

## HABITATSELEKTION BEI LIBELLEN

H. WILDERMUTH

Abt. Biologie, Kantonsschule,  
Zürcher Oberland, CH-8620 Wetzikon

**HABITAT SELECTION IN DRAGONFLIES.** — Habitat selection is an important element in the reproductive behaviour of dragonflies. In order to optimize their fitness, individuals of both sexes must be able to choose sites for reproduction that are well suited for embryonic and larval development. In this paper selection of oviposition site and larval habitat is briefly reviewed with regard to problem definition, methods of study and presentation of results. The subject is considered from descriptive, causal and functional viewpoints. In order to determine what types of habitat dragonflies select, two quantitative methods are recommended: collecting exuviae and determining the number of adults or their duration of presence at a site. The water bodies selected by dragonflies may be described qualitatively and quantitatively with respect to their physical and biotic features, including size, depth, bottom structure, water regime, hydrochemical properties and vegetation. — In the study of the causal aspects, i.e. the proximate factors by which the habitats and oviposition sites are recognized, various experiments may be conducted, such as structural manipulations of natural habitats, choice experiments using natural substrates or dummies, and transplantations of larvae or adults to non-species-specific habitats. From the results available it may be concluded that sites are recognized mainly by visual cues. In the species so far studied positive reactions are evoked by structural features of the water surface (pattern of light reflection, vegetation). By physical examination of the site using the abdomen (in *Somatochlora arctica*) or the hind legs (in *Perithemis mooma*) the dragonflies may receive additional informations about the quality of the site. The use of thermal signals for choosing the precise localisation of the oviposition site was demonstrated in *Leucorrhinia dubia*. — Some of these proximate factors coincide with ultimate factors that select for habitat-seeking strategies of adult dragonflies. Investigation of the functional aspects (habitat binding) requires laboratory experiments with eggs and larvae. Hitherto only a few species have been studied with respect to factors favouring or limiting the survival rate of embryos and larvae. For *Calopteryx* the high oxygen requirement virtually limits members of the genus to

running water. In some bog dwellers it could be shown that probably the thermal regime of the water — and not its hydrochemical composition — is crucial for habitat binding. — Besides vegetation and physical features, conspecific and heterospecific individuals, predators and possibly egg parasites also influence the selection behaviour of both sexes. Ovipositing females are frequently molested by conspecific males ready to copulate, and therefore try to avoid the latter in space and time. Conspecific and heterospecific competition between males may result in spacing out of individuals, some of whom are thereby relegated to suboptimal habitats. — On the basis of the results so far available a habitat selection model is suggested according to which the dragonflies approach their larval habitats stepwise using different sensory systems. — The research on habitat selection may be applied in bio-indication and to nature conservation. Odonata are useful for the integral assessment of waters, especially as regards structure and landscape. It is suggested that the indication systems should comprise groups of species rather than single ones. When based on the regional stenotopic characteristics of many species, one system is valid only for one limited geographic area. — As all species of Odonata are completely protected in Central European countries such as Germany and Switzerland this order plays an essential role in nature conservation. The most important measures for the conservation of the Odonata fauna concern the larval habitats, i.e. their protection, management, regeneration and creation. It is stressed that scientific investigation of larval habitats and of habitat selection in adults is an indispensable basis for conservation.

### PROBLEMATIK

Je nach Entwicklungsstadium, Alter, Motivation, Tageszeit und Wetter halten sich die Libellen in verschiedenen Räumen auf. Der Grund liegt darin, dass für bestimmte Lebensvorgänge und Aktivitäten wie Entwicklung, Reifung, Nahrungserwerb, Paarung, Eiablage und Ruhe entsprechende, räumlich heterogen verteilte Ressourcen benötigt werden. Aber nur im Imaginalstadium sind die Libellen mobil genug, um grössere Strecken zu überwinden und Orte ihrer Wahl aufzusuchen (CORBET, 1962, 1980). Unter den Wahlobjekten kommt dem Bruthabitat eine besondere Rolle zu; die Wahl des Entwicklungsgewässers hat entscheidende Auswirkungen auf den Fortpflanzungserfolg eines Individuums. Dies zeigt sich insbesondere bei Arten mit lange dauernder Larvalperiode, in der die Tiere mehr oder weniger standortgebunden und während der ganzen Zeit darauf angewiesen sind, dass keiner der limitierenden Nischenfaktoren gewisse Werte unterschreitet. So benötigt *Cordulegaster boltonii* — eine Art kleiner Fließgewässer — für ihre Entwicklung fünf Jahre (DONATH, 1987); die Reproduktionsphase, in der die Tiere mobil sind und neue Gewässer aufsuchen können, dauert hingegen in den meisten Fällen nur wenige Wochen. Die Weibchen beeinflussen deshalb mit der Wahl des Brut-

habitates die Ueberlebensrate von Eiern und Larven in entscheidendem Mass (WAAGE, 1987). Für das Männchen ist das Fortpflanzungshabitat der optimale Ort für Begegnungen mit reifen Weibchen ; hier haben sie die besten Paarungschancen (CAMPANELLA & WOLF, 1974 ; EMLÉN & ORING, 1977 ; THORNHILL & ALCOCK, 1983 ; VAN BUSKIRK, 1986 ; WOLF & WALTZ, 1988). Die räumliche Konzentration der Weibchen am Eiablageplatz wirkt sich damit selektionierend auf die Suchstrategie der Männchen aus (PARKER, 1978 ; BUSKIRK & SHERMAN, 1985).

Jede Libellenart entwickelt sich nur in bestimmten Gewässertypen erfolgreich. Adulte Männchen und Weibchen all jener Arten, die sich nach der Emergenz von ihrem Entwicklungsort entfernen, müssen deshalb nach Erreichen der Geschlechtsreife in der Lage sein, ihre artspezifischen Bruthabitate aufzufinden. Für ökologische Spezialisten ist die richtige Wahl des Larvengewässers besonders wichtig. Fehlentscheide führen zu Fitnessverlusten.

Zur Untersuchung der Habitatselektion gibt es drei mögliche Ansätze mit entsprechender Fragestellung. — 1. Deskriptiver Ansatz: Was wählen Libellen? Die Antwort auf diese Frage ist eine möglichst genaue Beschreibung der Wahlobjekte, d.h. der artspezifischen Habitattypen. Die Charakterisierung enthält qualitative und quantitative Angaben zu den abiotischen und biotischen Eigenschaften der Habitate. — 2. Kausaler Ansatz: Wie wählen Libellen? Im Zentrum dieser Frage steht die Suche nach den Signalen, den proximatsten Faktoren, an denen die Tiere ihre Habitate erkennen. Ziel dieses verhaltensphysiologischen Ansatzes ist die Bestimmung des artspezifischen Ökoschemas. — 3. Funktioneller Ansatz : Weshalb wählen Libellen bestimmte Habitate, während sie andere meiden ? Bei dieser Frage geht es um die Untersuchung des Anpassungswertes der Habitatwahl und damit um das Auffinden der selektionierenden, der ultimatsten Faktoren des Entwicklungshabitates. Mit der funktionellen Antwort werden diejenigen Eigenschaften bezeichnet, welche die Habitatbindung im Sinne von Anpassung ausmachen. In diesen Zusammenhang gehört auch die Frage, ob und inwiefern das Wahlverhalten durch zoozönotische Faktoren wie beispielsweise Prädation und Konkurrenz beeinflusst wird.

Die Erforschung von Habitat und Habitatwahl hat zwei Aspekte, einen theoretischen und einen praktischen. Einerseits ermöglicht sie Einblicke in allgemeine ökologische und öko-ethologische Phänomene, andererseits liefert sie wichtige Grundlagen für den Naturschutz. Die nachfolgenden Ausführungen geben einen Ueberblick über die Fragen, Methoden, Resultate und Schlussfolgerungen der Habitat- und Habitatselektionsforschung. Auf die Beschreibung allgemeiner Aspekte folgen am Schluss einige Hinweise auf mögliche Anwendungsbereiche, nämlich auf Fragen der Bioindikation, des Biotopschutzes sowie der Pflege, Regeneration und Neuschaffung von Brutgewässern.

## TERMINOLOGIE

Nach OSCHÉ (1985) ist Habitatselektion „die Fähigkeit von Tieren, den artspezifischen Lebensraum zu suchen und an speziellen Signalfaktoren zu erkennen.“ Damit beinhaltet Habitatselektion (Habitatwahl) eine Verhaltensweise. Mit „Selektion“ wird hier ausgedrückt, dass ein Tier den Ortstyp aktiv wählt, an dem es sich aufhalten will. Die öko-ethologische Verwendung des Begriffes impliziert die Annahme, dass ein Tier dasjenige Habitat wählt, in welchem es maximale Fitness erreicht (PARTRIDGE, 1978; ALCOCK, 1988). Demnach wird das Wahlverhalten als Resultat der natürlichen Selektion angesehen.

Ökologen brauchen den Begriff Habitatselektion gelegentlich auch im Sinn von Habitatspezialisation oder Habitatspezifität und bezeichnen damit die Tatsache, dass das Vorkommen bestimmter Arten auf spezielle Biotop- oder Habitattypen beschränkt ist; es wird eine ökologische Beziehung festgehalten (z.B. SCHAEFER & TISCHLER, 1983; WILDERMUTH, 1986). Die Verwendung des Begriffes „Selektion“ erfolgt im evolutionsbiologischen Sinn und impliziert die Auffassung, dass die Beschränkung einer Art auf einen bestimmten Habitattyp — die Einnischung — das Ergebnis eines evolutionären Prozesses ist, ähnlich wie die oben erwähnte Verhaltensweise. Mit dieser Inhaltsbestimmung wird der Terminus nahezu oder völlig identisch mit Habitat- oder Biotopbindung. Im gleichen Sinn kommt im Rahmen der Odonatologie auch der Begriff Habitatpräferenz zur Anwendung (z.B. SCHMIDT, 1986, 1991, 1993).

Manche Autoren verstehen unter Habitatselektion weniger die Tatsache, dass Libellen ihren Wohnort wählen als vielmehr die Art und Weise, wie sie ihn wählen. Indem sie fragen, an welchen Signalen die Tiere ihre Habitate erkennen, rücken sie den kausalen Aspekt ins Zentrum (HILDEN, 1965; OSCHÉ, 1973; BUCHWALD, 1989; SCHORR, 1990; STERNBERG, 1990). In einigen odonatologischen Arbeiten wird die Frage nach den proximatoren Faktoren als verhaltensphysiologische Komponente der Habitatselektion betrachtet, terminologisch abgekoppelt und als Habitaterkennung bezeichnet (FRÄNZEL, 1985; WILDERMUTH & SPINNER, 1991; WILDERMUTH, 1993).

Der funktionelle Aspekt der Habitatselektion wird in deutschsprachigen Publikationen oft unter den Begriff Biotopbindung (Habitatbindung\*) gestellt (z.B. BUCHWALD, 1989; SCHORR, 1990; STERNBERG, 1990). Die Autoren bezeichnen damit die Beziehung zwischen einer Libellenart und dem Komplex von selektionswirksamen (ultimaten) Faktoren ihres Habitates. Der Begriff impliziert gleichzeitig eine Erklärung für die Tatsache, dass bestimmte Arten spezifische Biotop zur Fortpflanzung benutzen, während sie andere meiden.

\* Da die Habitatselektion jeweils eine bestimmte Art betrifft, wird Habitatbindung dem Begriff Biotopbindung vorgezogen. Auf den Begriff Monotop wird hier verzichtet.

Die verschiedenen Aspekte der Habitatwahl sind inhaltlich und begrifflich eng miteinander verknüpft. Dies gilt etwa für Habitaterkennung und Habitatbindung im Zusammenhang mit der Koinzidenz von proximatn und ultimaten Faktoren.

In den folgenden Ausführungen wird Habitatselektion im öko-ethologischen Sinn und als Überbegriff verwendet. Wie in der Einleitung bereits vorskizziert, beinhaltet er die Zusammenfassung der Antworten auf die Fragen was, wie und weshalb Libellen im Zusammenhang mit ihrem Lebensraum wählen. Habitaterkennung und Habitatbindung sind demnach als Unterbegriffe aufzufassen.

### DESKRIPTIVER ANSATZ : HABITATMERKMALE

Grundsätzlich gibt es zwei Methoden um festzustellen, welche Gewässertypen eine Libellenart für die Fortpflanzung wählt: Entweder sucht man die Gewässer nach Exuvien ab oder man beobachtet, wo sich die Imagines zur Paarung und Eiablage einfinden. Die erste Methode ist zuverlässiger, weil mit Exuvienfunden gleichzeitig der Nachweis erbracht wird, dass sich die Art am Standort erfolgreich entwickelt. An klar abgegrenzten Kleingewässern oder an homogen strukturierten Uferabschnitten lassen sich durch gründliches und regelmässiges Einsammeln der Larvenhäute auch quantitative Aussagen machen (WILDERMUTH, 1992b). Ferner erlauben Exuvienzahlen, quantitative Vergleiche zwischen verschiedenen Habitattypen zu ziehen (Tab. I). In einem heterogen strukturierten Gewässer ist es ausserdem möglich, anhand der Exuvienzahlen und -Fundstellen verschiedene Arten bestimmten Mikrohabitaten zuzuordnen (STERNBERG, 1985; WILDERMUTH & KNAPP, 1993).

Tabelle I

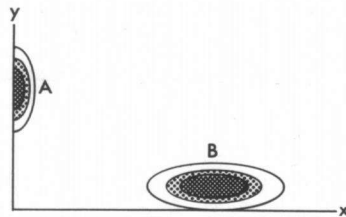
Vergleich zwischen zwei Kleinbiotopen bei Zürich in Bezug auf die Besiedlung durch Anisopteren im Jahr 1990. G1, G2: Gartenweiher mit Kiesgrund; T1, T2: Mesotrophe Torfweiher. Zahlen: Anzahl Exuvien pro m<sup>2</sup> Wasserfläche. Die Exuvien wurden während der Schlupfperiode regelmässig und in kurzen Abständen gesammelt. Angaben zu G1 und G2 aus MAIER & WILDERMUTH (1991).

	G1 (7 m <sup>2</sup> )	G2 (4 m <sup>2</sup> )	T1 (16 m <sup>2</sup> )	T2 (9 m <sup>2</sup> )
<i>Cordulia aenea</i>	-	-	0.3	-
<i>Aeshna juncea</i>	-	-	-	0.7
<i>Somatochlora flavomaculata</i>	-	-	0.3	0.1
<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	-	-	2.6	0.7
<i>Libellula quadrimaculata</i>	4.6	18.0	1.1	0.7
<i>Aeshna cyanea</i>	9.8	0.3	0.1	0.2
<i>Sympetrum striolatum</i>	0.3	3.0	-	-
<i>Libellula depressa</i>	0.1	1.3	-	-
<i>Anax imperator</i>	-	0.3	-	-

Weniger einfach ist es, anhand der Imagines quantitative Aussagen zur Habitatwahl zu machen. Dies hängt mit methodischen Schwierigkeiten zusammen. Wie zählt man beispielsweise Libellen? Auf welche Flächen ist die Anzahl der Individuen zu beziehen? Mit welchen Parametern lassen sich Präferenzen messen? In vielen faunistischen Arbeiten wird die Häufigkeit der Individuen in Abundanzklassen angegeben (z.B. MAIBACH & MEIER, 1987). Die ermittelten Werte sind allerdings wenig präzise und nur dann miteinander vergleichbar, wenn die Daten unter standardisierten Bedingungen erhoben werden. Je nach Tageszeit, Wetter und Zeitpunkt der Flugperiode können sich ganz unterschiedliche Befunde ergeben (z.B. CAMPANELLA & WOLF, 1974; DREYER, 1978; KRÜNER, 1986; WILDERMUTH, 1991). Genauere Werte erhält man mit der Bestimmung der höchsten stetigen Dichte („highest steady density“; MOORE, 1991; WILDERMUTH, 1992b). Dabei wird anhand mehrfacher Stichproben die Anzahl der auf bestimmten Uferlängen oder an Kleingewässern anwesenden Männchen festgestellt. Als Standardbedingungen gelten Windstille, Sonnenschein, Aufnahmezeit am späten Vormittag und um die Mitte der Flugperiode. Wenn sich dabei ergibt, dass die maximal festgestellte Anzahl der Männchen mit der Gewässerfläche korreliert, kann angenommen werden, dass die Art das entsprechende Habitat regelmässig und erfolgreich zur Fortpflanzung benutzt. Die Methode eignet sich allerdings nur für bestimmte Arten (v.a. Libelluliden). Eine weitere Möglichkeit, Präferenzen annäherungsweise quantitativ zu bestimmen wäre die Ermittlung der täglichen Summe individueller Aufenthaltszeiten an verschiedenen Gewässern, an denen eine Art jeweils fliegt (Abb. 1). Sie könnte beispielsweise in Biotopen angewandt werden, in denen verschieden strukturierte Mikrohabitate eng nebeneinander vorkommen. Allerdings ist sie nur dann durchführbar, wenn diese klar voneinander abgegrenzt sind.

Zur Beschreibung der Larvenhabitate werden mit standardisierten Methoden möglichst viele Daten zu abiotischen und biotischen Eigenschaften gesammelt. Um festzustellen, ob allfällige Korrelationen zwischen einzelnen

Abb. 1. Hypothetisches Modell zur ökologischen Segregation zweier Libellenarten (A,B) aufgrund der Habitatwahl. Mass für die Habitatpräferenz ist die Aufenthaltsdauer (x,y) aller Männchen an zwei unterschiedlichen, benachbarten Larvengewässern (X,Y). Die Ellipsen umschliessen die Tagessummen-Einzelwerte für die Arten A und B an beiden Gewässern. Jeder Punkt in den Ellipsen gibt für die entsprechende Libellenart



an, wie lange sie an den beiden Gewässern beobachtet worden ist. Dabei nimmt die Punktedichte in den Ellipsen zentrifugal ab. Bei A ist die Ellipse halbiert, was anzeigt, dass die Art oft nur am Gewässer Y — und nicht auch noch am Gewässer X — fliegt. Das Modell beruht auf Beobachtungen an *Aeshna juncea* und *Somatochlora arctica* in einem subalpinen Moor.

Habitatfaktoren bestehen, können die Messgrößen mit multivariater Statistik analysiert werden. Die Methode hat sich für verschiedene Tiergruppen wie Vögel, Schmetterlinge und Heuschrecken bewährt (z.B. MÜLLER, 1982; DEMARMELS, 1990), ist aber an Libellen erst ansatzweise angewandt worden (STERNBERG, 1990). Dies hängt u.a. damit zusammen, dass es noch keine einheitliche Methode zur quantitativen Erfassung von Libellengewässern gibt.

Angenähert genaue und umfassende Habitatbeschreibungen wurden bislang nur für wenige und ausschliesslich für europäische Arten publiziert. Anfänglich begann man damit, bestimmte Biotope lokalmonographisch und faunistisch zu bearbeiten — meist anhand der Imagines, manchmal auch unter Einbezug von Larven- und Exuvienfunden. In diesem Rahmen wurde versucht, bestimmte Arten oder Artengruppen bestimmten Larvengewässern zuzuordnen (z.B. WILDERMUTH, 1980) oder mit gewissen strukturellen und hydrochemischen Eigenschaften in Verbindung zu bringen (REHFELDT, 1986). Ein anderer Ansatz bestand darin, durch Reihenuntersuchungen an gewissen Habitattypen wie Kiesgrubengewässern, Torfstichen, Gräben oder periodisch überschwemmten Streuwiesen charakteristische Libellenzönosen herauszuarbeiten (z.B. WILDERMUTH & KREBS, 1983; B. SCHMIDT, 1990; BUCHWALD, 1992).

Das biozöologische, deskriptiv-autökologische resp. -synökologische Untersuchungs-Konzept mit Einbezug pflanzensoziologischer Daten, wie dies WILMANN (1987, 1988) allgemein für die zoo-ökologische Forschung vorschlägt, ist in der Odonatologie erst bei wenigen Arten zur Anwendung gekommen (vgl. Arbeiten von DEMARMELS & SCHIESS, 1977; BUCHWALD, 1989; BUCHWALD & SCHMIDT, 1990), allerdings ohne Beschränkung auf Lokalitäten mit Exuvienbelegen. Bei den eigenen Arbeiten sind hingegen nur Standorte mit Exuvienfunden untersucht worden, um damit alle Gewässer auszuschliessen, die zwar von Imagines aufgesucht werden, für eine erfolgreiche Entwicklung aber nicht in Frage kommen (WILDERMUTH 1986, 1987, 1992, 1992b, i. Dr.; WILDERMUTH & KNAPP, 1993)

Neben pflanzensoziologischen Daten (dargestellt in Vegetationstabellen, -Profilen und -Karten) eignen sich folgende Merkmale zur Charakterisierung der Larvengewässer :

- Wasserfläche (Grösse, Form)
- Uferstruktur
- Wassertiefen und Wasserstandsschwankungen
- Wasserbewegungen
- Farbe und Transparenz des Wassers
- Wärmehaushalt des Gewässers
- Farbe und strukturelle Beschaffenheit des Gewässergrundes
- Hydrochemische Eigenschaften

Die meisten dieser Merkmale sind in die oben zitierten Untersuchungen miteinbezogen worden. Als Beispiel für die deskriptive und vergleichende Charakterisierung von Habitaten werden in Tabelle II die Larvengewässer von

Tabelle II

Beispiele tabellarischer Habitatbeschreibungen ; Eigenschaften der Larvengewässer von *Somatochlora arctica* und *Aeshna juncea*. Daten aus WILDERMUTH (1986) und (1992).

Eigenschaften	<i>Somatochlora arctica</i>	<i>Aeshna juncea</i>
Vertikale Verbreitung (Höhe u. M.)	400-2020m	200-2240m
Entspr. thermische Höhenstufen nach SCHREIBER (1977)	2-16	1-16
Hauptverbreitung (Thermische Stufen)	4-7	3-12
Entwicklungsstandorte (Höhe ü. M.)	500-1920m	440-2240m
Entspr. Höhenstufen	4-10	1-10
Habitate	Schlenken, Schlenkenkomplexe, stark verlandete Torfstiche und Abzugsgräben	Schlenken, Torfstiche, Moorweiher, Alpweiher, Bergeesen
Wasserflächen	wenige dm <sup>2</sup> bis m <sup>2</sup>	0.5m <sup>2</sup> bis mehrere ha
Wassertiefe (cm)	Ø 8 (1-60)	Ø 29 (1-120)
Wasserfluss	sehr gering oder fehlend	sehr gering oder fehlend
Gewässergrund	Torfschlamm	organischer Schlamm
Karbonathärte (°dH)	Ø 0.5 (5.0-7.5)	Ø 1.9 (0-13.5)
Elektr. Leitfähigkeit (µS)	Ø 57 (10-270)Ø 64 (5-370)	
Wasserstoffionenkonzentration (pH)	Ø 5.7 (4.0-7.3)	Ø 5.3 (3.3-9.3)
Durchschnittl. Vegetationshöhe (cm)	Ø 20 (10-50)	Ø 29 (10-70)
Vegetationsbedeckung mit Moosen und totem Pflanzenmaterial (%)	Ø 47 (5-100)	Ø 48 (5-100)
Häufigste Pflanzengesellschaft	Scheuchzerio-Caricetum limosae oder dessen Pionierstadium	Caricetum rostratae
Weitere Pflanzengesellschaften	Caricetum fuscae Caricetum diandrae	Caricetum fuscae Caricetum diandrae Caricetum chordorrhizae Eriophoretum scheuchzeri Scheuchzerio-Caricetum limosae Nymphaeetum albae Equisetum-Chara-Pioniergesellschaft
lückige bis geschlossene Moosrasen	sehr häufig	wenig häufig



*Aeshna juncea* und *Somatochlora arctica*, zweier partiell syntoper Arten, einander gegenübergestellt. Der Vergleich zeigt, dass die Habitate in vielen Merkmalen überlappen. Bezüglich der Wasserfläche und Wassertiefe hat aber *A. juncea* eine wesentlich grössere Amplitude als *S. arctica*. Aufgrund der Breite des Habitatspektrums gilt *S. arctica* als stenotope, *A. juncea* eher als eurytope Art. Aus dem Faktum, dass sich die horizontale und vertikale Verbreitung der beiden Arten in der Schweiz decken (MAIBACH & MEIER, 1987) ergibt sich die Hypothese, dass *S. arctica* bei der Habitatwahl das Angebot von Larvengewässertypen weit selektiver nutzt als *A. juncea*.

### KAUSALER ANSATZ: HABITATERKENNUNG

Für die Erkennung von Larvengewässer und Eiablagesubstrat kommen bei Libellen grundsätzlich vier Sinnessysteme in Frage : das visuelle, das taktile, das olfaktorische und das thermische. Zur Ermittlung der als Auslöser wirkenden Signale dienen entsprechende Feldversuche :

- Experimentelle Veränderung von Einzelmerkmalen (z.B. Strukturen) am Larvengewässer
- Wahlversuche mit verschiedenen natürlichen Eiablagesubstraten
- Wahlversuche mit Habitat- und Eiablagesubstratattrappen
- Umsetzungsversuche („Transplantations“-Experimente) mit Larven und/oder Imagines. Sämtliche Versuche müssen im Freiland, an den natürlichen Standorten, durchgeführt werden. Entsprechende Experimente im Labor oder Flugkäfig haben bis anhin fehlgeschlagen.

Wie das nachfolgende Beispiel zeigt, beginnt die Suche nach den mutmasslichen Signalen, an denen die Libellen ihre Habitate erkennen, mit Beobachtungen am Eiablageplatz. Aufgrund der Fakten lassen sich dann bezüglich der potentiellen Schlüsselreize Hypothesen aufstellen und anschliessend experimentell prüfen, wie folgendes Beispiel zeigt.

*Leucorrhinia pectoralis*, eine seltene Libellulide, kommt in Süddeutschland und in der Schweiz nur an meso- bis eutrophen Torfgewässern vor. In einem Moor im Zürcher Oberland mit rund 20 Kleingewässern in verschiedenen Verlandungsstadien fiel bei regelmässigen Stichproben auf, dass sich die Art vorwiegend an teilweise bewachsenen Weihern aufhielt. Im Gegensatz zu *Libellula quadrimaculata* mieden beide Geschlechter sowohl vegetationslose (z.B. frisch geschaffene), als auch stark verlandete und dicht mit Schilf oder Schachtelhalm bestandene Gewässer. Anhand der jährlich an allen Weihern eingesammelten Exuvien bestätigte sich die Vermutung, dass die Art nur in denjenigen Torfgewässern zur Entwicklung gelangt, die sich in bestimmten Sukzessionsstadien befinden. Dies führte zur Hypothese, dass *L. pectoralis* ihr Larvengewässer (visuell) an den Vegetationsstrukturen erkennt. In einer ersten Serie von Experimenten wurden dann an einem zu etwa 10% mit Vegetation bedeckten Weiher, an dem *L. pectoralis* und *L. quadrimaculata* regel-

mässig flogen, die emersen Wasserpflanzen vollständig entfernt. Erstere blieb von nun an aus, während letztere keine Reaktion auf die Veränderung zeigte. Nachdem in einer zweiten Serie von Versuchen die Wasserfläche mit schwimmenden Vegetationsattrappen aus rechteckigen, grün gestrichenen Styroporstücken belegt wurde, kehrte *L. pectoralis* zurück (WILDERMUTH, 1992b). Damit ist allerdings noch nicht geklärt, wie *L. pectoralis* die Torfweiher aus dem regionalen Angebot von potentiellen Entwicklungsstandorten selektioniert resp. durch welche Signale die Tiere die artspezifischen Brutstätten von anderen Gewässern unterscheiden.

Reaktionen auf experimentelle Veränderungen an der Vegetation (partielles Schneiden von Halmen in homogenem *Eleocharis*-Bestand) konnten auch bei *Coenagrion mercuriale* hervorgerufen werden. Dabei gelang der Nachweis, dass die Tiere bevorzugt an Stellen mit niedriger und lückiger Pflanzendecke fliegen (BUCHWALD, 1989).

Im südwestdeutschen Alpenvorland beobachtete BUCHWALD (1989,1991), dass *Ceriagrion tenellum* nur eine von 20 regional vorkommenden Moor-Assoziationen mit potentiell ganzjähriger Wasserführung annimmt, nämlich das Primulo-Schoenetum. Dass bei der Wahl der Bruthabitate den Pflanzenbeständen eine entscheidende Rolle zukommt, konnte durch „Transplantations“-Experimente mit Imagines gezeigt werden: Je mehr Ähnlichkeit das Verpflanzungsgebiet mit dem natürlichen Fortpflanzungshabitat aufwies, desto grösser war die Verweildauer der umgesetzten Tiere am Fremdstandort (BUCHWALD, 1992, 1992a).

Wahrscheinlich sind es nie einzelne, sondern mehrere, kombiniert wirkende visuelle Merkmale, welche die Tiere zu den Habitaten leiten. So konnte STERNBERG (1990) bei *Leucorrhinia dubia* durch Manipulationen an einer natürlichen Moorschlenke und durch Experimente an einem im Moor eingerichteten Kunstgewässer eine ganze Reihe von attraktiv wirkenden Merkmalen nachweisen. Massgebend sind unter anderem Vegetationsstrukturen, Beschaffenheit des Ufers, Gewässertiefe sowie Grösse und Erscheinungsbild der Wasserfläche.

Ein auch für Libellen aus grösserer Distanz erkennbares Merkmal ist die reflektierende Wasserfläche. Dabei ist nicht das Wasser an und für sich, sondern lediglich das Reflexionsmuster als Auslöser wirksam. Das zeigen Zufallsbeobachtungen an Individuen verschiedener Arten, die sich hartnäckig über Öllachen, Autodächern oder Treibbeetfenstern aufhielten und teilweise auch versuchten, Eier abzulegen (z.B. KENNEDY, 1917; MULLER, 1937; WYNIGER, 1955; NEVILLE, 1960; CRUCITTI, 1980; VAN NOORDWIJK, 1980). Die ersten Versuche, die optische Wirksamkeit der Gewässeroberfläche experimentell zu prüfen, gehen auf STEINER (1948) zurück. Die Reaktionen der Tiere (*Leucorrhinia dubia*) auf seine Attrappen — er verwendete nur Materialien mit matter Oberfläche, welche Männchen und Weibchen gleichermaßen zur Thermoregulation benutzten; sie zeigten deshalb keinerlei Sexualverhalten —

hat er allerdings falsch interpretiert (SCHIEMENZ, 1954). Systematische Experimente in dieser Richtung wurden erst 40 Jahre später durchgeführt, und zwar an *Somatochlora arctica* und *Aeshna juncea* (WILDERMUTH & SPINNER, 1991, WILDERMUTH, 1993). Dabei wurden den Tieren in unmittelbarer Nachbarschaft der natürlichen Entwicklungsgewässer Habitatattrappen aus Plexiglasplatten, Plastikfolien und Baumwolltüchern in verschiedenen Farben, Graustufen und Grössen angeboten. Von jedem Attrappentyp kamen zwei Exemplare zum Einsatz; je eine der einander entsprechenden Flächen war mit Glassplittern bestreut. Mit den Experimenten sollte u.a. eine Hypothese geprüft werden, wonach Adulttiere von *S. arctica* ihren Eiablageplatz an den lebhaften Glanzlichtern erkennen, die dort entstehen, wo auftauchende Pflanzenteile die Wasseroberfläche aufwölben (WILDERMUTH, 1987). Am wirksamste erwiesen sich dunkle, reflektierende Flächen. Als Mass für die Attraktivität dienten Ankunfts Häufigkeit und Aufenthaltsdauer an den einzelnen Attrappen. Künstliche Glanzlichtmuster, erzeugt durch Glassplitter, zeigten über matten Flächen kaum Wirkung, und auf schwarz glänzendem Untergrund hatten sie keinen verstärkenden Effekt. Die Glanzlichtmuster-Hypothese musste deshalb verworfen werden. Matte und helle Attrappen erwiesen sich in allen Experimenten als unwirksam. Auf dunkle glänzende Flächen reagierten beide Geschlechter eindeutig mit Elementen des Fortpflanzungsverhaltens (Patrouillenflüge, Verteidigung des Platzes, Eiablageversuche). Angezogen wurden die Tiere wahrscheinlich durch reflektiertes polarisiertes Licht, ähnlich wie dies für Wasserwanzen, Wasserkäfer und andere flugfähige, subaquatisch lebende Insekten experimentell nachgewiesen worden ist (SCHWIND, 1991). Freiland-Experimente mit *Pyrrhosoma nymphula*, *Somatochlora alpestris*, *Libellula quadrimaculata*, *L. depressa* und *Aeshna juncea* bestätigen die Vermutung (WILDERMUTH, unveröff.).

Mit Streifen von farblos-transparenter Plastikfolie, die auf den dunklen Waldboden neben einem Bachlauf ausgelegt wurden, konnte FRÄNZEL (1985) bei *Cordulegaster bidentata* ebenfalls Eiablageversuche auslösen. Da sich aber *C. bidentata* nie in Moorschlenken und *S. arctica* nie in Waldbächen fortpflanzt, müssen bei der Habitatsuche, ähnlich wie bei *Leucorrhinia pectoralis*, neben dunklen, glänzenden Flächen noch weitere Raummerkmale wirksam sein.

Auch bei der Wahl des Eiablageplatzes innerhalb des Brutgewässers spielen visuell erkennbare Merkmale eine Rolle. *Perithemis mooma*, eine neotropische, exophytisch ablaichende Art, benutzt als Eiablagesubstrat schwimmende Algenwatten und faulende Holzstücke sowie auftauchende Feinwurzel filze von Wasserpflanzen (WILDERMUTH, 1991a). Durch das experimentelle Angebot von Substraten aus natürlichen und künstlichen Materialien konnte gezeigt werden, dass Männchen und Weibchen die Eiablageplätze aus mehreren Metern Distanz anhand eines einfachen Musters erkennen: eine reflektierende,

auftauchende und allseitig von Wasser umgebene Masse mit (für den menschlichen Betrachter) glatter oder fein strukturierter Oberfläche (WILDERMUTH, 1992a). Die Weibchen von *Leucorrhinia intacta*, einer nordamerikanischen, ebenfalls exophytisch ablaichenden Art, suchen zur Eiablage Stellen auf, die zwischen dem Wasserspiegel und einem submersen Vegetationsteppich eine freie Wasserschicht von ca. 5cm aufweisen. Diese Situation bietet optimale Verhältnisse für die Eientwicklung (WOLF & WALTZ, 1988). Möglicherweise spielt bei *L. intacta* im Zusammenhang mit der Feinerkennung des Platzes auch eine thermische Komponente mit.

Endophytisch ablegende Arten erkennen die Eiablagestellen ebenfalls primär visuell. Bei den Zygopteren *Calopteryx maculata* und *Pyrrosoma nymphula* wurde beobachtet, dass sie sich bei der Auswahl zweier verschieden grosser Substrate signifikant häufiger für das grössere entscheiden (WAAGE, 1987; REHFELDT, 1990). Bei *Pyrrosoma nymphula* fiel MARTENS (1992) auf, dass die Tiere bei der Eiablage an Schwimmblättern von *Potamogeton natans* nicht alle Teile gleichermassen nutzten. Bevorzugt wurden Blattbasis und Blattstiel. Die Tandems landeten am häufigsten an der Blattbasis, dort, wo sich infolge der strukturellen Eigenheiten des Substrates in der Wasseroberfläche eine kleine Wölbung mit reflektierendem Ring bildet. An einem Weiher mit Beständen der Gelben Teichrose (*Nuphar lutea*) beobachtete MARTENS (1993), dass *Platycnemis pennipes* ausschliesslich Blütenstiele zur Eiablage benutzte. Bei Attrappenversuchen bevorzugten die Tiere gelbe gegenüber grünen und normalgrosse gegenüber übergrossen Blüten, 12cm aus dem Wasser ragende gegenüber 20cm oder 0cm langen Blütenstielen, schräg stehende gegenüber senkrecht stehenden Blüten sowie freistehende Blüten gegenüber solchen, die an der Wasseroberfläche von Schwimmblättern umschlossen waren. Die Ergebnisse lassen den Schluss zu, dass die Wahl des Eiablageplatzes bei den untersuchten Zygopteren visuell und anhand eines Merkmalkomplexes erfolgt, dessen Komponenten sich experimentell aufschlüsseln lassen.

Ist ein Larvengewässer aufgrund der visuellen Signale einmal ausgewählt, wird es manchmal anschliessend noch taktil geprüft. Bei verschiedenen Arten wurde beobachtet, wie die Tiere in wiederholten Sturzflügen aus der Luft auf die Wasseroberfläche stossen, diese kurz berühren — vermutlich mit dem Abdomen — und wieder hochfliegen. Dieses als „water touching“ bezeichnete Verhalten ist sowohl bei Anisopteren als auch bei Zygopteren beschrieben worden (z.B. MOORE, 1960; CORBET, 1962; CRUCITTI, 1980; VAN NOORDWIJK, 1980). Solche Tauchflüge konnten wir auch bei Attrappenversuchen beobachten (WILDERMUTH & SPINNER, 1991). In einem Fall berührte ein Männchen von *Somatochlora arctica* eine schwarze Plastikfolie 52mal hintereinander mit deutlich hörbarem Aufprall. Dabei dürfte es sich kaum um Trink- oder Badeverhalten gehandelt haben, als das „water touching“ auch schon gedeutet wurde (CORBET, 1962). Auch Weibchen von Anisopteren (*Cordu-*

*legaster bidentatus* und *Aeshna juncea*) wurden eindeutig bei der taktilen Prüfung des Eiablagesubstrates beobachtet, indem sie ihren Ovipositor in Plastikfolie einzubohren versuchten; sie liessen aber jeweils bald davon ab (FRÄNZEL, 1985; WILDERMUTH, 1993).

Abdominale Suchbewegungen mit mechanischer Prüffunktion gehören bei den (endophytisch ablaichenden) Zygopteren zum normalen Verhaltensmuster bei der Eiablage (vgl. z.B. MARTENS, 1992). Dabei werden die Eier vermutlich erst dann ins Substrat deponiert, wenn eine Stelle gefunden ist, die dem taktilen Suchmuster entspricht. Ein Befund an *Platycnemis pennipes*, wonach das erste Ei frühestens 40s nach dem Erstkontakt des Ovipositors mit dem Substrat abgelegt wird, erhärtet die Hypothese (MARTENS, 1992a). Die afrikanische Calopterygide *Phaon iridipennis* vermag mittels taktiler Sensoren sogar die Härte unterschiedlicher Eiablagesubstrate zu prüfen und je nachdem die eine oder andere Form von Oviposition zu wählen (MILLER & MILLER 1988).

Aussergewöhnlich ist das taktile Prüfverfahren bei *Perithemis mooma*. Dabei strecken die Männchen während vielfach wiederholten Sturzflügen auf das Eiablagesubstrat die Hinterbeine aus, berühren dessen Oberfläche innert 1-2 Hundertstelssekunden mit ihren Tarsen und ziehen die Beine beim Hochfliegen wieder ein (WILDERMUTH, 1992a). Die Weibchen führen bei der Eiablage dieselben Beinbewegungen aus. Beobachtet wurden solche „Tänze“ schon früher, bei *P. tenera* von RÜPPELL *et al.*, (1988), aber dahin gedeutet, dass die Beine als „Abstandhalter“ eingesetzt würden. Vergleiche mit anderen exophytisch ablaichenden Libelluliden und Experimente mit Aenderungen an natürlichen Substraten und mit Attrappen ergaben aber eindeutig, dass es sich bei den Berührungsmanövern bei *P. mooma* um ein taktiles Prüfen des Eiablagesubstrates handelt; nur weiches, gallertiges Material wird von den Männchen gegenüber Konkurrenten verteidigt.

Wie bei *Leucorrhinia dubia* nachgewiesen wurde, kann bei der Wahl des Eiablageplatzes auch die Wassertemperatur mitspielen (STERNBERG, 1990). Paarungsräder und ablegebereite Weibchen suchten in einer Schlenke bevorzugt diejenigen Stellen zur Eiablage aus, die künstlich aufgeheizt waren. Da in diesem Zusammenhang nie gesehen wurde, dass die Tiere mit dem Wasser Abdominalkontakt aufnahmen, vermutet Sternberg, die Lufttemperatur werde mit Thermorezeptoren der Antennen gemessen. Dass Libellen differenziert auf das thermische Landschaftsmuster zu reagieren vermögen, ist auch an süd-afrikanischen Arten gezeigt worden (MC GEOCH & SAMWAYS, 1991).

Ob und inwieweit bei der Habitatwahl eine olfaktorische Komponente beteiligt ist, lässt sich bislang schwer beurteilen. Die einzigen Hinweise in dieser Richtung geben die Wahlversuche von STEINER (1948), bei denen eine mit Moorwasser gefüllte Wanne von *Leucorrhinia dubia* mehr als doppelt so häufig angefliegen wurde wie ein entsprechendes Gefäss mit Leitungswasser. Bei der mikromorphologischen Analyse der Antennen fand Steiner auf dem Flagellum

zahlreiche Sensillen, die er als Chemorezeptoren deutete. Eine experimentelle Bestätigung dieser Hypothese fehlt noch. Die einzige bis anhin durch sinnesphysiologische Untersuchungen nachgewiesene Funktion der Libellen-Antenne ist die Messung der Luftströmungsgeschwindigkeit im Zusammenhang mit der Flugkontrolle (GEWECKE *et al.*, 1974).

Aufgrund der verhaltensphysiologischen Studien lässt sich vermuten, dass die Libellen ihre Larvengewässer auf Distanz optisch erkennen. Bei der Nahorientierung kommen dann taktile, thermische und möglicherweise olfaktorische Reize hinzu. Da viele dieser proximativen mit entsprechenden ultimativen Faktoren koinzidieren, erhalten die Tiere mit den vom Habitat ausgehenden Signalen Informationen über die selektionswirksamen Eigenschaften des Larvengewässers.

Es ist ziemlich sicher, dass sich das Habitatschema gewöhnlich aus mehreren Komponenten zusammensetzt, die durch verschiedene Sinnessysteme wahrgenommen werden. Arten mit weitem Oekoschema haben vermutlich gegenüber einem oder mehreren der Faktoren eine grössere Toleranz als solche mit engem Schema; die Erkennungsmerkmale wirken bei stenotopen Arten spezifischer als bei eurytopen. Massgebend für die Habitaterkennung ist damit das Muster der qualitativen und quantitativen Gemeinsamkeiten der verschiedenen Biotope mit potentiellen Larvengewässern, das dem artspezifischen Oekoschema entspricht (Abb. 2).

Im Zusammenhang mit der Objektwahl machte JACOBS (1955) eine bemerkenswerte Beobachtung an *Perithemis tenera*, die auf einen genetisch fixierten intraspezifischen Verhaltenspolymorphismus hinweist. Am gleichen Gewässer flogen hell und dunkel gefärbte Individuen, die sich in der Wahl des Eiablage-

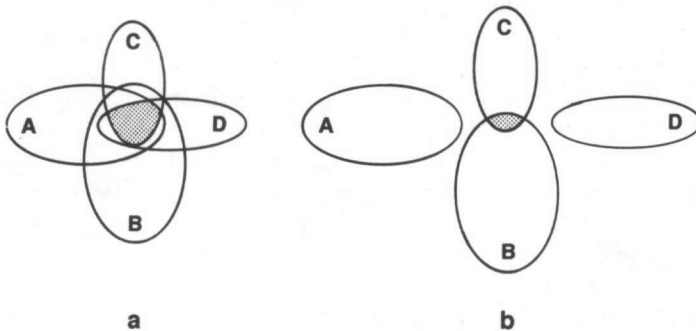


Abb. 2. Hypothetisches Modell von vier Bruthabitattypen (A,B,C,D) wie sie im Oekoschema einer eurytopen (a) und einer stenotopen (b) Libellenart erscheinen. Die gerasterten Flächen entsprechen den gemeinsamen Erkennungsmerkmalen der jeweiligen Art. Für die Art a haben alle 4 Habitattypen ein oder mehrere gemeinsame Erkennungsmerkmale, während dies für die Art die b nur für die Typen B und C zutrifft; A und D liegen ausserhalb des Oekoschemas und werden deshalb als Habitat nicht gewählt.

platzes signifikant unterschieden. Während die dunklen Tiere aus dem Wasser ragende Holzstücke zur Eiablage bevorzugten, wählten die hellen Tiere häufiger algenbedeckte Laichkrautfluren. Möglicherweise handelt es sich hier um eine genetische Verkopplung einer morphologischen Eigenschaft mit einem Verhaltensmerkmal, ähnlich wie beim Birkenspanner (*Biston betulariae*), bei dem es neben der Normalform mit hellen Flügeln eine melanistische Mutante gibt. Haben die beiden Formen die Wahl zwischen heller und dunkler Baumrinde, sucht die helle Form den hellen Untergrund signifikant häufiger als Ruheplatz aus als die melanistische (KETTLEWELL, 1955; KETTLEWELL & CONN, 1977).

Hier stellt sich die Frage, ob eine Art durch die Präferenz eines bestimmten Larvengewässertypes ihre Fitness auch tatsächlich optimiert. Falls diese Hypothese zutrifft, müsste zwischen dem zur Fortpflanzung gewählten Gewässer und der Anzahl fortpflanzungsfähiger Nachkommen (gemessen an der Exuviensumme) eine positive Korrelation nachgewiesen werden können. Geprüft wurde dies anhand von Daten, die für die Libelluliden *Leucorrhinia pectoralis* und *Libellula quadrimaculata* erhoben wurden. Für beide Arten wurde an 18 kleinen Torfgewässern ein Index für die Präferenz errechnet und gleichzeitig die Exuviensumme für eine Fünfjahresperiode errechnet. Werden die beiden Grössen zueinander in Beziehung gesetzt, zeigt sich bei *L. pectoralis* eine signifikante Korrelation zwischen Präferenzindex und Exuviensumme, für *L. quadrimaculata* hingegen nicht (WILDERMUTH, 1992b). Dieser Befund führt zur Annahme, dass die Wahl des Eiablageplatzes nicht in jedem Fall optimal ist. Bestätigt wird die Vermutung durch Beobachtungen an zwei Torfweihern von 94 und 67m<sup>2</sup> Fläche, an denen sich regelmässig Weibchen von *Aeshna cyanea* und *Anax imperator* zur Eiablage einfanden. Die quantitative Exuviensuche während 5 Jahren ergab folgendes Resultat: Insgesamt 301 Exuvien von *A. cyanea* und 4 von *A. imperator* am grossen Weiher sowie 289 Exuvien von *A. cyanea* und 1 von *A. imperator* am kleinen Weiher. Andererseits kann sich *A. imperator* in der gleichen Gegend an entsprechend günstigen Gewässern massenhaft entwickeln (WILDERMUTH & KREBS 1983). Im Fall der Torfweiher wurde der schlechte Fortpflanzungserfolg von den Weibchen offenbar nicht vorausgesehen. Wegen der Massenentwicklung in Pionierbiotopen (CORBET 1962) wird *A. imperator* gewöhnlich zu den zu Arten mit r-Selektion gezählt. Sie verhält sich aber oft opportunistisch und legt ihre Eier auch in stärker bewachsene Gewässer ab. Damit verteilen die Weibchen das Mortalitätsrisiko der Larven, nehmen dabei aber Teilmisserfolge in Kauf.

Verschiedene Beobachtungen deuten darauf hin, dass gewisse Libellenarten zwischen optimalen und suboptimalen Mikrohabitaten zu unterscheiden vermögen. So wählen die Weibchen von *Leucorrhinia intacta* für die Eiablage bevorzugt diejenigen Stellen, die sich von den Temperaturbedingungen her optimal für die Entwicklung eignen (WOLF & WALTZ, 1988). Dass Libellen-

weibchen bei der Wahl des Eiablageplatzes Stellen aussuchen, an denen Eier und Larven die besten Ueberlebenschancen haben, ist vermutlich eine verbreitete Strategie (BUSKIRK & SHERMAN, 1985). Die von den Weibchen zur Eiablage ausgewählten Mikrohabitate werden auch von den Männchen bevorzugt, wie bei *Sympetrum rubicundulum* beobachtet wurde (VAN BUSKIRK, 1986). Die Männchen besetzen die besten Plätze jeweils bereits am Morgen, lange bevor die Weibchen erscheinen. Ähnlich verhalten sich die Männchen von *Aeshna juncea* in alpinen Mooren mit verschiedenen Kleingewässern. Anfänglich fliegen sie an den grösseren offenen Wasserflächen. Erst wenn sich die Dichte der Individuen erhöht, weichen einige auf die kleineren seichten Schlenken aus.

Die Besetzung optimaler und suboptimaler Mikrohabitate lässt sich bei gewissen Arten auch im Verlauf der Flugsaison verfolgen. Bei einer Pilotstudie an einem heterogen strukturierten Bach stellte sich heraus, dass die am Anfang und am Schluss der Flugzeit nur spärlich vorhandenen Männchen von *Calopteryx virgo* jeweils ganz bestimmte Plätze besetzten. Bei zunehmender Populationsdichte änderte sich das Verteilungsmuster der Territorien und es wurden auch andere, möglicherweise weniger geeignete Stellen besiedelt. Eine heterogene, mit den wechselnden Belichtungsverhältnissen korrespondierende Verteilung der Imagines beider Geschlechter entlang eines Baches wurde auch bei *Hetaerina macropus* beobachtet (EBERHARD, 1986).

Bei *Megaloprepus coeruleus* konnte FINCKE (1990) nachweisen, dass es innerhalb des gleichen Larvengewässertyps Qualitätsunterschiede gibt, die sich je nach der Wahl auf den individuellen Fortpflanzungserfolg auswirken. Die Männchen dieser Art verteidigen in kleinen Waldlücken ausschliesslich grosse Wasserlöcher mit mehr als einem Liter Inhalt. Hier finden sich auch die Weibchen ein. Kleinere, im Waldesschatten liegende Höhlen werden von den Männchen jedoch — im Gegensatz zu den Weibchen — nicht beachtet. Gewinner der Territoriumskämpfe ist meist der grössere von zwei Kontrahenten. Für ihn hat der Besitz einer grossen Höhle an besonnter Stelle den Vorteil, dass sich Paarungschance und Nachkommenzahl erhöhen. Seine Söhne werden ausserdem grösser und damit bezüglich der Fortpflanzung erfolgreicher. Dass sich die Wahl des Eiablageplatzes auf die Ueberlebensrate der Nachkommen auswirkt, ist auch vom Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*) bekannt. HOWARD (1978) konnte zeigen, dass die Mortalität der Embryonen, verursacht durch räuberische Egel und durch hohe Temperaturen bedingte Entwicklungsstörungen, von der Lokalität abhängt, die das Weibchen zur Laichablage wählt. Stellen mit hoher Ueberlebensrate fallen bezeichnenderweise mit den Territorien der grösseren Männchen zusammen. Die ranghohen Tiere kontrollieren damit im Hinblick auf ihre Fitness die besten Mikrohabitate.



## FUNKTIONELLER ANSATZ : HABITATBINDUNG

Das Mosaik von ultimativen Faktoren, d.h. der limitierenden (resp. begünstigenden) und damit selektionierenden Nischenelemente einer Libellenart lässt sich — wenn auch nur grob und annäherungsweise — allein schon durch qualitative Untersuchungen zur Habitatpräferenz umschreiben. So stellte SCHMIDT (1993) beispielsweise für *Sympetrum depressiusculum* an norddeutschen Karpfenzuchtteichen mittels einfacher Feldbeobachtungen eine Reihe von Schlüsselfaktoren der ökologischen Nische für eine erfolgreiche Vermehrung der Art zusammen : hohe Wärmesumme des Wassers während des Sommerhalbjahres, dichte Submersvegetation und reiches Nahrungsangebot bei schwacher Nahrungskonkurrenz durch die noch jungen Fische. Die lange winterliche Trockenphase des Larvengewässers wird toleriert und schaltet gleichzeitig konkurrenzstarke mehrjährige Libellen aus. Schmidt schliesst daraus, dass durch die traditionelle Karpfenzucht mit künstlich reguliertem Wasserregime die natürliche Habitatsituation in voralpinen Seeufer- und Flus-sauenbereichen bezüglich entscheidender ultimativer Faktoren simuliert wird.

Ebenfalls auf deskriptivem Weg, aber mit weit umfangreichem und teilweise quantitativem Datenmaterial, versuchte BUCHWALD (1989) die ultimativen Faktoren bei einigen mediterranen Arten in Südwestdeutschland einzugrenzen. Für *Coenagrion mercuriale* fand er beispielsweise einen Komplex aus folgenden Elementen : ganzjährig eisfreies, gering bis mässig fließendes, mässig bis sehr basenreiches Wasser mit wintergrüner Submers-Vegetation und einem O<sub>2</sub>-Gehalt von mindestens 2.5 mg/l ; Gewässer mit geringer Breite und einer Sohle aus feinkörnigem Material. In einer methodisch ähnlich angelegten Untersuchung an *Cordulegaster bidentata* fiel BUCHWALD (1988, 1991) auf, dass die Art in Bächen auf Buntsandstein mit saurem Wasser (pH < 5.5) fehlt. Dabei zeigte sich, dass der tiefe pH-Wert nur indirekt als limitierender ultimativer Faktor wirksam ist, indem die Invertebratenfauna in sauren Wald-bächen ein viel schmaleres Artenspektrum aufweist als dasjenige der *C. bidentata*-Bäche. Limitierender ultimativer Faktor ist demnach das Nahrungsangebot und nicht die Wasserqualität, was sich auch darin zeigt, dass die *Cordulegaster*-Larven uneingeschränkt lebensfähig bleiben, wenn sie eine zeitlang in saurem Wasser gehalten werden (SALOWSKY, 1989).

Bei *Leucorrhinia pectoralis* konnte für das Verbreitungsgebiet der Schweiz das Klima — insbesondere die Temperatur — als ultimativer Faktor (WILDERMUTH, 1992b) bestimmt werden. Die 9 Lokalitäten mit Entwicklungsnachweisen (Exuvienfunde) beschränken sich ausschliesslich auf eine einzige von 20 Thermischen Höhenstufen sensu SCHREIBER (1977), in denen sich schweizerische Libellenarten fortpflanzen, nämlich auf die obere Obst-Ackerbaustufe. Die mittlere Jahrestemperatur liegt hier zwischen 8.0 und 8.5, die Vegetationszeit dauert 200-205 Tage. Ein weiterer limitierender Faktor ist das Vorkommen

von Fischen. In den Gewässern, die sich sonst in allen Belangen für die Larvenentwicklung eignen würden, konnten bisher nie Exuvien gefunden werden, wenn sie Elritzen (*Phoxinus phoxinus*) enthielten. Hohe Abundanzen von *Aeshna cyanea*-Larven schränken die Entwicklung von *L. pectoralis* ebenfalls stark ein (WILDERMUTH, i. Dr.). Die strenge Bindung an Torfweiher im zentraleuropäischen Verbreitungsgebiet (WILDERMUTH, 1991b) deutet ausserdem darauf hin, dass bezüglich der Larvengewässer weitere ultimate Faktoren wirksam sind.

Für verschiedene Libellenarten werden in der Literatur ultimate Einzel-faktoren des Larvengewässers besonders hervorgehoben. Für *Ceriagrion tenellum*, *Coenagrion ornatum* und *Orthetrum brunneum* ist es beispielsweise die ganzjährige Eisfreiheit (BUCHWALD 1989). Bei einzelnen Arten wird auch eine Bindung an eine einzige Pflanzenart postuliert, so etwa *Aeshna viridis* an *Stratiotes aloides* (MÜNCHBERG, 1956; SCHMIDT, 1975), *Miathyria marcella* an *Eichhornia crassipes* (PAULSON, 1966; GODLEY, 1980) und *Antiagrion grinsbergi* an *Blechnum chilense* (JURZITZA, 1974). Aber gerade das Beispiel von *Aeshna viridis* zeigt, dass diese Bindung nur regional gilt (PETERS, 1987), und Pflanzen möglicherweise nur indirekt als ultimate Faktoren wirken.

Eine genaue Bestimmung der ultimatsten Faktoren eines Habitates ist in den meisten Fällen nur experimentell und im Labor möglich. Solche Analysen sind allerdings aufwendig, komplex, mit methodischen Schwierigkeiten verbunden und für bestimmte Parameter kaum durchführbar. Man kann davon ausgehen, dass die Suche nach den Faktoren, die das Vorkommen einer Art begünstigen oder einschränken, am ehesten bei Arten mit engem Habitat-spektrum Erfolg verspricht. Dabei ist anzunehmen, dass der vom Habitat ausgehende Selektionsdruck vor allem auf Eier und Larven wirkt. Ultimate Faktoren sind demnach im Entwicklungsgewässer zu suchen. Das Testen hypothetischer Ultimatfaktoren erfordert neben quantitativen Feldbeobachtungen Experimente, bei denen unter kontrollierten Bedingungen jeweils ein Parameter variiert wird, während die restlichen Faktoren konstant bleiben. Untersuchungen dieser Art gibt es für Libellen nur sehr wenige.

ZAHNER (1959) konnte an Larven von *Calopteryx virgo* und *C. splendens* zeigen, dass Wasserbewegung, Wassertemperatur und Sauerstoffgehalt einen Faktorenkomplex bilden, welcher das Vorkommen beider Arten auf bestimmte Fließgewässer beschränkt. Dabei hat das unterschiedliche Sauerstoffnutzungsvermögen eine räumliche Trennung der beiden Arten zur Folge.

STERNBERG (1985,1990) bearbeitete im Labor und Freiland verschiedene „Hochmoorlibellen“. Dabei zeigte sich entgegen den Erwartungen, dass es nicht die speziellen, für das Hochmoor typischen hydrochemischen Verhältnisse (hohe Acidität, Elektrolytarmut, hohe Huminsäurekonzentration) sind, welche die Tiere an ihr Habitat binden. Die Larven von *Leucorrhinia dubia*, *Aeshna subarctica* und anderen Arten entwickelten sich im Experiment auch bei Ver-

hältnissen, die nicht denjenigen der natürlichen Habitate entsprechen, so etwa bei höheren pH-Werten, stärkeren Konzentrationen von Calciumionen und anderen Elektrolyten sowie höherem Huminsäuregehalt, völlig normal. Im Gegenexperiment wurden Larven von Arten, die nicht in Hochmooren vorkommen, unter Moorwasserbedingungen aufgezogen. Auch in diesem Fall wurden keine Abweichungen zur normalen Entwicklung festgestellt. Libellenlarven sind gegenüber hydrochemischen Variablen offenbar ziemlich tolerant. Diese sind als ultimate Faktoren wenig oder gar nicht wirksam; die „Moorwasser-Hypothese“ wurde damit falsifiziert. Experimente mit dem Faktor Temperatur zeigten hingegen, dass die „Hochmoorlibellen“ an die speziellen thermischen Verhältnisse ihrer Habitate angepasst sind. Die seichten Larvengewässer des Schwarzwaldes zeichnen sich durch hohe Temperatursummen und starke Temperaturschwankungen im oberflächennahen Bereich aus, während die Ruhe- und Uebernachtungsplätze der Imagines durch ein kühles Regional Klima geprägt sind. Ähnliche Verhältnisse herrschen in den Alpen und im hohen Norden. Dort sind die in Mitteleuropa regional stenotopen „Hochmoorlibellen“ eurytop. Für die regionale Stenotopie von *Aeshna caerulea* oder *Somatochlora alpestris* in tieferen Lagen Mitteleuropas ist die Temperatur wahrscheinlich ein Schlüsselfaktor — ob ein direkter oder indirekter, sei vorläufig dahingestellt. So bleiben bezüglich der Habitatbindung bei den „Hochmoorlibellen“ weitere Fragen offen. Das Beispiel zeigt, dass Versuche zur Bestimmung ultimativer Habitatfaktoren selbst bei stenotopen Arten nicht auf Anhieb zu so eindeutigen Resultaten führen, wie dies stark vereinfachende Modelle wie in Abbildung 3 suggerieren.

### ZOOZÖNOTISCHE EINFLÜSSE AUF DAS WAHLVERHALTEN

Die Wahl eines bestimmten Larvengewässers oder Eiablagesubstrates wird nicht allein durch Strukturmerkmale und abiotische Faktoren bestimmt. Artgenossen, artfremde Libellenindividuen, Prädatoren und möglicherweise auch Eiparasiten vermögen das Wahlverhalten von beiden Geschlechtern entscheidend zu beeinflussen. So können Männchen konspezifische Weibchen am Eiablageplatz erheblich stören (RÜPPELL, 1987; 1990; RÜPPELL & HADRY, 1987). Entweder kommt es dabei erneut zur Paarung, oder der Angriff löst Flucht aus (WILDERMUTH, 1991a). Für das Weibchen bedeutet beides Zeit- und Energieverlust. Ausserdem sind solche Belästigungen mit Prädationsrisiko verbunden. Fällt das herumwirbelnde Paar auf das Wasser, wird es möglicherweise zur Beute einer Spinne, eines Frosches oder Fisches (JACOBS, 1955). Die Weibchen können den Attacken der Männchen ausweichen, indem sie den Eiablageplatz möglichst unauffällig anfliegen und in der dichten Vegetation versteckt ablaichen (UBUKATA, 1984) oder das Gewässer am Abend aufsuchen,

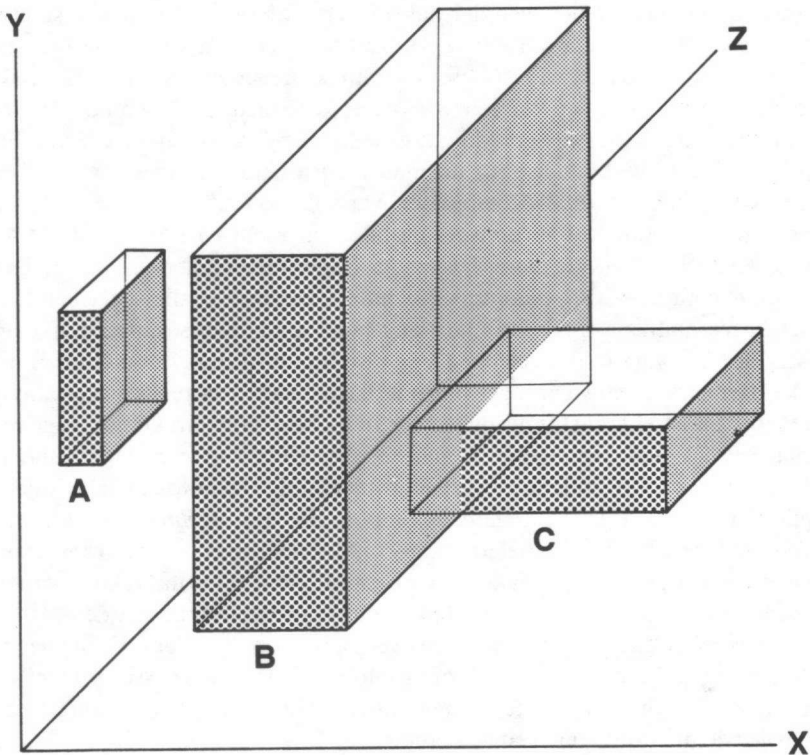


Abb. 3. Hypothetisches Modell zur Habitatbindung dreier Libellenarten (A,B,C) in Bezug auf drei ultimate Faktoren (X,Y,Z). Hohe Fitness ist auf die artspezifischen Quaderräume beschränkt. A ist eine stenotope, B eine eurytope Art. Während A und B bezüglich aller drei Faktoren ökologisch getrennt sind, gibt es zwischen B und C eine teilweise Ueberlappung bezüglich aller drei Faktoren.

wenn nur noch wenige oder keine Männchen mehr anwesend sind (KAISER, 1976).

Männchen verhalten sich am Eiablageplatz gegenüber gleichgeschlechtlichen Artgenossen häufig aggressiv (z.B. MOORE, 1964 ; KAISER, 1974 ; PARR, 1983), wobei die Aggressivität mit zunehmender Männchendichte abnehmen kann (PAJUNEN, 1966). Durch das System der Territorialität werden die Verlierer von Rivalenkämpfen gezwungen, weitere — möglicherweise suboptimale — Orte aufzusuchen. Andere Männchen verhalten sich als Satelliten (NOMAKUCHI *et al.*, 1984).

Neben der intraspezifischen Konkurrenz gibt es auch interspezifische Rivalität (PETERS, 1972). Insbesondere Aeschniden und Libelluliden attackieren oft artfremde Individuen. Dabei ist es möglich, dass eine Art zur Dominanz

gelangt und andere Arten von bestimmten Stellen ausschliesst (MOORE, 1964). So kann zum Beispiel in mitteleuropäischen Mooren tieferer Lagen beobachtet werden, dass Männchen von *Aeshna cyanea* häufig Männchen von *A. juncea* angreifen und diese von den grösseren offenen Wasserflächen verdrängen (WILDERMUTH, 1980). Es gibt Anzeichen dafür, dass sich diese Konkurrenz auch auf den Fortpflanzungserfolg auswirkt. Die Auszählung von Exuvien beider Arten in einem Moor bei Zürich (530m NN) ergab, dass sich *A. juncea* fast nur in seichten Schlenken und kleinen, verwachsenen Torfstichen entwickelt, während *A. cyanea* in den grösseren Weihern dominiert (Tab. III). In höheren Lagen (Alpen zwischen ca 1600 und 2200m NN), wo die Konkurrenz mit *A. cyanea* entfällt, entwickelt sich *A. juncea* in vergleichbaren grösseren Weihern gewöhnlich in Anzahl (WILDERMUTH & KNAPP, 1993). Ähnliche Beobachtungen machte STERNBERG (1990) am Artenpaar *Somatochlora arctica* und *S. alpestris*. In der Beanspruchung der Larvengewässer-Typen überschneiden sich die beiden Arten in den Schwarzwald-Hochmooren weitgehend. Fliegen sie gleichzeitig im selben Biotop, wird *S. alpestris* in suboptimale Randgewässer abgedrängt. Auf larvaler Ebene direkt nachgewiesen wurde die interspezifische Konkurrenz bei drei tropischen Riesenlibellen-Arten, deren Larven sich in wassergefüllten Baumhöhlen entwickeln (FINCKE, 1992). Die Weibchen aller drei Arten legen ihre Eier in Wasserlöcher ganz unterschiedlicher Grössen. In Höhlen mit mehr als einem Liter Inhalt gelangt aber nur *Megaloprepus coerulatus* bis zur Metamorphose; ihre Larven fressen diejenigen von *Mecistogaster ornata* und *M. linearis* im Lauf der Larvenentwicklung auf. Umgekehrt haben in den kleinen Höhlungen die Larven der beiden letzteren die grössere Ueberlebenschance.

Bei verschiedenen Arten, die sich am gleichen Gewässer fortpflanzen, kann es auch zu einer Raumaufteilung kommen. So haben *Sympetrum flaveolum* und *S. sanguineum*, artspezifische Eiablageplätze und Sitzhöhen (REHFELDT & HADRY, 1988; KÖNIG, 1990). Eine räumliche Trennung in der Vertikalen wurde auch zwischen *Libellula quadrimaculata* und *Leucorrhinia dubia* sowie zwischen *Libellula quadrimaculata* und *Leucorrhinia rubicunda* nachgewiesen (WARREN, 1964; SOEFFING, 1990).

Unter den Weibchen scheint es wenig Konkurrenz um Eiablageplätze zu geben (WOLF & WALTZ, 1988). Im Gegenteil: Eierlegende Weibchen oder Tandems ziehen oft andere Weibchen oder Paare an. Aggregationen solcher Art wurden bei mehreren Zygopterenarten beobachtet (RÜPPELL *et al.*, 1987; WAAGE, 1987; MARTENS, 1989; MARTENS & REHFELDT, 1989; REHFELDT, 1990; MARTENS, 1992) und als Strategie zur Vermeidung von Angriffen durch Fressfeinde und Männchen interpretiert. Auch von Libelluliden wird berichtet, dass Eierlegende Weibchen oder Tandems andere Weibchen oder Paare der gleichen Art anziehen und zur Eiablage stimulieren (JACOBS, 1955; REHFELDT, 1992).



Libellenweibchen, insbesondere diejenige endophytisch ablaichender Arten, riskieren bei der Eiablage häufig Opfer von Prädatoren zu werden (JACOBS, 1955 ; RÜPPELL, 1984). Diese greifen ihre Beute aus der Luft, von der Wasseroberfläche oder aus dem Wasser heraus an. Bei *Pyrrhosoma nymphula* konnte REHFELDT (1990) experimentell nachweisen, dass ablegebereite Tandems lauende Feinde (Grünfrösche, *Rana sp.*) erkennen und aktiv meiden. Auf Eiablageplätzen mit einem Frosch landeten signifikant weniger Paare als auf solchen ohne Frosch. Die Weibchen von *Leucorrhinia intacta* weichen Fröschen bei der Eiablage ebenfalls aus (WOLF & WALTZ, 1988). Prädatoren können damit die Wahl des Eiablageplatzes entscheidend mitbeeinflussen.

Man könnte annehmen, dass sich die gewählten Habitate für die jeweilige Art zur Fortpflanzung optimal eignen, allerdings nur unter den herrschenden biozönotischen Bedingungen. Möglicherweise würden Libellen nach Ausschaltung von heterospezifischen Konkurrenten und Prädatoren anders wählen. Hinweise darauf geben entsprechende Experimente mit Singvögeln, die zeigen, dass Individuen einer Art bei Anwesenheit von Konkurrenten bestimmte Ressourcen anders nutzen als bei deren Abwesenheit (ALATALO, *et al.*, 1987).

#### ABLAUF DER HABITATSELEKTION

Nach dem Schlüpfen entfernen sich die immaturren Libellen-Imagines meistens vom Entwicklungsgewässer. Manche subadulten Tiere verbringen dann die Reifungszeit oft mehrere km entfernt vom Larvenstandort (z.B. PAJUNEN, 1962 ; SCHMIDT, 1964)., während andere in der Nähe bleiben (z.B. BUCHWALD, 1991). In Bezug auf das Dispersionsverhalten gibt es zwischen den Arten wie auch zwischen den Individuen der gleichen Population erhebliche Unterschiede. Wenig mobile Arten wie beispielsweise *Ceriagrion tenellum* entfernen sich während der Reifungszeit kaum oder nur geringfügig vom Entwicklungsgewässer (BUCHWALD, 1992). Ähnlich verhalten sich *Argia moesta* und *Pyrrhosoma nymphula* (BORROR, 1934 ; CORBET, 1952). Bei solchen Arten dürfte sich die Wahl des Bruthabitates grösstenteils oder ausschliesslich über die Schüpfortstreue abwickeln. Da sich *P. nymphula* aber regelmässig an neu geschaffenen Gewässern ansiedelt, müssen auch immer wieder einzelne Tiere ihr angestammtes Brutgewässer verlassen (z.B. MARTENS, 1983 ; LOEHR & BREHM, 1986). Bei einigen Anisopteren wurde durch Markierung frisch geschlüpfter Imagines nachgewiesen, dass jeweils nur ein Teil der Population zum Heimatgewässer zurückkehrt, während der Rest abwandert (PAJUNEN, 1962 ; SCHMIDT, 1964 ; SOEFFING, 1990 ; STERNBERG, 1990). Wohin ist allerdings unklar.

Individuen, die zur Fortpflanzung neue Gewässer aufsuchen, orientieren sich wahrscheinlich anhand von angeborenen Suchmustern. Es ist vorstellbar, dass die Wahl von Biotop, Larvengewässer und Eiablageplatz schrittweise

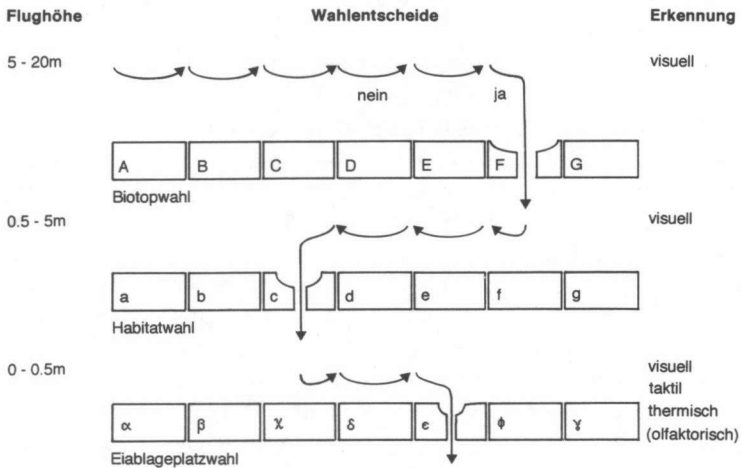


Abb. 4. Filtermodell zum Mechanismus der Habitatwahl. Die Annäherung an den Eiablageplatz erfolgt schrittweise über verschiedene Ebenen, die jeweils als Filter wirken. Buchstaben bezeichnen unterschiedliche Typen auf entsprechenden Ebenen. Bei der Wahrnehmung jedes Typs erfolgt eine ja/nein-Entscheidung, wodurch der nächste Verhaltensschritt bestimmt wird.

verläuft (Abb. 4). Beim Überfliegen der Landschaft in Höhen von 5-20m trifft ein Tier auf verschiedene Biotoptypen. Entspricht einer davon dem Suchmuster, verweilt die Libelle und sucht auf dem nächsttieferen Niveau. Dies kann ein Biotoppausschnitt oder gleich das Larvenhabitat sein. Ist ein entsprechendes Gewässer gefunden, erfolgt die Wahl des Eiablageplatzes. Dabei verhalten sich die Tiere je nach Art auf verschiedenen Ebenen unterschiedlich wählerisch. So ist beispielsweise *C. tenellum* auf dem Niveau des Bruthabitates sehr selektiv (stenotop), legt aber die Eier innerhalb des Gewässers nicht an speziell bevorzugten Stellen ab (BUCHWALD, 1992). Andererseits zeigt *Platycnemis pennipes* an Brutgewässern, die homogen mit *Nuphar lutea* bestanden sind, eine hohe Präferenz für Stiele von Blüten, die sich in einer bestimmten Antheseperiode befinden (MARTENS, 1993).

Nach dem beschriebenen Modell erfolgt die schrittweise Annäherung an den Eiablageplatz durch mehrere, zunehmend feinere Filter. Bei der Erkennung aus grösserer und mittlerer Distanz spielt das visuelle System die Hauptrolle. Erst in der Endphase, bei der Prüfung des Eiablageplatzes und -substrates, kommen auch andere Sinnessysteme zum Einsatz. Besonders wichtig sind dabei taktile Sensoren an der Abdominalspitze und in Ausnahmefällen auch der Tarsen.

Nach Beobachtungen an *Leucorrhinia dubia* können sich Libellen auch individuelle Lokalitäten genau einprägen und sich später nach dem Gedächtnis



nis orientieren (STERNBERG, 1990). Entsprechende Befunde gibt es auch von *Leucorrhinia pectoralis*. Ein markiertes Männchen erschien während drei Wochen an 11 Tagen am gleichen Weiher, ohne dabei je an einem der anderen, eng benachbarten und ähnlich aussehenden Gewässer aufzutauchen (WILDERMUTH, 1992b). Da die Tiere auf Bäumen in der Umgebung des Brutgewässers nächtigen, müssen sie ihre Rendezvousplätze täglich erneut suchen. Bei *Lestes barabarus* wurde durch Versetzung juveniler Imagines auch „Heimatprägung“ (homing) nachgewiesen (UTZERI *et al.*, 1984).

### ANGEWANDTE ASPEKTE

Für die Habitat- und Habitatwahlforschung gibt es zwei Anwendungsbereiche: die Bioindikation und die Naturschutzpraxis.

In der Bioindikation werden Organismen (Arten, Artengruppen) als Anzeiger bestimmter Zustände oder Veränderungen der Umwelt benutzt (ARNDT *et al.*, 1987). Bewährt haben sich in der Praxis im Rahmen der angewandten Ökologie die auch theoretisch gut begründeten Systeme mit Flechten (z.B. HERZIG *et al.*, 1987) und Fließwasser-Invertebraten (z.B. SLADECEK, 1973). Beide lassen sich als biologische Messinstrumente zur Bestimmung des „Reinheitsgrades“ der Luft resp. des Wassers einsetzen. Die Methoden liefern aufgrund von Artengarnituren und Abundanzwerten wenn auch nur summarische, aber dennoch brauchbare Angaben über den Zustand des Mediums, in dem die entsprechenden Organismen über längere Zeit gelebt haben. Obwohl die Bioindikations-Methode die exakteren physikalischen und chemischen Analysen nicht ersetzen kann, hat sie den Vorteil, dass man aus den Resultaten Informationen über Langzeitzustände erhält, aus denen sich über eine Periode von etwa einem Jahr auch kurzzeitige negative Veränderungen ablesen lassen. Physikalische und chemische Dauerbeobachtungen mit dem gleichen Ziel erfordern einen unverhältnismässig höheren technischen Aufwand.

Die Eignung der Libellen als Bioindikatoren ist verschiedentlich diskutiert worden (SCHMIDT, 1983, 1989, 1991; DONATH, 1984, 1987; CORBET, 1993). Gegenüber anderen Taxa wie z.B. den Ephemeroptera, Trichoptera oder aquatischen Coleoptera haben sie den Vorteil, dass die Arten auffällig, gross und in den meisten Fällen selbst als Larven resp. Exuvien leicht bestimmbar sind (z.B. BELLMANN, 1993; HEIDEMANN & SEIDENBUSCH, 1993). Die Anzahl der Arten ist auch für den Nichtspezialisten überschaubar, was den potentiellen Anwenderkreis vergrössert. Die geringe Artenzahl hat aber auch Nachteile. Je kleiner die Artengruppe ist, desto weniger differenzierte Aussagen lassen sich machen. Die Resultate faunistischer, synökologischer und autökologischer Studien führen zum Schluss, dass weniger einzelne Arten als vielmehr Artengruppen — wenn möglich unter Einbezug der aquatischen Vegetation — zur Bioindikation von Gewässerzuständen herangezogen werden sollen (REH-

FELDT, 1986). Ein weiterer Nachteil liegt darin, dass viele Odonatenlarven gegenüber chemisch-physikalischen Veränderungen im Wasser ziemlich tolerant sind (SLADCEK, 1973; CARCHINI & ROTA, 1985; STERNBERG, 1985; SALOWSKI, 1989; SCHMIDT, 1990) und auch gewisse Abwasserbelastungen bis zur Metamorphose ertragen. Ferner sind bis anhin zwischen Präsenz, Absenz oder Abundanz von Odonatenlarven und Einzelparametern des Wassers kaum eindeutige Korrelationen nachgewiesen worden. Der einzige einfache Kausalzusammenhang zwischen Gewässerbelastung und Artenzahlveränderung wurde in South Calolina gefunden, wo sich durch die industriell verursachte Erhöhung der Temperatur in Fliessgewässern die Anzahl der Anisopteren-Arten von 24 auf 7 reduzierte (GENTRY *et al.*, 1975).

Empfindlicher als auf physikalisch-chemische Grössen des Wassers reagieren die Libellen auf strukturelle Veränderungen von Gewässergrund und Uferbeschaffenheit (WILDERMUTH & SCHIESS, 1983). Dies macht die Libellen zu geeigneten Indikatoren für den integralen Zustand eines Gewässers resp. der Landschaft, wie dies REHFELDT (1986) durch kombinierte Untersuchungen mittels hydrochemischer und struktureller Parameter an einem Fliessgewässer zeigte. Voraussetzung für die Nutzung der Odonaten als Zeigerorganismen ist allerdings eine möglichst umfassende Kenntnis der Habitatansprüche (oder der ökologischen Nische im Sinne von SCHMIDT, 1991) der Arten. Die deskriptive und analytische Habitatforschung liefert dazu die nötigen Grundlagen.

Ein konkreter Vorschlag für ein Bioindikatorsystem auf der Basis der Odonaten wurde von DONATH (1987) für das Gebiet der Niederlausitz publiziert. Das tentative System beruht auf qualitativen Felderfahrungen des Autors. Dabei werden bestimmte Arten bestimmten Habitattypen zugeordnet, wobei sich naturgemäss viele Überschneidungen ergeben. Donath betont, dass solche Systeme infolge der regionalen Stenotopie gewisser Arten nur für beschränkte geographische Räume Gültigkeit haben. Dies zeigt sich etwa bei *Leucorrhinia pectoralis*, die in der Schweiz und in Süddeutschland ausschliesslich in Mooren vorkommt, sich im östlichen Europa hingegen auch in Tagbaugeländen und Sümpfen mit üppiger Makrophytenvegetation fortpflanzt (WILDERMUTH, 1991b, 1992b). Ähnlich unterschiedlich verhalten sich *Boyeria irene* und *Oxygastra curtisi*. Beide Arten entwickeln sich in der Schweiz in Seen (MAIBACH & MEIER, 1987), in Frankreich hingegen in Flüssen, Bächen und Kanälen (AGUESSE, 1968).

Eine weitere Bedeutung kommt der Habitat- und Habitatwahlforschung im Rahmen der Naturschutzpraxis zu. In Deutschland und in der Schweiz sind sämtliche Libellenarten geschützt. Aufgrund der deutschen Bundesartenschutzverordnung vom 25.8.1980 sowie der schweizerischen Verordnung über den Natur- und Heimatschutz vom 16.1.1991 ist es verboten, die Tiere in jedem Entwicklungsstadium zu fangen, zu töten, zu erwerben oder zu veräussern. Es ist indessen allgemein bekannt, dass derartige Artenschutzbestimmun-

gen höchstens dann sinnvoll sind, wenn sie zusammen mit Biotopschutzmassnahmen zur Anwendung kommen. Durch Fang- und Tötungsverbote allein kann der Artenschwund nicht aufgehalten werden (SCHMIDT, 1981 ; WILDERMUTH, 1981 ; KNAPP *et al.* 1983 ; SCHORR, 1990). In der Schweiz sollen deshalb die neuen Artenschutzbestimmungen bezüglich der Odonaten namentlich als Instrumente des Biotopschutzes eingesetzt werden (E. KESSLER (BUWAL) mündl. Mitt.).

Vorrangige Bedeutung kommt dem Schutz der Entwicklungsstandorte zu (WILDERMUTH & SCHIESS, 1983). Grundlagen dazu liefert die deskriptive Habitatforschung. Je fundierter die Kenntnisse der Habitate sind, desto wirksamere Schutzmassnahmen können eingeleitet werden. Dabei müssen auch kleine und landschaftlich unauffällige Habitate mit geringem ästhetischem Wert berücksichtigt werden. Dies hat sich bei einer Habitatuntersuchung an *Somatochlora arctica* gezeigt, wobei sich herausstellte, dass die Larven ihre Entwicklung auch in sehr seichten „Fiebertreeschlenken“ von Flachmooren — und nicht nur in Hoch- und Zwischenmooren — erfolgreich durchlaufen können. In einem konkreten Fall wurde eine solche Stelle im Rahmen von Naturschutzmassnahmen, nämlich durch den Bau eines Amphibienweiher und in Unkenntnis der Bedeutung von kleinsten Wasserstellen für Libellen, zerstört (WILDERMUTH, 1986).

Informationen über die Habitate und Habitatwahl sowie über das Spektrum von Primär- und Sekundärhabitaten der einzelnen Arten sind auch die Grundlage für Entscheidungen bezüglich allfälliger Pflegemassnahmen an den Larvengewässern. Solche Eingriffe sind je nach dem Biotoptyp und seiner Dynamik für die Erhaltung bestimmter Arten erforderlich, unnötig oder schädlich. So ergab sich anhand langjähriger Beobachtungen an *Leucorrhinia pectoralis* in Bezug auf die Habitatpräferenz und den Entwicklungserfolg (WILDERMUTH, 1992b) sowie durch die Wechselwirkung zwischen Forschung und Naturschutzpraxis ein Pflegemodell für Torfweiherkomplexe, das die Entstehung eines dynamischen Mosaikes aus verschiedenen und jederzeit vorhandenen Sukzessionsstadien bewirkt. Dieses Rotationsmodell (WILDERMUTH & SCHIESS, 1983) machte es möglich, dass sich die lokale Population von *L. pectoralis* halten und erheblich verstärken konnte (WILDERMUTH, 1986a). Ohne gezielte Pflegemassnahmen wäre die Population verschwunden.

Bei der Pflege von Fließgewässern (Entkrautung, partielle Sohlenräumung) sind u.a. auch Informationen über die Aufenthaltsorte der Larven bedeutsam. Gomphiden- und Cordulegastridenlarven graben sich ins Sohlensubstrat ein (BELLMANN, 1993), während diejenigen von *Calopteryx* frei zwischen submersen Wasserpflanzen und Feinwurzeln von Ufergehölzen umherwandern (ZAHNER, 1959). In Kenntnis dieser Tatsachen wurde in einem Fall bei Zürich ein kleines Fließgewässer räumlich und zeitlich gestaffelt und auf der für Libellen wertvollsten Strecke nicht maschinell, sondern in schonender Handarbeit, ausge-

führt. Im Nachhinein stellte sich heraus, dass die Art und Weise des Vorgehens richtig war; rigoros ausgeräumte Bachabschnitte wurden rasch wieder durch das verbliebene Potential von der Refugialstrecke her besiedelt (WILDERMUTH, 1986a). Durch Untersuchungen an Habitaten von *Coenagrion mercuriale* haben BUCHWALD *et al.*, (1989) im übrigen gezeigt, dass auch ein breiter Uferstreifen in die Pflegekonzepte von linearen Libellenhabitaten einbezogen werden muss.

Bei der Neuanlage von Ersatzgewässern und der Revitalisierung von eingedolten oder begradigten Fließgewässern sind Kenntnisse der Habitatansprüche ebenfalls unabdingbare Voraussetzung für Erfolge im Hinblick auf den Artenschutz. Bedeutsame Sekundärbiotop, in denen sich auch gefährdete und ökologisch spezialisierte Arten fortpflanzen können, sind zum Beispiel aufgelassene Tagbauareale (WILDERMUTH & KREBS, 1983, 1983a). Durch entsprechende Gestaltungsmaßnahmen kann das Artenspektrum stark erweitert werden. So wurde in einer ehemaligen Kiesgrube des Kantons Thurgau — u. a. im Hinblick auf Libellen — verschiedene Kleingewässer wie unterschiedlich strukturierte perennierende und temporäre Stillwasserzonen, Rinnsale und Fließwasserfilme mit Hangdruckwasser hergerichtet. Von den 35 Libellenarten, die hier bislang nachgewiesen worden sind, haben sich bereits 20 entwickelt (WILDERMUTH 1991). Solch thermisch begünstigte Larvengewässer dienen auch gefährdeten Arten wie *Orthetrum brunneum*, *O. albistylum* und *Symptetrum depressiusculum* (WILDERMUTH *et al.*, 1986; WILDERMUTH & KREBS, 1987). Auch in derartigen neugeschaffenen Sekundärbiotopen, die in mancher Hinsicht denjenigen von Primärbiotopen der Flussauen gleichen, sind Pflegemaßnahmen nötig. Da in den Gruben die natürliche Dynamik des Fließwassers mit ihren umgestaltenden Kräften fehlt, muss sie periodisch mit Baumaschinen simuliert werden, weil sonst durch die naturgemässe Sukzession die Pionierstandorte mit ihrer spezifischen Libellenfauna verdrängt werden (WILDERMUTH & KREBS, 1983a).

Die Auswirkungen der Revitalisierung von Fließgewässern auf die Odonatenfauna sind bisher nicht bekannt. Die Massnahmen kommen in mancher Hinsicht einer Neuschaffung von Larvenhabitaten gleich. Für eine optimale Gestaltung von Gerinne, Sohle und Ufer sind Kenntnisse der natürlichen Verhältnisse mit Bezug zur Biozönose deshalb besonders wichtig. Daraus und aus all den angeführten Beispielen geht hervor, dass die Erforschung der Natur eine Voraussetzung für die Erhaltung der Natur ist (WILMANN, 1978).

#### DANK

Dr. R. BUCHWALD, Prof. Dr. P. S. CORBET und Dr. K. STERNBERG danke ich für wertvolle Anregungen und die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

## LITERATUR

- AGUESSE, P., 1968. *Les odonates de l'Europe occidentale, du nord de l'Afrique et des îles atlantiques*. Masson, Paris.
- ALATALO, R. V., D. ERIKSSON, L. GUSTAFSSON & K. LARSSON, 1987. Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits : experimental evidence. *Ecology* 68 : 284-290.
- ALCOCK, J., 1988. *Animal behavior — an evolutionary approach*. Sinauer, Sunderland/MA.
- ARNDT, U., W. NOBEL & B. SCHWEIZER, 1987. *Bioindikatoren : Möglichkeiten, Grenzen und neue Erkenntnisse*. Ulmer, Stuttgart.
- BELLMANN, H., 1993. *Libellen : beobachten — bestimmen*. Naturbuch, Augsburg.
- BORROR, D. J., 1934. Ecological studies of *Argia moesta* Hagen (Odonata : Coenagrionidae) by means of marking. *Ohio J. Sci.* 34, 97-108.
- BUCHWALD, R., 1988. Die Gestreifte Quelljungfer *Cordulegaster bidentatus* (Odonata) in Südwestdeutschland. *Carolinea* 46 : 49-64.
- BUCHWALD, R., 1989. Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatbindung einiger Libellenarten der Quellmoore und Fließgewässer. *Phytocoenologica* 17 (3) : 307-448.
- BUCHWALD, R., 1991. Libellenfauna und Vegetation — eine Zwischenbilanz bioökologischer Forschung. *Verh. Ges. Ökol. (Beih.)* 2 : 45-62.
- BUCHWALD, R., 1992. Vegetation and dragonfly fauna — characteristics and examples of biocenological field studies. *Vegetatio* 101 : 99-107.
- BUCHWALD, R., 1992a. Experimentelle Untersuchungen zu Habitatselektion und Biotoptbindung bei *Ceriatrigon tenellum* (De Villiers, 1789) (Coenagrionidae, Odonata). *Zool. Jb. Syst.* 00 (00) : 000-000.
- BUCHWALD, R., 1994. Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatwahl von *Ceriatrigon tenellum* in Südwest-Deutschland. *Adv. Odonatol.* 6 : 121-147.
- BUCHWALD, R., B. HÖPPNER & W. RÖSKE, 1989. Gefährdung und Schutzmöglichkeiten grundwasserbeeinflusster Wiesenbäche und -gräben in der Oberrheinebene. Naturschutzorientierte Untersuchungen an Habitaten der Helm-Azurjungfer (*Coenagrion mercuriale*, Odonata). *Natur Landschaft* 64 : 398-403.
- BUCHWALD, R. & B. SCHMIDT, 1990. Der Kleine Blaupfeil (*Orthetrum coerulescens*, Odonata) in Südbaden — Spezielle Untersuchungen zu ökologischen Ansprüchen, Populationsdynamik und Gefährdung. *Mitt. bad. Landesver. Naturk. (N.F.)* 15 : 109-144.
- BUSKIRK, R. E. & K. J. SHERMAN, 1985. The influence of larval ecology and mating strategies in dragonflies. *Fla. Ent.* 68 : 39-51.
- CAMPANELLA, P. J. & L. L. WOLF, 1974. Temporal leks as a mating system in a temperate zone dragonfly (Odonata : Anisoptera). I. *Plathemis lydia* (Drury). *Behaviour* 51 : 49-87.
- CARCHINI, G. & E. ROTA, 1985. Chémico-physical data on the habitats of rheophile Odonata from central Italy. *Odonatologica* 14 : 239-245.
- CORBET, P. S., 1952. An adult population study in *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) : (Odonata : Coenagrionidae). *J. anim. Ecol.* 21 : 206-222.
- CORBET, P. S., 1962. *A biology of dragonflies*. Witherby, London
- CORBET, P. S., 1980. Biology of Odonata. *A. Rev. Ent.* 25 : 189-217.

- CORBET, P. S., 1993. *Are Odonata useful as bioindicators?* Programm und Kurzfassung der Vorträge. 12. Jahresversammlung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen GdO, Kaiserslautern : 12-13.
- CRUCITTI, P., 1980. Su un peculiare comportamento di *Boyeria irene* (Fonsc.) in un biotopo Sardo (Anisoptera : Aeshnidae). *Notul. odonatol.* I (5) : 89-90.
- DEMARMELS, J., 1990. Trockenstandorte als Habitatsinseln für Schmetterlinge und Heuschrecken. *Ber. eidg. Anst. forstl. Versuchswes.* 322 : 1-57.
- DEMARMELS, J. & H. SCHIESS, 1977. Zum Vorkommen der Zwerglibelle *Nehalennia speciosa* (Charp., 1840) in der Schweiz. *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 122 : 339-348.
- DONATH, H., 1984. Libellen als Bioindikatoren für Fließgewässer. *Libellula* 3 (3/4) 1-5.
- DONATH, H., 1987. Vorschlag für ein Libellen-Indikatorsystem auf ökologischer Grundlage am Beispiel der Odonatenfauna der Niederlausitz. *Ent. Nachr. Ber.* 31 : 213-217.
- DONATH, H., 1987a. Untersuchungen in einer Larvenkolonie von *Cordulegaster boltoni* (Donovan) in der Niederlausitz. *Libellula* 6 (3/4) : 105-116.
- DREYER, W., 1978. Etho-ökologische Untersuchungen an *Lestes viridis* (Vander Linden) (Zygoptera : Lestidae). *Odonatologica* 7 (4) : 309-322.
- EBERHARD, W. G., 1986. Behavioral ecology of the tropical damselfly *Hetaerina macropus* Sélys (Zygoptera ; Calopterygidae). *Odonatologica* 15 (1) : 15-60.
- EMLEN, S. T. & L. W. ORING, 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197 : 215-223.
- FINCKE, O. M., 1990. Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive success of a neotropical damselfly. *Ecology* 73 : 449-462.
- FINCKE, O. M., 1992. Interspecific competition for tree holes : consequences for mating systems and coexistence in neotropical damselflies. *Am. Nat.* 139 : 80-101.
- FRÄNZEL, U., 1985. *Öko-ethologische Untersuchungen an Cordulegaster bidentatus Sélys, 1843 (Insecta, Odonata) im Bonner Raum.* Dipl.-Arb. Univ. Bonn.
- GENTRY, J. B., C. T. GARTEN, F. G. HOWELL & M. H. SMITH, 1975. Thermal ecology of dragonflies in habitats receiving reactor effluent. In : Environmental effects of cooling systems at nuclear power plants. IAEA-SM-187/12 : 563-574. International Atomic Energy Agency, Vienna.
- GODLEY, J. S. (1980) : Foraging ecology of the Striped Swamp Snake, *Regina alleni*, in southern Florida. *Ecol. Monogr.* 50 : 411-436.
- GEWECKE, M., H.-G. HEINZEL & J. PHILIPPEN, 1974. Role of antennae of the dragonfly *Orthetrum cancellatum* in flight control. *Nature*, London 249 : 584-585.
- HEIMANN, H. & R. SEIDENBUSCH, 1993. *Die Libellenlarven Deutschlands und Frankreichs.* Bauer, Keltern.
- HERZIG, R., L. LIEBENDÖRFER & M. URECH, 1987. Flechten als Bioindikatoren der Luftverschmutzung in der Schweiz : Methoden-Evaluation und Eichung mit wichtigen Luftschadstoffen. *VDI Ber.* 609 : 619-639.
- HILDEN, O., 1965. Habitat selection in birds. *Annl. zool. fenn.* 2 : 53-75.
- HOWARD, R. D., 1978. The influence of male defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* 59 : 789-798.
- JACOBS, M. E., 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology* 36 : 566-586.
- JURZITZA, G., 1974. *Antiagrion gayi* (Sélys, 1876) und *A. grinsbergi* spec. nov., zwei Verwechslungsarten aus Chile (Zygoptera : Coenagrionidae). *Odonatologica* 3 : 221-230.

- KAISER, H., 1974. Verhaltensgefüge und Temporalverhalten der Libelle *Aeshna cyanea* (Odonata). *Z. Tierpsychol.* 34 : 398-429.
- KAISER, H., 1976. Räumliche und zeitliche Aufteilung des Paarungsplatzes bei Grosslibellen (Odonata, Anisoptera). *Verh. Ges. Ökol.* 1975 (Beih.) : 115-120.
- KENNEDY, C. H., 1917. Notes on the life history and ecology of the dragonflies (Odonata) of Central California and Nevada. *Proc. US natn. Mus.* 52 : 483-635.
- KETTLEWELL, H. B. D., 1955. Recognition of appropriate backgrounds by the pale and black phases of Lepidoptera. *Nature, Lond.* 175 : 943-944.
- KETTLEWELL, H. B. D. & D. L. T. CONN, 1977. Further background-choice experiments on cryptic Lepidoptera. *J. Zool., Lond.* 181 : 371-376.
- KNAPP, E., A. KREBS & H. WILDERMUTH, 1983. Libellen. *NeujBl. naturf. Ges. Schaffhausen.* 35 : 1-90.
- KÖNIG, A., 1990. Oekologische Einnischung von vier Arten der Gattung *Sympetrum* (Anisoptera : Libellulidae). *Libellula* 9 (1/2) : 1-11.
- KRÜNER, U., 1986. Die Späte Adonislibelle *Ceragrion tenellum* (De Villers) im südwestlichen niederrheinischen Tiefland (Nordrhein-Westfalen). *Libellula* 5 (3/4) : 85-94.
- LOEHR, P.-W. & J. BREHM, 1986. Die Libellen eines neuangelegten Gartenweihers im Vorderen Vogelsberg. *Beitr. Naturk. Osthessen* 22 : 105-117.
- MAIBACH, A. & C. MEIER, 1987. *Verbreitungsatlas der Libellen der Schweiz (Odonata)*. Centre suisse Cartogr. Faune, Neuchâtel. [*Docum. faun. Helvet.* 4, 4 : 1-228].
- MAIER, M. & H. WILDERMUTH, 1991. Oekologische Beobachtungen zur Emergenz einiger Anisopteren an Kleingewässern. *Libellula* 10 (3/4) : 89-104.
- MARTENS, A., 1983. Die Besiedlung von neugeschaffenen Kleingewässern durch Libellen (Insecta : Odonata). *Braunschweig. naturk. Schr.* 1 (4) : 591-601.
- MARTENS, A., 1989. Aggregation of tandems in *Coenagrion pulchellum* (Vander Linden, 1825) during oviposition (Odonata : Coenagrionidae). *Zool. Anz.* 223 : 124-128.
- MARTENS, A., 1992. *Aggregation von Platycnemis pennipes (Pallas) während der Eiablage (Odonata : Platycnemididae)*. Diss. Univ. Braunschweig.
- MARTENS, A., 1992a. Egg deposition rates and duration of oviposition in *Platycnemis pennipes* (Pallas) (Insecta : Odonata). *Hydrobiologia* 230 : 63-70.
- MARTENS, A., 1993. *Experimente zur Eiablageplatzwahl von Platycnemis pennipes an Nuphar lutea*. Programm und kurzfassungen der Vorträge. 12. Jahresversammlung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen GdO, Kaiserslautern : 16.
- MARTENS, A. & G. REHFELDT, 1989. Female aggregation in *Platycypha caligata* (Odonata : Chlorocyphidae) : a tactic to evade male influence during oviposition. *Anim. Behav.* 38 : 369-374.
- MC GEOCH, M. A. & M. J. SAMWAYS, 1991. Dragonflies and the thermal landscape : implications for their conservation (Anisoptera). *Odonatologica* 20 (3) : 303-320.
- MOORE, N. W., 1960. The behaviour of the adult dragonfly, pp. 106-126. In : P. S. Corbet, C. Longfield & N. W. Moore : *Dragonflies*, Collins, London.
- MOORE, N. W., 1964. Intra- and interspecific competition among dragonflies (Odonata). *J. anim. Ecol.* 33 : 49-71.
- MOORE, N. W., 1991. The development of dragonfly communities and the consequences of territorial behaviour : a 27 year study on small ponds at Woodwalton Fen, Cambridgeshire, Unites Kingdom. *Odonatologica* 20 (2) : 203-231.
- MULLER, H. R. A. (1937) : En zonderlinge vergissing van *Copera marginipes*. *Trop. Natuur* 26 : 95-98.

- MÜLLER, W., 1982. Die Besiedlung der Eichenwälder im Kanton Zürich durch den Mittelspecht *Dendrocopus medius*. *Ornit. Beob.* 79 : 105-119.
- MÜNCHBERG, P., 1956. Zur Bindung der Libelle *Aeshna viridis* Eversm. an die Pflanze *Stratiotes aloides* L. *NachrBl. bayer. Ent.* 5 (12) : 113-118.
- NEVILLE, A. C., 1960. A list of Odonata from Ghana, with notes on the mating, flight, and resting sites. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 35 : 124-128.
- NOMAKUCHI, S., K. HIGASHI, M. HARADA & M. MAEDA, 1984. An experimental study of the territoriality in *Mnais pruinosa pruinosa* Sélys (Zygoptera : Calopterygidae). *Odonatologica* 13 (2) : 259-267.
- OSCHE, G., 1973. *Oekologie*. Herder, Freiburg-Basel-Wien.
- OSCHE, G., 1985. Habitatselektion. In : *Lexikon der Biologie*, Bd. 4, p. 148. Herder, Freiburg-Basel-Wien.
- PAJUNEN, V. I., 1962. Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* v.d. Lind. (Odon., Libellulidae). *Annls. zool. Soc. „Vanamo“* 24 (4) : 1-79.
- PAJUNEN, V. I., 1966. The influence of population density on the territorial behaviour of *Leucorrhinia rubicunda* L. (Odon., Libellulidae). *Annls. zool. fenn.* 3 : 40-52.
- PARKER, G. A., 1978. Evolution on competitive male searching. *A. Rev. Ent.* 23 : 173-196.
- PARR, M. J., 1983. An analysis of territoriality in libellid dragonflies (Anisoptera : Libellulidae). *Odonatologica* 12 (1) : 39-57.
- PARTRIDGE, L., 1978. Habitat selection, pp. 351-376. In : J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds), *Behavioural ecology, an evolutionary approach*. Sinauer Assoc., Sunderland/MA.
- PAULSON, D. R., 1966. *The dragonflies (Anisoptera) of southern Florida*. Ph.D. thesis, Univ. Florida, Miami.
- PETERS, G. (1972) : Gibt es Konkurrenz zwischen Libellenarten (Odonata) ? *Ent. Ber. Berlin* 1972 : 104-107.
- PETERS, G., 1987. *Die Edellibellen Europas*. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt.
- REHFELDT, G. E., 1986. Libellen als Indikatoren des Zustandes von Fließgewässern des nordwestdeutschen Tieflandes. *Arch. Hydrobiol.* 108 : 77-95.
- REHFELDT, G. E., 1990. Anti-predator strategies in oviposition site selection of *Pyrrosoma nymphula* (Zygoptera : Odonata). *Oecologia* 85 : 233-237.
- REHFELDT, G. E., 1992. Aggregation during oviposition and predation risk in *Symptetrum vulgatum* L. (Odonata : Libellulidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30 : 317-322.
- REHFELDT, G. E. & H. HADRY, 1988. Interspecific competition in sympatric *Symptetrum sanguineum* and *S. flaveolum* (Anisoptera : Libellulidae). *Odonatologica* 17 : 213-225.
- RÜPPELL, G., 1984. *Rana esculenta* (Ranidae) — Beuteerwerb. *Publ. wiss. Film. (Biol.)* 16/(31) : 1-14.
- RÜPPELL, G., 1987. *Lestes viridis* (Lestidae) — Fortpflanzungsverhalten. *Publ. wiss. Film. (Biol.)* 19 (21) : 1-11.
- RÜPPELL, G., 1990. *Leucorrhinia rubicunda* (Libellulidae) — Fortpflanzungsverhalten. *Publ. wiss. Film. (Biol.)*, 20 (16) : 1-12.
- RÜPPELL, G. & H. HADRY, 1987. *Anax junius* (Aeschnidae) — Eiablage und Konkurrenz der Männchen um die Weibchen. *Publ. wiss. Film. (Biol.)*, 19 (22) : 1-12.
- RÜPPELL, G., R. RUDOLPH & H. HADRY, 1987. *Argia moesta* (Coenagrionidae) — Verhalten bei der Eiablage in der Gruppe. *Publ. wiss. Film. (Biol.)* 19 (20) : 1-9.
- RÜPPELL, G., R. RUDOLPH & H. HADRY, 1989. *Perithemis tenera* (Libellulidae) — Fortpflanzungsverhalten. *Publ. wiss. Film. (Biol.)* 20 (8) : 1-10.
- SALOWSKY, A., 1989. *Untersuchungen zum Larvalbiotop von Cordulegaster bidentatus in Waldbächen um Freiburg i. Br.* Dipl. Arb. Univ. Freiburg i. Br.



- SCHAEFER, M. & W. TISCHLER, 1983. *Wörterbuch der Biologie : Oekologie*. Fischer, Jena.
- SCHIEMENZ, H., 1954. Ueber die angebliche Bindung der Libelle *Leucorrhinia dubia* v.d.Lind. an das Hochmoor. *Zool. Jb. (Syst.)* 82 : 473-480.
- SCHMIDT, B., 1990. Faunistisch-ökologische Untersuchungen zur Libellenfauna (Odonata) der Streuwiesen im NSG Wollmatinger Ried bei Konstanz. Auswirkungen und Bedeutung der Streuwiesenmäh und Überschwemmungen auf die Libellenbesiedlung. *NatSchutzforum* 3/4 : 39-80.
- SCHMIDT, E., 1964. Markierungsergebnisse bei der Hochmoorlibelle *Aeshna subarctica* Walker (Odonata). *Faun. Mitt. Nordd.* 2 (7/8) : 184-186.
- SCHMIDT, E., 1975. *Aeshna viridis* Eversmann in Schleswig-Holstein, BR Deutschland (Anisopt. : Aeshnidae). *Odonatologica* 4 : 81-88.
- SCHMIDT, E., 1981. Überzogener Artenschutz für Libellen in der Bundesrepublik Deutschland : Kommentar zur neuen Bundesartenschutzverordnung. *Odonatologica* 10 : 49-52.
- SCHMIDT, E., 1983. Odonaten als Bioindikatoren für mitteleuropäische Feuchtgebiete. *Verh. dt. zool. Ges.* 1983 : 131-136.
- SCHMIDT, E., 1986. Zur Habitatpräferenz von *Cordulegaster boltoni* und *Calopteryx splendens* an einem Mittelgebirgsbach im Spessart : Nachweis der Entwicklung von *C. splendens* in stehendem Wasser. *Libellula* 5 (1/2) : 63-69.
- SCHMIDT, E., 1989. Libellen als Bioindikatoren für den praktischen Naturschutz : Prinzipien der Geländearbeit und ökologischen Analyse und ihre theoretische Grundlegung im Konzept der ökologischen Nische. *SchrReihe LandschPfl NatSchutz* 29 : 281-289.
- SCHMIDT, E., 1990. Die Odonatenfauna eines ehemaligen Bleisandabsetzbeckens (Buchholzweiher bei Mechernich, Nordeifel). *Mitt. Pollichia* 77 : 383-393.
- SCHMIDT, E., 1991. Das Nischenkonzept für die Bioindikation am Beispiel Libellen. *Beitr. Landespfl. Rheinland-Pfalz* 14 : 95-117.
- SCHMIDT, E., 1993. *Die ökologische Nische von Sympetrum depressiusculum im Münsterland*. Programm und Kurzfassungen der Vorträge. 12. Jahresversammlung deutschsprachiger Odonatologen GdO, Kaiserslautern : 6-7.
- SCHORR, M., 1990. *Grundlagen zu einem Artenhilfsprogramm Libellen der Bundesrepublik Deutschland*. Ursus, Bithoven.
- SCHREIBER, K., 1977. *Wärmegliederung der Schweiz*. Der Delegierte für Raumplanung — Eidg. Justiz- und Polizeidepart., Bern.
- SCHWIND, R., 1991. Polarization vision in water insects living on moist substrate. *J. comp. Physiol. (A)* 169 : 531-540.
- SLADĚČEK, V., 1973. System of water quality from the biological point of view. *Arch. Hydrobiol. (Beih.)* 7 : 1-218.
- SOEFFING, K., 1990. *Verhaltensökologie der Libelle Leucorrhinia rubicunda (L.) (Odonata : Libellulidae) unter besonderer Berücksichtigung nahrungsökologischer Aspekte*. Diss. Univ. Hamburg.
- STEINER, H., 1948. Die Bindung der Hochmoorlibelle *Leucorrhinia dubia* Vand. an ihren Biotop. *Zool. Jb. (Syst.)* 78 : 65-96.
- STERNBERG, K., 1985. *Zur Biologie und Oekologie von sechs Hochmoorlibellenarten des südlichen Hochschwarzwaldes*. DipArb. Univ. Freiburg i. Br.
- STERNBERG, K., 1990. *Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung*. Diss. Univ. Freiburg i. Br.
- THORNHILL, R. & J. ALCOCK, 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard Univ. Press, Cambridge MA.

- UBUKATA, H., 1984. Oviposition site selection and avoidance of additional mating by females of the dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys (Corduliidae). *Res. Popul. Ecol.* 26 : 285-301.
- UTZERI, C., G. CARCHINI, E. FALCHETTI & C. BELFIORE, 1984. Philopatry, homing and dispersal in *Lestes barbarus* (Fabricius) (Zygoptera : Lestidae). *Odonatologica* 13 (4) : 573-584.
- VAN BUSKIRK, J., 1986. Establishment and organization of territories in the dragonfly *Sympetrum rubicundulum* (Odonata : Libellulidae). *Anim. Behav.* 34 : 1781-1790.
- VAN NOORDWIJK, M., 1980. Dragonfly behaviour over shining surfaces. *Notul. odonatol.* 1 (6) : 105.
- WAAGE, J., 1987. Choice and utilization of oviposition sites by female *Calopteryx maculata* (Odonata : Calopterygidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20 : 439-446.
- WARREN, R. G., 1964. Territorial behaviour of *Libellula quadrimaculata* L. and *Leucorrhinia dubia* Vander L. (Odonata : Libellulidae). *Entomologist* 97 : 147.
- WILDERMUTH, H., 1980. Die Libellen der Drumlinlandschaft im Zürcher Oberland. *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 125 (3) : 201-237.
- WILDERMUTH, H., 1981. *Libellen — Kleinodien unserer Gewässer*. Schweiz. Bund für Naturschutz, So-Nr. 1/81.
- WILDERMUTH, H., 1986. Zur Habitatwahl und zur Verbreitung von *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) in der Schweiz (Anisoptera : Corduliidae). *Odonatologica* 15 (2) : 185-202.
- WILDERMUTH, H., 1987. Fundorte und Entwicklungsstandorte von *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) in der Schweiz (Odonata : Corduliidae). *Opusc. zool. flumin.* 11, 1-10.
- WILDERMUTH, H., 1986a. Die Auswirkungen naturschutzorientierter Pflegemassnahmen auf die gefährdeten Libellen eines anthropogenen Moorkomplexes. *Natur Landschaft* 61 : 51-55.
- WILDERMUTH, H., 1991. Libellen und Naturschutz — Standortanalyse und programmatische Gedanken zu Theorie und Praxis im Libellenschutz. *Libellula* 10 (1/2) : 1-35.
- WILDERMUTH, H., 1991a. Behaviour of *Perithemis mooma* Kirby at the oviposition site (Anisoptera : Libellulidae). *Odonatologica* 20 (4) : 471-478.
- WILDERMUTH, H., 1991b. Verbreitung und Status von *Leucorrhinia pectoralis* (Charp., 1825) in der Schweiz und in weiteren Teilen Mitteleuropas (Odonata : Libellulidae). *Opusc. zool. flumin.* 74 : 1-10.
- WILDERMUTH, H., 1992. Das Habitatspektrum von *Aeshna juncea* (L. 1758) in der Schweiz. *Odonatologica* 21 : 219-233.
- WILDERMUTH, H., 1992a. Visual and tactile stimuli in choice of oviposition substrata by the dragonfly *Perithemis mooma* Kirby, 1889 (Odonata, Libellulidae). *Odonatologica* 21 : 309-321.
- WILDERMUTH, H., 1992b. Habitate und Habitatwahl der Grossen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis*) Charp. 1825 (Odonata, Libellulidae). *Z. Ökol. NatSchutz* 1 : 3-21.
- WILDERMUTH, H., 1993. Habitat selection and oviposition site recognition by the dragonfly *Aeshna juncea* (L.) — an experimental approach in natural habitats (Odonata, Aeshnidae). *Odonatologica* 22 : 27-44.
- WILDERMUTH, H., i. Dr. Emergenzphänologie und Populationsdynamik der Grossen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis*) (Charpentier, 1825) (Odonata, Libellulidae). *Z. Ökol. NatSchutz*.
- WILDERMUTH, H. & A. KREBS, 1983. Sekundäre Kleingewässer als Libellenbiotope. *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 138 (1) : 21-42.

- WILDERMUTH, H. & A. KREBS, 1983a. Die Bedeutung von Abbaugebieten aus der Sicht des biologischen Naturschutzes. *Beih. Veröff. NatSchutz LandschPfl. Bad.-Württ.* 37 : 105-150.
- WILDERMUTH, H. & A. KREBS, 1987. Die Libellen der Region Winterthur. *Mitt. naturw. Ges. Winterthur* 38 : 89-107.
- WILDERMUTH, H. & H. SCHIESS, 1983. Die Bedeutung praktischer Naturschutzmassnahmen für die Erhaltung der Libellenfauna in Mitteleuropa. *Odonatologica* 12 : 345-366.
- WILDERMUTH, H., E. KNAPP, A. KREBS & G. VONWIL, 1986. Zur Verbreitung und zur Ökologie von *Orthetrum albistylum* Sélys, 1848 in der Schweiz. *Mitt. ent. Ges. Basel* (N.F.) 36 : 1-12.
- WILDERMUTH, H. & W. SPINNER (1991) : Visual cues in oviposition site selection of *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) (Anisoptera : Corduliidae). *Odonatologica* 20 (3) : 357-367.
- WILDERMUTH, H. & E. KNAPP, 1993. *Somatochlora metallica* (Vander Linden, 1825) in den Schweizer Alpen : Beobachtungen zur Emergenz und zur Habitatpräferenz. *Libellula* 12 : 19-38.
- WILMANN, O., 1978. Erforschung der Natur als Voraussetzung für die Erhaltung der Natur. *Freib. UniversitätsBl.* 61 : 13-24.
- WILMANN, O., 1987. Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozönologie. *Tuexenia* 7 : 3-12.
- WILMANN, O., 1988. Zur Nutzung pflanzensoziologischer Daten bei zoözoologischen Untersuchungen. *Mitt. bad. Landesver. Naturk. NatSchutz.* (N.F.) 14 : 547-556.
- WOLF, L. L. & E. C. WALTZ, 1988. Oviposition site selection and spatial predictability of female White-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*) (Odonata : Libellulidae). *Ethology* 78 : 306-320.
- WYNGER, R., 1955. Beobachtungen über die Eiablage von *Libellula depressa* L. (Odonata, Libellulidae). *Mitt. ent. Ges. Basel* (N.F.) 5 : 62-63.
- ZAHNER, R., 1959. Ueber die Bindung der mitteleuropäischen Calopteryx-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. I. Der Anteil Larven an der Biotopbindung. *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* 44 (1) : 52-130.