

Veränderung der Artenzusammensetzung und erhöhte Abwanderrate bei Libellen durch die Mahd der Uferwiesen zweier Fließgewässer (Odonata)

Klaus Sternberg & Marit Sternberg

Schillerstraße 15, D-76297 Stutensee, <Klaus-Sternberg@web.de>

Abstract

Change of species composition and increased migration rate of dragonflies due to cutting of adjacent meadows of two running waters (Odonata) — At a lowland brook and a meadow ditch near Freiburg (Baden-Wuerttemberg, Germany), before cutting of adjacent meadows the damselfly assemblage at the brook comprised about 1100 individuals. During the day 89 % and over night 50 % of them stayed in the herbaceous, richly structured meadows up to >60 m from the bank. The ditch assemblage with about 350 individuals was found in the surrounding, monotonously structured tall oat grass meadow mainly near the water. Directly after cutting, the meadows along the brook and the ditch were almost free of damselflies, whereas the anisopteran *Orthetrum coerulescens* was still found in similar densities as before. As a result of cutting, the damselfly numbers of the brook decreased to 50 % and that of the ditch to 32 %. Due to cutting, sex ratio and ratio of mature and immature damselflies changed at the brook as well as species composition and dominance relationships within the assemblages at the ditch. In the further surrounding, abundance in particular of females and numbers of flights away from the waters increased shortly after cutting. The study underlines the great importance of terrestrial habitats for dragonfly assemblages. Notes for practical nature conservation are given.

Zusammenfassung

An einem Wiesenbach und einem Wiesengraben bei Freiburg i.Br. (Baden-Württemberg) wurden die Veränderungen der Libellen-Abundanz in der Uferwiese und im weiteren Umland sowie die Zusammensetzung der Libellengemeinschaften durch die Mahd untersucht. Am Bach waren ausschließlich Kleinlibellen bodenständig, am Graben außerdem *Orthetrum coerulescens*. Während sich am Bach vor der Mahd 89 % des etwa 1100 Individuen zählenden Bestandes tagsüber in der hochstaudenreichen, strukturreichen Uferwiese auch noch weit landeinwärts aufhielten und über die Hälfte der Tiere übernachtete, wurden auf der eiförmig strukturierten Fettwiese entlang des Grabens die Kleinlibellen des insgesamt 355 Individuen zählenden Bestandes überwiegend in Gewässernähe gefunden. Nach der Mahd

waren die Wiesen entlang des Bachs und des Grabens nahezu frei von Kleinlibellen, *O. coerulescens* hingegen wurde hier etwa gleich häufig angetroffen wie zuvor. Am Bach reduzierte sich der Kleinlibellen-Bestand um 50 % und am Graben auf 32 %. Nach der Mahd änderten sich am Bach das Geschlechterverhältnis sowie das Verhältnis von adulten zu subadulten Libellen, am Graben die Artenzusammensetzung sowie die Dominanzverhältnisse der Arten innerhalb der Libellengemeinschaft. Im weiteren Gewässerumland erhöhte sich kurz nach der Mahd die Libellenabundanz insbesondere der Weibchen und die Zahl der Tiere, deren Flugrichtung vom Gewässer wegführte. Dies lässt vermuten, dass viele Libellen nach der Mahd vom jeweiligen Gewässer abwanderten und so die Veränderungen innerhalb der Libellengemeinschaften verursachten. Die Untersuchung unterstreicht die große Bedeutung der terrestrischen, uferfernen Lebensräume für Libellenimagines, dokumentiert deren intensive und weit landeinwärts reichende Nutzung durch Libellen und macht den Einfluss der Qualität des Gewässerumfeldes auf die Libellengemeinschaft deutlich. Es werden Hinweise für die praktische Naturschutzarbeit gegeben.

Einleitung

Die Vegetation hat für Libellen vielfache Bedeutung. Allgemein bekannt ist ihre Bedeutung in unmittelbarer Wassernähe. Sie dient hier als Ansitzwarte oder Sitzsubstrat beim Ruhen, Sonnen und Übernachten. Im Wasser flutende oder überhängende Pflanzen werden als Eiablagesubstrat und markante Pflanzen beispielsweise bei *Calopteryx* spp. zur Revierabgrenzung genutzt. Libellen ziehen den Aspekt oder die Strukturen ufernaher Vegetation oder einzelner Pflanzen auch als ökologische Zeiger heran (z.B. BUCHWALD 1989, STERNBERG 1990, WILDERMUTH 1992, 1993) oder suchen im dichten Pflanzengewirr Schutz vor ungünstiger Witterung, Fressfeinden oder rivalisierenden Artgenossen (z.B. HEYMER 1973, BUCHWALD 1989, MARTENS 1996, BROCKHAUS 1999). Hier ist die Libellendichte am höchsten.

Libellen fliegen jedoch auch regelmäßig und in hoher Frequenz ins nähere und weitere Umland, um Wiesen, Brachflächen, Äcker und ihre Randstreifen, Gebüsche und Waldsäume sowie Baumkronen als Ruhe-, Reife- und Jagdhabitat zu nutzen. Da sie sich in der Fläche verteilen, ist ihre Abundanz hier jedoch meist verschwindend gering. Wohl aus diesem Grund wird die Bedeutung der Landhabitate für den Libellenschutz oftmals unterschätzt und findet in der praktischen Naturschutzarbeit nur selten Beachtung. Diese Tatsache wird um so wichtiger, wenn man bedenkt, dass sich zu einem gegebenen Zeitpunkt die meisten Individuen einer lokalen Libellenpopulation normalerweise nicht am Gewässer selbst, sondern abseits davon aufhalten, und dass sich die längste Zeit des Imaginallebens einer Libelle ebenfalls entfernt vom Gewässer in terrestrischen Habitaten abspielt.

Auf die Wichtigkeit der Landhabitate für Libellen im Allgemeinen und auf deren Einbezug bei Biotopschutz- und Pflegemaßnahmen im Speziellen wurde schon mehrfach hingewiesen (z.B. BUCHWALD et al. 1989, BUCHWALD &

SCHMIDT 1990, STERNBERG & BUCHWALD 1999, 2000). In der vorliegenden Studie wurde am Beispiel eines Wiesenbachs und eines Grabens untersucht, wie und in welchem Umfang Kleinlibellen und zwei Libelluliden-Arten die an das Gewässer angrenzenden Grünflächen nutzen und wie sich der Strukturreichtum dieser Flächen auf die Artenzusammensetzung auswirkt. Ferner sollte gezeigt werden, dass ein so gewöhnliches Ereignis wie die sommerliche Mahd des Gewässer begleitenden Grünlands zu einer fast dramatischen Veränderung der Libellenzönose führen kann. Eine erste, vorläufige Darstellung findet sich bei STERNBERG (1994).

In der vorliegenden Studie wurden die Abundanzverhältnisse der Libellen an einem Bach und an einem Graben und in den jeweils angrenzenden Grünflächen vor und nach der Mahd bei guter Witterung untersucht. Dabei wurden die Abundanzen am Morgen sowie während des Tages aufgenommen und zusätzlich die Abundanzen und das Wanderverhalten im Umland beobachtet.

Untersuchungsgebiet

Die hier vorgestellten Untersuchungen wurden in den Jahren 1985-1988 an zwei Fließgewässern in der Oberrheinebene nördlich Freiburg i. Br., Baden-Württemberg, durchgeführt. Es handelte sich hierbei jeweils um ein etwa 50 m langes Teilstück eines Bachs (Mühlbach; 53°24'15"N, 34°10'25"E) westlich und eines Wiesengrabens ('Dierloch Ost'; 53°23'75"N, 34°12'10"E) östlich von Hochdorf (MTB 7912), nachfolgend als 'Bach' bzw. 'Graben' bezeichnet.

Der Bach

Der von Ost nach West fließende Bach war im Mittel etwa 3 m breit. Seine Vegetation bestand aus Wasserstern-Polstern (*Callitriche* sp.) mit unterschiedlichem Deckungsgrad, emerse Vegetation war im untersuchten Abschnitt nicht zu finden. An seinem Südufer, das zusammen mit der angrenzenden Hochstaudenflur die eigentliche Untersuchungsfläche darstellte, war ein schmaler, mit Süßgräsern und Hochstauden durchsetzter Schilfrohr-Streifen (*Phragmites australis*) ausgebildet, dem sich nach wenigen Metern eine hochstaudenreiche Mädesüß-Gesellschaft ('*Filipendula*-Wiese') mit eingestreuten Herden von *Juncus acutiflorus*, *Scirpus sylvaticus* und Großseggen (*Carex gracilis* und *C. acutiformis*) anschloss. Im Süden der Untersuchungsfläche drang von Westen her keilförmig ein dichter Bestand mit übermannshohem Schilfrohr vor. Westlich wurde die Untersuchungsfläche von einem kleinen Hybridpappelwald, im Osten durch eine Kohldistelwiese in unterschiedlichen Ausbildungen begrenzt (Abb. 1). Während auf letzterer die Mahd jährlich ein- bis zweimal erfolgte und zur Untersuchungszeit gemäht war, wurde, je nach Höhe des Grundwasserstandes, die eigentliche Untersuchungsfläche höchstens einmal im Jahr gemäht.

Am Nordufer erstreckte sich ein ca. 15 m breiter, von einem landwirtschaftlichen Weg durchzogener Grünstreifen, dessen Gras mehrmals im Jahr bis unmittelbar ans Ufer geschnitten wurde. Daran schloss sich, optisch durch einen 3-4 m hohen Gebüschstreifen (*Salix* sp.) getrennt, ausgedehnte Hochstaudenfluren (*Filipendula ulmaria*) und Schilfröhrichte an. Da auf dem Grünstreifen nur selten Libellen beobachtet wurden, wurde er zwar mehrmals täglich, aber in unregelmäßigen Abständen und weniger systematisch als der südliche Uferbereich kontrolliert.

Die eigentliche Untersuchung erfolgte am Südufer des Bachs und in der daran angrenzenden Hochstaudenflur. Hier wurden unter anderem folgende Libellenarten gefunden: *Calopteryx splendens*, *C. virgo*, *Platycnemis pennipes*, *Ischnura elegans*, *Enallagma cyathigerum*, *Coenagrion puella* und *Sympetrum striolatum*. Mit Ausnahme der letzten beiden Arten pflanzten sich die anderen im genannten Bachabschnitt nachweislich fort. Die Reproduktion von *C. puella* im Bach war eher unwahrscheinlich, konnte aber nicht ganz ausgeschlossen werden. Vermutlich stammten der größte Teil seiner Individuen, wie auch

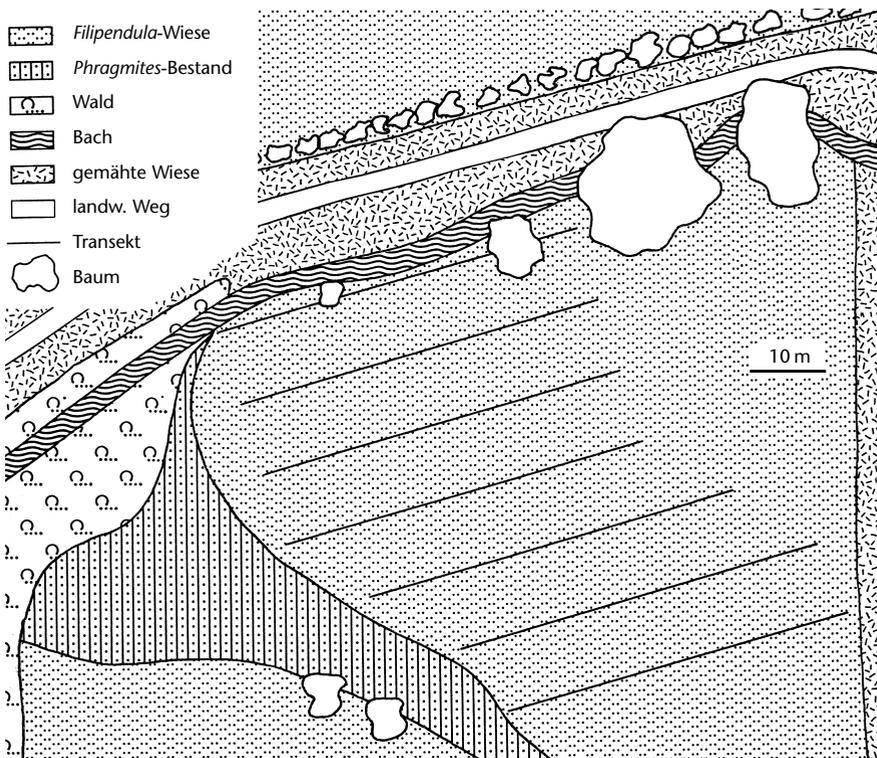


Abbildung 1: Der untersuchte Bachabschnitt — Figure 1: The studied section of the brook

S. striolatum, von einem etwa 250 m Luftlinie entfernten Teich, der durch den Hybridpappelwald von der Wiese getrennt war.

Die Untersuchungen am Bach wurden 1987 (Vorversuche) und 1988 jeweils im August durchgeführt, die hier vorgestellten Ergebnisse beziehen sich auf die Zeit vom 4. bis 14. August 1988. Am 7. August 1988 wurde fast die gesamte Wiese bis auf einen etwa 3 m breiten Uferstreifen gemäht. Wegen starker Bodenvernässung wurde der Übergangsbereich zwischen der *Filipendula*-Wiese und dem Schilfrohr-Bestand nur teilweise geschnitten. Der untersuchte Abschnitt lag recht isoliert: bachabwärts grenzte unmittelbar an das Untersuchungsgebiet ein Hybridpappelwald und weitere Gehölze an, die den Bach auf einer langen Strecke vollständig beschatteten. Bachaufwärts war das Gewässer auf mehrere Hundert Meter durch überhängende Ufervegetation derart zugewachsen, dass hier kaum eine Libelle flog. Innerhalb von mindestens 1 km Umkreis war kein anderes Fließgewässer zu finden, das die Libellenarten des Bachs in nennenswerter Abundanz beherbergte.

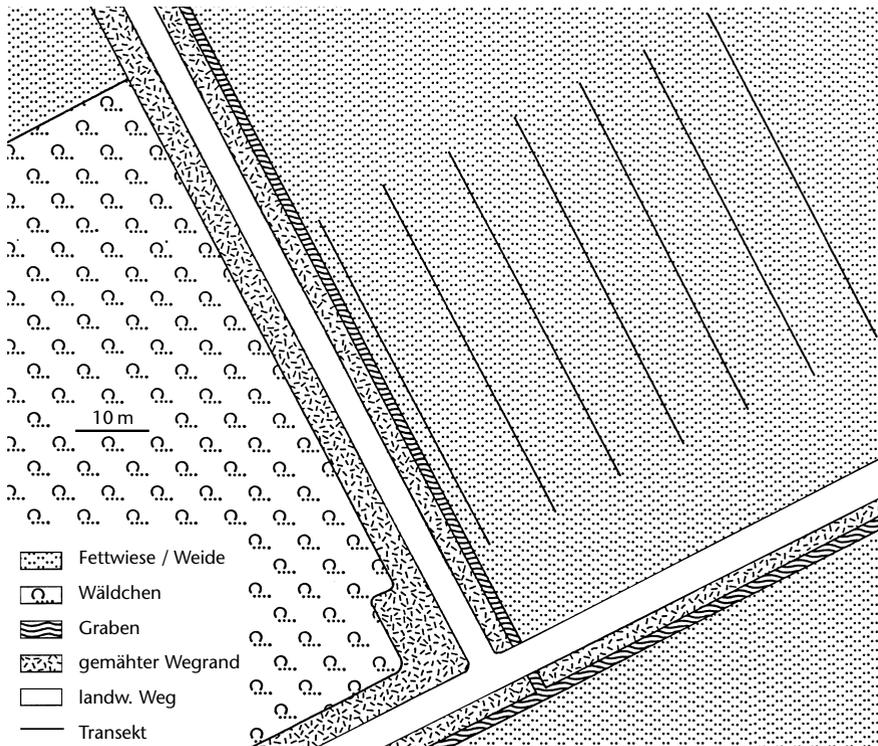


Abbildung 2: Der untersuchte Grabenabschnitt — Figure 1: The studied section of the ditch

Der Graben

Der in Nord-Süd-Richtung verlaufende Wiesengraben war im untersuchten Abschnitt im Mittel nur 0,5 m breit. Die Emersvegetation wurde im Wesentlichen von *Carex acutiformis* und *Phalaris arundinacea* bestimmt. Daneben fanden sich vereinzelt *Polygonum hydropiper* und *Lythrum salicaria*. In lenitischen Bereichen konnte sich in der ansonsten relativ starken Strömung an manchen Stellen *Lemna minor* halten, submers wuchs vereinzelt *Elodea canadensis*.

Der Graben wurde beidseitig von einem etwa 1 m breiten Brachestreifen mit wüchsigen Hochstauden (*P. hydropiper*, *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*), Süßgräsern (insbesondere *Arrhenatherum elatius*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata* und *P. arundinacea*) sowie Seggen (vor allem *C. acutiformis*) begleitet. Daneben fanden sich verstreut kleine Bestände von *Sparganium erectum* und Bulte von *Juncus effusus*. Die Ufervegetation war in diesem Grabenabschnitt sehr üppig entwickelt und überdeckte einen Großteil des Grabens, so dass nur noch an wenigen Stellen das Wasser sichtbar war.

An das Ostufer schloss sich unmittelbar an die Ufervegetation eine artenarme, monoton strukturierte Fettwiese an (Abb. 2), die im Juli gemäht und anschließend als Viehweide genutzt wurde. Das Westufer des Grabenabschnitts wurde in 2-3 m Abstand von einem geteerten Wirtschaftsweg begleitet, an den sich ein kleines Wäldchen anschloss. Nördlich des Wäldchens lagen ganzjährig genutzte Viehweiden, im Westen ein Sportplatzgelände. Die Wegränder entlang des Grabens wurden mehrmals im Jahr bis unmittelbar zum Grabenrand gemäht. Wegen der Strukturarmut und wegen der teilweisen Beschattung durch den Wald in der zweiten Tageshälfte wurde das Westufer von Kleinlibellen fast vollständig gemieden. *Orthetrum coerulescens*, die einzige Großlibelle, nutzte dagegen den von der Sonne erwärmten Weg zum Sonnen.

Als bodenständige Kleinlibellen wurden am Wiesengraben *Coenagrion mercuriale*, *I. elegans* und *P. pennipes* in nennenswerter Abundanz beobachtet, während die Abundanzen von *C. splendens* und *C. virgo* sehr gering und ihre Vorkommen auf die lichtereren Grabenbereiche beschränkt waren. *Enallagma cyathigerum*, *C. puella* und *Ischnura pumilio* wurden nur sporadisch angetroffen und dürften hier nicht autochthon gewesen sein. Sie werden hier nicht weiter berücksichtigt.

Die Untersuchungen wurden im Zeitraum vom 22. Juni bis 2. Juli 1986 durchgeführt, orientierende Vorversuche ein Jahr zuvor. Sie beschränkten sich auf das Ostufer und die daran anschließende Wiese. Diese wurde am 25. Juni bis unmittelbar an das Ufer gemäht. Danach blieben am Ufer und über dem Wasser inselartig verstreut nur einige wenige höhere Krautpflanzen und Gräser einzeln oder in kleinen Gruppen stehen, die beim Mähen nicht erfasst worden waren.

Der untersuchte Wiesengraben befand sich inmitten einer ca. 400 ha großen Grünlandfläche, die auf drei Seiten von ausgedehnten Wäldern umgeben war.

Dadurch lag der Graben recht isoliert zu anderen Gewässern vergleichbaren Charakters. Zwar existierten in 200 und 400 m Entfernung Luftlinie zwei weitere Gräben. Diese waren aber zur Zeit der Untersuchung stark zugewachsen bzw. fast ausgetrocknet. Nur an kleinen, eng begrenzten Abschnitten flog auch dort eine oder mehrere der am untersuchten Wiesengraben beobachteten Libellenarten, ihre Abundanz war insgesamt aber vernachlässigbar klein. Das nächste Fließgewässer mit ähnlicher Artausstattung und Bestandssgrößen wie am Wiesengraben, insbesondere auch bei *O. coerulescens*, war der 'Obere Hanfreezbach' in etwa 700 m Luftlinie Entfernung. Zur Zeit der Untersuchung fand mit großer Wahrscheinlichkeit kein nennenswerter Individuenaustausch zwischen diesen beiden Gewässern statt. Erst Mitte August wanderte *O. coerulescens* infolge stärkerer Beschattung durch die tiefer stehende Sonne in großer Anzahl vom Hanfreezbach in das Untersuchungsgebiet ein (BUCHWALD & SCHMIDT 1990).

Material und Methoden

Da sich nicht zwischen allen Libellenarten Unterschiede herausarbeiten ließen und es hier mehr um allgemeine Betrachtungen als um einen Vergleich der Arten untereinander gehen soll, wurden alle bodenständigen Kleinlibellenarten jedes Gewässers zusammengefasst.

Die Studie bezieht sich ausschließlich auf Beobachtungen und Fang von Imagines. Larven und Exuvien wurden nicht berücksichtigt. Alle Untersuchungen wurden, soweit nicht anders vermerkt, an beiden Gewässern etwa zur gleichen Tageszeit und bei vergleichbarer Witterung vor und nach der Mahd der Wiesen durchgeführt.

Die Ergebnisse erstreckten sich jeweils auf einen Untersuchungszeitraum drei Tage vor der Mahd bis zum siebten Tag nach der Mahd. Die Voruntersuchungen hatten gezeigt, dass sich spätestens nach diesem Zeitraum die Situation an den Gewässern wieder stabilisiert hatte und keine nennenswerten Veränderungen mehr zu erwarten waren. Stichproben nach der jeweiligen Untersuchungszeit bestätigten dies. Soweit nicht anders angegeben, werden bei detaillierten Betrachtungen beispielhaft jeweils die Ergebnisse am Tag vor der Mahd (Bach: 6. August 1988; Graben: 24. Juni 1986) mit denen vom 6. Tag nach der Mahd (Bach: 13. August 1988; Graben: 1. Juli 1986) verglichen.

Da das unmittelbar an das Wasser anschließende Ufer der Bereich größter Libellendichte und -aktivität war, wurde dieser Uferstreifen in zwei gewässerparallele Zonen eingeteilt: T0 schloss am Bach die Hälfte der Gewässerbreite, sowie am Wiesengraben wegen dessen geringen Breite das gesamte Gewässer und jeweils den unmittelbar an das Wasser angrenzenden Uferstreifen von 0,5 m Breite ein. T0 entsprach dem Fortpflanzungs- bzw. Rendezvous habitat. Landwärts folgte dann Zone T1, die sich in einer Entfernung von 0,5-5,5 m zur Wasserlinie erstreckte.

Um die Verteilung der Libellen in Abhängigkeit vom Abstand zum Gewässerufer zu dokumentieren, wurden jeweils 50 m lange Transekte parallel zum Gewässer abgesteckt und zum Einhalten der exakten Abstände jeweils mit einer Schnur markiert. Die gedachte Mittellinie von T1 in 3 m Abstand zum Ufer bildete zugleich das erste etwa uferparallele Transekt T1. Landwärts folgten die nächsten Transekte T2-T7 jeweils in 10 m Abstand zueinander (in 13, 23, ...63 m Entfernung vom Gewässer; vgl. Abb. 1 und 2). Die Transektabstände wurden so gewählt, dass die auf ihnen kontrollierte Fläche von 5 m Breite (jeweils 2,5 m rechts und links der Markierungsschnur; vgl. unten) der Breite der unkontrollierten Fläche dazwischen entsprach. Da sich die gesamte Untersuchungsfläche abwechselnd aus jeweils kontrollierten und unkontrollierten, 5 m breiten Streifen zusammensetzte und sich die Abundanz der Libellen mit der Entfernung zum Gewässer änderte, wurde, um die Abundanz der gesamten Untersuchungsfläche abschätzen zu können, vereinfachend folgendes angenommen: die Abundanz der jeweils kontrollierten, 5 m breiten Transektfläche sei dieselbe wie in der unkontrollierten 5 m-Zone, die sich landeinwärts an die kontrollierte Fläche anschloss. Im Folgenden wird die Fläche von Transekt 1 als T1, T1 zusammen mit dem vom Ufer aus gesehen dahinter liegenden 5 m-Streifen als T1+ bezeichnet. Entsprechendes gilt für Transekt 2, Transekt 3 usw. Die Anfangs- und Endabstände jedes Transekts vom Gewässerrand können Tabelle 1 entnommen werden.

In T0 wurden die Libellen bei langsamem Abschreiten der Untersuchungsstrecke am Bach vom Wasser aus bzw. am Wiesengraben vom Gegenufer aus gezählt und die Art und die Anzahl der Libellen, ihr Geschlecht und Reifungsstatus in zwei Kategorien (ausgefärbt oder unausgefärbt) fortlaufend mit einem Diktiergerät protokolliert. In T0 wurde auf den Keschereinsatz fast völlig verzichtet, um an der Ufervegetation schlüpfende Libellen und die große Zahl von Spinnennetzen nicht zu gefährden. Letztere wurden für

Tabelle 1. Die Abstände der einfachen Transekte (T1 - T7) und erweiterten Transekte (T1+ - T7+) vom Gewässerufer aus — Table 1. Distances of unextended transects (T1 - T7) and extended transects (T1+ - T7+) from the shoreline.

TRANSEKENTERNUNG VOM UFER [m]						
kontrollierte Transektfläche			kontrollierte Transektfläche + Zusatzfläche			
Transekt Nr.	Abstand		Transekt Nr.	Abstand		
	von	bis		von	-	bis
T1	0,5	- 5,5	T1+	0,5	-	10,5
T2	10,5	- 15,5	T2+	10,5	-	20,5
T3	20,5	- 25,5	T3+	20,5	-	30,5
T4	30,5	- 35,5	T4+	30,5	-	40,5
T5	40,5	- 45,5	T5+	40,5	-	50,5
T6	50,5	- 55,5	T6+	50,5	-	60,5
T7	60,5	- 65,5	T7+	60,5	-	70,5

weitere Untersuchungen benötigt. Probedurchgänge in den Voruntersuchungen sowie gelegentliche Gegenkontrollen während der Untersuchung durch eine zweite Person, die unmittelbar hinter der ersten die Transekte abschrift, zeigten, dass hierbei maximal etwa 5 % der Libellen übersehen wurden, der Fehler also vernachlässigbar klein war.

Zur Vereinfachung werden in der vorliegenden Untersuchung die Bestände aller festgestellten Libellenarten zusammengefasst. Die Libellen in T0 werden im Folgenden als 'Bachbestand' bzw. 'Grabenbestand' bezeichnet, die der Wiese ab einer Uferentfernung von 0,5 m (T1 bis T7 bzw. T1+ bis T7+) als 'Wiesenbestand'.

Die Transektstrecken wurden jeweils in Gewässernähe beginnend der Reihe nach zügig entlang der Markierungsschnüre durchschritten und – bei den Durchgängen tagsüber – die Vegetation bis zur maximalen Reichweite des Insektennetzes von etwa 2,5 m links und rechts abgekeschert und entsprechend der bereits geschilderten Methode protokolliert. Um Doppelzählungen zu vermeiden, wurden die gefangenen Libellen nach der Registrierung entgegengesetzt zur Laufrichtung oder in bach- bzw. grabenwärts gelegene, bereits kontrollierte Transekte frei gelassen. Flüchteten aufgescheuchte Libellen zur Seite in ein noch nicht kontrolliertes Transekt, wurden sie nur für das aktuelle Transekt gewertet, flogen sie in Laufrichtung und setzten sie sich in einiger Entfernung wieder hin, wurden sie nur einmal gezählt. Bei den Kontrollgängen am frühen Morgen wurden die ruhenden Libellen an Ort und Stelle registriert und nicht weiter gestört.

T0 und die Transektstrecken wurden je dreimal bei schönem Wetter ab 10:00 h MESZ in zwei- bis dreistündigen Abständen und, um die Schlafplätze der Libellen zu dokumentieren, vor und nach der Mahd je einmal an drei aufeinander folgenden Tagen (1.-3. Tag vor und 5.-7. Tag nach der Mahd) am frühen Morgen (ab 5:00 h MESZ) vor Aktivitätsbeginn der Libellen kontrolliert. In den Abbildungen und Tabellen sind jeweils die Abundanz-Mittelwerte (in den Tabellen gerundet) aus diesen drei Begehungen angegeben.

Zusätzlich zu den Transektdurchgängen wurde auch der Schilfrohr-Bestand am Bach kontrolliert. Wegen seiner Dichte konnte hier aber nicht gekeschert und die Libellendichte somit nur durch Sichtbeobachtung bestimmt werden. Auch die Wiesen in der weiteren Umgebung der Gewässer wurden stichprobenartig zu verschiedenen Tageszeiten nach Libellen abgesehen.

Zählung der Libellen im Umland

Ergänzend zu den Transektdurchgängen wurden so oft wie möglich umliegende Wald-, Wiesen- und Wegränder sowie Ackerraine und Gräben in einer Umgebung bis etwa 700 m Umkreis von dem jeweiligen Untersuchungs-gewässer nach Libellen abgesehen. Für die nähere Umgebung wurden hierzu die Pausen zwischen den Transektdurchgängen genutzt, eine zweite Person war hierfür meist zwischen 10:00 und 18:00 h unterwegs.

Da vor allem die Zygoptera jedoch meist nur kurze Strecken flogen und sich immer wieder für kürzere oder längere Zeit absetzten, um dann beim erneuten Auffliegen kurze Distanzen oftmals in die eine, dann wieder in die andere Richtung zurückzulegen, ist eine bestimmte Zugrichtung erst nach längerer Beobachtungsdauer feststellbar.

Daher wurden zur Dokumentation der Wanderrichtung Einzeltiere und bei Gruppen ein bestimmtes Individuum während insgesamt 20 aufeinander folgender Flüge beobachtet und dabei gezählt, wie oft diese Libelle in eine der beiden Richtungen entlang dieser Linienstrukturen flog. Als Flugereignis wurde nur gewertet, wenn Kleinlibellen dabei wenigstens etwa 5 m bzw. Großlibellen 20 m zurücklegten.

Dominierte eine der beiden Flugrichtungen im Verhältnis $\geq 15:5$ (dies entspricht $p \leq 0,05$; Binominaltest), wurde sie, zusammen mit dem Artnamen, Geschlecht, Reifestatus (adult, subadult), der relativen Lage zum Gewässer und der per Kompass ermittelten Wanderrichtung mit dem Diktiergerät protokolliert, andernfalls wurde der Flug als nicht gerichtet gewertet. Zahlreiche Beobachtungen an verschiedenen Libellenarten in den Jahren zuvor hatten gezeigt, dass mit dieser Methode die Zugrichtung umherziehender Libellen hinreichend genau festgestellt werden kann.

Bei Libellengruppen entsprach die Flugrichtung eines Individuums fast immer auch der Flugrichtung der ganzen Gruppe. Alle an diesen Leitlinien beobachteten Libellen wurden, zum Unterschied zu den Abundanzangaben an den Gewässern, tageweise getrennt nach Geschlecht und Reifestatus aufsummiert und als Abundanzsummen dargestellt.

Witterung

Die Daten zum Witterungsverlauf während der Untersuchungszeiten wurden vom Deutschen Wetterdienst, Wetteramt Freiburg, zur Verfügung gestellt. Die jeweils repräsentativen Daten wurden jeweils in der Nähe der Untersuchungsgebiete in folgenden Messstationen ermittelt: die Lufttemperatur in der Station Schallstadt-Mengen (ca. 10 km entfernt), die Sonnenscheindauer in der Station Freiburg-Wetteramt (ca. 6 km entfernt) und der Niederschlag in der Station Freiburg-Mooswald (ca. 3 km entfernt).

Der Witterungsverlauf während der Untersuchungen am Bach (Abb. 3a) verlief wechselhaft. Die mittleren täglichen Lufttemperaturen schwankten zwischen 16,6 und 24,6°C und betruhen im Durchschnitt 21,7°C. Als höchste Tagestemperatur vor Ort wurden am 14. August 1988 in 2 m Höhe 32,4°C gemessen. Die Sonnenscheindauer fiel mit durchschnittlich 10,6 h deutlich geringer aus als bei den Untersuchungen am Graben, was vor allem mit gewittrigen Störungen am 8., 11. und 12. August 1988 zusammenhing. Die Sonne schien aber trotz dieser Einflüsse jeden Tag ausreichend lange, so dass genügend Zeit blieb, das tägliche Untersuchungsprogramm vollständig durchzuführen. Obwohl es während der Beobachtungen am Bach etwas kühler war

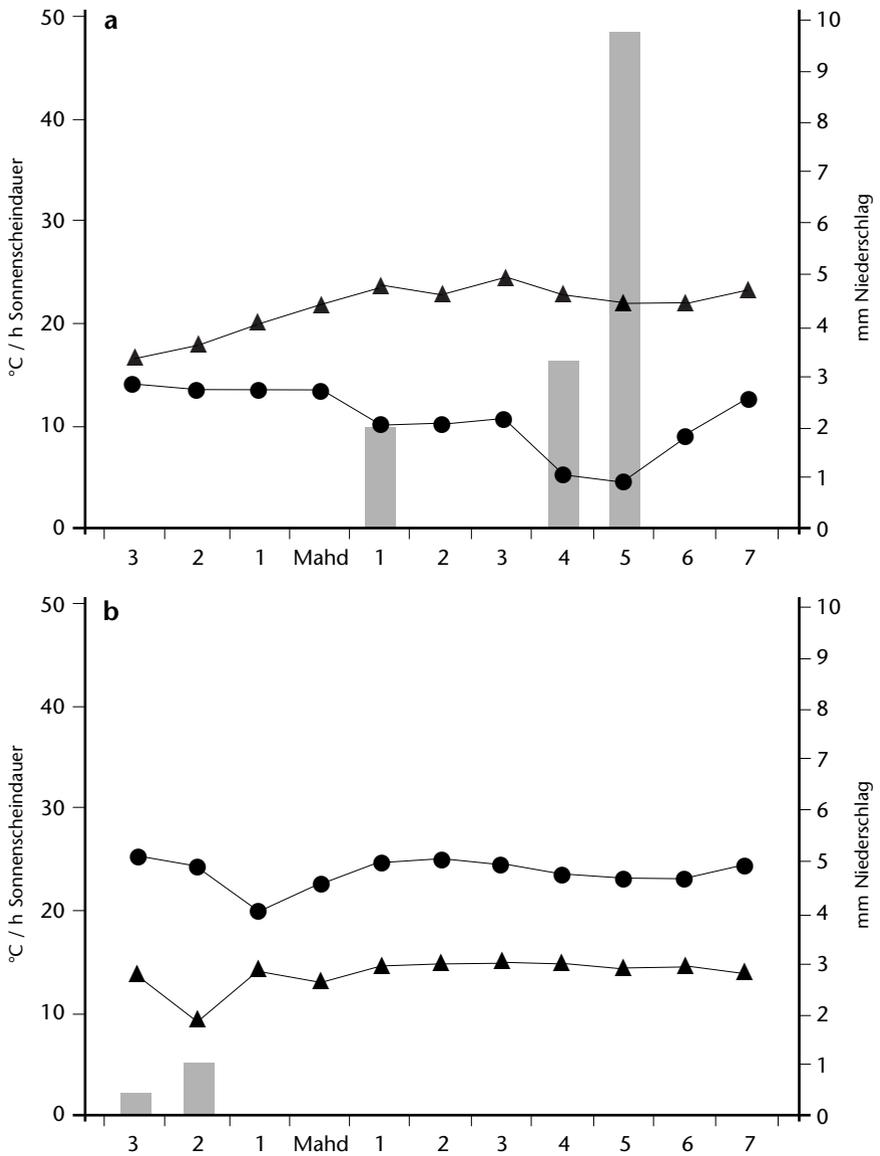


Abbildung 3: Witterungsverlauf im Untersuchungsgebiet. a = Bach, 04.-14.08.1988, b = Graben, 22.06.-02.07.1986; ▲ = mittlere Tagestemperatur [°C], ● = tägliche Sonnenscheindauer [h], ■ = Niederschlagsmenge [mm] — Figure 3: Weather conditions at the study place. a = brook, 4 - 14-VIII-1988, b = ditch, 22-VI - 2-VII-1986; ▲ = diurnal mean temperature [°C], ● = diurnal duration of sunshine [h], ■ = diurnal amount of rain [mm]. Source: Deutscher Wetterdienst, Wetteramt Freiburg.

als bei den Untersuchungen am Graben zwei Jahre zuvor, dürften sich die unterschiedlichen Temperaturen kaum auf die Ergebnisse der Studie ausgewirkt haben.

Während der Beobachtungen am Graben war die Witterung fast durchgängig sonnig und meist schwülwarm (Abb. 3b). Die mittleren täglichen Lufttemperaturen lagen zwischen 19,7 und 25,1°C, die Durchschnittstemperatur über die gesamte elftägige Untersuchungszeit betrug 23,5°C. Als Tagesspitzen wurden im Untersuchungsgebiet selbst in 2 m Höhe meist mehr als 30°C registriert (Spitzenwert: 32,5°C am 27. Juni 1988). Die Sonnenscheindauer betrug während der Beobachtungszeit nahezu 100 % (im Durchschnitt 13,9 h), nur am 23. Juni 1988 zogen am Nachmittag gegen 14:30 h Gewitterwolken auf. Der Niederschlag vom 22. Juni 1988 fiel erst nach Beenden der Untersuchung.

Ergebnisse

Abundanzverhältnisse am Tage

Bach vor der Mahd

Insgesamt wurden einen Tag vor der Mahd (6. August 1988) 1086 Individuen gezählt. Die Häufigkeit der einzelnen Arten in T0 und T1 ist Tabelle 2A zu entnehmen. In T0 wurden an diesem Tag insgesamt 120 Kleinlibellen gezählt (Abb. 4a, 7a), was einer Dichte von 120 Individuen/100 m² entsprach. Während der drei Tage vor der Mahd wurden in T0 durchschnittlich 98 Männchen, 16 Weibchen und 15 subadulte Libellen festgestellt. Somit betrug die mittlere Abundanz der Libellen in T0 vor der Mahd 129 Tiere und die Dichte 129 Individuen/100 m². Da sich aber schätzungsweise 90 % der Libellen am Bach in T0 unmittelbar im Uferbereich in einem nur etwa 0,5 m breiten Streifen aufhielten und der Uferbereich zudem durch einen Baum, Büsche und dicht stehende Hochstauden partiell beschattete Bereiche aufwies, die von den Libellen gemieden wurden, drängten sich die Libellen auf einer wesentlich kleineren Fläche zusammen, was real zu einer zwei- bis dreifach höheren Dichte führte. Das Verhältnis zwischen adulten Männchen und adulten Weibchen betrug während der ersten drei Beobachtungstage in T0 im Mittel etwa 8:1, das zwischen adulten und subadulten Libellen 6:1.

In der Wiese (T1+ bis T7+) befanden sich 966 Libellen, was 88,9 % des Gesamtbestandes entsprach. Davon hielten sich in T1+ 30,4 % (n = 330) und in T1+ und T2+ zusammen 47,2 % (n = 512) auf (Tab. 3, Abb. 4a). Die restlichen 52,8 % der Libellen (n = 454) waren auf den verbleibenden 71 % der Wiesenfläche verteilt. Die mittlere Dichte in T1+ betrug 66, in T1+ bis T2+ 51 Individuen/100 m²; die mittlere Gesamtdichte in der Wiese lag bei 28, die des Gesamtbestandes bei 30 Individuen/100 m² (Tab. 3).

Tabelle 2. Zusammensetzung der Libellenzönose in den Transekten T0 und T1 an Bach und Graben; A = mittlere Abundanz, B = prozentualer Anteil der einzelnen Arten, a = 1 Tag vor der Mahd, b = 1 Tag nach der Mahd, c = 6 Tage nach der Mahd — Table 2. The dragonfly community in transect T0 and T1 at brook and ditch. A = mean abundances, B = portion [%] of each species, a = within 1 day before, b = 1 day after, c = 6 days after cutting

A. ABUNDANZ DER ARTEN						
Art	T0 a	T0 b	T0 c	T1 a	T1 b	T1 c
Bach						
<i>Calopteryx splendens</i>	9	17	7	3	5	4
<i>Calopteryx virgo</i>	3	9	5	1	5	3
<i>Coenagrion puella</i>	1	10	7	2	24	15
<i>Enallagma cyathigerum</i>	7	46	12	26	60	21
<i>Ischnura elegans</i>	36	51	25	38	68	41
<i>Platycnemis pennipes</i>	64	118	55	95	165	97
Summe	120	251	111	165	327	181
Graben						
<i>Calopteryx splendens</i>	2	1	1	6	2	4
<i>Calopteryx virgo</i>	1	0	1	2	0	2
<i>Coenagrion mercuriale</i>	6	2	1	42	11	22
<i>Coenagrion puella</i>	4	4	0	1	0	1
<i>Enallagma cyathigerum</i>	1	1	1	0	1	1
<i>Ischnura elegans</i>	7	8	15	10	16	6
<i>Platycnemis pennipes</i>	12	2	3	54	12	19
<i>Orthetrum coerulescens</i>	9	17	8	23	14	9
Summe	42	35	30	138	56	64
B. PROZENTUALER ANTEIL DER ARTEN AM GESAMTBESTAND						
Art	T0 a	T0 b	T0 c	T1 a	T1 b	T1 c
Bach						
<i>Calopteryx splendens</i>	7,5	6,8	6,3	1,8	1,5	2,2
<i>Calopteryx virgo</i>	2,5	3,6	4,5	0,6	1,5	1,7
<i>Coenagrion puella</i>	0,8	4,0	6,3	1,2	7,3	8,3
<i>Enallagma cyathigerum</i>	5,8	18,3	10,8	15,8	18,3	11,6
<i>Ischnura elegans</i>	30,0	20,3	22,5	23,0	20,8	22,7
<i>Platycnemis pennipes</i>	53,4	47,0	49,6	57,6	50,6	53,5
Graben						
<i>Calopteryx splendens</i>	4,8	2,9	3,3	4,3	3,6	6,3
<i>Calopteryx virgo</i>	2,4	0,0	3,3	1,4	0,0	3,1
<i>Coenagrion mercuriale</i>	14,3	5,7	3,3	30,5	19,6	34,3
<i>Coenagrion puella</i>	9,5	11,4	0,0	0,7	0,0	1,6
<i>Enallagma cyathigerum</i>	2,4	2,9	3,3	0,0	1,8	1,6
<i>Ischnura elegans</i>	16,7	22,8	50,0	7,2	28,6	9,4
<i>Platycnemis pennipes</i>	28,5	5,7	10,0	39,2	21,4	29,6
<i>Orthetrum coerulescens</i>	21,4	48,6	26,8	16,7	25,0	14,1

In T1 konnten die meisten Paare (n = 13) beobachtet werden. Unverpaarte Weibchen waren dagegen überwiegend in der Wiese in etwa 10-40 m Entfernung (T2-T4) zum Gewässer anzutreffen. Subadulte Tiere hielten sich, wie individuelle Beobachtungen einzelner Libellen zeigten, nach dem Schlüpfen offensichtlich nur für kurze Zeit in Gewässernähe auf und strebten schon bald vom Gewässer weg zu den umliegenden Wiesen. Im Schilfrohr-Bestand im SW der Untersuchungsfläche waren nur sechs Kleinlibellen zu finden. Ihr Aufenthalt beschränkte sich auf die noch etwas lichtereren Randbereiche des Röhrichts.

Coenagrion puella wurde mit nur insgesamt drei Individuen in T0 und T1 angetroffen. Zusammen mit *Sympetrum striolatum* wurde es aber regelmäßig in der Wiese auf allen Transekten >10,5 m vom Gewässerufer (>T1) entfernt gefunden. Die mittlere Abundanz von *C. puella* betrug für alle Transektstrecken 15 (insgesamt n = 104) Individuen, bei den ausschließlich subadulten *S. striolatum* 17 (insgesamt n = 121) Individuen, wobei 54 % der *S. striolatum* den für nur wenige Stunden alte Libellen typischen Flügelglanz aufwiesen.

Tabelle 3: Abundanz (n), relative Anteile der Individuen am Gesamtbestand und mittlere Individuendichten auf der Gesamtuntersuchungsfläche, in verschiedenen Transekten jeweils einen Tag vor und nach der Mahd bei guter Witterung — Table 3: Abundances (n), portions of specimen (in % of total number) and mean adult density in the entire study area and in different transects one day before and after cutting, respectively.

TRANSEKT	n	%	IND./100 m ²	n	%	IND./100 m ²
	1 Tag vor der Mahd			1 Tag nach der Mahd		
Zygoptera Bach						
Gesamt	1086	100,0	30	1093	100,0	30
T1+ - T7+	966	88,9	28	842	77,0	24
T1+ - T2+	512	47,2	51	698	63,9	70
T1+	330	30,4	66	654	59,9	131
T0	120	11,1	120	251	23,0	251
Zygoptera Graben						
Gesamt	355	100,0	10	112	100,0	3
T1+ - T7+	322	90,7	11	94	83,9	3
T1+ - T2+	310	87,3	31	90	80,4	9
T1+	230	64,8	46	84	75,0	17
T0	33	9,3	66	18	16,1	36
Orthetrum coerulescens Graben						
Gesamt	147	100,0	4	151	100,0	4
T1+ - T7+	138	93,9	4	134	88,7	3
T1+ - T2+	78	53,1	8	52	34,4	5
T1+	46	31,3	9	28	18,5	6
T0	9	6,1	18	17	11,3	34

Anders verhielt es sich auf der kurz geschorenen Wiese entlang des Nordufers. Sie war nahezu libellenfrei. Immer wieder wurden jedoch einzelne Kleinlibellen beobachtet, die dicht über dem Boden vom Bach aus nordwärts flogen, aber nach wenigen Metern wieder umdrehten. Keine einzige der 46 beobachteten Libellen erreichte das nur 15 bis 20 m vom Ufer entfernte Weidengebüsch im Norden.

Bach nach der Mahd

Am ersten Tag nach der Mahd (8. August 1988) zählten wir am Bach und in der Wiese insgesamt 1098 Individuen, was fast genau der Bestandsstärke unmittelbar vor der Mahd entsprach. In T0 war die Abundanz der adulten Männchen, jeweils einschließlich der Männchen aus den Paaren, um über 115 %, die der adulten Weibchen einschließlich der Paare über 400 % und die der subadulten, zumeist frisch geschlüpften Libellen um 119 % angestiegen. Die Zahl der Libellenpaare nahm jedoch um mehr als 30 % ab (Abb. 4b). In T0 wurde das Abundanzmaximum der Männchen am zweiten, das der Weibchen und subadulten Libellen erst am dritten Tag nach der Mahd erreicht (Abb. 7a). Mit 166 adulten Männchen, 49 adulten Weibchen und 36 subadulten Libellen unterschieden sich die Abundanzmaxima deutlich. Am ersten Tag nach der Mahd stieg die Dichte in T0 auf 251 und in T1+ auf 131 Individuen/100 m² an (Tab. 3). Durch die partielle Uferbesattung und eine mit steigender Libellendichte zunehmende Ungleichverteilung – wobei sich die Libellen an bestimmten, eng begrenzten Stellen für kurze Zeit in hoher Dichte konzentrierten, während benachbarte Bereiche völlig oder nahezu frei von Libellen waren – konnte die Dichte jedoch auf das vier- bis fünffache, kurzfristig sogar noch höher ansteigen. Einmal wurden außerhalb einer regulären Transektbegehung auf einer nur etwa 1 m² großen Fläche in T0 mit einem Kescherschlag 31 Kleinlibellen gefangen.

Bis zum Ende der Untersuchungszeit nahm die Abundanz in T0 insgesamt wieder ab und pendelte sich bei den adulten Männchen und subadulten Libellen auf ein etwas höheres, bei den Weibchen auf ein ähnliches Niveau wie vor der Mahd ein (Abb. 7a). Das Verhältnis zwischen den Geschlechtern sowie zwischen adulten und subadulten Libellen veränderte sich: So verschob sich das Verhältnis von Männchen zu Weibchen in T0 von 8:1 auf 4:1, das Verhältnis von adulten zu subadulten Libellen von 6:1 auf 4:1. In T1 stieg die Abundanz am ersten Tag nach der Mahd insgesamt um mehr als das Doppelte auf 327 (T1+: 654) Tiere (Tab. 2 und 3, Abb. 4b). Dies waren über 77 % aller Individuen auf der Wiese (n = 842). Davon hielten sich 60 % in einer Entfernung bis etwa 10 m zum Gewässer auf. Dies führte zu einer Verdopplung der mittleren Individuendichte von 66 auf 131 Individuen/100 m² (Tab. 3).

Auf der Wiese wurden nur noch vereinzelt Libellen der am Bach bodenständigen Arten beobachtet. Im nur teilweise gemähten Bereich vor dem Rohrglanzgras-Bestand T7 fiel die Abundanz mit 41 Tieren etwas höher aus als vor der Mahd (Abb. 4b), im Röhricht selbst wurden 20 Libellen gezählt. Mit

zunehmender Beschattung durch den Pappelwald im Verlauf des frühen Nachmittags bis zum Abend verschwanden jedoch alle Tiere aus dem Bereich des Röhrichts. Nach Stabilisierung der Verhältnisse, etwa ab dem 5. Tag nach der Mahd, war die Individuenzahl auf etwa 500 gesunken, der ursprüngliche Bestand hatte sich also halbiert.

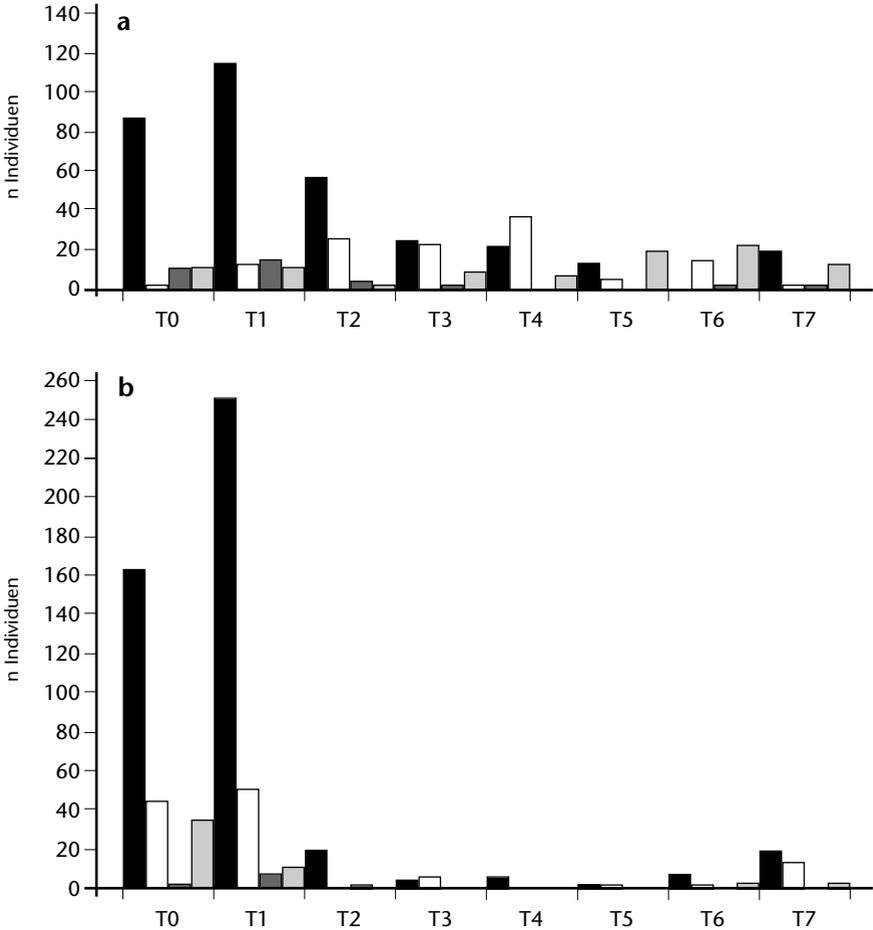


Abbildung 4: Tagesabundanz der Kleinlibellen am Bach; a = einen Tag vor der Mahd, b = einen Tag nach der Mahd; ■ = adulte ♂♂, □ = adulte ♀♀, ■ = Paare, ■ = subadulte Libellen — Figure 4: Diurnal abundance of Zygoptera at the brook. a = one day before cutting, b = one day after cutting; ■ = adult ♂♂, □ = adult ♀♀, ■ = pairs, ■ = sub-adult imagines

Tabelle 4. Täglich erfasste Libellen in der Umgebung des Bachs mit Flugrichtung vom Reproduktionsgewässer weg oder zu ihm hin — Table 4: Daily numbers of Odonata in the surroundings of the brook with flight direction from and to the reproduction site

	ZEITABSCHNITT		FLUGRICHTUNG		
	Tage vor/nach der Mahd		zum Bach hin	vom Bach weg	unspezifisch
Phase 1	3		6	8	8
	2		5	9	13
	1		11	3	11
		Mahd	7	12	9
Phase 2	1		5	22	7
	2		12	51	18
	3		9	64	5
	4		16	38	10
Phase 3	5		18	21	6
	6		15	23	17
	7		21	26	5

Auf der Wiese wurden schon ab dem ersten Tag nach der Mahd insgesamt nur noch zwei juvenile, jedoch täglich bis zu 20 adulte *S. striolatum* gefangen. *Coenagrion puella* war bis auf ein Männchen von der Wiese völlig verschwunden, einzelne Individuen konnten aber am Mahdrand im Bereich des wiesenseitigen Uferstreifenrandes, in der etwa 60 m vom Bach entfernten Schilffläche selbst sowie an deren Rand beobachtet werden. Innerhalb der Libellenzönose waren insgesamt keine nennenswerten Veränderungen der Dominanzverhältnisse bei den einzelnen Arten festzustellen. Lediglich *C. puella* wurde in T0 etwas häufiger und verbesserte ihren Rang von Platz sechs auf vier. In T1 waren die Unterschiede noch geringer (Tab. 2B)

Graben vor der Mahd

Am Wiesengraben lagen die Verhältnisse bei den Kleinlibellen deutlich anders, der Gesamtbestand war mit 355 Tieren um zwei Drittel kleiner als am Bach. Die Kleinlibellen-Abundanz in T0 betrug im Mittel nur 33 Tiere (zu den Arten vgl. Tab. 2), was einer Dichte von 66 Kleinlibellen und insgesamt, zusammen mit *O. coerulescens*, 84 Individuen/100 m² entsprach. Mit 310 Individuen hielten sich über 96 % aller Kleinlibellen auf der Wiese und 87 % des Gesamtbestandes in T1+ und T2+ auf. In T1+ allein waren es noch über 71 % des Wiesenteil- und fast 65 % des Gesamtbestandes (Tab. 3, Abb. 5a). Dies entsprach einer Dichte von 46 (T1+) bzw. 31 (T1+ bis T2+) Individuen/100 m². Die Dichte der Kleinlibellen über die gesamte Untersuchungsfläche (T0 bis T7+) betrug nur zehn Individuen/100 m².

Der *O. coerulescens*-Bestand umfasste insgesamt 147 Individuen. Neun davon hielten sich in T0 und 46 in T1+ auf, was einer Dichte von 18 (T0) bzw. neun (T1+) Individuen/100 m² entsprach (Tab. 3). Von den neun *O. coerulescens* Individuen in T0 waren fünf Männchen. Diese verteilten sich mehr oder weniger gleichmäßig über die 50 m des untersuchten Grabenabschnitts. Die mittlere Dichte der Männchen betrug demnach etwa ein Männchen/10 m Graben oder zwei Männchen/100 m². Die mittlere Länge des von einem Männchen verteidigten Territoriums betrug etwa 8 m. Alle vier in T0 beobachteten Weibchen waren mit der Eiablage beschäftigt. Sie bevorzugten dafür sehr stark verwachsene Grabenabschnitte, die kaum einzusehen waren und daher optimalen Sichtschutz vor den Männchen boten. Kopulationsräder oder Paare wurden in T0 nicht gesehen (Abb. 6a).

Auf der Wiese befanden sich 138 Individuen von *O. coerulescens*, nahezu 94 % des Gesamtbestandes. Mehr als 62 % (n = 92) davon hielten sich in einer Entfernung $\geq 10,5$ m ($\geq T2$) vom Graben auf, darunter waren acht einzelne Weibchen (51 % aller Weibchen) sowie alle subadulten Tiere (Abb. 6a). Von allen Paarungen fanden hier 80 % statt. Die adulten Einzeltiere und Paare hielten sich fast ausnahmslos auf Wühlmaushaufen oder sonstigen vegetationsfreien oder -armen Stellen am Boden auf, die frisch geschlüpften Subadulti saßen in der Vegetation an Gräsern. Das Geschlechterverhältnis in T0 betrug nahezu 1:1.

Graben nach der Mahd

Der Kleinlibellenbestand am Graben, bei dem fast vollständig bis unmittelbar an die Wasserlinie gemäht worden war, war schon am ersten Tag nach der Mahd um 68 % auf insgesamt 112 Individuen geschrumpft. Bis zum Ende der Untersuchungszeit sank der Bestand um weitere 10 %. Die Abundanz der Kleinlibellen nahm unmittelbar nach der Mahd in T0 um 45 % und in T1 um 63 % ab (Tab. 3, Abb. 5b). Anders als am Bach verteilten sich die Libellen entlang des Grabens sehr ungleich: Sie konzentrierten sich im Bereich ufernaher Pflanzengruppen, die beim Mähen nicht erfasst worden waren, und des schmalen ungemähten Abschnitts (vgl. oben). Letzterer wurde besonders von *P. pennipes* bevorzugt. In einer Entfernung von $>10,5$ m zum Gewässer wurden auf der Wiese insgesamt nur fünf Kleinlibellen angetroffen (Abb. 5b). Die mittlere Kleinlibellendichte lag in T1+ bis T2+ nur noch bei neun, in T1+ allein nur noch bei 17 Individuen/100 m². Die Gesamtdichte über die Untersuchungsfläche betrug nur noch drei Individuen/100 m² (Tab. 3).

Orthetrum coerulescens war, absolut gesehen, mit insgesamt 151 Individuen etwa gleich häufig wie zuvor. Im Gegensatz zur Situation vor der Mahd frequentierten die territorialen Männchen T0 mit 13 gegenüber fünf und T1 mit 28 gegenüber 17 Individuen deutlich häufiger (Abb. 6). Durch die höhere Abundanz in T0 des Grabens sank hier der durchschnittliche Revierabstand der Männchen auf unter 4 m. Da sich die *O. coerulescens*-Männchen nahezu

gleichmäßig entlang des gesamten Grabenabschnitts verteilt hatten, entsprach dies auch etwa der mittleren Revierlänge. Die Dichte von *O. coerulescens* in T0 betrug 34, in T1+ sechs und in T1+ bis T2+ fünf Individuen/100 m² (Tab. 3). In T0 wurden zwei Kopulationsräder beobachtet, Eier legende Weibchen fehlten. Das Geschlechterverhältnis zwischen Männchen und Weibchen betrug in T0 demnach ohne die beiden Paare 13:0. Etwa 70 % (n = 106) aller

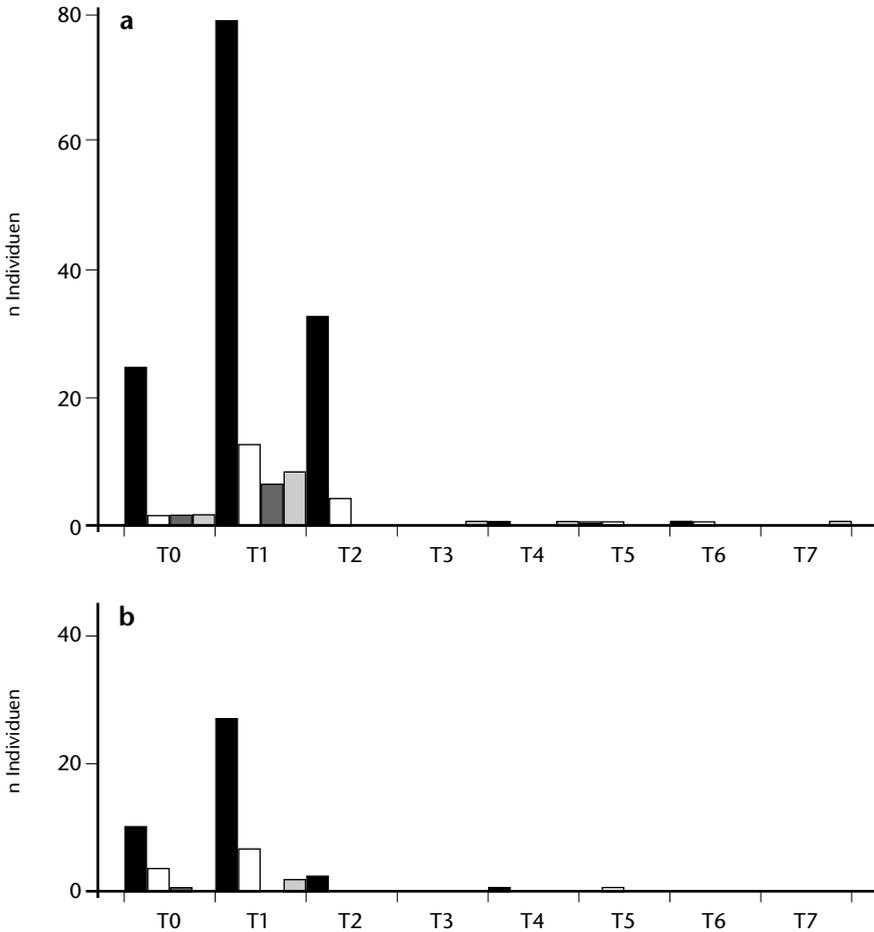


Abbildung 5: Abundanz der Kleinlibellen am Graben; a = einen Tag vor der Mahd, b = einen Tag nach der Mahd; ■ = adulte ♂♂, □ = adulte ♀♀, ■ = Paare, ■ = subadulte Libellen — Figure 4: Diurnal abundance of Zygoptera at the brook. a = one day before cutting, b = one day after cutting; ■ = adult ♂♂, □ = adult ♀♀, ■ = pairs, ■ = sub-adult imagines

Individuen von *O. coerulescens* hielten sich in der Wiese jenseits der 10,5 m-Grenze (T2+ bis T7+) auf (Abb. 6b). Das waren 8 % mehr als vor der Mahd. Die Verteilung aller Kategorien über die Wiesenfläche unterschied sich nur unwesentlich zu vorher.

In der gesamten Kontrollwoche nach der Mahd wurde kein einziges subadultes *O. coerulescens* in einer Entfernung >20,5 m vom Grabenufer gefunden. Adulte Männchen und Weibchen waren dagegen in diesem Bereich sogar etwas häufiger anzutreffen. Die Zahl der Paarungen war etwa gleich.

Am Ende der Untersuchungszeit hatte sich die Zahl der Kleinlibellen in T0 von 33 vor der Mahd auf 22 und in T1 von 115 auf 55 verringert (Tab. 2A). Insbesondere die Individuenzahl von *C. mercuriale* und *P. pennipes* hatte in T0 und T1 deutlich abgenommen, während sich die Abundanz von *I. elegans* in T0 sogar verdoppelte. Dadurch verschoben sich auch die Dominanzverhältnisse innerhalb der Libellengemeinschaft (Tab. 2B). Von den vor der Mahd fünf häufigsten Arten in T0 war *C. puella* nach der Mahd verschwunden, *P. pennipes* wurde von der häufigsten zur dritthäufigsten Art und *E. cyathigerum* und *I. elegans* verbesserten ihren Rang von 3 auf 1 bzw. von 7 auf 4. *C. mercuriale* und *O. coerulescens* behielten ihren Dominanzstatus (Tab. 2B).

Abundanzverhältnisse und Wanderverhalten im Umland

Die wandernden Tiere abseits der beiden Fließgewässer flogen entlang von Wald-, Wiesen- und Wegrändern, Ackerrainen und Gräben, im Folgenden allgemein als Leitstrukturen bezeichnet, jeweils auf der besonnten oder windgeschützten Seite. Kleinlibellen legten selten längere Strecken im non-stop-Flug zurück, sondern setzten sich alle paar Meter ab, sonnten sich oder jagten, um dann erst nach einigen, maximal bis etwa 15 Minuten ihren Flug fortzusetzen. Individuen von *O. coerulescens* konnten in Einzelfällen auch größere Strecken von 50 bis 100 m in einem Stück zurücklegen, sonst entsprach ihr Verhalten dem der Kleinlibellen.

Bezüglich der Häufigkeiten der Flugrichtungen an den mehr oder weniger radiär zum Bach verlaufenden Leitstrukturen ließen sich während der elftägigen Beobachtungszeit drei Phasen unterscheiden: Phase 1 erstreckte sich über die drei Tage vor der Mahd und den Mahdtag selbst (erster bis vierter Beobachtungstag), Phase 2 vom ersten bis einschließlich vierten Tag und Phase 3 vom fünften bis siebten Tag nach der Mahd (Tab. 4, Abb. 7b).

Bach vor der Mahd

Die Anzahl der insgesamt an den Leitstrukturen beobachteten Libellen aller Kategorien war mit 102 Individuen in Phase 1 relativ klein und entsprach 9,4 % des Gesamtbestandes (n = 1086). Im Mittel wurden in diesem Zeitraum täglich vier adulte Männchen, neun adulte Weibchen und zwölf subadulte Individuen

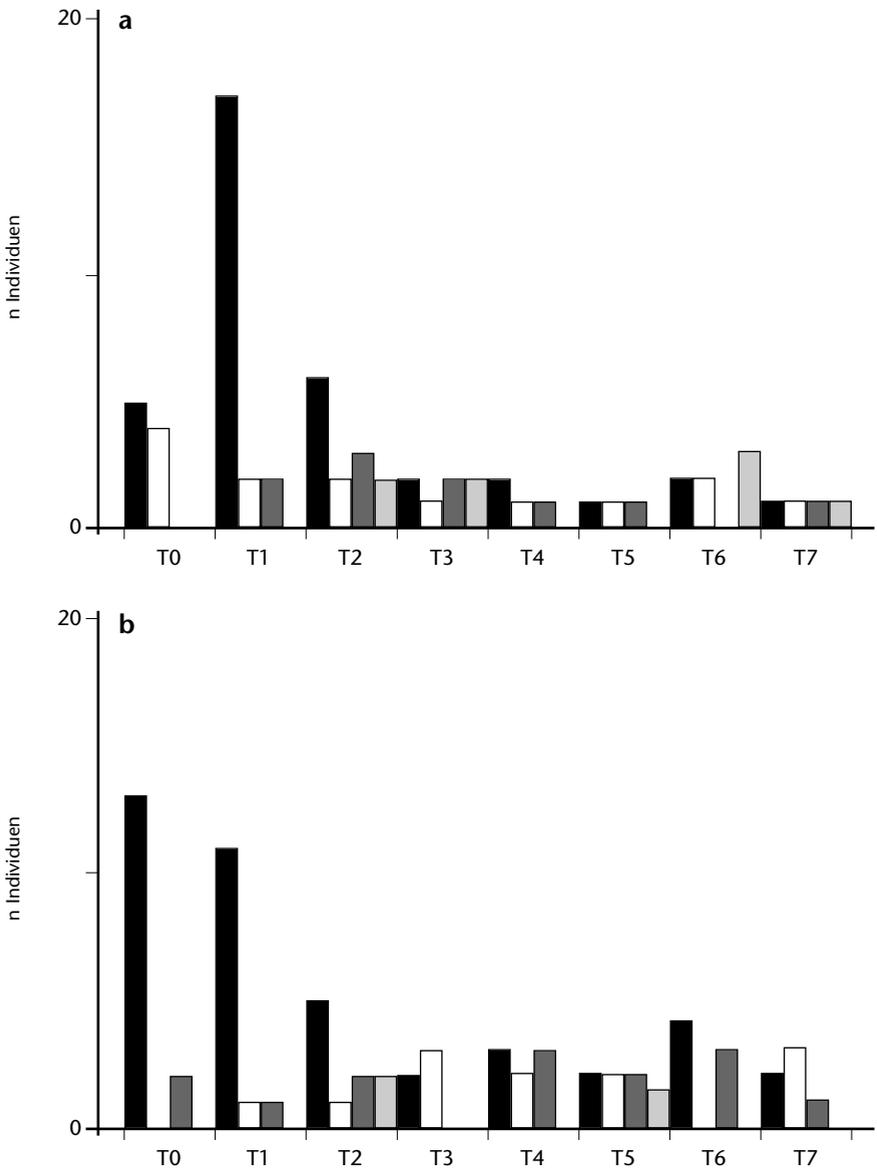


Abbildung 6: Abundanz von *Orthetrum coerulescens* am Graben. a = einen Tag vor der Mahd, b = einen Tag nach der Mahd; ■ = adulte ♂♂, □ = adulte ♀♀, ▒ = Paare, ▒ = subadulte Libellen — Figure 6: Abundance of *Orthetrum coerulescens* at the ditch. a = one day before cutting, b = one day after cutting; ■ = adult ♂♂, □ = adult ♀♀, ▒ = pairs, ▒ = sub-adult imagines

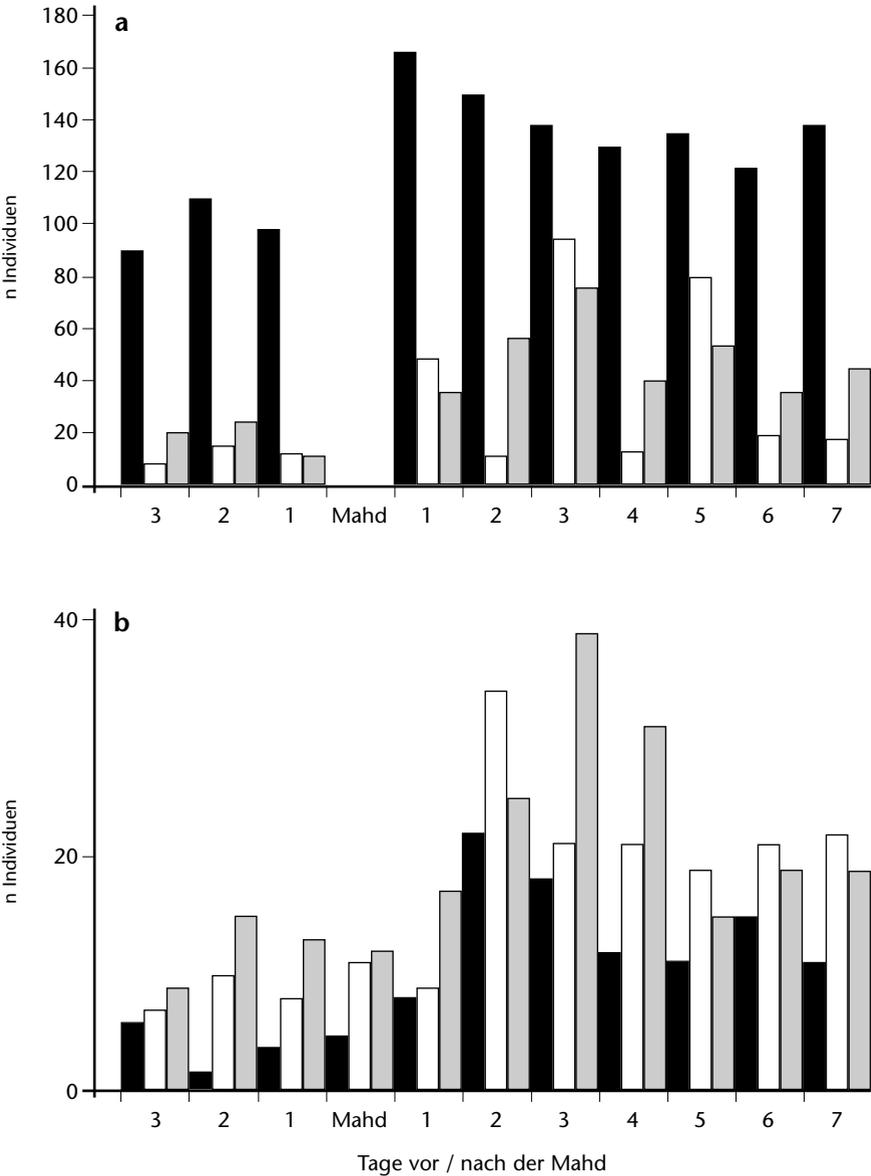


Abbildung 7: Abundanzveränderung am Bach während der Untersuchungszeit. a = unmittelbar am Wasser (T0), b = im Umland; ■ = adulte $\sigma\sigma$, □ = adulte $\varphi\varphi$, ■ = subadulte Libellen — Figure 7: change of abundance during the study at the brook. a = at the water (T0), b = in the surrounding area; ■ = adult $\sigma\sigma$, □ = adult $\varphi\varphi$, ■ = subadult imagines

beobachtet (Abb. 7b). In dieser Phase betrug das Verhältnis von Männchen zu Weibchen durchschnittlich 1:2 sowie das von adulten zu subadulten Libellen 1:1. An den mehr oder weniger radiär zum Bach verlaufenden Leitstrukturen hielten sich die Flüge zum Bach hin und davon weg in etwa die Waage (im Durchschnitt ca. sieben bzw. acht Individuen pro Tag). Libellen mit ungerichtetem Flug waren etwas häufiger, im Mittel ca. zehn Individuen/Tag (Tab. 4, Abb. 8). In Phase 1 betrug die Abundanz im Umland im Durchschnitt etwa 20 % der Libellen-Abundanz in T0. Das Verhältnis Männchen zu Weibchen betrug in Phase 1 etwa 1:2, das zwischen adulten und subadulten etwa 1:1.

Bach nach der Mahd

Etwa einen Tag später als am Bach selbst (Abb. 7a) stieg auch die Abundanz der Libellen in der weiteren Umgebung und erreichte bei adulten Libellen am zweiten bzw. bei juvenilen Libellen am dritten Tag nach der Mahd ihr Maximum (Abb. 7b). Im Durchschnitt wurden in Phase 2 täglich etwa 15 Männchen, 21 Weibchen und 28 subadulte Libellen gezählt. In Phase 3 waren es etwa zwölf Männchen, 21 Weibchen und 18 juvenile Tiere.

Die höhere Beobachtungsfrequenz nach der Mahd ließ einige Details zum Wanderverhalten der Libellen erkennen. Großlibellen flogen einzeln oder in kleinen Trupps von maximal sechs Individuen. Kleinlibellen flogen in der Regel einzeln. Bei den selten beobachteten Kleinlibellen-Gruppen handelte es sich vermutlich mehr um zufällige Ansammlungen, zu der neue Individuen hinzukommen und andere sich entfernen konnten. Meistens lösten sich diese kleinen Gruppen nach kurzer Zeit wieder auf.

Bei einer aus fünf Individuen bestehenden Gruppe juveniler *O. coerulescens*, die in etwa 200 m Luftlinie vom Bach entfernt beobachtet wurde, war dagegen ein deutlicher Gruppenzusammenhalt zu bemerken, da bei einer Wandergeschwindigkeit von etwa 200 m/h und über zwei Stunden Beobachtungszeit sich alle Tiere fast nie mehr als 7 m voneinander entfernten. Hatte doch einmal ein Tier den Anschluss verpasst, flog es auch längere Strecken in der ursprünglichen Flugrichtung so weit, bis es wieder auf die anderen Gruppenmitglieder traf, die gezielt angefliegen werden konnten, weil fast ständig eines zum Jagen oder zum Weiterziehen in der Luft war. Ein dominierendes Leittier, das die Flugroute bestimmte, konnte nicht ausgemacht werden.

Die wandernden Libellen hatten es fast nie 'eilig'. Nur bei kontinuierlicher Beobachtung über einige Zeit konnte man das Einhalten einer bestimmten Flugrichtung feststellen. Bei den Coenagrioniden betrug die Wandergeschwindigkeit etwa 150-200 m/h, maximal etwa 300 m/h, bei *O. coerulescens* bis etwa 500 m/h.

In Phase 2 und 3 dominierten die Flugrichtungen, die vom Bach wegführten, in Phase 2 war der Unterschied in der Häufigkeit beider Richtungen ausgeprägter. In Phase 2 war die Abundanz an den Leitstrukturen mit zusammen 257 Tieren deutlich größer als in Phase 1 (n = 102) und 3 (n = 152). Insgesamt

wurden 511 Libellen im Umland beobachtet. Die Abundanzen im Umland betragen in Phase 2 durchschnittlich etwa 27 % und in Phase 3 etwa 24 % der Libellen-Abundanz jeder Phase in T0.

Das Verhältnis Männchen zu Weibchen betrug in Phase 3 wie in Phase 1 etwa 1:2 und in Phase 2 etwa 2:3, das der adulten zu den subadulten Libellen in Phase 2 etwa 6:5 und in Phase 3 etwa 2:1, wohingegen es in Phase 1 ausgeglichen war.

Graben vor der Mahd

In der Umgebung des Wiesengrabens wurden insgesamt nur 37 wandernde Kleinlibellen beobachtet. Der Anteil am Gesamtbestand (n = 355) im Untersuchungsgebiet war aber mit 10,4 % etwa gleich hoch wie am Bach. Die durchschnittliche Tagesabundanz in Phase 1 betrug etwa neun Libellen/Tag, wobei die Männchen mit nur ein bis zwei Individuen/Tag relativ selten, die Weibchen und Subadulten mit drei bzw. vier Individuen/Tag vergleichsweise häufiger beobachtet wurden. Das Geschlechterverhältnis Männchen zu Weibchen betrug 1:1,7, das Verhältnis von adulten zu subadulten Libellen war ausgeglichen. *Orthetrum coerulescens* war regelmäßig täglich mit drei bis vier, maximal fünf Individuen im Umland anzutreffen. Zusammen wurden elf Individuen registriert, fünf davon waren Männchen.

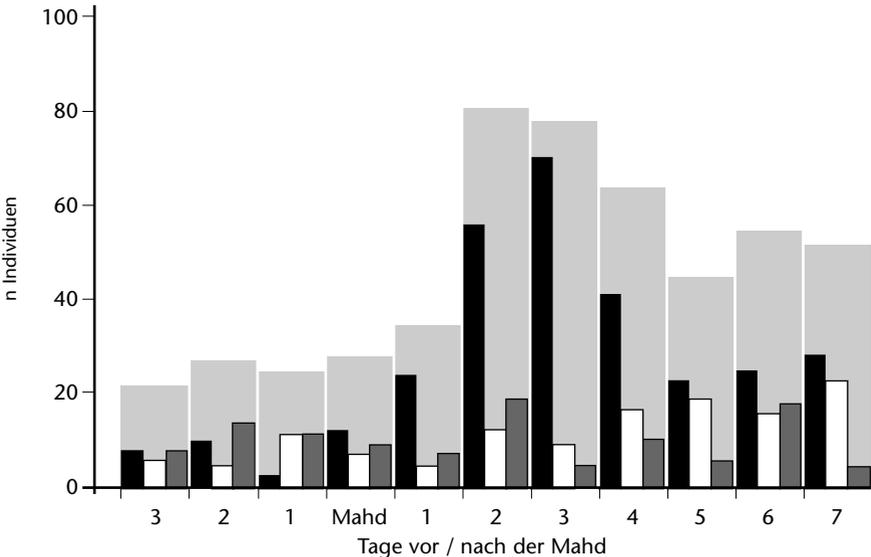


Abbildung 8: Häufigkeit der Flugrichtungen von Libellen im Umland vom Bach. ■ = vom Bach weg, □ = zum Bach hin, ■ = unspezifisch, ■ = Tagessumme — Figure 8: Frequency of flight directions of Odonata in the surrounding area of the brook. ■ = away from the brook, □ = to the brook, ■ = unspecific, ■ = sum of individuals that day

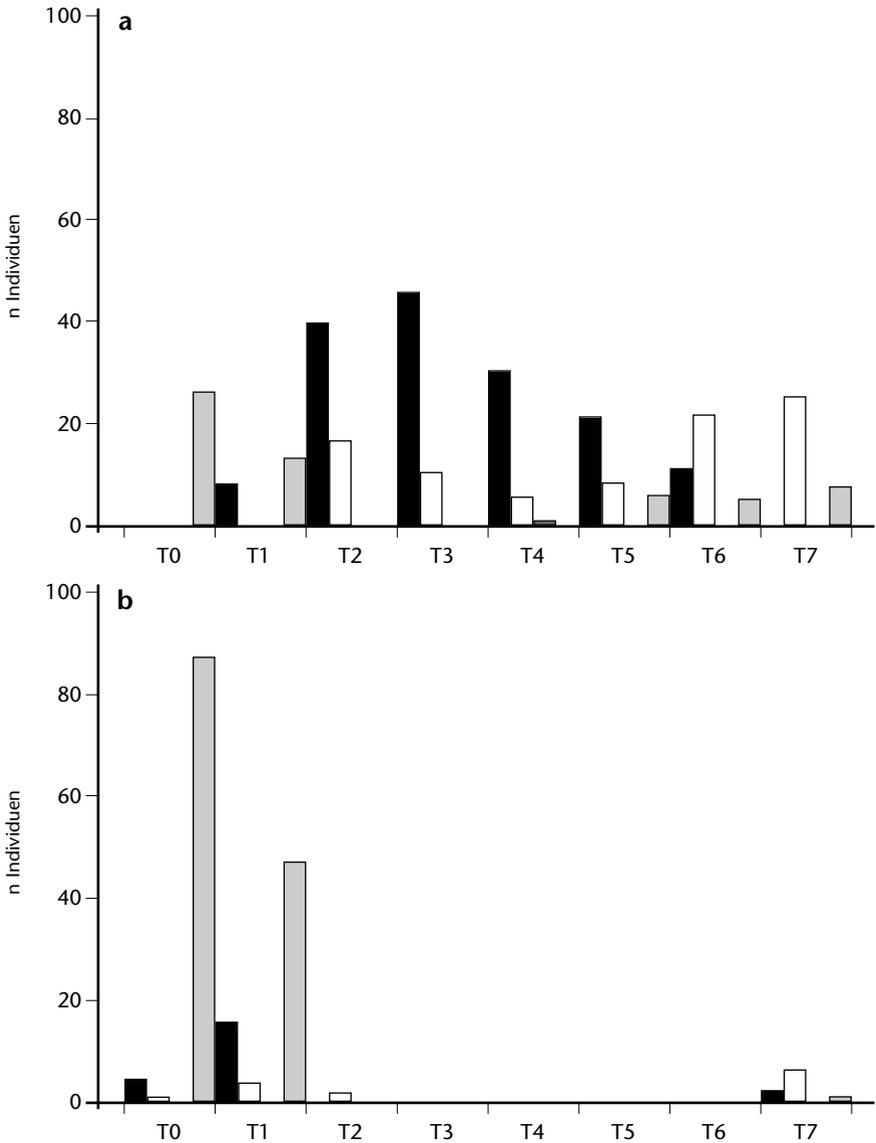


Abbildung 9: Verteilung der Kleinlibellen am frühen Morgen am Bach. a = einen Tag vor der Mahd, b = sechs Tage nach der Mahd. ■ = adulte ♂♂, □ = adulte ♀♀, ■ = subadulte Libellen — Figure 9: Distribution of Zygoptera at the brook early in the morning. a = one day before cutting, b = six days after cutting; ■ = adult ♂♂, □ = adult ♀♀, ■ = subadult imagines

Graben nach der Mahd

Die Zahl der im Umland des Wiesengrabens fliegenden Kleinlibellen stieg am ersten und zweiten Tag nach der Mahd zwar auch an, die Maxima waren aber insgesamt sehr viel weniger ausgeprägt als am Bach. Insgesamt erhöhte sich die Tagesabundanz der im Umland des Grabens beobachteten Zygoptera auf maximal nur 17 Individuen/Tag und fiel dann bis zum Ende der Beobachtungszeit kontinuierlich ab. Am sechsten und siebten Tag nach der Mahd wurde keine einzige Libelle abseits des Wiesengrabens mehr gefunden. Eine

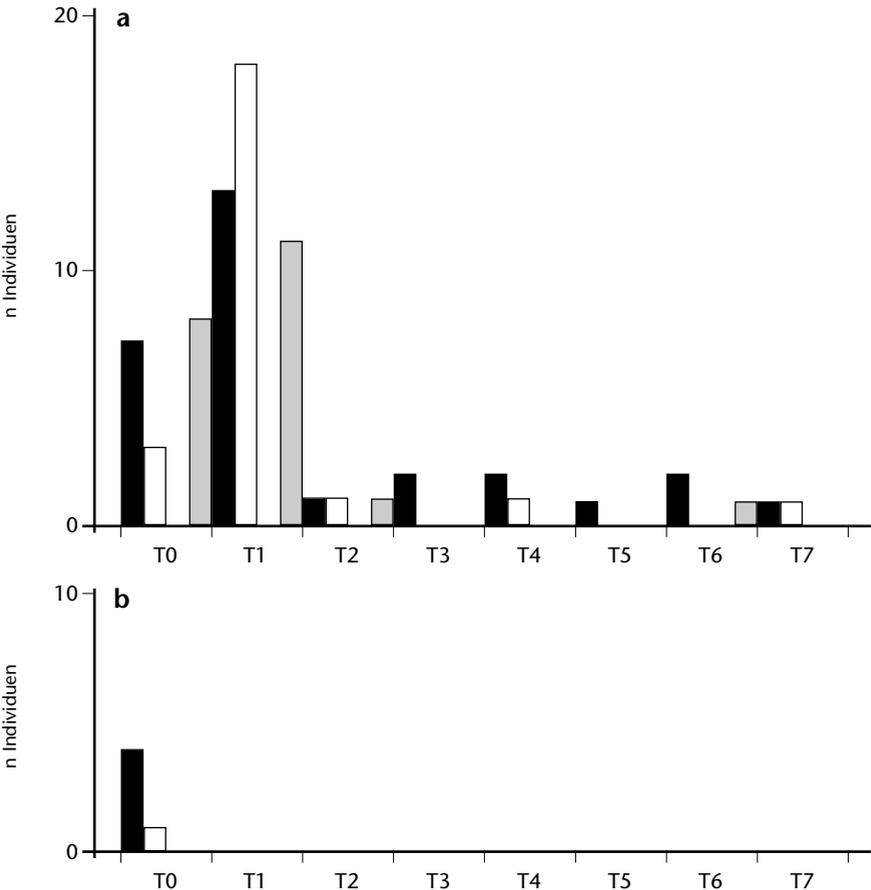


Abbildung 10: Verteilung der Kleinlibellen am Graben, am frühen Morgen. a = unmittelbar am Wasser (T0), b = im Umland; ■ = adulte ♂♂, □ = adulte ♀♀, ■ = subadulte Libellen
 — Figure 10: Distribution of Zygoptera at the ditch, early in the morning. a = at the water (T0), b = in the surrounding area; ■ = adult ♂♂, □ = adult ♀♀, ■ = subadult imagines

dominante Flugrichtung konnte zu keiner Zeit festgestellt werden. Unmittelbar nach der Mahd wurden die Flugrichtungen vom Graben weg etwas häufiger. *Orthetrum coerulescens* war mit durchschnittlich drei bis vier Individuen/Tag (mindestens zwei, maximal sechs Individuen/Tag) gleichmäßig über die gesamte Beobachtungszeit an den Leitlinienstrukturen anzutreffen. Unter den hier insgesamt 38 beobachteten Individuen waren adulte Männchen (n = 15; 39 %) und Weibchen (n = 17; 45 %) etwa gleich häufig, subadulte Tiere vergleichsweise selten (n = 6; 16 %).

Abundanzverhältnisse am Morgen

Bach vor der Mahd

Stellvertretend wird hier die Situation einen Tag vor der Mahd (6. August 1988) vorgestellt. Entlang der Transekte T0 bis T7 wurden am Morgen insgesamt 317 Libellen gezählt, bezogen auf die gesamte Untersuchungsfläche entsprach dies einem Gesamtbestand ('Morgenbestand') von 607 Individuen. Das waren 56 % der insgesamt am selben Tag dort tagsüber gezählten 1086 Tiere. Adulte Tiere wurden nur in T1 bis T7 gefunden, subadulte überwiegend in T0 (n = 27) und T1 (n = 14). Von den adulten saßen 98 % (n = 254) und von den subadulten 35 % (n = 22) der Tiere jenseits von T1, d.h. >10,5 m vom Ufer (Abb. 9a). Die höchsten Abundanzen adulter Männchen wurden in T2 und T3 beobachtet, die Weibchen waren in T6 und T7 am häufigsten und überwiegend im Bereich des Schilfbestandes zu finden. In Transekt T4 wurde ein Kopulationsrad von *I. elegans* entdeckt, das hier übernachtet hatte.

Bach nach der Mahd

Beispielhaft seien hier die Ergebnisse vom 13. August 1988, dem 6. Tag nach der Mahd dargestellt: Insgesamt wurden am Morgen 174 Libellen gezählt. Bezogen auf die ganze Untersuchungsfläche entsprach das einem Morgenbestand von 255 Individuen, 42 % des Morgenbestandes vor und 23 % des Tagesbestandes nach der Mahd. Nach der Mahd war der Anteil subadulter Libellen morgens mit insgesamt 78 % (n = 136) sehr hoch. Über 93 % (n = 126) davon zeigten den für frisch geschlüpfte Libellen typischen Flügelglanz. Nach der Mahd saßen morgens nur 7 % (n = 14) in einer Entfernung >10,5 m (\geq T2) (Abb. 9b). Abgesehen von je einem *I. elegans*- und *P. pennipes*-Weibchen in T2 war die Wiese bis T6 vollkommen libellenfrei. Erst in T7 wurden wieder einige Exemplare beobachtet.

Graben vor der Mahd

Insgesamt wurden am 24. Juni 1986, stellvertretend für die Befunde vor der Mahd, am Morgen 74 Kleinlibellen und keine Großlibellen gefunden. Das entsprach einem Gesamtbestand von 130 Tieren und waren 37 % der insge-

samt am selben Tag dort tagsüber gezählten Kleinlibellen. Die meisten Tiere ($n = 60$; 81 %) saßen in T0 und T1, 32 % davon ($n = 19$) waren subadult (Abb. 10a). Die mittlere Individuendichte betrug in T0 36, in T1 17 und auf der restlichen Wiese weniger als ein Individuum/100 m². Insgesamt (T0 bis T7+) lag die Dichte bei etwa vier Individuen/100 m².

Graben nach der Mahd

Die vorgestellten Ergebnisse vom 1. Juli 1986 gelten beispielhaft für die Situation nach der Mahd. Insgesamt wurden am Morgen nur fünf Libellenindividuen beobachtet. Das waren 5 % des Tagesbestandes vom selben Tag und weniger als 4 % der vor der Mahd nächtigenden Tiere. Die Libellen wurden ausschließlich in T0 gefunden (Abb. 10b): Vier *P. pennipes*-Männchen und ein *I. elegans*-Weibchen hatten an Hochstauden bzw. Grashalmen übernachtet, die vom Schnitt verschont geblieben waren. In T1 wurde wie auf der gesamten Wiese keine einzige Libelle gefunden. *Orthetrum coerulescens* war bei diesen Kontrollen, wie schon vor der Mahd, völlig aus dem Untersuchungsgebiet verschwunden.

Mehr durch Zufall denn durch systematisches Suchen stießen wir eine Woche nach Abschluss der Untersuchungen auf mehrere *P. pennipes*, einige *C. mercuriale* und einige *O. coerulescens*-Männchen sehr weit verstreut an *Phalaris arundinacea* (Rohrglanzgras), das in dichten Beständen entlang eines ehemaligen, vollkommen verlandeten bzw. zugeschütteten Grabensystems wuchs. Dieses Grabensystem lag 150 bis 200 m Luftlinie vom untersuchten Wiesengraben entfernt. Aus Zeitgründen und wegen der Unübersichtlichkeit des Rohrglanzgras-Bestandes konnte dieses ehemalige Grabensystem nicht vollständig abgesucht werden, doch nach Stichproben wurde hier die Dichte der Libellen insgesamt im Mittel auf nicht mehr als zehn Individuen pro 100 m Grabenlänge geschätzt.

Diskussion

Die Nutzung der Uferflächen und ihrer Vegetation durch Libellen

Die Mahd von Wiesen und Grünlandbrachen bedeutet einen radikalen Eingriff in die Lebensgemeinschaften. Sie verändert das Mikroklima (FEDERSCHMIDT 1988), das Strukturangebot und/oder die Quantität und Qualität der Nahrungsressourcen (vgl. BERNAYS & BARBEHENN 1987) und wirkt sich über veränderte Reproduktions- und Mortalitätsraten sowie Zu- und Abwanderungsraten auf die Artenvielfalt aus. Gemähte Wiesen bzw. Altgrasstreifen können phytophage Arten fördern, während räuberische und saprophage Arten eher in ungemähten Wiesen gefördert werden und hier arten- und individuenreichere Gemeinschaften aufbauen (MORRIS & RISPIN 1987, MÜHLENBERG 1989). Heuschreckengemeinschaften oder einzelne Heuschreckenarten können sich auf regelmäßige Mahdereignisse einstellen (BONESS 1953, THOMAS 1980, DETZEL 1984, FEDERSCHMIDT 1988, HEROLD 1990).

Der Einfluss der Mahd auf die Heuschreckenfauna hängt aber offensichtlich davon ab, wie oft und wann im Jahr gemäht wird (BONESS 1953, DETZEL 1984, OPPERMANN 1987, FEDERSCHMIDT 1988). Das nach der Mahd frisch nachwachsende Gras ist für viele Herbivoren wie die Heuschrecken attraktiver als das alte (BERNAYS & BARBEHENN 1987). Hierbei ist vermutlich der höhere Stickstoffgehalt der Pflanzen von entscheidender Bedeutung, da er sich positiv auf die Reproduktionsrate auswirkt (MATTSON 1980, BERNAYS & BARBEHENN 1987, HEIDORN & JOERN 1987, BERNAYS & SIMPSON 1990, CHAPMAN 1990). Ungemähte Wiesen und Altgrasstreifen weisen durch verminderte Blütenproduktion (WELLS 1974) ein geringeres Nahrungsangebot für Blütenbesuchende Insekten auf als gemähte Wiesen, beherbergen aber doppelt so viele Arten Netz bauender Spinnen und zehnmal so viele Kokons und andere 'Kinderstuben' als gemähte Wiesen (RITSCHEL-KANDEL 1986).

Karnivore Vögel profitieren dagegen von gemähten Flächen, da Regenwürmer, Schnecken, Bodenarthropoden und Kleinsäuger besser zugänglich sind, während herbivore Vögel in ungemähten Abschnitten ein höheres Nahrungsangebot, beispielsweise Samen von Hochstauden, vorfinden (BEZZEL 1980). Auch die Beweidung einer Wiese, die in vielerlei Hinsicht einer Mahd gleichkommt, beeinflusst die Tiergemeinschaften. So dokumentiert MORRIS (1969) bei diversen Arthropodengruppen eine höhere Artenvielfalt in unbe-weidetem als in beweidetem Grasland.

Libellen gelten immer noch als überwiegend aquatische Tiere, deren Lebensraum sich lediglich auf das Gewässer selbst sowie das unmittelbar daran anschließende Ufer beschränkt. Daher wurde der Tatsache, dass auch die Libellengemeinschaft eines Gewässers sehr stark von der Qualität terrestrischer Habitats im näheren und weiteren Umfeld des Gewässers abhängt, bisher nur wenig Bedeutung beigemessen. Dabei spielt sich das Leben der Libellenimagines größtenteils abseits des Gewässers ab und die tägliche Aufenthaltsdauer eines Individuums am Wasser ist oft auf weniger als 90 Minuten (MARTENS 1996), bei den Weibchen vieler Großlibellen oftmals auf wenige Minuten oder sogar Sekunden beschränkt. Auf die vielfältige Nutzung und die Bedeutung der terrestrischen Lebensräume für Libellen als Aufwärm-, Reifungs-, Jagd-, Paarungs- und Ruhehabitat wurde schon vielfach hingewiesen (z.B. LOIBL 1958, HEYMER 1973, MARTENS 1986, BUCHWALD et al. 1989, BROCKHAUS 1999, STERNBERG & BUCHWALD 1999, 2000). Letzteres wird in vorliegender Untersuchung erneut konkret belegt.

Die *Filipendula*-Wiese am Bach nahm neben den Libellen des Bachs auch noch einen großen Teil subadulter *Sympetrum striolatum* auf, die im Untersuchungs-jahr an einem benachbarten Ententeich in großer Zahl geschlüpft waren, obwohl die Wiesenfläche durch einen etwa 250 m breiten und 300 m langen Waldriegel vom Teich getrennt war. Da nicht zu unterscheiden war, woher letztlich die *Coenagrion puella*-Individuen in der Wiese stammten, wurden sie dem Bachbestand hinzugerechnet.

In welchem Ausmaß das nähere und weitere Umland von welcher Libellenart auf welche Weise genutzt wird, hängt wahrscheinlich von einer ganzen Reihe von Faktoren ab. Neben der Vegetationsstruktur – etwa Artenzusammensetzung, Höhe, Deckung – spielen artspezifische, in verschiedenen Lebensphasen möglicherweise unterschiedliche, mikroklimatische Ansprüche (SCHMIDT 1990), der Reifestatus, spezielle Verhaltensweisen wie Jagdtechnik und Paarungsverhalten, Witterungseinflüsse, Tageszeit sowie Feind- und Störungsdruck seitens anderer Libellen eine wichtige Rolle. Stark gedüngte, monotone und mehrschürige Fettwiesen, größere einheitliche Pflanzenbestände, bestehend z.B. aus Brennnessel oder Brombeere, sowie Getreide- und Maisäcker sind hierbei weniger attraktiv als struktur- und artenreiche Flächen (GERKEN 1983, SCHMIDT 1990, MARTENS 1996). Letztere sind beispielsweise nicht oder nur extensiv bis mäßig intensiv genutzte Brachflächen, Feucht-, Niedermoor- oder Streuwiesen mit einem vielfältigen, kleinräumigen Mosaik verschiedener Pflanzengesellschaften, lückig stehenden Hochstauden und guter Stockwerksausbildung. In der einförmig strukturierten Kulturlandschaft halten sich Libellenimagines bevorzugt an anthropogene Randstrukturen wie Feldwegränder, Gebüschreihen oder Trampelpfade in Wiesen (z.B. MARTENS 1996 für *Platycnemis pennipes*).

Edaphische, hydrologische und mikroklimatische Bedingungen sowie durch verschiedene Bewirtschaftung oder Pflege entstandene unterschiedliche Sukzessionsstadien ermöglichen die horizontale Zonierung artenreicher Libellenzönosen (vgl. SCHMIDT 1990) und die Koexistenz sich ökologisch nahe stehender Arten (z.B. WATANABE & TAGUCHI 1988). Ersatzweise können bei der Mahd einer (Feucht-)Wiese aber auch andere einheitlichere Vegetationsaspekte von bestimmten Libellenarten genutzt werden. So nutzt *C. mercuriale* bei Verlust einer strukturreichen Feuchtwiese vorübergehend auch reine Schilf- oder Rohrglanzgras-Bestände. Die Attraktivität dieser Bestände nimmt aber wieder ab, wenn die nachwachsende Feuchtwiese erneut eine Vegetationshöhe von 40-50 cm erreicht hat (BUCHWALD et al. 1989). Auch Ackerrandstreifen und Kontaktzonen zu unterschiedlichen Nutzungseinheiten mit einer Wuchshöhe bis etwa 80 cm werden bei Fehlen strukturreicher Wiesen als Ersatzhabitat angenommen (für *P. pennipes* vgl. BROCKHAUS 1999). So ist zu verstehen, dass in vorliegender Studie die Einförmigkeit der Fettwiese entlang des Wiesengrabens offensichtlich wenig attraktiv für Libellen war und wahrscheinlich die Ursache dafür war, dass sich bereits vor der Mahd tagsüber bei guter Witterung nur 13 % des Kleinlibellenbestandes des Grabens jenseits T2+ in der Wiese aufhielten, während es am Bach in der *Filipendula*-Wiese mehr als die Hälfte war.

Die Ansprüche von *Orthetrum coerulescens* sind offenbar differenzierter zu betrachten. Nach BUCHWALD & SCHMIDT (1990) korreliert die Anzahl der Paarungsräder und -ketten mit dem Vegetationstypus der angrenzenden Flächen: im Bereich von Fettwiesen mit fehlender oder niedriger Ufervegetation hielten

sich mehr Paare auf als an Abschnitten mit 1-1,5 m breiten Böschungstreifen und an-grenzenden Getreideäckern. Eiablagen finden dagegen besonders in Bereichen mit dichter Ufervegetation statt, wo die Weibchen mehr Deckung vor den paarungswilligen Männchen finden. Diese Befunde decken sich gut mit den hier gemachten Beobachtungen. Das Fehlen deckungsreicher Eiablageplätze führt jedoch zu häufigeren Störungen bei der Eiablage, worauf die Weibchen unter Umständen mit einer Verschiebung ihrer Aktivitätszeit am Gewässer, wie bei *O. coerulescens*, oder durch Änderung des Ablageverhaltens, wie bei *Calopteryx splendens*, reagieren.

Bei der Wahl der Landhabitats als Reifungshabitat dürften auch mikroklimatischen Komponenten wie Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Sonnenexposition eine hohe Bedeutung zukommen. Mehrschichtig aufgebaute Pflanzenbestände weisen offensichtlich ein ausgeglicheneres Mikroklima auf als ungemähte oder gemähte, einheitlich strukturierte Vegetationseinheiten oder unbewachsener Boden. In der hochstaudenreichen, gut strukturierten *Filipendula*-Wiese hielten sich die Libellen vor allem in der mittleren Krautschicht im Bereich der Hochstauden-Stängel und größeren Gräser in 30-100 cm Höhe über dem Boden auf. Diese Vegetationsschicht dürfte daher für Libellen als Aushärtungshabitat unmittelbar nach dem Schlüpfen eine sehr wichtige Rolle spielen. Sie sind hier vor ungünstigen Witterungseinflüssen und Vögeln geschützt und finden durch den Reichtum an Kleininsekten genügend Beute.

Bei den Kleinlibellen spielt sich fast das gesamte Imaginalleben abseits des Fortpflanzungsgewässers in dieser mittleren Vegetationsschicht ab (Abb. 11). Durch ihren Aufenthalt fast ausschließlich zwischen den lückig stehenden Hochstauden, auch beim Ortswechsel, sind sie bestmöglich vor den im freien Luftraum jagenden Mehl- und Rauchschwalben, aber auch vor den ebenfalls Kleinlibellen erbeutenden Aeshniden und Corduliiden geschützt, die alle über den Pflanzenbeständen jagen (STERNBERG unpubl.). Großlibellen wechseln dagegen je nach Art, unter Umständen mehrmals täglich, in verschiedenen Lebenssituationen wie Jagd, Paarung oder Ruhen zwischen den verschiedenen Vegetationsstockwerken einer Wiese und beziehen auch den darüber liegenden Luftraum bis hin zu der Strauch- und Baumschicht an Waldrändern mit in ihre Aktivitäten ein.

Eine vertikale Aufteilung des Lebensraums in unterschiedlichen Lebenssituationen wurde auch in der vorliegenden Untersuchung vor der Mahd beobachtet. Die Möglichkeit der dreidimensionalen Aufteilung des Landhabitats wurde jedoch über weite Bereiche zerstört, als die *Filipendula*-Wiese am Bach großflächig gemäht wurde. Dass sie durch dieses Ereignis offenbar an Attraktivität verlor, zeigte sich darin, dass diese Fläche nach der Mahd größtenteils von den Libellen gemieden wurde. Ersatzweise wichen alle Tiere auf die wenige Meter breite Fläche des ungemäht gebliebenen Uferstreifens aus. Hier kam es dann zur einer Massenansammlung, worauf die Libellen vermutlich mit verstärkter Abwanderung reagierten.

Für einige wenige Arten hatte die Mahd jedoch wahrscheinlich auch einen gewissen positiven Effekt. Diesen Schluss legt die Abundanzzunahme adulter Imagines von *S. striolatum* am Bach und von *O. coerulescens* am Graben nahe: die Mahd bedeutete offenbar eine gewisse Lebensraum-, oder besser, Flugraumerweiterung für die adulten Individuen dieser Arten, da diese Libellen sich auch am Boden sonnen und von hier aus jagen.

Der Verlust deckungsreicher Vegetation in unmittelbarer Nähe zum Wasser dürfte für die frisch geschlüpften Libellen besonders negative Folgen gehabt haben, da junge Imagines auf ihrem Jungfernflug mit den noch weichen Flügeln nur kurze Strecken fliegen können und in nächster Nähe zum Wasser auf Mikrohabitate angewiesen sind, in denen sie während ihrer voll-

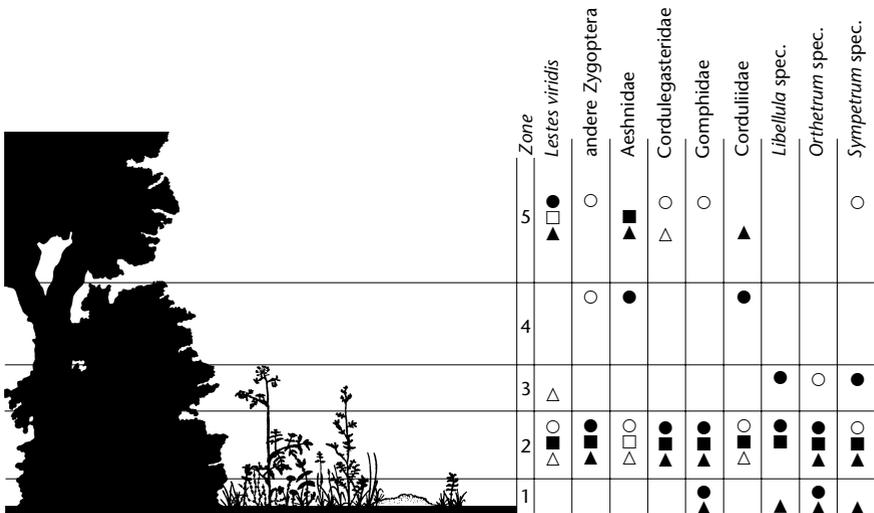


Abbildung 11: Die vertikale Zonierung verschiedener Libellengilden am Beispiel einer reich strukturierten, mehrschichtig aufgebauten *Filipendula*-Wiese entlang eines Waldsaums. Zone 1 = Boden (mit Wühlmaushaufen) und bodennahe Krautschicht (0 - ca. 20 cm Höhe), Zone 2 = mittlere Krautschicht (ca. 20-30 cm Höhe), Zone 3: obere Krautschicht (ca. 70-150 cm Höhe), Zone 4: Strauchschicht (ca. 150-400 cm Höhe), Zone 5: Baumschicht (> 400 cm Höhe); ●○ = adulte Libellen, ● häufig, ○ gelegentlich, ■□ = subadulte Libellen, ■ häufig, □ gelegentlich, ▲△ = Paarungsräder, ▲ häufig, △ gelegentlich — Figure 11: Vertical distribution of different Odonata guilds exemplarily given for a richly structured, multi-layered *Filipendula*-meadow along the fringe of a wood, differentiated in: zone 1: ground (incl. volehill) and herbaceous layer at ground level (0 - ca 20 cm height), zone 2: intermediate herbaceous layer (ca 20-30 cm height), zone 3: upper herbaceous layer (ca 70 -150 cm height), zone 4: shrub layer (ca 150-400 cm height), zone 5: tree layer (> 400 cm height); ●○ = adult dragonflies, ● common, ○ sometimes, ■□ = subadult dragonflies, ■ common, □ sometimes, ▲△ = pairs, ▲ common, △ sometimes

ständigen Aushärtung Schutz vor Prädatoren und mikroklimatisch günstige Bedingungen finden. Ist dies nicht der Fall, müssen sie auf ungünstigere oder weiter entfernt liegende Habitate ausweichen. Zum einen sind sie dadurch einem erhöhten Prädationsdruck ausgesetzt, zum anderen steigt die Möglichkeit, dass sie aus dem Gebiet ganz abwandern.

Aber auch adulte Kleinlibellen und Libelluliden benötigen beim Wechsel zu den verschiedenen Teilhabitaten deckungsreiche Flugstrecken, da sie dicht über dem Boden fliegend unter Umständen mehrmals täglich zwischen ihren Fortpflanzungs- und Ruhe- bzw. Nahrungshabitaten hin- und herpendeln ('homing'-Verhalten; vgl. CORBET 1952, JACOBS 1955, ZAHNER 1960, LÖSING 1988, STETTNER 1995, 1996, STERNBERG 1999) und während dieser Zeit erhöhter Aktivität besonders leicht Opfer von Prädatoren werden (STERNBERG unpubl.). Idealerweise liegen die Rückzugshabitate möglichst gewässernah, können aber, wie Beobachtungen während der vorliegenden Studie zeigten, auch in einer Entfernung von 100 m und mehr liegen und sich im Tagesverlauf verlagern.

So nutzten die Kleinlibellen bei der Untersuchungsfläche am Bach vor der Mahd die *Filipendula*-Wiese als Rückzugshabitat. Nach der Mahd suchten sie als Ersatzruhehabitat morgens die Deckung des nahen Pappelwaldrandes im Westen des Gebiets (vgl. Abb. 1), der allerdings nur bis zum Mittag besonnt war. Nachmittags mussten sie in die etwa 100 m Luftlinie vom Bach entfernte Schilfrohr-Fläche und in die davor liegenden, ungemähten, leicht verschilften Bereiche ausweichen, beides Habitate, die vorher offensichtlich wegen suboptimaler Bedingungen gemieden worden waren. Um dorthin zu gelangen, mussten die Kleinlibellen jedoch die deckungslose, gemähte Wiese überqueren, wo sie leicht von tief fliegenden Schwalben erbeutet werden konnten (hierzu auch PARR & PARR 1972, STERNBERG 1994, 1999, STETTNER 1995, 1996).

Der Deckungswert gemähter Wiesen bleibt auch noch längere Zeit nach der Mahd vor allem für Kleinlibellen ungünstig. Nährstoffarme Flächen bilden, zumal sie oft erst relativ spät im Jahr geschnitten werden, nach der Mahd nur noch wenig Biomasse und damit Deckungsstrukturen in Form hochwüchsiger Stauden aus, die für Libellen von Bedeutung wären. Fettwiesen wachsen zwar schneller in die Höhe, wegen der Monotonie ihrer Vegetationszusammensetzung bilden sie jedoch eine mehr oder weniger geschlossene Fläche. Die geringe Libellen-Abundanz der Fettwiese am Graben zeigte aber, dass diese für Libellenimagines offenbar nur geringe Attraktivität besitzt. Die Anziehungskraft einer solchen Wiese dürfte umso kleiner werden, je nährstoffreicher und artenärmer sie ist und desto häufiger sie gemäht wird. Durch den nur gering entwickelten Schichtenaufbau der Vegetation können die Libellen diese Wiesen nur noch bedingt nutzen. Sie dringen zur Nahrungssuche zwar auch in diese Wiesen ein und suchen ihre Beute zwischen den Halmen, längere Flugstrecken werden hier aber über der Vegetation zurückgelegt, wo sie ebenfalls leichte Beute von Schwalben werden können. Somit haben Fettwiesen einen ähnlichen Strukturwert wie gemähte Flächen und nahezu gleich negative Folgen für Libellen.

Aktionsradius eines lokalen Libellenbestandes

Die Aktivitäten der Libellen beschränken sich nicht allein auf das Fortpflanzungshabitat und die Ufer in unmittelbarer Nähe zum Gewässer. Die Libellen beziehen in verschiedenen Lebensphasen auch das weitere Umland in hohem Maße in ihre Aktivitäten mit ein. Dabei ist der Aktionsradius nicht nur auf 60 m Umkreis vom Gewässer begrenzt, wie man vielleicht nach den Transektuntersuchungen mit maximal etwa 70 m Abstand zum Gewässer annehmen könnte. Stichproben belegten, dass auch noch im Grünland in mehr als 500 m Entfernung vom Gewässer Libellen regelmäßig angetroffen werden. Wegen der isolierten Lage der hier untersuchten Gewässer ist anzunehmen, dass diese Libellen größtenteils zu der untersuchten Population des jeweiligen Fließgewässers gehörten. Dass es dennoch eine gewisse Verbindung zu anderen Biotopen gibt, zeigt die Beobachtung junger *O. coerulescens* im Umland des Bachs, an dem diese Art nicht autochthon war. Die Funde der vermutlichlichen Schlafplätze der am Wiesengraben lebenden Libellen in den Grabenbrachen in 150-200 m Luftlinie Entfernung lassen bei Kleinlibellen und *O. coerulescens* auf ein tägliches Pendeln zwischen Fortpflanzungs- und Ruhehabitat über mindestens diese Distanz schließen.

Tägliches Wechseln zwischen verschiedenen Habitaten, teilweise über weite Distanzen, wurde schon mehrmals dokumentiert. LÖSING (1988) fand Imagines von *Coenagrion hastulatum* regelmäßig in Abständen bis 100 m Luftlinie vom Fortpflanzungsgewässer auf einer blütenreichen Feuchtwiese, die als Nahrungshabitat diente. Da das Fortpflanzungsgewässer von Wald umgeben war und die Libellen die Waldwege entlang flogen, dürfte die real zurückgelegte Distanz größer gewesen sein. ZAHNER (1960) nennt bei Männchen von *Calopteryx splendens* und *C. virgo* 20-40 m, bei den Weibchen derselben Arten 30-70 m als Entfernung zwischen Fortpflanzungshabitat und dem Schlafplatz in einer Wiese (vgl. auch HEYMER 1972, NEUBAUER & REHFELDT 1995). Für *Sympetrum flaveolum* wurde innerhalb eines Tages eine Flugdistanz von 150 m ermittelt und *S. vulgatum* legte innerhalb 1 3/4 Stunden 400 m zurück (SCHUHMAN 1959). *Ophiogomphus cecilia* wanderte innerhalb weniger Minuten 800 m weit entlang eines Flusses (WERZINGER 1993). Bei *S. striolatum* wurde beobachtet, dass die Imagines fast täglich über eine Distanz von 1300 m zwischen Fortpflanzungs- und Rückzugshabitaten pendelten (STERNBERG 2000). *Aeshna juncea* und *A. subarctica elisabethae* wechseln sogar mehrmals täglich zwischen einem oder mehreren Fortpflanzungshabitaten und Nahrungshabitaten, wie blütenreiche Uferbrachen, Feuchtwiesen und Waldlichtungen, die 1500 m Luftlinie auseinander liegen, und benutzen dabei feste Flugrouten (STERNBERG 1990, 1999).

Die hohe Mobilität dieser Großlibellen lässt insgesamt jedoch einen noch weiteren Aktionsradius und die regelmäßige Nutzung auch von Habitaten in noch größeren Entfernungen vermuten. Bei der Überwindung größerer Distanzen dienen vermutlich Landmarken und Horizontüberhöhungen als

Orientierungshilfen. Libellen können diese Orientierungspunkte im Gedächtnis behalten und bestimmte Lokalitäten allein mit ihrem Erinnerungsvermögen wieder finden, wie es bei *Leucorrhinia dubia* nachgewiesen wurde (STERNBERG 1990). Orientierungswerte zum Tagesaktionsradius bei verschiedenen Libellentaxa finden sich bei STERNBERG (1999: 124). Die Angaben geben einen Anhaltspunkt, wie weit die verschiedenen terrestrischen Teilhabitate maximal auseinander liegen dürfen, um von den Imagines noch nennenswert frequentiert zu werden.

Zudem nutzen vagabundierende Libellen auch gerne lineare Landschaftselemente als Leitlinien zur Orientierung (vgl. BROCKHAUS 1999 für *P. pennipes*, STERNBERG 1999) und fliegen an ihnen entlang, meist eine bestimmte Richtung einhaltend. Ein Beispiel einer solchen Leitlinie aus dem Untersuchungsgebiet des Grabens vermittelt STERNBERG (1999: 126).

Sind keine günstigen Ruhe- und Reifehabitats in Gewässernähe zu finden, müssen die Libellen auf entfernter gelegene ausweichen, wie am Wiesen graben auf die alten Gräben in mehreren Hundert Metern Entfernung, die vermutlich als Übernachtungsplätze zumindest eines Teils des Libellenbestandes des untersuchten Wiesengrabens dienten, oder wie am Bach auf den Schilfrohr-Bestand. Hatten subadulte Libellen am Bach noch die Möglichkeit, bis zur Erlangung der Geschlechtsreife zumindest teilweise im Gewässerrandstreifen zu verbleiben, so war diese Möglichkeit am Wiesen graben durch den Wegfall fast der gesamten Ufervegetation nicht mehr gegeben. Dies hatte zwangsläufig ein vollständiges Abwandern der frisch geschlüpften Libellen zur Folge.

Eine längere Flugstrecke in entfernter liegende Rückzugshabitate dürfte auch den Reproduktionserfolg der Libellen negativ beeinflussen (vgl. STERNBERG 1999), da die längeren Strecken im Vergleich zu kurzen Flugrouten mehr Energie kosten. Dies erfordert einerseits längere Flugpausen und einen erhöhten Nahrungsbedarf, andererseits kosten der Flug selbst, die längeren Regenerationsphasen sowie vermehrte Jagd Zeit, die nicht zur Reproduktion genutzt werden kann. Der Kräfte zehrende Flug dürfte auch das (Nach-)Reifen der Eier verzögern.

Mit der Flugdistanz dürften auch die Verluste durch Prädatoren steigen, insbesondere dann, wenn deckungsarme Flächen wie gemähte Wiesen, Wege oder Straßen überquert werden müssen. Außerdem vergrößert sich wahrscheinlich die Gefahr, dass die Libellen bei zunehmender Entfernung zwischen den Fortpflanzungs- und Reifungshabitats und fehlenden Vertikalstrukturen als Orientierungshilfe (z.B. MARTENS 1996, BROCKHAUS 1999) nicht mehr den Weg zurückfinden, zeitlich verzögert zum Fortpflanzungshabitats zurückkehren oder ganz vom Ursprungshabitats wegbleiben und sich zumindest hier nicht bzw. nicht mehr fortpflanzen. All diese Faktoren dürften zu einer Verminderung des Fortpflanzungserfolgs des lokalen Bestandes führen. Dieses Phänomen muss sich umso mehr auswirken, je strukturärmer eine Landschaft, je spärlicher die Dichte potentieller Ruhe- und Nahrungshabitate

ist und je weiter daher die Wanderstrecken sind, wie zum Beispiel am Wiesengraben. Bei *Calopteryx splendens* und *C. virgo* bewirkt die Entfernung zwischen zwei Teilhabitaten sogar einen größeren Isolationseffekt als die Anzahl trennender Barrieren (STETTNER 1995, 1996).

Die Barriere-Funktion strukturarmer, gemähter Grünflächen

Die Beobachtungen insbesondere am Bach machten deutlich, dass weiter entfernt liegende Flächen nur dann regelmäßig und im größerem Umfang von Libellen genutzt werden, wenn sie von ihrer Struktur her ohne größere Unterbrechung an das eigentliche Fortpflanzungshabitat anschließen. Gemähte Bereiche und dichte Buschreihen zwischen den einzelnen Teilhabitaten wirken mit zunehmender Breite als Hindernis, das vor allem die Kleinlibellen nur zögernd oder gar nicht mehr überqueren. Lücken zwischen den Büschen und ungemähte Streifen, die die einzelnen Teilstücke als Korridore verbinden, können hierbei aber als Brücke (STERNBERG 1999: 126) und dazwischen liegende Hochstaudeninseln als Brückenköpfe fungieren (HOVESTADT et al. 1992: 112 f., STERNBERG 1994, 1999). Auch der 15 m breite, gemähte Streifen am Nordufer des Baches stellte für Kleinlibellen zusammen mit der Reihe kleiner Weidenbäume (vgl. Abb. 1) offenbar ein solches Hindernis dar. Denn obgleich sich nordwärts ausgedehnte Mädesüß-Fluren mit identischem Strukturangebot wie am Südufer, ausreichend Besonnung und wohl auch ähnlichen mikroklimatischen Eigenschaften anschlossen, war diese Fläche nahezu libellenfrei und schien von den anderen Libellenhabitaten völlig isoliert. Obwohl es für alle Libellen ein Leichtes wäre, Flächen von weniger als 20 m Breite zu überqueren, diese physisch also kein eigentliches Hindernis darstellen, werden gemähte Flächen mit zunehmender Ausdehnung von Kleinlibellen gemieden und erwecken so den Eindruck eines psychischen Hindernisses. STERNBERG (1999) weist auch darauf hin, dass potentielle Ruhe- und Jagdhabitate möglicherweise in Sichtweite liegen müssen, was hier aus der Perspektive der Kleinlibellen, die sich in Bodennähe aufhalten, aufgrund des Vorhandenseins der niedrigen Baumreihe nicht der Fall war.

Veränderungen der Libellenzönose durch die Mahd

Am Bach wurden die Kleinlibellen durch den Wegfall der Deckung bietenden Wiesenvegetation nach der Mahd zunächst auf den ungemäht gebliebenen Uferstreifen zurückgedrängt. Für zwei Tage stellte sich hier auch vermehrt *C. puella* ein, das vermutlich größtenteils vom benachbarten Ententeich und nicht vom Bach selbst stammte. Es verschwand danach aber vollständig aus dem Biotop und der Untersuchungsfläche. Auf der Wiese wurden die frisch geschlüpften *S. striolatum*, die in großer Zahl vermutlich von dem jenseits des Pappelwäldchens gelegenen Entenweiher herübergeflogen waren, von adulten Libellen der selben Art abgelöst.

Die vorübergehende hohe Konzentration des gesamten Libellenbestandes auf die ufernahen Bereiche des Bachs belegt den vollständigen Verlust des Wiesenhabitates für Kleinlibellen und führte zu einer kurzfristigen Überbevölkerung ('crowding') am Bach. Diese wurde überwiegend durch die Abundanzverdopplung adulter Männchen erzeugt. Die Abundanzen der Weibchen und subadulten Imagines verdreifachte sich zwar, sie fielen in ihrer Gesamtheit zahlenmäßig aber weniger ins Gewicht als die Männchen. Nach Stabilisierung der Lage am Ende der Beobachtungszeit pendelte sich die Abundanz bei Männchen und subadulten Libellen auf einem höheren Niveau als vor der Mahd ein, die der Weibchen blieb jedoch gleich. Die insgesamt höhere Individuendichte nach Stabilisierung der Verhältnisse nach der Mahd deutet darauf hin, dass die Biotop-Kapazitätsgrenzen für die Männchen und Subadulti erst dann erreicht wurden. Dies schien jedoch nicht für die Weibchen gegolten zu haben. Eine erhöhte Schlüpfabundanz als Ursache für die größere Populationsdichte von Männchen und Subadulti nach der Mahd kann zwar nicht ausgeschlossen werden, ist aber eher unwahrscheinlich.

Anders als am Graben hatte sich jedoch am Bach nach der Mahd nur die Abundanz der Arten, nicht aber die Artenzusammensetzung geändert. Dies zeigt, dass hier die habitattypischen und für die Habitatselektion der einzelnen Arten wichtigen Merkmale des Reproduktionshabitats durch die Mahd nicht oder nur wenig beeinflusst worden waren. Das im Vergleich zu den adulten Tieren verspätet auftretende Abundanzmaximum der subadulten Libellen am Bach ist wahrscheinlich zu einem gewissen Teil auf einen Rückstauereffekt zurückzuführen, da die noch wenig fluglustigen, frisch geschlüpften Imagines die kahlen, deckungsarmen Wiesenflächen mieden und sich die erste Zeit nach dem Schlüpfen in der Deckung des ungemähten Uferstreifens aufhielten, bevor sie sich dann im Umland verteilten.

Am Wiesengraben waren die subadulten Libellen nach der Mahd ganz verschwunden. Entweder schlüpfen ab dem Zeitpunkt der Mahd keine Imagines mehr, was wenig wahrscheinlich ist, oder die jungen Tiere verschwanden auf der Suche nach einem deckungsreichen Ausreifungshabitat sofort nach dem Schlüpfen in die weitere Umgebung, wo sie nicht mehr aufgefunden wurden. Das Fehlen jeglicher subadulter Kleinlibellen entlang des Wäldchens, an dessen Rändern die Kleinlibellen theoretisch Deckung und Schutz finden könnten, weist darauf hin, dass sein Saum als Reifehabitat nicht geeignet war.

Sofern möglich, konzentrierten sich zunächst auch die adulten Libellen eines Gewässers auf den verbliebenen Uferstreifen, wie am Bach, oder an inselartig verteilten Bereichen höherer Vegetation, wie am Wiesengraben. Bleibt nach dem Mähen keine oder nahezu keine Ufervegetation mehr übrig, wie am Wiesengraben geschehen, kann die Mahd im schlimmsten Fall zu einem vollständigen Zusammenbruch des gesamten Bestandes, zum Totalausfall einer oder mehrerer Arten oder zumindest zu hohen Bestands-einbußen führen, wahrscheinlich überwiegend durch massenhaftes Abwandern, zu einem geringeren Teil auch durch Prädation verursacht.

Durch die Mahd der Ufervegetation am Graben unmittelbar am Wasser waren in erster Linie die Arten betroffen, die auf höhere und dichtere Uferkrautvegetation angewiesen sind. So war *C. virgo* durch das Fehlen jeglicher Ufergehölze auf die Schatten spendende krautige Vegetation angewiesen und verschwand nach der Mahd. Der starke Rückgang von *P. pennipes* nach der Mahd bestätigt, dass auch diese Art auf stärker verkrautete Ufer angewiesen ist (STERNBERG 1999). Ebenso zu deuten ist der starke Bestandseinbruch von *C. mercuriale* nach der Mahd. Für diese Art ist ein Deckungsgrad der emersen Wasservegetation von 30-60 % optimal, doch werden auch noch Gewässer mit 3-100 % Deckung gelegentlich in kleinen Abundanzen besiedelt (STERNBERG et al. 1999). Dass die Mahd der Ufervegetation die Habitatqualität für *C. mercuriale* offensichtlich verschlechtert hat, deutet darauf hin, dass für die Habitatwahl von *C. mercuriale* an schmalen Gewässern nicht nur die Gewässervegetation, sondern auch die Ufervegetation eine wichtige Rolle spielt. Letztere dürfte mit zunehmender Gewässerbreite an Bedeutung verlieren.

Ischnura elegans wurde durch den Wegfall der Ufervegetation nicht betroffen, ihre Abundanz blieb gleich, was die große Toleranzbreite dieser anpassungsfähigen Art bestätigt. *Orthetrum coerulescens* wurde durch die Wiesenmahd sogar zum Teil gefördert, da durch das Freilegen des Fortpflanzungshabitats das Revierangebot vergrößert und eine höhere Männchendichte möglich wurde. Andererseits verschlechterte sich die Situation für die Weibchen, da ihnen nach der Mahd die Deckung zur ungestörten Eiablage fehlte.

Die erhöhte Abundanz der Libellen an den Leitlinien im weiteren Umfeld des Bachs und das zahlenmäßige Ansteigen der zentrifugalen, vom Bach wegführenden Flugrichtung nach der Mahd lässt den Schluss zu, dass die Libellen nach der Mahd verstärkt vom Bach abwanderten und so – neben erhöhter Prädation (STERNBERG unpubl.) – den beobachteten Bestandseinbruch mit verursachten. Unmittelbarer Auslöser für das Abwandern dürfte der 'crowding'-Effekt kurz nach der Mahd gewesen sein, der vermehrt zu aggressiven Interaktionen führte (STERNBERG unpubl.). Eine zunehmende Abwanderung als Folge erhöhter Populationsdichte wurde auch für *Calopteryx splendens* dokumentiert (LINDEBOOM 1996), wobei optisch optimal strukturierte Habitate dieser Tendenz offensichtlich entgegenwirken und höhere Bestandsdichten zulassen (STETTNER 1995).

Für die These der erhöhten Abwanderung infolge des erhöhten Populationsdrucks am Gewässer spricht, dass bei adulten Libellen einen Tag bzw. bei subadulten Libellen zwei Tage nach Auftreten des Dichtemaximums am Bach wie auch am Graben die höchste Anzahl Libellen im weiteren Umland festgestellt wurde, und dass ihre Häufigkeit im Umland parallel mit der Abundanzabnahme am Gewässer zunahm. Hierbei ist der Vergleich der Kurvenverläufe und nicht der absoluten Individuenzahlen entscheidend, da wegen der Beobachtungsunschärfe im weiteren Umland die Abundanzzahlen hier unterrepräsentiert sind. Subadulte Libellen werden, vielleicht wegen ihrer noch unzulänglichen Flugtauglichkeit oder anfänglich geringeren Flugbereitschaft, erst später im Umland angetroffen als die adulten.

Aber auch nach Stabilisierung des Bestands am Bach blieb das Niveau im Umland festgestellter Libellen nach der Mahd etwas höher als vorher. Daraus könnte man schließen, dass die Produktivität nachschlüpfender Libellen des Biotops oder die Anzahl zuwandernder Libellen für das nun eingeschränkte Raumangebot am Bach zu groß war. Möglicherweise reagieren Weibchen empfindlicher auf den Gedrängefaktor durch erhöhte Individuendichte (vgl. BROCKHAUS 1999) und werden durch die Belästigungen bei der Eiablage besonders leicht vergrämt und zum Abwandern veranlasst, denn gemessen an den Abundanzen vor der Mahd war der Anteil an Kleinlibellen-Weibchen im Umland überproportional groß. Dies deutet auf eine höhere Wanderbereitschaft bei den Weibchen als bei den Männchen.

Am Graben blieb der Gesamtbestand und die Frequenz migrierender *O. coerulescens* während der gesamten Untersuchungszeit mehr oder weniger konstant. Das vollständige Fehlen der Kleinlibellen im Umland des Grabens am Ende der Untersuchungszeit hingegen hing vermutlich eng mit dem Zusammenbrechen ihres Bestandes am Graben selbst zusammen, so dass von dort der Nachschub ausblieb. Dies alles sind Hinweise, dass die Dispersionsrate eng mit der Populationsdichte, aber auch mit der sich verändernden Habitatqualität korreliert ist (MICHIELS & DHONDT 1989, STETTMER 1995, 1996). Eine steigende Abwanderrate mit zunehmender Populationsdichte ist eine unter den Tieren weit verbreitete Strategie zur Vermeidung von Überbevölkerung und der damit verbundenen Ressourcenverknappung. Sie führt aber auch zur Neubesiedlung von Biotopen oder zum Individuenaustausch zwischen benachbarten Populationen.

Schlussfolgerungen

Strukturreiche, extensiv genutzte Wiesen und Bracheflächen nahe der Fortpflanzungsgewässer werden bis zu einer Entfernung von mindestens 60 m von Libellen in vielfältiger und je nach Art in unterschiedlicher Weise genutzt. Ein reichhaltiges Vegetationsmosaik durch verschiedene Sukzessionsstadien und/oder unterschiedliche Bewirtschaftung und Erhaltung solcher Flächen in einer der Libellenpopulation entsprechenden Größe in Gewässernähe bieten – neben einem intakten, vielfältigen Ökosystem als Fortpflanzungsgewässer – die beste Voraussetzung für den dauerhaften Fortbestand einer artenreichen Libellenzönose. Ist eine großflächige Bewirtschaftung derartiger Wiesen notwendig, sollten folgende Punkte beachtet werden:

— Uferbrachen und Gewässerrandstreifen sind wichtige Rückzugshabitate der Libellen. Gleichzeitig dienen diese Streifen als Pufferzone für Dünger- und Pestizideintrag in das Gewässer. Bei großflächiger Mahd oder bei der Umwandlung von Wiesen in Ackerflächen sollten die Wiesen maximal nur bis zu einem Abstand von 5, besser 10 m oder mehr zum Gewässer gemäht bzw. umgebrochen werden.

— An Fließgewässern sollten gewässernahe Wiesen nicht gleichzeitig an beiden Ufern, bei Stillgewässern nur sektorenweise gemäht werden; mindestens eine Teilfläche in unmittelbarer Nachbarschaft zu einem optimalen Libellenhabitat sollte unbedingt ungemäht bleiben.

— Unterschiedliche Bewirtschaftungsweisen wie verschiedene Mahdrhythmen fördern die Ausbildung stufig aufgebauter, vielfältiger Vegetationsmosaiken mit unterschiedlichem Arten- und Strukturangebot und die reichliche Entwicklung von Beuteorganismen für die Libellen. Damit wird die Attraktivität einer Wiese für viele Libellenarten erhöht.

— Bei großflächiger Strukturveränderung gewässernahe Wiesen durch Mahd oder Wiesenumbbruch sollten ein großes oder mehrere kleine, ganzjährig besonnte, strukturreiche Ersatzhabitate wie etwa Wiesenbrachen erhalten bleiben oder neu geschaffen werden. Die Größe der insgesamt zu Verfügung stehenden Fläche muss den Raumansprüchen der Libellenarten und der Bestandsgröße entsprechen. Anhaltspunkte hierfür sind STERNBERG & BUCHWALD (1999, 2000) zu entnehmen.

— Fortpflanzungshabitat und Ersatzhabitate sowie die Ersatzhabitate untereinander sollten durch ganzjährig besonnte, möglichst kurze, kontinuierliche Leitlinien oder Korridore wie Grabenbrachen, Acker- und Wiesenrandstreifen mit höherer Vegetation, Wegraine etc. verbunden sein. Besser wäre ein Verbundsystem mehrerer dieser Leitlinien als Leitliniennetz, möglichst auch mit Verbindung zu anderen Biotopen. Hochstaudeninseln, kleinere Buschgruppen etc. können eine Brückenkopffunktion übernehmen, die den Libellen Anreiz und Möglichkeit bieten, deckungslose Flächen schnell zu überqueren und Schutz vor Prädatoren zu finden. Die Hochstaudeninseln sollten mindestens 10 m², besser noch einige 100 m² groß, möglichst arten- und strukturreich und nicht zu dicht bewachsen sein. Sie sollten relativ frei liegen, besonnt und aus einigen Metern Entfernung optisch gut wahrzunehmen sein. Der Abstand zwischen ihnen sollte zudem nicht zu groß sein und für Kleinlibellen maximal etwa 10-15 m, für Großlibellen bis 50 m, maximal bis etwa 100-150 m, betragen.

Danksagung

Wir danken Klaus Guido Leipelt, Andreas Martens und Florian Weihrauch für die kritische Durchsicht des umfangreichen Manuskriptes und ihre wertvollen Kommentare.

Literatur

- BERNAYS E.A. & R. BARBEHENN (1987) Nutritional ecology of grass foliage-chewing insects. In: SLANSKY F. & J.G. RODRIGUEZ (Hrsg.) Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates. Wiley, New York: 147-175
- BERNAYS E.A. & S.J. SIMPSON (1990) Nutrition. In: CHAPMAN R.F. & A. JOERN (Hrsg.) Biology of grasshoppers. Wiley, New York: 105-128
- BEZZEL E. (1980) Beobachtungen zur Nutzung von Kleinstrukturen durch Vögel. *Berichte der ANL [Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege]* 4: 5-11
- BONESS M. (1953) Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 22: 225-277
- BROCKHAUS T. (1999) Populationsökologische Untersuchungen an der Federlibelle *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771) an einer regionalen Verbreitungsgrenze (Odonata: Platycnemididae). Dissertation, Universität Leipzig
- BUCHWALD R. (1989) Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatbindung einiger Libellenarten der Quellmoore und Fließgewässer. *Phytocoenologia* 17: 307-448
- BUCHWALD R. & B. SCHMIDT (1990) Der Kleine Blaupfeil (*Orthetrum coerulescens*, Odonata) in Südbaden – Spezielle Untersuchungen zu ökologischen Ansprüchen, Populationsdynamik und Gefährdung. *Mitteilungen des badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz* (N.F.) 15: 109-144
- 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*, Coenagrionidae). *Natur und Landschaft* 64: 198-403
- CHAPMAN R.F. (1990) Food selection. In: CHAPMAN R.F. & A. JOERN (Hrsg.) Biology of grasshoppers. Wiley, New York: 39-72
- CORBET P.S. (1952) An adult population study of *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Animal Ecology* 21: 206-222.
- DETZEL P. (1984) Auswirkungen der Mahd auf die Heuschreckenfauna von Niedermoorwiesen. *Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* 59/60: 345-360
- FEDERSCHMIDT A. (1988) Untersuchungen zur Kongruenz von Heuschreckengemeinschaften und Pflanzengesellschaften unter Berücksichtigung von Vegetationsstruktur und Mikroklima. Unveröff. Diplomarbeit, Universität Freiburg
- GERKEN B. (1983) Zum Status der Helmazurjungfer (*Coenagrion mercuriale*; Insecta: Odonata) am südlichen und mittleren Oberrhein. *Berichte Arbeitsgruppe Naturschutz Freiburg* 2: 96-99.
- HEIDORN T.J. & A. JOERN (1987) Feeding preference and spatial distribution of grasshoppers (Acrididae) in response to nitrogen fertilisation of *Calamobifla longifolia*. *Functional Ecology* 1: 369-376
- HEROLD D. (1990) Das Wiesenrandstreifenprogramm: Auswirkungen auf Verteilung, Migration und Populationsentwicklung von Feldheuschrecken (Acrididae: Gomphocerinae). Unveröff. Diplomarbeit, Universität Erlangen-Nürnberg
- HEYMER A. (1973) Verhaltensstudien an Prachtlibellen. Beiträge zur Ethologie und Evolution der Calopterygidae Selys, 1850 (Odonata; Zygoptera). *Fortschritte der Verhaltensforschung* 11: 1-100
- HOVESTADT T., J. ROESER & M. MÜHLENBERG (1992) Flächenbedarf von Tierpopulationen. [Berichte aus der ökologischen Forschung, Band 1] Forschungszentrum Jülich GmbH, Jülich
- JACOBS M.E. (1955) Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology* 36: 566-586

- LINDEBOOM M. (1996) Fortpflanzungsbiologie der Gebänderten Prachtlibelle (*Calopteryx splendens*) (Calopterygidae, Odonata). Dissertation, Universität Freiburg
- LOIBL E. (1958) Zur Ethologie und Biologie der deutschen Lestiden (Odonata). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 15: 54-81
- LÖSING U. (1988) Auswertung faunistisch-ökologischer Bestandsaufnahmen im NSG 'Achmer Grasmoor' und der geplanten Erweiterungsfläche im Hinblick auf Pflege und Entwicklung. Unveröff. Diplomarbeit, Universität-Gesamthochschule Paderborn, Abt. Höxter
- MARTENS A. (1996) Die Federlibellen Europas. Platycnemididae. Die neue Brehm-Bücherei 626. Westarp, Magdeburg & Spektrum, Heidelberg
- MATTSON W.J. (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161
- MICHELIS N.K. & A.A. DHONDT (1989) Population dynamics of the dragonfly *Sympetrum danae* with special reference to dispersal in mature stage (Odonata: Libellulidae). In: Populatie- en gedragsecologie van de Zwarte Heidelibel *Sympetrum danae* (Sulzer) (Odonata: Libellulidae). Dissertation, Universität Antwerpen, Kap. III: 1-29
- MORRIS M.G. (1969) Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. IV. Abundance and diversity of Homoptera – Auchenorhyncha. *Journal of Applied Ecology* 8: 37-52
- MORRIS M.G. & W.E. RISPIN (1987) Abundance and diversity of the coleopterous fauna of a calcareous grassland under different cutting regimes. *Journal of Applied Ecology* 24: 451-465
- MÜHLENBERG M. (1989) Freilandökologie. 2. Aufl. Quelle & Meyer, Heidelberg
- NEUBAUER K. & G. REHFELDT (1994) Roosting site selection in the damselfly species *Calopteryx haemorrhoidalis* (Odonata: Calopterygidae). *Entomologia Generalis* 19: 291-302
- OPPERMANN R. (1987) Beziehungen zwischen Vegetation und Fauna in Feuchtwiesen. *Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* 62: 347-379
- PARR M.J. & M. PARR (1972) Survival rates, population density and predation in the damselfly, *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 1: 137-141
- RITSCHEL-KANDEL G. (1986) Hilfsprogramm für Spinnen und Insekten. Ungedüngte Altgrasstreifen. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Würzburg* 25: 1-28
- SCHMIDT B. (1990) Faunistisch-ökologische Untersuchungen zur Libellenfauna im NSG Wollmatinger Ried bei Konstanz. Auswirkungen und Bedeutung der Streuwiesenmäh und Überschwemmungen auf die Libellenbesiedlung. *Naturschutzforum* 1989/90: 39-80
- SCHUHMANN H. (1959) Beobachtung an gekennzeichneten Libellen (Odonata). *Bericht der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover* 104: 105-110
- STERNBERG K. (1990) Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursache ihrer Moorbinding. Dissertation, Universität Freiburg i. Br.
- STERNBERG K. (1994) Einfluß der Mähde ufernaher Wiesen auf Libellen (Odonata). *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag* 1993: 21-30
- STERNBERG K. (1999) Populationsökologie und Ausbreitungsverhalten. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (1999) (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 1. Ulmer, Stuttgart: 119-133
- STERNBERG K. (2000) *Sympetrum striolatum* - Große Heidelibelle. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (2000) (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2. Ulmer, Stuttgart: 602-616

- STERNBERG K. & R. BUCHWALD (1999) (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 1. Ulmer, Stuttgart
- STERNBERG K. & R. BUCHWALD (2000) (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2. Ulmer, Stuttgart
- STERNBERG K., R. BUCHWALD & W. RÖSKE (1999) Coenagrion mercuriale – Helm-Azurjungfer. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (1999) (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 1. Ulmer, Stuttgart: 255-270
- STETTNER C. (1995) Ausbreitungsverhalten und Habitatsprüche von Fließwasserlibellen. Existiert zwischen Fließgewässer-Systemen ein Biotop-Verbund? *Naturschutz und Landschaftsplanung* 27: 52-60
- STETTNER C. (1996) Colonisation and dispersal patterns of banded (*Calopteryx splendens*) and beautiful demoiselles (*C. virgo*) (Odonata: Calopterygidae) in south-east German streams. *European Journal of Entomology* 93: 579-593
- THOMAS P. (1980) Wie reagieren Heuschrecken auf die Mahd? *Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung* 5: 94-99
- WATANABE M. & M. TAGUCHI (1988) Community structure of coexisting *Sympetrum* species in the central Japanese paddy fields in autumn (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 17: 249-262
- WELLS T.C.E. (1974) A comparison of the effects of sheep grazing and mechanical cutting on the structure and botanical composition of chalk grassland. In: DUFFY E., M.G. MORRIS, J. SHEAIL, L.K. WARD, D.A. WELLS & T.C.E. WELLS (Hrsg.) Grassland ecology and wildlife management. Chapman & Hall, London: 497-515
- WERZINGER J. (1993) Zwischenbericht Ophiogomphus in Ulm 24.4.93. Unveröff. Manuskript eines Vortrages auf der Jahrestagung der Schutzgemeinschaft Libellen in Baden-Württemberg (SGL), Ulm
- WILDERMUTH H. (1992) Habitate und Habitatwahl der Großen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis* Charp., 1852) (Odonata: Libellulidae). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 1: 3-21
- WILDERMUTH H. (1993) Habitat selection and oviposition site recognition by the dragonfly *Aeshna juncea* (L.): an experimental approach in natural habitats (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 22: 27-44
- ZÄHNER R. (1960) Über die Bindung der mitteleuropäischen Calopteryx-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. II. Der Anteil der Imagines an der Biotopbindung. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 45: 101-123

Manuskripteingang: 12. März 2003