

# Terrestrische Habitatnutzung von *Sympecma fusca* über Jahreszeiten und Generationen hinweg (Odonata: Lestidae)

- gewidmet Luca Walentin, Leutkirch -

Bastian Kathan<sup>1</sup> und Christoph Willigalla<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Loystraße 9/1, D-88299 Leutkirch im Allgäu, bastiankathan@web.de

<sup>2</sup>Am Großen Sand 22, D-55124 Mainz, christoph@willigalla.de

## Abstract

**Terrestrial habitat use of *Sympecma fusca* across seasons and generations (Odonata: Lestidae)** – A capture-mark-recapture (CMR) study was conducted on *Sympecma fusca* at Spitzberg near Tübingen from 04 March 2018 to 15 February 2019. Further follow-up controls took place in 2020. Including the reproductively active specimens, 267 individuals of the 2017/18 generation were detected at Spitzberg, which used the entire area differentially in both spring and autumn. Of 105 individually marked specimens, 20 could be recaptured several times before the start of the reproductive phase over a maximum of three weeks, always at a short distance from the initial capture point. At a terrestrial habitat 730 m away from the nearest reproductive water body, several individuals were regularly encountered over the years. Out of 62 individuals observed between July and October 2018, only one (1.6%) was encountered at a distance of less than 10 m from a reproduction water body in the forest area of the Spitzberg, all other individuals (98.4%) were recorded further away from a water body. In principle, however, the distribution of the two generations on the Spitzberg differed little from each other, i.e. overlaps of the sites used in spring and summer or autumn were present except for the immediate vicinity of the water bodies and the southern slopes of the “Ödenburg” NSG. Rarely were only single animals found within a habitat structure in spring as well as in autumn, mostly small groups of two to more than ten animals were found in close spatial proximity to each other.

## Zusammenfassung

Im Zeitraum vom 4. März 2018 bis 15. Februar 2019 wurde am Spitzberg bei Tübingen eine Capture-Mark-Recapture-Studie (CMR) an *Sympecma fusca* durchgeführt. Weitere Nachkontrollen erfolgten 2020. Einschließlich der reproduktionsaktiven Tiere wurden 267 Individuen der Generation 2017/18 am Spitzberg nachgewiesen, welche das gesamte Gebiet sowohl im Frühjahr als auch im Herbst differenziert nutzten. Von 105 individuell

markierten Tieren konnten 20 vor Beginn der Reproduktionsphase über maximal drei Wochen hinweg mehrmals stets in geringer Entfernung zum Erstfangpunkt wiedergefangen werden. An einem Landhabitat, das 730 m vom nächsten Reproduktionsgewässer entfernt war, wurden über die Jahre hinweg regelmäßig mehrere Individuen angetroffen. Von 62 zwischen Juli und Oktober 2018 beobachteten Individuen konnte nur eines (1,6 %) in einem Abstand von weniger als 10 m zu einem Reproduktionsgewässer im Waldgebiet des Spitzbergs angetroffen werden, alle anderen Individuen (98,4 %) wurden weiter entfernt von einem Gewässer erfasst. Grundsätzlich unterschied sich die Verteilung der beiden Generationen auf dem Spitzberg jedoch wenig voneinander, d.h. Überschneidungen der im Frühjahr und Sommer bzw. Herbst genutzten Standorte waren bis auf die unmittelbare Umgebung der Gewässer und den Südhängen des NSG „Ödenburg“ gegeben. Selten wurden sowohl im Frühjahr als auch im Herbst nur einzelne Tiere innerhalb einer Habitatstruktur gefunden, meist handelte es sich um Kleingruppen von zwei bis über zehn Tieren in enger räumlicher Nähe zueinander.

## Einleitung

*Sympecma fusca* benötigt eine Vielzahl spezifischer, mosaikartiger Mikrohabitate (SCHMIDT 1993), die für die Art selbst in intensiv vom Menschen veränderten Landschaften gut erkennbar zu sein scheinen (WILLIGALLA & FARTMANN 2012; HARABIŠ 2016). STERNBERG & RADEMACHER (1999) stellten eine Liste geeigneter terrestrischer Habitate zusammen, welche oft viele Kilometer von den Ursprungsgewässern entfernt liegen. Darunter scheinen Waldlandschaften, Waldlichtungen und südwestexponierte Waldränder von besonderer Bedeutung zu sein (MARTIN 1888; DONATH 1981; JÖDICKE 1991, 1997; HOESS 1994; WILDERMUTH 1997, 2010). Optimale Mikrohabitate werden als trocken und warm charakterisiert, wie etwa geschützte, totholzhaltige Waldlichtungen (ebd.; TESKE 2011). HARABIŠ (2016) hob zudem die Wichtigkeit von Waldrändern als Aufenthaltsorte während der Reifephase hervor. Die meisten bisherigen Studien konzentrierten sich ausschließlich auf einzelne Zeitabschnitte im Jahresverlauf, die Nutzung von Mikrohabitaten außerhalb der Reproduktionszeit oder auf Reproduktionsgewässer und deren unmittelbare Umgebung (Wildermuth 1997, 2005; Schiel & HUNGER 2006; MILLER & MILLER 2006; SCHWEIGHOFER 2011; BROCKHAUS 2014; STALDER 2013, 2014, 2017; HARABIŠ 2016).

Bisher wurde noch keine Fang-Wiederfang-Studie (CMR) durchgeführt, welche die terrestrische Mikrohabitatnutzung von zwei aufeinander folgenden Generationen von *S. fusca* untersucht hat. Der „Spitzberg“ bei Tübingen in Süddeutschland wurde für die vorliegende Studie ausgewählt, da der Standort zahlreiche heterogene, thermisch begünstigte potenzielle Reifungs- und Überwinterungshabitate für *S. fusca* enthält. Zudem gibt es dort nur vereinzelt Reproduktionshabitate, während im nahen Umland mehrere geeignete Reproduktionsgewässer vorhanden sind. Die Haupthypothese lautet: Sowohl die potenziell geeigneten Reife- und Überwinterungshabitate als auch die Reproduktionsstätten des Spitzberges werden von *S. fusca* genutzt und es finden Migrationsbewegungen zwischen ihnen

und innerhalb eines Jahres statt. Folgende daraus abgeleitete Detailfragen wurden formuliert und untersucht: 1) Welche Teilhabitate innerhalb des Spitzbergs werden von *S. fusca* als Reifungs- oder Überwinterungshabitate bzw. Rückzugshabitate während erneuter Kälteeinbrüche im Frühjahr genutzt und wie weit liegen sie voneinander und von potenziellen Reproduktionsstätten entfernt? 2) Unterscheiden sich die außerhalb der Reproduktionsphase genutzten Mikrohabitate zwischen den verschiedenen Jahreszeiten und Generationen (Standorttreue)? 3) Gibt es Migrationsbewegungen zwischen unterschiedlichen Mikrohabitaten außerhalb der Fortpflanzungszeit? 4) Wie schnell und wie synchron wandern Individuen aus den terrestrischen Habitaten zu den Fortpflanzungsstätten ab? Um diese Fragestellungen zu beantworten, wurde die Art am Spitzberg und in dessen Umgebung während mehr als 60 Begehungen zwischen März 2018 und März 2019 erfasst.

## Material und Methoden

### Untersuchungsgebiet

Der Spitzberg ist eine 3,5 km lange und 1,5 km breite Erhebung (5,25 km<sup>2</sup>) bei Tübingen (WGS 84: N 48.5102, E 9.0119), die vom Rand Wurmlingens als westlichstem Punkt bis zum Schloss Hohentübingen im Osten reicht. Naturräumlich handelt es sich dabei um einen Bergrücken des Schwäbischen Keuper-Lias-Landes (Nr. 10), der der Untereinheit „Schönbuch“ (Nr. 104.1) zugeordnet wird (HUTTENLOCHER & DONGUS 1967). Er spitzt sich nach Osten und Westen hin zu, die Wurmlinger Kapelle im Osten stellt dabei mit 475,8 m ü. NHN Höhe den höchsten Punkt dar. Bis zum Tübinger Schloss als östlichstem Punkt senkt sich der Bergrücken bis auf 370 m ü. NHN ab (GOTTSCHALK et al. 2019). Der Spitzberg ist vor allem in den höheren Lagen dicht bewaldet, enthält aber auch Offenlandbereiche und heterogene Habitate unterschiedlicher Sukzessionsstadien. Nördlich des Spitzbergs fließt die Ammer, südlich der Neckar; der Spitzberg selbst enthält neben Quellrinnsalen in Klingen auch wenige stehende Kleingewässer. Die Pflege bzw. Mahd einer von Nord nach Süd durch den Kern des Waldes verlaufenden Stromtrasse und der beiden Naturschutzgebiete obliegt dem Regierungspräsidium Tübingen. Für genauere Informationen zum Klima und zur Geologie siehe MÜLLER et al. (1966) und GOTTSCHALK et al. (2019). Das Gebiet wurde zu Orientierungszwecken in 37 quadratische Raster unterteilt (500 m Kantenlänge, siehe Abb. 1). In jedem Raster wurde der Anteil an für Winterlibellen geeigneten Mikrohabitaten abgeschätzt.

### Erfassung der Imagines

Um die jahreszeitliche Habitatnutzung erfassen zu können, führte BK im Zeitraum vom 4. März 2018 bis 15. Februar 2019 eine Capture-Mark-Recapture-Studie (CMR) im gesamten Gebiet durch. Alle gesichteten Tiere wurden mit einem Insektenkescher gefangen.



Zur individuellen Unterscheidung der Tiere wurden alle gefangenen Individuen nach der Art- und Geschlechtsbestimmung einzeln am distalen Teil des rechten Hinterflügels beginnend bei 000 mit einem Permanentmarker (Staedtler Pigment Liner 0,5 mm, schwarz) nummeriert. Alle Individuen wurden zwischen Daumen und Zeigefinger an allen vier Flügeln in der Nähe des Thorax ergriffen und direkt nach der Markierung freigelassen, wobei die Entfernungen zu den Orten, an denen sie zuerst beobachtet und gefangen wurden, so kurz wie möglich gehalten wurden.

Aufgrund der jahreszeitlichen Unterschiede in der komplexen Habitatnutzung kamen während der Reifungs- und Überwinterungs- sowie der Fortpflanzungszeit unterschiedliche Methoden zum Nachweis der Tiere zur Anwendung. Auf diese wird in den folgenden Abschnitten detailliert eingegangen.

### **Erfassung in Landhabitaten**

Um die Erfassung von Individuen direkt nach Beendigung der Überwinterung im zeitigen Frühjahr zu gewährleisten, begann die detaillierte Kartierung in diesem Zeitraum mit dem ersten Tag im Jahr, welcher geeignete Wetterbedingungen für Flugaktivitäten aufwies und endete mit der ersten Beobachtung von Fortpflanzungsverhalten (Kopulationen, territoriale Männchen oder Eiablagen). Das gesamte Wegenetz des Spitzbergs wurde in diesem Zeitraum mindestens einmal begangen, um Individuen zu fangen. Innerhalb einer 5-m-Pufferzone beiderseits der kartierten Wege und innerhalb der Teilflächen wurden sonnige und thermisch begünstigte Mikrohabitate in der offenen Landschaft oder im Wald mit zumindest geringen Anteilen bräunlicher Vegetation oder Totholz intensiv nach sitzenden oder fliegenden Individuen abgesucht (siehe Abb. 2 und 3). Standorte, an denen adulte Tiere gefangen und markiert werden konnten, wurden mit höherer Frequenz (ca. einmal pro Woche statt ca. einmal pro Monat wie auf den übrigen Teilbereichen) erneut aufgesucht, um das Überleben von Individuen mit hoher Standorttreue überprüfen zu können. Zusätzlich wurde eine Teilfläche (siehe „A: Standorttreue-Habitat“ in Abb. 1) im Oktober 2020 und März 2021 erneut beprobt, um die zeitliche Stabilität der Standorttreue über die Jahre hinweg zu überprüfen.

Pro Tag wurde eine Wegstrecke von maximal 2 km Länge und nicht mehr als fünf kleine bzw. zwei große, zusammenhängende Teilflächen aufgesucht, um eine nahezu vollständige Erfassung der kryptischen Individuen gewährleisten zu können. Der Suchaufwand wurde während aller Kartierungen auf einem gleichbleibend hohen Niveau gehalten: Im Durchschnitt verbrachte ich ca. 1,5 h pro kartiertem Kilometer (Wege und deren Teilabschnitte einschließlich Pufferflächen) und 5 min pro 10 m<sup>2</sup> (Teilflächen). Die Gesamtlänge der Wege betrug 26,5 km. Mit Ausnahme der Überwinterungshabitate (s.u.) erfolgte die Kartierung der Individuen nur bei für Flugaktivität geeigneten Bedingungen (Sonnenschein, nur mäßige Bewölkung < 50 %, Temperatur > 10°C) (RADEMACHER 1996 in STERNBERG & RADEMACHER 1999; ebd.).

## Generation 2017/18: Reproduktionsphase

Die Erfassung während der Reproduktionsphase erfolgte an allen neun im Untersuchungsgebiet bekannten Stillgewässern. Um auch Migrationen über weite Strecken hinweg zu berücksichtigen, wurden zusätzlich die kleinen Tümpel auf dem „Holderfeld“ (ca. 5,7 km Luftlinie vom Zentrum des Spitzbergs entfernt) kartiert,



**Abbildung 2:** Eine Auswahl der intensiv untersuchten Teilbereiche innerhalb der verschiedenen Habitattypen. **Links:** Einer der Abschnitte unterhalb der Stromleitung, der mit vergilbten Halmen und aufkommenden Jungbäumen sowie lockeren Totholzansammlungen durchsetzt war (25.03.2018). **Oben rechts:** Der nördliche Bereich des „Kälteeinbruch-Habitats“ direkt neben der Stromleitung (siehe Abb. 3), bei dem es sich um einen lichten Waldrandbereich nördlich einer Streuobstwiese handelte. Auch dieser Lebensraum war durch krautige, vergilbte Vegetation, aufkommende junge Bäume und loses Totholz gekennzeichnet (25.03.2018). **Unten rechts:** Ein nach Südwesten ausgerichteter Hang in einem lichten Waldbereich, welcher einen hohen Anteil an Heidekraut und sporadische, größere Totholzansammlungen aufwies (05.10.2018). – **Figure 2.** A selection of the intensively studied sub-areas within the different habitat types. **Left:** One of the sections below the power line, which was interspersed with yellowed culms and emerging young trees as well as loose accumulations of deadwood (25-iii-2018). **Top right:** The northern section of the “cold snap habitat” directly next to the power line (see Fig. 3), which was a sparse forest edge area north of a meadow orchard. This habitat was also characterised by herbaceous, yellowing vegetation, emerging young trees and loose deadwood (25-iii-2018). **Bottom right:** A southwest-facing slope in a sparse woodland area, which inherits high levels of heather and occasional accumulations of deadwood. 05-x-2018, Photo: BK

die als einzige, zufällig ausgewählte Stichprobe dienten. Die Erfassung begann während der Reproduktionsphase mit der ersten Beobachtung von Reproduktionsverhalten in der Nähe eines der kartierten Gewässer. Von da an wurden die zuvor am erfolgreichsten beprobten terrestrischen Habitate („Individuen-Hotspots“ im zeitigen Frühjahr) in den nächsten Tagen erneut aufgesucht. Parallel wurden alle Gewässer und deren Umgebung (mit Fokus auf geeignete Mikrohabitatstrukturen innerhalb eines Radius von 50 m) in einer zufälligen Reihenfolge mindestens einmal begangen. Wenn an einem bestimmten Gewässer keine Individuen gefunden werden konnten, besuchte ich es zu einem späteren Zeitpunkt noch einmal. Ich markierte Individuen in Gewässernähe stets weiterhin, um Ortswechsel zwischen den Reproduktionsstätten nachweisen zu können – es sei denn, die Tiere zeigten gerade Reproduktionsverhalten.



**Abbildung 3:** Die kleine sonnendurchflutete Waldlichtung östlich der Hochspannungsleitung, punktuell durchsetzt mit krautigen Vegetationsinseln, die als einziges Habitat über mehrere Jahre hinweg beprobt wurde, um die vermutete hohe Standorttreue der Imagines zu untersuchen („Standorttreue-Habitat“, siehe Abb. 1), 01.03.2021. – **Figure 3.** The small sun-drenched forest clearing east of the power line, dotted with herbaceous vegetation islands, which was the only habitat sampled over several years to investigate the presumed high site fidelity of the imagines over time (“Site-fidelity habitat”, see Fig. 1), 01-iii-2021, Photo: BK

Die lokalen Abundanzen pro Gewässer wurden auf zwei verschiedene Arten erfasst: 1. Als die maximale Anzahl an territorialen Männchen an der Wasserlinie pro Begehung und 2. Als die maximale Anzahl beobachteter Eiablagen pro Begehung. Die ermittelten Abundanzen wurden anschließend in die Abundanzklassen der SLG transformiert.

### **Generation 2018/19: Überwinterungshabitate**

Die Erfassung begann nach einem Schneefall im Winter 2018/19 Mitte Januar. Es wurde ausschließlich in Mikrohabitaten nach überwinternden Tieren gesucht, in denen sowohl zu Beginn des Frühjahrs als auch im Spätherbst fliegende Imagines angetroffen werden konnten. Basierend auf diesen Kriterien wurden an drei Begehungen Teile der Habitate unter der Hochspannungsleitung in Raster 27 in direkter räumlicher Nähe zum „Kälteeinbruch-Habitat“ (siehe Abb. 1) sowie bei einer einzigen Erfassung der Südwesthang in Raster 12 beprobt. Nach kryptisch überwinternden Tieren wurde nur sporadisch in losen Laubansammlungen zwischen krautiger Vegetation, in hohlen Baumstämmen oder unter losen Ansammlungen von Holz- oder Rindenstücken gesucht (vgl. STERNBERG & RADEMACHER 1999; LIECHTI & JÖDICKE 2011; SCHWEIGHOFER 2011). Der Fokus der Suche lag auf Strukturen, die aus dem Schnee herausragten, wie beispielsweise braune Halme, Totholz sowie junge Bäume oder Sträucher (vgl. MILLER & MILLER 2006; STALDER 2014). Zusätzlich wurde die Reaktion von vier Imagines auf einen Kälteeinbruch mit Schneefall im März 2018 mithilfe einer gezielten Suche in Bereichen erfasst, in denen vorher an wärmeren Tagen bereits zahlreiche Flugaktivitäten beobachtet wurden.

### **Auswertung / Analyse der Daten**

Um die terrestrische Habitatnutzung am Spitzberg der Generationen 2017/18 und 2018/19 vergleichen zu können, wurden exakte Verbreitungskarten erstellt sowie Abundanzklassen (I = 1 Tier; II = 2–5 Tiere; III = 6–10 Tiere; IV = 11–20 Tiere; V = 21–50 Tiere; VI = 51–100 Tiere; VII = 101–200 Tiere; VIII = 201–500 Tiere; IX = 501–1.000 Tiere; X = > 1.000 Tiere; Quelle: SGL 2005) für die einzelnen Raster berechnet. Die Datensätze der fliegenden Individuen beider Generationen wurden hinsichtlich folgender Variablen ausgewertet: 1. Berechnung der Anzahl der Tage zwischen Erst- und Wiederfang sowie der Entfernungen zwischen dem Ort des Erstfangs und den Wiederfangpunkten (sowie deren Mediane); 2. Berechnung des Medians der Entfernungen bzw. der mittleren Entfernungen aller Individuen außerhalb der Fortpflanzungszeit zueinander sowie vom ungefähren Zentrum aller untersuchten Fortpflanzungsstätten am Spitzberg und in der näheren Umgebung; 3. Berechnung des Verhältnisses der Individuen beider Generationen, die außerhalb der Reproduktionsphase in einem Radius von 10 m um ein Gewässer gefunden werden konnten, zur Gesamtanzahl der in diesem Zeitraum erfassten Tiere.

Alle Distanzberechnungen wurden mithilfe der „Distanzmatrixfunktion“ im Graphischen Informations-System Quantum GIS (QGIS) 2.18 durchgeführt. Als Projektion wurde UTM-WGS 1984 verwendet.

## Ergebnisse

### Individualmarkierung

Insgesamt wurden im Frühjahr 2018 am Spitzberg und in dessen Umgebung 134 Individuen von *Sympecma fusca* gesichtet. Von diesen konnten 105 gefangen und individuell markiert werden. 20 Tiere wurden nach minimal 0 und maximal 32 Tagen (Median: 7 d) in einer Entfernung von minimal 3 m und maximal 190 m (Median: 20 m) zum Erstfangpunkt wiedergefangen. Die Wiederfangrate in der Frühjahrgeneration betrug ca. 19 %. Sechs der 20 wiedergefangenen Individuen gingen 2 Mal, ein Individuum 4 Mal erneut ins Netz. Die höchste Anzahl an Wiederfängen erfolgte innerhalb von Raster 27 und 33. Alle Wiederfänge erfolgten ausschließlich im selben Raster, in dem auch bereits der Erstfang stattfand.

52 (38,8 %) der 134 vor der Beobachtung der ersten Kopula gesichteten Individuen wurden in einem maximalen Abstand von 10 m zu einem Gewässer gefunden; bei 82 Individuen (61,2 %) war der Abstand größer. Bezüglich des Medians der Entfernung aller 134 bis zur ersten Reproduktionsaktivität gefundenen Individuen der Generation 2017/18 sowie der 62 Individuen der Generation 2018/19 zum ungefähren Zentrum der verschiedenen Reproduktionshabitate, siehe Tabelle 2.

Die ersten juvenilen Individuen der nachfolgenden Generation 2018/19 wurden am 9. Juli 2018 im Süden des Spitzbergs in Flursäumen auf den „Holzäckern“ (1,08 km Distanz zum nächsten Reproduktionshabitat, den „Hirschauer Baggerseen“) sowie in ungemähten Streuobstwiesen direkt nördlich von „Hirschau“ (1,37 km Distanz zu den „Hirschauer Baggerseen“) beobachtet. Im Laufe des Jahres wurden 54 von insgesamt 62 fliegenden Individuen am Spitzberg gefangen und markiert, hauptsächlich in den Wäldern der höheren Lagen. Von diesen konnte nur ein Tier wiedergefangen werden. Die Wiederfangrate in der Generation 2018/19 war damit 10 Mal niedriger als in der Frühjahrgeneration und betrug etwa 1,9 %. Der Median der Entfernung aller Individuen zueinander im Zeitraum Juli-Oktober erreichte mit 1,24 km einen etwas höheren Wert als in der Generation 2017/18.

### Jahreszeitliche Habitatnutzung von *S. fusca* am Spitzberg

Reproduktionsaktivität wurde an insgesamt zwei Gewässern auf dem Spitzberg sowie an den vier Vergleichsgewässern beobachtet (Abb. 1).

Die ersten Individuen von *S. fusca* verließen die Überwinterungshabitate am 4. März 2018. Die Fortpflanzungsphase erstreckte sich vom 12. April 2018 bis in die erste Maidekade; die letzten Beobachtungen einzelner Individuen der Generation 2017/18 erfolgten am 8. Mai.

Einschließlich der reproduktionsaktiven Tiere wurden 267 Individuen der Generation 2017/18 am Spitzberg nachgewiesen, welche das gesamte Gebiet im Frühjahr differenziert nutzten. Die meisten Tiere wurden vor Beginn der Reproduktionsphase in Raster 27 bei einer Hochspannungsleitung sowie in deren unmittelbarer Umgebung im „Kälteeinbruch-Habitat“ angetroffen (Tab. 1). Mehrere

**Tabelle 1:** Anzahl der gesichteten Tiere pro Raster und Angaben zur Struktur der Raster. – **Table 1.** Number of individuals sighted per grid and information on the structure of the grids. **Entfernung** Minimale Entfernung zum nächsten Reproduktionshabitat; **Fläche** Flächenanteil [%]; **Früh** Anzahl Tiere Frühjahr 2018; **Herbst** Anzahl Tiere Herbst 2018.

Raster	Exposition	Neigung	Höhe	Erreichbarkeit	Entfernung	Geeignete Mikrohabitate	Fläche	Frühjahr	Herbst
1	Süd, West	0–30	353–407	Sehr gut	1700	Weinbergstr, Südhang, Wegsaum, Streuobstwiese	26–50	0	0
2	Süd, West	15–60	353–475	Sehr gut	1500	Weinbergstr, Südhang, Wegsaum, Streuobstwiese	26–50	1	0
3	Süd, West, Ost	15–30	353–464	Sehr gut	1570	Weinbergstr, Südhang, Wegsaum, Streuobstwiese	26–50	0	0
4	Süd, Ost	15–60	353–464	Sehr gut	1350	Weinbergstr, Südhang, Wegsaum, Streuobstwiese	50–75	0	1
6	Süd, Nord, Ost	30–60	353–464	Sehr gut	800	Weinbergstr, Südhang, Wegsaum, Streuobstwiese, Waldrand, Waldlichtung	50–75	0	2
7	Süd, Nord, Ost	0–30	353–420	Sehr gut	850	Wegsaum, Streuobstwiese, Waldrand, Waldlichtung	50–75	0	1
8	Süd	30–60	353–420	Sehr gut	750	Südhang, Streuobstwiese, Wegsaum, Waldrand, Waldlichtung	26–50	3	0
9	Süd, West, Ost	15–60	353–420	Sehr gut	1000	Weinbergstr, Südhang, Wegsaum, Waldrand	26–50	3	0
12	West, Süd, Ost	15–45	374–470	Sehr gut	1180	Südhang, Südwesthang, Wegsaum, Waldlichtung	50–75	3	10
13	West, Nord, Süd	30–60	374–475	Sehr gut	1400	Südhang, Wegsaum, Waldlichtung	0–25	1	1
14	West, Ost, Süd	0–30	413–470	Gut	1240	Wegsaum, Waldlichtung	0–25	0	1
15	Süd, Ost	0–45	413–470	Gut	850	Wegsaum, Waldlichtung	0–25	1	3
16	Süd, Ost	30–60	374–464	Schlecht	400	Wegsaum, Waldlichtung	0–25	0	0
17	Süd, Ost, West	30–60	367–469	Schlecht	370	Wegsaum, Waldlichtung totholzreich auf Südosthang	0–25	2	1
18	Süd, Ost, West	15–60	346–464	Sehr gut	750	Weinbergstr, Streuobstwiese, Wegsaum, Waldlichtung	0–25	5	0
19	Süd, Ost	30–60	330–464	Sehr gut	1100	Weinbergstr, Streuobstwiese, Wegsaum	0–25	0	0
22	West, Nord	0–30	360–420	Sehr gut	1100	Südwesthang, Wegsaum, Waldrand, Waldlichtung	0–25	3	0
23	West, Ost, Nord	0–30	367–445	Sehr gut	880	Wegsaum, Waldrand, Waldlichtung	0–25	0	0

Raster	Exposition	Neigung	Höhe	Erreichbarkeit	Entfernung	Geeignete Mikrohabitate	Fläche	Frühjahr	Herbst
24	Nord, West	15–30	374–458	Schlecht	500	Wegsaum, Waldlichtung	0–25	0	0
25	Nord, West, Süd	0–15	374–464	Gut	360	Wegsaum, Waldlichtung heidekrautreich, totholzreich auf Südwesthang	26–50	7	19
26	Nord, West	0–30	380–464	Schlecht	0	Wegsaum, Waldlichtung	0–25	11	3
27	Nord, West, Ost	0–30	380–464	Sehr gut	730	Streuobstwiese, Wegsaum, Waldrand, krautreiche Waldlichtung, Magerwiesen versch. Sukzession	26–50	33	16
28	West, Ost	15–45	346–464	Sehr gut	1200	Südosthang, Streuobstwiese, Wegsaum, Waldrand, Waldlichtung	26–50	0	0
29	Ost	0–30	346–413	Schlecht	1560	Südosthang verbuscht, Wegsaum	0–25	0	0
30	Nord, West	0–30	346–367	Sehr gut	1070	Wegsaum	0–25	0	0
31	Nord, West	0–30	360–374	Sehr gut	780	Streuobstwiese, Wegsaum	0–25	0	0
32	Nord, West	0–30	360–407	Sehr gut	0	Wegsaum, Waldrand, Waldlichtung	0–25	0	0
33	Nord, West	0–30	360–407	Sehr gut	0	Wegsaum, Waldrand, Waldlichtung	0–25	35	0
34	Nord, West	0–30	360–420	Sehr gut	460	Streuobstwiese, Wegsaum, Waldrand, Waldlichtung	0–25	0	0
35	Ost, West	0–30	360–426	Sehr gut	780	Streuobstwiese, Wegsaum, Waldrand, heidekrautreiche Waldlichtung auf Südwesthang	26–50	0	4
36	West	0–30	360–420	Sehr gut	1230	Wegsaum	0–25	0	0
37	West, Ost	15–60	360–420	Gut	1660	Wegsaum, Waldlichtung	0–25	0	0

**Tabelle 2:** Die Mediane der Entfernungen aller am Spitzberg erfassten Individuen der beiden Generationen von *S. fusca* zum ungefähren Zentrum aller nächstgelegenen potenziellen Reproduktionsstätten in km. – **Table 2.** The medians of the distances of all individuals of the two generations of *S. fusca* recorded at the Spitzberg to the approximate center of all potential reproduction sites in close proximity studied in km.

Reproduktionsgewässer	Median Generation 2017/18 [km]	Median Generation 2018/19 [km]
Weiherr „Buß“	0,86	0,87
Schwärzlocherweiher	1,51	1,45
Acker, Neue Ammer	1,02	1,04
Wiesbrunnen	3,7	3,38
Hirschauer Baggerseen	2,25	2,09

Individuen wurden im Südwesten von Raster 25 und in unmittelbarer Nähe des Weihers „Buß“ in Raster 26 bzw. des Schwärzlocherweiher in Raster 33 erfasst; einige wenige Tiere wurden auch an den Südhängen der Naturschutzgebiete gefunden. Auch ein Südwesthang in Raster 12 wurde während dieser Phase genutzt. In den am erfolgreichsten beprobten terrestrischen Habitats („Individuen-Hotspots“ im zeitigen Frühjahr), an denen zudem mindestens ein Wiederfang erfolgte (beispielsweise Raster 27, 26 und 25), konnten wenige Tage vor und nach dem Beginn der Reproduktionsphase keine Tiere mehr angetroffen werden.

Im Zeitraum Juli bis Anfang Oktober 2018 flogen die meisten Individuen in lichten, totholz- oder heidekrautreichen Waldabschnitten in Raster 25, direkt östlich der Stromleitung in Raster 27 („Standorttreue-Habitat“) sowie im Bereich des mit Vegetationsinseln aus Gräsern und niedrigen Sträuchern bewachsenen Südwesthangs oberhalb des Naturschutzgebiets „Hirschauer Berg“ (Raster 12). Die ersten juvenilen Individuen der nachfolgenden Generation 2018/19 wurden am 9. Juli 2018 im Süden des Spitzbergs in Flursäumen in Raster 7 sowie kurz danach in ungemähten Streuobstwiesen direkt nördlich von „Hirschau“ in Raster 4 beobachtet. Zeitlich direkt daran anschließend erfolgten die ersten Nachweise im Waldgebiet zuerst in Raster 15, dann in Raster 25. Dort gelang auch der einzige Wiederfang der Generation 2018/19. Von den 62 zwischen Juli und Oktober fliegenden Individuen konnte nur eines (1,6 %) in einem Abstand von weniger als 10 m zu einem Reproduktionsgewässer im Waldgebiet des Spitzbergs angetroffen werden, alle anderen Individuen (98,4 %) wurden weiter entfernt von einem Gewässer erfasst. Im ausgewählten „Standorttreue-Habitat“ in Raster 27 wurden am 5. Oktober 2020 zwölf Individuen und am 2. März 2021 vier Individuen nachgewiesen. Im Dezember 2018 konnten während dreier Begehungen des „Kälteeinbruch-Habitats“ in Raster 27 sowie einer weiteren Begehung des Südwesthangs in Raster 12 keine ansitzenden, überwinterten Individuen gefunden werden. Erst am 15. Februar 2019, dem ersten Tag mit geeigneten Be-

dingungen für Flugaktivitäten im Jahr 2019, wurde ein Männchen in einem im Vorjahr gemähten Abschnitt unterhalb der Hochspannungsleitung auf einem sonnigen Baumstumpf ansitzend gesichtet. Es flog erst ab, als sein Sitzplatz beschattet wurde und legte dabei eine Strecke von etwa 10 m zu einem sich in der Nähe liegenden Gebüsch zurück.

Grundsätzlich unterschied sich die Verteilung der beiden Generationen auf dem Spitzberg wenig voneinander, d.h. Überschneidungen der im Frühjahr und Sommer bzw. Herbst genutzten Standorte waren bis auf die unmittelbare Umgebung der Gewässer und den Südhängen des NSG „Ödenburg“ gegeben. Selten wurden sowohl im Frühjahr als auch im Herbst nur einzelne Tiere innerhalb einer Habitatstruktur gefunden, meist handelte es sich um Kleingruppen von zwei bis über zehn Tieren in enger räumlicher Nähe zueinander. Generell zeigte *S. fusca* am Spitzberg eine hohe Verbreitung: Fliegende Individuen wurden in 20 (71,4 %) der 28 beprobten Raster beobachtet.

Die meisten Nachweise im Frühjahr erfolgten in den Rastern 33, 26 und 27, die meisten Nachweise im Herbst wurden in den Rastern 25, 27 und 12 erbracht.

### **Der Rückzugsort von vier *S. fusca*-Imagines nach einem Kälteeinbruch im März 2018**

Nach einem Schneefallereignis im März 2018 konnten mehrere flugunfähige Tiere frei ansitzend an ihren Substraten innerhalb von Raster 27 beobachtet werden. Insgesamt wurden innerhalb der vier Tage drei Tiere in räumlicher Nähe zur Hochspannungsleitung im Bereich der Waldränder sowie ein weiteres bei einer Waldlichtung gefunden. An den Tagen zuvor waren bereits fliegende Tiere in diesem Raster verzeichnet worden. Der Abstand zwischen der Dreiergruppe unmittelbar angrenzend an die Hochspannungsleitung und dem Individuum auf einer Waldlichtung weiter östlich betrug ca. 80 m.

## **Diskussion**

### **Jahreszeitliche Habitatnutzung**

Die zahlreichen Funde juveniler Imagines von *S. fusca* im Frühjahr und Herbst charakterisieren den Spitzberg als sehr geeignetes terrestrisches Habitat.

Bevorzugt wurden sowohl im Frühjahr als auch Herbst zumindest durch größere Sonnenflecke beschienene Raster mit folgenden Habitatrequisiten:

- Waldlichtungen oder -ränder mit einer der folgenden Charakteristika oder einer Kombination daraus: Zumindest inselhaft, krautige Vegetation mit bräunlichen Anteilen, lose Totholzansammlungen oder Heidekraut in Kombination mit einer südlichen, südwestlichen oder südöstlichen Hangneigung, vereinzelte Jungbäume oder Büsche
- Hochstehende, 1–2-schürige Streuobstwiesen mit oder ohne losem Totholz
- Lichte Wegsäume mit Totholz- oder Krautanteil

Die Ergebnisse legen nahe, dass die Reifehabitats im Frühjahr und Sommer bzw. Herbst identisch oder zumindest räumlich eng miteinander verzahnt sind. Die Rückzugsorte während des Kälteeinbruchs und die frühesten Aufzeichnungen an den ersten für Flugaktivität geeigneten Tagen im Jahr 2018 und 2019 sind Indizien dafür, dass die Überwinterungshabitats auch räumlich mit den Reifehabitats vor und nach der Fortpflanzungsphase übereinstimmen.

Aufgrund der Witterungsverhältnisse ist es äußerst unwahrscheinlich, dass die als erstes entdeckten Individuen zuvor bereits weite Strecken zurückgelegt haben. Zudem sprechen die zu diesen saisonal frühen Zeitpunkten frei ansitzenden Individuen gegen eine rein kryptische Überwinterung (vgl. STERNBERG & RADEMACHER 1999). Generell scheint die Standorttreue einer kleinen Teilmenge der Tiere im Gebiet hoch zu sein, auch über Generationen und Jahre hinweg. Die sehr ähnlichen Mediane der Entfernungen der Individuen beider Generationen zu den Fortpflanzungsstätten stützen die bereits von STERNBERG & RADEMACHER (1999) aufgestellte Vermutung, dass Reifehabitats im Herbst, Winter und Frühjahr einander entsprechen. Strukturell waren die Mikrohabitats den in der Literatur genannten sehr ähnlich (vgl. MARTIN 1888; DONATH 1981; JÖDICKE 1991, 1997; HOESS 1994; WILDERMUTH 1997, 2010; TESKE 2011; HARABIŠ 2016). Die zahlreichen, konstanten Nachweise in Raster 27 sind ein Indiz dafür, dass Habitats unter nord-südlich orientierten Hochspannungsleitungen eine bisher noch nicht wahrgenommene Bedeutung für *S. fusca* haben. Diese relativ häufigen Landschaftselemente, welche aus Sicherheitsgründen gepflegt werden müssen und dadurch unterschiedliche Sukzessionsstadien aufweisen, könnten gleichzeitig als „Least-Cost-Paths“ und Reife- bzw. Überwinterungshabitats fungieren. Ob dies nur für Orte wie den Spitzberg gilt, an denen mehrere Reproduktionsstätten in der Umgebung vorhanden sind, sollte in weiterführenden Studien überprüft werden.

Migrationen zwischen weit voneinander entfernt liegenden Mikrohabitats konnten im Frühjahr in den Wochen vor der Reproduktionsphase nicht festgestellt werden und scheinen daher auch nicht die Regel zu sein. Die Charakteristika der Wiederfänge lassen darauf schließen, dass zumindest ein Teil der markierten Individuen in diesem Zeitraum im Frühjahr über bis zu drei Wochen hinweg eine hohe Standorttreue zeigte.

Sobald die Tiere geeignete Reifungs- und Überwinterungshabitats gefunden haben, werden diese über einen längeren Zeitraum genutzt.

Je nach Sonneneinstrahlung, Windrichtung und Nahrungsangebot halten sich die Tiere in eng verzahnten Mikrohabitats auf, um größtmögliche Energiereserven anzulegen und migrieren dann relativ rasch innerhalb weniger Tage zu den Reproduktionshabitats. Ähnlich zügig könnte nach dem Schlupf die Einwanderung einiger Tiere über die Südhänge in die Wälder des Spitzberges erfolgen. Dafür sprechen die plötzliche Abwesenheit aller Tiere in vorher hochfrequentierten Rastern wenige Tage vor Beginn der Reproduktionsaktivitäten an den Gewässern sowie die ersten Funde der neuen Generation in Raster 4 und 7. Dennoch müssen diese Vermutungen spekulativ bleiben, bis vertiefende Studien dazu durchgeführt wurden.

*Sympecma fusca* breitet sich lokal aus und ist im Raum Tübingen am nördlichen Rand der Schwäbischen Alb häufig anzutreffen (WILLIGALLA & MARTENS 2015). Als mögliche Ursache für die Ausbreitung der wärmeliebenden Art des Flachlandes (80 % aller Funde in Baden-Württemberg und Bayern unter 500 m ü. NHN) wird von diesen Autoren und Schlotmann (2010) der Klimawandel genannt. Ob die Einwanderung auf den Spitzberg aus den umliegenden Tälern ebenfalls klimatisch bedingt ist oder auf ein Fehlen ausreichend großer bzw. strukturell geeigneter Reifehabitats in direkter Gewässernähe (vgl. STERNBERG & RADEMACHER 1999) zurückzuführen ist, bleibt spekulativ.

Während im Jahr 2018 am „Schwärzlocher-Weiher“ Individuen in hohen Abundanz reproduzierten, erwies sich der „Weiher Buß“ als einziger zusätzlicher, aber suboptimaler Reproduktionsstandort für *S. fusca* unmittelbar am Spitzberg. Obwohl viele Individuen die verschiedenen Habitattypen des Untersuchungsgebiets nutzten und im Frühjahr vor der Reproduktionsphase häufig in Gewässernähe gefunden wurden, schienen sie sich nur sehr sporadisch an den dortigen Gewässern fortzupflanzen. Ein rein mikroklimatischer oder durch das Nahrungsangebot bedingter Aufenthalt in Gewässernähe vor der eigentlichen Reproduktionsphase im Frühjahr kann daher nicht ausgeschlossen werden. Im Herbst hingegen scheinen die Tiere nur vereinzelt die Nähe von Gewässern zu suchen, denen sie nicht entstammen und in denen sie sich nicht fortpflanzen. Möglicherweise liegt dies an der höheren (Nahrungs-)Konkurrenz bzw. dem erhöhten Prädationsrisiko durch andere, dort fliegende Libellenarten, die im Frühjahr noch gänzlich fehlen. Die heterogenen Habitats am Spitzberg schienen für *S. fusca* so attraktiv zu sein, dass die Mehrzahl der Individuen aus der Umgebung einwanderte und dabei auch stark befahrene Straßen überquerte. Am Schwärzlocher-Weiher wurde nur ein markiertes Individuum gefangen, welches Reproduktionsaktivität zeigte. Die spärliche Beprobung der „Hirschauer Baggerseen“ könnte jedoch der Grund dafür sein, dass einige der markierten, aber nicht wieder gefangenen Individuen womöglich dort reproduzierten, aber nicht erfasst wurden. Des Weiteren könnten nicht mehr wiedergefangene Individuen zu anderen, möglicherweise sogar kilometerweit entfernten Gewässern in der Umgebung abgewandert sein, wie in der Literatur mehrfach beschrieben (WILDERMUTH 1997; STERNBERG & RADEMACHER 1999; SCHIEL & HUNGER 2006). Das weitestgehende Fehlen markierter Tiere an den Fortpflanzungsgewässern im Untersuchungsgebiet deckt sich mit den Befunden von HOESS (1994), der aufgrund einer Wiederfangrate von insgesamt unter 6 % auf ein sehr kurzzeitiges Verweilen der Tiere an einem Fortpflanzungsgewässer schloss und ein rasches Abwandern bzw. Absterben vermutete.

Negative Auswirkungen auf markierte Individuen, abgeleitet von den potenziellen Auswirkungen natürlicher Variationen im Flügelmuster, beispielsweise im Speziellen auf sexuelle Interaktionen (vgl. TYNKKYEN et al. 2004; ANDERSON & GREY 2010), den Jagderfolg (vgl. GREY & GREY 1996), oder die Wahrscheinlichkeit, Vogel-Prädatoren zum Opfer zu fallen (vgl. SVENSSON & FRIBERG 2007), werden vermutet (ANDERSON et al. 2011).

Ein Effekt der Markierung auf die Flugfähigkeit und den Jagderfolg kann als Grund für das Fehlen markierter Tiere an den untersuchten Fortpflanzungsstätten jedoch nahezu ausgeschlossen werden, da Wiederfänge mehrerer Individuen nach bis zu drei Wochen gegen ein verfrühtes Absterben durch die Markierung sprechen. Um die genaue Herkunft der am Spitzberg reifenden und überwinternden Individuen bestimmen zu können, müssten weitere Markierungsstudien durchgeführt werden.

### Ansätze einer auf *S. fusca* abgestimmten Pflege in Landhabitaten

Die Mahd von terrestrischen Habitaten wirkt sich auf deren Nutzbarkeit durch Libellen (vgl. HARABIŠ 2016) sowie auf die dortige Artenzusammensetzung aus (vgl. DOLNÝ et al. 2012), vor allem in direkter Ufernähe von Gewässern (vgl. STERNBERG & STERNBERG 2004).

Für *Sympecma fusca* bedeutsame Habitatrequisiten wie (heide)krautreiche Waldlichtungen, lichte Wegaumstände und langgezogene Trassen unter Hochspannungsleitungen sollten einmal jährlich auf maximal einem Drittel der Fläche gemäht bzw. größtenteils von aufkommenden Jungbäumen und Büschen befreit werden, um frühe bis mittlere Sukzessionsstadien zu erhalten. Die Pflege könnte entweder Ende Mai bzw. Anfang Juni durchgeführt werden, da die Tiere sich zu diesem Zeitpunkt bereits in Gewässernähe aufhalten oder schon abgestorben sind; oder sie erfolgt im September an Tagen mit Flugaktivität, da die Tiere zu diesem Zeitpunkt noch nicht überwintern und daher fliehen können, wodurch die Mortalität minimal sein sollte. Der Pflege der terrestrischen (Überwinterungs)habitate ist eine hohe Priorität einzuräumen, da diese möglicherweise den größten Einfluss auf die Überlebensrate einer Population haben (MANGER & DINGEMANSE 2009).

Waldwege und ihre Säume fungieren ebenso wie Trassen von Hochspannungsleitungen als Vernetzungsstrukturen. Eine ausreichende Besonnung dieser Leitlinien könnte daher das Erreichen der potenziellen Winterhabitate energetisch effizienter machen als das Über- oder Durchfliegen von dichten Waldgebieten.

### Literatur

- ANDERSON C.N., A. CORDOBA-AGUILAR, J.P. DRURY & G.F. GREYER (2011) An assessment of marking techniques for odonates in the family Calopterygidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 141: 258–261
- ANDERSON C.N. & G.F. GREYER (2010) Interspecific aggression and character displacement of competitor recognition in Hetaerina damselflies. *Proceedings of the Royal Society of London B* 277: 549–555
- BROCKHAUS T. (2014) Mark-recapture studies on co-occurring *Sympecma fusca* and *S. paedisca* (Odonata: Zygoptera: Libellulidae). *Polish Journal of Entomology* Vol. 83: 225–234
- CLAUSNITZER, V., V.J. KALKMAN, M. RAM, B. COLLEN, J.E.M. BAILLIE, M. BEDJANIČ, W.R.T. DARWALL, K.-D.B. DIJKSTRA, R. DOW, J. HAWKING, H. KARUBE, E. MALIKOVA, D. PAULSON, K. SCHÜTTE, F. SUHLING, R.J. VILANUEVA, N. VON ELLENRIEDER & K. WILSON

- (2009) Odonata enter the biodiversity crisis debate: The first global assessment of an insect group. *Biological Conservation* doi:10.1016/j.biocon.2009.03.028
- DOLNÝ A., F. HARABIŠ, D. BÁRTA, S. LHOTA & P. DROZD (2012) Aquatic insects indicate terrestrial habitat degradation: changes in taxonomical structure and functional diversity of dragonflies in tropical rainforest of East Kalimantan. *Tropical Zoology* 25: 141–157 doi:10.1080/03946975.2012.717480
- DONATH H. (1981) Die Auswirkungen des Winters 1978/79 auf die Populationen von *Sympecma fusca* (Van der Linden) in der nordwestlichen Niederlausitz (Odonata: Lestidae). *Ent. Ber. Berlin*: 49–52
- GRETHER G.F. & R.M. GREY (1996) Novel cost of a sexually selected trait in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*: conspicuousness to prey. *Behavioral Ecology* 7: 465–473
- HARABIŠ F. (2016) The value of terrestrial ecotones as refuges for winter damselflies (Odonata: Lestidae). *Journal of Insect Conservation* 20: 971–977. DOI 10.1007/s10841-016-9929-z
- HOESS R. (1994) Beiträge zur Biologie von *Sympecma fusca* (Van der Linden, 1820) (Odonata: Lestidae). Zool. Inst., Universität Bern 35 S. [unveröffentlicht]
- HUTTENLOCHER F. & H. DONGUS (1967) Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 170 Stuttgart. – Geographische Landesaufnahme 1 : 20000, naturräumliche Gliederung Deutschlands; Bundesanstalt für Landeskunde und Raumforschung, Bad Godesberg
- JÖDICKE R. (1991) Herbstphänologie mitteleuropäischer Odonaten. 1. Beobachtungen in Oberbayern, Bundesrepublik Deutschland. *Opusc. Zool. Flumin.* 62: 1–11
- JÖDICKE R. (1997) Die Binsenjungfern und Winterlibellen Europas: Lestidae. Die Neue Brehm-Bücherei; Bd. 631, Die Libellen Europas-Band 3, Westarp Wissenschaften, Magdeburg
- LIECHTI T. & R. JÖDICKE (2011) Nachweis von *Sympecma fusca* unter Laubstreu (Odonata: Lestidae). *Mercuriale* 11: 39–42
- MANGER R. & N.J. DINGEMANSE (2009) Adult survival of *Sympecma paedisca* (Brauer) during hibernation (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* 38: 55–59
- MARTIN R. (1888) Hibernation de la *Sympecma fusca*. *Rev. Scient. Bourb.* 1: 53–57
- MILLER E. & J. MILLER (2006) Beobachtungen zum winterlichen Verhalten von *Sympecma fusca* (Odonata: Lestidae). *Libellula* 25: 119–128
- MÜLLER T., S. GÖRS & G. SCHMID (Ed.) (1966) Der Spitzberg bei Tübingen. Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg, Ludwigsburg. 1142 Seiten.
- OTT J. (2010) Dragonflies and climatic changes – recent trends in Germany and Europe. In: OTT J. (ed.) (2010) Monitoring Climatic Change with Dragonflies. *BioRisk* 5: 253–286. doi: 10.3897/biorisk.5.857
- SCHIEL F.-J. & H. HUNGER (2006) Zufallsfunde von *Sympecma fusca* in mutmaßlichen Überwinterungshabitaten fernab geeigneter Entwicklungsgewässer. *Mercuriale* 6: 26–27
- SCHMIDT B. (1993) Die Sibirische Winterlibelle (Odonata) im südwestlichen Alpenvorland. *Carolinea* 51: 83–92
- SCHWEIGHOFER W. (2011) Ein Jahr mit *Sympecma fusca* in Niederösterreich (Odonata: Lestidae). *Libellula* 30 (3/4) 157–172
- STALDER G. (2013) Aktivitäten der Gemeinden und der Sibirischen Winterlibelle (*Sympecma fusca* und *Sympecma paedisca*) im Spätherbst und Winter in ihrem Winterhabitat 2010–2013. *Mercuriale* 13: 11–20
- STALDER G. (2014) Ein außergewöhnlich warmer Winter 2013/2014 mit den beiden Winterlibellen *Sympecma fusca* und *S. paedisca*. *Mercuriale* 14: 43–60

- STALDER G. (2017) Verhalten von *Sympecma fusca* und *S. paedisca* in ihrem Winterhabitat 2014 bis 2017 (Odonata: Lestidae). *Libellula* 36 (3/4) 89–108
- STERNBERG K. & R. BUCHWALD (1999) Die Libellen Baden-Württembergs Band 1. Ulmer, Stuttgart
- STERNBERG K. & M. RADEMACHER (1999) *Sympecma fusca*. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) Die Libellen Baden-Württembergs Band 1: 429–440. Ulmer, Stuttgart
- SVENSSON E.I. & M. FRIBERG (2007) Selective predation on wing morphology in sympatric damselflies. *American Naturalist* 170: 101–112
- TESKE A. (2011) Herbstlebensräume von *Sympecma paedisca* (Brauer, 1877) und *S. fusca* (Van der Linden, 1820) im Bereich Thülsfelder Talsperre (LK Cloppenburg). *Drosera* 149–158
- TYNKKYNNEN K., M.J. RANTALA & J. SUHONEN (2004) Interspecific aggression and character displacement in the damselfly *Calopteryx splendens*. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 759–767
- WILDERMUTH H. (1997) Wie weit entfernt sich *Sympecma fusca* (Vander Linden) während der Reifungszeit vom Brutgewässer? (Zygoptera: Lestidae). *Libellula* 16: 69–73
- WILDERMUTH H. (2005) Beobachtungen zur Spätherbst- und Winteraktivität der Gemeinen Winterlibelle (*Sympecma fusca*). *Mercuriale* 5: 35–39
- WILDERMUTH H. (2010) Waldlichtungen als terrestrische Habitate von Libellen (Odonata). *Entomo Helvetica* 3: 7–24
- WILLIGALLA C. & T. FARTMANN (2012) Patterns in the diversity of dragonflies (Odonata) in cities across central Europe. *European Journal of Entomology* 109: 235–245. doi:10.14411/eje.2012.031
- WILLIGALLA C. & A. MARTENS (2015) *Sympecma fusca* (Vander Linden, 1820). *Libellula Supplement* 14: 46–49

Manuskripteingang: 30. März 2021