wie die eines nach dem Wasser hin offenen Rucksackes oder einer Schirmmütze wurden inspiziert. Mehrmals war zu sehen, wie ein Männchen eine frei hängende, bleistiftdicke Wurzel anflieg und kurz berührte, als wäre sie ein Weibchen. Uferstrecken ohne potentielle Eiablageplätze wurden nicht kontrolliert. Begegneten sich zwei *B. irene*-Männchen beim Inspektionsflug, kam es zu einem kurzen, wenig aggressiven Gerangel, dann fuhren beide mit Suchen fort, jedes in seiner

Richtung. Im vorwärts gerichteten Horizontalflug hielten sie den Körper parallel zum Ufer und waagrecht, beim Absuchen einer Höhlung oft senkrecht zur Uferlinie und aufgerichtet, wobei sie manchmal kurz schwirrend verharren. Entdeckten sie dabei ein Weibchen, was selten vorkam, versuchten sie, es zu ergreifen. In einem Fall sah ich, wie ein Männchen vom Territorialflug zum Inspektionsflug wechselte.

Eine spezielle Beobachtung gelang zufällig entlang einer Bergstraße abseits des Wassers, an der Talflanke des Lauzon Rau. Auf einer Strecke von ca. 100 m suchte um 14:05 h Solarzeit ein *Boyeria*-Männchen die Oberkante der Böschung in girlandenartiger Fluglinie ab. Das Verhalten glich bis auf jede Einzelheit dem oben beschriebenen Inspektionsflug. Auf der Straße konnte ich der Libelle zu Fuß bequem folgen, bis sie wendete und die gleiche Strecke in umgekehrter Richtung auf dieselbe Weise absuchte. Nach etwa 100 m wich sie von der bisher eingehaltenen Fluglinie ab, flog in die Höhe und entschwand unter Verfolgung eines Beutetieres. Die südostexponierte, besonnte und sehr spärlich bewachsene Böschung war ca. 1,5 m hoch, mit Steinen und Wurzeln durchsetzt, an der Oberkante stellenweise unterhöhlt und hellgrau bis leicht ocker gefärbt, genauso wie der Naturbelag des 3,5 m breiten Fahrweges (Abb. 1b). Beidseitig der Straße stockte lockerer Trockenwald. Zu den oben erwähnten Gehölzen des Bachtals kamen Mehlbeere (*Sorbus aria*), Rose (*Rosa* sp.), Stechginster (*Ulex* sp.) und Besenginster (*Spartium junceum*) sowie Thymian (*Thymus* sp.), Besenlilie (*Aphyllanthes monspeliensis*) und weitere krautige Pflanzen hinzu.

Nahrungsaufnahme

Nur einmal konnte ich beobachten, dass *B. irene* beim Streckenflug Beute machte. Die Libelle flog flussaufwärts und ergriff ein Männchen von *Calopteryx splendens*, begann es in der Luft zu zerlegen, wobei ein Flügel des Opfers aufs Wasser fiel, setzte sich dann in senkrechter Haltung an eine ufernahe Erdwand, trennte einen zweiten Flügel ab, flog nach ca. 15 s mit der Beute auf und entschwand. Aus dem Territorialflug heraus machten die Männchen dann und wann Jagd nach kleinen Fluginsekten. Dabei wichen sie jeweils von der konstanten Fluglinie ab, indem sie kurz in die Höhe schossen und dann sofort auf die gewohnte Bahn zurückkehrten. Es bestand der Eindruck, dass die patrouillierenden Männchen lediglich die Gelegenheit nutzten, zufällig vorbeifliegende Insekten zu fangen, nicht aber systematisch Nahrung suchten. Nahrungsaufnahme beim Inspektionsflug wurde nicht beobachtet, möglicherweise aber übersehen. Eigentliche Jagdflüge sah ich nur abseits vom

Wasser. In einem Fall jagte ein Weibchen am späten Nachmittag (ca. 16:30 h Solarzeit) über einem Parkplatz mit Naturbelag und einer Asphaltstraße. Es nutzte einen Raum von ca. 20 x 20 m Fläche und ca. 4 m Höhe, flog meist in 1,5 - 3 m über dem Boden, wobei es Flughöhe und -richtung oft wechselte, häufig Gleitstrecken einschob und alle paar Sekunden ein kleines Beuteinsekt ansteuerte.

Eiablage

Der Vorgang konnte zweimal ausgiebig verfolgt werden, um 11:15 und 14:35 h Solarzeit. Im einen Fall nutzte das Weibchen in typischer Weise einen unterspülten Prallhang. Dabei flog es durch den Wurzelveilhang in die dunklen Uferhöhlungen, inspizierte die Lokalitäten im Schwirrflyg jeweils einige Sekunden lang, verließ die Stelle oder setzte sich 20 bis 50 cm über dem Wasserspiegel an die Wand oder Decke einer Nische. Als Eiablagesubstrat dienten weiches Erdmaterial, Wurzeln oder leicht verkrustete Laub- und Lebermoospolster auf Steinen. Aufgrund der düsteren Beleuchtung und der vorzüglichen Tarnfärbung war die eierlegende Libelle selbst aus wenigen Metern Entfernung nur mit dem Fernglas auszumachen. Sie blieb jeweils 10 bis 20 s am gleichen Ort. Der Wechsel zwischen den Eiablageplätzen innerhalb einer Nische erfolgte zu Fuß oder im Flug, zwischen benachbarten Höhlungen immer fliegend. Insgesamt nutzte das Weibchen eine etwa 8 m lange Uferstrecke. Nach Abschluss der Eiablage verließ es den Ort, ohne dass es von einem Männchen entdeckt worden war.

Im zweiten Fall landete das Weibchen auf Schwemmholz an einem Felsblock und bohrte den Ovipositor in den zwischen Holzteilen gefangenen Feinsand, wobei es sich alle paar Sekunden an Ort drehte und mit dem Abdomenende eine neue Stelle ertastete. Es wechselte die Eiablagestelle durch kurzes Auffliegen oder zu Fuß, wobei die Flügel auch im Sitzen unaufhörlich schwirrten. Nach ca. 2 min wurde es von einem patrouillierenden Männchen entdeckt und sofort angefliegen, konnte jedoch fliehen.

Diskussion

Aufgrund der Beobachtungen an südfranzösischen Fließgewässern lassen sich bei den Männchen von *Boyeria irene* am Rendezvous-Platz drei Flugtypen unterscheiden. Ob der Streckenflug mit der Weibchensuche zusammenhängt, ist fraglich. Seinen Merkmalen nach gleicht er zwar dem sexuell motivierten Suchflug von *Cordulegaster boltonii*, wie ihn KAISER (1982) beschreibt, doch habe ich dabei nie Begegnungen mit Weibchen registriert. Beim

raschen Flug entlang eines eher breiten Wasserlaufes wie dem der Ouvèze bestehen für *B. irene*-Männchen nur sehr geringe Chancen, auf eine Partnerin zu treffen. Möglicherweise handelt es sich bei den Streckenfliegern um Männchen, die frisch am Wasser angekommen und auf der Suche nach Rendezvous-Plätzen sind. Die beiden andern Flugtypen, Territorialflug und Inspektionsflug, sind hingegen eindeutig fortpflanzungsmotiviert; sie beschränken sich räumlich auf die potentiellen Eiablageplätze und damit auf Lokalitäten mit erhöhter Paarungschance. Unklar bleibt, in welcher Situation ein Männchen die eine oder andere Suchtaktik anwendet. Unterschiedliche Raumstrukturen kommen als Korrelat kaum in Frage, da beide Verhaltensalternativen am gleichen Eiablageplatz mehrfach beobachtet wurden. Möglicherweise besteht dann eine Tendenz, vom Inspektions- zum Territorialflug zu wechseln, wenn sich die Männchendichte erhöht, wie dies bei *Cordulia aenea amurensis* der Fall ist (UBUKATA 1975). *B. irene*-Männchen erscheinen im Verlauf des Vormittags am Wasser und erreichen um den Zenit die höchste Dichte. Diese bleibt am Nachmittag etwa gleich und sinkt am frühen Abend rasch auf Null. Kurz vor und nach Sonnenuntergang folgt ein zweiter Aktivitätsschub (WASSCHER 1996). MILLER & MILLER (1985) beobachteten Paarungsaktivitäten während des Dämmerungsfluges, an Stellen über einem Fluss, wo sich beide Geschlechter infolge lokaler Häufung von Beutetieren zur Jagd einfanden. Die Männchen verfügen demnach über mindestens drei Taktiken zur Weibchensuche, während bei *Caliaeschna microstigma*, die sich ökologisch ähnlich verhält wie *B. irene*, bisher nur der Inspektionsflug beschrieben worden ist (PETERS 1987, HECKER 1998). Alternative Suchtaktiken sind auch von *Aeshna subarctica* (SCHMIDT 1964) und *A. juncea* bekannt (WILDERMUTH & KNAPP 1996), ebenso von weiteren «flier»-Typen im Sinn von CORBET (1962, 1999) wie mehreren *Somatochlora*-Arten (KOTARAC 1993, WILDERMUTH & KNAPP 1996, WARD-SMITH et al. 2000). Die verhaltensökologischen Zusammenhänge sind allerdings weitgehend ungeklärt. Für künftige Studien zum tieferen Verständnis alternativer Suchtaktiken der «flier»-Typen dürfte sich *B. irene* eignen.

Territorial- und Inspektionsflug sind an bestimmte Habitatstrukturen gebunden: Beide Flugtypen werden nur an potentiellen Eiablageplätzen beobachtet, während die übrigen Uferbereiche unbeachtet bleiben. Damit stellt sich die Frage, woran die Männchen die Lokalitäten erkennen. Das Suchverhalten eines offenbar fehlgeleiteten Männchens an einer Straßenböschung sowie die Reaktion der Tiere auf Attrappen weisen darauf hin, dass sich *B. irene* an linearen, vegetationslosen und vermutlich hellen Landschaftsstrukturen orientiert, deren Ränder aneinander gereiht, dunkle Höhlungen aufweisen. Was-

serflächen erkennen die Libellen stehender Gewässer allgemein am reflektierten, horizontal polarisierten Licht (WILDERMUTH 1998). Eine trockene Straße mit Naturbelag hat aber ein anderes Reflexionsmuster und kann auf dieser Basis nicht mit Wasser verwechselt werden. Da kräuselnde Wellenbewegungen an der Oberfläche von turbulent strömendem Wasser ein einheitliches Polarisationsmuster weitgehend verunmöglichen (KRISKA et al. 1998), erhalten für Fließwasserlibellen wohl andere oder wenigstens zusätzliche Merkmale Bedeutung bei der Habitaterkennung. Möglicherweise orientieren sie sich einfach an einem hellen Band, das sich durch die Waldlandschaft zieht. Gestützt wird diese Vermutung durch eine Beobachtung vom 20.07.1982 am Lauzon zwischen Oraison und Forcalquier (Haute Provence), wo *B. irene* auch über dem stellenweise trockenengefallenen, hellen Bachbett flog (H. WILDERMUTH, unpubl.). *Cordulegaster bidentata* hält sich, wie Beobachtungen und Experimente gezeigt haben, ebenfalls an den Bachlauf (FRÄNZEL 1985). Mit seinen Lichtreflexen über dunklem Grund dient dieser beiden Geschlechtern als Leitlinie. Dabei spielt die Strömung keine Rolle. Unklar ist, ob bei *C. bidentata* horizontal polarisiertem Licht Bedeutung zukommt. Wahlversuche mit Attrappen sowie experimentelle Strukturveränderungen an kleinen Bächen könnten die Frage nach der Erkennung des Rendezvous-Platzes bei *B. irene* und anderen Fließwasserlibellen weiter klären.

Literatur

- BATTIN, T. (1987): Überblick über die Libellenfauna der Insel Kreta (Insecta: Odonata). *Z. Arbeitsgem. österr. Entomol.* 4: 52-63.
- CORBET, P.S. (1962): *A Biology of Dragonflies*. Witherby, London
- CORBET, P.S. (1999): *Dragonflies, Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester, U. K.
- FRÄNZEL, U. (1985): *Öko-ethologische Untersuchungen an Cordulegaster bidentatus Selys, 1843 (Insecta: Odonata) im Bonner Raum*. Diplomarb. Univ. Bonn.
- HECKER, F. (1998): Beobachtungen zur Lebensweise von *Caliaeschna microstigma* (Schneider) an einem Bach in Nordost-Griechenland (Anisoptera: Aeshnidae). *Libellula* Suppl. 2: 17-31
- JURZITZA, G. (1967): Ein Beitrag zur Kenntnis der *Boyeria irene* (Fonscolombe) (Odonata, Aeshnidae). *Beitr. naturk. Forsch. Süd.-Dtl.* 26: 149-154
- KAISER, H. (1982): Do *Cordulegaster* males defend territories? A preliminary investigation of mating strategies in *Cordulegaster boltonii* (Donovan) (Anisoptera: Cordulegasteridae). *Odonatologica* 11: 139-152
- KOTARAC, M. (1993): Dragonfly observations in the Raka area, Lower Carnolia, Eastern Slovenia, with a note on the behaviour of *Somatochlora meridionalis* Nielsen (Anisoptera: Corduliidae). *Notul. odonatol.* 4: 1-20

- KRISKA, G., G. HORVATH & S. ANDRIKOVICS (1998): Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *J. exp. Biol.* 201: 2273-2286
- LOPAU, W. (1996): Libellenbeobachtungen auf Kreta im Sommer 1994. *Naturkdl. Reiseber.* 10: 58-70
- MARTENS, A. (im Druck.): Perching site choice in *Onychogomphus forcipatus forcipatus* (L.): An experimental approach (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* 30: (im Druck)
- 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
- OTT, J. (1989): *Populationsökologische Untersuchungen an Großlibellen (Anisoptera) – unter besonderer Berücksichtigung der Edellibellen (Aeshnidae)*. Diss. Univ. Kaiserslautern
- PETERS, G. (1987): *Die Edellibellen Europas. Aeshnidae*. Die Neue Brehm-Bücherei 585. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt
- ROBERT, P.-A. (1959): *Die Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern
- SCHMIDT, E. (1964): Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen. *Z. wiss. Zool.* 169: 303-386
- UBUKATA, H. (1975): Life history and behavior of a corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. II. Reproductive period with special reference to territoriality. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 6, Zool.* 19: 812-833
- WARD-SMITH, A.J., D.J. SUSSEX & S. A. CHAM (2000): Flight characteristics of the brilliant emerald *Somatochlora metallica* (Vander Linden) in south-east England. *J. Br. Dragonfly Soc.* 16: 24-28
- WASSCHER, M. (1996): Dragonflies around Olot in the province of Girona, NE Spain. *Adv. Odonatol., Suppl.* 1: 139-148
- WENGER, O.-P. (1963): Libellenbeobachtungen in Südfrankreich und Spanien. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 35: 255-269
- WILDERMUTH, H. (1998): Dragonflies recognize the water of rendezvous and oviposition sites by horizontally polarized light: a behavioural field test. *Naturwissenschaften* 85: 297-302
- WILDERMUTH, H. & E. KNAPP (1996): Räumliche Trennung dreier Anisopterenarten an einem subalpinen Moorweiher. *Libellula* 15: 57-73.

