

Räumliche Trennung dreier Anisopterenarten an einem subalpinen Moorweiher

Hansruedi Wildermuth und Egon Knapp

eingegangen: 29. Nov. 1995

Summary

Spatial segregation of three Anisoptera species at a subalpine bog pond - The habitat preference of *Somatochlora alpestris* (Selys), *Somatochlora metallica* (Vander Linden) and *Aeshna juncea* (L.) at a pond consisting of three differently structured parts was studied quantitatively by half hourly censuses of males patrolling at selected sites. Highly significant differences were found between the three sites with respect to species specific patrol frequencies. At each observation locality one of the three species dominated. The preferred site of the adults coincided with the favoured emergence site of the corresponding species. Space partitioning by various syntopic dragonfly species and possible competition is shortly discussed.

Zusammenfassung

An einem Moorweiher mit unterschiedlich strukturierten Uferbereichen wurde an drei Stellen die Frequenz der Vorbeiflüge von *Somatochlora alpestris* (Selys), *Somatochlora metallica* (Vander Linden) und *Aeshna juncea* (L.) ermittelt. Es ergaben sich hoch signifikante Unterschiede, sowohl zwischen den Beobachtungsstellen als auch zwischen den Arten. In jedem der Strukturbereiche dominierte jeweils eine andere Art. Die von den einzelnen Arten bevorzugten Flugbereiche deckten sich mit den artspezifischen Schlupforten. Die Raumaufteilung durch syntope Libellenarten wird im Hinblick auf Strukturpräferenz und mögliche interspezifische Konkurrenz kurz diskutiert.

Keywords: Habitat preference, oviposition site selection, emergence site selection, space partitioning

Einleitung

Jede Libellenart hat spezifische Habitatpräferenzen. Dabei gibt es zwischen den ausgesprochenen Generalisten und den hochgradigen Spezialisten alle Übergänge (Übersicht bei SCHORR, 1990). Da sich die Habitatspektren mancher Arten überschneiden, können sich an einem Gewässertyp grundsätzlich mehrere Libellenarten ansiedeln. Eine Koexistenz verschiedener Arten im gleichen Lebensraum ist dann ohne interspezifische Konkurrenz möglich, wenn sie sich wenigstens in Bezug auf einen der wichtigsten Faktoren ihrer ökologischen Nische - Raum, Zeit oder Nahrung - deutlich unterscheiden (STERNBERG, 1994). Koexistenz und Konkurrenz schliessen sich allerdings nicht zwangsläufig aus (SCHAEFER, 1980).

Eine interspezifische Aufteilung des Raumes, speziell des Rendezvous-Platzes, ist für die Imaginalstadien verschiedener Libelluliden und Cordulegastriden beschrieben worden (MAY, 1980; BUCHWALD, 1988; REHFELDT und HADRY, 1988; KÖNIG, 1990; SOEFFING, 1990). Über die räumliche Trennung schlüpfender Imagines verschiedener Arten geben Kartierungen von Exuvienstandorten Auskunft. Dazu liegen allerdings erst wenige quantitative Untersuchungen vor (MAIER und WILDERMUTH, 1991; WILDERMUTH und KNAPP, 1993). Dabei fiel bei einer Emergenzstudie an einem subalpinen Moorweiher auf, dass die drei Anisopterenarten *Somatochlora alpestris* (Selys), *S. metallica* (Vander Linden) und *Aeshna juncea* (Linnaeus) für ihren Schlupf in deutlichem Ausmass unterschiedlich strukturierte Uferbereiche bevorzugten (WILDERMUTH und KNAPP, 1993). Aufgrund dieser Beobachtung stellte sich die Frage, ob die räumliche Trennung der drei Arten an diesem Gewässer auch für Imagines und Larven gilt.

Im einzelnen ergab sich folgende Problemstellung:

1. Zeigen auch die Imagines der drei Arten Präferenzen für bestimmte Strukturbereiche desselben Gewässers?
2. Gelten die Präferenzen für beide Geschlechter?

3. Stimmen die artspezifischen Flug- und Emergenzbereiche überein?
4. Halten sich auch die Larven in den Emergenzbereichen auf?

Ziel der Studie war, mit Hilfe quantitativer Methoden zur Frage der interspezifischen Raumaufteilung eines Gewässers durch eine Libellengemeinschaft beizutragen. Das Untersuchungsgewässer erwies sich in diesem Zusammenhang als ideal, weil es in verschiedene Teile gegliedert ist, die sich in ihrer Raumstruktur deutlich unterscheiden.

Untersuchungsgewässer und Methoden

Beim untersuchten Gewässer handelt es sich um einen Moorweiher der subalpinen Stufe. Er liegt auf 1925 m NN. und gehört zur Stehgewässergruppe der Alp Flix ob Sur GR (CH). Der Weiher umfasst ca. 12 a Wasserfläche und ist maximal 1,6 m tief. Von seiner Struktur her lässt er sich in drei deutlich unterscheidbare Teile gliedern (Abb. 1). Der nördliche, untiefe Teil (Tümpel Nord) ist nur durch einen sehr seichten Arm mit den anderen Gewässerteilen verbunden. Er trocknet im Hochsommer und Herbst periodisch aus. Der Torfschlamm ist hier locker mit *Potamogeton lucens*, *Alopecurus aequalis* und *Carex rostrata* bewachsen und gegen das östliche Ende hin mit Horsten von *C. elata* durchsetzt. Der steilufrige östliche Teil (Weiher Ost) ist nur stellenweise mit emersen Wasserpflanzen bewachsen. Er hängt durch eine schmale Verbindung mit dem westlichen Teil (Weiher West) zusammen, dessen Ufer grösstenteils flach sind und dichte Fieberkleebestände aufweisen. Nähere Angaben zur Struktur und zur Vegetation des Gewässers und seiner Umgebung finden sich bei WILDERMUTH und KNAPP (1993).

Zur quantitativen Untersuchung des Befluges der drei Gewässerteile durch die drei Anisopterenarten wählten wir drei Stellen, die uns von ihrer Struktur her für die jeweiligen Abschnitte charakteristisch erschienen (Abb. 1; A, B, C). An jeder Stelle steckten wir einen 2 m breiten Beobachtungstreifen aus und zählten vom Ufer aus die Vorbeiflüge der patrouillierenden Männchen. Ein Einflug mit anschliessender Umkehr innerhalb des Streifens wurde *einem*

Vorbeiflug gleichgesetzt. Solche Situationen waren allerdings selten. Da die Tiere nicht markiert waren, gibt es keine Angaben darüber, wieviele Vorbeiflüge jeweils vom selben Individuum stammten.

Gezählt wurde an vier aufeinanderfolgenden Tagen, vom 19.07. bis zum 22.07.1995, an jedem Beobachtungstreifen während je 30 Minuten. Die Zählperioden verteilten sich auf die Zeit zwischen dem späten Vormittag und dem frühen Abend (11.30 - 18.00 h). In diesem Zeitraum blieb die Aktivität Männchen der drei Arten bei unverdeckter Sonne ziemlich konstant. Aus Gründen der Vergleichbarkeit gelangten nur Resultate von Zählperioden mit durchgehend vollem Sonnenschein zur Auswertung. Die Flugaktivität der Männchen nahm deutlich ab, sobald die Sonne vorübergehend durch eine Kumuluswolke oder auch nur einen dünnen Wolkenschleier verdeckt wurde. Andererseits waren die Tiere bei günstigem Flugwetter bis zum frühen Abend voll aktiv.

Während und ausserhalb der Zählperioden achteten wir auch auf die Weibchen. Eiablagen waren aber nur vereinzelt zu sehen. Auf quantitative Angaben wird deshalb verzichtet.

Exuvien wurden während der Untersuchungsperiode keine gesammelt. Zum Vergleich der Flug- und Schlupferte der drei Arten benutzten wir die Resultate der Exuvienkartierung von 1992 (WILDERMUTH und KNAPP, 1993). Im Bereich der Beobachtungstreifen A, B und C wählten wir drei Auszählstreifen von je 10 x 30 m Ausmass (Abb. 1; a, b c). Tendenziell machten wir bezüglich der Schlupferte der drei Arten die gleiche Feststellung wie 1992: Am Weiherteil Ost schlüpfte hauptsächlich *S. metallica*, am Weiherteil West *A. juncea*. Von *S. alpestris* wurden 1995 keine Exuvien gefunden.

An den Beobachtungsstellen A, B und C suchten wir das Ufer und den Bodenschlamm nach Larven ab. Dabei zogen wir den Kesch (Öffnung dreieckig, Seitenlänge 30 cm, Stiellänge 145 cm) jeweils fünfmal der Uferlinie entlang oder durch den Schlammgrund und durchsuchten den Netzinhalt nach Libellenlarven. Daneben registrierten wir auch die anderen Wassertiere, um so Anhaltspunkte zum möglichen Nahrungsspektrum zu erhalten. Gekeschert

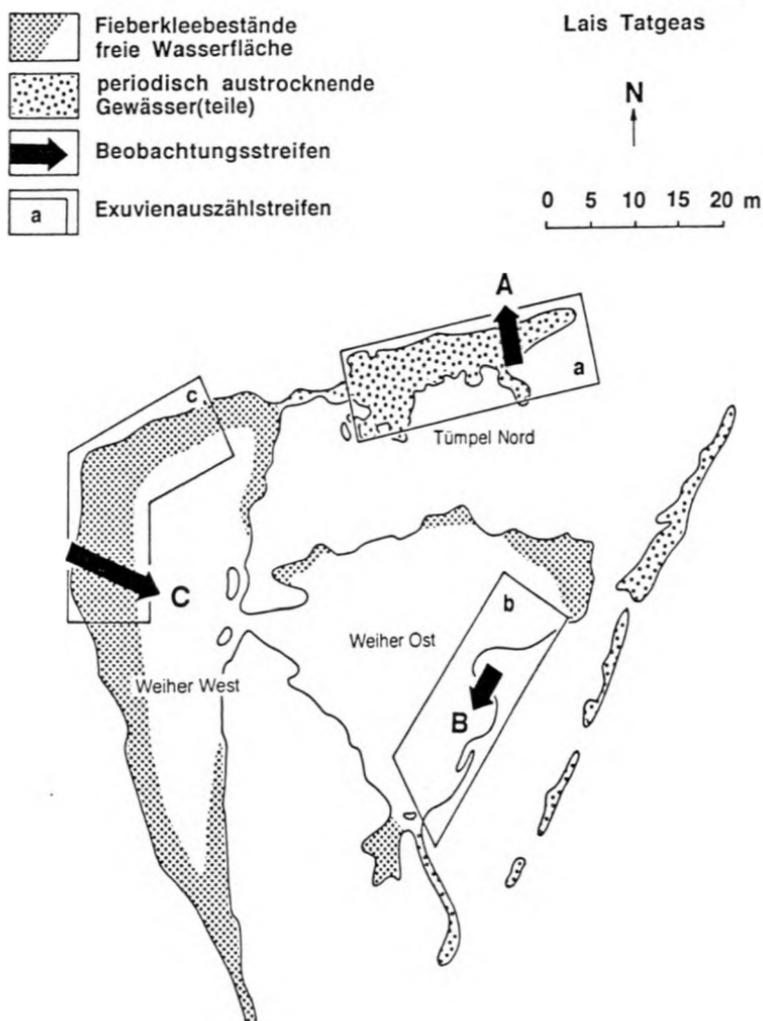


Abb. 1. Untersuchungsgewässer (Lais Tatgeas, Alp Flix ob Sur GR, CH) mit eingetragenen Beobachtungsorten (A, B, C) und Exuvienauszählstreifen (a, b, c). - Study site (Lais Tatgeas, Alp Flix above Sur, Grisons, CH) with observation localities (A, B, C) and areas of exuviae censuses (a, b, c)

wurde am 21.07.1995. Am 05.10.1995 wiederholten wir die Fänge an den gleichen Stellen. Zu dieser Zeit lag der Tümpelteil (A) völlig trocken.

Ergebnisse

Vorbeiflüge

Innerhalb der Beobachtungszeit von insgesamt 6 h zählten wir 1343 Vorbeiflüge (Tab. 1). Dabei ergaben sich signifikante Frequenzunterschiede zwischen den drei Beobachtungsstellen (Chi-Quadrat = 124,4; FG = 2; $p < 0,001$). Während die Männchen (alle Arten zusammengefasst) an den beiden grossen Weiherteilen bei B und C beinahe gleich häufig vorbeiflogen, war die Frequenz an der Stelle A weniger als halb so hoch. Deutliche Unterschiede gab es an den drei Beobachtungsstellen zwischen den Arten. Geht man von den Summenwerten für die 4 Beobachtungstage aus, ergibt sich, dass alle drei Arten an allen drei Stellen in unterschiedlicher Häufigkeit flogen (Chi-Quadrat = 1484,8; FG = 4; $p < 0,001$).

Für jede Beobachtungsstelle zeigten sich auch zwischen den Arten deutliche Frequenzunterschiede. Bei A flog *S. alpestris* am häufigsten vorbei, am zweithäufigsten *A. juncea* und am seltensten *S. metallica* (Chi-Quadrat = 137,8; FG = 2; $p < 0,001$). Bei B wurde *S. metallica* am häufigsten registriert. *S. alpestris* wurde nur einmal beobachtet, *A. juncea* unterschiedlich häufig (Chi-Quadrat = 494; FG = 2; $p < 0,001$). Am Beobachtungstreifen C patrouillierte *A. juncea* weitaus am häufigsten. Die beiden anderen Arten zeigten sich an dieser Stelle sehr viel seltener (Chi-Quadrat = 863; FG = 2; $p < 0,001$).

Um die Tageswerte der drei Arten miteinander vergleichen zu können, wurden die Daten in Prozentzahlen umgerechnet. Die Ergebnisse sind in Abb. 2 zusammengefasst. Am Tümpel Nord (A) dominierte *S. alpestris*. Die relativen Werte betragen für diese Art in allen Fällen $\geq 50\%$. Dieser Weiherteil war höchstens von zwei *alpestris*-Männchen gleichzeitig besetzt; meist war es nur eines, oft auch gar keines. Im Vergleich mit *S. metallica* und *A. juncea* war *S. alpestris* weit seltener anzutreffen. Die Männchen dieser Art flogen am ganzen Tümpelteil und suchten auch das Ostende ab, wo es

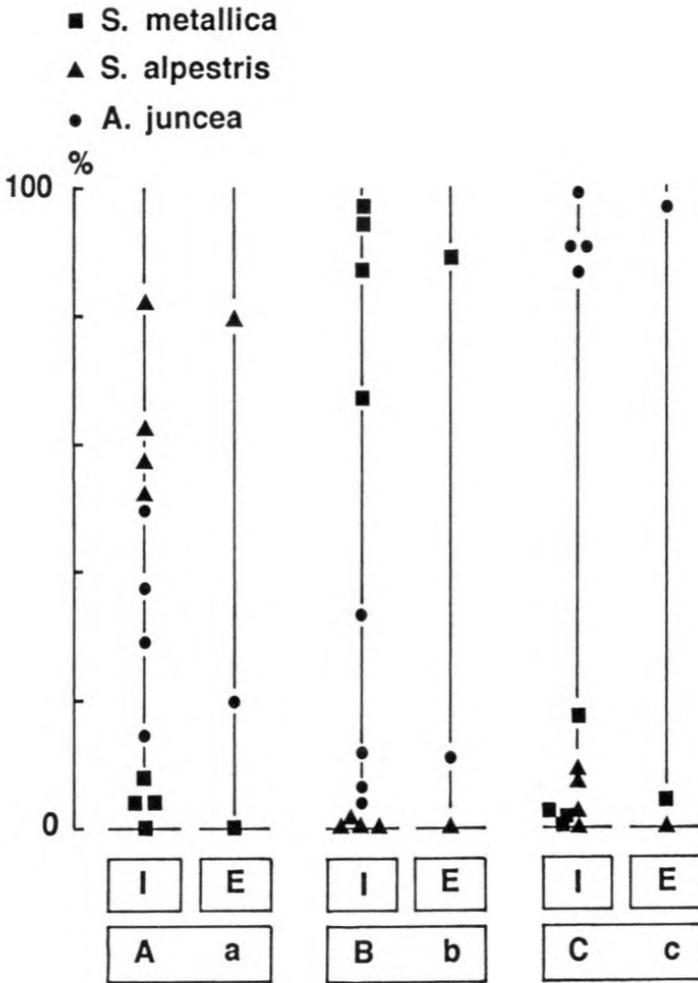


Abb. 2. Relative Häufigkeit der Vorbeiflüge von Männchen (*Somatochlora alpestris*, *S. metallica*, *Aeshna juncea*) an den Beobachtungstreifen A, B und C während je einer 30minütigen Beobachtungsperiode an vier aufeinanderfolgenden Tagen (I), im Vergleich zur relativen Häufigkeit von Exuvienfunden (E) an den Auszählstreifen a, b und c. I männliche Imagines ($n_{\text{tot}} = 1341$), E Exuvien ($n_{\text{tot}} = 84$). - Relative abundance of passing males (*Somatochlora alpestris*, *S. metallica*, *Aeshna juncea*) at the observation sites A, B and C during census periods of 30 minutes at four subsequent days (I) in comparison with the relative abundance of exuviae (E) at the areas a, b and c (cf. Fig. 1). I male adults (total number 1343), E exuviae (total number 84)

Tab. 1. Anzahl Vorbeiflüge patrouillierender Männchen an den Beobachtungstreifen A, B und C während je einer 30minütigen Beobachtungsperiode an vier aufeinanderfolgenden Tagen

	19.7.1995 n	20.7.1995 n	21.7.1995 n	22.7.1995 n	Summe	Frequenz (o n/min)	Exuvien n
A <i>S. alpestris</i>	53	49	32	29	163	2.1	4
<i>S. metallica</i>	2	6	2	0	10		0
<i>A. juncea</i>	10	23	21	29	83		1
B <i>S. alpestris</i>	0	0	1	0	1	4.4	0
<i>S. metallica</i>	113	116	105	105	445		16
<i>A. juncea</i>	7	5	14	54	80		2
C <i>S. alpestris</i>	10	10	0	2	22	4.7	0
<i>S. metallica</i>	1	4	2	17	22		3
<i>A. juncea</i>	98	127	171	119	515		81

Beigefügt sind ausserdem die Exuvienzahlen der entsprechenden Orte gemäss Abb. 1. - *Number of passing males counted at the observation sites A, B and C during census periods of 30 minutes at subsequent four days. In addition the table contains the number of exuviae at the corresponding sites (cf. Fig. 1).*

Tab. 2: Aquatische Fauna an den Beobachtungsstellen A, B und C; Ergebnisse von Kescherfängen

	Jul			Okt		
	A	B	C	A	B	C
Amphibia: <i>Triturus alpestris</i> (Larven)	+	+	+	-	+	-
Amphibia: <i>Rana temporaria</i> (Larven)	++	-	+	-	-	-
Ephemeroptera	-	++	++	-	-	-
Odonata: <i>Aeshna juncea</i>	-	+	+	-	+	+
Odonata: <i>Somatochlora metallica</i>	-	-	-	-	-	-
Odonata: <i>Somatochlora alpestris</i>	-	-	-	-	-	-
Odonata: <i>Sympetrum flaveolum</i>	+	-	-	-	-	-
Odonata: <i>Lestes dryas</i>	++	-	-	-	-	-
Heteroptera: Corixidae	-	+	+	-	-	-
Heteroptera: <i>Notonecta</i> sp.	-	+	+	-	-	+
Trichoptera	+	+	+	-	+	++
Coleoptera: <i>Acilius</i> sp. (Larven)	++	-	-	-	-	+
Coleoptera: (Larven)	-	-	-	-	+	+
Crustacea: <i>Gammarus</i> sp.	-	++	++	-	++	++
Crustacea: <i>Daphnia</i> sp.	++	++	++	-	-	-

++ zahlreich, + vereinzelt, - nicht beobachtet. - *Aquatic fauna at the observation sites A, B and C; results of net catches.* ++ numerous, + sporadic, - not observed

nur kleine Stellen mit offenem Wasser gab. Diese wiesen eine gewisse strukturelle Ähnlichkeit auf mit den kleinen, in der Landschaft zertretenen Schlenken und Rinnsale der Quellmoore, an denen sich *S. alpestris* regelmässig aufhielt. *A. juncea* besuchte den Tümpelteil unterschiedlich häufig und drang dabei ähnlich wie *S. alpestris* auch in stark verwachsene Abschnitte und kleine Buchten ein, während sich die *metallica*-Männchen hauptsächlich an die grösseren offenen Wasserflächen hielten, falls sie den Tümpelteil überhaupt aufsuchten. Eiablagen wurden hier von *S. alpestris* und *A. juncea* beobachtet, einmal auch von *S. metallica*.

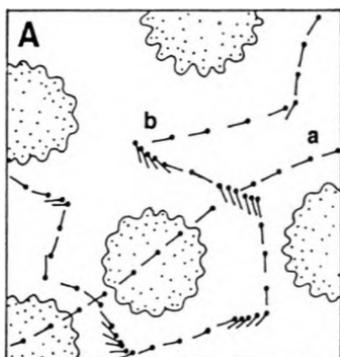
An der Beobachtungstelle B herrschte *S. metallica* vor. Die relative Häufigkeit der Vorbeiflüge betrug zwischen 67% und 96%. *A. juncea* war lediglich an einem der vier Beobachtungstage etwas häufiger (33%), während *S. alpestris* praktisch ausblieb. Eiablagen registrierten wir hier von *S. metallica*, aber auch von *A. juncea*.

Dominierende Art am Flachufer mit dichtem Fieberkleebestand (C) war *A. juncea* mit relativen Häufigkeiten zwischen 86% und 99%. Männchen der beiden *Somatochlora*-Arten flogen nur vereinzelt vorbei. Eiablagen von *A. juncea* konnten hier oft beobachtet werden, einmal auch eine von *S. metallica*.

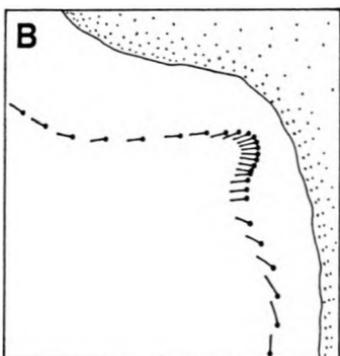
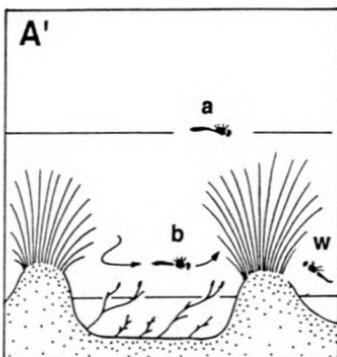
Verhalten der drei Arten

Die Männchen von *S. alpestris* patrouillierten mehr oder weniger geradlinig, 50 - 60 cm über dem Wasserspiegel, und überflogen dabei auch die im Wasser stehenden Seggenbulten (Abb. 3, oben). Oft flogen sie auch tiefer und suchten dicht über dem Wasser in beschatteten Buchten oder unter dem Dach überhängender *Carex*-Blät-

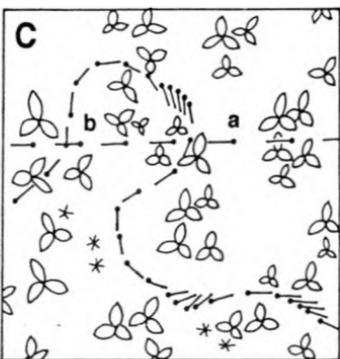
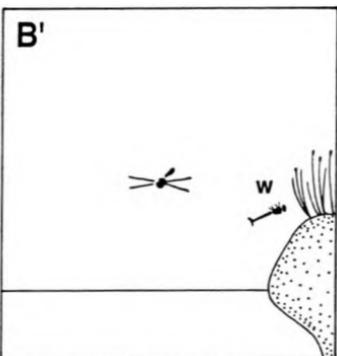
Abb. 3 (rechts): Flugverhalten patrouillierender Männchen und Eiablageorte an den Beobachtungstreifen A, B und C. A periodisch austrocknender Gewässerteil (Tümpel Nord) mit *Carex elata*-Horsten und *Somatochlora alpestris*. B Steilufer ohne aquatische Vegetation mit *S. metallica*. C *Menyanthes trifoliata*-Bestand mit *Aeshna juncea*. a langsamer, mehr oder weniger geradliniger Überflug, b Suchflug in der Vegetation. w Weibchen bei der Eiablage. Links: Ansicht von oben, rechts: Seitenansicht. - Flight behaviour of patrolling males and oviposition sites at the observation localities A, B and C. A static part of the pond with tufts of *Carex elata* and *Somatochlora alpestris*. B steep edge of the pond bare of aquatic vegetation, with *S. metallica*. C stand of *Menyanthes trifoliata* with *Aeshna juncea*. a slow, more or less straight-lined overflight, b search flight in the vegetation. w ovipositing females. Left: view from above, right: view from the side



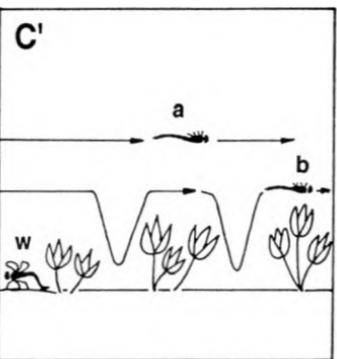
S. alpestris



S. metallica



A. juncea



ter nach Weibchen. Dabei schoben sie regelmässig Schwirrphasen ein, um kurz darauf in geänderter Richtung weiterzufliegen. Die Weibchen benutzten zur Eiablage feuchte Sockel von *Carex*-Stöcken, freiliegenden Torfschlamm und sehr seichte, von Pflanzenstrukturen durchsetzte Wasserstellen. Sie suchten meist versteckte Stellen auf und verhielten sich unauffällig.

S. metallica-Männchen flogen bevorzugt entlang von Uferstrecken, an denen Land und Wasser scharf voneinander getrennt waren und die Wasserfläche nicht durch auftauchende Pflanzenstrukturen durchbrochen war. Die Tiere patrouillierten fast ausschliesslich über dem Wasser, häufig ca. 20 cm über dem Spiegel und etwa gleichweit vom Ufer entfernt. Dabei folgten sie ziemlich genau der Uferlinie, schalteten regelmässig Schwirrphasen ein und hielten dabei den Kopf bevorzugt dem Land zugewandt (Abb. 3, Mitte). Vereinzelt suchten die *metallica*-Männchen auch die Fieberkleebestände nach Weibchen ab. Dabei flogen sie dicht über der Vegetation, verharrten hier und da an Ort und Stelle, um dann unter leichtem Richtungswechsel weiterzufliegen. Die Männchen verhielten sich stets aggressiv. Sie vertrieben nicht nur Artgenossen, sondern auch Männchen von *S. alpestris* und *A. juncea*.

Die Eiablage der *metallica*-Weibchen erfolgte an unterhöhlten Uferstellen, aber auch im Fieberkleedickicht und an offenliegenden Steiluferplätzen. Mit spitzhammerartig abgewinkeltem Abdomenende und unter wippenden Flugbewegungen deponierten sie ihre Eier im Torfschlamm, im freien Wasser oder in Moospolstern. Am Steilufer bei B konnte bei einem Tier ein Eiablageverhalten verfolgt werden, bei dem das Weibchen jeweils nach 3 bis 5 Wippbewegungen über dem *Sphagnum*-Polster rückwärts zum Wasser flog, das Abdomenende kurz eintauchte (Waschen des Ovipositors?), um dann an der vorhergehenden Stelle mit dem Eierlegen fortzufahren (vgl. STORCH, 1924). Die Weibchen, die an kahlen Uferstellen ablegten, wurden meist schon nach kurzer Zeit von patrouillierenden Männchen entdeckt und angefliegen. Nicht immer kam es zur Paarung. In einem Fall floh das Weibchen ca. 2 m landeinwärts und liess sich in die Vegetation fallen. Nach einigen Sekunden flog es auf, wurde vom selben Männchen verfolgt, konnte aber zwischen den Bäumen entweichen.

Die Männchen von *A. juncea* zeigten ähnlich wie diejenigen von *S. alpestris* zweierlei Verhaltensweisen. Entweder patrouillierten sie ca. 40 - 100 cm über dem Wasser resp. den Wasserpflanzen geradlinig und parallel zum Ufer hin und her, oder sie flogen zwischen die Fieberkleeblätter, um dort nach eierlegenden Weibchen Ausschau zu halten (Abb. 3, unten). Diese suchten die Ablageplätze im langsamen Tiefflug und setzten sich meist auf faulende Pflanzenteile, in die sie ihren Ovipositor einstachen. Neben versteckt liegenden Stellen benutzten die *juncea*-Weibchen auch offenkundig liegende Moospolster an kahlen Steilufern. Beobachtet wurde dies namentlich am Abend und bei schwach bedecktem Himmel. Zu dieser Zeit waren nur wenig Männchen aktiv.

Schlupforte der drei Arten

In der Exuviendichte (Tab. 1, Abb. 2) unterschieden sich die drei Stellen a, b und c signifikant (Chi-Quadrat = 106,6; FG = 2; $p < 0,001$). Bei a schlüpfen allerdings derart wenige Tiere, dass sich die Werte auf ihre artspezifischen Unterschiede nicht statistisch prüfen lassen. Es ist aber bemerkenswert, dass die wenigen *alpestris*-Exuvien des Gewässers allesamt am tümpelartigen Teil gefunden wurden.

Im Auszählstreifen b schlüpfen 18 Anisopteren, allermeist *S. metallica* und zu einem geringen Teil *A. juncea*. Die Unterschiede sind signifikant (Kolmogorov-Smirnov Anpassungstest, $p < 0,001$). In der Fieberkleeblur (c) fanden sich hochsignifikant am meisten *juncea*-Exuvien (96%). 4% fielen auf *S. metallica* (Kolmogorov-Smirnov Anpassungstest, $p < 0,001$).

Libellenlarven und übrige Wassertiere

An der Beobachtungsstelle A beim Tümpel Nord fanden wir im Sommer zahlreiche Larven von *Lestes dryas* Kirby und weniger häufig solche von *Sympetrum flaveolum* (Linnaeus), alle im letzten Stadium (Tab. 2). Andere Libellenarten fingen wir nicht, dafür nebst einer grossen Anzahl von Daphnien viele Larven des Grasfrosches (*Rana temporaria*) und eines Furchenschwimmers (*Acilius* sp.). Im Oktober lag der Tümpelteil trocken.

Die Faunen der beiden grossen Weiherteile stimmten weitgehend überein. Am Steilufer des Weiherteils Ost (B) und am Flachufer des Weiherteils West (C) stellten wir lediglich eine Anisopterenart fest: *A. juncea*. Trotz ausgiebiger Suche gelang es erstaunlicherweise weder im Sommer noch im Herbst, eine Larve von *S. metallica* zu fangen. Unter den übrigen Faunenelementen machten im Sommer die Eintagsfliegenlarven und Kleinkrebse (*Gammarus* sp. und *Daphnia* sp.) den Hauptteil aus. Im Herbst waren die Ephemeridenlarven und Daphnien verschwunden.

Es ist anzunehmen, dass sich die Libellenlarven des Untersuchungsgewässers hauptsächlich von Daphnien ernähren. In den Weiherteilen West und Ost kommen Eintagsfliegenlarven und Flohkrebse hinzu.

Diskussion

Aus der quantitativen Analyse der Vorbeiflüge geht klar hervor, dass die Männchen aller drei Anisopterenarten bestimmte Strukturbereiche des Gewässers bevorzugen. *Aeshna juncea* zeigt Präferenz für Uferbereiche, die dicht mit emersen Wasserpflanzen durchsetzt sind und an offene Weiherflächen grenzen, während sich *Somatochlora metallica* vorwiegend an kahle oder nur spärlich mit aquatischer Vegetation bewachsene Steilufer hält. *S. alpestris* fliegt hauptsächlich am tümpelartigen Weiherteil, dessen Wasserfläche klein und dicht mit Pflanzen besetzt ist. Diese Befunde decken sich mit den Beobachtungen an anderen Lokalitäten der Alpen und des Schwarzwaldes (STERNBERG, 1990; WILDERMUTH, 1992a; WILDERMUTH und KNAPP, 1993).

Ob die Weibchen der entsprechenden Arten die von den Männchen bevorzugten Flugstellen mit der gleichen Präferenz aufsuchen, lässt sich nicht quantitativ belegen. Jedenfalls legen sie Eier an diesen Orten ab, wenn auch nicht ausschliesslich. Eine strikte Beschränkung der Eiablage auf die von den Männchen bevorzugten Plätze konnten wir nur bei *S. alpestris* feststellen. Im übrigen ist zu erwarten, dass die Patrouillierstrecken der Männchen den arteigenen Eiablageplätzen entsprechen, da sich die räumliche Konzentration der Weibchen an diesen Stellen selektionierend auf die Such-

strategie der Männchen auswirkt; diese haben hier die beste Paarungschance (BUSKIRK und SHERMAN, 1985; WOLF und WALTZ, 1988).

Übereinstimmung gibt es auch zwischen den bevorzugten Flugstellen und den arttypischen Schlupforten. Danach wäre zu erwarten, dass sich auch die Larven in diesen Bereichen aufhalten. Die Resultate der Kescherfänge lassen aber keine gültigen Schlüsse zu. Immerhin wurden an den Schlupfplätzen von *A. juncea* auch Larven dieser Art festgestellt, und im Tümpelteil waren sie erwartungsgemäss nicht vorhanden. Das Fehlen von *metallica*-Larven im Uferbereich könnte heissen, dass sie eher in der Weihermitte und im grösserer Tiefe leben. Ein Hinweis in diese Richtung ist der Fund einer *metallica*-Larve an einer 6 m tiefen Stelle des Zürichsees (MEIER, 1989). Nach MÜNCHBERG (1932) sollen sich die Tiere im Bodenschlamm aufhalten. Dass auch im Tümpelteil keine Larven von *S. alpestris* gekeschert wurden, ist weniger erstaunlich, da diese Art im Untersuchungsgewässer nur in sehr geringer Anzahl vorkommt. Andererseits entwickeln sich *Lestes dryas* und *Sympetrum flaveolum* an dieser Stelle - und nur hier - recht zahlreich.

Die bisher untersuchten Fälle interspezifischer Raumaufteilung bei adulten Libellen haben gezeigt, dass die Trennung linear (BUCHWALD, 1988), flächig (KÖNIG, 1990) oder vertikal (MAY, 1980; REHFELDT und HADRYS, 1988; SOEFFING, 1990) erfolgen kann. Eine derart deutliche zweidimensionale Segregation auf kleinem Raum und unter Einschluss der Schlupforte, wie dies für die *Lais Tatgeas* gefunden wurde, ist unseres Wissens noch nie beschrieben worden. Ziemlich sicher beruht die Trennung auf den strukturellen Unterschieden zwischen den Weiherbereichen. Es ist wahrscheinlich, dass die Strukturen bei der Wahl der Präferenzbereiche durch die Imagines aufgrund des artspezifischen Ökoschemas visuell erkannt werden, wie für einige Zygopteren und Anisopteren experimentell nachgewiesen worden ist (BUCHWALD, 1989, 1994; WILDERMUTH, 1992b, 1992c).

Durch die Raumaufteilung vermindern syntope Libellen interspezifische Konkurrenz. Im beschriebenen Fall betrifft dies die imaginale wie auch die larvale Ebene. Ob es die Konkurrenz war, die (im

Verlauf der Evolution) zur Raumaufteilung führte, lässt sich heute kaum ermitteln. Räumliche Separation dürfte auch ohne Konkurrenzdruck entstehen. Im übrigen können sich syntope Larven verschiedener Arten auch in anderen Nischendimensionen wie Nahrung oder Zeit unterscheiden (z.B. CROWLEY und JOHNSON, 1982; CARCHINI und NICOLAI, 1984). Unter Umständen z.B. bei geringen Populationsdichten oder nicht limitiertem Ressourcenangebot entsteht selbst dann kaum Konkurrenz, wenn sich die ökologischen Nischen verschiedener Arten weitgehend überlappen.

Literatur

- BUCHWALD, R. (1988): Die gestreifte Quelljungfer *Cordulegaster bidentatus* (Odonata) in Südwestdeutschland. *Carolinea* 46: 49-64
- BUCHWALD, R. (1989): Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatbindung einiger Libellenarten der Quellmoore und Fließgewässer. *Phytocoenologia* 17: 307-448
- BUCHWALD, R. (1994): Experimentelle Untersuchungen zu Habitatselektion und Biotopbindung bei *Ceriagrion tenellum* De Villers, 1789 (Coenagrionidae, Odonata). *Zool. Jb. Syst.* 121: 71-98
- BUSKIRK, R.E. und K.J. SHERMAN (1985): The influence of larval ecology and mating strategies in dragonflies. *Fla Ent.* 68: 39-51
- CARCHINI, G. und P. NICOLAI (1984): Food and time resource partitioning in two coexisting *Lestes* species (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* 13: 461-466
- CROWLEY, P.H. und D.M. JOHNSON (1982): Habitat and seasonality as niche axes in an odonate community. *Ecology* 63: 1064-1077
- KÖNIG, A. (1990): Ökologische Einnischungsstrategien von vier Arten der Gattung *Sympetrum* (Anisoptera: Libellulidae). *Libellula* 9: 1-11
- MEIER, C. (1989): Die Libellen der Kantone Zürich und Schaffhausen. *Neujahrsbl. naturf. Ges. Schaffhausen* 41: 1-124
- MAIER, M. und H. WILDERMUTH (1991): Oekologische Beobachtungen zur Emergenz einiger Anisopteren an Kleingewässern. *Libellula* 10: 89-104
- MAY, M. L. (1980): Temporal activity patterns of *Micrathyrina* in Central America (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 9: 57-74
- MÜNCHBERG, P. (1932): Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Libellenunterfamilie der *Cordulinae* Selys. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 27: 265-302
- REHFELDT, G. E. und H. HADRY (1988): Interspecific competition in sympatric *Sympetrum sanguineum* (Müller) and *S. flaveolum* (L.) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 17: 213-225
- SCHAEFER, M. (1980): Interspezifische Konkurrenz - ihre Bedeutung für die Einnischung von Arthropoden. *Mitt. dtsh. Ges. ang. Ent.* 2: 11-19
- SCHORR, M. (1990): *Grundlagen zu einem Artenhilfsprogramm Libellen der Bundesrepublik Deutschland*. Ursus, Bithoven

- SOEFFING, K. (1990): *Verhaltensökologie der Libelle Leucorrhinia rubicunda (L.) (Odonata: Libellulidae) unter besonderer Berücksichtigung nahrungsökologischer Aspekte*. Diss. Univ. Hamburg
- STERNBERG, K. (1990): *Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung*. Diss. Univ. Freiburg
- STERNBERG, K. (1994): Niche specialization in dragonflies. *Adv. Odonatol.* 6: 177-198
- STORCH, O. (1924): Libellenstudien I. *Sber. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Kl., Abt. I*, 133: 57-85
- WILDERMUTH, H. (1992a) Das Habitatspektrum von *Aeshna juncea* (L.) in der Schweiz (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 21: 219-233
- WILDERMUTH, H. (1992b): Habitate und Habitatwahl der Grossen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis*) Charp. 1825 (Odonata, Libellulidae). *Z. Ökol. NatSchutz* 1: 3-21
- WILDERMUTH, H. (1992c): Visual and tactile stimuli in choice of oviposition substrates by the dragonfly *Perithemis mooma* Kirby, (Anisoptera, Libellulidae). *Odonatologica* 21: 309-321
- WILDERMUTH, H. und E. KNAPP (1993): *Somatochlora metallica* (Vander Linden) in den Schweizer Alpen: Beobachtungen zur Emergenz und zur Habitatpräferenz. *Libellula* 12: 19-38
- WOLF, L.L. und E.C. WALTZ (1988): Oviposition site selection and spatial predictability of female White-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*) (Odonata: Libellulidae). *Ethology* 78: 306-320

