

Territorialität bei *Oxygastra curtisii* (Odonata: Corduliidae)

Klaus Guido Leipelt, Ralf Sommer und Andreas Martens

eingegangen: 15. September 2001

Summary

Territorial behaviour in Oxygastra curtisii (Odonata: Corduliidae) – In the Cévennes mountains, southern France, males patrolled continuously at 6-15 m long stretches at the river margin. They defended their territories against conspecific males. In the territories patrol flights of individual marked males lasted between less than one and up to 28 minutes. Within one hour males patrolled in up to four different territories.

Zusammenfassung

An einem Fluß in den Cevennen, Südfrankreich, patrouillierten Männchen kontinuierlich an 6-15 m langen Uferabschnitten eines Flusses und verhielten sich aggressiv gegenüber männlichen Artgenossen. Die Dauer der Anwesenheit in einem Territorium schwankte zwischen weniger als einer und bis zu 28 Minuten. Individuell markierte Männchen patrouillierten innerhalb einer Stunde in bis zu vier verschiedenen Territorien.

Einleitung

Unser Wissen zur Biologie von *Oxygastra curtisii* beruht im Wesentlichen auf der Studie von HEYMER (1964). Darin beschreibt er das Verhalten der Imagines in vielen Aspekten, u.a. auch das der geschlechtsreifen Männchen am Fortpflanzungsgewässer. Die Männchen fliegen ausdauernd charakteristische Uferbereiche von Fließgewässern ab und reagieren aggressiv auf Artgenossen. Nach HEYMER besetzen die Männchen Territorien für mehrere Tage.

Klaus Guido Leipelt, Dr. Andreas Martens, Zoologisches Institut -Ökologie-,
Technische Universität Braunschweig, Fasanenstraße 3, D-38092 Braunschweig
Ralf Sommer, Zoologisches Institut -Bodenzoologie-, Technische Universität
Braunschweig, Spielmannstraße 7, D-38092 Braunschweig
E-Mail: k.leipelt@tu-bs.de, andreas.martens@tu-bs.de, r.sommer@tu-bs.de

Eine neuerliche Betrachtung des Fortpflanzungsverhaltens von *O. curtisii* ist aus zwei Gründen sinnvoll. Zum einen sind weitere ökologische Kenntnisse zu dieser Art mit hohem europaweiten Schutzstatus dringend notwendig (DOMMANGET 1996), zum anderen hat sich das Wissen über die Fortpflanzungssysteme der Libellen seitdem rasant weiterentwickelt.

In den südfranzösischen Cevennen untersuchten wir am Fluss Gardon de Mialet im Zeitraum vom 23. bis 30. Juli 1994 das Verhalten der am Gewässer patrouillierenden Männchen. Ziel dieser Untersuchung war es, mit Hilfe markierter Tiere Informationen zum Fortpflanzungssystem der Art zu sammeln.

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen fanden am Gardon de Mialet ca. 3 km nördlich der Ortschaft St. Jean du Gard im Departement Gard in den Cevennen statt. Ausgewählt wurde ein 100 m langer Flußabschnitt bei Malmeillàs (44°08'N, 3°53'E), ca. 200 m ü. NN (Abb. 1). Die Gewässerbreite betrug etwa 16 m, die maximale Tiefe 1,45 m. Die Flußufer waren mit 2-5 m hohen Schwarzerlen (*Alnus glutinosa*) bestanden, welche die Wasseroberfläche teilweise beschatteten. Das Substrat auf dem Gewässergrund bestand aus faustgroßen Steinen. In unmittelbarer Ufernähe gab es auch ins Wasser ragende Erlenwurzeln sowie organisches Feinsubstrat. Submerse Makrophyten fehlten völlig. Die Ufer waren mit hellem Fels bzw. hellem Schotter gesäumt. Während das rechte Ufer fast gerade verlief, war das linke mit Einbuchtungen versehen. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug in der Flußmitte $0,15 \text{ ms}^{-1}$, im ufernahen Bereich war sie kaum meßbar. Die Wassertemperatur lag zur Zeit der Untersuchung bei 23-27 °C.

Methode

An drei Tagen, vom 24. bis 26. Juli 1994, wurden im Untersuchungsgebiet insgesamt 32 patrouillierende *Oxygastra curtisii*-Männchen gefangen, individuell markiert und wieder freigelassen. Die Markierungen erfolgten durch großflächiges Einfärben von basalen bzw. apikalen Flügelhälften. Dadurch waren die Tiere später auch im Flug individuell zu erkennen. Zum Einfärben verwendeten wir Faserstifte Staedtler Lumocolor 314 permanent breit und Edding 143 B breit in den Farben blau und rot.

An den darauf folgenden Tagen (25.-28. Juli 1994) beobachteten gleichzeitig drei Personen zwischen 11 Uhr und 18 Uhr MESZ das Verhalten der Männchen von *O. curtisii* bei ihren Patrouillenflügen im Untersuchungsgebiet, wobei das Hauptaugenmerk auf den markierten Individuen lag. Am

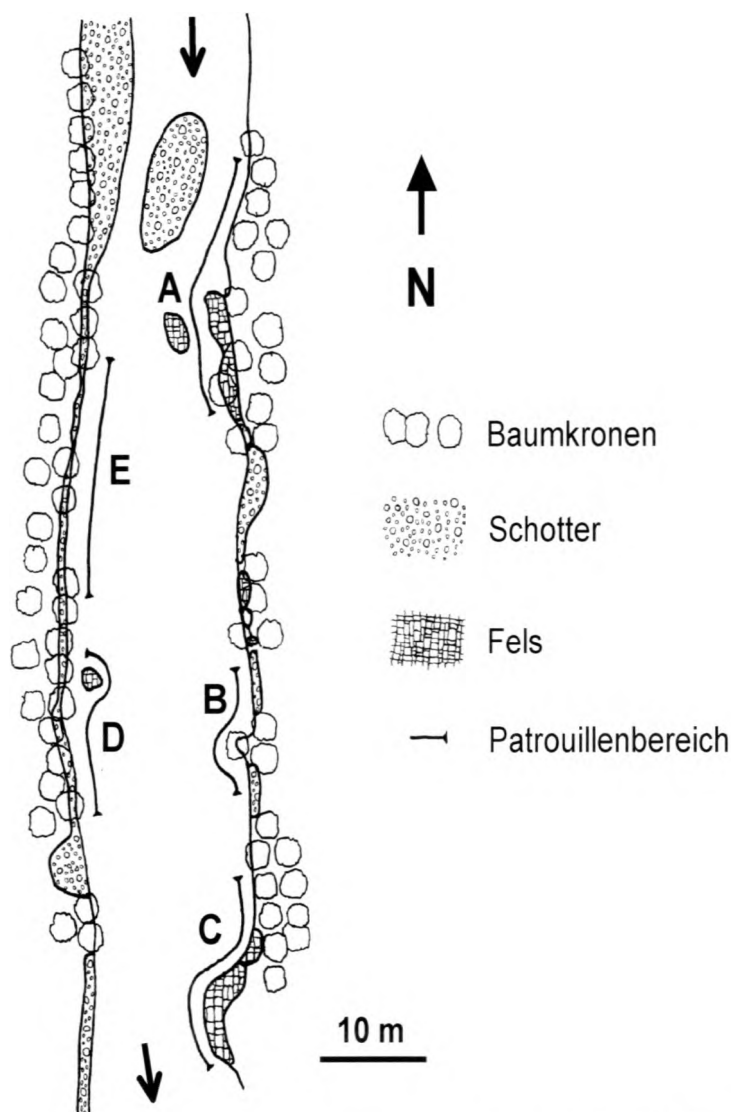


Abb. 1: Skizze des 100 m langen Untersuchungsabschnittes am Gardon de Mialet. Mit A-E sind die fünf Patrouillenbereiche der Männchen von *Oxygastra curtisii* angegeben. – Fig. 1: The study site, a 100 m section of the Gardon de Mialet river. The five flight ranges of patrolling *Oxygastra curtisii* males are marked with A-E.

27. und 28. Juli 1994 versuchten wir zusätzlich, Tagesgänge der Aktivität der Männchen aufzunehmen. Alle Beobachtungen erfolgten von der Flußmitte aus, wobei wir von den Flugbahnen der Tiere einen Abstand von ca. zwei Metern einhielten. Unsere Anwesenheit führte zu keinerlei erkennbaren Änderungen im Verhalten der Männchen.

Die ebenfalls im Untersuchungsgebiet auftretende Aeshnide *Boyeria irene* wurde in Bezug auf Raumkonkurrenz mit *O. curtisii* beobachtet. Fünf Uferbereiche, an denen *O. curtisii*- und *B. irene*-Männchen wiederholt patrouillierten, bezeichneten wir als „Uferabschnitte A bis E“ (Abb. 1).

Beim Erscheinen von markierten *O. curtisii*-Männchen am Gewässer notierten wir Ankunftszeit, Verweildauer in den Uferabschnitten, intra- und interspezifische Interaktionen, Wechsel der benutzten Uferabschnitte während der Patrouille und Kontakte mit der Wasseroberfläche. Zeitangaben erfolgten auf die Minute genau. Um sowohl einen Tagesgang der Patrouillenaktivität aufzunehmen als auch die Präferenz für bestimmte Uferabschnitte zu erfassen, die sich in der Anwesenheitshäufigkeit widerspiegelte, wurde an zwei Tagen (27. und 28. Juli 1994) in Zeitintervallen von je zehn Minuten die Präsenz von markierten und unmarkierten *O. curtisii*-Männchen und von *B. irene*-Männchen in den fünf Uferabschnitten aufgenommen. Außerdem wurde die Lufttemperatur am Flußufer im Schatten gemessen und der Bewölkungsgrad abgeschätzt.

Ergebnisse

Parameter der Patrouillenflüge

Die Ankunft der Männchen im Untersuchungsabschnitt konnte nur selten beobachtet werden. Sie flogen über die Kronen der niedrigen, am Ufer stehenden Erlen auf das Gewässer nieder oder kamen den Fluss entlang geflogen. Oft sahen wir die Männchen erst, wenn sie von der Flußmitte aus in einen Uferabschnitt flogen, noch häufiger patrouillierten sie bereits in einem Uferabschnitt, als wir sie bemerkten. Dabei flogen sie in einem Abstand von ca. 0,3-1,5 m annähernd parallel zur Uferlinie. Die Flughöhe über dem Gewässer betrug dabei 0,2-0,5 m, meist 0,2-0,3 m. Ein besetzter Abschnitt wurde in meist regelmäßigen Flugbahnen mit je einem flussaufwärts und einem flussabwärts gelegenen Wendepunkt kontrolliert. Da die Lage der von verschiedenen Individuen benutzten Wendepunkte nahezu identisch war, konnten im Untersuchungsgebiet fünf Uferabschnitte – A bis E – voneinander unterschieden werden, in denen die Männchen patrouillierten (Abb. 1). Die Männchen von *Boyeria irene* suchten für ihre Patrouillen dieselben fünf

Uferabschnitte auf. Die Länge einer Flugbahn betrug bei *Oxygastra curtisii* im Untersuchungsgebiet – parallel zur Uferlinie gemessen – zwischen 6 und 15 m. Sie variierte von Uferabschnitt zu Uferabschnitt. Gelegentlich flog ein Männchen eine Zeit lang nur etwa die Hälfte des besetzten Uferabschnittes ab, um dann wieder am gesamten Uferabschnitt zu patrouillieren. Die Flugbahnen führten sowohl entlang der Grenzen der Schatten, die von den Uferbäumen auf die Wasseroberfläche fielen, als auch durch beschattete und besonnte Bereiche hindurch. Die Patrouillenflüge wiesen Rüttelphasen auf, während der die Männchen flügelschlagend nahezu in der Luft standen, sowie langsame und sehr schnelle Gleitphasen. Die Männchen vollführten im Flug abrupte Richtungsänderungen, wodurch der Patrouillenflug zickzackartig wirkte. Die resultierende Form der Flugbahn entsprach jedoch grob einer Ellipse oder einer Acht. Das Abdomen wurde beim Patrouillenflug leicht nach oben abgewinkelt. Niemals konnten Beutefanghandlungen oder Hinzusetzen der Männchen während der Patrouillen beobachtet werden. Die Dauer einer Patrouille von der Ankunft in einem der Uferabschnitte bis zum Verlassen des Untersuchungsgebietes betrug zwischen ≤ 1 min. und 28 min. (Abb. 2). Der Mittelwert für Patrouillen, die länger als eine Minute dauerten,

Anzahl der Patrouillen

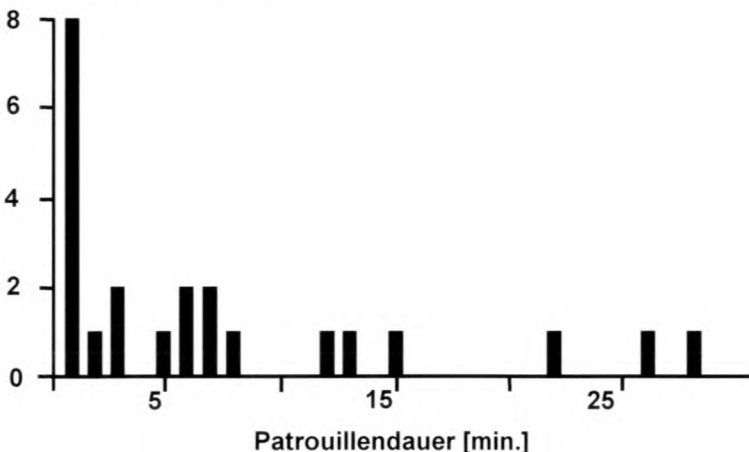


Abb. 2: Dauer der Patrouillenflüge der *Oxygastra curtisii*-Männchen im 100 m langen Untersuchungsabschnitt am Gardon de Mialet. Die Dauer wurde auf die Minute genau ermittelt. – Fig. 2: Duration of patrol flights of male *Oxygastra curtisii* in the territories of a 100 m section of the Gardon de Mialet river. The duration is given in minutes.

lag bei 10,87 min. (Median: 7 min.). Da Beobachtungen von weniger als einer Minute Dauer als einminütige Patrouillen gewertet wurden, betrug der Mittelwert aller 23 aufgenommenen Patrouillen 7,43 min. (Median: 5 min.).

Verhalten während der Patrouillenflüge

Die Verhaltenselemente der markierten *Oxygastra curtisii*-Männchen, die während der 23 aufgenommenen Patrouillen auftraten, sind in einem Flussdiagramm zusammengefaßt (Abb. 3). Meist begannen die Tiere gleich nach Ankunft in einem unbesetzten Uferabschnitt mit dem Patrouillenflug. Sechsmal jedoch verließen Männchen ohne erkennbaren äußeren Anlaß nach einer Verweildauer von weniger als einer Minute den Uferabschnitt und damit auch das Untersuchungsgebiet, ohne zuvor eine regelmäßige Flugbahn eingenommen zu haben. Bei länger andauernden Patrouillen wechselte mitunter ein Männchen von einem Patrouillenabschnitt innerhalb von Sekunden in einen anderen (Wechsel des Uferabschnitts) und setzte dort seinen Patrouillenflug fort. Vor allem gegen Ende der Patrouillen wichen Männchen

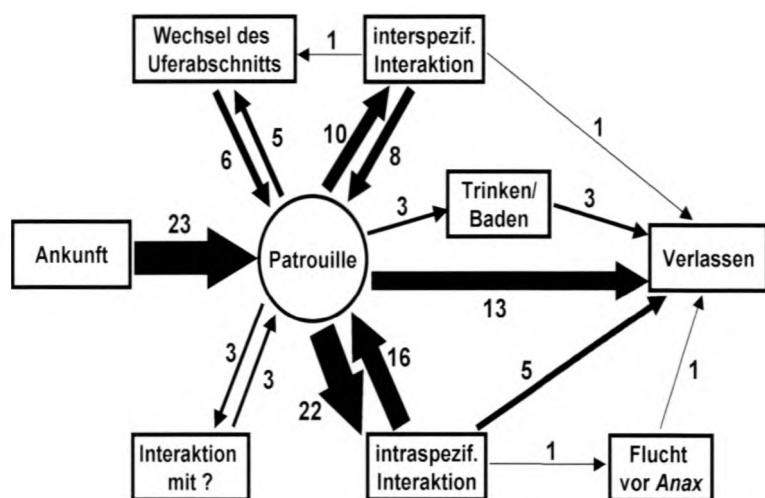


Abb. 3: Flußdiagramm zur Demonstration der Abfolge der Verhaltensweisen der Männchen von *Oxygastra curtisii* am Gewässer. Die Pfeildicke sowie die Zahlen geben die Häufigkeit der jeweiligen Abfolgen an. – Fig. 3: Flow chart diagram on behaviour of male *Oxygastra curtisii* at water. The number and the relative thickness of the arrows indicate the number of encounters following a particular pathway.

manchmal von der zuvor recht konstant eingehaltenen Flugbahn ab und flogen landseitig auch um direkt am Ufer stehende Büsche und Bäume herum, wobei die Flughöhe auf 1-3 m anstieg. Während einer Patrouille konnte es zu inter- bzw. intraspezifischen Interaktionen kommen. Diese waren von unterschiedlicher Intensität. Patrouillierende Männchen flogen auf arteigene Eindringlinge zu. Häufig prallten sie mit diesen zusammen. Manchmal kam es dazu, dass die Kontrahenten zwei- bis dreimal heftig aufeinanderstießen, wobei sie meist vertikal aufstiegen. Gelegentlich beobachteten wir auch Verfolgungsjagen: Wenn sich ein Individuum von *O. curtisii* über die Flußmitte kommend einem besetzten Uferabschnitt näherte, konnte es passieren, dass das patrouillierende Männchen auf diesen Eindringling zuschoß, noch ehe dieser den Uferabschnitt erreicht hatte. Der Eindringling floh dann zurück auf die Flußmitte hinaus oder unter vertikalem Aufsteigen über das Ufer, wobei er verfolgt wurde. Entweder kehrte nach einer solchen Verfolgungsjagd oder einem Kampf das zuvor patrouillierende Männchen in den Uferabschnitt zurück (n=16) oder keines der beiden Individuen (n=5). Dass ein eindringendes *O. curtisii*-Männchen den Inhaber eines Uferabschnittes aus seinem Uferabschnitt vertrieb und diesen dann anschließend selbst übernahm, konnten wir nie feststellen. Auseinandersetzungen zwischen zwei *O. curtisii*-Männchen, die gleichzeitig in benachbarten Uferabschnitten patrouillierten, traten selten auf. Allerdings konnte es zu Interaktionen kommen, wenn sich zwei Männchen einen Uferabschnitt teilten, den sonst nur ein Männchen kontrollierte.

Bloße Annäherungen an Eindringlinge, wie z.B. Tandems von *Platycnemis latipes* ohne erkennbare Vertreibungsabsichten, Vertreiben von Lepidopteren und Hymenopteren sowie Heranfliegen an schwebende pflanzliche Samen gingen nicht in Abb. 3 ein. Die in die Auseinandersetzungen verwickelten Libellen waren andere *O. curtisii*-Männchen, Imagines von *Boyeria irene*, *Calopteryx xanthostoma*, *Orthetrum cancellatum* und *Macromia splendens*. Einmal konnte beobachtet werden, dass ein *O. curtisii*-Männchen vor *Anax parthenope* floh. Kurz vor dem Verlassen des Untersuchungsgebietes flogen drei der beobachteten Männchen von *O. curtisii* in horizontaler Körperhaltung auf die Wasseroberfläche nieder und benetzten sich (Trinken oder Baden). Im Untersuchungsgebiet konnte nur ein einziges Mal eindeutig ein *O. curtisii*-Weibchen festgestellt werden: Von Männchen unbehelligt, legte es im Uferabschnitt B an Erlenwurzeln Eier ab.

Von den 32 markierten *O. curtisii*-Männchen konnten in den folgenden Tagen sieben Individuen im Untersuchungsgebiet wiedergefunden werden.

Uferabschnitte

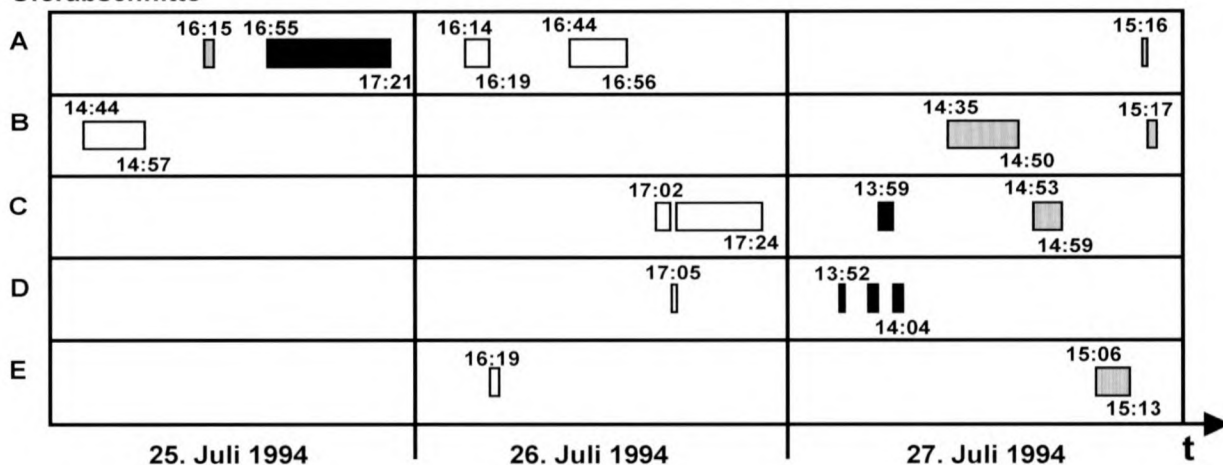


Abb. 4: Zeitliches und räumliches Muster der Patrouillenaktivität dreier individuell markierter Männchen von *Oxygastra curtisii* im Verlauf von drei aufeinanderfolgenden Tagen. Angegeben ist der von den Männchen gewählte Uferabschnitt (A-E; s. Abb. 1) sowie die Patrouillendauer. Bei bis zu einer Minute dauernden Aufenthalten ist nur die Ankunftszeit angegeben, bei längeren sowohl die Ankunfts- als auch die Abflugzeit (Sonnenaufgang 6:29 h, Sonnenuntergang 21:19 h). – Fig. 4: Temporal and spatial patterns of patrol activity in three individually marked males of *Oxygastra curtisii* in the course of three subsequent days. The diagram shows the section of the river margin (A-E). In the case of short stays only the time of arrival is given, in long lasting stays arrival and departure time (sunrise 6:29 h, sundown 21:19 h).

manchmal von der zuvor recht konstant eingehaltenen Flugbahn ab und flogen landseitig auch um direkt am Ufer stehende Büsche und Bäume herum, bestimmte Uferabschnitte (Abb. 5). Die Belegung der Uferabschnitte wich signifikant von einer Gleichverteilung ab (χ^2 -Anpassungstest: $\chi^2 = 15,18$; $df = 4$; $p = 0,004$). Hingegen zeigten *B. irene*-Männchen keine eindeutige Präferenz für einen bestimmten Uferabschnitt (χ^2 -Anpassungstest: $\chi^2 = 5,18$; $df = 4$; $p = 0,27$). Nie waren alle Uferabschnitte gleichzeitig besetzt (Abb. 6). Zwischen den beiden Arten kam es häufig zu Auseinandersetzungen, nach denen entweder eine den Uferabschnitt verließ oder beide blieben. Imagines von *O. curtisii* erschienen erst gegen Mittag am Gewässer. Die früheste Ankunft eines Männchens wurde um 12:00 Uhr MESZ (= 10:06 Uhr Solarzeit) registriert. Die Patrouillenaktivität erstreckte sich am 25. und 26. Juli 1994 bis mindestens 17:30 Uhr MESZ (= 15:36 Uhr Solarzeit, Abb. 4). Während der Aufnahme der Patrouillenaktivität im Tagesverlauf am 27. und 28.

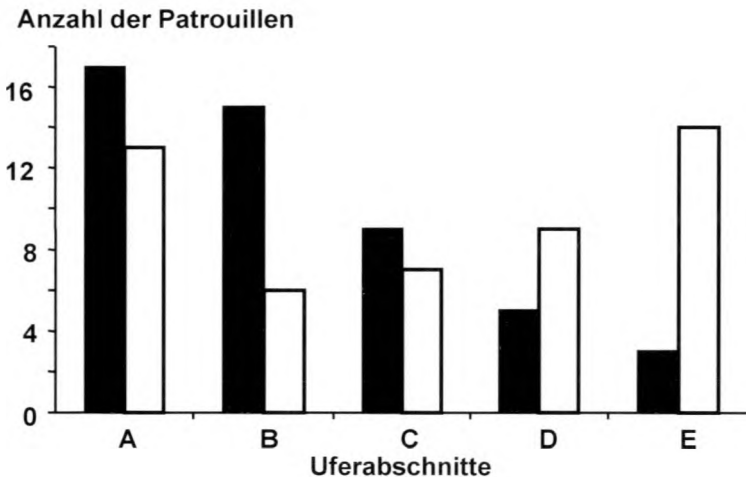


Abb. 5: Vergleich der Attraktivität von fünf Uferabschnitten des Gardon de Mialet für die Patrouillentätigkeit der Männchen von *Oxygastra curtisii* (schwarz) und *Boyeria irene* (weiß). Angegeben ist die Summe der in Intervallen von 10 Minuten festgestellten Männchen an zwei aufeinanderfolgenden Tagen (27. und 28. Juli 1994). – Fig. 5: Comparison of male patrol activity of *Oxygastra curtisii* (black bars) and *Boyeria irene* (white bars) in five different territories along a 100 m section of the Gardon de Mialet river. Presence of males was recorded in intervals of 10 minutes on two subsequent days (27 and 28 July 1994).

Juli 1994 kam es bei *O. curtisii* nach Einsetzen von Regenfällen zum Abbruch dieser Aktivität, bei *B. irene* zur Unterbrechung (Abb. 6). Beide Arten patrouillierten auch noch bei zunehmender Bewölkung bis zum Einsetzen des Regens. Nachdem der Regen stärker geworden und die Temperatur weit unter 30 °C abgesunken war, stellten beide Arten ihre Patrouillenflüge ein. Nach dem Regen erschienen vereinzelt patrouillierende *B. irene*-Männchen bei Temperaturen von etwa 24 bis 28 °C.

Beschreibung der Patrouillenstrecken

Die Männchen von *Oxygastra curtisii* patrouillierten im Untersuchungsgebiet an charakteristischen Uferabschnitten (Abb. 1). Die Patrouillenstrecken verliefen parallel zur Uferlinie, waren jeweils teilweise durch Schwarzerlen (*Alnus glutinosa*) beschattet und zeichneten sich durch eine geringe bis kaum wahrnehmbare Fließgeschwindigkeit aus. Die Abschnitte A, B und C lagen am linken, E und D am rechten Ufer. Abschnitt A war in der flussabwärts gelegenen Hälfte mit Felsen und einzelnen Erlen gesäumt, in der anderen Hälfte wechselten sich Schotter und Fels als Ufersubstrat ab. Die Erlen standen dort dichter. Eine weit über das Wasser ragende Schwarzerle bildete die aufwärts gelegene Begrenzung des Abschnittes. Dem Abschnitt A vorgelagert ragte ein Felsblock aus dem Wasser. Ausnahmsweise wurde Abschnitt A von zwei patrouillierenden *O. curtisii*-Männchen besetzt, wobei A dann in einen flussaufwärts und in einen flussabwärts gelegenen Teil zerfiel. Flußabwärts schloß sich ein flaches, unbeschattetes Schotterufer an, an dem *O. curtisii* nicht patrouillierte. Darauf folgte Abschnitt B, dessen Ufer weitgehend aus Schotter bestand. In der Mitte des Abschnittes befand sich eine Halbinsel, auf der Erlen standen und von der aus tote Äste über das Wasser ragten. An B schloß sich fast unmittelbar Abschnitt C an. Am flussaufwärts gelegenen Ende wies Abschnitt C ein Schotterufer und einen dichten Erlenbestand auf, weiter abwärts bildeten unbeschattete Felsen das Ufersubstrat. Am rechten Ufer schloß sich an eine vegetationsfreie Schotterbank Abschnitt E an. Das Ufer bestand ebenfalls aus Schotter, wurde aber teilweise von Erlen beschattet. Der weiter flussabwärts gelegene Uferabschnitt D unterschied sich optisch kaum von E. Eine deutliche strukturelle Abgrenzung war nicht vorhanden. Ein kleiner Felsen war dem Uferabschnitt D vorgelagert. Flussabwärts wurde D von einer vegetationsfreien Schotterfläche begrenzt. In einigen Fällen patrouillierte *O. curtisii* im abwärts gelegenen Teil von D, am vegetationsfreien Schotterufer entlang, weiter bis zu einer sich abwärts anschließenden Erlengruppe; zugleich konnte es vorkommen, dass im flussaufwärts gelegenen Teil von D ebenfalls ein *O. curtisii*-Männchen patrouillierte.

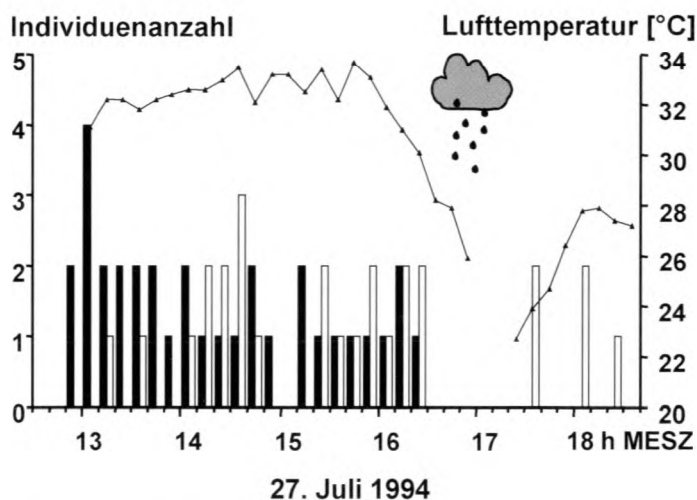
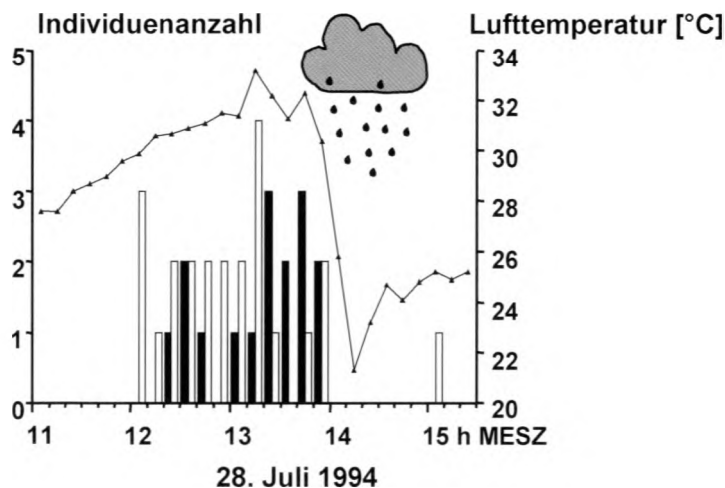


Abb. 6: Die Männchendichte von *Oxygastra curtisii* (schwarz) und *Boyeria irene* (weiß) im Tagesverlauf des 27. Juli 1994 (oben) bzw. 28. Juli 1994 (unten) an einem 100 m langen Abschnitt des Gardon de Mialet (Sonnenaufgang 6:29 h, Sonnenuntergang 21:19 h). – Fig. 6: Male density of *Oxygastra curtisii* (black bars) and *Boyeria irene* (white bars) in the course of 27 July 1994 (above) and 28 July (below) of a 100 m section of the Gardon de Mialet river (sunrise 6:29 h, sundown 21:19 h).

Diskussion

Patrouillenflug

Das Verhalten der Männchen von *Oxygastra curtisii* am Gewässer wurde bisher nur von HEYMER (1964) genauer beschrieben. Seine ebenfalls aus Südfrankreich stammenden Beobachtungen stimmen in Aspekten wie Flughöhe und Körperhaltung der patrouillierenden Männchen mit den unseren überein. In Bezug auf die Ortstreue weichen seine Aussagen (HEYMER 1964, 1969) allerdings deutlich ab: Die von uns beobachteten Männchen patrouillierten innerhalb einer Stunde an bis zu vier verschiedenen Uferabschnitten, aber nie länger als eine halbe Stunde in einem einzigen Uferabschnitt. Nach HEYMER besetzen die Männchen dagegen ein Revier und bleiben dort mehrere Tage. Seine Schlußfolgerungen basieren auf der Beobachtung von drei markierten Tieren. Ein Männchen fand er „zwei Tage später etwa 1 km entfernt am gleichen Bach in einem Revier“. Ein anderes hielt sich an drei aufeinander folgenden Tagen im „immer gleichen Revier“ auf und begattete „mindestens 5 Weibchen“, weshalb HEYMER es als „reviertreu“ einstuft. Das dritte Männchen trat am übernächsten Tag nach der Markierung wieder „für einige Zeit“ am gleichen Uferabschnitt auf. Lediglich das Verhalten des „reviertreuen“ Männchens steht nicht im Einklang mit unseren Beobachtungen, nach denen sich das Verhalten der Männchen von *O. curtisii* am Gewässer in der folgenden Weise charakterisieren läßt: Die Männchen patrouillieren kontinuierlich fliegend an bestimmten Gewässerabschnitten, verteidigen diese gegen Rivalen und verlassen diese wieder nach kurzer Zeit. Entsprechende Verhaltensmuster sind auch von anderen Corduliiden-Arten bekannt. Die Ortsbindung ist üblicherweise von geringer Dauer, meist patrouillieren Corduliiden-Männchen weniger als eine Stunde in einem bestimmten Bereich. Die Patrouillenbereiche – überwiegend Uferabschnitte – sind selten länger als 20 m (KORMONDY 1961, SAKAGAMI et al. 1974, UBUKATA 1975, 1979, HILTON 1983, ROWE 1988, WILDERMUTH & SPINNER 1991, BROOKS et al. 1997, WILDERMUTH 1998). Zu berücksichtigen ist dabei jedoch die Plastizität im Verhalten von Libellen. Habitatparameter, Witterungseinflüsse und vor allem die Individuendichte können das Verhalten der Männchen am Fortpflanzungsgewässer beeinflussen. Bei geringer Männchendichte fliegen z.B. *Aeshna cyanea*-Männchen oft die gesamte Uferlinie von kleinen Teichen auf der Suche nach Weibchen ab (KAISER 1974b), bei für die Art eher untypisch hohen Dichten dagegen patrouillieren sie in relativ kurzen Uferabschnitten und zeigen während einer Patrouille eine strenge Ortsbindung (POETHKE 1988). Ein solcher Effekt wurde ebenfalls bei Corduliiden beobachtet. *Cordulia aenea amurensis* patrouilliert bei geringer Dichte an 30-60 m langen

Uferabschnitten, ohne diese zu verteidigen, bei hoher Männchendichte jedoch werden im Mittel 12,2 m lange Uferabschnitte gegen Eindringlinge verteidigt (UBUKATA 1975). Das von uns bei *O. curtisii* beobachtete Verhalten ist folglich als mehr ortsgebundener, kleinräumiger Patrouillenflug einzuordnen.

Territorialität

Territoriales Verhalten ist bei Libellen-Männchen schon lange bekannt (ST. QUENTIN 1964). Sich ursprünglich auf Vögel beziehend, hat der Begriff „Territorium“ im Verlauf des 20. Jahrhunderts Erweiterungen und Verallgemeinerungen erfahren (zusammenfassende Übersicht bei KAUFMANN 1983). Wurde früher in einem Territorium ein Gebiet gesehen, aus dem Artgenossen mittels offener Aggression oder Werbeverhalten ausgeschlossen werden, so lieferte KAUFMANN (1983) eine sehr weit gefasste Definition des Begriffs. Seines Erachtens ist ein Territorium ein räumlich festgelegter Teil eines Aktionsraumes eines Individuums oder einer Gruppe, in dem diese(s) Vorrang gegenüber anderen in Bezug auf Zugang zu einer oder mehreren kritischen Ressourcen hat. Diese Zugangspriorität muss durch soziale Interaktion erreicht werden. Exklusivität beim Zugang zu Ressourcen und aktive Verteidigung sind keine zwingend erforderlichen Merkmale von Territorialität. Die weiteren Ausführungen von KAUFMANN überträgt CORBET (1999) auf Libellen: Die Zeitspanne, in der ein Territorium aufrecht erhalten wird, reicht von weniger als einer Minute bis über einen Monat. Das Ausmaß des Aggressionsverhaltens, das ein Männchen zur Verteidigung seines Territoriums zeigt, folgt ebenfalls einem Kontinuum. Vorhandensein und Ausmaß von territorialem Verhalten kann – auf der Ebene einer Art oder eines Individuums – von räumlichen, zeitlichen und biologischen Faktoren wie z.B. der aktuell herrschenden Dichte geschlechtsreifer Männchen abhängen.

Territorialität bietet nur dann Selektionsvorteile für den Inhaber, wenn durch sie seine individuelle genetische Fitness erhöht wird, d. h. der erhöhte Zugang zu Ressourcen muß den Zeit- und Energieaufwand sowie das Verletzungsrisiko von territorialem Verhalten überwiegen (KAUFMANN 1983). Durch territoriales Verhalten versucht der Inhaber eines Territoriums, eine oder mehrere Ressourcen zu monopolisieren. Bei Libellen stehen diese Ressourcen meist im Zusammenhang mit der Fortpflanzung (CORBET 1999). Im Gegensatz zu den Männchen erscheinen Libellenweibchen meist nur kurzfristig am Fortpflanzungsgewässer, um sich zu paaren und/oder um Eier abzulegen. Aufgrund dessen und aufgrund der Mobilität der Weibchen sind Libellenmännchen – zumindest vor der Tandembildung – nicht in der Lage, diese direkt zu monopolisieren. Bei vielen Arten versuchen die Männchen,

für eine gewisse Zeitspanne die Kontrolle über potentielle Eiablageplätze zu erhalten, da dort eine relativ hohe Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Weibchen gegeben sein sollte.

Männchen von *Oxygastra curtisii* patrouillieren nach bisheriger Kenntnis nur in ufernahen Bereichen. An etwa 20 m breiten Flüssen finden in der Flußmitte keine Patrouillenflüge statt. Das erklärt sich durch die dortige Lage der Eiablageplätze der Weibchen bzw. der Larvalmikrohabitate: Zur Eiablage fliegen die Weibchen allein an durch überhängende Vegetation beschatteten Stellen flach über das Wasser am Ufer entlang, wobei sie ruckartige, hektisch wirkende Flugmanöver ausführen. Das Abdomenende wird auf die Wasseroberfläche oberhalb von Erlenwurzeln, auf Erlenwurzeln, bemooste Felsen oder knapp über die Wasseroberfläche ragendes Totholz getupft (HEYMER 1964, CHELMICK 1983, eigene Beobachtungen). Die Larven leben in den Flüssen der Cevennen vornehmlich im submersen Erlenwurzelgeflecht (LEIPELT & SUHLING 2001). Die Männchen patrouillieren also dort, wo auch die Eiablagen stattfinden. Wir hatten allerdings, bis auf eine einzige Ausnahme, keine sicheren Beobachtungen von Weibchen am Untersuchungsabschnitt. Das Fehlen von Männchen-Weibchen-Interaktionen während unserer Untersuchung läßt sich unterschiedlich interpretieren: Zum einen stammen unsere Beobachtungen aus dem letzten Juli-Drittel 1994 vom Ende der Flugzeit (vgl. HEYMER 1964, CHELMICK 1983), als die Aktivität und Dichte der Art bereits deutlich abnahm. Zum anderen ist nicht völlig auszuschließen, dass Weibchen kurzzeitig am Wasser waren und sofort von Männchen verfolgt wurden. Bei Eindringlingen, die sich in einen Kampf verwickeln ließen, gehen wir davon aus, dass es sich um Männchen handelte. Gab es dagegen keinen Kampf, sondern eine Verfolgungsjagd, so könnte der Eindringling auch ein Weibchen gewesen sein. HEYMER (1964) betont die Geschwindigkeit entsprechender Aktionen, die eine Identifizierung des in der Erscheinung einem Männchen ähnelnden Weibchens für einen Beobachter sicherlich erschwert.

Gemäß der Definition von KAUFMANN (1983) ist das Verhalten der Männchen von *O. curtisii* als territorial einzustufen. Im Vergleich mit anderen Libellen nimmt *O. curtisii* hinsichtlich der Territorialität eine mittlere Stellung ein: Die Männchen verhalten sich nur kurzzeitig territorial, d.h. sie besetzen Territorien für weniger als eine Stunde. Männchen von *Onychogomphus f. forcipatus* verhalten sich dagegen nicht territorial, sondern sind gegeneinander aggressiv, ohne gleichzeitig ortsgebunden zu sein (KAISER 1974a). Das andere Extrem stellt in Europa *Calopteryx virgo* dar. Männchen dieser Art halten sich – zumindest bei geringer Populationsdichte – häufig an

mehreren aufeinander folgenden Tagen im selben Territorium auf, im Einzelfall an bis zu 40 Tagen (KLÖTZLI 1971).

Dank

Wir danken Thomas Rickfelder für seinen Einsatz als Ergänzungsspieler am Gardon und Hansruedi Wildermuth für kritische Anmerkungen zum MS.

Literatur

- BROOKS, S.J., A. MCGEENEY & S.A. CHAM (1997): Time sharing in the male Downy Emerald, *Cordulia aenea* (L.) (Corduliidae). *J. Brit. Dragonfly Soc.* 13: 52-57
- CHELMICK, D.G. (1983): Observations on the ecology and distribution of *Oxygastra curtisii* (Dale). *J. Brit. Dragonfly Soc.* 1: 11-14
- CORBET, P.S. (1999): *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester
- DOMMANGET, J.-L. (1996): *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834). In: VAN HELSDINGEN, P.J., L. WILLEMSE & M.C.D. SPEIGHT: *Background information on invertebrates of the habitats Directive and the Bern Convention. Part II - Mantodea, Odonata, Orthoptera and Arachnida*. Nature and environment No. 80. Council of Europe Publishing, Strasbourg: 341-349
- HEYMER, A. (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Libelle *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834), (Odonata: Anisoptera). *Beitr. Entomol.* 14: 31-44
- HEYMER, A. (1969): Fortpflanzungsverhalten und Territorialität bei *Orthetrum coerulescens* (Fabr., 1798) und *O. brunneum* (Fonsc., 1837), (Odonata: Anisoptera). *Rev. Comp. Animal* 3: 1-24
- HILTON, D.F.J. (1983): Reproductive behavior of *Cordulia shurtleffi* Scudder (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 12: 15-23
- KAISER, H. (1974a): Intraspezifische Aggression und räumliche Verteilung bei der Libelle *Onychogomphus forcipatus* (Odonata). *Oecologia* 15: 223-234
- KAISER, H. (1974b): Verhaltensgefüge und Temporalverhalten der Libelle *Aeschna cyanea* (Odonata). *Z. Tierpsychol.* 34: 398-429
- KAUFMANN, J.H. (1983): On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol. Rev.* 58: 1-20
- KLÖTZLI, A.M. (1971): Zur Revierstetigkeit von *Calopteryx virgo* (L.) (Odonata). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 43: 240-248
- KNAUS, P. (1999): *Untersuchungen zur Emergenz, zur Mobilität und zum Paarungssystem an einer Metapopulation von Somatochlora alpestris (Selys 1840) in den Zentralalpen (Anisoptera: Corduliidae)*. Diplomarbeit, Universität Zürich
- KORMONDY, E.J. (1961): Territoriality and dispersal in dragonflies (Odonata). *J. N.Y. Entomol. Soc.* 69: 42-52
- LEIPELT, K.G. & F. SUHLING (2001): Habitat selection of larval *Gomphus graslinii* and *Oxygastra curtisii* (Odonata: Gomphidae, Corduliidae). *Int. J. Odonatol.* 4: 23-34

- POETHKE, H.-J. (1988): Density-dependent behaviour in *Aeshna cyanea* (Müller) males at the mating place (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 17: 205-212
- ROWE, R.J. (1988): Alternative oviposition behaviours in three New Zealand corduliid dragonflies: their adaptive significance and implications for male mating tactics. *Zool. J. Linn. Soc.* 92: 43-66
- SAKAGAMI, S.F., UBUKATA, H., IGA, M. & M.J. TODA (1974): Observations on the behavior of some Odonata in the Bonin Islands, with considerations on the evolution of reproductive behavior in Libellulidae. *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool.* 19: 722-757
- ST. QUENTIN, D. (1964): Territorialität bei Libellen (Odonata): Ergebnisse und Ausblicke. *Mitt. Münchner Entomol. Ges.* 54: 162-180
- 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. VI, Zool.* 19: 812-833
- UBUKATA, H. (1979): Behavior of *Somatochlora viridiaenea viridiaenea* Uhler in Kushiro district (Odonata, Corduliidae). *New Entomol.* 28: 1-7
- WILDERMUTH, H. (1998): Terrestrial and aquatic mating territories in *Somatochlora flavomaculata* (Vander Linden) (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 27: 225-237
- WILDERMUTH, H. & W. SPINNER (1991): Visual cues in oviposition site selection by *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 20: 357-367