

Zur Populationsökologie und Ethologie der Imagines von *Cordulegaster bidentata* an einem Waldbach im Taunus (Odonata: Cordulegastridae)

Jochen Tamm¹ und Bernd Dressler²

¹) Elgershäuser Straße 12, D-34131 Kassel, jochen.tamm@t-online.de

²) Samlandweg 75, D-61118 Bad Vilbel, b.dressler@t-online.de

Abstract

About population ecology and ethology of adult *Cordulegaster bidentata* living on a forest stream in Taunus mountains, Germany (Odonata: Cordulegastridae) – At a small forest stream in the Taunus mountains, Hesse, Central Germany, 16 adult males of *Cordulegaster bidentata* were colour marked and both marked and unmarked individuals were counted during five days when passing the counting station. 69% of the marked males were observed again after the day of capture. Appearing males – marked and unmarked ones – carried out 193 passing flights along the stream, 27% of them were done by marked individuals. One can conclude that the population size was remarkable for this tiny stream. Flight activities were strongest in late morning and late afternoon. Among the patrolling males few individuals were frequently observed, others only occurred sporadically. On the nearby forest streams some more populations of *C. bidentata* were present, but no marked individuals could be found there. Single males of *C. boltonii* occurred along the flight way of *C. bidentata*. This uncommon phenomenon is described and discussed. Moreover, methodological questions of marking and population size calculation are discussed.

Zusammenfassung

An einem Quellrinnsal im Vordertaunus wurden am 25. Juni 2019 16 ♂♂ von *Cordulegaster bidentata* individuell farbmarkiert. An fünf Zähltagen wurde die Anzahl der patrouillierenden markierten und unmarkierten ♂♂ an einer Zählstelle am Bach registriert. 69% der markierten Tiere wurden nach dem Markierungstag an der Zählstelle wiederbeobachtet. Insgesamt konnte 193 Mal im Untersuchungszeitraum registriert werden, wie Männchen – markierte und unmarkierte – die Zählstelle passierten. Der Anteil der markierten ♂♂ betrug dabei 27%. Dies lässt auf eine Populationsgröße schließen, die für einen sehr kleinen Quellbach beachtlich ist. Die Patrouillen-Aktivität war am späten Vormittag und am Spätnachmittag am größten. Unter den patrouillierenden ♂♂ fanden sich häufig erscheinende und nur sporadisch erscheinende Individuen. Die Suche nach markierten ♂♂ an einigen Bächen in der näheren Umgebung blieb ohne Erfolg. Ein ungewöhnliches Auftreten von ♂♂ *C. boltonii* an der Patrouillenstrecke der *C. bidentata* wird beschrieben und diskutiert.

Erörtert werden zudem methodische Fragen der Markierung und der Bestimmung der Populationsgröße.

Einleitung

Die individuelle Markierung von Männchen einer Population der *Cordulegaster bidentata* an einem Bach im Kaufunger Wald hat gezeigt, dass diese Libelle auch an kleinsten Rinnsalen beachtliche Populationsgrößen erreichen kann (TAMM 2018a). Außerdem war dort auffällig, dass rund die Hälfte der männlichen Imagines nach ihrer individuellen Farbmarkierung bei der Patrouille am Bach nicht mehr zu beobachten war und dass keine markierten Individuen an den benachbarten Quellbächen gefunden wurden. Die Frage nach dem Verbleib der verschwundenen ♂♂ blieb offen.

Die Populationsstudie im Kaufunger Wald ist eine der wenigen, die an *C. bidentata* durchgeführt wurden (FRÄNZEL 1985; MASIUS 2019; A. Pix, pers. Mitt.). Es mangelt somit an Vergleichsmöglichkeiten mit Markierungsergebnissen von anderen Standorten. Daher wurde an der Reichen Quelle im Vordertaunus eine weitere Markierungsstudie an ♂♂ durchgeführt. Sie war auch dadurch angestoßen worden, dass dort mitten in einem Vorkommensschwerpunkt der *C. bidentata* gleichfalls *C. boltonii* regelmäßig auftrat. Zu dieser Syntopie ist noch manche Frage offen (TAMM 2013). Die Ergebnisse der Untersuchung an den Imagines werden hier vorgestellt. Begleitende Untersuchungen an den Larven und Exuvien mussten aus logistischen Gründen unterbleiben.

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt in einem Waldgebiet im Vordertaunus, Hessen, Main-Taunus-Kreis, zwischen Eppstein und Hofheim-Langenhain in Höhenlagen zwischen 250 und 350 m ü. NHN. Der geologische Untergrund besteht aus unterdevonischem Taunusquarzit, dem mäßig saure Böden aufliegen. Der Wald mischt sich etwa hälftig aus Fichten- und Rotbuchenbeständen (*Picea abies*, *Fagus sylvatica*). Die untersuchten Bäche durchfließen diesen Wald allesamt nach Osten hin zum Goldbach, der sich zwischen Eppstein und Lorsbach erstreckt. Abbildung 1 gibt eine Lageübersicht.

Die Hauptuntersuchungen fanden an der Reichen Quelle statt (50.129444° N; 8.394722° E).

Dieser kleine Bach entspringt aus zwei Quellen, die 40 m auseinander auf 335 m ü. NHN liegen (Abb. 2 und 3). Die beiden Quellläste fließen in Kerbtälern durch einen ostexponierten, lichten Rotbuchenwaldhang und vereinigen sich nach 80 m zu einem größeren Kerbtal.

Das Bachbett ist feinkiesig bis steinig. An den Ufern lagerten schmale Säume aus formbarem, organisch-anorganischem Morast. Im Bachprofil wuchs wegen mangelnder Belichtung nur stellenweise Krautvegetation. Dafür lag dort viel to-

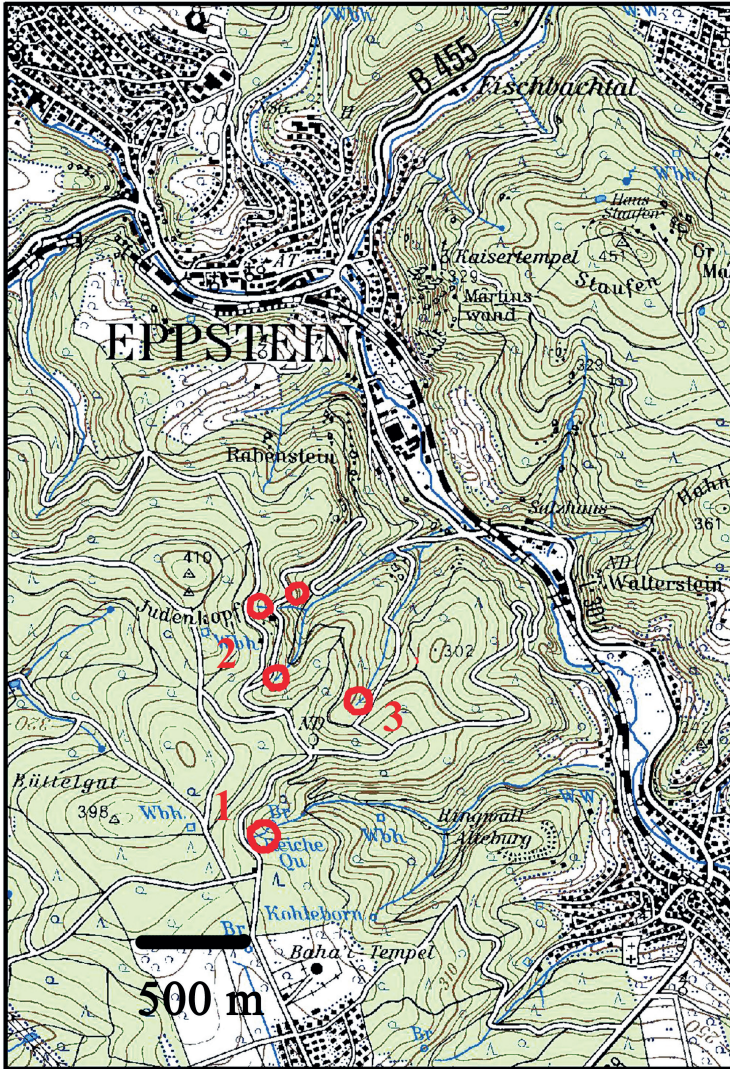


Abbildung 1: Lage der untersuchten Waldquellbäche im Taunus bei Eppstein (Ausschnitt DTK 50 V; Datengrundlage: Hessische Verwaltung für Bodenmanagement und Geoinformation). Zeichenerklärungen: ● Lage der einzelnen Quellbäche; **1** Hauptuntersuchungs-ort Reiche Quelle; **2** die drei Kalteborn-Quellen; **3** Quelle am Hans-Lepfe-Weg. – **Figure 1.** Locations of the small forest streams investigated in the Taunus mountains near Eppstein, Central Germany (section of the topographical map no. 5816, Germany). Signs and symbols: ● locations of the single streams; **1** main study area Reiche Quelle; **2** the three springs Kalteborn; **3** spring at Hans Lepfe forest track.

tes Astmaterial (Abb. 4). Über der südlichen Quelle war ein großer Haufen aus Astabfällen ($10 \times 10 \times 2$ m) abgelagert worden (Abb. 3). Die Wasserführung war im Untersuchungszeitraum in den Quellabschnitten mit 5–10 ml/s sehr gering. Das Bachwasser war im Untersuchungszeitraum klar und unbelastet.

Vier weitere Quellbäche, die bis zu 1 km nördlich der Reichen Quelle liegen, wurden in die Untersuchung einbezogen, indem dort nach markierten Männchen gesucht wurde (Lage auf Abb. 1). Drei dieser Quellbäche sind eng benachbart und bilden den Kalteborn-Komplex. Sie werden im Folgenden Hauptquelle Kalteborn, obere und untere Kaltebornquelle genannt. Der vierte Quellbach liegt auf halber Strecke zwischen den Kalteborn-Quellen und der Reichen Quelle am Hans-Lepfe-Weg. Die vier Bäche durchfließen abschüssigen Rotbuchenwald und gleichen in ihrer Struktur der Reichen Quelle.

Methoden

Nach der Entdeckung einiger patrouillierender ♂♂ von *C. bidentata* an der Reichen Quelle und an zwei der drei Kalteborn-Quellen durch JT am 27. Juli 2016



Abbildung 2: Der Nordast der Reichen Quelle, ein typisches Habitat von *Cordulegaster bidentata* (27.07.2016). – **Figure 2.** The northern branch of forest stream Reiche Quelle which is a typical habitat of *Cordulegaster bidentata* in Germany (27-vii-2016). Photo: JT

(TAMM 2017b) beobachtete BD die dort anwesenden Imagines in den Sommern 2017 und 2018 regelmäßig. Da er an der Reichen Quelle auch Männchen von *C. boltonii* wiederholt antraf, beschlossen wir, im Sommer 2019 die anwesenden Männchen beider Arten an der Reichen Quelle individuell zu markieren und in den folgenden Wochen zu zählen und zu beobachten. Im Folgenden werden der Ablauf und die Methoden der Untersuchung beschrieben.

Am 17. Juni 2019 beobachtete BD an drei Quellbächen des Untersuchungsgebietes erstmals mehrere patrouillierende ♂♂ von *C. bidentata*. Daraufhin bezogen wir am 25. Juni 2019, bei sonnigem Sommerwetter, am südlichen Quellast der Reichen Quelle, 20 m unterhalb des Quellaustritts, die künftige Markier- und Zählstelle. Es war dies ein etwa 5 m langer Bachabschnitt, der sich von der Breite des Ufers und der Schmalheit des Baches her sowie wegen des Fehlens von behinderndem Totholz zum Fang und zur Markierungsarbeit besonders gut eignete (Abb. 3). Dort hatten wir außerdem in der Stunde vor Beginn der Markierungsarbeit die größte Flugaktivität der patrouillierenden ♂♂ festgestellt.



Abbildung 3: Der Südast der Reichen Quelle von der Zählstelle hinauf bis zum Quellaustritt unter einem großen Asthaufen (25.06.2019). – **Figure 3.** The southern branch of forest stream Reiche Quelle seen from the counting station up to its spring outflow and to a big pile of branches stored up on it (25-vi-2019). Photo: JT

Unter „Patrouillen“ werden im Folgenden die niedrigen, gerichtet über den Quellbächen entlang geführten Flüge der ♂♂ verstanden, die bachaufwärts wie bachabwärts erfolgen. Diese Patrouillenflüge sind markant und unterscheiden sich deutlich von den Jagdflügen und den Rückflügen neben dem Bachlauf, die oft den bachaufwärts geführten Patrouillen folgen. Diese beiden Flugarten finden in der Regel höher im Luftraum statt, folgen nicht genau dem Bachlauf und sind schneller als die Patrouillenflüge. An der Zählstelle der Reichen Quelle wurden alle Passagen der ♂♂ als Patrouillen durchgeführt. Insofern bedeuten hier beide im Folgenden verwendete Begriffe dasselbe.

An der Markierungsstelle an der Reichen Quelle fingen wir im Zeitraum von 9:30 bis 17:15 h MESZ die über dem Bach patrouillierenden ♂♂ möglichst vollständig ab. Dazu diente ein über den Bach gelegtes Bügelnetz (Durchmesser 40 cm, grüner Netzbeutel, Stiellänge 130 cm).

Die gefangenen Individuen wurden dem Netz entnommen. Dann wurden ihre Flügel jeweils mit schnell trocknendem Nagellack markiert. Zur Anwendung kamen das Rot „Red“ (Nr. 353) und das Gelb „Electric Yellow“ (Nr. 749) der Firma Maybelline, New York, sowie das Blau „Feelin'Fly“ (Nr. 855) der Firma Manhattan, Paris. Die Markierungen wurden als Streifen quer über die Vorderflügel aufgetra-



Abbildung 4: Der Südast der Reichen Quelle direkt unterhalb der Zählstelle. An dieser sonnenexponierten Stelle hielt sich zumeist ein ♂ von *Cordulegaster boltonii* auf (25.06.2019). – **Figure 4.** The southern branch of forest stream Reiche Quelle just below the counting station. This sunny location was often occupied by a male *Cordulegaster boltonii* (25-vi-2019). Photo: JT

gen, jedoch nicht mehr als zwei Streifen pro Vorderflügel. Hierdurch konnten die markierten Libellen später ohne Wiederfang individuell wiedererkannt werden (Abb. 5). Nach einer Trocknungszeit des Lacks von 1 min wurden die Tiere aus der Hand wieder freigelassen.

Die anwesenden ♀♀ wurden nicht markiert, weil ihre zu erwartende geringe Anzahl im Fang keinen wesentlichen Erkenntniszuwachs erwarten ließ. Außerdem sollten die am Bach erscheinenden Weibchen keinen Risiken durch den Fang ausgesetzt werden, da sie für den Reproduktionserfolg entscheidend sind.

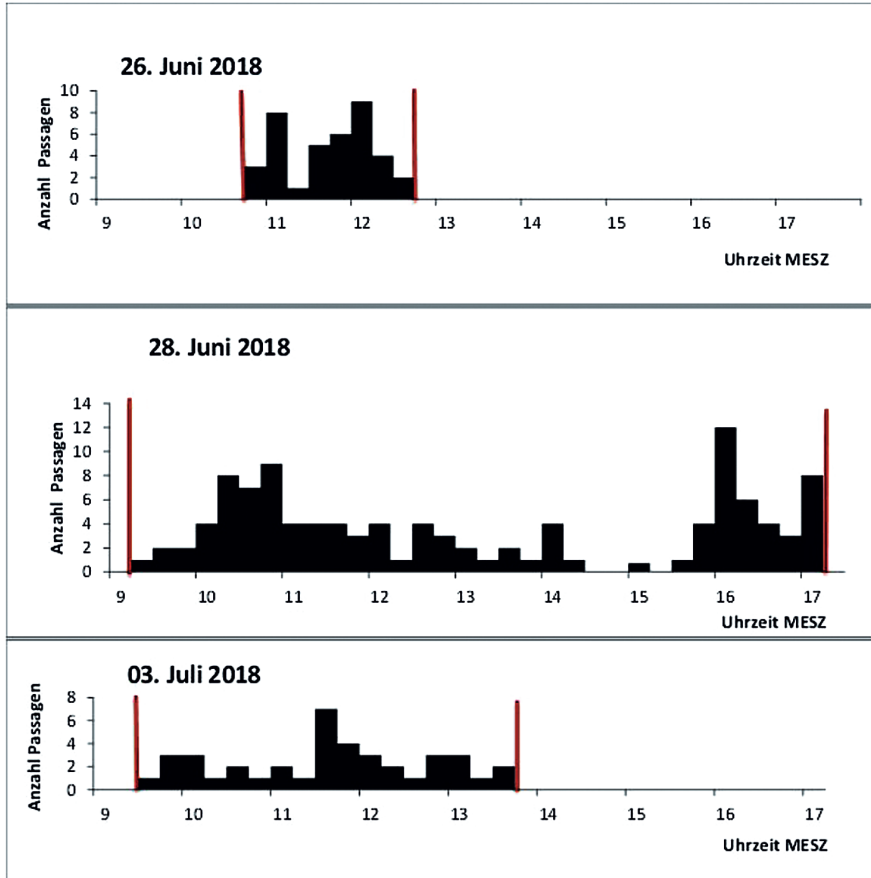


Abbildung 5: Die Anzahlen der Vorbeiflüge aller ♂♂ von *Cordulegaster bidentata* im Verlauf der drei Hauptzähltage an der Reichen Quelle. Zeichenerklärung: | Beginn und Ende der Untersuchungszeit. – **Figure 5.** Numbers of passing flights of the males of *Cordulegaster bidentata* along the forest stream Reiche Quelle during the three main counting days. Signs and symbols: | beginn and end of counting period.

Die Markierung von Imagines der *C. boltonii* gelang nicht. Die Tiere patrouillierten nicht, sondern saßen auf niedrigen Warten oder flogen regellos umher. Sie waren bei der generell sehr heißen Witterung an ihrem Sonnenplatz extrem flüchtig.

In der Folge zählte BD an fünf sonnigen Tagen die markierten und unmarkierten ♂♂, die an der o.g. Markier- und Zählstelle vorbeiflogen. Alle Passagen wurden separat notiert, auch dann, wenn es sich erkennbar um ein- und dasselbe Individuum handelte, das in Sichtweite gewendet hatte und über dem Bach zurückflog. Dabei wurden jeweils die Uhrzeiten und die Flugrichtungen bachaufwärts oder bachabwärts notiert (Letzteres jedoch nicht am Zähltag des 26. Juni). Die markierten ♂♂ wurden individuell identifiziert, um ihr individuelles Verhalten festzustellen. ♂♂, die sich abseits der Zählstelle zeigten, wurden nicht mitgezählt, doch ihr Verhalten beobachtet und notiert.

Die Zähltag und jeweiligen Zählzeiten an der Reichen Quelle sind der Tabelle 3 zu entnehmen. Da am 16. Juli insgesamt nur noch ein ♀ bei der Eiablage und zwei ♂♂ beobachtet wurden, wurden die Untersuchungen an diesem Tag beendet.

Die Überschlagsrechnung auf die Populationsgröße der Imagines an der Reichen Quelle erfolgte aus den Gesamtzahlen der markierten und unmarkierten Männchen, die an der Zählstelle patrouillierten, gemäß der Fang-Wiederfang-Methode (PETERSEN 1896; SOUTHWOOD 1978). Man geht dabei davon aus, dass das Verhältnis der Anzahl der Individuen in einer lokalen Gesamtpopulation (N) zur Anzahl der insgesamt markierten Individuen (M) genauso groß ist wie das Verhältnis der Anzahl aller Individuen in einer Stichprobe (n) zur Anzahl der markierten Individuen in dieser Stichprobe (m). Da M , n und m bekannt sind, ergibt sich die Populationsgröße aus $N = n \times M / m$.

Die Suche nach markierten ♂♂ an den Nachbarbächen der Reichen Quelle nahm BD in den Zeiträumen vor, die in Tabelle 1 aufgeführt sind. Es herrschte dabei durchweg sonniges Wetter.

Ergebnisse

Verlauf der Markierung von Männchen der *Cordulegaster bidentata*

Am 25. Juni wurde die individuelle Farbmarkierung der patrouillierenden ♂♂ am südlichen Quellast der Reichen Quelle durchgeführt. Tabelle 2 gibt Auskunft über den Verlauf der Markierung.

Es wurden an diesem Tag 16 ♂♂ markiert. Am effizientesten war der Fang am späten Vormittag, als zehn ♂♂ (62 %) in nur 2:13 h markiert werden konnten. Dagegen konnten am Nachmittag in 5:00 h nur sechs ♂♂ markiert werden, und weitere sieben Vorbeiflüge von bereits markierten Tieren beobachtet werden, also insgesamt 13 Individuen.

Vier der 16 markierten ♂♂ (25 %) konnten am Markierungstag wiederbeobachtet werden; drei davon zweimal, eines nur einmal. Das ♂ G re wurde bei seinem zweiten Wiedererscheinen noch einmal mit dem Netz gefangen. Es gehörte

Tabelle 1: Zeiträume, in denen markierte ♂♂ von *Cordulegaster bidentata* an den Nachbarbächen der Reichen Quelle gesucht wurden. – **Table 1.** Days and day times when searches were carried out for marked males of *Cordulegaster bidentata* on neighbouring forest streams to that mainly investigated, Reiche Quelle, Taunus mountains, Germany.

| Ort | Datum 2019 | Zeitraum (MESZ) |
|--------------------------|------------|-----------------|
| Quellbach Hans-Lepfe-Weg | 10.07. | 10:05–11:05 |
| Hauptquelle Kalteborn | 10.07. | 11:25–12:25 |
| Obere Kalteborn-Quelle | 10.07. | 12:45–13:45 |
| Untere Kalteborn-Quelle | 10.07. | 13:55–14:55 |
| Untere Kalteborn-Quelle | 16.07. | 14:30–15:15 |

Tabelle 2: Verlauf der Farbmarkierung von ♂♂ von *Cordulegaster bidentata* an der Reichen Quelle und Zeiten der Wiederbeobachtungen markierter Individuen am Markierungstag. – **Table 2.** Times of individual colour markings and following re-observations of males of *Cordulegaster bidentata* on forest stream Reiche Quelle during the course of the day.

| Individuum mit Farbmarke | Uhrzeiten (MESZ) der | | Zeitdauer (h) bis zur ersten Wiederbeobachtung |
|-----------------------------|----------------------|-----------------------------|---|
| | Markierung | Wiederbeobachtungen | |
| G li | 09:42 | 14:40 16:05 | 4:58 |
| G re | 09:47 | 13:25 14:45 (Wiederfang) | 3:38 |
| G li/re | 09:49 | 16:00 | 6:11 |
| G 2 li | 10:14 | 16:10 16:15 | 5:54 |
| G 2 re | 10:36 | | |
| G 2 li/2 re | 11:05 | | |
| B li | 11:13 | | |
| B re | 11:25 | | |
| B li/re | 11:46 | | |
| B 2 li | 11:55 | | |
| B 2 re | 12:36 | | |
| B 2 li/2 re | 12:50 | | |
| R li | 14:20 | | |
| R re | 15:40 | | |
| R li/re | 16:25 | | |
| R 2 li | 17:10 | | |

an den folgenden Zähltagen zu den drei dominierenden ♂♂. Das am Markierungstag nur einmal wiederbeobachtete ♂ Gli/re erschien an den Zähltagen nicht mehr.

Die Zeit zwischen Markierung und erster Wiederbeobachtung betrug zwischen 3:38 h und 6:11 h. Wiederbeobachtet wurden an diesem Tag nur die vier ♂♂, die am Morgen in der ersten halben Stunde des Markierungseinsatzes markiert worden waren. Die später markierten Individuen erschienen an diesem Tage nicht mehr an der Markierungsstelle.

Zur Populationsgröße von *Cordulegaster bidentata* an der Reichen Quelle

Am Markierungstag erschienen zusätzlich zu den 16 farbmarkierten ♂♂ nach Abschluss der Arbeiten noch zwei weitere ♂♂ simultan an diesem Bachabschnitt. Außerdem legte dort ein ♀ Eier ab (10:10–10:15 h). An diesem Tag waren also mindestens 19 Imagines von *C. bidentata* anwesend.

Das deutliche Überwiegen unmarkierter Individuen gegenüber markierten Individuen an den folgenden fünf Zähltagen zeigt jedoch, dass die Population der ♂♂ von *C. bidentata* an der Reichen Quelle aus deutlich mehr als 20 Individuen bestanden haben muss. Die Überschlagsrechnung nach dem Prinzip der Fang-Wiederfang-Methode ergibt auf der Basis aller gezählten Passagen des Untersuchungszeitraums eine Gesamtzahl von 58 ♂♂. Auf der Basis des Zählergebnisses des 28. Juni 2019, dem einzigen vollständigen Zähltag und nur drei Tage nach dem Markierungstag gelegen, errechnet sich eine Gesamtzahl von 80 ♂♂. Da das Geschlechterverhältnis bei *C. bidentata* etwa 1:1 beträgt (TAMM 2018b), ergibt sich daraus für die Imagines an der Reichen Quelle im Untersuchungsjahr eine Populationsgröße von etwa 116 bzw. 160 Individuen (Näheres dazu siehe in Tab. 3, im folgenden Kapitel und in der Diskussion).

Direkte Beobachtungen von ♀♀ der *C. bidentata* an der Reichen Quelle waren jedoch spärlich: neben einem ♀ am Markierungstag, noch zwei weitere ♀♀ bei der Eiablage am 3. Juli um 12:12 h und am 16. Juli um 10:10 h.

Die allgemeinen Flugaktivitäten

An den fünf Zähltagen (ohne Markierungstag) wurden insgesamt 193 Passagen patrouillierender ♂♂ an der Zählstelle am südlichen Quellast der Reichen Quelle beobachtet.

Tabelle 3 führt die Anzahlen der Passagen der markierten und unmarkierten ♂♂ während der einzelnen Zähltage auf. 140 Passagen wurden von unmarkierten, 53 von markierten ♂♂ durchgeführt. Letztere absolvierten somit einen Anteil von 27 % aller Patrouillen an der Zählstelle.

Elf der 16 farbmarkierten ♂♂ (69 %) wurden nach dem Markierungstag an der Zählstelle wiederbeobachtet. Sie traten nur während der ersten drei Zähltage bis zum 3. Juli auf. Dabei fanden jeweils zwischen 11 und 22 Passagen markierter ♂♂ statt. Es erschienen bis zu acht markierte ♂♂ an einem Zähltag. An den beiden letzten Zähltagen wurden an der Zählstelle keine markierten ♂♂ mehr beobachtet, aber noch vier Passagen unmarkierter Individuen am 10. Juli und ein Eier

Tabelle 3: Anzahl der Passagen der ♂♂ von *Cordulegaster bidentata* an der Zählstelle der Reichen Quelle während der Zähltage (n), Anzahlen der Passagen der markierten und unmarkierten ♂♂ (m, u); Anteil der markierten ♂♂ an der Gesamtzahl der ♂♂ (%) und Anzahl der an den Passagen beteiligten markierten Individuen. – **Table 3.** Numbers of males of *Cordulegaster bidentata* passing the stream counting station at forest stream Reiche Quelle during the five counting days (n), numbers of marked and unmarked males passing this station (m, u); additionally given the proportion of marked males of the total amount of males (%) and number of marked individuals recorded.

| Datum 2019 | Zeitraum (MESZ) | n | m | u | % m von n | Beteiligte markierte Indiv. |
|---------------|--------------------|-----|----|-----|--------------|--------------------------------|
| 26.06. | 10:40–12:40 | 39 | 11 | 28 | 28 | 8 |
| 28.06. | 09:15–17:15 | 110 | 22 | 88 | 20 | 7 |
| 03.07. | 09:40–13:50 | 40 | 20 | 20 | 50 | 8 |
| 10.07 | 15:35–16:35 | 4 | 0 | 4 | 0 | 0 |
| 16.07 | 09:45–12:45 | 0 | 0 | 0 | 0 | – |
| total | | 193 | 53 | 140 | 27 | 11 |

legendes ♀ am 16. Juli. Tabelle 4 führt die Anzahlen der Passagen der einzelnen markierten ♂♂ während der betreffenden Zähltag auf.

Der Tagesverlauf der Flugaktivitäten während der ersten drei Zähltag, an denen die meisten Patrouillen beobachtet wurden, wird in Abbildung 5 dargestellt. Die einzige, gantztägige Erfassung der Patrouillenflüge fand am 28. Juni statt, einem heißen Sommertag. Wie Abbildung 5 zeigt, verlief der Flugbetrieb der ♂♂ an diesem Tage deutlich zweigipflig mit Aktivitätsmaxima am späten Vormittag und am späten Nachmittag. In der heißesten Zeit zwischen 14:30 h und 15:45 h kam dagegen der Flugbetrieb über dem Bach weitgehend zum Erliegen. Die Zählzeiträume an den beiden anderen relevanten Zähltag waren zu kurz, um ein Aktivitätsmuster erkennen zu lassen.

Von den 154 Passagen, die an den Zähltag des 28. Juni, 3. und 10. Juli notiert wurden, führten 88 bachaufwärts (57 %).

Ein Auftreten markierter ♂♂ an den vier untersuchten Quellabschnitten der Nachbarbäche der Reichen Quelle konnte bei der Kontrolle am 10. Juli nicht beobachtet werden, obgleich an diesem Tag an allen diesen Bächen ♂♂ in Anzahl patrouillierten (insgesamt 24 Passagen am Beobachter vorbei) und ein ♀ an der oberen Kalteborn-Quelle Eier ablegte.

Die individuellen Flugaktivitäten

Beim individuellen Flugverhalten fällt zunächst auf, dass 60 % der Passagen von nur drei aktiven ♂♂ durchgeführt wurden (Tab. 4). Von diesen trat das ♂ G 2 li/2 re an allen drei Hauptzähltag am häufigsten auf. (In der Folge werden die häufiger auftretenden Männchen auch als „dominierend“ bezeichnet.)

Tabelle 4: Anzahl der Passagen der markierten Männchen von *Cordulegaster bidentata*, die an der Zählstelle an der Reichen Quelle beobachtet wurden, insgesamt sowie getrennt nach den verschiedenen Zähltagen. – **Table 4.** Numbers of flights of marked males of *Cordulegaster bidentata* passing the stream counting station at forest stream Reiche Quelle during the counting days both in total and separated according to the different counting days. – Abkürzungen zu den farbmarkierten Männchen, abbreviations on colour signed males: **G** gelb markiert, signed yellow; **B** blau, blue; **R** rot, red.

| Individuell markierte ♂♂ | Anzahl der Passagen der markierten ♂♂ | | | |
|--------------------------|---------------------------------------|--------|--------|--------|
| | total | 26.06. | 28.06. | 03.07. |
| G 2 li/2 re | 16 | 2 | 7 | 7 |
| B 2 re | 9 | 1 | 5 | 3 |
| G re | 7 | 1 | 3 | 3 |
| G 2 re | 5 | 1 | 3 | 1 |
| G li | 4 | 1 | 1 | 2 |
| B re | 4 | 2 | 2 | |
| B 2 li | 3 | 2 | 1 | |
| G 2 li | 2 | | | 2 |
| B li | 1 | | | 1 |
| B li/re | 1 | | | 1 |
| R 2 li | 1 | 1 | | |
| Σ | 53 | 11 | 22 | 20 |

Vier weitere ♂♂ patrouillierten zwar mehrfach, aber nur wenige Male pro Tag. Schließlich patrouillierten drei ♂♂ nach dem Markierungstag nur noch je einmal vorbei.

Ein tageszeitliches Aktivitätsmuster deutet sich nur bei den drei dominierenden ♂♂ an. Bei den anderen ♂♂ lagen zu wenige Flüge vor, um ein solches Muster erkennen zu lassen. Allen dominierenden ♂♂ war gemeinsam, dass sie zumeist mehrere Patrouillenflüge in kurzer Folge durchführten, dazwischen aber ausgiebige, z.T. mehrstündige Pausen einlegten.

Für das ♂ G 2li/2re wurden am Vormittag elf Passagen gegenüber fünf Passagen am Spätnachmittag notiert. In der Mittagszeit und am frühen Nachmittag führte dieses ♂ keine Patrouillen durch. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Vormittagsaktivitäten der Tiere wegen der längeren Zählzeiten an den Vormittagen überbetont zum Ausdruck kommen. Das ♂ B 2re erschien vormittags nur dreimal über dem Bach, patrouillierte dagegen mittags und am frühen Nachmittag sechsmal. Am 28. Juni (11:25–12:20 h) absolvierte es fünf Passagen als einziges ♂ am Bach. Das ♂ G re war während der Zähltage ein reiner Vormittagsflieger mit sechs Patrouillen. Es erschien aber am Markierungstag nach seiner Markierung (wieder am Vormittag) noch zweimal am Nachmittag.

Darüber hinaus fiel auf, dass die markierten ♂♂ mehrfach in den „Gruppen“ über dem Bach erschienen, in denen sie nacheinander markiert worden waren: So flogen am Vormittag des 3. Juli zwischen 10:17 h und 12:00 h fünf der sechs gelb markierten Individuen – und nur diese – insgesamt 15 Patrouillen. Am Nachmittag des 28. Juni flogen ebenfalls nur zwei gelb markierte Individuen: G 2 li/2 re (7 Patrouillen) und G li (1 Patrouille). Am Nachmittag des 3. Juli flogen zwischen 13:12 h und 13:46 h ausschließlich die drei blau markierten Individuen B 2 re (3 Patrouillen), B li/re und B li (je 1 Patrouille).

Schließlich fiel auf, dass von den vier rot markierten Individuen nach dem Markierungstag nur eines am Bach wiederbeobachtet wurde, und das in Form einer einzigen Patrouille. Dagegen erschienen jeweils fünf der sechs gelb und blau markierten Individuen.

Sonstige Beobachtungen an *Cordulegaster bidentata*

Neben den Patrouillen der ♂♂ und den Eiablagen der ♀♀ wurden die Imagines von *C. bidentata* an der Reichen Quelle auch im Umfeld des Baches beobachtet, wo sie im lichten Hochwald jagten oder sich auf Hochstauden oder Totästen sonnten. Vor allem aber konzentrierten sich die Tiere an einem großen Asthaufen, der direkt auf dem Quellaustritt des südlichen Astes der Reichen Quelle und nur 10 m oberhalb der Zählstelle abgelagert worden war (Abb. 3). Bis zu vier Individuen waren dort gleichzeitig zu sehen. Sie sonnten sich dort bevorzugt und oft für längere Zeit. In der heißen Mittagszeit suchten sie oft das schattige Innere des Asthaufens auf. Darüber wurde auch ausgiebig hin- und hergeflogen und gejagt.

Am 28. Juni beobachtete BD, wie ein ♂ ein Insekt von einem braunen Blatt im Asthaufen abzupfte.

Die Begegnungen am Asthaufen verliefen zumeist friedlich. Auch viele Begegnungen der ♂♂ über der Patrouillenstrecke des Baches blieben friedlich. Dennoch kam es dort oft zu Luftkämpfen. Sie reichten vom flüchtigen Gegeneinanderfliegen (Abb. 6). über ein mehrere Sekunden langes Gerangel bis hin zu heftigen Kämpfen, die bis zu einer halben Minute dauern konnten und bei denen gekrallt, geklammert und gebissen wurde.

Cordulegaster boltonii im Untersuchungsgebiet

Schon in den Jahren 2017 und 2018 hatte BD wiederholt einzelne ♂♂ von *C. boltonii* an der Reichen Quelle und an der unteren Kalteborn-Quelle beobachtet, inmitten der dortigen Patrouillenstrecken von *C. bidentata*. Diese ♂♂ von *C. boltonii* patrouillierten nicht, sondern hielten sich bevorzugt auf besonnten Sitzwarten neben dem Bach auf (zumeist auf kurz aufragenden Totästen). Von dort unternahmten sie kurze Flüge zur Jagd oder regelmäßig auch zum Angriff auf vorbeifliegende ♂♂ von *C. bidentata* (Abb. 7). Bei den Angriffen gelang es den ♂♂ von *C. boltonii*, mit nur einer Ausnahme, die ♂♂ von *C. bidentata* zu verjagen.

Auch im Untersuchungsjahr 2019 trat wieder ein ♂ von *C. boltonii* in demselben Bachabschnitt auf, und zwar am 25., 26. und 28. Juni und am 3. Juli. Nie wurde mehr als ein Individuum beobachtet. Aber es ist möglich, dass verschiedene Individuen beteiligt waren, weil in Folge von vier erfolglosen Netzfangversuchen keine Markierung gelang.

Auch in diesen Fällen patrouillierte das ♂ der *C. boltonii* nicht und hielt sich zumeist an einer sonnigen Stelle neben der Patrouillenstrecke der ♂♂ von *C. bidentata* auf, die auch schon in den Vorjahren bevorzugt besetzt worden war (Abb. 4). Dieser Sonnenplatz wurde erst verlassen, wenn er in den Schatten geriet. Dann wechselte diese Libelle hinüber zum Asthaufen über dem Quellaustritt (Abb. 3). Von diesen Warten aus jagte sie umher und attackierte die passierenden ♂♂ der *C. bidentata*. Am Asthaufen griff sie alle Libellen ihrer direkten Umgebung an und verscheuchte sie. Das waren dort neben *C. bidentata* in zwei Fällen auch Imagines der *Calopteryx virgo*, die sich auf dem Asthaufen sonnten.



Abbildung 6: Luftkampf zwischen zwei ♂♂ von *Cordulegaster bidentata*. Das beteiligte ♂ B 2re war eines der drei markierten ♂♂, die an der Reichen Quelle am häufigsten auftraten (03.07.2019). – **Figure 6.** Air fight between two males of *Cordulegaster bidentata*. The marked one named B 2re was one of three marked males which dominated on the forest stream Reiche Quelle (03-vii-2019). Photo: BD

Diskussion

Erkenntnisse und offene Fragen aus der Markierung der Imagines

An gut beflogenen Patrouillenstrecken der ♂♂ von *C. bidentata* wurden bei den bisherigen Markierungsuntersuchungen recht einheitlich 13 bis 18 ♂♂ pro Tag gefangen und markiert (FRÄNZEL 1985; TAMM 2018a; MASIUS 2019).

Auf die Markierungen reagieren die Individuen offenbar unterschiedlich. Am Tiefen Graben im Kaufunger Wald lag die kürzeste Zeit zwischen Markierung und erster Wiederbeobachtung im Jahr 2016 bei 0,5 h, und auch die Zeitabstände für die übrigen Individuen waren nur wenig länger. Im Jahr 2017 dauerte es jedoch am Tiefen Graben 3:40 h bis zur ersten Wiederbeobachtung (TAMM 2018a). Der



Abbildung 7: Aggressiver Luftkampf zwischen je einem ♂ von *Cordulegaster bidentata* und *C. boltonii* an der Reichen Quelle; das *bidentata*-♂ im Hintergrund ist an dem großen schwarzen Querbalken auf der Stirn erkennbar (03.07.2018). – **Figure 7.** Serious air fight between male *Cordulegaster bidentata* and *C. boltonii* at the forest stream Reiche Quelle; male *bidentata* in the background can be recognized by its large black bar on frons (03-vii-2018). Photo: BD

zweite Wert ist quasi identisch mit demjenigen der frühesten Wiederbeobachtung an der Reichen Quelle (3:38 h). Auch die längsten Zeitabstände zwischen Markierung und Wiederbeobachtungen lagen an beiden Bächen eng beieinander: 6:11 h und 6:40 h.

Auch in einem anderen relevanten Punkt sind die Ergebnisse von beiden Bächen fast deckungsgleich: Ein erheblicher Teil der markierten ♂♂ erschien an den Markierungstagen nicht mehr auf der Patrouillenstrecke, wohl aber an späteren Zähltagen. Am Tiefen Graben waren das neun von 17 ♂♂, an der Reichen Quelle acht von 16 ♂♂ (53 bzw. 50 %).

Andererseits erschien das ♂ G li/re nach seiner Markierung an der Reichen Quelle nur noch einmal am Markierungstag und an den späteren Zähltagen nicht mehr. Das ♂ G re wurde bei seinem zweiten Wiedererscheinen nach seiner Markierung an der Reichen Quelle versehentlich noch einmal mit dem Netz gefangen. Es gehörte dann an den Zähltagen zu den drei besonders aktiven ♂♂.

Diese Befunde und das teilweise deutlich reduzierte Flugaufkommen nach den Markierungen über den größten Teil des Tages hinweg zeigen, dass nicht alle ♂♂ der *C. bidentata* die Fang- und Markierungsprozedur gleichermaßen gut tolerierten. Außerdem scheint die Störbarkeit in manchen Fangserien – bei Methoden-gleichheit – allgemein groß zu sein, in anderen Serien dagegen gering. Über die Gründe kann man derzeit nur spekulieren.

Besonders auffällig ist, dass bei allen bisherigen Markierungsuntersuchungen an *C. bidentata* (und auch an *C. boltonii*) rund die Hälfte der Imagines nach ihrer Markierung gänzlich verschwand (FRÄNZEL 1985; TAMM 2018a; MASIUS 2019; A. Pix, briefl. Mitteilung). Das war auch an der Reichen Quelle wieder in etwa der Fall (31 % „Ausfall“). Wohin diese ♂♂ verschwinden, lässt sich bisher nicht sagen. Es kommen drei Möglichkeiten in Betracht, die alle drei gemeinsam zusammenwirken könnten:

- Besonders empfindliche Individuen bleiben wegen der Störung durch die Markierung der Patrouillenstrecke fern (s.o.).
- Ein Teil der Männchen patrouilliert selten und nicht alltäglich an der untersuchten Patrouillenstrecke, ggf. auch ohne gestört worden zu sein. An der Reichen Quelle wurden vier solche seltenen Flieger festgestellt, am Tiefen Graben zwei. Dabei ist es leicht möglich, dass seltene Flieger an den Zähltagen zufällig nicht erscheinen. Das ♂ G li/re war offenbar ein solches Tier. Es war durch die Markierung nicht gestört worden, denn es erschien am Markierungstag noch einmal. Aber an den Zähltagen trat es nicht mehr auf.
- Ein Teil der Männchen wandert großräumig in andere Bachsysteme ab. Hierfür gibt es zu *C. bidentata* nur einen Beleg von A. Pix (pers. Mitt.), der ein individuell erkennbares ♂ an zwei Quellen im Reinhardswald fand, die 1.200 m voneinander entfernt lagen. Zu *C. boltonii* liegen weitere Nachweise für weiträumige Ortswechsel der ♂♂ von SCHWEIGHOFER (2008), LAISTER (2012) und anderen vor. Diese Beobachtungen zeigen, dass es bei *Cordulegaster*-Arten solche Abwanderungen gibt. Über ihr Ausmaß bei *C. bidentata* kann bisher nur spekuliert werden (LEIPELT 1999).

Auffällig war auch, dass die markierten ♂♂ mehrfach in den „Gruppen“ am Bach patrouillierten, in denen sie nacheinander markiert worden waren. Dies könnte daran gelegen haben, dass bestimmte Männchen einfach ähnliche Aktivitätsmuster hatten. Sie waren ja auch bei der Markierung kurz hintereinander unterwegs und wären sonst nicht nacheinander in gleicher Farbe markiert worden. Sogar Fluggemeinschaften („Seilschaften“) wären möglich, doch die Datenmenge dieser Untersuchung ist zu gering, um solches nachweisen zu können. Am Tiefen Graben im Kaufunger Wald gab es immerhin zwei sehr aktive Männchen, die oft zur gleichen Zeit patrouillierten oder ruhten.

Schließlich war sowohl an der Reichen Quelle als auch am Tiefen Graben zu beobachten, dass die rot markierten ♂♂ auffällig seltener wiedererschieden bzw. spärlicher an den Patrouillen teilnahmen als die gelb und blau markierten. Da der Markierungslack in allen Fällen von gleicher chemischer Beschaffenheit war und toxische Ursachen somit auszuschließen sind, könnten rot markierte Individuen in ihrem Lebensraum andere Nachteile erleiden. Insektenfressende Vögel dürften im Wald kaum in Frage kommen. Wohl aber wäre ein stärkeres Angegriffen-werden durch andere ♂♂ von *C. bidentata* und *C. boltonii* (s.u.) möglich.

Zur Populationsgröße

Cordulegaster bidentata ist in Mitteleuropa an Quellrinnale im bewaldeten Bergland gebunden (FRÄNZEL 1985; BUCHWALD 1988; DOMBROWSKI 1989; MÜLLER 2000; STERNBERG et al. 2000; FROBEL & SCHLUMPRECHT 2015; TAMM 2017a). Ihre Larven wurden in diesen kleinräumigen Habitaten dennoch oft in größerer Anzahl gefunden (GOLEMBOWSKI 1988; DOMBROWSKI 1989; SALOWSKY 1989; RÖHN 1992; LANG 2000; HEITZ 2006). Imagines fand man aber in der Regel mit nur wenigen Individuen und vermutete gemeinhin, dass die lokalen Populationen dieser Libelle im Allgemeinen sehr klein wären (LENK 1997; LEIPELT 1999; STERNBERG et al. 2000; TAMM 2015; WILDERMUTH & MARTENS 2019).

Allerdings wurde bei diesen Untersuchungen nicht mit individuell erkennbaren Imagines gearbeitet, so dass eine sichere Bestimmung der Anzahl anwesender Imagines nicht möglich war. Man schloss auf kleine Populationen, weil man normalerweise an einem Bach selten mehr als vier bis fünf Imagines gleichzeitig sehen kann. Die größte simultane Anzahl wurde bisher mit acht ♂♂ und einem ♀ an einem Quellbach im Nationalpark Kellerwald beobachtet (TAMM 2011).

Dort allerdings, wo man mit individueller Erkennung und/oder mit Exuvien-Aufsammlungen arbeitete, fand man beachtliche Populationsgrößen. Dies ist insofern von Bedeutung, als man bisher verbreitet davon ausging, dass *C. bidentata* zumeist nur kleine, lokale Populationen bildet (LEIPELT 1999; STERNBERG et al. 2000; TAMM 2012, 2015; WILDERMUTH & MARTENS 2019).

FRÄNZEL (1985) konnte am Ohbach im Siebengebirge in sechs Wochen 98 Imagines markieren. MASIUS (2019) markierte im Hunsrück an einem Tag 18 patrouillierende ♂♂ und errechnete aus dem Verhältnis zwischen allen danach gezählten ♂♂ und den gezählten markierten ♂♂ eine Populationsgröße von 62 ♂♂. TAMM (2018a, 2018b) markierte an einem Quellbach im Kaufunger Wald an

einem Tag 17 patrouillierende ♂♂, sah weitere zwei ♂♂ und ein ♀ und fand dort in einer Saison 40 Exuvien. Die Hochrechnung aus dem Verhältnis der Gesamtzahl der gezählten Patrouillen und derjenigen der markierten ♂♂ ergab dort 56 ♂♂. Andreas Pix (briefl. Mitteilung) konnte an einem Bach im Reinhardswald in den Jahren 2006 und 2009 jeweils 26 ♂♂ fotografieren und an Hand der Flügeladierung individuell unterscheiden.

Bei der hier vorgestellten Untersuchung an der Reichen Quelle lag die Populationsgröße der Imagines ebenfalls in derselben Größenordnung wie bei o.g. Studien mit individuell erkennbaren Imagines. Das ist insofern besonders bemerkenswert, als diese Population an einem winzigen Rinnsal lebt (vgl. Abb. 3).

Am Markierungstag wurden dort 16 Imagines markiert und drei weitere sicher identifiziert. Nach der Fang-Markierung-Wiederbeobachtungsmethode wurde eine Gesamtzahl von mindestens 58 ♂♂ errechnet, also fast derselbe Wert wie im Kaufunger Wald.

Allerdings ist anzunehmen, dass die Berechnungen der Populationsgröße nach dem Prinzip „Fang-Markierung-Wiederbeobachtung“ bei *C. bidentata* lediglich grobe Überschlagswerte liefern oder nach FRÄNZEL (1985) »nur einen orientierenden Charakter haben«. Die wichtigsten Voraussetzungen für die Anwendbarkeit der Rechenmethode sind eine ausreichend große Stichprobe, eine weitgehende Gleichverteilung sowie gleichartige Beobachtbarkeit bzw. Fangbarkeit der Individuen im Untersuchungsgebiet. Außerdem muss die Population in sich geschlossen sein. Die Überlebenswahrscheinlichkeit der Tiere muss den Untersuchungszeitraum überdauern und für alle Individuen etwa gleich sein. Die Markierung und ggf. der Wiederfang dürfen keinen Einfluss auf die Überlebenswahrscheinlichkeit und das Bewegungsmuster der Individuen haben (SOUTHWOOD 1978; FRÄNZEL 1985). Eine individuelle Markierung ist bei dieser Methode nicht nötig. Wichtig ist nur, dass die Zählung der markierten und unmarkierten Individuen auf dieselbe Art geschieht. Sind markierte und unmarkierte Tiere im Gelände frei unterscheidbar, dann müssen sie keineswegs wiedergefangen werden. Sie müssen nur auf gleiche Weise beobachtet und gezählt werden.

Die Anwendung dieser Methode auf ♂♂ von *C. bidentata*, die über einem Quellbach patrouillieren, erfüllt in manchen Punkten die Grundbedingungen. Die beobachteten Individuen verhielten sich nicht territorial und nutzten allesamt die Patrouillenstrecke eines Baches. Sie waren also in etwa gleichverteilt, wenn auch linear entlang des Baches. Der Großteil der Population dürfte daher an einer festen Markierungs- und Zählstelle vorbeipatrouilliert sein und konnte dort – nur dort – gezählt werden. Außerdem waren die Tiere unter regulären Witterungsbedingungen ausreichend langlebig, um den Untersuchungszeitraum zu überleben. Das Fangen und Markieren störte zwar manche Individuen spürbar, doch schien dieser Effekt nach wenigen Tagen nur noch gering zu sein und damit sein Einfluss auf eine unterschiedliche Beobachtungswahrscheinlichkeit bei markierten und unmarkierten Tieren (siehe Kap. Methoden). Die Markierungen waren im Flug gut erkennbar (Abb. 6), so dass die Libellen an den Zähltagen nicht wieder-

gefangen werden mussten, sondern im freien, ungestörten Flug gezählt werden konnten.

Doch hat sich – auch bei unserer Untersuchung – gezeigt, dass die untersuchte Population von *C. bidentata* in anderen Punkten die Grundvoraussetzungen für die Anwendbarkeit der Fang–Wiederfang-Methode nicht erfüllte. Zwar dürften verschiedene Unwägbarkeiten im individuellen Verhalten bei den markierten und unmarkierten Individuen in gleicher Relation auftreten und sich ausgleichen. Doch schon das unregelmäßige, fast schubartige Erscheinen oder Nichterscheinen der ♂♂ am Bach bringt starke Schwankungen in das Verhältnis zwischen markierten und unmarkierten Individuen und setzt die Berechnungen der Populationsgrößen stark dem Zufall aus. An der Reichen Quelle gab es Zähltag, an denen die Markierten genauso oft erschienen wie die Unmarkierten (03.07.2019), aber auch solche, an denen über viele Stunden nur Unmarkierte patrouillierten.

Vor allem aber bleibt immer unbekannt, wie viele der zahlreichen Individuen, die nach der Markierung generell nicht mehr auftreten, im Untersuchungsraum noch latent vorhanden oder abgewandert sind. Sind aber markierte Individuen abgewandert, dann ändert sich der Anteil der markierten Individuen und damit die Größe M , ohne dass der Betrag dieser Änderung bekannt wäre. Es wird mit dem ursprünglichen Wert des Markierungstages gerechnet, was ein falsches Ergebnis liefert. Das gilt auch dann, wenn in gleichem Maße Individuen zugewandert wie abgewandert sind. Denn die Zuwanderer dürften fast immer unmarkiert sein.

Die ♂♂ von *C. bidentata* bildeten also keine ausreichend geschlossenen Populationen. Somit konnten die Berechnungen aus den Fang–Wiederfang-Studien nur zu groben Schätzungen der Populationsgrößen kommen. Das dürfte allgemein übertragbar sein, denn es beruht auf artspezifischem Verhalten. An der Reichen Quelle, wo die markierten ♂♂ nur 27 % aller gezählten ♂♂ ausmachten, darf man aber zumindest davon ausgehen, dass weitaus mehr ♂♂ am Bach waren als die 16 markierten.

Zur genaueren Quantifizierung der lokalen Populationen der Imagines ist daher die Exuvien-Suche unverzichtbar. Jedoch lassen diese Abschätzungen zusammen mit den Exuvien-Befunden erkennen, dass wir die Populationsgrößen von *C. bidentata* an ihren Quellrinnsalen bisher weit unterschätzt haben.

Flugaktivitäten

Der Patrouillenbetrieb der ♂♂ von *C. bidentata* an der Reichen Quelle wurde am 28. Juni 2018 ganztags verfolgt und bestand aus 110 Passagen. Dabei zeigt sich ein zweigipfliges Aktivitätsmuster mit ausgeprägten Flugzeiten am späten Vormittag und am späten Nachmittag bis Abend. Dazwischen ist ein deutlicher Rückgang der Flüge am frühen Nachmittag erkennbar, der bis hin zum völligen Ruhen des Flugbetriebs reichte.

Am Tiefen Graben im Kaufunger Wald ließen sich ebenfalls ausgeprägte Aktivitätsphasen am Vormittag und Spätnachmittag erkennen (TAMM 2018a). Aller-

dings war dort das Nachmittagsmaximum deutlich stärker als das Vormittagsmaximum. Dagegen fiel die Mittagsruhe weniger deutlich aus.

Auch BLANKE (1984) und FRÄNZEL (1985) fanden ein stärkeres Nachmittagsmaximum.

STERNBERG et al. (2000) berichtet zwar von einem zweigipfligen Aktivitätsverlauf mit reduzierter Mittagsaktivität, doch fiel in seinem Untersuchungsgebiet das Vormittagsmaximum stärker aus als das Spätnachmittagsmaximum. DOMBROWSKI (1989) und STEPHAN (1998) beobachteten hingegen den stärksten Flugbetrieb um die Mittagszeit.

Diese Unterschiede in den Flugaktivitäten der ♂♂ dürften in starkem Maße mit der kleinklimatischen Situation zusammenhängen, bei welcher der Tagesgang der Sonne und das Abströmen von Kaltluftstaus in der jeweiligen Geländesituation eine entscheidende Rolle spielen. Auch die aktuelle Witterung dürfte bestimmend sein. So ist es sehr wahrscheinlich, dass die ausgeprägte Mittagsruhe an der Reichen Quelle auf die große Nachmittagshitze des Beobachtungstages zurückzuführen ist. Bei großer Hitze suchen die Imagines von *C. bidentata* häufig Schattenplätze auf (TAMM 2016). Dagegen waren die Beobachtungstage am Tiefen Graben weniger heiß, und die Mittagsruhe war weniger ausgeprägt.

Die beobachteten 193 Patrouillenflüge an der Reichen Quelle führten zu 57 % bachaufwärts. Am Tiefen Graben waren es bei 246 Flügen 69 %. Diese Befunde bestätigen, dass die ♂♂ von *C. bidentata* einen Teil der Talflüge seitlich des Baches führen und nicht als Rückpatrouillen über dem Bach, was ja auch häufig zu beobachten ist (MÜLLER 2000; STERNBERG et al. 2000; WILDERMUTH & MARTENS 2019). Bachaufwärts werden solche bachabseitigen Flüge adulter ♂♂ dagegen kaum beobachtet.

Wie schon am Tiefen Graben, so zeigte sich an der Reichen Quelle anhand der individuell markierten ♂♂, dass diese sehr unterschiedlich oft am Patrouillenbetrieb teilnahmen. An beiden Bächen führten jeweils drei häufig auftretende ♂♂ rund zwei Drittel aller beobachteten Patrouillen der markierten ♂♂ durch (60 % Reiche Quelle, 66 % Tiefer Graben). Ihnen folgte ein breiteres Mittelfeld aus weniger aktiven Fliegern und schließlich eine Gruppe seltener Flieger, die nur ganz vereinzelt und an manchen Tagen gar nicht patrouillierten.

Die flugaktivsten ♂♂ erlaubten einen Einblick in ihre individuellen Tagesaktivitäten. An der Reichen Quelle eigneten sich dazu die drei häufigsten Flieger, am Tiefen Graben die fünf häufigsten.

Es zeigte sich zunächst, dass alle diese ♂♂ zwischen Flugphasen und Flugpausen wechselten. Das häufig auftretende ♂ G 2li/2re an der Reichen Quelle patrouillierte am Nachmittag des 28. Juni fünf Mal zwischen 16:23 h und 16:51 h, also innerhalb von 28 min. Am Vormittag des 3. Juli patrouillierte es sieben Mal innerhalb von 103 min (zwischen 10:17 h und 12:00 h). Andererseits legte es am 28. Juni eine Flugpause von 6:47 h ein (zwischen 9:36 h und 16:23 h). Ähnliche Aktivitätsschübe und Ruhepausen waren bei allen markierten Männchen an der Reichen Quelle wie auch am Tiefen Graben zu beobachten.

Auch die Unterschiede im individuellen Aktivitätsmuster erwiesen sich an beiden Bächen gleichartig. Hier wie dort gab es typische Vormittags- und Nachmittagsflieger mit ausgeprägter Mittagspause, wozu immer auch die dominierenden ♂♂ gehörten. Und an beiden Bächen gab es ♂♂, die antizyklisch flogen, also vorwiegend um die Mittagszeit, wenn die dominierenden ♂♂ pausierten. Am Tiefen Graben, nicht aber an der Reichen Quelle wurde noch ein reiner Abendflieger beobachtet.

Schließlich fanden sich in beiden Untersuchungsgebieten keine markierten ♂♂ an den Nachbarbächen, obwohl die Abstände zum nächsten Bach jeweils nur wenige hundert Meter betragen. Dies deutet darauf hin, dass das Abwandern der ♂♂ von *C. bidentata* an andere Bäche allgemein in nur geringem Maße erfolgt. Auch KAISER (1982), OTT (1988) und LAISTER (2012) nehmen das für *C. boltonii* an, wobei Letzterer eine verstärkte Abwanderung bei geringer Habitateignung annimmt. Eine weitere Möglichkeit wäre, dass die ♂♂ von *C. bidentata* gewöhnlich über weite Entfernungen abwandern und daher mit den üblichen Methoden nicht erfasst werden.

Beobachtungen zum Nahrungserwerb und Aggressionsverhalten

Wie die meisten Großlibellen ernähren sich die Imagines der *C. bidentata* im Wesentlichen von Fluginsekten, die sie in der Luft erbeuten (STERNBERG et al. 2000; WILDERMUTH & MARTENS 2019). Dass sie jedoch auch aus dem Flug heraus Kleininsekten auflesen, die auf der Vegetation sitzen, konnte BD an einem Asthaufen über der Reichen Quelle beobachten. Offenbar lässt das Sehvermögen dieser Libellen das Erkennen sitzender Beute zu. Da den Autoren aus der Literatur nichts dergleichen bekannt ist, soll es hier erwähnt werden.

Ebenfalls von Interesse ist das Versammeln mehrerer Imagines am genannten Asthaufen über der Reichen Quelle, wo je nach Bedarf in der Sonne oder im Schatten geruht, aber auch gejagt wurde. Dabei dürfte die zu beobachtende erhöhte Insektenpräsenz im und um den Asthaufen ein attraktives Element gewesen sein. Es kam dort zu einer Art Schwarmbildung der ♂♂ von *C. bidentata*, von der auch CORBET (1962) berichtet. In diesen Versammlungen am Asthaufen, die sich überwiegend aus ♂♂ zusammensetzten, war kaum aggressives Verhalten zu beobachten. Auch FRÄNZEL (1985) berichtet, dass die Imagines der *C. bidentata* bei der Jagd weitgehend aggressionsfrei bleiben. Er beobachtete Aggressionsverhalten nur im Zusammenhang mit der Reproduktion im weiteren Sinn.

Das war auch an der Reichen Quelle so. Regelmäßige Kämpfe zwischen den patrouillierenden ♂♂ von *C. bidentata* gab es dort nur an der Patrouillenstrecke. Aber anders als bei FRÄNZEL blieb es in diesen Kämpfen keineswegs bei leichtem Gerangel. Mehrfach konnte BD heftige, anhaltende Ernstkämpfe beobachten. Möglicherweise steigt die Aggressionsbereitschaft mit der Temperatur, die im Untersuchungszeitraum sehr hoch war.

Zur Phänologie

Im Sommer 2017 endete die Flugzeit von *C. bidentata* im Kaufunger Wald mit der letzten Beobachtung am 7. August, unmittelbar nach mehrtägigen, unwetterartigen Starkregen (TAMM 2018a). Das war für diese Spezies sehr früh.

Im Sommer 2018 beobachtete BD an der Reichen Quelle die letzten Imagines am 17. Juli, fand aber schon am 27. Juli keine mehr. Es ist wahrscheinlich, dass die ungewöhnlich früh endende und stark verkürzte Flugzeit auf die extreme Hitze und Trockenheit des Sommers 2019 zurückzuführen ist. Die Lebensdauer poikilothermer Organismen verkürzt sich mit steigender Temperatur (REMMERT 1992).

Die Flugsaison 2019 hatte normal begonnen mit ersten Patrouillen der ♂♂ am 17. Juni. Bis zum 10. Juli hatte an den Untersuchungstagen ein reger Patrouillenbetrieb geherrscht. Dann setzte in der Region tagelanges, kühles Wetter mit Starkregen ein. Danach, am 16. Juli, wurde trotz guten Flugwetters nur noch ein Eier legendes ♀ an der Reichen Quelle und zwei Passagen unmarkierter ♂♂ an der unteren Kaltebornquelle beobachtet. Es ist anzunehmen, dass wiederum die massive, hochsommerliche Schlechtwetterperiode für dieses abermals extrem frühe Ende der Flugzeit ursächlich ist.

Diese frühzeitigen Beendigungen der Flugzeiten in drei aufeinanderfolgenden Jahren zeigen, wie stark die Imagines der *C. bidentata* von extremen Wetterverhältnissen betroffen werden können.

Das Auftreten von *Cordulegaster boltonii* in Habitaten von *C. bidentata*

Der längerfristige Aufenthalt von ♂♂ von *C. boltonii* direkt an den Patrouillensrecken der ♂♂ von *C. bidentata* an der Reichen Quelle und am unteren Kalteborn in den Sommern 2018 und 2019 ist bemerkenswert. Denn das gemeinsame Auftreten der Imagines beider Arten wird in Mitteleuropa im Allgemeinen nur selten beobachtet (GEIJSKES 1935; FRÄNZEL 1985; BUCHWALD 1988; STEPHAN 1998; PIX 2009). Dort, wo beide Arten als Imagines zusammen vorkommen, liegt in der Regel keine echte Syntopie der Imagines vor, sondern nur eine enge Nachbarschaft in verschiedenen engräumig verzahnten Habitaten (TAMM 2013; A. Pix, pers. Mitt.).

Daher werden vor allem die unterschiedlichen Habitatansprüche der Imagines beider Arten als Ursache für die ökologische Sonderung angesehen (BUCHWALD 1988). Dabei halten sich die reifen ♂♂ von *C. bidentata* in Mitteleuropa ausschließlich an den quellnahen Abschnitten abschüssiger, meist schattiger Waldbäche auf, während diejenigen von *C. boltonii* die darunter liegenden Bachabschnitte besiedeln, die kein starkes Gefälle haben müssen und oft außerhalb des Waldes liegen. Dabei benötigen ♂♂ von *C. boltonii* im Unterschied zu *C. bidentata* zwingend gut besonnte Bachpartien.

Diese Abhängigkeit von Sonnenplätzen zeigte sich auch an der Reichen Quelle und am Kalteborn. Dort waren die alten Laubwälder in der direkten Nachbarschaft teilweise sehr stark forstlich aufgelichtet worden und ließen im Tagesver-

lauf viel Sonne an den Bach. Die ♂♂ von *C. boltonii* hielten sich in der Tat fast nur in den besonnten Partien auf, auch in der Tageshitze, sowohl sitzend wie fliegend. Dagegen nutzten die ♂♂ von *C. bidentata* gleichermaßen die besonnten und unbesonnten Partien und suchten in der Mittagshitze verstärkt Schattenplätze auf.

Allerdings wurde auch beobachtet, dass Imagines der *C. boltonii* an obersten Quellbächen im Wald auftraten, wenn *C. bidentata* dort fehlte oder die Flugzeit früher beendet hatte (BUCHWALD 1988). FRÄNZEL (1985) stellte fest, dass *C. boltonii* nur dann in hoher Dichte an Bächen vorkam, wenn *C. bidentata* fehlte. Die gemeinsamen Vorkommen am Quellbach wiesen immer *C. bidentata* als dominierende Art auf, nie umgekehrt. Auch GEIJSKES (1935), ILLIES (1952) und TAMM (2013) stellten die Dominanz der ♂♂ von *C. bidentata* fest. Dieses wurde interpretiert als eine Folge der Kampfüberlegenheit der ♂♂ der *C. bidentata*.

Dem scheinen die Beobachtungen des Kampfgeschehens zwischen den beiden Arten im Untersuchungsgebiet zu widersprechen. Erstmals wurde dort beobachtet, dass die ♂♂ der *C. boltonii* fast alle Kämpfe gewannen und oft die ♂♂ der *C. bidentata* verscheuchten.

Allerdings ist hierbei zu berücksichtigen, dass zeitgleich immer nur ein einzelnes ♂ von *C. boltonii* zu sehen war. Zwar ist nicht auszuschließen, dass sich hinter den Einzelbeobachtungen mehrere Individuen verbargen, weil keine individuelle Markierung gelang. Aber auch die Tatsache, dass diese Tiere nicht regulär patrouillierten, deutet auf eine Isoliertheit von Artgenossen hin. Diese Libellen waren also anscheinend nicht Teil einer geschlossenen Population mit normalem Reproduktions- und Aggressionsverhalten, sondern versprengte Tiere, deren Stammpopulation im Umfeld nicht zu finden war. Diese isolierten ♂♂ waren demnach am normalen Reproduktionsverhalten gehindert.

Die ♂♂ von *C. boltonii* saßen zumeist am Bach und griffen von der Warte aus die regulär vorbeipatrouillierenden ♂♂ von *C. bidentata* an. Schon FRÄNZEL (1985) beobachtete, dass *Cordulegaster*-♂♂ immer nur im Zusammenhang mit dem Reproduktionsverhalten, also auch bei der Patrouille, gegeneinander aggressiv werden und dabei ausschließlich fliegende Individuen angreifen. Dabei werden ♂♂ der jeweils anderen Art wie Artgenossen behandelt. Hieraus wird verständlich, warum immer nur *C. boltonii* angriff und nicht umgekehrt auch *C. bidentata*.

Das erklärt allerdings noch nicht, warum im Untersuchungsgebiet fast immer nur die ♂♂ der *C. boltonii* gewannen und warum sie sogar *Calopteryx virgo* vertrieben.

Danksagung

Unser besonderer Dank gilt Frau Erika Dressler, die unsere gesamte Untersuchung im Gelände begleitete und bei den Zählungen der Imagines mitwirkte. Andreas Pix sei gedankt für die Bereitstellung von Vergleichsdaten aus dem Reinhardswald und Dr. Jürgen Ott für Literaturhinweise. Dem Land Hessen danken wir für die erforderliche Fanggenehmigung.

Literatur

- BLANKE D. (1984) Untersuchungen zur Lebensweise von *Cordulegaster bidentatus* Sélys, 1843. Diplomarbeit Univ. Göttingen
- BUCHWALD R. (1988) Die Gestreifte Quelljungfer *Cordulegaster bidentatus* (Odonata) in Südwestdeutschland. *Carolinea* 46: 49–64
- CORBET P.S. (1962) *A biology of dragonflies*. Witherby, London
- DOMBROWSKI A. (1989) Ökologische Untersuchungen an *Cordulegaster bidentatus* Sélys, 1843. Diplomarbeit Univ. Göttingen
- FRÄNZEL U. (1985) Öko-ethologische Untersuchungen an *Cordulegaster bidentatus* Sélys, 1843 (Insecta: Odonata) im Bonner Raum. Diplomarbeit Univ. Bonn
- FROBEL K. & H. SCHLUMPRECHT (2015) Untersuchungen zur Substrat- und Habitatwahl von *Cordulegaster bidentata* im Landkreis Nürnberger Land (Odonata: Cordulegastriidae). *Libellula* 34: 3–26
- GEIJSKES D. (1935) Faunistisch-ökologische Untersuchungen am Röserenbach bei Liestal im Basler Tafeljura. *Tijdschrift voor Entomologie* 78: 249–382
- GOLEMBOWSKI U. (1988) Quellbäche des Kottenforstes als Lebensraum gefährdeter Tierarten am Beispiel von *Cordulegaster bidentatus* Sélys. *Decheniana* 141: 204–208
- HEITZ S. (2006) Waldbauliche Maßnahmen zur Förderung der Larvallebensräume der Quelljungferarten (*Cordulegaster bidentata* und *C. boltonii*) am Bodanrück. *Mercuriale* 6: 2–8
- ILLIES J. (1952) Die Mölle. *Archiv für Hydrobiologie* 46: 424–612
- KAISER H. (1982) Do *Cordulegaster* males defend territories? A preliminary investigation of mating strategies in *Cordulegaster boltonii* (Donovan) (Anisoptera: Cordulegastriidae). *Odonatologica* 11: 139–152
- LAISTER G. (2012) Ortstreue und Gewässerwechsel von *Cordulegaster boltonii* (Odonata: Cordulegastriidae). *Libellula* 31: 113–130
- LANG C. (2000) Untersuchungen zu *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979, und *C. bidentata* Selys, 1843. Teil II: Larven. *Anax* 3: 23–27
- LEIPELT K. G. (1999) *Cordulegaster bidentata* Selys und *Cordulegaster boltonii* (Donovan) (Odonata: Cordulegastriidae) im nördlichen Harzvorland. *Braunschweiger naturkundliche Schriften* 5: 849–856
- LENK P. (1997) Die Gestreifte Quelljungfer (*Cordulegaster bidentatus* Sélys 1843) im Spessart. *Nachrichten naturwissenschaftliches Museum Aschaffenburg* 104: 35–38
- MASIUS P. (2019) Die Gestreifte Quelljungfer (*Cordulegaster bidentata* Selys, 1843) im nördlichen Hunsrück: Erste Ergebnisse unter besonderer Berücksichtigung der Erfassungsmethodik (Odonata, Cordulegastriidae). *Decheniana* 172: 142–157
- MÜLLER H. (2000) Untersuchungen zu *Cordulegaster heros* Theischinger, 1979, und *C. bidentata* Selys, 1843. Teil I: Imagines. *Anax* 3: 19–22
- OTT J. (1988) Markierungsexperimente an der Zweigestreiften Quelljungfer *Cordulegaster boltonii* Donovan, 1807 – ein Beitrag zum Artenschutz (Anisoptera: Cordulegastriidae). *Libellula* 7: 77–88
- PETERSEN, C.G.J. (1896) The yearly immigration of young plaice into the Limfjord from the German Sea. Report of the Danish Biological Station 6: 5–84
- PIX A. (2009) Die Cordulegastriiden im Reinhardswald. *Libellen in Hessen* 2: 47–51
- REMMERT H. (1992) Ökologie – ein Lehrbuch. 5. Aufl. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York

- RÖHN C. (1992) Beitrag zur Ökologie der beiden Quelljungferarten *Cordulegaster boltonii* (DONOVAN, 1807) und *C. bidentata* Selys 1843 unter besonderer Berücksichtigung syntoper Vorkommen (Odonata, Cordulegastridae). *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg* 147: 299–323
- SALOWSKY A.S. (1989) Untersuchungen zum Larvenbiotop von *Cordulegaster bidentata* in Waldbächen um Freiburg i. B. (Ein Beitrag zur Biologie von *Cordulegaster bidentatus*). Diplomarbeit, Institut Biologie I (Zoologie), Univ. Freiburg
- SCHWEIGHOFER W. (2008) Syntopes Vorkommen von *Cordulegaster boltonii* und *C. heros* an einem Bach im westlichen Niederösterreich (Odonata: Cordulegastridae). *Libellula* 27: 1–32
- SOUTHWOOD T.R.E. (1978) *Ecological Methods*. Chapman & Hall, London, New York
- STEPHAN U. (1998) Untersuchungen zur Habitatbindung der Quelljungferarten *Cordulegaster boltonii* (Donovan 1897) und *Cordulegaster bidentata* (Selys 1843) in Waldbächen des Mittleren Schwarzwaldes unter besonderer Berücksichtigung der Larvalökologie. Diplomarbeit Univ. Freiburg
- STERNBERG K., R. BUCHWALD & U. STEPHAN (2000) *Cordulegaster bidentata* (Sély, 1843). In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) *Die Libellen Baden-Württembergs*. Band 2: 173–190. Ulmer, Stuttgart
- TAMM J. (2011) Zur Verbreitung und Biologie der Quelljungfern *Cordulegaster bidentata* und *C. boltonii* im Nationalpark Kellerwald-Edersee. *Libellen in Hessen* 4: 39–47
- TAMM J. (2012) *Cordulegaster bidentata* in Hessen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Bindung an den geologischen Untergrund (Odonata: Cordulegastridae). *Libellula* 31: 131–154
- TAMM J. (2013) Notiz zur Syntopie-Frage bei den Imagines von *Cordulegaster bidentata* und *C. boltonii* im nord- und mittelhessischen Bergland. *Libellen in Hessen* 6: 44–50
- TAMM J. (2015) Zur Verbreitung und Ökologie von *Cordulegaster bidentata* in Nordhessen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Vorkommen auf Buntsandstein (Odonata: Cordulegastridae). *Libellula* 34: 27–58
- TAMM J. (2016) Die Gestreifte Quelljungfer *Cordulegaster bidentata* im Lahn-Dill-Bergland: ihre Verbreitung und Anmerkungen zu Ökologie und Verhalten (Odonata: Cordulegastridae). *Libellen in Hessen* 9: 55–74
- TAMM J. (2017a) Zur Beeinträchtigung und Gefährdung von *Cordulegaster bidentata* unter Berücksichtigung von Kartierungen der Imagines in einigen deutschen Mittelgebirgen (Odonata: Cordulegastridae). *Libellula* 36: 1–21
- TAMM J. (2017b) Zum Vorkommen der Gestreiften Quelljungfer *Cordulegaster bidentata* im östlichen Taunus. *Libellen in Hessen* 10: 57–67
- TAMM J. (2018a) Zur Populationsökologie und Ethologie von *Cordulegaster bidentata* an einem Bach im Kaufunger Wald – eine Fallstudie (Odonata: Cordulegastridae). *Libellula* 37: 23–54
- TAMM J. (2018b) Untersuchungen an Larven und Exuvien der *Cordulegaster bidentata* an einem Bach im Kaufunger Wald und ihre ökologischen und methodischen Konsequenzen (Odonata: Cordulegastridae). *Libellula* 37: 161–180
- WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2019) *Die Libellen Europas*. Quelle & Meyer, Wiebelsheim

Manuskripteingang: 21. Oktober 2019

