

Auswirkungen von Hochwassern auf die Emergenzraten von Libellen an Fließgewässern des Oberrheinischen Tieflandes (Odonata)

Karl Westermann

Buchenweg 2, D-79365 Rheinhausen, <karl.westermann@googlemail.com>

Abstract

Impacts of flood events on the emergence rates of Odonata in watercourses in the Upper Rhine lowland plains, Baden-Wuerttemberg, Germany — Exuviae were collected systematically during several years at four running water sites in the southern Upper Rhine lowland plains. Different impacts of floods on the emergence of Odonata were documented: At two channels, over which the main flood discharge occurred, the emergence rates of all frequent species decreased to insignificant levels. In contrast, emergence rates drastically increased at a side channel, which featured little current during floods. At one stream, the emergence rates of some species recovered at the earliest after two years. In a mesotrophic channel considerable amounts of nutrients were accumulated during a flood, causing the macrophyte populations to almost entirely die off, so that Odonata larvae evidently migrated away in large numbers. Emergence was at most an exception during floods. A long-lasting flood delayed the emergence in the same year for several weeks. The specific flood characteristics of a running water site are crucial factors for both species composition and the abundance of Odonata. As reported from other organisms, the results confirmed that a 'catastrophic drift' may occur during floods, possibly leading to a substantial reduction of population sizes. The larvae of Odonata can survive in refugia like side channels, and recolonize watercourses with flood-depleted subpopulations from there.

The canalization of most watercourses in Central Europe has destroyed many of these refugia or has reduced their effectiveness. Hence, securing and reconstructing refugia has become a key challenge for water management authorities when running waters are revitalized and measures for flood protection are taken. The conservation or recreation of a species-rich and abundant fauna in riverscapes cannot succeed otherwise.

Zusammenfassung

Während mehrjähriger systematischer Exuvien-Aufsammlungen an vier Fließgewässern der südlichen Oberrheinebene (Baden-Württemberg, Deutschland) konnten verschiedene Auswirkungen einzelner Hochwasser auf die Emergenz von Libellen dokumentiert werden. An zwei Vorflutern für das Hochwasser gingen die Emergenzraten aller häufigen Arten auf unbedeutende Reste zurück, während sie gleichzeitig in einem strömungsarmen Seitenarm be-

trächtlich anstiegen. An einem Altrhein erreichten die Emergenzraten einiger Arten nach einem Hochwasser frühestens nach zwei Jahren ihre ursprünglichen Werte. Ein mesotrophes Fließgewässer erhielt während des Hochwassers beträchtliche Nährstoffeinträge, so dass in der Folgezeit die Makrophyten fast vollständig abstarben und die Libellenlarven offensichtlich in großer Zahl abwanderten. Während Hochwasser abliefen, kam es höchstens ausnahmsweise zur Emergenz. Ein anhaltendes Hochwasser verzögerte im gleichen Jahr die Emergenz um mehrere Wochen. Die erhobenen Befunde weisen darauf hin, dass Artenspektren und Abundanzen der Libellenfauna von Fließgewässern durch deren spezifische Hochwassercharakteristik entscheidend beeinflusst werden. Die Ergebnisse bestätigten die von anderen Organismen bekannte Tatsache, dass es während Hochwassern zu einer 'Katastrophendrift' kommen kann, die zu starken Veränderungen lokaler Larvenpopulationen und möglicherweise zu Bestandsrückgängen führt. Libellenlarven können in Refugien wie in Seitenarmen überleben und von dort aus das Hauptgewässer wieder besiedeln.

Durch den Ausbau der meisten Fließgewässer Mitteleuropas gingen viele dieser Refugien verloren oder stehen nur eingeschränkt zur Verfügung. Bei der Renaturierung von Fließgewässern und bei Maßnahmen der Hochwasserrückhaltung sollte die Sicherung und Wiederherstellung von Refugien eine entscheidende Aufgabe der Wasserwirtschaft werden, ohne welche die Erhaltung oder Wiederbegründung einer arten- und individuenreichen Fauna in den Fluss- und Bachlandschaften nicht gelingen kann.

Einleitung

Unter den mitteleuropäischen Libellenarten besiedeln die meisten Gomphiden, die Arten der Gattungen *Calopteryx* und *Cordulegaster*, *Coenagrion mercuriale*, *C. ornatum* und *Orthetrum coerulescens* ausschließlich oder häufig Fließgewässer. Einzelne Arten kommen regelmäßig an breiten Flüssen und Strömen mit beträchtlichen Abflüssen vor, während andere nur an schmalen Gewässern mit geringen Abflüssen anzutreffen sind. Im Mikrohabitat der Larven herrschen bei allen Arten geringe oder mäßige Strömungsgeschwindigkeiten. Einzelne Arten wie *Lestes viridis*, *Erythromma lindenii*, *Ischnura elegans* und *Platycnemis pennipes* können sowohl an Stillgewässern als auch an Fließgewässern mit geringer, weitgehend laminarer Strömung häufig sein (Übersichten z.B. bei STERNBERG & BUCHWALD 1999, 2000). Die letzten vier Arten erreichen an gleichmäßig fließenden Altarmen der südbadischen Oberrheinniederung hohe Abundanzen (WESTERMANN 2002a). Viele andere Arten sind überwiegend an Stillgewässern anzutreffen, können sich aber auch regelmäßig in Fließgewässern erfolgreich entwickeln.

Auch bei beträchtlicher Strömung existieren in naturnahen Fließgewässern strömungsarme Bereiche, in denen wenig strömungstolerante Arten leben können, wie Seitenarme, Nebengewässer, Buchten, Uferzonen, geschlossene Makrophyten-Bestände, im Wasser liegende tote Bäume (ECKERT et al. 1996, HERING & REICH 1997, LOHR 2003), Kies- und Feinsediment-Bänke, Kolke, größere Blöcke oder Geniste. Die Larven der Gomphiden graben sich ein und erhalten auf diese Weise Strömungsschutz. Werden sie frei gespült oder verlassen sie das schüt-

zende Substrat, unterliegen sie schon bei relativ geringen Fließgeschwindigkeiten der Drift (MÜLLER 1995, SUHLING & MÜLLER 1996). In großen, ausgebauten Flüssen schaffen Bühnenfelder mit ihrer speziellen Strömungsdynamik ein Mosaik unterschiedlicher Strömungs- und Substratverhältnisse, welche die Ansiedlung verschiedener Arten erleichtern (MÜLLER 1995). Die Steinschüttungen von Bühnen selbst stellen artenreiche Lebensräume dar, die ebenfalls auf gradierte Strömungsverhältnisse zurückzuführen sind (EGGERS 2006, MÜLLER 2004). Hochwasserkanäle und viele kanalisierte Flüsse und Bäche weisen dagegen einen gleichmäßigen Querschnitt auf, so dass die Strömung bis hart an die Ufer reicht und strömungsarme Bereiche außerhalb von Niedrigwasserzeiten weitgehend fehlen.

Während eines Hochwassers wird das Überdauern von Fließwasserarten umso unwahrscheinlicher, je länger dieses andauert und je größer die Abflüsse und die Fließgeschwindigkeiten werden (SEDELL et al. 1990, LAKE 2000). Auch in den Uferzonen steigt dann die Strömung regelmäßig stark an. Bei hohen Wasserständen kann es zu flächigen Überflutungen jenseits der Mittelwasserlinien kommen. In Strömungsbereichen können Makrophytenbestände großflächig reduziert oder vernichtet werden (z.B. WESTERMANN & WESTERMANN 1998a, WESTERMANN 2002a). Hochwasser können große Mengen von Sediment mit sich führen, im Extremfall kommt es zur Abschwemmung und Umlagerung der oberen Sedimentschichten und zu Geschiebe. Solche nachhaltigen Ereignisse lösen regelmäßig eine Katastrophendrift ("catastrophic drift") aus, ein massenhaftes Abtreiben von Pflanzen und Tieren (ANDERSON & LEHMKUHL 1968, WATERS 1972, BADRI et al. 1987, SEDELL et al. 1990, LAKE 2000, LIMNEX 2004). Individuen von Arten, Artengruppen und Lebensgemeinschaften, die durch Hochwasser existenziell bedroht sind, können in Refugien zeitlich begrenzt oder dauerhaft weiter leben. Nach dem Rückgang des Hochwassers wirken solche Refugien als Zentren für eine natürliche Wiederbesiedlung derjenigen Gewässerbereiche, in denen die Bestände reduziert oder im Extremfall vernichtet wurden (z.B. PREVOT & PREVOT 1986, BADRI et al. 1987, SEDELL et al. 1990).

Über die Auswirkungen eines Hochwassers auf Libellenlarven ist wenig bekannt. Wenn bei großen Hochwassern drastische Rückgänge der Invertebraten dokumentiert wurden, waren manchmal auch Odonaten in geringen Anteilen vertreten (z.B. PREVOT & PREVOT 1986, BADRI et al. 1987, ARGERICH et al. 2004). Die Erfassung der Imagines (BEZDĚČKA 2000) bringt keine eindeutigen Ergebnisse, da die Herkunft der Tiere an einem Gewässer nicht geklärt werden kann.

Die vorliegenden Befunde entstanden im Rahmen mehrjähriger systematischer Exuvien-Aufsammlungen. Sie galten einerseits *Onychogomphus forcipatus* und anderen Gomphiden (WESTERMANN & WESTERMANN 1996, 1998b, KW unpubl.), andererseits den Dominanzen und Abundanzen aller Libellenarten in einem geplanten Hochwasserpolder (WESTERMANN 2002a). Während der Untersuchungen liefen zufällig einzelne Hochwasser ab, deren Auswirkungen dokumentiert werden konnten. Bisher sind zwei spezielle Aspekte im Zusammen-

hang mit anderen Themen publiziert (WESTERMANN 2003, 2008). In der hier vorliegenden Arbeit sollen alle belegten oder zu erwartenden Auswirkungen von Hochwassern zusammengestellt und angesichts der Lücken im odonatologischen Schrifttum ausführlich diskutiert werden. Eine gute Orientierung ermöglichte das umfangreiche Schrifttum zu den Auswirkungen von Hochwassern auf andere Organismengruppen, aus dem eine Auswahl hier zitiert wird.

Untersuchungsgebiete und Methoden

Die Untersuchungsgewässer und ihre Hochwasser

Restrhein zwischen Markt (Lkr. Lörrach) und Breisach (Lkr. Breisgau-Hochschwarzwald), etwa 50 Rhein-Kilometer: Unterhalb von Basel beginnt der linksrheinische Rheinseitenkanal, der seit etwa 50 Jahren die Rhein-Abflüsse bis zu Werten von mindestens 1400 m³/s aufnimmt. Das alte, korrigierte Rheinbett erhält damit an durchschnittlich etwa 300 Tagen im Jahr nur die garantierten Abflüsse von 30 m³/s bzw. 20 m³/s in den Wintermonaten – daher der Name 'Restrhein'. Nur bei Hochwasser wird der gesamte zusätzliche Abfluss über den Restrhein abgeführt (Übersicht z.B. bei WESTERMANN & SCHARFF 1988). Zwischen den alten Bühnen sind regelmäßig Buchten entstanden, die bis zu mittleren Hochwassern für die Tiere des Restrheins Schutz bieten.

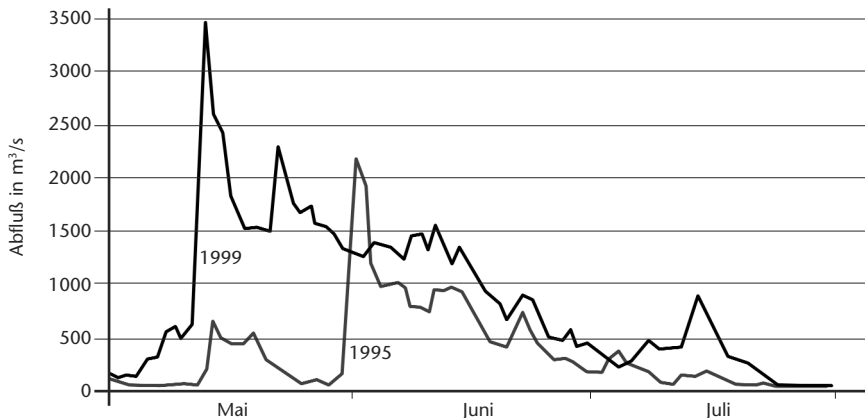


Abbildung 1: Abflüsse des Restrheins (Pegel Rheinweiler) während der Monate Mai, Juni und Juli der Jahre 1995 (grau) und 1999 (schwarz). Quelle: Wasser- und Schifffahrtsamt Freiburg. — Figure 1: Discharge of the river "Restrhein" (water gauge Rheinweiler; Baden-Wuerttemberg, Germany) during May, June, and July of the years 1995 (grey) and 1999 (black).

Besondere Hochwasserjahre in der Untersuchungszeit waren 1995 und 1999 (Abb. 1). Ein Anstieg des Abflusses um $100 \text{ m}^3/\text{s}$ gegenüber den Regelabflüssen erhöht den Wasserstand schon um etwa einen halben Meter. Steigt der Abfluss um $600 \text{ m}^3/\text{s}$, so wächst der Wasserstand um mehr als zwei Meter; bei Abflüssen von $2000 \text{ m}^3/\text{s}$ sind es schon knapp fünf Meter. Die Strömungsgeschwindigkeit wächst ebenfalls beträchtlich. Bei großen Hochwassern erreicht die Strömung dabei alle Uferbereiche. In der ersten Julihälfte 1995 (ablaufendes Hochwasser, Abb. 1) wurden am Oberlauf und am oberen Mittellauf in den Uferbereichen regelmäßig Fließgeschwindigkeiten an der Oberfläche von durchschnittlich $0,5$ bis $1,0 \text{ m/s}$, minimal $0,3 \text{ m/s}$, maximal mindestens $2,0 \text{ m/s}$ geschätzt (WESTERMANN & WESTERMANN 1996). Im Jahr 1998 herrschte fast durchgehend Niedrigwasser. Die Verhältnisse 1996 waren ähnlich; nur um den 10.07. lief eine Woche lang ein Hochwasser mit einem Spitzenabfluss von etwa $870 \text{ m}^3/\text{s}$ durch.

Als Folge der Hochwasser 1995 waren die Makrophytenbestände 1996 beträchtlich kleiner als 1998 (WESTERMANN & WESTERMANN 1998a). Das Hochwasser von 1999 beseitigte die Makrophyten bis auf winzige Reste. Bei jedem Hochwasser in der Vegetationsperiode wurden in auffälliger Weise große Bündel von *Elodea nuttallii* abgetrieben und an Strömungshindernissen angeschwemmt. Die Art dominiert einerseits weite Uferbereiche und ist andererseits wenig strömungstolerant (WESTERMANN & WESTERMANN 1998a).

Altrhein und Hexenkehle bei Weisweil (Lkr. Emmendingen), etwa 8 km nördlich des Kaiserstuhlrandes, bilden einen Ausschnitt aus einem ausgedehnten Altwassersystem des Rheins. Der Altrhein ist auf der Untersuchungsstrecke 32 bis 40 m breit und erreicht dort bei normalen Abflüssen eine maximale Tiefe von $2,2 \text{ m}$ und eine maximale Fließgeschwindigkeit von $0,2 \text{ m/s}$. Alljährlich werden in der Vegetationsperiode für die Dauer von etlichen Tagen zusätzliche Abflüsse aus dem Rhein zugeführt, die wie kleine Hochwasser wirken. Extreme Hochwasserereignisse wie 1999 treten nur ausnahmsweise auf. Die Hexenkehle ist ein Zufluss des Altrheins. Sie wird aus Grundwasserquellen gespeist und ist nur selten von Hochwassern betroffen. Sie hat in der Regel nur geringe Abflüsse und auf den meisten Abschnitten keine deutlich erkennbare Fließgeschwindigkeit. Auf den Untersuchungsstrecken ist sie 11 bis 24 m breit und maximal $2,2 \text{ m}$ tief. Während am Altrhein als Hauptvorfluter bei dem Hochwasser 1999 die Strömungsgeschwindigkeiten zeitweise stark anstiegen, blieben sie an der Hexenkehle moderat. Ausführliche Biotopbeschreibungen finden sich bei WESTERMANN (2002a), siehe auch WESTERMANN (2006, 2008).

Hochwasserstände mit breiten Ausuferungen traten 1999 vom 06.05. bis 15.07. auf, vor allem vom 12.05. bis 25.06. Die Höchstwasserstände waren am 13. und 14.05. erreicht (Abb. 2). Am Unterlauf und am unteren Mittellauf lag der Wasserstand an diesen Tagen mindestens 2 m über Normal. Große Teile des Rheinwaldes Weisweil waren am 13. und 14.05. flächig und in vielen Bereichen hoch überflutet.

Die oberste Sedimentschicht des Altrheins mit teilweise dicken Faulschlammhorizonten wurde auf den Kontrollstrecken bei diesem Hochwasser weitgehend abgetragen. Die üppigen Makrophytenbestände mit hohen Deckungsgraden, unter denen *E. nuttallii* dominierte, waren nach dem Hochwasser bis auf vereinzelte Pflanzen verschwunden. Die reichhaltige Makrophytenflora der Hexenkehle mit großen Beständen von Characeen und anderen Arten nährstoffarmer und mäßig nährstoffreicher Gewässer (WESTERMANN & WESTERMANN 1998c) blieb bei dem Hochwasser hingegen zunächst vollständig erhalten. Wegen offensichtlich großer Nährstoffeinträge während des Hochwassers kümmerten die Makrophyten allerdings in den Monaten danach und starben im Unterlauf bis auf geringe Reste bis zum folgenden Jahr ab (vgl. WESTERMANN 2002a).

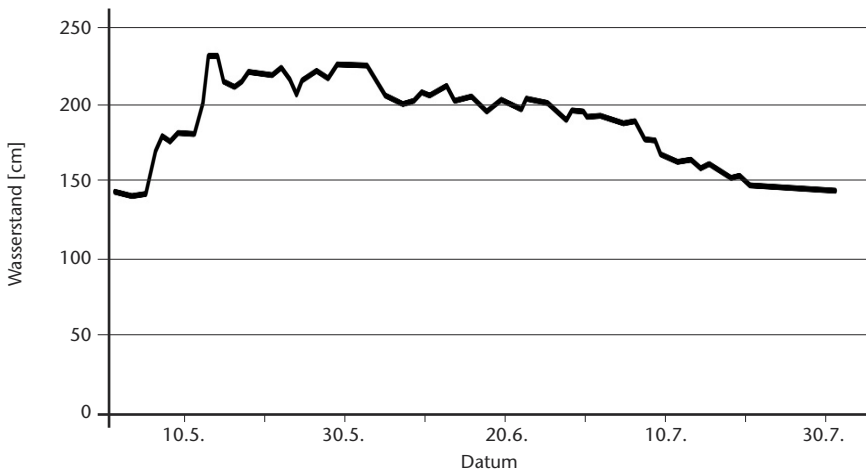


Abbildung 2: Tägliche Höchstwerte des Wasserstandes zwischen dem 01.05. und dem 31.07.1999 am Pegel 'Obere Schanz' des Altrheins. Der Pegel liegt am Mittellauf und im Gegensatz zu den untersuchten Kontrollstrecken am Altrhein und an der unteren/mittleren Hexenkehle nicht mehr im Rückstaubereich der Rheinstraße Weisweil. Er wies deshalb erheblich geringere Wasserstände als die weiter unten liegenden Gewässerstrecken auf, von denen keine Wasserstände dokumentiert sind. Er zeigt aber deutlich die Hochwassersituation zwischen dem 06.05. und dem 15./30.07.1999. Quelle: (Ehemalige) Gewässerdirektion Südlicher Oberrhein/Hochrhein, Projektgruppe Breisach. — Figure 2: Daily maximum values of the water level at the water gauge 'Obere Schanz' of the 'Altrhein' (Baden-Wuerttemberg, Germany) between 01-v and 31-vii-1999. The water gauge is situated upstream of the investigated sections of the 'Altrhein' and the lower/ middle 'Hexenkehle', and is not affected by an intersecting road, which impounds the flood waters. The depicted water levels are therefore considerably lower than in the investigated areas, from where no water levels are documented. Nevertheless, the flood situation from 06-v-1999 onwards is clearly displayed.

Leopoldskanal (Lkr. Emmendingen), etwa 11 km nördlich des Kaiserstuhlrandes: Er ist ein 12 km langer, bei normalen Abflüssen etwa 32 m breiter Hochwasserkanal für die kleinen Schwarzwaldflüsse Elz, Glotter und Dreisam mit einem Einzugsgebiet von etwa 1100 km². Da bei geringen Abflüssen der Großteil des Wassers über die Alte Elz abfließt, sind Niedrigwasserstände im Kanal häufig. Bei der Schneeschmelze und vor allem bei anhaltenden Regenfällen im mittleren und südlichen Schwarzwald treten regelmäßige Hochwasser auf. Der höchste Abfluss einer Zwei-Jahresperiode liegt nach Angaben der Hochwasser-Vorhersage-Zentrale Baden-Württemberg (vgl. <www.hvz.baden-wuerttemberg.de>) im Mittel bei 162 m³/s. Die Fließgeschwindigkeit kann bei Hochwasser auf Werte von bis zu 5 m/s ansteigen. Im Unterlauf reduzieren der Rückstau vom Rhein her und ein als Wehr wirkender Düker die Fließgeschwindigkeit jedoch merklich. Im Flussbett existieren nur in geringem Maße Strömungsschutz bietende Blocksteine, regelmäßig kommen aber offene Ritzen in Ufer- und Sohlen-Befestigungen sowie Eintiefungen hinter kleinen Schwellen vor. Schon nach einem mittleren Hochwasser fehlen Makrophyten selbst im Unterlauf weitgehend, während in Niedrigwasserjahren wie 2006 sich oberhalb des Dükers flächige Bestände von *E. nuttallii* und *Myriophyllum spicatum* entwickeln.

Methoden

Am Altrhein und an seinem Zufluss Hexenkehle wurden 1994 und 1997 bis 2003 auf verschiedenen Kontrollstrecken systematisch die Exuvien aller oder einzelner Arten erhoben. Einzelheiten sind ausführlich in früheren Arbeiten beschrieben, insbesondere bei WESTERMANN (2002a).

Am Restrhein wurden in den Jahren 1995, 1996, 1998 und 1999 an einzelnen Tagen auf Kontrollstrecken die Exuvien von *Onychogomphus forcipatus* systematisch ausgezählt. Der Restrhein ist eines der beiden Gewässer des südlichen Oberrheins mit einer sehr großen Population dieser Art (WESTERMANN & WESTERMANN 1998b). Daneben wurde auch nach Exuvien anderer Gomphiden (vgl. WESTERMANN & WESTERMANN 1996) und aller übrigen Arten gesucht.

Am Leopoldskanal wurden mehrfach die Exuvien von *O. forcipatus* auf Kontrollstrecken quantitativ erfasst und nebenher die anderer Arten erhoben. Hier und an seinen Zuflüssen lebt die zweite große Population des südlichen Oberrheins (WESTERMANN & WESTERMANN 1998b, KW unpubl.).

Alle Exuvien wurden vom Kajak aus aufgesammelt, vielfach im Team mit meinem Sohn Sebastian und meiner Frau Elisabeth. In dieser Arbeit werden vor allem die aussagekräftigen Daten von Libellenarten mit großen oder mittleren Abundanzen ausgewertet.

Ergebnisse

Rückgang der Emergenzraten am Altrhein

Mit Ausnahme der Arten, die vor Mitte Mai ihre Emergenzperiode weitgehend abschließen konnten, gingen die Emergenzraten im Hochwasserjahr 1999 drastisch zurück (Abb. 3, 4). Während des Hochwassers schlüpften nur wenige Individuen, im Gegensatz zur Hexenkehle blieben auch nach dem Hochwasser die Emergenzraten gering. Die Daten von 1999 der Abbildungen 3 und 4 stammen aus den Wochen nach dem Hochwasser.

Auch im Folgejahr 2000 erreichten die Emergenzraten von *Erythromma lindenii*, *Ischnura elegans*, *Platycnemis pennipes* und anderen noch längst nicht das frühere Niveau, das erst 2001 wieder erzielt oder übertroffen wurde. Im Gegensatz dazu stiegen die Emergenzraten von *Calopteryx splendens* und *Lestes viridis* schon im Jahr nach dem Hochwasser auf Werte weit über dem früheren Niveau (Abb. 3, 4).

Anstieg der Emergenzraten an der Hexenkehle im Hochwasserjahr

Im strömungsarmen Seitengewässer schlüpften 1999 nach dem Hochwasser in schroffem Gegensatz zum Altrhein noch viele Imagines der Sommerarten, wobei teilweise außergewöhnlich hohe Emergenzraten erreicht wurden (Abb. 5). Gegenüber anderen Jahren fanden sich 1999 nach dem Hochwasser keine großen Unterschiede in den Emergenzraten bei *Sympecma fusca*, *Anax imperator*, *Aeshna mixta* und *Sympetrum vulgatum* (vgl. die Zahl der Exuvien 1999 in Tab. 1).

Im Gegensatz zum Altrhein gingen die Emergenzraten von 2000 an bei allen häufigeren Arten aber wieder stark zurück und fielen teilweise unter das Niveau vor 1999. *Sympecma fusca* verschwand vorübergehend ganz: Im Jahr 2000 wurde noch eine, 2001 gar keine Exuvie gefunden. *Sympetrum striolatum* war auf den kontrollierten Teilstrecken 2001 noch deutlich seltener als vor 1999. Die Einbußen ab 2000 fielen mit dem Absterben ausgedehnter Makrophytenbestände infolge einer Eutrophierung des Gewässers während des Hochwassers 1999 zusammen.

Auswirkungen auf die Emergenzraten am Restrhein und am Leopoldskanal

Am Restrhein setzte das Hochwasser 1999 vor der Emergenzperiode von *O. forcipatus* ein. Während des Hochwassers schlüpften praktisch keine Individuen. Da nach dem Hochwasser nur noch geringe Mengen an Imagines schlüpften, fiel damit am Restrhein fast ein ganzer Jahrgang aus. Bei allen übrigen Arten war die Situation ähnlich.

Ein mittleres Hochwasser am Leopoldskanal 2006 mit Abflüssen bis zu 115 m³/s zu Beginn der Emergenzsaion von *O. forcipatus* beeinflusste die Emergenzraten offensichtlich nicht negativ. Jedenfalls schlüpften 2006 an einem 250 m langen Uferabschnitt oberhalb des Dükers, einem Bereich mit reduzierter Fließgeschwindigkeit, etwa 2500 Imagines. Damit wurde fast die gleiche Abundanz wie 2005 auf einer anschließenden Kontrollstrecke erreicht (KW unpubl.).

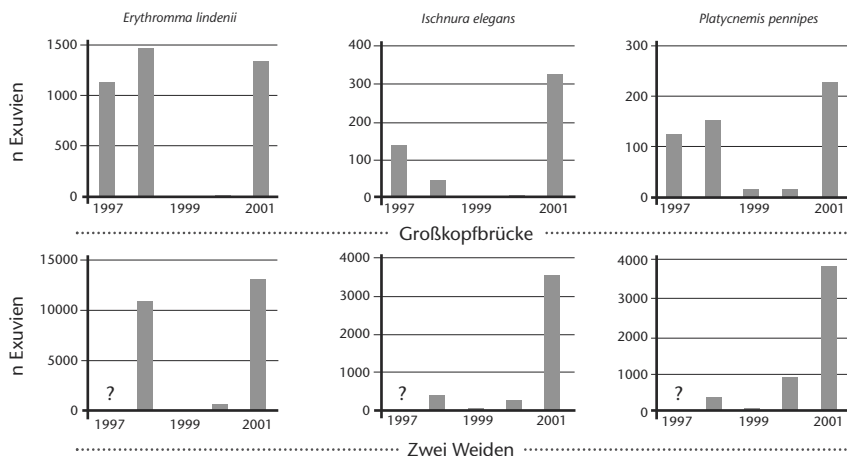


Abbildung 3: Emergenzraten 1997 bis 2001 von *Erythromma lindenii*, *Ischnura elegans* und *Platycnemis pennipes* an den zwei Kontrollstrecken 'Großkopfbücke' und 'Zwei Weiden' des Altrheins. — Figure 3: Emergence rates from 1997 to 2001 of *Erythromma lindenii*, *Ischnura elegans* and *Platycnemis pennipes* at the two investigated sections 'Großkopfbücke' and 'Zwei Weiden' of the 'Altrhein' (Baden-Wuerttemberg, Germany).

Unterbrechung der Emergenz

Während eines kräftigen Hochwassers mit ausgeprägter Verdriftungsgefahr wird die Emergenz ganz überwiegend eingestellt. Als Beleg werden einige aussagefähige Beispiele angeführt:

Restrhein 1995 bis 1999: Die Emergenzraten von *O. forcipatus* zeigten große Unterschiede der Abundanzen je nach den Abflüssen (Abb. 6). Während der Hochwasser waren die Abundanzen frisch geschlüpfter Imagines immer fast 0 oder gar 0, obwohl die Erhebungen 1995 bei nur noch mäßig erhöhten Abflüssen am Ende der Hochwasserphase (Abb. 1) stattfanden. Nach dem extremen Hochwasser 1999 kam die Emergenz nur noch in geringem Maße wieder in Gang, wie zwei quantitative Aufsammlungen (Abb. 6) sowie verschiedene Stichproben zeigten. Von den regelmäßig vertretenen Kleinlibellen *C. splendens* und *P. pennipes* konnten während eines Hochwassers bzw. direkt danach keine oder nur sehr wenige Exuvien gefunden werden.

Leopoldskanal: Bei Hochwassern wurden immer wieder einmal leicht überflutete Vorufer erfolglos nach frischen Exuvien abgesucht. Dabei konnten in wenigen Fällen offensichtlich angeschwemmte, nicht frische Exuvien gefunden werden.

Während eines mittleren Hochwassers mit Abflüssen von 20 bis etwa 115 m³/s vom 28.05. bis 06.06.2006 wurden bei täglichen systematischen Kontrollen auf einer 300 m langen Strecke oberhalb des Dükers – trotz dort merk-

lich verringerten Fließgeschwindigkeiten – keine Belege oder Hinweise auf Emergenz gefunden. Bei zunächst noch leicht erhöhten Abflüssen schlüpfen vom 07. bis 12.06. und am 15. und 16.06. (nicht am 13./14.06.) die letzten 14 *Gomphus vulgatissimus* des Jahres; die erste frisch geschlüpfte *C. splendens* nach dem Hochwasser erschien am 09.06. Die Emergenz von *O. forcipatus* setzte am 07. (eine Exuvie), 08. (drei) und 09.06. (30 Exuvien) ein.

Altrhein Weisweil 1999: Nach dem Abklingen der flächigen Überflutung des Rheinwaldes wurden in den nächsten Wochen immer wieder gut zugängliche Uferabschnitte und ihre angrenzenden, noch leicht oder mäßig überfluteten Waldbereiche erfolglos nach Exuvien abgesucht. Bei der ersten systematischen Exuviensuche vom Kajak aus fanden sich am 16.07. auf etwa 450 m Uferlänge bei noch leicht erhöhtem Wasserstand (Abb. 2) nur etwa 65 Exuvien von sechs Arten, die höchstens einige Tage alt waren. An Stämmen von Bäumen, an denen sich Exuvien oft lange halten, konnten oberhalb des Wasserstandes der vergangenen Wochen keine Exuvien entdeckt werden. Die Großkopfbücke über den Altrhein besitzt eine raue Betonoberfläche. Exuvien blieben hier oft wochen- und monatelang erhalten, so in großer Zahl Exuvien aus dem Vorjahr bis zum Beginn der neuen Emergenzseason. Nach dem Rückgang des Hoch-

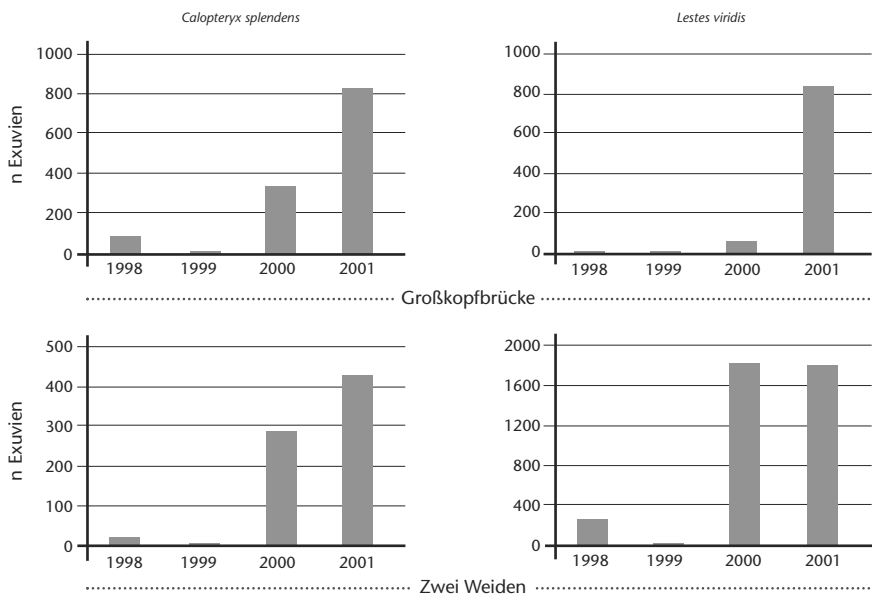


Abbildung 4: Emergenzraten 1998 bis 2001 von *Calopteryx splendens* und *Lestes viridis* an den zwei Kontrollstrecken 'Großkopfbücke' und 'Zwei Weiden' des Altrheins. — Figure 4: Emergence rates from 1998 to 2001 of *Calopteryx splendens* and *Lestes viridis* at the two investigated sections 'Großkopfbücke' and 'Zwei Weiden' of the 'Altrhein' (Baden-Wuerttemberg, Germany).

Tabelle 1. Mediane der Emergenz von acht Libellenarten der Hexenkehle im Hochwasserjahr 1999 und in einzelnen Jahren davor und/oder danach. — Table 1. Medians of emergence for eight Odonata species at the 'Hexenkehle' (Baden-Wuerttemberg, Germany), in the flood year 1999 and in the years before and/ or after.

ART	n EXUVIEN 1999	MEDIAN 1999	JAHR	MEDIAN	DIFFERENZ [TAGE]
<i>S. fusca</i>	85	06.09.	1998	09.08.	-28
<i>L. viridis</i>	8672	09.08.	2000	26.07.	-14
	Unterlauf		2001	28.07.	-12
<i>L. viridis</i>	5655	18.08.	2000	02.08.	-16
	Mittellauf				
<i>L. viridis</i>	3968	01.09.	1998	12.08.	-20
	Oberlauf		2000	15.08.	-17
<i>E. lindenii</i>	2465	13.08.	1997	06.07.	-38
			2000	31.05.	-74
<i>I. elegans</i>	1755	13.08.	1997	20.07.	-24
			2000	23.06.	-51
			2001	17.07.	-27
<i>A. mixta</i>	70	08.08.	1998	01.08.	-7
			2000	11.08.	+3
<i>A. imperator</i>	58	06.08.	1997	15.06.	-52
<i>S. striolatum</i>	1357	01.09.	2000	03.08.	-29
<i>S. vulgatum</i>	340	25.08.	2000	05.08.	-20

wassers waren keine Exuvien an Brückenteilen zu finden, die in den Hochwasserwochen aus dem Wasser ragten. Nach dem Rückgang des Hochwassers schlüpfen im Gegensatz zur Hexenkehle nur noch wenige Imagines (Abb. 3, 4).

Verzögerung der Emergenz

An der Hexenkehle bestand bei den geringen und mäßigen Fließgeschwindigkeiten während des Hochwassers in den meisten Bereichen keine unmittelbare Verdriftungsgefahr über größere Strecken für Larven. Dennoch kam es zu wochenlangen Verzögerungen der Emergenz:

Während des Hochwassers wurden die Uferbereiche nicht nach Exuvien kontrolliert. Bei der ersten systematischen Exuviensuche vom Kajak aus fanden sich am 16.07. bei noch leicht erhöhtem Wasserstand nur 37 Exuvien von sieben Arten auf etwa 700 m Uferlänge, die alle aus den vergangenen Tagen stammten. Zu diesem Zeitpunkt setzte bei etlichen Arten offensichtlich erst ein vollständiger, jahreszeitlich aber stark verspäteter Emergenzyklus ein (Abb. 7, Tab. 1), während dem bei einzelnen Arten außergewöhnlich hohe Abundanzen erreicht wurden (Abb. 5). Im Gegensatz zu den anderen dargestellten Arten, die hauptsächlich am Unterlauf und am Mittellauf schlüpfen, kommt *L. viridis* auch in hohen Abundanzen am Oberlauf vor. Dabei war die übliche Verschiebung der Emergenzperiode vom Unterlauf bis zum Oberlauf (vgl. WESTERMANN 2002b) auch im Hochwasserjahr 1999 ausgeprägt (Tab. 1), in der Abbildung 7 wurden nur die mittleren Verhältnisse des Mittellaufs dargestellt.

In Tabelle 1 wird die Verzögerung der Emergenzperiode gegenüber anderen Jahren für sieben Arten an Hand des Medians belegt. Bei *A. mixta* waren keine Unterschiede erkennbar. Mediane für weitere Jahre oder weitere Arten zeigten dieselben Tendenzen, wurden aber wegen möglicher erheblicher Fehler hier nicht berücksichtigt. *Erythromma lindenii* und *I. elegans* können im Gebiet zweigipfelige Verteilungen mit deutlichen Häufigkeitsunterschieden zwischen den verschiedenen Phasen haben, wodurch in Jahren mit normalen Wasserständen große Verschiebungen des Medians zustande kommen können (KW unpubl.).

Von weiteren Arten schlüpfen nach dem Hochwasser einzelne Individuen noch außergewöhnlich spät, so je ein *Gomphus pulchellus* am 25.07. und kurz vor dem 15.08., drei *Orthetrum cancellatum* kurz vor dem oder am 15.08. Weitere Arten waren zweifellos teilweise schon vor Mitte Mai, dem Beginn des Hochwassers, geschlüpft. Nach dem Hochwasser setzte ihre Emergenz aber wieder ein, so bei insgesamt 49 *P. pennipes* zwischen dem 16.07. und dem 02.09. (Median etwa 15.08.) und bei 157 *Coenagrion puella* zwischen dem 16.07. und dem 27.08. (Median etwa 25.07.). Auch *I. elegans* (Tab. 1) ist nach Erfahrungen aus anderen Jahren zu einem geringen Anteil vor dem Hochwasser geschlüpft. Schließlich dürften einzelne häufige Arten wie *Pyrrhosoma nymphula*, *Cordulia aenea*, *Brachytron pratense* und *Libellula fulva* ihre Emergenz, ähnlich wie in anderen Jahren, vor Mitte Mai und damit vor dem Hochwasser vollständig oder weitgehend abgeschlossen haben.

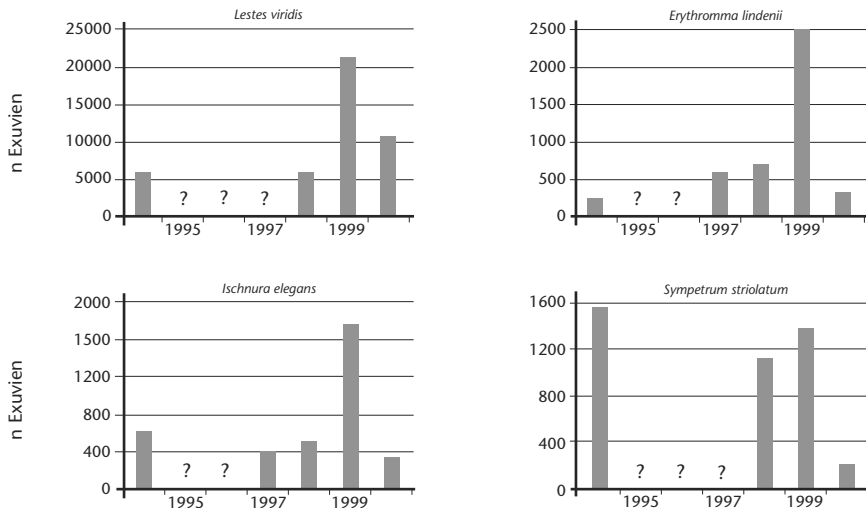


Abbildung 5: Emergenzraten 1994 bis 2000 von *Lestes viridis*, *Erythromma lindenii*, *Ischnura elegans* und *Sympetrum striolatum* an der Hexenkehle. — Figure 5: Emergence rates from 1994 to 2000 of *Lestes viridis*, *Erythromma lindenii*, *Ischnura elegans* and *Sympetrum striolatum* at the 'Hexenkehle' (Baden-Wuerttemberg, Germany).

Tabelle 2. Emergenzraten einiger Libellenarten am Altrhein in den Jahren nach dem Hochwasserjahr 1999, die sonst nur ausnahmsweise vorkommen oder fehlen. — Table 2. Emergence rates of some Odonata species at the 'Altrhein' (Baden-Wuerttemberg, Germany) in the years after the flood year 1999, which were absent or rare in other years.

ART	JAHR	1998	2000	2001
<i>Sympetma fusca</i>		0	2	0
<i>Erythromma najas</i>		0	13	164 / 46 m Uferlänge
<i>Aeshna grandis</i>		0	1	0
<i>Aeshna mixta</i>		0	8	0
<i>Anax imperator</i>		1	3	29 / 46 m Uferlänge
<i>Brachytron pratense</i>		0	2	5

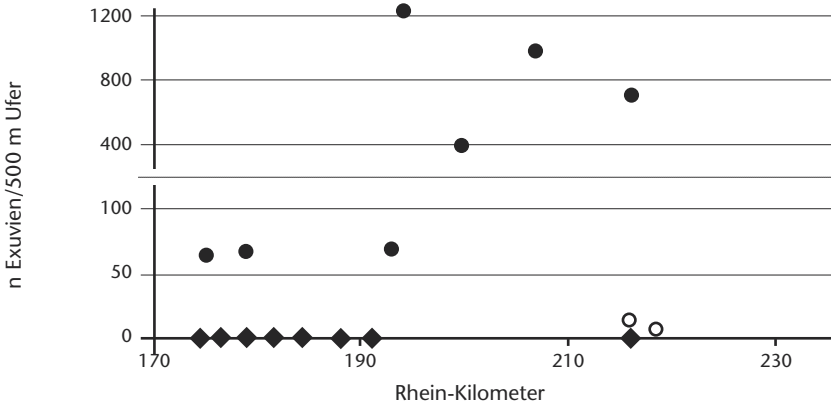


Abbildung 6: Zahl der Exuvien einzelner Aufsammlungen von *Onychogomphus forcipatus* am Restrhein zwischen Markt und Breisach während der Hochwasser 1995 bzw. 1999 (ausgefüllte Quadrate) bzw. in hochwasserfreien Perioden (Kreise). Die ausgefüllten Kreise stammen aus der Hauptschlüpfperiode der Jahre 1996 und 1998, die zwei offenen Kreise vom 03. und 04.08.1999, nachdem seit etwa zwei Wochen wieder weitgehend normale Abflüsse erreicht waren (vgl. Abb. 1). Beachte die verschiedenen Maßstäbe auf der Ordinate. Die größte Abundanz beruht auf einer vorsichtigen Schätzung aus Teilzählungen. — Figure 6: Number of exuviae of *Onychogomphus forcipatus* from single collections at the river 'Restrhein' between Markt and Breisach (Baden-Wuerttemberg, Germany) during the floods in 1995 and 1999 (filled squares) and in periods of normal water levels (circles), respectively. The filled circles correspond to the main period of emergence in the years 1996 and 1998. The two open circles originate from 03-viii and 04-viii-1999, after largely normal discharge conditions had been reached for approximately two weeks (cf. Fig. 1). Note the different scales on the ordinate. The investigated sections ranged from 500 m to 2 km in length. The largest abundance is a conservative estimate based on several shorter subsections.

Hinweise auf Abwanderungen und Verdriftungen von Larven

Altrhein/Hexenkehle: Die Strömung des Altrheins war in einem kurzen Zeitintervall um die Höchstwasserstände sehr stark. Daher ist anzunehmen, dass die meisten Larven offensichtlich mit den Makrophyten und der obersten Bodenschicht weggerissen und verdriftet wurden. Im Mündungsbereich der Hexenkehle existierte auch bei sehr hohen Wasserständen durch den Rückstau vom Altrhein eine strömungsberuhigte Zone. Larven, die aktiv oder aus der Drift in diese Zone gelangten, konnten den Unterlauf und Mittellauf der strömungsarmen Hexenkehle erreichen, was dort bei manchen Arten zu außergewöhnlich hohen Abundanzen frisch geschlüpfter Imagines führte (Abb. 5).

In den Jahren 2000 und 2001 schlüpfen am Altrhein unterhalb der Mündung der Hexenkehle verschiedene Arten in außergewöhnlich hohen Beständen (Abb. 3, 4) oder untypische Arten in einzelnen Individuen (Tab. 2). Die Larven mussten aus dem nahen Unterlauf der Hexenkehle zugewandert sein, der weitgehend deckungslos geworden war (vgl. auch WESTERMANN 2008).

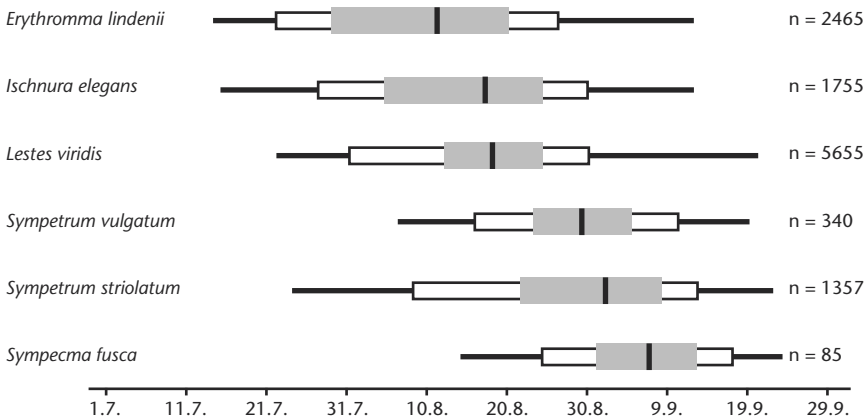


Abbildung 7: Phänologie der Emergenz von *Sympecma fusca*, *Lestes viridis* (Mittellauf), *Erythromma lindenii*, *Ischnura elegans*, *Sympetrum striolatum* und *S. vulgatum* an der Hexenkehle 1999 nach dem Erreichen weitgehend normaler Wasserstände. Schwarzer Querbalken: Median; grauer Balken: Schlüpfhöhepunkt, 25 bis 75 % der Gesamtzahl aller geschlüpften Imagines; weißer Balken: 10 bis 25 % und 75 bis 90 % (Hauptschlüpfzeit: 10 bis 90 %); schwarze Längsbalken: 0 bis 10 % und 90 bis 100 %. — Figure 7: Phenology of emergence of *Sympecma fusca*, *Lestes viridis*, *Erythromma lindenii*, *Ischnura elegans*, *Sympetrum striolatum* and *S. vulgatum* at the 'Hexenkehle' (Baden-Wuerttemberg, Germany) during 1999, after largely normal water levels had been reached. Vertical black bars: median; grey bar: peak of emergence, 25 to 75 % of the total of emerged imagines; white bars: 10 to 25 % and 75 to 90 % (main period of emergence: 10 to 90 %); horizontal black bars: 0 to 10 % and 90 to 100 %.

Leopoldskanal: Hier können wenige Beispiele für wahrscheinliche Verdriftungen genannt werden:

Am rheinnahen Unterlauf schlüpft *O. forcipatus* alljährlich in hohen Abundanzen. Adulte Imagines dagegen treten nur sehr spärlich und unregelmäßig auf und fehlen in Niedrigwasserzeiten wie 2006 wochenlang. Dagegen fanden sich bei einer Kontrolle in der Hauptschlüpfzeit an der Elz bei Kollmarsreute (Lkr. Emmendingen), 12 km oberhalb des Kanalanfangs, adulte Imagines sehr häufig, während eine genaue Nachsuche nach Exuvien auf etwa 300 m Flusslänge trotz anhaltend geringer Abflüsse erfolglos blieb (KW unpubl.). Im Juli 2000 wurden an der Elz zwischen Emmendingen und Kollmarsreute etwa 100 Imagines registriert, darunter auch Paarungsräder (S. Kognitzki pers. Mitt.).

Onychogomphus forcipatus schlüpft regelmäßig in Bereichen, die bei Hochwasser enorme Strömungsgeschwindigkeiten erreichen, so etwa unmittelbar am Ansatz der Wasserwalze des Dükers oder entlang einer Fischtreppe, wo Larven bei Hochwasser keinerlei Deckungsmöglichkeiten haben.

Am 17.06.1996 konnte an einem Brückenpfeiler des unteren Leopoldskanals eine Exuvie von *Cordulegaster boltonii* samt einer frisch geschlüpften Imago gefunden werden (leg. K. & S. Westermann). Der Fundort lag etwa 9 km unterhalb des Kanalanfangs und mindestens 10 km unterhalb der nächsten Zuflüsse mit denkbaren Vorkommen der Art.

Diskussion

Bilanz der Bestandsverluste und –gewinne des Altrheinsystems im Hochwasserjahr

Die Teilpopulation der Hexenkehle erlitt während des Hochwassers offensichtlich keine gesicherten Rückgänge weit entwickelter Larven. Vielmehr schlüpften nach dem Hochwasser bei einer Reihe von Arten beträchtlich mehr Imagines als in Jahren mit normalen Pegelgängen. Diesen stehen drastische Rückgänge frisch geschlüpfter Imagines in der Teilpopulation des Altrheins gegenüber, die alle Arten außer wenige 'Frühjahrsarten' trafen. In der Bilanz überwogen die Verluste der Untersuchungsgewässer zumindest bei einigen Arten bei weitem, wie das Beispiel *Erythromma lindenii* zeigt: Allein für eine Strecke von etwa 450 m unterhalb der Mündung der Hexenkehle kann aus Ergebnissen der 46 m langen Kontrollstrecke 'Zwei Weiden' eine grobe Größenordnung von 100.000 frisch geschlüpften Imagines in Normaljahren abgeschätzt werden (vgl. Abb. 3 und WESTERMANN 2002a), die bis auf geringe Reste 1999 fehlten. Der Gewinn der Hexenkehle gegenüber Normaljahren erreichte nur etwa 2000 frisch geschlüpfte Imagines auf etwa 1,3 km Länge. Auf verschiedenen weiteren Strecken des Altrheins flussaufwärts und –abwärts waren die Verhältnisse nach qualitativen Kontrollen vergleichbar. Stark negative Bilanzen ergaben sich auch für *Calopteryx splendens*, *Platycnemis pennipes* und *Ischnura elegans*. Keine eindeutige Bilanz war für *Lestes viridis* möglich.

Die belegten Auswirkungen des Hochwassers auf die untersuchten Teilpopulationen waren wahrscheinlich repräsentativ für das gesamte Altrheinsystem zwischen Wyhl und Leopoldskanal (Lkr. Emmendingen). Dieses besteht hauptsächlich aus Fließgewässern, die während eines starken Hochwassers beträchtliche Fließgeschwindigkeiten erreichen können. Durch technische Verbauungen wie Wehre, Auslässe, Düker unter Straßen, Brücken, Durchstiche zwischen verschiedenen Gewässern und künstliche Rinnen entsteht zusätzlich bei Hochwasser eine Vielzahl von Bereichen mit reißenden Fließgeschwindigkeiten. Strömungsarme Seitengewässer und gestaute Abschnitte dagegen sind bei Hochwassern weit in der Minderzahl. Die außerhalb von Hochwasserzeiten trockenen Waldbereiche weisen ein ausgeprägtes Relief auf, sodass nach dem Abklingen des Hochwassers viele abflusslose Senken und Rinnen zurückbleiben, die oft rasch austrocknen. Hier sammeln sich regelmäßig Fische, die anscheinend häufig zugrunde gehen (KW unpubl.). Die ehemaligen Ausmündungen in den Rhein sind heutzutage fast alle durch Dämme versperrt. Bei einem Hochwasser im Altrheinsystem herrschen im Rhein selbst sehr hohe Abflüsse, der zudem auch bei normalen Wasserständen nur für wenige Arten Entwicklungsmöglichkeiten in beträchtlichen Abundanzen bietet. Damit ist es sehr wahrscheinlich, dass die auf den Kontrollstrecken belegten Rückgänge frisch geschlüpfter Imagines in der Summe auch im gesamten Altrheinsystem auf vielen Kilometern Länge eintraten und es zu echten Bestandsverlusten kam. Dafür spricht auch die Tatsache, dass bei einigen Arten noch im Folgejahr die Emergenzraten gering blieben (Abb. 3, 4, 5).

Schon der Vergleich der Libellenfauna von Gewässern mit einer unterschiedlichen Hochwassersituation zeigt die geringe Toleranz der meisten Arten in Bezug auf Hochwasser mit ihrer beträchtlichen Strömung. Vor allem die Regelmäßigkeit, mit der Hochwasser auftreten, und die maximalen Fließgeschwindigkeiten, die dabei entstehen, entscheiden offensichtlich über das Spektrum und die Abundanzen bodenständiger Libellenarten:

Vergleich der Libellenfauna

von Altrhein, Hexenkehle, Restrhein und Leopoldskanal

Hexenkehle: An dem strömungsarmen und nur sehr unregelmäßig von Hochwassern betroffenen Gewässer wurde von 31 Arten ein Entwicklungsnachweis erbracht. Elf Arten erreichten zumindest auf Teilstrecken Abundanzen von mindestens 100 frisch geschlüpften Imagines auf 500 m Gewässerlänge (WESTERMANN 2002a).

Altrhein: Am außerhalb von Hochwasserzeiten strömungsarmen Unterlauf wurden von 29 Arten, auf einer 450 m langen, direkt anschließenden Strecke mit Fließgeschwindigkeiten bis zu 20 cm/s noch von 24 Arten Entwicklungsnachweise erbracht. Jeweils elf Arten erreichten zumindest auf Teilstrecken Abundanzen von mindestens 100 frisch geschlüpften Imagines auf 500 m Gewässerlänge (WESTERMANN 2002a).

Restrhein: Bisher wurden auf der etwa 40 km langen Fließstrecke Märkt (Lkr. Lörrach) - Hartheim (Lkr. Breisgau-Hochschwarzwald) von 14 Arten Entwicklungsnachweise erbracht. Nur *O. forcipatus* besaß auf allen Abschnitten Abundanzen von mindestens 100 geschlüpften Imagines auf 500 m Gewässerlänge (WESTERMANN & WESTERMANN 1998, Abb. 6). Vermutlich erreicht auch *G. vulgatissimus* abschnittsweise oder in abflussarmen Jahren solche Abundanzen (HEITZ et al. 1996, KW unpubl.). Nur in abflussarmen Jahren kommen vermutlich *C. splendens* (Datenlage ungenügend), *E. lindenii* (ein Nachweis auf einem Abschnitt) und möglicherweise *P. pennipes* auf einzelnen Abschnitten auf entsprechende Abundanzen.

Leopoldskanal: Sehr hohe Abundanzen erreicht nur *O. forcipatus*. Am erheblich strömungsärmeren Unterlauf kommt auch *G. vulgatissimus* auf mindestens 100 frisch geschlüpfte Imagines auf 500 m Gewässerlänge (ein Beispiel bei HEITZ et al. 1996). Sonst entwickeln sich nur noch *C. splendens* und *P. pennipes* alljährlich erfolgreich, vermutlich in manchen Jahren in ähnlicher Größenordnung wie *G. vulgatissimus*. In abflussarmen Jahren wurden von zehn weiteren Arten einzelne Entwicklungsnachweise erbracht, die meisten im strömungsarmen Bereich des Dükers am Unterlauf. Auffällig ist, dass in abflussarmen Perioden Arten wie *E. lindenii* und *Erythromma viridulum* in großer Zahl Eier ablegen, aus denen sich aber (fast) keine Imagines entwickeln – von der ersten Art liegen wenige Entwicklungsnachweise vor (KW unpubl.). Offensichtlich überleben nur wenige Arten die regelmäßig vorkommenden Hochwasser; die Ansiedlungsversuche der meisten Arten scheitern oder gelingen unregelmäßig einzelnen Individuen in Bereichen mit einer reduzierten Strömung.

Wirkung der Hochwasser auf Libellenlarven

In dieser Arbeit wurde wahrscheinlich gemacht, dass bei dem Hochwasser 1999 große Verluste unter den Libellenlarven auftraten, die zumindest bei einigen Arten frühestens im übernächsten Jahr ausgeglichen waren. Zweifellos waren auch viele weitere Tierarten betroffen. Im Folgenden werden die Auswirkungen von Hochwassern in Fließgewässern des Tieflandes auf Libellenlarven und andere Organismen versuchsweise klassifiziert:

(1) Mit steigenden Abflüssen verstärken sich die Fließgeschwindigkeit und die Drift von Organismen, wie zum Beispiel UHLMANN (2001) an der Rhône und an der Thur vor allem für Chironomiden und Oligochaeten nachwies. An neu angelegten Seitenarmen von Reuss und Aare schlüpfen gleich im ersten Jahr einzelne Individuen verschiedener Gomphiden, die dort aktiv eingewandert oder passiv verdriftet sein mussten (VONWIL & OSTERWALDER 2006, OSTERWALDER 2007). Bei sehr großen Fließgeschwindigkeiten kann es zur Katastrophendrift kommen, einem massenhaften und unkontrollierten Abtreiben von Pflanzen und Tieren (z.B. ANDERSON & LEHMKUHL 1968, WATERS 1972, KOHMANN 1980, PREVOT & PREVOT 1986, BADRI et al. 1987, SEDELL et al. 1990, LAKE 2000, LIMNEX 2004). In peripheren Auengewässern der Oder konnten nach dem Durchgang von großen Hochwasserwellen regelmäßig Gomphidenlarven verschiedener Arten und Sta-

dien gefunden werden, die dort wahrscheinlich nicht ihre gesamte Entwicklung durchgemacht hatten (MÜLLER 1995, SCHMID 1999), ebenso an einem Altwasser ohne Strömung des Allier (BLISCHKE et al. 1998). Die Hochwasser 1999 am Altrhein bei Weisweil und am Restrhein führten zweifellos ebenso zu einer Katastrophendrift wie verschiedene weitere Hochwasser am Restrhein und wahrscheinlich am Leopoldskanal. Bei solchen Hochwassern wurden in Strömungsbereichen die Makrophyten praktisch vollständig vernichtet. Am Altrhein wurde auf vielen Abschnitten die oberste, lockere Bodenschicht aus Faulschlamm und feinen Sedimenten flächig weggespült. Fast alle Libellenlarven mussten bei dieser flächigen Erosion verdriftet worden sein. Am Restrhein kommt es bei großen Hochwassern regelmäßig zu einer Umlagerung von Kiesinseln und ebenso wie am Leopoldskanal zu Geschiebe. An beiden Gewässern sind die Kiese und Schotter nach einem großen Hochwasser weitgehend frei von Ablagerungen von feinen Sedimenten.

(2) Libellenlarven, die ständig in einem Hochwasserrefugium leben oder nach einer Verdriftung ein solches erreichen, können schadlos überleben. Beispiele entsprechender Refugien:

Wie die bei manchen Arten stark angestiegenen Emergenzraten der Hexenkehle nahe legen, können Larven während eines Hochwassers in strömungsarmen Seitengewässern überleben und danach dort erfolgreich aufwachsen. Offensichtlich waren viele Larven in die stömungsberuhigte Hexenkehle gelangt. Strömungsarmen Seitengewässern, tiefen Buchten und Rückstaubereichen kommt damit bei großen Hochwassern eine entscheidende Bedeutung zu, weil sie nicht nur ausgedehnte Refugien ausbilden, sondern von ihnen aus auch das Hauptgewässer rasch wieder besiedelt werden kann (vgl. PREVOT & PREVOT 1986, SEDELL et al. 1990).

Tiefe Altarme und Teiche, die nur bei hohen Wasserständen mit dem Hochwasservorfluter in Verbindung stehen, können in einiger Tiefe strömungsarme Refugien besitzen, selbst wenn sie bei großen Hochwassern flächig überströmt werden.

Bei flächigen Ausuferungen wird die Fließgeschwindigkeit in ausgedehnten Weidenbuschgesellschaften und Auenwäldern beträchtlich reduziert. Auch diese Flächen können ebenso wie überschwemmte Niederungswiesen Refugien bieten. BADRI et al. (1987) dokumentierten, wie in einem kleinen Fluss bei einem Hochwasser Artenzahl und Abundanzen von Invertebraten drastisch reduziert wurden, während sie auf sonst trockenen, flussabwärts gelegenen, ufernahen Überschwemmungsflächen hohe Werte erreichten und die Gesamtabundanzen fast dreißigmal so hoch wie im Flussbett waren.

Vor allem bei kleineren Hochwassern dürften viele naturnahe Uferzonen, dichte Makrophytenbestände, Kies- und Feinsediment-Bänke, Auskolkungen im Gewässerbett und -ufer, Steinblöcke, manche Geniste, Baumstümpfe, Wurzelteller sowie in das Wasser gestürzte Bäume Refugien bieten ('in-stream flow refugia', vgl. LANCASTER & HILDREW 1993).

Steinschüttungen im Bereich von Buhnen (MÜLLER 2004) oder an Ufern bieten in ihren Zwischenräumen weitgehenden Strömungsschutz. In alten Hochwasserkanälen wie dem Leopoldskanal dürften ganz besonders die regelmäßig vorhandenen Ritzen zwischen Steinblöcken, mit denen die Ufer oder das Gewässerbett gesichert wurden, wirksame Refugien darstellen.

Oberhalb von Wehren kann in ausgebauten Flüssen auch bei Hochwasser die Fließgeschwindigkeit durch den Rückstau in manchen Bereichen reduziert sein, so dass dort Refugien bestehen dürften, in jedem Fall für Gomphiden (VONWIL & OSTERWALDER 2006). Allerdings könnte es dort auch zu einer Übersichtung von verdrifteten Larven kommen, wenn der Fluss während des Hochwassers viel Material mit sich führt. Bei einem großen Hochwasser wurden die Flora und die bodenständige Fauna, vor allem Chironomiden, des Egglinger Innstausees weitgehend beseitigt (KOHMANN 1980).

(3) Verdriftete Libellenlarven dürften aber häufig in Gewässerbereiche gelangen, in denen sie in der Regel zugrunde gehen müssen:

Bei flächigen Überflutungen geraten verdriftete Larven regelmäßig in abflusslose Senken, die nach dem Rückgang des Hochwassers wieder austrocknen. Auch wenn weit entwickelte Larven dort vielleicht erfolgreich schlüpfen können und manche andere mit dem ablaufenden Wasser oder über Land in Dauergewässer gelangen können, werden viele absterben. Wahrscheinlich werden Larven auch nicht selten beim Rückgang des Hochwassers an trockenen Uferstränden (vgl. LIMNEX 2004).

Fließgewässerarten, die in isolierte Stillgewässer ohne Möglichkeiten der Rückwanderung verdriftet wurden (MÜLLER 1995: 166, SCHMID 1999), haben dort beschränkte Entwicklungsmöglichkeiten.

Larven von wenig strömungstoleranten Arten, die in einen strömungsreichen Vorfluter verdriftet wurden, dürften dort meistens kein artspezifisches Larvalhabitat und damit keine Entwicklungsmöglichkeiten mehr vorfinden. Dies dürfte z.B. passieren, wenn sie aus Altrheinen oder dem Restrhein letztlich in den 'Vollrhein' bzw. im NSG 'Elzwiesen' bei Kenzingen (Lkr. Emmendingen) aus einem Wasser führenden Graben in den strömungsreichen Vorfluter Alte Elz geraten (KW unpubl.). Die Suche nach Exuvien war am offenen Vollrhein südlich von Weisweil bisher immer erfolglos. An der Alten Elz konnten die meisten Arten der Gräben bisher nicht bodenständig nachgewiesen werden (KW unpubl.).

Larven, die in einen deckungsarmen Gewässerbereich abgetrieben wurden, erfahren dort wahrscheinlich oft einen starken Prädationsdruck.

(4) Ob Libellenlarven während eines Hochwassers auch durch tödliche Verletzungen zugrunde gehen können, ist bisher wohl nicht untersucht. Zweifellos sind aber der Strömungsdruck vor Hindernissen und der mechanische Druck durch bewegte Steine oder Stämme, den Larven tolerieren können, begrenzt. Mit tödlichen Übersichtungen von Larven muss bei hohen Sedimentfrach-

ten, wie sie bei Hochwassern auftreten können, ebenfalls gerechnet werden (SUHLING & MÜLLER 1996: 143). Die Möglichkeit regelmäßiger tödlicher Ereignisse wird durch die stark negative Bilanz der Emergenzraten während der Hochwasser 1999 im Altrheingebiet bei Weisweil für viele Arten und im Restrhein für *O. forcipatus* gestützt.

(5) In Bereichen großer Strömung bestehen für Libellenlarven, die sich in einer sicheren Deckung aufhalten, offensichtlich wenig Möglichkeiten einer aktiven Bewegung. Dafür sprechen nicht nur Befunde an relativ gut an die Strömung angepassten Gomphiden (MÜLLER 1995), sondern auch die in dieser Arbeit bei verschiedenen Arten nachgewiesene weitgehende Unterbrechung der Emergenz während Hochwassern. Hält ein Hochwasser an, können Larven, bei denen die Metamorphose zu weit fortgeschritten ist, die Emergenz allerdings nur eine begrenzte Zeit hinauszögern (MILLER 1964) und erleiden vermutlich häufig Schlüpfunfälle; für jüngere Larven ist vermutlich häufig die Nahrungsverfügbarkeit stark reduziert, so dass sie im Extremfall sterben oder ihre Entwicklung verlangsamt sein kann (vgl. Übersicht bei CORBET 2004: 112 f.). Am Restrhein fiel 1999 fast ein ganzer Jahrgang von *O. forcipatus* aus – außer Verdriftungen über viele Flusskilometer bis in den Vollrhein und tödliche Unfälle könnte dafür auch eine Verzögerung der Entwicklung ursächlich sein. Selbst in der strömungsarmen Hexenkehle war 1999 während des Hochwassers die Entwicklung der meisten Arten erheblich verlangsamt (Abb. 7); ursächlich dafür könnte eine Kombination verschiedener Faktoren, wie die niedrigeren Wassertemperaturen, die ungünstigen Lichtverhältnisse im tiefen, schwebstoffreichen Wasser, eine mäßige Strömung mit eingeschränkten Bewegungsmöglichkeiten, eine große Dichte von Libellenlarven sowie u.U. Nahrungsmangel gewesen sein. Nach dem Hochwasser 1999 schlüpfte *Ophiogomphus cecilia* an der Aare bei Bern zwei bis drei Wochen später als sonst (HOESS 2000, R. Hoess pers. Mitt.).

(6) Imagines finden während eines Hochwassers nur in stark verringertem Maße Ansitzmöglichkeiten und Eiablagesubstrat. Entsprechend wurden während des Hochwassers bei Kontrollen am Altrhein immer nur wenige Imagines beobachtet; selbst *C. splendens* war außergewöhnlich spärlich. Nach dem Abklingen des Hochwassers setzten offensichtlich rasch die gewohnten Fortpflanzungsaktivitäten wieder ein (qualitative Daten). Das musste zu einer Verzögerung und eventuell einer Reduzierung des Fortpflanzungsgeschehens und damit des Fortpflanzungserfolgs im Hochwassergebiet führen. Im Jahr danach kam es bei *C. splendens* zu einer deutlich verspäteten Emergenz, die Mediane lagen auf zwei Kontrollstrecken 24 bzw. 52 Tage später als im 'Normaljahr' danach (WESTERMANN 2002c). Während eines Hochwassers wird es auch regelmäßig zu Eiablagen auf später wieder trocken fallenden Böden kommen. HOESS (2000 und R. Hoess pers. Mitt.) registrierte in zwei bei einem Hochwasser entstandenen und später wieder trocken fallenden Tümpeln eine Reihe von Libellenarten, darunter vier bei der Eiablage.

(7) Durch Hochwasser können die Dominanzen einer Artengemeinschaft zeitweilig verändert werden. Ein auffälliges Beispiel für die Dynamik der Bestandsentwicklung nach dem Hochwasser 1999 lieferte *C. puella*. Die Art hatte ihre einstige Dominanz am Altrhein völlig verloren, nachdem *E. lindenii* dort Massenbestände entwickelt hatte. Der Rückgang des Konkurrenten infolge des Hochwassers 1999 – im Jahr 2000 auf den beiden Kontrollstrecken erst 1 % bzw. 7 % des Bestandes von 1998 – ließ eine kräftige Bestandserholung 2001 zu (WESTERMANN 2003).

(8) Hochwasser können Gewässer nachhaltig verändern. Durch Ausräumung von Faulschlamm kann der Sauerstoffgehalt wie wahrscheinlich 1999 am Altrhein zunehmen. Ihre flächige Ausschwemmung kann selbst noch im Folgejahr zu verringerten Beständen der Makrophyten und damit einer verringerten Deckung für die Libellenlarven führen, so am Restrhein 1996 (WESTERMANN & WESTERMANN 1998a) und 2000 sowie am Altrhein im Jahr 2000. In oligotrophe oder mesotrophe Gewässer, wie in die Hexenkehle 1999, können Nährstoffe eingeschwemmt werden, so dass Characeen und andere Makrophyten solcher Gewässer fast flächig absterben können und sich verstärkt Algendecken ausbilden. Dort wanderte in den beiden Jahren nach dem Hochwasser offensichtlich die Mehrzahl der Libellenlarven ab (vgl. auch WESTERMANN 2008). An einem mesotrophen Baggerteich der Polder Altenheim (Ortenaukreis) verursachte eine Hochwasserrückhaltung eine starke Eutrophierung und in der Folge einen Rückgang an Makrophyten sowie eine drastische Reduzierung der vorher guten Bestände von *Leucorrhinia caudalis* (SCHIEL et al. 1997, A. Heitz pers. Mitt.). An der Hexenkehle 1999 bewirkten die noch für Monate erhöhten Grundwasserstände eine stärkere Schüttung der Quellen und damit niedrigere Wassertemperaturen und größere Abflüsse. Alle Veränderungen können das Artenspektrum und die Emergenzraten der Libellen beeinflussen, wie das an einigen Beispielen gezeigt werden konnte.

Gewässerbau und technischer Hochwasserschutz

In naturnahen Flussauen des Tieflandes steigt der Wasserstand mit der Hochwasserwelle im Fluss langsam an; kommt es zu flächigen Ausuferungen, sind weite Bereiche der Aue schon leicht überflutet; nach der Hochwasserwelle gehen die Wasserstände langsam zurück; die Fließgeschwindigkeiten und die Wasserstände erreichen meistens nur in eng begrenzten Bereichen hohe Werte. Die meisten Fließgewässer des Tieflandes sind heutzutage in Mitteleuropa durch technische Eingriffe so gut ausgebaut, dass große Abflüsse problemlos abgeführt werden. Die Ufer sind häufig erhöht und begradigt und viele Auen und Seitengewässer beseitigt worden, so dass die Fließgeschwindigkeit gegenüber natürlichen Verhältnissen ansteigen musste. Dadurch wurden großräumige Verdriftungen wahrscheinlich erheblich vermehrt. Sie führen aktuell mehrheitlich von kleineren Zuflüssen in gut ausgebaute Hauptgewässer mit verringerten Entwicklungsmöglichkeiten oder bei Hochwasser auch in Überschwemmungsge-

biete auf sonst trockenes Land, wo die Larven vermehrt absterben müssen. Besonders kritisch werden für die meisten Libellenarten Verdriftungen in Hochwasserkanäle oder in große ausgebaute Flüsse mit fehlenden Entwicklungsmöglichkeiten.

In dieser Arbeit wurde die entscheidende Bedeutung der Seitengewässer im Hinblick auf die Verringerung der Hochwasserverluste und die rasche Wiederbesiedlung des Hauptgewässers belegt. Die Wiederherstellung möglichst ausgehnter, auch bei Hochwasser Schutz bietender und höchstens mäßig durchströmter Seitengewässer wird damit bei den heutigen Fließgewässerstrukturen als vorrangige Aufgabe der Wasserwirtschaft deutlich. Dies gilt ganz besonders in Hinblick auf eine zu erwartende größere Häufigkeit schwerer Hochwasser in der Zukunft (Übersicht z.B. in ARMBRUSTER et al. 2006).

Durch den Gewässerausbau stieg vielerorts die Hochwassergefahr. Gleichzeitig wurden die ehemaligen Flussauen häufig anderen Nutzungen zugeführt. Exemplarisch werden hier die Verhältnisse in der Niederung des südlichen und mittleren Oberrheins kurz behandelt:

Die ursprünglichen Auen zwischen Basel und Karlsruhe, die von Hochwasser erreicht wurden, umfassten um 1800 noch eine Fläche von etwa 1000 km². Die Tulla'sche Rheinkorrektion und deren Folgemaßnahmen verringerten diese Fläche bis zum Jahr 1900 auf etwa ein Drittel. Als Folge mussten die Hochwasser höher auflaufen und wurden die Fließgeschwindigkeiten durchschnittlich erhöht. Durch die nachfolgende Erosion und den modernen Oberrheinausbau gingen bis heute große weitere Flächen verloren, sodass für die unverzichtbare Hochwasserrückhaltung noch Flächen von maximal 130 km² zur Verfügung stehen. In naher Zukunft werden die überaus arten- und individuenreichen ehemaligen und echten Auen entlang des Rheins in eine Kette von Fließpoldern umgewandelt, die ersten Polder sind schon realisiert (neueste Übersicht in ARMBRUSTER et al. 2006). Die neuen Fließpolder in den ehemaligen Auen werden durch Retention und zusätzliche regelmäßige 'ökologische Flutungen' sowie eine an Überflutungen angepasste Waldbewirtschaftung zweifellos zu einer gewissen Auenrenaturierung führen (z.B. ARMBRUSTER et al. 2006). Das Reglement der Flutungen unterscheidet sich allerdings – zumindest für Tiere und Makrophyten - entscheidend von den Mechanismen einer echten Aue. Da die Fläche gegenüber den früheren Auen viel geringer geworden ist, dürfen die Polder in Zukunft nur noch während des Durchgangs des Hochwasserscheitels geflutet werden, um wenigstens die Höchst-Wasserstände reduzieren zu können. Dies kann effektiv nur durch eine technisch gesteuerte, möglichst weitgehende Leerung des Polders vor der Hochwasserwelle, seine anschließende sehr rasche Füllung und große Einstauhöhen erfolgen. Nach dem Durchgang des Hochwasserscheitels soll außerdem der Polder möglichst rasch wegen möglicher weiterer Wellen wieder geleert werden (OBERRHEINAGENTUR 1996). Diese Bewirtschaftung wird damit während der Phasen der Füllung und Leerung in weiten Bereichen zu hohen Fließgeschwindigkeiten führen. Diese verstärken die Verdriftung und

Vernichtung vieler Wasserorganismen und erschweren die Erreichbarkeit von Nebengewässern und die Wiedereinwanderung in ein Dauergewässer aus abtrocknenden Lachen. Sie verstärken die Ausräumung der Makrophyten und verringern damit entscheidend die Deckung der meisten Arten. Bei dem Hochwasser 1999 in den Altrheinen von Weisweil wurde deutlich, dass die hochwasserbedingten Verluste bei etlichen Arten trotz ausgezeichneter Rahmenbedingungen frühestens nach zwei Jahren ausgeglichen waren. Da in jedem der geplanten Polder mittelfristig mit einer Füllung im Abstand weniger Jahre zu rechnen ist, scheint eine Verarmung der Fauna vorprogrammiert. Umfangreiche Aufsammlungen von Exuvien im geplanten Polder Wyhl/Weisweil (WESTERMANN 2002a) hatten u.a. das Ziel, eine echte 'Nullaufnahme' vor jedem Polderbetrieb zu liefern, um später direkte Vergleiche zu ermöglichen. Nur die Abundanzen frisch geschlüpfter Imagines liefern dabei verlässliche Informationen über die Auswirkungen von Hochwassern und ökologischen Flutungen und nicht die Feststellung von adulten Imagines und deren gelegentlicher Bodenständigkeit. Schließlich wandern Imagines nach einem Hochwasser zweifellos rasch wieder in die außerhalb von Hochwasserzeiten attraktiven Biotope ein, die bei einer regelmäßigen Wiederholung der Flutungen sogar als Fallen wirken könnten.

Da auf einen effektiven Hochwasserschutz nicht verzichtet werden kann, müssen durch kurz- und mittelfristige Maßnahmen die Verluste begrenzt werden: Entscheidend ist die Sicherung und Schaffung von strömungsarmen Seitengewässern ohne beträchtliche Fließgeschwindigkeiten in allen Phasen der Retention, vor allem durch den Ausbau von alten Schluten und Senken zu permanent Wasser führenden, tiefen Altarmen und Teichen.

Bei den heutigen Möglichkeiten einer präzisen Hochwasservorhersage darf das Reglement der raschen Füllung und Leerung der Polder nur in einer real kritischen Abfluss-Situation und nicht vorsorglich bei jedem großen Hochwasser angewendet werden.

Mittelfristig müssen weitere Rückhalteflächen gefunden werden, um ein wesentlich naturnäheres Reglement der Hochwasserrückhaltung zu ermöglichen. Dafür kann eine Rückverlegung der Hochwasserdämme in Frage kommen, wie sie etwa aktuell im Raum Rheinhausen/Weisweil (Lkr. Emmendingen) praktiziert wird. Viel größere, unbesiedelte Flächen der Rheinebene stünden entlang der Unterläufe vieler Schwarzwaldflüsse zur Verfügung. Dort ist die derzeitige Situation unter Naturschutzaspekten absurd: Alle Schwarzwaldflüsse sind in ihren Unterläufen zu Hochwasserkanälen entwertet, die Wasser möglichst rasch dem Rhein zuführen und dort die Hochwassersituation massiv verschärfen. In den Niederungen finden sich heute mehrheitlich Maisäcker und große, praktisch hochwasserfreie Wälder mit drastisch abgesunkenen Grundwasserständen – statt Bruch- und Auenwäldern (z.B. HÜGIN 1982), feuchten und frischen Wiesen, kleinen Sümpfen und mit Wasser gefüllten Gräben. Neue Hochwasserräume in den Niederungen der Schwarzwaldflüsse würden damit über ökologische Flu-

tungen vorrangig der Grundwasserstützung und Biotopentwicklung dienen und könnten in extremen Abfluss-Situationen mit geringen Einstauhöhen für Retentionen eingesetzt werden. So wären nicht nur die Rheinauen und ihre Fauna und Flora entlastet, sondern die Niederungen der Schwarzwaldflüsse erhielten einen Teil ihrer ursprünglichen Biotopqualität zurück.

Dank

Für die kritische Durchsicht des Manuskripts, konstruktive Änderungsvorschläge und wertvolle Diskussionsbeiträge danke ich K.G. Leipelt (Karlsruhe), O. Müller (Libbenichen) und V. Späth (Institut für Landschaftsökologie und Naturschutz, Bühl) herzlich. R. Hoess (Bern) überließ mir dankenswerterweise unveröffentlichte eigene Daten. Den Mitarbeitern der (ehemaligen) Gewässerdirektion Südlicher Oberrhein/Hochrhein, Projektgruppe Breisach, und des Wasser- und Schifffahrtsamtes Freiburg danke ich herzlich für ihre bereitwilligen und umfassenden Auskünfte über Abflüsse des Rheins und verschiedener Altrheine. Bei der Literaturbeschaffung waren R. Hoess, O. Hoffrichter (Institut für Biologie I in Freiburg), V. Späth und F. Weihrauch behilflich. Meine Frau E. Westermann und mein Sohn S. Westermann halfen zeitweilig intensiv bei der Aufsammlung der Exuvien mit. S. Westermann fertigte die englischen Übersetzungen an.

Literatur

- ANDERSON N.H. & D.M. LEHMKUHL (1968) Catastrophic drift of insects in a woodland stream. *Ecology* 49: 198-206
- ARGERICH A., M.A. PUIG & E. PUPILLI (2004) Effect of floods of different magnitude on the macro-invertebrate communities of Matarranya stream (Ebro river basin, NE Spain). *Limnética* 23: 103-114
- ARMBRUSTER J., A. MULEY-FRITZE, U. PFARR, R. RHODIUS, D. SIEPMANN-SCHINKER, B. SITTLER, V. SPÄTH, M. TRÉMOLIÈRES, H. RENNENBERG & J. KREUZWIESER (2006) FOWARA - Forested Water Retention Areas. Guideline for decision makers, forest managers and land owners. Selbstverlag, Freiburg
- BADRI A., J. GIUDICELLI & G. PRÉVOT (1987) Effets d'une crue sur la communauté d'invertébrés benthiques d'une rivière méditerranéenne, Le Rdat (Maroc). *Acta Oecologica/Oecologia Generalis* 8: 481-500
- BEZDĚČKA P. (2000) [Effect of extreme floods in July 1997 on the dragonfly diversity (Odonata) in the middle section of the river Morava (Moravia, Czech Republic)]. In: HANEL L. [Ed.] *Vážky 2000: Sborník referátů III. celostátního semináře odonatologů v CHKO Třeboňsko*, 15.-18.6.2000: 37-51. Český Svaz Ochránců Přírody, Vlašim (tschechisch mit englischer Zusammenfassung)
- BLISCHKE H., C. BRAUNS & D. KUCK (1998) Die Libellenfauna unterschiedlicher Gewässertypen des mittleren Allier im LIFE-Gebiet Joze-Maringues, Frankreich. *Libellula* 17: 117-147
- CORBET P.S. (2004) Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Revised Edition. Harley, Colchester
- ECKERT S., J. SCHERLE, F. NESTMANN, M. HUG & V. SPÄTH (1996) Totholzanfall in Fließgewässern

- und dessen Auswirkung auf die Gewässerstrukturentwicklung in Abhängigkeit von Baumarten, Waldgesellschaften, Alters- und Waldstruktur auf Ufer und Uferandstreifen. *Veröffentlichungen Projekt „Angewandte Ökologie“* 16: 255-284
- EGGERS T.O. (2006) Auswirkungen anthropogener Strukturen auf die Makrozoobenthoszönose von Schifffahrtsstraßen – Vergleich einer freifließenden Wasserstraße (Mittlere Elbe) mit einem Schifffahrtskanal (Mittellandkanal) und ihre Bedeutung für Neozoen. Dissertation, TU Braunschweig
- HEITZ A., S. HEITZ, K. WESTERMANN & S. WESTERMANN (1996) Verbreitung und Bestandsdichte der Gemeinen Keiljungfer (*Gomphus vulgatissimus*) am südlichen Oberrhein – Dokumentation der Larven- und Exuvienfunde. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 1: 187-210
- HERING D. & M. REICH (1997) Bedeutung von Totholz für Morphologie, Besiedlung und Renaturierung mitteleuropäischer Fließgewässer. *Natur und Landschaft* 72: 383-389
- HOESS R. (2000) Libellenbeobachtungen im Kanton Bern in Zusammenhang mit dem Jahrhunderthochwasser vom Mai 1999. In: MAIBACH A. & C. MEIER (Ed.) 12^e Symposium des odonatalogues de Suisse, Neuchâtel, 27.11.1999. *Nouvelles / Centre Suisse de Cartographie de la Faune, Neuchâtel*, 19: 41-42
- HÜGIN G. (1982) Die Mooswälder der Freiburger Bucht. Wahrzeichen einer alten Kulturlandschaft; gestern – heute – und morgen? *Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg*, Karlsruhe, 29: 1-85
- KOHMANN F. (1980) Die Auswirkungen des Hochwassers 1977 auf die Fauna des Egglinger Innstausees. *Spixiana* 3: 91-97
- LAKE P.S. (2000) Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 573-592
- LANCASTER J. & A.G. HILDREW (1993) Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* 12: 385-393
- LIMNEX (2004) Auswirkungen des Schwallbetriebes auf das Ökosystem der Fließgewässer: Grundlagen der Beurteilung. Bericht im Auftrag des WWF Schweiz, Abteilung Wasser, Zürich. LimnEX AG, Zürich. Online im Internet (26.03.2008), URL: <http://assets.wwf.ch/downloads/wwf_schwallbericht.pdf>
- LOHR M. (2003) Der Untere Allier und seine Libellenfauna – naturnahes Referenzgewässer für vergleichbare mitteleuropäische Flüsse? *Pedemontanum* 4 [Sonderheft GdO-Tagung 2003]: 25-26
- MILLER P.L. (1964) Notes on *Ictinogomphus ferox* Rambur (Odonata, Gomphidae). *The Entomologist* 97: 52-66
- MÜLLER O. (1995) Ökologische Untersuchungen an Gomphiden (Odonata: Gomphidae) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Larvenstadien. Cuvillier, Göttingen
- MÜLLER O. (2004) Steinschüttungen von Bühnen als Larval-Lebensraum für *Ophiogomphus cecilia* (Odonata: Gomphidae). *Libellula* 23: 45-51
- OBERRHEINAGENTUR (1996) Rahmenkonzept des Landes Baden-Württemberg zur Umsetzung des Integrierten Rheinprogramms. Materialien zum Integrierten Rheinprogramm 7. Oberrheinagentur, Lahr
- OSTERWALDER R. (2007) Gomphiden-Exuvienfunde an renaturierten Uferabschnitten und neu angelegten Seitenarmen zweier Schweizer Flüsse (Odonata: Gomphidae). *Libellula* 26: 77-92
- PREVOT G. & R. PREVOT (1986) Impact d'une crue sur la communauté d'invertébrés de la Moyenne Durance. Rôle de la dérivation dans la reconstitution du peuplement du chenal principal. *Annales de Limnologie* 22: 89-98
- SCHIEL F.-J., M. RADEMACHER, A. HEITZ & S. HEITZ (1997) *Leucorrhinia caudalis* (Charpentier) (Anisoptera: Libellulidae) in der mittleren Oberrheinebene – Habitat, Bestandsentwicklung, Gefährdung. *Libellula* 16: 85-110
- SCHMID U. (1999) Das Makrozoobenthos des Unteren Odertals – Faunenzusammensetzung und Besiedlungsdynamik in einer Flußaue. *Limnologie Aktuell* 9: 317-336

- SEDELL J.R., G.H. REEVES, F.R. HAUER, J.A. STANFORD & C.P. HAWKINS (1990) Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems. *Environmental Management* 14: 711-724
- STERNBERG K. & R. BUCHWALD (1999) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 1. Ulmer, Stuttgart
- STERNBERG K. & R. BUCHWALD (2000) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2. Ulmer, Stuttgart
- SUHLING F. & O. MÜLLER (1996) Die Flussjungfern Europas. Gomphidae. Die Neue Brehm-Bücherei 628. Westarp Wissenschaften, Magdeburg
- UHLMANN V. (2001) Die Uferzoozönosen in natürlichen und regulierten Flussabschnitten. Diplomarbeit, ETH Zürich. Online im Internet (28.03.2008), URL: <<http://www.rhone-thur.eawag.ch/Uferz%F6nosen%20in%20Flussabschnitten.pdf>>
- VONWIL G. & R. OSTERWALDER (2006) Kontrollprogramm Natur und Landschaft. Die Libellen im Kanton Aargau. Umwelt Aargau, Sondernummer 23 [Departement Bau, Verkehr und Umwelt, Abteilung Landschaft und Gewässer, Rottenschwil]: 1-96
- WATERS T.F. (1972) The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology* 17: 253-272
- WESTERMANN K. (2002a) Die Abundanz schlüpfender Libellen in einem südbadischen Altrheingebiet. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 3: 215-244
- WESTERMANN K. (2002b) Phänologie der Emergenz bei der Gemeinen Weidenjungfer (*Chalcolestes viridis*) an südbadischen Altrheinen. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 3: 201-214
- WESTERMANN K. (2002c) Zur Phänologie der Emergenz bei der Gebänderten Prachtlibelle (*Calopteryx splendens*) an südbadischen Altrheinen. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 3: 193-200
- WESTERMANN K. (2003) Zur Konkurrenz zwischen der Pokaljungfer (*Cercion lindenii*) und der Hufeisen-Azurjungfer (*Coenagrion puella*) an Altrheinen bei Weisweil (Landkreis Emmendingen). *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 4: 91-94
- WESTERMANN K. (2006) Strategien frisch geschlüpfter *Lestes viridis* zur Vermeidung von Regenschäden (Odonata: Lestidae). *Libellula* 25: 47-60
- WESTERMANN K. (2008) Sex ratio in a population of *Lestes viridis*: spatial and temporal variability at emergence (Odonata: Lestidae). *International Journal of Odonatology* 11: 115-129
- WESTERMANN K. & G. SCHARFF (1988) Auen-Renaturierung und Hochwasserrückhaltung am südlichen Oberrhein. *Naturschutzforum* 1/2: 95-158
- WESTERMANN K. & S. WESTERMANN (1996) Neufunde der Gelben Keiljungfer (*Gomphus simillimus*) und der Grünen Keiljungfer (*Ophiogomphus cecilia*) am Oberrhein bei Basel. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 1: 183-186
- WESTERMANN K. & S. WESTERMANN (1998a) Zur Makrophytenvegetation des Restrheins zwischen Märkt, Landkreis Lörrach, und Breisach, Landkreis Breisgau-Hochschwarzwald. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 2: 95-106
- WESTERMANN K. & S. WESTERMANN (1998b) Verbreitung und Bestandsdichte der Kleinen Zangenlibelle (*Onychogomphus forcipatus*) in der südbadischen Rheinniederung zwischen Basel und Straßburg – Dokumentation der Exuvienfunde. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 2: 167-180
- WESTERMANN K. & S. WESTERMANN (1998c) Die Quellgewässer und ihre Vegetation in der südbadischen Oberrheinniederung. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 2: 1-93

Manuskripteingang: 10. Dezember 2007