

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAFICA

Editor: G. WOLF

E 1905/1975

Calopteryx splendens (Odonata)
Revierverhalten (Freilandaufnahmen)

GÖTTINGEN 1975

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Film E 1905

Calopteryx splendens (Odonata) Revierverhalten (Freilandaufnahmen)

CHRISTIANE BUCHHOLTZ, Marburg

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Die Insektenordnung der Libellen (Odonata) umfaßt etwa 3500 Arten; aus Mitteleuropa kennen wir ca. 80 Arten. Hiervon sind unter den Zygopteren *Calopteryx splendens* Harris und *Calopteryx virgo* L. die einzigen Vertreter ihrer Gattung und Familie (Calopterygidae). Unter den einheimischen Zygopteren sind diese Arten die größten; sie verfügen über eine Flügelspannweite von etwa 7 cm.

Wie zahlreiche andere Libellenarten zeichnet sich *C. splendens* durch einen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus aus. Die metallisch grünen Weibchen tragen transparente, blaßgrün getönte Flügel. Die metallisch blau gefärbten Männchen sind durch eine breite blaue Flügelbinde auffallend gekennzeichnet. Im adulten Alter erreicht diese eine tief dunkle Ausbildung.

Die geographische Verbreitung von *C. splendens* erstreckt sich über den europäischen Raum hinaus auf Nordafrika und Vorderasien. Die Art bevorzugt breitere fließende Gewässer mit schattenarmen Ufern.

An der spezifischen Biotopbindung von *C. splendens* sind Larve und Imago jeweils in unterschiedlicher Weise beteiligt (ZAHNER [8], [9]). Der für die larvale Entwicklung notwendige Sauerstoffnutzwert kann nur in strömenden Gewässern erreicht werden, die Fließgeschwindigkeiten von 2—6 cm/s bis 60—70 cm/s aufweisen. Ein Absinken der Fließgeschwindigkeit unter den Minimalwert führt bereits zu Atemnot. Andererseits belastet auch eine zu starke Strömung den Gasaustausch. Je nach Sauerstoffgehalt und Temperatur liegt die optimale Fließgeschwin-

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 9.

digkeit etwa zwischen 3 und 30 cm/s. Die bevorzugten Sommertemperaturen des Wassers betragen 18 bis 24°C. Kältere Bäche, die 16°C im Sommer nicht erreichen, werden — im Gegensatz zu *C. virgo* — von *C. splendens* nicht besiedelt. Aufgrund der notwendigen Strömungsverhältnisse sind die Larven auf Substrat angewiesen, um sich genügend festhalten zu können.

Die Imagines bleiben meist in der Nähe ihres Schlüpfortes. Für sie sind vor allem für die Eiablage geeignete Pflanzenteile erforderlich. Außerdem muß eine Kommunikation zu anderen Artgenossen gegeben sein, was in der Regel durch den Aufenthalt der Larven gewährleistet wird. Nach ZAHNER [8] treten Imagines dort selten auf, wo Fließgewässer eine Mindestbreite von 40 bis 60 cm unterschreiten und über eine freie Wasseroberfläche von weniger als 0,3 bis 0,5 m² verfügen.

Die Entwicklungsdauer beträgt 1 oder 2 Jahre. Sie ist von den jeweils vorherrschenden klimatischen Bedingungen abhängig. In Dänemark dürfte eine zweijährige Entwicklungsdauer die Regel sein (WESENBERG-LUND [7]), in Westdeutschland kann dieser Zyklus auf ein Jahr reduziert werden (BUCHHOLTZ [1]).

Die Flugzeit, also der Abschnitt des Jahres, in dem Imagines auftreten, dauert bei uns etwa von Mitte Mai bis Mitte September. Die Lebensdauer einzelner Tiere kann um einen Monat betragen. Flugzeit und Lebensdauer sind von den jeweiligen klimatischen Bedingungen abhängig.

Das Ausmaß der Aktivität innerhalb eines Biotops ist wetterbedingt. An Regentagen oder aber bei andauernder Bewölkung halten sich die Imagines in der Nähe ihres bevorzugten Gewässerabschnitts auf. Das gilt auch für die Nacht. Oft werden dabei Kornfelder oder Buschwerk bevorzugt, was stellenweise zu Ansammlungen zahlreicher Tiere führen kann. An Sonnentagen werden die Imagines aktiv. Temperatur und Beleuchtungsstärke, vor allem aber die spektrale Intensitätsverteilung erweisen sich hierfür als maßgebliche Faktoren (SEIDEL u. BUCHHOLTZ [6]). Verhaltensweisen im Rahmen unterschiedlicher Funktionskreise, wie diejenigen der Revierbildung, des Nahrungserwerbs, der Werbung, Paarung und Eiablage sowie solche agonistischer Art werden sichtbar.

Die Freilandaufnahmen zu diesem Film wurden an der Ohm unterhalb der Bernsdorfer Kuppe bei Marburg/Lahn durchgeführt. In dem betreffenden Abschnitt ist die Ohm etwa 15—20 m breit und hat eine Fließgeschwindigkeit, die bei ca. 40 cm/s liegt. Die Wassertemperatur schwankt im Sommer um 18°C. Der Verlauf des Flusses führt durch ein Wiesengelände. Seine Ufer sind vorwiegend mit Schilf oder Gras bestanden und durch flache Verlandungszonen unterbrochen. Hier bevorzugen die Larven die mit Substrat gefüllten Erosionshöhlen. Zur Eiablage dienen vorzugsweise Teile von *Elodea*, *Nuphar*, *Sagittaria*, *Potamogeton* und Stengel von *Ranunculus*.

Revierverhalten

In den Morgenstunden an Sonnentagen sind die Männchen früher aktiv als die Weibchen. Während diese noch an ihren Schlafplätzen hängen, fliegen adulte Männchen bereits am Ufer entlang, um hier einen geeigneten Bezirk als Tagesrevier auszubilden (BUCHHOLTZ [1]). Seine Größe ist von der jeweiligen Besiedlungsdichte innerhalb des Biotops abhängig. Ein bestimmtes Revier kann an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen, manchmal bis zu 8 Tagen und länger, von demselben Männchen gewählt werden (ZAHNER [9]). Untersuchungen von KLÖTZLI [3] weisen darauf hin, daß die Revierstetigkeit von einem Tag zum anderen im mittleren Lebensabschnitt am größten ist. Das gilt jedenfalls für *C. virgo*. Die Weibchen zeigen keine Revierbildung, sondern fliegen tagsüber durch das Biotop, wobei sie wiederholt von den Männchen gesehen und dann umworben werden.

Analysen von ZAHNER [9] machten erstmals deutlich, daß ein Tagesrevier unterschiedliche Zonen umfaßt. Diese sind bestimmten Funktionen zugeordnet:

a. Revierplatz. Der gewählte Revierplatz liegt in der Regel auf einem exponierten Pflanzenteil über der Wasseroberfläche. Von hier aus unternimmt das Männchen Revier-, Beute-, Kampf- und Werbeflüge. Danach kehrt es jeweils zu demselben Platz zurück. Die Orientierung erfolgt hierbei mit Hilfe markanter optischer Marken, die erlernt werden. Die Entfernung auffallender Halme oder Zweige während der kurzfristigen Abwesenheit eines Männchens führt bei Rückkehr zum Revierplatz zu desorientierten Flügen.

b. Verteidigungsrevier. Bei Anflug eines Artgenossen reagiert der Revierbesitzer bei Überschreiten einer bestimmten Distanz zunächst mit Flügelstreißen. Anschließend erfolgt meist ein Verteidigungsflug. Durch Beobachtung des Beginns des Abwehrverhaltens gegenüber Eindringlingen läßt sich der Umfang des Verteidigungsreviers feststellen. Nach ZAHNER handelt es sich meist um ein langgestrecktes Gebiet.

c. Ablagerevier. Innerhalb eines Verteidigungsreviers gibt es einen Bereich, der durch eine für die Eiablage geeignete Vegetation gekennzeichnet ist. Diesem Ablagerevier gelten besondere Flüge des Männchens. Auch zeigt es nach vollzogener Paarung oftmals dieses Areal dem Weibchen.

d. Neutrale Zone. Vorwiegend uferwärts erkennt man den Beginn neutraler Zonen, wo die revierlosen Weibchen im allgemeinen von den Männchen nicht mehr verfolgt werden. Hier liegen nach ZAHNER auch stets die Ruheplätze, die zur Nacht bzw. bei schlechtem Wetter von beiden Geschlechtern aufgesucht werden.

Beobachtet man die Männchen beim Verlassen ihres Revierplatzes, kann man eine Vielzahl unterschiedlicher Flugtypen erkennen. Eine entspre-

chende Klassifizierung bereitet jedoch Schwierigkeiten (PAJUNEN [4]). Grundsätzlich gelingt es zunächst, 4 Flugarten gegenüberzustellen; nämlich den Revier-, Beute-, Werbe- und Kampfflug.

Wiederholt verlassen die Männchen ihren gewählten Platz, um das gesamte Revier abzufliegen. Dabei erkennt man einen relativ schnellen Flügelschlag bei einer weitgehenden Synchronisation der Vorder- und Hinterflügel. Offenbar dient diese Aktivität u. a. einer Reviermarkierung gegenüber anderen männlichen Artgenossen. Demgegenüber sind beim Beute- und Werbeflug die Flügelpaare alternierend koordiniert (vgl. Film E 1906 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1975).

Weitaus schwerer gelingt die Unterscheidung verschiedener Kampfformen. Fliegt ein Rivale in ein Revier ein, antwortet der Besitzer mit einem Kampfflug. Oftmals geht einem solchen Verteidigungsverhalten Flügelspreizen voraus. Beim Flug gegenüber einem männlichen Artgenossen werden die Flügelbewegungen offenbar grundsätzlich synchronisiert; dabei erkennt man relativ weite Ausschläge.

Außerdem sind Kampf Flüge ebenfalls bei der Reviersuche am Morgen zu beobachten.

Die angewandten flugtechnischen Möglichkeiten, einschließlich der jeweils orientierenden Einstellung gegenüber dem Partner, erweisen sich im Rahmen aggressiven Verhaltens als außerordentlich komplex.

PAJUNEN [4] unterscheidet bei *C. virgo* folgende Flugbilder:

1. Ansatz-Angriff, 2. Frontales Drohen, 3. Rückwärtsdrohen, 4. Breitseitsdrohen, 5. Jagen und Flüchten, 6. Zirkelflug, 7. Schaukelflug und 8. Schwarmflug.

Beim Ansatz-Angriff erfolgt ein schneller Anflug auf den eindringenden Artgenossen, der in einen Drohflug übergehen kann. Beim frontalen Drohen fliegen die Männchen mit geringer Geschwindigkeit in gleicher Höhe. Dabei halten die Partner immer wieder einen Abstand von etwa 15—30 cm ein. Demgegenüber beinhaltet das Rückwärtsdrohen ein wellenförmiges Flugbild der Partner. Das aufgerichtete Abdomenende wird dem Rivalen zugewandt. Sowohl das frontale Drohen als auch das Rückwärtsdrohen dauern wenige Sekunden. Beide Flugtypen mischen sich in das Breitseitsdrohen, welches mit ausgedehnten Ortsveränderungen verbunden ist. Die Orientierung erfolgt jeweils in Abhängigkeit von der Stellung des Partners. Beim „Jagen und Flüchten“ fliegt der Jagende etwa 10—15 cm hinter dem Flüchtenden her. Er paßt sich bei dieser Distanzeinhaltung der Geschwindigkeit des Flüchtenden an. Insgesamt sind diese Flüge kurzzeitig und reichen nur wenige Meter. Ebenfalls kurzfristig, jedoch durch aufeinanderfolgende Spiralbahnen und kurze Wendungen gekennzeichnet, ist der Zirkelflug. In der Regel endet er mit einem gradlinigen Jagdflug. Danach kehrt der Revierbesitzer in sein Territorium zurück. Auch der Schaukelflug zweier Männchen beschränkt sich auf ein begrenztes Areal; allerdings kann wiederholt ein Ortswechsel

vorgenommen werden. Es erfolgen steile Auf- und Abwärtsbewegungen, wobei sich die Stellung der Partner zueinander ständig ändert. Manchmal berühren die Rivalen einander. Der Schaukelflug kann 30—60 Sekunden dauern, mit dazwischen liegenden Pausen. Beim Schwarmflug handelt es sich vielleicht grundsätzlich um keinen aggressiven Flugtyp. Dabei bilden Männchen eine schwarmähnliche Formation. Zwischen ihnen wird eine Minimaldistanz eingehalten, die jeweils variieren kann; sie umfaßt ein paar Körperlängen der Tiere. Zwei nahe beieinander fliegende Männchen können sich während des Schwarmflugs plötzlich frontal gegenüberstehen. Derartige Attacken werden jedoch schnell wieder abgebrochen. Einzelne Männchen können den Schwarm kurzfristig verlassen bzw. ganz fortbleiben.

Filmbeschreibung

1. Biotopaufnahme mit Revierplätzen.
2. Revierplatz, Revierflüge.
3. Drei besetzte Revierplätze (Männchen zur Flußmitte hin orientiert).
4. Revierflug, Start und Landung.
5. Revierflug, Landung.
6. Revierflug.
7. Kampfflug, Landung.
8. Kampfflüge zwischen zwei Männchen.
9. Kampfflüge mehrerer Männchen.
10. Landung auf Revierplatz, Beutefang.
11. Werbeflug in Gegenwart eines Weibchens.
12. Revierplatz, Start, Revierflug und Kampfflug.
13. Revierplatz, Start zum Kampfflug bei Anflug eines Rivalen.
14. Revierplatz (Großaufnahme), Abflug, Werbeflug ohne sichtbares Weibchen, Landung auf Revierplatz.
15. Revierplatz, schwaches Flügelspreizen, Start zum Kampfflug bei Eindringen eines Rivalen (u. a. frontales Drohen), ein zweiter Rivale kommt hinzu.
16. Kampfflüge mehrerer Männchen.
17. Revierplatz in der Mitte des Gewässers, einfliegender Rivale, Flügelspreizen des Revierbesitzers, Abflug des Rivalen. Es folgen wiederholt Verteidigungssituationen. Auch ist ein Schwarmflug wiedergegeben. Landung auf Revierplatz.

18. Alternierende und synchrone Flugtypen eines Männchens. Anschließend Landung auf dem Revierplatz (*Nuphar*). Start, Revierflug übergehend zum Beuteflug, Landung.
19. Revierplatz, Start, Revierflug und Landung. Danach zwei Kampf Flüge gegenüber Rivalen.
20. Revierplatz (*Nuphar*). Einflug eines Rivalen. Zwei Revierplätze nebeneinander. Revierplatz (Großaufnahme). Start, Beuteflug, Landung, Verzehren der Beute. Landung.

Literatur

- [1] BUCHHOLTZ, CHRISTIANE: Untersuchungen an der Libellen-Gattung *Calopteryx*-Leach unter besonderer Berücksichtigung ethologischer Fragen. Z. Tierpsychol. 8 (1951), 273—293.
- [2] BUCHHOLTZ, CHRISTIANE: Eine vergleichende Ethologie der orientalischen *Calopterygiden* (Odonata) als Beitrag zu ihrer systematischen Deutung. Z. Tierpsychol. 12 (1955), 364—386.
- [3] KLÖTZLI, A. M.: Zur Revierstetigkeit von *Calopteryx virgo* (L.) (Odonata). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 43 (1971), 240—248.
- [4] PAJUNEN, I.: Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odon., Calopterygidae). Annales Zoologici Fennici 3 (1966), 201—214.
- [5] SCHMIDT, E.: Über das Schlußlicht am Abdomenende von Libellen. Naturwiss. 40 (1953), 335.
- [6] SEIDEL, F., u. CHRISTIANE BUCHHOLTZ: Versuch einer Reproduktion lebensnotwendiger physiologischer Freilandbedingungen in einem Insektenflugraum. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwiss. z. Marburg 83/84 (1961), 35—63.
- [7] WESENBERG-LUND, C.: Odonatenstudien. Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. 6 (1913), 155—228 u. 373—422.
- [8] ZAHNER, R.: Über die Bindung der mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Gewässers I. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. 44 (1959), 51—130.
- [9] ZAHNER, R.: Über die Bindung der mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Gewässers II. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. 45 (1960), 101—123.

Anschrift der Verfasserin:

Prof. Dr. CHRISTIANE BUCHHOLTZ, Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität, D-3550 Marburg, Ketzerbach 63.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1975 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, farbig, 73 m, 7 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1970. Veröffentlichung aus dem Fachbereich Biologie der Universität Marburg, Prof. Dr. CHRISTIANE BUCHHOLTZ, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H. KUCZKA; Aufnahme: R. DRÖSCHER und H. WITTMANN.

Inhalt des Films

Es werden Revierplätze von *Calopteryx splendens* im Rahmen des Biotops aufgezeigt. Sie sind von Männchen besetzt, die unterschiedliche Flugformen erkennen lassen. Zu diesen gehören Revier-, Beute-, Werbe- und Kampf Flüge.

Summary of the Film

The foci of territories within the biotope are shown (inhabited by males). Varying types of flight patterns are illustrated as territorial, hunting, courtship and aggressive flight.

Résumé du Film

Les retraites du *Calopteryx splendens* dans le cadre du biotope sont montrées. Elles sont occupées par des mâles qui font preuve de différentes formes de vol, parmi lesquelles le vol vers la retraite, le vol de capture de proie, le vol de parade amoureuse et le vol de combat.