

Bestimmung der Populationsdichte von Aeshniden am Beispiel von *Aeshna cyanea* MÜLLER

von Heinrich Kaiser

Einleitung

Eine der Grundlagen für die Beurteilung eines Libellenbestandes sind Schätzungen der Populationsdichte der einzelnen Arten. Als relatives Maß für die Seltenheit oder Häufigkeit einer Art kann die Anzahl beobachteter Imagines an einem Uferabschnitt definierter Länge dienen (bzw. ihrer Anzahl pro Flächeneinheit). Während dieses Maß für einige Kleinlibellen bei günstigen Voraussetzungen brauchbare Angaben liefern kann, ist es für viele Großlibellen-Arten wenig repräsentativ. Die Gründe dafür liegen vor allem darin, daß sich sowohl die Weibchen als auch die Männchen vieler Libellenarten nur für kurze Zeit am Gewässer aufhalten. Am Beispiel einer Population von *Aeshna cyanea* will ich das Verhalten dieser Libellen schildern, quantitativ analysieren und die sich daraus ergebenden Konsequenzen für die Bestimmung der Populationsdichte besprechen.

Beobachtungsort und Methoden

Ich habe *Ae. cyanea* von 1963 bis 1971 an verschiedenen Gewässern in Südwestdeutschland beobachtet. Die hier angeführten Beobachtungsergebnisse stammen überwiegend vom Krottenweiher bei Freiburg im Breisgau (Kaiser 1974a), vor allem aus dem Jahr 1967.

Voraussetzung für eine genaue Beobachtung der Imagines ist, alle Tiere, die das Gewässer besuchen, individuell zu markieren. Ich habe sie deshalb mit dem Handnetz gefangen und mit individuell kombinierten farbigen Flügelbinden versehen; als Lack verwendete ich stark verdünnten Nagellack, in dem zu-

sätzlich Sudanfarbstoff und Weißpigment gelöst worden waren (Kaiser 1974a, 1983). Ich habe dann über die gesamte Flugperiode hinweg registriert, wann die einzelnen Libellenindividuen das Gewässer besuchten.

Außerdem habe ich am Krottenweiher die Larvenpopulation untersucht und jährlich die Anzahl dort geschlüpfter Libellen bestimmt (vor allem nach Exuvienfunden). Die Methoden und Ergebnisse sollen an anderer Stelle ausführlich dargestellt werden (Kaiser, in Vorb.).

Beobachtungsergebnisse

Larvenpopulation und Anzahl geschlüpfter Libellen

Die Anzahl der am Krottenweiher während einer Flugsaison abgelegten Eier konnte größenordnungsmäßig mit zwei unabhängigen Methoden auf etwa 30 000 Eier geschätzt werden.

Die Anzahl der älteren Larven wurde im Jahr 1967 mit der Pro-beflächenmethode und mit der Rückfangmethode übereinstimmend auf etwas mehr als 1 200 Larven bestimmt. Nach den Ergebnissen aufeinanderfolgender Fänge ist die Mortalität der älteren Larvenstadien im Gegensatz zu den frühen Stadien gering, was durch Laboraufzuchten bestätigt wurde.

Die Anzahl der aus dem Krottenweiher geschlüpften Libellen für die aufeinanderfolgenden Jahre ist in Tabelle 1 angegeben. Diese Werte wurden aus Exuvienfunden bestimmt.

Tabelle 1: Gesamtzahl der jährlich am Krottenweiher geschlüpften Imagines von *Aeshna cyanea*.

Jahr:	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970
Anzahl Geschlüpfter:	viele Hundert	163	148	1098	400	8	0

Exuvien

Die Ergebnisse zeigen, daß sich in den einzelnen Jahren unterschiedlich viele Libellen im Krottenweiher entwickelten. Die Anzahl der 1967 geschlüpften Libellen ist nur etwas niedriger als die früher in diesem Jahr bestimmte Anzahl der älteren Larven, was die niedrige Mortalität der älteren Larvenstadien aufzeigt. Die Anzahl der geschlüpften Imagines war von Jahr zu Jahr recht unterschiedlich und lag in den außergewöhnlich warmen Jahren 1964 und 1967 sehr hoch, in den kühlen Jahren 1965 und 1966 dagegen niedrig. Ab 1969 nahm die Anzahl der Libellen, die sich im Krottenweiher entwickeln konnten, rapide ab; dies ist auf die sich verschlechternden Bedingungen im Krottenweiher selbst zurückzuführen, der vom Zufluß her allmählich mit eingeschwemmtem Schlamm aufgefüllt wurde.

Insgesamt zeigen die Ergebnisse, daß die Dichte der Larvenpopulation von Jahr zu Jahr stark variieren kann.

Rückkehr geschlüpfter Libellen und Ortstreue zum Gewässer

Von insgesamt 166 markierten frischgeschlüpften Libellen (1965 und 1966) beobachtete ich 6 Libellen noch nach einigen Tagen beim Jagdflug in der Umgebung des Krottenweihers; als geschlechtsreife Tiere wurden die markierten Libellen nicht mehr gesehen, waren also offensichtlich aus der Umgebung des Krottenweihers abgewandert. Allerdings muß hinzugefügt werden, daß in diesen beiden kühlen Jahren insgesamt wenige Libellen den sehr kühl und schattig gelegenen Krottenweiher besuchten.

In den 3 Jahren von 1965 bis 1967 fing und markierte ich den ganzen Sommer über durchgehend alle Libellen, die den Krottenweiher besuchten. In Tab. 2 sind die Anzahlen der jeweils gefangenen und wieder am Krottenweiher beobachteten Tiere dargestellt.

Die Anzahl der markierten Libellen entspricht vermutlich nahezu der Anzahl aller Libellen, die den Krottenweiher wenigstens ein Mal für längere Zeit besuchten. Zwischen den einzelnen Jah-

Tabelle 2: Anzahl der jeweils über eine ganze Flugperiode hinweg markierten und wieder beobachteten Imagines von *Aeshna cyanea* am Krottenweiher (linke Spalte: insgesamt markiert; rechte Seite: davon am Krottenweiher wieder beobachtet).

	1965		1966		1967	
Männchen	50	17	30	4	347	142
Weibchen	20	7	15	3	212	162

ren schwankt diese Zahl gewaltig. Die jährlichen Unterschiede entsprechen denjenigen in der Anzahl der am Krottenweiher geschlüpften Libellen. Ich vermute allerdings aus gelegentlichen Beobachtungen von *Ae. cyanea* an anderen Gewässern in diesen Jahren, daß die jährlichen Dichteschwankungen nicht überall so ausgeprägt waren.

Im Lauf meiner Beobachtungen stellte sich heraus, daß sowohl Männchen als auch Weibchen von *Ae. cyanea* im Lauf der Flugperiode von Juli bis Oktober unterschiedliche Gewässer aufsuchen. Im Hochsommer bei ganz heißem Wetter fliegen sie im tiefen Waldschatten und besuchen beschattete, kühl gelegene Gewässer wie den Krottenweiher. Bei weniger warmem Wetter - etwa im Frühherbst - bevorzugen sie wärmer gelegene, leicht beschattete Gewässer, und bei niedrigen Lufttemperaturen im Spätherbst fliegen sie nur noch im vollen Sonnenschein.

Markierte Libellen habe ich an demselben Gewässer bis zu 33 Tage lang beobachtet, an anderen Teichen noch nach 64 Tagen wieder gesehen. An zwei Gruppen von Teichen habe ich an individuell markierten Libellen direkt verfolgen können, daß ein allmählicher Austausch zwischen den Gewässern stattfindet, wobei die mikroklimatische Lage der einzelnen Teiche eine wichtige Rolle spielt (Kaiser, in Vorb.).

Entsprechend wechselt die individuelle Zusammensetzung der Libellen, die an aufeinanderfolgenden Tagen ein bestimmtes Ge-

wässer besuchen. Täglich kommen neue Tiere hinzu, andere tauchen nicht mehr auf. Dies bedeutet, daß die Imagines von Ae. cyanea, die ein Gewässer besuchen, keine geschlossene "Population" bilden, sondern eine lose, zufällig zusammengetroffene Ansammlung von Tieren. Die 1967 am Krottenweiher insgesamt 559 markierten Exemplare von Ae. cyanea bilden also nicht die "Population" der Imagines von Ae. cyanea am Krottenweiher, sondern müssen auch noch zu verschiedenen anderen Gewässern gerechnet werden. Die am Krottenweiher geschlüpften Libellen haben sich vermutlich auf eine Vielzahl anderer Gewässer verteilt.

Verhalten der Imagines

Nach einer Reifungszeit von einigen Wochen besuchen die Imagines erstmals wieder ein Gewässer, die Männchen etwas früher als die Weibchen. Bei gutem Wetter sind die geschlechtsreifen Imagines den ganzen Tag über flugaktiv, wobei sie überwiegend an Waldrändern und Hecken entlang Insekten jagen. Die Weibchen besuchen ein Gewässer im Abstand von einem oder wenigen Tagen und legen dann eine halbe bis über eine Stunde lang Eier ab. Voll eiablagebereite Weibchen kommen bevorzugt in der Abenddämmerung, wenn die Männchen nicht mehr das Gewässer besuchen; paarungsbereite Weibchen dagegen kommen tagsüber an.

Die Männchen machen täglich mehrere Besuche an einem geeigneten Gewässer, wo sie ein spezifisches Verhalten der Paarungsbereitschaft zeigen, den Patrouillenflug (Kaiser 1974a). Sie fliegen dabei in konstant eingehaltener Höhe von ca. 0,3 m an der Uferlinie entlang, wobei sie immer wieder im Schwirrflug auf der Stelle stehen. Die typischen Merkmale des Patrouillenfluges ändern sich zeitabhängig derart, daß der Schwirrfluganteil immer geringer und die zunächst strenge Orientierung am Ufer immer lockerer wird; die Patrouillenflugintensität nimmt während eines Besuches fortlaufend ab. Ungestörte Besuche dauern etwa eine halbe Stunde (bei warmem Wetter), am Schluß wechselt das Männchen spontan zum Jagdflug und verläßt das Gewässer. Sieht ein patrouillierendes Männchen eine andere Libel-

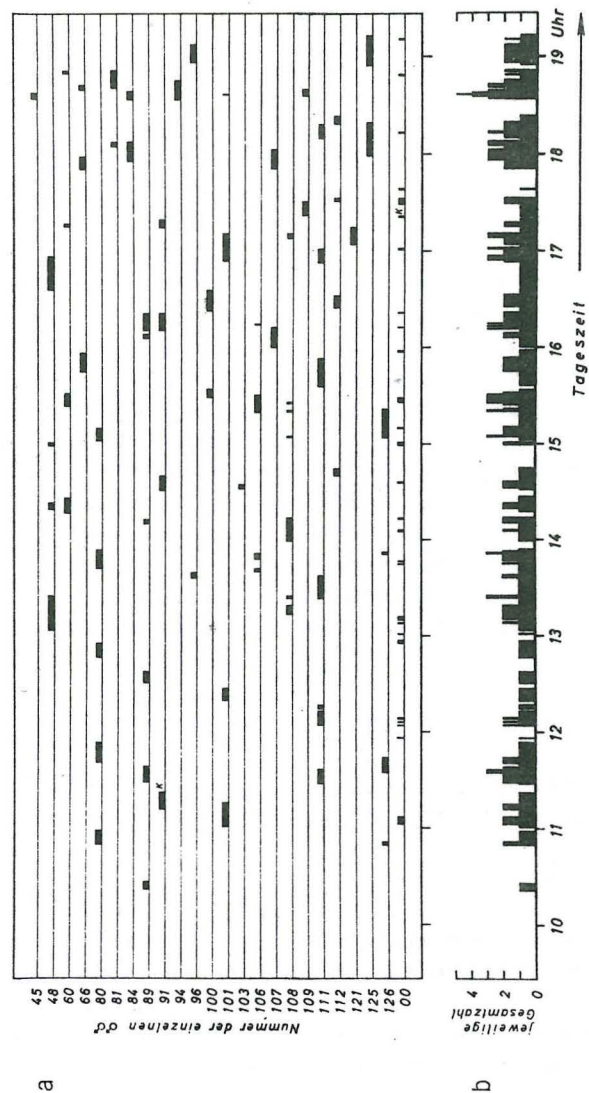


Abb. 1 a: Anwesenheit individuell markierter Männchen von Ae. cyanea am Krottenweiher während eines Tages (22.08.1967). Jede Zeile repräsentiert ein individuell bekanntes Männchen, die Besuche sind mit dicken Strichen eingetragen. In der untersten Zeile (00) sind die Besuche aller nicht markierten Libellenmännchen eingetragen. Ein K gibt den Beginn einer Kopulation an.

b: Anzahl der im Lauf des Tages jeweils gleichzeitig anwesenden Libellenmännchen (Zeitraster 1 min).

le von Aeshniden-Größe, dann fliegt er diese sofort an. Ist es ein Weibchen, dann versucht er sie von oben her anzufliegen, zu ergreifen und mit ihr zu kopulieren; ist es ein anderes Männchen, dann kämpfen beide miteinander. Solche Kämpfe können sehr heftig sein, aber auch kurz und leicht. Häufig verläßt einer der Kampfpartner in Reaktion auf den Kampf das Gewässer und geht zum Jagdflug über, beendet also seinen Besuch früher, als er dies spontan getan hätte.

Ein Beispiel für das Besuchsmuster der Männchen über einen Tag zeigt Abb. 1a. An diesem Tag besuchten insgesamt 23 bereits an den Vortagen markierte Männchen den Krottenweiher. Wie ich bereits zuvor ausgeführt habe, bilden diese 23 Männchen nicht eine abgeschlossene "Population", sondern sind eine zufällig sich gerade in der Umgebung des Krottenweiher aufhaltende lose Gruppe, deren Zusammensetzung allmählich wechselt. Diese Tiere besuchen im Lauf des Tages immer wieder den Krottenweiher, wobei die Ankünfte der einzelnen Männchen unabhängig voneinander sind. Die Anzahl der Libellen, die an den einzelnen Tagen der Flugperiode den Krottenweiher besuchten, schwankte zwischen 0 (bei schlechtem Wetter) und 31 Männchen und zwischen 1 und 25 Weibchen.

Regelung der Individuendichte der Männchen

Auffallend ist nun, daß die Anzahl der jeweils am Krottenweiher anwesenden Männchen den ganzen Tag über gleichmäßig niedrig war und meistens bei einem Tier lag, die Anzahl stieg nur kurzfristig auf zwei oder mehr Tiere an (Abb. 1b).

Diese gleichmäßig niedrige Anzahl wird durch einen Regelkreis eingestellt, der für die jeweils am Gewässer anwesenden Männchen wirksam wird. Ich habe diesen Regelkreis quantitativ erfaßt (Kaiser 1974b), indem ich alle Beobachtungstage in Stundenabschnitte einteilte und für jeden Stundenabschnitt die Anzahl der am Krottenweiher angekommenen Männchen A (Ankunftsrate), die durchschnittliche Besuchsdauer B dieser Männchen,

die durchschnittliche Anzahl D der Männchen, und schließlich die Anzahl K der insgesamt während dieses Stundenabschnittes beobachteten Kämpfe bestimmt habe.

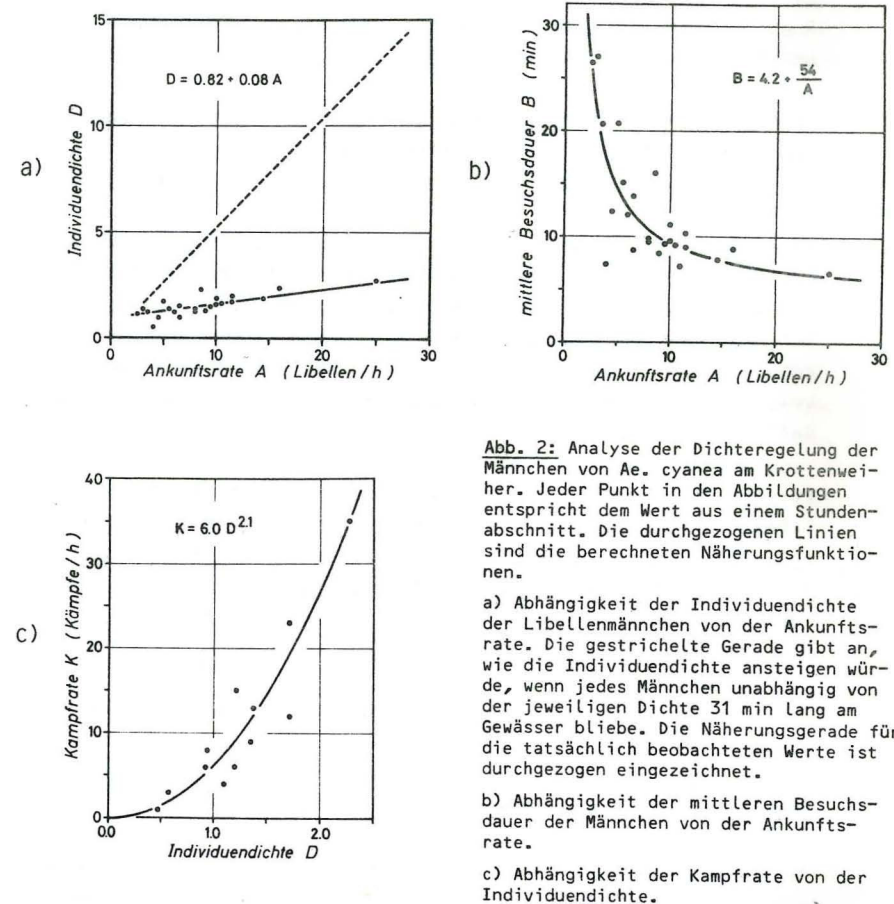


Abb. 2: Analyse der Dichteregulation der Männchen von *Ae. cyanea* am Krottenweiher. Jeder Punkt in den Abbildungen entspricht dem Wert aus einem Stundenabschnitt. Die durchgezogenen Linien sind die berechneten Näherungsfunktionen.

a) Abhängigkeit der Individuendichte der Libellenmännchen von der Ankunftsrate. Die gestrichelte Gerade gibt an, wie die Individuendichte ansteigen würde, wenn jedes Männchen unabhängig von der jeweiligen Dichte 31 min lang am Gewässer bliebe. Die Näherungsgerade für die tatsächlich beobachteten Werte ist durchgezogen eingezeichnet.

b) Abhängigkeit der mittleren Besuchsdauer der Männchen von der Ankunftsrate.

c) Abhängigkeit der Kampfrate von der Individuendichte.

Es zeigt sich, daß in der Tat die Dichte der Männchen am Gewässer auch bei hohem Andrang (= hoher Ankunftsrate) auf einem nahezu gleichmäßig niedrigen Wert bleibt (Abb. 2a). Die Individuen-

dichte wird zwar nicht ganz genau konstant gehalten, sondern steigt mit wachsender Ankunftsrate geringfügig an; dies ist jedoch die charakteristische Eigenschaft eines Proportionalregelkreises. Mit dem entsprechenden Formalismus läßt sich die Regelung der Individuendichte der Libellenmännchen am Gewässer beschreiben.

Wenn die Individuendichte auch bei hoher Ankunftsrate kaum höher ist, dann muß die durchschnittliche Besuchsdauer mit zunehmender Ankunftsrate abnehmen, und zwar einer hyperbolischen Funktion folgend (Kaiser 1974b); dies ist auch tatsächlich der Fall (Abb. 2b). Bewirkt wird die Regelung dadurch, daß bei auch nur geringfügigem Ansteigen der durchschnittlichen Individuendichte die Kampfrate steil ansteigt (Abb. 2c) und in Reaktion auf die Kämpfe die Libellenmännchen ihre Besuchsdauer verkürzen. Dies führt dazu, daß an Tagen mit großem Andrang von Libellenmännchen die einzelnen Männchen kürzere Besuche machen, dafür aber häufiger zum Gewässer kommen (Kaiser 1974c).

Für die Frage nach der Bestimmung der Populationsdichte von Libellen bedeutet dieses Ergebnis ganz klar, daß aus der Anzahl der an einem Gewässer gleichzeitig anwesenden Aeshniden-Männchen nicht einfach auf die Anzahl der das Gewässer insgesamt besuchenden Männchen und schon gar nicht auf eine Populationsdichte geschlossen werden kann.

Ich habe entsprechende Beobachtungen auch bei *Ae. juncea* durchgeführt und dabei das gleiche Ergebnis erhalten (Kaiser 1976).

Diskussion und Zusammenfassung

Am Beispiel von *Ae. cyanea* habe ich hier kurz aufgezeigt, wie die Larvenpopulation bestimmt und die ein Gewässer besuchenden Imagines durch individuelle Markierung registriert werden können (siehe auch Corbet 1957 für *Anax imperator*). Während die üblichen Methoden der Populationsdichtebestimmung (siehe z.B. Southwood 1966) gut auf die Larven anzuwenden sind - auch des-

halb, weil eine Larvenpopulation klar abgegrenzt und eindeutig definiert ist -, können diese Methoden nicht oder nur mit großen Vorbehalten auf die Imagines angewendet werden. Aufgrund des Abwanderns frischgeschlüpfter Imagines besteht auch kein unmittelbarer Zusammenhang zwischen der Größe der Larvenpopulation und der Anzahl der Imagines, die ein Gewässer besuchen. So habe ich an einem Forellenzuchtteich *Ae. cyanea* regelmäßig in größerer Anzahl fliegen und auch Eier ablegen sehen, es schlüpften jedoch nur vereinzelt Imagines aus diesem Gewässer.

Die hier für *Ae. cyanea* vorgestellten Ergebnisse sind sicherlich nicht direkt auf andere *Aeshna*-Arten oder gar andere Gruppen von Großlibellen zu übertragen. *Ae. cyanea* ist eine Art, die an vielerlei Gewässern vorkommt, auch an kleinen Tümpeln oft als einzige Großlibellenart zu finden ist. Möglicherweise ist bei dieser Art die Tendenz zur Ausbreitung besonders stark ausgeprägt. Andererseits wandern auch bei Biotop-Spezialisten wie den Hochmoorlibellen viele Individuen ab (*Ae. subarctica* Schmidt 1964, *Leucorrhinia* Pajunen 1962). Die Regelung der Individuendichte scheint im Prinzip zumindest bei allen *Aeshna*-Arten wirksam zu sein, spielt aber möglicherweise auch bei Corduliiden und einigen Libelluliden-Arten eine Rolle.

Demzufolge ist eine direkte Bestimmung der Bestandsdichte von Libellenimagines über Beobachtungen der an einem Gewässer fliegenden Individuen nicht möglich. Trotzdem halte ich Angaben darüber, ob Imagines unter Bedingungen, unter denen die betreffende Art an einem Gewässer zu erwarten ist, gar nicht, gelegentlich oder häufig zu sehen sind, für wichtige und sinnvolle Angaben, die eine grobe Einordnung der Attraktivität des Gewässers und eventuell auch seiner Besiedlungsdichte ermöglichen.

Und die Bestimmung
der absoluten Abwanderung
der Tiere kann Hinweise
auf die Biotopfrequenz
geben.

=> Vor + während
einer Tagesschau z.B.
fälschlich, ständig
für man hält!

Summary

Estimation of population density in Aeshnids as exemplified by an investigation of the species *Aeshna cyanea*.

For several years the number of larvae, emerging adults, and sexually mature adults at a small pond was determined using various methods. Whereas the population of larvae is clearly definable it is not possible to delimit a "population" of mature adults because these frequently move to other ponds. The number of larvae and adults observed at the pond varied markedly from year to year (Tab. 1 and 2). The number of mature males present at any time at the pond is rather constant and it is small compared to the total number of dragonflies visiting the pond. It is maintained by a negative feedback loop involving arrival and fight rates, duration of visits and male density at the pond. This is why a simple estimation of the density of males patrolling at the pond does not provide a good measure of "population density" of adult dragonflies.

Literatur

- CORBET, Ph.S. (1957): The life-history of the emperor dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). J. Anim. Ecol. 26, 1-69
- KAISER, H. (1974a): Verhaltensgefüge und Temporalverhalten der Libelle *Aeshna cyanea* (Odonata). Z. Tierpsychol. 34, 398-429
- KAISER, H. (1974b): Die Regelung der Individuendichte bei Libellenmännchen (*Aeshna cyanea*, Odonata). Oecologia 14, 53-74
- KAISER, H. (1974c): Die tägliche Dauer der Paarungsbereitschaft in Abhängigkeit von der Populationsdichte bei den Männchen der Libelle *Aeshna cyanea* (Odonata). Oecologia 14, 375-387

- KAISER, H. (1976): Räumliche und zeitliche Aufteilung des Paarungsplatzes bei Großlibellen (Odonata, Anisoptera). Verh. Ges. für Ökologie, Wien 1975, 115-120
- KAISER, H. (1983): Versuch 8: Aufteilung des Paarungsplatzes und "Territorialverhalten" bei Libellen. in: W. Nachtigall et al., Verhaltensphysiologisches Praktikum, Weinheim, Studium Biologie (im Druck)
- PAJUNEN, V.I. (1962): Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* v.d. Lind. (Odon., Libellulidae). Ann. Zool. Soc. 'VANAMO' 24, 1-79
- SCHMIDT, E. (1964a): Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen (Odonata). Z. wiss. Zool. 169, 313-386
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1966): Ecological methods. Chapman & Hall, London

Prof. Dr. Heinrich Kaiser
Lehrstuhl für Biologie V (Ökologie) der RWTH Aachen,
Kopernikusstraße 16, 5100 Aachen

Neuerscheinung 1 9 8 3 :

Gianmaria Carchini 1983:
A key to the Italian odonate larvae;
Societas Internationalis Odonatologica
Rapid Communications (Supplements)
No. 1, Utrecht
Preis: 20 Holl. Gulden