

Untersuchungen zum Biotopverbund am Beispiel der Libellen

Christian STETTMER

1 Einleitung

Ein Inhalt dieses Seminars soll die Vorstellung neuer Ergebnisse aus der angewandten ökologischen Forschung sein. An der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege in Laufen wird seit drei Jahren ein solches Forschungsvorhaben mit dem Thema "Biotopverbund am Beispiel der Fließgewässerbibellen" durchgeführt. Schwerpunkte dieser Arbeit sind die Erforschung von Verbreitungsmechanismen, Habitatsansprüchen und verschiedene populationsbiologische Fragestellungen am Beispiel rheobionter Libellenarten. In erster Linie wurden die Forschungen mit 2 Arten nämlich *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* durchgeführt.

HOVESTADT et al. (1990) entwickelten ein Fragenkonzept, das als Instrumentarium zur Bewertung der Ansprüche bedrohter Tierarten dienen soll, die Gefährdungsgradanalyse. Wie aus Abb. 1 ersichtlich ist, umfasst diese Gefährdungsgradanalyse vier Hauptkomponenten und zwar das Dispersal, die Etablierung, den Fortbestand und die Reproduktion einer Art. Jeder dieser Überbegriffe, die als Gesamtheit einen Kreislauf darstellen, gliedert sich in eine Reihe Unterpunkte, die zum jeweiligen Analysenbegriff detaillierte Fragenansätze liefern.

Die im Rahmen dieser Untersuchung gewonnenen Ergebnisse, sollen in diesem Vortrag in Form einer praktischen Umsetzung eines Fragenkatalogs zu einer Gefährdungsgradanalyse (HOVESTADT et al., 1991) vorgestellt werden. Es geht in erster Linie darum aufzuzeigen, welche Fragen einer solchen Gefährdungsgradanalyse am konkreten Beispiel der hier erarbeiteten Forschungsergebnisse zufriedenstellend beantwortet werden können. Es soll aber auch erwähnt werden, welche Probleme bei der Umsetzung eines solchen Konzepts in die Freilandforschung entstehen und ob weitere Forschungsansätze und Methodiken im Hinblick auf eine Gefährdungsgradanalyse relevant sein könnten.

2 Material und Methoden

2.1 Beschreibung der Untersuchungsgebiete

Die Felduntersuchungen wurden im Südosten Oberbayerns in den Landkreisen Berchtesgadener Land und Traunstein durchgeführt. Es handelt sich dabei um die naturräumliche Einheit des Salzach - Hügellands,

eine von den Gletschern der letzten Eiszeit geprägte Jungmoränenlandschaft, die sich durch eine Vielzahl von Mooren und Seen auszeichnet. Das Hauptuntersuchungsgebiet bestand aus den Flächen der Ökologischen Lehr- und Forschungsstation Straß, wo der Bayerische Naturschutzfonds 17 ha Fläche erworben hat und der ANL für Forschungsvorhaben zur Verfügung stellte. Es handelt sich dabei um ein typisches Wiesenbachtal, mit einer Vielzahl verschiedener Habitatstypen. Der in weiten Bereichen mäandrierende Bachverlauf kann als naturbelassen bezeichnet werden.

Neben diesem Gelände dienten acht weitere Gebiete, die in einem Durchmesser von ca. 14 Kilometern angeordnet waren, als zusätzliche Untersuchungsflächen (Abb. 2).

2.2 Methoden

Zur Charakterisierung der verschiedenen biotischen und abiotischen Habitatsqualitätsparameter wurden Daten zu hydrochemischen Eigenschaften der Gewässer, sowie zur Struktur des aquatischen und terrestrischen Lebensraums ermittelt. Neben der Klassifizierung der Naturnähe der neun verschiedenen Gewässer wurden Saprobienindex, Strömungsgeschwindigkeit, elektrische Leitfähigkeit, Sauerstoffgehalt, Temperatur, sowie pH -, NH₄ -, NO₃ - und PO₄ - Werte zu verschiedenen Jahreszeiten gemessen. Darüber hinaus wurden im Hauptuntersuchungsgebiet regelmäßig BSB und CSB-Werte ermittelt. Vegetationsaufnahmen nach BRAUN & BLANQUET (1964) und Ellenberg'sche Zeigerwerte (ELLENBERG 1974), Beschreibungen der Habitatsform nach FAETH & KANE (1978), Berechnungen des Isolationsgrads nach POWER (1972) sowie Ermittlung der Qualität angrenzender Flächen dienten zur Beschreibung des Lebensraums der Imagines.

Untersuchungen zum Biotopverbund wurden sowohl an den Larven als auch an den Imagines durchgeführt. Um überhaupt Aussagen über Populationsentwicklung, Raumnutzung und Wanderungsbewegungen treffen zu können, mußten die Tiere gefangen und markiert werden. Libellenlarven wurden mit Handkeschern gefangen und anschließend markiert. Dazu wurden die gefangenen Libellenlarven auf Zellstoff getrocknet und mit Lackstiften (EDDING 780) dorsal ein Farbpunkt auf dem Abdomen

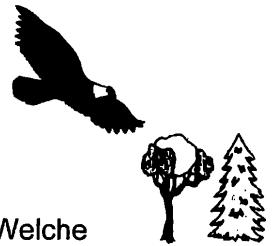
Fragen zu einer Gefährdungsanalyse

Welches Stadium verbreitet sich?
 Welcher Anteil der Pop. für Verbreitung?
 Welche Barrieren behindern die Ausbreitung?
 Lagebeziehungen geeigneter Habitate.
 Struktur der Metapopulation?

Welche Entfernung wird überbrückt?

DISPERSAL

ETABLIERUNG



Welche Habitatsprüche?
 Wieviele Individuen nötig?
 Störantälligkeit?

Welches ist die reproduktive Einheit?
 Altersklasseneinteilung?
 Wie häufig Reproduktion?
 Welche Nachkommen können reproduzieren?

REPRODUKTION



Wieviele Individuen nötig?
 Welche Pop.schwankungen?
 Welcher Flächenbedarf?
 Mortalitätsraten und -ursachen?
 Welche Schlüsselfaktoren für die Pop.regulation?

Effektive Populationsgröße?

FORTBESTAND



Konkurrenz zu anderen Arten?
 Besteht ein spezifischer Räuberdruck?
 Detailliertes Studium der Nahrungswahl u.d. Ressourcenangebots.

Habitatnutzungsanalyse: Art, Menge, Qualität und Anordnung von Mikrohabitaten, die das Überleben fördern.

Abbildung 1

Darstellung der Fragen zu einer Gefährdungsanalyse (Mühlenberg 1991)



Abbildung 2

Übersicht und Lage der einzelnen in die Untersuchungen miteinbezogenen Gebiete im südlichen Oberbayern

aufgetragen. Jedem Standort wurde dabei eine bestimmte Farbe zugeordnet, um eventuelle Verfrachtungen der Larven im Bachlauf nachweisen zu können. Nach dem vollständigen Trocknen der Farbe (ca. zehn Minuten) wurden die Tiere am Fangort wieder freigelassen. In einem Vorversuch wurden markierte Libellenlarven über einen Zeitraum von

mehreren Wochen in einem Aquarium beobachtet, um sicherzustellen, daß aus der Farbmarkierung keinerlei unerwünschte und das Versuchsergebnis beeinflussende Nebeneffekte resultieren. Libellenimagines, die bei kühler Witterung oder am frühen Morgen inaktiv in der Vegetation saßen, konnten mit der Hand gefangen werden, ansonsten

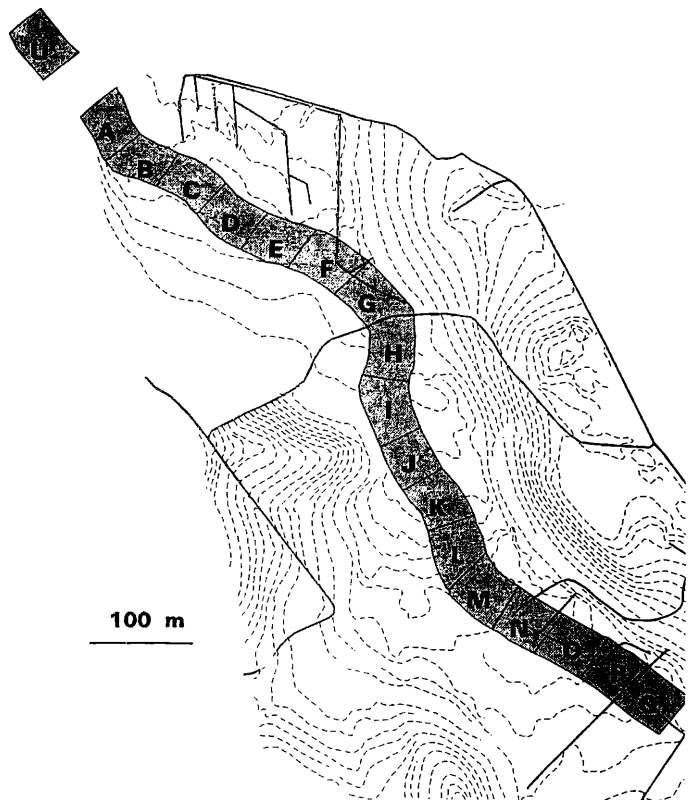


Abbildung 3

Überblick über das Hauptuntersuchungsgebiet "Ökologische Lehr- und Forschungsstation Straß", mit der Einteilung der bachbegleitenden Flächen in 19 Untersuchungs-raster bei einer Größe von 2000 m²

verwendete ich zum Fang aktiver Libellen ein Insektenfangnetz. Die Markierung selbst erfolgte bei den Libellenimagines mit einem wasserfesten Filzstift (STAEDTLER LUMOCOLOR 318 Permanent), wobei auf den Vorder- oder Hinterflügel der Libelle eine laufende Nummer geschrieben wurde. Um die Markierungsarbeit zusätzlich zu erleichtern, unterteilte ich wie z. B. im Hauptuntersuchungsgebiet das Gelände in jeweils ca. 2000 m² große Rasterquadrate (siehe Abb. 3). Jedem Quadrat wurde ein Buchstabe zugeordnet, der zusätzlich zur laufenden Nummer auf dem Flügel der Libelle vermerkt wurde. Im Falle eines Wiederfangs konnte anhand der Nummer das Tier individuell wiedererkannt werden, während der Buchstabe sofort Rückschlüsse über Standorttreue oder rasterübergreifende Wanderungsbewegungen erlaubte.

Nach dem Markieren wurden die Libellen an dem Platz, an dem sie gefangen worden waren, wieder freigelassen. Mit dieser Methode konnten bis zu 50 Libellen in einer Stunde markiert werden. Um die Tiere zu beruhigen und damit einem Fangtrauma vorzubeugen, wurden gefangene und markierte Libellen vor dem Freilassen für ungefähr 30 Minuten im Dunklen und bei Temperaturen unter 20° C gehalten. Nach dem Freilassen waren so keine Fluchtreaktionen oder anderweitige Veränderungen im Verhalten der Libellen festzustellen.

Um das Verhalten der Libellen bei größeren Distanzen überbrückenden Wanderungsbewegungen und damit in ungewohnter Umgebung zu studieren, wurden markierte Libellen gefangen und in Gruppen von je 20 Tieren in unterschiedlichen Entfer-

nungen zwischen 0 m und 2000 m von einem Zielgewässer freigelassen. Die dafür ausgewählten Gebiete waren als für eine potentielle Ansiedlung der Libellen geeignete Flächen eingestuft worden. Die Beobachtungsflächen hatten eine Größe von circa 2 ha. Die Habitatsqualität im Vergleich zum Hauptuntersuchungsgebiet wurde durch Erfassen der Bach-, Gelände- und Vegetationsstruktur sowie anderer für die Ansiedlung von Libellen möglicherweise wichtiger Qualitätskriterien eingeschätzt. An den darauffolgenden Tagen suchte ich das Gewässer und umliegende Flächen nach markierten Imagines ab. Protokolliert wurden, wie im Hauptuntersuchungsgebiet, die zurückgelegten Entfernungen sowie die Stetigkeit der Libellen in der für sie ungewohnten Umgebung des Zielgewässers.

Populationsgrößenschätzungen wurden in erster Linie mit der JOLLY - METHODE und in einigen Fällen mit dem LINCOLN - INDEX durchgeführt (MÜHLENBERG 1989). Populationsdynamische Vorgänge wie Individuenverluste oder Individuengewinne wurden mit weiterführenden Berechnungen auf Basis der JOLLY - METHODE ermittelt. Signifikanzen wurden mit dem (chi)²-Test oder dem U-Test von MANN & WHITNEY berechnet (ZÖFEL 1988).

3 Ergebnisse

3.1 Dispersal

Der erste Punkt, der in dieser Gefährdungsgradanalyse behandelt werden soll, ist das Dispersal, also das Verbreitungsverhalten einer Tierart. Bei Everte-

braten, die in ihrer Entwicklung eine Metamorphose durchmachen und die als Larven und Imagines unterschiedliche Lebensräume bewohnen, gilt es als erstes zu klären, welches Stadium für das Dispersal sorgt.

Von den 375 markierten *Calopteryx*-Larven (eine Artbestimmung wäre bei den teils juvenilen Larven zu aufwendig gewesen) konnten 51 Tiere wiedergefangen werden. Dies entspricht einem Anteil von 13,6 %. Von den wiedergefangenen Tieren wurde jedes ausnahmslos an dem Ort wiedergefunden, an dem es markiert ins Wasser zurückgesetzt worden war. Auch bei Hochwasser und der damit verbundenen Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit konnte keine Verdriftung der Larven im Bachbett festgestellt werden. Es kann aufgrund dieser Beobachtungen also davon ausgegangen werden, daß die Verbreitung der Libellen in erster Linie von den Imagines durchgeführt wird.

Die Markierungs- und Wiederaufnahmen mit *Calopteryx splendens* im Hauptuntersuchungsgebiet erbrachten das in Abb. 4 dargestellte Ergebnis. Wie daraus ersichtlich ist, waren auf den Flächen der ökologischen Lehr- und Forschungsstation/Straß circa die Hälfte aller Wiederaufnahmen innerhalb eines Radius von 50 m zu verzeichnen. Zurückgelegte Maximaldistanzen von 1000 m bis 2000 m konnten nur sehr selten beobachtet werden. Die Wiederaufnahmerate nimmt mit zunehmender Entfernung in etwa exponentiell ab. Die durchschnittliche Dispersaldistanz des einzelnen Individuums liegt im Hauptuntersuchungsgebiet bei 135 m. Datenbasis der Abb. 4 sind 2808 markierte Libellen mit einer Wiederaufnahmerate von 24,8 %, d. h. 697 markierte Tiere konnten wiedergefangen werden.

Bei den Versetzungsversuchen mit *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* waren dann allerdings, wie in Abb. 5 dargestellt, erheblich höhere durchschnittlich zurückgelegte Entfernungen pro

Individuum festzustellen. So lag die durchschnittliche Dispersaldistanz (vgl. Abb. 5) mit 350 m annähernd 2 1/2 mal so hoch wie im Hauptuntersuchungsgebiet. Auch Distanzen von mehr als 1000 m wurden während der Versetzungsversuche weitaus häufiger zurückgelegt, es konnten sogar Maximaldistanzen von bis zu 4000 m innerhalb von 24 Stunden verzeichnet werden. Auffallend ist der Trend der annähernd exponentiellen Abnahme der Dispersalanteile mit zunehmender Entfernung, wie er sich auch in Abb. 4 erkennen läßt.

Die durchschnittliche Distanz, die Individuen von *Calopteryx splendens* oder *Calopteryx virgo* im Rahmen dieser Untersuchungen zurückgelegt haben, schwankt also zwischen ca. 100 m bis 400 m. Darüberhinaus ergaben die Markierungsversuche, daß nur ein kleiner Anteil der Population wandert, während der überwiegende Anteil der Libellenpopulation ziemlich standorttreu bleibt. Für *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* liegen die Anteile von Tieren, die mehr als 300 m - 500 m zurücklegen bei ca. 10 % der Gesamtpopulation.

Die Frage, wie sich die Individuenzahlen wandern der Libellen in Abhängigkeit von der Entfernung verhalten, ist von großer Wichtigkeit, um die Chancen einer erfolgreichen Ausbreitung beurteilen zu können. Da sich die Abnahme der Libellenzahlen mit zunehmender Entfernung in allen Untersuchungen annähernd exponentiell verhielt, ist es möglich, mit Hilfe einer negativen Exponentialfunktion der Form:

$$I = e^{-D/D'}$$

ein Rechenmodell zur Abschätzung dieses Zusammenhangs einzusetzen. D ist dabei die Entfernung vom Ausgangspunkt und D' eine artspezifische Dispersalkonstante, die nichts anderes als die durchschnittliche von einem Individuum zurückgelegte Entfernung darstellt. Wie die Untersuchungen ergaben, bewegt sich dieses D' für *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* zwischen 100 m

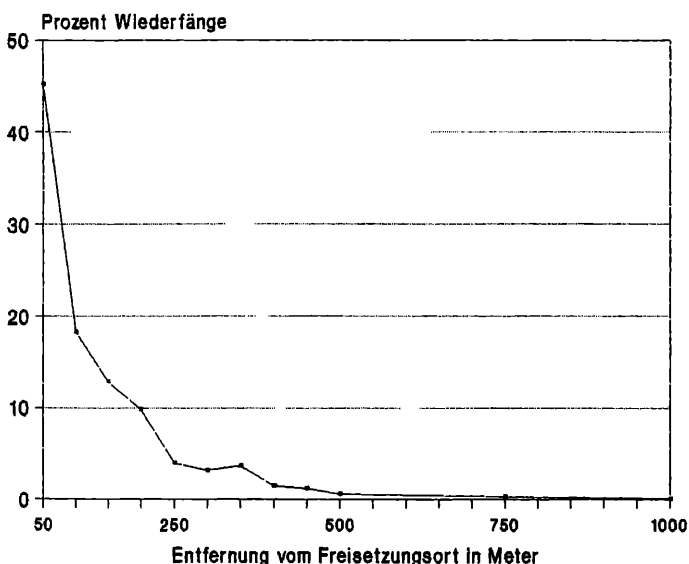


Abbildung 4

Prozentuale Anteile wiedergefangener Individuen von *Calopteryx splendens* in Abhängigkeit von der Entfernung zum Freisetzungsort im Hauptuntersuchungsgebiet Ökologische Lehr- und Forschungsstation/Straß (Nr. 1) im Jahr 1991

und 400 m und mag in Ausnahmefällen Werte von bis zu 800 m erreichen. In Abb. 6 sind drei mit Hilfe dieser Formel errechnete Kurven dargestellt, bei denen Entfernungswerte von 300 m, 500 m und 800 m eingesetzt wurden. Zum Vergleich wurde noch eine tatsächlich gefundene Kurve in Abb. 6 mit eingefügt.

Ausgehend von diesem Modell kann man nun ein Szenario entwerfen, in dem der Anteil einer Population abgeschätzt wird, der in einer gewissen Entfernung vom Ursprungsort wahrscheinlich noch anzutreffen ist. Nimmt man z.B. ein D' von 800 m, so sind in einer Entfernung von 3000 m noch ungefähr 24 Individuen zu finden, bei einer Ausgangspopulationsdichte von 1000 Individuen.

Solche Zahlen sind durchaus realistisch, so betrug im Hauptuntersuchungsgebiet während der Hauptflugzeit von Anfang Juni bis Mitte August die Dichte der Gesamtpopulation zwischen 4000 und 5000 Tiere, und auch in anderen Untersuchungsflächen wurden Werte von 1000 Individuen erreicht oder überschritten.

3.2 Etablierung

An ein erfolgreiches Dispersal, das durch das Auffinden eines potentiell besiedelbaren Lebensraums abgeschlossen wird, fügt sich als nächster Punkt der Gefährdungsgradanalyse die Etablierung einer Tierart in einem solchen Gebiet an. Die Kernfrage zu diesem Themenkomplex bezieht sich auf die Klärung und Erforschung der Habitatskriterien, die erfüllt sein müssen, damit es überhaupt zu einer erfolgreichen Ansiedelung der Libellen kommen kann.

Zur Klärung dieser Frage wurden in den neun Untersuchungsgebieten in den Jahren 1991 und 1992 verschiedene Habitatsqualitätsvariablen untersucht. Wegen der merolimnischen Lebensweise der Libellen kamen dabei sowohl das Gewässer, als auch das terrestrische Umfeld betreffende Parameter zur Auswertung. Als Maßzahl für den Zusammenhang von Habitatsqualitätskriterien und Populationsdichte wurde aus den Bewertungszahlen der einzelnen Qualitätsparametern und der Populationsdichte der Korrelationskoeffizient (r) gebildet (Tab. 1).

Abbildung 5

Prozentuale Anteile wiedergefangener Individuen von *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* in Abhängigkeit von der Entfernung zum Freisetzungsort im Untersuchungsgebiet Roßgraben (Nr. 4) und Kuhbacherl (Nr. 8) während der Versetzungsversuche im Jahre 1992

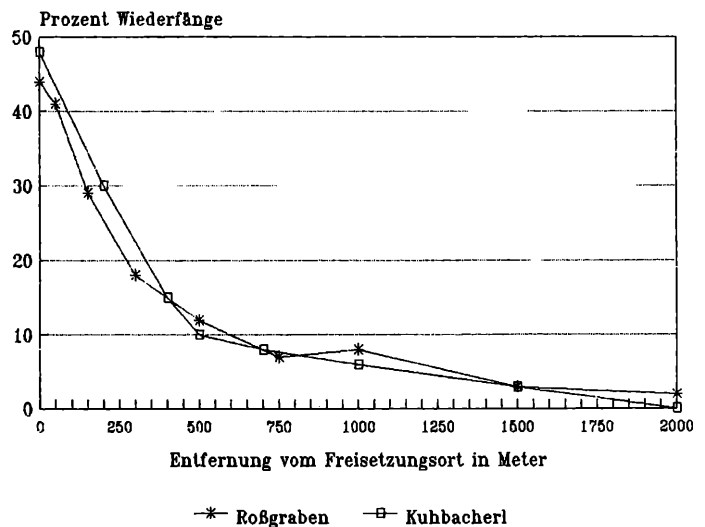
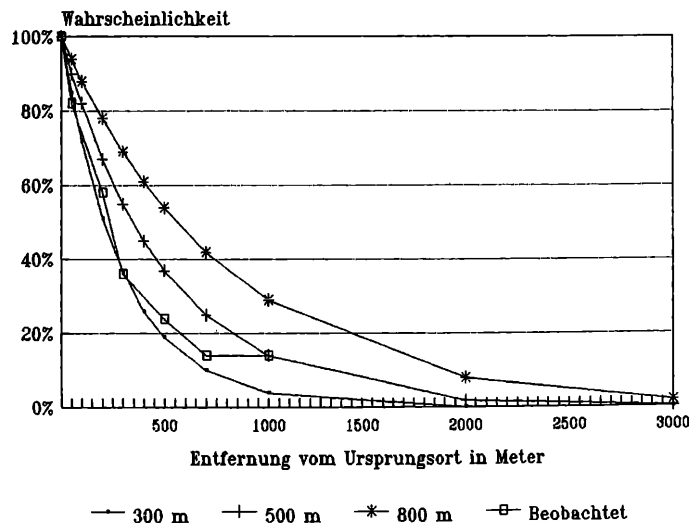


Abbildung 6

Beobachtete und aufgrund des Modells einer negativen Exponentialfunktion der Form $I = e^{-D/D'}$ mit D' Werten (durchschnittliche Migrationsdistanz/Individuum) von 300 m, 500 m und 800 m geschätzte Werte, für prozentuale Anteile an migrierenden *Calopteryx*-Individuen in Abhängigkeit der Entfernung vom Ursprungsort



Habitatsqualitätsfaktoren	Populationsdichte	Signifikanz
Bachbreite	0,838	**
Beschattungsgrad	0,795	*
Vegetationshöhe	0,646	ns
Vegetationsdichte	0,055	ns
Bachqualität	0,935	***
Kontaktflächenqualität	0,892	**
Isolationsindex	0,878	**
Habitatsstruktur	0,658	ns
Stickstoffindex	-0,331	ns
Feuchteindex	-0,229	ns

Bis auf drei Ausnahmen, nämlich die Ellenberg'schen Zeigerwerte für Stickstoff und Feuchtigkeit, sowie die Vegetationsdichte, konnte generell eine hohe bis sehr hohe Korrelation von Habitatsqualitätskriterien und Populationsdichte gefunden werden. Der engste Zusammenhang der Populationsdichte besteht nach Tab. 1 mit der Bachqualität (r 0.9), aber auch die Bachbreite, der Isolationsgrad und die Qualität der umgebenden Flächen weisen eine hohe Korrelation (r 0.7 - 0.9) mit der Anzahl von Libellen auf.

Die Untersuchungen zeigten darüberhinaus, daß neben den in Tab. 1 aufgeführten Habitatsqualitätsparametern auch die in den einzelnen Untersuchungsrastern vorherrschenden Vegetationsassoziationen einen großen Einfluß auf die Populationsdichte der Libellen nahmen. So konnten in vier Beobachtungsquadraten der Untersuchungsgebiete 1, 2 und 3, die im wesentlichen nur in ihrer Vegetationszusammensetzung differierten und teilweise identische Werte für die Bachqualität, die Kontaktflächenqualität, den Isolationsindex sowie Habitatsstruktur und Breite des Bachs besaßen, sehr unterschiedliche Anzahlen von Libellen gefunden werden. Die höchsten Dichten $n = 372$ wurden in einer Hochstaudenflur des Typs Filipendulo - Geranietum - palustris gefunden, während in einem anderen Raster der Vegetationsassoziation Phalaridetum arundinaceae die Individuenanzahl bei $n = 239$ lag. Ein anderes Beobachtungsquadrat ebenfalls des Phalaridetum - arundinaceae - Typus, allerdings in Form eines Uferstrandstreifens mit angrenzendem Weideland, also mit einem etwas schlechteren Habitatsstruktur- und Kontaktflächenindex, war nurmehr von durchschnittlich 109 Libellen besetzt. Die niedrigste Individuendichte wurde mit $n = 42$ in intensiv genutztem Grünland des Typus Arrhenaterum gefunden, allerdings waren hier auch die Werte der Habitatsstruktur und Kontaktflächenqualität, sowie der Bachqualität und Bachbreite durch die intensive Nutzung niedriger als in den vorhergehenden Beispielen. Die Populationsunterschiede in den vier

Tabelle 1/1

Korrelationskoeffizienten (r) zwischen zehn verschiedenen Habitatsqualitätsfaktoren und der Populationsdichte von *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* ermittelt aus neun verschiedenen Untersuchungsgebieten in den Jahren 1991 und 1992.

Signifikanzen sind symbolisiert durch
ns = nicht signifikant

* = $p < 0.05$

** = $p < 0.01$

*** = $p < 0.001$

Untersuchungsquadranten zeigten sich bei Prüfung auf Signifikanz als hochsignifikant auf der $p = 0.001$ Stufe.

3.3 Fortbestand

Der Fortbestand als nächster Punkt der Gefährdungsgradanalyse wird ebenso wie alle anderen in dieser Analyse behandelten Themenkomplexe von einer Vielzahl verschiedener Faktoren beeinflusst. Neben den bereits unter dem Begriff der Etablierung abgehandelten Kriterien ist der Flächenbedarf eine wichtige Größe für den Fortbestand einer Art. Konkrete Angaben zum Flächenbedarf sind immer spekulativ, da dieser in hohem Maße von der zur Verfügung stehenden Habitatsqualität abhängig ist. Man kann aber davon ausgehen, daß sich der Flächenbedarf für eine Population von *Calopteryx splendens* oder *Calopteryx virgo* im Minimum bei etwa 10.000 m² bewegt. So konnte im Untersuchungsgebiet Nr. 3, das im wesentlichen aus einem 200 m langen und 5 m breiten beidseitigem Uferstreifen eines Wiesenbaches bestand, über drei Jahre eine stabile Population von *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* beobachtet werden.

Eine sehr wichtige Größe, die den Fortbestand einer Tierart beeinflusst, ist das Ausmaß der Schwankung der Populationsdichte, bedingt durch Mortalität und andere populationsdynamische Prozesse. Die Mortalität setzt sich aus klimatischen, anthropogenen und lebensraumbedingten Konditionen oder einer Kombination dieser Faktoren zusammen. Wie Abb. 7 zeigt, können witterungsbedingte Einflüsse genauso wie anthropogene Eingriffe in die Biozönose durch Wiesenmäh, Auswirkungen auf die Dichte der Libellenpopulation haben. Die Witterungskurve wurde in einer extensiv bewirtschafteten Grünlandfläche ermittelt. Am Nachmittag des zweiten Beobachtungstages ereignete sich ein schweres Gewitter mit starken Sturmböen und heftigem Regen. Für den darauffolgenden Tag errechnete sich eine Populationsdichte von 146 Individuen. Die zwei Tage zuvor waren es durchschnittlich 348 Libellen. Allerdings

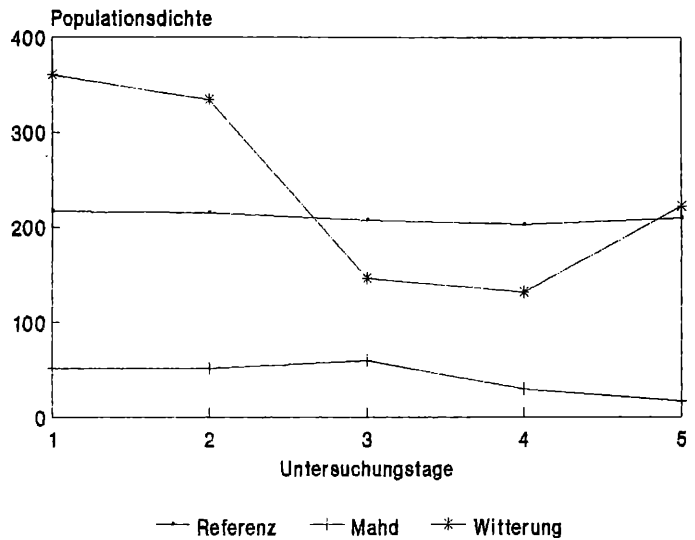


Abbildung 7

Verlauf der Populationsdichte von *Calopteryx* unter Einfluß verschiedener Störfaktoren, sowie zum Vergleich in einer ungestörten Fläche über einen Zeitraum von 5 Tagen

stieg bereits am fünften Beobachtungstag die Individuendichte wieder auf einen Wert von 223 Tieren an. Der durchschnittliche Individuenturnover lag in diesem Untersuchungsquadranten bei 13 % pro Tag und stieg nach dem Gewitter auf 48 % pro Tag an.

In der Mahdkurve kommt der Nutzungseinfluß in einer intensiv bewirtschafteten Grünlandfläche zum Ausdruck. Die Mahd fand hier nach den Untersuchungen des dritten Tages statt. An den folgenden zwei Tagen ging durch die Zerstörung der Vegetationsstruktur infolge der Mahd die Dichte der Libellen von durchschnittlich 54 auf 23,5 Tiere, also auf 50 % des Ausgangsniveaus zurück. Betrug die Varianz noch vor der Mahd 9,1 %, so stieg sie danach vermutlich als Folge der Mahd auf 39 % an. Zum Vergleich ist in der Referenzkurve, die während einer Schönwetterperiode in einer Streuwiese ermittelt wurde, kaum ein Massenwechsel zu erkennen, die Populationsdichte bewegt sich über den gesamten Beobachtungszeitraum auf dem gleichen Niveau, die Schwankung beträgt hier +/- 6 Tiere bei einer durchschnittlichen Populationsdichte von circa. 215 Tieren.

Interspezifische Konkurrenz kann für den Fortbestand ebenfalls zum bestimmenden Faktor werden. Für die im Rahmen dieses Forschungsprojekts untersuchten Flächen konnte kein Konkurrenzdruck zwischen den einzelnen rheobionten Libellenarten festgestellt werden. Durch räumliche und zeitliche Einnischung der Arten gegeneinander wird eine Konkurrenzsituation weitgehendst vermieden.

Auch bei den Larven im Bachverlauf läßt sich diese Strategie deutlich machen. Die Larven der *Calopteryx*-Arten besiedeln bevorzugt geradliniger verlaufende Bachabschnitte mit höherer Wasserfließgeschwindigkeit. Sie sind hier im Uferrandbereich in im Wasser flutenden Pflanzenteilen (wie z.B. Erlenwurzeln, Grasbüscheln u.ä.) zu finden, während die Larven der rheobionten Anisopteren in Kehrwasserstellen, Gumpen und anderen strömungsberuhigten Bachabschnitten zu finden sind, wo es zu einer genügend starken Sedimentierung

von Schlamm oder Sand kommt, in die sich die Larven eingraben können.

3.4 Reproduktion

Der vierte und letzte Überbegriff der Gefährdungsgradanalyse ist die Reproduktion. Zu diesem Punkt gibt es allerdings im Bezug auf die hier gemachten Untersuchungen wenig Ergebnisse. Zum Teil auch aus dem Grund, weil die Analysenfragen, die dem Punkt der Reproduktion zugeordnet werden, unter Freilandbedingungen und zumindest bei Libellen nur schwer bearbeitet werden können. Zur Altersklasseneinteilung ist zu vermerken, daß eine ausgeprägte Trennung von juveniler Reifephase und adulter Reproduktionsphase, wie sie ja bei den Anisopteren recht ausgeprägt zu beobachten ist, bei *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* nicht auftritt. Die Tiere sind bald, d.h. ein bis zwei Tage nach dem Schlüpfen, am Gewässer zu finden, größere Migrationstendenzen wie sie in der Reifephase bei vielen Libellen normalerweise auftreten, sind bei den *Calopteryx*-Arten nicht festzustellen.

Die Größe der reproduktiven Einheit kann aufgrund der großen Unterschiede in den Individuenzahlen der einzelnen Populationen im Bereich mehrerer Zehnerpotenzen schwanken. Die kleinsten gefundenen Populationen hatten eine Dichte von vielleicht 20 bis 30 Tieren, während die größten Populationen etwa 6000 Individuen umfassten. Wieviele Tiere effektiv für das gesicherte Überleben einer Population notwendig sind, also die Frage nach der "kleinsten überlebensfähigen Population", kann aufgrund der im Rahmen dieser Untersuchungen gemachten Ergebnisse nicht sicher beantwortet werden. Es ist aber eher unwahrscheinlich, daß kleine Populationen von 20 oder 30 Libellen ohne Unterstützung durch zuwandernde Individuen aus benachbarten Populationen längerfristig überlebensfähig wären. Wenn man von einer täglichen Turnover-Rate von circa 10 % der Individuen in einer *Calopteryx*-Population ausgeht, ein Wert, der bei den hier durchgeführten Berechnungen als Normwert gelten darf,

und darüberhinaus durch negative Umwelteinflüsse wie z. B. Unwetter, die Turnover-Rate leicht die 50 % Marke überschreiten kann, ist die Überlebenschance einer Population von vielleicht 30 Tieren als nicht allzu hoch einzustufen.

4 Diskussion

4.1 Dispersal

Definitive Aussagen zu einer möglichen passiven oder aktiven Ausbreitung der *Calopteryx*-Arten im Larvenstadium sind aufgrund der methodischen Schwierigkeiten äußerst vorsichtig zu formulieren. Die Chance nämlich eventuell wandernde oder verdriftete Larven im Bach auch wirklich zu erfassen, ist äußerst gering. Dagegen spricht erstens die kryptische Lebensweise der Larven im submersen Substrat, sowie zweitens der Mangel einer effektiven Erfassungsmethodik der Larven über einen längeren Uferbereich, ohne dabei die Lebensraumstruktur der Larven nicht gravierend zu beeinträchtigen. Durch wiederholtes Keschern an ein und derselben Fundstelle kommt es nämlich zu massiven Störungen der Larven und Schäden in der Lebensraumstruktur, die nicht zu vernachlässigende Auswirkung auf die Wiederfangraten haben können. Nach den hier gemachten Beobachtungen kann dennoch mit großer Sicherheit davon ausgegangen werden, daß die Artverbreitung der Libellen von den Imagines geleistet wird. Allerdings spielen die Larven eine wichtige Rolle im Hinblick auf die Etablierung und den Fortbestand der Art, was in den nachfolgenden Überbegriffen der Gefährdungsgradanalyse dann zum Ausdruck kommen wird.

Die Daten der Markierungs- und Wiederfangversuche, besonders im Hauptuntersuchungsgebiet, deuten für *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* eine eher geringe Tendenz für größere Entfernungen umfassende Wanderbewegungen an. In vielen anderen Untersuchungen (ZAHNER 1960, PAJUNEN 1966, WALTER 1968, KLÖTZLI 1971, WAAGE 1972) finden sich Hinweise, daß *Calopteryx*-Arten sehr standorttreu sind und Entfernungen von über 200 m selten zurückgelegt werden. FUHRMANN (1990) fand 70 % seiner markierten *Calopteryx*-Individuen nicht weiter als 30 m vom Freisetzungsort entfernt und 90 % in einer Entfernung von nicht mehr als 200 m.

Betrachtet man diese Fakten, so kommt man zu dem Schluß, daß für *Calopteryx splendens* oder *Calopteryx virgo* geeignete Habitate unbesetzt bleiben müßten, wenn sie von einer potentiellen Besiedlungsquelle zu weit entfernt sind. Trotzdem muß es wohl in einigen Fällen zur Überwindung auch großer Entfernungen durch Libellen kommen. Wie anders wären die Fundorte von teilweise sehr isoliert oder in großer Entfernung zum nächsten Vorkommen liegender Lebensräume erklärbar, die von *Calopteryx splendens* oder *Calopteryx virgo* besiedelt werden (KIAUTA 1963, LANDMANN 1985, SCHMIDT 1986).

Wie sich nun bereits in den Versetzungsexperimenten andeutet, sind die Libellen durchaus in der Lage, auch größere Entfernungen zurückzulegen, wie durchschnittliche Dispersaldistanzen von 350 m - 400 m beweisen. Nach SLATKIN (1985) bleiben die meisten Individuen einer Art mit ihren Migrationsstrecken weit hinter den Werten zurück, die sie eigentlich zurückzulegen imstande wären. Maximalentfernungen von bis zu 4 km innerhalb von 24 Stunden bei den hier durchgeführten Untersuchungen sowie Literaturhinweise auf größere zurückgelegte Entfernungen (OTT 1987, EISLÖFFEL 1989, DIDION & HANDKE, 1989) belegen die Fähigkeit zur Bewältigung auch großer Distanzen durch *Calopteryx*-Arten.

Die bereits vorgestellte negative Exponentialfunktion besitzt sowohl eine theoretische (KITCHING 1971) als auch empirische (DIAMOND et al. 1976, GILPIN & DIAMOND 1981, HARRISON et al. 1988) Grundlage. Wie die mit Hilfe dieses Modells kalkulierten Kurvenverläufe zeigen, ist die Anzahl an Tieren, die größere Entfernungen zurücklegen, bei entsprechenden Populationsdichten gar nicht so gering. Darüberhinaus sind die dabei geschätzten Werte eher zu niedrig als zu hoch angesetzt, denn da in allen Fällen nur ein Dispersalzeitraum vom Tag_n zum Tag_{n+1} angesetzt ist, könnten sich über mehrere Tage betrachtet die zurückgelegten Wanderdistanzen beträchtlich erhöhen. Das Gleiche gilt für die Tatsache, daß die empirischen Werte von D' auf Wiederfangraten von etwa 25 % beruhen, d. h. daß eine Erhöhung der Wiederfangrate sehr wahrscheinlich auch zu einer Erhöhung der D'Werte und damit zu höheren Dispersalanteilen führen würde. Allerdings sollten diese Angaben keinesfalls als feste verlässliche Richtwerte verstanden werden, sondern nur Hinweise zum Dispersalverhalten der Libellen liefern. Zu groß sind regionale Unterschiede und andere biotische und abiotische Einflüsse, die eine Reproduzierbarkeit solcher Schätzungen unmöglich werden lassen. Es handelt sich hier lediglich um ein Modell, das etwas mehr Transparenz in das Dispersalverhalten von *Calopteryx*-Arten in Abhängigkeit von der Entfernung bringen soll.

Generell war der Trend festzustellen, daß die Dispersaldistanzen von den vorhandenen Habitatsqualitäten abhängig sind. Anders ausgedrückt: Je optimaler ein Lebensraum für die Libellen strukturiert ist, umso geringer sind die Wanderstrecken, und je schlechter die Habitatsqualität ist, umso höher werden die zurückgelegten Dispersaldistanzen.

Darüberhinaus tritt eine inverse Korrelation von Populationsdichte und Wanderstrecken auf. Bei niedrigen Populationsdichten waren die beobachteten zurückgelegten Entfernungen in der Regel größer, als bei hohen Populationsdichten. Ein Zusammenhang, von dem auch in den Untersuchungen von DOBZHANSKY et al. (1979) und EHRlich (1980) berichtet wird. Möglicherweise existiert hier ein Zusammenhang von Habitatsqualität zu Populationsdichte und Dispersal, was ökologisch gesehen ja durchaus auch Sinn machen würde. Denn

jede Abwanderung aus einem optimal strukturierten und gerade deshalb dicht besiedelten Gebiet, bringt ein hohes Risiko mit sich. Sei es nun die Unsicherheit, ein geeignetes neues Habitat zu finden, oder die Wanderung dorthin zu überleben.

Ab welcher zurückgelegten Entfernung kann man eigentlich von einem Verbreitungsflug oder Dispersalvorgang sprechen? Das Flugverhalten beider *Calopteryx*-Arten kann, nach den Ergebnissen der durchgeführten Untersuchung, tendenziell in zwei Klassen, nämlich in Home Range- und Kolonisationsflüge (DANTHANARAYANA 1986) unterteilt werden.

1. Home range-Flüge oder nicht der Verbreitung dienende Flüge umfassen Flugbewegungen innerhalb des Habitats. Für *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* liegt die Reichweite solcher Flüge bezogen auf die hier gemachten Beobachtungen bei bis zu 300 m. Home range-Flüge umfassen Aktivitäten wie z.B. Beuteflüge, Balz, Paarungs- und Reproduktionsflüge, Territorial- und Revierkämpfe sowie Flüge vom Bach zu den Schlafplätzen und umgekehrt.
2. Kolonisationsflüge haben die Aufgabe, der Art durch Zurücklegen größerer Distanzen neue Lebensräume zu erschließen und bereits vorhandene labile Populationen im Sinne des Metapopulationsmodell durch Zuwanderung in ihrem Bestand zu stützen. Sinngemäß beginnt die Definition für solche Bewegungen bei den hier untersuchten Libellenarten mit ca. 300 - 500 m. Solche "long-distance"-Flüge spielen eine wichtige Rolle für das Überleben und die Ausbreitung einer Art. Der Anteil von Tieren in einer Population, die diese Entfernungen erreichen, liegt bei 10 %, in Ausnahmefällen werden bis zu 20 % erreicht.

Natürlich sind Angaben wie die durchschnittliche Dispersaldistanz oder standorttreue und vagierende Populationsanteile immer etwas spekulativ. Die Abhängigkeit von einer Vielzahl äußerer Bedingungen und die damit nur eingeschränkte Übertragbarkeit sowie die breite Streuung der ermittelten Freilanddaten lassen eine präzise Angabe solcher Werte eigentlich nicht zu. Ganz abgesehen von solchen Schwierigkeiten stellt sich die Frage, was bei einer durchschnittlichen Wiederfangrate von ca. 25 % während der hier vorgestellten Untersuchungen mit den restlichen 75 % der markierten Tiere passiert? Es ist nämlich sehr wahrscheinlich, daß von diesen 75 % nicht mehr beobachteten Tieren viele das Untersuchungsgebiet unbemerkt verlassen haben. Damit wären bei einer höheren Wiederfangrate die durchschnittlich zurückgelegten Wanderdistanzen möglicherweise einiges höher ausgefallen und damit auch die geschätzten Werte für die prozentualen Anteile von Kolonisationsflügen. Zu diesem Punkt wären also weitere Untersuchungen dringend notwendig, um hier eine höhere Sicherheit der Aussagen zu erreichen.

Nach ZAHNER (1960), WALTER (1968) und WAAGE (1972), sind die Weibchen beider *Calopteryx*-Arten mobiler als ihre männlichen Artgenossen. Dies konnte in den eigenen Untersuchungen nicht bestätigt werden, wie der Vergleich der Geschlechterverhältnisse in Abhängigkeit von der zurückgelegten Entfernung gezeigt hat. Zwar war bei den Männchen die Wiederfangrate in einigen Fällen signifikant höher als bei Weibchen, was aber weniger auf unterschiedliches Migrationsverhalten, als vielmehr auf das für Männchen typische Territorialverhalten mit dem Besetzen von Revieren über mehrere Tage zurückzuführen sein dürfte. Es muß auch auf die Möglichkeit hingewiesen werden, daß die Männchen aufgrund ihrer auffälligen Färbung einfach überproportional oft entdeckt werden, im Gegensatz zu den in der Vegetation hervorragend getarnten weiblichen Libellen. Die Frage, ob es Unterschiede im Wanderverhalten zwischen juvenilen und adulten Tieren gibt, konnte im Rahmen dieser Untersuchungen nicht zweifelsfrei geklärt werden.

Es scheint allerdings sehr wohl Unterschiede innerhalb einer Population bezüglich des individuellen Dispersalverhaltens zu geben. Mit anderen Worten, die einzelnen Populationen lassen sich in eher sesshafte und eher zur Migration neigende Individuen differenzieren. Eine derartige Heterogenität ließ sich von EHRlich (1961) an einer Population des Tagfalters *Euphydryas editha* oder von ANDREWARTHA & BIRCH (1954) für verschiedene Dipteren nachweisen. Ob diese Beobachtung sich wirklich zweifelsfrei bestätigen läßt und inwieweit solche Vorgänge genetisch determiniert sind (DINGLE 1986) oder mit physiologischen Zustandsänderungen in Verbindung gebracht werden können, müßte näher untersucht werden.

Dispersalbewegungen wurden durch potentielle Barrieren wie Straßen, Bahndämme, Wälder und Agrarflächen nicht verhindert. Höhere vertikale Hindernisse, wie zum Beispiel Hochwaldbestände, werden allerdings in der Regel nicht überflogen, sondern an deren Rand entlang umflogen, oder beim Vorhandensein von Schneisen und Waldwegen oder ähnlichen Hilfslinien, durchflogen. Es stellt eher die Entfernung zwischen verschiedenen Habitaten, als die Anzahl trennender Barrieren einen Isolationsfaktor für die beiden *Calopteryx*-Arten dar. Dennoch ließe sich durch das Einrichten von Pufferstreifen entlang eines Gewässers, quasi als Wandertrassen, das Dispersal der Libellen im Sinne eines Trittsteinbiotops erleichtern. Wie die Untersuchungen zeigten, ist eine Breite dieser Uferstreifen von 5 Metern ausreichend, um von den Libellen auch längerfristig als Lebensraum angenommen zu werden.

4.2 Etablierung

Für eine Gefährdungsgradanalyse ist die Untersuchung der Habitatsansprüche einer Art unverzichtbar. Die erfolgreiche Etablierung einer Libellenart

in einem neuen Gebiet setzt sowohl für Larven als auch für Imagines günstige Lebensraumkonditionen voraus. Die für eine potentielle Ansiedelung wichtigen Habitatsqualitätskriterien lassen sich in drei Gruppen einteilen. Erstens in die Anforderungen an das aquatische Habitat als Lebensraum der Larven, zweitens den terrestrischen Lebensraum, der von den Imagines bewohnt wird, und drittens in den Isolationsgrad eines Gebiets. Betrachtet man die Ergebnisse der Korrelationsberechnung von Populationsdichte und Habitatqualitätskriterien, ergibt sich ein ziemlich klares Bild von der Gewichtung der einzelnen Standortfaktoren.

PARR (1973) fand bei der Zygopterenart *Ishnura elegans* einen Zusammenhang von Populationsdichte und Vegetationsstruktur, wie er sich ja auch in diesen Untersuchungen gezeigt hat. ZÄHNER (1960) gibt für *Calopteryx* eine Bachbreite von 40 cm bis 60 cm als Minimum an, um von den Libellen akzeptiert zu werden, ein Umstand, der auch in dem sehr hohen Korrelationskoeffizienten von Bachbreite und Populationsdichte in dieser Untersuchung zum Ausdruck kommt.

Ein Punkt, der gleichermaßen Dispersal und Etablierung betrifft und ein limitierender Faktor für die Ansiedelung von *Calopteryx*-Arten sein kann, ist der Isolationsgrad. Wie die Ergebnisse andeuten, ist neben den die Existenzfähigkeit bestimmenden Lebensraumfaktoren die Entfernung von einer Libellenpopulation zu einem potentiell besiedelbaren Habitat ein wichtiges Kriterium für eine erfolgreiche Kolonisation. Für Arten, wie die hier untersuchten Libellen, mit einer punktuellen Verbreitung ist die Verknüpfung der einzelnen Populationen durch Wanderflüge teilweise eine Notwendigkeit, um kleine instabile Populationen oder durch andere Einflüsse in ihrem Bestand geschwächte Kolonien überlebensfähig halten zu können. In der Tat waren wegen schlechter Lebensraumausstattung als nur suboptimal oder temporär besiedelbar eingestufte Gebiete auch nur dann von Libellen besetzt, wenn in der näheren Umgebung andere individuenstarke Populationen als Besiedelungsreservoir zu finden waren, was als "rescue"-Effekt (BROWN & KORDIC-BROWN 1977, HANSKI 1985) bezeichnet wird. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein Habitat besiedelt wird, ist umso höher je besser die Habitatsqualität ist und je näher das fragliche Gebiet an einer möglichen Besiedelungsquelle gelegen ist (HARRISON 1986, MURPHY & EHRLICH 1988).

Überhaupt liegt aufgrund der gemachten Beobachtungen, daß sich mehrere Subpopulationen (z.B. Untersuchungsgebiete 1, 2 und 3) zu einem teilweise untereinander in Verbindung stehenden Populationskomplex ergänzen, der Schluß nahe, daß *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* in Metapopulationen (LEVINS 1970, SHAFFER 1985, HANSKI 1989) existieren. Dafür spricht ebenfalls der bereits erwähnte "rescue"-Effekt, also der Individuenaustausch, um das Aussterben von instabilen Subpopulationen zu verhindern. Auch bei Etablierungsprozessen der Libellen handelt es sich wohl in

den wenigsten Fällen um eine einmalige Besiedelung, erst durch einen über Jahre sich hinziehenden Individuenfluß zwischen verschiedenen Gebieten im Sinne eines Metapopulationsmodells wird eine Etablierung erreicht.

Wie bereits im Ergebnisteil erwähnt, sind die Daten für die Korrelationsmatrix in neun Untersuchungsgebieten über einen Zeitraum von zwei Jahren ermittelt worden. Man muß die Möglichkeit in Betracht ziehen, daß die hier gezeigten Korrelationen gewissen Schwankungen unterworfen sind. So mögen sich die Habitatsansprüche bei veränderten klimatischen oder naturräumlichen Rahmenbedingungen verschieben. Deshalb können und sollten die in dieser Untersuchung gefundenen Korrelationen auch nur auf diese Region bezogen werden.

4.3 Fortbestand

Der Flächenbedarf ist, neben den unter dem Punkt der Etablierung bereits vorgestellten Kriterien, einer der Hauptfaktoren, die für den Fortbestand einer Population wichtig sind. Es ist aber nicht nur die Flächengröße allein, sondern das Zusammenspiel mit verschiedenen Habitatsqualitätskriterien, die die Existenz einer Art sichern können. Jede Tierart stellt besondere Ansprüche an ein Habitat, die bei der Abschätzung des Flächenbedarfs berücksichtigt werden müssen. Allerdings nimmt die Wahrscheinlichkeit, geeignete artspezifische Lebensraumkonditionen vorzufinden, mit wachsender Flächengröße zu. Auch lokales Aussterben tritt umso häufiger auf, je kleiner die Flächengröße ist.

Den Flächenbedarf einer Tierart empirisch zu ermitteln, ist nicht unumstritten. Denn nicht immer sind Flächen, die ein Vorkommen einer Art aufweisen, geeignet, eine langfristige Existenz der Art zu ermöglichen. Deswegen ist eine konkrete Angabe des Flächenbedarfs auf Basis von Beobachtungswerten immer nur spekulativ und sollte daher sehr differenziert betrachtet werden. So soll es nur als Hinweis gelten, daß die im Rahmen der dreijährigen Beobachtungen gefundene Mindestarealgröße einer stabilen Population von *Calopteryx splendens* oder *Calopteryx virgo* bei minimal 10000 m² lag. Allerdings ist anzunehmen, daß sich diese Population im Rahmen einer Metapopulationsstruktur im Austausch mit anderen Populationen befand.

Jede Tierart ist in ihrem Bestand einer gewissen Populationsdynamik unterworfen. Über einen längeren Zeitraum betrachtet bleibt die Individuenanzahl in den wenigsten Fällen konstant, sondern ist zum Teil beträchtlichen Größenschwankungen unterworfen. Ein Phänomen, daß auch bei den hier untersuchten *Calopteryx*-Populationen festzustellen war. Je größer diese Oszillationen sind und umso kleiner die Individuenanzahl ist, desto wahrscheinlicher wird ein Aussterben einer solchen Population. Die Gründe für diese Bestandsschwankungen sind unterschiedlich, im Rahmen dieser Untersuchungen waren es vor allem klimatische und anthropogene Störfaktoren, die gravierenden Einfluß auf

die Populationsdynamik der Libellen nahmen. Der Fortbestand einer Tierart ist wie die meisten biologischen Prozesse kein statischer Vorgang, sondern stellt oft einen Turnover aus Aussterben und Wiederbesiedelung dar, was für die Dynamik natürlicher Ökosysteme charakteristisch ist. Dieser Prozeß ist im Prinzip mit der dynamischen Gleichgewichtshypothese von MAC ARTHUR & WILSON (1963) vergleichbar.

So ging im Untersuchungsgebiet 2 nach den Mäharbeiten die Individuenanzahl drastisch zurück. Da in der näheren Umgebung keine Ausweichrefugien zu finden waren, brach dort die Population zusammen. Eine Beobachtung, die auch von WESENBERG-LUND (1913/14) und SCHORR (1990) gemacht wurde. Die Libellen müssen solche Flächen wegen der Zerstörung der Macrophytenstruktur und damit der Vernichtung von Deckungsmöglichkeiten und Sitzwarten aufgeben. Ob auch veränderte klimatische Bedingungen das Abwandern der Libellen nach der Mahd bedingen, konnte durch Vergleichsmessungen der Temperatur und Luftfeuchtigkeit mit intakten Gebieten, die keinen signifikanten Unterschied ergaben, nicht beantwortet werden.

Kommt es nun in einem solchen Fall noch zu Schlechtwetterereignissen wie in Abb. 7 dargestellt, kann es zu einer weiteren Dezimierung des Libellenbestands bis hin zur völligen Ausrottung kommen. Denn anders als in Hochstaudenfluren oder Streuwiesen, wo die Individuenzahlen auch nach Schlechtwettereinbrüchen relativ konstant blieben, können die negativen Witterungseinflüsse in gemähten Grünlandflächen durch fehlende Deckungsmöglichkeiten nicht abgepuffert werden. Im Hauptuntersuchungsgebiet konnten die Individuenverluste durch Zuwanderung aus den intakten, besser vor der Witterung geschützten Flächen rasch ausgeglichen werden. Je geringer der Isolationsgrad zwischen verschiedenen Populationen, umso leichter werden solche Massenschwankungen durch Zuwanderung aus Spenderreservoirs wieder ausgeglichen. Ist der Abstand zwischen Populationen aber zu groß, wird damit der Austausch unterbunden, es findet keine Wiederbesiedelung mehr statt, und es kann zum völligen Zusammenbruch der bereits geschwächten Population kommen. In Gebieten mit schlechter Habitatsausstattung, wo solche extremen Populationsdichteschwankungen öfters auftreten, können die dort ansässigen Populationen im Regelfall nur über ein Metapopulationssystem langfristig überlebensfähig bleiben.

Somit ist ein Ergebnis dieser Untersuchungen, daß der Fortbestand, als Kriterium einer Gefährdungsgradanalyse, keinen isolierten Punkt darstellt, sondern eng verknüpft ist mit dem Dispersal als Maßstab für die Rekolonisationsfähigkeit und die Etablierung, die bereits über die verschiedenen Habitatsqualitätskriterien indirekt die langfristige Überlebenswahrscheinlichkeit und damit den Fortbestand bestimmt. Eine hohe Lebensraumdiversität, die ein ausreichendes Angebot an Nahrung sowie Schutz und Deckungsmöglichkeiten vor Prädatoren und

anderen Störeinflüssen bietet, ist neben der Flächengröße ein weiterer limitierender Faktor des Fortbestands von *Calopteryx*-Arten. Ein möglichst reichhaltiges Mosaik verschiedener Nischen verhindert darüberhinaus intraspezifische Konkurrenz, wie es sich bei den hier untersuchten rheobionten Libellenarten gezeigt hat. Zum Überleben der Arten ist das Angebot möglichst strukturreicher, aber auch teilweise sehr ausgedehnter einheitlicher naturnaher Lebensräume die Voraussetzung (BURMEISTER 1988). Leider laufen viele der gegenwärtigen "Gewässerpflegemaßnahmen" solchen Lebensraumsprüchen konträr und machen deshalb einen langfristigen Fortbestand von Fließgewässerlibellen unmöglich.

4.4 Reproduktion

Der wichtigste Themenkomplex zu diesem letzten Punkt der Gefährdungsgradanalyse dürfte wohl die Frage nach der effektiven Populationsgröße sein. Darunter versteht man den Anteil von Individuen einer Population, die auch effektiv an der Reproduktion beteiligt sind. In der Regel liegt dieser Anteil weit unter der tatsächlichen Populationsdichte. Leider ist eine verlässliche Berechnung (FRANKEL & SOULE 1981) der effektiven Populationsgröße oft nicht möglich. Es gibt eine Reihe von Korrekturfaktoren, mit denen aus der tatsächlichen Populationsdichte die effektive abgeleitet werden kann (HARRIS & ALLENDORF 1989). Einige dieser Korrekturfaktoren, wie z.B. das Geschlechterverhältnis oder der Mittelwert und die Variation in der Nachkommenzahl, waren für die *Calopteryx*-Arten im Rahmen dieser Untersuchungen aus methodischen Gründen nicht zu kalkulieren. So ist es sehr schwer, aufgrund der unterschiedlichen Auffälligkeit der Geschlechter ein ausgewogenes, den natürlichen Verhältnissen entsprechendes reproduzierbares Geschlechterverhältnis zu ermitteln. Durch die holometabole Entwicklung und merolimnische Lebensweise der Libellen sind Daten zum Anteil überlebender Nachkommenschaft von der Eiablage über die Larvalentwicklung, die ja mehrere Jahre dauert, bis zum Schlupf der Imagines, zumindest im Freiland nicht mit annähernd nötiger Genauigkeit zu ermitteln. Deshalb wurde von einer Berechnung der effektiven Populationsgröße Abstand genommen.

Um dennoch Informationen über populationsgenetische Vorgänge zu gewinnen, wird nun im Rahmen dieses Forschungsprojekts die Eignung der Enzymelektrophorese zur Untersuchung der genetischen Variabilität bei Libellen getestet. Die genetische Variabilität ist in erster Linie für die Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen entscheidend (HARTL 1980). Eine Verminderung der effektiven Populationsgröße führt langfristig auch zu einer Abnahme der genetischen Variabilität in einer Population. Welchen Einfluß allerdings die genetische Variabilität für die langfristige Überlebensfähigkeit einer Population hat, ist noch weitgehend unbekannt. Allgemein wird angenommen, daß ein Ver-

lust an genetischer Variabilität durch Inzuchterscheinungen oder genetische Drift zu gravierenden negativen Auswirkungen auf die Zukunftschancen einer Population führen kann. Es gilt daher, Informationen zu den Auswirkungen eines Verlusts an genetischer Variabilität auf die Überlebensfähigkeit von Populationen zu sammeln. Die Folgen solcher genetischer Verarmung können vor allem dann gravierende Wirkung zeitigen, wenn eine Population bereits aus anderen Gründen in ihrem Bestand dezimiert wurde. Isolierte Populationen, die in keinem Austausch mit anderen Vorkommen der gleichen Art stehen, sind von derartigen genetischen Risiken weitaus stärker betroffen als Metapopulationsverbände.

5 Bewertung

Abschließend läßt sich feststellen, daß gemäß dem hier vorgegebenen Modell korrekt erstellte Gefährdungsgradanalysen zweifelsohne umfassende populationsbiologische Forschungsarbeit erfordern. Zur sicheren Beurteilung braucht es langfristig angelegte Forschungsprojekte, die am besten unter verschiedenen naturräumlichen Gegebenheiten durchgeführt werden, um regionale Unterschiede und andere Unwägbarkeiten, mit denen die Ergebnisse von Freilandforschungen immer behaftet sind, besser abschätzen zu können. Derzeit gibt es wohl sehr wenige Arbeiten, wie z.B. die *Euphydryas edita*-Arbeitsgruppe der Stanford University unter P. R. EHRLICH, die diesen Ansprüchen umfassend gerecht werden. Aber nicht nur solche Langzeitforschungen, sondern auch mittelfristig angelegte Projekte und wissenschaftliche Prognosen und Bewertungen können wertvolle Erkenntnisse zu einzelnen Punkten der Gefährdungsgradanalyse liefern. Leider werden in der Bundesrepublik populationsökologische, dynamische und genetische Fragestellungen teilweise stark vernachlässigt und spielen nicht die Rolle wie z.B. in Amerika oder Australien (FOECKLER & HENLE 1992).

Die hier durchgeführten Untersuchungen haben gezeigt, daß der Fragenkatalog zur Erstellung einer Gefährdungsgradanalyse nicht in allen Punkten auf die hier untersuchten Libellen anwendbar war. Eine Anpassung an die jeweilige untersuchte Tierart ist deshalb notwendig. Insgesamt aber scheint mir das hier vorgestellte Modell einer Gefährdungsgradanalyse als konzeptionelle Vorgabe für naturschutzorientierte Untersuchungen gut geeignet. Alle wichtigen Punkte wie die Populationsdynamik, Verbreitungsfähigkeit und Habitatsqualitätskriterien werden in den Fragen berücksichtigt.

Auf der anderen Seite stellt sich allerdings die Frage, was die ganze Naturschutzforschung nützt, wenn die daraus resultierenden Forderungen keinerlei Gehör finden, von der praktischen Umsetzung einmal ganz zu schweigen.

Bei allem wissenschaftlichen Bemühen darf man nicht übersehen, daß die Umsetzung solcher For-

schungsergebnisse nur durch einen Meinungs- und Wertewandel sowohl in der Politik wie in der Gesellschaft realisiert werden können. Ausschließlich auf diese Weise können die für den Biotopschutz so dringend notwendigen Maßnahmen erfolgsbringend umgesetzt werden.

6 Zusammenfassung

Im Süd-Osten Oberbayerns wurden über einen Zeitraum von drei Jahren in neun verschiedenen Beobachtungsgebieten populationsbiologische Untersuchungen zur Verbreitung, der Habitatsansprüche sowie der Habitatwahl rheobionter Libellenarten durchgeführt. *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* stellten die schwerpunktmäßig bearbeiteten Arten dar. Methodische Arbeitsgrundlage waren Markierungsexperimente, die sowohl bei Larven als auch bei Imagines durchgeführt wurden. Die dabei gewonnenen Ergebnisse werden in Form einer Gefährdungsgradanalyse nach MÜHLENBERG (1991) vorgestellt.

Die Ergebnisse zeigen, daß *Calopteryx*-Arten durchaus in der Lage sind, größere Entfernungen zu überbrücken, als allgemein angenommen wird. Durchschnittliche Dispersaldistanzen bewegen sich zwischen 100 m bis 800 m, in Maximalfällen werden bis zu 4 km innerhalb von 24 h Stunden erreicht. Die Dispersaldistanzen und der Anteil an wandernden Individuen in einer Population, ist von Habitatsqualitätskriterien und der Populationsdichte abhängig. Die Etablierung und der Fortbestand der Libellen wird von einem Komplex aus biotischen und abiotischen Faktoren bestimmt, der neben der Flächengröße, der Struktur und Qualität des Gewässers und des terrestrischen Lebensraums, auch den Isolationsgrad und die Mortalität einer Population beinhaltet. Zur Reproduktion sind wegen der großen methodischen Schwierigkeiten bei der Datenerhebung nur wenige gesicherte Aussagen möglich. In laufenden Untersuchungen wird die Tauglichkeit der Enzymelektrophorese zur Bearbeitung populationsgenetischer Fragestellungen ausgetestet.

Gewissenhaft erstellte Gefährdungsgradanalysen erfordern einen sehr hohen Zeit- und Arbeitsaufwand. Sie sind wissenschaftliche Grundlage zur Erarbeitung von Handlungsanleitungen für den praktischen Naturschutz. Aber auch mittel- und kurzfristig angelegte Projekte können zu Einzelfragen einer Analyse wertvolle Hinweise liefern. Für eine bessere Umsetzung der Forschungsergebnisse muß die Akzeptanz für Naturschutz sowohl in der Politik als auch in der Gesellschaft erhöht werden.

7 Summary

Dispersal behaviour, colonization and population structure of *Calopteryx splendens* and *Calopteryx virgo* have been studied in South-east Bavaria using mark & recapture techniques. The results are presented in form of a population vulnerability analysis

after MÜHLENBERG (1991). The damselflies were found to have an area specific average dispersal radius of 0,1 to 0,8 km. The maximum migration distance observed was 4 km over a period of 24 hours. Migration distances depended on habitat quality factors and population density. Establishing and continuance of damselflies at stream sites was closely correlated with the quality of the habitat, particularly to the structure of the running water, adjacent stream vegetation structure, degree of isolation and social aspects. Present studies about reproduction and genetical processes in dragonflies populations are carried out with enzyme electrophoresis. Population vulnerability analysis require a lot of time and work, but are essential for practical biological conservation as basic scientific informations. Translation of scientific results into practical conservation work must be improved.

Literatur

ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C. (1954):
The distribution and abundance of animals. - Univ. Chicago Press, Chicago IL 782.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964):
Pflanzensoziologie. 3. Aufl., Wien.

BROWN, J. H. & KODRIC-BROWN, A. (1977):
Turnover rates in insular biogeography: effect immigration on extinction. - Ecology 58: 445-449.

BURMEISTER, E. G. (1988):
Unsere heimischen Libellen - Aufgaben für die Faunistik und Vorschläge für Hilfsprogramme. Schriftenr. Bay. Landesamt für Umweltschutz 79: 13-26.

DANTHANARAYANA, W. (1986):
Insect Flight - Dispersal and Migration. Springer Verlag.

DIAMOND, J. M., GILPIN, M. E. & MAYR, E. (1976):
Species - distance relation for birds of the Solomon archipelago: the paradox of the great speciators. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 73: 2160-2164.

DIDION, A. & HANDKE, K. (1989):
Zum Einfluß der Nutzung und Größe von Weihern und Teichen im Saarbrücker Raum auf die Artenvielfalt der Libellen. - Natur und Landschaft, 64 (1): 14-17.

DINGLE, H. (1986):
Evolution and genetics of insect migration. In: DANTHANARAYANA W., Insect Flight - Dispersal and Migration. Springer Verlag.

DOBZHANSKY, T., AYALA, F. J., STEBBINS, G. L. & VALENTINE, J. W. (1977):
Evolution. - W. H. Freeman, San Francisco, California.

EHRlich, P. R. (1961):
Intrinsic barriers to dispersal in checkerspot butterfly. - Science 134: 108-109.

EHRlich, P. R. & MURPHY, D. D. (1987) :
Conservation lessons from longterm studies of checkerspot butterflies. - Conserv. Biol. 1: 122-131.

EHRlich, P. R., MURPHY, D. D., SINGER, M. C., SHERWOOD, C. B., WHITE, R. R. & BROWN, I. L. (1980):
Extinction, reduction, stability and increase: the response of checkerspot butterfly (*Euphydryas*) populations to the California drought. - Oecologia 46: 101-105.

EISLÖFFEL, F. (1989):
Verbreitung und Vorkommen der Libellen im Regierungsbezirk Koblenz. Fauna Flora Rheinland - Pfalz 5 (2).

ELLENBERG, H. (1974):
Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. - Scripta Geobotanica 9.

FAETH, S. H. & KANE, T. C. (1978):
Urban biogeography. City Parks as islands for diptera and coleoptera. - Oecologia 32: 127-133.

FOECKLER, F. & HENLE, K. (1992):
Forschungsbedarf für den Arten- und Biotopschutz. Schriftenreihe des Bayer. Landesamts für Umweltschutz, Heft 100: 261-275.

FRANKEL, O. H. & SOULE, M. E. (1981):
Conservation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

FUHRMANN, G. (1990):
Zum Verhalten der Prachtlibellen gegenüber anthropogenen Raumstrukturen. Diplomarbeit Stuttgart-Hohenheim.

GILPIN, M. E. & DIAMOND, J. M. (1981):
Immigration and extinction probabilities for individual species: relation to incidence functions and species colonization curves. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 78: 392-396.

HANSKI, I. (1989):
Metapopulation dynamics: Help to have more of the same? - Tree 4 (4): 113-114.

HANSKI, L. D. (1985):
Conservation corridor: A highway system for wildlife. ENFO Report Winter Park, Environ. Inf. Cent. Fla. Conserv. Found. Inc.

HARRIS, R. B. & ALLENDORF, F. W. (1989):
Genetically effective population size of large mammals: an assesment of estimators. - The journal of the society for conservation biology, Blackwell Scientific Publications 3: 181-191.

HARRISON, S. (1989):
Long distance dispersal and colonization in the bay checkerspot butterfly *Euphydryas editha bayensis*. - Ecology 70 (5): 1236-1243.

HARRISON, S., MURPHY, D. D. & EHRlich, P. R. (1988):
Distribution of the Bay checkerspot butterfly *Euphydryas editha bayensis*: evidence for a metapopulation model. - American Naturalist 132: 360-382.

HARTL, D. L. (1980):
Principles of population genetics. - Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts.

- HOVESTADT, T., ROESER J. & MÜHLENBER, G. M. (1991):
Flächenbedarf von Tierpopulationen. Forschungszentrum Jülich.
- KIAUTA, B. (1963):
A note on an unusual habitat of *Calopteryx virgo* L. (Calopterygidae). - Tombo 6 (3/4): 25-26.
- KITCHING, R. (1971):
A simple simulation model of dispersal of animals among units of discrete habitat. - *Oecologia* 7: 95-116.
- KLÖTZLI, A. M. (1971):
Zur Revierstetigkeit von *Calopteryx virgo* (Odonata). - Mitt. schweiz. ent. Ges. 43 (3/4): 240-248.
- LANDMANN, A. (1985):
Strukturierung, Ökologie und saisonale Dynamik der Libellenfauna eines temporären Gewässers. *Libellula* 4 (1/2): 49-80.
- LEVINS, R. (1970):
Some mathematical questions in biology. - Providence RI, Mathematical society, Gustenhaver M: 77-107.
- MAC ARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. (1963):
An equilibrium theory of insular zoogeography. - *Evolution* 17: 373-387.
- MÜHLENBERG, M. (1989):
Freilandökologie. 2. Auflage, UTB Quelle & Meyer Verlag Heidelberg.
- OTT, J. (1987):
Etho - ökologische Untersuchungen an Libellen einer Kiesgrube. Diplomarbeit Kaiserslautern.
- PAJUNEN, V. J. (1966):
Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odonata, Calopterygidae). - *Ann. Zool. Fenn.* 3: 201-214.
- PARR, M. J. (1973):
Ecological studies of *Ishnura elegans* (Van der Linden) (Zygoptera, Coenagrionidae): II. Survivorship, local movements and dispersal. - *Odonatologica* 2 (3): 159-174.
- PLACHTER, H. (1989):
Grundlagen und Verwirklichung eines flächendeckenden Naturschutzes. Laufener Seminarbeitr. 2/89: 100-132.
- (1991):
Naturschutz. - Fischer Verlag, Stuttgart.
- SCHMIDT, E. (1986):
Zur Habitatpräferenz von *Cordulegaster boltoni* und *Calopteryx splendens* an einem Mittelgebirgsbach im Spessart: Nachweis der Entwicklung von *Calopteryx splendens* in stehendem Wasser. - *Libellula* 5 (1/2): 63-69.
- SCHORR, M. (1990):
Grundlagen zu einem Artenhilfsprogramm Libellen der Bundesrepublik Deutschland. - Ursus Scientific Publish. Bithoven.
- SLATKIN, M. (1985):
Gene flow in natural populations. - *Ann. Rev. Ecol.* 16: 393-430.
- WAAGE, J. K. (1972):
Longevity and mobility of adult *Calopteryx maculata* (Beauvois 1805) (Zygoptera Caloterygidae). - *Odonatologica* 1 (3): 155-162.
- WALTER, H. (1968):
Die Kennzeichnung einer Population der Libelle *Calopteryx virgo* L. - *Decheniana* 119 (1/2): 25-30.
- WESENBERG-LUND, C. (1913/14):
Odonaten Studien. - *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph.* 6: 155-228, 373-422.
- ZAHNER, R. (1959):
Über die Bindung der mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. I. Der Anteil der Larven an der Biotopbindung. - *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 44: 51-130.
- (1960):
Über die Bindung der mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. II. Der Anteil der Imagines an der Biotopbindung. - *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 45 (1): 101-123.
- ZÖFEL, P. (1988):
Statistik in der Praxis. 2. Auflage, UTB Gustav Fischer Verlag Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Christian Stettmer
Bayerische Akademie für
Naturschutz und Landschaftspflege
Postfach 1261
D-83406 Laufen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [3_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Stettmer Christian

Artikel/Article: [Untersuchungen zum Biotopverbund am Beispiel der Libellen 17-30](#)