Libellula 21 (1/2): 1-14 2002

Emergenz von *Cordulia aenea* (Odonata: Corduliidae)

Le Yen Ha, Hansruedi Wildermuth und Silvia Dorn

eingegangen: 2. Januar 2002

Summary

Emergence of Cordulia aenea (Odonata: Corduliidae) – Emergence of *C. aenea* was studied at two ponds in northern Switzerland at 475 m above sea level in 2000. Emergence started on 27 April and lasted 25 days. The EM_{50} fell at 8 days for males and 9 days for females. A diel periodicity of emergence with a major peak in the morning was found. The preferred site of emergence was within a strip 5 metres wide along the margin of each pond. Within this strip 99.8 % of the 917 exuviae were found. Exuviae abundance in the 7 sections sampled around the perimeter ranged from 1.4 to 5.5 per metre, depending on the structure of the margin. Both sexes emerged more frequently above dry ground than above water. The sex ratio did not differ significantly from 1 : 1 (48.3 % males). The population size of *C. aenea* emerging from the two ponds in the study year was estimated as 3300 individuals. The spatio-temporal emergence pattern of *C. aenea* is discussed, special emphasis being placed on habitat preferences and comparisons with other corduliid species.

Zusammenfassung

In einer Feldstudie wurde die Emergenzökologie von *C. aenea* im Jahr 2000 an zwei Weihern bei Winterthur (Zürich, Schweiz) untersucht. Die Schlupfperiode begann am 27. April 2000 und dauerte 25 Tage. *C. aenea* erwies sich als typische Frühjahrsart mit einem EM_{50}-Wert von 8 Tagen für Männchen und 9 Tagen für Weibchen. Im Verlauf der ganzen Emergenzperiode wurden an 7 ausgewählten Abschnitten der beiden Weiher insgesamt

Le Yen Ha, Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, Institut für Pflanzenwissenschaften, Angewandte Entomologie, CH-8092 Zürich
E-mail: yen_ha@swissonline.ch

Prof. Dr. Hansruedi Wildermuth, Universität Zürich, Zoologisches Institut, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich
E-mail: hansruedi@wildermuth.ch

Prof. Dr. Silvia Dorn, Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, Institut für Pflanzenwissenschaften, Angewandte Entomologie, CH-8092 Zürich
E-mail: silvia.dorn@ipw.agrl.ethz.ch

917 Exuvien gesammelt. Die meisten verteilten sich innerhalb eines 5 m breiten Streifens entlang der Wasserlinie. Beide Geschlechter schlüpften signifikant häufiger an Land als über dem Wasser. Die Abundanz an den verschiedenen Abschnitten schwankte je nach Uferstruktur zwischen 1,4 und 5,5 Exuvien pro Meter. Das Geschlechtsverhältnis wich nicht signifikant von 1 : 1 ab (48,3 % Männchen). Die Männchen schlüpften etwas früher als die Weibchen. Die Jahrespopulation umfasste an den Untersuchungsgewässern schätzungsweise 3300 geschlüpfte Individuen. Das räumlich-zeitliche Emergenzmuster von *C. aenea* wird im Hinblick auf die Habitatpräferenz der Art diskutiert und mit dem anderer Corduliiden verglichen.

Einleitung

Semiquantitativ erfasste Exuvien einer Lokalität erlauben Aussagen über die Wahl des Emergenzstandortes, die Dauer der Schlupfperiode, den saisonalen Emergenzverlauf und das Geschlechterverhältnis einer Libellenpopulation (CORBET 1999). An übersichtlichen Gewässern lässt sich außerdem die Größe einer Jahrespopulation abschätzen. Exuvienzahlen ergeben – insbesondere für Anisopteren – weit verlässlichere Werte als die Auszählung von Imagines.

Corduliiden sind im Hinblick auf die etho-ökologischen Aspekte des Emergenzverlaufes schon verschiedentlich untersucht worden (z.B. WILLEY 1974, STERNBERG 1985, VINCENT et al. 1987, KNAUS 2000). Auch die beiden Arten der Gattung *Cordulia* waren Gegenstand von Emergenzstudien: *Cordulia shurtleffi* wurde in Kanada (CARON & PILON 1990), *C. aenea* in Japan (UBUKATA 1973) und in der Schweiz (WILDERMUTH 1998, 2000) bearbeitet. Die bisherigen Aussagen zum Schlupf der westpaläarktischen Unterart *C. a. aenea* beruhen allerdings auf verhältnismäßig kleinem Stichprobenumfang (WILDERMUTH 1998). Ziel der vorliegenden Arbeit war deshalb, die etho-ökologischen Kenntnisse zur Emergenz dieser Unterart zu erweitern. Dabei ging es unter anderem darum, die Größe einer individuenstarken Lokalpopulation in dicht besiedeltem und landwirtschaftlich intensiv genutztem Gebiet quantitativ abzuschätzen, speziell im Hinblick auf ihre potenzielle Bedeutung als Spenderpopulation innerhalb eines Netzes von unterschiedlich starken Lokalpopulationen.

Im Einzelnen stellten sich folgende Fragen:

(1) Wann beginnt die Emergenzperiode und wie lange dauert sie?
(2) Gibt es eine Tagesperiodizität im Schlupfverlauf?
(3) Gibt es Standorts- und Substratpräferenzen beim Schlupf?
(4) In welchem Verhältnis schlüpfen Männchen und Weibchen?

(5) Unterscheiden sich die Geschlechter in der Emergenzphänologie?
(6) Wie groß ist ist die jährliche Emergenzsumme an einem definierten Gewässer?
(7) In welcher Richtung verlassen die Imagines beim Jungfernflug das Emergenzgewässer?

Untersuchungsgebiet und Methoden

Als Untersuchungsort bot sich für die Fragestellung ein ehemaliges Lehmabbaugebiet im schweizerischen Mittelland an, von dem bekannt war, dass sich in seinen Gewässern *C. aenea* regelmäßig in großer Anzahl entwickelt. Das Gewässer liegt im Tal von Dättnau am Stadtrand von Winterthur (08°41'E, 47°30'N), ca 16 km NE von Zürich (Schweiz) auf 475 m ü.NN. Lokalklimatisch gehört die Gegend der „mittleren Obst-Ackerbaustufe" an (SCHREIBER 1977), die durch eine Jahresmitteltemperatur von 8,5-9,0 °C und eine Sommerhalbjahres-Temperatur von 13,5-14,0 °C gekennzeichnet ist. Die Vegetationszeit beträgt 205-210 Tage, die Niederschlagsmenge 1050 mm und die Sonnenscheindauer 1547-1580 Stunden im Jahr. Das Untersuchungsgewässer umfasst zwei unmittelbar aneinander grenzende Weiher mit einer Gesamtfläche von 22.000 m^2 in einer ehemaligen Lehmgrube. Der größere, an den meisten Stellen steilufrige Weiher ist maximal 15 m tief. Im kleineren, punktuell bis 3 m tiefen Weiher sind ausgedehnte Flachwasserzonen ausgebildet. Beide Gewässer enthalten Fische und – mindestens lokal – üppige Bestände von Hydrophyten (*Myriophyllum* sp., *Potamogeton* sp.). Die Flachwasser- und Uferbereiche sind mit *Typha latifolia* und *Phragmites australis* bewachsen, landseitig angrenzend finden sich *Juncus*-Fluren und *Salix*-Gebüsche. Heute gehört der Doppelweiher mit dem Umland, das aus Ödland und Magerwiesen besteht, zu einem 6 ha umfassenden Naturschutzgebiet der Stadt Winterthur. Das ca. 2,5 km lange Trockental von Dättnau ist von SE nach NW ausgerichtet und beidseits von bewaldeten Hängen flankiert. Der flache Talgrund wird intensiv landwirtschaftlich genutzt. In der Umgebung des Dättnautales gibt es weitere, meist kleinere Weiher, an denen *Cordulia aenea* zum Teil ebenfalls vorkommt.

Für die Emergenzstudie wurden am großen Weiher fünf und am kleinen zwei Uferabschnitte ausgewählt, die sich in der Exposition, Neigung und Vegetationsstruktur unterschieden (Abb. 1). Vom 27. April bis zum 17. Mai 2000 wurden die Abschnitte auf einem ca. 5 m breiten Streifen entlang der Uferlinie alle ein bis zwei Tage, meist zwischen spätem Vormittag und frühem Abend, nach Exuvien und schlüpfenden Imagines abgesucht. Die Ver-

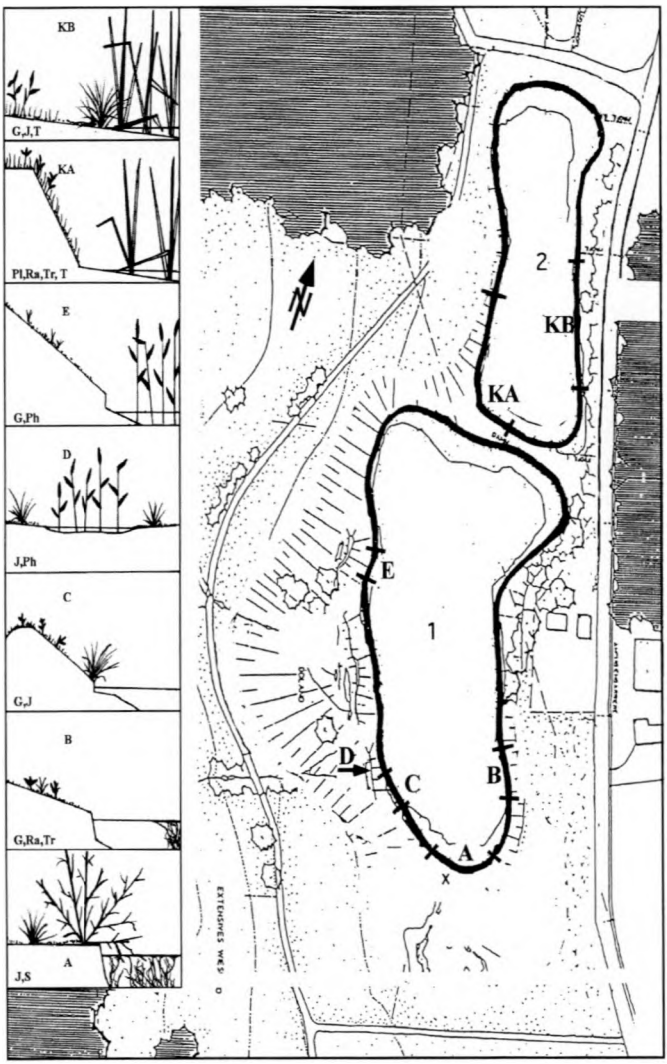


Abb. 1: Situation, Uferstruktur und Vegetation der sieben untersuchten Abschnitte an den beiden Dättnauer Weihern. 1: großer Weiher; 2: kleiner Weiher; G: *Gramineae*; J: *Juncus*; Ph: *Phragmites*; Pl: *Plantago*; Ra: *Ranunculus*; S: *Salix;* T: *Typha*; Tr: *Trifolium*; x: Standort der Wetterstation. Plangrundlage: Aqua Terra, mit freundlicher Bewilligung reproduziert. – Fig. 1: Situation, margin structure and vegetation of the seven studied sections at the two ponds.

weildauer pro Abschnitt betrug jeweils 0,5-3 Stunden. Bei jedem Fund kamen Distanz zur Wasserlinie, Schlupfsubstrat, Emergenzhöhe und Geschlecht zu Protokoll. Von den frisch geschlüpften Imagines wurden 316 vor dem Jungfernflug an den Flügeln individuell farbmarkiert, nachdem sie zur Aushärtung zuvor 18-26 Stunden in einem Gazekäfig am Emergenzort untergebracht waren.

Die Jahres-Emergenzsumme N_t wurde auf der Basis der gefundenen Exuvien hochgerechnet. Dabei wurden jedem ausgezählten Abschnitt strukturell entsprechende, nicht ausgezählte Uferbereiche zugeordnet. Die Berechnung erfolgte nach der Formel:

$$N_t = \sum N_i, \text{ wobei } \quad N_i = \frac{E_i}{l_i} \cdot L_i$$

Es bedeuten: N_i = hochgerechnete Anzahl Exuvien aller Uferbereiche mit ähnlicher Struktur; E_i = Anzahl gefundener Exuvien an einem Abschnitt i; l_i = Abschnittslänge eines Uferbereiches i; L_i = Gesamtlänge des Uferbereiches mit entsprechender Struktur; i = {A,B,C,D,E,KA,KB}.

Bei der statistischen Auswertung der Daten wurden die Statistikprogramme StatView (SAS Institute Inc., Power PC Version, 1998) und Systat Version 8,0 (für Windows, SPSS Inc., 1998) verwendet. Dabei wurden hauptsächlich Regressionsanalysen durchgeführt. Die statistische Auswertung erfolgte nach LAMPRECHT (1999) und STAHEL (1995).

Ergebnisse

Die Emergenzperiode begann am 27. April 2000 und erstreckte sich über 25 Tage, wobei nach 20 Tagen 99 % der Jahrespopulation geschlüpft waren. Der EM_{50}-Wert war nach 8 Tagen (Männchen) bzw. 9 Tagen (Weibchen) erreicht (Abb. 2). Tageszeitlich erfolgte der Schlupf zwischen 09:15 und 19:15 h Solarzeit. Die schlupfbereiten Larven verließen das Wasser an sonnigen und warmen Tagen am frühen Vormittag und leiteten nach definitiver Verankerung am Schlupfsubstrat die Häutung ein. Der Emergenzvorgang dauerte bis zum Jungfernflug insgesamt zwei bis drei Stunden. Die meisten Tiere hatten die Imaginalhäutung bis zum späten Vormittag abgeschlossen und starteten zum Jungfernflug. Vereinzelt kam *Cordulia aenea* auch bei bedecktem Himmel und bei Nieselregen zum Schlupf. Nur bei zwei Larven wurde die Imaginalhäutung am späten Nachmittag beobachtet. Eine Larve, die sich bereits am Schlupfsubstrat verankert hatte, kehrte bei einsetzendem

Regen ins Wasser zurück. Die tiefste Wassertemperatur, bei der schlüpfende Imagines beobachtet wurden, betrug in 30 cm Tiefe 14,6 °C.

Als Häutungssubstrat dienten Uferpflanzen mit halmartigen Strukturen (Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae) sowie *Typha latifolia*. Dabei wurden vorwiegend dicht stehende, senkrechte bis leicht geneigte Vegetationsteile gewählt. Ausnahmsweise fand die Imaginalhäutung auch waagrecht hängend unter einem dürren *Typha*-Blatt statt. Exuvien fanden sich sowohl über Wasser als auch über Land, meist zwischen 0,1 und 1,0 m über der Wasserfläche bzw. über dem Boden (Abb. 3). Der Hauptanteil der wasserseitig gefundenen Exuvien befand sich in einem Streifen von 1 m Breite, am Land verteilten sie sich auf einem ca. 2 m breiten Band. Innerhalb der untersuchten Abschnitte ergaben sich Extremwerte von 4,1 m (wasserseits) und 5,4 m (landseits). Außerhalb dieser Abschnitte wurde eine Exuvie ca. 15 m von der Uferlinie entfernt gefunden. Beide Geschlechter kamen signifikant häufiger über Land zum Schlupf als über Wasser (Männchen: $\chi^2 = 29{,}679$, n = 393, FG = 1, $p < 0{,}001$; Weibchen: $\chi^2 = 59{,}866$, n = 417, FG = 1, $p < 0.001$).

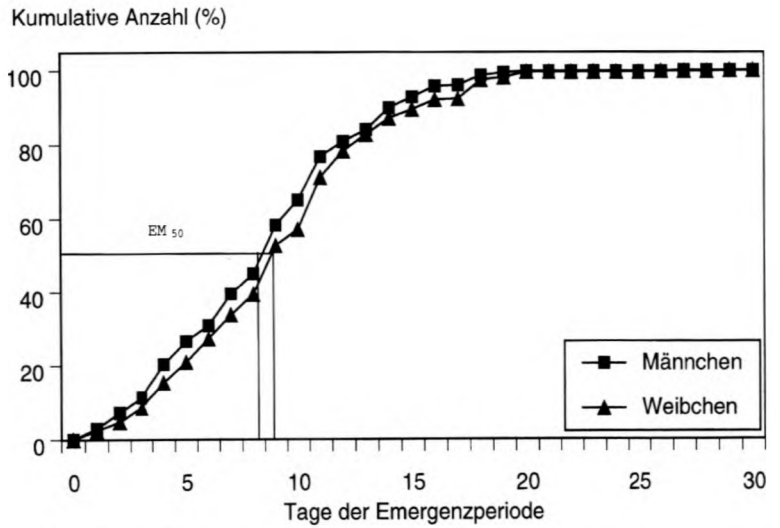


Abb. 2: Relative kumulative Emergenz von *Cordulia aenea* an den Dättnauer Weihern, getrennt nach Geschlechtern. Männchen: n = 443, Weibchen: n = 464. Tag 0 entspricht dem 27. April. – Fig. 2: Emergence curve of males and females of *C. aenea* at the ponds. n = 443 for males (squares) and 464 for females (triangles) in the course of the emergence period. Day 0 corresponds to April 27.

Zehn der gesammelten Exuvien gingen während der Feldarbeit verloren. Von 907 auswertbaren Exuvien stammten 443 (48,8 %) von männlichen und 464 (51,2 %) von weiblichen Tieren. Das Geschlechterverhältnis wich nicht signifikant von einer Gleichverteilung ab (χ^2 = 0,44, n = 907, FG = 1, p > 0,05). Die Männchen schlüpften siginfikant früher als die Weibchen (Mann-Whitney-U-Test, n = 907, p = 0,028) und blieben, gemessen an der absoluten Anzahl, bis zum 11. Emergenztag das dominierende Geschlecht (Abb. 2). Zu diesem Zeitpunkt waren 73,6 % aller Imagines geschlüpft. Die Schlupfperiode der Weibchen dauerte etwas länger als die der Männchen.

In den sieben Uferabschnitten kamen im Verlauf der Emergenzperiode insgesamt 917 Exuvien zusammen. Der überwiegende Teil (65,1 %) stammte von den Abschnitten KA und KB des kleineren Weihers. Die Abundanzen an den verschiedenen Abschnitten schwankten zwischen 1,4 und 5,5 Exuvien pro Meter Uferstrecke (Abb. 4).

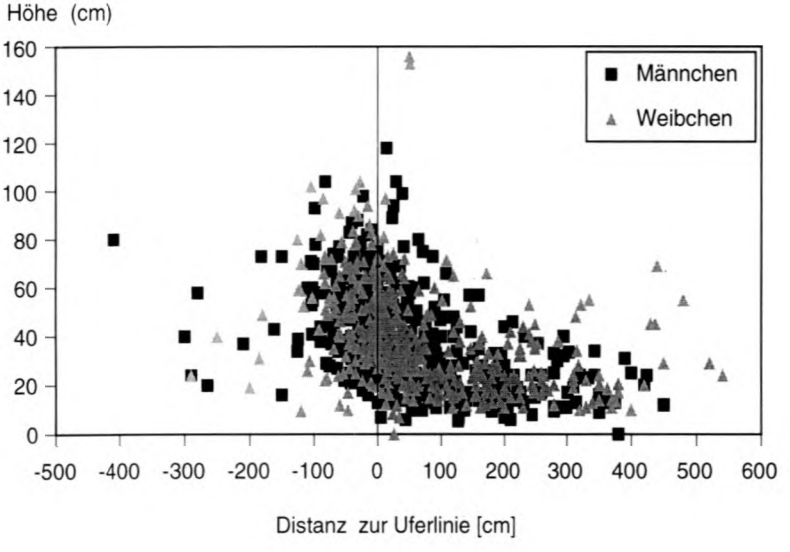
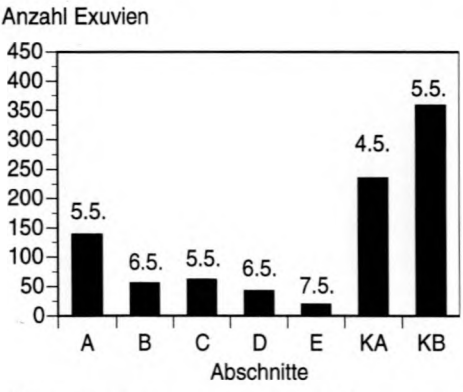


Abb. 3: Schlupforte von *Cordulia aenea* an den Dättnauer Weihern: Höhe und Distanz zur Wasserlinie (n = 874). – Fig. 3: Emergence sites of *C. aenea* at the ponds of Dättnau: Height and distance to the water line (n = 874). Black squares: males, grey triangles: females.



Abschnitt	Abundanz [Ex/m]
A	4.7
B	4.6
C	3.9
D	2.6
E	1.4
KA	5.5
KB	4.9

Abb. 4: Emergenzsummen von *Cordulia aenea* an den ausgewählten Abschnitten der Dättnauer Weiher (n = 917). Über den Säulen die Anzahl von Tagen, nach denen die entsprechenden EM_{50}-Werte erreicht waren. Tabelle: Exuvienabundanzen an den Abschnitten (Anzahl Exuvien/m Uferabschnitt). – Fig 4: Number of exuviae of *C. aenea* at selected sections of the ponds of Dättnau (n = 917). Figures above bars indicate the day when the EM_{50} was reached. At the right hand side, the relative abundance of exuviae per metre of the individual sections is given.

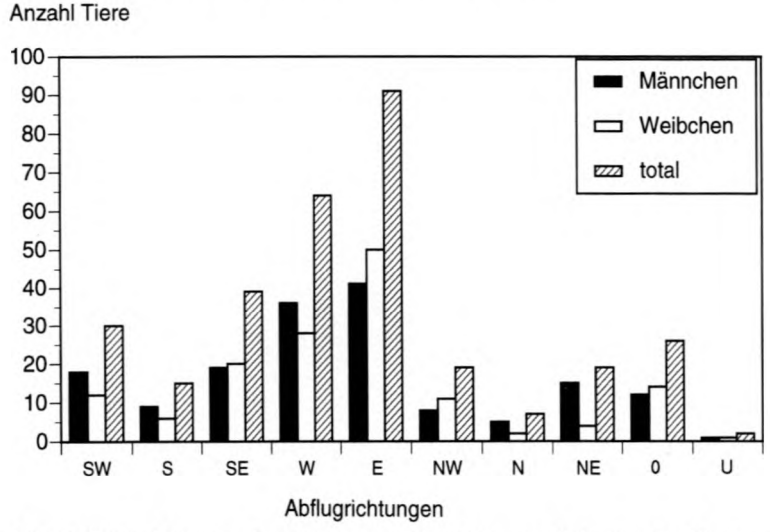


Abb. 5: Abflugrichtungen der Imagines von *Cordulia aenea* beim Jungfernflug (n = 312). 0: nach kurzem Jungfernflug am Ort verblieben, U: Abflugrichtung unbekannt. – Fig. 5: Flight directions after initiation of the maiden flights of teneral *C. aenea* (n = 312). 0: individuals that stayed at the emergence site after a short maiden flight, U: direction of departure unknown.

Der Jungfernflug wurde ausschließlich an Individuen beobachtet, die zuvor an den Flügeln farbmarkiert worden waren (n = 319). Daten zu Spontanabflügen fehlen. Bei der Freilassung, die meist um die Mittagszeit erfolgte, flogen sie nach kurzem Flügelschwirren in verschiedenen Richtungen vom Gewässer weg (Abb. 5). Kein einziges Individuum überquerte die Wasserfläche. 28,5 % der Tiere wandten sich nach Osten und verschwanden in den Baumkronen des nächstgelegenen, 10-40 m weit entfernten Waldes. 20,1 % der juvenilen Imagines überquerten ca. 100 m Offenland und steuerten den westwärts gelegenen Waldrand an. Weitere bevorzugte Richtungen waren SW und SE. 8,2 % aller Individuen setzten sich bereits nach 4-10 m auf einen Strauch, um dann später zum Waldrand zu fliegen. Zwischen den Geschlechtern ergaben sich keine signifikanten Unterschiede in den gewählten Abflugrichtungen (χ^2 = 10,75, n = 284, FG = 7, p > 0,05), wobei Tiere, die mit starker Verzögerung oder in unbekannter Richtung abflogen, im Test nicht berücksichtigt wurden.

Die hochgerechnete Emergenzsumme N_t belief sich im Jahr 2000 für das Doppelgewässer auf 3300 Individuen.

Diskussion

Am Untersuchungsgewässer begann der Schlupf Ende April. Für mitteleuropäische Verhältnisse ist dies früh (STERNBERG & SCHMIDT 2000). Vermutlich lässt sich die vorgezogene Emergenz auf das günstige Lokalklima, vor allem aber den milden Frühlingsanfang im Jahr 2000 zurückführen. In kleinen Moorgewässern 22 km südlich der Dättnauer Weiher begann der Schlupf von *C. aenea* zwischen 1971 und 1997 jeweils in der ersten oder zweiten Maidekade, in einem Jahr sogar erst in der dritten (WILDERMUTH 1980, 1998). Die durchschnittliche Jahresmitteltemperatur liegt in diesem Gebiet allerdings 0,5 °C niedriger als im Dättnautal, und es bilden sich in der Moormulde bei Windstille oft Kaltluftseen.

Die anhaltend günstige Witterung im Frühjahr 2000 ermöglichte der untersuchten Population einen kontinuierlichen Schlupf mit einem EM_{50}-Wert von 8 bzw. 9 Tagen und einer Emergenzperiode von 30 Tagen. Ähnlich geringe EM_{50}-Werte ergaben sich für *C. a. aenea* an zwei anderen Lokalitäten des Schweizer Mittellandes (WILDERMUTH 1998), allerdings bei wesentlich kleinerem Stichprobenumfang. Für *C. a. amurensis* fand UBUKATA (1973) auf Hokkaido EM_{50}-Werte von 5-7 und Emergenzperioden von 24-30 Tagen. Damit erweist sich *C. aenea* als typische Frühjahrsart (CORBET 1954). STERNBERG & SCHMIDT (2000) geben für die Art in Baden-Württemberg einen durchschnittlichen EM_{50}-Wert von ca. 40 Tagen an, was uns eindeutig

zu hoch scheint. Emergenzverzögerungen um das fünf- bis sechsfache dürften bei Schlechtwettereinbrüchen zwar ausnahmsweise auftreten, sind aber wohl nicht die Regel. Zudem wäre ein bimodales Schlupfmuster zu erwarten. Im Übrigen schlüpft *C. aenea* auch bei verhältnismäßig niedrigen Temperaturen und bei bedecktem Himmel. Die nordamerikanische Art *C. shurtleffi* zeigt das gleiche Emergenzmuster wie *C. aenea* (CARON & PILON 1990), ebenso einige europäische Corduliiden-Arten weiterer Gattungen wie zum Beispiel *Somatochlora alpestris* (STERNBERG 1985, KNAUS 2000), *S. metallica* (WILDERMUTH & KNAPP 1993) und *Epitheca bimaculata* (VINCENT et al. 1987, TROCKUR & STERNBERG 2000).

Der Hauptanteil der Jahrespopulation schlüpfte an den Dättnauer Weihern am Vormittag. Diese Tagesperiodizität scheint für beide Unterarten von *C. aenea* die Regel zu sein (ROBERT 1959, UBUKATA 1973, WILDERMUTH 1998, STERNBERG & SCHMIDT 2000). Verschlechterung des Wetters im Verlauf des Vormittags kann den Schlupf allerdings verzögern, und bei einsetzendem Regen kehren bereits am Schlupfsubstrat verankerte Larven manchmal ins Wasser zurück (UBUKATA 1973, WILDERMUTH 1998), was auch bei weiteren Corduliiden-Arten vorkommt (COPPA 1991b, STERNBERG, 2000). Der Schlupf am Tag ist für Corduliiden der gemäßigten Breiten die Regel (z.B. SONEHARA 1967, LUTZ 1961, WILLEY 1974, VINCENT et al. 1987, GRAND 1997, KNAUS 2000). Nur in den Subtropen und Tropen gibt es Arten, die in der Nacht schlüpfen (z.B. FRASER 1924, ROWE 1987).

In der untersuchten Population schlüpften mehr Tiere an Land als über Wasser, während WILDERMUTH (1998) eine Gleichverteilung feststellte. Die verhältnismäßig geringen Unterschiede, falls überhaupt relevant, könnten auf verschiedene Strukturverhältnisse an den Untersuchungsgewässern zurückzuführen sein. Die meisten Larven schlüpfen innerhalb eines wenige Meter breiten Streifens beidseits der Wasserlinie, ähnlich wie bei *Somatochlora alpestris* (KNAUS 2000). *S. metallica* hält sich noch enger an die Uferlinie (WILDERMUTH & KNAPP 1993), wobei die Wahl des Schlupfortes sicherlich auch von der lokalen Verfügbarkeit des Schlupfsubstrates abhängt. Einzelne Individuen von *S. metallica* wandern bis ca. 10 m weit (SCHMIDT 1995), solche von *C. aenea* bis 30 m über Land oder klettern bis 5 m hoch in die Bäume (KIAUTA 1964). Noch größere Distanzen werden von *Epitheca bimaculata* zurückgelegt (z.B. COPPA 1991a).

Die Larven von *C. aenea* schlüpften an den Dättnauer Weihern vorwiegend in dichter Vegetation. Die Pflanzenarten spielten eine untergeordnete Rolle; wichtig waren offenbar Deckung bietende Vegetationsstrukturen. Die strukturreichen Uferabschnitte A, KA und KB zeichneten sich gegenüber den

strukturarmen Bereichen B, C, D und E durch höhere Exuvienabundanzen aus. Entscheidend war wahrscheinlich auch der Strukturreichtum des Larvenhabitates; dieses wurde allerdings nicht untersucht. Die Larven von *C. aenea* halten sich vorwiegend in lebendem und totem Pflanzensubstrat auf, meiden also kahle Böden (ROBERT 1959, STERNBERG & SCHMIDT 2000). Die höchsten Abundanzen ergaben sich am kleinen Weiher, der im Vergleich zum großen weniger tief und dichter bewachsen war.

Das Geschlechterverhältnis war in der untersuchten Jahrespopulation ausgeglichen. Im Gegensatz dazu fand BEUTLER (1986) bei *C. aenea* einen signifikant niedrigeren Männchenanteil (43 %). Für *C. a. amurensis* zeigte UBUKATA (1981) allerdings, dass das Verhältnis von Jahr zu Jahr erheblich schwanken kann. Im Verlauf von 5 Jahren fand er Männchenanteile von 40,5-52,8 %. Änliche Fluktuationen wurden bei *Epitheca cynosura* nachgewiesen (LUTZ & MCMAHAN 1973). Weibchenüberschuss beim Schlupf ist bei Corduliiden zwar die Regel (CORBET & HOESS 1998), jährliche Änderungen und gelegentliches Umschlagen im Geschlechterverhältnis erschweren aber die Interpretation der Unterschiede. Eine weitere Differenz zwischen den Geschlechtern zeigt sich darin, dass die Männchen etwas früher schlüpften als die Weibchen. Dies wurde auch bei anderen Corduliiden und weiteren Anisopteren nachgewiesen (z.B. UBUKATA 1973, KNAUS 2000, LUTZ & MCMAHAN 1973, INDEN-LOHMAR 1997). Die Bedeutung der Protandrie liegt möglicherweise darin, dass früh geschlüpfte Männchen, die zeitig ans Wasser zurückkehren, bereits mit den ersten Weibchen zusammentreffen und damit möglicherweise ihren Fortpflanzungserfolg erhöhen. Der durchschnittliche zeitliche Vorsprung der Männchen von lediglich einem Tag dürfte allerdings nur einen geringen Selektionsvorteil mit sich bringen.

Beim Jungfernflug bevorzugten die jungen Imagines deutlich die Richtungen Ost und West, während sie Süd und Nord nur ausnahmsweise wählten. Die Präferenzen ergeben sich aus der Landschaftsstruktur. Nach N und S ist die Landschaft flach und offen, nach E und W durch bewaldete Hänge begrenzt; die Libellen flogen bevorzugt die Kronenbereiche der Waldränder an.

Die hochgerechnete Gesamtsumme der Exuvien und damit der Jahrespopulation, die im Untersuchungsjahr an den Dättnauer Weihern zum Schlupf kam, beträgt 3300 Individuen. Sie beruht auf der Annahme, dass die Anzahl Exuvien an den nicht ausgezählten Uferbereichen gleich groß war wie an ausgezählten Abschnitten mit entsprechender Struktur und ist möglicherweise mit einem bestimmten Fehler behaftet. Eine weitere Ungenauigkeit ergibt sich durch die Art der Sammeltätigkeit, bei der wahrscheinlich Exuvien übersehen worden sind. An den übersichtlichen Abschnitten B, C, D und E betrug

das Erfassungsdefizit schätzungsweise 5 %, an den Abschnitten A, KA und KB mit dichter Vegetation etwa 20 %. Damit könnte die tatsächliche die geschätzte Emergenzsumme übersteigen.

Da die Emergenzzahl von 3300 Individuen anhand der an bestimmten Abschnitten gefundenen Werte und der strukturell entsprechenden, aber nicht ausgezählten Uferstrecken errechnet wurde, bleibt unbekannt, inwieweit die Struktur der Emergenzsubstrate mit bestimmten Strukturen der Larvenhabitate korreliert. Dass strukturell günstige Larven- und Emergenzorte aneinander grenzen, ist durchaus möglich. Es könnte aber auch sein, dass optimale Larvenhabitate mit landseitig strukturarmen Abschnitten zusammenfallen. Da die tatsächlichen Verhältnisse an den Dättnauer Weihern nicht untersucht worden sind, ist die errechnete Emergenzzahl entsprechend zu relativieren.

Wie sich aus den Markierungsversuchen mit frisch geschlüpften Tieren ergab, kehrte nur ein kleiner Teil der Jahrespopulation an das Entwicklungsgewässer zurück; lediglich 15,2 % der markierten Männchen wurden wiederbeobachtet (HA 2000). Das Schicksal der übrigen markierten Tiere bleibt unbekannt. Da die Wiederbeobachtungsrate bei den Individuen, die im fortpflanzungsaktiven Stadium markiert worden waren, 46,2 % betrug, vermuten wir, dass der hohe Anteil an verschwundenen juvenilen Imagines nicht auf Mortalität, sondern auf Abwanderung zurückzuführen ist. Damit dürfte die große Population der Dättnauer Weiher eine wichtige Rolle als Spenderpopulation für kleine Populationen der weiteren Umgebung spielen. Zur Abklärung der Frage, ob in der Gegend eine Metapopulation von *C. aenea* existiert, müssten allerdings Emergenzmessungen, kombiniert mit Markierungsversuchen, an mehreren Gewässern gleichzeitig durchgeführt werden.

Dank

Stefan Aebischer half im Feld mit großem Einsatz bei der Datenaufnahme. Mit Diskussionen und hilfreichen Anregungen trug Dr. Andreas Müller in allen Arbeitsphasen viel zum Gelingen dieser Studie bei. Die kritische Durchsicht des Manuskriptes übernahmen Patrick Fischer und Le Bich Ha. Detaillierte Kommentare von Dr. Ole Müller und Dr. Klaus Reinhardt führten zu einer namhaften Verbesserung der ersten Manuskriptfassung. Allen sei herzlich gedankt.

Literatur

BEUTLER, H. (1986): Zur Schlupfrate und zum Geschlechterverhältnis einheimischer Grosslibellen (Anisoptera) (Odonata). *Entomologische Abhandlungen des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden* 49: 201-209

CARON, E. & J.-G. PILON (1990): Emergence de Cordulia shurtleffi Scudder dans les Basses Laurentides, Québec, Canada (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 19: 167-172

COPPA, G. (1991a): Notes sur l'émergence d'Epitheca bimaculata (Charpentier) (Odonata: Corduliidae). *Martinia* 7: 7-16

COPPA, G. (1991b): Note sur la durée de l'émergence d'Epitheca bimaculata (Charpentier) (Odonata: Corduliidae). *Martinia* 7: 53-57

CORBET, P.S. (1954): Seasonal regulation in British dragonflies. *Nature* (London) 174: 655, 777

CORBET, P.S. (1999): *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata.* Harley, Colchester

CORBET, P.S. & R. Hoess (1998): Sex ratio of Odonata at emergence. *International Journal of Odonatology* 1: 99-118

FRASER, F.C. (1924): A survey of the Odonata (dragonfly) fauna of Western India with special remarks on the genera Macromia and Idionyx and descriptions of thirty new species. *Records of the Indian Museum* 26: 423-522

GRAND, D. (1997): Somatochlora meridionalis Nielsen, 1935 (Odonata, Anisoptera). Analyse bibliographique et compléments biologiques. *Martinia* 13: 67-86

HA, L.Y. (2000): *Untersuchungen zur Emergenz und Mobilität der Gemeinen Smaragdlibelle (Cordulia aenea, Corduliidae) und zur Libellenfauna in der Umgebung von Winterthur.* Diplomarbeit Eidgenössische Technische Hochschule ETH, Zürich

INDEN-LOHMAR, C. (1997): *Sukzession, Struktur und Dynamik von Libellenpopulationen an Kleingewässern, unter besonderer Berücksichtigung der Ökologie von Aeshna cyanea (Müller, 1764).* Dissertation Universität Bonn

KIAUTA, B. (1965): Notes sur le dépouillement de Cordulia aenea (L.) (Odonata, Corduliidae). *Entomologische Berichten, Amsterdam* 25: 111-113

KNAUS, P. (2000): Emergenzstudie an einer subalpinen Population von Somatochlora alpestris (Sélys) in den Zentralalpen (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 19: 117-142

LAMPRECHT, J. (1999): *Biologische Forschung.* Filander, Fürth

LUTZ, P.E. (1961): Pattern of emergence in the dragonfly Tetragoneuria cynosura. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 77: 114-115

LUTZ, P.E. & E.A. MCMAHAN (1973): Five-year patterns of emergence in Tetragoneuria cynosura and Gomphus exilis (Odonata). *Annals of the Entomological Society of America* 66: 1343-1348

ROBERT, P.-A. (1959): *Die Libellen (Odonaten).* Kümmerly & Frey, Bern

ROWE, R.J. (1987): *The dragonflies of New Zealand.* Auckland University Press, New Zealand

SCHMIDT, B. (1995): *Libellen in Baden-Württemberg (Artenschutzprogramm/ Umsetzung): Auswertung bereits vorliegender Daten: Aeshna grandis, Cordulia aenea, Somatochlora flavomaculata. Verbreitung Biologie und Verhalten Habitate und Ökologie, Gefährdung, Schutz- und Pflegemaßnahmen.* Unveröff. Gutachten im Auftrag der Schutzgemeinschaft Libellen in Baden-Württemberg (SGL), Freiburg und der Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg (LfU), Karlsruhe

SCHREIBER, K.-F. (1977): *Wärmegliederung der Schweiz auf Grund von phänologischen Geländeaufnahmen in den Jahren 1969-1973.* Eidgenössisches Justiz- und Polizeidepartement, Der Delegierte für Raumplanung, Bern

SONEHARA, I. (1967): On the life history of the dragonflies of the genus Epitheca with special reference to E. bimaculata sibirica Selys in Mt. Yatsugatake. *Tombo* 10: 2-24

STAHEL, W.A. (1995): *Statistische Datenanalyse. Eine Einführung für Naturwissenschaftler*. Friedrich Vieweg & Sohn, Braunschweig/Wiesbaden

STERNBERG, K. (1985): *Zur Biologie und Ökologie von sechs Hochmoorlibellenarten in Hochmooren des Südlichen Schwarzwaldes*. Diplomarbeit Universität Freiburg i.Br.

STERNBERG, K. (1989): Ergebnisse quantitativer Exuviensammlungen in einigen Mooren des südlichen Hochschwarzwaldes, Bundesrepublik Deutschland: Eine vorläufige Bewertung (Odonata). *Opuscula zoologica fluminensia* 34: 21-26

STERNBERG, K. (2000): Somatochlora alpestris (Sélys, 1840). In: STERNBERG, K. & R. BUCHWALD (Hrsg.): *Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2*. Ulmer, Stuttgart: 236-250

STERNBERG, K. & B. SCHMIDT (2000): Cordulia aenea (Linnaeus, 1758). In: STERNBERG,K. & R. BUCHWALD: *Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2*. Ulmer, Stuttgart: 209-218

TAKETO, A. (1960): Studies on the life-history of Tanypteryx pryeri Selys (Odonata, Petaluridae). I. Observations of adult dragonflies. *Kontyû* 28: 97-109

THORNHILL, R. & J. ALCOCK. (1983): *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge Mass.

TROCKUR, B. & K. STERNBERG (2000): Epitheca bimaculata (Charpentier, 1825). In: STERNBERG, K. & R. BUCHWALD: *Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2*. Ulmer, Stuttgart: 218-231

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, Series VI, Zoology* 19: 251-269

UBUKATA, H. (1981): Survivorship curve and annual fluctuation in the size of emerging population of Cordulia aenea amurensis Selys (Odonata: Corduliidae). *Japanese Journal of Ecology* 31: 335-346

VINCENT, G., J.-P. BOUDOT, G. JACQUEMIN, P. GOUTET & F. SCHWAAB (1987): Epitheca bimaculata (Charpentier, 1825) dans l'est de la France: rare, ou discrète et méconnue? (Odonata, Anisoptera: Corduliidae). *Martinia* 6: 3–13

WILDERMUTH, H. (1980): Die Libellen der Drumlinlandschaft im Zürcher Oberland. *Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 125: 201-237

WILDERMUTH, H. (1998): Ethologische und ökologische Beobachtungen an Larven von Cordulia aenea (Linnaeus) (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 17: 1-24

WILDERMUTH, H. (2000): Emerging larvae of the Downy Emerald Cordulia aenea (L.) examine the space for eclosion with their hind-legs. *Journal of the British Dragonfly Society* 16: 59-62

WILDERMUTH, H. & E. Knapp (1993): Somatochlora metallica (Vander Linden) in den Schweizer Alpen: Beobachtungen zur Emergenz und zur Habitatpräferenz. *Libellula* 12: 19-38

WILLEY, R.L. (1974): Emergence patterns of the subalpine dragonfly Somatochlora semicircularis (Odonata: Corduliidae). *Psyche* 81: 121-133