

Vegetationskundliche und ethologische Aspekte bei der Habitatwahl von Libellen, dargestellt am Beispiel der Glänzenden Binsenjungfer und der Gefleckten Heidelibelle in den Karst-Hochebenen Mittelitaliens

- Rainer Buchwald, Vechta -

Abstract

The present long-year study deals with investigations on habitat choice of two dragonfly species with special reference to the importance of floristic composition and vegetation structure.

Some karst plateaus of Central Italy possess a large number of standing waters which differ predominantly in hydrological conditions and vegetation. Due to these differences I separated four vegetation types in the permanent and temporary waters. The Odonata species *Lestes dryas* and *Sympetrum flaveolum* showed marked differences in abundance and frequency in these four vegetation types. In particular, dragonflies of both species failed to appear or occurred only in low numbers when the waters dried up early in the reproductive season. Using a floristic-phytosociological and a hydrological-structural approach, more detailed analyses on some parameters of the vegetation, the morphology, the soil and the hydrological conditions of the waters pointed out that abundance and frequency of both species are correlated mainly with the following factors: aspect (physiognomy) of the vegetation, vegetation height in the peripheral and central parts of the waters, vegetation colour, and the degree of steepness at the margin of the aquatic habitat. The imagoes of both species preferred permanent or temporary waters with flat shore and vegetation which was dominated by green (to brown or yellow) stands of the growth forms "large sedge" and "rush(-like)"; the minimum height of the vegetation was (30-)35 cm (for *L. dryas*) respectively 20 cm (for *S. flaveolum*) in the peripheral parts and 35 cm (for *L. dryas*) respectively 25 cm (for *S. flaveolum*) in the central parts of the waters.

The present study reveals that both the floristic-phytosociological and the hydrological-structural approach give important informations about the specific bond to vegetation and the habitat choice of the dragonfly species investigated here. Additional eco-behavioural studies should be carried out to verify and understand the present results by other approaches and methods.

1. Einleitung

Da sowohl Larven als auch Imagines der gesamten Insektenordnung der Libellen (Odonata) rein räuberisch sind, scheint eine enge und damit spezifische Bindung zu den Vegetationsverhältnissen in und am Fortpflanzungsgewässer „auf den ersten Blick“ unmöglich zu sein; so verwundert es nicht, dass die Hypothese einer engen Beziehung zwischen Libellenarten und Vegetationseinheiten (vgl. z.B. ANT 1967, DEVAI 1976) vor etwa 25 Jahren von den meisten Odonatologen noch weitestgehend abgelehnt wurde. Allerdings hätte die seit langem

bekannte – im übrigen funktional wie evolutionsbiologisch bis heute kaum verstandene – Spezifität der Eiablage der Grünen Mosaikjungfer (*Aeshna viridis*) in Bestände der Krebssschere (*Stratiotes aloides*) solch eine wissenschaftliche Voreingenommenheit in Frage stellen müssen: handelte es sich wirklich um die einzige hochspezifische Vegetationsbindung von Libellen, war *Ae. viridis* sozusagen der ‚Paradiesvogel‘ unter den ansonsten nur unspezifisch und großteils nur sehr indirekt an Vegetation gebundenen Libellenarten, oder waren andere spezifische Bindungen zum damaligen Zeitpunkt einfach noch nicht erkannt? Wie detaillierte Untersuchungen der achtziger und neunziger Jahre dann zeigten, bestehen durchaus hochspezifische Vegetations- und damit Habitatbindungen einiger Libellenarten in Mitteleuropa – es handelt sich also um einen scheinbaren Widerspruch zwischen carnivorer Lebensweise und enger Vegetations- und Habitatbindung!

Grundsätzlich sind zahlreiche funktionale Bedeutungen von Vegetation für die Besiedlung durch Odonaten möglich:

- Vegetation als Träger für (spezifische) horizontale und räumliche Struktur: als Larvalhabitat, als Schlüpfsubstrat, als Reifehabitat (bes. Weibchen), als – meist vertikales – Element zum Aufwärmen, als Jagdhabitat, als Fläche zur Überdauerung ungünstiger Witterungsperioden, zur Übernachtung, zum Schutz vor Prädatoren, im Territorium der Männchen (Sitzwarte; Markierung der Reviergrenzen), als Rendezvous- und Paarungsplatz, als Eiablagestelle und –substrat,
- Vegetation als Determinante des Lokal- und Mikroklimas,
- Vegetation als Signalträger bei der Habitatwahl.

Während die verschiedenartigen Bedeutungen von Vegetation (von der Ebene der Einzelpflanze bis zum Vegetationskomplex) als Träger einer Struktur im Zusammenhang mit verschiedenen Lebensäußerungen/-aktivitäten oder –phasen in zahlreichen Studien hinreichend nachgewiesen wurden, ist der Zusammenhang zwischen Kleinklima im und am Fortpflanzungsgewässer, der Libellenfauna sowie der Vegetationszusammensetzung und –struktur erst in kleinsten Ansätzen untersucht (z.B. STERNBERG 1993, 1994, SCHMIDT 1997). Von besonderem wissenschaftlichen Interesse ist schließlich die Frage, ob und in welcher Weise Vegetation als Signalträger für Faktoren dienen kann, die Libellen aufgrund ihrer spezifischen Ausstattung an Sinnesorganen grundsätzlich nicht oder zumindest zum Zeitpunkt der Habitatwahl noch nicht wahrnehmen können; biozöologische Untersuchungen mit Hilfe der Koinzidenzmethode und verhaltensökologische Studien legen den Schluss nahe, dass diese Beziehung eine Schlüsselrolle bei der hochspezifischen Habitatwahl einiger Libellen- und möglicherweise auch anderer Tierarten spielen dürfte (z.B. BUCHWALD 1989, 1994a; STERNBERG 1999).

In den folgenden Ausführungen soll der aktuelle Stand biozöologischer Untersuchungen am Beispiel einer langjährigen Studie an zwei ausgewählten Libellenarten unter besonderer Berücksichtigung von Vegetationszusammensetzung und –struktur aufgezeigt werden. Die Studie konnte vom Verfasser im Sommer 2002 zu einem vorläufigen Abschluss gebracht werden; wegen des vorgegebenen Rahmens kann hier allerdings nur ein Teil der Resultate vorgestellt werden.

2. Fragestellungen

In den Karst-Hochebenen Mittelitaliens existiert – neben wenigen Bächen und Flüssen – eine Vielzahl von permanenten oder sommertrockenen Stillgewässern, die durch starke Wasserstandsschwankungen charakterisiert sind. Besonders flache Gewässer trocknen bereits zwischen Mitte Mai und Ende Juni aus, tiefere dagegen erst im Juli oder August; wenige weisen – zumindest in den zentralen Teilen – eine ganzjährige Wasserführung auf. Kennzeich-

nende Libellenarten sind die Glänzende Binsenjungfer (*Lestes dryas*) und die Gefleckte Heidelibelle (*Sympetrum flaveolum*), die sich in großer Zahl in diesen Gewässern reproduzieren (BUCHWALD 1994b). In der mehrjährigen Untersuchung standen folgende Fragestellungen im Vordergrund:

- Welche Stillgewässer werden von den beiden Arten besiedelt, welche nicht?
- Durch welche Vegetationstypen sind die besiedelten, durch welche die gemiedenen Gewässer charakterisiert?
- Gibt es Koinzidenzen zwischen Besiedlung und Vegetationsstruktur und -farbe?
- Welche Faktoren der Vegetation und der Gewässer könnten als Auslöser für die Habitatwahl dienen?

3. Untersuchungsgebiete

In den Jahren 1990, 1991, 1994 (mit A. Manzi), 1995 (mit A. Manzi, H. Hunger) und 2002 wurden in verschiedenen Karst-Hochebenen (altipiani carsici) Mittelitaliens umfangreiche, jeweils etwa einwöchige Untersuchungen zwischen Mitte Juni und Anfang August durchgeführt. Die Untersuchungsgebiete liegen in den Regionen Marken (Pian Perduto di Gualdo), Umbrien (Pian Grande di Castelluccio, Pian Piccolo di Castelluccio), Latium (Piano di Rascino) und Abruzzan (Campo Imperatore, Piano di Campo Felice, Altipiano Rocca di Cambio, Opi, Rifugio Campitelli bei Alfedena, Piano di Pescocostanzo/Rivisondoli, Piano di Cinquemiglia, Altipiano Stazione di Palena). Die Hochebenen sind in einer Höhe zwischen 1130 und 1550 m ü.NN gelegen; sie sind durch mäßig warme, regenarme Sommer und rauhe, schnee-reiche Winter gekennzeichnet. Die meisten Untersuchungsgebiete wurden zwei bis drei Mal (1990, 1991, 2002) aufgesucht; spezifische Bestandsaufnahmen und Experimente in 1994 und 1995 wurden ausschließlich in den beiden umbrischen Hochebenen bei Castelluccio durchgeführt.

4. Vegetation

Kennzeichnende Arten der Stillgewässer sind Vertreter der Verbände Magnocaricion und Lolio-Potentillion und weit verbreitete Arten von Feuchtgebieten: *Carex vesicaria*, *C. gracilis*, *C. otrubae*, *Eleocharis palustris* s. str., *Glyceria fluitans*, seltener *C. paniculata*, *Juncus effusus* und *Glyceria plicata* (CORTINI PEDROTTI et al. 1973, BUCHWALD 1994b). Die sommertrockenen Tümpel sind zusätzlich zu den oben genannten mit folgenden Arten bewachsen: *Ranunculus flammula*, *Veronica scutellata*, *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis canina*, *Carex distans*, *Sanguisorba officinalis*, *Carex panicea*, *Leontodon autumnalis*, *Viola canina*, *Carex leporina* u.a. In den wenigen permanenten Gewässern findet man eine artenarme Hydrophyten-Vegetation vor, bestehend aus *Potamogeton natans*, *Ranunculus trichophyllos*, seltener auch *Polygonum amphibium* var. *aquaticum*, *Lemna minor*, *Fontinalis antipyretica* und *Peplis portula* fo. *submersa*.

Diese und weitere Pflanzenarten treten zu folgenden Gesellschaften zusammen: *Caricetum gracilis*, *Caricetum vesicariae*, *Caricetum paniculatae*, *Carex otrubae* – Gesellschaft, *Glyceria* spp. – *Eleocharis palustris* – Gesellschaft, in permanenten Gewässern in Überlagerung mit der *Ranunculus trichophyllos* – Gesellschaft, der *Potamogeton natans* – Basalgesellschaft und der *Polygonum amphibium* – Gesellschaft (BUCHWALD 1994b). Diese durch wechselfeuchte bis nasse Standortverhältnisse geprägten Gesellschaften der Phragmiti-Magnocaricetea, Agrostietea und Potametea sind aufgrund der temperaten Klimabedingungen in montaner Lage eingebettet in Pflanzengesellschaften folgender Klassen, die eine reiche Ausprägung vor allem in Mitteleuropa haben: Nardo-Callunetea auf oberflächlich entkalkten Böden, Molinio-Arrhenatheretea im meist mageren, regelmäßig gemähten Wirtschaftsgrün-

land sowie Festuco-Brometea und Querco-Fagetea an den umliegenden Kalkhängen unterschiedlicher Exposition und Neigung.

5. Floristisch-vegetationskundlicher Ansatz

5.1 Methoden

Im Juni 1990 und Juli 1991 wurden zahlreiche Stillgewässer in den o.g. Karst-Hochebenen Mittelitaliens 2-3 Mal, in einzelnen Fällen nur einmalig auf ihre Vegetation und Libellenfauna untersucht. Die Vegetation wurde nach der BRAUN-BLANQUET-Methode aufgenommen, die Libellenfauna auf festgelegten Flächen nach einzelnen Imagines, Paarungsrädern und -ketten, Weibchen oder Paarungsketten in Eiablage sowie Exuvien abgesucht. Aus diesen Primärdaten wurden zur weiteren Auswertung folgende Parameter ermittelt (vgl. Tab. 1):

- o mittlerer Deckungsgrad der Helophyten, Hydrophyten und Moose, gemittelt aus allen untersuchten Gewässern,
- o Abundanz der Imagines, ermittelt aus der Anzahl nachgewiesener Tiere pro Flächeneinheit, zugeordnet 3 Abundanzklassen; die mittlere Abundanz wird errechnet aus allen Einzelerhebungen 1990/91,
- o Frequenz der Imagines: Häufigkeit in %, mit der Imagines an einem Gewässer überhaupt gefunden wurden,
- o Frequenz der Paarungsräder/-ketten und/oder Eiablagen: entsprechend der Frequenz der Imagines,
- o Frequenz der juvenilen (=subadulten, unausgefärbten) Individuen und/oder Exuvien: entsprechend der Frequenz der Imagines,
- o unbesiedelte Flächen: Anteil der Gewässer in %, an denen bei keiner Erhebung Tiere oder Exuvien nachgewiesen wurden.

Diese Daten wurden auf vier Untereinheiten bezogen: Typische Subass./Ausb., Typische Variante/Unterausb. (1.1); Typische Subass./Ausb., Variante/Unterausb. von *V. scutellata* und *R. flammula* (1.2); Subass./Ausb. von *R. flammula*, *A. canina*, *P. reptans* etc., Typische Variante/Unterausb. (2.1); Subass./Ausb. von *R. flammula*, *A. canina*, *P. reptans* etc., Variante/Unterausb. von *D. cespitosa*, *L. autumnalis*, *S. officinalis* etc. (2.2); die Untereinheiten lassen sich durch spezifische Differentialarten sowie unterschiedlich starke Schwankungen des Wasserstandes und unterschiedliche(n) Austrocknungswahrscheinlichkeit und -zeitpunkt gegeneinander abgrenzen. Dabei werden die oben genannten 5 Assoziationen bzw. ranglosen Gesellschaften des Magnocaricion und Lolio-Potentillion als eine Einheit zusammengefasst, da zwischen ihnen bezüglich der Libellenbesiedlung auf den mittelitalienischen Karst-Hochebenen keine signifikanten Unterschiede bestehen (BUCHWALD 1994b).

5.2 Ergebnisse und Diskussion

Zur Prüfung des floristisch-vegetationskundlichen Ansatzes konnten insgesamt 66 Gewässer von 10 Karst-Hochebenen in die Auswertung einbezogen werden (Tab. 1).

Es ist deutlich, dass die beiden Libellenarten *Lestes dryas* und *Sympetrum flaveolum* keinen der 4 hydrologisch charakterisierten Vegetationstypen ausnahmslos besiedeln oder vollständig meiden, demnach die 4 Typen jeweils von beiden Libellenarten besiedelt werden. Grundsätzlich nehmen Abundanzen und Frequenzen von den permanenten Gewässern (Typus 1.1) zu den frühzeitig abtrocknenden Gewässern (Typus 2.2) hin deutlich ab, während der Anteil unbesiedelter Gewässer deutlich zunimmt. Dabei werden auch Unterschiede zwischen *L. dryas* und *S. flaveolum* erkennbar: Während *L. dryas* – mit Ausnahme der Frequenzen in 1991 – seinen Schwerpunkt im nassesten Typus 1.1 zeigt, sind die höchsten Abundanzen und Frequenzen von *S. flaveolum* – Imagines in Typus 2.1 nachzuweisen.

Tab.1: Ökologische und libellenkundliche Charakterisierung von 4 Vegetationseinheiten in permanenten und sommertrockenen Stillgewässern der Karst-Hochebenen Mittelitaliens; zur Erhebung und Berechnung der aufgeführten Parameter siehe Text („Methoden“). Die erste Zahl bezieht sich jeweils auf die Ergebnisse von 1990, die zweite auf diejenigen von 1991.

Assoziationen und ranglose Gesellschaften:	Caricetum gracilis, Caricetum vesicariae, Carex otrubae – Gesellschaft, Glyceria spp. – Eleocharis palustris – Gesellschaft, Caricetum paniculatae, Juncus effusus - Ufergesellschaft			
Subassoziationen und Ausbildungen:	typicum von Ranunculus flammula, Veronica scutellata, Agrostis canina (et stolonifera), Polygonum amphibium, Potentilla reptans			
Varianten und Unterausbildungen:	typicum	von Veronica scutellata. Ranunculus flammula	typicum	von Deschampsia cespitosa, Leontodon autumnalis, Carex panicea, Viola canina, Thalictrum flavum, Sanguisorba officinalis
Typus	1.1	1.2	2.1	2.2
Schwankungen Wasserstand sommertliche Austrocknung	schwach sehr selten (August)	stark selten (Juli – August)	stark sehr häufig (Juni – August)	sehr stark immer (April – Juni)
Anzahl Flächen (Juni 1990 / Juli 1991)	4 / 6	8 / 6	11 / 12	3 / 16
mittlerer Deckungsgrad (%):				
o Helophyten	74 / 78	76 / 72	89 / 91	90 / 88
o Hydrophyten	18 / 15	29 / 23	0 / 0	0 / 0
o Moose	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 3
Libellenbesiedlung:				
a) <i>Lestes dryas</i>				
o mittlere Abundanz (1-3)	2,3 / 1,6	1,4 / 1,3	0,6 / 1,4	0,7 / 0, 8
o Frequenz Imagines (%)	100 / 67	63 / 83	45 / 83	33 / 50
o Frequenz P, E (%)	0 / 50	0 / 0	0 / 25	0 / 31
o Frequenz Ex, j (%)	50 / 33	25 / 0	9 / 0	33 / 31
b) <i>Sympetrum flaveolum</i>				
o mittlere Abundanz (1-3)	0,8 / 2,2	0,9 / 1,2	1,0 / 1,4	0 / 0,4
o Frequenz Imagines (%)	25 / 67	50 / 83	55 / 83	0 / 50
o Frequenz P, E (%)	0 / 50	0 / 17	0 / 25	0 / 6
o Frequenz Ex, j (%)	25 / 67	50 / 33	45 / 8	0 / 0
Flächen unbesiedelt (%)	0 / 0	0 / 0	9 / 8	67 / 50

Weitaus deutlicher werden die Präferenzen der beiden Libellenarten für die vier Vegetationstypen, wenn die für *L. dryas* und/oder *S. flaveolum* optimalen und die nicht besiedelten Gewässer miteinander verglichen werden; als „optimal“ werden dabei Gewässer mit weit überdurchschnittlicher Abundanz sowie mit Fortpflanzungsnachweisen (Exuvien, juvenile Tiere) oder -hinweisen (Paarungsketten oder -räder, Eiablagen) eingestuft (Abb.1). Während nur ein kleiner Teil der Gewässer mit Beständen der Typen 1.1 und 1.2 nicht angenommen wird und vor allem *L. dryas* dort in hoher Abundanz und Frequenz vorkommt, sind etwa ein Viertel der Gewässer mit Typus 2.1 und über 90% der Gewässer mit Typus 2.2 unbesiedelt, so

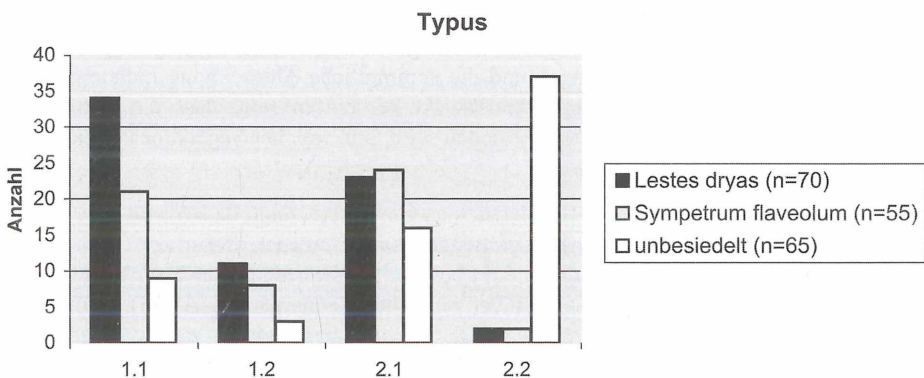


Abb.1: Anzahl der optimalen *Lestes dryas* - Gewässer (linke Säule), der optimalen *Sympetrum flaveolum* - Gewässer (mittlere Säule) und der unbesiedelten Gewässer (rechte Säule) in den vier Vegetationstypen mittelitalienischer Karstgewässer (n=190). 1.1 = Typische Subassoziaton/Ausbildung, Typische Variante/Unterausbildung; 1.2 = Typische Subassoziaton/Ausbildung, Variante/Unterausbildung von *Ver. scutellata*; 2.1 = Subassoziaton/Ausbildung von *Ran. flammula*, Typische Variante/Unterausbildung; 2.2 = Subassoziaton/Ausbildung von *Ran. flammula*, Variante/Unterausbildung von *Desch. cespitosa*.

dass dort nur in einzelnen Fällen von optimalen Bedingungen für die Libellen ausgegangen werden kann.

Sowohl die Glänzende Binsenjungfer als auch die Gefleckte Heidelibelle wurden mit individuenreichen, bodenständigen Vorkommen in allen häufigen Pflanzengesellschaften der Untersuchungsgebiete nachgewiesen: *Caricetum gracilis*, *Caricetum vesicariae*, *Glyceria* spp. - *Eleocharis palustris* - Gesellschaft, *Carex otrubae* - Gesellschaft. Keine der beiden Arten zeigt eine Präferenz für eine der kennzeichnenden und häufig aspektbildenden, also dominierenden Pflanzenarten und die von diesen aufgebauten Bestände und Gesellschaften, mit Ausnahme eines schwachen Schwerpunktes von *S. flaveolum* in den *Eleocharis palustris* - Beständen.

Besonders wenig attraktiv sind die früh austrocknenden Gewässer mit Vegetationstyp 2.2, in denen neben den kennzeichnenden Magnocaricion- oder Lolio-Potentillion-Arten Vertreter der Niedermoore/Sümpfe, der Feuchtwiesen sowie niedrigwüchsige Flutrasen-Arten wachsen. Offensichtlich sind die hydrologischen Bedingungen in diesen Gewässern so ungünstig, dass nur in regenreichen Frühsommern und/oder in besonders günstigen Mikrohabitaten (kleine Geländemulden) die vollständige Larvalentwicklung möglich ist. Um die einzelnen Gewässer nach ihrer Besiedlungswahrscheinlichkeit durch die Glänzende Binsenjungfer und die Gefleckte Heidelibelle einordnen zu können, bietet sich ebenfalls die Koinzidenzmethode zwischen Pflanzen und Libellen an, hier allerdings auf der Ebene einzelner Pflanzenarten. Es ergibt sich die Frage, mit dem Vorkommen welcher Pflanzenarten eine besonders starke Meidung temporärer Gewässer durch *L. dryas* und/oder *S. flaveolum* zusammenfällt. In der Reihenfolge *Sanguisorba officinalis* – *Carex panicea* – *Thalictrum flavum* – *Leontodon autumnalis* – *Deschampsia cespitosa* – *Viola canina* nimmt der Anteil unbesiedelter sommertrockener Stillgewässer ab, während in der gleichen Reihenfolge der Anteil der von einer Art oder beiden Arten besiedelten Gewässer von 15% auf 88% steigt (Abb. 2).

Diese Koinzidenzen sind von Bedeutung, wenn die Attraktivität einzelner Gewässer für die Libellenbesiedlung eingeschätzt werden soll. Für die Habitatwahl der Imagines sind sie dann von Bedeutung, wenn die genannten Pflanzenarten größere Bestände bilden und damit den Aspekt des sommertrockenen Gewässers über Vegetationsstruktur und –farbe (mit) bestimmen. Daraus entsteht die Frage nach den aspektbildenden, also die Physiognomie der Vegetation wie auch des Gewässers prägenden Pflanzenbeständen: In welchem Anteil an der Gesamtvegetation der sommertrockenen Tümpel sind die ökologisch kennzeichnenden Großseggen- und höherwüchsigen Flutrasenarten beteiligt, in welchem Anteil diejenigen, welche die starken Wasserstandsschwankungen und die sommerliche Abtrocknung indizieren? Mit anderen Worten: wie muss der Vegetationsaspekt beschaffen sein, dass das betreffende Gewässer von den beiden Libellenarten besiedelt wird, und welcher Vegetationsaspekt kennzeichnet die nicht besiedelten Gewässer?

Die Auswertung von 43 in 1990/91 untersuchten Gewässern zeigt, dass *Sympetrum flaveolum* nur Gewässer mit einem Anteil der Großseggen- und Flutrasenarten an der Gesamtvegetation über 20%, *Lestes dryas* gar nur über 40% besiedelt; unbesiedelte Gewässer weisen dagegen die gesamte Spanne von 1-100% Anteil der genannten Kennarten auf (Abb.3). Optimale *L. dryas* – Gewässer sind – mehr noch als die von *S. flaveolum* besiedelten – stark von der Dominanz der Großseggen- und höherwüchsigen Flutrasenarten (Wuchshöhe: 40 – 110 cm) geprägt, während Arten der Feuchtwiesen, Niedermoore und Flutrasen (*Veronica scutellata*, *Carex panicea*, *Thalictrum flavum*, *Deschampsia cespitosa*, *Ranunculus repens* et *flammula*, etc.; größtenteils mit geringer Wuchshöhe) den Vegetationsaspekt nicht nennenswert prägen. Umgekehrt werden Gewässer mit niedrigem bis sehr niedrigem Anteil der Magnocaricion- und höherwüchsigen Lolio-Potentillion-Arten nur in einzelnen Fällen oder gar nicht angenommen.

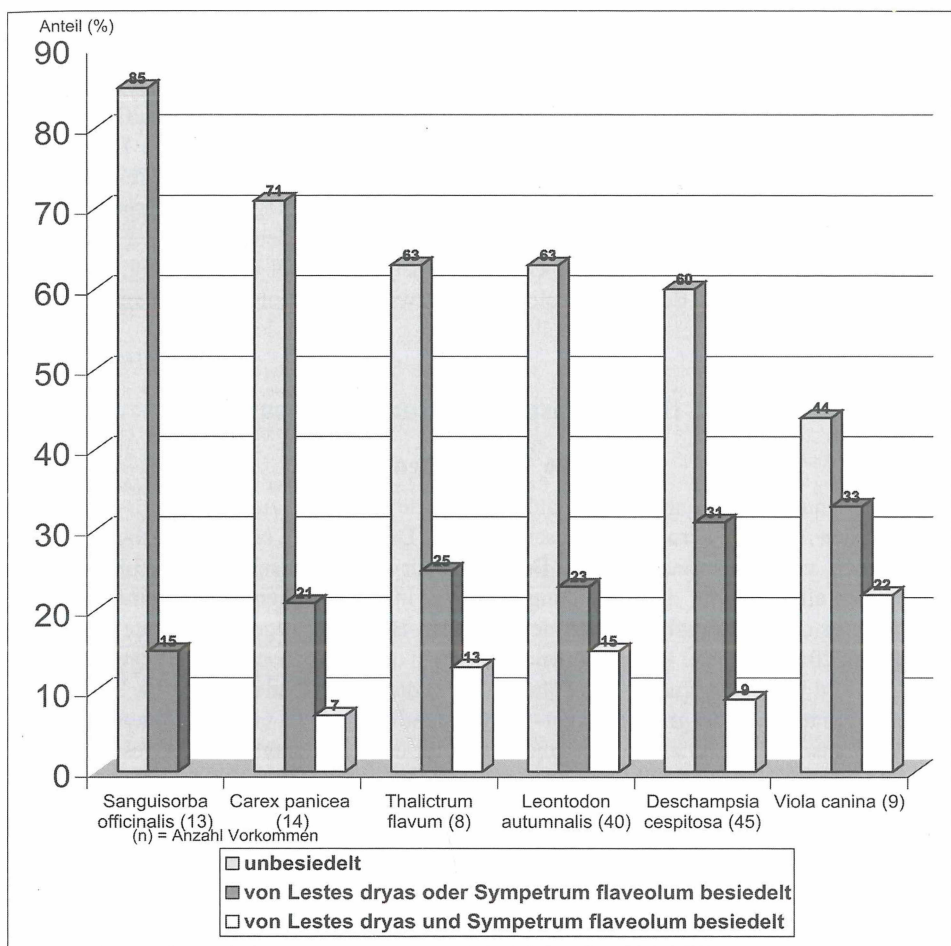


Abb.2: Anteil (in %) der unbesiedelten, der von *Lestes dryas* oder *Sympetrum flaveolum* und der von beiden Arten besiedelten sommertrockenen Kleingewässer in Koinzidenz mit kennzeichnenden Pflanzenarten.

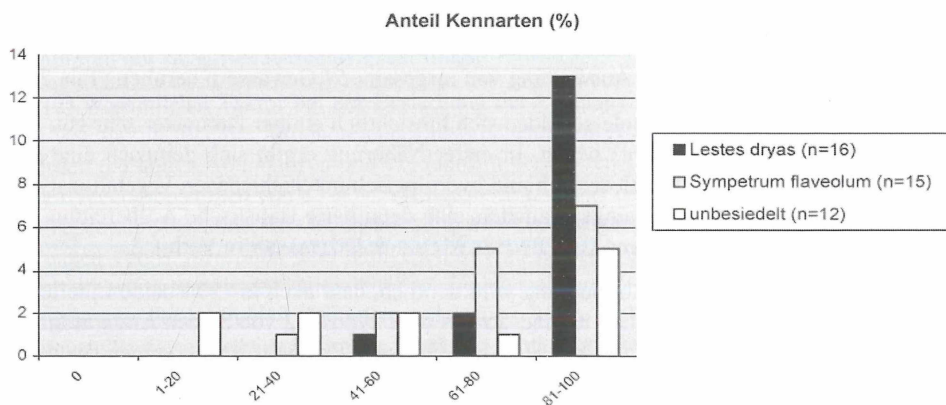


Abb.3: Anzahl von Gewässern, die mit unterschiedlichem Anteil der Großseggen- und höherwüchsigen Flutrasen-Kennarten (*Carex gracilis*, *C. vesicaria*, *C. paniculata*, *C. otrubae*, *Eleocharis palustris* s. str.) von *Lestes dryas* (linke Säule) oder von *Sympetrum flaveolum* (mittlere Säule) besiedelt oder die unbesiedelt (rechte Säule) sind.

Welche Aussagen kann die verwendete floristisch-pflanzensoziologische Methode nach den hier vorgestellten Ergebnissen treffen und welche nicht? Es werden Aussagen gemacht über die Besiedlungshäufigkeit von Vegetationstypen, über geeignete oder ungeeignete Vegetationsaspekte sowie über die unterschiedlichen Präferenzen von Libellenarten. Darüber hinaus können Hypothesen aufgestellt werden zur Habitatwahl der Imagines in Hinsicht auf Vegetationszusammensetzung und –struktur und in bestimmten Fällen auch deren mögliches Zusammenwirken mit physikalischen und/oder gewässermorphologischen Faktoren. Andere Fragen dagegen bleiben unbeantwortet, so beispielsweise nach dem Muster der Besiedlung bzw. Nicht-Besiedlung innerhalb der vier Vegetationstypen. Damit wird es nötig, zusätzliche Parameter zu Vegetation, Boden, Hydrologie und Gewässermorphologie zu verwenden, die in Beziehung zu den Parametern der Libellenbesiedlung gesetzt werden.

6. Hydrologisch-struktureller Ansatz

6.1 Methoden

In den Untersuchungsjahren 1994 und 1995 wurde ergänzend zum floristisch-pflanzensoziologischen Ansatz ein erweiterter Ansatz gewählt. Dazu wurden einige zusätzliche Parameter erhoben, von denen eine mögliche Bedeutung für die Habitatselektion der Imagines und damit auch allgemein für die Besiedlung durch die Imagines angenommen wurde: Vegetationshöhe (in cm) der randlichen und der zentralen Bereiche, Vegetationsdichte (in Anzahl Halme pro 20x20 cm²) der kennzeichnenden Arten in den randlichen und den zentralen Bereichen, Anzahl blühender/fruchtender Stängel (in %) der kennzeichnenden Arten, Vegetationsfarbe von braun/gelb bis grün (Skala: 1-5), Bodenfarbe von hell- bis dunkelbraun (Skala: 1-5), Wasserstand (Wassertiefe in cm, zum Zeitpunkt der Libellenerhebung). Wesentlich sind hier vor allem die hydrologischen sowie vegetations- und gewässerstrukturellen Daten, so dass der Ansatz hier vereinfacht als „hydrologisch-strukturell“ bezeichnet wird. Die Studien wurden ausschließlich in den umbrischen Hochebenen Pian Grande und Pian Piccolo bei Castelluccio durchgeführt. Hier existiert jeweils eine Vielzahl von Gewässern, die sich durch Wassertiefe und –regime und damit Austrocknungswahrscheinlichkeit und –zeitpunkt, durch Vegetation sowie durch Gewässerform und –größe und vereinzelt Wasserzügigkeit teilweise erheblich voneinander unterscheiden.

6.2 Ergebnisse und Diskussion

Stellvertretend für die Ergebnisse beider Jahre sollen hier diejenigen aus dem Jahr 1994 dargestellt werden, die auf der Auswertung von insgesamt 57 Gewässern beruhen (Tab. 2).

Die vier Vegetationstypen unterscheiden sich hinsichtlich einiger Parameter sehr gut, hinsichtlich anderer dagegen (sehr) wenig. In erster Näherung ergibt sich demnach eine sehr diverse Charakterisierung der floristisch und hydrologisch unterschiedenen Vegetationstypen durch die einzelnen Untersuchungsparameter; eine detaillierte statistische Aufbereitung des Datenmaterials ist in Bearbeitung (BUCHWALD, MANZI & DÜTTMANN in Vorb.).

In Hinsicht auf die Libellenbesiedlung wird deutlich, dass auch in 1994 beide Libellenarten in allen Einheiten vorkommen. Grundsätzlich wird Typus 2.2 von beiden Arten aufgrund der frühen Abtrocknung nur mit geringer Abundanz und Frequenz angenommen, wobei in 63% der untersuchten Gewässer weder *L. dryas* noch *S. flaveolum* vorkommen. Die Bedeutung der einzelnen Parameter wird deutlicher erkennbar, wenn man die optimalen Libellengewässer (s.o.) den nicht besiedelten Gewässern gegenüberstellt. Hierbei werden die Daten der Jahre 1994, 1995 und 2002 zusammengefasst, um eine höhere Zahl an Gewässern auswerten zu können.

Tab.2: Vegetationskundliche, bodenfarbliche, hydrologische und libellenkundliche Daten (1994) der vier hydrologisch charakterisierten Vegetationstypen in den Karst-Hochebenen Pian Grande und Pian Piccolo di Castelluccio (Umbrien). Dargestellt ist jeweils der Mittelwert und der Minimal- und Maximalwert; zur Charakterisierung der Parameter siehe Text. Abkürzungen: ge = gelb; gr = grün; db = dunkelbraun; mb = mittelbraun.

Pflanzengesellschaft: Typus	1.1 (typicum / typicum)	1.2 (typicum / Ver.scutellata)	2.1 (Ran.flammula / typicum)	2.2 (Ran.flammula / D. cespitosa)
Anzahl Flächen (Untersuchung 1994)	18	5	15	19
Deckungsgrad (%)				
- Helophyten	59 (1-100)	17 (5-35)	87 (60-95)	88 (30-100)
- Hydrophyten	24 (0- 95)	54 (5-95)	0	0
- Moose	0	0	13 (0-95)	17 (0- 95)
Vegetationshöhe (cm)				
- randlich	59 (35-100)	65 (5-85)	41 (30-60)	36 (25-65)
- zentral	70 (60- 85)	73 (60-90)	56 (35-90)	51 (30-95)
Vegetationsdichte (Halme/0.04m ₂)				
- randlich	88 (42-184)	132 (84-160)	47 (20- 95)	47 (8- 85)
- zentral	99 (50-185)	67 (30-123)	74 (30-130)	79 (15-140)
Anteil blühender Stängel (%)	54 (0 - 95)	76 (50- 85)	23 (2- 95)	8 (0- 85)
Vegetationsfarbe (1-5)	4,8 = (ge)gr (3-5)	5,0 = gr (5)	3,9 = ge-gr (3-5)	3,4 = ge(gr) (2-5)
Bodenfarbe (1-5)	4,1 = mb-db (3-5)	3,8 = mb-db (3-5)	3,9 = mb-db (3-5)	3,3 = mb(db) (3-5)
Maximale Wassertiefe (cm):				
Mittel (Min. – Max.)	19 (0-100)	9 (0-25)	0	0
Libellenbesiedlung:				
a) <i>Lestes dryas</i>				
- Abundanz (1-3)	1,3 (0-3)	2,8 (0-3)	1,0 (0-3)	0,4 (0-3)
- Frequenz Imagines ges.(%)	83	80	53	26
- Frequenz P. E (%)	22	40	27	11
- Frequenz Ex. j (%)	0	0	0	0
b) <i>Sympetrum flaveolum</i>				
- Abundanz (1-3)	0,6 (0-2)	1,0 (0-2)	0,9 (0-2)	0,2 (0-2)
- Frequenz Imagines (%)	50	80	60	21
- Frequenz P. E (%)	28	0	27	16
- Frequenz Ex. j (%)	0	0	0	0
Flächen unbesiedelt (%)	17	0	27	63

(1) Keine Bedeutung für die Besiedlung der Gewässer durch *L. dryas* und *S. flaveolum* haben die folgenden Faktoren: Bodenfarbe, Gewässergröße, Wassertiefe, Deckungsgrad Hydrophyten, Deckungsgrad Helophyten sowie Vegetationsdichte der randlichen und der zentralen Bereiche. Bezüglich dieser Faktoren besiedeln die Imagines ein weites Spektrum der Gewässer. Soweit ein häufigeres Vorkommen in manchen Bereichen festzustellen ist, kann es durch das jeweilige Angebot an vorhandenen Gewässern erklärt werden – Präferenzen sind demnach kaum zu finden. Allerdings werden Gewässer ohne Helophyten-Vegetation nicht angenommen, da in jedem Fall eine Mindestzahl an vertikalen Stängeln vor allem für das Schlüpfen der Imagines vorhanden sein muss.

(2) Wesentlicher Faktor bei der Besiedlung der Untersuchungsgewässer ist offensichtlich die Vegetationshöhe der Randbereiche. Entsprechend dem Angebot in den Karst-Hochebenen wurden die hohen Abundanzen und Frequenzen der beiden Libellenarten vor allem bei mittleren Vegetationshöhen von 35-90 cm festgestellt. *L. dryas* besiedelt mittel(bis hoch-)wüchsige Vegetationsbestände, im Gegensatz zu *S. flaveolum* sogar Bereiche über 100 cm. Die Präferenzen von *S. flaveolum* sind demgegenüber zu niedrigwüchsigen Beständen verschoben, denn die weitaus meisten Optimalhabitate finden sich bei 35-60 cm (*L. dryas*: 45-90 cm). Als Untergrenze der optimalen Habitate wurden für *L. dryas* (30-)35 cm, für *S. flaveolum* 20 cm festgestellt; diese niedrigwüchsigen Bestände gehen zur Gewässermite in mindestens 5-10 cm höhere Bestände über. Unbesiedelte Vegetationsbestände finden sich vor allem in niedrigwüchsigen Randbereichen der sommertrockenen Gewässer. Es handelt sich um Flächen von 15-40 cm Höhe, die bereits sehr früh im Sommer – meist vor Mitte Juni – austrocknen und deren Gewässervegetation in Gewässermite eine geringere Wuchshöhe als 30-40 cm aufweist.

(3) Ein sehr ähnliches Bild ergibt sich für die Vegetationshöhe der zentralen Bereiche eines Libellengewässers (Abb.4). *L. dryas* besiedelt in hoher Abundanz und Frequenz Vegetationsbestände zwischen 35 cm und 170 cm Höhe mit einem Maximum bei 50-90 cm, *S. flaveolum* dagegen solche zwischen 25 und 120 cm Höhe mit einem Maximum bei 45-80 cm; wie bei der Höhe der randlichen Vegetationsbestände sind also Maxima und vor allem Extrembereiche der beiden Arten gegeneinander verschoben. Unbesiedelte Gewässer weisen fast ausschließlich niedrige Vegetationsbestände von 15-40 cm, nicht selten gar bis 60 cm auf.

Vegetationshöhe zentral (cm)

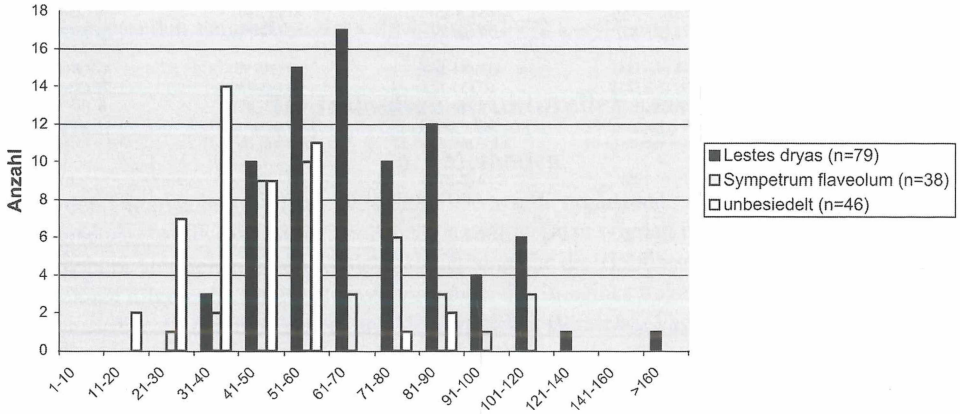


Abb.4: Anzahl der optimalen *Lestes dryas* - Gewässer (linke Säule), der optimalen *Sympetrum flaveolum* - Gewässer (mittlere Säule) und der unbesiedelten Gewässer (rechte Säule) mit unterschiedlichen Vegetationshöhen der zentralen Bereiche; Höhenklassen bis 100 cm in 10 cm - Klassen, oberhalb 100 cm in 20 cm - Klassen (n=163).

Im Vergleich der randlichen und zentralen Vegetationsbestände zeigt sich, dass dem Faktor „Vegetationshöhe zentral“ wahrscheinlich eine größere Bedeutung zugemessen werden muss: hier werden zum einen die unterschiedlichen Ansprüche der beiden Libellenarten deutlicher, zum anderen ist auch die Spannweite der Wuchshöhen unbesiedelter Gewässer geringer und damit leichter interpretierbar.

(4) Als weiterer Faktor wurde in den Jahren 1994 und 1995 der „Anteil blühender Stängel“ der kennzeichnenden Magnocaricion- und höherwüchsigen Lolio-Potentillion-Arten ermittelt, geschätzt als Anteil blühender/fruchtender Individuen („Fertilität“) an der Gesamtzahl der Individuen (der kürzeren Bezeichnung wegen als „Anteil blühender Stängel“ bezeichnet). Optimale wie unbesiedelte Gewässer verteilen sich über (fast) den ganzen Bereich der Prozentklassen, wobei weder bei *L. dryas* noch bei *S. flaveolum* klare Präferenzen erkennbar sind. Allerdings ist eine Häufung unbesiedelter Gewässer bei geringer Fertilität (5-30%) der Kennarten erkennbar; sie umfassen solche Lebensräume, in denen die Kennarten nur in mittlerer bis geringer Dichte und mit geringer Vitalität (Wuchshöhe, Fertilität) vorkommen (n=18).

(5) Einen weiteren für Habitatwahl und Besiedlungsabundanz/-frequenz potentiell wesentlichen Faktor stellt die aspektprägende Vegetationsfarbe der kennzeichnenden Magnocaricion- und höherwüchsigen Lolio-Potentillion-Arten dar. Die Auswertung von 121 Gewässern zeigt, dass optimale Libellengewässer ausschließlich (*S. flaveolum*) bzw. fast ausschließlich (*L. dryas*) zum Zeitpunkt der Untersuchungen – Mitte Juni bis Anfang August – grüne Vegetationsbestände aufwiesen, die z.T. vermischt waren mit Braun- oder Gelbtönen (Abb.5). Unbesiedelte Gewässer dagegen finden sich mit allen möglichen Vegetationsfarben von grün

bis braun-gelb, wobei entsprechend dem Anteil der untersuchten Gewässer zahlreiche Bestände eine grün-gelbe Färbung aufwiesen.

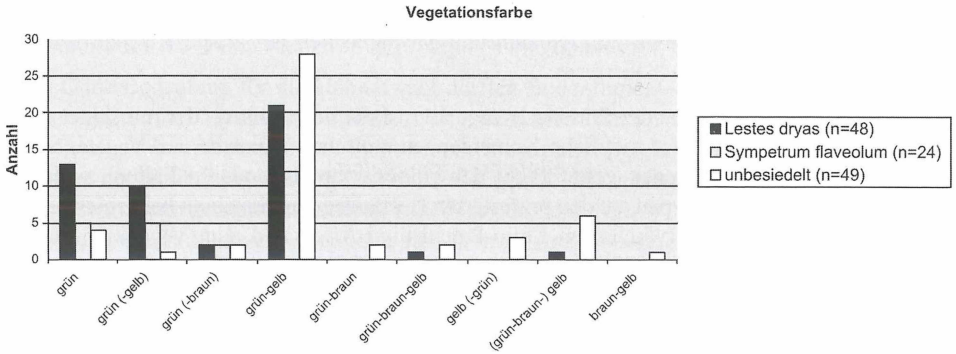


Abb.5: Farbe der kennzeichnenden Magnocaricion- und höherwüchsigen Lolio Potentillion – Arten in den optimalen *L. dryas* - Gewässern (linke Säule); in den optimalen *S. flaveolum* - Gewässern (mittlere Säule) und in den unbesiedelten Gewässern (rechte Säule) (n = 121).

Bezüglich der 11 im hydrologisch-strukturellen Ansatz ausgewerteten Parameter ergeben sich damit sehr unterschiedliche Koinzidenzen zur Besiedlungsdichte und -häufigkeit der beiden Libellenarten *L. dryas* und *S. flaveolum*. Als wesentliche Größen stellen sich die Vegetationshöhe der randlichen und der zentralen Bereiche (letztere mit deutlicheren Aussagen vor allem zu den unterschiedlichen Vegetationsansprüchen von *L. dryas* und *S. flaveolum*) sowie die Vegetationsfarbe (mit klarer Dominanz der grün(-gelb)en Bestände) dar. Eine geringe Bedeutung ergibt sich dagegen für die Faktoren „Deckung Helophyten“ und randliche bzw. zentrale „Vegetationsdichte“ (keine Besiedlung der Gewässer ohne Emersvegetation) sowie „Anteil blühender Stängel“ (unbesiedelte Gewässer fast ausschließlich bei 0-30% Anteil). Gewässergröße, Wassertiefe, Bodenfarbe und Deckung der Hydrophyten lassen weder im Tabellenvergleich aller untersuchten Gewässer noch bei der Betrachtung der optimalen und unbesiedelten Habitate Zusammenhänge mit der Libellenbesiedlung erkennen.

7. Zusammenführende Diskussion

In den folgenden Ausführungen seien einige wesentliche Ergebnisse der vorliegenden Studie zusammenführend und zusammenfassend diskutiert; bei anderen – vor allem tierökologischen und weiteren ethologischen – Aspekten sei auf zukünftige Publikationen verwiesen.

(1) Die bisher publizierten exakten Daten für die Vegetationsbestände in den Fortpflanzungshabitaten der beiden Arten sprechen deutlich dafür, dass die Vegetationsansprüche sowohl von *L. dryas* als auch von *S. flaveolum* im gesamten Mitteleuropa weitgehend identisch sind (vgl. RÖHN et al. 1999, 2000) und in dieser Form auch für die Karst-Hochebenen Mittelitaliens gelten (vgl. BUCHWALD 1994b), die ja ebenfalls durch einen hohen Anteil mitteleuropäischer und eurasiatischer Pflanzen- und Tierarten gekennzeichnet sind; es ist darüber hinaus zu erwarten, dass dieser Befund in gleicher Weise für andere südeuropäische Gebirge gilt. Die Vegetationsansprüche der beiden Arten sind sehr ähnlich; allerdings kommt *L. dryas* selten auch in hochwüchsigen Röhrichtbeständen (unmittelbar angrenzend zu Großseggenriedern) und *S. flaveolum* selten in überschwemmten niedrigwüchsigen Grünlandflächen oder Therophytenfluren vor (BUCHWALD 1983, RÖHN et al. 1999, Kuhn unpubl. in RÖHN et al. 2000).

(2) Die oben diskutierten Ergebnisse zeigen deutlich, dass sowohl der floristisch-vegetationskundliche als auch der in der Regel auf diesem aufbauende hydrologisch-strukturelle Ansatz wesentliche Beiträge zur Kenntnis der ökologischen Ansprüche und Präferenzen von Libellen-(wie auch anderen Tier-)arten liefern und darüber hinaus wesentlich dazu beitragen können, fundierte Hypothesen zu Objekten und Mechanismen der artspezifischen Habitatwahl aufzustellen.

Im vorliegenden Fall hat der floristisch-vegetationskundliche Ansatz, der mit seiner typologischen Herangehensweise mögliche Koinzidenzen zwischen Tierarten und Vegetationstypen untersucht, Informationen geliefert zu den präferierten (in anderen Fällen: auch den gemiedenen) Vegetationstypen, zu den präferierten Beständen der einzelnen kennzeichnenden Magnocaricion- und höherwüchsigen Lolio-Potentillion-Arten und zum Vegetationsaspekt; darüber hinaus werden in der klassischen Vegetationsaufnahme nach BRAUN-BLANQUET die Deckungsgrade der Helo- und Hydrophyten aufgenommen, die als quantitative Daten zur Vegetationsstruktur im hydrologisch-strukturellen Ansatz aufgearbeitet werden. Die genannten Parameter werden für *L. dryas* und *S. flaveolum* zum einen autökologisch ausgewertet, dienen zum anderen aber auch dazu, die ökologischen Nischen der beiden zu vergleichenden Libellenarten zu erarbeiten. Dieser Ansatz wurde bereits mehrfach in odonatologischen Studien verwendet (z.B. BUCHWALD 1989, WILDERMUTH 1992, KUHN 1998, SCHMIDT & STERNBERG 1999, RÖHN et al. 2000) und ist mittlerweile unverzichtbarer Bestandteil detaillierter ökologischer Untersuchungen bei Libellen.

Der quantitative, meist messende hydrologisch-strukturelle Ansatz liefert im vorliegenden Fall Informationen zu 11 Parametern, von denen drei eine große Bedeutung für die differentielle Besiedlungsdichte und -häufigkeit der beiden Libellenarten haben. Auch dieser Ansatz ist bereits in einigen Studien unter Verwendung jeweils weniger Parameter angewendet worden (z.B. WILDERMUTH 1989, 1992, STERNBERG 1990, BUCHWALD 1994a,c, SCHMIDT & STERNBERG 1999); eine systematische Erprobung und Evaluation der zahlreichen möglichen Faktoren und damit die Erarbeitung eines umfassenden Ansatzes liegt bisher – wohl vor allem aufgrund des hohen Zeitaufwandes bei der Erhebung – jedoch nicht vor.

Zusätzlich wurde im vorliegenden Fall ein verhaltensökologischer Ansatz gewählt, der die Validität einzelner Parameter der beiden oben genannten Ansätze mit Hilfe gezielter Verhaltensexperimente im Gelände überprüft (BUCHWALD, MANZI & HUNGER in Vorb.). Er liefert zum einen Aussagen darüber, in welcher Weise Individuen einer Population auf unveränderte oder manipulierte Elemente eines Lebensraumes reagieren und damit die Bedeutung eines Parameters widerspiegeln; dabei kann ein deskriptiver Teilansatz in Form von Wahlversuchen oder ein experimenteller Teilansatz mit Manipulation bestimmter Habitatelemente gewählt werden. Der verhaltensökologische Ansatz kann zum anderen wesentliche zusätzliche Informationen zu Objekten und Mechanismen der Habitatselektion beisteuern. Die vorliegenden Arbeiten dieses Ansatzes (z.B. STERNBERG 1990, WILDERMUTH & SPINNER 1991, WILDERMUTH 1993, BUCHWALD 1994a) haben überzeugende Ergebnisse hervorgebracht, die bisher allerdings nur Mosaiksteine zum tieferen Verständnis ökologischer, ethologischer und verhaltensphysiologischer Zusammenhänge bei Libellen darstellen.

(3) Nach WILDERMUTH (1994) umfasst die Habitatselektion der Odonaten einen deskriptiven Aspekt (was suchen und wählen Libellen?), einen kausalen Aspekt (wie oder woran erkennen Libellen ihr Habitat?) sowie einen funktionellen Aspekt (warum wählen Libellen dieses und nicht ein anderes Habitat?). Die Untersuchung vor allem des kausalen Ansatzes mündet in die Beschreibung des artspezifischen Ökoschemas (OSCHE 1986), das die Summe aller für die Habitatwahl wichtigen Erkennungsmerkmale (Signalfaktoren, „proximate Faktoren“) beinhaltet. Die Signalfaktoren sind kennzeichnend für den auszuwählenden Lebensraum und bilden den „Steckbrief“ des Habitats (STERNBERG 1999). Bei dem funktionellen

Ansatz geht es um die für die betreffende Art ökologisch bedeutsamen „ultimaten Faktoren“, an denen die stammesgeschichtliche Selektion ansetzt und damit zur autökologischen Spezifizierung und synökologischen Einnischung führt. In den folgenden Ausführungen seien die in den beiden oben genannten Ansätzen berücksichtigten Parameter in ihrer möglichen Bedeutung für die Habitatselektion der Imagines kurz analysiert.

a. Ohne Bedeutung für die Habitatwahl dürften Bodenfarbe, Gewässergröße, Wassertiefe, Deckungsgrad der Hydrophyten sowie weitgehend auch der Deckungsgrad der Helophyten und die Vegetationsdichte der randlichen und der zentralen Bereiche sein, da sich keine Koinzidenzen der Besiedlung(shäufigkeit) mit der Vegetationszusammensetzung und -struktur finden lassen. Im Gegensatz zu anderen Libellenarten benötigen *L. dryas* und *S. flaveolum* zur Auslösung der Habitatwahl allerdings eine geringe Anzahl aufrechter Halme der kennzeichnenden Arten in einer Mindestdeckung von 1-2 % und einer minimalen Halmdichte von 8 H. / 0,04 m² (randliche Bereiche) bzw. 15 H. / 0,04 m² (zentrale Bereiche). Sie benötigen diese vertikalen Strukturelemente zur Metamorphose, und die Weibchen und Paarungsketten von *L. dryas* legen die Eier an senkrechten oder schrägstehenden Halmen ab. Bei der Habitatwahl ist demnach grundsätzlich die Anwesenheit von Helophyten entscheidend, nicht aber ihre Deckung oder Dichte. Darüber hinaus dürfte auch die „Fertilität“ der kennzeichnenden Arten kaum als Signalfaktor geeignet sein – sei es wegen ihrer wenig spezifischen Indikatorfunktion für geeignete Gewässer, sei es aufgrund der Tatsache, dass Blüten- und Fruchstände in den dichten „Blättermeeren“ der Großseggen- und Flutrasenarten oft kaum wahrnehmbar sind.

b. Wesentlich dürfte dagegen der Vegetationsaspekt der gewählten Gewässer sein: die Imagines nehmen nur solche Habitate an, die einen Mindestanteil von Magnocaricion- und höherwüchsigen Lolio-Potentillion-Arten an der gesamten Helophyten-Vegetation aufweisen, die – mit anderen Worten – in ihrer Physiognomie und ihrer Unterscheidbarkeit durch einen gewissen Mindestanteil der kennzeichnenden Arten (vor allem *Carex gracilis*, *C. vesicaria*, *C. otrubae*, *Eleocharis palustris* s.str., dazu *C. paniculata*, *Glyceria* spp. u.a.) charakterisiert sind. Dabei sind offensichtlich weniger die Bestände einer spezifischen Pflanzenart entscheidend als vielmehr der durch eine bestimmte Wuchsform und eine bestimmte Mindest-Wuchshöhe gekennzeichnete Bestand.

c. Besonders deutlich ist das Besiedlungsprofil der beiden Libellenarten in Hinsicht auf die Vegetationshöhe der randlichen und der zentralen Gewässerbereiche. Für beide Arten gibt es Minima der Vegetationshöhe, die nicht unterschritten werden: im Randbereich (30-)35 cm bei *L. dryas* und 20 cm bei *S. flaveolum*, im zentralen Bereich 35 cm bei *L. dryas* und 25 cm bei *S. flaveolum*. Nur ein kleiner Teil der niedrigwüchsigen Vegetationsbestände unter 35-40 cm Wuchshöhe wird überhaupt besiedelt. Mit großer Wahrscheinlichkeit spielt demnach die Vegetationshöhe vor allem der zentralen Bereiche eine wesentliche Rolle bei der Habitatwahl, indem die Imagines zum Zeitpunkt der Neu- oder Wiederbesiedlung oder bei der Wahl der Eiablageflächen eine Mindest-Wuchshöhe als Signalfaktor nutzen. Mit der Notwendigkeit einer Mindest-Wuchshöhe muss auch das Vorhandensein bestimmter Wuchsformen gegeben sein, denn nur bestimmte, im Untersuchungsgebiet vorkommende Wuchsformen können diese Anforderung erfüllen: Großseggen, wie *Carex gracilis*, *C. vesicaria* oder *C. otrubae*, und höherwüchsige Binsen(artige), wie *Juncus effusus* (nur in permanenten Gewässern!) oder *Eleocharis palustris*.

d. Möglicherweise kommt auch der Vegetationsfarbe der aspektbildenden Bestände eine Bedeutung bei der Habitatwahl von *L. dryas* und *S. flaveolum* zu. Auch wenn die Farben der im Untersuchungsgebiet kennzeichnenden Arten *Carex gracilis*, *C. vesicaria*, *C. otrubae* und *Eleocharis palustris* s.str. sich in den Grüntönen unterscheiden, so weisen optimal wachsende Bestände dieser vier und weiterer kennzeichnender Arten doch ausschließlich grüne Farben auf, die zum Hoch- und Spätsommer hin und/oder an weniger optimalen Standorten – vor

allem an den Blattspitzen – mit Braun- oder Gelbtönen vermischt sein können. Bei deutlich suboptimal wachsenden oder gar an der Grenze ihrer Wachstumsmöglichkeit stehenden Beständen dominieren bereits im Juni oder frühen Juli Gelb- oder Brauntöne oder sind zumindest zu gleichen Anteilen mit Grüntönen vermischt. Da Libellen ausgesprochene „Augentiere“ mit hervorragender Fähigkeit zur Farbwahrnehmung sind, dürfte die sinnesphysiologische Unterscheidung unterschiedlich gefärbter Großseggen- und Flutrasenbestände kein Problem sein.

Fazit: Nur wenige der untersuchten ökologischen Parameter in den Habitaten von *L. dryas* und *S. flaveolum* dürften für die Erkennung der geeigneten Fortpflanzungsgewässer und damit als Signalfaktoren der Habitatselektion von Bedeutung sein, während andere Faktoren aus unterschiedlichen Gründen wegfallen. Dies sind der Vegetationsaspekt, die Vegetationshöhe (realisiert durch spezifische Wuchsformen), die Vegetationsfarbe sowie – hier nicht näher untersucht, da in den untersuchten Gewässern kaum Unterschiede vorhanden sind – die flach auslaufenden Ufer. Konkret wählen die Imagines von *L. dryas* und *S. flaveolum* permanente oder astatische Gewässer mit flachen Ufern aus, deren Vegetation von (braun- bis gelb-)grünen Beständen der Wuchsformen „Großsegge“ und „Binsen (artige)“ (BUCHWALD 1989) (co-) dominiert wird und vegetationsökologisch und -systematisch den Großseggenriedern (Magnarcaricion) oder Flutrasen (Lolio-Potentillion) zugeordnet wird; ihre Wuchshöhe beträgt in den Randbereichen mindestens (30-)35 cm und in den zentralen Bereichen mindestens 35 cm (*L. dryas*) bzw. 25 cm (*S. flaveolum*). Zum ersten Mal bei Untersuchungen zur Habitatwahl von Libellen werden damit die Mindesthöhe der dominierenden Pflanzenbestände und die Vegetationsfarbe als mögliche Signalfaktoren postuliert. Es sei an dieser Stelle betont, dass es sich hierbei um eine Hypothese handelt, die aus der Analyse der beiden ausführlich beschriebenen Ansätze abgeleitet wurde und die durch erste verhaltensökologische Versuche (BUCHWALD, MANZI & HUNGER in Vorb.) vorläufig bestätigt werden konnte. Bei dieser Hypothese ist beispielsweise unklar, ob die oben genannten Signalfaktoren unabhängig voneinander wahrgenommen werden und wirken oder ob der entscheidende Signalfaktor die anderen Signalfaktoren aufgrund des gemeinsamen Vorkommens mit einbringt („Mitnahmeeffekt“). Bei unabhängiger Wahrnehmung wäre zu prüfen, ob die einzelnen Signalfaktoren synchron oder konsekutiv erfasst werden und anschließend gleich gewichtet oder hierarchisch „verrechnet“ werden. Diese und weitere Fragen können nur durch zusätzliche Verhaltensstudien und durch sinnes- und neurophysiologische Untersuchungen angegangen und gegebenenfalls beantwortet werden.

8. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird eine langjährige Studie zur Habitatwahl zweier ausgewählter Libellenarten unter besonderer Berücksichtigung der Vegetationszusammensetzung und -struktur vorgestellt.

Einige Karst-Hochebenen Mittelitaliens weisen eine große Vielfalt an Gewässern auf, die sich vor allem hinsichtlich ihrer hydrologischen Bedingungen und ihrer Vegetation voneinander unterscheiden. Die Libellenarten *Lestes dryas* und *Sympetrum flaveolum* zeigen sehr unterschiedliche Besiedlungsabundanzen und -frequenzen der vier ausgeschiedenen Vegetationstypen in den temporären und permanenten Gewässern, wobei vor allem früh austrocknende Gewässer weitgehend unbesiedelt bleiben oder in geringer Häufigkeit besiedelt werden. Mit Hilfe eines floristisch-vegetationskundlichen und eines hydrologisch-strukturellen Ansatzes werden zahlreiche Parameter der Vegetation, der Gewässermorphologie, des Bodens und der Hydrologie untersucht, die einen Einfluss auf die Besiedlungshäufigkeit und damit – als Hypothese formuliert – auf die Habitatwahl der Imagines haben (dürften). Die größte Bedeutung wird dem Vegetationsaspekt, der Vegetationshöhe der Randbereiche und der zentralen

Bereiche, der Vegetationsfarbe und der Uferbeschaffenheit beige messen: Die Imagines wählen permanente oder temporäre Gewässer mit flachen Ufern aus, deren Vegetation von (gelb- oder braun-)grünen Beständen der Wuchsformen „Großsegge“ und „Binsen(artige)“ (co-)dominiert wird; ihre Wuchshöhe beträgt in den Randbereichen mindestens (30-)35 cm (*L. dryas*) bzw. 20 cm (*S. flaveolum*) und in den zentralen Bereichen mindestens 35 cm (*L. dryas*) bzw. 25 cm (*S. flaveolum*).

Es kann gezeigt werden, dass sowohl der floristisch-vegetationskundliche als auch der hydrologisch-strukturelle Ansatz wesentliche Informationen zu Vegetationsbindung und Habitatwahl von Libellenarten liefern können. Dabei sind zur Absicherung der Befunde zu Vegetations- und Habitatbindung und zur Verifizierung der Hypothesen der Habitatwahl ergänzende verhaltensökologische Untersuchungen notwendig.

9. Riassunto

Nel presente lavoro viene proposto uno studio, svolto nel corso di diversi anni, concernente la scelta dell'habitat da parte di due specie di Odonati, sulla base della composizione floristica e della struttura della vegetazione.

Alcuni altipiani carsici dell'Italia centrale presentano una grande varietà di ambienti acquatici, che si differenziano soprattutto per quanto riguarda l'assetto idrologico e la vegetazione. Le specie di libellule *Lestes dryas* e *Sympetrum flaveolum* sono presenti con valori di frequenza ed abbondanza molto variabili nei quattro tipi di vegetazione considerati, in ambienti acquatici temporanei e permanenti. Sono soprattutto gli ambienti umidi soggetti a precoce disseccamento a non essere colonizzati o a mostrare bassi valori di presenza. Attraverso un approccio floristico-fitosociologico e un approccio idrologico-strutturale, sono stati presi in considerazione numerosi parametri inerenti la vegetazione, la morfologia delle acque, i suoli e l'idrologia che potrebbero esercitare un'influenza sia sull'abbondanza che sulla frequenza di colonizzazione e quindi – come ipotesi – sulla scelta dell'habitat da parte delle immagini. Principale importanza viene attribuita ai seguenti parametri: „aspetto della vegetazione“, „altezza della vegetazione al margine“, „altezza della vegetazione al centro“, „colore della vegetazione“ e „morfologia della sponda“. Le immagini scelgono ambienti acquatici, sia temporanei che permanenti, con sponde poco acclivi la cui vegetazione è (co-)dominata da formazioni di colore verde (o in parte giallo o bruno) la cui forma di accrescimento è del tipo „magnocariciforme“ e „giunchiforme“. L'altezza della vegetazione deve essere maggiore di (30-)35 cm (*L. dryas*) e 20 cm (*S. flaveolum*) nelle zone marginali e rispettivamente di 35 cm (*L. dryas*) e 25 cm (*S. flaveolum*) nelle zone centrali.

Il approccio floristico-fitosociologico come anche il approccio idrologico-strutturale possono dare importanti informazioni riguardo il legame alla vegetazione e la scelta dell'habitat da parte di alcune specie di Odonati. Aggiuntivi studi eco-etologici sono necessari per assicurare i risultati e ipotesi presentati in questo lavoro.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Dr. Aurelio Manzi (Isola di Gran Sasso, Abruzzo) für die Hilfe bei der Geländearbeit in den Jahren 1994 und 1995 sowie Dipl.-Biol. Holger Hunger (Freiburg) für diejenige in 1995. Weiterhin danke ich herzlich Dr. Michael Rademacher (Heidelberg) für hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript, PD Dr. Heinz Düttmann (Univ. Vechta) für die Unterstützung bei der Abfassung des Abstract und Dr. Daniela Gigante (Univ. Perugia, Umbrien) für die tatkräftige Hilfe bei der Abfassung des italienischen ‚Riassunto‘.

Literatur

- ANT, H. (1967): Das Auftreten von Libellen-Imagines in einigen Pflanzengesellschaften des Lippe-Ufers.- Schr.-Reihe Veg.kde 2: 237-240.
- BUCHWALD, R. (1983): Ökologische Untersuchungen an Libellen im westlichen Bodenseeraum.- In: Der Mindelsee bei Radolfzell. Monographie eines Naturschutzgebietes auf dem Bodanrück. Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ. 11: 539-637. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- BUCHWALD, R. (1989): Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatbindung einiger Libellenarten der Quellmoore und Fließgewässer.- *Phytocoenologia* 17(3): 307-448.
- BUCHWALD, R. (1994a): Experimentelle Untersuchungen zu Habitatselektion und Biotopbindung bei *Ceriagrion tenellum* de Villers, 1789 (Coenagrionidae, Odonata).- *Zool. Jb. Syst.* 121: 71-98.
- BUCHWALD, R. (1994b): Vegetazione e Odonatofauna negli ambienti acquatici dell'Italia centrale.- *Braun-Blanquetia* 11: 1-77 + 5 Tab.
- BUCHWALD, R. (1994c): Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatwahl von *Ceriagrion tenellum* (Villers) in Südwest-Deutschland (Zygoptera: Coenagrionidae).- *Adv. Odonat.* 6: 121-147.
- BUCHWALD, R., MANZI, A. & DÜTTMANN, H. (in Vorb.): Which proximate factors affect the habitat selection of two Odonata species in summer-dry standing waters?- Pantala (2004).
- BUCHWALD, R., MANZI, A. & HUNGER, H. (in Vorb.): Experimental studies on the habitat selection of *Lestes dryas* and *Sympetrum flaveolum* (Odonata) in temporal ponds of the central-Italian Apennines.- *Oecologia* (2004).
- CORTINI PEDROTTI, C., ORSOMANDO, E., PEDROTTI, F. & SANESI, G. (1973): La vegetazione e i suoli del Pian Grande di Castelluccio di Norcia (Appennino Centrale).- *Atti Ist. Bot. Lab. Critt. Univ. Pavia* 9, ser. 6: 155-249.
- DEVAL, G. (1976): Chorologische Untersuchung der Libellenfauna (Odonata) Ungarns.- *Acta Biol. Debrecina* 13 (Suppl. 1): 119-157 (ungarisch, mit dt. Zusammenfassung).
- KUHN, J. (1998): Gefleckte Heidelibelle – *Sympetrum flaveolum* (Linnaeus 1758).- In: Bayerisches Landesamt für Umweltschutz und Bund Naturschutz in Bayern e.V. (Hrsg.): Libellen in Bayern; 178-179. Ulmer Verlag Stuttgart.
- OSCHE, G. (1986): Ökoschema.- In: Lexikon der Biologie. Band 6: 225; Herder Verlag, Freiburg/Basel/Wien.
- RÖHN, C., STERNBERG, K. & KUHN, J. (1999): *Lestes dryas*.- In: STERNBERG, K. & BUCHWALD, R. (Hrsg.): Die Libellen Baden-Württembergs. Band 1: 398-408; Ulmer Verlag Stuttgart.
- RÖHN, C., KUHN, J. & STERNBERG, K. (2000): *Sympetrum flaveolum*.- In: STERNBERG, K. & BUCHWALD, R. (Hrsg.): Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2: 548-559; Ulmer Verlag Stuttgart.
- SCHMIDT, B. (1997): Vergleichende Untersuchungen zum Mikroklima von Schlenkengewässern und Pflanzenbeständen in Mooren des Alpenvorlandes mit Hinweisen zu Libellen (Odon.).- *Telma* 27: 35-59.
- SCHMIDT, B. & STERNBERG, K. (1999): *Nehalennia speciosa*.- In: STERNBERG, K. & BUCHWALD, R. (Hrsg.): Die Libellen Baden-Württembergs. Band 1: 358-368.
- STERNBERG, K. (1990): Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung.- Unveröff. Dissertation, Univ. Freiburg; 431 S.
- STERNBERG, K. (1993): Bedeutung der Temperatur für die (Hoch-)Moorbindung der Moorlibellen (Odonata: Anisoptera).- *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entom.* 8: 521-527.
- STERNBERG, K. (1994): Temperature stratification in bog ponds.- *Arch. Hydrobiol.* 129: 373-382.
- STERNBERG, K. (1999): Habitatselektion.- In: STERNBERG, K. & BUCHWALD, R. (Hrsg.): Die Libellen Baden-Württembergs. Band 1: 112-117; Ulmer Verlag, Stuttgart.
- WILDERMUTH, H. (1989): Zur Verbreitung und Ökologie von *Somatochlora arctica* (Zett.) und *Somatochlora alpestris* (Sél.) in der Schweiz (Odonata: Corduliidae).- *Opusc. Zool. Flumin.* 34: 30-32.
- WILDERMUTH, H. (1992): Habitate und Habitatwahl der Großen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis*) Charp. 1825 (Odonata: Libellulidae).- *Z. Ökol. Natursch.* 1: 3-21.
- WILDERMUTH, H. (1993): Habitat selection and oviposition site selection by the dragonfly *Aeshna juncea* (L.): an experimental approach in natural habitats (Anisoptera: Aeshnidae).- *Odonatologica* 22: 27-44.
- WILDERMUTH, H. (1994): Habitatselektion bei Libellen.- *Adv. Odonatol.* 6: 223-257.
- WILDERMUTH, H. & SPINNER, W. (1991): Visual cues in oviposition site selection of *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) (Anisoptera: Corduliidae).- *Odonatologica* 20: 357-367.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Rainer Buchwald, Institut für Naturschutz und Umweltbildung (INU), Hochschule Vechta, Driverstr. 22, D – 49377 Vechta. E-mail: rainer.buchwald@uni-vechta.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Buchwald Rainer

Artikel/Article: [Vegetationskundliche und ethologische Aspekte bei der Habitatwahl von Libellen, dargestellt am Beispiel der Glänzenden Binsenjungfer und der Gefleckten Heidelibelle in den Karst-Hochebenen Mittelitaliens 89-104](#)