

Ortstreue und Ortswechsel von *Cordulia aenea* an Fortpflanzungsgewässern (Odonata: Corduliidae)

Gerold Laister

Stadtgärten Linz, Abteilung Botanischer Garten und Naturkundliche Station,
Roseggerstraße 20-22, A-4020 Linz, <Gerold.Laister@mag.linz.at>

Abstract

Site fidelity and change of location in *Cordulia aenea* at breeding habitats (Odonata: Corduliidae) – In a five-year study, data on site fidelity and change of location in *Cordulia aenea* during the pre-reproductive and reproductive period was collected using capture-mark-recapture method. Five ponds, which were preferentially investigated in pairs in different years, were included in the study. Teneral individuals of *C. aenea* were marked at the pond that harboured the largest population. Immigration, unequal probability of individuals to gain a territory and mortality during pre-reproductive period presumably had the widest influence on the recapture rate of males marked as tenerals. Emigration was proved only to a lesser degree towards nearby ponds. In summary, it can be concluded that in spite of low recapture rates of teneral marked males we cannot assume that emigration plays a major part in the composition of a large population. In adult males site fidelity including an exchange of individuals between closely neighbouring ponds was found.

Zusammenfassung

In einer fünf Jahre dauernden Studie wurden mit Hilfe der Fang-Wiederfang-Methode Daten zur Ortstreue und zum Gewässerwechsel von *Cordulia aenea* während der Reifungszeit und der Fortpflanzungsperiode erhoben. In die Untersuchung waren insgesamt fünf Gewässer einbezogen, von denen in den einzelnen Jahren jeweils bestimmte Gewässerpaaire bevorzugt bearbeitet wurden. An dem Gewässer mit dem größten Vorkommen wurde *C. aenea* direkt nach dem Schlupf markiert. Die Faktoren Zuwanderung, ungleiche Wahrscheinlichkeit der Individuen am Gewässer ein Territorium zu etablieren und Mortalität während der Reifungszeit hatten vermutlich den größten Einfluss auf die Anzahl der Wiederfänge der Männchen, die an diesem Gewässer markiert worden waren. Abwanderung konnte nur in geringem Ausmaß zu einem in der Nähe liegenden Gewässer nachgewiesen werden. Es ließ sich folgern, dass trotz niedriger Wiederfangrate der nach dem Schlupf markierten Männchen nicht davon ausgegangen werden kann, dass Abwanderung in jedem Fall eine große Rolle bei der Zusammensetzung eines großen Vorkommens von *C. aenea* spielt. Bei den adulten Männchen ergab sich Ortstreue zum Fortpflanzungsgewässer, wobei auch der Austausch von Männchen zwischen benachbarten Gewässern nachgewiesen werden konnte.

Einleitung

Großlibellen sind in der imaginalen Lebensphase hochmobile Landinsekten, die ihr Entwicklungsgewässer nach dem Schlupf verlassen, oft weit umherfliegen und sich nach der Reifung zur Fortpflanzung wieder am Wasser einfinden. Inwieweit sie zur Paarung und Eiablage neue Gewässer aufsuchen oder ans Entwicklungsgewässer zurückkehren, ist mit Markierungsexperimenten an frisch geschlüpften Individuen verschiedener Arten untersucht worden. Studien mit Libelluliden (z.B. PAJUNEN 1962; SOEFFING 1990; MICHIELS & DHONT 1991) und Aeshniden (z.B. STERNBERG 1995; INDEN-LOHMAR 1997) haben ergeben, dass jeweils ein Teil einer Lokalpopulation ans Emergenzgewässer zurückkehrt, während ein anderer Teil offenbar abwandert und neue Gewässer aufsucht.

Zu den Corduliiden gibt es nur sehr wenige entsprechende Untersuchungen. Bei *Somatochlora alpestris* fanden KNAUS & WILDERMUTH (2002) eine Wiedersichtungsrate von 4-14 % bei den Männchen und für *Cordulia amurensis* ermittelte UBUKATA (1981) entsprechende Werte zwischen 36 und 50 %. Einen weit geringeren Anteil (8 %) erhielt HA (2000) für *C. aenea*, und ein Wechsel zu einem anderen Gewässer konnte nur für zwei Fälle (0,6 %) nachgewiesen werden. Allgemein wird von den genannten Autoren angenommen, dass die nicht mehr gesichteten Individuen abwandern und sich an anderen Gewässern fortpflanzen. Dass dies tatsächlich vorkommt, ist mittels genetischer Analyse für eine Libelluliden-Art, *Leucorrhinia caudalis*, nachgewiesen worden (KELLER 2010, 2011).

Zu den Themen Ortstreue, Abwanderung und Gewässerwechsel von Anisopteren beider Geschlechter existieren nach wie vor nur spärliche Informationen, was namentlich auch für die Corduliiden gilt. Dies hängt u.a. damit zusammen, dass die Ortsbewegungen von Großlibellen mit besenderten Individuen vorläufig nur sehr eingeschränkt verfolgt werden können, und die klassischen Markierungsexperimente geben nur indirekt Aufschluss über Streckenflüge. Solche Untersuchungen erfordern zudem hohen Aufwand. Ziel der vorliegenden Untersuchung war daher; anhand einer möglichst großen Anzahl markierter Individuen von *Cordulia aenea* mehr über die Rückkehr, die Abwanderung und den Austausch von Individuen zwischen Gewässern zu erfahren. Dabei stellten sich folgende Fragen:

- (1) Wie groß ist die Rückkehrrate von Männchen und Weibchen, die kurz nach dem Schlupf markiert worden sind?
- (2) Wie groß ist die Rückkehrrate von Männchen, die als Adulte markiert worden sind?
- (3) Wie groß ist die Austauschrate von Individuen zwischen nah beisammen gelegenen Gewässern während der Reifungs- und während der Fortpflanzungsphase?
- (4) Welche Rolle spielt die Distanz zwischen den Austauschgewässern?
- (5) Ist die geringe Rückkehrrate zum Entwicklungsgewässer auf Abwanderung zurückzuführen oder gibt es dafür auch andere Erklärungsmöglichkeiten?

Zur Untersuchung dieser Fragen sollten mehrere benachbarte Gewässer in unterschiedlichen Distanzen zueinander mit großen Populationen und gut zugänglichen Beobachtungsstellen zur Verfügung stehen. Eine solche Situation bot sich in der Donau-Aue bei Linz in Oberösterreich.

Untersuchungsgebiet und Methoden

Die untersuchten Gewässer (Abb. 1) befanden sich auf Linzer Stadtgebiet im südlich der Donau gelegenen Auegebiet und im südlich daran angrenzenden Bereich (48°15'N, 14°24'E). Ausgesucht wurden die Gewässer nach drei Kriterien: (1) nach den Bestandsgrößen der Lokalpopulationen von *Cordulia aenea*, (2) nach den Entfernungen zwischen den Gewässern, (3) nach der Zugänglichkeit und damit der Möglichkeit, *C. aenea* zur Markierung zu fangen. Die Libellenfauna des Auegebietes ist bei LAISTER (1994, 1996, 1998, 2007) beschrieben. Angaben zur Vegetationsausstattung der Gewässer folgen z.T. den Angaben von STRAUZ (2004) und LENGLACHNER & SCHANDA (2005).

Charakterisierung der Gewässer

Gewässer III/5

Langgestreckt, Länge des freien Wasserkörpers ca. 80 m, größte Breite ca. 25 m. Entlang des Ufers verlief ein von Sumpf-Segge *Carex acutiformis* dominierter Großseggenbestand. Die freie Wasserfläche wurde dominiert von Beständen des Glänzenden Laichkrautes *Potamogeton lucens*. Südöstlich anschließend – in Verlängerung der Hochwasserrinne, in welcher der Weiher lag – war ein großwüchsiges, dichtes Schilfröhricht ohne freie Wasserfläche. Das Gewässer war von Gehölzen umschlossen und grenzte im Norden und Osten an Wald, im Südwesten schloss ein breiter Ufergehölzsaum an eine Wiese an.

Gewässer III/7

In einer ehemaligen Fließrinne gelegener, langgestreckter Weiher; Länge 260 m, Breite bis zu 30 m. Im Nordwesten verlief ein schmales Schilfröhricht und von Sumpf-Segge beherrschte Verlandungsvegetation, die Unterwasservegetation wurde dominiert von Laichkraut-Gesellschaften und vom Spreizenden Hahnenfuß *Ranunculus circinatus*. Im mittleren Bereich existierte ein Schwimmblattbestand mit Gelber Teichrose *Nuphar lutea* und Schwimm-Laichkraut *Potamogeton natans*, im südlichen Teil ein Schilfröhricht. Auch dieses Gewässer war vollständig von Gehölzen umgeben, wobei der das Gewässer fast vollständig umgebende Grauerlensäurestreifen auf der nordöstlichen Längsseite nur sehr schmal war und erst nach einem etwa 10 m breiten Wiesenstreifen der Wald folgte.

Gewässer III/14

Weicher in einem ehemaligen Altlauf, Größe etwa 10 × 20 m, von Krebschere *Stratiotes aloides* besiedelt. Die beiden Breitseiten waren mit unterschiedlich dichtem Schilfröhricht bewachsen. Das Gewässer war von Wald umgeben. Weil hier nur wenige Individuen von *Cordulia aenea* gefangen werden konnten, wurde das Gewässer nach dem Jahr 2007 nicht mehr in die Untersuchung einbezogen.

Gewässer III/26

Schmales, langgestrecktes Gewässer zwischen dem Hochwasserschutzdamm im Süden und einer großflächigen, von Schilf dominierten Anlandung des Mitterwassers (Altarm) im Norden. Der untersuchte Teil des Gewässers war ca. 40 m lang und 4-6 m breit. In westlicher und östlicher Fortsetzung waren weitere kleinere, offene Wasserflächen zu finden. Die Gewässervegetation wurde von Quirl-Tausendblatt *Myriophyllum verticillatum* dominiert, am Ufer bildete sich zur Anlan-

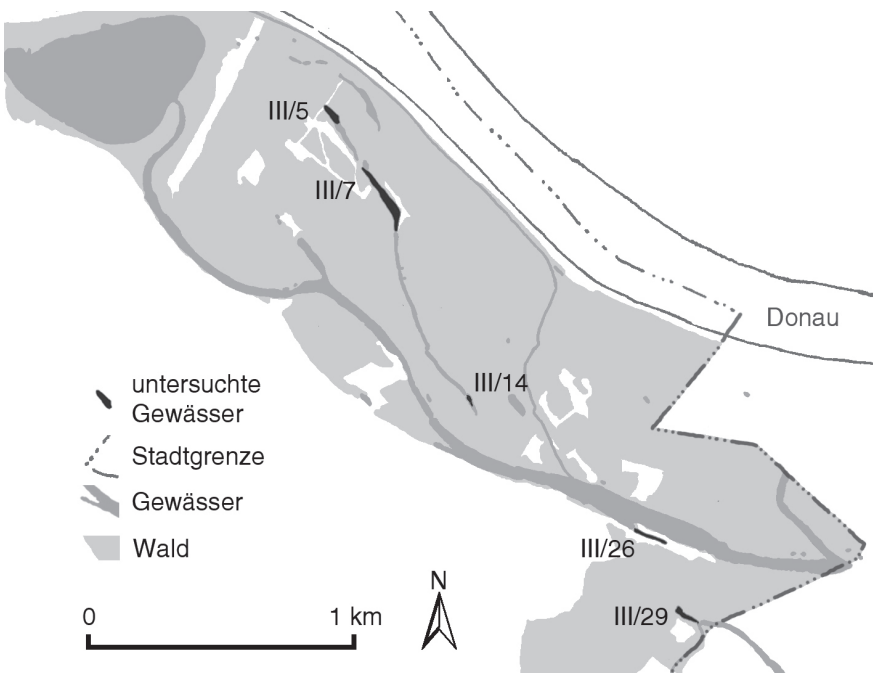


Abbildung 1: Lage der in dieser Studie untersuchten Gewässer in der Donau-Aue südöstlich von Linz, Oberösterreich. – Figure 1. Location of study sites in the Danube floodplain southeast of Linz, Austria.

dung ein schmaler Saum einer Steif-Seggen-Ufergesellschaft. Das Südufer an der Basis des Hochwasserschutzdammes wurde durch Blockwurf gebildet. Ein lichter Ufergehölzsaum stockte am Fuß des Dammes.

Gewässer III/29

Schmaler, ca. 170 m langer Weiher. An der Untersuchungsstelle war der Weiher ca. 20 m breit, an der breitesten Stelle im Nordwesten noch etwas breiter. Am Nordostufer bestand ein Mosaik aus Verlandungsgesellschaften, die freie Wasserfläche war mit Gelber Teichrose *Nuphar lutea* und Quirl-Tausendblatt *Myriophyllum verticillatum* durchsetzt. Südwestlich schloss entlang von etwa zwei Dritteln der Uferlinie hinter einem Ufergehölzsaum ein Acker an. Der Westen und Norden war von Wald umgeben, dem nordöstlichen Ufer folgte eine Schlagfläche mit mehrjährigem Aufwuchs.

Entfernungen zwischen Gewässern und Fangplätzen

Um die Auswirkung der Entfernung zwischen Gewässern auf die Anzahl wechselnder Tiere zu untersuchen, wurden unterschiedlich weit voneinander entfernte Gewässer für die Fang-Wiederfang-Studie ausgewählt (Tab. 1, Abb. 1).

Gewässer III/14 lag etwa in der Mitte zwischen den Weihern III/7 und III/29. Die Entfernung zu III/7 betrug 750 m, diejenige zu III/29 1.050 m. Wegen zu geringer Fangzahlen wurde III/14 nach 2007 nicht mehr in die Untersuchung einbezogen. Ein weiteres, ähnlich weit entferntes Gewässer, war im Untersuchungszeitraum nicht ausreichend von *C. aenea* befliegen. Gewässerpaare mit „mittelgroßen“ Distanzen konnten daher nicht weiter untersucht werden.

Die Entfernungen zwischen den Fangplätzen sind in Tabelle 1 aufgeführt. Distanzen zwischen Gewässern, die entweder nicht im selben Jahr paarweise untersucht wurden oder wegen geringer Fangzahlen an mindestens einem der Gewässer (keine zwischen den Gewässern wechselnden *C. aenea* festgestellt) für die Ergebnisse bedeutungslos waren, sind nicht in der Tabelle enthalten.

Markierung frisch geschlüpfter Imagines

Frisch geschlüpfte Tiere wurden nur an Gewässer III/7 gekennzeichnet. Zur Markierung wurde Nagellack, mit Aceton verdünnt, verwendet. Dabei erhielt jeweils einer der fertig entfalteten Hinterflügel einen 2-4 mm großen Farbtupfer. Die markierten Tiere konnten nicht individuell unterschieden werden. In den Jahren 2009-2011 wurde nach vier bis sieben Tagen die Farbe des Nagellackes gewechselt, um früher und später geschlüpfte Tiere unterscheiden zu können. Die Markierung konnte direkt am Schlupfort durchgeführt werden. Abhängig von der Witterung, insbesondere der Lufttemperatur, erfolgte die Markierung der frisch geschlüpften Tiere zwischen 08:30 und 13:30 h MESZ. Es wurden Männchen und Weibchen markiert. Die Anzahl der markierten *C. aenea* wurde nach Geschlecht getrennt für jeden Tag notiert.

Tabelle 1: Entfernungen zwischen den in dieser Studie paarweise untersuchten Gewässern und zwischen den Fangplätzen von *Cordulia aenea* in der Donau-Aue südöstlich von Linz, Oberösterreich. – Table 1. Distances between pairs of studied ponds and capture sites of *Cordulia aenea* in the Danube floodplain southeast of Linz, Austria.

Gewässer Nr.	Kürzeste Entfernung zwischen den Gewässern [m]	Entfernung zwischen den Fangplätzen [m]
III/5 - III/7	220	350
III/7 - III/29	1.750	1.950
III/26 - III/29	210	290

In den Jahren 2008, 2009 und 2011 wurde ein Großteil des Südostufers und der nördlichen Bucht auf einer 176 m langen Strecke des 550 m langen Ufers von Gewässer III/7 nach frisch geschlüpften Tieren abgesucht. Weitere 65-70 m des Verlandungsbereiches am Nordwestufer und des Schilfröhrichts im Süden wurden nur im Jahr 2010 abgesprochen, um übermäßigen Vertritt dieser Flächen zu vermeiden. Das Ufer wurde entlang der Wasserlinie abgesucht, wasserseitig auf einem ca. 1 m breiten, landseitig auf einem ca. 2-4 m breiten Streifen, so weit die Bereiche betretbar waren (vgl. WILDERMUTH 1998; HA et. al. 2002). Konnten markierte Tiere später wiedergefangen werden, wurden sie erneut und individuell markiert.

Markierung adulter Imagines

Die Tiere wurden mit einem Insektennetz gefangen und erhielten je eine schwarze Nummer mit einem wasserfesten, lichtechten Faserschreiber auf den rechten Vorder- und Hinterflügel. Unmittelbar danach wurden sie wieder freigelassen. Sie flogen sofort in Richtung der Baumkronen ab. Notiert wurden dabei die Nummer und das Geschlecht der markierten Tiere, bei Wiederfängen auch die Farbe der Nagellackmarkierung. Gefangen und markiert wurde meistens an der gleichen Stelle am Gewässer. Dabei wurde versucht, weder unmarkierte noch markierte Individuen beim Fang zu bevorzugen. Die wegen des Wegfangs „frei gewordene“ Uferstrecke war meist innerhalb kurzer Zeit wieder von Männchen besetzt oder es patrouillierten mehrere Männchen, die sich bei Begegnung attackierten, am Fangplatz vorbei.

Bei Gewässer III/5 und Gewässer III/7 wurde immer an derselben Stelle gefangen. Gewässer III/26 war auf ganzer Länge gut zugänglich. Wegen der geringen Breite patrouillierten die Männchen jeweils nicht entlang der ganzen Ufer, sondern blieben stationär; es war daher sinnvoll, auf der gesamten Länge zu fangen. Bei Gewässer III/29 wählte ich drei Fangplätze, von denen jedoch in einem Untersuchungsjahr meist nur einer davon günstige Bedingungen bot.

Weibchen konnten nur wenige markiert werden, weil sie jeweils nur kurz am Gewässer anwesend waren und wegen ihres unauffälligen Verhaltens wahrscheinlich auch übersehen wurden (vgl. UBUKATA 1975; WILDERMUTH 2008: 288). Sie wurden daher bei den Auswertungen nicht berücksichtigt.

Während in den Jahren 2007 und 2008 versucht wurde, die zu vergleichenden Gewässer jeweils möglichst an den selben Tagen zu besuchen, erfolgte die Markierung ab dem Jahr 2009 an den Gewässern blockweise, d.h. es wurde an jedem Gewässer mindestens fünf Tage gearbeitet, bevor ich an das nächste Gewässer wechselte. Diese Änderung der Vorgehensweise wurde notwendig, weil sich in den Jahren 2007 und 2008 zum Teil große Unterschiede in den Fangzahlen der einzelnen Tage ergeben hatten und in der Folge mehr Tiere pro Fangtag und pro Gewässer gefangen werden sollten. Dabei versuchte ich an Gewässer III/7 mindestens 100 und an Gewässer III/29 mindestens 30 Männchen von *C. aenea* pro Tag neu zu markieren, um an einem Fangplatz täglich jeweils möglichst gleich viele Individuen markieren zu können. Die Anzahl von 30 Männchen an Gewässer III/29 konnte nicht immer erreicht werden.

Die Untersuchungen erfolgten an Tagen, die nach subjektiver Einschätzung ausreichend warm und sonnig waren, um eine genügende Anzahl aktiver Männchen anzutreffen. An diesen Tagen flogen sie in den schattigen Bereichen in ähnlicher Häufigkeit wie in den sonnigen und waren in jenen zuweilen einfacher zu fangen.

In den Jahren 2009 und 2010 waren wegen längerer Schlechtwetterperioden im Mai nur wenige Fangtage möglich, die Untersuchungstage lagen demzufolge zeitlich oft weit auseinander.

Untersuchungstage und Untersuchungsinhalte in den einzelnen Jahren

Im Laufe der Untersuchungen die von 2007 bis 2011 stattfanden, wurde an insgesamt 100 Tagen markiert. Markierungstage und -gewässer sind in Tabelle 2 zusammengefasst. Untersuchungsinhalte waren:

2007

Untersuchung des Gewässerwechsels in der reproduktiven Periode an unterschiedlich weit voneinander entfernten Gewässern. Gewässer III/5 wurde am Ende der Untersuchungszeit begangen, um als Voruntersuchung für das Jahr 2008 zu prüfen, ob von III/7 stammende Männchen zu finden seien.

2008

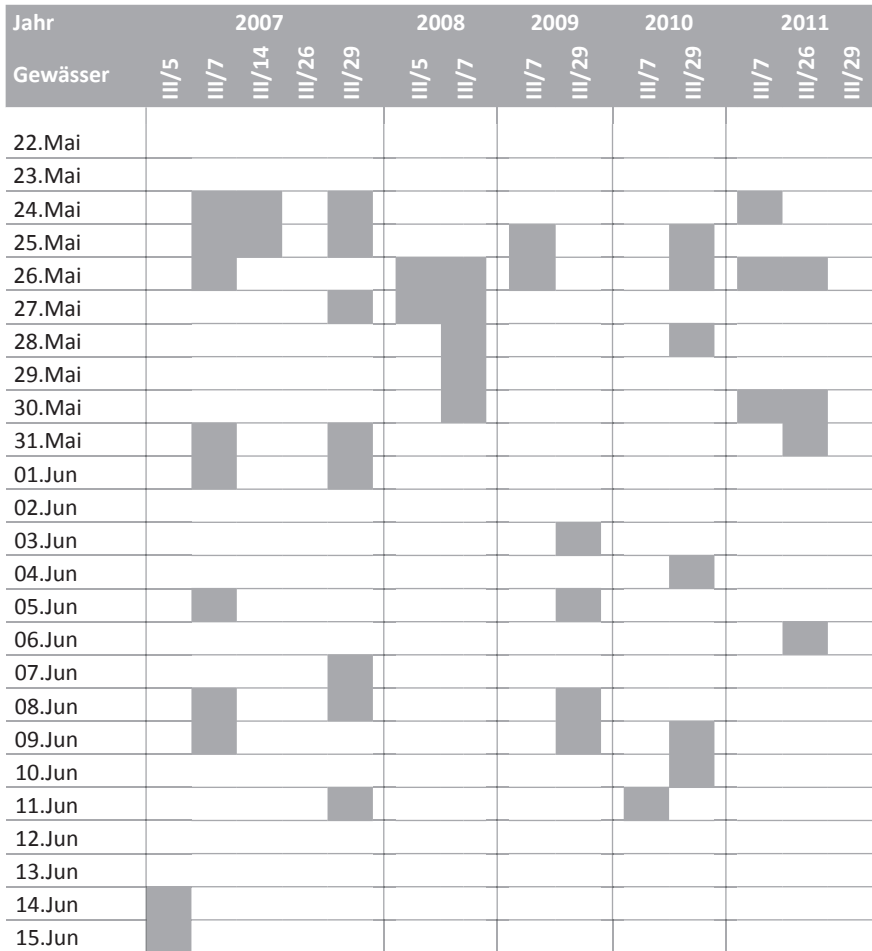
Untersuchung des Gewässerwechsels in der Reifungszeit und in der reproduktiven Periode an nahe beieinander liegenden Gewässern.

2009

Untersuchung des Gewässerwechsels in der Reifungszeit und in der reproduktiven Periode an weit voneinander entfernt liegenden Gewässern. Markiert wur-

Tabelle 2: Markierungstage an den Untersuchungsgewässern in der Donau-Aue südöstlich von Linz, Oberösterreich, in den Jahren 2007-2011. Hellgrau: Markierung frisch geschlüpfter Imagines; Dunkelgrau: Markierung adulter Imagines von *Cordulia aenea*. – Table 2. Marking days at the study sites in the Danube floodplain southeast of Linz, Austria, in the years 2007-2011. Light grey: Marking of tenerals; dark grey: marking of adults of *Cordulia aenea*.

Jahr	2007					2008		2009		2010		2011		
	III/5	III/7	III/14	III/26	III/29	III/5	III/7	III/7	III/29	III/7	III/29	III/7	III/26	III/29
21.Apr														
22.Apr														
23.Apr														
24.Apr														
25.Apr														
26.Apr														
27.Apr														
28.Apr														
29.Apr														
30.Apr														
01.Mai														
02.Mai														
03.Mai														
04.Mai														
05.Mai														
06.Mai														
07.Mai														
08.Mai														
09.Mai														
10.Mai														
11.Mai														
12.Mai														
13.Mai														
14.Mai														
15.Mai														
16.Mai														
17.Mai														
18.Mai														
19.Mai														
20.Mai														
21.Mai														



den zuerst frisch geschlüpfte und in der Folge adulte Tiere an Gewässer III/7. Der zeitlich darauf folgende Markierungsblock an Gewässer III/29 sollte darüber Auskunft geben, ob frisch oder adult markierte Individuen von Gewässer III/7 zu Gewässer III/29 gewechselt hatten.

2010

Untersuchung des Gewässerwechsels in der Reifungszeit an weit voneinander entfernt liegenden Gewässern. Um den großen zeitlichen Abstand zwischen der Markierung frisch geschlüpfter Exemplare an Gewässer III/7 und der Markierung

adulter Tiere an Gewässer III/29 als Grund für den fehlenden Nachweis wandernder Tiere im Jahr 2009 auszuschließen, wurde nach der Markierung frisch geschlüpfter Tiere mit der Markierung adulter Männchen am Gewässer III/29 begonnen. Am Ende der Untersuchungszeit wurde noch an einem Tag an Gewässer III/7 markiert, um zu prüfen, ob mehr als fünf Wochen, nachdem die letzten frisch geschlüpften *C. aenea* markiert worden waren, einige von diesen noch am Schlupfgewässer zu finden waren.

2011

Untersuchung des Gewässerwechsels in der Reifungszeit und in der reproduktiven Periode an weit voneinander entfernt liegenden Gewässern sowie in der reproduktiven Periode an nahe beieinander liegenden Gewässern (Gewässerpaar III/26-III/29). Allerdings war es nicht möglich, *C. aenea* an Gewässer III/26 in ähnlicher Weise zu erfassen wie dies bei den anderen Gewässern geschehen war. Bei Gewässer III/26 handelte es sich um ein relativ kleines Gewässer, an dem immer nur wenige Männchen gleichzeitig patrouillierten. Außerdem war das Gewässer nur durch eine ausgedehnte Schilfzone vom angrenzenden, an dieser Stelle sehr breiten, Altarm getrennt. Es wurde daher nicht versucht, die Größe des Vorkommens zu erfassen, die eine quantitative Einordnung der das Gewässer wechselnden Tiere erlaubt hätte.

Berechnung der Wiederfangrate

Die Wiederfangrate gibt an, wie viel Prozent der entweder frisch geschlüpft oder adult markierten Männchen mindestens einmal wiedergefangen werden konnten. Am Markierungstag wiedergefangene Tiere wurden nicht als Wiederfänge gewertet.

Ermittlung der Jahrespopulationsgrößen an einzelnen Gewässern

Für die Interpretation der Daten, die zum Gewässerwechsel von *C. aenea* erhoben wurden, ist die Anzahl der an den jeweiligen Gewässern anwesenden Männchen von Bedeutung, da die Einstufung der Anzahl an wechselnden Tieren von den Populationsgrößen des Ausgangs- und Zielgewässers abhängt.

Die Größe des Vorkommens wurde mit dem Programm MARK (WHITE & BURNHAM 1999) aus den Fang-Wiederfang-Daten errechnet. Dabei kam die Jolly-Seber Methode in der Parametrisierung von SCHWARZ & ARNASON (1996 – nach WILLIAMS et. al. 2002: 508) zum Einsatz, die im Programm MARK als Modul POPAN implementiert ist.

Eine wichtige Bedingung zur Anwendung dieser Methode ist die gleiche Fangwahrscheinlichkeit von markierten und unmarkierten Tieren zum Markierungszeitpunkt i. Mit der gewählten Vorgehensweise beim Fang wurde versucht, diese Bedingung zu erfüllen (siehe „Markierung adulter Imagines“). Jeder Fang-/Markierungstag wurde als ein Markierungszeitpunkt gewertet, Wiederfänge am selben Tag galten daher in den Auswertungen nicht als Wiederfänge. Als Test der An-

passungsgüte wurde das in MARK implementierte Programm RELEASE genutzt. Es wurde pro Gewässer und Jahr jeweils das Modell, bei dem sich sowohl Fang- als auch Überlebenswahrscheinlichkeit an den Untersuchungstagen unterscheiden konnten, berechnet. Weiters wurden die Modelle berechnet, bei denen Fang- und/oder Überlebenswahrscheinlichkeiten als während der Untersuchungszeit konstant angenommen wurden. Zur Auswahl des Modells, das der Realität am nächsten kommt, wurde das AIC (Akaike's Information Criterion) verwendet. Dieses wird als Verfahren zur Modellauswahl empfohlen (WILLIAMS et. al. 2002: 55 ff., 432 ff.). Zeigte sich bei mehreren Modellen die Wahrscheinlichkeit, dass sie die Realität gut abbildeten, wurde mittels der aus dem AIC hervorgehenden Gewichtung (AICc Weight) der Modelle aus diesen Modellen der gewichtete Durchschnitt der Größe des Vorkommens ausgerechnet (NICHOLS 2005).

Im Jahr 2010 wurden die Daten vom 26. Mai zu denen vom 25. Mai gezählt, da am 26. Mai wetterbedingt nur fünf Männchen gefangen werden konnten.

Berechnung der Wahrscheinlichkeit des Gewässerwechsels

Mit Hilfe von multi-state-Modellen ist es möglich, ausgehend von den Bewegungen zwischen verschiedenen Orten, welche die Individuen eines Vorkommens durchführen, den Anteil der Tiere des gesamten Vorkommens abzuschätzen, die diese Ortswechsel durchführen. Dieser Anteil wird ausgedrückt als Wahrscheinlichkeit, den Ortswechsel durchzuführen (SCHWARZ 2005). Im Jahr 2008 wurden die Bewegungen („commuting flights“ sensu CORBET 1999: 384) zwischen den nahe beieinander liegenden Gewässern III/5 und III/7 berechnet. Dies erfolgte mit dem Programm MARK (WHITE & BURNHAM 1999) aus den Fang-Wiederauffang-Daten, wobei nur die Daten der Tage, an denen ich beide Gewässer besuchte, benutzt wurden (13.-17. Mai und 26.-27. Mai 2008). Die Daten vom 26. und 27. Mai wurden zusammengezogen, da am 26. Mai deutlich weniger Tiere gefangen und markiert worden waren als an den anderen Untersuchungstagen.

Die Modelle wurden für zwei Fälle berechnet: Für den Fall, bei dem sich die Übergangs-Wahrscheinlichkeit der Männchen der beiden Gewässer unterscheidet und für den Fall mit gleicher Übergangs-Wahrscheinlichkeit aller Männchen. Wegen der geringen Anzahl an Individuen, die das Gewässer gewechselt hatten, wurde diese Wahrscheinlichkeit als während der Untersuchungszeit konstant angenommen.

Da bei der Berechnung der Jahrespopulationsgrößen die mittels des AIC bestgeeigneten Modelle eine konstante Überlebenswahrscheinlichkeit aufwiesen, wurde diese bei allen berechneten Modellen als zeitlich konstant und an beiden Gewässern gleich angenommen. Aufgrund der an den einzelnen Tagen und zwischen den Gewässern unterschiedlichen Fangzahlen wurde die Fangwahrscheinlichkeit als tagesabhängig vorausgesetzt, die Modelle wurden mit und ohne Unterschied der Fangwahrscheinlichkeit an den Gewässern berechnet.

Wie bei der Berechnung der Größe des Vorkommens wurde zur Auswahl des Modells, das die Realität am besten abbildet, das AIC (Akaike's Information Criterion) verwendet.

Ergebnisse

Anzahl Fänge und Wiederfänge

In den Jahren 2007-2011 wurden insgesamt 4.794 Individuen (3.990 Männchen, 804 Weibchen) markiert. Davon waren 1.528 Individuen (758 Männchen, 770 Weibchen) direkt nach dem Schlupf markiert worden (Markierung nur an Gewässer III/7 in den Jahren 2008-2011). Als adulte Tiere wurden insgesamt 3.298 (3.264 Männchen, 34 Weibchen) mit einer Markierung versehen.

Die Ergebnisse der Untersuchungen in den Jahren 2007-2011 sind in Tabelle 3 zusammengefasst. Darin ist für jedes der Gewässer die Anzahl der markierten und wiedergefangenen Individuen jeden Jahres angegeben.

Adulte Männchen, die das Gewässer wechselten, konnten mit einer Ausnahme nur an den benachbarten Gewässern nachgewiesen werden. Das eine Männchen, bei dem ein Wechsel zwischen den – in fast allen Jahren in die Untersuchung einbezogenen – weit voneinander entfernten Gewässern III/7 und III/29 belegt werden konnte, wurde 2011 an Gewässer III/29 markiert und 16 Tage später an Gewässer III/7 wiedergefangen. Tabelle 4 listet die Wiederfangraten der juvenil und adult markierten Männchen in den Jahren 2007-2011 auf.

Unterschiede in den Anteilen wiedergefangener Männchen, die im frisch geschlüpften und adulten Zustand markiert wurden

Um den Anteil der wiedergefangenen Männchen vergleichen zu können, wurde an Gewässer III/7 in den Jahren 2008, 2009 und 2011 eine große Anzahl von Individuen sowohl direkt nach dem Schlupf als auch während der Fortpflanzungsphase markiert. Ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Gruppen zeigte sich nur im Jahr 2008 (Tab. 5).

Größe der Jahrespopulationen

Die berechneten Größen der Jahrespopulationen an den Gewässern III/7, III/29 und III/5 sind in den Tabellen 6, 7 und 8 zusammengefasst. Dabei hatte Gewässer III/7 mit etwa 3000 adulten Männchen das größte Vorkommen (Tab. 6). An Gewässer III/29 (Tab. 7) war die Population mit rund 300 Männchen pro Jahr etwa zehnmal kleiner als die von Gewässer III/7. Eine ähnliche Größenordnung ergab die Berechnung für das nur im Jahr 2008 untersuchte Gewässer III/5 (Tab. 8).

Übergangs-Wahrscheinlichkeit

In die Berechnung wurden 538 Männchen einbezogen. Davon waren 415 an Gewässer III/7 und 118 an Gewässer III/5 markiert worden, fünf Tiere wurden beim Fang getötet. Insgesamt wurden 54 Tiere wiedergefangen: 35 an Gewässer III/7 und zehn an Gewässer III/5; innerhalb der für die Berechnung verwendeten Untersuchungstage wechselten sieben Männchen von Gewässer III/5

Tabelle 3: Ergebnisse der Fang-Wiederfang-Untersuchung an *Cordulia aenea*-Imagines in der Donau-Aue südöstlich von Linz, Oberösterreich: Anzahl markierter und wiedergefangener Individuen in den Jahren 2007-2011. In Klammern steht jeweils die Anzahl Weibchen hinter der Anzahl Männchen. – Table 3. Results of the capture-mark-recapture study in *Cordulia aenea* in the Danube floodplain southeast of Linz, Austria: number of marked and recaptured individuals in the years 2007-2011. The number of females follows the number of males in parentheses. – nicht untersucht, not investigated.

Jahr	2007	2008	2009	2010	2011
Männchen und Weibchen, gesamt markiert	493 (16)	917 (140)	979 (206)	632 (340)	969 (102)
adult markiert	493 (16)	792 (13)	810 (5)	311	858
nach Schlupf markiert (III/7)	–	135 (127)	182 (201)	323 (340)	118 (102)
Wiederfänge von nach Schlupf Markierten III/7	–	9	13	2	7
nach Schlupf markiert, Wechsel III/7 → III/5	–	1	–	–	–
nach Schlupf markiert, Wechsel III/7 → III/29	–	–	0	0	0
Erstmarkierung adult an Gewässer III/5	5	117 (5)	–	–	–
Wiederfänge am Markierungsgewässer III/5	0	10	–	–	–
Erstmarkierung adult an Gewässer III/7	358 (12)	665 (8)	684 (4)	106	685
Wiederfänge am Markierungsgewässer III/7	43	94	68	–	76
Erstmarkierung adult an Gewässer III/14	9 (1)	–	–	–	–
Wiederfänge am Markierungsgewässer III/14	1	–	–	–	–
Erstmarkierung adult an Gewässer III/26	5	–	–	–	39
Wiederfänge am Markierungsgewässer III/26	0	–	–	–	4
Erstmarkierung adult an Gewässer III/29	116 (3)	–	113 (1)	203	127
Wiederfänge am Markierungsgewässer III/29	23	–	21	80	24
Gewässerwechsel adult III/5 → III/7	–	13	–	–	–
Gewässerwechsel adult III/7 → III/5	4	2	–	–	–
Gewässerwechsel adult III/7 → III/29	0	–	0	–	–
Gewässerwechsel adult III/26 → III/29	1	–	–	–	2
Gewässerwechsel adult III/29 → III/7	0	–	–	0	1
Gewässerwechsel adult III/29 → III/26	0	–	–	–	1

nach Gewässer III/7 und zwei von Gewässer III/7 nach Gewässer III/5. Folgendes Modell zeigte die beste AIC-Gewichtung: Die Übergangs-Wahrscheinlichkeit der Männchen der beiden Gewässer war unterschiedlich, die Überlebenswahrscheinlichkeit war konstant und an beiden Gewässern gleich, die Fangwahrscheinlichkeit war an den Gewässern gleich, aber tagesabhängig. Dieses Modell wies mit 0,81 eine deutliche bessere AIC-Gewichtung auf als die anderen Modelle mit AIC-Gewichtungen zwischen 0,09 und 0,02. Es lieferte für die Männchen eine Wahrscheinlichkeit von 23,1 % für den Ortswechsel vom Gewässer III/5 zum Gewässer

Tabelle 4: Wiederfangraten [%] der juvenil bzw. adult markierten Männchen von *Cordulia aenea* an den Untersuchungsgewässern in der Donau-Aue südöstlich von Linz, Oberösterreich, in den einzelnen Untersuchungsjahren. – Table 4. Recapture rates [%] of teneral and mature marked males of *Cordulia aenea* at the study sites in the Danube floodplain southeast of Linz, Austria, in each year of the investigation.

Jahr	juvenil Markierte Gewässer		adult Markierte Gewässer		
	III/7	III/7	III/29	III/5	III/26
2007	–	12	20	–	–
2008	7	14	–	8	–
2009	7	10	19	–	–
2010	–	–	39	–	–
2011	6	11	19	–	10

Tabelle 5: Vergleich des Anteils der wiedergefangenen Männchen von *Cordulia aenea* von sowohl direkt nach dem Schlupf als auch während der Fortpflanzungsphase markierten Individuen für Gewässer III/7 in der Donau-Aue südöstlich von Linz, Oberösterreich, in den Jahren 2008, 2009 und 2011. – Table 5. Comparison of the proportion of recaptured males of *Cordulia aenea* to teneral as well as mature marked males for pond III/7 in the Danube floodplain southeast of Linz, Austria, in the years 2008, 2009 and 2011.

Jahr	Markierung	nicht wiedergefangen	wiedergefangen	Chi-Quadrat	df	p
2008	frisch	126	9	5,580	1	0,02
	adult	571	94			
2009	frisch	169	13	1,328	1	0,25
	adult	616	68			
2011	frisch	111	7	2,895	1	0,09
	adult	609	76			

III/7 (Konfidenzintervall 95 %, Spannweite 11,2-41,8 %) und 3,3 % für den Ortswechsel III/7 zu III/5 (Konfidenzintervall 95 %, Spannweite 0,8-12,3 %).

Errechnet man aus diesen Wahrscheinlichkeiten und den Größen der Ursprungspopulationen die Anzahl der ortswechselnden Männchen, so erhält man 101 Männchen, die von III/5 nach III/7 wechselten (Konfidenzintervall 95 %, Spannweite 15-295); 95 Männchen, die von III/7 nach III/5 wechselten (Konfidenzintervall 95 %, Spannweite 18-430).

Tabelle 6: Die für Gewässer III/7 in der Donau-Aue südöstlich von Linz, Oberösterreich, errechneten Größen des Vorkommens von adulten *Cordulia aenea*-Männchen mit Standardfehler und 95 %-Konfidenzintervall. Alle Werte sind auf ganze Zahlen gerundet. – Table 6. Estimated population size of adult *Cordulia aenea* males for pond III/7 in the Danube floodplain southeast of Linz, Austria, with standard error and 95 % confidence interval. All values are rounded to integers.

Jahr	Anzahl Männchen	Standardfehler	95 %-Konfidenzintervall
2007	2.143	430	1.479-3.201
2008	2.876	318	2.253-3.499
2009	3.441	443	2.573-4.308
2011	3.136	397	2.359-3.914

Tabelle 7: Die für Gewässer III/29 in der Donau-Aue südöstlich von Linz, Oberösterreich, errechneten Größen des Vorkommens von adulten *Cordulia aenea*-Männchen mit Standardfehler und 95 %-Konfidenzintervall. Alle Werte sind auf ganze Zahlen gerundet. – Table 7. Estimated population size of adult *Cordulia aenea* males for pond III/29 in the Danube floodplain southeast of Linz, Austria, with standard error and 95 % confidence interval. All values are rounded to integers.

Jahr	Anzahl Männchen	Standardfehler	95 %-Konfidenzintervall
2007	313	52	235-443
2009	290	58	177-404
2010	303	21	262-345
2011	331	87	161-501

Tabelle 8: Die für Gewässer III/5 in der Donau-Aue südöstlich von Linz, Oberösterreich, errechnete Größe des Vorkommens von adulten *Cordulia aenea*-Männchen mit Standardfehler und 95 %-Konfidenzintervall. Alle Werte sind auf ganze Zahlen gerundet. – Table 8. Estimated population size of adult *Cordulia aenea* males for pond III/5 in the Danube floodplain southeast of Linz, Austria, with standard error and 95 % confidence interval. All values are rounded to integers.

Jahr	Anzahl Männchen	Standardfehler	95 %-Konfidenzintervall
2008	436	138	166-706

Diskussion

Mobilität während der Reifungszeit

Von 135 im Jahr 2008 an Gewässer III/7 nach dem Schlupf markierten Männchen konnte an dem 220 m entfernten Gewässer III/5 nur ein einziges wiedergefangen werden. Insgesamt wurden 2008 zehn der nach dem Schlupf markierten Männchen wiedergefangen. Von den 623 an III/7 in den Jahren 2009-2011 nach dem Schlupf markierten Männchen konnte an dem etwa 2 km entfernten Gewässer III/29 überhaupt keines wiedergefangen werden. Damit ließ sich im Untersuchungsgebiet während der Reifungsphase keine Abwanderung zu Gewässern in mittlerer Entfernung und nur geringe Abwanderung zu Gewässern in geringer Entfernung nachweisen. Die geringe Anzahl nachweisbarer Wanderer deckt sich mit den Befunden von HA (2000), die von 165 nach dem Schlupf markierten *Cordulia aenea*-Männchen nur zwei an 1,2 bzw. 2,2 km entfernten Gewässern nachweisen konnte. UBUKATA (1973) konnte von 18 nach dem Schlupf markierten *C. amurensis*-Männchen keines am nächstgelegenen, 2,1 km entfernten Gewässer wiederfinden.

Die sehr geringe Rate von Rückkehrern zum Emergenzgewässer ist ebenfalls mit den Ergebnissen von HA (2000) vergleichbar. Mit Werten zwischen 6 % und 7 % fällt die Wiederfangrate der nach dem Schlupf markierten Männchen in der vorliegenden Studie geringer aus als bei HA (2000) mit 13,9 %. Wie die Zusammenstellungen bei WILDERMUTH (2008: 290) und HA (2000) zeigen, sind die Wiederbeobachtungsraten bei nach dem Schlupf markierten Imagines durchwegs deutlich geringer als bei adult markierten Imagines. Dies gilt auch für *Somatochlora alpestris* (KNAUS 1999) und weitere Anisopteren-Arten, z.B. *Aeshna cyanea* (INDEN-LOHMAR 1997) oder *Leucorrhinia rubicunda* (SOEFFING 1990). Als Ursache für die geringe Rate von Rückkehrern an das Emergenzgewässer lassen sich verschiedene Möglichkeiten in Betracht ziehen, die auch von anderen Autoren diskutiert werden:

- Größe der Jahrespopulation, Erfassungsintensität und Gewässergröße beeinflussen die Wiederfangrate (INDEN-LOHMAR 1997; KNAUS 1999).
- Individuen wandern von anderen Gewässern zu (KNAUS 1999).
- Individuen wandern zu anderen Gewässern ab (CORBET 1999: 387, 395; KNAUS 1999; SOEFFING 1990; HA 2000).
- Die Aufenthaltswahrscheinlichkeit der Männchen am Wasser ist individuell (BROOKS et al. 1997).
- Ein Teil der Population stirbt während der Reifungszeit (CORBET 1999: 297; KNAUS 1999; UBUKATA 1981)
- Markierungsschäden haben erhöhte Mortalität zur Folge (INDEN-LOHMAR 1997).

Größe der Jahrespopulation

Die geringe Wiederfangrate für die Rückkehrer an das Emergenzgewässer könnte auf einem ungünstigen Verhältnis zwischen markierten und unmarkierten Individuen beruhen, wie dies bei Gewässer III/7 der Fall war. Bei dieser großen Lokalpopulation konnte umständehalber nur ein kleiner Teil nach dem Schlupf markiert werden. Für die adult Markierten lässt sich klar zeigen, dass die Wiederfangrate von der Rate markierter Tiere an der gesamten Lokalpopulation abhängig ist (Abb. 2). In der Theorie ergibt sich für die Wiederfangrate der frisch geschlüpft markierten Tiere ebenfalls eine Abhängigkeit von der Rate adult markierter Tiere an der gesamten adulten Lokalpopulation, was in natura verifiziert werden muss.

Zuwanderung

Wenige Wiederfänge, das heißt eine geringe Wiederfangrate der nach dem Schlupf markierten Männchen, lassen für sich alleine genommen noch keine Schlüsse auf

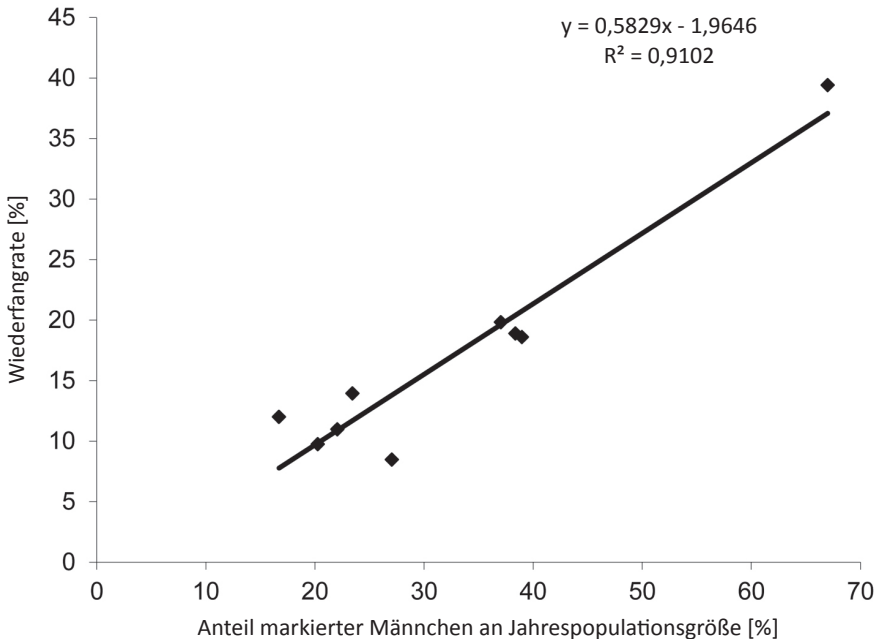


Abbildung 2: Zusammenhang zwischen dem Anteil adult markierter *Cordulia aenea*-Männchen an der errechneten Jahrespopulationsgröße und der Wiederfangrate an den Untersuchungsgewässern in der Donau-Aue südöstlich von Linz, Oberösterreich, in den Jahren 2007-2011. – Figure 2. Relationship between the percentage of adult marked *Cordulia aenea* males of the estimated annual population size and recapture rate at the study sites in the Danube floodplain southeast of Linz, Austria, in the years 2007-2011.

die nicht wiedergefangenen Tiere zu. Im Fall der vorliegenden Studie bringt ein Vergleich der geschätzten Gesamtanzahl geschlüpfter Männchen mit der errechneten Größe der Jahrespopulation adulter Männchen an Gewässer III/7 genauere Aufschlüsse.

Zur Schätzung der gesamten Anzahl geschlüpfter Männchen an Gewässer III/7 werden die Daten des Jahres 2010 – weil am besten geeignet – herangezogen. In diesem Jahr wurde der im Vergleich zu den anderen Jahren größte Anteil des Ufers zur Markierung nach dem Schlupf genutzt und es wurden dadurch deutlich mehr Männchen nach dem Schlupf markiert als in den anderen Jahren. Die zur Markierung genutzte Uferstrecke betrug mit 235 m etwa 43 % der 550 m langen Uferlinie. Insgesamt wurden 323 Männchen markiert. Unter der Annahme, dass an den nicht untersuchten Uferbereichen ähnlich viele Tiere schlüpften wie an den untersuchten, erhält man etwa 750 Männchen. Mit der beschriebenen Methode wurden alle erreichbaren Individuen an den untersuchten Uferbereichen markiert. Um der tatsächlichen Anzahl geschlüpfter Männchen näher zu kommen, scheint mir aus guten Gründen, die errechnete Anzahl sei zu verdoppeln: Zum einen konnte ich nicht an allen Tagen der Schlupfphase markieren, zum anderen schlüpften an den Markierungstagen einige Tiere auch Nachmittags sowie außerhalb des erreichbaren bzw. untersuchten Uferbereiches. Zudem sind sicher Tiere übersehen worden oder abgeflogen, bevor ich sie markieren konnte. Man erhält auf diese Weise etwa 1.500 Männchen, die 2010 an Gewässer III/7 geschlüpft sind. Für die Jahre 2009 und 2011 kommt man mit dieser Schätzmethode auf eher noch kleinere Mengen an geschlüpften Männchen, allerdings vergrößern sich die Fehler wegen der geringeren Anzahl markierter Tiere.

HA et al. (2000) ermittelten bei ihrer Untersuchung an *C. aenea* eine Exuvien-dichte von 1,4-5,5 Exemplaren pro Meter Uferlinie. Verwendet man den Maximalwert von 5,5 Exuvien pro Meter, um die Menge an geschlüpften *C. aenea* am Untersuchungsgewässer III/7 zu berechnen, so erhält man etwa 3.000 geschlüpfte Tiere. Unter der Annahme eines leichten Weibchenüberschusses ergibt sich für das Untersuchungsgewässer eine Anzahl von etwas weniger als 1.500 geschlüpften Männchen. Dafür, dass diese Anzahl eher einen Maximalwert darstellt, sprechen auch die Ergebnisse von UBUKATA (1981), der in den Jahren 1971-1975 bei *C. amurensis* 1,00-2,24 Exuvien pro Meter Uferlinie bei einem Erfolgskoeffizienten von 0,74 bei der Exuviensuche feststellte.

Die Größe der Jahrespopulation an adulten Männchen liegt für die Jahre 2008, 2009 und 2011 bei jeweils etwa 3.000 Männchen. Der mit etwa 2.100 Männchen gegenüber den Folgejahren geringere Wert des Jahres 2007 könnte neben natürlichen Ursachen auch methodisch bedingt sein, da 2007 nur etwa halb so viele Männchen markiert wurden als in den Folgejahren und außerdem die Fang-Wiederfangzahlen an den einzelnen Tagen sehr unterschiedlich waren. Diese Größe der Jahrespopulation wäre mit der Schlupfpopulation von maximal 1.500 ge-

schlüpften Männchen, besonders unter Einbezug der Mortalität während der Reifungszeit, nicht erreichbar. Erklärt werden kann diese Diskrepanz durch eine Zuwanderung von Individuen zum Untersuchungsgewässer. Diese Zuwanderung zum größten mir im Gebiet bekannten Vorkommen widerspricht allerdings dem „Kern-Satelliten-Modell“ von BOORMANN & LEVITT (1973) des Metapopulationskonzeptes, wie es auch für Libellen beschrieben wird (STERNBERG 1995; KNAUS 1999; WILDERMUTH 2008: 287), bei dem die große Population als Spenderpopulation für die kleineren Populationen fungiert.

Interessant sind in diesem Zusammenhang Beobachtungen von B. Schmidt (1995, in STERNBERG & SCHMIDT 2000): «In einem Gewässerkomplex im Auwald bei Weisweil zeigten Gewässer mit vielen Männchen nur kleine Schlüpfzahlen, während kleine, verwachsene Gewässer, die von Männchen nicht befliegen wurden, hohe Exuvienabundanzen aufwiesen.» Stichprobenweise wurde auch im Untersuchungsgebiet an in der Nähe von Gewässer III/7 liegenden kleineren Gewässern nach Exuvien gesucht. Allerdings sind diese Gewässer sehr verwachsen und schwierig zu erreichen. Es wurden bei diesen Stichproben keine Exuvien von *C. aenea* gefunden. Aus den Jahren 1992 und 2002 existieren nur einzelne Exuvienfunde von diesen Gewässern (GL). Die Beobachtung von B. Schmidt zeigt aber, dass die Zuwanderung zu Gewässern mit hohen Abundanzen adulter *C. aenea* kein Einzelfall ist.

Die über die Jahre relativ konstante Anzahl an adulten Männchen an Gewässer III/7 von etwa 3.000 Individuen ließe sich auch durch Zuwanderung bis zu einem „Biotopmaximum“, ab dem möglicherweise die Konkurrenz zwischen den Männchen zu groß wird, erklären. Auch an Gewässer III/29 ist die Größe des Vorkommens an adulten Männchen mit ungefähr 300 Jahr für Jahr relativ konstant. Schwerer einzuordnen bleibt der Befund, dass keine Zuwanderung von Gewässer III/7 zu Gewässer III/29 nachgewiesen werden konnte. Anzufügen ist außerdem, dass die Wahrscheinlichkeit, die nach dem Schlupf markierten Männchen wiederzufangen, mit starker Zuwanderung sinkt.

Abwanderung

Die Reifungsphase wird bei Großlibellen als die Zeit mit der größten Abwanderungsrate bezeichnet (CORBET 1999: 387, 395; KNAUS 1999; SOEFFING 1990), für *C. aenea* (HA 2000; siehe auch WILDERMUTH 2008: 289). Dass möglicherweise viele Individuen abwandern, wird auch für *C. aenea* aus der geringen Rückkehrate von nach der Emergenz markierten Tieren gefolgert (HA 2000; KNAUS 1999; WILDERMUTH 2008: 289). Dass die Männchen wandern, konnte sowohl in dieser Studie als auch in jener von HA (2000) nachgewiesen werden. Allerdings erfolgte der Austausch «in weit geringerem Maß als erwartet» (WILDERMUTH 2008: 287).

Abwanderung zu Gewässern, die innerhalb der untersuchten Distanzen liegen, konnte nur in geringem Ausmaß nachgewiesen werden. Für den Fall, dass dennoch ein bedeutsamer Teil der Schlupfpopulation abwanderte, bleibt die Möglich-

keit, dass diese Männchen sich deutlich weiter als 2 km vom Emergenzgewässer entfernt hatten. Der Umstand, dass keine Tiere von Gewässer III/7 am 2 km entfernten Gewässer wiedergefunden werden konnten, lässt es jedoch als nicht sehr wahrscheinlich erscheinen, dass viele Individuen dieses Verhalten zeigen. Auf eine geringe Wanderneigung weist auch BROOKS (1997: 123) hin, der *C. aenea* als «poor disperser» bezeichnet. WILDERMUTH (2008: 288) zitiert jedoch eine Beobachtung eines Männchens, das in England 65 km vom nächsten Entwicklungsort entfernt gesehen wurde, und wertet das als Hinweis darauf, dass *C. aenea* so weit wandern kann.

Etablierung von Territorien

Größere Insektenmännchen vermögen oft eher ein Territorium zu etablieren und zu verteidigen. In einer Meta-Analyse von 33 publizierten Studien zeigten SOKOLOVSKA et al. (2000) für territoriale Libellenarten eine positive Korrelation von Größe und Fitnessparametern wie Territorialerfolg, Langlebigkeit, Kopulationsrate und Lebens-Reproduktionserfolg. KNAUS (1999) fand bei juvenil markierten Tieren von *Somatochlora alpestris*, dass die wiedergesichteten Individuen signifikant größere Exuvien- und Flügellängen aufwiesen als das gesamte Mittel. Die Untersuchung von HA (2000) hingegen erbrachte signifikant kürzere Exuvien der wiederbeobachteten gegenüber den nicht wiederbeobachteten juvenil markierten Tieren. Bei Exuvienbreite, Kopfbreite und Flügellänge konnte sie keine Unterschiede feststellen. Allerdings errechnet HA eine geschlüpfte Gesamtpopulation von 3.300 Tieren. Die Wiederfangrate der 117 adult markierten Männchen von 46,2 % deutet jedoch auf deutlich weniger adulte als am Fokusgewässer geschlüpfte Tiere hin.

Bei hoher Dichte verhalten sich Männchen von *C. aenea* territorial (UBUKATA 1986). UBUKATA (1975) fand bei *C. amurensis* Territoriumsgrößen von 7-15 m. Unter der Annahme einer ähnlichen Größe bei *C. aenea* ließe sich für Gewässer III/7 eine maximale Anzahl von etwa 80 Männchen ableiten, die sich gleichzeitig am Gewässer aufhielten. Die restlichen der etwa 3.000 Männchen des Vorkommens sind dann in der Umgebung des Gewässers zu vermuten. Zwar sind die Männchen immer nur kurz am Gewässer (BROOKS et al. 1997; WILDERMUTH 2008: 226), trotzdem ist von einem gewissen Druck auf die Territorien auszugehen. Daraus folgt, dass zumindest bei hoher Dichte nicht alle Individuen eines Vorkommens beim Versuch ein Territorium zu etablieren den gleichen Erfolg haben. Eventuell sind manche Männchen gar nicht in der Lage, bis zum Wasser zu kommen; entsprechend verringert sich für diese die Wahrscheinlichkeit eines Wiederfanges.

Von den oben aufgelisteten Ursachen, welche die Wiederfangrate beeinflussen, kann Mortalität während der Reifungszeit als gegeben angenommen werden (CORBET 1999: 297). Markierungsschäden sind nicht auszuschließen, mit der gewählten Markierungsmethode wurde jedoch versucht, sie zu minimieren.

Schlussfolgerungen

Mobilität während der Reifungszeit

Bei Gewässer III/7, an dem *C. aenea* in den Jahren 2008-2011 nach dem Schlupf markiert wurde, scheinen die Faktoren Zuwanderung, ungleiche Wahrscheinlichkeit der Individuen am Gewässer ein Territorium zu etablieren und Mortalität während der Reifungszeit den größten Einfluss auf die Anzahl der Wiederfänge nach dem Schlupf markierter Männchen zu haben. Erfassungsintensität, Gewässergröße und Größe des Vorkommens sind Faktoren, die bei der Beurteilung mitbedacht werden müssen, da sie Einfluss auf die Wiederfangrate nehmen. Eine Abwanderung scheint beim untersuchten Gewässer III/7, wie die Ergebnisse zeigen, nur eine untergeordnete Rolle zu spielen. Dies kann jedoch nicht generalisiert werden, wie die Untersuchung von HA (2000) zeigt, deren Resultate Abwanderung während der Reifungszeit nahelegen.

Mobilität und Ortstreue adulter Männchen

Auch bei den adulten Männchen konnten nur wenige Gewässerwechsel nachgewiesen werden. Mit einer Ausnahme wurden diese Wechsel alle zwischen den beiden nahe beieinander liegenden Gewässern vollzogen.

Würde man bei den nahe beieinander liegenden Gewässern nur die Anzahl der Männchen betrachten, die nach ihrer Markierung als adulte Tiere an einem anderen als dem Markierungsgewässer wiedergefangen wurden, so müsste man annehmen, dass deutlich mehr Individuen vom kleineren Gewässer mit dem kleineren Vorkommen zum größeren Gewässer mit dem größeren Vorkommen wechselten. Berücksichtigt man jedoch die Größe der Ausgangsvorkommen, so ergibt sich, dass wahrscheinlich in beiden Richtungen etwa gleich viele Männchen einen Gewässerwechsel vollzogen haben. Daraus folgt, dass es sich am ehesten um einen Austausch zwischen diesen beiden Gewässern handelt.

Bei den nahe beieinander liegenden Gewässerpaaren sind Landschaftsstrukturen vorhanden, die als Leitlinien für die Wanderungen der Libellen gedient haben könnten. So reicht das Schilfröhricht, das an Weiher III/5 anschließt, beinahe bis Weiher III/7. Zwischen den Gewässern III/26 und III/29 bildete die Trasse des unterirdisch geführten Sammelkanals eine nur mit einer Wiesenbrache bewachsene geradlinige Schneise. Da die Männchen jeweils nur kurz am Gewässer anwesend sind (BROOKS et al. 1997; UBUKATA 1975 für *C. amurensis*) und, wie im letzten Abschnitt dargelegt, im Vergleich zur Gesamtzahl nur wenige Männchen sich gleichzeitig am Gewässer befinden, muss sich der Großteil der Männchen in der näheren oder weiteren Umgebung der Gewässer aufhalten. Beide Gewässer liegen im selben durchgehenden Auwaldbereich. Ob die Männchen das nur 220 m entfernte Gewässer zufällig auffinden oder ob die beiden Gewässer zu einem „Vorkommen“ zu rechnen sind, ist schwer zu entscheiden. Ich neige zur Auffassung, dass eine klare Trennung der beiden Optionen in diesem Fall nicht möglich ist.

Die niedrigen Wiederfangraten können leicht auf die Größen der Vorkommen zurückgeführt werden; nur bei einer entsprechend großen Anzahl markierter Individuen ist auch eine hohe Wiederfangrate möglich (Abb. 2). Da nur ein Männchen von einer großen Anzahl markierter gefunden werden konnte, das die Strecke vom 2 km entfernten Gewässer zurückgelegt hatte, wird von einer weitgehenden Ortstreue der adulten Männchen zum Fortpflanzungsgewässer ausgegangen (HA 2000; WILDERMUTH 2008: 289).

Zusammenfassend lässt sich folgern, dass trotz niedriger Wiederfangrate der nach dem Schlupf markierten Männchen nicht davon ausgegangen werden kann, dass Abwanderung in jedem Fall eine große Rolle bei der Zusammensetzung eines großen Vorkommens von *C. aenea* spielt. Zwar müssen, wenn viele Männchen zum Untersuchungsgewässer zugewandert sind, diese von anderen Gewässern abgewandert sein. Es ist jedoch davon auszugehen, dass die Zusammensetzung einer lokalen Fortpflanzungsgemeinschaft von weiteren Faktoren abhängt, die erst noch untersucht werden müssen (KNAUS 1999; INDEN-LOHMAR 1997). Die adulten Männchen, die sich in einem Gebiet etabliert haben, bleiben «weitgehend ortstreu und wechseln eher selten zu einem Nachbargewässer, wenn dieses mehr als einige hundert Meter entfernt liegt» (WILDERMUTH 2008: 289). Die Frage, welche Rolle die Weibchen im Zusammenhang mit Ausbreitung und Ortstreue spielen, bleibt nach wie vor offen.

Dank

Herzlichen Dank an Hansruedi Wildermuth für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, seine Anmerkungen und für Literatur. Weiters sei den beiden Gutachtern für ihre Arbeit herzlich gedankt.

Literatur

- BROOKS S. (1997) Field guide to the dragonflies and damselflies of Great Britain and Ireland. British Wildlife Publishing, Gillingham
- BROOKS S.J., A. MCGEENEY & S. A. CHAM (1997) Time-sharing in the male Downy Emerald, *Cordulia aenea* (L.). *Journal of the British Dragonfly Society* 13: 52-57
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Cornell University Press, Ithaca, New York
- HA L.Y. (2000) Untersuchungen zur Emergenz und Mobilität der Gemeinen Smaragdlibelle (Anisoptera: Corduliidae) und zur Libellenfauna in der Umgebung von Winterthur (Kt. Zürich, Schweiz). Diplomarbeit, ETH Zürich
- HA L.Y., H. WILDERMUTH & S. DORN (2002) Emergenz von *Cordulia aenea* (Odonata: Corduliidae). *Libellula* 21: 1-14

- INDEN-LOHMAR C. (1997) Sukzession, Struktur und Dynamik von Libellenpopulationen an Kleingewässern, unter besonderer Berücksichtigung der Ökologie von *Aeshna cyanea* (Müller, 1764). Dissertation Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
- KELLER D., S. BRODBECK, I. FLÖSS, G. VONWIL & R. HOLDEREGGER (2010) Ecological and genetic measurements of dispersal in a threatened dragonfly. *Biological Conservation* 143: 2658-2663
- KELLER D., S. BRODBECK, I. FLÖSS, G. VONWIL & R. HOLDEREGGER (2011) Ausbreitung und Besiedlungsgeschichte der Zierlichen Moosjungfer *Leucorrhinia caudalis* in der Schweiz (Odonata: Libellulidae). *Entomohelvetica* 4: 139-152
- KNAUS P. (1999) Untersuchungen zur Emergenz, zur Mobilität und zum Paarungssystem an einer Metapopulation von *Somatochlora alpestris* (Selys 1840) in den Zentralalpen (Anisoptera: Corduliidae). Diplomarbeit, Universität Zürich
- LAISTER G. (1994) Die Libellenfauna der Donauauen im südöstlichen Linzer Raum. *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz* 37-39: 163-185
- LAISTER G. (1996) Bestand, Gefährdung und Ökologie der Libellenfauna der Großstadt Linz. *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz* 40/41: 9-305
- LAISTER G. (1998) Leitbild – Libellen, Donau-Traun-Krems-Auen. *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz* 42/43: 181-196
- LAISTER G. (2007) Die Libellenfauna der Linzer Donauauen – Entwicklung und aktuelle Situation. *Berichte für Ökologie und Naturschutz der Stadt Linz* 1: 65-123
- LENGLACHNER F. & F. SCHANDA (2005) Biotopkartierung Linz. Natura 2000-Gebiet Traun-Donau-Auen Linz 2001-2004. Unpubl. Bericht, Naturkundliche Station Linz
- MICHIELS N.K. & A.A. DHONDT (1991) Sources of variation in male mating success and female oviposition rate in a nonterritorial dragonfly. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 29: 17-25
- NICHOLS J.D. (2005) Modern open-population capture-recapture models. In: AMSTRUP S.C., T.L. McDONALD & B.F.J. MANLY (Ed.) *Handbook of Capture-Recapture Analysis*: 88-123. Princeton University Press, Princeton and Oxford
- PAJUNEN V.I. (1962) Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind. (Odon., Libellulidae). *Annales Zoologici Societatis Zoologico-Botanicae Fennicae*, Vanamo, 24: 1-79
- SCHWARZ C.J. (2005) Multistate models. In: AMSTRUP S.C., T.L. McDONALD & B.F.J. MANLY (Ed.) *Handbook of capture-recapture analysis*: 165-195. Princeton University Press, Princeton and Oxford
- SOEFFING K. (1990) Verhaltensökologie der Libelle *Leucorrhinia rubicunda* (L.) (Odonata: Libellulidae) unter besonderer Berücksichtigung nahrungsökologischer Aspekte. Dissertation, Universität Hamburg
- SOKOLOVSKA N., L. ROWE & F. JOHANSSON (2000) Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology* 25: 239-248
- STERNBERG K. (1995) Regulierung und Stabilisierung von Metapopulationen bei Libellen, am Beispiel von *Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov im Schwarzwald (Anisoptera: Aeshnidea). *Libellula* 14: 1-39
- STERNBERG K. (1999) Populationsökologie und Ausbreitungsverhalten. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) *Die Libellen Baden-Württembergs*, Band 1: Allgemeiner Teil; Kleinlibellen (Zygoptera): 119-133. Ulmer, Stuttgart

- STERNBERG K. & B. SCHMIDT (2000) *Cordulia aenea* (Linnaeus, 1758). In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) *Die Libellen Baden-Württembergs*, Band 2: Großlibellen (Anisoptera): 209-218. Ulmer, Stuttgart
- STRAUSZ V. (2004) Vegetationskundliche Untersuchungen an Gewässern der Traun-Donau-Auen bei Linz – ein Überblick. *ÖKO.L* 26 (2): 11-20
- UBUKATA H. (1973) Life history and behavior of a corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. I. Emergence and pre-reproductive periods. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University* (VI, Zoology) 19: 251-269
- UBUKATA H. (1975) Life history and behavior of a corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. II. Reproductive period with special reference to territoriality. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University* (VI, Zoology) 19: 812-833
- UBUKATA H. (1981) Survivorship curve and annual fluctuation in the size of emerging population of *Cordulia aenea amurensis* Selys (Odonata: Corduliidea). *Japanese Journal of Ecology* 31: 335-346
- UBUKATA H. (1986) A model of mate searching and territorial behaviour for „flier“ type dragonflies. *Journal of Ethology*. 4: 105-112
- WHITE G.C. & K.P. BURNHAM (1999) Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, Supplement: 120-138
- WILDERMUTH H. (1998) Ethologische und ökologische Beobachtungen an Larven von *Cordulia aenea* (Linnaeus) (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 17: 1-24
- WILDERMUTH H. (2008) Die Falkenlibellen Europas. Corduliidae. Die Neue Brehm-Bücherei 653. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben
- WILLIAMS B.K., J.D. NICHOLS & M.J. CONROY (2002) Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego