©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Libellula 19 (3/4): 117-142 2000

Emergenzstudien an *Somatochlora alpestris* in den Zentralalpen (Odonata: Corduliidae)

Peter Knaus

eingegangen: 23. Mai 2000

Summary

Studies on the emergence of Somatochlora alpestris in the Central Alps (Odonata: Corduliidae) – S. alpestris was analysed in regard to its emergence period and emergence ecology. The study was carried out in 1997 and 1998 at »Bärenseewen«, a subalpine plateau with several ponds at 2000 m a.s.l. in the Prättigau valley (Grisons, Switzerland). The emergence lasted about 3.5 hours and the behavioural pattern of *S. alpestris* was similar to that of other corduliids. Emergence took place mainly within a strip of 1 m on either side of the water line and at a median height of 9.0 cm above ground. In total 674 exuviae at 16 ponds were collected during the emergence period in 1998. The density per pond ranged from 0.03 to 5.51 emerging adults per m^2. The mortality during emergence was 7.1 %. As a typical spring species *S. alpestris* has a synchronised emergence with an EM_{50} of 5.5 days. The emergence period in 1998 lasted 37 days, beginning on 19 June. With 44.0 % males the sex ratio was significantly different from 1 : 1, and males emerged earlier than females. The results are discussed in respect to habitat preference and adaptation strategies and are compared with those of other corduliids.

Zusammenfassung

S. alpestris wurde 1997 und 1998 an den subalpin gelegenen »Bärenseewen« im Prättigau (Graubünden, Schweiz) im Hinblick auf ihre Emergenzperiode und -ökologie untersucht. Der Schlupfvorgang dauerte im Mittel 3,5 Stunden und verlief nach dem üblichen Corduliiden-Muster. Die Exuvien fanden sich vor allem auf einem 2 m breiten Streifen, durch dessen Mitte die Wasserlinie lief, und in einer mittleren Höhe von 9,0 cm über dem Grund. Während der Emergenzperiode 1998 wurden insgesamt 674 Exuvien an 16 Gewässern gesammelt. Die Dichte pro Weiher schwankte zwischen 0,03 und 5,51 Exuvien pro m^2. Die Mortalität während der Emergenz betrug 7,1 %. Als

Peter Knaus, Zoologisches Institut der Universität Zürich, Winterthurerstraße 190, CH-8057 Zürich (aktuelle Adresse: Schweizerische Vogelwarte, CH-6204 Sempach)
E-mail: peter.knaus@vogelwarte.ch

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

typische Frühlingsart weist *S. alpestris* einen synchronisierten Schlupf auf (EM_{50}-Wert = 5,5 Tage), bei einer gesamten Emergenzperiode von 37 Tagen mit Beginn am 19. Juni 1998. Das Geschlechterverhältnis unterschied sich mit einem Männchenanteil von 44,0 % signifikant von 1 : 1, und die Männchen schlüpften früher als die Weibchen. Die Ergebnisse werden im Hinblick auf Habitatnutzung und Anpassungsstrategien diskutiert und mit anderen Corduliiden verglichen.

Einleitung

Mit der Emergenz wird die Larvalentwicklung der Odonaten abgeschlossen und die Imaginalphase eingeleitet. Dabei handelt es sich um eine kurze, aber bedeutende Phase mit erhöhtem Mortalitätsrisiko. In manchen Fällen gelingt die Häutung nicht oder die schlüpfenden Imagines werden von Prädatoren erbeutet. Um die Mortalität bei der Emergenz zu minimieren, haben die Libellen verschiedene Anpassungsstrategien entwickelt, z.B. bezüglich Wahl des Emergenzsubstrates, saisonalem und diurnalem Zeitpunkt sowie Dauer der Schlupfperiode (CORBET 1962, 1999, SUHLING & MÜLLER 1996).

Werden die Exuvien an Entwicklungsgewässern systematisch gesammelt, läßt sich die Populationsgröße ermitteln. Damit können auch Aussagen zum Geschlechterverhältnis, zu den Mortalitätsursachen, zur Phänologie und zur Wahl des Schlupfortes gemacht werden. Mit langjährigen Untersuchungen ist es zudem möglich, die Populationsdynamik zu erfassen (z.B. LUTZ & MCMAHAN 1973, UBUKATA 1981, STERNBERG 1990, WILDERMUTH 1994).

Bisherige quantitative Untersuchungen zur Emergenzökologie konzentrierten sich bei den Anisopteren auf einige Gomphiden-, Libelluliden- und Aeshnidenarten, die Corduliiden blieben hingegen wenig erforscht. Die vorliegende Arbeit, die 1997 und 1998 im Prättigau in den Schweizer Alpen durchgeführt wurde, setzte sich zum Ziel, die Emergenz von *Somatochlora alpestris* verhaltensökologisch zu untersuchen. Bis anhin wurde hauptsächlich ihre Habitatökologie studiert (z.B. WILDERMUTH & KNAPP 1996, WILDERMUTH 1999), insbesondere in den Hochlagen der europäischen Mittelgebirge (z.B. STERNBERG 1985, 1990, 1995, ELLWANGER 1996). Biologie und Lebensweise der Art unter den rauhen klimatischen Verhältnissen der Alpen sind indes nur lückenhaft bekannt.

Im Einzelnen stellten sich folgende Fragen: (1.) Wie verläuft der Schlupf und wie lange dauern die einzelnen Emergenzphasen? (2.) Wo schlüpfen die Imagines? (3.) Wie groß ist die Emergenzpopulation insgesamt bzw. an den

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

einzelnen Gewässern? (4.) Wie hoch ist die Verlustrate beim Schlupf? (5.) Wie verläuft die Emergenzperiode? (6.) Unterscheiden sich die Geschlechter in der Emergenzphänologie?

Untersuchungsgebiet und Methoden

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich bei den »Bärenseewen« im Prättigau (46°57' N, 9°46' E), etwa 21,5 km nordöstlich von Chur (Kanton Graubünden, Schweiz). Es erstreckt sich in der oberen subalpinen Stufe auf Höhen zwischen 1968 und 2043 m ü.NN (Abb. 1). Klimatisch gehören die Bärenseewen zur »mittleren Alpgrünlandstufe« (SCHREIBER 1977): Die ungefähre Jahresmitteltemperatur liegt bei 1,0–2,0 °C, die Durchschnittstemperatur im Sommerhalbjahr bei 5,0–6,0 °C. Die Vegetationsperiode dauert 80 bis 100 Tage (SCHWEIZERISCHE METEOROLOGISCHE ANSTALT 1982). Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass sich die Gewässer im Hochsommer tagsüber an der Oberfläche stark erwärmen (vgl. STERNBERG 1993).

Bei den Bärenseewen wurden 26 Libellengewässer gefunden, die sich bezüglich Ausdehnung, Ufervegetation und Libellenfauna z.T. erheblich voneinander unterschieden. Es waren meist seichte Weiher mit leicht vertorftem Untergrund und verschieden fortgeschrittener Sukzession. Die Verlandungs- und Ufervegetation bestand aus *Juncus filiformis*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex echinata*, *C. canescens*, *C. nigra*, *C. rostrata*, *Viola palustris* und Laubmoosen (oftmals *Sphagnum* spp.) sowie *Callitriche palustris* und *Sparganium angustifolium*. Pflanzensoziologisch läßt sich die Vegetation dem Caricetum nigrae zuordnen (DELARZE et al. 1999). Die Gewässer erstreckten sich auf einer Fläche von weniger als 1 bis ca. 450 m^2 bei einer mittleren Tiefe von 5–100 cm. Die Larvenhabitate von *Somatochlora alpestris* zeichneten sich durch saures, elektrolytarmes und sehr weiches Wasser aus: pH-Wert 5,5–6,3, Carbonathärte 0–0,5 °dH und elektrische Leitfähigkeit 6–9 µS/cm (H. WILDERMUTH in litt.).

Methoden

Der Schlupfvorgang wurde hauptsächlich am 9. und 10. Juli 1997 beobachtet. Ausgewählt wurde hierfür der Weiher Nr. 10. Dieser ist dank seiner geringen Fläche von 11 x 4 m^2 und der zu diesem Zeitpunkt noch niedrigen Ufervegetation übersichtlich genug, um auch umherkriechende Larven zu entdecken. Während des Schlupfes maß ich die Dauer der einzelnen Emergenz-

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

phasen (nach CORBET 1962) mit einer Stoppuhr. Zudem wurde das Verhalten der Larven protokolliert und fotografisch dokumentiert.

Zur Bestimmung der Emergenzsumme pro Weiher und des Schlupfverlaufes suchte ich die Gewässer vom 1. Juni bis 30. August 1998 an insgesamt 40 Tagen ab. Hierzu wurden möglichst alle Anisopteren-Exuvien systematisch gesammelt. Die Suche konzentrierte sich hauptsächlich auf jene Weiher, bei denen ich regelmäßig Exuvien finden konnte; sie wurden – wenn möglich – täglich zwischen dem späten Vormittag und frühen Abend aufgesucht. Die anderen Gewässer kontrollierte ich in der Hauptemergenzzeit mindestens alle zwei bis drei Tage. Es wurde darauf geachtet, die Larvenhäute an sämtlichen Weihern vor dem Einsetzen starker Regenfälle zu sammeln. Eine Sammeltour dauerte je nach Exuvienzahlen zwischen drei und neun Stunden. Dabei wurde eine mindestens 1–2 m breite Umgebungszone und die emerse Ufervegetation jedes Gewässers gründlich abgesucht. Larvenhäute, die an Pflanzen über der freien Wasserfläche hingen, wurden mit einem 2 m langen, mit Wasser benetzten Holzstab abgelesen.

Bei *S. alpestris* wurden bei jeder Exuvie folgende Daten aufgenommen: Geschlecht, Distanz zur Uferlinie, Emergenzhöhe bis zum Abdomenende und Winkel zwischen Exuvienunterseite und Boden (nach UBUKATA 1973). Bei Exuvien, die wasserseitig schlüpften, wurde die Distanz zur Uferlinie mit einem negativen Vorzeichen versehen. Für die Emergenzhöhe und den Schlupfwinkel berücksichtigte ich nur solche Larvenhäute, bei denen klar erkennbar war, dass sie sich in der ursprünglichen Position befanden. Aus der Gesamtemergenzsumme ließ sich der EM_{50}-Wert nach TAKETO (1960) berechnen. Von anderen Anisopteren notierte ich einzig die Weihertotale. Dank den überall zugänglichen, meist scharf begrenzten Weihern und der noch niedrigen Umgebungsvegetation wurde vermutlich nur ein kleiner Teil der Exuvien übersehen.

Statistische Auswertung

Die statistische Analyse der Untersuchungsergebnisse basiert auf nichtparametrischen Testverfahren (Chi^2- und Kolmogorov-Smirnov-Test). Alle statistischen Tests wurden mit »SPSS for Macintosh« Version 6.1.1 (SPSS, Inc.) zweiseitig durchgeführt; die Signifikanzschwelle lag bei $p = 0{,}05$.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

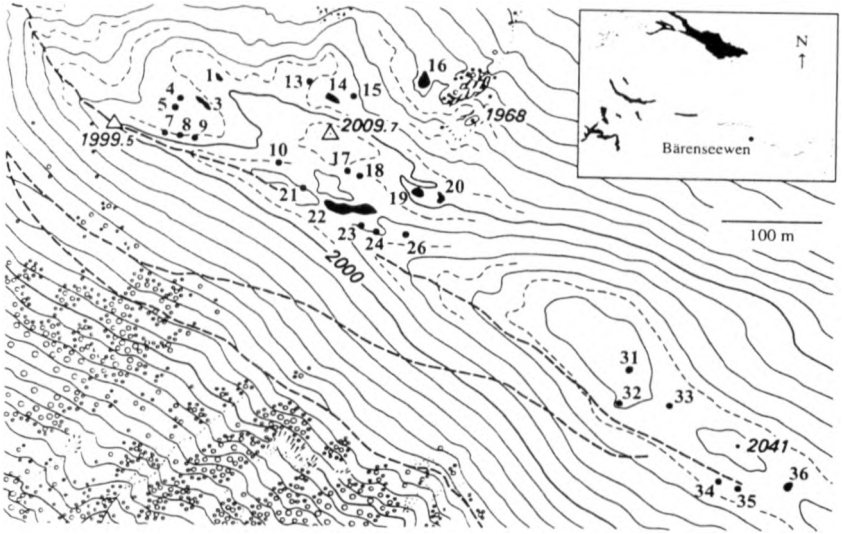

Abb. 1: Untersuchungsgebiet »Bärenseewen« (Prättigau, Schweiz) mit Situation der 26 verschiedenen Libellengewässer (Nr. 1–36); die Größe der Weiher ist nur teilweise maßstabsgetreu dargestellt. Reproduziert mit Bewilligung des Meliorations- und Vermessungsamtes Graubünden vom 26. September 2000. – Fig. 1: Study site »Bärenseewen«, situated on a subalpine plateau above the tree line in the Prättigau valley (Grisons, Switzerland), and location of the 26 different ponds with dragonfly records (no. 1–36); the size of some ponds is shown on a smaller scale.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Ergebnisse

Schlupfverhalten und Dauer der Emergenzphasen

Insgesamt schlüpfte *Somatochlora alpestris* während des ganzen Tages von ca. 5:40 bis 17:40 Uhr Solarzeit (7:00 bis 19:00 Uhr MESZ). Die ersten Larven begannen mit der Emergenz somit etwa 90 min nach Sonnenaufgang. In den Morgen- und frühen Mittagsstunden war die Emergenzintensität stärker. Regnete es im Verlauf der ersten Tageshälfte, begann die Emergenz auch noch am Nachmittag oder frühen Abend. Ausnahmsweise wurden sogar bei Nieselregen oder Nebel schlüpfende Tiere beobachtet, bei Temperaturen von mindestens 8 °C.

Der gesamte Schlupfvorgang dauerte im Mittel 3,5 Stunden (Tab. 1). Dabei kam es aber zu großen individuellen Unterschieden. Zudem war die Emergenzdauer von den Witterungsbedingungen und der Tageszeit abhängig. Letzteres zeigte sich besonders bei spät nachmittags schlüpfenden Individuen, die wohl erst am nächsten Morgen zum Jungfernflug starteten.

Die Emergenz von *S. alpestris* erfolgte nach typischer Art der Großlibellen, allerdings mit einigen Besonderheiten.

Phase 1: Zu Beginn suchten die Larven in der seichten Ufervegetation nach einem geeigneten Emergenzsubstrat. Dabei wurden die Pflanzenteile mit den Vorderbeinen abgetastet, häufig kletterten die Larven auch hoch. Wenn es sich um kein geeignetes Substrat handelte, kehrten die Larven schon in einer Höhe von 15 mm um oder ließen sich zu Boden fallen. Dazwischen wurden regelmäßig Ruhepausen von 2–5 min eingelegt. Oft wurden auch weite Strecken (maximal 10 m) an Land zurücklegt. Schließlich kletterten sie 20–30 min nach Verlassen des Wassers am geeignetsten Substrat hoch. Bereits vor dem Erreichen der endgültigen Höhe setzten weit nach lateral und dorsal ausholende Kreisbewegungen mit den Hinterbeinen ein. Diese Bewegungen wurde von den Hinterbeinen alternierend ausgeführt, wobei das Abdomen in der ganzen Zeit unbeweglich blieb. Zuletzt wurden mehrere, meist nahe zusammenstehende Stengel und Halme kreuzweise mit allen Beinen umklammert. Danach setzte eine 10–15 min lange Ruhephase ein.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Tab. 1: Dauer der Emergenzstadien von *Somatochlora alpestris* an den Bärenseewen 1997 in Minuten. Zur Definition der einzelnen Phasen vgl. Text. – Tab. 1: Duration of emergence at Bärenseewen 1997 in minutes, given by median and extreme values of the four emerging stages according to CORBET (1962): (1.) dragonfly completely out of water, but cuticle not yet split, (2.) cuticle of thorax split, (3.) abdomen withdrawn from exuvia and (4.) wings completely expanded, spread and flightworthy.

	Median	Extremwerte	n
Phase 1	58:12	50:42 – 65:42	2
Phase 2	32:24	28:02 – 47:00	4
Phase 3	109:51	89:24 – 143:30	4
Phase 4	6:38	1:26 – 13:30	4

Phase 2: Plötzlich spreizten sich die Flügelpaare etwas auseinander und ein kleiner Riss in der dorsalen Thoraxcuticula wurde sichtbar. Schubweise kamen nun langsam der Thorax und der grünlich gefärbte Kopf heraus, der nach etwa 4–5 min ganz frei war. Durch weitere rhythmische Bewegungen waren nach 8–9 min die Vorderbeine zu erkennen. Nach 12–14 min waren Abdomenbasis, Haupttracheenstämme sowie mittlere und hintere Beinpaare ebenfalls ganz herausgezogen und die Imago verharrte im etwa 15–17 min langen Ruhestadium.

Phase 3: Aus diesem Ruhestadium richtete sich die Libelle auf, ergriff mit den Beinen die Larvenhaut und zog den Rest des Abdomens rasch heraus. Die Flügel wurden jetzt während 9–15 min allmählich entfaltet, und das Abdomen wurde ebenfalls gestreckt. Dieser Vorgang dauerte bisweilen gegen 50 min. Danach war das Tier schon beinahe ausgefärbt und der typische grüne Metallglanz gut zu erkennen.

Phase 4: Einige Imagines öffneten die Flügel zuerst nur langsam, andere ruckartig. Nach 1 min setzte das Flügelzittern ein, das immer wieder unterbrochen wurde. 1–4 min später lösten sich die Tiere plötzlich mit einem deutlichen Fluggeräusch vom Emergenzsubstrat. Sie flogen zuerst langsam in etwa 2 m Höhe vom Weiher weg. Schließlich stiegen sie fast geradlinig fliegend hoch. Mehrmals konnte ich den Jungfernflug auch mit dem Fernglas verfolgen. Dabei entfernten sich die Libellen mehrere 100 m vom Gewässer (z.T. über 500 m), bis ich sie aus den Augen verlor. Im späteren

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Verlauf der Emergenzperiode kam es in dieser Phase vereinzelt zu Interaktionen mit territorialen Männchen, indem frisch geschlüpfte Imagines während des Jungfernfluges von *Leucorrhinia dubia* (n = 4) und *S. alpestris* (n = 1) für Paarungsversuche angeflogen wurden. Dadurch wurden sie in zwei Fällen auf die Wasseroberfläche geschleudert.

Emergenzsubstrate und Schlupforte

Mehrheitlich wurden senkrecht stehende oder schwach geneigte Vegetationsteile wie Stengel, Blätter und Blütenstände von *Carex* spp., *Juncus filiformis* und *Eriophorum scheuchzeri* benutzt, vorzugsweise in dichteren Beständen. Vereinzelt schlüpften Tiere auch an *Plantago alpina* (n = 7) und *Crocus albiflorus* (n = 2) sowie an Exuvien der eigenen Art (n = 4) und jenen von *Leucorrhinia dubia* (n = 2).

90,1 % aller Exuvien fanden sich auf einem 2 m breiten Streifen, durch dessen Mitte die Wasserlinie lief (Mittelwert = 8 cm, n = 615; Abb. 2). Extremwerte betrafen Larvenhäute in Distanzen von –305 cm (wasserseitig) und 350 cm (landseitig) zur Uferlinie. Die Weibchen kamen signifikant häufiger über trockenem Boden zum Schlupf (55,7 %) als über der Wasserfläche (44,3 %; Chi^2-Test: n = 336, Chi^2 = 4,074, $p < 0,05$). Bei den Männchen ergab sich kein Trend (48,0 % landseitig, 52,0 % wasserseitig; Chi^2-Test: n = 248, Chi^2 = 0,327, $p > 0,50$ n.s.). Die Schlupfhöhe betrug 2,5–22,0 cm über dem Grund (Median = 9,0 cm, n = 516). Der Großteil aller Larvenhäute (88,4 %) war in der oberen Hälfte der Emergenzsubstrate zu finden. Sie wiesen meist einen Winkel von 90–120° zwischen der Exuvienunterseite und dem Boden auf (Median = 100°, n = 557). Die Extremwerte von 70° (n = 2) und 180° (n = 3) wurden einzig bei Larven an geknickten Stengeln oder abstehenden Blättern erreicht; hierbei mißglückte die Emergenz in zwei Fällen.

Emergenzsummen und Abundanz an den einzelnen Gewässern

Die Entwicklung mindestens einer Libellenart ließ sich bei den Bärenseewen in 22 Weihern nachweisen. *S. alpestris* entwickelte sich 1998 in 16 Gewässern erfolgreich; zusätzlich fand ich 1997 an einem weiteren Tümpel (Nr. 26) eine Exuvie. Demnach waren diese Art und *Aeshna juncea* die am weitesten verbreiteten Großlibellen an den Bärenseewen. Die anderen Odonaten konzentrierten sich auf wenige Gewässer (Tab. 2).

1998 kamen im Verlauf der 40 Sammeltage insgesamt 3 160 identifizierte Anisopteren-Exuvien zusammen. Darunter waren 674 Larvenhäute von *S.*

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

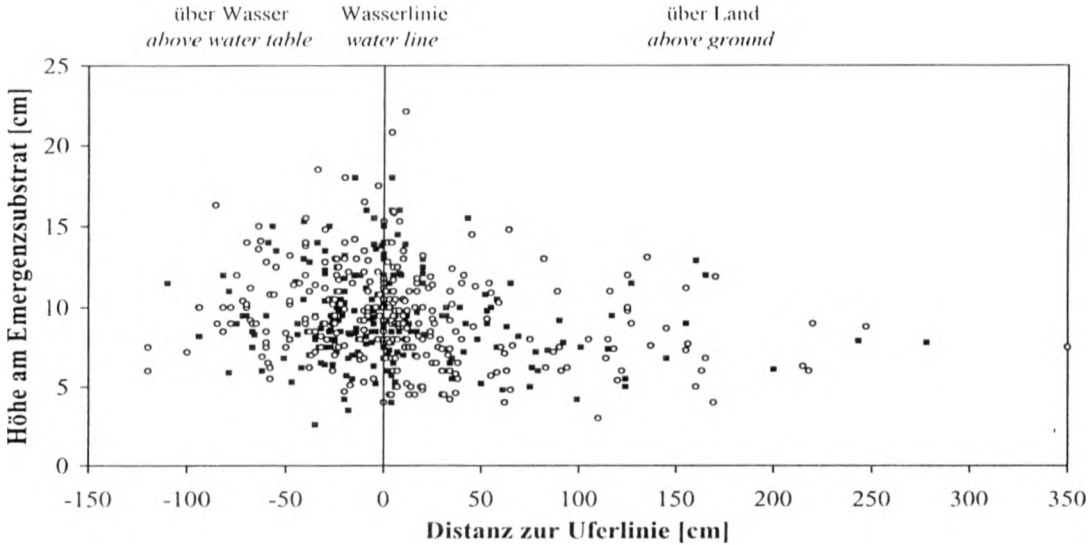

Abb. 2: Lage der Exuvien von *Somatochlora alpestris* bezüglich Distanz zur Wasserlinie und Höhe am Emergenzsubstrat. Zusammenfassung der Daten verschiedener Gewässer an den Bärenseewen 1998. Männchen: Quadrate, n = 215; Weibchen: Kreise, n = 299. – Fig. 2: Emergence sites of males (squares, n = 215) and females (circles, n = 299) at Bärenseewen 1998, based on horizontal distance from water line and height above ground.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Tab. 2: Anzahl Entwicklungsgewässer, Emergenzsumme sowie relative Häufigkeit (in %) aller Anisopteren an den Bärenseewen 1998. – Tab. 2: Number of ponds with exuviae records, total of emerging population and relative frequency (in %) of all Anisoptera species at Bärenseewen 1998.

	Entwicklungs-gewässer	Emergenz summe	relative Häufigkeit
Aeshna caerulea	3	107	3,4
A. juncea	16	557	17,6
Somatochlora arctica	1	1	<0,1
S. alpestris	16	674	21,3
Sympetrum danae	1	11	0,3
Leucorrhinia dubia	8	1810	57,3

alpestris (21,3 %). Im Vergleich mit anderen Anisopteren war die Art nach *Leucorrhinia dubia* bezüglich Emergenzsumme die zweithäufigste Libelle im Untersuchungsgebiet (Tab. 2).

Bezüglich Emergenzsummen von *S. alpestris* unterschieden sich die einzelnen Gewässer deutlich. Der Großteil der Imaginalpopulation stammte von wenigen Weihern: Allein 50,9 % aller Larvenhäute wurden an Nr. 22 und Nr. 20 gesammelt (Tab. 3). Mehr als 50 Exuvien fand ich außerdem nur noch an den Gewässern Nr. 33, 34 und 23.

Aus den Emergenzsummen ließ sich für jeden Weiher die Dichte berechnen. An den nur 7 resp. 16 m^2 großen Alpgewässern Nr. 33 und 15 wurden mit 5,51 bzw. 2,79 Exuvien/m^2 die höchsten Schlupfdichten erreicht (Tab. 3). Für Nr. 20, 23 und 34 wurden entsprechende Werte zwischen 1,42 und 1,06 ermittelt. Am größten Weiher (Nr. 22) mit den meisten Larvenhäuten fanden sich hingegen nur 0,49 Exuvien/m^2.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Mortalität beim Schlupf

Die Verlustrate in der Schlupfsaison 1998 betrug 7,1 % (n = 48). Das Geschlechterverhältnis bei den verunglückten Tieren entsprach etwa jenem in der Gesamtpopulation. Es wurden folgende Mortalitätsursachen festgestellt (Abb. 3): Flügeldeformation (52,1 %), Unvermögen, sich aus der Exuvie zu befreien (33,3 %), Prädation durch Spinnen, Ameisen und vermutlich Vögel (10,4 %) sowie Deformation des Abdomens (4,2 %). Prädation durch Vögel konnte nicht sicher nachgewiesen werden. Einmal fand ich zwei abgetrennte Flügelpaare in der Ufervegetation, was auf eine Erbeutung durch Bergpieper (*Anthus spinoletta*) oder Ringdrossel (*Turdus torquatus*) schließen läßt. Zusätzlich wurde bei 3,6 % aller Exuvien (n = 24) das Fehlen mindestens eines Beingliedes bemerkt.

Saisonaler Emergenzverlauf

Die Emergenzperiode begann nach einer Schlechtwetterperiode am 19. Juni und dauerte bis zum 23. Juli 1998. Der EM_{50}-Wert betrug 5,5 Tage, der Schlupfmedian wurde am 24. Juni 1998 erreicht. Dementsprechend zeigte die Emergenzkurve von *S. alpestris* anfangs einen steilen Anstieg. Der große Unterschied zwischen dem EM_{50}-Index und der gesamten Schlupfdauer von 37 Tagen wurde durch eine lang gezogene Phase verursacht, in der noch einzelne Nachzügler schlüpften. Deren Anteil an der Gesamtpopulation machte indes weniger als 2 % aus.

Der mittlere Emergenzbeginn an den Weihern war der 23. Juni 1998, die maximale Zeitspanne zwischen dem Schlupfbeginn sämtlicher Gewässer betrug zwölf Tage. Diese Differenzen waren unter anderem auch durch die Suchintensität bedingt, da Weiher mit geringen Emergenzsummen nicht täglich besucht wurden.

Am größten Gewässer (Nr. 22) ergaben sich kleinräumige Unterschiede im Schlupfbeginn: Am SE-Ufer verzögerte sich die Schneeschmelze und später die Vegetationsentwicklung um ein bis zwei Wochen. Dadurch fand ich am stärker erwärmten NW-Ufer die ersten Exuvien. Erst im Verlauf der nächsten zehn Tage verlagerte sich das Geschehen zunehmend auf die SE-Seite, wo bei gleich bleibendem Suchaufwand auch die letzten Larvenhäute gefunden wurden.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Tab. 3: Übersicht über Weihergröße (in m^2) sowie Emergenzsumme, Männchenanteil (in %) und Dichte (in Exuvien/m^2) von *Somatochlora alpestris* an den verschiedenen Gewässern der Bärenseewen 1998. – Tab. 3: Size of ponds (in m^2) and emerging population, male ratio (in %) and density (in exuviae per m^2) of *S. alpestris* on different ponds at Bärenseewen 1998.

Weiher -Nr. *pond*	Größe *size*	Emergenzsumme *emerging population*				Männchen -anteil *male ratio*	Dichte *density*
		Gesamt *total*	Männchen *males*	Weibchen *females*	unbestimmt *unknown*		
4	37	1	1	0	0	100	0,03
9	18	6	4	2	0	66,7	0,33
10	38	22	8	14	0	36,4	0,59
13	3	1	1	0	0	100	0,32
14	65	25	8	17	0	32,0	0,38
15	7	19	7	12	0	36,8	2,79
16	153	8	5	3	0	62,5	0,05
18	38	12	8	4	0	66,7	0,31
19	102	5	1	4	0	20,0	0,05
20	85	121	58	61	2	48,7	1,42
22	450	222	89	122	11	42,2	0,49
23	43	52	22	30	0	42,3	1,22
24	24	5	0	5	0	0	0,21
31	50	25	11	12	2	47,8	0,50
33	16	87	41	40	6	50,6	5,51
34	59	63	23	40	0	36,5	1,06

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

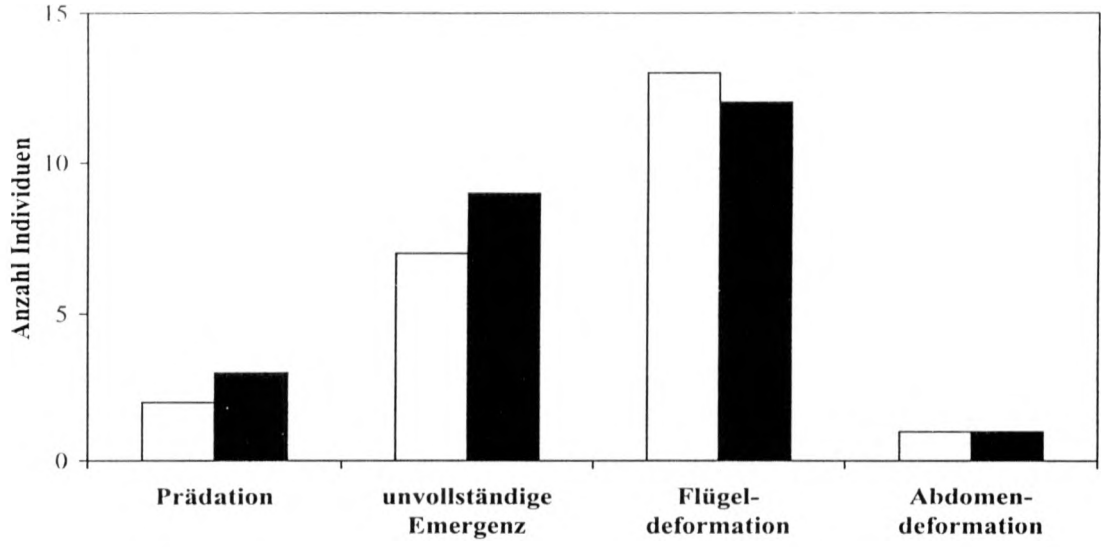

Abb. 3: Verteilung der Schlupfunfälle von *Somatochlora alpestris* an den Bärenseewen 1998. Männchen: grau, n = 23; Weibchen: schwarz, n = 25. – Fig. 3: Mortality during emergence period of males (grey, n = 23) and females (black, n = 25) at Bärenseewen 1998. The causes of death are: predation by spiders, ants and probably birds, failure to moult, deformation of wings and deformation of abdomen, respectively.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Geschlechterverhältnis beim Schlupf

Bei den gesammelten Exuvien bestimmte ich insgesamt 287 Männchen und 366 Weibchen; bei 21 Larvenhäuten (3,1 %) gelang keine Geschlechtsbestimmung. Der Männchenanteil betrug somit 44,0 %. Dieses Geschlechterverhältnis war signifikant von 1 : 1 verschieden (Chi^2-Test: n = 653, Chi^2 = 9,317, $p < 0,01$). Allerdings zeigten sich zwischen den einzelnen Weihern erhebliche Differenzen (Tab. 3).

Der Vergleich der kumulativen Emergenzkurven beider Geschlechter ergab Unterschiede im saisonalen Schlupfverlauf, indem Männchen signifikant früher als Weibchen schlüpften (Kolmogorov-Smirnov-Test: n = 25, Z = 3,441, $p < 0,001$; Abb. 4). Für beide Geschlechter war die Dauer der Schlupfperiode jedoch gleich lang. Abb. 5 verdeutlicht das absolute Geschlechterverhältnis und dessen saisonale Änderung im Verlauf der Emergenzphase. Bis zum fünften Tag überwogen die Männchen, danach war ein konstanter Weibchenüberschuss vorhanden.

Diskussion

Schlupfverhalten und Dauer der Emergenzphasen

An milden und trockenen Tagen erfolgte die Emergenz an den Bärenseewen größtenteils im Verlauf des Vormittags, mit Beginn am frühen Morgen. Damit verhält sich *Somatochlora alpestris* ähnlich wie andere Cordulii-den gemäßigter Zonen (z.B. LUTZ & MCMAHAN 1973, UBUKATA 1973, WILLEY 1974, VINCENT et al. 1987, GRAND 1997, WILDERMUTH 1998). Ungünstige Wetterperioden wurden meist gemieden. Dies haben auch die mehrjährigen Untersuchungen im Hochschwarzwald gezeigt, wo die hochgeklet-terten Larven wieder ins Wasser zurückkehren, wenn sie vor dem Häutungsbeginn von einem Wetterumsturz überrascht werden. Sie schlüpfen dann mindestens einen Tag später (STERNBERG 2000). Ähnliche Verhaltensweisen sind bei *Cordulia aenea*, *S. arctica* und *Epitheca bimaculata* gefunden worden (UBUKATA 1973, WILDERMUTH 1998, STERNBERG 1999, TROCKUR & STERNBERG 2000). Außerdem beobachtete ich bei *S. alpestris* – im Gegensatz zur ebenfalls subalpin verbreiteten *S. semicircularis* (WILLEY 1974) – mehrmals auch am frühen Abend schlüpfende Imagines, deren Jungfernflug größtenteils erst am nächsten Morgen stattfand (vgl. auch LUTZ & MCMAHAN 1973, STERNBERG 2000).

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

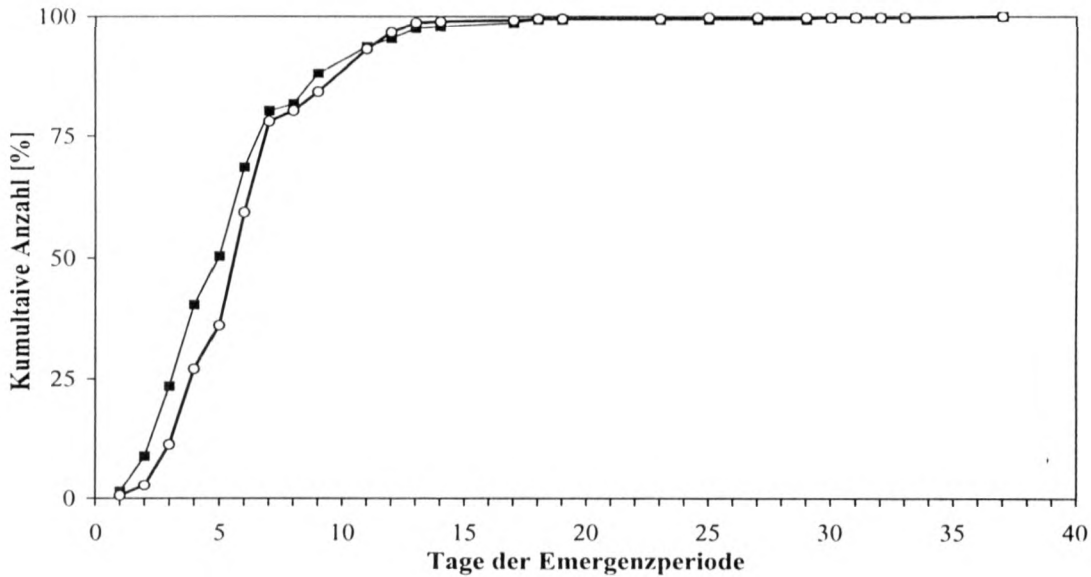

Abb. 4: Emergenzkurven der Männchen (Quadrate, n = 287) und Weibchen (Kreise, n = 366) von *Somatochlora alpestris* an den Bärenseewen vom 19. Juni bis 25. Juli 1998. – Fig. 4: Emergence curves of males (squares, n = 287) and females (circles, n = 366) at Bärenseewen from 19 June to 25 July 1998, based on data of daily collections of exuviae.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Die Emergenz dauerte bei *S. alpestris* durchschnittlich 3,5 Stunden. Damit läuft der Schlupf etwa in der gleichen Zeit ab wie bei den anderen Corduliiden (z.B. GRAND 1997, WILDERMUTH 1998, CORDERO RIVERA et al. 1999, TROCKUR & STERNBERG 2000). Tiefe Temperaturen oder starke Bewölkung verlängerten die Schlupfdauer jedoch deutlich (vgl. UBUKATA 1973, TROCKUR & STERNBERG 2000).

Das Emergenzverhalten ist dem generellen Ablauf anderer Anisopteren sehr ähnlich. Eine charakteristische Verhaltensweise von *S. alpestris* sind die weit ausholenden Kreisbewegungen mit den Hinterbeinen am Schlupfsubstrat. Von anderen Corduliiden ist dies ebenfalls beschrieben worden (BILEK 1961, GRAND 1997, WILDERMUTH 1998, K. STERNBERG in litt.) und bei *C. aenea* experimentell bestätigt (WILDERMUTH 2000). Solche »Prüfbewegungen« sind für Corduliiden typisch, die alle ein kurzes und gedrungenes Abdomen besitzen (WILDERMUTH 1998). Wenn der Schlupfort nach der Prüfung als geeignet erachtet wird, erfolgt die definitive Verankerung am Substrat, bei der meist mehrere Halme übers Kreuz gebündelt zusammengehalten werden. Dadurch wird ein Herunterrutschen an den dünnen, schwachen Pflanzenstengeln verhindert. Vermutlich können die Libellen mit diesen Bewegungen den benötigten Raum und die potentielle Gefahr von Hindernissen recht genau abschätzen. So hat K. STERNBERG (in litt.) mehrfach schlüpfende Imagines in dichten Horsten von *Eriophorum vaginatum* beobachtet, in denen die sich entfaltenden Flügel oftmals umgebende Halme berührten. Bei trockenem Wetter entwickelten sie sich indes stets korrekt.

Beim anschließenden Jungfernflug entfernen sich die Imagines mehrere 100 m vom Schlupfgewässer. Wo sie die etwa vier Wochen dauernde Reifungsperiode verbringen, konnte nicht geklärt werden. Im Schwarzwald, wo die Larvalbiotope meist von hohen Fichten (*Picea abies*) umgeben sind, fliegen die Tiere beim Jungfernflug zwischen den Wipfeln hindurch und verschwinden oder setzen sich in 10 - 30 m Höhe in die Baumkronen. Im weiteren Verlauf der Reifungsphase hat STERNBERG (2000) vereinzelt drei bis acht Tage alte Imagines bis 200 m vom Moor entfernt gefunden (vgl. auch ZIMMERMANN 1975). Wahrscheinlich wandern die Libellen in dieser Zeit weit umher und besiedeln umliegende Gebiete, was auch die geringe Wiederbeobachtungsrate (10,2 %) von 127 bei der Emergenz markierten Individuen erklären würde (KNAUS 1999; vgl. STERNBERG 1990). Zusätzlich zeigt sich mit systematischen Größenmessungen und Farbmarkierungen von Imagines, dass speziell kleinere und spät geschlüpfte Libellen eine erhöhte Mortalität in der Reifungsperiode aufweisen könnten (KNAUS 1999).

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

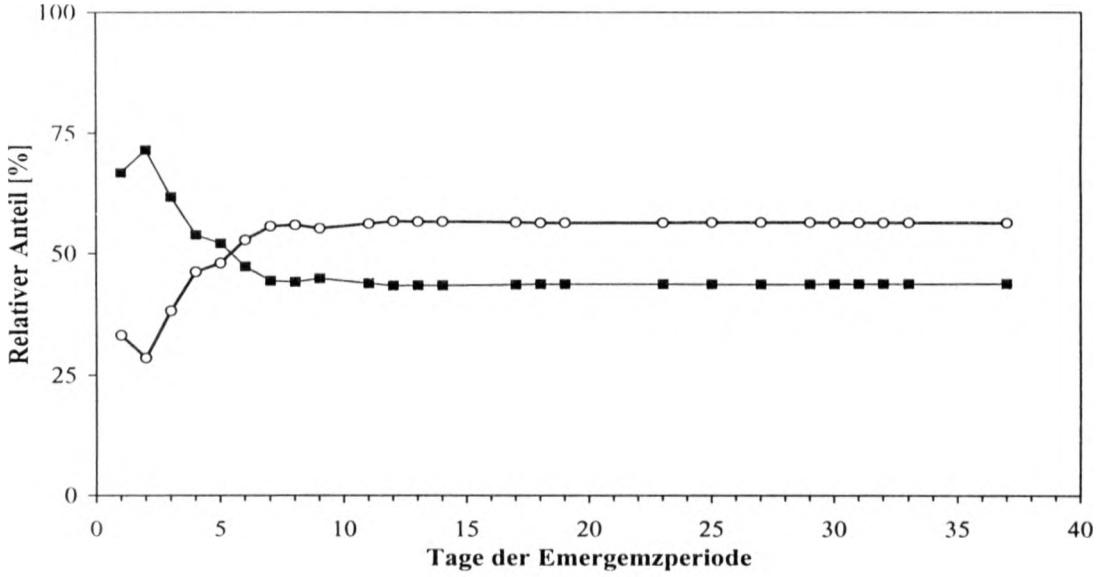

Abb. 5: Änderung des Männchen- (Quadrate, n = 287) und Weibchenanteils (Kreise, n = 366) der Bärenseewen-Population von *Somatochlora alpestris* im Verlauf der Schlupfperiode 1998. Hierfür wurde der relative Anteil von Männchen und Weibchen an der Summe der bis zu einem bestimmten Zeitpunkt geschlüpften Imagines gegen die Zeit aufgetragen. – Fig. 5: Protandry in *S. alpestris* shown by the changing sex ratio of males (squares, n = 287) to females (circles, n = 366) during emergence period 1998 at Bärenseewen.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Emergenzsubstrate und Schlupforte

In Bezug auf das Schlupfsubstrat verhält sich *S. alpestris* recht wählerisch. Die Larven bevorzugen für den Schlupf vertikale oder leicht überhängende Strukturen, ohne bestimmte Pflanzenarten vorzuziehen. Wichtig ist offenbar, dass ein gewisser Schutz und genügend Platz zum Entfalten der Imago vorhanden ist. Die Exuvien waren zu 90,1 % in einem 2 m breiten Band, durch dessen Mitte die Uferlinie lief, zu finden. Auf der Suche nach einem geeigneten Emergenzsubstrat krabbeln die Larven vielfach an mehreren Substraten hoch und können dabei größere Strecken zurücklegen, wie auch der Exuvienfund in einer Distanz von 3,5 m zum Ufer belegt. Andere Corduliiden weisen vergleichbare Werte auf; allerdings kann *Cordulia aenea* bis zu 30 m (KIAUTA 1965) und *Epitheca bimaculata* ausnahmsweise mehr als 100 m vom Gewässer wegwandern (WOLF 1998).

Im Untersuchungsgebiet waren die Schlupforte deutlich von denen von *Aeshna juncea* und *Leucorrhinia dubia* verschieden, die sich mehr über der Wasserfläche befanden. Eine solche Bevorzugung bestimmter Uferbereiche und -strukturen ist auch bei anderen Arten belegt (z.B. UBUKATA 1973, WILDERMUTH & KNAPP 1993, GRAND 1997, WILDERMUTH 1998). Hingegen schlüpften die Weibchen signifikant häufiger landseitig als über dem Wasser. Ob es sich hier tatsächlich um einen geschlechtsspezifischen Unterschied handelt, der in jedem Jahr auftritt, ist unklar. Bei der gut untersuchten *C. aenea* sind ähnliche Ergebnisse jedenfalls nicht gefunden worden (UBUKATA 1973, WILDERMUTH 1998).

Population an den Bärenseewen und Unterschiede der besiedelten Gewässer

1998 wurden an den Bärenseewen insgesamt 674 *S. alpestris*-Exuvien gesammelt. Obwohl es zu beträchtlichen jährlichen Emergenzschwankungen kommen kann (z.B. LUTZ & MCMAHAN 1973, UBUKATA 1981, VINCENT et al. 1987, STERNBERG 1990), handelt es sich hier um eine große Population. Bisher waren in den Alpen meist nur geringe Emergenzsummen bekannt (vgl. WILDERMUTH 1999).

Mit Entwicklungsnachweisen an 17 Weihern besiedelte *S. alpestris* nahezu alle möglichen Feuchtstandorte bei den Bärenseewen. Die weite Verbreitung im Untersuchungsgebiet bestätigt die Befunde, wonach *S. alpestris* im Alpenraum zu den eurytopen Arten gehört. Sie ist dort regelmäßig anzutreffen und in gut besuchten Gebieten entspricht die Funddichte ungefähr dem Habitatangebot (WILDERMUTH 1999). Bevorzugt werden hier – im Gegensatz zu den

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Mittelgebirgen (z.B. STERNBERG 1990, 2000, ELLWANGER 1996) – kleine bis mittelgroße, seichte Gewässer von der subalpinen bis zur unteren alpinen Stufe, die aus verschiedenen Pflanzengesellschaften (besonders Caricetum nigrae, Caricetum limosae und Caricetum rostratae) zusammengesetzt sind. Wichtig für eine erfolgreiche Entwicklung der Larven ist vor allem eine mindestens 5–10 cm dicke Sedimentschicht aus organischem Feinschlamm und totem Pflanzenmaterial (WILDERMUTH 1999). Zudem besitzt *S. alpestris* eine hohe Toleranz gegenüber verschiedenen chemischen und physikalischen Gewässerparametern und ist gut an klimatische Extreme angepaßt. So überstehen Eier wie Larven mehrmonatige Perioden von Trockenheit oder Frost (STERNBERG 1989, 1990, JOHANSSON & NILSSON 1991) und die Imagines einen vorübergehenden Wettersturz (LEHMANN 1985).

Insgesamt stammten 80,9 % der Exuvien von nur fünf Gewässern, die zumeist auch sehr hohe Dichten aufwiesen. Allerdings zeigte sich selbst unter diesen Bedingungen keine Abnahme der Exuvienlänge bzw. Körpergröße der adulten Libellen (KNAUS unveröff.), wie dies bei anderen Arten beobachtet wurde (z.B. *Epitheca cynosura*, vgl. CORBET 1999). Werden Emergenzsumme und Abundanz pro Gewässer gemeinsam in Betracht gezogen, sind die Weiher Nr. 20 und 33 besonders geeignet für die Larvalentwicklung von *S. alpestris*, in geringerem Ausmaß auch Nr. 22, 23 und 34. Diese weisen eine optimale Merkmalskombination bezüglich Lokalklima, Vegetations- und Gewässerstruktur auf (vgl. WILDERMUTH 1999). Womöglich werden diese klaren Verhältnisse durch die jährlichen Emergenzschwankungen etwas abgeschwächt. Trittschäden durch weidendes Großvieh, wie sie WILDERMUTH (1986) beschreibt, hatten 1998 zumindest während der Emergenzperiode von *S. alpestris* keinen erheblichen Einfluss, da das Vieh erst ab Mitte Juli ins Gebiet getrieben wurde.

Als larvale Konkurrenten (und z.T. auch Prädatoren) von *S. alpestris* treten neben größeren Artgenossen andere Anisopterenlarven auf, insbesondere *Aeshna juncea* als dominante Art. Ein Vergleich der Abundanzen von *S. alpestris* und *A. juncea* an den Bärenseewen ergab einen negativen Trend: *S. alpestris* wies an jenen Gewässern eine hohe Schlupfdichte auf, wo sich *A. juncea* nur spärlich entwickelte (KNAUS 1999). Somit könnten ähnliche Verhältnisse wie bei *Cordulia aenea* herrschen, bei der offenbar ein hohes Prädationsrisiko durch die größeren Aeshnidenlarven besteht (vgl. UBUKATA 1981, WILDERMUTH 1998, STERNBERG & SCHMIDT 2000a). Eine Klärung ist jedoch nur mit entsprechenden Laborexperimenten und weiteren Feldstudien möglich.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Mortalität beim Schlupf

Während der Emergenzphase 1998 wurde eine Verlustrate von 7,1 % festgestellt. Nach CORBET (1999) variiert die Mortalität generell zwischen 8 und 30 %. Dieser Wert ist zudem jährlichen Schwankungen unterworfen. Nach den bisherigen spärlichen Angaben ist bei den Corduliiden die Verlustrate während der Emergenz verhältnismäßig gering: Bei *Cordulia aenea amurensis* beträgt sie 3,8 %, bei *Epitheca bimaculata* ca. 5 % (UBUKATA 1973, COPPA 1991). UBUKATA (1973) vermutet als Gründe für die geringe Mortalität bei *C. aenea amurensis* eine sorgfältige Substratwahl, Schlupf während des Tages sowie die Häufigkeit von möglichen Emergenzsubstraten.

Bei knapp 90 % der Tiere mißglückte der Schlupf, weil Flügel und Abdomen deformiert waren oder ihnen wegen Häutungsfehlern keine vollständige Emergenz gelang. Folgende Ursachen können zu Schlupfunfällen führen (CORBET 1999, STERNBERG 1999): (1.) physikalische Faktoren wie geringe Temperaturen, Regenschauer, starker Wind oder Sauerstoffdefizit im Wasser, (2.) hohe Populationsdichte (gegenseitige Behinderung) und (3.) Prädation während der Emergenzphase oder beim Jungfernflug. Bei *S. alpestris* dürften es hauptsächlich physikalische Gründe sein, denn trotz Synchronisation und lokal hohen Emergenzdichten haben sich die schlüpfenden Libellen nicht gegenseitig behindert. Außerdem entfiel nur ein geringer Anteil auf die Erbeutung durch Prädatoren, obwohl sich die Imagines durch das dünnhalmige Schlupfsubstrat gezwungenermaßen exponieren mußten. Dabei kann es nach H. WILDERMUTH (mdl.) in Einzelfällen auch zur Prädation durch Bergpieper kommen. Dies ist bei *S. semicircularis* anders, wo Vögel während der Hauptemergenzzeit zu den häufigsten Prädatoren zählen. Etwa ab dem dritten Emergenztag bis zur zweiten Emergenzwoche wurde zwischen 30 und 50 % der Tagessumme erbeutet, bei Schlechtwetterbedingungen, die den Abflug verhinderten, sogar gegen 100 % (WILLEY 1974).

Schlupfphänologie und Saisonalität

Die Emergenz setzte 1998 an den Bärenseewen am 19. Juni ein. Gegenüber den Populationen in den tiefer liegenden deutschen Mittelgebirgen begann sie somit rund zwei bis drei Wochen später (z.B. ZIMMERMANN 1975, STERNBERG 1985, 1990, ELLWANGER 1996). Unterschiede im Schlupfbeginn an einzelnen Weihern ergeben sich, abgesehen von methodischen Gründen, aus dem jeweiligen Lokalklima (WESENBERG-LUND 1913, SCHMIDT 1995, SUHLING & MÜLLER 1996). Am größten Gewässer (Nr. 22) mit der höchsten Emergenzsumme bestätigte sich dies durch die verzögerte Schneeschmelze an

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

einem Uferabschnitt (vgl. auch STERNBERG 2000, STERNBERG & SCHMIDT 2000b). Im Extremfall schlüpfen an einem Weiher die ersten Tiere, wenn ein Teil noch eis- oder schneebedeckt ist (H. WILDERMUTH mdl.).

Die Schlupfperiode ist durch eine ausgeprägte Synchronisation mit einem EM_{50}-Index von 5,5 Tagen charakterisiert. Dafür war auch die stabile Wetterlage während den ersten beiden Emergenzwochen verantwortlich. Außerdem können von Jahr zu Jahr größere Unterschiede bestehen (z.B. VINCENT et al. 1987). Im Vergleich dazu hat STERNBERG (1985, 1989) in zwei aufeinander folgenden Jahren entsprechende EM_{50}-Werte von 10,5 (n = 58) und 13,0 (n = 20) ermittelt, bei allerdings deutlich kleineren Emergenzsummen. *S. alpestris* ist demnach zu den typischen Frühlingsarten sensu CORBET (1954) zu zählen. Die Synchronisation erfolgt dadurch, dass die meisten Tiere des Schlupfjahrganges schon im Herbst zuvor das letzte Larvenstadium erreichen; nur einige wenige Larven legen schon in einem früheren Stadium eine Diapause ein (STERNBERG 1990). Die meisten Corduliiden der gemäßigten Breiten gehören nach den bisherigen Untersuchungen zu den Frühlingsarten. Einzige dokumentierte Sommerarten sind *S. uchidai*, *S. clavata* und *S. arctica* (UBUKATA 1973, STERNBERG 1985, 1989).

Durch die zeitliche Raffung des Schlupfes gelangen die Libellen einerseits mehr oder weniger synchron zur Geschlechtsreife, wodurch die Imaginaldichte schnell ansteigt und so die Begegnungsquote der Geschlechter erhöht wird. Damit kann die Eiablage früh im Sommer erfolgen, was den Junglarven eine maximale Wachstumsperiode vor dem Wintereinbruch ermöglicht. Nach STERNBERG (1995) enthalten Juli-Gelege keine Diapause-Eier und ihre Larven schlüpfen synchron. Gegen Ende der Saison steigt der Anteil von Diapause-Eiern pro Gelege an und beträgt schließlich knapp 40 %. Die gesamte Entwicklungszeit dauert dann zwei bis vier, ausnahmsweise fünf Jahre (STERNBERG 1990, 1995). Andererseits werden Prädationsrisiko sowie intra- und interspezifische Störungen reduziert. Im späteren Verlauf der Emergenzperiode wurden frisch geschlüpfte Imagines während des Jungfernfluges vereinzelt von territorialen Männchen für Paarungsversuche angeflogen und in zwei Fällen auf die Wasseroberfläche geschleudert (KNAUS unveröff.). Derartige Paarungsanflüge beschreibt WILLEY (1974) auch von *S. semicircularis*. Dem steht als Nachteil gegenüber, dass sich Schlechtwetterphasen fatal auf die Jahrespopulation auswirken (STERNBERG 1990, WILDERMUTH 1998).

Bei mehreren Libellenarten ist nachgewiesen, dass sich die Körpergröße der schlüpfenden Imagines im Verlauf der Emergenzperiode kontinuierlich verringert (CORBET 1999). Dies zeigte sich mit biometrischen Messungen

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

auch bei *S. alpestris* (KNAUS 1999): Die Exuvienlänge nahm mit zunehmendem Emergenzdatum signifikant ab, weshalb spät geschlüpfte Imagines bis zu 5 % kleiner waren als früh geschlüpfte. In der Folge konnten nur jene markierten Tiere wieder beobachtet werden, die in der ersten Emergenzwoche zum Schlupf kamen. Frühe Emergenz, kombiniert mit relativ großen Körpermaßen sind günstige Voraussetzungen für einen hohen Reproduktionserfolg der Männchen (MICHIELS & DHONDT 1989, 1991, INDEN-LOHMAR 1997). Bei den Frühlingsarten herrschen allerdings zu Beginn der Emergenzperiode, wenn die meisten Individuen schlüpfen, meist nicht so stabile Wetterverhältnisse wie später in der Emergenzphase. Dass früh geschlüpfte Imagines trotzdem häufiger wieder beobachtet werden, erklärt THOMPSON (1997) folgendermaßen: Bei spät schlüpfenden Libellen sind insbesondere auch jene Faktoren zu berücksichtigen, die ihren Fortpflanzungserfolg verringern. Dazu zählen die gesteigerte intraspezifische Prädation von Junglarven, die Besetzung von optimalen Nischen durch größere Artgenossen und der verringerte Zugang zu guten Eiablageplätzen.

Weibchenüberschuss und Protandrie bei der Emergenz

In der Emergenzperiode 1998 lag mit 56,0 % ein signifikanter Weibchenüberschuss vor. Diese Resultate bestätigt ELLWANGER (1996), der im Harz während drei Jahren einen durchschnittlichen Weibchenanteil von 55 % fand (n = 102). Hingegen beträgt dieser im Schwarzwald zwischen 43 und 53 %; im langjährigen Mittel war das Verhältnis nahezu ausgeglichen (STERNBERG 2000). Wie beispielsweise an *Epitheca cynosura* und *Cordulia aenea amurensis* gezeigt, variieren die Anteile der Geschlechter von Jahr zu Jahr bis gegen 10 % (LUTZ & MCMAHAN 1973, UBUKATA 1981). Nach CORBET & HOESS (1998) ist bei den Corduliiden nur in zwei von zwölf Fällen ein Männchenanteil von mehr als 50 % gefunden worden. Generell ist bei Anisopteren ein Weibchenüberschuss kennzeichnend (vgl. CORBET & HOESS 1998, CORBET 1999).

Bei der Bärenseewen-Population zeigen sich Unterschiede im saisonalen Emergenzmuster der Geschlechter, ähnlich wie im Schwarzwald (STERNBERG 1985). Außerdem korrespondiert der Weibchenüberschuss mit Protandrie. Die bisherigen Studien zeigen, dass Protandrie im allgemeinen häufiger ist als Protogynie (z.B. LUTZ & MCMAHAN 1973, SUHLING & MÜLLER 1996, INDEN-LOHMAR 1997, CORBET 1999). Sehr wahrscheinlich steht das Emergenzmuster der Geschlechter in direktem Zusammenhang mit der Reproduktionsbiologie und der sexuellen Selektion. Durch den zeitigen Schlupf und die kür-

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

zere Reifungsdauer (KNAUS 1999) sind die Männchen früher geschlechtsreif und fliegen bereits dann am Gewässer, wenn die ersten Weibchen ankommen. Bei *Sympetrum danae* und *Aeshna cyanea* erhöhen die Männchen dadurch ihren Fortpflanzungserfolg (MICHIELS & DHONDT 1991, INDEN-LOHMAR 1997).

Dank

Die Idee zu dieser Studie hatte Hansruedi Wildermuth, der meine Diplomarbeit umsichtig betreut hat. Von den Diskussionen mit ihm, seinen zahlreichen Hinweisen und der aufbauenden Kritik konnte ich sehr viel profitieren. Zu dieser Untersuchung trugen auch die Anregungen von Lorenz Gygax, Bernhard Nievergelt, Heinz-Ulrich Reyer und Christoph Vorburger bei, die sie zur Diplomarbeit gemacht haben. Klaus Sternberg stellte mir freundlicherweise die Artkapitel der Corduliiden aus dem zweiten Band der »Libellen Baden-Württembergs« vor der Veröffentlichung zur Verfügung. Die kritische Durchsicht des Manuskripts übernahmen schließlich Andreas Martens, Nathalie Mil, K. Sternberg und H. Wildermuth. Ihnen allen sei herzlich gedankt.

Literatur

BILEK, A. (1961): Die Zucht von Epitheca bimaculata Charp. aus dem Ei bis zur Imago mit biologischen und morphologischen Angaben (Odonata). *Nachr.bl. bayer. Entomol.* 10: 124-130

COPPA, G. (1991): Notes sur l'émergence d'Epitheca bimaculata (Charpentier) (Odonata: Corduliidae). *Martinia* 7: 7-16

CORBET, P.S. (1954): Seasonal regulation in British dragonflies. *Nature (London)* 174: 655 (Erratum 777)

CORBET, P.S. (1962): *A Biology of Dragonflies*. Witherby, London

CORBET, P.S. (1999): *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata.* Harley, Colchester

CORBET, P.S. & R. HOESS (1998): Sex ratio of Odonata at emergence. *Int. J. Odonatol.* 1: 99-118

CORDERO RIVERA, A., C. UTZERI & S. SANTOLAMAZZA CARBONE (1999): Emergence and adult behaviour of Macromia splendens (Pictet) in Galicia, North-western Spain (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 28: 333-342

DELARZE, R., Y. GONSETH & P. GALLAND (1999): *Lebensräume in der Schweiz. Ökologie, Gefährdung, Kennarten.* Ott, Thun

ELLWANGER, G. (1996): Zur Ökologie von Somatochlora alpestris Selys (Anisoptera: Corduliidae) am Brocken im Hochharz (Sachsen-Anhalt). *Libellula* 15: 101-129

GRAND, D. (1997): Somatochlora meridionalis Nielsen, 1935 (Odonata, Anisoptera). Analyse bibliographique et compléments biologiques. *Martinia* 13: 67-86

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

INDEN-LOHMAR, C. (1997): *Sukzession, Struktur und Dynamik von Libellenpopulationen an Kleingewässern, unter besonderer Berücksichtigung der Ökologie von Aeshna cyanea (Müller, 1764).* Diss. Univ. Bonn

JOHANSSON, F. & A.N. NILSSON (1991): Freezing tolerance and drought resistance of Somatochlora alpestris (Selys) larvae in boreal temporary pools (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 20: 245-252

KIAUTA, B. (1965): Notes sur le dépouillement de Cordulia aenea (L.) (Odonata, Corduliidae). *Entomol. Ber. (Amsterdam)* 25: 111-113

KNAUS, P. (1999): *Untersuchungen zur Emergenz, zur Mobilität und zum Paarungssystem an einer Metapopulation von Somatochlora alpestris (Selys 1840) in den Zentralalpen (Anisoptera: Corduliidae).* Diplomarbeit Univ. Zürich

LEHMANN, G. (1985): Beitrag zur Kenntnis von Aeshna caerulea Ström, 1783 und A. subarctica Walker, 1908 in Nordtirol (Austria). *Libellula* 4: 117-137

LUTZ, P.E. & E.A. MCMAHAN (1973): Five-year patterns of emergence in Tetragoneuria cynosura and Gomphus exilis (Odonata). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 66: 1343-1348

MICHIELS, N.K. & A.A. DHONDT (1989): Effects of emergence characteristics on longevity and maturation in the dragonfly Sympetrum danae (Anisoptera: Libellulidae). *Hydrobiologia* 171: 149-158

MICHIELS, N.K. & A.A. DHONDT (1991): Sources of variation in male mating success and female oviposition rate in a nonterritorial dragonfly. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 17-23

SCHMIDT, B. (1995): *Libellen in Baden-Württemberg (Artenschutzprogramm/Umsetzung): Auswertung bereits vorliegender Daten: Aeshna grandis, Cordulia aenea, Somatochlora flavomaculata. Verbreitung Biologie und Verhalten Habitate und Ökologie, Gefährdung, Schutz- und Pflegemaßnahmen.* Unveröff. Gutachten im Auftrag der Schutzgemeinschaft Libellen in Baden-Württemberg (SGL), Freiburg und der Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg (LfU), Karlsruhe

SCHREIBER, K.-F. (1977): *Wärmegliederung der Schweiz auf Grund von phänologischen Geländeaufnahmen in den Jahren 1969 bis 1973.* Grundlagen für die Raumplanung. Eidgenöss. Justiz- und Polizeidepartement, Bern

SCHWEIZERISCHE METEOROLOGISCHE ANSTALT (1982): *Klimaatlas der Schweiz.* Bundesamt für Landestopografie, Wabern

STERNBERG, K. (1985): *Zur Biologie und Ökologie von sechs Hochmoorlibellenarten in Hochmooren des Südlichen Hochschwarzwaldes.* Diplomarbeit Univ. Freiburg i. Br.

STERNBERG, K. (1989): Ergebnisse quantitativer Exuviensammlungen in einigen Mooren des südlichen Hochschwarzwaldes, 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 i. Br.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

STERNBERG, K. (1993): Bedeutung der Temperatur für die (Hoch-)Moorbindung der Moorlibellen (Odonata: Anisoptera). *Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Entomol.* 8: 521-527

STERNBERG, K. (1995): Influence of oviposition date and temperature upon embryonic development in Somatochlora alpestris and S. arctica (Odonata: Corduliidae). *J. Zool. (London)* 235: 163-174

STERNBERG, K. (1999): Einige Aspekte zur Biologie der Libellen. In: K. STERNBERG & R. BUCHWALD: *Die Libellen Baden-Württembergs. Band 1: Allgemeiner Teil, Kleinlibellen (Zygoptera).* Ulmer, Stuttgart: 93-111

STERNBERG, K. (2000): Somatochlora alpestris (Sélys, 1840) – Alpen-Smaragdlibelle. In: K. STERNBERG & R. BUCHWALD: *Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2: Großlibellen (Anisoptera), Literatur.* Ulmer, Stuttgart: 236-250

STERNBERG, K. & B. SCHMIDT (2000a): Cordulia aenea (Linnaeus, 1758) – Falkenlibelle. In: K. STERNBERG & R. BUCHWALD: *Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2: Großlibellen (Anisoptera), Literatur.* Ulmer, Stuttgart: 209-218

STERNBERG, K. & B. SCHMIDT (2000b): Somatochlora metallica (Vander Linden, 1825) – Glänzende Smaragdlibelle. In: K. STERNBERG & R. BUCHWALD: *Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2: Großlibellen (Anisoptera), Literatur.* Ulmer, Stuttgart: 275-284

SUHLING, F. & O. MÜLLER (1996): *Die Flussjungfern Europas*. Die Neue Brehm-Bücherei, Band 628. Westarp, Magdeburg und Spektrum, Heidelberg

TAKETO, A. (1960): Studies on the life-history of Tanypteryx pryeri Selys (Odonata, Petaluridae). I. Observations of adult dragonflies. *Kontyû* 28: 97-109 (japan., engl. Zusammenfassung)

THOMPSON, D.J. (1997): Lifetime reproductive success, weather and fitness in dragonflies. *Odonatologica* 26: 89-94

TROCKUR, B. & K. STERNBERG (2000): Epitheca bimaculata (Charpentier, 1825) – Zweifleck. In: K. STERNBERG & R. BUCHWALD: *Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2: Großlibellen (Anisoptera), Literatur.* Ulmer, Stuttgart: 218-231

UBUKATA, H. (1973): Life history and behavior of a corduliid dragonfly, Cordulia aenea amurensis Selys. I. Emergence and pre-reproductive periods. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool.* 19: 251-269

UBUKATA, H. (1981): Survivorship curve and annual fluctuation in the size of emerging population of Cordulia aenea amurensis Selys (Odonata: Corduliidae). *Jap. J. Ecol.* 31: 335-346

VINCENT, G., J.-P. BOUDOT, G. JACQUEMIN, P. GOUTET & F. SCHWAAB (1987): Epitheca bimaculata (Charpentier, 1825) dans l'est de la France: rare, ou discrète et méconnue? (Odonata, Anisoptera: Corduliidae). *Martinia* 6: 3–13

WESENBERG-LUND, C. (1913): Odonaten-Studien. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrograph.* 6: 155-228, 373-422

WILDERMUTH, H. (1986): Die Libellenfauna des Stelsersee-Gebietes (Prättigau). *Jber. nat.forsch. Ges. Graubünden* 103: 153-163

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

WILDERMUTH, H. (1994): Populationsdynamik der Großen Moosjungfer, Leucorrhinia pectoralis Charpentier, 1825 (Odonata, Libellulidae). *Z. Ökol. Nat.schutz* 3: 25-39

WILDERMUTH, H. (1998): Ethologische und ökologische Beobachtungen an Larven von Cordulia aenea (Linnaeus) (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 17: 1-24

WILDERMUTH, H. (1999): Somatochlora alpestris (Selys, 1840) in den Schweizer Alpen: Eine Verbreitungs- und Habitatanalyse (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 28: 399-416

WILDERMUTH, H. (2000): Emerging larvae of the Downy Emerald Cordulia aenea (L.) examine the space for eclosion with their hind-legs. *J. Br. Dragonfly Soc.* 16 (im Druck)

WILDERMUTH, H. & E. KNAPP (1993): Somatochlora metallica (Vander Linden) in den Schweizer Alpen: Beobachtungen zur Emergenz und zur Habitatpräferenz. *Libellula* 12: 19-38

WILDERMUTH, H. & E. KNAPP (1996): Räumliche Trennung dreier Anisopterenarten an einem subalpinen Moorweiher. *Libellula* 15: 57-73

WILLEY, R. L. (1974): Emergence patterns of the subalpine dragonfly Somatochlora semicircularis (Odonata: Corduliidae). *Psyche* 81: 121-133

WOLF, T. (1998): Zweifleck – Epitheca bimaculata (Charpentier 1825). In: K. KUHN & K. BURBACH: *Libellen in Bayern*. Ulmer, Stuttgart: 148-149

ZIMMERMANN, W. (1975): Zum Vorkommen seltener Libellenarten in Thüringen (Odonata, Anisoptera). *Entomol. Ber. (Berlin)* 1975: 23-26

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Libellula

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Knaus Peter

Artikel/Article: Emergenzstudien an Somatochlora alpestris in den Zentralalpen (Odonata: Corduliidae) 117-142