

## Untersuchungen zur Individualentwicklung, Phänologie und Populationsdynamik der Imagines von *Sympetrum pedemontanum* (Odonata: Libellulidae)

Thomas Brockhaus

eingegangen: 17. März 2001

### Summary

*Studies on adult development, phenology and population dynamics in *Sympetrum pedemontanum* (Odonata: Libellulidae)* – In 1994 and 1995, *S. pedemontanum* was investigated by a mark-and-recapture study at River Zschopau in Saxony, Germany. In 1994, 23 of 281 specimen were recaptured once or more. In 1995, the recapture rate was 23 specimen of 444 specimen total. The maturation time of males was approximately eight days and a little bit longer in females. The duration of imaginal life was 13 - 17 days for males and 7 - 16 days for females. One male survived 45 days. From 77 (1994) and 211 (1995) emerged specimen, 34 (1994) and 90 (1995) were females, respectively. Emergence was strongly synchronised in both years: EM<sub>50</sub> was seven days in 1994 and 11 days in 1995. After a strong emigration after emergence, especially in females, during the reproduction period the population remained stable at a low level.

### Zusammenfassung

In den Jahren 1994 und 1995 wurde eine Imaginalpopulation von *S. pedemontanum* am Unterlauf der Zschopau in Sachsen, Deutschland, untersucht. Durch Fang-Wiederfang-Versuche wurden Daten zur Individualentwicklung und zur Populationsdynamik gewonnen. Von 281 im Jahr 1994 markierten Imagines wurden 23 Tiere ein- oder mehrmals wieder gefangen, 1995 von 444 Imagines ebenfalls 23 Tiere. Die Reifungszeit der Männchen betrug etwa acht Tage, jene der Weibchen war etwas länger. Das durchschnittliche Lebensalter der Männchen betrug 13 bis 17 Tage, das der Weibchen sieben bis 16 Tage. Ein markiertes Männchen wurde nach 45 Tagen wieder gefangen. Von 77 frisch geschlüpften Tieren im Jahr 1994 waren 34 Weibchen. 1995 wurden bei 211 frisch geschlüpften Tieren 90 Weibchen festgestellt. Die Emergenz verlief in beiden Jahren stark synchronisiert, der EM<sub>50</sub> betrug 1994 sieben Tage und

1995 elf Tage. Nach einer starken Abwanderungsphase, vor allem der Weibchen, stabilisierte sich die Population während der Fortpflanzungsperiode mit einer geringen Individuenzahl. Die Ergebnisse werden diskutiert und ein Modell zur Populationsdynamik wird vorgestellt.

### Einleitung

Das westsibirische *Sympetrum pedemontanum* (Müller in Allioni) drang nach der letzten Eiszeit aus seinem südkontinentalen Refugialraum bis Mittel- und Westeuropa vor und siedelte hier, ohne ein geschlossenes Verbreitungsbild zu erreichen (ST. QUENTIN 1960, DEVAI 1976, ASKEW 1988, HUNGER et al. 2000). Im Süden erstreckt sich sein Verbreitungsgebiet über den nördlichen Mittelmeerraum bis zur Iberischen Halbinsel (ASKEW 1988). In Deutschland ist es lückig verbreitet (STÖCKEL 1974, 1983, 1986, SCHORR 1990) und neigt zu periodischen Arealerweiterungen (z.B. JÖDICKE 1990) durch möglicherweise invasionsartige Wanderungen (HUNGER et al. 2000). Seine Expansion wird auch im Kontext mit anthropogen entstandenen Gewässern, wie Meliorationsgräben und Sandgruben (STÖCKEL 1983, UNRUH 1984, JÖDICKE & WOIKE 1985, SCHORR 1990), bzw. als Folge klimatischer Einflüsse (STÖCKEL 1974, TAMM 1982, JÖDICKE & WOIKE 1985, SONNENBURG & DENSE 1998) diskutiert. Typisch für diese Pionierart sind spontane Ansiedlungen. Individuenstarke Vorkommen sind selten und existieren nur kurzzeitig. Vielleicht ist dieses lückige und zugleich sporadische Auftreten die Ursache dafür, dass die Kenntnisse zur Ökologie von *S. pedemontanum* noch vergleichsweise gering sind. Die nachfolgende Arbeit soll zu einem besseren Verständnis der Lebensweise der Imagines dieser Art beitragen.

### Untersuchungsgebiet und Methoden

#### *Untersuchungsgebiet*

Die Untersuchungen erfolgten im unteren Flusstal der Zschopau im Landkreis Döbeln, Freistaat Sachsen (MTB 4844). Die Flussaue bildet hier den sogenannten „Töpelwinkel“ mit einer großen Flussschlinge der Zschopau, ca. 5 km vor der Einmündung in die Freiburger Mulde. Neben dem Flusslauf boten ein Grabensystem, Altarme und Altwässer Lebensräume für Libellen. Eine ausführliche Beschreibung des Untersuchungsgebietes findet sich bei BROCKHAUS (1999a, b). Von *Sympetrum pedemontanum* wurden ein Graben und ein Überflutungsbereich in der Flussaue (Auengewässer) besiedelt.

### Methoden

In den Jahren 1994 und 1995 wurden im Untersuchungsgebiet Imagines von *S. pedemontanum* vom Schlupfbeginn an über die gesamte Flugzeit der Art individuell markiert. Dazu wurden die Tiere gefangen, in einem Gazebehälter gesammelt und anschließend einzeln mit einem schwarzen, schnell trocknenden und wasserunlöslichen Faserstift (Faber-Castell, 0,5 mm) auf einem Flügel mit fortlaufenden Zahlen nummeriert. Für jedes markierte Tier wurden Geschlecht, Reife und Markierungsort protokolliert. Die Markierungsorte lagen teilweise abseits der Gewässer in extensiv genutzten Grünlandflächen sowie in Hochstaudenfluren (näheres siehe BROCKHAUS 1999a). Neben den Neumarkierungen wurden auch alle Wiederfänge registriert. Die Begehungen erfolgten mindestens einmal, maximal fünfmal die Woche. Fänge und Wiederfänge wurden in Wochenintervallen zusammen gefasst (Tab. 1). So galten nur die Tiere als Wiederfänge, die nach der Woche, in der sie markiert wurden, wenigstens einmal wieder gefangen wurden.

Tab. 1: Markierungs- und Wiederfangtage von *Sympetrum pedemontanum* in den Jahren 1994 und 1995. – Tab. 1: Mark-and-recapture days of *Sympetrum pedemontanum* in the years 1994 and 1995.

Woche	1994	1995
Juli		
1	02.07.; 03.07.; 04.07.	02.07.; 05.07.; 07.07.
2	08.07.; 10.07.; 11.07.; 14.07.; 15.07.	08.07.; 10.07.; 11.07.; 13.07.; 14.07.
3	21.07.; 22.07.; 23.07.	17.07.; 20.07.; 22.07.
4	29.07.; 30.07.	25.07.; 26.07.; 28.07.
August		
1	05.08.; 06.08.	01.08.; 04.08.; 06.08.
2	11.08.; 12.08.	08.08.; 11.08.; 13.08.; 15.08.
3	21.08.	19.08.
4	26.08.; 31.08.	25.08.; 27.08.
September		
1	02.09.	03.09.
2	12.09.	09.09.
3	23.09.	17.09.; 22.09.
4	28.09.	

Zur Ermittlung der Reifungszeit und der individuellen Lebensdauer wurden die Fang- und Wiederfangereignisse tagesgenau ausgewertet. Fang- und Wiederfangtag galten dabei jeweils als ein Tag. Beim Reifestadium wurden zwei Phasen unterschieden:

frisch geschlüpfte Imagines

- Körper noch weich
- Flügel trüb, Flügelbänderung blaß, noch wenig auffällig
- Färbung von Thorax und Abdomen überwiegend blaßgelb

mature Imagines

- Tier ausgehärtet und ausgefärbt
- Männchen einschließlich der Augen mit typischer Rotfärbung
- Weibchen mit blauem Streifen lateral an den Pleuriten

An den Eiablageorten erfolgten Vegetationsaufnahmen sowie Temperaturmessungen (digitales Thermometer mit Messfühler) in 15 cm Wassertiefe und Messungen zur sohnahen Fließgeschwindigkeit (Hydrometrischer Flügel OTT C 31). An dem Graben wurde im Jahr 1995 ein 50 m langer Abschnitt gekennzeichnet. Dieser wurde während der Fortpflanzungszeit der Imagines zwischen den Markierungszeiten begangen und in jeweils 10-Minuten-Intervallen die Fortpflanzungsaktivitäten der Tiere registriert.

Alle Zeitangaben erfolgten in MESZ. Die Abkürzungen bedeuten:

M = Männchen, W = Weibchen, n = Anzahl, s.d. = Standardabweichung.

Die individuelle Bezeichnung eines Tieres wurde mit dem Geschlecht, seiner Markierungsnummer und dem Jahr angegeben (z.B. letztes markiertes Tier 1995 war am 22. September 1995 das mature, alte Weibchen W/444/95).

## **Ergebnisse**

### *Entwicklungsgewässer*

Die Art schlüpfte im Untersuchungsgebiet nur in dem Graben und in einem vegetationsreichen Auengewässer. Ein Schlupf aus der Zschopau selbst konnte nie beobachtet werden. Der Graben war im ersten, etwa 70 m langen Abschnitt etwa 2 m breit und wies eine Fließgeschwindigkeit von  $0,3 \text{ ms}^{-1}$  auf. Dieser schmale Abschnitt war dicht mit Rohrglanzgras bewachsen. Es folgte auf einer Länge von etwa 40 m ein ca. 6 m breiter Bereich. Hier strömte das Wasser deutlich langsamer. In dem flachen, nur wenige Zentimeter tiefen Wasser standen Binsenbulte. Im Hochsommer bildeten sich Fadenal-

genmatten. Die sumpfigen Uferbereiche waren mit Rohrglanzgras, Sumpfschwertlilie, Drüsigem Springkraut und Großer Brennnessel bestanden. Die mittlere sohnnahe Fließgeschwindigkeit betrug lediglich  $0,044 \text{ ms}^{-1}$ . Die Erwärmung des Wassers im Graben verlief deutlich schneller als in der Zschopau (Abb. 1).

Die Wassertemperaturen betragen am ersten Tag der Messungen (22. Mai 1995) im Graben  $14,7 \text{ }^\circ\text{C}$  und in der Zschopau  $12,5 \text{ }^\circ\text{C}$ , am letzten Messtag (22. Juli 1995) waren die entsprechenden Temperaturwerte  $25,2 \text{ }^\circ\text{C}$  und  $23,3 \text{ }^\circ\text{C}$ .

Die dichte Vegetation des Auengewässers bedeckte über 50 % der Fläche und bestand aus Arten des Rohrglanzgras-Röhrichtes, solchen des Schlankseggen-Riedes und Arten nitrophiler Saumgesellschaften. Bestandsbildende Arten waren *Alopecurus pratensis*, *Carex brizoides*, *C. gracilis*, *Cirsium arvense*, *Filipendula ulmaria*, *Hypericum perforatum*, *Iris pseudacorus*, *Phalaris arundinacea*, *Polygonum bistorta* und *Urtica dioica*. Die Größe des Gewässers schwankte je nach Wasserführung zwischen  $300$  und  $500 \text{ m}^2$ . Eine gerichtete Strömung war nicht festzustellen. Sowohl Auengewässer als auch Graben waren unbeschattet und neben einer geringen Wassertiefe ( $30 - 60 \text{ cm}$ ) durch mehrere Dezimeter dicke Schlammschichten gekennzeichnet.

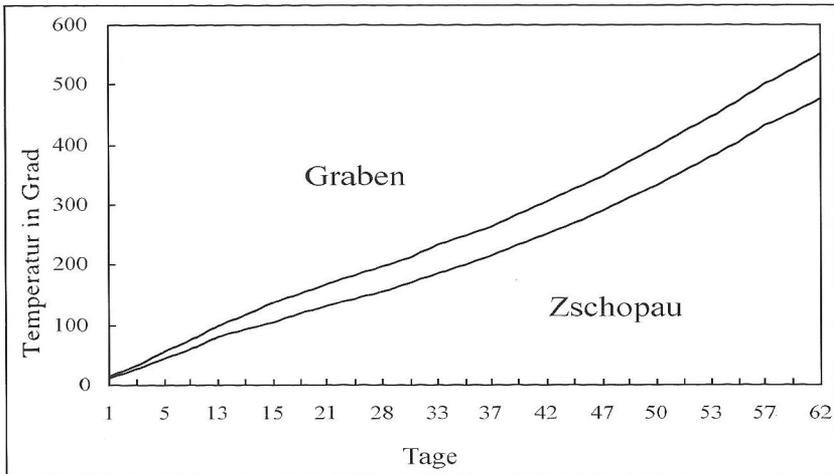


Abb. 1: Unterschiedliche Erwärmung des Grabens und der Zschopau als Temperatursummen der Messungen zwischen dem 22.05. und 22.07.1995 (insgesamt 27 Tagesmessungen). – Fig. 1: Different warming of the ditch and the River Zschopau as an amount of temperatures from 22.05. - 22.07.1995 (total 27 measurements).

### *Wiederfänge*

Viele Tiere zeigten nach dem Markieren einen Totstellreflex, lagen auf dem Protokollbogen und flogen nach maximal zwei Minuten plötzlich wieder ab. Andere Auswirkungen der Markierungen auf die Tiere konnten nicht beobachtet werden. So wurde z.B. ein am 21. Juli 1994 vormittags markiertes matures Weibchen bereits am gleichen Tag um 12:45 h in einem Tandem bei der Eiablage beobachtet.

Im Jahr 1994 wurden insgesamt 281 Imagines (192 M, 89 W) individuell markiert. Von diesen konnten 23 Tiere ein- oder mehrmals wieder gefangen werden. Der Anteil wieder gefangener Männchen im Jahr 1994 betrug 11 % (21 Tiere), jener der Weibchen 2 % (zwei Tiere) von allen markierten Tieren. Je ein Männchen wurde zwei- bzw. dreimal wieder gefangen. Somit erfolgten in diesem Jahr insgesamt 26 Wiederfänge.

1995 wurden 444 Tiere (299 Männchen, 145 Weibchen) individuell markiert. Auch in diesem Jahr wurden 23 Tiere ein- oder mehrmals wieder gefangen. Der Anteil der Männchen betrug 6 % (19 Tiere) und jener der Weibchen 3 % (vier Tiere). Nur ein Männchen wurde zweimal wieder gefangen. Die Gesamtzahl der Wiederfänge betrug 24.

### *Individualentwicklung*

#### *Reifungszeit*

Die Reifungszeiten ergaben sich aus der Zeitspanne zwischen dem Markierungstag frisch geschlüpfter Tiere und deren ersten Wiederfangtag als mature Tiere. Sie konnten nur für die Männchen ermittelt werden, da weder 1994 noch 1995 ein frisch geschlüpftes Weibchen (34 bzw. 90 markierte frisch geschlüpfte Tiere) als matures Tier wieder gefangen wurde. Die Reifung dauerte jedoch länger als eine Woche, da das frisch geschlüpfte Tier W/133/95 nach acht Tagen noch als immatures Tier wieder gefangen wurde. Für die Männchen betrug die mittlere Reifungszeit 7,8 Tage ( $\pm$  s.d = 1,5 Tage, n = 5).

#### *Lebensdauer*

Die Angaben zur beobachteten Mindestlebensdauer wurden aus der Zeitspanne zwischen dem Markierungs- und dem letztmaligen Wiederfangtag ermittelt, wobei beide Tage mitgezählt wurden. Sie konnten nur als Richtwerte dienen, da nicht bekannt war, wie lange die Tiere vor der Markierung bzw. nach dem letzten Wiederfang lebten. Die Ergebnisse sind in Tab. 2 zusammengestellt.

Tab. 2: Mittlere beobachtete Mindestlebensdauer ( $\pm$  Standardabweichung) von Imagines von *Sympetrum pedemontanum* in den Jahren 1994 und 1995. – Tab. 2: The average observed life time ( $\pm$  standard deviation) of adult *Sympetrum pedemontanum* in 1994 and 1995.

Jahr	Männchen		Weibchen	
	Mittelwert	n	Mittelwert	n
1994	13 $\pm$ 7 Tage	(n = 21)	16 $\pm$ 10 Tage	(n = 2)
1995	17 $\pm$ 12 Tage	(n = 19)	7 $\pm$ 3 Tage	(n = 4)

Einzelbeobachtungen belegten die Möglichkeit einer wesentlich längeren individuellen Lebensdauer der Imagines. Ein Männchen wurde 1994 nach 29 Tagen wieder gefangen. Da es bereits als matures Tier markiert wurde, kann es einschließlich der Reifungszeit wenigstens 37 Tage alt gewesen sein. Zwei weitere Männchen und ein Weibchen wurden nach 23 Tagen letztmalig wieder gefangen. Im Jahr 1995 betrug die längste Zeitspanne zwischen Fang und Wiederfang eines Männchens 45 Tage. Es wurde am 04. August 1995 frisch geschlüpft markiert und am 17. September 1995 mit stark beschädigten Flügeln wieder gefangen.

### Populationsdynamik

#### Emergenz

Die Emergenz begann 1994 am 08. Juli und 1995 am 22. Juli. Frisch geschlüpfte Tiere wurden in beiden Jahren über eine Dauer von fünf bzw. sieben Wochen im Untersuchungsgebiet festgestellt (Abb. 2).

Von 77 frisch geschlüpften Tieren im Jahr 1994 waren 34 (44 %) Weibchen und 43 (56 %) Männchen. Im Jahr 1995 waren von 211 frisch geschlüpften 90 (43 %) weibliche und 121 (57 %) männliche Tiere.

Die Emergenz verlief in beiden Jahren stark synchronisiert, der  $EM_{50}$ -Wert (die Zeitdauer, in der 50 % der Jahresemergenzen erfolgten) betrug im Jahr 1994 sieben Tage und im Jahr 1995 elf Tage (Abb. 3). Während einer besonders starken Schlupfphase im Jahr 1995 hingen am 11. August gegen 18:45 h Gruppen von jeweils mehreren Dutzend frisch geschlüpfter Individuen in Johanniskrautstauden (*Hypericum perforatum*).

Tab. 3: Saisonale Veränderung der Anzahl der pro Monat wieder gefangenen Imagines von *Sympetrum pedemontanum* (Wiederfunde) und deren Anteil an den im gleichen Monat markierten Tiere. – Tab. 3: Seasonal change in number (Wiederfunde) and relative number (Anteil) of recaptures of *Sympetrum pedemontanum* adults per month.

	1994		1995	
	Wiederfunde	Anteil (%)	Wiederfunde	Anteil (%)
Juli	8	6	0	0
August	13	11	8	2
September	5	29	16	20

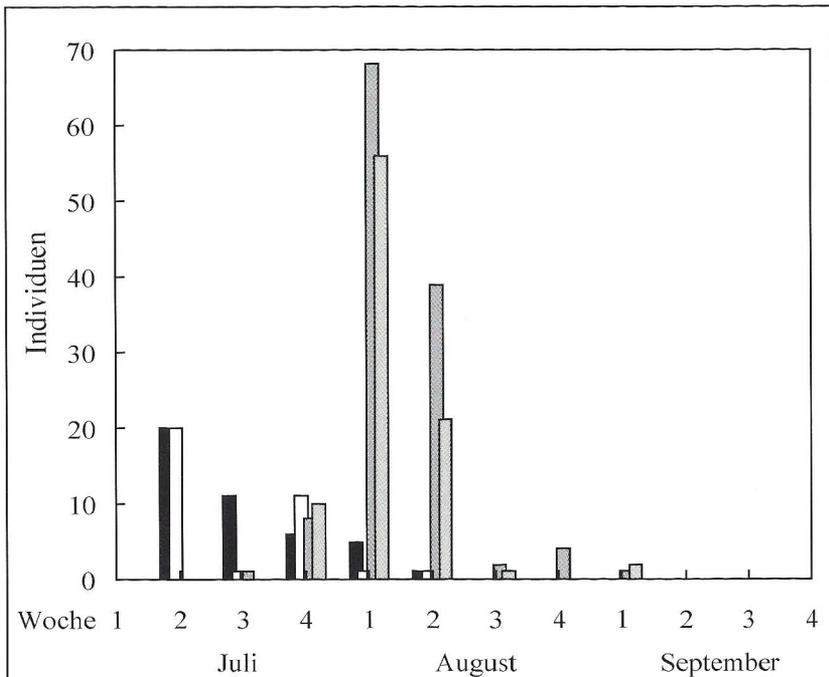


Abb. 2: Emergenzverlauf von *S. pedemontanum* in den Jahren 1994/95. 1994: schwarze Säulen - Männchen, weiße Säulen - Weibchen; 1995: dunkelgraue Säulen - Männchen, hellgraue Säulen - Weibchen. – Fig. 2: Emergence of *S. pedemontanum* in 1994 and 1995. 1994: black columns - males, white columns - females; 1995: dark grey columns - males, light grey columns - females.

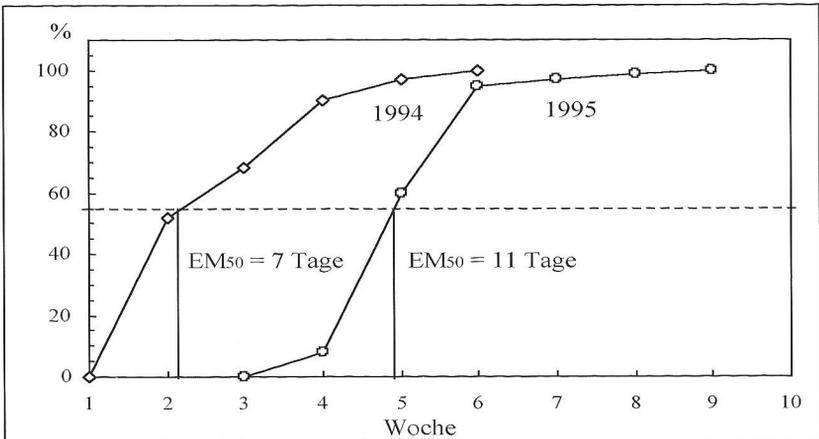


Abb. 3: Kumulativer Emergenzverlauf von *S. pedemontanum* in den Jahren 1994 und 1995 mit Angabe der  $EM_{50}$ -Werte nach CORBET (1962). – Fig. 3: Emergence curves of *S. pedemontanum* in 1994 and 1995 with the  $EM_{50}$  after CORBET (1962)

### Abundanz

Die Gesamtzahl der 1994 markierten Imagines im Untersuchungsgebiet betrug einschließlich der Wiederfänge 304 Individuen. Im Jahr 1995 waren es 467 Individuen. Während zu Beginn der Flugzeit noch ein relativ hoher Weibchenanteil vorhanden war, wurde dieser im Verlaufe der Flugzeit immer geringer (Abb. 4).

Im Jahr 1994 wurden 13 Tiere abseits ihres Markierungsortes wieder gefangen (50 % aller Wiederfänge). 1995 waren es lediglich vier Tiere (17 % aller Wiederfänge). Die weiteste Entfernung zwischen Markierungs- und Wiederfangort betrug 700 m.

Zum Ende der Flugzeit konnten mature männliche Tiere über längere Zeit am gleichen Ort beobachtet werden. So hielt sich das Männchen M/95/94, am 23. Juli 1994 markiert, bis zum 12. August 1994 am Graben auf. Ein weiteres Männchen, M/354/95, wurde am 25. August 1995 am Graben markiert und hier am 17. September 1995 letztmalig beobachtet. Den Rekord hält ein Männchen, das am 08. August 1995 am Graben markiert wurde und hier nach 40 Tagen (17. September 1995) wieder gefangen wurde.

Der Anteil der wieder gefangenen Tiere nahm in beiden Jahren von Juli bis September deutlich zu (Tab. 3).

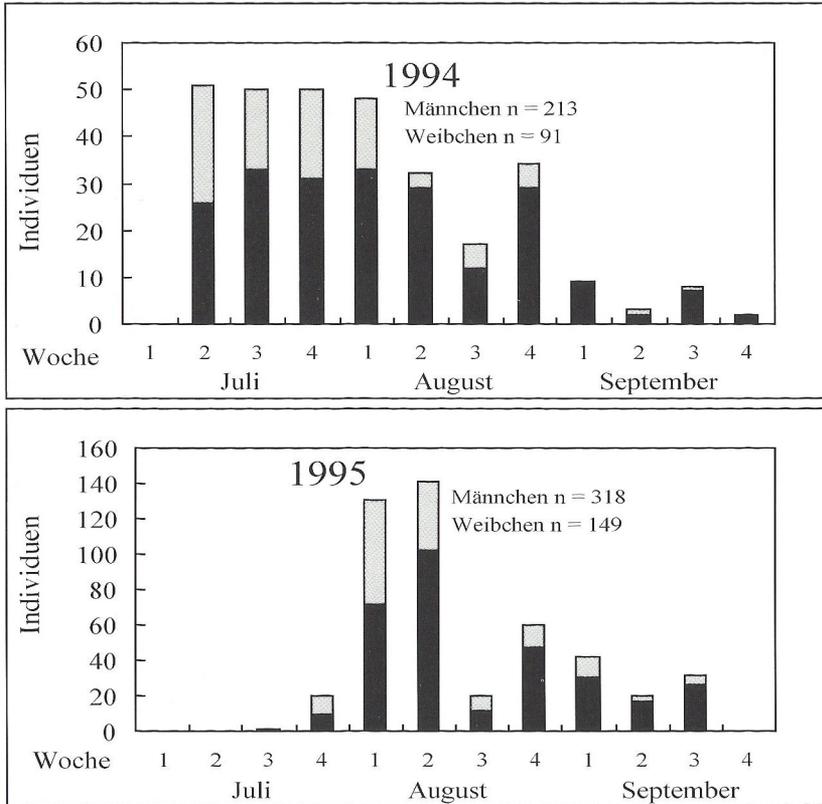


Abb. 4: Abundanzen von *S. pedemontanum* in den Jahren 1994 und 1995 als Summen der wöchentlich markierten oder wieder gefangenen Tiere. Schwarze Säulen - Männchen, graue Säulen - Weibchen. – Fig. 4: Abundances of *S. pedemontanum* in 1994 and 1995 as the sums of the weekly marked or recaptured specimen. Black columns - males, grey columns - females.

### Fortpflanzungsverhalten

Nach der Reifung besetzten die Männchen regelmäßig Sitzwarten entlang des Grabens bzw. in der Vegetation des Auengewässers. Dies geschah nur an Sonntagen in der Zeit zwischen 11:00 h und 17:10 h. Bevorzugt wurden exponierte Pflanzenteile, wie Blattspreiten oder Rispen von *Phalaris*-Pflanzen, die jedoch immer in der dichten Deckung der Vegetation lagen. 1995 wurden in 100 Beobachtungsminuten insgesamt 133 Männchen und 14 Weib-

chen ohne Paarungsverhalten an dem 50 m langen Abschnitt des Grabens registriert. Das sind durchschnittlich knapp 15 Imagines pro 10-Minuten-Erfassungsintervall. Da diese Tiere meist nicht markiert waren, blieb unklar, ob es sich immer um verschiedene Individuen handelte. Die Männchen saßen manchmal dicht nebeneinander; aggressive Interaktionen zwischen ihnen konnten nur selten beobachtet werden. Gleiches galt bezüglich sehr dicht vorbeifliegender Tandempaare. Erste Fortpflanzungsaktivitäten im Jahr 1994 erfolgten am 21. Juli (eine Eiablage im Tandem) und 1995 am 06. August (erstes Paarungsrad). Die Kopulation wurde mehrmals in der dichten Ufervegetation des Grabens beobachtet. In den 100 Beobachtungsminuten konnten hier zwischen dem 06. August und 17. September 1995 52 Fortpflanzungsaktivitäten (Kopulationen, Eiablagen im Tandem) registriert werden. Die Eiablagen erfolgten zwischen 10:00 h und 16:05 h. Von den markierten Tieren wurden zwei Männchen am 13. August bzw. 17. September 1995 in Kopulationen mit unmarkierten Weibchen am Graben festgestellt. Nur ein markiertes Weibchen konnte in einem Tandem wieder gefunden werden. Im Fluß wurden nie Eiablagen beobachtet, sondern nur in dem Auengewässer und im Graben. In einem anderen Auenbereich des Flusses wurde 1995 eine in einer Hochwasserrinne des Flusses gelegene temporäre Wasseransammlung zwischen dem 17. September und 06. Oktober als Eiablageplatz genutzt. Im darauffolgenden Frühjahr und Frühsommer war hier kein Wasser mehr vorhanden.

### Diskussion

Die erfassten Habitatstrukturen der Fortpflanzungsgewässer im Untersuchungsgebiet sind mit jenen anderer Vorkommen vergleichbar (z.B. STACHOWIAK et al. 1981, TAMM 1982, MICHIELS & DHONDT 1987, BEYER 1988, BUCK 1990, JUNGMANN 1990, RODER & RODER 1998, SONNENBURG & DENSE 1998, BENDA & MARSCHNER 1999, HUNGER et al. 2000). Dabei ist die zusammenfassende Diagnose von TAMM (1982) nur um einen wesentlichen Faktor zu ergänzen: Notwendige Voraussetzung in optimalen Lebensräumen ist die schnelle Erwärmung des Entwicklungsgewässers der Larven (flach, unbeschattet), damit nach der Überwinterung im Eistadium die 65-tägige Larvenentwicklung (bei ca. 20 °C – MÜNCHBERG 1938 in TAMM 1982) abgeschlossen werden kann. Geht man von einem Beginn dieser Entwicklung etwa ab April aus (Überschwemmung der Auenhabitate durch Hochwässer, Erreichung genügend hoher Wassertemperaturen) so kann der Schlupfbeginn im Untersuchungsgebiet ab Juli durch die entsprechende Larvenentwicklungszeit erklärt werden. Nach RODER & RODER (1998) beträgt diese im Minimum sogar nur 31 Tage. In diesem Falle wurde das Entwicklungsgewäs-

ser erst im Frühsommer mit Wasser geflutet, so dass schon zum Entwicklungsbeginn hohe Wassertemperaturen (17 - 21°C) herrschten. Die Zeitdauer der Larvenentwicklung kann mit der Wassertemperatur korreliert sein. Aus dem gleichen Beginn der Embryonal- und Larvenentwicklung im Frühjahr/Frühsommer resultiert eine stark synchronisierte Schlupfphase im Sommer.

Obwohl die fortpflanzungswilligen Männchen sich teilweise in hohen Dichten am Gewässer aufhielten, kam es kaum zu intra- und interspezifischen aggressiven Interaktionen. Gleiche Beobachtungen machten TAMM (1982), MICHIELS (1984) und MICHIELS & DHONDT (1987).

Die individuelle Lebenszeit der Imagines von *S. pedemontanum* kann länger sein, als bisher angenommen. Während BUCK (1990) mindestens 28 Tage und MICHIELS (1984) maximal 40 Tage angeben, konnte in den eigenen Untersuchungen für Einzelindividuen ein Lebensalter von 45 Tagen nachgewiesen werden. Der Reifungsprozess scheint länger zu dauern, als durch die individuellen Markierungen ermittelt wurde. Immerhin vergingen im Jahr 1994 14 Tage vom Schlupfbeginn bis zur ersten Eiablage, 1995 waren es 16 Tage. Eventuell wird der Beginn der Fortpflanzungsperiode von der etwas längeren Reifungszeit der Weibchen bestimmt. Während zum Schlupfbeginn noch ein annäherndes Geschlechtergleichgewicht herrscht, verschiebt sich der Individuenanteil innerhalb weniger Wochen deutlich zu Gunsten der Männchen. Die Gesamtindividuenzahl nimmt nach der Schlupfphase stark ab (Abb. 4, siehe auch MICHIELS 1984, Fig. 11.1). Da frisch geschlüpft markierte Individuen kaum wieder gefangen wurden und die Wiederfangrate in den ersten Wochen deutlich niedriger war als in der zweiten Hälfte der Flugzeit (Tab. 3), ist es möglich, dass die Tiere während der Reifungsphase abwandern. ARAI (1997) stellt allerdings bei *S. pedemontanum elatum* Sélys ein Abwandern der Individuen erst nach der Reifungszeit fest. Starke Wanderaktivitäten geben auch MICHIELS & DHONDT (1987) an. Über Ursachen sowie Art und Weise dieser Dispersion kann nur spekuliert werden. Eine Hypothese wäre, dass das Flusstal eine Leitlinie für „Luftplankton“-Schwärme und damit potenziellem Nahrungsangebot für die ausreifenden Libellen ist. RUSSEL & WILSON (1991) stellten entlang der Küstenlinie von Cape Canaveral durch Radarfallen eine große Menge an „Luftplankton“ fest, welches aus kleinen Insekten bestand. Eventuell begünstigen Luftströmungen im Flusstal sowohl Vertikal- als auch Horizontalwanderungen (CORBET 1999).

Während des Überganges von der Schlupfphase zur Reproduktionsphase konsolidiert sich der Bestand für einige Wochen auf einem wesentlich geringeren Individuen-Niveau im Vergleich zur Schlupfphase, wobei die Männ-

chen in der Überzahl sind (Abb. 4, siehe auch BEYER 1988). Offensichtlich fielen die Markierungsarbeiten von BEYER (1988) und BUCK (1990) genau in diese Konsolidierungsphase. Dem Artikel von BUCK ist nicht zu entnehmen, ob im Gebiet frisch geschlüpfte Individuen gefunden wurden, bzw. welche Reife die markierten Tiere hatten. Bei den wieder gefangenen Tieren nennt er auch den Geschlechteranteil nicht. Aber die relativ hohe Wiederfangzahl von acht Tieren bei 30 markierten Imagines (27 %) innerhalb von zehn Tagen deutet auf eine temporär stationäre Phase während der Reproduktion hin, welche auch im eigenen Untersuchungsgebiet zu erkennen ist (vgl. Tab. 3).

### Modell der Populationsdynamik

Die Populationsdynamik von *S. pedemontanum* kann unter Zuhilfenahme einiger aktuell gebräuchlicher Begriffe der Populationstheorie modellhaft beschrieben werden. Dabei werden die Lebensräume (Reproduktionsgebiete) mit den von STERNBERG (1995) geprägten Begriffen Stammhabitat und Nebenhabitat benannt, die hier lebenden (Imaginal-)Populationen mit den Begriffen Quellenpopulationen und Verlustpopulationen (SINSCH 1998). Die Begriffe sind kurz so zu definieren:

Stammhabitat:	optimale Strukturen und Lebensraumbedingungen für Imagines und Larven, meist über mehrere Jahre hohe Schlupfabundanz (STERNBERG 1995) zahlreiche Imagines und stabile Reproduktionsphase hoher Überschuss an Individuen (Imagines) (STERNBERG 1995)
Nebenhabitat:	suboptimale Strukturen und Lebensraumbedingungen für Imagines und Larven instabil, kurzlebig (minimal 1 - 2 Jahre) geringe Schlupfabundanz (STERNBERG 1995) jährlich Zuflug durch Individuen aus anderen Lebensräumen
Quellenpopulation: (=Stammpopulation)	stabile, durch Eigenreproduktion erhaltene Individuengemeinschaft jährlich Abwanderung einer großen Zahl von Imagines (Emigration)
Verlustpopulation:	Mortalität und Auswanderung überwiegen die Reproduktionsrate

(=Nebenpopulation) Erhalt wesentlich von jährlicher Zuwanderung (Immigration) von Imagines abhängig

Die Begriffe dienen der Beschreibung von Metapopulationen, so dass hypothetisch angenommen werden muss, dass viele „Populationen“ von *S. pedemontanum* einer Metapopulation angehören, wobei Versuche der räumlichen Beschreibung (Entfernungen zwischen „Subpopulationen“) etwa durch Zusammenstellung bekannter Vorkommen in einem bestimmten Gebiet schwierig sind.

In optimal strukturierten Stammhabitaten (beschrieben z.B. bei TAMM 1982, JUNGMANN 1990, RODER & RODER 1998, diese Arbeit) entwickeln sich Quellenpopulationen, die durch eine hohe Schlupfabundanz gekennzeichnet sind. Aufgrund der Bevorzugung kurzlebiger Lebensräume früher Sukzessionsstadien können Stammhabitats durchaus nur wenige Jahre bestehen, in Ausnahmefällen vielleicht auch nur ein Jahr. Aber auch über mehrere Jahre existierende Stammhabitats sind möglich. Das in dieser Untersuchung beschriebene Vorkommen ist dem Autor seit 1988 bekannt und erlosch im Jahr 1996 durch anthropogene Veränderungen (BROCKHAUS 1999b). Ein Großteil der Schlupfpopulation verlässt den Lebensraum (Emigrationsphase). Nach der Reifungsphase etabliert sich eine kleine, aber relativ stabile Fortpflanzungspopulation (Reproduktionsphase, Konsolidierung des Bestandes auf niedrigem Niveau). Emigrierte Individuen aus der Quellenpopulation besiedeln andere Stammhabitats, Nebenhabitats oder tauchen auch in völlig ungeeigneten bzw. untypischen Lebensräumen auf, wie z.B. an Fischteichen und in Mooren (eigene Beobachtungen). Nebenhabitats entstehen oft durch anthropogene Aktivitäten wie Abgrabungen, aufgelassene Baugruben oder Grabenneuschaffung und -räumung. Die Reproduktion erfolgt wohl hauptsächlich durch zugewanderte Individuen. Die Gewässer sind meist kurzlebig und können unter Umständen durch menschliche Aktivitäten oder schnell verlaufende Sukzessionsprozesse noch vor der nächsten Schlupfgeneration versiegen. Hier doch zum Schlupf gekommene Individuen verlassen das Gebiet. Verlustpopulationen sind kurzlebig und existieren oft nur jahresweise. Aus einem Nebenhabitat kann, z.B. in Abgrabungsgebieten, durch Schaffung geeigneter Gewässer auch ein Stammhabitat entstehen. Die Individuenzahl steigt aufgrund der kurzen Entwicklungszeit schnell an und es entsteht eine Quellenpopulation.

Das dargestellte Modell ist geeignet, das lückige Vorkommen sowie die temporäre Besiedlung von Gebieten zu erklären. Danach wären Ausbreitungsphasen nicht nur klimatisch (STÖCKEL 1974, TAMM 1982, JÖDICKE &

WOIKE 1985, SONNENBURG & DENSE 1998) sondern auch (oder vor allem?) durch das Vorhandensein einer genügenden Anzahl von Quellenpopulationen bedingt.

#### Dank

Ich danke Dr. Klaus Sternberg, Dr. Reinhard Jödicke und Dr. Klaus Reinhardt für die Anregungen zu einer früheren Version dieses Beitrages. Dr. Andreas Martens und Martin Schorr stellten mir dankenswerter Weise Literatur zur Verfügung. Klaus Guido Leipelt und Andreas Martens gilt mein Dank für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

#### Literatur

- ARAI, Y. (1997): Some ecological observations on *Sympetrum pedemontanum* elatum Selys. *Tombo* 40: 15-20
- ASKEW, R.R. (1988): *The Dragonflies of Europe*. Harley, Colchester
- BENDA, P. & R. MARSCHNER (1999): Príspevek k rozšíreniu vázky podhorní - *Sympetrum pedemontanum* (Allioni, 1766) na Decinsku. Beitrag zur Verbreitung der Gebänderten Heidelibelle (*Sympetrum pedemontanum*) im Gebiet um Decin. *Sborník Orkesního muzea v Moste, rada prírodovedná* 20/21: 35-38
- BEYER, S. (1988): Gebänderte Heidelibelle (*Sympetrum pedemontanum*) und Südlicher Blaupfeil (*Orthetrum brunneum*) an Wiesengraben im Coburger Land. *Schriftenr. bayer. Landesamt Umweltsch.* 79: 125-129
- BROCKHAUS, T. (1999a): *Populationsökologische Untersuchungen an der Federlibelle *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771) an einer regionalen Verbreitungsgrenze (Odonata: Platycnemididae)*. Dissertation Universität Leipzig
- BROCKHAUS, T. (1999b): Beobachtungen zur Tier- und Pflanzenwelt des unteren Zschopautales. *Veröff. Naturkundemus. Leipzig* 18: 81-103
- BUCK, K. (1990): Nachweis von *Sympetrum pedemontanum* (Allioni, 1766) und *Sympetrum striolatum* (Charpentier, 1840) in einer Kreidegrube bei Itzehoe (Anisoptera: Libellulidae). *Libellula* 9: 75-85
- CORBET, P.S. (1962): *A Biology of Dragonflies*. Witherby, London
- CORBET, P.S. (1999): *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley, Colchester
- DEVAL, G. (1976): A magyarországi szitakötő / Odonata / fauna chorológiai vizsgálata. *Acta Biol. Debrecina* 13, Suppl. 1: 119-157
- HUNGER, H., F.-J. SCHIEL, W. RÖSKE & K. STERNBERG (2000): *Sympetrum pedemontanum* (Allioni, 1776), Gebänderte Heidelibelle. In: STERNBERG, K. & R. BUCHWALD (Hrsg.): *Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2*. Ulmer, Stuttgart: 578-587
- JÖDICKE, R. (1990): Die Bestandsentwicklung von *Sympetrum pedemontanum* (Allioni) in Nordrhein-Westfalen während der 80er Jahre (Anisoptera: Libellulidae). *Libellula* 9: 133-137

- JÖDICKE, R. & M. WOIKE (1995): Erstnachweis der Gebänderten Heidelibelle, *Sympetrum pedemontanum* Allioni, in Nordrhein-Westfalen. *Libellula* 4: 160-169
- JUNGSMANN, E. (1990): Zum Entwicklungsstand der Libellenfauna (Odonata) in Feuchthabitaten der Bergbaufolgelandschaft: Restloch Zechau und Lossener Senke. *Mauritiana* 12: 505-511
- MICHIELS, N. (1984): *Inleidende ecologische Studie van drie coexisterende Sympetrum-Soorten (O. Odonata, Fam. Libellulidae) in Den Diel*, Mol. Diplomarbeit, Universität Antwerpen
- MICHIELS, N.K. & A.A. DHONDT (1987): Coexistence of three *Sympetrum* species at Den Diel, Mol, Belgium. (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 16: 347-360
- RODER, U. & W. RODER (1998): Gebänderte Heidelibelle, *Sympetrum pedemontanum* (Allioni 1776). In: KUHN, K. & K. BURBACH (Bear.): *Libellen in Bayern*. Ulmer, Stuttgart: 184-185
- RUSSEL, R. & J.W. WILSON (1991): Aerial plankton detected by radar. *Nature* 381: 200-201
- SCHORR, M. (1990): *Grundlagen zu einem Artenhilfsprogramm Libellen der Bundesrepublik Deutschland*. Ursus, Bithoven
- SINSCH, U. (1998): *Biologie und Ökologie der Kreuzkröte*. Laurenti, Bochum
- SONNENBURG, H. & C. DENSE (1998): Die Gebänderte Heidelibelle *Sympetrum pedemontanum* (Allioni, 1766) in Nordwestdeutschland – Stand der Ausbreitung und Beschreibung neuer Fortpflanzungsgewässer (Odonata, Libellulidae). *Mitt. Arb-Gem. ostwestf.-lipp. Ent.* 14: 63-80
- STACHOWIAK, G., J. MÜLLER, K. LOTZING & D. SPITZENBERG (1981): Notizen zur Geschichte und Entomofauna des FND Bormholt-Teich bei Altmersleben, Kreis Kalbe/Milde (Altmark). *Abh. Ber. Naturkd. Vorgesch.* 12: 79-84
- STERNBERG, K. (1995): Regulierung und Stabilisierung von Metapopulationen bei Libellen, am Beispiel von *Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov im Schwarzwald (Anisoptera: Aeshnidae). *Libellula* 14: 1-39
- STÖCKEL, G. (1974): Zur Verbreitung von *Sympetrum pedemontanum* Allioni und *Orthetrum brunneum* Fonsc. (Odonata) in der DDR. *Entomol. Nachr.* 18: 97-104
- STÖCKEL, G. (1983): Zur derzeitigen Verbreitung von *Sympetrum pedemontanum* Allioni (Odonata) in der DDR. *Entomol. Nachr. Ber.* 27: 261-266
- STÖCKEL, G. (1986): Nachtrag zur Verbreitung von *Sympetrum pedemontanum* Allioni (Odonata) in der DDR. *Entomol. Nachr. Ber.* 30: 90
- ST. QUENTIN, D. (1960): Die Odonatenfauna Europas, ihre Zusammensetzung und Herkunft. *Zool. Jb. (Syst.)* 87: 301-316
- TAMM, J.C. (1982): Beobachtungen zur Ökologie und Ethologie von *Sympetrum pedemontanum* Allioni (Insecta, Odonata) anlässlich seiner Wiederentdeckung in Hessen. *Hess. faun. Briefe* 2: 20-29
- UNRUH, M. (1984): Neue Fundorte von *Sympetrum pedemontanum* Allioni (Odonata). *Entomol. Nachr. Ber.* 28: 220-221