

Zeitschrift: Entomo Helvetica : entomologische Zeitschrift der Schweiz
Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft
Band: 4 (2011)

Artikel: Ausbreitung und Besiedlungsgeschichte der Zierlichen Moosjungfer
Leucorrhinia caudalis in der Schweiz (Odonata: Libellulidae)
Autor: Keller, Daniela / Brodbeck, Sabine / Flöss, Isabelle
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-985919>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 12.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Ausbreitung und Besiedlungsgeschichte der Zierlichen Moosjungfer *Leucorrhinia caudalis* in der Schweiz (Odonata: Libellulidae)

DANIELA KELLER¹, SABINE BRODBECK¹, ISABELLE FLÖSS²,
GERHARD VONWIL² & ROLF HOLDEREGGER¹

¹Eidg. Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf; daniela.keller@wsl.ch

²Kanton Aargau, Sektion Natur und Landschaft, Entfelderstrasse 22, CH-5001 Aarau

Abstract: Dispersal and colonisation history of *Leucorrhinia caudalis* in Switzerland—*Leucorrhinia caudalis* is considered a threatened dragonfly species in Central Europe. In Switzerland, the species was formerly widespread in the lowlands, but only a single known population was left in the 1980s. However, a spread has been observed in the 1990s, where close-by ponds at a distance of 0.5–7 km have been colonised. Additionally, two new populations at distances of 30 km and 50 km were discovered in the 2000s. In the present study, a combination of a mark-resight study with genetic methods was applied to investigate current migration and genetic footprints of colonisation history in Switzerland. Both the mark-resight and the genetic study showed that *L. caudalis* is a sedentary species that migrates only rarely, seldom exceeding distances of 5 km. The genetic results reflected the recent colonisation history in Switzerland. The oldest and largest population was genetically the most variable and acted as source for recent colonisations. The close-by but only recently founded populations also showed high genetic variability, implicating that close ponds are relatively easily colonised and establish well if functional connectivity is ensured.

Zusammenfassung: Die Zierliche Moosjungfer *Leucorrhinia caudalis* ist eine in Zentraleuropa gefährdete Libellenart. Im Schweizer Mittelland war die Art einst weit verbreitet. Zu Beginn der 1980er-Jahre war nur noch eine einzige Population bekannt. In den 1990er-Jahren konnte eine Wiederausbreitung beobachtet werden, wobei nahe gelegene Weiher bis maximal 7 km Entfernung besiedelt wurden. In den Jahren 2004 und 2005 wurden zwei weitere Populationen in Distanzen von 30 km und 50 km zu den bereits besiedelten Gewässern entdeckt. In der vorliegenden Untersuchung kombinierten wir eine ökologische Markierungsstudie mit genetischen Methoden, um die aktuelle Ausbreitung und die «genetischen Fussspuren» der Besiedlungsgeschichte von *L. caudalis* in der Schweiz zu untersuchen. Die Resultate zeigten, dass *L. caudalis* sich sesshaft verhielt und sich eher selten und vor allem über kurze Distanzen bis höchstens 5 km ausbreitete. Die genetischen Resultate bestätigten die jüngste Besiedlungsgeschichte. Die älteste und grösste Population erwies sich als die genetisch vielfältigste und diente als Ausgangspopulation für die kürzlich erfolgten Neubesiedlungen. Nahe gelegene Populationen hatten ebenfalls eine hohe genetische Variabilität. Dies weist darauf hin, dass Gewässer in Entfernungen bis maximal 5 km relativ leicht besiedelt werden können und dass sich neue Populationen etablieren, falls diese vernetzt sind und ein Austausch von Individuen stattfindet.

Résumé : *Leucorrhinia caudalis* est considérée comme une espèce de libellule menacée en Europe centrale. En Suisse, l'espèce était répandue autrefois à basse altitude, mais, dans les années 1980, il ne restait plus qu'une seule population connue. Cependant une dispersion a pu être observée dans les années 1990 où des étangs proches de 0,5 à 7 km ont été recolonisés. Deux nouvelles populations distantes de 30 et 50 km ont été découvertes dans les années 2000. Dans la présente étude, le marquage individuel et des méthodes génétiques ont été combinées pour étudier l'expansion actuelle et les traces génétiques de l'histoire récente de la colonisation de cette espèce. Tant le marquage que l'étude génétique ont montré que *L. caudalis* est en Suisse une espèce sédentaire qui ne migre que rarement, et exceptionnellement au-

delà de 5 km. Les résultats de l'étude génétique reflètent l'histoire de la colonisation récente en Suisse. La population la plus ancienne et la plus grande est génétiquement la plus variable et a constitué la source des colonisations récentes. Les populations proches fondées récemment présentent également une variabilité génétique élevée, démontrant que des étangs proches sont relativement facilement colonisés et que ces nouvelles populations se maintiennent bien lorsque des échanges d'individus peuvent avoir lieu.

Keywords: Conservation genetics, dispersal, dragonfly, gene flow, *Leucorrhinia caudalis*, mark-recapture, Odonata

EINLEITUNG

Viele Libellenarten, die in Mitteleuropa einst weit verbreitet waren, haben in den letzten 150 Jahren infolge der Zerstörung von natürlichen Gewässern, Mooren und Flussauen einen starken Rückgang erlitten (z. B. Sternberg & Buchwald 1999, Wildermuth et al. 2005, Raab et al. 2006). Zudem hat die Fragmentierung von Habitaten zur Abnahme oder sogar zum Aussterben lokaler Populationen geführt (Watts et al. 2004, 2006). Die verbliebenen Populationen sind häufig klein, schrumpfen weiter und sind räumlich isoliert. Viele Libellen-Gewässer stehen heute unter Schutz. Für einige Arten wurde in den letzten Jahren sogar eine positive Entwicklungstendenz beobachtet, wobei auch neu geschaffene oder wiederhergestellte Lebensräume besiedelt wurden (z. B. Vonwil & Osterwalder 2006).

Während über den Lebenszyklus, die ökologischen Ansprüche und die geografische Verbreitung vieler Libellenarten recht viel bekannt ist, mangelt es an Kenntnissen zu deren Ausbreitungsvermögen oder zur Populationsdynamik. Dieses Wissen ist jedoch wichtig, um die Auswirkungen der Fragmentierung auf Populationen abzuschätzen und zu prüfen, ob Naturschutzmassnahmen sich als erfolgreich erwiesen haben, sowie zu erwägen, ob weitere Vorkehrungen nötig sind. Um die Ausbreitung der gegenwärtigen oder vorangegangenen Generation einer Libellenpopulation abzuschätzen, können ökologische und genetische Methoden verwendet werden. Ein oft verwendeter ökologischer Ansatz sind Fang-Wiederfang-Studien, wobei man mit markierten Individuen Daten zu ihren Bewegungen in der Landschaft erhält. Mit dieser Methode können Ausbreitung über grosse Distanzen oder periodische Ausbreitungsereignisse allerdings kaum festgestellt werden. Populationsgenetische Methoden, mit denen sich «first generation migrants» ermitteln lassen, machen dies jedoch möglich (Obrien 1994, Angelone & Holderegger 2009). «First generation migrants» sind Individuen, die von einem Gewässer zu einem anderen geflogen sind. In Kombination decken ökologische und genetische Methoden die meisten Aspekte zur Ausbreitung von Libellen ab. Dennoch wurden sie bislang nur selten gemeinsam angewandt (Watts et al. 2004, 2007).

In der vorliegenden Studie untersuchten wir die Zierliche Moosjungfer *Leucorrhinia caudalis* (Charpentier, 1840), eine in Mitteleuropa selten gewordene Libellenart, die in der Schweiz als «vom Aussterben bedroht» eingestuft wird (Gonseth & Monnerat 2002). *L. caudalis* war in der Schweiz in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts noch weit verbreitet. Anfangs der 1980er-Jahre war nur noch eine einzige Population im Aargauer Reusstal bekannt. Im Verlauf eines kontinuierlichen Beobach-

tungsprogramms besiedelte die Art ab ca. 1990 mehrere Weiher, dies bis zu einer Entfernung von 7 km (Vonwil & Osterwalder 2006). Überraschend war die Entdeckung von Neubesiedlungen zweier Gewässer in 30 km und 50 km Entfernung von den übrigen Populationen in den Jahren 2004 und 2005. Diese Neubesiedlungen zeigen, dass Dispersion auch über grosse Distanzen vorkommen kann. Es ist jedoch unklar, ob sich solche Ausbreitungsvorgänge selten oder regelmässig ereignen.

Basierend auf Monitoringdaten von Vonwil & Osterwalder (2006) untersuchten wir die aktuelle Ausbreitung von *L. caudalis* mittels einer Kombination von ökologischen und genetischen Methoden. Dabei stellten sich folgende Fragen: (1) Lässt sich ein Austausch zwischen bereits besiedelten Weihern nachweisen, und (2) wie weit wandern einzelne Individuen? (3) Welche «genetischen Fussspuren» hat die bekannte Besiedlungsgeschichte von *L. caudalis* in der Schweiz hinterlassen? Die hier vorgestellten Resultate stammen teilweise aus der in Englisch verfassten Publikation von Keller et al. (2010).

MATERIAL UND METHODEN

Verbreitung und Bestandessituation von *L. caudalis* in der Schweiz und in den angrenzenden Ländern

Leucorrhinia caudalis (Charpentier, 1840, Libellulidae) ist eine Frühjahrs-Libelle, die grundwasserbeeinflusste, pflanzenreiche Stillgewässer wie Weiher, Teiche und Kleinsseen besiedelt (Abb. 1). In der Schweiz schlüpft sie anfangs Mai und erreicht den Höhepunkt ihrer Flugsaison zwischen Mitte Mai und Mitte Juni (Vonwil 2005). Obwohl die Art als eher schlechter Flieger bekannt ist, können einzelne Individuen 5–10 km von besiedelten Weihern entfernt beobachtet werden (Vonwil 2005).



Abb. 1. Adultes Männchen von *Leucorrhinia caudalis*. (Foto Gerhard Vonwil)

Das Verbreitungsgebiet von *L. caudalis* reicht in der West-Ost-Ausdehnung von der französischen Atlantikküste über Südsandinavien bis nach Westsibirien mit einem Schwerpunkt in den Ländern um die Ostsee (Dijkstra & Lewington 2006). Die der Schweiz am nächsten gelegenen Populationen befinden sich in Süddeutschland und Ostfrankreich in einer Distanz von mehr als 100 km (Grand & Boudot 2006, Hunger et al. 2006). Die Art gilt zwar gesamteuropäisch als nicht gefährdet (Kalkman et al. 2010), in Deutschland und in der Schweiz jedoch als vom Aussterben bedroht (Ott & Piper 1998, Gonseth & Monnerat 2002). In Frankreich wird sie als gefährdet eingestuft (Grand & Boudot 2006), in Österreich existieren keine bodenständigen Vorkommen (Raab et al. 2006) und in Italien ist sie nicht nachgewiesen (Conci & Nielsen 1956). In Mitteleuropa nahmen die Populationen von *L. caudalis* seit etwa 1950 erheblich ab, wodurch die verbliebenen Vorkommen räumlich stark isoliert wurden. In den letzten Jahren konnte in der Schweiz jedoch eine Wiederausbreitung beobachtet werden (Vonwil 2005), nachdem 1980 nur noch eine einzige Population an der Stillen Reuss im Kanton Aargau bekannt war (Abb. 2a, Tab. 1). Im Jahr 2008 existierten elf *L. caudalis*-Populationen in drei Kantonen; neun davon befanden sich im Kanton Aargau, eine im Kanton Zürich und eine weitere im Kanton Thurgau (Tab. 1). Eine ähnliche Entwicklung ist aus Norddeutschland bekannt. Mauersberger (2009) dokumentiert für die Seelandschaften von Nord-Brandenburg und Mecklenburg-Vorpommern eine Zunahme sowohl des Verbreitungsgebiets als auch der lokalen Abundanz dieser Art seit dem Jahr 2000. Ebenso berichten Deubelius & Jödicke (2010) über vier neu besiedelte Gewässer im niedersächsischen Umland von Bremen.

Tab. 1. Bis 2008 bekannte Populationen von *Leucorrhinia caudalis* in der Schweiz (innerhalb der Kantone von Norden nach Süden aufgelistet): Gewässername, Populationsabkürzung, Populationsgrösse als geschätzte Anzahl geschlüpfter Individuen im Jahr 2008 (G. Vonwil, unpubl.), Besiedlungsjahr und Anzahl Proben für die genetische Analyse. Bei fünf Vorkommen handelt es sich um sehr kleine, teilweise nicht reproduziernde, nicht permanente oder wieder erloschene Populationen (* 2008 nicht besiedelt).

Kanton	Gewässername	Abkürzung	Populationsgrösse (2008)	Besiedlungsjahr	Anzahl Proben
Aargau	Fischbachermoos	FM	<100	1991	4
	Cholmoos	CM	*	<1988	-
	Steinenmoos	StM	*	2000	-
	Stille Reuss	SR	9000	<1988	48
	Obersee	OS	<20	2000	-
	Seematten	SM	<20	1993	-
	Birriweiher	BW	600	1998	30
	Unterrütiweiher	UW	800	2006	31
	Schorengrindel	SG	<20	2003	-
Thurgau	Pfyn	TG	430	2004	33
Zürich	Dätttau	ZH	350	2005	44



Abb. 2. Stille Reuss (Altlauf), Rottenschwil AG (links) und Birriweiher, Meerenschwand AG (rechts), Habitate der Zierlichen Moosjungfer *Leucorrhinia caudalis*. Charakteristisch sind die gut besonnten, offenen Wasserflächen und eine reiche Tauchblattvegetation. (Fotos Daniela Keller)

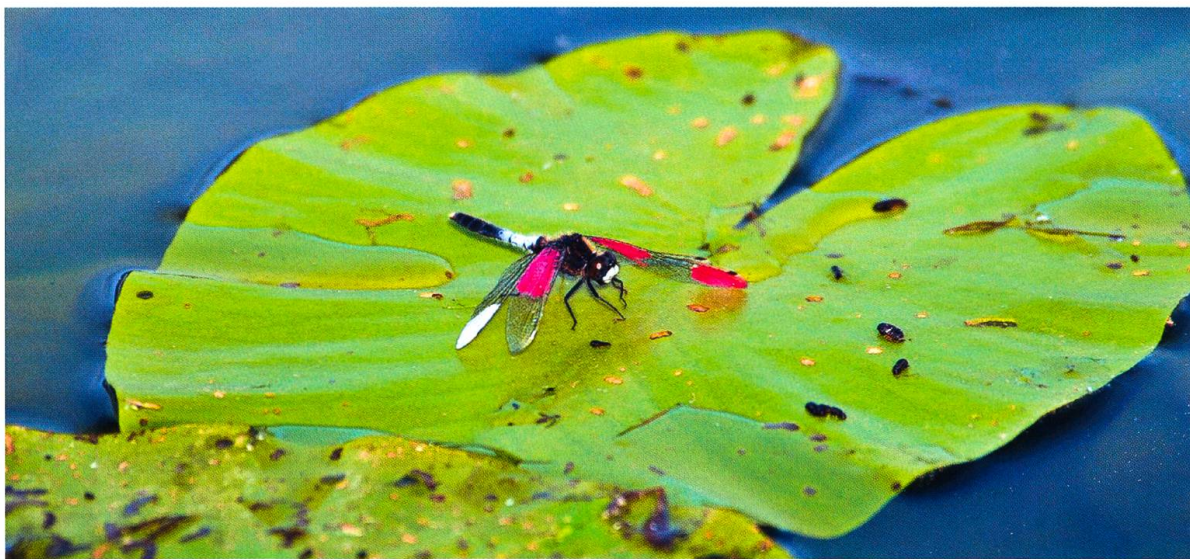


Abb. 3. Für die Markierungsstudie individuell markiertes Männchen von *Leucorrhinia caudalis*. Markierungsort: Stille Reuss (SR). (Foto Renato Bordoni)

Markierung adulter Libellen

Die Markierungsstudie führten wir im Frühsommer 2008 im Aargauer Reusstal durch. Die Emergenz von *L. caudalis* begann am 6. Mai bei SR und einige Tage später bei BW und UW (Abkürzungen s. Tab. 1). Bei ihrer Rückkehr an die Gewässer nach der Reifungsphase wurden die Libellen (viele Männchen und wenige Weibchen) gefangen und individuell markiert. Eine erste Markierungsphase fand zwischen dem 13. und 16. Mai statt, eine zweite zwischen dem 27. und 30. Mai. Insgesamt wurden 516 Individuen an den Gewässern Stille Reuss, Birriweiher und Unterrütiweiher markiert: 249 bei SR (3% der geschätzten Populationsgrösse; Tab. 1), 165 bei BW (28%) und 102 bei UW (13%). Die individuelle Markierung bestand aus einem bis acht Farbstreifen an acht verschiedenen Flügelpositionen (links-rechts, hinten-vorne, basal-apikal). Verwendet wurde Nagellack 1:5 verdünnt mit Aceton. Die Markierungsfarbe

auf den Vorderflügeln kennzeichnete den jeweiligen Herkunftsweiher, was das Erkennen allfälliger Wanderer erleichterte. Die verwendeten Farben waren rot für SR, gelb für BW und grün für UW. Die Markierungen auf den Hinterflügeln waren blau oder weiss für die beiden Markierungsphasen (Abb. 3).

Eine Woche nach den ersten Markierungen, am 19. Mai, begannen wir mit den Wiederbeobachtungen. Diese wurden täglich durchgeführt, sofern Libellen flogen. Alle neun besiedelten Weiher im Reusstal (AG; Tab. 1) wurden mindestens an jedem dritten Beobachtungstag besucht. Die Gewässer wurden mit Fernglas und Fernrohr nach markierten Libellen abgesucht. Die Markierungen konnten auf eine Distanz von bis zu 50 m abgelesen werden, womit sich ein Wiederfang der Libellen erübrigte. Die Beobachtungszeit pro Besuch wurde proportional zur einsehbaren Gewässerfläche gewählt: 1 Stunde für 4800 m².

Genetische Analyse

Für die genetische Untersuchung wurden 30–50 frische Exuvien und wenige Totfunde von Imagines aller grösseren Schweizer Populationen gesammelt (Tab. 1). Das Material wurde in 100 % Ethanol im Dunkeln bei Raumtemperatur gelagert. Insgesamt 190 Proben (181 Exuvien und 9 Totfunde) wurden extrahiert und mit sechs Mikrosatelliten der Zellkern-DNA nach den in Keller et al. (2009) beschriebenen Methoden analysiert. Mikrosatelliten sind kurze, variable DNA-Abschnitte und können viele Varianten haben. Aus der Kombination mehrerer solcher Mikrosatelliten lässt sich für jedes Individuum ein eigener genetischer Fingerabdruck erzeugen. Damit können Verwandtschaftsverhältnisse aufgedeckt werden. Aktuelle Ausbreitung («first generation migrants»), basierend auf den genetischen Daten, wurde mit dem Programm GENE-CLASS 2.0.h (Piry et al. 2004) erfasst. Um «genetische Fussspuren» der Besiedlungsgeschichte von *L. caudalis* zu ermitteln, betrachteten wir drei Aspekte: (1) Die genetische Variabilität mittels durchschnittlicher Anzahl Allele über alle sechs Mikrosatelliten und Anzahl privater – nur lokal vorkommender – Allele, (Allele sind verschiedene Varianten der Mikrosatelliten), (2) die genetische Unterschiedlichkeit zwischen Populationen mittels paarweiser genetischer Differenzierung, F_{ST} und (3) Flaschenhalseffekte. Die für diese Analysen verwendeten Programme sind in Keller et al. (2010) beschrieben.

RESULTATE

Markierungsstudie

Im Durchschnitt wurden 23 % der markierten Tiere wiederbeobachtet, was aber je nach Weiher variierte: Bei SR waren es 9 %, bei BW 41 % und bei UW 28 %. Markierte Individuen konnten höchstens vier mal wiederbeobachtet werden, 75 % aller wiederbeobachteten Libellen jedoch nur ein mal.

Die meisten Tiere wurden am selben Weiher wiedergesehen, an dem sie markiert worden waren. Nur drei Individuen (2,5 % aller wiederbeobachteten Individuen), eines davon ein Weibchen, flogen von BW nach UW und legten dabei eine Distanz von 1 km zurück (Abb. 4).

Die Zeitspanne zwischen der Markierung und der ersten Wiederbeobachtung an einem neuen Weiher betrug vier Tage für eines dieser Individuen und zehn Tage für die anderen beiden. Zwischen allen anderen Weihern, welche mehr als 1 km von den Markierungsorten entfernt lagen, konnten wir keine Wanderungen beobachten.

Die Lebensdauer zwischen der Markierung und der letzten Wiederbeobachtung betrug 1–19 Tage. Die meisten Individuen wurden nach einem oder zwei Tagen wiederbeobachtet und nur noch einzelne nach 17 bis 19 Tagen (Abb. 5). Der Durchschnitt lag bei sechs Tagen.

Abb. 4. Nachgewiesene Ausbreitung von *Leucorrhinia caudalis* im Kanton Aargau (AG) im Jahr 2008. Die Karte zeigt alle dauerhaft und zeitweise besiedelten Weiher (Abkürzungen s. Tab. 1). Unterstrichen sind die Markierungsorte. Der weiße Pfeil gibt die Richtung der drei Wanderungen während der Markierungsstudie an. Der schraffierte Pfeil steht für den einzigen Wanderer, der mittels genetischer Analyse identifiziert wurde. Die kleine Karte der Schweiz zeigt die Lage der Aargauer Reusstalpopulationen (Kreis, AG), sowie der beiden weiter entfernten Populationen in den Kantonen Zürich (ZH) und Thurgau (TG). Nach Keller et al. (2010) verändert.

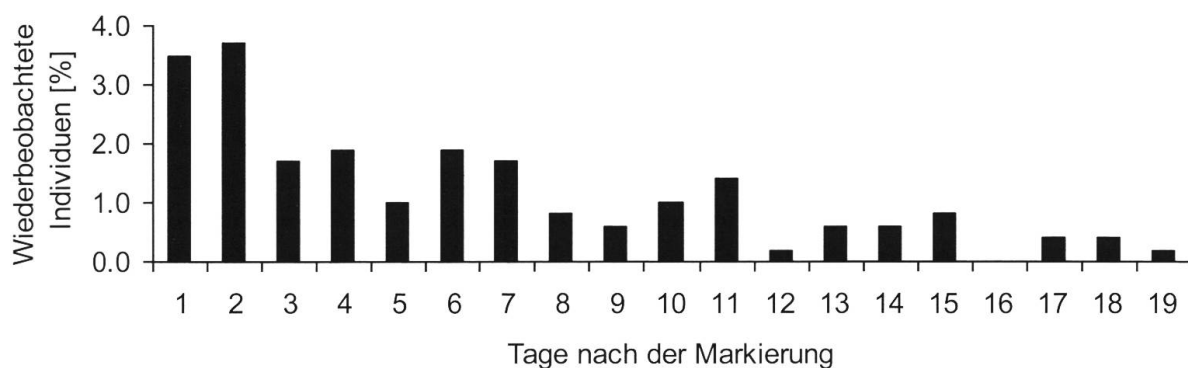
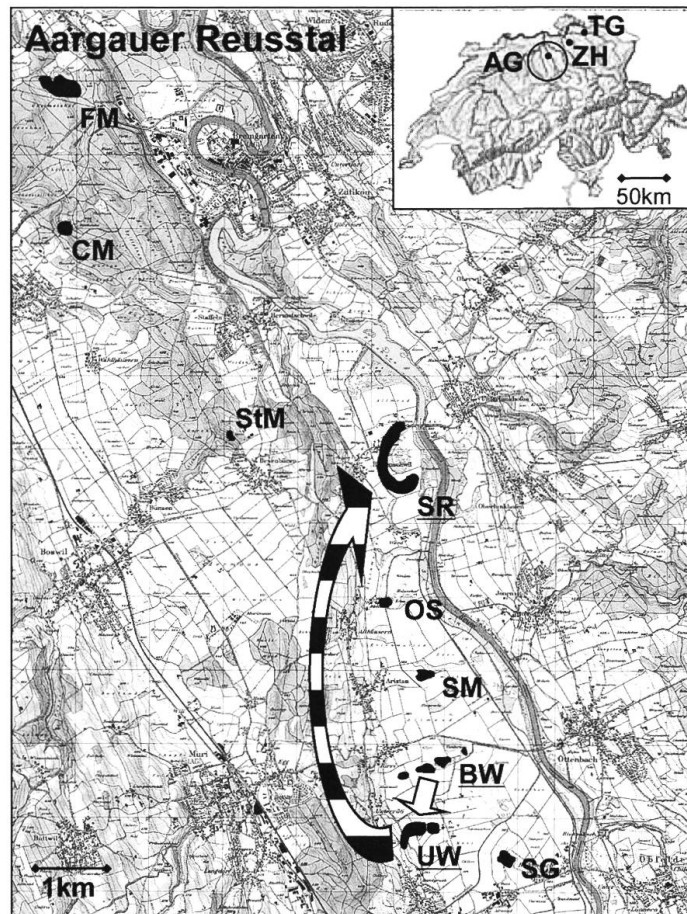


Abb. 5. Prozentuale Häufigkeit wiederbeobachteter markierter Individuen von *Leucorrhinia caudalis* im Aargauer Reusstal 1–19 Tage nach der Markierung.

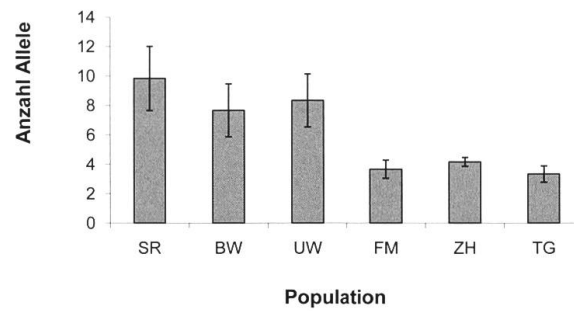


Abb. 6. Genetische Variabilität in sechs schweizerischen Populationen von *Leucorrhinia caudalis*. Die Säulen geben die durchschnittliche Anzahl Allele mit Standardfehler über sechs Mikrosatelliten an. Abkürzungen s. Tab. 1.

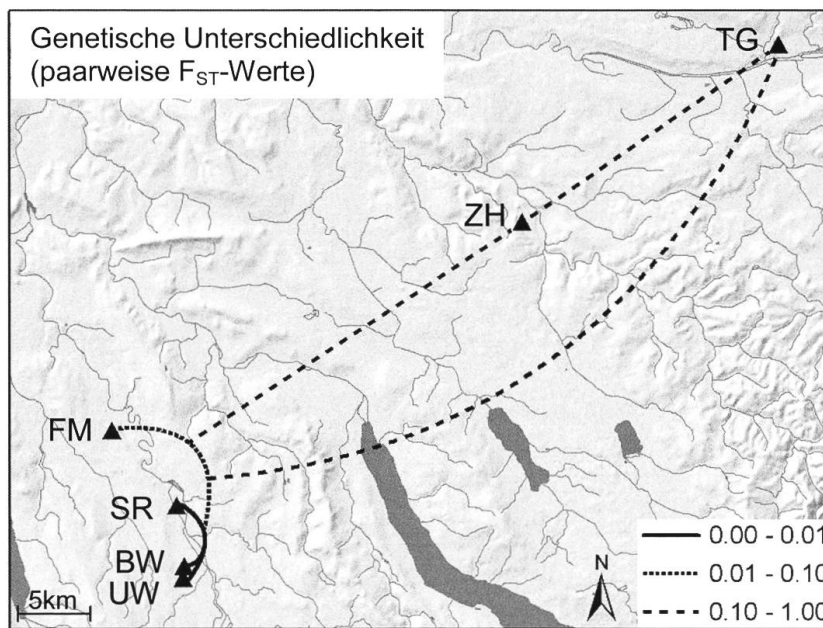


Abb. 7. Genetische Unterschiedlichkeiten (paarweise F_{ST} -Werte) zwischen Populationen oder Gruppen von Populationen von *Leucorrhinia caudalis*. Je höher die Werte, desto grösser sind die genetischen Unterschiede zwischen zwei Populationen. Abkürzungen s. Tab. 1.

Genetische Analyse

Die genetische Variabilität unterschied sich stark zwischen den Populationen. In Population SR wurden die meisten Allele gefunden (Abb. 6), gefolgt von den etwas weniger variablen Populationen BW und UW. Die Populationen FM, ZH und TG waren am wenigsten variabel. Von insgesamt elf privaten Allelen wurden acht in der Population SR gefunden und drei in BW und UW, keine hingegen in den Populationen FM, ZH und TG.

Die genetische Unterschiedlichkeit zwischen den Reusstaler Populationen SR, BW und UW, gemessen durch paarweise F_{ST} -Werte, war mit einem durchschnittlichen Wert von 0,003 sehr gering. Auch zur Population FM waren diese drei Vorkommen nur wenig mehr differenziert ($F_{ST} = 0,021$). Deutlich grössere Werte wurden zwischen den Aargauer Populationen und jenen im Kanton Zürich (ZH) oder Thurgau (TG) festgestellt, ebenso zwischen den letzteren beiden ($F_{ST} = 0,285$; Abb. 7).

Aktuelle Ausbreitung konnte mit den genetischen Analysen nur für ein einziges Individuum nachgewiesen werden («first generation migrant»). Dieses flog von UW nach SR und legte dabei eine Distanz von 5 km zurück (Abb. 4).

Flaschenhalseffekte zeigten die Populationen UW ($P = 0,02$), ZH ($P = 0,02$) und TG ($P = 0,03$). In den Populationen SR und BW hingegen wurden keine entsprechenden signifikanten Effekte gefunden.

DISKUSSION

Die Studie bestätigt die Literaturangaben (z. B. Vonwil 2005), wonach *L. caudalis* eine sesshafte Art ist. Relativ selten kommt es zu Ausbreitung über Distanzen von bis zu 5 km. Übereinstimmend mit der jüngsten Schweizer Besiedlungsgeschichte ist die grösste und älteste Population SR genetisch am vielfältigsten. Die jungen und räumlich isolierten Populationen TG und ZH hingegen sind genetisch wenig variabel. Diese beiden Populationen, sowie eine weitere neu entstandene Population im Kanton Aargau (UW), zeigten zudem genetische Flaschenhalseffekte, d. h. genetische Verarmung als Folge der Begründung von Neupopulationen durch wenige Individuen (Allendorf & Luikart 2007).

Methoden

Die für das Markierungsexperiment verwendete Methode eignete sich zur individuellen Identifizierung der Imagines mittels Fernglas bis zu Distanzen von 50 m. Wie bereits in früheren Studien gezeigt (z. B. Inden-Lohmar 1997, Sternberg 1990, Flöss 1998, Knaus & Wildermuth 2002), erübrigte sich somit der Wiederfang.

Für die genetische Analyse erwies sich die Methode von Watts et al. (2005) als erfolgreich; es konnte genügend DNA von vergleichsweise guter Qualität aus den Exuvien extrahiert werden. Anders als in genetischen Studien, für welche ganze Beine oder Tibien von lebenden Libellen verwendet worden waren (Hadrys et al. 2005, Watts et al. 2006), bleiben die Tiere bei der hier angewandten Methode völlig unbeeinträchtigt. Allerdings beeinflussten bestimmte Faktoren den Zustand der isolierten DNA entscheidend: Wurden die Exuvien nicht am Schlüpftag oder am Tag danach gesammelt, war die DNA teilweise degradiert und ihr Gehalt und ihre Qualität waren reduziert. Watts et al. (2005) weisen darauf hin, dass die DNA hauptsächlich durch Hydratation und in der Folge durch Enzym-Aktivierung sowie durch Sonnenlicht (UV) degradiert wird. Um eine solche Degradierung nach dem Sammeln zu verhindern, wurden die Exuvien bis zur Extraktion in 100% Ethanol und im Dunkeln aufbewahrt. Dennoch eignet sich DNA aus Exuvien weniger gut für genetische Analysen als solche aus frischem Gewebe. Diese wurden deshalb für jedes Individuum mindestens zweimal wiederholt.

Individuelle Lebensdauer

Die Anzahl Tage zwischen der Markierung und der letzten Wiederbeobachtung kann als minimale Lebensdauer einer geschlechtsreifen Imago betrachtet werden. Individuen konnten im Maximum 19 Tage nach der Markierung letztmals beobachtet werden,

im Durchschnitt 6 Tage danach. Verglichen mit anderen geschlechtsreifen Männchen der Anisoptera, deren Alter mit 17–64 Tagen bestimmt wurde (Corbet 1999), ist dies eine kurze Lebensdauer. Pajunen (1962) ermittelte eine durchschnittliche Lebensdauer von 11,5 Tagen für *Leucorrhinia dubia*. Für die Lebensdauer von *L. caudalis* während des gesamten Imaginalstadiums müsste man zusätzlich etwa sechs Tage für die präreproduktive Periode zwischen Schlupf und Markierung addieren, dazu wahrscheinlich eine Zeitspanne zwischen der letzten Wiederbeobachtung und dem Tod. Daraus ergibt sich eine maximale Lebensdauer von mindestens 25 Tagen, also etwa drei bis vier Wochen; im Durchschnitt sind es 12 Tage.

Ausbreitungsnachweise mittels Markierung und genetischer Methoden

Um aktuelle Ausbreitung von Libellen durch Fang und Wiederbeobachtung nachzuweisen, bedarf es einer grossen Anzahl markierter Individuen, vor allem wenn die Ausbreitungsraten selbst tief sind. Ausserdem sind Wiederfangraten meist sehr tief (Begon 1979). Die in dieser Studie ermittelte Wiederbeobachtungsrate von 23 % für geschlechtsreife Individuen ist etwas tiefer als in anderen Studien. Wildermuth (1992) ermittelte eine Wiederbeobachtungsrate von 65 % für *Leucorrhinia pectoralis* und Soeffing (1990) konnte bei *L. rubicunda* 31 % der markierten Individuen wiederbeobachten. Ebenso war die Wiederbeobachtungsrate in Markierungsstudien mit Libellen anderer Gattungen höher. Sie betrug für *Sympetrum danae*-Männchen 43 % (Michiels & Dhondt 1991), für *Somatochlora alpestris*-Männchen 59 % (Knaus & Wildermuth 2002), für *Pyrrhosoma nymphula*-Männchen 66 % (Inden-Lohmar 1997), für *Calopteryx splendens*/*C. virgo* 25 % (Stettmer 1996) und für *C. splendens* 46 % (Ward & Mill 2007). Beträchtlich tiefer sind Wiederbeobachtungsraten bei Individuen, die kurz nach dem Schlupf, vor Erreichen der Geschlechtsreife, markiert wurden. Wildermuth (1994) konnte 6 % aller unreif markierter *L. pectoralis* Individuen wiederbeobachten, Inden-Lohmar (1997) 38 % von *P. nymphula*, Ubukata (1973) 15 % von *Cordulia aenea amurensis* und Ha et al. (2002) 15,2 % von *C. a. aenea*. Diese Unterschiede sind vermutlich auf eine höhere Mortalität und insbesondere auf mehr Ausbreitungsereignisse während der Reifungsphase zurückzuführen. Andererseits konnten bei Individuen von *Libellula depressa* (Angelibert & Giani 2003) und *Sympetrum sanguineum* (Conrad et al. 1999) in der Reifungsphase keine erhöhten Ausbreitungsraten nachgewiesen werden. Andere Faktoren, welche die Wiederbeobachtungsraten beeinflussen können, sind Wetterverhältnisse (Flöss 1998), Prädatoren und Gewässergrösse. So war die Wiederbeobachtungsrate mit nur 9 % am grössten Untersuchungsgewässer (SR) am kleinsten; weite Bereiche lagen ausserhalb der Beobachtungsdistanz. Hinzu kommt, dass zu Beginn der Studie im Gebiet viele Baumfalken (*Falco subbuteo*) und Rotfussfalken (*Falco vespertinus*) nach Libellen jagten. Zudem kann nicht ausgeschlossen werden, dass sich Markierungseffekte auf das Verhalten und Überleben von *L. caudalis* auswirkten.

In der Markierungsstudie konnten wir nur drei Wanderungsereignisse zwischen den beiden am nächsten gelegenen Weihern BW und UW nachweisen (Distanz: 1 km). Dies entspricht einer aktuellen Migrationsrate von nur 2,5 %, was vergleichbar ist mit derjenigen bei anderen Libellen, z. B. 1,3 % bei *Coenagrion mercuriale* für Distanzen über 500 m, aber nur gerade 0,1 % für Distanzen über 1 km (Rouquette & Thompson

2007). Die drei Wanderer der vorliegenden Studie zeigten, dass sich beide Geschlechter ausbreiten und dass die Libellen auch strukturarmer, landwirtschaftlich intensiv genutzte Gebiete überqueren (Abb. 4). Möglicherweise wird die Ausbreitungsfähigkeit einer Art durch Markierkierungsstudien mit nur ausgereiften Individuen unterschätzt. Verschiedene Untersuchungen haben gezeigt, dass die Ausbreitung vieler Arten hauptsächlich während der Reifungsphase erfolgt (z. B. Pajunen 1962, Ha et al. 2002, Knaus & Wildermuth 2002). Ebenso können Ausbreitungsraten geschlechtsspezifisch sein (z. B. Angelibert & Giani 2003). Um solche Aspekte zu berücksichtigen, haben wir die Markierungsstudie mit einer genetischen Analyse kombiniert.

Im Gegensatz zur Markierungsstudie kann mit der genetischen Analyse Ausbreitung für beide Geschlechter und alle Lebensstadien erfasst werden (Allendorf & Luikart 2007). Für das Reusstal waren die Resultate der genetischen Analyse ähnlich wie die der Markierungsstudie. Von 190 untersuchten Individuen war eines ein Wanderer. Dies entspricht einer Ausbreitungsrate von nur 0,5 %. Verglichen mit der Feldstudie war die genetisch bestimmte Rate sogar tiefer. Mögliche Gründe für Unterschiede sind, dass *Leucorrhinia caudalis* meistens zu ihrem Entwicklungsgewässer zurückkehrt und sich dort paart, ähnlich wie dies für *Coenagrion mercuriale* gezeigt worden ist (Watts et al. 2007), oder dass der Reproduktionserfolg an neuen Fortpflanzungsgewässern anfänglich tief ist, wie dies etwa beim Drosselrohrsänger beobachtet worden ist (Hansson et al. 2004). Auch in der genetischen Studie konnte keine Ausbreitung über Distanzen von mehr als 5 km nachgewiesen werden. Zusammenfassend bestätigt unsere Studie die Angaben von Vonwil (2005), dass *L. caudalis* ein eher schlechtes Flugvermögen und ein geringes Ausbreitungspotential aufweist. Um jedoch eine grössere Aussagekraft zu erreichen, könnte die Markierungsstudie mit mehr Individuen gemacht werden und mehr genetische Proben analysiert werden.

«Genetische Fussspuren» bestätigen die jüngere Besiedlungsgeschichte

Die genetische Variabilität der Populationen – gemessen einerseits als Anzahl Allele und andererseits als private Allele – stimmte mit der bekannten jüngeren Besiedlungsgeschichte überein. Die älteste und grösste bekannte Population (SR) besass die meisten Allele, gefolgt von der zu SR nahe gelegenen Population BW mittleren Alters in 4 km Distanz. Diese beiden Populationen waren somit genetisch am variabelsten. Weniger Allele fanden wir in der sehr kleinen Population FM, wobei hier allerdings nur vier Individuen analysiert wurden. Ebenso zeigten die Populationen der erst kürzlich besiedelten Gewässer ZH und TG nur wenig genetische Variabilität. Private Allele konnten lediglich in den Populationen im Reusstal und dort vor allem in der alten Population SR gefunden werden. Dies unterstützt die Annahme einer Wiederausbreitung ausgehend von Population SR.

Hinweise auf die genetische Unterschiedlichkeit zwischen den Populationen lieferten die paarweisen F_{ST} -Werte (Abb. 7). Die kleinen F_{ST} -Werte zwischen den Populationen SR, BW und UW deuten auf einen zwar seltenen, doch regelmässigen Genfluss über die Jahre hinweg hin. Diese Populationen dürfen als vernetzt gelten. Der F_{ST} -Wert zwischen diesen drei Populationen und der Population FM, die geografisch etwas weiter entfernt und in einem Wald liegt, war etwas höher. Auffallend waren die hohen F_{ST} -Werte der neu gegründeten und weit entfernten Populationen ZH und TG gegen-

über den Populationen im Reusstal, als auch untereinander. Dies deutet darauf hin, dass kaum Austausch von Individuen und somit kaum Genfluss zwischen den Populationen im Kanton Aargau und den Populationen ZH oder TG stattfindet. Dasselbe gilt für den Genfluss zwischen ZH und TG; ZH und TG wurden somit unabhängig voneinander besiedelt. Der Befund, dass alle in TG und ZH nachgewiesenen Allele auch im Kanton Aargau vorkommen, weist wiederum darauf hin, dass die Reusstalpopulationen Ausgangsort der Besiedlungen waren. Trittstein-Besiedlung mit einer ersten Besiedlung von AG nach ZH und von dort aus nach TG kann ausgeschlossen werden. Unsere Ergebnisse decken sich mit der bekannten jüngsten Besiedlungsgeschichte von *L. caudalis* in der Schweiz, wonach SR die einzig überlebende Population in den 1980er Jahren war und als Ausgangspopulation für die Neubesiedlungen diente (Vonwil 2005). Auch die genetische Flaschenhals-Analyse unterstützt diese Befunde, denn signifikante Flaschenhalseffekte wurden nur in den jüngsten Populationen UW, ZH und TG nachgewiesen, welche erst in den Jahren 2004–2006 entdeckt wurden und sich vermutlich kurz davor neu etabliert hatten.

Schlussfolgerungen

Die durch die Markierungsstudie und genetischen Analysen erhaltenen Ergebnisse bestätigen die bekannte jüngere Besiedlungsgeschichte von *L. caudalis* in der Schweiz. Von allen untersuchten Populationen war SR genetisch die variabelste und diente als Quelle für die kürzliche Wiederausbreitung der Art. Somit ist SR nach wie vor die wichtigste und am höchsten schützenswerte Population in der Schweiz. Regelmässiger, wenn auch eher seltener Genfluss zwischen SR und den weiteren Populationen im Kanton Aargau führte zur hohen genetischen Variabilität in BW und UW, obwohl die letztere, erst kürzlich entstandene Population auch genetische Flaschenhalseffekte aufwies. Dies zeigt, dass sich neu gegründete Populationen gut entwickeln, falls sie mit anderen Populationen vernetzt sind und der Austausch von Individuen stattfindet. Die im Kanton Aargau getroffenen, erfolgreichen Naturschutzmassnahmen ermutigen zu Massnahmen in anderen Gebieten. Renaturierte oder neu geschaffene Weiher mit geeigneten Strukturen in Distanzen von bis zu 5 km können von *L. caudalis* relativ gut besiedelt werden. Da mit der vorliegenden Studie keine Ausbreitung über Distanzen von mehr als 5 km nachgewiesen werden konnte, nehmen wir an, dass dies nur sehr selten vorkommt. Somit dürften spontane Neubesiedlungen von Gewässern, die mehr als 5 km von der Quellpopulation entfernt sind, sich nur selten ereignen. Sie kommen aber vor, wie die Beispiele ZH und TG zeigen. Solch räumlich isolierte Populationen zeichnen sich durch eine geringe genetische Variabilität und durch Flaschenhalseffekte aus, weshalb diese Populationen vermutlich immer noch anfällig sind für Zufallsereignisse in Zusammenhang mit ihrer Populationsisolierung. Andererseits hat sich bei der Zwerglibelle (*Nehalennia speciosa*) erwiesen, dass stark isolierte, genetisch sehr ähnliche Populationen durchaus lebensfähig sind (Bernard & Schmitt 2010).

Danksagung

Wir möchten allen Personen danken, die bei der vorliegenden Arbeit mitgeholfen haben. Manfred Hertzog und Beat Schneider haben Exuvien in TG und ZH gesammelt, viele Freiwillige haben uns beim Fangen, Markieren und Beobachten der Libellen geholfen, der Kanton Aargau hat die Arbeit finanziell unterstützt und die Bewilligung zum Betreten von Naturschutzgebieten erteilt, und Hansruedi Wildermuth hat das Manuskript kritisch durchgesehen und mit inhaltlichen Anregungen zur Verbesserung beigetragen.

Literatur

- Allendorf F.W. & Luikart G. 2007. Conservation and the Genetics of Populations. Blackwell, Malden.
- Angelibert S. & Giani N. 2003. Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography* 26: 13–20.
- Angelone S. & Holderegger R. 2009. Population genetics suggests effectiveness of habitat connectivity measures for the European tree frog in Switzerland. *Journal of Applied Ecology* 46: 879–887.
- Begon M. 1979. Investigating Animal Abundance. Edward Arnold, London.
- Bernard R. & Schmitt T. 2010. Genetic poverty of an extremely specialized wetland species, *Nehalennia speciosa*: implications for conservation (Odonata: Coenagrionidae). *Bulletin of Entomological Research* 100: 405–413.
- Conci C. & Nielsen C. 1956. Odonata. Fauna d'Italia Vol. I. Ed. Calderini, Bologna.
- Conrad K.F., Willson K.H., Harvey I.F., Thomas C.J. & Sherratt T.N. 1999. Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography* 22: 524–531.
- Corbet P.S. 1999. Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Cornell University Press, New York.
- Deubelius K. & Jödicke R. 2010. *Leucorrhinia caudalis* in Nordwestdeutschland (Odonata: Libellulidae). *Libellula* 29: 1–12.
- Dijkstra K.-D.B. & Lewington R. 2006. The dragonflies of Britain and Europe. British Wildlife Publishing, Gillingham.
- Flöss I. 1998. Struktur- und Raumnutzung der Gefleckten Smaragdlibelle (*Somatochlora flavomaculata* Vander Linden 1825) in einer voralpinen Moorlandschaft. Diplomarbeit, Universität Zürich, Zürich.
- Gonseth Y. & Monnerat C. 2002. Rote Liste der gefährdeten Arten der Schweiz: Libellen. BUWAL, Bern.
- Grand D. & Boudot J.P. 2006. Les libellules de France, Belgique et Luxembourg. Biotope, Mèze.
- Ha L.Y., Wildermuth H. & Dorn S. 2002. Emergenz von *Cordulia aenea* (Odonata: Corduliidae). *Libellula* 21: 1–14.
- Hadrys H., Schroth W., Schierwater B., Streit B. & Fincke O.M. 2005. Tree hole odonates as environmental monitors: Non-invasive isolation of polymorphic microsatellites from the neotropical damselfly *Megaloprepus caerulatus*. *Conservation Genetics* 6: 481–483.
- Hansson B., Bensch S. & Hasselquist D. 2004. Lifetime fitness of short- and long-distance dispersing great reed warblers. *Evolution* 58: 2546–2557.
- Hunger H., Schiel F.J. & Kunz B. 2006. Verbreitung und Phänologie der Libellen Baden-Württembergs (Odonata). *Libellula Supplement* 7: 15–188.
- Inden-Lohmar C. 1997. Sukzession, Struktur und Dynamik von Libellenpopulationen an Kleingewässern, unter besonderer Berücksichtigung der Ökologie von *Aeshna cyanea* (Müll., 1764). Dissertation, Universität Bonn, Bonn.
- Kalkman V.J., Boudot J.-P., Bernard R., Conze K.-J., De Knijf G., Dyatlova E., Ferreira S., Jović M., Ott J., Riservato E. & Sahlén G. 2010. European Red List of Dragonflies. Publication Office of the European Union. Luxembourg.
- Keller D., Brodbeck S. & Holderegger R. 2009. Characterization of microsatellite loci in *Leucorrhinia caudalis*, a rare dragonfly endangered throughout Europe. *Conservation Genetics Resources* 1: 178–181.
- Keller D., Brodbeck S., Flöss I., Vonwil G. & Holderegger R. 2010. Ecological and genetic measurements of dispersal in a threatened dragonfly. *Biological Conservation* 143: 2658–2663.
- Knaus P. & Wildermuth H. 2002. Site attachment and displacement of adults in two alpine metapopulations of *Somatochlora alpestris* (Odonata: Corduliidae). *International Journal of Odonatology* 5: 111–128.
- Mauersberger R. 2009. Nimmt *Leucorrhinia caudalis* im Nordosten Deutschlands rezent zu? (Odonata: Libellulidae). *Libellula* 28: 69–84.
- Michiels N.K. & Dhondt A.A. 1991. Characteristics of dispersal in sexually mature dragonflies. *Ecological Entomology* 16: 449–459.

- O'Brien S.J. 1994. A role for molecular genetics in biological conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91: 5748–5755.
- Ott J. & Piper W. 1998. Rote Liste der Libellen (Odonata). In: Binot M., Bless R., Boye P., Gruttke H. & Pretscher P. (Hrsg.) Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55: 260–263.
- Pajunen V.I. 1962. Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* V. d. Linden (Odon., Libellulidae). *Annales Zoologici Societatis «Vanamo»* 24(4): 1–79.
- Piry S., Alapetite A., Cornuet J.M., Paetkau D., Baudouin L. & Estoup A. 2004. GENECLASS2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity* 95: 536–539.
- Raab R., Chovanec A. & Pennerstorfer J. 2006. Libellen Österreichs. Springer, Wien.
- Rouquette J.R. & Thompson D.J. 2007. Patterns of movement and dispersal in an endangered damselfly and the consequences for its management. *Journal of Applied Ecology* 44: 692–701.
- Soeffing K. 1990. Verhaltensökologie der Libelle *Leucorrhinia rubicunda* (L.) (Odonata: Libellulidae) unter besonderer Berücksichtigung nahrungsökologischer Aspekte. Dissertation, Universität Hamburg, Hamburg.
- Sternberg K. 1990. Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung. Dissertation, Universität Freiburg, Freiburg.
- Sternberg K. & Buchwald R. 1999. Die Libellen Baden-Württembergs, Band 1. Ulmer, Stuttgart.
- Stettmer C. 1996. Colonisation and dispersal patterns of banded (*Calopteryx splendens*) and beautiful demoiselles (*C. virgo*) (Odonata: Calopterygidae) in south-east German streams. *European Journal of Entomology* 93: 579–593.
- Ubukata H. 1973. Life history and behaviour of a corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. I. Emergence and pre-reproductive periods. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University series VI Zoology* 19: 251–269.
- Vonwil G. 2005. *Leucorrhinia caudalis* (Charpentier 1840). In: Wildermuth H., Gonseth Y. & Maibach A. (Eds.) Odonata – Libellen der Schweiz. CSCF/SEG, Neuchâtel: 294–297.
- Vonwil G. & Osterwalder R. 2006. Kontrollprogramm Natur und Landschaft / Die Libellen im Kanton Aargau. Umwelt Aargau: 13–45.
- Ward L. & Mill P. 2007. Long range movements by individuals as a vehicle for range expansion in *Calopteryx splendens* (Odonata: Zygoptera). *European Journal of Entomology* 104: 195–198.
- Watts P.C., Rouquette J.R., Saccheri J., Kemp S.J. & Thompson D.J. 2004. Molecular and ecological evidence for small-scale isolation by distance in an endangered damselfly, *Coenagrion mercuriale*. *Molecular Ecology* 13: 2931–2945.
- Watts P.C., Thompson D.J., Daguet C. & Kemp S.J. 2005. Exuviae as a reliable source of DNA for population-genetic analysis of odonates. *Odonatologica* 34: 183–187.
- Watts P.C., Saccheri I.J., Kemp S.J. & Thompson D.J. 2006. Population structure and the impact of regional and local habitat isolation upon levels of genetic diversity of the endangered damselfly *Coenagrion mercuriale* (Odonata: Zygoptera). *Freshwater Biology* 51: 193–205.
- Watts P.C., Rousset F., Saccheri I.J., Leblois R., Kemp S.J. & Thompson D.J. 2007. Compatible genetic and ecological estimates of dispersal rates in insect (*Coenagrion mercuriale*: Odonata: Zygoptera) populations: analysis of 'neighbourhood size' using a more precise estimator. *Molecular Ecology* 16: 737–751.
- Wildermuth H. 1992. Habitate und Habitatwahl der Grossen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis*) Charp. 1825 (Odonata, Libellulidae). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 1: 3–21.
- Wildermuth H. 1994. Populationsdynamik der Grossen Moosjungfer, *Leucorrhinia pectoralis* Charpentier 1825 (Odonata, Libellulidae). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 3: 25–39.
- Wildermuth H., Gonseth Y. & Maibach A. 2005. Odonata – Libellen der Schweiz. CSCF/SEG, Neuchâtel.