

Regulierung und Stabilisierung von Metapopulationen bei Libellen, am Beispiel von *Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov im Schwarzwald (Anisoptera: Aeshnidae)¹

Klaus Sternberg

eingegangen: 1. Juli 1994

Summary

By collecting of larvae, exuviae and by observation of marked adults it could be demonstrated in a nine-year study, how a nearly extinct metapopulation of *Aeshna subarctica* in the Black Forest (Baden-Württemberg, Germany) was 'reanimated' and became stabilized again by intensive individual exchange between several sub-populations. Referring to structure of populations and their function for the meta-populations *A. subarctica* colonizes three kinds of habitats: 1. stem habitats function as a distribution centre, their large populations are self-supporting for many years; 2. secondary habitats represent population reserves, their small populations are self-supporting only for some years and, in long-termed view, can survive only by immigration; 3. latency habitats normally are less productive and mainly inhabited by larvae; adult dragonflies (only females) could be found only sporadically; latency habitats normally function as stepping stone habitats, but by mobilizing their (population-)ecological reserves they also can support stabilizing the meta-population. Because survival of a meta-population of *A. subarctica* depends on intensive interactions between several sub-populations, it is recommended to nature conservation, to protect not only the large stem-habitats, but

Dr. Klaus Sternberg, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1,
D - 70191 Stuttgart.

1) erweiterte Fassung eines Vortrags, gehalten am 12. März 1994 auf der GdO-
Tagung in Hötter.

also the small (and smallest) habitats and to make possible intensive individual exchange between them.

Einleitung

Libellen einer Region (z. B. eines Naturraumes, Bundeslandes, Landes oder Kontinents) verteilen sich normalerweise auf mehrere Lokal- oder Subpopulationen; in ihrer Gesamtheit bilden sie eine Regional- oder Metapopulation. Die Lokalpopulationen untereinander stehen in einem mehr oder weniger intensiven Individuenaustausch: sie sind miteinander vernetzt. Verschiedene Untersuchungen mit individuell markierten Libellen belegten diesen Austausch mit benachbarten Biotopen bei Libellen (z. B. SCHUMANN, 1959, 1961; SCHMIDT, 1964a, b; BANKS und THOMPSON, 1985a, b; PARR 1973a, b; VAN NOORDWIJK, 1978; PARR und PARR, 1979; LÖSING, 1988; STERNBERG, 1990).

Über die prinzipielle Notwendigkeit der Biotopvernetzung und eines intakten Individuenaustauschs zwischen Nachbarbiotopen für das dauerhafte Überleben einer Regionalpopulation besteht heute allgemein Konsens. Wie nun aber innerhalb einer Region starke Fluktuationen von Lokalpopulationen abfangen oder verwaiste Biotope wieder besiedelt werden, hatte man bisher höchstens nur schemenhafte Vorstellungen.

Seit 1981 untersuchte ich die Moorlibellen der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes, so daß mir alsbald die meisten Vorkommen im südlichen und mittleren Schwarzwald bekannt waren (STERNBERG, 1982, 1983). Für populationsökologische Studien sammelte ich an einigen Probestellen zunächst nur die Larven und suchte halbquantitativ nach Exuvien der Moorlibellen. Die Larvensuche wurde 1982 auf weitere Moore ausgedehnt, ab 1983 begann ich in ausgewählten Mooren mit der systematischen Aufsammlung von Exuvien (vgl. STERNBERG, 1985, 1989). 1983 fanden diese Studien zunächst ein jähes Ende, als nach einer lang anhaltenden Trockenperiode ab Juli/August fast alle Moorgewässer ausgetrocknet waren (STERNBERG, 1985). Zwar konnten in diesem Jahr noch Exuvien gesammelt werden, die Larvensuche mußte aber Ende Juli in einigen der larvenreichsten Moore wegen der

Trockenheit eingestellt werden. Eine dramatische Schädigung der Larvalpopulationen mit Langzeitfolge war zu befürchten. Das Jahr 1984 begann mit einer weiteren Katastrophe. Durch eine lange anhaltende, naßkalte Witterungsperiode ausgerechnet zur Schlupfzeit der Moorlibellen wurde ein großer Teil der schlüpfenden Libellen vernichtet (STERNBERG, 1985). Durch diese beiden Witterungseinflüsse waren die Populationen der Moorlibellen vieler (aber nicht aller) der von mir bearbeiteten Untersuchungsgebiete vollständig zusammengebrochen.

Für die ursprünglich gesteckten Untersuchungsziele empfand ich diesen Umstand zunächst als Desaster und wollte meine Studien beenden. Dann aber wurde mir klar, daß sich hier ein wirklich einmaliges "Naturexperiment" bot, das mir - so hoffte ich jedenfalls - Gelegenheit gab, die Regeneration der Populationen zu studieren und einen Einblick in die Vorgänge zu bekommen, die eine Regionalpopulation stabilisieren. Welche Vorgänge hierbei ablaufen und wie die verschiedenen Lokalpopulationen zusammen wirken, soll hier am Beispiel von *Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov, 1922 dargestellt werden.

Zwei weitere Umstände erwiesen sich für derartige Untersuchungen als sehr hilfreich bzw. machten sie erst möglich:

1. Da ich meine Untersuchungen bereits vor diesen Ereignissen begonnen hatte, kannte ich den 'status quo' der Gebiete, die Größe und Zusammensetzung, der verschiedenen Populationen vor deren Zusammenbruch, wußte welche Habitate und Populationen sich zu untersuchen lohnten und kannte auch gewissermaßen das Endziel der Regulation.
2. Die Schwarzwald-Population ist sehr isoliert von anderen Regionalpopulationen: die nächsten sind in Oberschwaben bzw. in den Vogesen (jeweils ca. 100 km entfernt) zu finden, eine Zuwanderung von dort ist zwar denkbar, dürfte dann aber nur Einzeltiere betreffen; dadurch konnte während der Untersuchungen eine Zuwanderung von Individuen anderer Regionalpopulationen (nahezu) ausgeschlossen werden, die zu Überlagerungen mit den Schwarzwaldpopulationen geführt

und eine Analyse erschweren oder sogar unmöglich gemacht hätte.

Die Untersuchungsgebiete

In den Jahren 1981 bis 1989 wurden alle bekannten *A. subarctica*-Vorkommen in den Mooren des mittleren und südlichen Schwarzwaldes in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen aufgesucht und die Abundanzen der Art festgestellt. Besonders intensiv untersucht wurden hierbei die Vorkommen im Großraum Feldberg und Hinterzarten (vgl. Abb. 1). Ein Teil dieser Moore wurde von Juni bis Oktober wöchentlich zwei- bis dreimal aufgesucht, einzelne sogar fast täglich. Es handelt sich insbesondere um folgende Moore:

1. **Moor 1:** oligotrophes Moor bei Menzenschwand (1000 m ü. NN); mit einer Vielzahl von Schlenken unterschiedlichster Ausprägung. *A. subarctica* schlüpft meist an den größten (50 - 200 m²), zumindest teilweise mit *Sphagnum cuspidatum* bedeckten Schlenken (vgl. STERNBERG 1982, 1983, 1985).
2. **Moor 2:** Hangmoor im Bärenthal (1010 m ü. NN): soligenes Moor mit nassen Schwingdecken (überwiegend *Sphagnum fallax*) und verschiedenen Ausbildungen des Caricetum rostratae. Vielfältige Schlenken unterschiedlicher Größe. Relativ große *A. subarctica*-Population.
3. **Moor 3:** vorentwässertes, größtenteils sehr trockenes Hochmoor bei Hinterzarten (950 m ü. NN). Neben einem Kolk im Osten des Moores (je nach Wasserstand 5 - 10 m Durchmesser, mit Caricetum limosae) befinden sich im Westen regenerierende Torfstiche mit tiefen (> 1,5 m) und flachen (max. 20 cm) Restgewässern unterschiedlicher Ausdehnung. In den flachen Gewässern dominiert *Menyanthes trifoliata* (Fieberklee), durchsetzt mit *Carex rostrata* (Schnabel-Segge) und *Eriophorum angustifolium* (Schmalblättriges Wollgras). Die tieferen Gewässer sind ganz oder teilweise mit *Sphagnum cuspidatum* überzogen (stellenweise als Schwingdecke ausgebildet), vereinzelt durchsetzt von *C. rostrata* und *E. angustifolium*. *A. subarctica* schlüpft in allen Gewässern in geringer

Abb. 1: Vorkommen von *Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov, 1922 im mittleren und südlichen Schwarzwald mit den Rastern 7813, 7814, 7815, 7913, ..., 8215 (topogr. Karte 1:25 000). Einige bekannte Gemeinden wurden mit angegeben. Zu den Nummern S1 - S2, N1 - N2 und L1 vgl. Tab. 2; ■: Stammhabitats, □: Nebenhabitats, ▲: Latenzhabitats. - *Breeding localities of Aeshna subarctica in the middle and southern Black Forest with the numbers 7813, 7814, 7815, 7913, ..., 8215 (topogr. maps 1:25 000). Some well-known towns are given. The numbers S1 - S2, N1 - N2 and L1 correspond with the numbers of Tab. 2; ■: stem habitats, □: secondary habitats, ▲: latency habitats.*



Abb. 2: Moor 5 als Beispiel für ein Latenzhabitat; Ausschnitt der Schlenke. Vgl. Text. - Bog No. 5 as an example for a latency habitat: section of the breeding site (cf. text).

Abundanz, die Mehrzahl der Larven und Exuvien finden sich jedoch in bzw. an einem 10 m langen und im Mittel etwa 2 m breiten, sehr tiefen Gewässer am Südrand des Sticheländes.

4. **Moor 4:** ombrotropher, teilentwässerter Moorkörper (1280 m ü. NN) sō vom Feldberg, teilweise regenerierend. Neben einer Reihe flacher Schlenken (mit *Sphagnum cuspidatum* oder *Drepanocladus*, *Scheuchzeria palustris*) besiedelt *A. subarctica* auch einen Teil der regenerierten Entwässerungsgräben.
5. **Moor 5:** Versumpfungsstelle s Hinterzarten (1010 m ü. NN): zwischen Moränenwällen und einem eiszeitlichen Rundhöcker hat sich in einer kleinen Senke ein feuchter Birkenbruch gebildet, der sich vielleicht durch Verlandung eines kleinen nacheiszeitlichen Stillgewässers entwickelt haben mag. Zwischen den Moorbirken (*Betula pubescens*) wachsen einige Krüppelfichten (*Picea abies*), oft von einem mehr oder weniger dichten Ring von Zwergsträuchern (*Vaccinium uliginosum* (Rauschbeere), *V. myrtillus* (Heidelbeere) und *V. vitis-idea* (Preiselbeere) umgeben. Die Krautschicht besteht überwiegend aus *C. rostrata*, *E. angustifolium* und einigen Herden von *M. trifoliata*. Der Boden ist flächig von Torfmoosen verschiedener Arten bedeckt. In einer kleinen Auflichtung bilden sie einen kaum betretbaren, sehr nassen Schwingrasen, der am Nordrand der Auflichtung eine kleine ca. 20 m² große und über 1 m tiefe Schlenke freiläßt. Diese ist flächig von *M. trifoliata* bewachsen, daneben bilden *C. rostrata* und *E. angustifolium* kleinere Bestände (vgl. Abb. 2; vgl. auch Abb. 3). In dieser unscheinbaren und relativ kleinen Schlenke wurden in wechselnden Abundanzen die Libellenlarven und selten auch Exuvien eines überraschend großen Artenspektrums gefunden: *Pyrrhosoma nymphula*, *Aeshna juncea* und *A. subarctica*, *Somatochlora arctica* und *S. alpestris*, *Sympetrum danae* und *Leucorrhinia dubia*.

Die übrigen Moore des Hinterzartener und Feldberger Raums wurden im Abstand von ein bis zwei Wochen aufgesucht und die Vor-

kommen des Hotzenwaldes (bei St. Blasien) und des mittleren Schwarzwaldes nur stichprobenartig betrachtet.

Material und Methoden

Um die Anzahl der jährlich schlüpfenden Individuen festzustellen, wurden in einigen dieser Moore über die gesamte Schlupfsaison über 7 Jahre (1983 - 1989) die Exuvien im Abstand weniger Tage quantitativ abgesammelt. Dargestellt wird die jährliche Exuviengesamtzahl des ganzen Moores; der Fehler der bei den Aufsammlungen übersehenen Exuvien dürfte in jedem Fall etwa gleich hoch sein und höchstens bei nur wenigen Prozent liegen. Zur Methode vgl. STERNBERG (1985, 1989).

Im Abstand von etwa 14 Tagen wurden in den fünf oben beschriebenen Mooren an ausgewählten Gewässern *A. subarctica*-Larven gefangen. In größeren Mooren mit mehreren Fortpflanzungshabitaten wurde, stellvertretend für die anderen, regelmäßig jeweils nur das 'produktivste' untersucht, das heißt dasjenige, an dem die meisten Exuvien gefunden wurden. Orientierungshalber (für Abundanz, Körpergrößenverteilung) wurde stichprobenartig auch die Larvenfauna der übrigen Gewässer untersucht.

Die verschiedenen Stellen innerhalb eines Gewässers, an denen nach Larven gesucht werden sollte, wurden nach dem Zufallsprinzip ausgewählt. Die Larvensuche wurde jeweils auf eine Stunde begrenzt. Es kamen zwei Methoden zur Anwendung (s.u.). Wie Kontrollfänge über mehrere Tage hintereinander an Kontrollgewässern zeigten, war jede der beiden Methoden soweit standardisiert, daß die Ergebnisse sehr gut reproduzierbar waren. Da v. a. die Ergebnisse desselben Gewässers miteinander verglichen werden sollten, war der durch die unterschiedlichen Vorgehensweisen erzeugte Fehler zu vernachlässigen. Bei Vergleichsfängen, bei denen beide Methoden angewandt wurden, zeigte es sich, daß die Unterschiede in der Fangeffektivität beider Methoden nicht sehr groß waren, so daß - mit einer gewissen Unschärfe und Vorsicht - auch die Ergebnisse beider Methoden zumindest halbquantitativ verglichen werden können.

Folgende zwei Larvenfangmethoden wurden angewandt:

1. In dicht stehenden Beständen mit langen Tormoospflänzchen (Länge 20 - > 100 cm), wurde ein Bündel Torfmoose mit der Hand möglichst schnell aus dem Wasser gezogen und sofort in einen Eimer gegeben. Die einzelnen *Sphagnum*-Pflanzen wurden dann nach und nach in einer weißen Schale sorgfältig nach Larven abgesucht und dann wieder in das Gewässer zurückgebracht. Dabei wurde darauf geachtet, daß die einzelnen Moospflänzchen möglichst wieder in die ursprüngliche Position gelangten (mit dem der abgestorbenen Teil nach unten und dem lebenden Teil nach oben). Auf diese Weise wurde erreicht, daß die Ordnung und Struktur der Torfmoosdecke nicht wesentlich verändert wurde, was einen Einfluß auf die Besiedlung durch die Libellenlarven haben könnte. Der Erfolg zeigte sich u.a. darin, daß schon am nächsten Tag die untersuchten Stellen optisch nicht mehr von den nicht untersuchten zu unterscheiden waren.

Mit dieser Methode werden sicher mehr als 95 %, vermutlich sogar alle am Moosbündel sitzenden Larven erfaßt und selbst kleinste Larven im ersten Stadium entdeckt. Da selbst große, kräftige Larven bei dem schnellen Herausziehen kaum die Möglichkeit haben, das ergriffene Moosbündel zu verlassen, gibt die Anzahl und Größenverteilung der gefangenen Larven sehr genau die Abundanzverhältnisse im Gewässer wieder.

2. Die zweite Methode fand in vegetationsarmen Gewässern und/oder solchen Anwendung, in denen die Torfmoosdecke aus nur wenige Zentimeter kurzen Pflänzchen bestand und/oder in denen Seggen, Fieberklee, teilweise auch Schmalblättriges Wollgras, ein mehr oder weniger dichtes Rhizom-Geflecht im Wasser ausgebildet hatten. Je nach Tiefe und Dichte des Rhizomgeflechts wurden metallene Küchensiebe von 10 - 30 cm Durchmesser und etwa 1 mm Maschenweite verwendet. Mit ihnen wurden die Torfmoose als Ganzes aus dem Wasser geholt und nach der unter 1. beschriebenen Methode auf Larven untersucht. Rhizome wurden mit dem daruntergehaltenen Sieb bis an die Wasseroberfläche gehoben und durch Hin- und Herschwenken des Siebes und gleichzeiti-

gem Schütteln abgestreift. Da die Larven bei derartigen Störungen erfahrungsgemäß versuchen, nach unten zu fliehen, landeten sie direkt im Sieb. Der im Sieb angesammelte Feinschlamm wurde durch Hin- und Herschwenken im freien Wasser ausgeschwemmt, und der Rest in einer weißen Schale auf Larven durchgesehen. Da diese sich in der Regel durch ihre Bewegungen verrieten, wurden selbst nur wenige mm große Individuen schnell erkannt. Trotz aller Sorgfalt dürfte die Zahl der in schlammigen Gewässern übersehenen Kleinarven etwas höher sein als in reinen Torfmoosgewässern.

Die Larven wurden in wassergefüllte Gefäße gesetzt. Als Transportbehälter dienten Dia-Wechselmagazine aus Plexiglas, in denen mit etwa 5 x 5 cm großen Kunststoffplättchen eine Reihe von Fächern, je nach Größe der Larven mit unterschiedlicher Breite, abgetrennt werden konnte, in denen die Larven jeweils einzeln hineingesetzt wurden. Noch am selben Tag wurde jede Larve unter einem Binokular vermessen (Kopfbreite und Körperlänge). Aufgrund der aus Aufzuchtversuchen gewonnenen Körpermaße jedes Stadiums (vgl. STERNBERG, 1990) wurde jede Larve einem bestimmten Stadium zugeordnet. Zur Darstellung wurden die Larven in drei Größenklassen eingeteilt, bei einer normalerweise 3jährigen Larvalentwicklungszeit entsprach jede Größenklasse jeweils etwa einem Larvenjahrgang: Größenklasse I (Junglarven: Larvenstadium (L) 1 - L 6), Größenklasse II (mittelgroße Larven: L 7 - L 13) und Größenklasse III (große Larven: > L 14).

Um Doppelzählungen zu vermeiden, wurde allen Larven nach dem Vermessen mit einer feinen Schere der Tarsus eines Beines amputiert; bei allen Larven eines Herkunftsortes (Moore) wurde jeweils der Tarsus eines bestimmten Beines entfernt, Larven verschiedener Fundorte erhielten also unterschiedliche Markierungen. Bei der Entfernung eines Tarsus können maximal 6 Moore auf diese Weise als Herkunftsorte codiert werden (vgl. Tab. 1), 5 verschiedene Kennzeichnungen wurden hier benötigt.

Wie Kontrollversuche zeigten, wurden das Verhalten und die Überlebensrate der Larven durch diese Verletzung in keiner Weise beeinflusst. Junge Larven regenerierten den fehlenden Tarsus bei den folgenden Häutungen wieder, er blieb aber immer deutlich klei-

Tab. 1: Fangorte der markierten Larven

Amputation	Herkunftsort
Vorne links (N2)	Moor 4
Vorne rechts (L1)	Moor 5
Mitte links (S1)	Moor 1
Mitte rechts (N1)	Moor 2
Hinten links (S2)	Moor 3

Codierung der Tarsenamputationen und der dazugehörigen Fangorte der Larven.
Code of the tarsal amputations and the corresponding bogs where larvae were collected.

ner als die anderen und war von diesen immer klar zu unterscheiden; bei älteren Larven vernarbte die Verletzung lediglich (vgl. hierzu auch JANDA, 1910).

In den untersuchten Gewässern treten natürliche, durch Prädatoren (z. B. andere Libellenlarven) auftretende Tarsus- und Beinamputationen äußerst selten auf: bei insgesamt weit über 2.000 daraufhin untersuchten Larven und 385 Imagines verschiedener Libellenarten fehlten weniger als 0,5 % der Larven ($n = 8$) und nur 0,8 % ($n = 3$) ein Teil eines der sechs Beine, das Fehlen eines bestimmten Beines war noch sehr viel seltener ($< 0,1$ %).

Da die amputierten Beinglieder höchstens teilregeneriert wurden, waren die derart behandelten Larven Zeit ihres Lebens wieder zu erkennen. Wichtig für die hier vorgestellte Untersuchung ist die Tatsache, daß die Amputation auch noch im Imaginalstadium zu erkennen war. Fängt man eine Imago ohne Tarsus, läßt sich durch die Codierung der Herkunftsort mit hoher Wahrscheinlichkeit angeben.

Anders als bei den Exuvien, bei denen die Jahresabundanz eines ganzen Moores dargestellt wird, wurden bei den Larven zur Auswertung die Summen aller in einem Gewässer gefangenen Larven eines Jahres gebildet. Larven mit fehlendem Tarsus wurden nicht mehr mitgezählt.

Ergebnisse

Faunistik

Aktuell sind im Schwarzwald 19 *A. subarctica*-Vorkommen bekannt. Sie verteilen sich auf 4 regionale Verbreitungszentren: das größte und für den Schwarzwald sicher bedeutungsvollste liegt im Hochschwarzwald im Großraum Hinterzarten und Feldberg, hier konzentrieren sich allein 11 Vorkommen; das zweite Zentrum mit 5 *A. subarctica*-Mooren liegt im mittleren Schwarzwald im Raum Triberg und das dritte im Hotzenwald, südlich von St. Blasien, hier existieren nur 3 Moore mit *A. subarctica*-Populationen (Abb. 1). Ein viertes Verbreitungszentrum mit zusammen 3 Vorkommen liegt im Nordschwarzwald (Naturraum Grindenschwarzwald und Enzhöhen), sie wurden nicht untersucht und sind in Abb. 1 nicht dargestellt.

Hinsichtlich der Größe und Zusammensetzung der jeweils in den Mooren jährlich festgestellten Lokalpopulationen lassen sich drei Habitattypen erkennen und durch folgende Eigenschaften charakterisieren (zur Benennung siehe unten):

Stammhabitate:

- jährlich hohe Schlupfabundanz (viele Exuvien);
- jährlich zahlreiche Imagines während der Hauptflugzeit;
- jährlich hoher Überschuß an Individuen, die in die Umgebung ausschwärmen und Nachbarhabitate besiedeln;
- Larvenpopulation mit normaler Altersstruktur ('klassische' Alterspyramide, vgl. Abb. 4);
- abgesehen von dem aus populationsgenetischen Gründen zumindest sporadisch notwendigen Genaustausch ist die Lokalpopulation aufgrund ihrer hohen Individuenproduktion über längere Zeit autark und nicht auf Zuflüge von außerhalb angewiesen;
- nur in geringer Anzahl, im Schwarzwald sind für *A. subarctica* 5 bekannt; mehr sind mit Sicherheit nicht zu erwarten.

Nebenhabitate:

- jährlich nur geringe Schlupfabundanz (wenige Exuvien);
- jährlich nur wenige Imagines während der Hauptflugzeit;
- jährlich nur geringer Populationsüberschuß;
- Larvenpopulation mit normaler Alterspyramide (Abb. 4);
- Population nur über wenige Jahre autark, mittelfristig auf Zuwanderungen von außerhalb angewiesen;
- relativ zahlreich, bilden die Mehrheit aller Vorkommen, für *A. subarctica* im Schwarzwald 8; eventuell sind weitere zu erwarten.

Latenzhabitate:

- unregelmäßig und nur in geringen Abundanzen schlüpfend (Exuvienfunde sind nicht in jedem Jahr möglich);
- fast niemals adulte Imagines zu beobachten, wenn doch, dann ausnahmslos Weibchen;
- Larvenpopulation besteht fast nur aus Junglarven (1. Larvenjahrgang); ältere Stadien sind kaum zu finden (Abb. 4);
- zahlreich; für *A. subarctica* im Schwarzwald sind aktuell 6 bekannt, doch dürften weitere existieren.

Schlupfabundanz

Exemplarisch werden die Ergebnisse der Exuvienaufsammlungen von Moor 1 (als Stammhabitat; in Abb. 1 = S1), von Moor 3 (als Nebenhabitat = N1) und Moor 5 (als Latenzhabitat = L1) vorgestellt; die Ergebnisse dieser Moore (vgl. Abb. 5) decken sich von ihrer Tendenz her mit denen der übrigen Gebiete.

Moor 1 (Stammhabitat):

Die Schlupfabundanz des Jahres 1983 stimmt von der Größenordnung her auch mit den Exuvienzahlen der Jahre 1981 und 1982 überein, in denen nur halbquantitative Aufsammlungen durchge-



Abb. 3: Latenzhabitat bei Altglashütten, nw Schluchsee: kleiner Kolk mit *Caricetum limosae* - *Latency habitat near Altglashütten, nw Schluchsee: bog pond with Caricetum limosae*

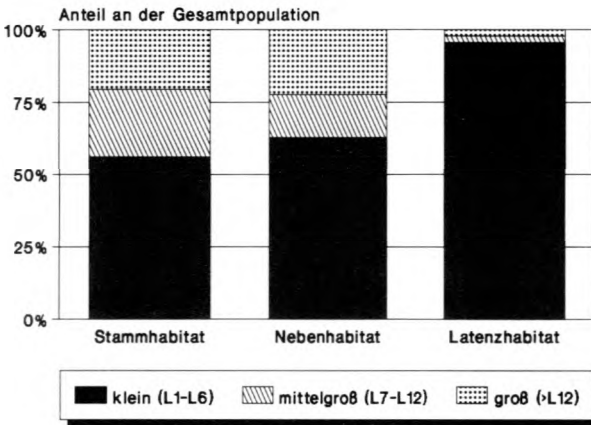


Abb. 4: Altersstruktur der Larvenpopulationen (Anzahl der Larven kleiner, mittlerer und großer Größen-(= Alters-)Klasse jeweils eines Stamm-, Neben- und Latenzhabitats - *Larval age structure (frequency of larvae in three (young, middle aged or old) age classes) of one stem, secondary or latency habitat each*

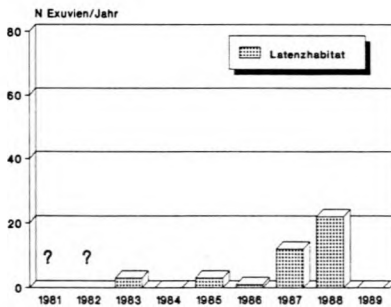
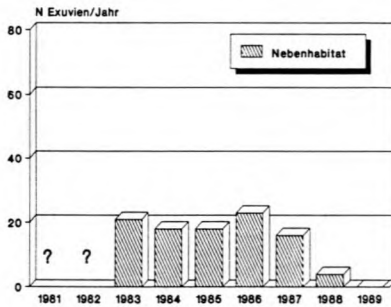
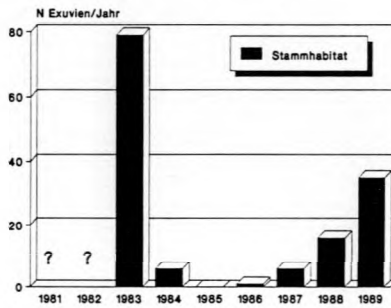


Abb. 5: Jährliche Schlupfabundanz 1983 - 1989 in je einem Stammhabitat (Moor 1, S1), Nebenhabitat (Moor 3, N1) und Latenzhabitat (Moor 5, L1). In den mit '?' gekennzeichneten Jahren wurde nur halbquantitativ nach Exuvien gesucht.
Frequency of yearly emerging adults 1983 - 1989 in a certain stem habitat (bog No. 1, S1), secondary habitat (bog No. 3, N1) and latency habitat (bog 5 No. 5, L1). In years marked with '?' exuviae were collected only semiquantitatively.

führt wurden. Die Resultate des Jahres 1983 stehen somit stellvertretend auch für die beiden Vorjahre.

Die Anzahl der in den Jahren 1981 - 1989 geschlüpften Individuen ist in Abb. 5 dargestellt. Nachdem in den Jahren 1981 - 1982 schätzungsweise insgesamt 50 - 70 und im Jahr 1983 79 Individuen geschlüpft waren, konnten 1984 nur noch 6 Exuvien gefunden werden. 1985 schlüpfte kein einziges Tier. Ab 1986 stieg die Abundanz langsam wieder an und erreichte 1989 etwa die Hälfte der Abundanz von 1983.

Moor 3 (Nebenhabitat):

Die Anzahl der hier geschlüpften *A. subarctica* war insgesamt sehr viel kleiner und die Populationsentwicklung eine ganz andere als im Moor 1. 1983 - 1987 blieb die Schlupfabundanz auf nahezu demselben Niveau (16 - 23 Tiere). 1988 wurden lediglich noch 4 und 1989 keine Exuvien mehr gefunden.

Moor 5 (Latenzhabitat):

1983 - 1986 kamen hier nur vereinzelt Imagines zur Metamorphose. 1987 erhöhte sich die Anzahl auf 12 und 1988 auf 22, 1989 schlüpfte kein einziges Tier.

Ergebnisse der Larvenfänge

Zur Auswertung wurden überwiegend die Larvenstadien 1 bis 6 (bis etwa 5 mm Körperlänge) herangezogen. Vgl. Abb. 6.

Moor 1 (Stammhabitat):

Hier wurden die Larvenaufsammlungen erst 1982 begonnen. In diesem Jahr wurden 175 Larven gefangen. 1983 konnten nur in den Monaten Mai und Juni und einmal im Juli gesammelt werden. Wegen der zunehmenden Trockenheit wurde die Larvensuche dann eingestellt, die Zahl der bis dahin gesammelten Larven entsprach aber von der Größenordnung her etwa der des gleichen Zeitraumes im Vorjahr. 1984 fehlten die Junglarven vollständig, ab 1985 stieg

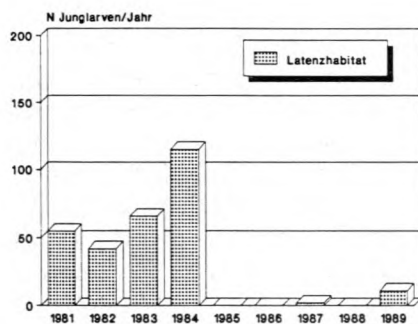
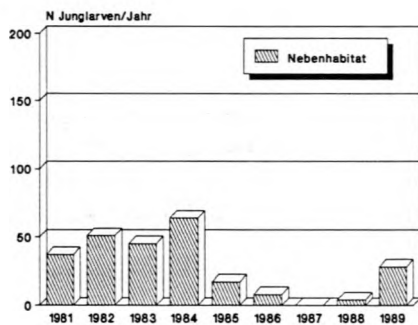
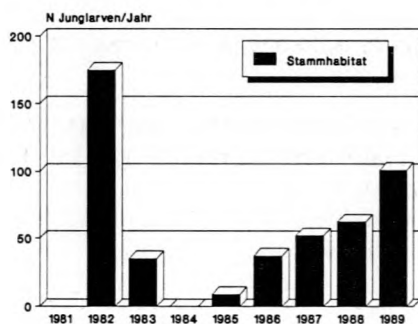


Abb. 6: Abundanzen der Junglarven 1981 - 1989 in je einem Stamm-, Neben- und Latenzhabitat (s.a. Abb. 5) - Yearly abundances of young larvae in 1981 - 1989 in the certain stem, secondary and latency habitat. (cf. Abb. 5)

die Zahl langsam an und erreichte 1989 etwas mehr als das halbe Niveau des Jahres 1982.

1982 wurden noch 72 mittelgroße und 64 große Larven gefangen, 1984 war es nur noch 1 mittelgroße, 1985 wurden Larven > L6 nicht mehr gefunden.

Moor 3 (Nebenhabitat):

1981 - 1983 schwankte die Abundanz der Junglarven zwischen 37 und 51 Tiere im Jahr. 1984 stieg die Zahl auf 64 Individuen an, sank dann im Folgejahr auf 17 und 1986 auf nur noch 8 Larven. 1987 blieben die Junglarven aus, 1988 wurden 4 und 1989 wieder 28 gefangen.

Moor 5 (Latenzhabitat):

Die Zahl der Junglarven bewegte sich 1981 - 1983 zwischen 42 und 66 Larven im Jahr, also etwa so viel wie im Nebenhabitat. 1984 stieg die Abundanz schlagartig auf das Doppelte (115) an. 1985, 1986 wurden keine, 1987 nur 2, 1988 wieder keine und 1989 11 Junglarven gefangen.

Beobachtung durch Tarsenamputation gekennzeichnete Imagines

Von insgesamt 187 gefangenen Imagines wiesen immerhin 30 (16 %) Tarsenamputationen auf, so daß deren (vermutete) Herkunft rekonstruiert werden konnte. Bei einer Gesamtzahl von insgesamt mehreren Tausend markierten Larven erscheint die kleine Zahl markierter, wiedergefundener Imagines verschwindend klein. Bedenkt man aber die Weite der Landschaft, in der sich die Imagines verteilen können, und die Tatsache, daß aus Zeitgründen nicht sehr intensiv Imagines gefangen und beobachtet werden konnten, so ist der Prozentsatz der als Larven markierter und als Imagines gefangener Imagines erstaunlich hoch. Da jeweils nur ein Teil der Larvenpopulation eines jeden untersuchten Habitats gefangen wurde, dürfte die tatsächliche Austauschintensität zwischen den verschiedenen Habitaten sehr viel höher liegen. Bei der hier untersuchten Fragestellung ist auch weniger der quantitative Aspekt von Bedeu-

tion, als vielmehr die Tatsache, daß und wie der Austausch stattfindet.

Da die Imagines durch die Tarsusamputation nicht individuell markiert waren und auf eine solche beim ersten Fang bewußt verzichtet wurde, kann nicht ausgeschlossen werden bzw. ist es sogar wahrscheinlich, daß vereinzelt markierte *A. subarctica*-Imagines mehrfach gefangen wurden. In Tab. 2 wurde die Fanghäufigkeit markierter Tiere dennoch vermerkt, da sie einen gewissen Aufschluß über die Austauschintensität zwischen den Habitaten zulassen. Die Zahlen in der Spalte 'N_{markiert}' geben also nicht die Anzahl markierter (unterschiedlicher) Individuen wieder, sondern ist nur ein Maß für die Fanghäufigkeit markierter Libellen.

Moor 1 (Stammhabitat S1):

Während der ersten 3 Untersuchungsjahre wurde nur einmal ein Männchen, und zwar 1982, mit einem verkrüppelten, das heißt teilregenerierten Bein gefangen, es stammte aus dem Nebenhabitat N2. Im Vergleich zur Gesamtzahl der hier gefangenen und daraufhin untersuchten *A. subarctica*-Imagines ($n = 48$) war dies ein verschwindend kleiner Prozentsatz (2,1 %). 1983 wurden außer den schlüpfenden Tieren keine einzige *A. subarctica*-Imagines im Moor angetroffen, offenbar mied die Art aus Mangel an geeigneten Fortpflanzungshabitaten das Stammhabitat.

1984 stieg der Anteil tarsenamputierter Imagines schlagartig an: Von den nur sporadisch im Moor herumfliegenden *A. subarctica* wurden 11 Individuen (8 Männchen, 3 Weibchen) gefangen, fünfmal (dreimal Männchen, zweimal Weibchen, jeweils dieselben?) wiesen sie eine Tarsusamputation auf. 4 Tieren fehlte der linke Vordertarsus, stammten also aus dem nächst gelegenen, etwa 3 km entfernten Nebenhabitat N2, ein weiteres Tier mußte von dem 8 km Luftlinie entfernten Nebenbiotop N1 hergeflogen sein (vgl. Tab. 2). 1985 wiesen 4 von insgesamt 9 gefangenen Männchen Markierungen des Nebenhabitats N2 auf. 1986 wurden keine markierten Imagines aus einem anderen Habitat gefangen, 1987 wurde nicht untersucht, 1988 ging wieder ein Tier aus dem Nebenhabitat N2 ins Netz (allerdings bei sehr geringer Untersuchungsintensität).

Tab. 2: Überblick über die in verschiedenen Stamm- und Nebenhabitaten gefangenen Imagines

Jahr	untersuchtes Habitat	Ngesamt N_{total}	Nmarkiert N_{marked}	vermutete Herkunft (<i>origin</i>)	Entfernung (km)	
1982	S1	48	1	N2	3,0	
1984		11	1	N1	8,0	
				4	N2	3,0
1985		9	4	N2	3,0	
1986		4	0			
1987	-					
1988		4	1	N2	3,0	
1989		5	1	S1	0,0	
1982	S2	21	2	N2	3,0	
1984		7	3	N2	3,0	
				1	N1	4,7
1985		11	2	N2	3,0	
1986		5	0			
1987		5	1	N2	3,0	
		1		L1	3,5	
1988		3	1	L1	3,5	
1989		9	2	S2	0,0	
1982		N1	4	1	N1	0,0
1983	9		1	S1	8,0	
1984	6		0			
1985	2		0			
1983	N2	9	2	S2	3,0	
1984		4	1	S1	3,5	
1985		7	1	S2	3,0	
1987		3	0			
1989		5	1	S1	3,5	
			1	S2	3,0	

Gesamtzahl der in verschiedenen Stamm- und Nebenhabitaten gefangenen Imagines; Häufigkeiten markierter (tarsenamputierter) Tiere und deren wahrscheinlicher Herkunftsort; Entfernungen (in km Luftlinie) zwischen den beiden Lokalitäten (Markierungsort - Fangort). Die Nummern der Habitate entsprechen den von Abb. 1 und Tab. 1. Nmarkiert gibt nur die Häufigkeit des Fangs markierter Libellen, nicht die Anzahl markierter Individuen wieder (Weiteres im Text).

Total number of adults caught in the several stem and secondary habitats, frequency of marked (tarsus-amputated) specimen and their possible origin; distances (in km) between both localities (where certain adults were marked and caught). The code numbers of habitats correspond with that in Abb. 1 and Tab. 1. Nmarkiert means frequency of marked dragonflies were caught but not the number of individuals were marked (more details in text).

1989 wurde zum ersten Mal ein im Stammhabitat selbst markiertes Individuum gefangen.

Moor 2 (Stammhabitat S2):

In diesem Gebiet wurden tendenziell die gleichen Beobachtungen gemacht wie im Moor 1. 1987 und 1988 konnte jeweils 1 Männchen gefangen werden (eines davon in Kopula, vgl. Abb. 7), denen jeweils der rechte Vordertarsus fehlte; sie stammten aus dem Latenzhabitat L1.

Moor 3 (Nebenhabitat N1):

Hier konnten nur zweimal markierte Tiere (je ein Männchen und Weibchen) gefangen werden. Das Männchen wies die Markierung von Moor 3 auf. Das Weibchen stammte vermutlich aus dem 8 km Luftlinie entfernten Moor 1 (Tab. 2). Die 1984 und 1985 gefangenen Imagines trugen keine Markierung.

Moor 4 (Nebenhabitat N2):

Dieses Moor steht in engem Kontakt mit den beiden Stammhabitaten S1 und S2. Von 28 gefangenen Tieren waren 6 markiert (Tab. 2).

Sonstige Beobachtungen

Innerhalb von 5 Jahren (1983 - 1987) wurden bei jeweils ganztägigen Exkursionen über mehrere Tage hinweg 4 weitere Latenzhabitate (jeweils 2 im Hotzenwald (s St.Blasien) und im Triberger Raum) beobachtet. Es handelte sich hierbei jedesmal um ein einzelnes Gewässer (das einzige im Moor), das gut zu überblicken war. Bei insgesamt über 300 Beobachtungsstunden wurden nur 3 *A. subarctica*-Weibchen beobachtet.

Bei den Weibchen wurden zwei verschiedene Verhaltenweisen beobachtet, wie sie sich dem Gewässer näherten: eines kam geradewegs in schnellem Flug durch den lichten Moorwald angeflogen. Verblüffend war hierbei die Zielstrebigkeit des Fluges, ganz so, als 'wüßte' das Weibchen bereits von dem Gewässer. Die anderen



Abb. 7: Kopulationsrad von *Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov, 1922 im Hangmoor im oberen Bärenental (Moor 2, S2). Beachte das Fehlen des rechten Vordertarsus beim Männchen, das demnach (wahrscheinlich) von Moor 5 (L1) stammt (7.9.1987) - *Copulation wheel of Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov, 1922 in bog No. 2 (S2). Notice the missing right pretarsus of the male, which (presumably) originate from bog No. 5 (L1) (7.9.1987)

beiden Weibchen kamen über den Bäumen eines angrenzenden Moorwaldes (Spirke) angefliegen, drehten über der Schlenke im Wipfelbereich ein bis zwei Runden und 'schraubten' sich in zwei Kurven zur Schlenke herunter. Der Flug beider Tiere war etwas langsamer, fast zögerlicher, und es schien, als müßten sich diese beiden Tiere erst orientieren. In allen drei Fällen laichten die Weibchen für wenige Minuten ab und verschwanden dann wieder in der Weise, wie sie gekommen waren: durch den Wald bzw. über die Bäume. Von zwei der drei Weibchen konnte die Zahl der abgelegten Eier ermittelt werden, die Gelege dürften jeweils vollständig erfaßt worden sein. Das eine Weibchen legte 37, das andere 19 Eier ab. Das dritte Weibchen laichte unerreichbar inmitten eines größeren Teppichs flutender Sphagnen ab.

Diskussion

Ein Austausch von Tieren benachbarter Populationen ist aus populationsgenetischen Gründen notwendig. Er hält den Genfluß aufrecht und bewirkt eine Angleichung des Genpools benachbarter Populationen und dient damit der Stabilisierung der Art. Der Individuenaustausch aus populationsgenetischen Gründen wird umso notwendiger, je kleiner die Populationen sind und je isolierter sie liegen. Wieviele Individuen nötig sind, um dem Inzuchtprozeß entgegenzuwirken, ist nicht bekannt. Bei kleinen Populationen muß ein relativ größerer Individuenaustausch stattfinden als bei großen, bei denen unter Umständen schon die Austauschrate von einem Individuum pro Generation zum Angleich des Genbestandes zweier benachbarter Populationen ausreicht (vgl. ALLENDORF, 1983). Andererseits wird durch den Zuflug die Individuenzahl kleiner Populationen vergrößert und dadurch etwa ihre Position gegenüber Konkurrenz-Arten gestärkt. Je intensiver der Austausch erfolgt, desto größer ist außerdem die Wahrscheinlichkeit, daß die Libellen beim Umherschweifen im Umland auf neue oder verwaiste Biotope treffen, wo sie sich ansiedeln können. Die Kolonisationsrate steht also in unmittelbarem Zusammenhang mit der Intensität des Individuenaustauschs.

Die Austauschintensität ist abhängig von verschiedenen Faktoren:

1. physiologische Fähigkeit der Art,
2. Wanderneigung,
 - a. als Artspezifikum
 - b. arealbedingt: abh. von der relativen Lage der Population zum Gesamtareal, das heißt Populationen in Arealrandlage sind weniger wanderfreudig als solche im Arealzentrum,
3. Biotopdichte bzw. Entfernung zwischen den Biotopen,
4. Zugänglichkeit z. B. über artgemäße Wanderwege, abhängig unter anderem von Art und Anzahl der Barrieren,
5. relative Größe benachbarter Populationen
 - a. bestimmt Anzahl der zu- und abwandernden Individuen,
 - b. Art der Populationsdichteregulation.

Innerhalb eines vernetzten Biotopsystems bestimmt die relative Größe benachbarter Populationen den Schwerpunkt der Austauschrichtung: bei großen Populationen wandern pro Habitat mehr Individuen ab als zu, sie wirken als 'Sender'; bei kleinen Populationen ist die Zahl der Zuwanderer in der Regel eher größer als die der Abwanderer, kleine Populationen stellen daher eher 'Empfänger' dar.

Im folgenden wird versucht, die komplizierten Austauschvorgänge und Wechselbeziehungen zwischen den drei Habitattypen darzustellen. Zum besseren Verständnis wird von der vereinfachten Situation ausgegangen, daß nur jeweils eines der drei Habitate im Austausch mit dem anderen stehen soll. Sind es deren mehrere, ändert sich prinzipiell nichts an den Vorgängen, sie sind nur schlechter zu durchschauen und darzustellen.

Die Bedeutung der Lokalpopulationen für die Metapopulation

Bekanntlich werden nicht alle für eine Libellenart geeigneten Habitate gleich gut besiedelt. In hohen Abundanzen anzutreffen, ist sie in der Regel nur in wenigen Habitaten; in den meisten anderen bildet sie nur kleine Populationen aus.

1. Die Stammpopulation:

Optimale Habitate bilden den regionalen Verbreitungsschwerpunkt einer Art und gelten als Ausbreitungszentrum: durch die hohe Zahl abwandernder Individuen unterhalten die Stammpopulationen eine mehr oder weniger große Zahl von Habitaten des näheren und weiteren Umlandes. Es liegen Anzeichen vor (STERNBERG unpubl.), daß die Abwanderrate einer Libellenpopulation eine Funktion der Populationsdichte ist und mit zunehmender Populationsgröße ansteigt.

Stammpopulationen sind für sich betrachtet - abgesehen von populationsgenetischen Gesichtspunkten - über einen längeren Zeitraum autark, das heißt trotz der großen Zahl abwandernder Individuen nicht auf Zuflüge von außerhalb angewiesen; trotzdem dürften auch hier in der Regel immer Zuwanderungen stattfinden (wie auch in der vorliegenden Untersuchung belegt werden konnte). Da von ihnen die Existenz und der Fortbestand einer mehr oder weniger großen Zahl weiterer Populationen abhängt, ist die Bezeichnung 'Stammhabitate' für sie gerechtfertigt. Von ihrer Präsenz und Produktivität hängt der Fortbestand einer Art in einer größeren Region ab. Daher muß dem Erhalt der Stammhabitate allerobere Priorität eingeräumt werden, und zwar in einem für die betreffende Libellenart möglichst optimalen Zustand. Ohne die Existenz zumindest eines Stammhabitats stirbt die betreffende Libellenart in der Region innerhalb weniger Jahre aus (vgl. unten).

Für die aktuellen Verhältnisse im Schwarzwald sind *A. subarctica*-Populationen bereits dann groß, wenn man im langjährigen Schnitt unter normalen Umständen jährlich mehr als etwa 40 Exuvien finden und während des jahres- und tagesphänologischen Aktivitätsoptimums bei optimaler Witterung etwa ein halbes Dutzend Männchen zur gleichen Zeit in einem Moor beobachten kann; die Weibchen werden hier bewußt nicht berücksichtigt, da man ihre Abundanz wegen ihrer versteckten Lebensweise schlecht abschätzen kann.

Durch eine Verquickung ungünstiger Umstände, wie hier durch die Witterung, kann auch ohne jegliches Zutun des Menschen innerhalb von nur einem Jahr selbst eine große Population in einem

Stammhabitat (fast) vollkommen ausgelöscht werden. Die wenigen großen Larven, die im Moor 1 die Trockenheit überlebt hatten, schlüpfen im Folgejahr und fielen größtenteils, vermutlich sogar alle, der schlechten Witterung zum Opfer; die kleineren Larven waren offensichtlich bereits 1983 quantitativ der Trockenheit zum Opfer gefallen: 1984 konnte kein einziges Tier gefangen werden.

Das Verschwinden einer Lokalpopulation kann auch ohne erkennbare Umweltveränderungen, also rein "zufällig", erfolgen; die Aussterbewahrscheinlichkeit ist hier umso größer, je kurzlebiger die Art ist, je größer die jährlichen Populationsschwankungen ausfallen (DIAMOND, 1984) und je kleiner die Population ist. Das Aussterben einer kleinen Nebenpopulation kann problemlos über die Stammpopulationen, sofern vorhanden, ausgeglichen werden: sie liefert neue Gründerindividuen, wenn nötig über einen längeren Zeitraum hinweg.

Doch auch große Stammpopulationen können, wie hier gezeigt, gelegentlich aussterben. Ist nur eine von mehreren betroffen, können die anderen die erloschene Population neu begründen. Stirbt jedoch die einzige Stammpopulation einer Region, oder wie hier beobachtet, mehrere (alle) zur gleichen Zeit aus (sicher ein seltenes Ereignis, aber immerhin, wie gesehen, doch möglich), ist die 'Wiederbelebung' der Stammpopulation(en) sehr viel problematischer. Jetzt hängt das Überleben der Metapopulation der gesamten Region allein von den zum Teil winzigen Lokalpopulationen der Neben-, zu einem Teil auch der Latenzhabitate, und einem reibungslosen Individuenaustausch zwischen den verschiedenen Habitaten ab ('rescue-effect'; vgl. BROWN und KODRIC-BROWN, 1977; HANSKI, 1982). Gibt es diese nicht und/oder funktioniert der Austausch aus irgendwelchen Gründen nicht, kann sich die Metapopulation nicht wieder erholen und stirbt unweigerlich aus.

Hierbei kommt eine neue Risikokomponente ins Spiel: der Faktor Zeit. Da die Nebenpopulationen von *A. subarctica* ohne Zuwanderungen von außerhalb (von den Stammpopulationen) nur etwa drei bis vier Jahre überleben (vgl. unten und Abb. 5 und 6), muß die Neugründung der Stammpopulation innerhalb dieser Zeit glücken. Da die Anzahl der von den Nebenhabitaten ausschwärmenden Gründerindividuen sich proportional zur Populationsgröße verhält,

bestehen die besten Chancen zur Neugründung in den ersten 3 - 4 Jahren nach dem Verlöschen der Stammpopulation. Danach geht die Populationsgröße der Nebenhabitats wegen mangelnden Nachschubs aus den Stammpopulationen drastisch zurück, sinkt die Zahl der Kolonisten und damit die Chance einer Neugründung der Stammpopulation. Bereits im sechsten Jahr nach Ausbleiben des Nachschubs ist die Nebenpopulation ausgestorben. Hat sich bis dahin eine neue Stammpopulation nicht etablieren können, stirbt die Art in der betreffenden Region aus. Liegt die Regionalpopulation sehr isoliert zu benachbarten Metapopulationen, wie etwa im Schwarzwald (s. oben), ist dies ein irreversibler Vorgang, das heißt *A. subarctica* würde für immer aus dem Schwarzwald verschwinden. War die Neugründung der Stammpopulation aber erfolgreich, kann diese in einer Art Rückkopplungseffekt, mit einer der zur Larvalentwicklung benötigten Zeit entsprechenden Verzögerung, wiederum die Nebenpopulation 'revitalisieren'.

Daraus kann man schließen, daß Nebenpopulationen nur kurzfristige Depressionen in der Populationsdynamik der Stammpopulationen ausgleichen können, das heißt z. B. einmalige Witterungseinflüsse oder natürliche Populationsfluktuationen. Verschlechtern sich beispielsweise die Qualitäten eines Stammhabitats nachhaltig, bleiben wichtige ökologische Parameter langfristig im Minimum und reduziert sich deshalb die Stammpopulation auf die Größe einer Nebenpopulation oder verschwindet sogar, kann eine Nebenpopulation von *A. subarctica* die Stammpopulation maximal für vier (fünf) Jahre unterstützen. Auch wenn sich bereits im (fünften) sechsten Jahr nach Verschwinden der Stammpopulation der Zustand des Habitats zum Optimum gewandelt haben sollte, dürfte ein Warten auf eine Neu-(Wieder-)Besiedlung vergeblich sein.

Wie lang die Chance besteht, daß die Stammhabitats durch die Nebenpopulationen wieder besiedelt werden, wird im wesentlichen von der Dauer der Larvalentwicklungszeit bestimmt. Als Faustregel mag gelten, daß eine Wiederbesiedlung eines Stammhabitats durch die Nebenpopulation einer Art nur über einen Zeitraum erfolgen kann, der der Larvalentwicklungszeit entspricht. Konkret heißt das: Univoltine Arten (z. B. die meisten Kleinlibellen) haben nur ein

Jahr Zeit, Arten mit dreijähriger Larvalentwicklung haben maximal drei Jahren Gelegenheit, wenn auch mit zunehmender Zeitdauer sinkendem Erfolg (vgl. oben), erloschene Stammpopulationen wieder zu begründen.

2. Die Nebenpopulation:

Anders als bei den Stammpopulationen sind die aus den suboptimalen Habitaten hervorgehenden Populationen höchstens für einige wenige Jahre selbständig und daher mittelfristig auf Zuwanderungen aus anderen Gebieten angewiesen. Eine einfache Rechnung mag dies verdeutlichen: bei einer angenommenen Abwanderungsrate von 90 % (real sind es vermutlich mehr, vgl. z. B. EB.SCHMIDT, 1964b für *A. subarctica*, KAISER, 1970 für *A. cyanea*) kehren im Stammhabitat von 100 geschlüpften Individuen nur 10 (rein rechnerisch je 5 Männchen und Weibchen) an ihr angestammtes Habitat zurück; diese allein sind theoretisch in der Lage, die Population in dem betrachteten Stammhabitat aufrechtzuerhalten. Bei gleicher Abwanderrate kehrt in den Nebenhabitaten von 10 geschlüpften Tieren nur 1 Individuum an sein Fortpflanzungshabitat zurück, dies ist verständlicherweise zu wenig, die Population am Leben zu erhalten. Auf den ersten Blick erfüllen die suboptimalen Habitate für die Regionalpopulation nur eine untergeordnete Funktion und werden daher als Nebenhabitate bezeichnet.

Wie schon oben ausgeführt, hängt die Überlebensdauer einer Nebenpopulation im wesentlichen von der Generationsdauer der betrachteten Libellenart ab, und beträgt bei *A. subarctica* etwa 3 - 4 Jahre, bei Kleinlibellen aber nur 1 Jahr.

In kleinen (Neben-)Populationen schlüpfen jährlich immer nur höchstens etwa 20 Individuen, meist sogar weniger als 10. Im Schwarzwald ist der Unterschied zwischen Stamm- und Nebenpopulationen also deutlich und eine Zuordnung der Habitattypen daher einfach. In anderen Regionen mag der Übergang fließender sein; die Zuordnung eines bestimmten Habitats zu einem der beiden Typen mag daher einer gewissen Willkür unterliegen. Dies hat jedoch keinerlei funktionelle Auswirkungen für die Regulation und Stabilisierung der Regionalpopulation.

Die Gewässer der Nebenhabitate im Schwarzwald sind wesentlich tiefer als die der Stammhabitate und erreichen nicht selten eine Tiefe von mehr als 100 cm. Es sind kleine Moorkolke, Moorrandgewässer und alte, gut regenerierte Torfstiche. In hydrologisch intakten Mooren, die also nicht durch Meliorationsmaßnahmen betroffen sind, trocknen diese Gewässer auch bei längerem Niederschlagsdefizit nicht aus. Bezüglich ihres Wasserhaushalts stellen sie also stabile, für die hier lebende Fauna 'verlässliche' Habitate dar, in der normalerweise *A. subarctica*-Populationen selbst bei großer Trockenheit nicht geschädigt werden.

Selbstverständlich forderte die Schlechtwetterperiode im Frühsommer 1984 auch in den Nebenhabitaten ihren Tribut; da aber die Populationen nicht schon durch die Trockenheit vorgeschädigt waren, wie in den Stammhabitaten, schlüpfen hier relativ mehr Individuen, von denen 1984 sich auch einige erfolgreich verwandeln konnten. Auch wenn hier 1984 alle schlüpfenden Individuen verregnet wären, wie in den Stammhabitaten, wären immer noch die nächste Larvengenerationen als 'Reserve' übrig geblieben (im Stammhabitat wurde diese wegen der Austrocknung der Gewässer vernichtet).

Ausgehend von einer etwa dreijährigen Larvalentwicklungszeit (zusammen mit der Embryonalentwicklung beträgt die Gesamtdauer der Entwicklung meist 4 Jahre, vgl. STERNBERG, 1990), läßt sich aus den Larven- und Exuvienabundanzen für die Nebenhabitate folgende Populationsentwicklung während des neunjährigen Untersuchungszeitraums rekonstruieren. Die Junglarven, die zwischen 1981 - 1983 in relativ konstanter Zahl festgestellt worden waren, reiften in den nächsten drei Jahren heran und wurden 1984 - 1986 als Exuvien registriert. 1984 stieg die Junglarvenabundanz in den Nebenhabitaten, deutlicher noch in den Latenzhabitaten (vgl. unten), erkennbar an. Dies ist vermutlich eine der Folgen der Trockenheit von 1983: Die 1983 schlüpfenden *A. subarctica*-Weibchen konnten in den vollkommen ausgetrockneten Schlenken der Stammhabitate nicht ablaichen, wanderten in die Umgebung ab und legten mehr Eier als gewöhnlich in die wenigen noch verbliebenen, nicht trocken gefallen Gewässer der Neben- und Latenzhabitate ab. Diese dienten also als Ausweichhabitate. Die 1984 erhöhte Junglar-

venzahl hatte jedoch in den Nebenhabitaten keine höhere Schlupf-abundanz im Jahre 1987 zur Folge. Limitierender Faktor war vermutlich die begrenzte Umweltkapazität (Nahrung?) des Nebenhabitats, dessen Ressourcen mit der sonst üblichen Populationsgröße bereits ausgeschöpft ist und eine Steigerung der Produktivität nicht zuläßt.

Ab 1985 macht sich in den Nebenhabitaten bereits die fehlende Zuwanderung aus den Stammhabitaten bemerkbar: die Junglarven-abundanz sank in den nächsten beiden Jahren kontinuierlich, 1987 fehlte die Junglarvengeneration bereits vollständig. Da in den Stammhabitaten noch (fast) keine Imagines geschlüpft waren, müssen die kleinen Larven von 1985 und 1986 überwiegend von der im Nebenhabitat schlüpfenden Weibchenpopulation stammen. Deren Reproduktivität allein reichte aber offensichtlich nicht aus, die Nebenpopulation langfristig am Leben zu erhalten: die Population wurde kleiner und erlosch. Erst ab 1988 waren wieder einige Junglarven in den Nebenhabitaten zu finden. Sie sind das Produkt der inzwischen wieder erstarkenden Stammpopulation (Abb. 5), die, nachdem sie selbst durch Zuwanderung von den Nebenhabitaten wieder gegründet worden war, nun ihrerseits die Wiederbelebung der Nebenpopulation initialisiert ('rescue-effect', vgl. oben).

3. Die Latenzpopulation:

Immer klar von den anderen beiden Habitaten wird der dritte Habitattyp zu unterscheiden sein, der - neben den Stamm- und Nebenhabitaten - bisher bei den Libellen noch nicht bekannt gewesen war. Diese Habitate scheinen aus odonatologischer Sicht unbelebt zu sein, beherbergen aber trotzdem eine (Larven-)Population einer oder mehrerer Libellenarten. Ihre (populations-)ökologische Reserven können, wie gesehen, bei Bedarf 'aktiviert' werden und dabei eine wichtige Rolle im Wechselspiel des gegenseitigen Individuenaustauschs und der Stabilisierung von Regionalpopulationen übernehmen. In Anlehnung an den schon bestehenden Begriff 'Latenzgebiet' (= Areal, in dem eine Spezies in schwankender, aber niedriger Populationsdichte auftritt; Ggs.: Permanenzgebiet (vgl. z. B. MÜLLER, 1984) möchte ich diesen Habitattyp

'Latenzhabitat' nennen ('latent' von latere (lat.) = verborgen, versteckt, insgeheim; vgl. z. B. auch Latenzeit, Latenzlarve, Latenzzeit)².

Die Latenzpopulationen sind allein von den Stammpopulationen (und Nebenpopulationen) abhängig und daher völlig unselbständig. Die Latenzhabitats liegen zerstreut zwischen den anderen Habitattypen, oft auch in der Peripherie von Verbreitungszentren.

Wie die Nebenhabitats, sind auch die Gewässer der Latenzhabitats von *A. subarctica* in der Regel recht tief, längeres Ausbleiben von Niederschlägen wirkt sich daher nicht auf die dort lebenden limnischen Organismen aus. Latenzhabitats finden sich einerseits in meist älteren Sukzessionsstadien von Moorgewässern (vgl. z. B. Abb. 3), so daß man sich vorstellen könnte, daß mit der Reifung der Gewässer sich nicht nur das Spektrum der Libellenarten ändert, sondern auch die Nutzungsform (als Stamm-, Neben- und schließlich Latenzhabitat) durch eine Art. Als Latenzhabitats dienen hierbei nicht nur Gewässer, deren Ufer bis dicht zur Wasserlinie mit Bäumen bestanden und damit stark beschattet sind, so daß man sich die Meidung dieser Gewässer durch die sonnenliebenden Männchen erklären könnte, sondern auch frei liegende, voll besonnte Gewässer (vgl. Abb. 3). Andererseits stellt ein Teil der Latenzhabitats auch einen völlig eigenständigen Habitattyp (Versumpfstellen, Bruchwaldmoore, Abb. 2) dar, der sich in seiner Genese nicht von Hochmooren ableiten läßt oder als dessen Vorstufe angesehen werden kann.

Das Latenzhabitat unterscheidet sich durch die besondere Altersstruktur der Larvenpopulation, die nur sporadisch gefundenen Exuvien und das fast vollständige Fehlen von Imagines von den anderen beiden Habitattypen. Aus der Junglarvenabundanz und der Anzahl der von den beiden Weibchen abgelegten Eier kann man schließen, daß normalerweise pro Jahr nur sehr wenige Weibchen (schätzungsweise 2 - 5, vielleicht auch nur 1) in dem Latenzhabitats ablaichen. Die relativ hohe Abundanz der Junglarven steht im

2) Den bei dem Vortrag auf der GdO-Tagung in Höxter (12./13. März 1994) für diesen Habitattyp vorgeschlagenen Begriff 'Larvalhabitat' (als Synonym für Latenzhabitat) möchte ich hiermit verwerfen; er ist schon als Bezeichnung für das Mikrohabitat der Larven 'belegt'.

krassen Gegensatz zu der Anzahl der nur sporadisch gefundenen Exuvien, die Überlebensrate der Larven ist hier also sehr gering.

Für die Weibchen der Art, die hier ablaichen, übt das Latenzhabitat offensichtlich eine gewisse Anziehungskraft aus, wegen der extrem hohen Larvensterblichkeit wirkt es jedoch als 'Larvenfalle'. Die Mortaliätsrate der Larven ist sicherlich um einiges höher, als sich allein durch den Vergleich der Abundanzzahlen junger und alter Larven (bzw. Exuvien) ableiten ließe (vgl. Abb. 4). Denn 1. wird bei der angewandten Larvenfangmethode immer nur ein Teil der gesamten (Jung-)Larvenpopulation eines Gewässers erfaßt, bei den ermittelten Exuvienabundanzten dürfte jedoch die Zahl übersehener Exemplare gegen Null gehen; 2. wird auch schon ein Teil der Embryonen sowie der Junglarven absterben, bevor sie gefangen und somit registriert werden können.

Die hohe Larven- und Embryonensterblichkeit wird vermutlich durch die ungünstigen ökologischen Bedingungen verursacht, unter denen sich die Embryonen und Larven im Latenzhabitat entwickeln müssen. Als wichtigster Faktor ist hier die Temperatur zu nennen, die sich ganz wesentlich auf die Mortalität und Vitalität der kleinen Larven auswirkt. Besonders sensibel auf ungünstige Umweltverhältnisse reagieren die Larven während der ersten sechs Entwicklungsstadien (vgl. STERNBERG, 1990). Hieraus könnte sich die Altersstruktur der Larven in den Larvengewässern erklären.

Wegen der hohen Sterberate der Larven in den Latenzhabitaten wird ein gewisses Fortpflanzungspotential des Weibchens und somit der Art verschwendet. Da ein Libellenweibchen viele Hundert, vermutlich sogar etliche Tausend Eier in seinem Leben ablegen kann, scheint die 'Investition' einiger Dutzend bis Hundert Eier pro Latenzhabitat für die Art verkraftbar. Trotzdem sollte man bedenken, daß es neben den bekannten Latenzhabitaten sicherlich noch eine unbestimmte Anzahl weiterer gibt, und daß die Zahl der insgesamt in all diesen Latenzhabitaten abgelegten Eier selbst bei der geringen Bestands- und Habitatdichte von *A. subarctica* im Schwarzwald sicherlich doch in die Tausende geht.

Die beiden Tatsachen, daß man in den Latenzhabitaten einerseits jedes Jahr, andererseits jeweils eine mehr oder weniger große Zahl von Junglarven finden kann, zeigen, daß die Latenzhabitats von den Weibchen nicht nur zufällig gefunden und mit Eiern belegt werden, sondern daß sich hinter dieser Regelmäßigkeit vermutlich eine Strategie von *A. subarctica* verbirgt. Daß es sich für *A. subarctica* 'lohnt', derartige verlustreiche Populationen zu unterhalten und ständig mit Nachschub zu versorgen, zeigt sich in der hier geschilderten Situation, in der durch eine Verquickung widriger natürlicher Umstände die für das Überleben der Art in der Region wichtigen Stammpopulationen vernichtet wurden.

Die zunächst, bei oberflächlicher Betrachtung, als unsinnig erscheinende nicht unerhebliche 'Fehlinvestition' von Fortpflanzungspotential in die Latenzhabitats, offenbart seine Funktion erst bei Langzeitstudien und bei Einbeziehung auch der Larven in die Untersuchung. Wie der Regulationsmechanismus im einzelnen abläuft, zeigte sich erst durch das hier beschriebene Naturexperiment.

In normalen Jahren ist die Produktivität der Latenzhabitats sehr gering. Anders als bei den Nebenhabitats wird diese jedoch nicht von der Umweltkapazität beschränkt, denn sonst wäre eine Produktivitätssteigerung, wie sie 1987 und 1988 beobachtet wurde, unmöglich, sondern wahrscheinlich durch Umweltparameter (z.B. das Mikroklima), die unabhängig von der Larvendichte regulierend auf die Überlebensrate der Larvenpopulation einwirkt. Zum Unterschied zu den Nebenhabitats, in denen trotz einer erhöhten Zahl abgelegter Eier (was sich in Abb. 6 als vorübergehende Steigerung der Junglarvenabundanz im Jahre 1984 darstellt) die Anzahl schlüpfender Libellen nicht erhöht wurde (vgl. die Exuvienzahl von 1988 in Abb. 5), kann der 'Ertrag' für die Art (in gewissen Grenzen versteht sich) im Latenzhabitat erhöht werden, wenn mehr Eier abgelegt werden. Gemessen an der Zahl abgelegter Eier, steigt bei etwa gleichbleibender Verlustrate dann zwar auch der Gesamtverlust unter den Larven an; bei etwa gleichbleibendem Relativverlust erreichen aber absolut gesehen mehr Larven das Metamorphosestadium und können sich zur Imago verwandeln, wie es in Abb. 5 in den Jahren 1987 und 1988 beobachtet werden konnte. Die hier verzögerte Larvalentwicklung eines Teils der Larven könnte als Indiz da-

für gelten, daß das Mikroklima im Latenzhabitat zu kühl und die Larvalentwicklung dadurch retardiert ist.

Durch die hohen Verlustraten stellen Latenzhabitate gewissermaßen eine 'Luxuseinrichtung' für die Regionalpopulation einer Art dar, die sie sich nur 'leisten' kann, wenn hohe Überschüsse produziert werden. In normalen Jahren üben die Latenzhabitate vermutlich oft eine Brückenkopffunktion aus: ein Teil von ihnen liegt in der Peripherie regionaler Verarbeitungszentren einer Art und hält als Trittsteinhabitat die Verbindung zwischen zwei weiter entfernt liegenden Stammhabitaten und/oder Verbreitungszentren aufrecht.

Da die Latenzhabitate vollkommen von den Stamm-, in geringem Umfang auch von den Nebenhabitaten abhängig sind, stirbt ihre Population ohne die bei den Nebenhabitaten beobachteten Verzögerung aus, sobald der Nachschub ablaichender Weibchen versiegt. Damit erlischt auch ihre Rolle als Trittsteinhabitat und die Verbindung zu den peripher gelegenen Habitaten reißt ab. Dies hat wiederum negative Folgen für die abseits gelegenen Habitate und kann zur Gefährdung dieser Populationen führen.

Bei den hier vorgestellten Untersuchungen wirkten die Latenzhabitate jedoch zuvor gewissermaßen als Puffer: Sie nahmen einen Teil der Nachkommenschaft der '83er-Generation' auf. Ein Teil von ihnen überlebte, und verwandelte sich 1987 und 1988 zur Imago. Sie schlüpfen genau zu dem Zeitpunkt, als einerseits die Nebenpopulation kurz vor dem Aussterben stand und die Stammpopulation nicht oder kaum mehr versorgen konnte, andererseits die Stammpopulation sich noch nicht so weit wieder regeneriert hatte, daß sie ihrerseits wieder einen großen Populationsüberschuß als Gründerpopulation für das Nebenhabitat aussenden konnte.

Damit erfüllte das Latenzhabitat mehrere Funktionen:

1. Es sorgte über zwei Jahre für eine Kontinuität der Wiederbesiedlung des Stammhabitats; diese ist notwendig, damit sich in den Stammhabitaten eine gesunde Populationsstruktur mit einigermaßen gleichstarken Jahrgängen entwickelt.
2. Die Libellen aus den Latenzhabitaten reduzieren den Gründereffekt; dieser ergibt sich bei der Kolonisierung neuer oder die Wiederbesiedlung ehemaliger Gebiete: die in der Regel nur

wenigen Gründerindividuen führen nur einen (zufälligen) Bruchteil des Genpools der Population mit sich, aus der sie stammen, und bringen diese in die neue Population ein. Die Allele, u. U. ehemals sehr seltene und für die Art oder Population mit nachteiliger Wirkung, erreichen in der neuen Population sehr schnell eine große Häufigkeit, v. a. bei Homozygotie, und werden entsprechend selektionswirksam. Die schädliche Wirkung des Gründereffekts wird umso mehr reduziert, je mehr Individuen sich an der Neugründung einer Population beteiligen. Dies ist besonders auch deshalb von Bedeutung, da die nur kleine Nebenpopulation an sich schon eine sehr geringe genetische Variabilität besitzt.

3. Die Libellen der Latenzpopulation können auch die Regeneration der Nebenpopulation und damit die Herstellung des alten Gleichgewichts beschleunigen.

Konsequenzen für den Natur- und Artenschutz

In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, auf welche Weise benachbarte Lokalpopulationen von *A. subarctica* in Beziehung stehen, wie sie sich gegenseitig erhalten, langfristig stabilisieren und regulieren. Nach vergleichenden Untersuchungen lassen sich die beobachteten Austauschvorgänge wahrscheinlich auch auf *Somatochlora arctica*, *S. alpestris* und *Aeshna juncea*, *Leucorrhinia dubia*, *Sympetrum danae* und *Pyrrhosoma nymphula* übertragen. Vermutlich gilt es prinzipiell auch für die anderen Libellenarten.

Die Untersuchungen an *A. subarctica* machen zudem deutlich, daß selbst große, stabil scheinende Lokalpopulationen ohne jegliche anthropogene Einflüsse gelegentlich zusammenbrechen können. In einem intakten System werden solche Populationszusammenbrüche am selben Ort oder anderswo aber schnell wieder kompensiert, so daß sich diese lokalen, natürlichen Aussterbeprozesse insgesamt nicht nachteilig auf die langfristige Stabilität der Metapopulation auswirken. Dies setzt jedoch 1. eine ausreichend hohe Dichte geeigneter Habitats und 2. artgemäße Wanderwege zwischen den einzelnen Habitats voraus, so daß ein intensiver Austausch der betreffenden Art zwischen den einzelnen Lokalpopulationen

möglich ist. Eine zunehmende Verkleinerung und Isolierung der Lebensräume sowie eine wachsende Anzahl von Barrieren zwischen den einzelnen Habitaten erschweren jedoch den Austausch, destabilisieren das Gesamtsystem und führen schließlich zu dessen Zusammenbruch. Das Aussterben einer kleinen Lokalpopulation und die Ursache hierfür können hierbei räumlich und zeitlich weit auseinander liegen, so daß die unmittelbaren Zusammenhänge oft nicht mehr erkennbar sind. Wie hier gezeigt, kann der ausbleibende Individuennachschub aus einer erloschenen Stammpopulation dazu führen, daß einige Jahre später in einigen Kilometern Entfernung eine Lokalpopulation scheinbar ohne Grund plötzlich zusammenbricht und ausstirbt.

In der Naturschutzpraxis ging man bis vor wenigen Jahren überwiegend punktuell vor und beschränkte sich bei Unterschutzstellungsmaßnahmen viel zu sehr auf die einzelne Lokalität. Sie berücksichtigten jedoch nicht oder nur sehr unzulänglich den Flächenbedarf einer langfristig überlebensfähigen Population. Dies hat zur Folge, daß die Populationsentwicklung vieler bedrohter Arten in Naturschutzgebieten trotz optimaler Rahmenbedingungen heute rückläufig sind (vgl. z. B. HOVESTADT et al., 1992). Aus finanziellen und/oder verwaltungstechnischen Gründen beschränkte man sich zudem überwiegend auf die von Natur aus meist nur geringe Anzahl von Stammhabitaten, wo die Art(en) in hoher Abundanz anzutreffen war(en). Die vielen Klein- und Kleinstvorkommen fielen dieser Praxis häufig zum Opfer. Die vorliegende Untersuchung an *A. subarctica* zeigt jedoch, daß die Stammpopulationen langfristig nicht ohne die Nebenhabitate auskommen können, welche für die Stammpopulationen eine wichtige Ausweich- und Reservefunktion erfüllen.

Daher sei an die Zuständigen der Naturschutzbehörden der eindringliche Appell gerichtet, daß nicht nur die wenigen Stammhabitats unter Schutz gestellt werden, sondern daß die Schutzbemühungen auch auf die kleinen, für die Metapopulation langfristig überlebenswichtigen Neben- und Latenzhabitats ausgedehnt werden müssen. Letztere wurden bisher in ihrer wichtigen, arterhaltenden Funktion unterschätzt. Ihre Sicherung durch Unterschutzstellung ist auch deshalb wichtig, weil sie besonders leicht durch land- und

forstwirtschaftliche Maßnahmen zerstört werden (können). Speziell für die Libellen der Moore und Hochmoore ist auch von Bedeutung, daß auch die Randzonen der Moore (Lagg-Zone) in das Schutzgebiet mit einbezogen werden müssen. Die Gewässer dieser häufig 'vergessenen' Randbereiche können selbst als Neben- und Latenzhabitat für die normalerweise im Moorzentrum lebenden Libellenarten dienen. Zudem fungiert das Lagg als Pufferzone und stabilisiert den Wasserhaushalt des Moorkerns. Außerdem finden sich hier häufig Sumpfwiesen, die von den Libellen als Nahrungshabitat genutzt werden können.

Die hier vorgestellten Untersuchungen scheinen zu bestätigen, daß allein durch natürliche Vorgänge (wie hier die Witterung) und ohne menschlichen Einfluß die Populationen einer Art lokal aussterben können. Das mag prinzipiell richtig sein. Doch ist zu bedenken, daß viele Libellenhabitats durch anthropogene Maßnahmen bereits vorgeschädigt sind. Dies gilt insbesondere auch für viele oligotrophe Moore, die häufig von Eingriffen, z. B. in den Wasserhaushalt, betroffen sind. Die hier existierenden Libellenpopulationen werden in dieser ohnehin schon angespannten Situation durch niederschlagsarme Jahre besonders stark geschädigt, was letztlich zu einer Häufung lokaler Aussterbeprozesse führen kann.

Erst seit ein paar Jahren rückt man von der weitgehend objektorientierten "Arche-Noah-Strategie" (PLACHTER, 1992a, b) ab und bemüht sich, durch Vernetzung von Biotopen und Schaffung von Trittsteinbiotopen den Populationsaustausch der verschiedensten Taxa zu erhöhen. Doch weiß man von den allermeisten Organismen höchstens nur ansatzweise, meist jedoch gar nichts, welches der Flächenbedarf einer überlebensfähigen Population ist, wie der Austausch im einzelnen erfolgt, welches die Wanderwege sind und wie sie ausgestattet sein müssen, wie groß die Maximalentfernung zwischen den Habitaten sein darf, damit ein Austausch überhaupt funktioniert, usw.

Die hier vorgestellte Untersuchung liefert für eine Großlibellenart Antworten auf einen Teil dieser Fragen. Die Ergebnisse können sicherlich direkt oder etwas modifiziert auch auf andere Libellenarten angewandt werden, so daß für diese Insektenordnung konkrete Schritte bei der Umsetzung im praktischen Naturschutz möglich

sind. Es wird auch deutlich, daß bei so mobilen Insekten, wie den Großlibellen, der Flächenbedarf einer intakten, sich selbst regulierenden Metapopulation mehrere Dutzend Quadratkilometer groß ist und ganze Naturräume umfaßt.

Fragestellungen für künftige Studien

Aus der oben geschilderten Untersuchung ergeben sich einige Fragen, die zu weiteren Studien anregen sollen (vgl. hierzu auch den Aufsatz von Prof. Corbet in diesem Heft):

- Was sind die Mindestanforderungen der Arten an das Neben- und Latenzhabitat?
- Wie unterscheiden sich die Latenzhabitate von den 'normalen' Habitaten hinsichtlich ihrer Physiognomie und Ökologie, wie erkennen und finden sie die Weibchen?
- Welche Arten verfahren nach dieser Strategie?
- Unterscheiden sich Pionierarten von anderen?
- Was machen Fließgewässerarten (z.B. *Cordulegaster*)?
- Welche Entfernungen sind maximal noch möglich, damit eine effektiver Austausch stattfinden kann?
- Welche Anzahl und Dichte von Stamm-, Neben- und Latenzhabitaten ist nötig zum Erhalt der Metapopulation?
- Sind Latenz- und Nebenhabitate eine Möglichkeit für Weibchen bei der Eiablage den aufdringlichen Männchen zu entgehen; hat sich ihre Nutzung aus diesem Ausweichverhalten entwickelt?
- Da Männchen an den Latenzhabitaten niemals zu sehen sind, stellt sich eine Frage zur Habitatselektion: Haben Weibchen ein erweitertes (zusätzliches) Habitatschema im Vergleich zu den Männchen?
- Sind die Weibchen evtl. auch genetisch unterschiedlich disponentiert, so daß manche Weibchen die Eier nur in Latenzhabitaten, die anderen nur in Stammhabitaten ablegen?
- Ändert sich vielleicht die Habitatpräferenz der Weibchen mit dem Alter oder dem Zustand der Ovarienreife und ist damit vielleicht hormonell gesteuert?
- Verfolgen Männchen und Weibchen unterschiedliche Strategien?

- Sind Stammhabitate, Nebenhabitate und Latenzhabitate für *A. subarctica* meist nur unterschiedliche Nutzungsformen in verschiedenen Sukzessionsstufen eines Biotops?
- Können Libellen durch die Nutzung von Latenzhabitaten noch Habitate für die Reproduktion nutzen, an denen die Imagines (z.B. aus klimatischen Gründen) nicht mehr fliegen können?

Literatur

- ALLENDORF, F. W. (1983): Isolation, gene flow, and genetic differentiation among populations. - In: Schonewald-Cox, C. M., Chambers, S. M., McBryde B. und Thomas, L. (Hrsg.): Genetics and conservation. A reference for managing wild animal and plant populations. London, Amsterdam, Don Mills, Ontario, Sydney, Tokyo: Benjamin/Cummings publishing: 51 - 65
- BANKS, M. J. und THOMPSON, D. J. (1985a): Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Anim. Behav.* 33 (4): 1175 - 1183
- BANKS, M. J. und THOMPSON, D. J. (1985b): Emergence, longevity and breeding area fidelity in *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 14 (4): 279 - 286
- BROWN, M. und KODRIC-BROWN (1977): Turnover rates in insular biogeography: effect immigration on extinction. *Ecology* 58: 445 - 449
- DIAMOND, J. M. (1984): "Normal" extinctions of isolated populations. In: Nitecki, M. H. (Hrsg.): Extinctions. University of Chicago: 191 - 246
- HANSKI, I. (1982): Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210 - 221
- HOVESTADT, T., ROESER, J. und MÜHLENBERG, M. (1992): Flächenbedarf von Tierpopulationen. *Ber. ökolog. Forschung* 1: 277 S.
- JANDA, V. (1910): 7. Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Odonaten. *Zool. Anz.* 35: 602 - 608
- KAISER, H. (1970): *Verhalten und Ökologie der Libelle Aeschna cyanea*. Diss. Univ. Freiburg. 166 S.
- LÖSING, U. (1988): *Auswertung faunistisch-ökologischer Bestandsaufnahmen im NSG 'Achmer Grasmoor' und der geplanten Erweiterungsfläche im Hinblick auf Pflege und Entwicklung*. Dipl.-Arbeit Univ. GH Höxter, 167 S.
- MÜLLER, H. J. (1984): *Ökologie*. Fischer-Verlag (UTB), Stuttgart.
- PARR, M. J. (1973a): Ecological studies of *Ischnura elegans* (VANDER LINDEN) (Zygoptera Coenagrionidae). I. Age groups, emergence patterns and numbers. *Odonatologica* 2 (3): 139 - 157.
- PARR, M. J. (1973b): Ecological studies of *Ischnura elegans* (VANDER LINDEN) (Zygoptera Coenagrionidae). I. Survivorship, local movements and dispersal. *Odonatologica* 2 (3): 159 - 174.

- PARR, M. J. und PARR, M. (1972): Survival rates, population density and predation in the damselfly *Ischnura elegans* (VANDER LINDEN) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 1 (3): 137 - 141
- PARR, M. J. und PARR, M. (1979): Some observations on *Ceriagrion tenelleum* (DE VILLERS) in southern England (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 8 (3): 171 - 194
- PLACHTER, H. (1992a): Der Beitrag von Arten- und Biotopschutzprogrammen zu einem zeitgemäßen Naturschutz. *Schriftenreihe Bayer. Landesamt für Umweltschutz* 100: 15 - 22
- PLACHTER, H. (1992b): *Naturschutzkonforme Landschaftsentwicklung zwischen Bestandsicherung und Dynamik*. Tagungsbericht "Landschaftspflege - Quo vadis?" der Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Karlsruhe: 143 - 197
- SCHMIDT, E. (1964a): Markierungsergebnisse bei der Hochmoorlibelle *Aeshna subarctica* WALKER (Odonata). *Faun. Mitt. Nordd.* 2 (7/8): 184 - 186
- SCHMIDT, E. (1964b): Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen (Odonata). *Z. wiss. Zool.* 169 (3/4): 313 - 386
- SCHUMANN, H. (1959): Beobachtungen an gekennzeichneten Libellen (Odonata). *Ber. Naturhist. Ges.* 104: 105 - 110
- SCHUMANN, H. (1961): Neue Beobachtungen an gekennzeichneten Libellen (Odonata). *Naturhist. Ges.* 105: 39 - 62 + 2 Tab.
- STERNBERG, K. (1982): Libellenfauna (Odonata) in Hochmooren des Südschwarzwaldes. *Telma* 12: 99 - 112
- STERNBERG, K. (1983): Kurzer Bericht zur Situation der Libellen in Mooren des Südschwarzwaldes. *Libellula* 2 (1/2): 71 - 76
- STERNBERG, K. (1985): *Zur Biologie und Ökologie von sechs Hochmoorlibellenarten in Hochmooren des Südlichen Hochschwarzwaldes*. Dipl.-Arbeit Univ. Freiburg. 165 S.
- STERNBERG, K. (1989): Ergebnisse quantitativer Exuvienaufsammlungen in einigen Mooren des südlichen Schwarzwaldes, Bundesrepublik Deutschland: eine vorläufige Bewertung (Odonata). *Opusc. zool. flumin.* 34: 21 - 26
- STERNBERG, K. (1990): *Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung*. Diss. Univ. Freiburg, 431 S.
- STERNBERG, K. (1995): Populationsökologische Untersuchungen an einer Metapopulation der Hochmoor-Mosaikjungfer (*Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov, 1922) im Schwarzwald (Odonata, Aeshnidae). *Z. Ökologie u. Naturschutz* (im Druck)
- VAN NOORDWIJK, M. (1978): A mark-recapture study of coexisting zygopteran populations. *Odonatologica* 7 (4): 353 - 374

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Libellula](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Sternberg Klaus

Artikel/Article: [Regulierung und Stabilisierung von Metapopulationen bei Libellen, am Beispiel von *Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov im Schwarzwald \(Anisoptera: Aeshnidae 1-39\)](#)