

**DIE BEDEUTUNG DER VEGETATION FÜR DIE
HABITATWAHL VON *CERIAGRION TENELLUM* (VILLERS)
IN SÜDWEST-DEUTSCHLAND
(ZYGOPTERA : COENAGRIONIDAE)**

R. BUCHWALD

Institut für Biologie/Geobotanik, Schänzlestraße 1,
D-79104 Freiburg i.Br., Bundesrepublik Deutschland

THE SIGNIFICANCE OF VEGETATION FOR HABITAT SELECTION BY *CERIAGRION TENELLUM* (VILLERS) IN SOUTHWESTERN GERMANY (ZYGOPTERA : COENAGRIONIDAE).

— In Southwestern Germany *Ceragrion tenellum* occurs nearly exclusively in permanently wet calcareous, spring-fed mires and marshes, as well as in springfed lakes with *Cladum mariscus*, and here it is considered to be a very stenotopic species. — In dragonflies, as generally in animals, the mechanisms and course of habitat selection are still largely unknown. In this paper the hypothesis is proposed that habitat choice of *C. tenellum* proceeds by means of a sequence of consecutive selection steps, with selectivity being differentially high in the individual steps. — In a first step, completed in the warm period after the last Ice Age, larger regions and particular landscapes within the present range of the species were colonized. Mountainous regions, regions with continental climate, and areas far from river valleys were not colonized. — After emerging, the imagoes of *C. tenellum* leave their home water in order to use adjacent areas as a maturation habitat. It was shown by comparing the observed abundances that areas are more densely colonized, the nearer they are situated to the breeding water and the more their vegetation is vertically structured in distinct layers. Differences in microclimate and quantity and quality of the food supply are considered as possible causes for the differentially high abundances in the respective study areas. — *C. tenellum* behaves very selectively in choosing its breeding habitat, i.e. a particular mire or a particular lake. The Cladietum marisci in the reed zone of oligotrophic lakes is used by *C. tenellum* as an oviposition site (breeding habitat) although it is very unsuitable for colonization due to its specific structure. Therefore the strong coincidence between *Cladum* waters and occurrences of *C. tenellum* is apparently an indirect relationship, with the *Cladum* stands serving for the dragonfly species as a

"proximate factor" for necessary abiotic factors of the breeding water. Furthermore, it is shown that *C. tenellum* accepts only those *Cladium* stands at the border of large lakes that are situated in contact with particular plant communities. — However, the choice of the sub-habitat (e.g. particular small pools in a spring mire), as well of the oviposition site and substrate within a breeding habitat just colonized, is made far less selectively. Preferences for particular characteristics of the waters or for particular plant species were determined, but in these selection steps *C. tenellum* also proceeds by using the strategy of "trial and error". — In Southwestern Germany *C. tenellum* apparently has a very narrow ecoscheme that for the most part may consist of the following elements : vegetation at the breeding water, the characteristics of the water and the mosaic of adjacent plant communities.

EINLEITUNG

Vegetation stellt für Libellen — wie wohl für die meisten Insektenordnungen — ein wesentliches Element ihres Lebensraumes dar (BUCHWALD, 1991). In welcher Weise und in welchem Maße sie für Libellen Bedeutung hat, hängt in erster Linie von deren Art, Geschlecht, Alter und Aktivität ab.

Allgemein bekannt ist die unmittelbare Funktion der Vegetation als Aufenthaltsort für Imagines : für sich paarende oder Eier ablegende, jagende oder sich aufwärmende Individuen sowie für revierbildende Männchen, dazu als Substrat für ruhende Tiere während der Nacht oder bei ungünstiger Witterung, sowie als Reifungshabitat für subadulte Imagines ; darüber hinaus benötigen Libellen Pflanzenbestände als Eiablagensubstrat, Larvenhabitat, Schlüpfsubstrat oder als Marken von Territoriumsgrenzen.

Besonders interessant, aber erst in Ansätzen untersucht ist die Art und Weise, wie Libellen mittelbar, d.h. indirekt in ihrem Vorkommen von einer bestimmten Vegetation abhängen oder sie nutzen. Vegetation und Klima eines Lebensraumes stehen in Wechselwirkung zueinander und beeinflussen sich gegenseitig. So wirken die Pflanzenbestände am Fortpflanzungshabitat unmittelbar auf dessen Mikroklima, während das Mosaik umgebender Pflanzengesellschaften (die umgebende „Landschaft“) vor allem das Lokalklima mitbestimmt. Einige Libellenarten Mitteleuropas sind offensichtlich in ihrem Larven- und/oder Imaginalstadium mittels der Vegetation in enger Weise an ein spezifisches Mikro- oder Lokalklima gebunden (z.B. STERNBERG, 1990).

Zum anderen dürfte Vegetation für die meisten Libellenarten ein wesentlicher Teil des Ökoschemas sein (BUCHWALD, 1989). Sie wird zum Zeitpunkt der Habitatselektion unmittelbar als Habitatemlement erkannt und als solches anschließend genutzt, z.B. zur Eiablage oder als Sitzplatz ; sie kann aber auch als Zeiger („proximate factor“) für ökologische Bedingungen dienen, die zum Zeitpunkt der Habitatwahl noch nicht erkennbar sind, die aber als limitierende oder notwendige Faktoren für die vollständige Larvalentwicklung oder für

günstige biotische Bedingungen während der Imaginalzeit (geringe Konkurrenz, reiches Beutespektrum etc.) wirksam sind („ultimate factors“). —

In den folgenden Ausführungen wird *Ceriagrion tenellum* (Coenagrionidae, Zygoptera) behandelt, eine südwesteuropäische Libellenart mit Schwerpunkt vorkommen in Südfrankreich, deren Areal sich nach Norden bis Wales, Südenland und Holland, nach Osten bis Ostdeutschland (Bezirk Magdeburg) und Teile des Balkans erstreckt. Durch Südwest-Deutschland und die Nordschweiz verläuft ihre östliche Verbreitungsgrenze, sie verhält sich dort sehr stenotop (vgl. Kapitel 3.3).

Im Mittelpunkt dieses Aufsatzes stehen die folgenden Fragen : — 1. Nach welchem Mechanismus verläuft die Habitatwahl bei *C. tenellum*? Lassen sich aufeinanderfolgende Selektionsschritte unterscheiden? — 2. Welche Bedeutung hat Vegetation bei der Habitatwahl als ganzer und ggf. bei den einzelnen Selektionsschritten?

Im vorliegenden Aufsatz werden bereits publizierte Ergebnisse anderer Autoren und des Verfassers zusammengefaßt und zusätzlich die Resultate einiger jüngerer Untersuchungen aus dem westlichen Bodenseeraum vorgestellt.

ÖKOLOGISCHE ANSPRÜCHE

In SW-Deutschland finden sich bodenständige Populationen von *C. tenellum* fast ausschließlich in den folgenden zwei Biotoptypen des Alpenvorlandes (vgl. ausführliche Darstellung bei BUCHWALD, 1989) : — a) Kalkquellmoore und -sümpfe, charakterisiert durch meist ganzjährig nasse Schlenken mit nährstoffarmem, stehendem bis langsam durchfließendem Wasser; Vegetation lückig, recht niedrigwüchsig, gebildet von der Subassoziation des Mehlprimel-Kopfbinsenmoores auf nassem Standort (*Primulo-Schoenetum ferruginei scorpidietosum*); dominierend *Schoenus* spp. und *Juncus subnodulosus*, in den Schlenken *Chara hispida*, *Utricularia minor* und Fadenalgen. — b) oligotrophe, kalkreiche Quellseen mit Schneidbinsen-Röhricht (*Cladietum marisci*) in der Verlandungszone; *C. tenellum* ausschließlich in der zentralen Röhrichtzone oder in landseitigen Übergangsbereichen zu angrenzenden Vegetationseinheiten, nicht jedoch an der offenen Wasserfläche.

Hinsichtlich einiger Faktoren wie Vegetationshöhe und -dichte oder Gewässertiefe weisen die genannten Biotoptypen große Unterschiede auf, hinsichtlich anderer wie Wasserchemismus oder sommerlichen Wassertemperaturen dagegen nur (sehr) geringe. Es ist daher einleuchtend, daß man die zwei Biotoptypen in engem räumlichen Mosaik ebenso wie in zeitlicher Sukzession zueinander feststellen kann.

Ganz anders ist die Situation in Norddeutschland : Im östlichen Niedersachsen kommt *C. tenellum* überwiegend in Quell-Heidemooren, vereinzelt auch in durchflossenen Weihern vor (CLAUSNITZER, 1972, 1988; BUCHWALD,

1989), in Westniedersachsen und Nordrhein-Westfalen ebenfalls in Quell-Heidemooren sowie vereinzelt in Schlatts und isolierten oder durchflossenen Weihern (ZIEBELL & BENKEN, 1982; KRÜNER, 1986, KRÜNER *et al.*, 1987).

Die Larven sind in Mitteleuropa wohl ausschließlich semivoltin und leben in submerser Vegetation, in Kalkschlamm oder auch in den Geflechten alter Blätter oder Halme von *Cladium*, *Juncus* spp. u.s.w. Entscheidend für ihre Entwicklung sind wahrscheinlich die folgenden Faktoren: — hohe sommerliche Wassertemperaturen, i.d.R. ganzjährige Wasserführung — O₂-Konzentration über 2,5 (-3,0) mg/l- Eisfreiheit oder -armut, meist wintergrüne Submersvegetation (Quellgewässer !) — Submersvegetation o.a.. als Larvalhabitat.

Aufgrund dieser spezifischen Ansprüche der Larven und des ausschließlichen Vorkommens in sommerwarmen, wintermilden bis -gemäßigten Regionen ist *C. tenellum* in SW-Deutschland eng an *Cladium*-Seen und Kalkquellmoore und -sümpfe gebunden, offensichtlich ebenso in der Schweiz. In SW-Deutschland und in Ostniedersachsen ist die Art auf Quell- oder quellnahe Gewässer angewiesen. Nach Westen (NW-Deutschland, Frankreich) hin ist diese Bindung gelockert, so daß *C. tenellum* dort eine geringere Gewässer- und Vegetationsspezifität aufweist; demnach ist sie in SW-Deutschland als eine regional stenotope Art einzustufen.

ZUR HABITATWAHL VON *CERIAGRION TENELLUM*

Für Libellen, speziell auch für *C. tenellum*, ist die Habitatwahl in ihrer Abfolge und ihren verhaltensökologischen Aspekten noch weitgehend unbekannt. Verschiedene Verhaltensexperimente (z.B. MOKRUSHOV, 1972; STERNBERG, 1990; WILDERMUTH & SPINNER, 1991) weisen darauf hin, daß optischen Signalen eine entscheidende oder gar ausschließliche Bedeutung zukommt. Wahrscheinlich wird Habitatselektion durch die kombinierte Wirkung mehrerer Faktoren ausgelöst, die das spezifische Ökoschema einer Art ausmachen; hierbei dürften Gewässergröße und -tiefe, Vegetation, Farbe und strukturelle Beschaffenheit des Gewässergrundes sowie ggf. Fließbewegung die entscheidende Rolle spielen. Noch ist völlig unklar, wie die einzelnen Faktoren zu gewichten sind: Gibt es unverzichtbare Schlüsselsignale, gibt es die Habitatwahl erschwerende oder verhindernde Faktoren? Werden die Faktoren additiv oder multiplikativ oder in anderer Weise verrechnet?

Wie die folgenden Daten zeigen, besteht die Habitatwahl von *C. tenellum* vermutlich aus mehreren Stufen, die innerhalb eines räumlich zunehmend engeren Rahmens zeitlich aufeinanderfolgen (vgl. Beitrag WILDERMUTH in diesem Band). Dieser Mechanismus mag auch auf andere Libellenarten und — in abgeänderter Form — andere Tiergruppen zu übertragen sein.

WAHL DES LANDSCHAFTSRAUMES

Im ersten Schritt zur Wahl des geeigneten Habitats (Lebensstätte) hat nach der letzten Eiszeit mit der Ausdehnung des Areals die Besiedlung großer Landschaftsräume und einzelner Landschaften stattgefunden. Dieses Stadium ist im Alpenvorland offensichtlich längst abgeschlossen, da es hier keinerlei Hinweise auf Versuch einer aktuellen Ausbreitung der Späten Adonislibelle gibt (BUCHWALD, 1993). Die enge Bindung an Stillgewässer mit *Cladum mariscus*-Verlandungszone, wie sie in Mitteleuropa und wahrscheinlich abgeschwächt auch in Süd- und Westeuropa besteht, weist darauf hin, daß die Art im Atlantikum und Subboreal ein ausgedehnteres Areal und eine weitaus höhere Arealerfüllung gehabt haben könnte als heute. Die Selektivität ist hoch, da z.B. Regionen in höheren Lagen oder/und mit kontinental geprägtem Klima ebenso wie stromferne Gegenden nicht besiedelt wurden (zur Analyse der Ausbreitung und des Verbreitungsgebietes siehe BUCHWALD, 1989). Eine Ausbreitung über die Stromtäler ist als sehr wahrscheinlich anzunehmen.

Welches die entscheidenden auslösenden Faktoren waren, die sich in der Zeit der Ausbreitung als wirksam bei der Wahl bestimmter Landschaftsräume herausgebildet hatten, kann heute nur noch vermutet werden ; es dürften vor allem Hangneigung und Exposition von Landschaftsteilen ebenso wie ihr Anteil an unbewaldeten Flächen von Bedeutung gewesen sein. Eine wesentliche Bedeutung dürfte weiterhin der „mikroklimatischen Erkundung“ der Landschaft zugekommen sein : Untersuchungen von McGEOCH & SAMWAYS (1991) zeigen, daß Libellen sehr schnell und sensibel auf die thermischen Verhältnisse einzelner Landschaftselemente zu reagieren imstande sind.

Zu bedenken ist allerdings, daß Ausbreitung immer auch ein dynamischer Prozess ist, bei dem eine Art weniger durch selektive Wahlmechanismen als nach dem Prinzip von „Versuch und Irrtum“ bis an die Grenzen ihres möglichen Areals gelangt. Diese Strategie könnte auch für *C. tenellum* während der für sie günstigen postglazialen Wärmezeit eine bedeutende Rolle gespielt haben, ist aber in der heutigen Situation des klimatisch und anthropogen bedingten Rückganges nicht mehr nachzuweisen.

WAHL DES REIFUNGSGEBIETES

Nach dem Schlüpfen entfernen sich Libellen von ihrem Heimatgewässer, um angrenzende oder abgelegene Fläche bis zur Fortpflanzungsreife zu besiedeln. Die Entfernung der Reifungsgebiete von Heimatgewässer hängt ebenso wie die Dauer der Reifungszeit von Art und Geschlecht der Libellen ab. Ortstreue Arten entfernen sich in einem bestimmten Teil des Areals weniger weit vom Brutgewässer und kehren zur Fortpflanzung mit einem höheren Anteil der Population dorthin zurück als solche Arten, die stark zur Abwan-

derung und Ausbreitung (dispersal) tendieren (PARR, 1976; UTZERI *et al.*, 1976, 1984; MIZUTA, 1988); zu den erstgenannten gehört auch *C. tenellum* in Südengland (MOORE, 1964; PARR & PARR 1979). Untersuchungen im westlichen Bodenseeraum haben gezeigt, daß sich die meisten *C. tenellum*-Imagines bis maximal 100 m, einzelne Individuen dagegen bis 130 m (Buchensee) bzw. 400 m (Mindelsee) vom jeweiligen Brutgewässer entfernen. Regelmäßige Beobachtungen seit 1980 weisen darauf hin, daß — außer bei katastrophalen Ereignissen wie Austrocknung — die weitaus meisten, möglicherweise sogar all Individuen einer Population zum Heimatgewässer zurückkehren: eine Tendenz zur regelmäßigen Abwanderung und Ausbreitung besteht offenbar nicht (BUCHWALD, 1993).

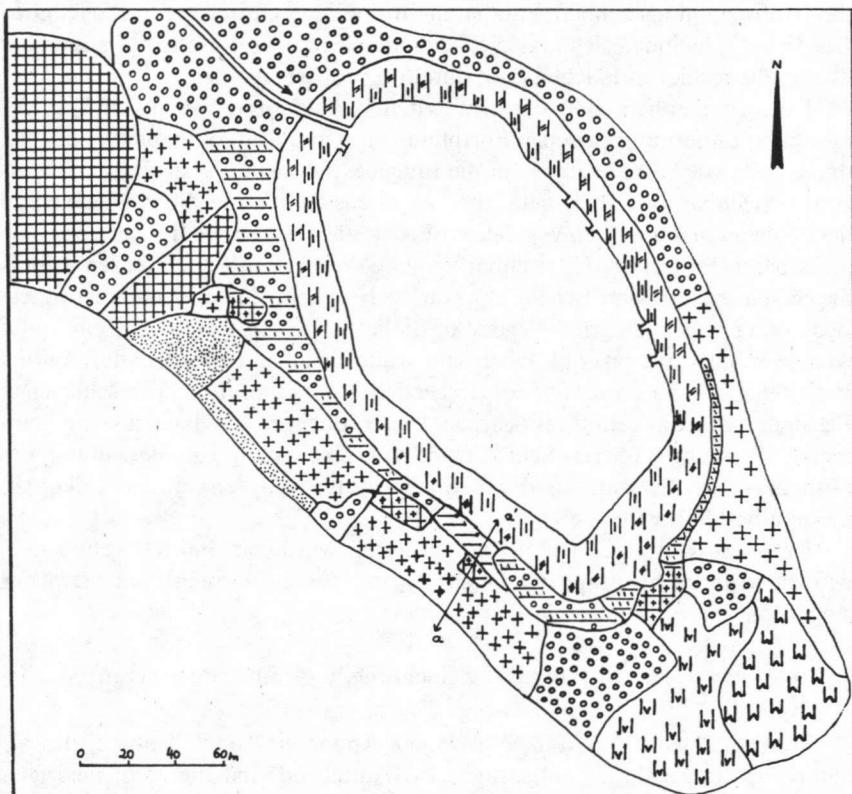
Es stellen sich daraufhin die folgenden Fragen: In welcher Weise verteilen sich *C. tenellum*-Imagines auf die einzelnen Flächen und Vegetationseinheiten im Umfeld des Brutgewässers? Ist die Verteilung zufällig, oder lassen sich Präferenzen der Besiedlung feststellen? Welches mögen die Ursachen für eine ggf. unterschiedlich hohe Besiedlung sein?

Um erste Antworten auf diese Fragen zu erhalten, wurde mehrfach die Abundanz (Anzahl Individuen pro 100 m²) von *C. tenellum*-Imagines im Bereich des südöstlichen Buchensees (Lkr. Konstanz; Abb. 1) bestimmt. Verschiedene Feuchtflächen im Verlandungsbereich dieses *Cladium*-Sees (vgl. LANG, 1990; BUCHWALD, 1983; GRÜTTNER, 1990) werden von den subadulten Imagines als Reifungshabitat, von adulten Imagines zum Aufenthalt in der Nacht und während ungünstiger Witterungsperioden genutzt. Als kennzeichnende Größen für die einzelnen Flächen wurden u.a. Entfernung vom Gewässer, Deckung der Krautschicht, mittlere Vegetationshöhe und mittlere Schilfdichte ermittelt. Als halbquantitative Größe wurde die Höhenschichtung S (ähnlich SÄNGER, 1977: „Stockwerkbildung“ oder „Vertikalstrukturierung“) bestimmt, die ein Maß für die Vielfalt der Vegetation in ihrer vertikalen Gliederung ist:

- S = 1: nur 1 Schicht erkennbar (bei Fazies-Beständen, oder unmittelbar nach Mahd)
- S = 2: 2 Hauptschichten erkennbar
- S = 3: 3-4 Hauptschichten erkennbar
- S = 4: keine Schichtung erkennbar, Bestand äußerst vielfältig gestuft.

Zur Bedeutung verschiedener Faktoren für die Besiedlung durch *C. tenellum*-Imagines abseits des Fortpflanzungsgewässers seien im folgenden 3 Einzeluntersuchungen angeführt.

1. Im Sommer 1989 wurden jeweils am späten Vormittag die Abundanzen in verschiedenen Vegetationseinheiten ermittelt. Die Ergebnisse zeigen, daß die Flächen des Fadenseggenriedes (*Caricetum lasiocarpae*; 8) am dichtesten besiedelt werden, die in der Zonation unmittelbar auf den als Fortpflan-



- [II] Röhricht des Schmalblättrigen Rohrkolbens (*Typhetum angustifoliae*) [1, 2]
- [H] Schneidbinsenröhricht (*Cladietum marisci*) [3, 4, 5, 6]
- [W] Steifseggenried (*Caricetum elatae*) [11]
- [V] Sumpfseggenried (*Carex acutiformis*-Gesellschaft) [12]
- [F] Faulbaum-Grauweidengebüsch (*Frangulo-Salicetum cinereae*)
- [G] Glathafewiese (*Dauco-Arrhenateretum*) [30, 31]
- [S] Fadenseggenmoor, stark verbuscht, u. a. mit Kiefer (*Caricetum lasiocarpae*) [23]
- [M] Offenes Fadenseggenmoor (*Caricetum lasiocarpae*) [24, 25, 26, 27]
- [+] Feuchte Hochstaudenfluren (*Valeriano-Filipenduletum* u. ä.) [37, 40, 42-45]
- [E] Ungemähte Pfeifengraswiese (*Gentianio-asclepiadiae-Molinietum*) [55, 56, 57, 58]
- [#] Kohldistelwiese (*Angelico-Cirsietum oleracei*) [32, 35]

Abb. 1. Vegetationskarte des südöstlichen Buchensees bei Radolfzell, Lkr. Konstanz (aus BUCHWALD, 1983).

zungshabitat genutzten Röhrichtgürtel (mit *Cladetum marisci*, *Typhetum angustifoliae*) folgen (Tab. 1). Sie liegen als einzige Flächen innerhalb eines das Röhricht umgebenden Faulbaum-Grauweiden-Gürtels; die Pfeifengras-Bestände (7) befinden sich in den Lücken deselben oder unmittelbar außerhalb davon, die restlichen Flächen (1-6) durchweg außerhalb.

Es wird deutlich, daß die ermittelten Abundanzen wesentlich von der absoluten Entfernung zwischen Fortpflanzungs- und Reifungshabitat abhängen und davon, wie leicht letzteres für die Imagines zu oder von See und Röhrichtzone erreichbar ist. Noch deutlicher ist offensichtlich die Abhängigkeit von der Höhenschichtung der Vegetation. Bei Beständen mit identischer oder vergleichbarer Entfernung/Erreichbarkeit und Vegetationshöhe werden jeweils diejenigen mit größerer Schichtung stärker besiedelt. Eine nur untergeordnete Bedeutung haben dagegen Vegetationshöhe und Schilfdichte. Einzelne oder wenige Schilfhalme pro qm haben sehr wahrscheinlich keinen Einfluß auf die Besiedlung durch *C. tenellum*; die folgenden Zahlen, ermittelt in verschiedenen Beständen des *Caricetum lasiocarpae*, weisen dagegen durchaus auf die hemmende Wirkung höherer Schilfdichten für eine potentielle Besiedlung hin (Tab. 2) — ein Befund, der durch Beobachtungen in verschilfeten Kalkquellmooren bestätigt wird.

Um diese Korrelationen zu verdeutlichen, wurde ein Index I gebildet, in den die Höhenschichtung (im Quadrat) und die Entfernung vom Gewässer eingehen:

$$I = \frac{100 \times S^2}{E} \quad \text{in } 1/m; S = \text{Schichtung, } E = \text{Entfernung (in m)}$$

In Abb. 2 wird die Abhängigkeit der Abundanz von I deutlich, der als natürlicher Logarithmus aufgetragen ist. Auffallend sind die recht niedrigen Abundanzwerte in den Hochstaudenfluren (3,4); diese liegen im Südwesten des Gebietes und erhalten — im Gegensatz zu den übrigen Flächen — durch eine angrenzende hohe und dichtwachsende Gebüschezone erst im Laufe des Vormittags eine hinreichende Besonnung.

2. Ebenfalls am südöstlichen Buchensee sind bereits 1980 8 Flächen hinsichtlich ihrer Besiedlung durch *C. tenellum* untersucht worden. Es handelte sich um feuchte Hochstaudenfluren (*Filipendulion*), die durch die Dominanz von *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*, *Eupatorium cannabinum* und *Carex acutiformis* (teilweise auch *Festuca rubra*, *Poa trivialis* und *Iris pseudacorus*) gekennzeichnet waren. Die Probeflächen lagen mit 30-50 m alle in ähnlicher Entfernung vom Gewässerrand, unterschieden sich jedoch vor allem in Anzahl der Gefäßpflanzen und mittlerer Vegetationshöhe voneinander (BUCHWALD, 1983).

Die Abundanz von *C. tenellum* steigt erkennbar mit zunehmender Artenzahl an Kormophyten (Abb. 3). Allerdings besteht diese Abhängigkeit bei

Tabelle I

Mittlere Abundanz von *Ceragrion tenellum* bei 3 Bestandsaufnahmen des Sommers 1989.
 * Höhenschichtung im Laufe des Sommers abnehmend (hier Mittelwerte angegeben)

Nr.	Gesellschaft oder Bestand	dominante Arten (Gefäßpflanzen)	mittlere Entfernung vom Gewässer (m)	Höhen-schichtung	Veg. Höhe (cm) 14,6/ 28,7.	mittlere Schilf-dichte pro qm	mittlere Abundanz C. ten. (Ind. pro 100 qm)	Index 1 (l/m)
1	Caricetum elatae	<i>Carex elata,</i> <i>Peucedanum pal.</i>	55	2	90/110	1	7,5	7,3
2	<i>Carex acutiformis</i> -Gesellschaft	<i>Carex acutiformis</i>	55	1	80/120	0	2,2	1,8
3	Feuchte Hochstaudenflur (1)	<i>Filipendula ulmaria,</i> <i>Carex acutiformis,</i> <i>Urtica dioica</i>	30	2*	60/70	1	2,2	13,3
4	Feuchte Hochstaudenflur (2)	<i>Equisetum cannabinum,</i> <i>Lysimachia vulgaris,</i> <i>Carex acutiformis,</i> <i>Deschampsia caespitosa</i>	30	3*	50/80	0	8,9	30,0
5	Kohldistelwiese, brach (1)	<i>Geum rivale, Poa trivialis,</i> <i>Equisetum cannabinum</i>	55	4	55/65	0	15,8	29,1
6	Kohldistelwiese, brach (2)	<i>Holcus lanatus,</i> <i>Carex acutiformis,</i> <i>Polygonum amphibium</i>	70	3,5	40/45	0	7,7	17,5
7	Molinietum	<i>Molinia caerulea,</i> <i>Galium boreale</i>	18	3	35/55	2	13,1	50,0
8	Caricetum lasiocarpae	<i>Carex lasiocarpa,</i> <i>Phragmites australis,</i> <i>Thelypteris palustris</i>	12	3	55/60	20	27,1	75,0

Tabelle II

Abundanz von *Ceriagrion tenellum* in verschiedenen Probeflächen
des Caricetum lasiocarpae am südöstlichen Buchensee (Lkr. Konstanz)

Datum	Flächengröße (qm)	Anzahl Schilfhalme/qm	Abundanz (Indiv./100 qm)
14.6.89	52	1	19,2
	20	2	20,0
	32	30	3,1
13.7.89	80	10	46,3
	80	15	15,0
	60	30	5,0

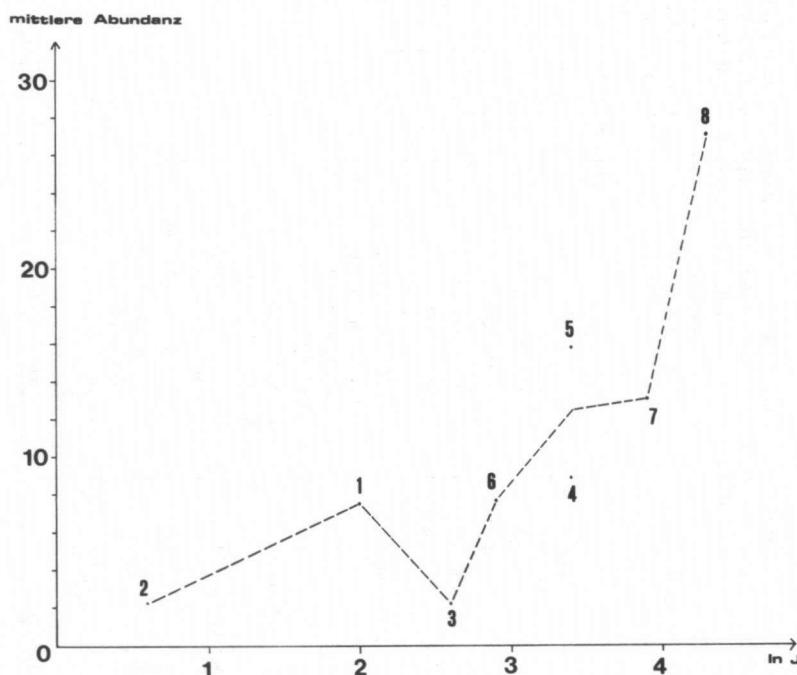


Abb. 2. Mittlere Abundanz von *Ceriagrion tenellum* in Abhängigkeit von der Entfernung vom Ufer und von der Höhenschichtung (hier aufgetragen als natürlicher Logarithmus des Index I) in verschiedenen Vegetationseinheiten der Verlandungszone am südöstlichen Buchensee.

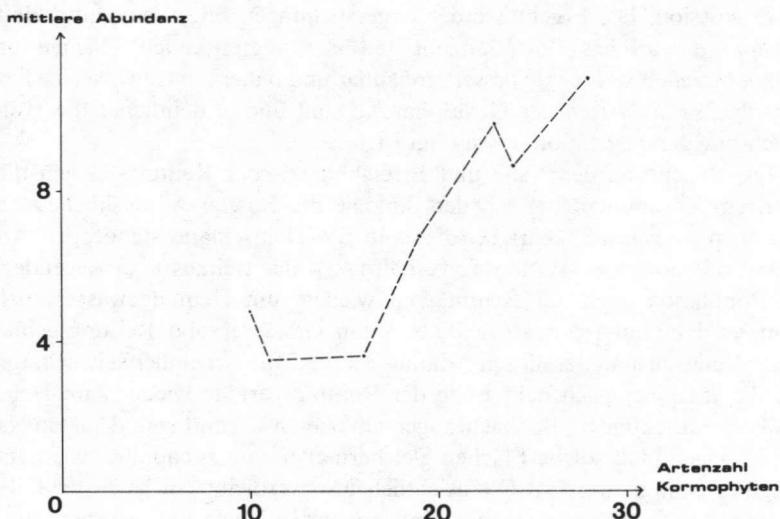


Abb. 3. Mittlere Abundanz (gemittelt über die gesamte Flugzeit 1980) von *Ceriagrion tenellum* in verschiedenen Hochstaudenfluren der Verlandungszone am südöstlichen Buchensee, in Abhängigkeit von der Anzahl der Kormophyten.

niedriger Artenzahl (< ca. 18 Arten) nicht ; es handelt sich dabei um 3 Bestände, bei denen — im Gegensatz zu den übrigen — eine der 3 oben genannten Hochstaudenarten mit 50-100% Deckung deutlich dominiert (vgl. Vegetationstabellen in BUCHWALD, 1983) und die damit eine deutliche Faziesbildung und geringe Höhenschichtung aufweisen. Auch hier spielt die Vegetationshöhe eine nur untergeordnete Rolle. Offensichtlich liegen alle Bestände mit 40-90 cm (Ende Juni) bzw. 55-150 cm (Anfang August) innerhalb des Bereiches, der von *C. tenellum* in den Reifungs- und Überdauerungsflächen regelmäßig angenommen wird.

3. Weiterhin ist 1980 die Attraktivität einer feuchten Hochstaudenflur (dominant *C. oleraceum*, *E. cannabinum*, *F. rubra*) im Vergleich zu einer hochstaudenreichen, einschürigen Kohldistelwiese (dominant *F. rubra*, *Ranunculus repens*, *Geum rivale*, *F. ulmaria*, *C. acutiformis*) und einer zweischürigen Kohldistelwiese (dominant *Poa trivialis*, *Holcus lanatus*, *F. rubra*, *C. oleraceum*, *Ranunculus acris* u.a.) untersucht worden. Bis Mitte Juli besiedelte *C. tenellum* die Hochstaudenflur (mittlere Abundanz 21,3) weitaus stärker als die einschürige (12,0) bzw. zweischürige (4,9) Kohldistelwiese ; nach ihrer Mahd Anfang August wurde die zweischürige Feuchtwiese nicht mehr angenommen, die einschürige dagegen etwas häufiger (3,8) als die Hochstaudenflur (1,6).

Diskussion. Die Ergebnisse der Untersuchungen zeigen eindeutig, daß *C. tenellum* die an das Fortpflanzungsgewässer angrenzenden Flächen umso stärker besiedelt werden, je besser erreichbar und näher am Gewässer sie liegen, je reicher sie an Arten der Gefäßpflanzen sind und je deutlicher die Höhenschichtung der Vegetation ausgeprägt ist.

Die Bedeutung der Nähe und Erreichbarkeit der Reifungsflächen dürfte in engem Zusammenhang mit der Biologie der Späten Adonislibelle stehen. Wie oben ausgeführt, kehrt bei dieser in SW-Deutschland stenotopen Art in Jahren mit normalen Witterungsverhältnissen der weitaus überwiegende Teil der Population nach der Reifungszeit wieder zum Heimatgewässer zurück. In dieser Hinsicht ist es vorteilhaft, wenn Gewässer und Reifungsgebiet in enger Nähe zueinander liegen; damit ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß die Imagines nach dem Ende der Reifungsperiode wieder zum Heimatgewässer zurückfinden. Beobachtungen am frühen Vormittag und späten Nachmittag zeigen, daß solche Flächen gleichermaßen von subadulten wie adulten Imagines genutzt werden. Offensichtlich also verbleibt ein gewisser Teil der adulten (d.h. fortpflanzungsreifen) Individuen bei Nacht und während ungünstiger Witterung nicht im Cladietum, sondern hält sich in den angrenzenden Flächen auf.

In den meisten Fällen dürfte die Höhenschichtung in die gleiche Richtung wie die Anzahl an Gefäßpflanzen-Arten laufen; je artenreicher ein Bestand ist, desto unwahrscheinlicher ist eine Faziesbildung einer oder weniger Pflanzenart(en), und desto mehr Höhenschichten (Strata) sind erkennbar — bis im Extremfall die Höhenschichten völlig aufgelöst sind, indem die Pflanzenindividuen alle möglichen Wuchshöhen innerhalb eines bestimmten Bereiches aufweisen.

Als Ursache für die unterschiedlich starke Besiedlung verschiedener Flächen und Vegetationseinheiten in der Umgebung des Fortpflanzungsgewässers kommen in erster Linie unterschiedliche mikroklimatische Bedingungen in Frage. Zum einen werden nicht alle Flächen vom gleichen Zeitpunkt an von der Morgensonne erreicht, so daß sie zum Zeitpunkt der Bestandsaufnahme bereits unterschiedlich lange erwärmt worden sind; dieser Faktor spielt bei den beschriebenen Untersuchungen allerdings nur für einige Hochstaudenfluren (3,4 in Versuch 1) eine Rolle. Zum anderen aber spielt die Vegetationsstruktur eine besondere Rolle. Mit zunehmender Vegetationsdeckung und Feuchtigkeit des Bodens sowie abnehmendem Strukturreichtum des Bestandes nämlich wird das Mikroklima an und über dem Boden gemildert (GEIGER, 1961). So wiesen MÜLLER-STOLL & FREITAG (1957) in 5 cm Höhe in einem lückigen Borstgrasrasen (mittlere Bestandeshöhe 25 cm) eine Schwankung der Tagestemperatur von 19°C, in einer geschlossenen Pfeifengraswiese (m.B. 40 cm, deutlich geschichtet) von 13°C und in einem geschlossenen Schlankseggenried (m.B. 80 cm, kaum geschichtet) von 10°C nach. Bei mikroklimatischen Messungen

sind auch bei den hier untersuchten Beständen deutliche Unterschiede in Luft- und Bodentemperaturen, Luftfeuchtigkeit etc. zu erwarten. Für übernachtende Imagines während oder nach der Reifungszeit ist diese mikroklimatische Situation mit Sicherheit von großer Bedeutung. Für viele Arten nämlich dürften gemäßigte Nachttemperaturen und eine schnelle Erwärmung am Morgen vorteilhaft sein, z.B. um potentiellen Prädatoren leichter zu entkommen oder an Sonnentagen eine verlängerte Zeit für Fortpflanzung und Nahrungssuche zur Verfügung zu haben..

Darüber hinaus unterscheiden sich die Flächen wahrscheinlich in ihrem Reichtum an Beutetieren und sind damit für Libellen in unterschiedlichem Maße attraktiv. Deutlich gestufte, artenreiche Bestände dürften eine größere Anzahl von Nischen bereitstellen für Insekten und andere Wirbellose als artenarme Bestände mit kaum entwickelter Höhenschichtung, da die „Raumfülle“ als die Gesamtheit der von der Tierwelt ausnutzbaren Flächen- oder Raumteile pro Volumeneinheit (HEYDEMANN, 1956) in ihnen größer ist als in den artenarmen. OPPERMANN (1990) wies nach, daß sich verschiedene Wiesen- und Hochstaudengesellschaften eines Feuchtgebietskomplexes aufgrund einer unterschiedlichen Anzahl blühender entomphiler Arten unterschieden : sowohl in Gesamtarten- und -individuenzahl der Evertebraten als auch im Anteil der einzelnen Taxa am Gesamtarten- und -individuenbestand, damit auch im qualitativen und quantitativen Nahrungsangebot für Wiesenbrüter.

WAHL DES FORTPFLANZUNGSHABITATS

Nach der Reifungszeit von einigen Tagen bis mehreren Wochen kehren die adulten Libellen-Imagines zum Heimatgewässer zurück oder wählen nach einer Phase der Ausbreitung ein geeignetes neues Fortpflanzungshabitat aus. Als solches dient ein bestimmter Bach, Fluß, See o.ä. oder ein Komplex beieinaderliegender Einzelgewässer, z.B. eine Kette durchflossener Teiche oder ein Hochmoor mit einer Vielzahl von Schlenken.

Trotz der großen Bedeutung ihrer Schlüpforttreue konnte für die Späte Adonislibelle in Wahlversuchen die Fähigkeit nachgewiesen werden, „geeignete“ (d.h. den natürlichen Verhältnissen entsprechende) Gewässer oder Teile von diesen aktiv auszuwählen und damit von weniger „geeigneten“ zu unterscheiden (BUCHWALD, 1993).

In den folgenden Ausführungen wird beispielhaft auf die enge Bindung von *C. tenellum* an *Cladium*-Gewässer eingegangen, wobei folgende Fragen im Vordergrund stehen : — 1. Gibt es direkte Beziehungen zwischen diesem spezifischen Biotop- und Vegetationstyp und der Libellenart in der Weise, daß diese auf eine bestimmte Gewässerstruktur und/oder bestimmte Vegetationsstruktur oder Pflanzenarten in unmittelbarer Nutzung angewiesen ist ? — 2. Werden alle *Cladium*-Bestände in der Röhrichtzone irgendwelcher Stillgewässer angenommen ?

Die Schneide (*Cladium mariscus*) bildet am optimalen Standort — Kalkquellmoore und -sümpfe ; basenreiche, meist nährstoffarme Quellseen — in der Regel dichtwachsende (90-100% Vegetationsdeckung), hochwüchsige (100-250 cm), meist artenarme Bestände aus. Konkurrenten können wegen des dichten Zusammenschlusses der Blätter, des dichten Wurzelwerkes, der ausgeprägten Rhizombildung sowie der schlechten Zersetzbartigkeit der Blätter kaum aufkommen. Zahlreiche Beobachtungen zeigen, daß diese Bestände für *C. tenellum* — wie sicherlich für andere Libellenarten — in mehrerer Hinsicht als Lebensraum wenig geeignet sind. Hierfür lassen sich 4 Gründe namhaft machen :

- a) In den dichten *Cladium*-Beständen mit einer häufig großen Menge sich nur sehr langsam zersetzender, alter Blätter ist die Wasseroberfläche von oben kaum sichtbar. Weibchen und Paarungsketten müssen zur Eiablage häufig mühsam an den Sprossen herabklettern oder können jeweils nur kleine Strecken herabflattern, wenn der direkte Flug zur Wasseroberfläche nicht möglich ist.
- b) Die Schneide selbst stellt wegen der harten Oberfläche ihrer Blätter eine denkbar ungeeignete Eiablagepflanze dar. *C. tenellum* legt daher vor allem an alten *Cladium*-Blättern auf oder unter der Wasseroberfläche sowie in Blätter oder Sprosse von *Typha angustifolia*, *Phragmites*, *Carex elata* oder anderen Arten ab, in Kalkquellmooren in *Schoenus* spp., verschiedene Moos- oder Submersarten.
- c) Am scharfen Blattrand der Schneide verletzen sich fliegende Imagines mit ihren zarten Flügeln leicht.
- d) Dichte *Cladium*-Bestände bieten eine nur geringe mikroklimatische Vielfalt. Oberhalb des Bestandes ist es an warmen Sommertagen heiß und mäßig feucht, innerhalb des Bestandes dagegen recht einheitlich etwas kühler bei hoher Luftfeuchtigkeit. Offene Kalkquellmoore/-sümpfe mit ungehinderter Einstrahlung kommen den mikroklimatischen Ansprüchen der wärmeliebenden *C. tenellum* weitaus näher als ein dichtes Schneidbinsen-Röhricht.

Est entsprach demnach der Erwartung, daß bei einer Bestandsaufnahme in verschiedenen Teilen eines Kalkquellsumpfes im Mindelsee-Gebiet (Lkr. Konstanz) die Besiedlungsdichte der Späten Adonislibelle mit zunehmender Dichte von *Cladium* abnahm innerhalb der umgebenden arteneicheren und niedrigwüchsigeren Bestände des Primulo-Schoenetum (Tab. 3 ; vgl. BUCHWALD, 1983).

Trotz der genannten Befunde ist *C. tenellum* in SW-Deutschland und der Schweiz eng, aber nicht ausschließlich an *Cladium*-Gewässer gebunden. Diese Bindung besteht auch in anderen Regionen Europas wie Frankreich (Bretagne, Südfrankreich, oberes Rhônetal) oder Nord- und Mittelitalien (BUCHWALD, 1989, n.p.), ist dort jedoch nach bisherigen Kenntnissen weniger ausgeprägt. Als Ursache der Koinzidenz zwischen *Cladium*-Gewässern und *C. tenellum*-Habitaten ist nur eine indirekte Beziehung denkbar. Pflanzen- und Tierart

Tabelle III

Mittlere Abundanz von *Ceriagrion tenellum* und allen vorkommenden Libellenarten
in 5 Probeflächen des großen Kalkquellsumpfes am Mindelsee-Nordufer (1980)

Probefläche Nr.	1	2	3	4	5
Deckung <i>Cladium</i> (%)	5	10	20	40	70
Deckung <i>Schoenus</i> spp. (%)	50	65	60	20	20
Deckung Krautschicht (%)	70	80	80	85	90
Veget. Höhe Anf. August (cm)	30	45	70	75	110
Anzahl Kormophyten	21	17	13	13	8
mittlere Abundanz					
<i>C. tenellum</i> (Indiv./100 qm)	5,6	6,6	4,3	3,2	0,6
mittlere Abundanz aller Libellenarten	29,2	35,4	43,7	23,8	15,6
Anzahl Libellenarten	17	14	14	10	9

haben hinsichtlich einiger, wahrscheinlich für das Vorkommen entscheidender abiotischer Parameter (sehr) ähnliche Ansprüche (Tab. 4), so daß sich Areal und Standorte von *Cladium* und *C. tenellum* teilweise decken. Wahrscheinlich dienen *Cladium*-Bestände im Zusammenwirken mit anderen Faktoren der Libellenart als Zeiger („proximate factor“) für bestimmte Habitateigenschaften, die diese für eine vollständige Larvenentwicklung wie für bestimmte Ansprüche der Imagines benötigt (s. Kapitel 2). Möglicherweise sogar hatte die Schneide für die Späte Adonislibelle bei deren Ausbreitung in der postglazialen Wärmezeit die Funktion einer „Leitpflanze“, der die Libellenart jedoch aufgrund ihrer höheren Wärmeansprüche nicht vollständig bis zur Arealgrenze im Norden (Schottland, Südkandinavien) und Osten (Mittleres Rußland) folgte.

In welcher Weise und in welchem Maße *C. tenellum* bestimmte Uferabschnitte an größeren Seen mit vielfältigem Verlandungsgürtel auszuwählen vermag, zeigt — neben Wahlexperimenten mit umgesetzten Imagines (BUCHWALD, 1993) — die *C. tenellum*-Verteilung am Mindelsee, die ich im Sommer 1988 und 1991 untersuchte. Es wurde mehrmals Teile des West- und Nordufers abgeschwommen, so daß insgesamt ca. 2800 m Uferline mindestens einmal erfaßt wurden; an zufällig ausgewählten Stellen wurde die landseitige Verlandungsvegetation bis in 5-10 m Entfernung von der Uferkante nach Imagines abgesucht.

Die Vegetation des Nord- und Westufers besteht im wesentlichen aus Teichrosen-Gessellschaft (*Myriophyllo-Nupharatum*), Schneidbinsen-Röhricht (*Cladietum marisci*), Schilfröhricht (*Phragmitetum australis*) und Faulbaum-Grauwiedengebüsch (*Rhamno-Salicetum cinerae*); kleinflächig ausgebildet sind Steifseggenried (*Caricetum elatae*), Röhricht des Schmalblättrigen Rohrkolbens (*Typhetum angustifoliae*), Zyperseggen-Röhricht (*Cicuto-Caricetum pseudocyperi*) sowie Bestände der Schwarzerle (*Alnus glutinosa*), Esche

Tabelle IV

Meteorologische, geologische und wasserchemische Daten zu den *Cladium mariscus*-Standorten in Europa im Vergleich zu den *Ceriagrion tenellum*-Habitaten in SW und Norddeutschland; Angaben aus JALAS & OKKO, 1950; MEUSEL, JÄGER & WEINERT, 1965; KLÖTZLI, 1969; GÖRS, 1975; BUCHWALD 1989 u.a.; *in Klammern Extremwerte in NO-Europa, **in Mittel- und Westeuropa. Man beachte, daß die Fortpflanzungshabitate von *C. tenellum* in Norddeutschland nicht *Cladium*-Seen sind!

	<i>Cladium mariscus</i> — Standorte, Europa	<i>Ceriagrion tenellum</i> — Habitate	
		SW-Deutschl.	Norddeutschl.
Minimum mittlere Jahrestemperatur (°C)	6 (ca. 3) *	7	7
Minimum mittlere Januartemperatur (°C)	-6 (ca.-14) *	-2	-1
Minimum mittlere Julitemperatur (°C)	14-16	16,5	17
Wassertemperaturen Hochsommer (°C)	> ca.20 **	> 20-23	> ca.18
Eisschicht	fehlend-mäßig dick (Quellgewässer)	fehlend — dünn (Quellgewässer)	fehlend — dünn (meist Quellgewässer)
Gewässergrund	Torf, Anmoorgley ; Alm, Seekreide ; selten kalkreicher Sand/Kies	Seekreide, Alm ; kalkreicher Torf	meist Torf
pH	-	≥ 6,9	≥ 3,9
Basengehalt (Gesamthärte, in °dH)	> 1,0	> 3,0	> 0,3
Kalkgehalt (Carbonathärte, in °dH)	> 1,0	> 3,0	> 0,1
Ionengehalt (Gesamtleitfähigkeit, in µS)	> 50	> 250	> 40

(*Fraxinus excelsior*) und Seerose (*Nymphaea alba*) (vgl. LANG, 1990). Bei den Untersuchungen konten insgesamt 22 Zonationstypen unterschieden werden; von diesen sind folgende fünf in größerer Ausdehnung vorhanden, benannt nach der charakteristischen Art (zur Leseweise s. Legende Tab. V):

- a) *Nymphaea, Nuphar* — *Phragmites* — *Phragmites* *
- b) *Phragmites* — *Phragmites* *
- c) *Cladium* — *Fraxinus, Alnus*
- d) *Phragmites* — *Cladium* — *Phragmites* *
- e) *Phragmites* — *Cladium* — *Rhamnus frangula / Salix cinerea, Alnus*

Bei 5 Bestandsaufnahmen kontnen insgesamt 5 *C. tenellum*-Vorkommen festgestellt werden, die eine sehr geringe bis recht hohe Abundanz aufwiesen (Tab. V). Vier Vorkommen sind wahrscheinlich als bodenständig anzusehen,

Tabelle V

(Teil-) Population von *Ceriagrion tenellum* an verschiedenen Uferabschnitten des Mindelsees (Lkr. Konstanz). x,y : Bestände nebeneinander innerhalb einer Zone vorkommend ; x/y : Bestände in Durchdringung innerhalb einer Zone vorkommen ; (x) : Bestand sehr kleinflächig ausgebildet (Fragment) ; * Bestand sehr dicht, im Vergleich zu den übrigen Beständen ; P = Paarungsrad, M = Männchen, subad = subadulte Imago.

Lage am Mindelsee	Länge/Breite der besiedelten Fläche (m/m)	Datum	Anzahl Imagines	Zonation : Bestände kennzeichnender Pflanzenarten
West	20/3	26.7.88 9.8.88 3.8.91	2 M, 3 subad 3 M 5 P, 6 M, 2 subad	<i>Cladium mariscus/Carex elata</i> — <i>Carex lasiocarpa, Carex elata</i>
Nordwest	—	3.8.91	1 P, 1 M	<i>Cladium mariscus (-Carex elata</i> <i>C. pseudocyperus) — Phragmites australis*</i> — <i>Thelypteris palustris/</i> <i>Alnus glutinosa</i>
Nordwest	12/2,5	26.7.88 9.8.88 3.8.91	1 M 3 M 1 P, 2 M, 1 subad	<i>Nuphar lutea — Cladium mariscus</i> — <i>Carex elata — Alnus glutinosa</i>
Nordost	—	15.8.88	2 P, 2 M	<i>Phragmites australis — Cladium mariscus (-Carex elata) — Cladium mariscus *</i> — <i>Alnus glutinosa</i>
Nordost	—	24.8.88	2 M	<i>Cladium mariscus *</i> — <i>Cladium mariscus</i>

da Fortpflanzungsnachweise oder -hinweise vorliegen. Dagegen dürfte es sich bei den am 26.8.88 gefundenen zwei Imagines wohl um zugeflogene Tiere handeln, zumal sich Vorkommen 4 in nur geringer Entfernung befindet. Ob die 4 (oder 5) Gruppen von Individuen isolierte Populationen darstellen, oder ob sie als Teilpopulationen einer großen Mindelsee-Population (einschließlich der Teilpopulationen in den Kalkquellsümpfen/-mooren) miteinander in Austausch stehen, ist bisher nicht untersucht worden ; die minimale Entfernung zwischen 2 Gruppen beträgt ca. 140 m, die maximale Entfernung ca. 1600 m (Abb. 4). Auf der freien Wasserfläche des Sees wurden niemals Imagines gefunden ; Paarungsräder und Eiablagen konnte ich bevorzugt in 2-3 m Entfernung von der vorderen Wasserkante beobachten.

Die Analyse der fünf Fundstellen im Vergleich zu den nicht besiedelten Uferstrecken zeigt, daß die Späte Adonislibelle offensichtlich bestimmte Uferpartien mit den folgenden drei Eigenschaften besiedelt (Abb. 5). — 1. In jedem Fall ist ein Bestand des *Cladietum marisci* vorhanden. Dieser wächst am Mindelsee-Ufer über große Strecken mit verhältnismäßig geringem Deckungsgrad (50-85%), wahrscheinlich aufgrund des deutlichen Einflusses nahegele-

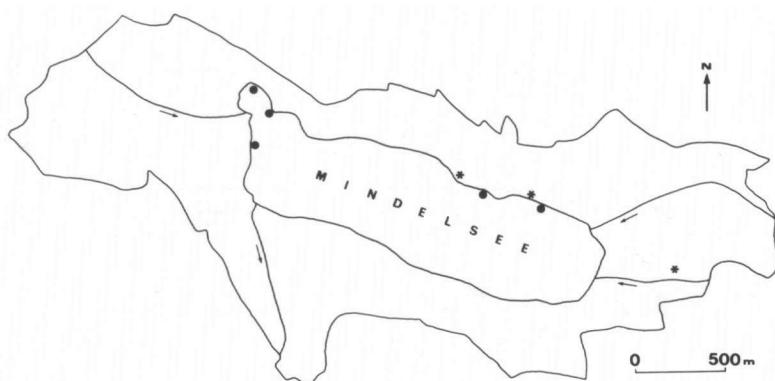


Abb. 4. (Teil-) Populationen von *Ceriagrion tenellum* am Mindelsee (Lkr. Konstanz); ausgefüllte Kreise = Ufer-Vorkommen, Sterne = Vorkommen in Kalkquellmooren oder — sümpfen.

gener oligotropher Limnokrenen und der engen Durchdringung mit anderen Pflanzengesellschaften. — 2. Vorgelagert sein können ein lichtes Schilfrohr-richt oder Schwimmblatt-Bestände von *Nuphar* oder *Nymphaea*, niemals aber andere Vegetationseinheiten. — 3. Meist ist auch ein Bestand des *Caricetum elatae* vorhanden, sei es in Durchdringung mit einem *Cladietum* oder landseitig anschließend an ein solches. Ersatzweise oder zusätzlich kommen ggf. ein dicht-stehendes *Cladietum*, ein *Cicuto-Caricetum pseudocyperi* oder ein *Caricetum lasiocarpae* vor.

Dagegen wurden — neben Zonationstypen ohne *Cladietum* — alle diejenigen *Cladium*-Bestände nicht besiedelt, denen seeseitig ein dichtes *Phragmitetum* vorgelagert ist und/oder auf die landseitig ein (meist dichtes) *Phragmitetum*, ein *Rhamno-Salicetum cinereae* oder ein Erlen-Eschen-Bestand folgt.

Diskussion. Wie bereits Wahlversuche mit umgesetzten Imagines zeigten, ist *C. tenellum* in überraschendem Maße fähig, aus einer großen Anzahl vorhandener Uferabschnitte mit unterschiedlicher Vegetation hochselektiv nur solche Strecken auszuwählen, deren Vegetation offensichtlich auf das überaus enge Ökoschema der Art passt. Bei etwa 3700 m potentiell besiedelbarer Uferstrecke — mit ausgeprägtem Röhrichtgürtel, davon ca. 2800 m untersucht — kommen am Mindelsee Individuen an nur 80 (-100) m vor, verteilt auf 4(5) Abschnitte von 12-30 m Uferlänge und 2- ca. 15 m Breite ! Bemerkenswerterweise stimmen die Verhältnisse am Mindelsee mit denen an weiteren 10 *Cladium*-Seen des Alpenvorlandes in SW-Deutschland, Norditalien, dem oberen Rhônetal sowie der Schweiz überein. Dort konnte *C. tenellum* nur an solchen Gewässern gefunden werden, deren *Cladietum*-Bestände in Kontakt mit Gesellschaften der Großseggenfluren (*Caricetum elatae* u.a.), der Zwischenmoore (*Caricetum lasiocarpae* u.a.) und/oder der Kalkquellmoore (*Orchio-Schoene-*

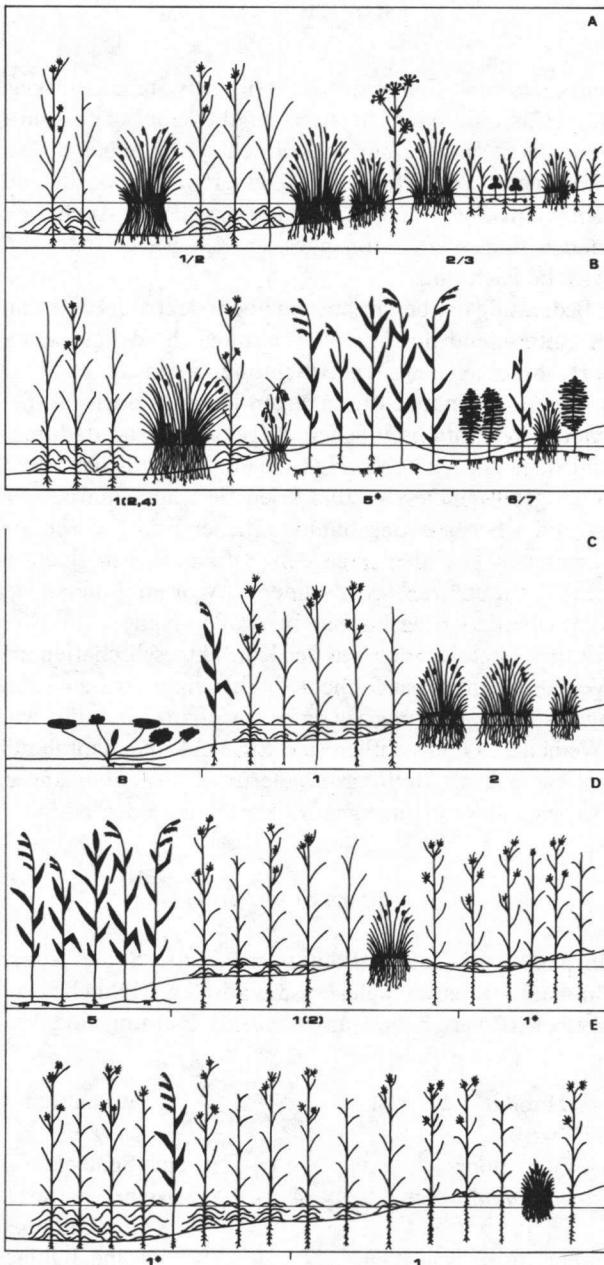


Abb. 5. Vegetationsprofile im Bereich der *Ceriagrion tenellum*-Vorkommen am Ufer des Mindel-sees ; A : West ; B C : Nordwest ; D, E : Nordost (vgl. Abb. 4). 1 = *Cladium mariscus* ; 2 = *Carex elata* ; 3 = *Carex lasiocarpa* (mit *Menyanthes trifoliata*, *Peucedanum palustre*) ; 4 = *Carex pseudocyperus* ; 5 = *Phragmites australis* ; 6 = *Thelypteris palustris* ; 7 = *Alnus glutinosa* ; 8 = *Nuphar lutea*. * = (besonders) dichtstehende Bestände.

tum nigranticis, Primulo-Schoenetum ferruginei) stehen. Dagegen fehlt sie auch dort an Gewässernd oder Uferstrecken, die kein Schneidbinsen-Röhricht aufweisen bzw. deren Schneidbinsen-Röhricht unmittelbar an Strauch- oder Baumbestand, dichtes Schilfröhricht o.ä. angrenzt, sowie in anthropogenen Lebensräumen wie Kiesgruben (vgl. BUCHWALD, 1989). Auch die sehr geringe Aufenthaltsdauer umgesetzter Imagines in Kiesgruben (BUCHWALD, 1993) weist in die gleiche Richtung.

Über die Bedeutung der beschriebenen hochselektiven Besiedlung sind beim derzeitigen Kenntnisstand nur Hypothesen möglich. Wahrscheinlich ist es für die Libellenart von einer gewissen Bedeutung, wenn die in der Regel dicht-wachsenden *Cladium*-Bestände durch engen Kontakt oder gar die Durchdringung mit anderen Vegetationseinheiten aufgelockert und dadurch leicht nutzbar für verschiedene Aktivitäten sind (s. oben). Wesentlicher aber könnte sein, daß die Kontaktgesellschaften — und seien sie fragmentarisch entwickelt — als Reifungs- und Überdauerungshabitate dienen; dies wurde am Mindelsee noch nicht untersucht, ist aber nach den Befunden vom Buchensee als sehr wahrscheinlich einzuschätzen. Mit anderen Worten: da *C. tenellum* auf Reifungs- und Überdauerungsflächen in großer Nähe zum Ufer-Cladietum angewiesen ist, besiedelt sie einen Teil der Kontaktgesellschaften und vermeidet auf diese Weise u.a. intraspezifische Konkurrenz zwischen subadulten und adulten Imagines sowie Paarungsversuche fortppflanzungsreifer Männchen mit subadulten Weibchen. Offensichtlich sind Strauch- und Baumbestände ebenso wie Schilfröhricht o.ä. als Reifungsgebiete für *C. tenellum* ungeeignet, möglicherweise wegen eines ungünstigen Mikroklimas oder eines evtl. höheren Feinddrucks.

WAHL DES SUBHABITATS

Innerhalb eines besiedelten Habitats wählt die Späte Adonislibelle ein geeignetes Subhabitat aus, in welchem die adulten Männchen auf fortppflanzungsreife Weibchen warten und anschließend Paarung und Eiablage stattfinden:

Habitat	Subhabitat
z.B	z.B
- Quellmoor	- einzelne Schlenken, Rinsale
- kleiner <i>Cladium</i> -See	- einzelne Uferabschnitte mit <i>Cladium</i>
- Uferabschnitte eines großen <i>Cladium</i> -Sees	- einzelne Teilstücke (kleine Uferabschnitte mit <i>Cladium</i>)

Um Aussagen über Mechanismus und Selektivität der Wahl des Subhabitats machen zu können, werden im folgenden die Ergebnisse einiger Beobachtungen und Wahlversuche kurz dargestellt.

1. In der Verlandungszone von *Cladium*-Seen wurden adulte Männchen, Paarungsräder und Eiablagen in allen denjenigen Bereichen festgestellt, die nicht unmittelbar an der großen Wasserfläche liegen und trotz der z.T. äußert dichten Vegetation überhaupt noch die Wasseroberfläche erkennen lassen. Dafür nimmt *C. tenellum* das für die Habitatselektion entscheidende Cladiatum marisci ebenso an wie angrenzende, kleinflächige Bestände des Typhetum angustifoliae, des Scirpetum lacustris oder des Caricetum elatae, selten auch fragmentarische Bestände von *Phragmites* oder *Typha latifolia*.

2. In einem Kalkquellmoor des Mindelsee-Gebietes wurde in zwei Wahlversuchen 1984/85 die Wahl von Schlenken untersucht, die sich u.a. hinsichtlich Größe der Wasserfläche, Bodensubstrat, Deckung der submersen und emersen Vegetation, Anzahl Halme pro qm und dem Vorkommen submerser Pflanzenarten voneinander unterschieden. Es wurde deutlich, daß *C. tenellum* keinen Schlenkentyp innerhalb des besiedelten Fortpflanzungshabitats vollständig meidet; es konnten jedoch — in Übereinstimmung mit langjährigen Beobachtungen in anderen Kalkquellmooren — Prioritäten festgestellt werden: Die Art bevorzugt größere Schlenken mit einer Mindestmenge an submerser Vegetation, geringer Deckung der emersen Vegetation sowie überwiegend oder ausschließlich Kalkschlamm am Grund, als Sitzplätze der Männchen ebenso wie als Eiablagegewässer der Weibchen oder Paare (BUCHWALD, 1986).

3. Nachdem im heißen Sommer 1983 fast alle Schlenken desselben Kalkquellmoores austrocknet waren, wurden der Libellenart je eine Schlenke mit ausschließlich Schneide bzw. Schilf geschaffen und zur Wahl angeboten. Es ergab sich auch nach Auswechseln der Pflanzenarten in die beiden Schlenken eine nur leichte Präferenz für den *Cladium*-Bestand (*Cladium* 403 Punkte, *Phragmites* 361 Punkte; BUCHWALD, 1986). Einzelne Beobachtungen zeigen, daß in Kalkquellmooren auch Schlenken mit seltener vorkommenden Arten wie *Carex elata*, *C. lepidocarpa* oder *Mentha aquatica* angenommen werden. Innerhalb eines besiedelten Kalkquellmoores meidet *C. tenellum* die Bestände keiner Pflanzenart, sofern diese nicht zu dicht und hoch wachsen.

4. In den Quell-Heidemooren Norddeutschlands besiedelt *C. tenellum* Gewässer vor allem mit *Sphagnum auriculatum*, das hellgrün/rot/gelb gefärbt ist (dazu *Sph. fallax*, *Utricularia minor*, *Juncus bulbosus*), nicht aber solche mit ausschließlich *Sph. cuspidatum* (dunkelgrün). Nach Einsetzen von *Sph. cuspidatum* — bzw. *Sph. auriculatum*-Watten in jeweils getrennte Schlenken eines südwest-deutschen Kalkquellmoores wurden *Sph. auriculatum*-Schlenken mit 64,5% der Besiedlung häufiger angenommen als *Sph. cuspidatum*-Schlenken. Sie dominierten umso stärker, je mehr die eingesetzten *Sphagnum*-Bestände die Fläche der Schlenken bedeckten und damit deren Aspekt bestimmten.

Wie die Ergebnisse der Wahlversuche und die Beobachtungen zeigen, sind zwar Präferenzen bei der Wahl des Subhabitats z.T. deutlich erkennbar, doch

wird z.B. kein bestimmter *Cladium*-Bestand innerhalb der Verlandungszone eines *Cladium*-Sees ausschließlich besiedelt oder ein anderer grundsätzlich gemieden. Im Gegensatz zur Wahl des Habitats -bestimmter See oder bestimmtes Quellmoor an einer bestimmten Lokalität — trifft die Art bei der Wahl des Subhabitats eine weitaus weniger selektive Entscheidung. Das Experiment mit den eingesetzten *Sphagnum*-Watten läßt erkennen, daß *C. tenellum* mit größter Wahrscheinlichkeit die „richtige“ *Sphagnum*-Art aktiv auszuwählen vermag. Die Tatsache, daß *C. tenellum*-Imagines im Experiment auch *Sph. cuspidatum*-Schlenken annahmen, weist jedoch darauf hin, daß die Wahl der *Sphagnum*-Art umso stärker von anderen Signalfaktoren wie Schlenkengröße, -untergrund, weiteren Submerspflanzen etc. überlagert wurde, je weniger die *Sphagnum*-Bestände den Aspekt der jeweiligen Schlenke bestimmten.

WAHL DES EIALBLAGEPLATZES UND -SUBSTRATES

Mit der Wahl des Subhabitats ist die Wahl der Eiablegestelle und des Eialblagesubstrats eng verknüpft, wobei sie sich in einigen Fällen sogar kaum voneinander unterscheiden lassen. Auch hier seien exemplarisch einige Belege kurz angeführt.

1. In den Kalkquellmooren des Alpenvorlandes werden zwar *Utricularia*-Bestände und feiner Kalkschlamm als Eialblagesubstrat bevorzugt, doch stechen die Tiere häufig die Eier auch in Polster verschiedener Moosarten, in Stengel verschiedener Blütenpflanzen, in *Chara hispida*-Bestände sowie selten in Torfschlamm oder Grünalgen ein.

Vergleichbar ist die Situation in den besiedelten Uferbereichen des Mindelsees. Paarungsräder und Eialblagen fanden sich gleichermaßen in den Beständen von *Cladium* wie in den angrenzenden oder diese durchdringenden Beständen von *Carex elata*, *C. pseudocyperus*, *Thelypteris palustris* o.ä.

2. Als im heißen Sommer 1983 fast alle Schlenken des Kalkquellmoores im östlichen Mindelseegebiet ausgetrocknet waren, konnte untersucht werden, welche Faktoren unter diesen spezifischen Bedingungen die Eialblage bei *C. tenellum* auslösen. Die Versuche machten deutlich, daß die Eialblage in sehr unspezifischer Weise vollzogen wurde, sofern als Signal eine Wasserfläche und einige senkrechte Elemente (Halme) vorhanden waren (BUCHWALD, 1986). Wenn Halme fehlten, konnte in einigen Fällen die Eialblage sogar durch das Angebot eines trockenen Glastellers oder eines wassergefüllten roten Plastiktopfes ausgelöst werden !

Auch bei diesem Selektionsschritt verhält sich die Späte Adonislibelle weit weniger selektiv als bei der Wahl des (gesamten) Fortpflanzungshabitats. Entscheidend ist dabei, daß es offensichtlich keinerlei Selektionsdruck in Richtung einer spezifischen Auswahl eines Subhabitats oder einer Eialblagestelle gibt.

Während die Art bei der Wahl des Quellmoores oder Sees kein Risiko eingeht, indem sie im Alpenvorland fast ausschließlich solche mit Primulo-Schoenetum bzw. Cladetum besiedelt, versfährt sie bei der Wahl der untergeordneten, räumlich eingeengten Einheiten auch nach der Strategie des „Versuch und Irrtum“. Immer wieder konnten z.B. Eiablagen in Schlenken beobachtet werden, die sehr flach sind und/oder deren Grund von dunklem Torgschlamm gebildet wird: dort besteht eine große Wahrscheinlichkeit des späteren Austrocknens, das für (bestimmte oder alle?) Larvenstadien tödlich ist. *C. tenellum* legt darüber hinaus gelegentlich die Eier in Randschlenken ab, die z.T. wenig oder keine Submersvegetation besitzen und daher zeitweise hohe O₂-Defizite aufweisen. Innerhalb eines besiedelten Kalkquellmoores kann sie gefahrlos auch diese Strategie verfolgen, da ja gewährleistet ist, daß (außer in Jahren mit extremer Sommertrockenheit) ein Großteil der Eier und Larven — nämlich derjenigen in den sommernassen Schlenken — die vollständige Entwicklung durchläuft. In günstigen Jahren kommen, so zeigen einzelne Beobachtungen, sogar die Larven in deutlich suboptimalen Schlenken zum Schlüpfen! Dieses Verhalten des Ausweichens der eierlegenden Weibchen und Paare ist sicherlich als Ausdruck der Vermeidung intraspezifischer Konkurrenz um optimale Eiablagestellen ebenso wie einer weit gefaßten Strategie der Risikostreuung zu verstehen.

DISKUSSION UND SCHLUßFOLGERUNGEN

In welcher Weise die Habitatselektion bei Tieren im einzelnen abläuft, ist derzeit noch weitgehend unbekannt. HILDEN (1965) nimmt an, daß sie bei Vögeln in zwei Schritten hintereinander geschieht: Zuerst läßt sich ein Individuum nieder und erkundet den geographischen Ort; diese „rough selection“ wird ausgelöst durch allgemeine Merkmale der Landschaft. Im zweiten Schritt erst wirken die eigentlichen „proximate factors“ auf das Ökoschema des Tieres, das damit auf die physiognomisch spezifischen Merkmale des Habitats „antwortet“. CODY (1985) stellt zur Diskussion, ob für Vögel die auslösenden Faktoren (a) unabhängig voneinander oder (b) in einem hierarchischen System von zeitlich aufeinanderfolgenden Entscheidungen oder (c) synergistisch in einer komplexen Art und Weise wirken. KLOPPER & GANZHORN (1985) geben an, daß die Habitatwahl von Vogelarten aus einer hierarchischen Folge von Selektionsschritten besteht, mit der Evaluation verschiedener Kriterien in verschiedenen Stadien.

Wie verschiedene Habitatuntersuchungen und Wahlexperimente zeigen, verhält sich die Späte Adonislibelle in SW-Deutschland als eine stenotope Art. Damit verbunden ist, daß sie in der Regel keine neuen Fortpflanzungsgebiete sucht und besiedelt, sondern nach der Reifungszeit in Schlüpfortstreue zum Heimatgewässer zurückkehrt und sich dort fortzupflanzen versucht. Die

Mechanismen einer aktiven Habitatwahl haben sich bis heute erhalten, obwohl sie wahrscheinlich nur bei außergewöhnlichen Ereignissen (weitgehende Austrocknung eines Kalkquellmoores, Verdriftung von Imagines) und/oder für einen kleinen Teil der Population relevant sind. Offensichtlich ist das Ökoschema — definiert als die Summe der für die Habitatselektion und Habitatbindung wichtigen Signalfaktoren, an Hand derer ein Organismus den für ihn spezifischen Lebensraum erkennen und finden kann (OSCHE, 1986) — dieser Libellenart in Hinsicht auf einige kennzeichnende Faktoren sehr eng.

Eine wesentliche Komponente des Ökoschemas von *C. tenellum* stellt sicherlich die Zusammensetzung der Vegetation dar. Das fast ausschließliche Vorkommen in den mehrfach genannten zwei Biotoptypen macht deutlich, daß eine äußert spezifische Selektion über die jeweiligen Pflanzenbestände oder -gesellschaften erfolgen muß. Eine Pflanzengesellschaft wird als Typus von floristisch gekennzeichneten Pflanzenbeständen definiert; nicht ein solcher abstrakter Typus dient selbstverständlich dem Individuum als Signal für die Habitatwahl, sondern die darin dominierenden und kennzeichnenden Arten in ihrem charakteristischen Aspekt.

In enger Verbindung mit der Vegetation eines Habitats steht der jeweilige Gewässertyp: mit den Beständen des Primulo-Schoenetum flache, sommerwarme Schlenken von wenigen qm, mit den Beständen des Cladietum kleine und kleinste (sichtbare) Wasserflächen unterschiedlicher Tiefe innerhalb der Röhrichtzone, selten auch Schlenken am Rande von Kalkquellmooren. Dabei ist isoliert betrachtet die Wahl des Gewässertyps — nach Fläche, Tiefe, Form — weitaus weniger spezifisch als die der Vegetation; gemieden werden aber in jedem Fall regelmäßig austrocknende Gewässer, Fließgewässer mit Ausnahme sehr langsam fließender Rinnale sowie größere offene Wasserflächen.

Als dritte Komponente dürfte ein spezifisches Mosaik von Pflanzengesellschaften hinzukommen: an das Cladietum der Röhrichtzone grenzen landwärts Gesellschaften der Großseggenfluren, Zwischen- oder Kalkflachmoore sowie — als Ersatzgesellschaften — der Feuchtwiesen oder feuchten Hochstaudenfluren. Die Fortpflanzungsgewässer liegen stets in offenem Gelände, sind also höchstens in Teilbereichen unmittelbar von Gehölzbeständen begrenzt. Dadurch wird beispielsweise der Befund erklärbar, daß *C. tenellum* niemals an *Cladium*-Gewässern von Kiesgruben oder an Waldgewässern mit schmaler *Cladium*-Zone gefunden wurde.

Betrachtet man den Grad der Selektivität in den aufeinanderfolgenden Stufen der Habitatselektion, so wird ein überraschender Befund erkennbar. Entgegen der möglichen Erwartung, daß mit zunehmender räumlicher Einengzung eine höhere Spezifität bei der Auswahl verbunden sei, zeigt *C. tenellum* die mit Abstand höchste Selektivität bei der Wahl des Fortpflanzungshabitats (See, Kalkquellmoor). Auf dieser Selektionsstufe geht die Art im Alpenvorland unter normalen Bedingungen offenbar kein Risiko einer

„falschen“ Habitatwahl ein. Dabei ist sie an die biotischen wie abiotischen Bedingungen in den zwei Biotoptypen so gut angepaßt, daß sie dort eine (eu)dominante Libellenart darstellt. Da sie in den meisten Jahren sehr hohe Abundanzen erreicht, kann sie „es sich offensichtlich leisten“, bei den folgenden Selektionsschritten (Subhabitat, Eiablagestelle und -substrat) die enge Bindung an den jeweils präferierten Lebensraum zunehmend zu lockern. Zukünftige Untersuchungen werden zeigen, ob der für *C. tenellum* postulierte Stufenmechanismus der Habitatwahl auch auf andere Libellenarten und Tiergruppen zu übertragen ist. Unklar ist in jedem Falle noch, in welcher Weise die einzelnen Stufen der Habitatwahl einander zeitlich folgen und wie sie in Zusammenhang mit ihren jeweils notwendigen Signalfaktoren aufeinander abgestimmt sind.

Habitatselektion kann durch eine Vielzahl von Faktoren ausgelöst werden. Libellen nehmen ihre Umwelt überwiegend optisch wahr, so daß vor allem Faktoren der Gewässerstruktur und Vegetation wie des Aspektes der das Gewässer umgebenden Landschaft (als Vegetationsmosaik) in Frage kommen. Bemerkenswerterweise stellt die floristische Zusammensetzung für *C. tenellum* offenbar eine entscheidende Größe bei der Habitatselektion dar ; wesentlich ist dabei die Anwesenheit (einer oder) weniger dominanter Arten. Sie fungieren dabei als „proximate factors“, werden also nicht, wie z.B. die Krebsschere (*Stratiotes aloides*) bei *Aeshna viridis*, von den Imagines oder Larven für eine unmittelbare Nutzung gebraucht. Es ist jedoch evident, daß eine Pflanzenart oder -gesellschaft kaum als alleiniger Auslöser fungieren dürfte : zu groß wäre sonst die Gefahr einer fehlerhaften Habitatwahl ! Einige der hier vorgestellten Befunde ebenso wie die Ergebnisse anderer Autoren (z.B. MÜNCHBERG, 1956 ; WELLBORN & ROBINSON, 1987 ; MICHELS & DHONDT, 1990) weisen indessen darauf hin, daß Libellen durchaus zur Unterscheidung einzelner Pflanzenarten und damit auch -gesellschaften imstande sein könnten. In welchem Maße und aufgrund welcher Merkmale dies im einzelnen möglich ist, bedarf zukünftiger Untersuchungen.

Selbstverständlich wird Habitatselektion — vor allem auf der Ebene des einzelnen Individuums — auch von einer Vielzahl biotischer Faktoren beeinflußt ; dazu zählen Artgenossen, artfremde Libellenindividuen, Prädatoren und möglicherweise sogar Eiparasiten (s. Beitrag WILDERMUTH in diesem Band). Ihre Bedeutung für die Habitatwahl von *C. tenellum* wurde in diesem Aufsatz nicht näher behandelt.

DANK

Mein herzlicher Dank gilt Herrn Dr. Hansruedi WILDERMUTH und Frau Prof. Dr. Otti WILMANNS für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

LITERATUR

- BUCHWALD, R., 1983. Ökologische Untersuchungen an Libellen im westlichen Bodenseeraum. In : Der Mindelsee bei Radolfzell. Monographie eines Naturschutzgebietes auf dem Bodanrück. *Natur- und Landschaftsschutzgeb. Bad.-Württ.* 11 : 539-637.
- BUCHWALD, R., 1986. *Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatbindung einiger Libellenarten der Quellmoore und Fließgewässer.* Dissertation Univ. Freiburg.
- BUCHWALD, R., 1989. Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatbindung einiger Libellenarten der Quellmoore und Fließgewässer. *Phytocoenologia* 17 (3) : 307-448.
- BUCHWALD, R., 1991. Libellenfauna und Vegetation — eine Zwischenbilanz biozöologischer Forschung. *Beih. Verh. Ges. Ökol.* 2 : 45-62.
- BUCHWALD, R., 1993. Experimentelle Untersuchungen zu Habitatselektion und Biotopbindung bei *Ceriagrion tenellum* DE VILLERS, 1789 (Coenagrionidae, Odonata). *Zool. Jb. Abtl. Syst. Geogr. Biol.* (in Druck).
- CLAUSNITZER, H. J., 1972. Die Odonaten im Naturpark Südheide (Umgebung Celle). *Entom. Zeitschr.* 72(20) : 236-240.
- CLAUSNITZER, H. J., 19888. Die Libellen (Odonata) des Landkreises Celle (Niedersachsen). *Beitr. Naturk. Nieders.* 41 : 96-103.
- CODY, M., 1985. An introduction to habitat selection in birds. In : M. Cody : *Habitat selection in birds*, p. 3-56. Academic Press, Orlando.
- GEIGER, R., 1961. *Das Klima der bodennahen Luftschicht.* 4. neubearb. u. erw. Aufl.; Braunschweig.
- GÖRS, S., 1975. Das Cladictum marisci All. 1992 in Süddeutschland. *Beitr. Naturk. Forsch. SW-Deutschl.* 34, 103-123.
- GRÜTTNER, A., 1990. Die Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe der Moore des westlichen Bodenseegebietes. Diss. bot. 157; Berlin, Stuttgart.
- HEYDEMANN, B., 1956. Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Suppl.* 20 : 332-347.
- HILDÉN, O., 1965. Habitat selection in birds. *Ann. Zool. Fenn.* 2 : 53-75.
- JALAS, J. & V. OKKO, 1950. Botanical and geological analysis of the *Cladium mariscus* station in Joroinen. *Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. 'Vanamo'* 5 (2) : 82-101.
- KLOPFER, P. H. & J. U. GANZHORN, 1985. Habitat selection : behavioural aspects, p 435-453. In : M. Cody, *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando.
- KLÖTZLI, F., 1969. Die Grundwasserbeziehungen der Streu- und Moorwiesen im nördlichen Schweizer Mittelland. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 52 : 1-296.
- KRÜNER, U., 1986. Die Späte Adonislibelle (*Ceriagrion tenellum* de Villers) im südwestlichen niederrheinischen Tiefland (Nordrhein-Westfalen). *Libellula* 5 (3/4) : 85-94.
- KRÜNER, U., J. T. HERMANS & H. J. M. BUGGENUM, 1987. Libellen im deutsch-niederländischen Grenzgebiet : Teverner Heide, Brunssumer Heide und Schinvelder Wald. — Mönchengladbach.
- LANG, G., 1990. *Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes.* 2. Aufl.; Stuttgart, New York.
- MCGEOCH, M. A. & M. J. SAMWAYS, 1991. Dragonflies and the thermal landscape : implications for their conservation (Anisoptera). *Odonatologica* 20 (3) : 303-320.
- MEUSEL, H., E. JÄGER & E. WEINERT, 1965/1978/1992. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora.* Jena.

- MICHELS, N. K. & A. A. DHONDT, 1990. Costs and benefits associated with oviposition site selection in the dragonfly *Sympetrum danae* (Odonata : Libellulidae). *Anim. Behav.* 40 : 668-678.
- MIZUTA, K., 1988. Adult ecology of *Ceriagrion melanurum* Selys and *C. nipponicum* Asahina (Zygoptera : Coenagrionidae). 2. Movements and distribution. *Odonatologica* 17 : 357-364.
- MOSKRUSHOV, P. A., 1972. Visuelle Reize im Verhalten von Libellen (Libellula quadrimaculata). *Vestnik Zool.* 1972 (4) : 46-51.
- MOORE, N. W., 1964. Intra- and interspecific competition among dragonflies (Odonata). An account of observations and field experiments on population density control in Dorset, 1954-1960. *J. anim. ecol.* 33 : 49-71.
- MÜLLER-STOLL, W. R. & H. FREITAG, 1957. Beiträge zur bestandsklimatischen Analyse von Wiesengesellschaften. *Angew. Met.* 3 : 16-30.
- MÜNCHBERG, P., 1956. Zur Bindung der Libelle *Aeshna viridis* Eversm. an die Pflanze *Stratiotes aloides* L. (Odonata). *Nachr. bl. Bayer. Ent.* 5 (12) : 113-118.
- OPPERMANN, R., 1990. *Eignung verschiedener Vegetationstypen als Habitat für Wiesenbrüter — unter besonderer Berücksichtigung des Braunkehlchens (Saxicola rubetra)*. Dissertation Univ. Freiburg.
- OSCHE, G., 1986. Ökoschema. In : *Lexikon der Biologie*, Band 5 ; Freiburg-Basel-Wien.
- PARR, M. J., 1973. Ecological studies of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera : Coenagrionidae). II. Survivorship, local movements and dispersal. *Odonatologica* 2 : 159-174.
- PARR, M. J. & M. PARR, 1979. Some observations on *Ceriagrion tenellum* (De Villers) in Southern England (Zygoptera : Coenagrionidae). *Odonatologica* 8 (3) : 171-194.
- SÄNGER, K., 1977. Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken (Orthoptera : Saltatoria) und der Raumstruktur ihrer Habitate. *Zool. Jb. Syst.* 104 : 433-488.
- STERNBERG, K., 1990. *Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung*. Dissertation Univ. Freiburg.
- UTZERI, C., E. FALCHETTI & G. CARCHINI, 1976. Alcuni aspetti etologici della ovideposizione di *Lestes barbarus* (Fabricius) presso pozze temporanee (Zygoptera : Lestidae). *Odonatologica* 5 : 175-179.
- UTZERI, C., G. CARCHINI, E. FALCHETTI & C. BELFIORE, 1984. Philopatry, homing and dispersal in *Lestes barbarus* (Fabricius) (Zygoptera : Lestidae). *Odonatologica* 13 : 573-584.
- WELLBORN, G. A. & J. V. ROBINSON, 1987. Microhabitat selection as an antipredator strategy in the aquatic insect *Pachydiplax longipennis* Burmeister (Odonata : Libellulidae). *Oecologia* 71 : 185-189.
- WILDERMUTH, H. & W. SPINNER, 1991. Visual cues in oviposition site selection of *Somatotchlora arctica* (Zetterstedt) (Anisoptera : Corduliidae). *Odonatologica* 20 (3) : 357-367.
- ZIEBELL, S. & T. BENKEN, 1982. Zur Libellenfauna in West-Niedersachsen (Odonata). *Drosera* 82(2) : 135-150.